

Universidad Nacional de Mar del Plata
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales
Departamento de Biología

**EFFECTO DE LAS INTERACCIONES BIOLÓGICAS EN LA EROSION
DE MARISMAS**

Autor: Carlos Mauricio Escapa

Tesis para optar por el título de Doctor en Ciencias Biológicas

Director: Dr. Oscar Osvaldo Iribarne

Co-director: Dr. Gerardo Miguel Eduardo Perillo

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN GENERAL.....	3
DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO.....	10
GENERALIDADES DEL ANÁLISIS DE DATOS Y DISEÑO EXPERIMENTAL.....	17
CAPÍTULO I: Efecto del cangrejo cavador <i>Chasmagnathus granulatus</i> en el balance sedimentario de planicies de marea y marismas del Atlántico SO	
Introducción.....	21
Materiales y métodos.....	23
Resultados.....	30
Discusión.....	35
Tablas y Figuras.....	42
CAPÍTULO II: Interacciones entre <i>Sarcocornia perennis</i> y <i>Chasmagnathus granulatus</i> y formación de cuencos salinos en la marisma	
Introducción.....	51
Materiales y métodos.....	54
Resultados.....	61
Discusión.....	66
Tablas y Figuras.....	72
CAPÍTULO III: Efectos directos e indirectos de la actividad excavadora de <i>Chasmagnathus granulatus</i> en formación y crecimiento de canales de marea en marismas dominadas por <i>Sarcocornia perennis</i>.	
Introducción.....	86
Materiales y métodos.....	89
Resultados.....	94
Discusión.....	97
Tablas y Figuras.....	103
CAPÍTULO IV: La interacción <i>Sarcocornia</i>-cangrejo como generadora de heterogeneidad ambiental: efecto en la estructura y funcionamiento de la comunidad bentónica	
Introducción.....	112
Materiales y métodos.....	114
Resultados.....	118
Discusión.....	122
Tablas y Figuras.....	128
CONCLUSIONES GENERALES.....	135
REFERENCIAS.....	142

Introducción general

Los primeros ecólogos reconocieron en sus trabajos la necesidad de documentar los procesos y funciones geomorfológicas que pudieran explicar la distribución y abundancia de especies (Cowles 1901, Clements 1916). En el mismo sentido, las primeras teorías dentro del campo geomorfológico (Gilbert 1877, Davis 1899) y ecológico (Cowles 1901, Clements 1916, Gleason 1926) fueron casi contemporáneas; y en esos tiempos, las ideas dentro de cada uno de los campos fueron profundamente afectadas e influenciadas mutuamente (Hupp et al. 1995). Sin embargo, en el desarrollo posterior de ambas disciplinas durante el siglo XX se encuentran muy pocos trabajos que relacionen procesos ecológicos y geomorfológicos con solo algunas excepciones (Hack y Goodlett 1960). Recién durante las dos últimas décadas de ese siglo se realizaron una gran cantidad de trabajos que relacionaban los procesos bióticos con la geomorfología y viceversa (Garófalo 1980, van Eerdt 1985, Viles 1988). Con la aparición de estos estudios, el reconocimiento de la interacción biota-geomorfología tomó un nuevo impulso que llegó al desarrollo de líneas de investigación propias actualmente abordadas por grupos de investigación de carácter interdisciplinario.

Hacia mediados del siglo XX y basándose en la premisa de integrar las aproximaciones biogeográficas y ecológicas se acuñó el término de “Geobiología” (Koch 1957); sin embargo, se ha dado poca importancia a esta nueva disciplina hasta años recientes (Naylor 2005). Básicamente, la geobiología se basa en el concepto de que las actividades biológicas y geológicas están integradas, mediante interacciones complejas que ocurren entre sistemas bióticos y abióticos en un amplio rango de escalas espaciales y temporales (Nealson y Ghiorse 2001). Así, las aproximaciones geobiológicas abordan las complejas interacciones entre la biosfera y la geósfera (Nealson y Ghiorse 2001). Una de

las sub-disciplinas que actualmente contribuyen al campo geobiológico es la denominada “biogeomorfología”, rama de la geomorfología que hace foco en la interacción entre procesos geomorfológicos y ecológicos (Viles 1988a). Este campo, también reciente, se basa en la premisa de que la distribución, abundancia y función ecológica de especies están a menudo relacionadas con la geomorfología; mientras que de manera recíproca, la morfología del paisaje puede ser alterada por estas especies debido a su impacto sobre los procesos geomorfológicos. La mayor parte de la información generada hasta el momento refleja principalmente la naturaleza del ligamiento recíproco entre los procesos geomorfológicos y ecológicos (ver Naylor et al. 2002, Naylor 2005). Estos estudios exploraron una gran variedad de ambientes y organismos, y algunos ejemplos de ellos pueden ser el rol de: líquenes en la erosión de rocas sedimentarias (Carter y Viles 2004); marismas como amortiguadoras de la energía de olas (Möler et al. 1999); bivalvos, moluscos y equinodermos como agentes de la erosión de rocas sedimentarias en playas (Vita-Finzi y Cornelius 1973, Kleeman 1996, Andrews y Williams 2000); diques construidos por castores en las tasas de sedimentación (Butler y Malanson 1995). De esta forma, existe una amplia gama de aproximaciones y objetos de la investigación en biogeomorfología que intentan establecer conexiones entre sistemas bióticos y geomorfológicos; refiriéndose y definiendo un conjunto de procesos como bioerosión, bioconstrucción, bioestabilización, y bioprotección.

Las marismas, así como el resto de las zonas intermareales, son ambientes altamente dinámicos que suelen responder rápidamente a cambios en las condiciones ambientales (Adam 2002). Usualmente se definen como áreas vegetadas en costas protegidas de climas templados (Chapman 1960), las cuales se desarrollan entre el nivel medio de mareas altas ordinarias y el nivel medio de mareas altas extraordinarias. Durante

el último siglo las marismas han sido objeto de muy diversos estudios acerca de su funcionamiento ecológico (Ranwell 1972, Chapman 1960, Jefferies y Davy 1979, Pomeroy y Wiegert 1981, Adam 1990, Allen y Pye 1992, Bertness 1999, Bortolus e Iribarne 1999, Weinstein y Krieger 2000, Bortolus et al. 2002). Asimismo, su dinámica geomorfológica ha sido objeto de un gran número de investigaciones (Pethick 1992, Allen y Pye 1992, Perillo et al. 1996, Allen 2000, Hughes y Paramor 2004, van del Wal and Pye 2004, Wolters et al. 2005). Los escasos estudios focalizados en la interacción biota-geomorfología dentro de marismas tuvieron por objetivo primario la relación entre la vegetación y la geomorfología (Garófalo 1980, Letsch y Frey 1980, Zeff 1988, Allen y Pye 1992, Allen 2000, Marani et al. 2003). Sin embargo, algunos trabajos recientes muestran que los animales bioturbadores pueden tener algún impacto indirecto en la geomorfología de marismas ya sea por su efecto disminuyendo la supervivencia de plantas (Hughes 1999) o por afectar las características físicas y movilidad del sedimento (Letsch y Frey 1980, Talley et al. 2001). Dos grupos de organismos suelen diferenciarse por el efecto geomorfológico que se les atribuye en marismas: por un lado la vegetación se ha relacionado principalmente a los procesos de depositación de sedimento que llevan luego a la acreción y crecimiento de la marismas (Yapp et al. 1917, Allen y Pye 1992, Allen 2000), y por otra parte muchos animales (particularmente los denominados “bioturbadores”) son generalmente relacionados con procesos de remoción de sedimentos que generarían erosión (Letsch y Frey 1980, Hughes 1999, Talley et al. 2001, Paramor y Hughes 2004). Actualmente, el problema de incorporar las posibles interacciones entre el funcionamiento ecológico y geomorfológico de estos sistemas intermareales está generando intensas discusiones (Adam 2002, Murray et al. 2002, Hughes y Paramor 2004, Wolters et al. 2005), en las que se destaca la necesidad de generar estudios base para predecir el posible abanico

de interacciones operando a diferentes escalas (Allen 2000, Hughes 2001, Murray et al. 2002, van del Wal y Pye 2004, Wolters et al. 2005). Sin embargo, debido a las diferencias regionales y demás contingencias entre distintas marismas la generalización de estos procesos es difícil de lograr (Wolters et al. 2005).

Tomando principalmente como área de estudio las marismas dentro del estuario de Bahía Blanca, esta tesis se halla enmarcada dentro de un programa de investigación más general, el cual intenta comprender los procesos físicos y biológicos que regulan la dinámica ecológica y geomorfológica de las marismas presentes en el Atlántico Sudoccidental. En este contexto, el objetivo principal de la presente tesis fue investigar los procesos biogomorfológicos que operan en un tipo particular de marismas presentes en estas costas. Entendiéndose por estos procesos tanto a aquellas actividades biológicas que producen efectos directos o indirectos en la dinámica geomorfológica de la marisma, como a los efectos que la geomorfología del ambiente produce en el funcionamiento ecológico. Particularmente, los trabajos para la presente tesis se desarrollaron en marismas dominadas por la planta halófito *Sarcocornia perennis* (Miller) A. J. Scott, y por el cangrejo cavador *Chasmagnathus granulatus* Dana (ver sección Área de estudio). Los muestreos y experimentos se centraron en los efectos de este cangrejo bioturbador y de su interacción con *S. perennis* en la dinámica y características geomorfológicas dentro de la zona intermareal, y en sus consecuencias sobre los otros organismos que componen la comunidad. Particularmente se trabajó con una serie de hipótesis que serán abordadas en cada capítulo: (1) La actividad de bioturbación en marismas dominadas por *S. perennis* es dependiente de las condiciones ambientales del área afectada, y esta actividad puede afectar el balance sedimentario de estos ambientes; (2) Las interacciones y actividad biológica pueden modular –interactuando con procesos físicos- la dinámica geomorfológica de estas

marismas; y (3) los procesos biogeomorfológicos que ocurren en las marismas vegetadas por *S. perennis* afectan la estructura y funcionamiento de la comunidad bentónica de la marisma.

Cada capítulo de esta tesis posee el formato general de un artículo científico, incluyendo introducción, materiales y métodos, resultados, discusión, tablas y figuras. Por razones prácticas, el área general de estudio se halla descrita una sola vez en la sección siguiente a esta Introducción general, ya que todas las tareas de campo fueron realizadas en un mismo tipo de marisma dentro del estuario de Bahía Blanca. Luego, dentro de cada uno de los capítulos, una breve sección detalla las áreas de estudio específicas en las que se realizaron las observaciones, muestreos y/o experimentos para cada caso. De la misma manera, siguiendo a la descripción general del área de estudio, se detallan las generalidades de los procedimientos estadísticos, y luego en el desarrollo de los capítulos se describen los análisis realizados para evaluar las hipótesis allí planteadas. A pesar de estas secciones que intentan descripciones generales comunes a toda la tesis, en cada capítulo se intentó mantener un mínimo de independencia lógica y por ello algunas descripciones tal vez resulten repetidas en cada capítulo. La literatura citada durante la tesis se encuentra en una única sección final con el fin de evitar su repetición dentro de los capítulos. Esta introducción presenta de manera resumida el marco teórico general que contiene a la tesis, y se resume además la estructura y contenido de cada capítulo.

En el Capítulo I se evalúa y cuantifica el aporte de la actividad de cangrejos al balance sedimentario de la marisma y de la planicie de marea circundante. Se investigó la importancia relativa de la actividad de excavación por cangrejos en microambientes sujetos a diferentes condiciones hidrológicas dentro de la marisma y planicie. En particular se evaluaron para esos micrositios, las tasas de atrapamiento de sedimentos en cuevas, las tasas

de remoción de sedimento durante el excavado, las tasas de transporte de sedimento a partir del sedimento excavado, y se calculó el balance neto de sedimento para cada micrositio y durante diferentes estaciones del año. La discusión en este capítulo se centra en los posibles efectos de la actividad biológica en el balance sedimentario y movilidad de sedimentos intermareales, particularmente resaltando como esos efectos pueden variar entre zonas gobernadas por diferentes condiciones ambientales, y con diferentes intensidades de actividad.

En el Capítulo II se exponen aspectos ecológicos de la interacción entre *Sarcocornia perennis* y *Chasmagnathus granulatus* y se evalúa el rol de esa interacción en la formación de una de las estructuras fisiográficas más comunes en marismas (i.e., cuencos salinos) generada por erosión superficial de la marisma (Pethick 1974, Allen 2000). En primer término se evaluó la distribución espacial de las plantas en la marisma y la relación entre la distribución de plantas y cangrejos. Además, se investigaron los mecanismos que regulan la interacción entre plantas y cangrejos, particularmente se consideró el efecto de las plantas en la colonización de la marisma por cangrejos y el efecto posterior de la actividad de los cangrejos en el desarrollo de las plantas. Finalmente, se evaluó el rol de las interacciones entre plantas y cangrejos en la formación de cuencos salinos en la marisma.

En el Capítulo III se evalúan los efectos directos e indirectos de la actividad de cangrejos en el crecimiento y formación de otra de las características fisiográficas distintivas de marismas (i.e., canales de marea), cuyo crecimiento tierra adentro constituye un mecanismo común de erosión de marismas (Allen 2000). Se investigó el efecto directo de la actividad de excavado en las tasas de crecimiento de canales, realizando mediciones de la tasa de crecimiento de canales en relación a la actividad de cangrejos y experimentos de exclusión de cangrejos en las cabeceras de los canales. Además se evaluó

experimentalmente el efecto indirecto de la actividad de cangrejos (i.e., mediado por la formación de cuencos salinos) en el establecimiento de nuevos canales de marea en la superficie de la marisma. En este capítulo se discute el rol de la actividad biológica en la erosión de la marisma debida al crecimiento y formación de canales de marea. Además, sumado a los procesos evaluados en el Capítulo II, se discute cómo la actividad biológica puede afectar directa e indirectamente la geomorfología en estas marismas, debido al efecto que la biota podría tener en el desarrollo de las dos geoformas más comunes en marismas (i.e., cuencos salinos y canales de marea).

En el Capítulo IV se evalúa el efecto de una de las estructuras generadas como resultado de la acción biológica en la estructura de la comunidad bentónica de la marisma. Se evaluó cómo los cuencos salinos generados por la interacción planta-cangrejo pueden introducir heterogeneidad ambiental en la marisma; y cómo esa heterogeneidad produciría cambios en la distribución y abundancia de organismos bentónicos. Adicionalmente, se exploró el efecto que los cambios la abundancia de organismos bentónicos pueden tener en el uso de hábitat por aves predadoras. En este capítulo se discute la importancia de la heterogeneidad ambiental –biológicamente generada- en la estructuración de comunidades y de los procesos biogeomorfológicos como generadores de heterogeneidad.

Descripción general del área de estudio.

Las tareas de campo de esta tesis se realizaron enteramente en marismas ubicadas dentro del Estuario de Bahía Blanca (Fig. 1). Este estuario ocupa un área total de 2.300 km², de los cuales 410 km² corresponden a islas y 1.150 km² corresponden a planicies de marea (Perillo y Piccolo 1999). Es un sistema mesomareal (mareas de hasta 4 m de amplitud, Perillo y Piccolo 1999) con ríos de baja descarga cubierto por grandes planicies de marea y marismas bajas dominadas por *Spartina alterniflora*. Estas planicies, marismas e islas están separadas por redes de canales de marea de diversos órdenes (Fig. 1), y los canales mayores tienen direcciones NO-SE como dominantes. Las marismas presentes en climas áridos o semiáridos alrededor del mundo, son a menudo dominadas por plantas suculentas de la familia Chenopodiaceae (Chapman 1960, Adam 1990), y las ubicadas dentro del estuario de Bahía Blanca no son la excepción (Isacch et al. 2006). Marismas de gran extensión (un total de 20.300 ha, Isacch et al. 2006) y niveles de inundación medio dentro del estuario son dominadas por la planta halófila *Sarcocornia perennis* (Chenopodiaceae, conocida previamente como *Salicornia ambigua*) (Isacch et al. 2006). Esta es una planta con baja capacidad de entrapamiento de sedimentos, en comparación con las especies - comunes en marismas - del género *Spartina* (Lambert 1964, Ranwell 1972, Leonard y Croft 2006), y generalmente es considerada una planta pionera en la sucesión vegetal de marismas alrededor del mundo (Davy et al. 2006). Particularmente, la marisma donde se realizaron las tareas de campo (Fig. 2) es una marisma media vegetada exclusivamente por *S. perennis* (4,5 km², se encuentra en las inmediaciones de la ciudad de Bahía Blanca, en la zona interna del estuario cerca de su cabecera, Fig. 2), donde las plantas se distribuyen espacialmente formando clones generalmente circulares de diferentes diámetros y estados de desarrollo (Fig. 3), debido a que luego de alcanzado cierto tamaño

las plantas ya no pueden ser reconocidas como un clon, se utilizará el término más genérico de “parche” para referirse a los agregados circulares de plantas. Las planicies de marea abiertas, las cabeceras y laterales de los canales de marea y la mayor parte del área interna de las marismas están dominados por el cangrejo cavador *Chasmagnathus granulatus*; el macroinvertebrado cavador dominante en las planicies de marea y marismas del Atlántico Sudoccidental (Spivak et al. 1994, Iribarne et al. 1997, Bortolus e Iribarne 1999, Botto et al. 2006). La marisma media dominada por *S. perennis* es también habitada por el cangrejo cavador *Chasmagnathus granulatus* cuyas cuevas se encuentran debajo de las plantas y dentro de los parches de *S. perennis*, no encontrándose cuevas en los espacios entre parches (Perillo y Iribarne 2003a, b). Durante el desarrollo de cada capítulo se expondrá con mayor detalle los aspectos de la biología y ecología de estas especies dominantes pertinentes a cada problema abordado. Desde el punto de vista físico, la marisma presenta una topografía muy suave de escasa pendiente, esto hace que el viento sea el factor preponderante en la regulación del hidropérido de la marisma causando desviaciones de la marea astronómica. Vientos del Norte y Noroeste (con velocidades promedios de 24 km h^{-1}) que soplan el 40 % del año (Piccolo y Perillo 1999), tienden a retirar el agua de la marisma. Con menor frecuencia vientos del S y SE generan el efecto opuesto, mientras que los vientos del SO tienen un efecto particular cuando soplan con marea alta, produciendo una sobreelevación similar a los vientos S y SE, mientras que en marea baja el efecto es despreciable. El principal aporte de agua dulce esta dado por las precipitaciones que alcanzan unos 650 mm año^{-1} . Los bordes marisma-planicie de marea están representados por un gran número de canales de marea cuyas cabeceras se distribuyen con una separación media de 10 m (Fig. 4, Minkoff et al. 2006). Las cabeceras de estos canales presentan un ancho de hasta 1 m y entre 3 y 30 cm de profundidad y los canales crecen desarrollando meandros con longitudes

de entre 5 y 50 m (Minkoff et al. 2006). Estos canales son tributarios de otros mayores que también quedan expuestos durante la marea baja y en la superficie de la marisma se pueden reconocer sus cuencas de drenaje (i.e., área de la superficie de la marisma que descarga hacia el canal durante la fase bajante de la marea). Estas cuencas aparecen en este tipo de marismas como áreas generalmente sin vegetación, levemente deprimidas (obs. pers.) de formas y tamaños diversos (Minkoff et al. 2006) y densamente excavadas por cangrejos.

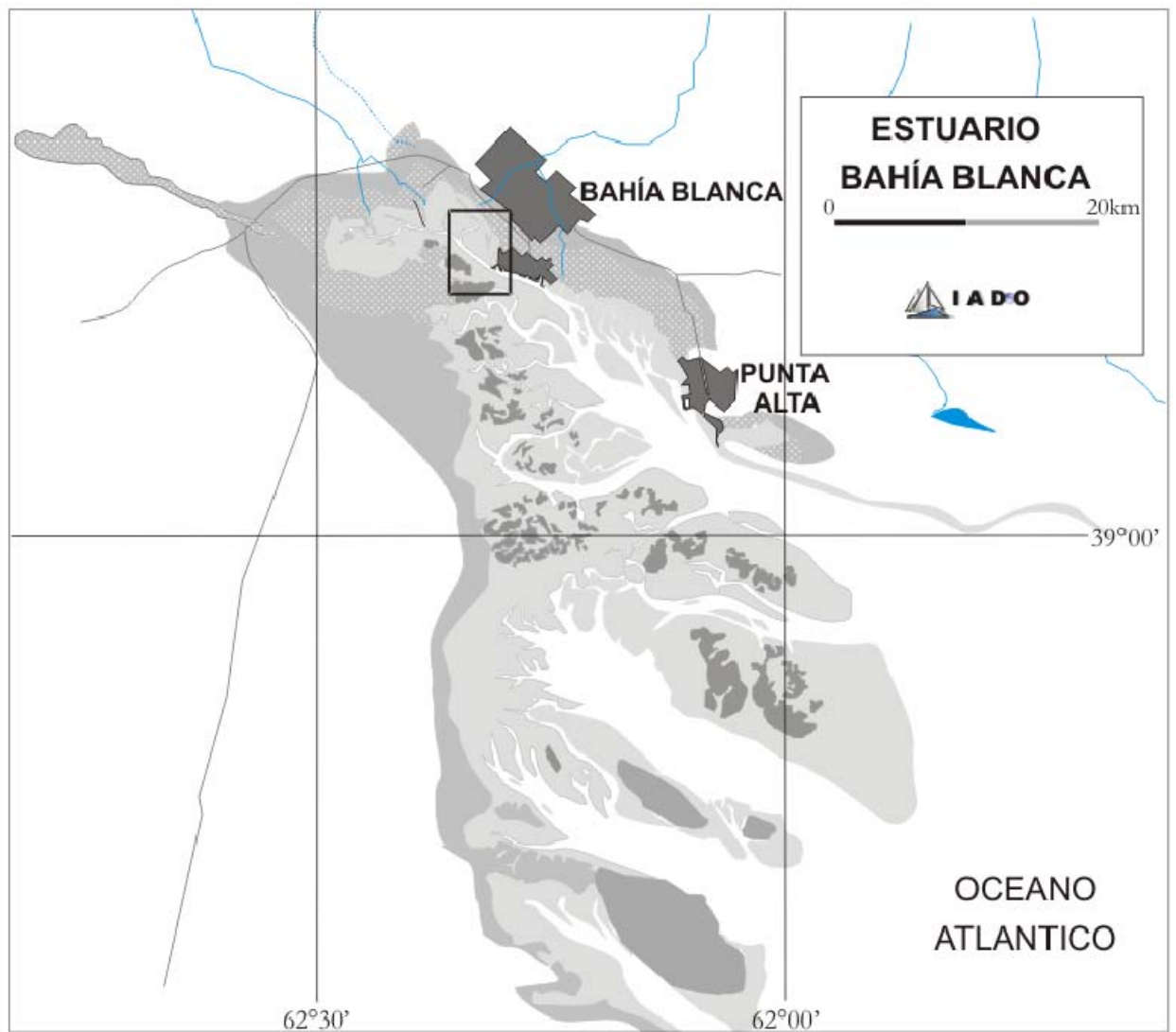


Figura 1. Mapa del Estuario de Bahía Blanca mostrando la ubicación de las marismas estudiadas (recuadro negro).

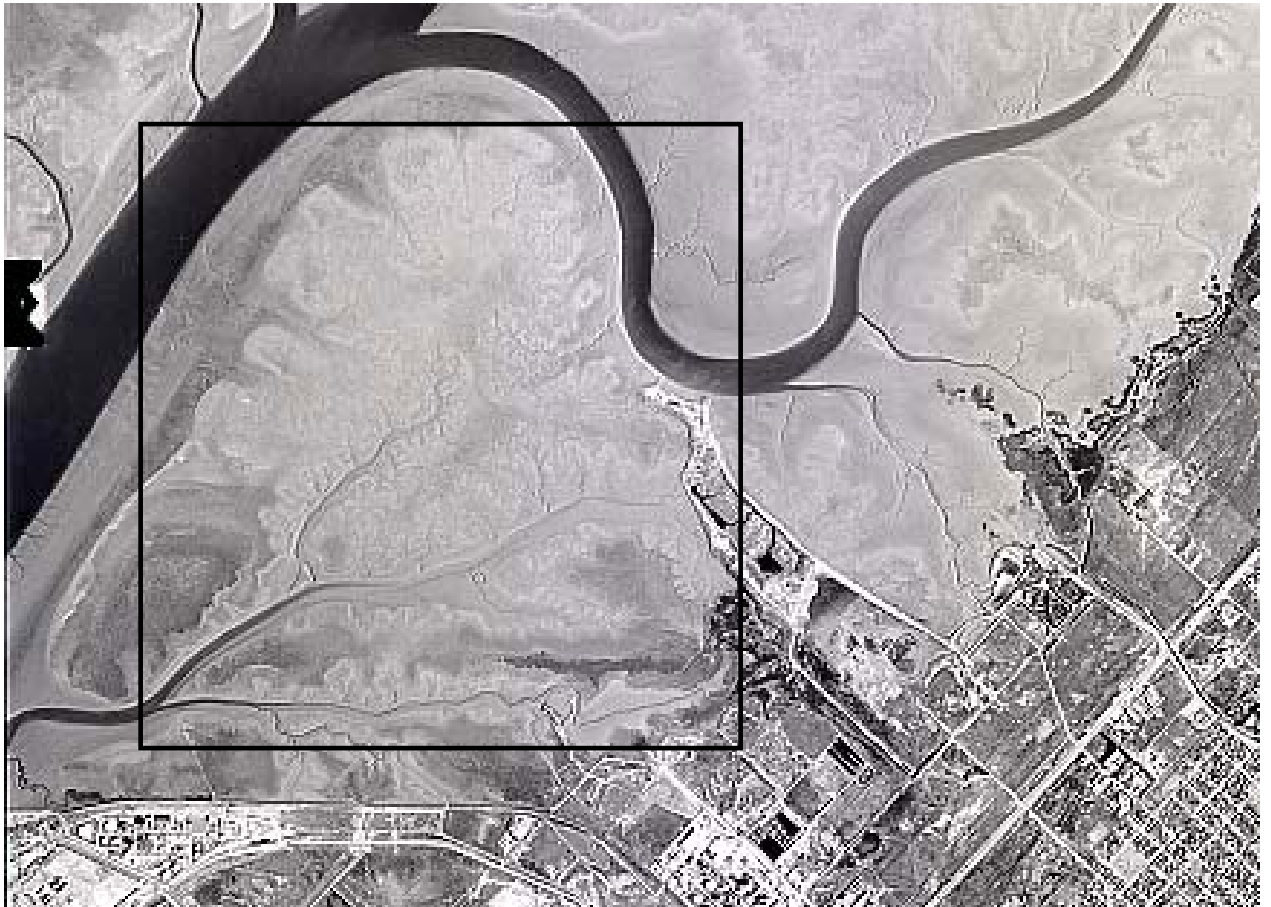


Figura 2. Fotografía aérea mostrando la marisma dominada por *Sarcocornia perennis*, nótese los bordes densamente surcados por pequeños canales de marea. El recuadro negro muestra la marisma en la que se realizaron los experimentos y mediciones de campo.

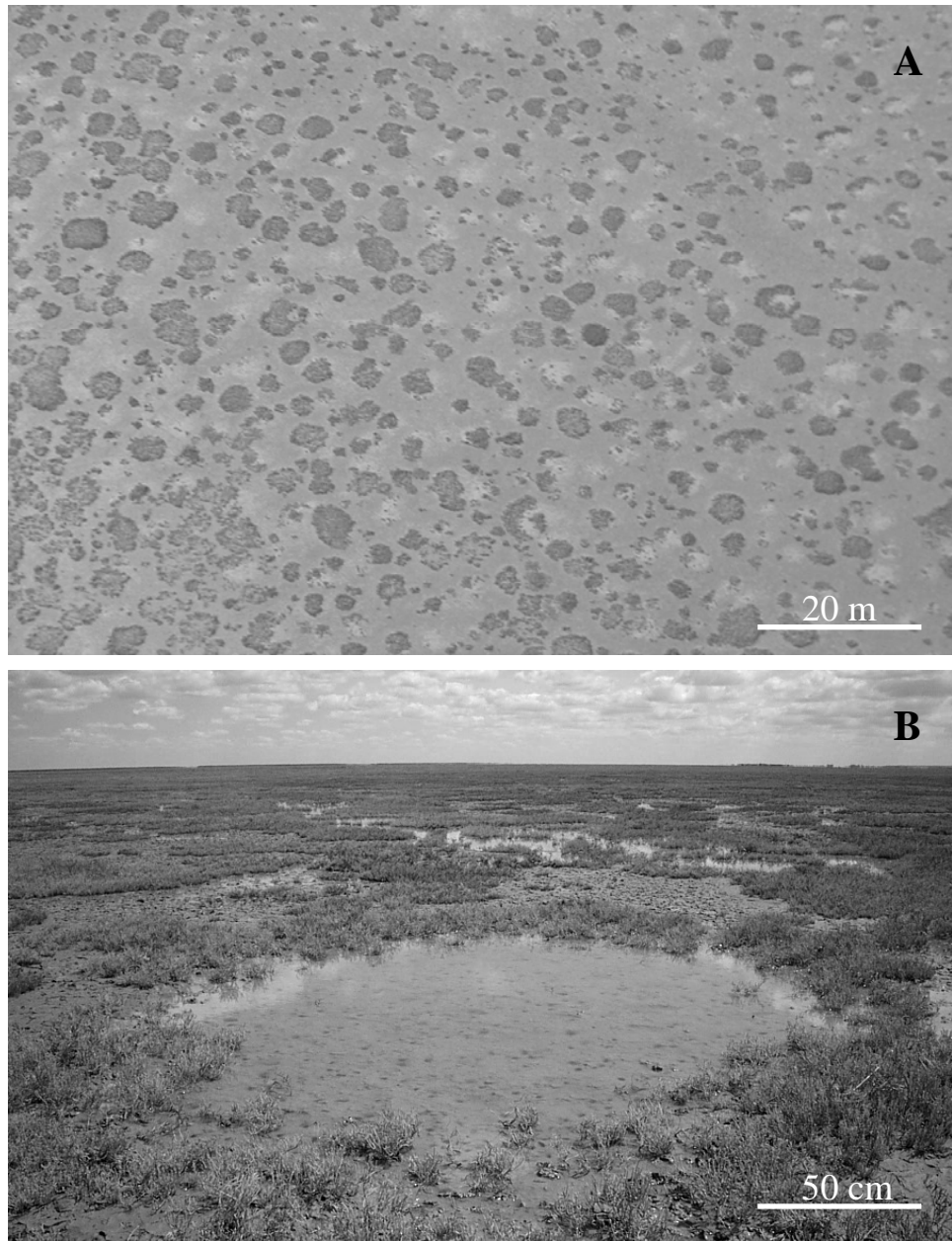


Figura 3. (A) Fotografía aérea de la marisma (aproximadamente 50 m de altura) mostrando la distribución espacial de *Sarcocornia perennis* en forma de parches circulares de diferentes tamaños y, (B) detalle de un parche de *S. perennis*, nótese la acumulación de agua en el interior del círculo; y la presencia de cuevas de cangrejos en el interior del parche y debajo de las plantas.

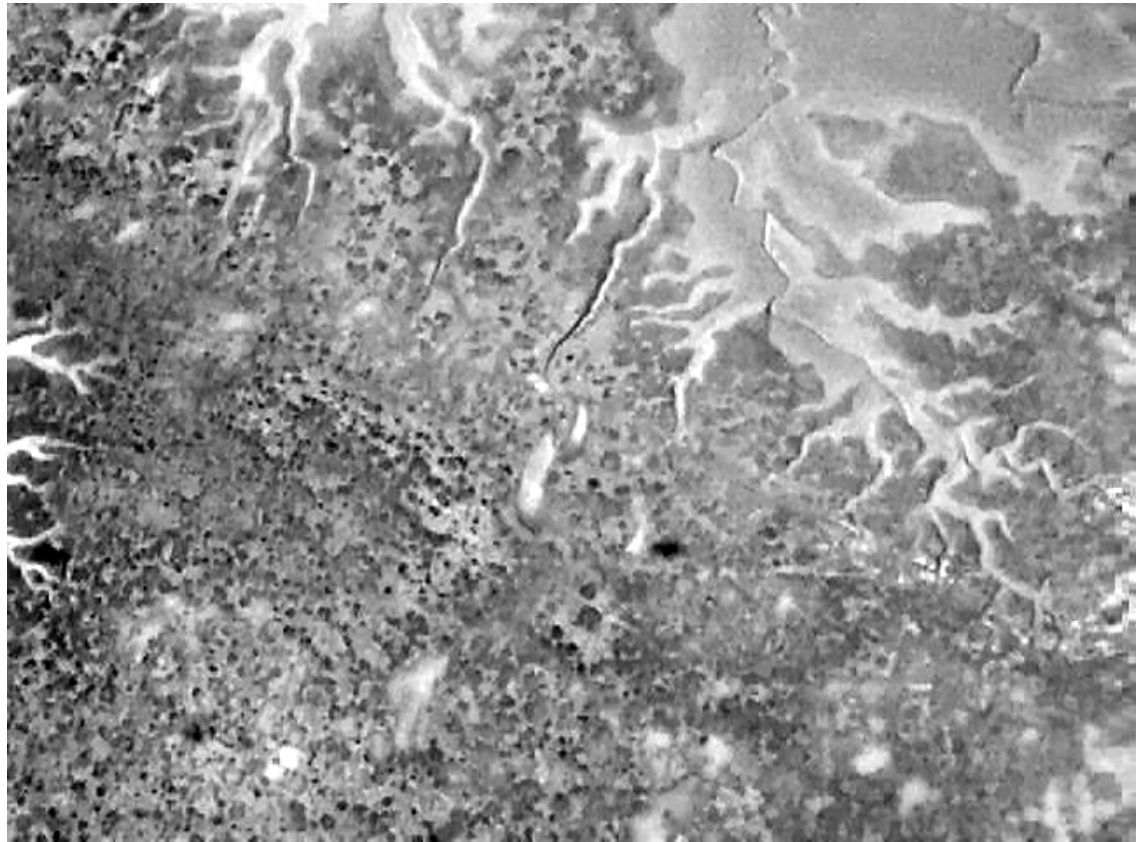


Figura 4. Fotografía aérea de la marisma (150 m de altura) mostrando el detalle del borde marisma-planicie de marea surcado por una red dendrítica de canales de marea. Los puntos y círculos negros corresponden a parches de *Sarcocornia perennis*, las zonas claras en la superficie son áreas de sedimento desnudo.

Generalidades del análisis de datos y diseño experimental.

Trabajos recientes destacan la necesidad de generar información contrastable entre los diversos sistemas de estudio utilizados para las investigaciones en biogeomorfología (Murray et al. 2002, Naylor 2005). La ausencia de este tipo de datos hasta el presente hace casi imposible la generalización de los resultados obtenidos respecto del rol de los organismos como agentes biogeomorfológicos (Murray et al. 2002). En ese contexto, y con el fin de aumentar el rigor metodológico de la investigación de campo en biogeomorfología, se propone actualmente (Naylor et al. 2002, Carter y Viles 2004, Naylor 2005) la utilización de la metodología de uso común y probada eficiencia en ecología. Esta metodología contempla diseños robustos, repetibles y asigna gran importancia al número e independencia de réplicas de las variables medidas, y al diseño de experimentos que permitan la explicación de los mecanismos generadores de algún patrón observado (Underwood 1997). En este último sentido, referido al diseño experimental, cabe destacar que entre las inquietudes de la investigación ecológica está la identificación de procesos que expliquen patrones de distribución espacial y temporal. Los trabajos ecológicos descriptivos contribuyeron a la documentación de esos patrones así como los trabajos experimentales suelen ser el mejor modo de evaluar los procesos y mecanismos que los generan (Hairston 1992). Estas dos metodologías de estudio son complementarias y cada una otorga validez a la otra. Durante el desarrollo de los capítulos de la presente tesis la detección de patrones se antepondrá a la realización –de ser esto posible– de experimentos que intenten elucidar los procesos que generan esos patrones.

El tratamiento estadístico de los datos obtenidos en muestreos y experimentos de la presente tesis fue realizado procurando obtener la mayor robustez posible. En ese sentido los muestreos y experimentos fueron siempre uni- o bi-factoriales (Underwood 1997). Para

el caso de comparaciones de grupos de datos dentro de un factor con solo dos niveles se utilizó test de t (Zar 1999), la homogeneidad de varianzas entre grupos de datos fue evaluada utilizando el test de Cochran (Underwood 1997), si la hipótesis nula de homogeneidad de varianzas fuera rechazada se intentaron transformaciones lineales y monótonicas de los datos siguiendo a Underwood (1997). En el caso de lograr homocedasticidad entre grupos de datos se testeó su normalidad utilizando el test de Shapiro-Wilk (Zar 1999). En el caso de lograr no lograr homocedasticidad con datos distribuidos normalmente se utilizó el test de t para varianzas desiguales (Zar 1999), y si los datos no cumplieron con ninguno de los supuestos (i.e., normalidad y homocedasticidad) se utilizó el test no-paramétrico de Mann-Whitney (Conover 1980). Para analizar las hipótesis nulas de ausencia de diferencias entre grupos de datos dentro de un factor con tres o más niveles se utilizó análisis de la varianza ANOVA (Zar 1999). Este análisis también es paramétrico y los grupos de datos deben cumplir con los supuestos de homocedasticidad y normalidad, para testear ambos supuestos se utilizaron los test mencionados anteriormente. De no cumplirse estos supuestos se realizaron transformaciones lineales usuales siguiendo a Underwood (1997), testeando que las mismas fueran monótonicas. Si aún utilizando transformaciones no se logró homocedasticidad se utilizó el test no-paramétrico de comparación de medianas Kruskal-Wallis (Conover 1980) en reemplazo del ANOVA. Para los casos en los que las comparaciones fueron entre grupos de datos de más de un factor (i.e., comparaciones múltiples) y más de dos niveles por factor se utilizaron ANOVAs con tantas vías como factores fueran comparados. En todos los diseños de este tipo se utilizaron niveles fijos (no-aleatorios) para los factores considerados (Zar 1999). Los supuestos de este análisis fueron testeados como se mencionó anteriormente. Test LSD de comparaciones múltiples (Day y Quinn 1989) fueron realizados para aquellos términos de

interacción significativa dentro de los ANOVA. Siempre los niveles de significancia de los test de LSD fueron sometidos a ajustes de Bonferroni de manera de controlar y fijar la probabilidad de cometer error de Tipo I debido al gran número de contrastes (Underwood 1997). En el caso de encontrar interacciones significativas entre factores, los efectos principales de los factores que componían dicha interacción no fueron tenidas en cuenta para las comparaciones múltiples, dado que la ocurrencia de interacción indica que los factores implicados no son independientes (Underwood 1997), para esos casos se utilizaron comparaciones planeadas solo entre los términos de interacción de interés utilizando el test de LSD.

Capítulo I

Efecto del cangrejo cavador *Chasmagnathus granulatus* en el balance sedimentario de planicies de marea y marismas del Atlántico SO

1. Introducción

La actividad biológica tiene efectos importantes en la estructura de sedimentos terrestres, marinos e intermareales, estabilizando o desestabilizando estos ambientes (Meysman et al. 2006). Por ejemplo, en sistemas marinos e intermareales, los organismos meiofaunales secretan mucus mientras se alimentan (p.e., Riemann y Schrage 1983, Klause 1986), y otros organismos producen una capa de materia orgánica en las paredes de sus cuevas que aumenta la cohesión del sedimento (p.e., Aller 1983, Watling 1991). Estos procesos de bioestabilización afectan la resistencia del sedimento aumentando la cohesión generalmente mediante la secreción de polímeros (Dade et al. 1991, Paterson 1997). Sin embargo, la desestabilización de sedimentos cohesivos puede ser promovida por la bioturbación ejercida por la macrofauna, que afecta la porosidad y permeabilidad del sedimento (Widdows et al. 1998). Así, la actividad biológica puede estabilizar o desestabilizar los sedimentos intermareales, puede afectar el transporte del sedimento (p.e., Nowell et al. 1981, Wood y Widdows 2002) y eventualmente la geomorfología de estos ambientes (Murray et al. 2002).

Entre los procesos biológicos, la actividad de excavado (p.e., construcción y mantenimiento de cuevas) puede afectar la erosión de sedimentos, su transporte, y los patrones de sedimentación (p.e., Cadée 2001). Una cueva puede ser una excavación temporal hecha por un organismo mientras se mueve a través del sedimento o mientras se asienta desde la columna de agua (p.e., Jones y Jago 1993). En ambos casos, la construcción de cuevas afecta significativamente la estructura del sedimento ya que la naturaleza cohesiva de la matriz orgánica del sedimento es destruida durante este proceso (Jumars y Nowell 1984a). Las especies cavadoras activas pueden aumentar las tasas de erosión y la movilidad del sedimento, particularmente cuando ocurren en altas densidades

(Posey 1987, Talley et al. 2001). Durante la construcción de cuevas, estos organismos transportan sedimentos profundos a la superficie, donde estarán disponibles para el transporte por corrientes (Murray et al. 2002). Por otro lado, muchos decápodos intermareales construyen sus cuevas con entradas en forma de embudo, que permanecen abiertas facilitando el atrapamiento de materia orgánica y sedimento (p.e., Nowell et al. 1981, Suchanek 1983, Botto e Iribarne 2000, Botto et al. 2006). Además, es esperable que la actividad de bioturbación tenga diversas consecuencias dependiendo de las condiciones hidrodinámicas del sitio donde ocurre esta actividad (ver Murray et al. 2002). Así, en los hábitats en donde la energía del flujo de agua es baja, es de esperar que las cuevas de animales produzcan atrapamiento neto de sedimentos; mientras que en los hábitats con altas energías de flujo, las tasas de remoción de sedimentos podrían ser incrementadas por la actividad de bioturbación.

En los estuarios y bahías del Atlántico SO, las planicies de marea y las marismas vegetadas por especies de *Spartina* y *Sarcocornia* son dominadas por el cangrejo cavador *Chasmagnathus granulatus* (Spivak et al. 1994, Iribarne et al. 1997, Bortolus e Iribarne 1999, Iribarne et al. 2005). Este cangrejo construye cuevas de hasta 10 cm de diámetro (Iribarne et al. 1997, Botto e Iribarne 2000) que alcanzan hasta 1 m de profundidad en la marisma (Iribarne et al. 1997). En la marisma, los cangrejos son mayormente herbívoros, a diferencia de lo que ocurre en las planicies de marea, donde tienen hábitos detritívoros (Iribarne et al. 1997). Sus cuevas permanecen abiertas durante los períodos de marea alta y el sedimento dentro de las mismas presenta alto contenido de la materia orgánica y altas abundancias de organismos meiofaunales (Iribarne et al. 1997, Botto e Iribarne 2000). Además, en las planicies de marea, las cuevas actúan como trampas pasivas de sedimento y detritos (Botto e Iribarne 2000, Botto et al. 2006). Dependiendo de su morfología (p.e.,

entradas en forma de embudo o entradas tubulares), estas cuevas entrapan mayor cantidad de material suspendido o de material transportado como carga de fondo respectivamente (Botto et al. 2006). Las entradas en forma de embudo de las cuevas y la rugosidad generada en el sedimento son responsables de este efecto de entrapado (Botto et al. 2006). Los cangrejos remueven grandes cantidades de sedimento (hasta $5 \text{ kg} \cdot \text{día}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$; Iribarne et al. 1997) mientras construyen y mantienen sus cuevas, depositando el sedimento removido en forma de montículos cerca de la entrada de sus cuevas (Botto e Iribarne 2000) y exponiéndolo así a la erosión (Murray et al. 2002). Así, dada la gran diversidad de hábitats en la que esta especie puede ocurrir, es posible evaluar las relaciones entre la actividad de excavado y las condiciones ambientales dominantes en términos de la movilidad de sedimentos.

Investigar la importancia relativa del entrapado y remoción de sedimentos promovidos por *Chasmagnathus granulatus* en hábitats sujetos a diferentes condiciones hidrológicas constituyó el principal objetivo de este capítulo. Con este propósito (1) se evaluó la distribución, arquitectura y la densidad de cuevas cangrejo en diferentes hábitats intermareales habitados por los cangrejos, (2) se cuantificó el entrapado de sedimento en cuevas de cangrejos en los diferentes hábitats, (3) se cuantificó la cantidad de sedimento que es transportado debido a la actividad de cangrejos, y (4) se estimó el balance neto entre el sedimento entrapado y transportado debido a la actividad de cangrejos en los diferentes hábitats.

2. Materiales y métodos

Area de estudio

Las tareas de campo se realizaron en la marisma descrita en la sección “Descripción del área de estudio” y en las planicies de marea que circundan la marisma. Con el fin de contrastar el efecto de la actividad del cangrejo en el balance sedimentario en microhábitats dentro de la zona intermareal sujetos a diversas condiciones hidrodinámicas, cuatro tipos de microhábitats fueron caracterizados en términos de su velocidad media de corriente usando un medidor de corriente manual (situado 10 cm por encima del fondo; precisión $0.5 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$), veinte lecturas independientes fueron realizadas durante la primera hora de la marea bajante en cada hábitat. Así, los hábitats seleccionados fueron: planicies de marea abiertas (velocidad de corriente durante mareas regulares: $x = 10 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$, $de = 3$, $n = 20$; de aquí en adelante indicado como ‘planicie’), marisma interna ($x = 8 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$, $de = 3.5$, $n = 20$; llamado ‘marisma’), fondos de canales de marea (entre 1 y 3 m corriente abajo desde la cabecera del canal; $x = 40 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$, $de = 8$, $n = 20$; llamado ‘canal’), y cuencas de drenaje de canales de marea (áreas no vegetadas de la marisma que drenan hacia canales de marea; $x = 34 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$, $de = 15$, $n = 20$; llamado ‘cuenca’).

2.1. Densidad y distribución de cuevas de cangrejos en el intermareal

Se realizaron relevamientos de campo con el propósito de determinar la distribución espacial de cuevas de cangrejo en los diferentes hábitats hidrodinámicamente definidos (i.e., ‘planicie’, ‘marisma’, ‘canal’, ‘cuenca’). Se determinaron densidades de cuevas y distribución de tamaños usando cuadrados (0.5 m lado) asignados aleatoriamente en todos los sitios ($n = 20$ muestras en cada sitio), se contaron las cuevas dentro de cada cuadrado y se midieron sus diámetros. También se identificaron y cuantificaron las cuevas activas (i.e., cuevas con sedimento recientemente removido, huellas, o presencia de cangrejos). Este muestreo fue realizado durante enero de 2003 y repetido en agosto-2003, enero-2004, y agosto-2004. Estas fechas de muestreo fueron seleccionadas para contrastar el verano,

momento en el que los cangrejos son muy activos, con el invierno cuando los cangrejos presentan menor actividad de excavado (ver Resultados), y permanecen dentro de sus cuevas que sí persisten durante todo el año. La hipótesis nula de ausencia de diferencia en la densidad de cuevas entre hábitats y estaciones fue evaluada con ANOVA de dos vías, considerando hábitats y estaciones como factores fijos (Zar 1999). Los efectos dentro de los factores no fueron considerados ni reportados para los ANOVAs de dos vías cuando fue detectada interacción significativa entre los factores, ya que esta interacción indica que los factores no son independientes (ver Underwood 1997). En el caso de obtener efecto de interacción significativo se realizaron comparaciones planeadas *a posteriori* entre grupos (Underwood 1997). La frecuencia de distribución de tamaños fue evaluada entre hábitats usando el test de Kolmogoroff-Smirnov (Zar 1999). La arquitectura de las cuevas también fue evaluada para cada hábitat, caracterizando las cuevas dentro de las unidades de muestreo en dos categorías: cuevas con entradas en forma de embudo (i.e., profundidad de embudo/diámetro de entrada < 1) y cuevas tubulares (profundidad de embudo/diámetro de entrada > 1 ; *sensu* Botto et al. 2006). La hipótesis nula de ausencia de diferencias entre el porcentaje de cuevas con entrada en forma de embudo entre los diferentes hábitats fue evaluada usando ANOVA (Zar 1999).

2.2. Efecto de las cuevas de *Chasmagnathus granulatus* en el atrapamiento de sedimento

Las cuevas de *Chasmagnathus granulatus* permanecen abiertas durante los períodos de marea alta. Para evaluar el efecto de las cuevas individuales en el atrapamiento de sedimento en sitios sujetos a diferentes condiciones hidrodinámicas, se realizaron imitaciones de cuevas en cada hábitat descrito anteriormente ('marisma', 'canal', 'cuenca', y 'planicie'). Cinco imitaciones de cuevas con entrada en forma de embudo fueron colocadas en el substrato en cada tipo de hábitat (10 cm de diámetro y de 5 cm de profundidad de embudo,

profundidad de embudo/diámetro de entrada = 0.5). Además, cinco imitaciones de cuevas tubulares (5 cm de diámetro y 20 cm de profundidad, profundidad de embudo/diámetro de entrada = 4) fueron insertadas en el substrato en cada tipo de hábitat. En la base del embudo, fue colocado un tubo PVC (4 cm diámetro, 30 cm profundidad) para colectar el sedimento entrampado. Todas las imitaciones fueron colocadas durante marea baja y llenadas con agua del estuario filtrada para evitar la sedimentación por el agua entrante (siguiendo a Botto et al. 2006). El sedimento acumulado en las imitaciones fue colectado después de 2 ciclos de marea (i.e., ~24 h) y el experimento fue repetido en 5 ciclos de marea consecutivos en enero-2003 y otras cinco ocasiones en agosto-2003. El sedimento colectado en las imitaciones fue secado a 60 °C hasta peso constante (~ 5 días) y pesado (precisión 10^{-4} g). La hipótesis nula de no diferencia en la masa del sedimento entrampada entre los diferentes hábitats y tipo de cueva fue evaluada usando ANOVA de dos vías (Zar 1999) independientemente para cada estación del año.

El sedimento entrampado por metro cuadrado y ciclo de marea ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{ciclo de marea}^{-1}$) también fue calculado como

$$TST_i = ST_i \cdot BD_i \quad (1)$$

donde TST es el sedimento total entrampado ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{ciclo de marea}^{-1}$), i representa el tipo de cueva (i.e., tubular o embudo), ST_i es el sedimento entrampado en un ciclo de marea individual para cada tipo de cueva ($\text{g} \cdot \text{imitación de cueva}^{-1} \cdot \text{ciclo de marea}^{-1}$); BD_i es la densidad de cuevas tubulares o en forma de embudo ($\text{cuevas} \cdot \text{m}^{-2}$). Para resolver la ecuación (1) para cada tipo de cueva se usaron técnicas estadísticas de remuestreo (Manly 1998) donde se tomaron independientemente los datos observados de todas las variables medidas para cada microhábitat y estación sin reemplazo. Este procedimiento permite una combinación libre de los valores usados en la ecuación que constituye un buen reflejo de la

variabilidad natural de estos patrones. La hipótesis nula de no diferencia en el sedimento atrapado entre los distintos hábitats y tipos de cueva fue evaluada usando ANOVA de dos vías (Zar 1999) por estación, los grados de libertad utilizados fueron calculados a partir del número de muestras originales, siguiendo una aproximación conservativa (Manly 1998).

2.3. Tasa de remoción de sedimento

El sedimento removido por los cangrejos podría estar disponible para el transporte, ya que los cangrejos depositan este material en la superficie. Así, si en los diferentes hábitats se están depositando diferentes cantidades de sedimento, se podrían producir cambios en la cantidad de sedimento disponible para la erosión. Para explorar esta posibilidad, se determinó la cantidad de sedimento removida por día para cada una de las categorías de cuevas (i.e., forma tubular o de embudo) en todos los tipos de hábitat. Se seleccionaron aleatoriamente y se marcaron (utilizando estacas de acero de 10 cm de alto y 1 mm de diámetro insertadas a 10 cm de las cuevas) veinte cuevas de cada categoría en cada tipo de hábitat. Se colectó (durante marea baja) el sedimento depositado en la entrada de cada cueva, y se lo peso después de secarlo a 60 °C hasta peso constante. Este procedimiento fue repetido para cada cueva durante 3 ciclos de marea en enero-2003 y repetido en agosto-2003. Se calculó la tasa de remoción de sedimento (i.e., peso seco · cueva⁻¹ · ciclo de marea⁻¹) y los valores medios fueron comparados entre hábitats y estaciones usando ANOVA de dos vías (Zar 1999) para ambas categorías de cuevas.

Se calcularon también las tasas de remoción de sedimento por metro cuadrado por ciclo de marea (g · m⁻² · ciclo de marea⁻¹) como

$$SRR_i = SR_i \cdot ABD_i \quad (2)$$

donde SRR es la tasa de remoción de sedimento ($g \cdot m^{-2} \cdot \text{ciclo de marea}^{-1}$), i representa tipo de cueva, SRi es el sedimento removido en un ciclo de marea individual para cada tipo de cueva ($g \cdot \text{cueva}^{-1} \cdot \text{ciclo de marea}^{-1}$) y $ABDi$ es la densidad cuevas activas tubulares o en forma de embudo ($\text{cuevas} \cdot m^{-2}$). Para resolver la ecuación (2) para cada tipo de cueva se utilizaron métodos de remuestreo (Manly 1998) donde se tomaron independientemente los datos de las variables medidas para cada microhábitat y estación sin reemplazo. La hipótesis nula de no diferencia en las tasas de remoción de sedimento entre hábitats y estaciones fue evaluada usando ANOVA de dos vías (Zar 1999) para cada categoría de cueva.

2.4. Sedimento transportado a partir de montículos

Dado que el sedimento removido por los cangrejos es expuesto a la erosión por flujo del agua, se realizó un muestreo de campo para evaluar la proporción del sedimento expuesto por la actividad del cangrejo que es transportado por las corrientes. Se seleccionaron 20 montículos frescos (~15 cm de diámetro y 5 cm de altura) en cada tipo de hábitat, la mitad (10) de estos montículos fueron recogidos y procesados para obtener pesos secos. Los cangrejos correspondientes a los otros 10 montículos fueron extraídos, y se instalaron cajas de exclusión de cangrejos rodeando cada montículo (40 cm de diámetro, cajas de malla plástica de 1 cm insertadas 5 cm en el substrato, 20 cm de alto) para evitar que los cangrejos entren a las cuevas correspondientes y remuevan más sedimento. Después de dos ciclos de marea completos, se colectaron los montículos excluidos dentro de las cajas, para ser secados y pesados según lo descrito previamente. Este experimento fue realizado en enero-2003 y repetido en agosto-2003. Se calculó la diferencia entre los pesos secos de montículos expuestos y no-expuestos a las corrientes de marea, y esto representó la cantidad de sedimento perdido por erosión de montículos. La hipótesis nula de no

diferencia entre el peso seco de montículos expuestos y no-expuestos a las corrientes de marea y los hábitat fue evaluada usando ANOVA de dos vías (Zar 1999) para cada estación.

Otra situación común ocurre cuando los montículos no son expuestos al flujo del agua por varias horas. En este caso se deshidratan y comienzan a agrietarse; formando bloques elipsoidales (Fig. 1, obs. pers.). Estos bloques se encuentran a menudo lejos del área de cuevas donde fueron generados, lo que implica que fueron transportados. Este mecanismo adicional de erosión en el intermareal también fue descrito y comparado entre hábitats. Para estimar la cantidad de sedimento que representan los bloques, se determinó la densidad de bloques en cada hábitat, contando dentro de cuadrados aleatoriamente distribuidos de 0.5 m de lado ($n = 20$ para cada hábitat). Se colectaron veinte bloques en cada hábitat y se procesaron para obtener pesos secos. Para determinar si los bloques generados a partir de los montículos fueron transportados por las corrientes, se marcó la ubicación de 10 bloques en cada hábitat. Una pequeña estaca coloreada (5 cm de alto, 0.5 mm diámetro) fue insertada en el substrato adyacente (0.5 cm) al bloque para indicar la posición inicial del bloque, y una aguja coloreada (1.5 cm de alto, 0.3 mm diámetro) fue insertada en el bloque; cada bloque y su punto de partida fueron marcados con el mismo color para individualizar bloques y posiciones. Después de un ciclo de marea, se localizaron los bloques marcados, se registró la proporción de bloques que sufrieron transporte y la distancia a la estaca correspondiente. Este procedimiento fue repetido durante cuatro ciclos de marea completos en febrero-2003 y otros cuatro ciclos de marea durante agosto-2003. Las hipótesis nula de no diferencia en la proporción de bloques que sufrieron transporte y el desplazamiento medio de los bloques en los diferentes hábitats fueron evaluadas usando ANOVA (Zar 1999).

2.5. Balance entre el sedimento entrampado y removido debido a la actividad de cangrejos

El balance entre sedimento importado (por entrampamiento en las cuevas) o exportado (erosionado de los montículos) fue estimado para cada microhábitat donde los cangrejos habitan y para las dos estaciones contrastantes (i.e., verano e invierno), combinando las ecuaciones (1) y (2) como sigue:

$$NSB_j = (TSTt + TSTf)_j - (SRRt + SRRf)_j \cdot pSE_j \quad (3)$$

donde NSB es el balance neto de sedimento, j representa las combinaciones de microhábitat y estaciones (i.e., ocho combinaciones), $TSTt$ y $TSTf$ representan el sedimento total entrampado para cuevas tubulares y en forma de embudo respectivamente, $SRRt$ y $SRRf$ son las tasas de remoción de sedimento para cuevas tubulares y en forma de embudo respectivamente, y pSE es la proporción de sedimento que fue erosionado de los montículos por las corrientes (ver sección 2.4 “Sedimento transportado a partir de montículos”). Todas estas variables fueron remuestreadas y combinadas aleatoriamente para resolver la ecuación (3), se tomaron independientemente los datos de cada microhábitat, estación y año. Así, el NSB ($g \cdot m^{-2} \cdot \text{ciclo de marea}^{-1}$) fue comparado entre hábitats y estaciones del año usando ANOVA de dos vías.

3. Resultados

3.1. Densidad y distribución de cuevas de cangrejos en el intermareal

Las densidades de cuevas fueron diferentes cuando se compararon los distintos hábitats (ANOVA: $F_{3, 312} = 51.39$, $p < 0.01$). Las densidades fueron mayores en la marisma interna y en las planicies de marea que en las cuencas de drenaje y en los canales de marea, donde fueron registradas las densidades más bajas (Fig. 2A). Las densidades de cuevas

disminuyen en invierno en todos los hábitat analizados (ANOVA: $F_{1, 312} = 31.67$, $p < 0.01$, Fig. 2A). Esta reducción de la densidad de cuevas en invierno ocurrió en todos los hábitats, ya que los efectos de interacción entre hábitat y estaciones no fueron significativos (ANOVA interacción: $F_{3, 312} = 2.05$, $p > 0.05$). El número de cuevas activas también cambió entre los hábitats y estaciones (ANOVA interacción: $F_{3, 312} = 8.96$, $p < 0.01$, Fig. 2B). El número de cuevas activas fue más alto en las marisma y en la planicie de marea que en las cuencas y canales, y el número de cuevas disminuyó durante el invierno, pero esta disminución fue más pronunciada en la marisma (Fig. 2B). La frecuencia de distribución de tamaños de entradas de cuevas también fue diferente entre los hábitats, las cuevas tuvieron entradas más grandes en la planicie de marea que en los otros hábitats (Kolmogorof-Smirnof test: $p < 0.05$; planicie: $x = 10.2$ cm, $de = 3.4$, $n = 305$; canal: $x = 6.5$ cm, $de = 2.9$, $n = 298$; marisma: $x = 6.2$ cm, $de = 3.2$, $n = 312$; cuenca: $x = 6.1$ cm, $de = 2.5$, $n = 322$). El porcentaje de cuevas con entradas en forma de embudo fue mayor en la planicie y en los canales que en las cuencas de drenaje y marisma interna, donde la mayor parte de las cuevas presentaron entradas tubulares (ANOVA: $F_{1, 146} = 147.4$, $p < 0.01$).

3.2. Efecto de cuevas de *Chasmagnathus granulatus* en el atrapamiento de sedimento

La tasa de atrapamiento de sedimento (peso seco \cdot día⁻¹) durante la marea alta para imitaciones de cuevas individuales fue más alta para imitaciones en forma de embudo que para las tubulares en todos los hábitats (ANOVA interacción: $F_{3, 192} = 4.62$, $p < 0.05$, Fig. 3A). Las imitaciones en forma de embudo atraparon más sedimento en los canales y en la planicie de marea que en la marisma y cuencas de drenaje, donde se observan las menores tasas de atrapamiento (Fig. 3A). En contraste, las imitaciones tubulares atraparon la misma cantidad de sedimento en todos los hábitat (Fig. 3A). Cuando estos datos fueron expresados por metro cuadrado (i.e., ecuación (1)), las cuevas con forma de

embudo mostraron tasas de atrapamiento de sedimento más altas que cuevas en forma tubular en las planicies de marea, canales y cuencas; sin embargo, en la marisma no se hallaron diferencias en la cantidad total de sedimento atrapado por metro cuadrado entre las dos formas de cuevas (ANOVA interacción: $F_{3, 192} = 69.42$, $p < 0.01$, Fig. 3B).

3.3. Tasa de remoción de sedimento

La tasa de remoción de sedimento de cuevas individuales con forma de embudo fue más alta en las cuencas de drenaje y en los canales que en la marisma y planicie durante invierno y verano (ANOVA interacción: $F_{3, 232} = 3.32$, $p < 0.05$, Fig. 4A). Además, para este tipo de cuevas la cantidad de sedimento removida por los cangrejos fue significativamente más alta en verano que en invierno (Fig. 4A). Sin embargo, la tasa de remoción de sedimento en cuevas tubulares no fue diferente entre los hábitat (ANOVA: $F_{3, 192} = 2.01$, $p > 0.05$, Fig. 4B) pero fue siempre más alta durante el verano que durante el invierno (ANOVA: $F_{1, 192} = 25.46$, $p < 0.05$, Fig. 4B).

Las tasas de remoción de sedimento ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{ciclo de marea}^{-1}$) para cuevas en forma de embudo fueron más altas en la planicie que en las cuencas, y ambos hábitats registraron tasas más altas que los canales y la marisma (Fig. 4D). Para cuevas en forma de embudo en un mismo hábitat, las tasas de remoción fueron siempre más altas en verano que en invierno (ANOVA interacción: $F_{3, 232} = 4.3$, $p < 0.01$, Fig. 4C), pero la reducción de las tasas de remoción en invierno fue diferente en los diversos hábitats (Fig. 4C). Un patrón similar fue obtenido para las tasas de remoción de sedimento de cuevas tubulares, las tasas fueron más altas en verano que en invierno para todo los tipos de hábitats (ANOVA: $F_{1, 236} = 18.01$, $p < 0.01$, Fig. 4D), y la reducción de estos valores en invierno fue la misma para todos los hábitats. Sin embargo, para este tipo de cuevas, las tasas más altas fueron registradas en la marisma y cuencas de drenaje (ANOVA: $F_{3, 236} = 10.19$, $p < 0.01$, Fig. 4D), dada la mayor

proporción de cuevas tubulares en estos ambientes. Cuando se reagruparon los datos (i.e., tasas de remoción de sedimento por cuevas en forma de embudo y tubulares) usando datos del verano, los dos componentes muestran tasas más altas de remoción en la planicie y en las cuencas (planicie: $x = 2.4 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$, $de = 1.1$, $n = 30$; cuenca: $x = 1.9$, $de = 1.3$, $n = 30$) que en la marisma y canales (marisma: $x = 1.4 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$, $de = 1.0$, $n = 30$; canal: $x = 0.8$, $de = 0.34$, $n = 30$; ANOVA: $F_{3, 236} = 27.96$, $p < 0.01$).

3.4. Sedimento transportado a partir de montículos

Durante verano, el peso seco de los montículos que no fueron expuestos a corrientes fue más alto que el peso seco de los montículos expuestos en las cuencas y canales, pero no se encontró ninguna diferencia entre el peso de los montículos en la marisma y la planicie de marea (ANOVA interacción: $F_{3, 152} = 4.57$, $p < 0.05$, Fig. 5A). Además, los pesos medios de montículos no-expuestos no fueron diferentes entre los hábitats (Fig. 5A). La cantidad total de sedimento transportado a partir de montículos expuestos fue más alta en los canales (61 % del sedimento expuesto fue transportado luego de un ciclo de marea) y en las cuencas (46 %) que en la marisma (12 %) y en la planicie de marea (13 %). Invierno y verano mostraron el mismo patrón (Fig. 5B), cuencas y canales mostraron las diferencias más grandes entre montículos expuestos y no-expuestos a las corrientes (ANOVA interacción: $F_{3, 152} = 3.53$, $p < 0.05$, Fig. 5B); pero en este caso, los porcentajes de sedimento removido aumentaron durante el verano para todos los hábitats (canal = 74 %, cuenca = 71 %, marisma = 24 %, planicie = 25 %).

La densidad de los bloques generados por desecación de montículos fue diferente entre los hábitats (ANOVA: $F_{3, 76} = 22.61$, $p < 0.01$). Las cuencas mostraron una densidad de bloques más alta ($x = 80 \text{ bloques} \cdot \text{m}^{-2}$, $de = 30$, $n = 20$) que los canales ($x = 58.5$, $de = 18$, $n = 20$); las menores densidades fueron registradas en la marisma y planicie de marea

(marisma: $x = 36.2$, $de = 12$, $n = 20$; planicie: $x = 39.3$, $de = 6$, $n = 20$). El peso seco de estos bloques también fue diferente entre los hábitat (ANOVA: $F_{3, 76} = 3.68$, $p < 0.05$). Los bloques fueron más grandes en la marisma ($x = 20.9 \text{ g} \cdot \text{bloque}^{-1}$, $de = 7.98$, $n = 20$) que en los otros hábitat (cuenca: $x = 16.5$, $de = 5.1$, $n = 20$; canal: $x = 14.2$, $de = 4.9$, $n = 20$; planicie: $x = 16.9$, $de = 5.3$, $n = 20$). El desplazamiento neto de los bloques de sedimento fue mayor en las cuencas y los canales (verano; cuenca: $x = 6.9 \text{ cm}$, $de = 3.9$, $n = 40$; canal: $x = 8.9$, $de = 6.1$, $n = 20$) que en la marisma y planicie de marea (marisma: $x = 0.3 \text{ cm}$, $de = 0.48$, $n = 20$; planicie: $x = 0.67$, $de = 0.5$, $n = 20$; ANOVA: $F_{3, 312} = 167.9$, $p < 0.01$). El desplazamiento neto no difiere comparando datos de verano y de invierno (ANOVA: $F_{1, 312} = 2.45$, $p > 0.05$). El porcentaje de los bloques marcados que fueron transportados por las corrientes también fue diferente entre los hábitat (cuenca: $x = 96 \%$, $de = 5$, $n = 4$; canal: $x = 97$, $de = 4.1$, $n = 4$; marisma: $x = 45$, $de = 14.1$, $n = 4$; planicie: $x = 77$, $de = 15$, $n = 4$; ANOVA: $F_{3, 28} = 38.49$, $p < 0.05$).

3.5. Balance entre el sedimento atrapado y removido debido a la actividad de cangrejos

La masa de sedimento importada (por atrapado dentro de cuevas) o exportada (por erosión de los montículos biogénicos) cambió entre los hábitat analizados y entre las estaciones del año (ANOVA interacción: $F_{3, 152} = 26.05$, $p < 0.05$, Fig. 5). En las partes internas de la marisma y en la planicie de marea, el balance fue siempre positivo (Fig. 5). Aproximadamente 380 g de sedimento seco $\cdot \text{m}^{-2}$ fue depositado cada día en cuevas de cangrejos en la marisma, y 1200 g fueron depositados en cuevas en la planicie de marea. En contraste, los fondos de canales de marea y las cuencas de drenaje de estos canales tuvieron balances negativos durante el verano, indicando que los cangrejos promueven la remoción de sedimento (i.e., erosión) en esos hábitat. Entre 10 y 500 g de sedimento seco $\cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}$

⁻¹ fueron exportados de los canales y cuencas de drenaje durante esta estación del año. Sin embargo, este patrón se invierte durante el invierno para estos hábitats: la cantidad de sedimento atrapado en las cuevas es mayor a la cantidad de sedimento exportado desde los montículos, promoviendo así un balance positivo (Fig. 6).

4. Discusión

Los resultados muestran que las cuevas y la actividad excavadora de *Chasmagnathus granulatus* tiene importantes efectos en la movilidad y dinámica de sedimentos intermareales. Esta especie habita todos los microhábitats intermareales analizados en este estudio, pero la arquitectura de sus cuevas cambia entre hábitats. Las cuevas actúan como trampas pasivas de sedimento, pero dependiendo de la combinación entre densidad y arquitectura de cuevas, se generan diferentes tasas de atrapado en los distintos hábitat dentro del intermareal. Al mismo tiempo, la actividad excavadora del cangrejo expone sedimento a las corrientes, principalmente por la formación de montículos biogénicos. Aunque estos montículos están presentes en todos los microhábitats, estos fueron diferencialmente transportados en cada hábitat. El efecto resultante de esta especie en el balance sedimentario también cambia entre hábitats: en los bordes de marisma (i.e., pequeños canales y cuencas de marea), los cangrejos promueven la exportación neta de sedimento, pero en las zonas con baja velocidad de corriente (i.e., en la parte interna de la marisma y en las planicies de marea) los cangrejos promueven el atrapado neto de sedimento.

Estudios anteriores han demostrado el rol de cuevas construidas por invertebrados actuando como trampas pasivas de sedimento (p.e., Nowell et al. 1981, Botto e Iribarne 2000, Botto et al. 2006). Sin embargo, poco se sabe acerca de cómo la plasticidad en la

construcción de cuevas por una misma especie puede afectar las tasas de movilidad del sedimento (ver Botto et al. 2006). Particularmente, se ha mostrado cómo esa plasticidad en la construcción de cuevas de *Chasmagnathus granulatus* afecta el atrapamiento de sedimentos y detritos en planicies de marea del Atlántico SO (Botto e Iribarne 2000, Botto et al. 2006). Los resultados aquí presentados amplían aquellos al resto de las zonas intermareales donde *C. granulatus* habita. Cuevas con entrada en forma de embudo fueron más frecuentes en las zonas intermareales bajas (planicies de marea abiertas y fondos de canales de marea), y el sedimento atrapado en este tipo de cuevas fue dos veces mayor que para cuevas con entradas tubulares. La plasticidad en las formas de alimentación de este cangrejo es probablemente responsable de este patrón. Esta especie es principalmente detritívora cuando ocurre en planicies de marea (Iribarne et al. 1997), y es herbívoro-detritívora dentro de las marismas (Iribarne et al. 1997, Bortolus e Iribarne 1999). Para cuevas construidas en planicies no vegetadas, las entradas en forma de embudo, que son colectoras más eficientes de sedimentos ricos en materia orgánica y detritos de la columna de agua (Botto et al. 2006) pueden aumentar la tasa de detritivoría (Iribarne et al. 1997). De hecho, cuevas con entradas tubulares son más frecuentes dentro de la marisma, donde la actividad detritívora es mayormente reemplazada por la hervivoría sobre tallos y hojas vivas de plantas vasculares (Iribarne et al. 1997, Bortolus e Iribarne 1999).

Dado que la proporción de estas dos arquitecturas de cuevas y las densidades de cuevas cambian entre los hábitats estudiados, la cantidad total de sedimento atrapado por unidad de área cambia en los diversos hábitats. Las planicies tienen relativamente altas densidades de cuevas con alta proporción de cuevas con entradas en forma de embudo, llevando entonces a una alta eficiencia de atrapamiento de sedimentos. Las partes internas de la marisma también muestran altas tasas de atrapamiento de sedimento, pero en ese caso el

mecanismo último parece ser diferente. Cuevas con entradas tubulares (i.e., menor atrapamiento individual) son las más frecuentes en la marisma; pero en este caso, la ocurrencia de plantas puede ayudar en el proceso de atrapamiento. Existe mucha evidencia acerca del rol de la vegetación de marismas en la deposición de sedimentos transportados con las corrientes (Frey y Basan 1985, Leonard y Luther 1995, Leonard y Croft 2006). Así, las altas densidades de cuevas junto con el aumento de deposición promovido por las plantas, pueden explicar las altas tasas de atrapamiento de sedimento en cuevas de la marisma interna. Consecuentemente, los sitios no vegetados y con menores densidades de cuevas (i.e., fondos de canales y cuencas de drenaje) mostraron las menores tasas de atrapamiento de sedimento por unidad de área. La rugosidad del sedimento es también una explicación plausible para este patrón contrastante; ya que se ha demostrado que la rugosidad del sedimento podría aumentar la deposición del sedimento dentro de las cuevas (Yager et al. 1993). *Chasmagnathus granulatus* aumenta la rugosidad del sedimento cuando construye y mantiene sus cuevas debido a que transporta sedimento subsuperficial a la superficie formando montículos (Botto e Iribarne 2000). Así, los montículos mismos podrían actuar como barreras para el sedimento transportado por las corrientes, produciendo zonas de baja turbulencia las entradas de las cuevas y favoreciendo así la deposición del sedimento dentro de las mismas. Esta rugosidad generada por los cangrejos es frecuentemente suavizada por las corrientes en los fondos de canales y cuencas de drenaje, donde fueron registradas las menores tasas de atrapamiento de sedimento. La interacción entre estos mecanismos probablemente sea responsable de la gran eficiencia de las cuevas de *C. granulatus* en el atrapamiento de sedimentos (este estudio, Botto et al. 2006) y finalmente el patrón de atrapamiento es altamente dependiente de la densidad de

cuevas y de su arquitectura. Además, el efecto de estas cuevas en el atrapamiento de sedimentos es continuo durante el año, ya que las cuevas persisten aun durante el invierno.

Tradicionalmente se ha sugerido que los montículos generados por especies bioturbadoras tienen alta resistencia a la erosión (Murray et al. 2002). Algunos estudios han argumentado que la colonización microbiana del sedimento en los montículos puede promover su resistencia a ser erosionado (p.e., Rhoads y Young 1970, Meadows y Tufail 1986, Palomo e Iribarne 2000, Levinton 2001). Nuestros resultados muestran que montículos generados por *Chasmagnathus granulatus* son erosionados por las corrientes en los hábitats donde éstas tienen altas velocidades (i.e., canales de marea y cuencas de drenaje), mientras que en hábitats con bajas velocidades de corrientes la erosión de montículos es mucho menor, e incluso menor a la tasa de atrapamiento de sedimentos. Como otras especies bioturbadoras, este cangrejo remueve grandes cantidades de sedimento (Iribarne et al. 1997, Botto e Iribarne 2000), afectando en gran proporción el sustrato intermareal habitado y sujeto a bioturbación (hasta 80 %, Iribarne et al. 2005). Estas altas tasas de movilidad de sedimentos, podría afectar la colonización microbiana de montículos debido a la falta de estabilidad y al continuo enterramiento que sufrirían esas especies (ver Smith et al. 1996). Además, extensas áreas excavadas *C. granulatus* poseen alto contenido de agua durante marea baja (Botto e Iribarne 2000, Escapa et al. 2004). Esto constituye una explicación alternativa para la erosión sufrida por los montículos ya que el sedimento que contiene mayor cantidad de agua es más fácilmente transportado por las corrientes (Aller y Dodge 1974).

Los resultados aquí presentados, muestran un mecanismo adicional de erosión no descrito previamente: montículos desecados que generan bloques que son luego transportados por corrientes. Este proceso (i.e., remoción de sedimento en masa a partir de

estructuras biogénicas), no ha sido descrito hasta el momento. Sin embargo, el transporte y la erosión de sedimentos cohesivos están generalmente vinculados a procesos de desecación (i.e., polígonos de desecación) y a altas velocidades de corrientes (ver Metha 1986). Este último proceso (i.e., transporte asociado a polígonos de desecación) es muy común en el estuario de Bahía Blanca, donde la mayoría de los finos sedimentos intermareales son material proveniente de un antiguo delta actualmente expuesto (Perillo y Sequeira 1989). En las zonas de borde de marismas (i.e., canales de marea y cuencas de canales), se registraron altas tasas de transporte para estos bloques elipsoidales, mientras que en las planicies de marea y partes internas de la marisma estos bloques no fueron transportados por las corrientes generadas por mareas ordinarias. Los fondos de canales y cuencas de drenaje concentran corrientes de marea principalmente durante la fase bajante, generando importantes flujos unidireccionales caracterizados por altas velocidades de corrientes (hasta $50 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$). Estas corrientes pueden mover y transportar los bloques generados por los cangrejos. En contraste, las corrientes que se generan en la marisma y planicie de marea son demasiado bajas y no suficientes como para mover estos bloques.

Los análisis a pequeña escala (i.e., a escala de cueva) presentados aquí muestran que la actividad de un organismo puede llevar a diferentes consecuencias, dependiendo principalmente de las condiciones hidrodinámicas del área afectada. Existe mucha evidencia acerca del rol de la interacción entre los procesos biológicos y físicos en la determinación de la erodabilidad de sedimentos cohesivos en intermareales (p.e., Amos et al. 1998, Widdows et al. 1998, 2000). Diferentes organismos bentónicos que interactúan con procesos físicos locales, afectan una amplia variedad de parámetros sedimentológicos (ver Murray et al. 2002). Sin embargo, existe menos evidencia acerca del efecto que diferentes actividades realizadas por el mismo organismo podría tener sobre esos

parámetros. Por ejemplo, el crustáceo cavador *Corophium volutator* estabiliza el sedimento estuarino desecando el sedimento excavado (Meadows y Tait 1989), no obstante la activa resuspensión por esta misma especie puede llevar al transporte de sedimento (Daborn et al. 1993, de Deckere et al. 2000). Para el caso de *Chasmagnathus granulatus*, el efecto de la actividad biológica en el balance sedimentario fue modulado en gran parte por las condiciones físicas que dominan el área que la actividad biológica afecta. Sin embargo, el efecto neto de la actividad biológica en el balance sedimentario puede depender también de variaciones espacio-temporales en esas actividades. La densidad de cuevas y la intensidad de excavación cambian entre hábitats y estaciones del año, afectando el balance neto de sedimentos mediante el incremento del atrapamiento de sedimentos en invierno y el incremento de la remoción durante el verano (i.e., en canales de marea y cuencas de drenaje). En este sentido, se ha encontrado evidencia de que las variaciones temporales (inter-estacionales) en la abundancia del bivalvo *Macoma balthica* en el estuario de Humber (Inglaterra) conducen a cambios en las tasas de erosión/acreción en planicies de marea (Widdows et al. 2000). A mayor escala, es de esperar que cambios temporales a largo plazo en comunidades bentónicas afecten las características y movilidad del sedimento (Beukema 1990, Beukema et al. 1998). Por otra parte, esto puede ocurrir en escalas geográficas grandes (Widdows et al. 2000, Murray et al. 2002). A nivel de paisaje, la actividad de *Chasmagnathus granulatus* produce balances negativos de sedimento en los bordes de marismas. El resultado geomorfológico de estos balances negativos sería la aceleración del crecimiento de canales de marea y el desarrollo de redes dendríticas de canales en marismas (ver Minkoff et al. 2006).

En conclusión estos resultados muestran que la actividad excavadora de *Chasmagnathus granulatus* cambia el balance sedimentario de los intermareales de fondos

blandos. No obstante, su efecto neto depende de las condiciones del hábitat, variando desde la sedimentación neta hasta la remoción neta de sedimentos, demostrando que la misma actividad ejercida en hábitats contrastantes puede producir efectos opuestos. Por otra parte, el impacto neto de este cangrejo cavador en el balance sedimentario cambia entre las estaciones del año como resultado de diferencias estacionales en la intensidad de excavado. Así, la actividad de bioturbación fue afectada diferencialmente al combinar hábitats y estaciones, produciendo efectos contrastantes en el balance sedimentario cuando todos los factores son considerados.

Leyendas de las figuras.

Figura 1. Fotografía mostrando los bloques elipsoidales generados por desecación de montículos producidos durante el excavado y mantenimiento de cuevas de *Chasmagnathus granulatus*, flechas blancas señalan algunos de los bloques.

Figura 2. (A) Densidad de *Chasmagnathus granulatus* expresada como número de cuevas (cuevas \cdot m⁻²) para los diferentes hábitats y estaciones del año. (B) Actividad de los cangrejos expresada como número de cuevas activas para los diferentes hábitats y estaciones del año. Aquí y en todas las figuras siguientes, los límites de las cajas representan el 75 y 25 percentil de los datos, las líneas fuera de las cajas el 1 y 99 percentil y las líneas dentro de las cajas representan la mediana.

Figura 3. (A) Masa de sedimento atrapada por ciclo de marea en imitaciones de cueva para imitaciones de cuevas con forma de embudo y tubulares en los diferentes hábitats. (B) Tasa de atrapamiento de sedimento (g sedimento seco \cdot m⁻² \cdot ciclo de marea⁻¹) dentro de las imitaciones de cuevas con forma de embudo y tubulares en los diferentes hábitats.

Figura 4. Tasa de remoción de sedimento para cuevas individuales en los diferentes hábitats, estimadas para: (A) cuevas con entrada con forma de embudo y (B) cuevas con forma tubular. (C) y (D) muestran las tasas de remoción de sedimento (g sedimento seco \cdot m⁻² \cdot ciclo de marea⁻¹) para cuevas con forma de embudo y forma tubular, respectivamente.

Figura 5. Peso seco de montículos de sedimento expuesto y no expuesto al flujo de agua durante el verano (A) e invierno (B) para los diferentes hábitats.

Figura 6. Balance sedimentario neto debido a la actividad de cangrejos, expresado como peso seco de sedimento atrapado (valores positivos) o erosionado (valores negativos) por ciclo de marea, durante las estaciones de invierno y verano.

Figura 1

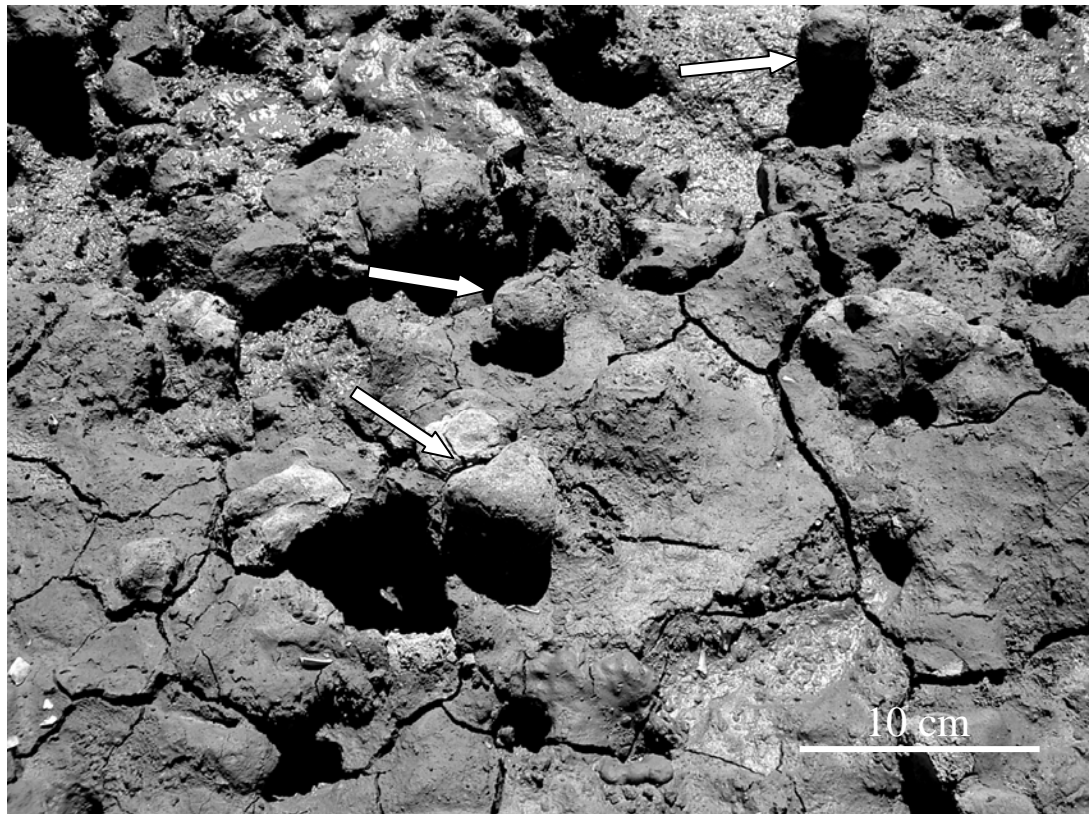


Figura 2

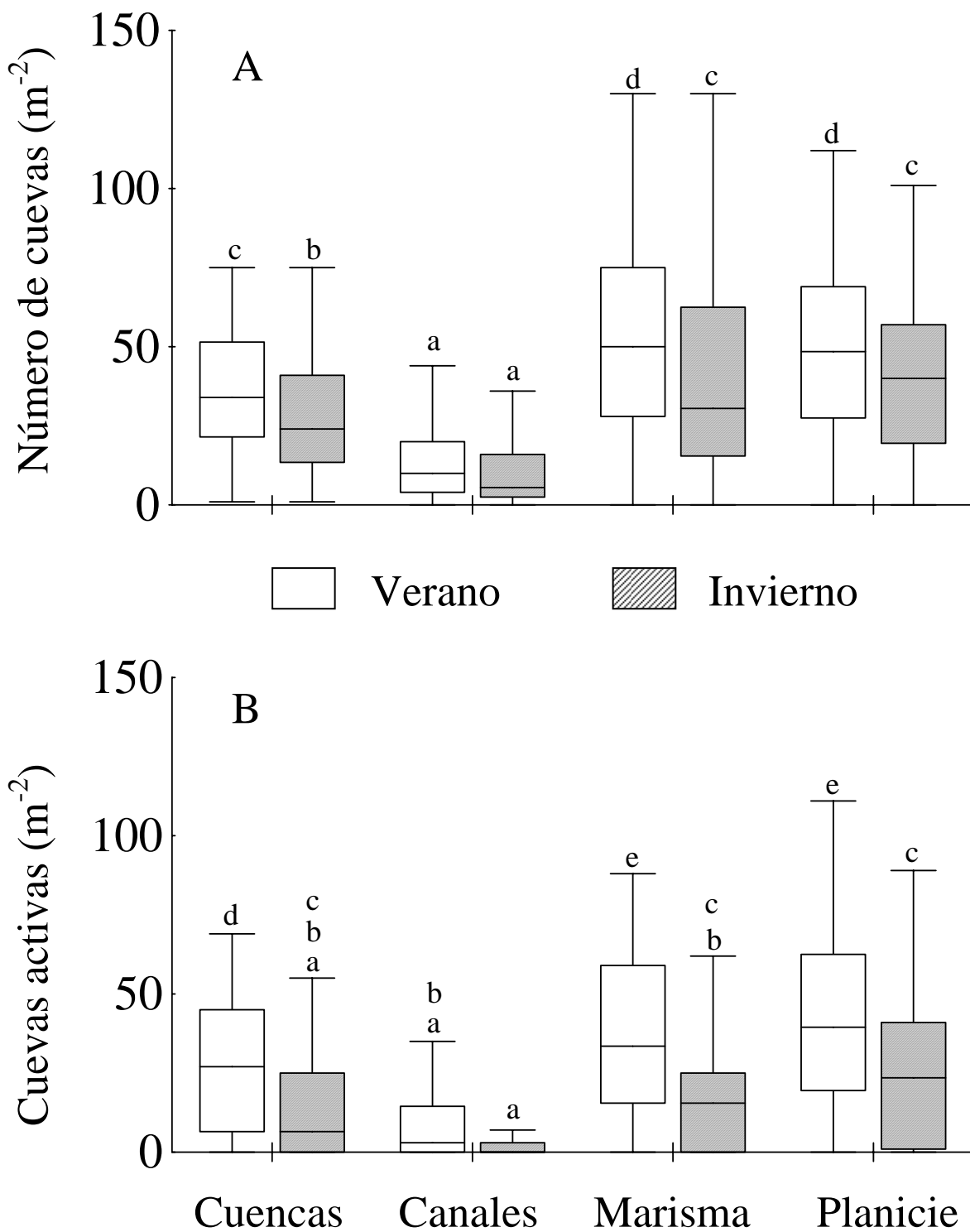


Figura 3

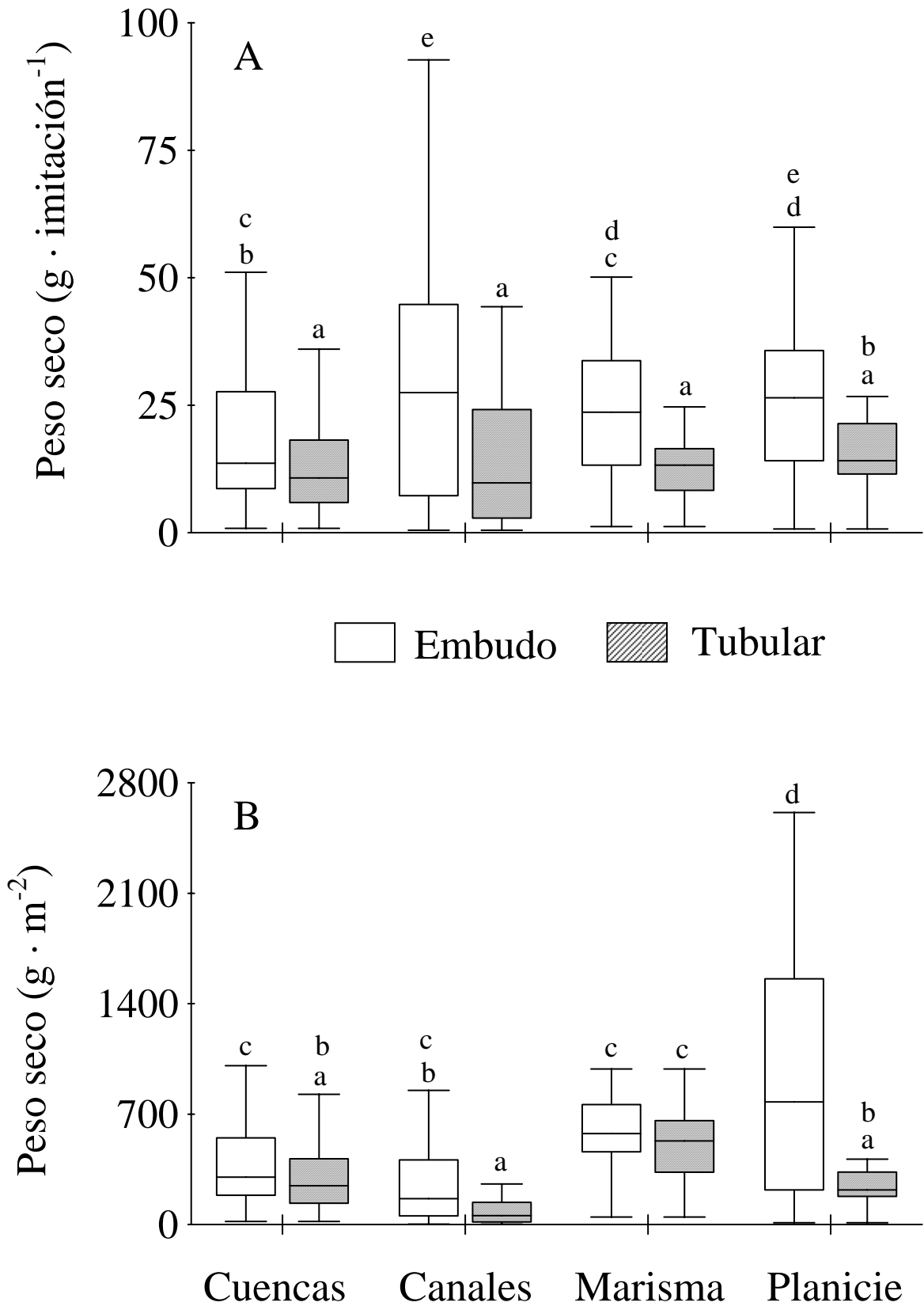


Figura 4

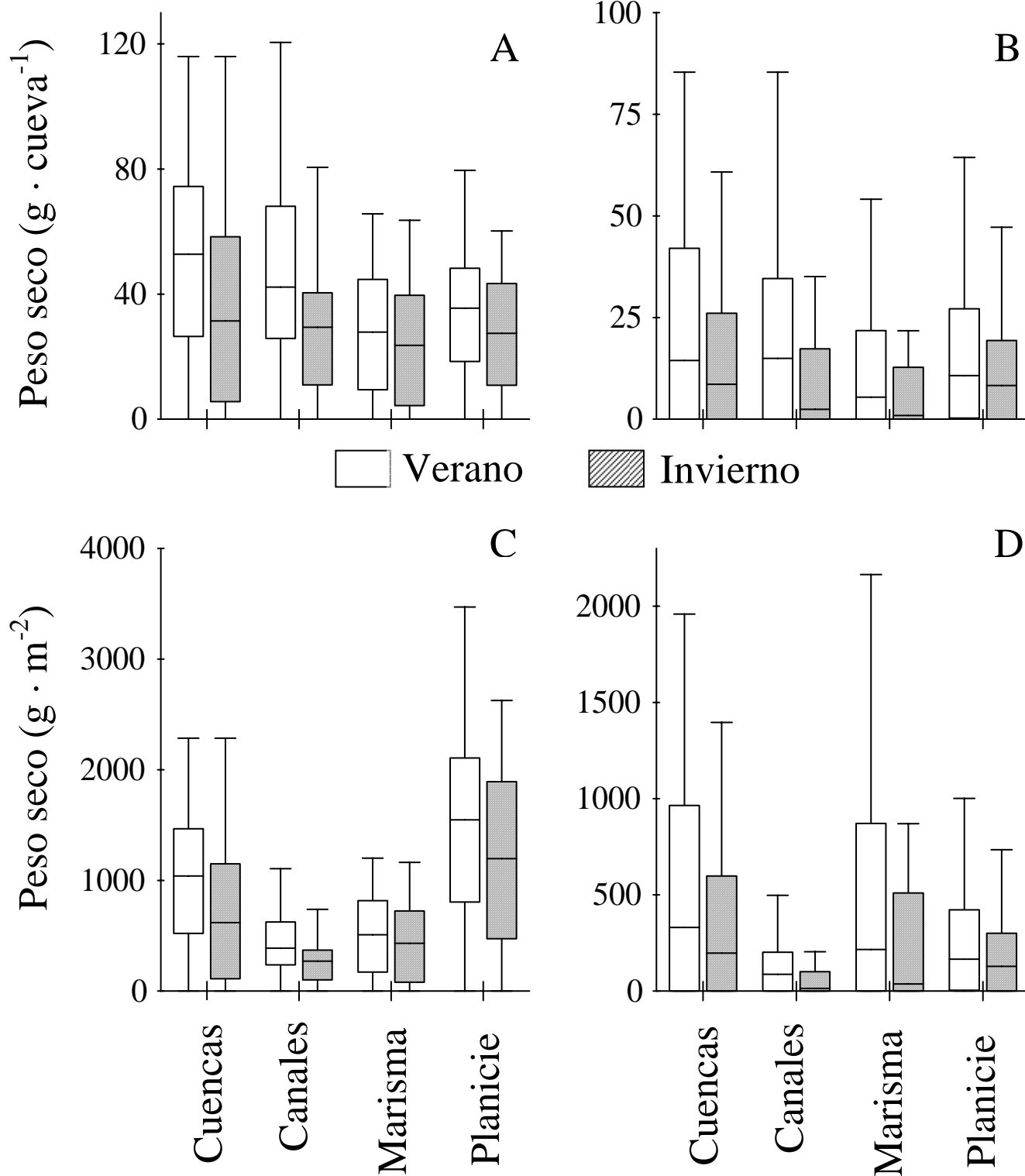


Figura 5

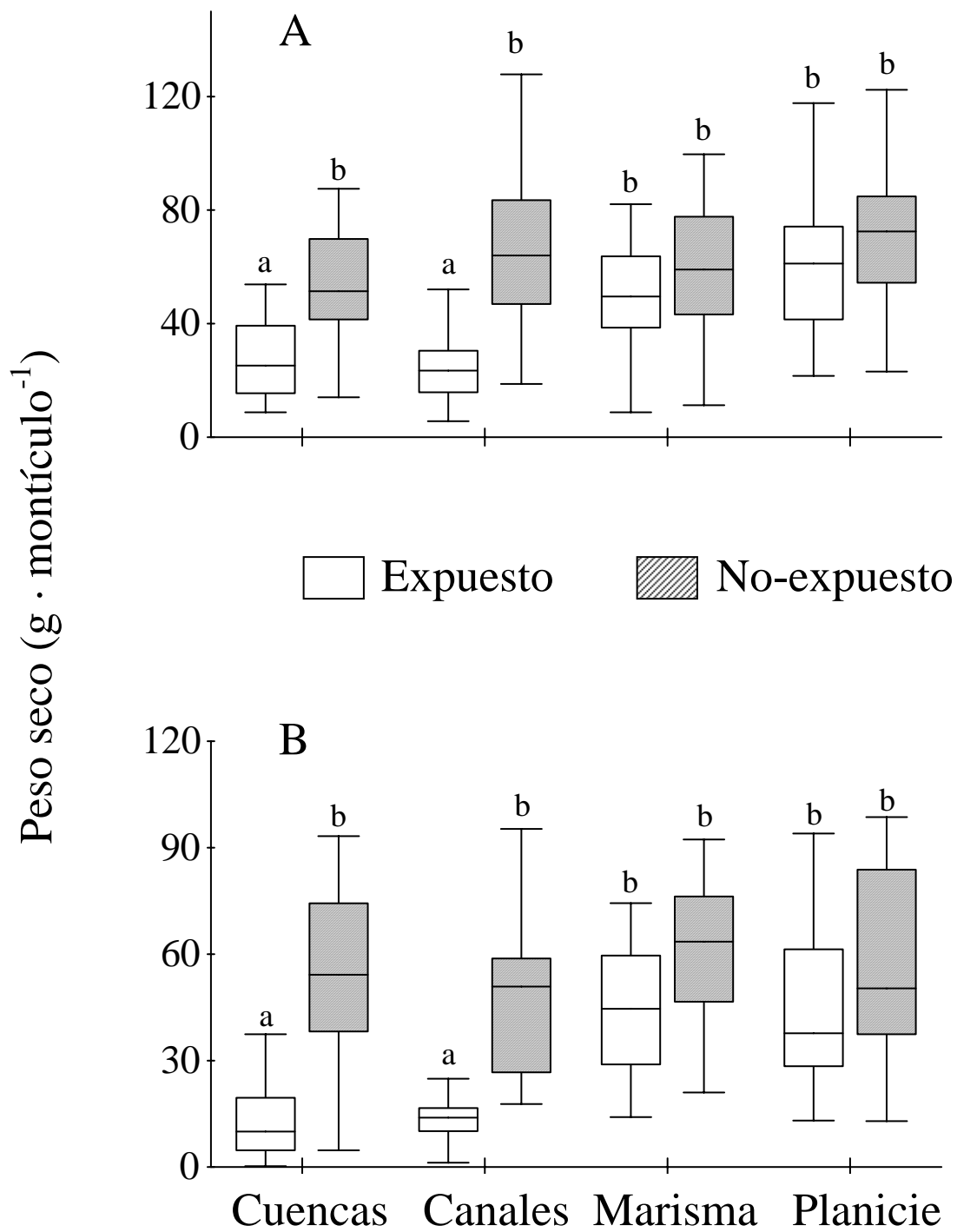
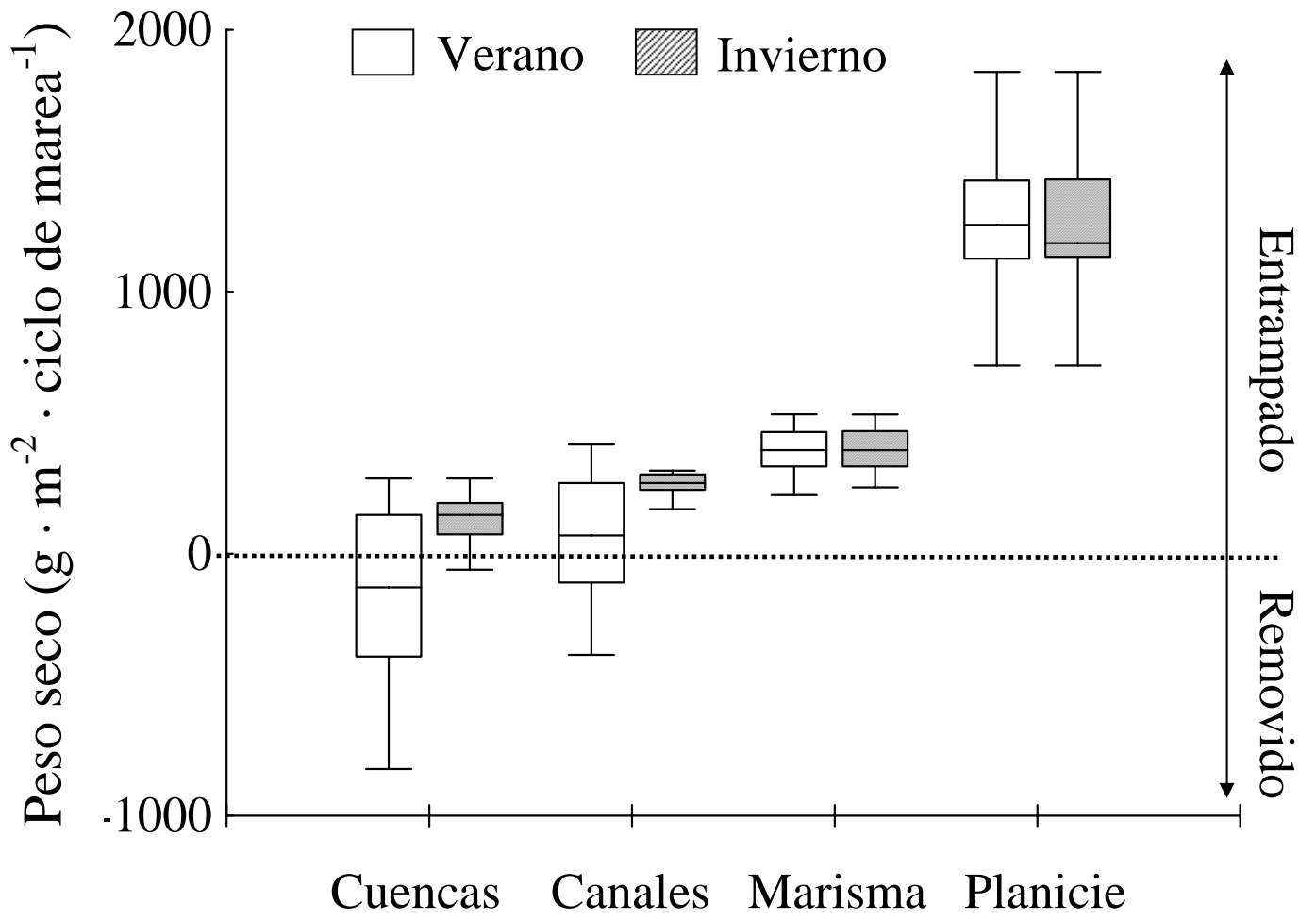


Figura 6



Capítulo II

Interacciones entre *Sarcocornia perennis* y *Chasmagnathus granulatus* y formación de cuencos salinos en la marisma

1. Introducción

Las interacciones entre la vegetación y los procesos que afectan la depositación de sedimentos son bien conocidas (Leonard y Luther 1995, Marani et al. 2006), y han sido históricamente consideradas como las precursoras de las marismas (Reed 2000) e incluso modeladoras de su geomorfología (p.e., Garófalo 1980, Minkoff et al. 2006). Se ha demostrado que la vegetación puede directamente disminuir la turbulencia del flujo y así aumentar la tasa de depositación de sedimentos (Leonard y Luther 1995). Además, las raíces pueden fijar sedimentos incrementando la resistencia de éstos a ser erosionados por flujos de marea (Reed 2000). Muchas especies, incluyendo *Spartina* spp. (van Eerdt 1995, Bruno et al. 2000, Leonard y Croft 2006) y *Sarcocornia* spp. (Collins et al. 1987), producen estos efectos en las marismas. El efecto neto de las plantas dependerá de su morfología y densidad (p.e., *Spartina alterniflora*, Leonard y Croft 2006), pero la capacidad de las plantas de entrapar sedimentos puede también depender de su interacción con otras especies. Muchas especies bioturbadoras pueden afectar indirectamente (i.e. vía cambios en las características físico-químicas de la matriz de sedimento) la estructura y producción de la vegetación (p.e., *Uca pugnax*, Bertness y Miller 1984; *Chasmagnathus granulatus*, Bortolus e Iribarne 1999). También, las especies herbívoras pueden afectar directa o indirectamente la densidad y morfología de las partes aéreas de la vegetación (Silliman y Bortolus 2002). De esta manera, mediante la regulación de parámetros de la estructura vegetal, los organismos que interactúan con la vegetación podrían regular de manera indirecta la interacción vegetación-“dinámica de sedimentos”-geomorfología.

Los cuencos salinos (i.e., “saltpans”, *sensu* Yapp et al. 1917), junto con los canales de marea, están entre las características fisiográficas típicas de las marismas de todo el mundo (Chapman 1960, Pethick 1974, Boston 1981, Adam 1990). Estos cuencos son depresiones

en la superficie del sustrato, que carecen de vegetación y generalmente retienen agua durante la marea baja (Reidenbaugh y Banta 1980, van Huissteden y van de Plassche 1998). Los primeros estudios acerca de la formación de estas estructuras, concluyeron que son generadas durante las primeras etapas de formación de la marisma (Yapp et al. 1917). Así, ciertas zonas de la planicie de marea original podían quedar sin cobertura vegetal generando áreas de menor depositación de sedimentos que luego se transforman en cuencos salinos (Yapp et al. 1917, Steers 1960, Pestrong 1965, Verger 1968). Sin embargo, recientemente se ha demostrado que estos cuencos pueden formarse en marismas maduras (Pethick 1974, Reidenbaugh y Banta 1980, Boston 1983, Perillo et al. 1996). El origen de los cuencos salinos en marismas maduras ha sido principalmente relacionado con procesos físico-químicos (p.e., acumulación de nieve, Chapman 1938; congelamiento de la superficie, Dionne 1968; drenaje subterráneo diferencial, Kesel y Smith 1978; erosión superficial por olas, Perillo et al. 1996). Sin embargo, los procesos biológicos también pueden modular la formación y mantenimiento de cuencos. Por ejemplo, el decaimiento de plantas en áreas topográficamente bajas y la acumulación de detrito vegetal en la superficie, producen muerte de la vegetación (Redfield 1972), luego por las tasas diferenciales en depositación de sedimentos los parches sin vegetación se deprimen. También, la herbivoría y el disturbio de sedimentos destruyen la vegetación dentro de áreas homogéneamente vegetadas generando parches desnudos (McLaren y Jefferies 2004). De esta manera, los procesos biológicos podrían ser responsables de la generación y mantenimiento de cuencos salinos.

Las marismas del SO Atlántico son dominadas principalmente por plantas halófilas tales como *Sarcocornia perennis*, *Spartina densiflora* y *Spartina alterniflora* (Costa y Davy 1992, Bortolus e Iribarne 1999, Isacch et al. 2006). *S. perennis* es la especie pionera

dominante de estas marismas y crece formando clones circulares en sedimentos no-vegetados. Esta especie se caracteriza por presentar tallos suculentos, articulados, y carentes de hojas. Puede formar arbustos de hasta 30 cm de altura, las ramas principales son postradas, y el enraizamiento ocurre principalmente en los nodos de los tallos (Adams y Bate 1994). Estas marismas son también habitadas por el cangrejo cavador *Chasmagnathus granulatus* (Spivak et al. 1994, Iribarne et al. 1997). Esta especie habita todo el intermareal desde planicies de marea hasta marismas vegetadas por *S. perennis*, *S. densiflora* y *S. alterniflora* (Iribarne et al. 1997). Los cangrejos construyen cuevas semipermanentes removiendo grandes cantidades de sedimento durante la excavación y mantenimiento de cuevas (Iribarne et al. 1997, Botto e Iribarne 2000). Estas cuevas pueden tener hasta 15 cm de ancho de entrada, se extienden hasta 1 m de profundidad en la marisma y su densidad puede llegar hasta $60 \text{ cuevas} \cdot \text{m}^{-2}$ (Iribarne et al. 1997). Particularmente en marismas dominadas por *S. perennis* y *S. densiflora*, las plantas facilitan la colonización de la marisma alta por estos cangrejos debido a la amortiguación de variables ambientales estresantes (i.e., desecación y altas temperaturas superficiales, Bortolus e Iribarne 2002). Así, la colonización de la marisma por cangrejos es fuertemente dependiente de la presencia de plantas.

El estuario de Bahía Blanca presenta extensas marismas medias habitadas casi exclusivamente por clones de *Sarcocornia perennis*. Estos clones tienen forma circular y los nuevos tallos crecen siguiendo un patrón centrífugo (Perillo e Iribarne 2003a, b). A medida que el clon aumenta de tamaño, las plantas centrales mueren y los tallos vivos se restringen a los bordes. Los clones son además densamente excavados por cangrejos, que construyen cuevas debajo de las plantas y las partes centrales del clon aparecen deprimidas respecto de la superficie circundante, acumulando agua durante la marea baja. Estos

cuencos poco profundos, son comunes en esta área (Perillo e Iribarne 2003b, Minkoff et al. 2006) y cubren más del 50 % de la superficie de la marisma. Debido a que al alcanzar tamaños grandes los clones no pueden ser identificados como tales, se utilizará de aquí en más el nombre genérico de “parches”. La interacción entre *S. perennis* y *C. granulatus* aparece como responsable de la generación de estos cuencos salinos en estas marismas (Perillo e Iribarne 2003a). Examinar esta hipótesis constituye el principal objetivo de este capítulo. Se incluyeron tres objetivos particulares: (1) describir la morfología y distribución de los cuencos, (2) evaluar cómo las plantas facilitan la colonización de la marisma por cangrejos, (3) evaluar cómo afectan los cangrejos la supervivencia y crecimiento de las plantas, produciendo la formación de cuencos a partir de parches *Sarcocornia-Chasmagnathus*.

2. Materiales y Métodos

Area de estudio

Los muestreos y experimentos de campo se realizaron en la marisma descrita en la sección “Descripción del área de estudio”. En ella, las plantas de *Sarcocornia perennis* crecen de manera centrífuga formando parches circulares y los cangrejos excavan activamente las áreas de sedimento justo debajo de las plantas. Varios tipos de parches son reconocibles en la superficie de la marisma basándose en la distribución interna y arquitectura de las plantas y la presencia/ausencia de cuevas de cangrejos. La interacción entre estas dos especies se ha sugerido como responsable de la generación de depresiones circulares –asociadas a los parches– en la superficie de la marisma (de aquí en más nombrados como: “cuencos salinos” y/o “parches en forma de anillo”; Perillo e Iribarne 2003a). Los parches de *S. perennis* – *C. granulatus* pueden llegar a los 12 m de diámetro

(obs. pers.) e incluso colapsar con otros parches cercanos formando configuraciones espaciales más complejas.

2.1. Distribución, morfología y dinámica de parches *Sarcocornia-Chasmagnathus*.

Estudios recientes muestran que *S. perennis* se distribuye en las marismas formando parches circulares, y varias etapas de desarrollo de estos parches pueden ser reconocidas basándose en su tamaño (Perillo e Iribarne 2003a). A partir de esta información, se realizaron muestreos bimensuales durante cuatro años (abril-2002 a abril-2006) para determinar la distribución y ocurrencia de parches de *S. perennis*, se registró el tipo de parche, aparición de nuevos parches (i.e., plántulas de *S. perennis*), presencia/ausencia de cangrejos, y colonización de parches por cangrejos. Los muestreos se realizaron en 16 transectas fijas (10 m de ancho, 100 m de largo), ocho de ellas estaban localizadas cerca del borde de la marisma (no más de 20 m del borde marisma-planicie de marea), y las restantes en la zona interior de la marisma. Los tipos de parche registrados fueron: (a) parches jóvenes de *S. perennis* sin cangrejos; (b) parches de *S. perennis* con cangrejos, con cobertura total de vegetación (i.e., círculo), (c) parches con plantas vivas en los bordes, presencia de cangrejos y centro desnudo (i.e., parches en forma de anillo) (Fig. 1). Las hipótesis nulas de ausencia de diferencias en el número total de parches de cada tipo y tasa de aparición de nuevos parches entre zonas de borde e interior se evaluaron con test de t (Zar 1999).

Para evaluar la tasa de crecimiento de parches se realizaron muestreos mensuales (junio-2002 a julio-2005) de parches marcados. Treinta parches de cada tipo (definidos en el párrafo anterior) fueron marcados al azar (estacas de madera numeradas) y el diámetro principal fue determinado y marcado con dos estacas de acero, mensualmente se corrieron (de ser necesario) las estacas de acero a su nueva posición y el diámetro fue nuevamente

medido. La hipótesis nula de no diferencia en la tasa de crecimiento ($\text{cm} \cdot \text{mes}^{-1}$) entre tipo de parche se evaluaron con ANOVA (Zar 1999). Debido a que los parches con centros desnudos (i.e., forma de anillo) están topográficamente deprimidos en su parte central (Perillo y Iribarne 2003a), se realizó un relevamiento topográfico de los parches. Los parches usados para determinar tasas de crecimiento fueron también examinados para determinar su topografía. Veinte parches de cada tipo fueron seleccionados a azar, dos estacas de referencia se colocaron en el sedimento (las estacas fueron fijadas a 1 m del borde externo de los parches). Una cuerda tensa y horizontalmente nivelada se instaló (20 cm de altura) entre estacas, la distancia vertical desde la cuerda hasta el suelo fue medida a intervalos de 20 cm, cruzando el parche por su diámetro mayor, este muestreo se realizó bimensualmente durante tres años (junio-2002 a julio-2005). El nivel vertical medio (elevación relativa) de cada parche fue calculado y comparado entre tipo de parches usando ANOVA (Zar 1999). Las tasas verticales ($\text{cm} \cdot \text{mes}^{-1}$) de erosión/acreción fueron también estimadas y la hipótesis nula de no diferencia en estas tasas entre los tipos del parche fueron evaluadas usando ANOVA (Zar 1999). Adicionalmente se utilizó un modelo de análisis de correlación (Zar 1999) para evaluar si hubo relación entre tamaños de parche y elevación relativa.

Además, se evaluó el estado de las plantas, la actividad de cangrejos y la elevación relativa en las diferentes zonas dentro de los parches. Para esto se seleccionaron al azar 10 parches de cada tipo, en cada parche seleccionado se establecieron cuatro zonas: borde externo, borde interno, medio y centro. En cada zona se dispusieron cuadros (20 cm de lado), en los que se estimó la cobertura de la vegetación y densidad de tallos para cada cuadrado, discriminando entre suculentos (fotosintéticamente activos) y leñosos. Además, se estimó la densidad de cuevas totales y cuevas activas (i.e., cuevas con sedimento fresco

removido, huellas o presencia de cangrejos), y se determinó la elevación relativa dentro de cada cuadro. Las hipótesis nulas de ausencia de diferencias en el número total de tallos, densidad de cuevas y elevación relativa en diferentes zonas dentro de los parches de cada tipo se evaluó utilizando ANOVA de dos vías (Zar 1999) tomando zonas y tipo de parche como factores fijos.

2.2. Efecto de los parches de *S. perennis* en la colonización y supervivencia de cangrejos

La presencia de plantas de *Spartina densiflora* y *Sarcocornia perennis* pueden modificar variables físicas del sedimento determinantes para el establecimiento y supervivencia de *Chasmagnathus granulatus* en marismas vegetadas por ambas especies (Bortolus et al. 2002). Para determinar si la presencia de parches de *S. perennis* favorece la colonización y supervivencia de cangrejos se cuantificaron estas variables físicas durante dos veranos consecutivos (2002/2003 – 2003/2004). Las características del sedimento examinadas fueron: contenido de agua, penetrabilidad, percolación, resistencia a la torsión y contenido de materia orgánica. Estas variables fueron medidas en el sedimento: (a) fuera de parches *S. perennis* (i.e., sustrato desnudo), (b) dentro de parches *S. perennis* sin cangrejos, (c) parches *S. perennis* con cangrejos y cobertura total de vegetación (i.e., círculo), y (d) parches con plantas vivas en los bordes, presencia de cangrejos y centro desnudo (i.e., parches en forma de anillo). Diez parches de cada tipo fueron seleccionados al azar en la marisma (n = 40). La penetrabilidad fue medida usando un penetrómetro de mano, y se calculó como la presión ($\text{kg} \cdot \text{cm}^{-2}$) necesaria para introducir un pistón en el sedimento hasta una profundidad estándar (siguiendo a Brown y McLachaln 1990). Un torsiómetro manual fue utilizado para medir la resistencia a la torsión (i.e., cantidad de fuerza de torsión necesaria para cortar 1 cm de sedimento). La tasa de percolación fue

medida con un cilindro graduado (5 cm de diámetro, volumen 600 ml) de acrílico transparente inserto 2 cm en el sedimento que fue posteriormente llenado con agua filtrada. El volumen de agua percolada al sedimento por unidad de tiempo ($\text{ml} \cdot \text{min}^{-1}$) se registró constantemente durante un período de 10 minutos para cada ensayo. Para determinar contenido de agua se tomaron muestras de sedimento (cilindros de 5 cm de diámetro, 10 cm de profundidad), se determinó su peso húmedo y seco y la diferencia entre peso húmedo y seco fue considerada como contenido de agua. Para determinar materia orgánica, una submuestra (~10 g) fue extraída del sedimento colectado para determinar contenido de agua, estas submuestras se tamizaron (2 mm de malla) separando raíces y rizomas, luego fueron incineradas (a 550 °C durante 8 h) y pesadas para obtener porcentaje de peso seco libre de ceniza como una estimación del contenido de la materia orgánica. Para todas las variables analizadas se tomaron un total de 3 lecturas y/o muestras, estos tres valores fueron luego promediados para obtener un único valor por cada parche. La hipótesis nula de no diferencias en los valores medios de las variables físicas entre los tipos del parche fue evaluada usando ANOVA (Zar 1999). La temperatura del aire en superficie (0.5 cm por encima del nivel del suelo) fue medida a intervalos de 1 h (16 h por día) con termómetro de mercurio. Se estimó entonces la variación diurna de la temperatura. La hipótesis nula de ausencia de diferencias en la variación diurna de temperatura entre horas y tipo de parche se estimó con ANOVA de dos vías (Zar 1999).

Para evaluar el rol de la cobertura vegetal en la colonización y supervivencia de cangrejos en la marisma (i.e., facilitación) se realizó un experimento de campo entre agosto-2002 y septiembre-2004. Las unidades experimentales fueron colocadas en áreas no vegetadas de la marisma. Se dispusieron cuatro tratamientos: (a) *Sombra*: Estructuras de sombra (mallas plásticas de densidad neutra) fueron colocadas 20 cm por encima de la

superficie del terreno (cuadrados de 50 cm de lado, $n = 10$); (b) *Estructuras en sedimento*: Tallos de *Sarcocornia perennis* fueron insertados en el sedimento hasta 1 cm por encima de este, y hasta una profundidad media de 20 cm (cuadrados de 50 cm de lado, $n = 10$); (c) *Sombra + Estructura*: cuadros en los que se agregó sombreado como en (a) y estructuras en el sedimento como en (b) (cuadrados de 50 cm de lado, $n = 10$); (d) *Control*: cuadrados (50 cm) marcados en la marisma sin adición de sombra o estructura. La ocurrencia de cuevas de cangrejos fue mensualmente monitoreada, las cuevas fueron contadas en caso de aparición y se discriminó actividad de cangrejos de las mismas. La hipótesis nula de ausencia de diferencias en la tasa de colonización por cangrejos (cuevas $\cdot \text{mes}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$) y la supervivencia de cangrejos (número total de cuevas activas al finalizar el experimento) entre los tratamientos fue comparada usando ANOVA (Zar 1999).

2.3. Efecto de la actividad de *C. granulatus* en la supervivencia de *S. perennis*

Veinte parches sólidos (i.e., círculos completamente cubiertos de plantas) sin presencia de cangrejos fueron seleccionados al azar en la marisma; todos los parches tuvieron al menos 0.6 m de diámetro. Estos parches fueron cercados con mallas plásticas (50 cm de altura, 1 cm de abertura, insertada 20 cm en el sustrato). Al comienzo del experimento, se agregaron cangrejos en la mitad (10) de las unidades experimentales (septiembre-2002). Para esto, se colectaron individuos adultos de *C. granulatus* en la marisma (ancho medio de caparazón 25 mm). La densidad de cangrejos añadida en las inclusiones ($40 \text{ individuos} \cdot \text{m}^{-2}$) fue igual a la densidad media en la marisma, y para facilitar la supervivencia de cangrejos se construyeron pequeños agujeros en el sedimento dispuestos al azar dentro de todos los cercados (4 cm de diámetro, 10 de profundidad) utilizando un caño de PVC. En las unidades experimentales restantes (10) no se agregaron cangrejos, sirviendo de controles (los controles se mantuvieron sin cangrejos hasta el fin del experimento, abril del

2005). En marzo de 2003, 2004 y 2005 se registró el número y largo de todos los tallos de 5 plantas seleccionadas al azar en cada cercado. El índice de canopeo ($[\text{largo medio total} / \text{máximo largo total}] + [\text{número medio de tallos} / \text{máximo número de tallos}]$) fue estimado en cada caso, este método permite evaluar en conjunto parámetros de la arquitectura y tamaño de las plantas de forma relativa. Para estimar la biomasa final de plantas, en abril de 2005 se cortaron y pesaron (se utilizó peso seco, luego de secado en estufa a 60 °C hasta peso constante) plantas dentro de las unidades experimentales, discriminando entre tallos suculentos (fotosintéticamente activos) y leñosos. Las plantas cortadas fueron aquellas encontradas en el centro de las unidades (círculo de 50 cm de diámetro). Para evaluar si la presencia de cangrejos afecta la topografía de los parches, se determinó bimensualmente la elevación relativa (ver metodología en 2.1) para la zona central de las unidades experimentales. Las hipótesis nulas de ausencia de diferencia en los valores medios de índice de canopeo y elevación relativa entre tratamientos y fechas fueron analizadas utilizando ANOVA de medidas repetidas (Zar 1999). La hipótesis nula de ausencia de diferencias en la biomasa total de tallos suculentos y leñosos fue evaluada con test de t (Zar 1999) para cada caso.

El enraizamiento de *S. Perennis* ocurre a menudo en los nodos de tallos, si el sedimento perdiera complejidad estructural debido al resultado de la actividad de cangrejos (ver Resultados) es esperable que el éxito en el enraizamiento de tallos radicales sea afectado. Para obtener una medida directa de la aptitud del sedimento para el anclaje de tallos, se realizó un experimento en la marisma. En cada unidad experimental de descritas en el párrafo anterior, se presionaron tallos ($n = 10$ en cada unidad experimental) hasta lograr el enterramiento (0.5 cm de profundidad) de al menos dos nodos. Después de un ciclo de la marea completo fue contado el número de tallos que permanecieron anclados en

el sedimento, la experiencia se repitió durante 4 ciclos de marea completos en diciembre de 2004. La hipótesis nula de ausencia de diferencia en el número de tallos que permanecieron enterrados luego de un ciclo de marea entre tratamientos con y sin cangrejos fue evaluada con test de t (Zar 1999).

3. Resultados

3.1. Distribución, morfología y dinámica de parches *Sarcocornia-Chasmagnathus*

La distribución porcentual de parches de *Sarcocornia* sin cangrejos no fue diferente para las transectas ubicadas en el borde o interior de la marisma ($x_{\text{borde}} = 16.2 \%$, $de = 2.68$; $x_{\text{interior}} = 15.6$, $de = 1.58$; $t = 0.55$, $gl = 14$, $p > 0.05$), tampoco se encontraron diferencias significativas en el porcentaje de parches sólidos de *Sarcocornia* con cangrejos ($x_{\text{borde}} = 35.6 \%$, $de = 1.51$; $x_{\text{interior}} = 37$, $de = 1.8$; $t = 1.6$, $gl = 14$, $p > 0.05$), ni en el porcentaje de parches en forma de anillo ($x_{\text{borde}} = 49.52 \%$, $de = 1.21$; $x_{\text{interior}} = 47.84$, $de = 2.71$; $t_c = 1.59$, $gl = 13$, $p > 0.05$). El número total de parches no difirió entre estas dos zonas ($x_{\text{borde}} = 2100 \text{ parches} \cdot \text{ha}^{-1}$, $de = 151$; $x_{\text{interior}} = 2047 \text{ parches} \cdot \text{ha}^{-1}$, $de = 340$; $t_c = 0.79$, $gl = 43$, $p > 0.05$). Nuevos parches aparecieron siempre formados a partir de plántulas durante la primavera, y la germinación exitosa de estas plántulas se produjo siempre en espacios entre parches. La tasa de aparición de nuevos parches fue mayor en las transectas correspondientes al borde de la marisma (borde: $x = 52 \text{ parches} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$, $de = 20.1$; interior: $x = 25 \text{ parches} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$, $de = 10.3$; $t_c = 3.29$, $gl = 11$, $p < 0.05$). Un bajo porcentaje de estos parches nuevos fue colonizado por cangrejos durante el primer año ($< 3 \%$, $n = 128$). Para el segundo año a partir de la formación del parche, el porcentaje de éstos colonizados por cangrejos fue del 60 % ($n = 119$) y el 90 % de los parches fueron colonizados luego de tres estaciones de crecimiento ($n = 112$). El tamaño medio de parche

para el inicio de la colonización por cangrejos varió entre las transectas ubicadas en el borde e interior de la marisma (borde: $x = 25$ cm, $de = 7.6$; interior: $x = 34$ cm, $de = 10.1$; $t = -4.5$, $gl = 98$, $p < 0.05$).

La tasa de crecimiento no difirió entre tipos de parche (ANOVA: $F_{2, 267} = 0.80$, $p > 0.05$) durante los meses de crecimiento (septiembre-marzo, obs. pers.) alcanzando valores máximos de $16 \text{ cm} \cdot \text{mes}^{-1}$ ($x = 5.1 \text{ cm} \cdot \text{mes}^{-1}$, $de = 4.5$). Luego de la aparición de espigas portadoras de semillas (i.e., durante marzo), el crecimiento vegetativo fue prácticamente nulo hasta la siguiente primavera ($x = 0.5 \text{ cm} \cdot \text{mes}^{-1}$, $de = 1.1$).

La elevación relativa fue diferente para cada tipo de parche, los parches sólidos de *S. perennis* con y sin cangrejos mostraron sobreelevación ($x = 2.8$ cm, $de = 3.1$, $n = 60$) respecto del nivel medio de la marisma, mientras que los parches con forma de anillo estaban deprimidos respecto de ese nivel (ANOVA: $F_{2, 87} = 24.18$, $p < 0.05$; Fig. 2A). Las tasas de erosión/acreción tuvieron valores casi nulos para parches de *S. perennis* sin cangrejos (Fig. 2B), fueron más variables para parches sólidos con cangrejos pero la mayoría de los casos presentó valores que indican erosión (Fig. 2B), los parches en forma de anillo tuvieron siempre tasas negativas indicando erosión (Kruskall-Wallis: $H_{2, 60} = 8.67$, $p < 0.05$; Fig. 2B). Se comprobó una correlación negativa ($r = -0.84$, $n = 80$) entre la elevación vertical de los parches y su diámetro (Fig. 3).

La cobertura vegetal dentro de los parches se mantuvo constante para parches de *Sarcocornia* sin cangrejos, en parches sólidos con cangrejos disminuyó solamente en la parte central, mientras que los parches en forma de anillo tuvieron baja cobertura en las zonas medias, y prácticamente no presentan cobertura vegetal en la parte central (Tabla 1; Fig. 4A). La relación tallo suculento/tallo leñoso fue siempre mayor en las zonas de borde para todos los tipos de parche, disminuyó significativamente en la zona central de parches

sólidos con cangrejos, y en las zonas media y central de parches se registraron los menores valores (Tabla 1; Fig. 4B). La densidad de cuevas totales y activas no varió dentro de los parches para el caso de parches sólidos con cangrejos (Tabla 1; Fig. 4C-D), pero disminuyó significativamente en las zonas media y central de parches en forma de anillo; en este caso, la densidad de cuevas totales disminuyó cuatro veces en la zona central respecto de los bordes y la densidad de cuevas activas llegó a valores casi nulos en la zona central de los parches (Fig. 4C-D). Todos los tipos de parche mostraron sobreelevación respecto del nivel medio de la marisma en las zonas de borde exterior e interior (Tabla 1; Fig. 4E). Los parches sin cangrejos y los parches sólidos con cangrejos tuvieron mayor elevación en la zona media y central (Fig. 4E). Las zonas medias de parches en forma de anillo tuvieron mayor variabilidad para estos valores, en algunos casos sobreelevados y en otros deprimidos (Tabla 1; Fig. 4E). Las zonas centrales de parches en forma de anillo siempre mostraron valores negativos, alcanzando valores de hasta 6 cm por debajo de la elevación media en la marisma (Fig. 4E).

3.2. Efecto de los parches de *S. perennis* en la colonización y supervivencia de cangrejos

El contenido de agua en sedimento fue mayor en parches sólidos con cangrejos y parches en forma de anillo que en parches sólidos sin cangrejos y fuera de parches (ANOVA: $F_{3,36} = 7.35$, $p < 0.05$; Fig. 5A), en estos últimos sitios el porcentaje de agua en sedimento no superó el 20 % ($x = 10.42$ %, $de = 4.1$, $n = 10$), valor casi tres veces menor al registrado en los parches en forma de anillo ($x = 30.3$ %, $de = 12.1$, $n = 10$). La dureza del sustrato fue menor en parches habitados por cangrejos (tanto para parches sólidos como en forma de anillo) que para el sedimento desnudo entre parches y parches de *Sarcocornia* sin cangrejos (Kruskal-Wallis: $H_{3,36} = 23.09$, $p < 0.05$; Fig. 5B). La resistencia a torsión fue

mayor en sedimentos desnudos fuera de los parches y en parches sólidos no habitados por cangrejos que en parches sólidos habitados por cangrejos y parches en forma de anillo (Kruskal-Wallis: $H_{3,36} = 27.83$, $p < 0.05$; Fig. 5C), los valores registrados para los dos tipos de parche con presencia de cangrejos ($x = 0.32 \text{ kg} \cdot \text{cm}^{-2}$, $de = 0.17$, $n = 20$) fueron más de tres veces menores a los parches sin cangrejos ($x = 1.19 \text{ kg} \cdot \text{cm}^{-2}$, $de = 0.33$, $n = 20$). El contenido de materia orgánica no varió entre los distintos tipos de parches (ANOVA: $F_{3,36} = 2.05$, $p > 0.05$, Fig.; 5D) registrándose valores medios del 3 % ($de = 1.2$, $n = 40$).

La variación en las temperaturas diurnas a 0.5 cm por encima del sustrato fue diferente para cada tipo de parche (Fig. 6). La temperatura no difirió entre tipos de parche cuando sus valores son mínimos (i.e., mañana y noche), pero para el horario en el que se registraron los máximos valores (14-15 hs) las temperaturas fueron menores en los parches con cobertura vegetal que dentro de los parches en forma de anillo y en áreas de sedimentos desnudos (ANOVA interacción: $F_{48,612} = 5.1$, $p < 0.05$). Las temperaturas máximas registradas durante el día en verano fueron siempre mayores en los parches carentes de cobertura vegetal (i.e., sedimento desnudo y parches en forma de anillo, $x = 37.98 \text{ }^{\circ}\text{C}$, $de = 3.1$, $n = 40$) que en los parches con cobertura (i.e., parches de *Sarcocornia* con y sin cangrejos, $x = 29.2$, $de = 4.1$, $n = 40$, $t_c = 12.3$, $gl = 78$, $p < 0.05$).

La tasa de colonización de cangrejos fue mayor para los tratamientos con agregado de sombra y sombra + estructura que para el tratamiento en el que solo se adicionaron estructuras en el sedimento, y los menores valores se registraron en el tratamiento control (ANOVA: $F_{3,36} = 18.34$, $p < 0.05$; Fig. 7A). La supervivencia de cangrejos mostró un patrón similar a las tasas de colonización en este experimento. La supervivencia fue máxima en los tratamientos con agregados de sombra (sombra y sombra + estructura), en el

tratamiento con agregado estructural la supervivencia fue más baja y comparable a la de las pocas cuevas establecidas en los controles (ANOVA: $F_{3, 36} = 29.85, p < 0.05$; Fig. 7B).

3.3. Efecto de la actividad de *C. granulatus* en la supervivencia de *S. perennis*

Durante el primer año de experimentación no se detectaron diferencias en el índice de canopeo entre tratamientos, a partir del segundo año las plantas dentro del tratamiento de inclusión de cangrejos mostraron una fuerte disminución en ese índice, y esa tendencia se mantuvo luego de transcurrido el último año (ANOVA medidas repetidas: $F_{2, 27} = 44.42, p < 0.05$; Fig. 8A). Las plantas dentro de los tratamientos en los que se excluyeron cangrejos mantuvieron valores similares durante todo el experimento (Fig. 8A). La elevación relativa en las unidades experimentales se mantuvo constante durante todo el experimento para el tratamiento de exclusión de cangrejos (Fig. 8B), registrándose una sobreelevación promedio de 3 cm respecto del sustrato adyacente. En el tratamiento de inclusión de cangrejos la elevación relativa se mantuvo en ese mismo nivel (~3 cm) durante el primer año, pero a partir del segundo año disminuyó significativamente (ANOVA medidas repetidas: $F_{2, 27} = 7.01, p < 0.05$; Fig. 8B).

Al finalizar el experimento, la biomasa total de tallos leñosos disminuyó significativamente en el tratamiento con cangrejos ($t_c = -2.19, gl = 18, p < 0.05$; Fig. 9), siendo en promedio dos veces menor que en el tratamiento sin cangrejos. También, la biomasa final de tallos suculentos (i.e., fotosintéticamente activos) fue menor para el tratamiento de inclusión ($t_c = -5.25, gl = 18, p < 0.05$; Fig. 9), pero en este caso la disminución fue mucho más pronunciada reduciéndose cuatro veces respecto del valor obtenido en las exclusiones. La relación biomasa parte leñosa/parte fotosintética fue también diferente para los dos tratamientos, siendo mayor para los tratamientos con cangrejos (relación biomasa parte leñosa/parte fotosintética = 3.43, $de = 3.93, n = 10$) que

en los tratamientos de exclusión (relación biomasa parte leñosa/parte fotosintética = 1.06, $de = 0.65$, $n = 10$, $t_c = 1.85$, $gl = 18$, $p < 0.05$). El número de tallos que permanecieron enterrados luego de un ciclo de marea fue mayor para los tratamientos sin cangrejos ($x = 6.97$ tallos, $de = 2.28$) que para los tratamientos donde se excluyeron cangrejos ($x = 1.12$, $de = 0.96$; $t_c = -14.96$, $gl = 53$, $p < 0.05$).

4. Discusión

Los parches de *Sarcocornia perennis* se distribuyen homogéneamente en la marisma estudiada ocupando aproximadamente el 50 % de la superficie. Varios estados de desarrollo pudieron reconocerse para estos parches, desde pequeños clones de *S. perennis* sin presencia de cangrejos hasta grandes parches con sus zonas centrales densamente excavadas por *Chasmagnathus granulatus*. Los diferentes tipos de parches también se distribuyen en forma homogénea en la marisma, la misma proporción de parches de cada tipo fue encontrada para zonas cercanas al borde marisma–planicie de marea que para las zonas interiores de la marisma. Las plantas de *S. perennis* facilitaron la colonización por cangrejos y su supervivencia a lo largo del tiempo, mediante la amortiguación de variables ambientales estresantes para la supervivencia de cangrejos y el aumento en la complejidad estructural del sustrato. Cuando los parches son colonizados por cangrejos, y el parche crece en tamaño, las plantas de la zona central mueren debido a la actividad de bioturbación y al posterior hundimiento del parche. Así, por la pérdida de cobertura vegetal, sumada a la excavación permanente por cangrejos, las zonas centrales de los parches se deprimen generando cuencos salinos que generalmente acumulan agua de forma permanente.

La distribución y proporción relativa para los distintos tipos de parches de *S. perennis* no cambió para las distintas zonas de la marisma (i.e., borde e interior). Generalmente, el

desarrollo de la vegetación de marismas está fuertemente ligado a las características topográficas y geomorfológicas de estos ambientes (Chapman 1960, Adam 1990, Silvestri et al. 2000). Esto genera una fuerte conexión entre la geomorfología y la distribución de la vegetación halófila, y de hecho, las plantas halófitas suelen distribuirse en franjas paralelas a la línea de costa formando zonas de dominancia de distintas especies (i.e., zonación, Chapman 1960, Adam 1990, Bertness 1999). Esta distribución espacial típica de plantas de marismas ha sido mayormente atribuida a las diferencias en los tiempo de inmersión, generadas por diferentes elevaciones del suelo, que cada especie puede tolerar (Adam 1990, Levine et al. 1998, Bertness 1999). La marisma estudiada aquí presenta una topografía muy suave de escasa pendiente, y cuando su nivel es alcanzado por la marea se inunda completamente en unos pocos minutos (obs. pers.). Así, la geomorfología de esta marisma no permitiría la generación de patrones diferenciales en los tiempos de inundación, y como consecuencia la distribución de parches de *S. perennis* es similar para las distintas zonas dentro de la marisma. Sin embargo, el establecimiento exitoso de plántulas fue mayor en las zonas de borde de la marisma (i.e., borde marisma-planicie de marea) que en las zonas interiores. La germinación de semillas y la supervivencia de plántulas de esta especie son altamente afectadas por el contenido de sal del suelo, altas salinidades impiden la germinación y afectan negativamente el crecimiento de plántulas germinadas (Adams y Bate 1994). Además, la supervivencia de *S. perennis* es afectada por el drenaje del terreno (Davy et al. 2006), las plantas tienen mayor supervivencia en suelos con altos potenciales redox y bien drenados en comparación con suelos generalmente anegados (Castellanos et al. 1994). El patrón diferencial en el drenaje de las zonas de borde e interior de la marisma podría explicar estos resultados. Aunque no existan diferencias topográficas grandes, es razonable pensar que las zonas de borde de la marisma están mejor drenadas que las zonas

interiores. Así, el estancamiento de agua en la zona interior puede producir aumentos en el contenido de sal del agua intersticial debido a la evaporación durante las horas de exposición al aire. De esta manera, pequeñas diferencias en la salinidad del suelo entre esas zonas podrían ser responsables de las diferentes tasas de germinación encontradas.

El establecimiento de parches de *Sarcocornia perennis* facilitó la colonización por cangrejos y su supervivencia tal como fue descrito previamente (Bortolus et al. 2002). La distribución espacial de cuevas en la marisma estuvo sesgada siempre a las zonas con cobertura vegetal independientemente del tipo de parche analizado. La amortiguación de condiciones estresantes para la supervivencia de cangrejos parece ser el principal mecanismo actuando en este caso. Debajo de las plantas, las temperaturas máximas alcanzadas son mucho menores que en áreas sin cobertura y; generalmente, la distribución y supervivencia de especies intermareales es regulada por el estrés por calor y desecación (Bertness 1999). En marismas mixtas vegetadas por *Spartina densiflora* y *S. perennis* los cangrejos pueden morir rápidamente cuando son expuestos a las altas temperaturas máximas (Bortolus et al. 2002). En esas marismas al igual que en las estudiadas aquí, la amortiguación de temperaturas extremas y la consecuente reducción en la evaporación de agua del sedimento parecen ser los causantes de la mayor tasa de colonización registrada debajo de las plantas (Bortolus et al. 2002). Los cangrejos seleccionaron además sitios sin cobertura pero con agregados estructurales en el sedimento (i.e., trozos de plantas insertados en el sustrato) para el asentamiento. Esta complejidad estructural puede ser determinante de la distribución de organismos intermareales (Bertness 1999); en marismas del Hemisferio Norte la presencia de raíces y rizomas que aportan estructura al suelo pueden facilitar la colonización de las marismas por cangrejos (Bertness 1985). Sin embargo, las cuevas establecidas en áreas con agregados estructurales pero sin cobertura

tuvieron menor supervivencia final. En otros ambientes, únicamente la construcción de las cuevas ha sido favorecida por la cobertura vegetal, y una vez establecidas, el refugio que éstas ofrecen es suficiente para atenuar las condiciones ambientales estresantes (Bortolus et al. 2002). Sin embargo, en las marismas estudiadas aquí, las cuevas establecidas fuera de áreas con cobertura no son funcionales y son abandonadas luego de un corto período. De esta manera, la cobertura vegetal sería el factor determinante en este ambiente para la exitosa colonización y la supervivencia de cangrejos en la marisma.

Luego de la colonización del sustrato por *Sarcocornia perennis* el nivel del sedimento debajo de las plantas se eleva algunos centímetros. Esto ha sido descrito para esta especie en marismas del Hemisferio Norte (Castellanos et al. 1994) y esta sobreelevación está estrictamente restringida al área de canopeo de las plantas (Castellanos et al. 1994, ver también Resultados sección 3.1). Como se mencionó anteriormente, cuando los parches crecen en tamaño son colonizado por cangrejos, a partir de la colonización las plantas de la zona central pierden estructura, se reduce la densidad de tallos y eventualmente mueren; y el sustrato se hunde respecto del nivel de la marisma. La intensa bioturbación por *Chasmagnathus granulatus* podría ser responsable de estos patrones en la evolución temporal de los parches. Los resultados experimentales presentados aquí demuestran que la presencia de cangrejos afecta negativamente el crecimiento de la plantas disminuyendo la biomasa total de tallos suculentos (i.e., fotosintéticamente activos) y leñosos, y además produce un descenso en la elevación relativa de los parches. Estos cangrejos remueven grandes cantidades de sedimento durante la excavación y mantenimiento de cuevas (hasta $5 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$; Iribarne et al. 1997, Capítulo I) transportando sedimentos desde los niveles profundos hacia la superficie (i.e., “bioturbación regenerativa”; *sensu* Solan y Wigham 2005). Estos sedimentos son depositados en forma de montículos (ver Capítulo I) cerca de

las entradas de las cuevas y producirían la transformación de tallos fotosintéticamente activos a tallos leñosos debido al enterramiento. Por otro lado, la continua actividad de cangrejos disminuye la dureza del sedimento (Botto e Iribarne 2000, Escapa et al. 2004) y esto afectaría la capacidad de fijación de los tallos radicantes. Estos tallos no podrían entonces fijarse en el sedimento impidiendo así el crecimiento asexual de la planta, que luego de un año de coexistencia con cangrejos pierde estructura aérea, como lo demuestra la reducción observada en el índice de canopeo. Sin embargo, las plantas que ocurren en los bordes de los parches pueden fijar sus tallos en las zonas exteriores donde los cangrejos no están presentes, esto mantiene el crecimiento centrífugo del parche y explicaría la forma de “anillo” -con las plantas vivas solo en los bordes del parche- de los parches de gran tamaño. Por otro lado, las plantas maduras de *S. perennis* pueden tolerar salinidades altas en el sedimento (Waisel 1972) pero siempre que ocurran en sedimentos bien drenados y con altos potenciales redox (Castellanos 1994, Davy et al. 2006). Así, el estado casi permanente de inundación que sufren las plantas centrales a partir de la pérdida de los primeros centímetros de sustrato podría eventualmente generar la muerte de las plantas en esas zonas debido a la continua anegación y consecuente disminución del potencial redox del sedimento.

Tanto la pérdida de la estructura aérea de las plantas, como la remoción de sedimentos por cangrejos podrían ser los procesos que expliquen el hundimiento de los parches y la formación de cuencos salinos. *Sarcocornia perennis* es una planta con baja capacidad de entrapamiento de sedimentos comparada con las plantas del género *Spartina* (Leonard y Luther 1995); sin embargo, se ha demostrado que la presencia de plantas de esta especie incrementa las tasas de depositación de sedimentos y promueve la fijación del sustrato con sus raíces llevando a un incremento en el nivel del sustrato (Davy et al. 2006). Por otro

lado, el efecto neto de las plantas en la atenuación de flujos horizontales y el consecuente incremento en las tasas de depositación será mayor para plantas más densas y altas (Leonard y Croft 2006). Así, la disminución de la cobertura vegetal debida a la actividad de cangrejos podría llevar a menores tasas de entrapamiento de sedimentos por las plantas afectadas, produciendo patrones de sedimentación contrastantes entre zonas con mayor o menor cobertura (p.e., borde vs. centro de los parches). Además, el ligamiento por raíces también incrementa la resistencia del sedimento a la erosión (Reed 2000), de esta manera la muerte de las plantas en las zonas centrales de los parches colonizados por cangrejos podría generar zonas con menor resistencia a la erosión. El efecto de la actividad de cangrejos dentro de los parches es la rápida reducción de dureza del sedimento, lo cuál transformaría a esas áreas excavadas en menos resistentes a la erosión. Además, el mencionado transporte de sedimentos a la superficie expone sedimentos de capas profundas que sin esta actividad no estarían disponibles para el transporte por corrientes (ver Capítulo I). De esta manera, la muerte de las plantas en la zona central, la disminución en la dureza del sedimento, y la remoción continua de sedimento promoverían la erosión en la zona central de los parches, que se deprime y genera entonces cuencos salinos. Sin embargo, en las zonas centrales de los parches maduros (i.e., pérdida de la cobertura vegetal en la zona central) la densidad de cangrejos disminuye al igual que su tasa de actividad, y el hundimiento de los parches se detiene. De esta manera, las interacciones entre *Sarcocornia perennis* y *Chasmagnathus granulatus* serían responsables de la generación de cuencos salinos en la marisma, un modelo conceptual ilustrando la evolución temporal de los parches se muestra en la Figura 10.

Tabla 1. Resultados resumidos de ANOVA de dos vías, evaluando diferencias en las características de los parches (“*Fuente de variación*”), entre diferentes tipos de parche y zonas dentro de ellos. Asteriscos luego de los valores observados de *F* representan diferencias significativas (** $p < 0.01$; * $p < 0.05$; ns = diferencias no significativas).

<i>Fuente de variación</i>	<i>gl efecto</i>	<i>gl error</i>	<i>MS_{Efecto}</i>	<i>F</i>
<i>Cobertura</i>				
Tipo parche (T)	2	108	7852.2	37.3**
Zona parche (Z)	3	108	10170	48.4**
T · Z	6	108	3456.6	16.4**
<i>Radio Suc./Leñoso</i>				
Tipo parche (T)	2	108	28.9	4.1*
Zona parche (Z)	3	108	114.3	16.4**
T · Z	6	108	4.35	0.62 ^{ns}
<i>Núm. Cuevas</i>				
Tipo parche (T)	2	108	56.5	5.8*
Zona parche (Z)	3	108	2092.1	217.4**
T · Z	6	108	135.3	14.1**
<i>Núm. Cuevas activas</i>				
Tipo parche (T)	2	108	67.8	7.4*
Zona parche (Z)	3	108	1370.1	151.5**
T · Z	6	108	181.36	20**
<i>Elevación relativa</i>				
Tipo parche (T)	2	108	12	4.19*
Zona parche (Z)	3	108	165.4	57.9**
T · Z	6	108	81.8	28.6**

Leyendas de las figuras

Figura 1. Fotografías mostrando distintos tipos de parches (A) Parche sólido de *Sarcocornia perennis* –vegetación presente en todo el parche- excavado por cuevas de cangrejos, nótese la ausencia de cuevas en el sustrato fuera del parche, y (B) parche de *S. perennis* en forma de anillo -con vegetación solo en los bordes del parche-.

Figura 2. Elevación relativa al nivel medio del terreno circundante (A) para parches sólidos de *Sarcocornia perennis* sin cangrejos (S – C), parches de *S. perennis* con cangrejos (S + C) y parches en forma de anillo (Anillo) y tasas de erosión/acreción para los mismos tipos parche. Aquí y en todas las figuras siguientes, los límites de las cajas representan el 75 y 25 percentil de los datos, las líneas fuera de las cajas el 1 y 99 percentil y las líneas dentro de las cajas representan la mediana, círculos fuera de las cajas representan outliers. Diferentes letras arriba de las cajas indican diferencias significativas entre medias halladas con test de Tuckey ($\alpha = 0.05$).

Figura 3. Relación entre el diámetro de los parches y su elevación relativa al nivel medio del terreno circundante, las líneas punteadas verticales indican el diámetro mínimo para la colonización por cangrejos (a) y diámetro para el cuál el 95 % de los parches estuvieron colonizados por cangrejos (b).

Figura 4. Características internas de los parches discriminando el borde externo de los parches (Borde externo), el borde interno (Borde interno), zonas contiguas interiores al borde interno (Media) y zonas centrales (Centro). Las características representadas son: (A) cobertura vegetal, (B) relación biomasa tallos suculentos/leñosos, (C) número total de cuevas, (D) número de cuevas activas, y (E) elevación relativa del terreno.

Figura 5. Características físico-químicas en: zonas exteriores inter-parche (Afuera), parches sólidos de *S. perennis* sin cangrejos (S - C), parches de *S. perennis* con cangrejos (S + C) y parches en forma de anillo (Anillo). Las variables corresponden a: (A) contenido de agua en sedimento, (B) penetrabilidad del sedimento, (C) resistencia a la torsión y (D) contenido porcentual de materia orgánica.

Figura 6. Variación en la temperatura a 0.5 cm por encima de la superficie del terreno para los distintos tipos de parche y horas del día.

Figura 7. (A) Tasa de colonización por cangrejos ($\text{cuevas} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{mes}^{-1}$) para tratamientos con agregado de sombra (Sombra), agregado de estructuras en el sedimento (Estructura), agregado de sombras y estructuras (S + E) y controles (Control). (B) Supervivencia final de cangrejos, estimada como número total de cuevas activas (m^{-2}) para los mismos tratamientos.

Figura 8. Variación temporal en el índice de canopeo de plantas de *S. perennis* en tratamientos con y sin agregados de cangrejos (A), y (B) variación temporal en la elevación relativa para los mismos tratamientos.

Figura 9. Biomasa final de tallos leñosos (Leñoso) y suculentos (Suculento) de plantas de *S. perennis* en los tratamientos con y sin cangrejos. Asteriscos sobre las cajas representan diferencias significativas entre tratamientos con y sin cangrejos (test de *t*).

Figura 10. Modelo conceptual mostrando la evolución temporal conducente a la formación de cuencos salinos.

Figura 1



Figura 2

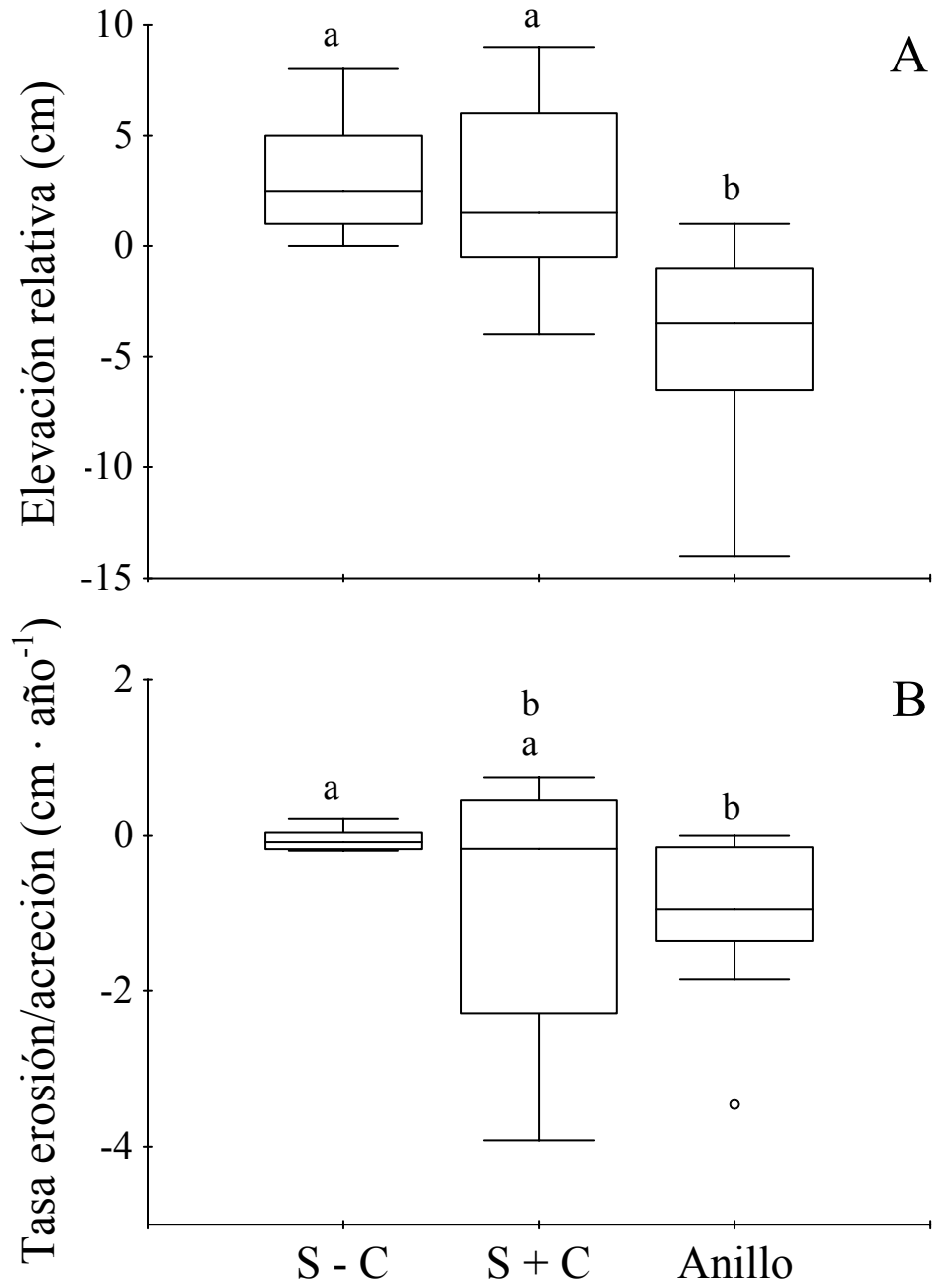


Figura 3

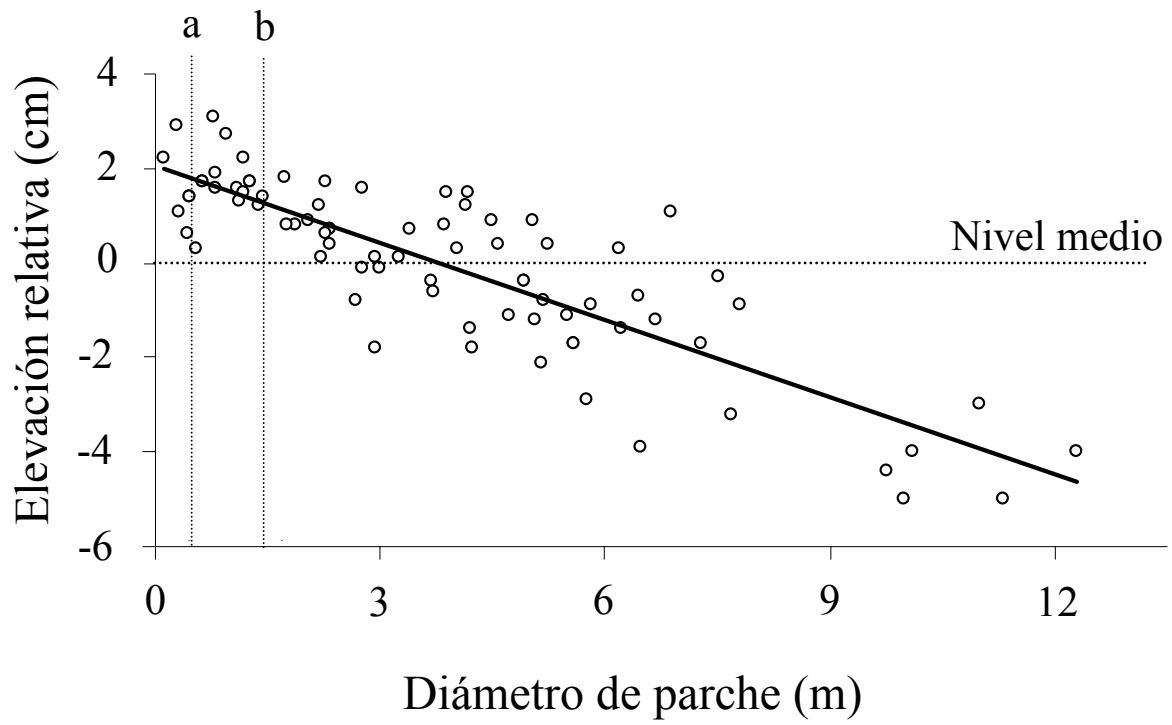


Figura 4

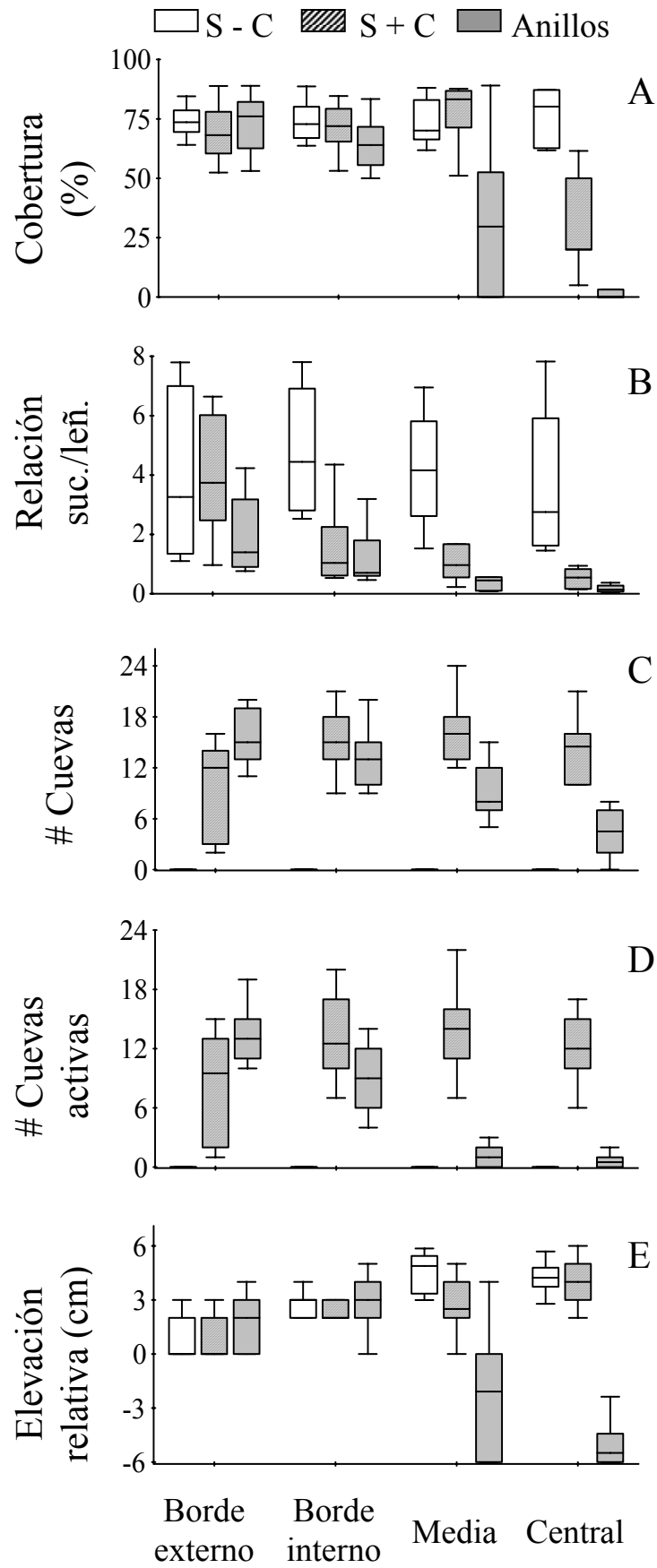


Figura 5

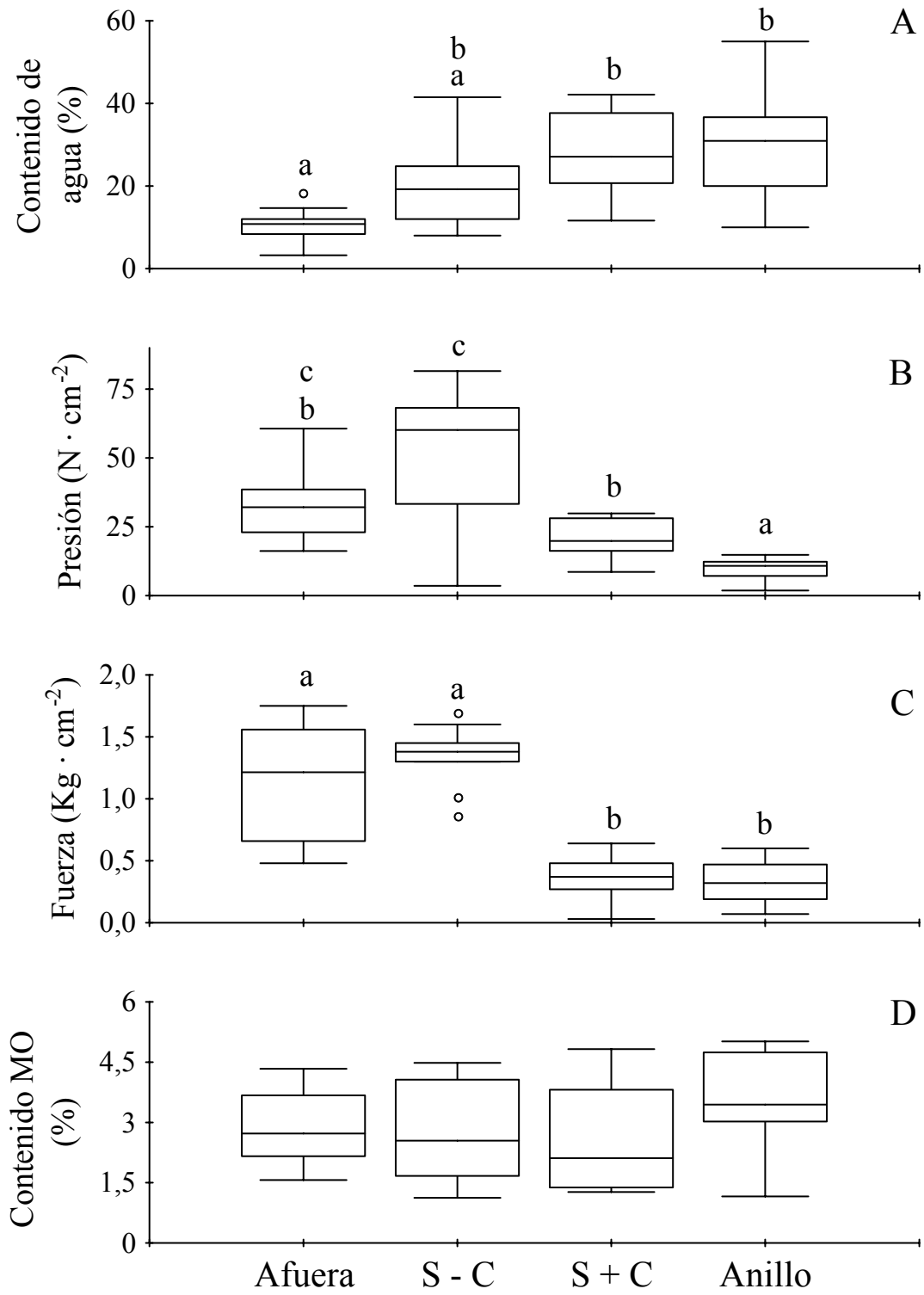


Figura 6

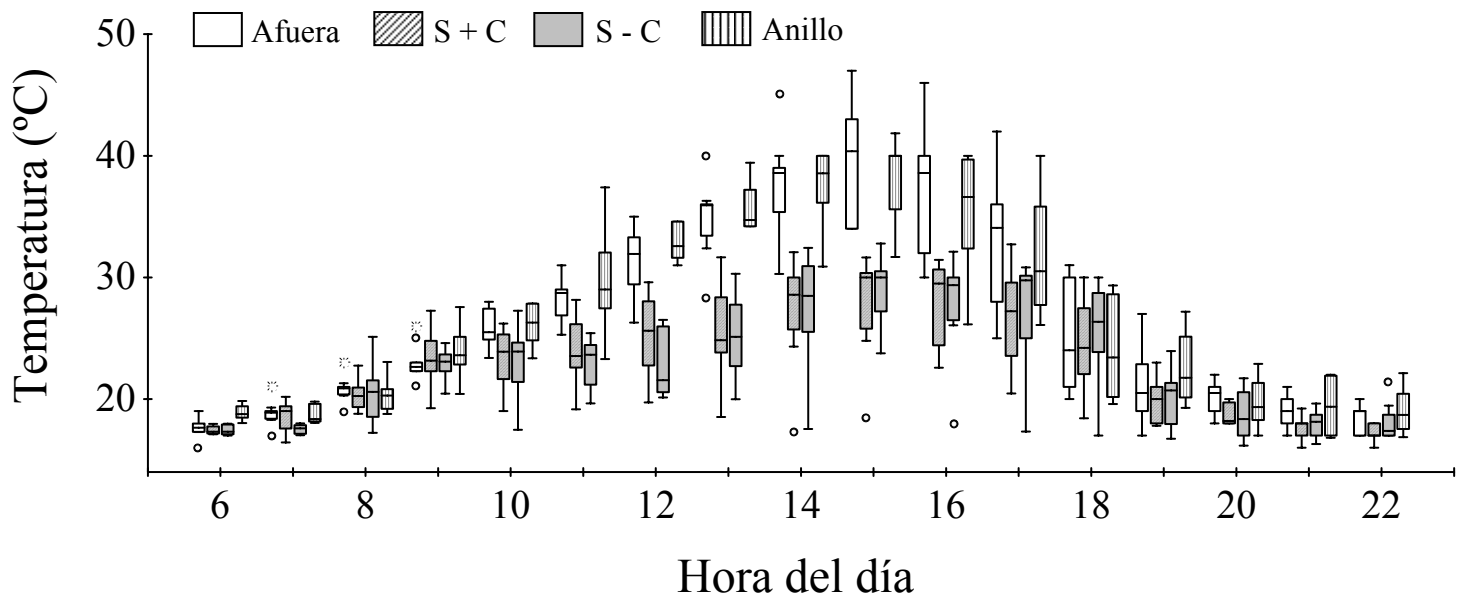


Figura 7

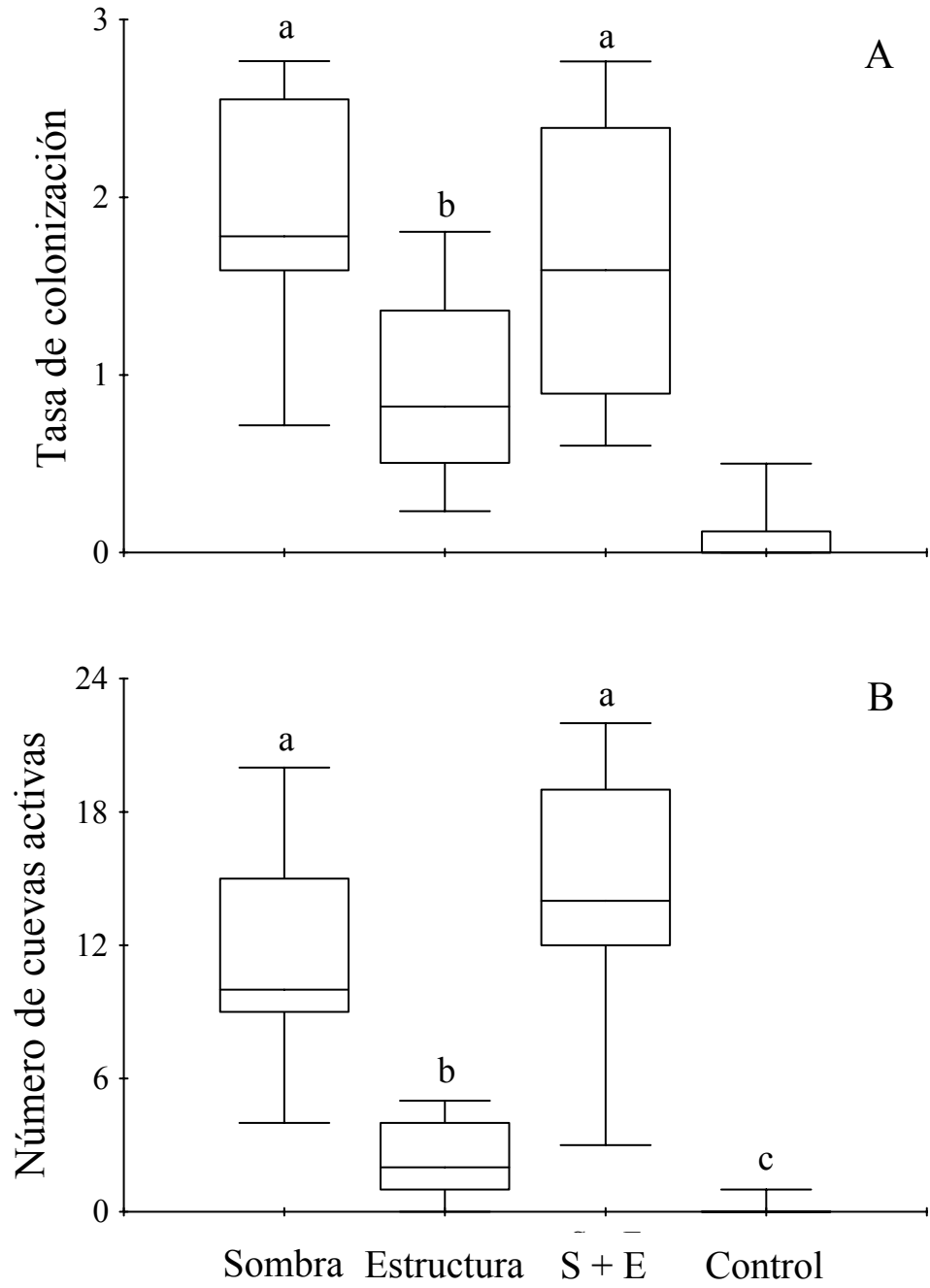


Figura 8

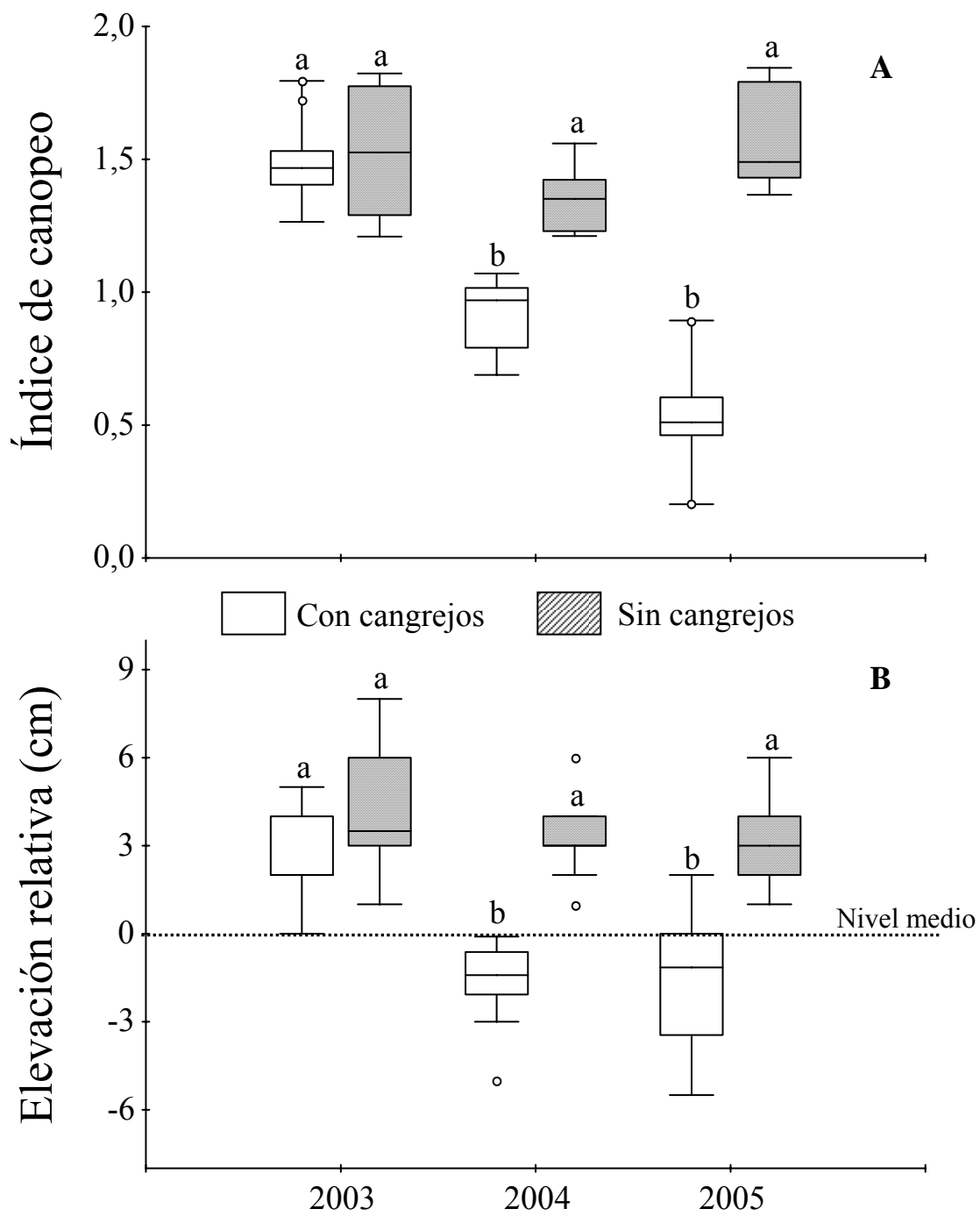


Figura 9

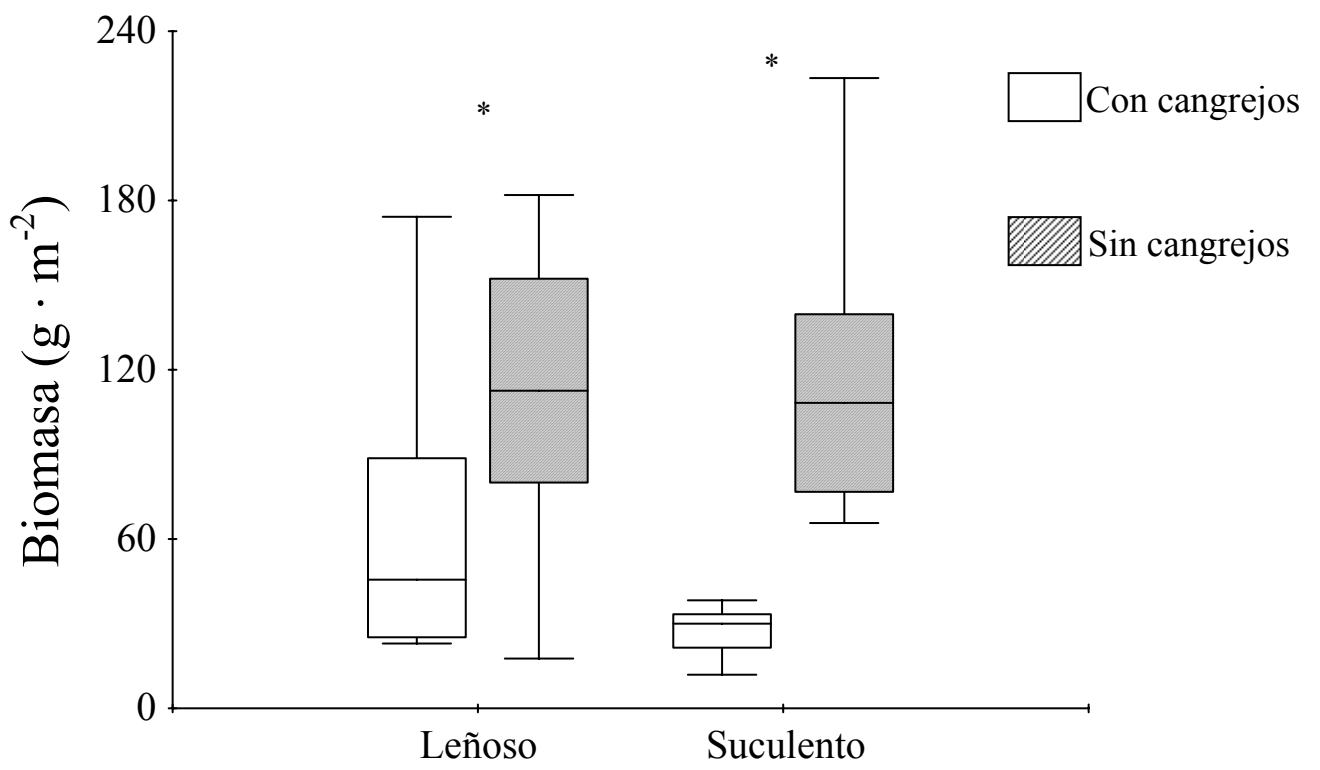
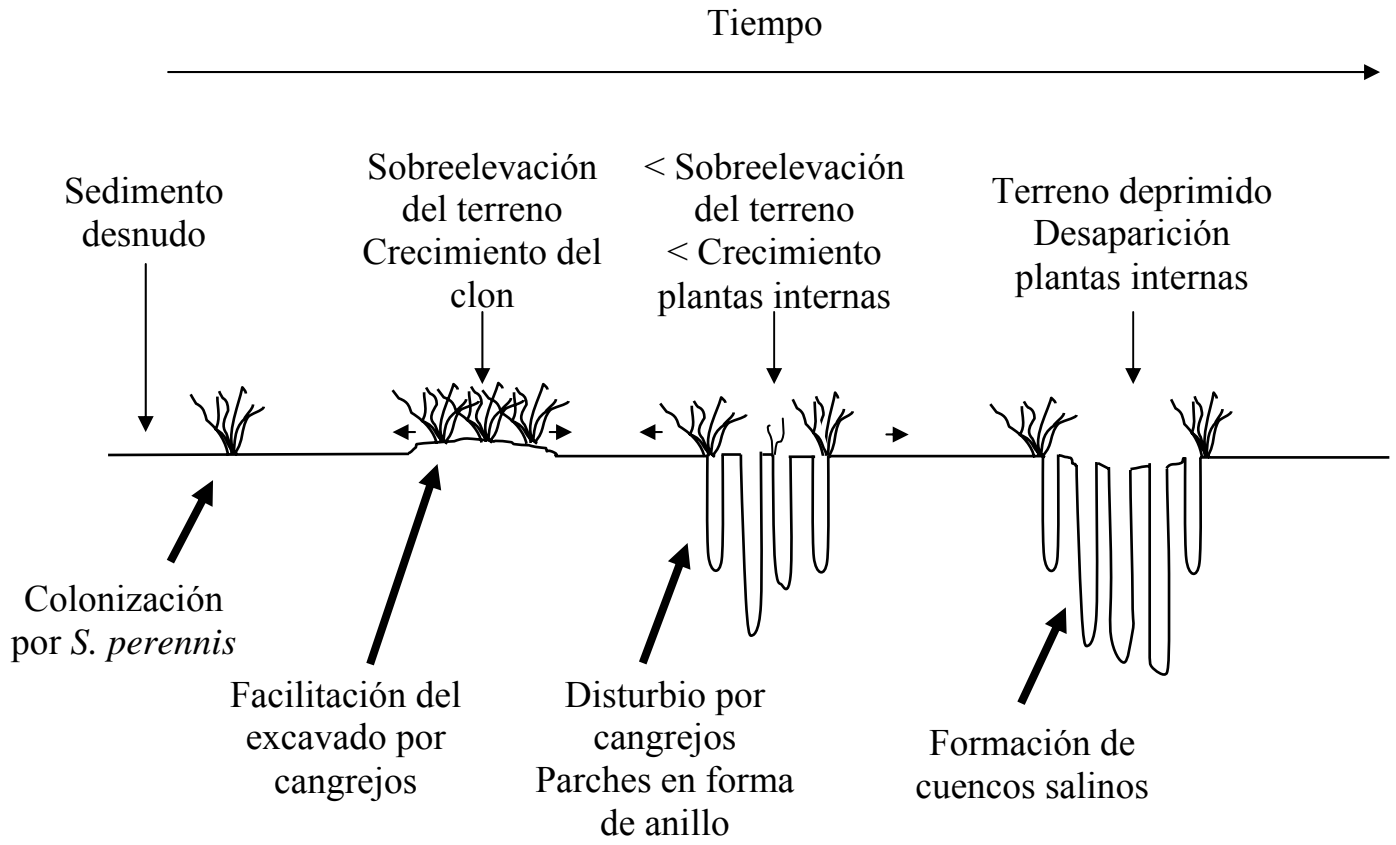


Figura 10



Capítulo III

Efectos directos e indirectos de la actividad excavadora de *Chasmagnathus granulatus* en la formación y crecimiento de canales de marea en marismas dominadas por *Sarcocornia perennis*.

1. Introducción

Las marismas son consideradas protectoras de la erosión en la línea de costa (van Eerd 1985, Adam 1990) e importantes disipadoras naturales de corrientes y de ondas de marea (Moller y Spencer 2002); sin embargo, trabajos recientes muestran que la erosión de estos ambientes es un fenómeno creciente y común aún cuando las plantas están presentes (DeLaune et al. 1990, Allen 2000, Cooper et al. 2001, Hughes y Paramor 2004). Los factores físicos como la acción del viento, la energía de las olas y mareas, y el aumento relativo del nivel del mar aparecen como principales responsables de las crecientes tasas de erosión en marismas (Pye 2000, van der Wal y Pye 2004). Sin embargo, procesos biológicos que interactúan con las fuerzas físicas (Talley et al. 2001, Hughes y Paramor 2004) podrían también desempeñar importantes roles en la erosión de marismas (Wolters et al. 2005). La actividad de organismos infaunales puede remover grandes superficies en bancos de sedimento en canales de marea (p.e., cangrejos: Letsch y Frey 1980; poliquetos: Hughes 1999). También, la herbivoría por poliquetos, anfípodos y gasterópodos puede afectar negativamente el establecimiento de plantas pioneras, aumentando así la erodabilidad del sedimento (Hughes et al. 2001). Otros grupos de organismos, como los isópodos cavadores pueden también reducir la estabilidad del sedimento e inducir la erosión de marismas (Talley et al. 2001). Estas evidencias muestran que por mecanismos directos o indirectos, los invertebrados que habitan las marismas podrían favorecer procesos erosivos; aunque las evidencias sean aún escasas. De esta manera, se ha sugerido recientemente que los procesos biológicos deberían considerarse junto a los procesos físicos cuándo se evalúa su rol en la erosión de marismas (Hughes y Paramor 2004, Paramor y Hughes 2004).

Un mecanismo erosivo común en marismas es el crecimiento de canales de marea (Allen 2000). Muchos estudios investigaron los procesos hidrodinámicos y de transporte dentro de redes de canales (p.e., Davidson-Arnott et al. 2002), pero solo pocos estudios procuraron entender la

génesis y el desarrollo de estos canales (Shi et al. 1995, Perillo et al. 1996, Allen 2000, Le Hir et al. 2000, Perillo e Iribarne 2003b, Perillo et al. 2005). Tanto trabajos antiguos (Chapman 1960, Pethick 1969) como recientes (Fagherazzi y Furbish 2001), tratan de entender la formación de canales como la resultante de procesos puramente físicos. Sin embargo, hay evidencias de que la génesis de canales de marea podría estar influenciada por factores tanto físicos como biológicos (p.e., marismas del Atlántico SO; Perillo e Iribarne 2003a). En algunos casos, los canales formados inicialmente por el agua que drena desde la marisma podrían ser rápidamente colonizados por invertebrados, y bajo ciertas circunstancias, estos invertebrados pueden acelerar la erosión (Hughes 1999). Estos animales –generalmente cavadores- pueden alterar las características geotécnicas de la matriz del sedimento en ambientes intermareales (Meadows y Meadows 1991, Murray et al. 2002), incrementando su erodabilidad (Widdows et al. 2000, Murray et al. 2002). Además, la actividad de excavación puede debilitar los bancos de sedimentos finos en marismas, haciéndolos así más susceptibles a la erosión por la acción de olas y flujos de canales de marea (Talley et al. 2001). Los cangrejos forman las más permanentes (y activas) estructuras de cuevas (Montage 1980, Iribarne et al. 1997, Bertness 1999, Bortolus e Iribarne 1999, Botto e Iribarne 2000) en muchas marismas, y debido a esto son los organismos que podrían tener mayores efectos en la dinámica sedimentaria y geomorfológica de estos ambientes.

Las marismas del Atlántico SO (desde 28° S en Brasil hasta los 44° S en Argentina) son dominadas por *Spartina* spp y *Sarcocornia perennis* (Isacch et al. 2006). El cangrejo cavador *Chasmagnathus granulatus* domina la zona intermareal (Iribarne et al. 1997), habitando tanto planicies de marea como marismas vegetadas por *Spartina* spp y *Sarcocornia perennis* (D'Incao et al. 1992, Spivak et al. 1994, Iribarne et al. 1997, Bortolus e Iribarne 1999). Los cangrejos construyen y mantienen cuevas permanentes, y su actividad oxigena el sedimento de la marisma (Fanjul et al. en prensa), incrementando el drenaje y alterando las propiedades del sedimento

(Botto e Iribarne 2000). Mientras construyen y mantienen sus cuevas, estos organismos remueven grandes cantidades de sedimento (hasta $5 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$, Iribarne et al. 1997, ver Capítulo I), que es depositado en superficie en la forma de montículos susceptibles a ser erosionados por corrientes (Botto e Iribarne 2000, ver Capítulo I). Los cangrejos están ampliamente distribuidos tanto en la marisma como en los márgenes de los canales alcanzando altas densidades de cuevas (hasta $60 \text{ cuevas} \cdot \text{m}^{-2}$, Iribarne et al. 1997). Algunos estudios recientes sugieren que estos cangrejos podrían facilitar la formación de canales en estas marismas (Perillo e Iribarne 2003a, Perillo et al. 2005). Sin embargo, esto no ha sido cuantificado hasta el momento, aunque todo sugiere que su efecto sobre la erosión de marismas (por formación y crecimiento de canales de marea) puede ser importante.

Procesos físicos y biológicos han sido relacionados con la formación de cuencos salinos en marismas (Steers 1977, Pethick 1986, Perillo et al. 1996, Perillo e Iribarne 2003b, Capítulo II). Aunque éstas son estructuras comunes en las marismas, han sido raramente relacionadas con la formación de canales de marea (Perillo et al. 1996, Perillo e Iribarne 2003a). Por ejemplo, en las marismas del estuario de Bahía Blanca dominadas por *Sarcocornia perennis* (Isacch et al. 2006), la interacción de esta planta con *Chasmagnathus granulatus* conduce a la formación de cuencos salinos (Capítulo II). Estos cuencos acumulan agua durante la marea alta y la retienen durante la marea baja, el agua atrapada en los cuencos puede drenar hacia canales de marea cercanos si se disturba y rompe el borde del cuenco (p.e., remoción de plantas durante tormentas, pérdida de sustrato; obs. pers.). Así, nuevas áreas de flujo permanente son creadas en la superficie de la marisma, estas áreas continúan drenando el agua retenida en el cuenco hacia los canales, incluso durante marea baja. Estos flujos están considerados como los principales forzantes del crecimiento retrocedente de canales en marismas (Chapman 1960, Pethick 1969). De esta forma, los flujos que

se producen por el drenado de agua acumulada en cuencos generarían zonas donde la erosión podría ser mayor.

En este contexto, el objetivo principal de este Capítulo fue investigar el rol del cangrejo cavador *Chasmagnathus granulatus* en la formación y crecimiento de canales de marea en marismas. Con este propósito, se abordaron las siguientes preguntas: (1) Cómo es la distribución espacial de los cangrejos en la marisma? (2) Hay diferencias en la arquitectura de las cuevas entre diversos sitios hidrodinámicamente definidos de la marisma? (3) Qué parámetros geotécnicos del sedimento de marisma alteran los cangrejos? (4) Puede la actividad del cangrejo afectar la erosión de la marisma por canales de marea? (5) Pueden los cangrejos afectar indirectamente (p.e., por la generación de cuencos salinos) la génesis de canales de marea en la marisma?

2. Materiales y métodos

Area de estudio

Los muestreos y experimentos de campo se realizaron en la marisma descrita en la sección “Descripción del área de estudio”. Las cabeceras y laterales de canales de marea (ubicadas en el borde marisma-planicie de marea) y la mayor parte de la superficie de la marisma esta dominada por la presencia del cangrejo cavador *Chasmagnathus granulatus* (p.e., Iribarne et al. 1997, Bortolus e Iribarne 1999, Botto et al. 2006). La marisma estudiada esta caracterizada por redes dendríticas de canales de marea de bajo orden (Fig. 1A), y está vegetada por la halófila *Sarcocornia perennis*, esta especie interactúa con los cangrejos generando parches con forma de anillos (‘cuencos salinos’; Perillo e Iribarne 2003a, Capítulo II) que acumulan agua (Fig. 1B). Estos cuencos cubren aproximadamente el 50 % de la superficie de la marisma (Minkoff et al. 2006).

2. 1. Densidad, distribución espacial y arquitectura de cuevas en la marisma

Se realizó un relevamiento de campo con el propósito de determinar la distribución espacial de cuevas de cangrejos en diferentes hábitats definidos por sus condiciones hidrodinámicas dentro de la marisma (i.e., cabeceras de canales de marea, cuencas de drenaje de canales de marea, marisma interna y cuencos salinos); los diferentes sitios fueron identificados visualmente. Se determinaron densidades de cuevas usando cuadrados (0.5 m lado) colocados aleatoriamente en todos los sitios ($n = 10$ muestras en cada sitio) donde se contaron las cuevas dentro de cada cuadrado; además se identificaron y cuantificaron las cuevas activas (i.e., cuevas con sedimento recientemente removido, huellas, o presencia de cangrejos). Este procedimiento fue repetido estacionalmente durante dos años (10 veces desde abril-2002 a agosto-2004). La hipótesis nula de no diferencia en las densidades medias de cuevas entre sitios y estaciones del año fue evaluada usando ANOVA de dos vías, con los sitios y las estaciones como factores fijos (Zar 1999). Los efectos dentro de los factores no fueron considerados para los ANOVAs de dos vías cuando se detectó interacción significativa entre los factores, ya que esta interacción indica que los factores no son independientes (Underwood 1997). Se realizaron comparaciones planeadas *a posteriori* entre grupos en el caso de obtener efecto de interacción significativo (Underwood 1997).

Dos ensayos fueron realizados para describir la arquitectura de las cuevas en la marisma. Para determinar la arquitectura de las cuevas en relación con su ubicación en la marisma, 15 cuevas de cada sitio definido anteriormente fueron seleccionadas aleatoriamente y se rellenaron con espuma de poliuretano expansible, dejando endurecer la espuma al menos durante 3 h antes de la extracción. Los moldes de las cuevas fueron entonces extraídos manualmente, y en ellos se midió la longitud y el ancho máximo, el número de entradas, el número de conexiones, y el volumen total (por desplazamiento de agua) de cada cueva. La hipótesis nula de ausencia de diferencias entre las variables de la arquitectura de la cueva entre los diferentes sitios fue evaluada usando ANOVA (Zar 1999). Finalmente, para determinar el grado de conexión entre cuevas, 10 cuadrados de 1 m

de lado fueron ubicados aleatoriamente en la superficie de cada sitio, registrándose el número total de cuevas en cada cuadrado. En la parte central de cada unidad, la entrada de una cueva fue llenada con una solución de rodamina disuelta en agua filtrada (3 litros para cada caso). Después de diez minutos, fue cuantificado el número de cuevas donde la rodamina era visible. El porcentaje de interconexión entre cuevas fue calculado como el número de cuevas con contenido de rodamina / número total de cuevas, de esta manera el valor de 100 % indica que todas las cuevas estaba conectadas. La hipótesis nula de ausencia de diferencias en los porcentajes medios de interconexión entre los diferentes sitios fue evaluada usando ANOVA (Zar 1999).

2. 2. Efectos de las cuevas en las propiedades físicas del sedimento

Las propiedades físicas del sedimento pueden ser modificadas por la actividad de organismos (p.e., bioturbadores) y alguna de estas propiedades podrían afectar la resistencia del sedimento a la erosión (Widdows et al. 2000). *Chasmagnathus granulatus* promueve cambios en las características físicas de sedimentos de planicies de marea (Botto e Iribarne 2000, Escapa et al. 2004) y de marismas (Bortolus e Iribarne 1999). En esas áreas, el sedimento excavado tiene una mayor penetrabilidad, menor resistencia a la torsión y mayor contenido de agua que el sedimento no excavado (Escapa et al. 2004). Por ello, es esperable que *C. granulatus* afecte también las características físicas del sedimento de los bordes de la marisma donde ocurren las cabeceras de canales. Para evaluar el efecto de la actividad del cangrejo en las características físicas del sedimento, se midieron penetrabilidad, esfuerzo de corte, velocidad de percolación, contenido de agua y contenido de materia orgánica (ver metodología en Capítulo II). Se seleccionaron aleatoriamente zonas de la marisma cerca de las cabeceras de los canales (entre 1 y 2 m desde las cabeceras) con y sin presencia de cangrejos. Se tomaron 20 replicas para cada zona (con o sin cangrejos) y variable medida. La hipótesis nula de no diferencia en los valores medios de las variables analizadas entre zonas con y sin cangrejos fue evaluada usando test de t (Zar 1999).

Adicionalmente, se realizó un experimento de campo para evaluar si los cangrejos afectan las características físicas del sedimento que habitan. Se marcaron 20 cuadros (1 m de lado) en áreas desprovistas de cuevas en la zona de borde de la marisma, a no más de 2 m desde los taludes de canales de marea. Se excavaron cuevas artificiales ($60 \text{ cuevas} \cdot \text{m}^{-2}$, distribución homogénea) en la mitad de los cuadrados usando un caño de PVC (60 mm diámetro, 10 cm profundidad) y se incluyeron cangrejos en cada cueva artificial (ver Iribarne et al. 2005). La otra mitad de los cuadrados no fue excavada y sirvió como control. Después de un año, se midieron las propiedades del sedimento previamente detalladas en las inclusiones y en los controles. Se utilizó test de t apareado (Zar 1999) para evaluar la hipótesis nula de ausencia de diferencias en las características físicas del sedimento entre tratamientos con y sin cangrejos.

2. 3. Relación entre la actividad del cangrejo y elongación de canales

Si la actividad de bioturbación modifica propiedades físicas del sedimento de la marisma, es de esperar que cambie su resistencia a la erosión y entonces afecte también los patrones de crecimiento de los canales de marea. Para evaluar esta relación entre la actividad de excavación del cangrejo y el crecimiento de canales de marea, se eligieron aleatoriamente 50 cabeceras de canales. Se registró mensualmente durante 2 años (desde marzo-2002 a abril-2004) el crecimiento lineal de los canales (i.e., elongación). Dos estacas de madera fueron colocadas alrededor de las cabeceras de los canales (Fig. 2). La posición de cada estaca de referencia se determinó mediante relevamientos con un sistema de GPS diferencial y un teodolito. Además, se insertó en el borde de la cabecera de cada canal una barra de acero de 50 cm largo y 4 mm diámetro. La distancia de esta barra a las estacas control fue determinada mensualmente. En el caso de que la cabecera se hubiera retraído, la barra de acero fue removida y colocada en su nueva posición, y se determinó nuevamente su posición con relación a las estacas de referencia fijas. Las tasas de crecimiento de los canales de marea fueron calculadas y expresadas como el crecimiento lineal por mes. Al mismo

tiempo de la medición de crecimiento de canales, se registraron también las densidades de cuevas totales y activas en cada cabecera. La relación entre las tasas de crecimiento de los canales de marea (expresadas en $\text{cm} \cdot \text{año}^{-1}$) y la densidad media de cuevas totales y activas fue evaluada usando modelos de regresión lineal simple (Zar 1999).

2. 4. Experimentos de erosión

Se realizó un experimento de campo desde septiembre de 2002 hasta agosto de 2004 para evaluar si la presencia de cangrejos en las cabeceras de los canales puede afectar las tasas de crecimiento de los mismos. Se seleccionaron aleatoriamente 20 cuencas de drenaje de canales de marea, en el área contigua inmediata a la cabecera del canal se colocaron cajas de malla plástica de 60 cm lado (1 cm abertura de malla, 1 caja por cabecera). La mitad de estas cajas fueron introducidas 10 cm en el sedimento para excluir cangrejos, y fueron mantenidas sin cangrejos ni cuevas durante el experimento; mientras que el resto de las cajas fueron colocadas en el sustrato con aberturas en sus bases para permitir la colonización de cangrejos sirviendo como cajas control. El crecimiento de los canales fue determinado mensualmente usando la metodología anteriormente descrita; al término del experimento, se calcularon las tasas de crecimiento y el crecimiento total de los canales. La hipótesis nula de ausencia de diferencias en las tasas de crecimiento medias y en el crecimiento neto en cabeceras con y sin cangrejos fue evaluada usando test de t (Zar 1999).

Los cuencos salinos presentes en estas marismas (i.e., generados por la interacción cangrejo-*Sarcocornia*, ver Capítulo II) pueden servir como reservorios de agua durante períodos de marea baja. Además, la iniciación de nuevas cabeceras de canales puede depender de la disponibilidad de flujos del agua escurriendo desde la superficie de la marisma (Chapman 1960). Así, los cuencos salinos podrían ser responsables de la generación de nuevas cabeceras de canales en el borde de la marisma, dado que el agua retenida puede drenar a hacia canales preexistentes (p.e., pérdida de plantas o pérdida de sustrato del borde del cuenco). Para poner a prueba esta hipótesis, se realizó

otro experimento en la marisma. Veinte cuencos salinos fueron drenados artificialmente hasta el borde del canal más cercano. El drenaje artificial fue generado quitando los dos centímetros superficiales (20 cm ancho) del sustrato desde el borde del cuenco hasta el borde del canal más cercano. Luego se instalaron cajas de malla plástica (60 cm de alto, 1 cm abertura de malla) en estas zonas drenadas artificialmente. La mitad de estas cajas fueron enterradas 10 cm en el sedimento para excluir cangrejos, mientras que el resto de las cajas fueron colocadas en el sustrato con aberturas en sus bases para permitir la colonización de cangrejos sirviendo de controles. En cada caja, se contaron mensualmente las cuevas de cangrejos determinando también el porcentaje de cuevas activas. La erosión de las zonas drenadas artificialmente fue monitoreada mensualmente midiendo la profundización de los surcos creados y el crecimiento lineal de las nuevas cabeceras de canales en el caso que estas aparecieran. La hipótesis nula de ausencia de diferencias en las tasas de crecimiento medias y en el crecimiento neto entre las zonas de drenadas artificialmente con y sin cangrejos fue evaluada usando test de t (Zar 1999).

3. Resultados

3. 1. Densidad, distribución espacial y arquitectura de cuevas en la marisma

La densidad de cuevas fue más alta en sitios del borde de la marisma (i.e., cabeceras de canales y cuencas de drenaje) que en los sitios del interior de la marisma (i.e., marisma y cuencos salinos) durante todo el año (ANOVA interacción: $F_{9, 464} = 2.82, p < 0.05$; Fig. 3A). La densidad de cuevas disminuyó durante el otoño y alcanzó valores mínimos durante el invierno; este patrón fue menos acentuado para las cabeceras de canales, que mantuvieron altas densidades de cuevas incluso durante el invierno (Fig. 3A). En los sitios de marisma, las densidades de cuevas de cangrejos no variaron durante el año y durante todas las estaciones mostraron valores más bajos que en los otros sitios (Fig. 3A). Los porcentajes de cuevas activas también mostraron diferencias

entre sitios y estaciones (ANOVA interacción: $F_{9, 464} = 2.18$, $p < 0.05$; Fig. 3B). Para todos los sitios, la actividad de cuevas mostró los valores más altos durante el verano. En el interior de la marisma, la actividad de los cangrejos fue siempre menor que en los otros sitios. Las cabeceras de canales y cuencas de drenaje mostraron alto porcentaje de cuevas activas durante todo el año; sin embargo, los valores máximos para ambos sitios fueron registrados durante el verano (Fig. 3B).

La arquitectura de las cuevas mostró algunas diferencias para los sitios analizados. Las cuevas fueron más profundas en la marisma y en los cuencos salinos que en las cabeceras de canales y cuencas de drenaje (ANOVA: $F_{3, 56} = 3.80$, $p < 0.05$; Fig. 4A). Además, las cuevas también fueron de mayor diámetro en la marisma y en los cuencos salinos que en las cabeceras de canales y cuencas de drenaje (ANOVA: $F_{3, 56} = 3.28$, $p < 0.05$; Fig. 4B). Los menores diámetros de cuevas fueron registrados en las cuencas de drenaje. El volumen de las cuevas en la marisma y en los cuencos fue mayor que el registrado en las cabeceras y cuencas de drenaje (ANOVA: $F_{3, 56} = 4.75$, $p < 0.05$; Fig. 4C). Las cuevas construidas en los sitios de borde de marisma (cabeceras de canales y cuencas de drenaje) tuvieron mayor número de conexiones con las cuevas vecinas que las cuevas presentes en la marisma y en los cuencos salinos (ANOVA: $F_{3, 56} = 17.0$, $p < 0.05$; Fig. 4D). Similarmente, el ensayo con rodamina mostró que el porcentaje de conexión entre cuevas fue más alto en las cabeceras ($x = 76.5$ %, $de = 29.9$ %) que en los otros sitios, alcanzando sus valores más bajos en los cuencos salinos ($x = 30.7$ %, $de = 17.7$ %; ANOVA: $F_{2, 27} = 3.76$, $p < 0.05$).

3. 2. Efectos de las cuevas en las propiedades físicas del sedimento

Tanto las medidas directas como las manipulaciones experimentales mostraron que la actividad excavadora de *Chasmagnathus granulatus* afectó algunas características físicas del sedimento. La penetrabilidad fue más alta (i.e., menor dureza) en los sitios naturales habitados por cangrejos que en zonas sin cangrejos ($t_c = -7.97$; $gl = 38$; $p < 0.05$; Fig. 5A). Además, el experimento de inclusión de cangrejos mostró que los cangrejos pueden cambiar la penetrabilidad

del sedimento. En los tratamientos de inclusión, la penetrabilidad media fue más de cinco veces menor que en los controles ($t_c = -3.74$; $gl = 18$; $p < 0.05$; Fig. 5A). La resistencia a la torsión fue 4-5 veces más alta en zonas sin cangrejos que zonas con cangrejos ($t_c = -20.65$; $gl = 38$; $p < 0.05$; Fig. 5B). Similarmente, después de un año de experimentación la resistencia a la torsión fue menor en los tratamientos de inclusión de cangrejos que en los controles ($t_c = -6.28$; $gl = 18$; $p < 0.05$; Fig. 5B). La velocidad de percolación no cambió entre zonas con y sin cangrejos ($t_c = -1.64$; $gl = 38$; $p > 0.05$; Fig. 5C), y tampoco cambió cuando se compararon tratamientos de inclusión de cangrejos con controles ($t_c = 0.25$; $gl = 18$; $p > 0.05$; Fig. 5C). Tanto el contenido de agua del sedimento como el contenido de materia orgánica fueron más altos en zonas con cangrejos (contenido de agua: $t_c = 3.02$; $gl = 38$; $p < 0.05$, ADWF: $t_c = 5.27$; $gl = 38$; $p < 0.05$; Fig. 5D-E). Sin embargo, no hubo diferencias en la humedad del sedimento entre los tratamientos de inclusión de cangrejos y controles ($t_c = 1.8$; $gl = 18$; $p > 0.05$), pero el contenido de materia orgánica difirió significativamente entre tratamientos luego de un año ($t_c = 3.7$; $gl = 18$; $p > 0.05$, Fig. 5D-E).

3. 3. Relación entre la actividad del cangrejo y elongación de canales

Se encontró una relación positiva entre la densidad media de cuevas y la tasa de crecimiento de los canales ($r^2 = 0.49$; $b = 0.68$; $de_b = 0.13$; $F_{1,28} = 27.02$; $p < 0.05$; Fig. 6A). Además, hubo una relación positiva entre el porcentaje de cuevas activas y las tasas de crecimiento de los canales ($b = 0.53$; $de_b = 0.10$; $F_{1,28} = 24.32$; $p < 0.05$; Fig. 6B), en este caso la variación en el porcentaje de cuevas activas explicó el 46 % ($r^2 = 0.46$) de la variación en las tasas de crecimiento de los canales de marea.

3. 4. Experimentos de erosión

El primer experimento reveló un fuerte efecto de la presencia y la actividad del cangrejo en las tasas de crecimiento de canales. Estas tasas fueron más altas en las cajas control que en las cajas de exclusión de cangrejos ($x_{control} = 3.18 \text{ cm} \cdot \text{mes}^{-1}$, $de = 1.47$; $x_{exclusión} = 0.34 \text{ cm} \cdot \text{mes}^{-1}$, $de = 0.36$; t_c

= 5.94; $gl = 10$; $p < 0.05$). Además, al término del experimento, los canales que terminaban en las cajas de exclusión mostraron menor elongación total que las cajas control habitadas por cangrejos ($x_{\text{control}} = 79.9$ cm, $de = 37.5$; $x_{\text{exclusión}} = 8$ cm, $de = 8.69$; $t_c = 5.99$; $gl = 10$; $p < 0.05$).

Nuevas cabeceras de canales de marea se generaron cuando los cuencos salinos fueron drenados a bordes laterales de canales ya existentes. En los tratamientos control, los cangrejos colonizaron rápidamente las zonas drenadas artificialmente. Las velocidades de colonización por cangrejos fueron del orden de 11 cuevas $\cdot m^{-2} \cdot mes^{-1}$ ($de = 5$, $n = 10$), y alcanzaron densidades finales de hasta 90 cuevas $\cdot m^{-2}$ en ese tratamiento. Nuevas cabeceras de canales completamente funcionales fueron observadas en los tratamientos control después del primer verano; el 90 % de las réplicas desarrollaron nuevas cabeceras. Las zonas artificialmente drenadas se hicieron más profundas ($x = 2.6$ cm $\cdot mes^{-1}$, $de = 0.85$ cm $\cdot mes^{-1}$, $n = 10$) cerca de los bordes de los canales originales e incrementaron luego su longitud hacia adentro ($x = 5.2$ cm $\cdot mes^{-1}$, $de = 1.94$ cm $\cdot mes^{-1}$, $n = 10$). Sin embargo, en zonas drenadas donde se excluyeron los cangrejos, las cabeceras de canales aparecieron solamente después de 19 meses en el 30 % de los casos ($n = 10$) y se extendieron hacia adentro a menores velocidades que los tratamientos control ($x = 0.33$ cm $\cdot mes^{-1}$, $de = 0.1$ cm $\cdot mes^{-1}$; $t_c = 8.4$, $gl = 9$, $p < 0.001$). Al final del experimento, las zonas control (i.e., con cangrejos) fueron capaces de desarrollar nuevos tributarios de hasta 1.5 m de longitud ($x = 1.10$ m, $de = 0.3$ m, $n = 10$).

5. Discusión

Los resultados muestran que el cangrejo *Chasmagnathus granulatus* se distribuye extensamente dentro de marismas dominadas por *Sarcocornia*. Dentro de estos ambientes, la construcción de cuevas por *C. granulatus* fue más intensa en las cabeceras de canales de marea y sus cuencas de drenaje. Además, la arquitectura de las cuevas es diferente entre los hábitats

estudiados, y la actividad excavadora modifica las propiedades geotécnicas del sedimento. La erosión de la marisma mediada por el crecimiento de canales de marea fue acelerada por la actividad de estos organismos. Además, los efectos directos de los cangrejos en las tasas de crecimiento de los canales, y los efectos indirectos de las actividades del cangrejo en la generación de nuevos canales fueron demostrados experimentalmente.

Las cuevas de *Chasmagnathus granulatus* están presentes tanto en marismas dominadas por *Sarcocornia perennis*, como en planicies de marea y marismas dominadas por *Spartina* spp. (Iribarne et al. 1997). Sin embargo, la distribución local de cuevas en marismas de *S. perennis* presenta algunas particularidades. La densidad de cuevas fue más alta en los bordes de la marisma (i.e., cabeceras de canales y cuencas de drenaje) que en la marisma interna. Los sitios preferidos por los cangrejos se inundan más con frecuencia que la marisma interna, renovando de manera regular el agua retenida en las cuevas, lo cual puede considerarse ventajoso para estos organismos. Además, las observaciones aquí presentadas sugieren que los cangrejos prefieren los sitios que tienen flujos permanentes de agua tales como cabeceras y cuencas de drenaje de canales marea donde el agua continúa fluyendo incluso durante marea baja o después días lluvias (obs. pers.).

La arquitectura de las cuevas difiere entre los sitios de la marisma influenciados por distintas condiciones hidrodinámicas. Cuevas de hasta 1 m largo fueron encontradas en la marisma interna, mientras que las cuevas solo alcanzaron los 60 cm en los bordes de la marisma. Similarmente, *Chasmagnathus granulatus* construye cuevas más profundas en marismas de *Spartina* que en planicies de marea (Iribarne et al. 1997), mostrando que los cangrejos cambian la profundidad de sus cuevas para alcanzar los niveles de agua freática (Bortolus e Iribarne 1999). El volumen de las cuevas fue más alto en la marisma interna que en los bordes de marisma. Así, es razonable pensar que la diferencia en la profundidad de las cuevas entre estos sitios puede explicar este patrón de cambios en el volumen (Iribarne et al. 1997). La marisma interna estudiada se inunda

completamente unas 40 veces por año (Minkoff et al. 2006), así cuevas más profundas y con volúmenes más grandes permiten la retención de agua durante períodos de marea baja. Como otros crustáceos (Montague 1980), *Chasmagnathus granulatus* necesita renovar el agua utilizada para respiración perdida por evapotranspiración y actividades de alimentación. Además, las cuevas pueden proporcionar refugio para las temperaturas ambientes extremas (Powers y Cole 1976, Bortolus et al. 2002) y con cuevas que acumulen mayor cantidad de agua la amortiguación de las temperaturas extremas será mayor. Las cuevas también muestran un alto número de conexiones en el borde de la marisma; lo que permite el flujo de agua a través de ellas. Estos flujos a través de cuevas se han documentado para otras especies de crustáceos (Allanson et al. 1991). Para *Chasmagnathus granulatus*, hay evidencia de que en asentamientos muy densos de cuevas, la gran cantidad de cuevas laterales puede inducir un flujo dinámico de agua subterránea y formar pequeños canales cuando el agua freática intercepta la superficie (i.e., taludes de canales) que descargan hacia el fondo del canal (Perillo et al. 2005). Así los asentamientos densos de cuevas pueden concentrar flujos de agua subterránea promoviendo la formación de corrientes superficiales en los bancos de canales de marea.

Las características físicas del sedimento, importantes al definir su resistencia a la erosión (de Deckere et al. 2001), fueron afectadas por la actividad de *Chasmagnathus granulatus*. Este resultado es un efecto común de los invertebrados cavadores que habitan intermareales (Levinton 1995, Davis 1993, de Deckere et al. 2001, Andersen et al. 2002). Las zonas habitadas por *C. granulatus* muestran alta penetrabilidad y baja resistencia a la torsión. Los cangrejos podrían estar afectando directamente estos parámetros por las altas tasa de movimiento de sedimentos (Capítulo I), que no permite la consolidación de los mismos (Meadows y Meadows 1991, Widdows et al. 2000). La actividad de construcción de cuevas puede además romper la naturaleza cohesiva de la matriz orgánica del sedimento (Jumars y Nowell 1984b), generalmente asociada a su estabilidad

(Andersen et al. 2002). Además, es también posible que el efecto de los cangrejos en las características físicas del sedimento sea indirecto (p.e., Daborn et al. 1993), afectando la colonización y supervivencia de microalgas y bacterias por el permanente enterramiento. El sedimento en las marismas puede ser rápidamente colonizado por microalgas, algas filamentosas y plantas vasculares (Hughes 2001). La secreción de sustancias poliméricas extracelulares (EPS) por estos microorganismos permiten el desarrollo de biofilms que incrementan la cohesión del sedimento (DeFlaun y Mayer 1983, Austen et al. 1999) y su estabilidad incrementando su τ_{crit} (Paterson 1997, Paterson y Black 1999). Muchos trabajos muestran los efectos negativos de especies bioturbadoras sobre este tipo de organismos (Olivier et al. 1996, Smith et al. 1996, Hughes 2000). Así, es esperable que como otros bioturbadores, *C. granulatus* pueda afectar negativamente la abundancia microfitobentónica, promoviendo indirectamente la inestabilidad del sedimento.

Existen escasas evidencias del rol de la actividad biológica en la erosión de sedimentos de marismas (Letzsch y Frey 1980, Hughes et al. 2000, Talley et al. 2001). Trabajos recientes destacan la falta de información sobre las contribuciones relativas de procesos físicos ó biológicos en la formación y crecimiento de canales de marea (Hughes y Paramor 2004, Wolters et al. 2005), incluso cuando el crecimiento de canales es uno de los principales mecanismos de erosión de marismas (Allen y Pye 1992). Particularmente, los estudios experimentales de campo son raros en la literatura (Wolters et al. 2005). Los resultados experimentales presentados aquí demuestran, independientemente de los procesos físicos, que la actividad de cangrejos afectó positivamente el crecimiento de los canales de marea acelerando la erosión de la marisma. Incluso cuando los procesos físicos son los responsables últimos del crecimiento de canales (p.e., erosión retrocedente, flujos subterráneos), la actividad de excavación realizada por cangrejos puede

acelerar las tasas crecimiento más de 20 veces. La modificación de las características del sedimento por *C. granulatus* parece ser en gran parte responsable de estos efectos. Los resultados muestran que el sedimento habitado por los cangrejos es más erodable, como indican las disminuciones en resistencia a la torsión y el aumento en la penetrabilidad y contenido en agua; así este sedimento excavado podría ser erosionado más fácilmente por las corrientes. Además, durante la construcción y el mantenimiento de cuevas se transporta sedimento a la superficie (i.e., en forma de montículos) que puede ser fácilmente removido por las corrientes de marea (ver Capítulo I). De esta forma, tanto la alteración de las características del sedimento como la exposición de sedimentos podrían producir el aumento registrado en la tasa de crecimiento de canales.

Hay escasas evidencias acerca de la génesis de canales de marea en las marismas. Algunas revisiones recientes de trabajos realizados en estos ambientes discuten respecto a sus características morfológicas (Frey y Basan 1985, Pethick 1992, Amos 1995, Luternauer et al. 1995, Allen 2000) y sus función ecosistémica (Mitsch y Gosselink 2000, Mallin 2004), pero raramente se abordan los procesos que conducen a la génesis de canales (Chapman 1960, Perillo et al. 1996, Perillo y Iribarne 2003, Perillo et al. 2005). La mayoría de los autores consideran que los canales son formados exclusivamente por procesos físicos, como la erosión retrocedente (Chapman 1960, Pethick 1969) ó la erosión por olas generadas por viento (Perillo et al. 1996). Sin embargo, algunos trabajos han relacionado la influencia de la vegetación con el crecimiento y/o estabilidad de canales de marea (Yapp et al. 1917, Pestrong 1965, Garófalo 1980, Zeff 1988, Marani et al. 2003). En general ellos han mostrado que la vegetación tiene una profunda influencia en las tasa de movimiento y profundización estos canales (Garófalo 1980, Marani et al. 2003). Por un lado la vegetación impide el crecimiento lateral del canal (Garófalo 1980) mediante la fijación por raíces, pero acelera su profundización debido a la mayor depositación de sedimentos en las áreas vegetadas (Allen 2000, Marani et al. 2003, Leonard y Croft 2006). Un concepto que

generalmente parece ser aceptado es que la mayoría de los canales encontrados en marismas fueron heredados de la planicie de marea que la precedió (Chapman 1960). Sin embargo, la formación de canales en marismas maduras debida a la interconexión de cuencos salinos y su posterior conexión a un canal pre-existente ha sido recientemente descrita (Perillo et al. 1996). Los resultados obtenidos para marismas dominadas por *Sarcocornia perennis* demuestran que *Chasmagnathus granulatus* genera indirectamente nuevos canales de marea en la superficie de la marisma. Cuencos salinos son generados como resultado de la interacción entre *C. granulatus* y *S. perennis* (ver Capítulo II), estos cuencos retienen agua y eventualmente generan flujos de agua (por drenado hacia alguna canal cercano) en la superficie de la marisma. Cuando los cuencos son drenados, los cangrejos colonizan rápidamente la zona aumentando la erosión. El resultado final es la formación de nuevos tributarios que descargan en canales de marea pre-existentes, generando redes más dendríticas de canales en la superficie de estas marismas (Minkoff et al. 2006). Así, la génesis de canales de marea en marismas dominadas por *S. perennis* es fuertemente influenciada por procesos biológicos (i.e., interacción cangrejo-planta como generadora de cuencos salinos), constituyendo otro ejemplo donde los organismos desempeñan un rol importante en el desarrollo de canales y geomorfología de marismas.

En resumen, los resultados presentados en este Capítulo demuestran que la actividad de bioturbación ejercida por los cangrejos (i.e., construcción y mantenimiento de cuevas) puede modelar la geomorfología de la marisma y tiene efectos directos en su erosión, debido a la aceleración del crecimiento de canales, y efectos indirectos (i.e., mediando la generación de cuencos salinos) debido a su potencial de iniciar nuevos canales en la marisma.

Leyendas de las figuras

Figura 1. Fotografías de una marisma del estuario de Bahía Blanca: (A) fotografía aérea vertical mostrando los canales de marea, cuencos salinos y cuencas de drenaje de canales de marea; y (B) fotografía de un cuenco salido intensamente excavado por *Chasmagnathus granulatus* y delimitado por plantas de *Sarcocornia perennis*.

Figura 2. Esquema de la marisma en la zona de la cabecera de un canal de marea, indicando la posición de estacas de referencia (Estacas de madera) y de las estacas (Estaca) utilizada para marcar la cabecera efectiva del canal.

Figura 3. (A) Número de cuevas de cangrejos; y (B) porcentaje de cuevas activas en cabeceras de canales de marea, cuencas de drenaje, marisma interna y cuencos salinos durante el año. Las líneas dentro de las cajas representan los valores medios, los límites de cajas representan el error estándar y las barras de error representan el rango sin outliers. Las diferentes letras denotan diferencias significativas ($p < 0.05$) entre medias de grupos de datos.

Figura 4. Variables morfométricas de las cuevas medidas en los moldes de poliuretano para cuevas presentes en: cabeceras de canales, cuencas de drenaje, marisma interna, y cuencos salinos. Las diferentes letras denotan diferencias significativas ($p < 0.05$) entre sitios.

Figura 5. Características físicas del sedimento. Cajas vacías representan propiedades físicas de sedimentos en áreas naturales con y sin presencia de cangrejos; y cajas rayadas representan las mismas propiedades en el experimento de exclusión, luego de la inclusión de cangrejos (con) y en cajas control (sin). En todos los casos las cajas contienen el 50 % de los datos (percentiles 25 a 75), las barras verticales indican el 1 y 99 percentil, y las líneas dentro de las cajas representan la mediana de los datos.

Figura 6. Relación entre la tasa de crecimiento de los canales de marea y densidades de cuevas (A), y porcentaje de cuevas activas (B) en las cabeceras de los canales de marea.

Figura 1

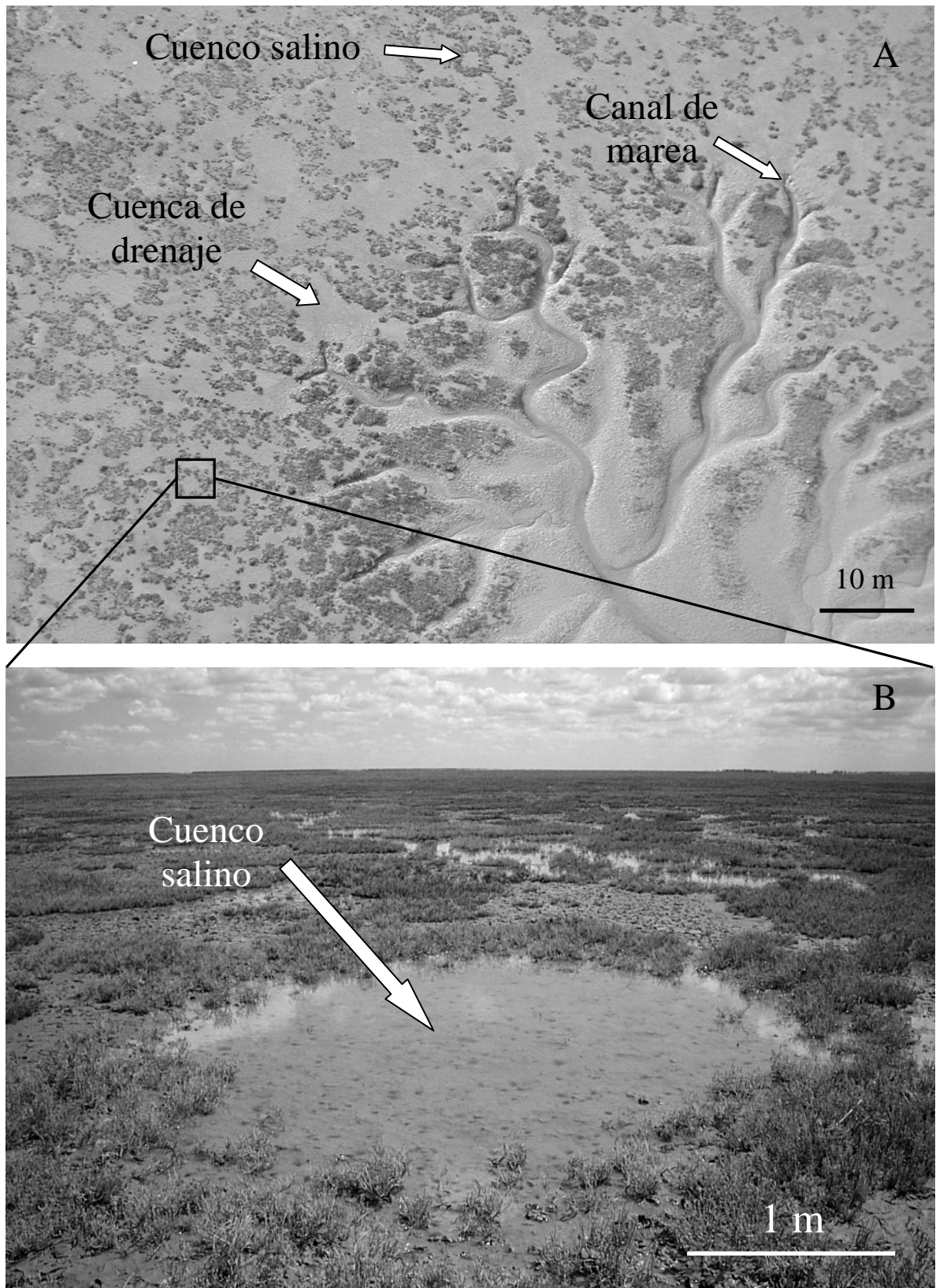


Figura 2

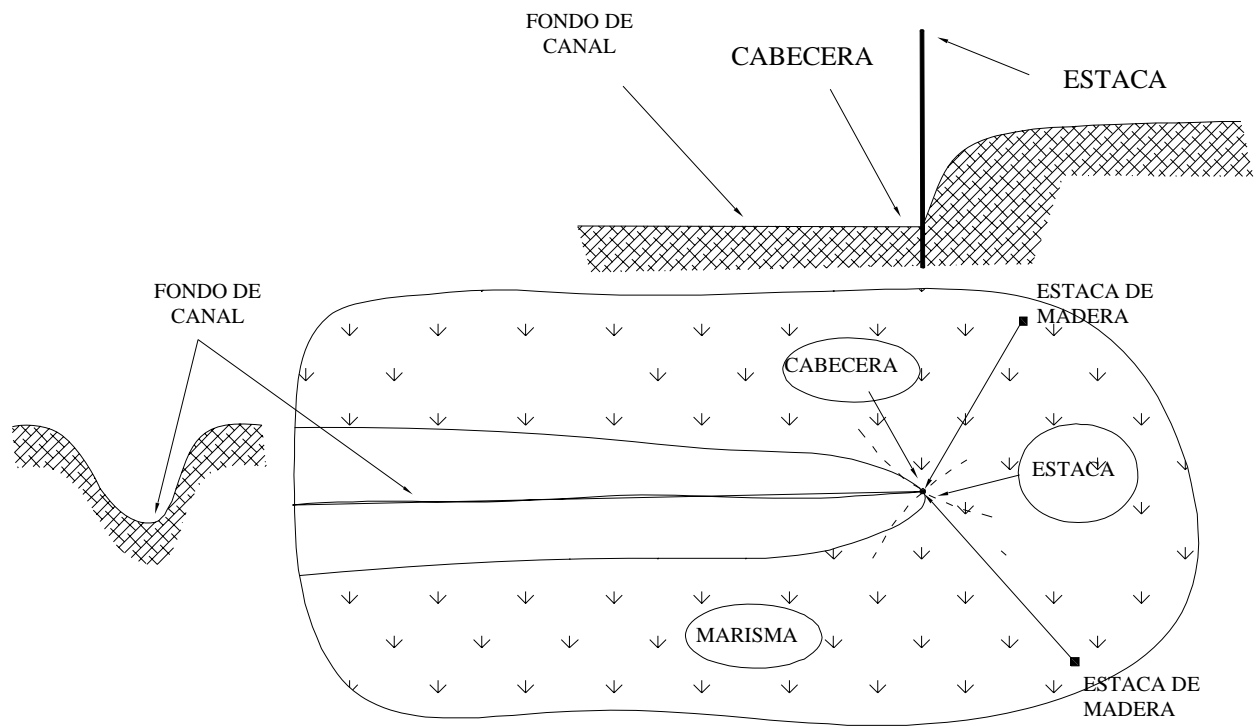


Figura 3

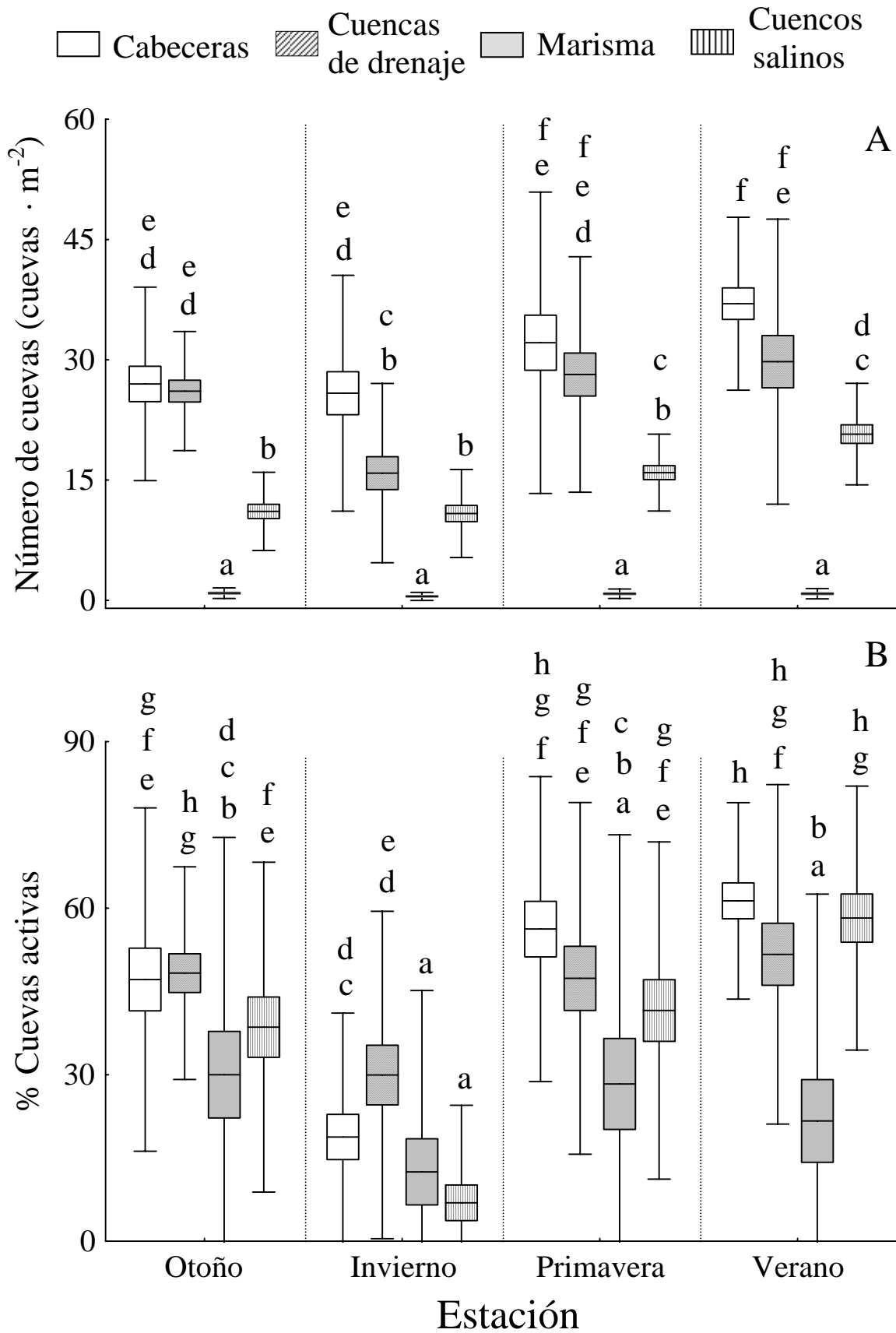


Figura 4

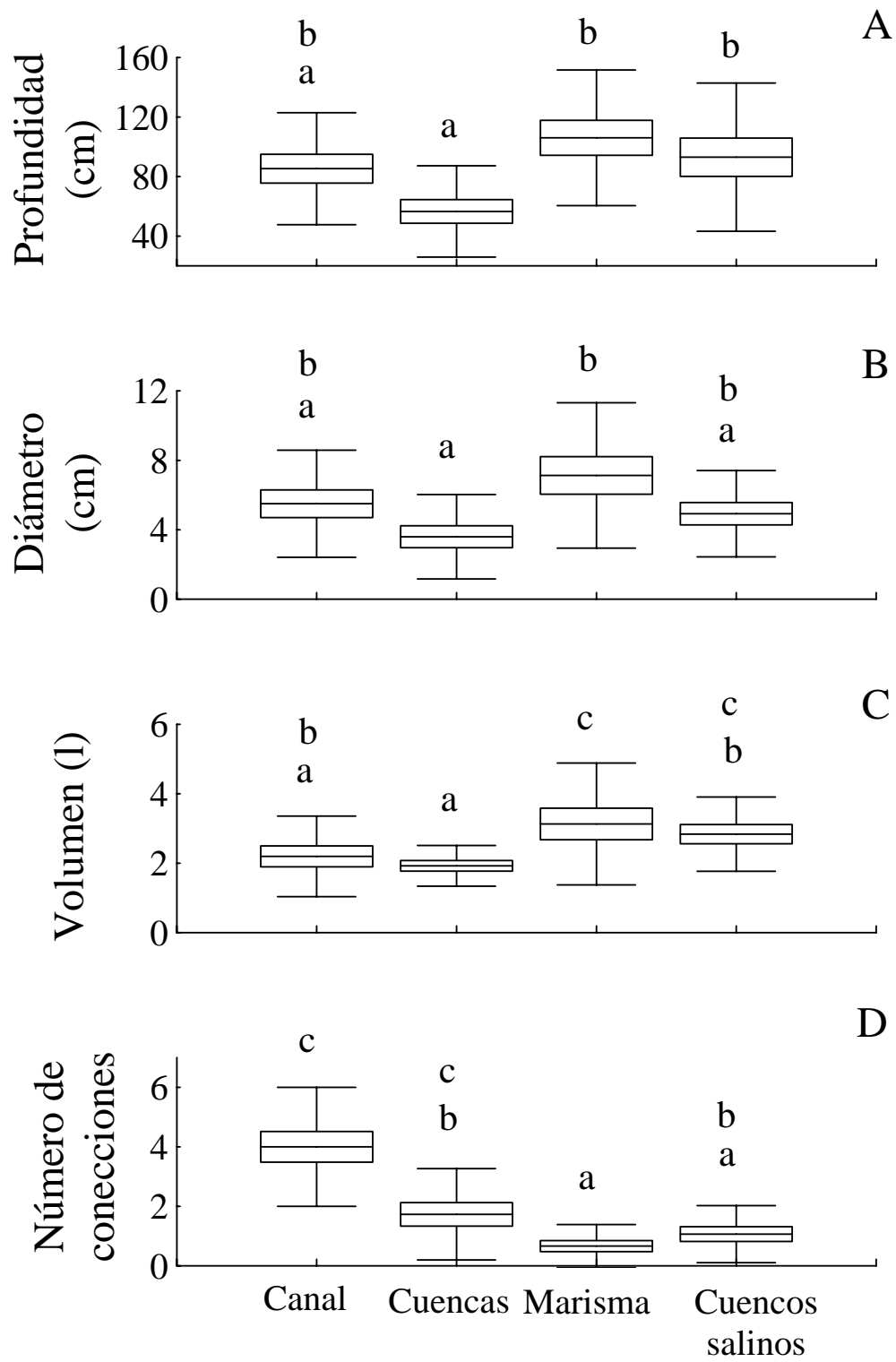


Figura 5

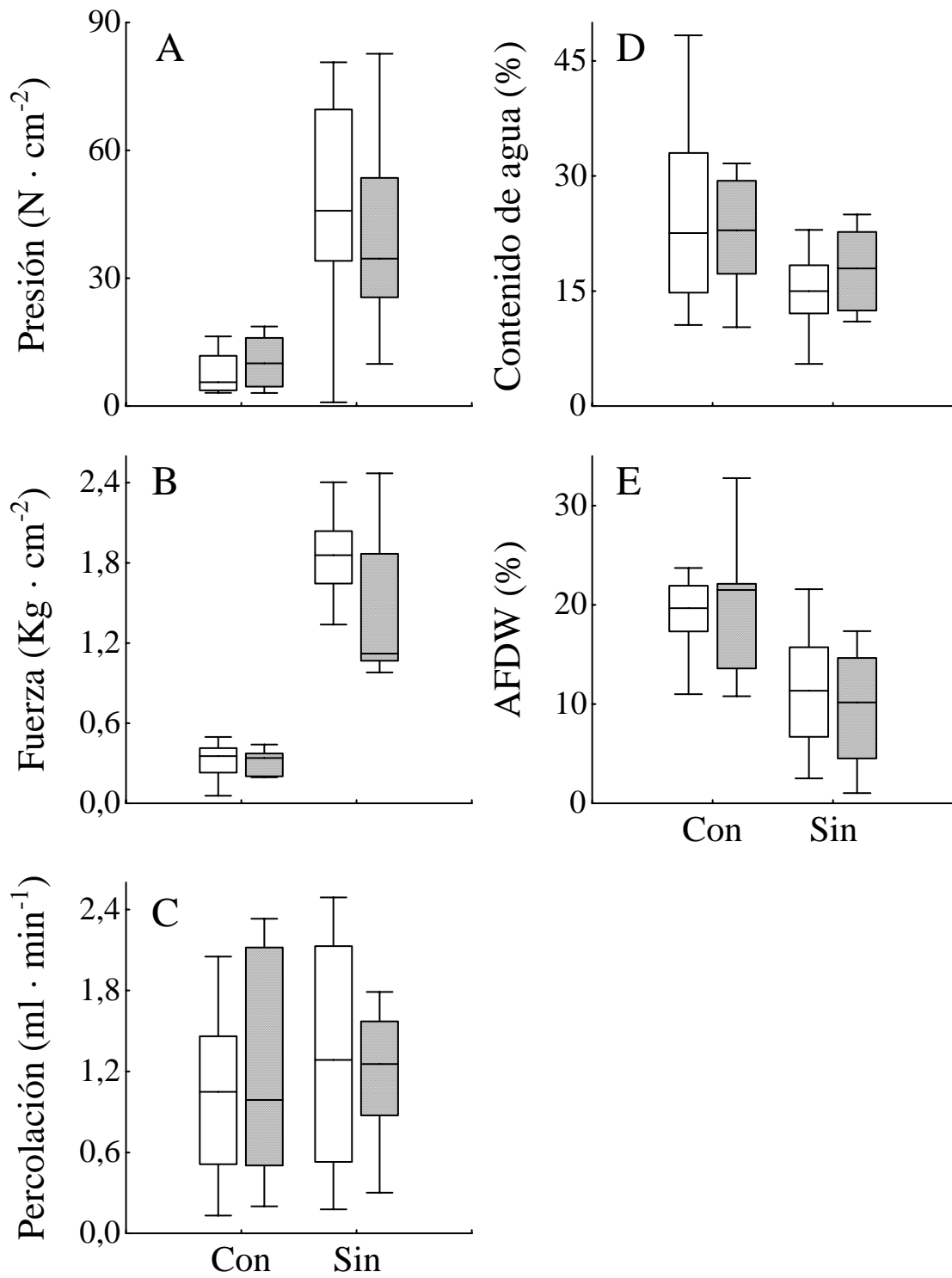
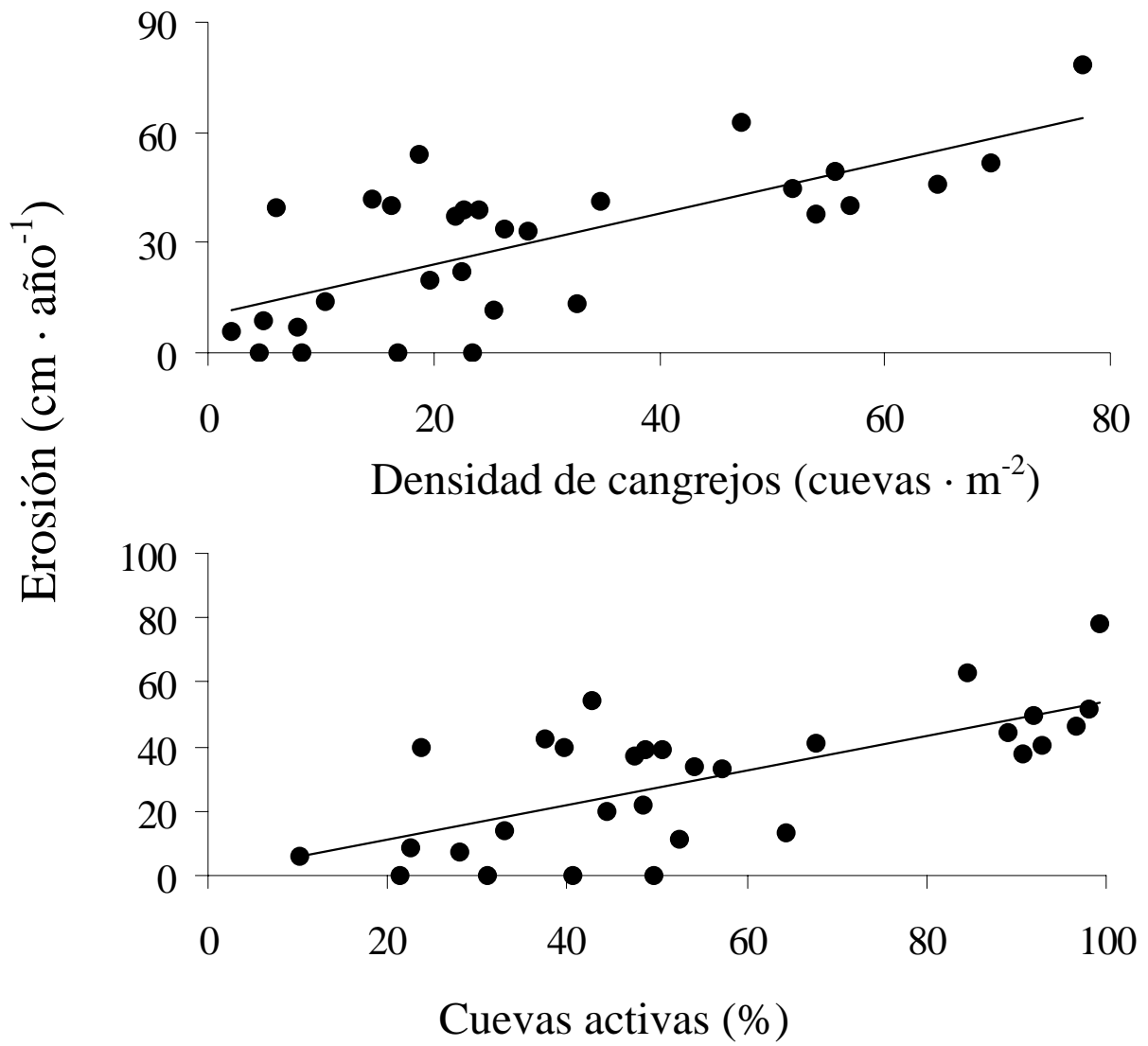


Figura 6



Capítulo IV

La interacción *Sarcocornia*-cangrejo como generadora de heterogeneidad ambiental: efecto en la estructura y funcionamiento de la comunidad bentónica

1. Introducción

La generación de heterogeneidad ambiental por organismos y sus efectos en los sistemas ecológicos son sumamente importantes y generan una línea central de investigación en ecología de comunidades (Kolasa y Rollo 1991) y sistemas (Pickett y Rogers 1997). Esta heterogeneidad puede ser determinística, azarosa o caótica en su origen, lo que refleja el hecho de que muchos agentes y procesos pueden ser promotores de heterogeneidad, siendo estos agentes físicos (p.e., fuego e inundaciones) o biológicos (Pickett et al. 2000). La conversión de un estado físico a otro dentro de un sistema constituye la dinámica básica por la cual los organismos o la actividad biológica pueden afectar la heterogeneidad ambiental (Raphaël y François 2001). Así, los organismos pueden modular la generación de heterogeneidad mediante la creación de nuevos estados físicos, el mantenimiento de estados existentes, o la transformación de estados existentes (Pickett et al. 2000, Raphaël y François 2001, McLaren y Jefferies 2004). En este contexto, el concepto de ingeniería ecosistémica (Jones et al. 1994) es de mucha utilidad para entender los procesos y mecanismos por los cuales los organismos pueden generar heterogeneidad.

Los ingenieros ecosistémicos han sido definidos como organismos que directa o indirectamente modulan la disponibilidad de recursos para otros organismos (Jones et al. 1994). Entendida en este sentido, la ingeniería ecosistémica es el mecanismo básico por el cual los organismos pueden afectar la heterogeneidad ambiental (Pickett et al. 2000). Los ingenieros pueden generar cambios en los estados físicos de un sistema de dos maneras básicas, los “autogénicos” transforman directamente el ambiente mediante sus propias estructuras (p.e., Gutierrez et al. 2003, Daleo et al. 2006), y los “alógenicos” cambian el ambiente transformando materiales bióticos o abióticos desde un estado físico a otro. Diversos grupos de organismos han sido considerados como ingenieros ecosistémicos

alogénicos actuando en una gran variedad de ambientes (ver Jones et al. 1994, 1997). Siguiendo la propuesta inicial de este concepto, un gran número de trabajos han reportado ejemplos de plantas (van Breemen 1995, Wardle et al. 2001) y animales (Flecker 1996) actuando como ingenieros ecosistémicos. Particularmente en ambientes marinos, los organismos bioturbadores han sido presentados como ejemplos de ingenieros ecosistémicos alogénicos (Levinton 1995), dado que ellos afectan las propiedades físicas (Widdows et al. 2000) y biogeoquímicas (Kristensen y Blackburn 1987, Kotska et al. 2002) del sedimento impactando en la dinámica y estructura de las comunidades bentónicas (p.e., de Wilde 1991, Botto e Iribarne 1999, Escapa et al. 2004). Por otro lado, las plantas halófilas también son consideradas como ingenieras en ambientes intermareales ya que producen profundos cambios en las características físicas y estructurales del sedimento (Talley y Levin 1999, Angradi et al. 2001) afectando la distribución, abundancia y riqueza de especies bentónicas (Zimmerman et al. 1991, Wardle et al. 2001, Bortolus et al. 2002).

En las marismas dentro del estuario de Bahía Blanca la interacción entre la planta halófila *Sarcocornia perennis* y el cangrejo cavador *Chasmagnathus granulatus* genera depresiones circulares en la superficie del terreno (i.e., cuencos salinos, ver Capítulo II), que luego aceleran la tasa de aparición de nuevos canales de marea (ver Capítulo III). Estas depresiones o cuencos salinos acumulan agua durante la marea baja (obs. pers.) debido al hundimiento relativo de la zona central de los cuencos (ver Capítulo II). Considerando la ampliamente reportada uniformidad topográfica y biológica de las marismas (ver Adam 1990, Mitsch y Gosselink 1993), estas depresiones constituirían una fuente importante de heterogeneidad ambiental. Si este fuera el caso, es esperable que como en otros sitios, la estructura de la comunidad asociada a la marisma cambie (p.e., Levin y Talley 2000). En particular los invertebrados que habitan ambientes sujetos a altos niveles de estrés son muy

susceptibles a las modificaciones ambientales –físicas o biológicas- que amortigüen esas condiciones adversas (p.e., Bertness 1999, Bortolus et al. 2002). Por otro lado, los predadores terrestres más comunes para estas especies bentónicas en ambientes intermareales son las aves costeras (Ferns 1992, Goss-Custard 1984), y su patrón de distribución y actividad depende de la abundancia de presas (Goss-Custard 1984, Botto et al. 2000) y de las características del sustrato (Pienkowski 1981). Por ello, si cambios en el grado de heterogeneidad ambiental dentro de la marisma conducen a cambios en la disponibilidad de presas es también esperable que la distribución y actividad de predadores sea afectada.

En ese contexto, evaluar el rol de la heterogeneidad ambiental generada por cangrejos (i.e., cuencos salinos) en la estructura de las comunidades de la marisma fue el principal objetivo de este capítulo. Considerando los siguientes objetivos particulares: 1) evaluar la magnitud de los cambios en parámetros físicos producidos dentro de los cuencos, 2) evaluar el efecto de los cuencos en la diversidad y abundancia de especies bentónicas, 3) evaluar si cambios en la estructura de la comunidad bentónica conduce a cambios en el uso de hábitat por aves.

2. Materiales y Métodos

Área de estudio.

El trabajo de campo se realizó dentro del estuario de Bahía Blanca, en una marisma (4.5 km²) vegetada por *Sarcocornia perennis* (ver Capítulo I) y densamente excavadas por *Chasmagnathus granulatus*. La interacción entre estas dos especies es responsable de la generación de depresiones circulares en la superficie de la marisma (i.e., cuencos salinos, Capítulo II), estos cuencos se encuentran distribuidos uniformemente en la marisma con

diámetros desde 1 a 12 m. La marisma es bordeada por extensas planicies de marea también habitadas por *C. granulatus*, que al igual que la marisma, quedan expuestas durante la marea baja.

2.1. Modulaci3n de recursos: caracterfsticas ffsico-qufmicas de los cuencos salinos.

Dado que los cuencos salinos generados por cangrejos presentan sus zonas centrales deprimidas respecto de la superficie de la marisma, es esperable que las propiedades ffsico-qufmicas dentro de ellos sean diferentes a las del resto de la marisma, como consecuencia de la mayor frecuencia de inundaci3n y de la bioturbaci3n por cangrejos. Algunas variables abi3ticas son de importancia primaria para la supervivencia de organismos en marismas. Estos organismos dependen directamente del tiempo de inundaci3n, de la dureza del sedimento, la temperatura, el contenido de agua y, la salinidad y materia orgánica. Dado ese antecedente, se cuantificaron estas variables en cuatro tipos de ambientes contrastantes: (1) zona central de los cuencos, (2) borde vegetado de los cuencos, (3) sedimentos desnudos en la marisma, y (4) planicies de marea. Para esto se seleccionaron diez sitios para cada tipo de ambiente y en ellos se midieron las variables descritas previamente (ver metodologfa Capftulo II), para estimar la salinidad se tomaron muestras de sedimento con un cilindro de PVC (3 cm de diámetro, 5 cm de profundidad). El sedimento fue luego centrifugado (5 min, $5.000 \times g$) y la salinidad fue determinada en el agua sobrenadante con un refract3metro de mano (precisi3n, 0.5). Adem3s, se estim3 el tiempo de inundaci3n efectivo de cada tipo de ambiente dentro de la marisma (i.e., zona central de los cuencos, bordes vegetados y sedimentos desnudos) registrando el tiempo que permanecieron inundados (como horas desde la marea plena), este procedimiento se repiti3 durante 5 ciclos de marea completos durante el verano 2002/2003. La hip3tesis nula de ausencia de diferencias en los valores medios de las variables medidas fue evaluada con ANOVA (Zar 1999).

2.2. Efecto de los cuencos en la comunidad bentónica

Muchos trabajos muestran cómo cambios en las características físico-químicas de sedimentos intermareales conducen a cambios en los ensamblajes bentónicos (Rhoads 1974), y en general la amortiguación de variables estresantes es el principal mecanismo que produce estos cambios (Bertness 1999, Bortolus et al. 2002). Asumiendo que los cuencos salinos constituyen una fuente de variación para esas variables (ver resultados, sección 3.1), es esperable que se produzcan cambios en la diversidad y abundancia de organismos bentónicos. Para evaluar esta posibilidad, se colectaron muestras de sedimento de los mismos 40 sitios utilizados en la sección 2.1 ($n = 10$, para cada tipo de ambiente). Utilizando cilindros de PVC (10 cm de diámetro, 15 cm de profundidad) se extrajo sedimento de estos sitios, las muestras fueron divididas en el campo en 4 niveles de profundidad (0-2 cm, 2-5 cm, 5-10 cm, 10-15 cm). Las muestras de sedimento fueron tamizadas con una malla de 500 μm , y los organismos retenidos fueron identificados (hasta el nivel taxonómico más bajo posible) y contados bajo lupa binocular (40X). Además, se realizó un muestreo para detectar organismos epifaunales contando los organismos presentes dentro de un cuadrado de 30 cm de lado, dispuesto al azar dentro de los sitios de muestreo ($n = 10$ para cada tipo de ambiente). La hipótesis nula de ausencia de diferencias en la abundancia de cada especie encontrada entre ambientes y profundidades fue evaluada con ANOVA de dos vías (Zar 1999), tomando ambientes y profundidades como factores fijos. Además, se estimó el número de cuevas de organismos infaunales visibles en superficie contando la cantidad de cuevas presentes dentro de un cuadrado de 25 cm de lado ($n = 20$ por cada ambiente). La hipótesis nula de ausencia de diferencias en el número de cuevas de organismos infaunales se evaluó con ANOVA (Zar 1999).

2.3. Simulación de cuencos salinos

Experimentalmente se evaluó si las depresiones en la marisma son responsables de la presencia de especies típicas de ambientes intermareales con mayor tiempo de inundación (ver resultados, sección 3.2). En septiembre de 2003 se seleccionaron áreas de suelo desnudo, en círculos de 2 m de diámetro se removieron los 2 cm superficiales de sedimento ($n = 10$) y 5 cm fueron removidos de otros 10 círculos de igual diámetro, produciendo así depresiones de diferente profundidad. Además, se marcaron 10 círculos del mismo diámetro en los que no se removió sedimento, sirviendo de controles. Mensualmente se registró la ocurrencia de cuevas de organismos infaunales, y de organismos epifaunales (ver metodología en sección 2.2). Luego de un año, se estimó (ver metodología en sección 2.2) la abundancia total de organismos infaunales y epifaunales dentro de todas las unidades experimentales. La hipótesis nula de ausencia de diferencias en la tasa de aparición de cuevas de organismos infaunales, número de organismos epifaunales, y abundancia final de cada especie entre tratamientos fue evaluada con ANOVA (Zar 1999).

2.4. Uso de hábitat por aves

Entre las presas más comunes y frecuentes de aves costeras en los estuarios del SO Atlántico se encuentran los poliquetos, cangrejos y gasterópodos (Iribarne y Martínez 1999, Botto et al. 2000). Estos predadores terrestres son muy activos en las planicies de marea durante la marea baja, y utilizan frecuentemente las marismas como sitio de reposo. La heterogeneidad ambiental generada por cangrejos en la marisma produce parches con altas abundancias de estas presas (ver resultados, sección 3.2 -3.3). Así, es esperable que las aves hagan un uso preferencial de esos parches.

Se realizaron transectas (100 m de largo, 20 m de ancho) para estimar la presencia de aves, las transectas se ubicaron en zonas desde donde los cuatro hábitats (i.e. zona central

de los cuencos, borde vegetado de los cuencos, sedimentos desnudos en la marisma, planicies de marea) pudieran identificarse con claridad. En esas transectas se realizaron censos de aves ($n = 5 \text{ día}^{-1}$) durante tres días consecutivos. El procedimiento fue repetido durante 15 días entre septiembre de 2003 y marzo de 2004, y otros 15 días entre septiembre de 2004 y marzo de 2005. Los períodos del día en los que se realizaron las transectas variaron con el objetivo de cubrir de manera homogénea diferentes horarios y estados del ciclo de marea. Se estimó en cada caso la abundancia de cada especie de ave para cada tipo de ambiente y su actividad (i.e., alimentación o reposo). Para determinar actividad, las aves avistadas fueron observadas durante 20 segundos y la actividad dominante durante ese período fue registrada. La hipótesis nula de ausencia de diferencias en el número total de aves entre los distintos ambientes fue evaluada con ANOVA (Zar 1999). La hipótesis nula de ausencia de diferencias en el número de aves realizando una actividad en los distintos ambientes fue evaluada con ANOVA (Zar 1999).

3. Resultados

3.1. Modulación de recursos: características físico-químicas de los cuencos salinos.

Exceptuando la salinidad del agua intersticial (ANOVA: $F_{3, 36} = 1.68, p > 0.05$, Fig. 1A), las variables restantes variaron entre los diferentes hábitats. La dureza del sustrato (i.e., definida aquí por la penetrabilidad y la resistencia a la torsión) fue mayor en sedimentos desnudos y bordes de cuencos que en las partes centrales de los cuencos y planicies de marea (ANOVA penetrabilidad: $F_{3, 36} = 13.52, p < 0.05$; ANOVA torsión: $F_{3, 36} = 134.55, p < 0.05$; Fig. 1B-C). La máxima temperatura para todos los sitios fue registrada al mediodía. Las temperaturas máximas fueron mayores en el sedimento desnudo que en planicies de marea y dentro de los cuencos, las menores temperaturas fueron registradas

debajo de la vegetación en el borde de los cuencos (ANOVA: $F_{3, 36} = 53.25, p < 0.05$, Fig. 1D). Los menores valores para el contenido de agua en sedimento fueron los de sedimentos desnudos, mientras que no se encontraron diferencias entre el resto de los ambientes, donde el contenido de agua fue mayor (ANOVA: $F_{3, 36} = 8.68, p < 0.05$, Fig. 1E). Para el contenido de material orgánica el patrón hallado fue inverso al anterior, el contenido de material orgánica fue mayor en sedimentos desnudos que en los otros hábitats (ANOVA: $F_{3, 36} = 8.68, p < 0.05$, Fig. 1F). El tiempo de inundación difirió entre los ambientes, los centros de los cuencos salinos permanecieron más tiempo inundados ($x = 7.1$ horas, $de = 3.4$, $n = 50$) que los bordes vegetados ($x = 2.2$ horas, $de = 1.9$, $n = 50$) y los sedimentos desnudos ($x = 1.99$ horas, $de = 1.68$, $n = 50$, ANOVA: $F_{2, 147} = 68.8, p < 0.05$).

3.2. Efecto de los cuencos en la comunidad bentónica

Se identificaron 6 taxa de organismos infaunales, los organismos diferenciados fueron: tres especies de poliquetos, una especie de gasterópodo, nematodos sin identificar, y copépodos harpacticoideos sin identificar (Fig. 2). *Laeronereis acuta* (el poliqueto más abundante en las muestras) fue más abundante en las planicies de marea y en el centro de los cuencos que en los bordes vegetados, y se registraron las menores densidades en el sedimento desnudo de la marisma (Tabla 1, Fig. 2A). Su distribución en profundidad fue similar para los distintos hábitats, encontrándose las mayores abundancias en los primeros centímetros de la columna de sedimento disminuyendo en los niveles más profundos, y las densidades fueron prácticamente nulas por debajo de los 10 cm de profundidad. Para el poliqueto *Neanthes succinea* (Tabla 1, Fig. 2B) el patrón encontrado fue muy similar al anterior; densidades mayores de poliquetos fueron registradas en las planicies de marea y en el centro de los cuencos que en los bordes vegetados, y las más bajas correspondieron al sedimento desnudo (Fig. 2B). Las densidades también fueron mayores en los niveles

superficiales que en los niveles profundos (Fig. 2B). El poliqueto *Heteromastus similis* se encontró solamente en las planicies de marea y en el centro de los cuencos, y las densidades fueron casi nulas para los bordes de los cuencos y el sedimento desnudo fuera de ellos (Tabla 1, Fig. 2C). Su densidad fue mayor en el primer nivel de profundidad, y las densidades fueron casi nulas por debajo de los 5 cm en la columna de sedimento (Fig. 2C). La abundancia de nematodos fue menor en los sedimentos desnudos que en los otros tres ambientes para el nivel superficial, el mismo patrón se repitió para el segundo nivel de profundidad, y solo se encontraron nematodos debajo de las plantas (borde vegetado) en los niveles de mayor profundidad (Tabla 1, Fig. 2D). Los copépodos harpacticoides fueron más abundantes en el nivel superficial en las planicies de marea, centro y bordes de cuencos que en el sedimento desnudo (Tabla 1, Fig. 2E). La abundancia disminuyó en el segundo nivel, y en los niveles más profundos no se hallaron copépodos (Fig. 2E). El gasterópodo hidróbido *Heleobia australis* fue más abundante dentro de los cuencos que en la planicie de marea y bordes vegetados para el nivel de profundidad más superficial (Tabla 1, Fig. 2F), y algunos individuos fueron también registrados en el siguiente nivel solamente en el centro de los cuencos y en los bordes vegetados. Para los demás niveles de profundidad, la densidad de *H. australis* fue casi nula (Fig. 2F).

Los organismos epifaunales identificados en la marisma fueron ácaros, arañas y un gasterópodo. Tanto ácaros como arañas fueron más abundantes en los bordes vegetados de los cuencos ($x = 125.2 \text{ ind} \cdot \text{m}^{-2}$; $de = 30.5$, $n = 10$) que en los sedimentos desnudos ($x = 21.8 \text{ ind} \cdot \text{m}^{-2}$; $de = 15$, $n = 10$) y centros de los cuencos salinos ($x = 15.4 \text{ ind} \cdot \text{m}^{-2}$; $de = 9.6$, $n = 10$), y en la planicie de marea se hallaron densidades aún más bajas ($x = 4.5 \text{ ind} \cdot \text{m}^{-2}$; $de = 5.2$, $n = 10$; ANOVA $F_{3, 36} = 66.41$, $p < 0.05$). El gasterópodo *Heleobia australis*, el otro organismo epifaunal hallado en los muestreos, presentó densidades mayores en la

zona central de los cuencos ($x = 131.9 \text{ ind} \cdot \text{m}^{-2}$; $de = 35.2$, $n = 10$) y en la planicie de marea ($x = 157.5 \text{ ind} \cdot \text{m}^{-2}$; $de = 40.5$, $n = 10$) que en los bordes vegetados ($x = 75.6 \text{ ind} \cdot \text{m}^{-2}$; $de = 20.3$, $n = 10$) y sedimentos desnudos ($x = 7.5 \text{ ind} \cdot \text{m}^{-2}$; $de = 11$, $n = 10$; ANOVA $F_{3, 36} = 101.2$, $p < 0.05$), donde la densidad de *H. australis* fue la más baja registrada.

El número total de cuevas de organismos infaunales visibles desde la superficie fue mayor en el centro de cuencos salinos ($x = 158.5 \text{ cuevas} \cdot \text{m}^{-2}$; $de = 22.2$, $n = 20$) que en las planicies de marea ($x = 110.5 \text{ cuevas} \cdot \text{m}^{-2}$; $de = 35.2$, $n = 20$) y los bordes vegetados ($x = 57.5 \text{ cuevas} \cdot \text{m}^{-2}$; $de = 24.4$, $n = 20$) y sedimentos desnudos presentaron las menores densidades de cuevas en superficie ($x = 1.5 \text{ cuevas} \cdot \text{m}^{-2}$; $de = 2.2$, $n = 20$; ANOVA $F_{3, 76} = 230.9$, $p < 0.05$).

3.3. Simulación de cuencos salinos

La tasa de aparición de cuevas de organismos infaunales varió entre los tratamientos sujetos a diferentes tiempos de inundación. Estas fueron mayores en los círculos más profundos construidos en la marisma ($x = 15.2 \text{ cuevas} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{mes}^{-1}$, $de = 4.2$, $n = 10$) que en los círculos menos profundos ($x = 5.2 \text{ cuevas} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{mes}^{-1}$, $de = 2.2$, $n = 10$), en los círculos control la tasa de aparición de nuevas cuevas fue la más baja ($x = 0.3 \text{ cuevas} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{mes}^{-1}$, $de = 0.9$, $n = 10$; ANOVA $F_{2, 36} = 95.35$, $p < 0.05$). El único organismo epifaunal registrado en los tratamientos fue el gasterópodo *H. australis*, su tasa de aparición fue similar en los círculos de 5 cm de profundidad ($x = 10.2 \text{ ind} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{mes}^{-1}$, $de = 7.2$, $n = 10$) y en los de 2 cm de profundidad ($x = 5.3 \text{ ind} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{mes}^{-1}$, $de = 4.9$, $n = 10$), sin embargo la misma tasa para los círculos control fueron significativamente más bajas ($x = 0.8 \text{ ind} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{mes}^{-1}$, $de = 1.2$, $n = 10$; ANOVA $F_{2, 36} = 11.29$, $p < 0.05$). En las muestras de infauna se encontraron poliquetos (*Laeronereis acuta*, *Heteromastus similis* y *Neanthes succinea*), nematodos, y el gasterópodo *H. australis*. La abundancia total de organismos infaunales (i.e., agrupando

todas las especies) al finalizar el tiempo de experimentación fue mayor en los círculos más profundos ($x = 45.5 \text{ ind} \cdot 100 \text{ cm}^{-3}$, $de = 10.2$, $n = 10$) que en los círculos de 2 cm de profundidad ($x = 28.8 \text{ ind} \cdot 100 \text{ cm}^{-3}$, $de = 9$, $n = 10$) y en los círculos marcados como controles las densidades fueron las menores ($x = 2.1 \text{ ind} \cdot 100 \text{ cm}^{-3}$, $de = 4.2$, $n = 10$; ANOVA $F_{2,36} = 47.31$, $p < 0.05$).

3.4 Uso de hábitat por aves

Varias especies de aves fueron observadas utilizando el área intermareal (planicie de marea y marisma) como sitios de alimentación y reposo. Estas especies utilizaron diferencialmente los ambientes estudiados dependiendo del estado de la marea (Tabla 2). Generalmente las aves observadas utilizaron la planicie de marea como sitios de alimentación durante la marea baja. Durante la marea alta, las aves se movieron hacia la marisma, utilizando las áreas con vegetación (borde de cuencos) mayormente como sitios de reposo y las zonas interiores de los cuencos como sitios de alimentación. El ambiente menos utilizado por aves correspondió al de sedimentos desnudos (inter-cuencos) en la marisma, áreas en las que solo unas pocas aves fueron observadas durante los muestreos. El número total de aves que utilizaron los diferentes ambientes también varió entre estos y los diferentes estados de la marea. Durante la marea alta la presencia de aves fue mayor en las zonas centrales de los cuencos y en sus bordes vegetados que en los otros dos ambientes (Kruskal-Wallis: $H_{3,120} = 41.87$, $p < 0.05$, Fig. 3). En los períodos de marea baja la cantidad de aves fue mayor en las planicies de marea que en el resto de los ambientes (Kruskal-Wallis: $H_{3,120} = 57.11$, $p < 0.05$, Fig. 3), mostrando un patrón inverso al encontrado durante marea alta.

4. Discusión

Los resultados muestran que los cuencos salinos generados a partir de la interacción entre *Sarcocornia perennis* y *Chasmagnathus granulatus* constituyen una fuente importante de heterogeneidad en la marisma. Debido a la amortiguación de condiciones estresantes se facilita dentro de los cuencos la colonización y posterior supervivencia de organismos bentónicos típicos de ambientes más bajos dentro del intermareal (i.e., poliquetos y gasterópodos). El incremento en el tiempo de inundación dentro de los cuencos sumado a otros cambios en las características físicas del sustrato aparecen como los factores determinantes para la ocurrencia de esos organismos. De esa manera, la modulación de recursos abióticos en el sedimento de la marisma, afectó directamente la composición de la comunidad bentónica. Además, el incremento en la abundancia de presas en la marisma afectó el uso de hábitat por aves predadoras de organismos bentónicos. Durante la marea baja estos predadores permanecieron alimentándose en las planicies de marea, pero en los períodos en los que la onda de marea inunda las planicies se trasladaron hacia la marisma haciendo uso de los cuencos como sitios de alimentación.

En ambientes sujetos a estrés abiótico, los organismos suelen ser altamente dependientes de la heterogeneidad, discreta o continua, que produce cambios (p.e., amortiguación) en los estados de esas variables estresantes (Pickett et al. 2000). Por ejemplo, la presencia de vegetación origina heterogeneidad ambiental, cambiando las condiciones edáficas y creando un gran número de microhábitats que pueden ser ocupados por especies dependientes de esa heterogeneidad (Angradi et al. 2001, Wardle et al. 2001). Así, la vegetación de la marisma rompe la homogeneidad del ambiente y la abundancia de organismos dentro de este hábitat puede ser afectada por cambios a pequeña escala en la superficie de la marisma asociados a la presencia de vegetación (Wardle et al. 2001). En este sentido, una abundante cantidad de trabajos muestran que los cambios en la

microtopografía producidos por organismos (ej., plantas) puede afectar la abundancia de meiofauna (Sun et al. 1993), nekton (Kneib 1984), algas epífitas (Jones 1980), y macrofauna (Covi y Kneib 1995, Whaley 1997). A gran escala, se ha demostrado que los cambios en las características sedimentológicas debidos a la ocurrencia de diferentes especies vegetales pueden afectar la distribución y abundancia de infauna en ambientes intermareales (Talley y Levin 1999). A este nivel, los cambios en las características físicas del sedimento de la marisma como resultado de la generación de cuencos salinos parecerían ofrecer una fuente importante de heterogeneidad ambiental en las marismas vegetadas por *Sarcocornia perennis*. Gran parte de las variables físicas del sustrato que fueron evaluadas en este trabajo fueron diferentes para el sedimento dentro de los cuencos salinos cuando sus valores son comparados con los obtenidos en sedimentos fuera de los cuencos o en sus bordes. Además, los valores para algunas de estas variables fueron estadísticamente iguales en el centro de los cuencos salinos y en las planicies de marea. De esta manera, la interacción planta-cangrejo estaría generando parches dentro de la marisma dominados por condiciones físicas similares a las de niveles más bajos del intermareal, y en suma la heterogeneidad ambiental de la marisma sería entonces mayor.

Particularmente los invertebrados bentónicos que habitan marismas son afectados directa e indirectamente por las características sedimentológicas e hidrológicas de estos ambientes (Bolduc y Afton 2003). El contenido de materia orgánica y la turbidez afectan directamente la productividad de bacterias y microalgas, y los invertebrados bentónicos suelen alimentarse de esos organismos, por lo que son entonces afectados indirectamente por las características abióticas del ambiente. Además, los niveles de salinidad, anoxia y temperatura afectan directamente los niveles de estrés, osmoregulación y metabolismo de estos invertebrados (Bolduc y Afton 2003), aunque muchos de ellos tienen amplios rangos

de tolerancia a cambios en esas variables (Perkins 1974). No obstante, el estrés por calor y desecación suele ser determinantes en la distribución y abundancia de los organismos intermareales (Bertness 1999). También, la dureza del sedimento y la penetración relativa de oxígeno afectan la supervivencia de organismos infaunales (Rhoads 1974). En la marisma estudiada aquí, la generación de cuencos salinos produce ambientes discretos (i.e., parches) donde estas características del entorno abiótico se asemejarían a las de las planicies de marea. De esta manera, la introducción de heterogeneidad ambiental generada por procesos biológicos, promueve cambios en la disponibilidad de recursos (p.e., espacio para asentamiento exitoso) creando nuevos microhábitats en un ambiente originalmente homogéneo. Así, muchos organismos típicos de las planicies de marea (p.e., poliquetos, gasterópodos) pueden asentarse y vivir en la marisma directamente asociados a los cuencos. Debido a que estas especies no estarían presentes en la marisma sin esta heterogeneidad producida por otros organismos, la estructura de la comunidad bentónica (epifauna e infauna) estaría siendo afectada por este proceso de creación de hábitats favorables mediado en este caso por la interacción planta-cangrejo (ver Capítulo II).

Entre las especies que usan transitoriamente las marismas, el caso de las aves costeras ha recibido particular atención en los últimos años (Erwin et al. 2004, Hughes 2004). La mayoría de ellas usan las marismas de manera temporal durante paradas en la migración y como sitios de reposo. Generalmente las aves utilizan las marismas como sitios de reposo, ya que la cobertura de la vegetación provee refugio contra los predadores y el clima (Hughes 2004). Las marismas no han sido reportadas como sitios primarios de alimentación para aves costeras (Ferns 1992), siendo las planicies de marea los sitios mayormente elegidos para esta actividad (Goss-Custard y Möser 1988, Morrison y Ross 1989, Hughes 2004). Esto ha sido atribuido a que las presas primarias de estas aves son los invertebrados

bentónicos que habitan las planicies de marea (Goss-Custard 1984) y no están presentes en las marismas. Por otro lado, mucha evidencia demuestra que los patrones de distribución de aves costeras dentro de humedales es muy influenciada por la distribución y disponibilidad de presas (Goss-Custard 1984, Botto et al. 2000, Escapa et al. 2004, Iribarne et al. 2005). Estudios previos realizados en planicies de marea dentro de estuarios del SO Atlántico demostraron que el cangrejo cavador *Chasmagnathus granulatus* genera heterogeneidad ambiental debido a cambios en las características sedimentológicas (Botto e Iribarne 2000), físicas (Botto e Iribarne 2000, Escapa et al. 2004) y químicas (Fanjul et al. en prensa) de las áreas de la planicie impactada. Consecuentemente, los cangrejos afectan indirectamente la abundancia y distribución de presas bentónicas para aves (Botto et al. 2000) e incluso su disponibilidad (Escapa et al. 2004, Iribarne et al. 2005). Los resultados presentados aquí confirman y extienden estos resultados obtenidos en planicies de marea. Las aves costeras utilizaron durante la marea baja las planicies donde la abundancia de presas fue mayor, pero durante la marea alta (cuando las planicies están inundadas) gran parte de los individuos se mueven hacia la marisma, utilizando los cuencos salinos como sitios alternativos de alimentación. Así, la heterogeneidad ambiental producida por la interacción planta-cangrejo puede modular la disponibilidad de recursos para organismos bentónicos (i.e., hábitats favorables para el asentamiento) y para sus predadores debido a la oferta de presas. De esta manera, el consenso general respecto del uso de marismas por aves debería ser reconsiderado en términos de la heterogeneidad ambiental propia de cada marisma. Los pocos trabajos que han evaluado recientemente los patrones de distribución de aves en distintos microsítios dentro de marismas, concluyen que las marismas tendrían el potencial de ser sitios para alimentación además de sitios de reposo o nidificación para aves (Hughes 2004, Erwin et al. 2006).

En resumen, los resultados indican que la heterogeneidad ambiental generada por la interacción *Sarcocornia perennis*-*Chasmagnathus granulatus* puede modular los recursos (p.e., hábitat favorable para el asentamiento, amortiguación de estrés) para organismos típicos de planicies de marea dentro de los estuarios del SO Atlántico. Así, muchas de estas especies pueden soportar las condiciones ambientales extremas de la marisma, asociándose a los ambientes generados por la mencionada interacción. Esto se traduce en un aumento de la abundancia de presas para aves costeras, que entonces utilizan estos ambientes para alimentarse cuando las planicies de marea están inundadas. Un modelo conceptual ilustrando los procesos propuestos como explicación a los patrones encontrados se muestra en la Figura 4.

Tabla 1. Resultados resumidos de ANOVA de dos vías, evaluando diferencias entre abundancias medias de organismos infaunales entre diferentes ambientes y profundidades en la columna de sedimento. Asteriscos luego de los valores observados de F representan diferencias significativas (** $p < 0.01$; * $p < 0.05$).

<i>Fuente de variación</i>	gl_{efecto}	gl_{error}	MS_{Efecto}	F
<i>Laeronereis acuta</i>				
Ambientes (A)	3	144	301.2	78.62**
Profundidad (P)	3	144	186.79	48.78**
A · P	9	144	59.13	15.44**
<i>Neanthes succinea</i>				
Ambientes (A)	3	144	9.09	8.92**
Profundidad (P)	3	144	6.89	6.75**
A · P	9	144	1.99	1.95*
<i>Heteromastus similis</i>				
Ambientes (A)	3	144	15.9	18.03**
Profundidad (P)	3	144	10.31	11.69**
A · P	9	144	3.39	3.84*
Nematodes				
Ambientes (A)	3	144	4487.31	2602.5**
Profundidad (P)	3	144	95.85	5.55**
A · P	9	144	37.68	2.18*
Copépodos				
Ambientes (A)	3	144	85.16	33.82**
Profundidad (P)	3	144	13.78	5.47**
A · P	9	144	10.44	4.14**
<i>Heleobia australis</i>				
Ambientes (A)	3	144	1036.7	114.05**
Profundidad (P)	3	144	317.76	34.95**
A · P	9	144	301.91	33.21**

Tabla 2. Abundancia media de aves (número medio de aves · día⁻¹ (± de)) en reposo (R) o alimentándose (A), en los diferentes ambiente y estados del ciclo de marea. Asteriscos representan diferencias significativas ($p < 0.05$) encontradas con test de Kruskal-Wallis, comparando medianas de grupos de datos para una misma especie y actividad entre los diferentes ambientes y estados del ciclo de marea.

Especie		Planicie de marea		Sedimento desnudo		Bordes con vegetación		Centro de cuencos		
		Alta	Baja	Alta	Baja	Alta	Baja	Alta	Baja	
<i>Charadrius falcklandicus</i>	A	--	15.2(5.2)	1.2(0.5)	--	3.2(1.1)	--	12(3.5)	4.3(1.2)	*
	R	--	5.1(2.5)	0.8(1)	--	2.1(1.5)	--	--	--	*
<i>Pluvialis dominica</i>	A	--	10.8(3.2)	--	--	1.2(1)	--	6(2.3)	--	*
	R	--	--	--	--	4.2(2)	--	--	--	*
<i>Charadrius semipalmatus</i>	A	3.7(1.2)	5.2(2)	--	--	3.1(1.2)	--	5.2(1.3)	--	*
	R	--	6.7(2.4)	--	--	1.5(1)	--	3.8(0.7)	--	*
<i>Tringa flavipes</i>	A	2.5(1.5)	4.2(1.1)	--	--	--	--	2.1(1)	--	*
	R	--	--	--	--	--	--	--	--	
<i>Charidris alba</i>	A	--	8(2.3)	1.4(0.7)	--	1.1(0.3)	--	3.2(2.7)	--	*
	R	--	6.1(4.1)	1.1(0.5)	--	--	--	--	--	*
<i>Milvago chimango</i>	A	--	--	5.2(2.3)	4.8(3.1)	8.5(3.2)	9.5(4)	6.3(3)	5(2.1)	*
	R	3.3(1.2)	--	--	--	2.3(1.5)	2.1(2)	--	--	*
<i>Larus atlanticus</i>	A	--	2.2(2.6)	--	--	4.1(2)	2.9(1.9)	3.2(1.2)	2.5(2)	*
	R	3.2(1.9)	--	2.3(1.8)	--	1.1(0.8)	--	--	--	*

Leyendas de las figuras.

Figura 1. Características físico-químicas del sedimento en los siguientes ambientes: “SD” sedimento desnudo en la marisma, “PM” planicies de marea, “BV” borde vegetado de los cuencos, “CS” parte central de los cuencos salinos. Las variables representadas son: (A) Salinidad, expresada en Unidades Prácticas de Salinidad; (B) Resistencia a la penetrabilidad; (C) Resistencia a la torsión; (D) Temperatura máxima durante el día registrada a 0.5 cm por encima del sustrato; (E) Contenido de agua expresada como porcentaje; (F) Contenido de materia orgánica, calculada a partir del peso seco libre de cenizas. Aquí y en todas las figuras siguientes, los límites de las cajas representan el 75 y 25 percentil de los datos, las líneas fuera de las cajas el 1 y 99 percentil y las líneas dentro de las cajas representan la mediana, círculos fuera de las cajas representan outliers. Diferentes letras arriba de las cajas indican diferencias significativas entre medias halladas con test de Tuckey ($\alpha = 0.05$).

Figura 2. Abundancia de organismos bentónicos (número de individuos en 100 cm³) encontrados en: “SD” sedimento desnudo en la marisma, “PM” planicies de marea, “BV” borde vegetado de los cuencos, “CS” parte central de los cuencos salinos.

Figura 3. Número total de aves observadas por día en diferentes estados del ciclo de marea en: “SD” sedimento desnudo en la marisma, “PM” planicies de marea, “BV” borde vegetado de los cuencos, “CS” parte central de los cuencos salinos.

Figura 4. Diagrama de flujo mostrando el modelo conceptual de mecanismos de ingeniería ecosistémica ejercida por *Chasmagnathus granulatus* en la marisma dominada por *Salicornia perennis*.

Figura 1

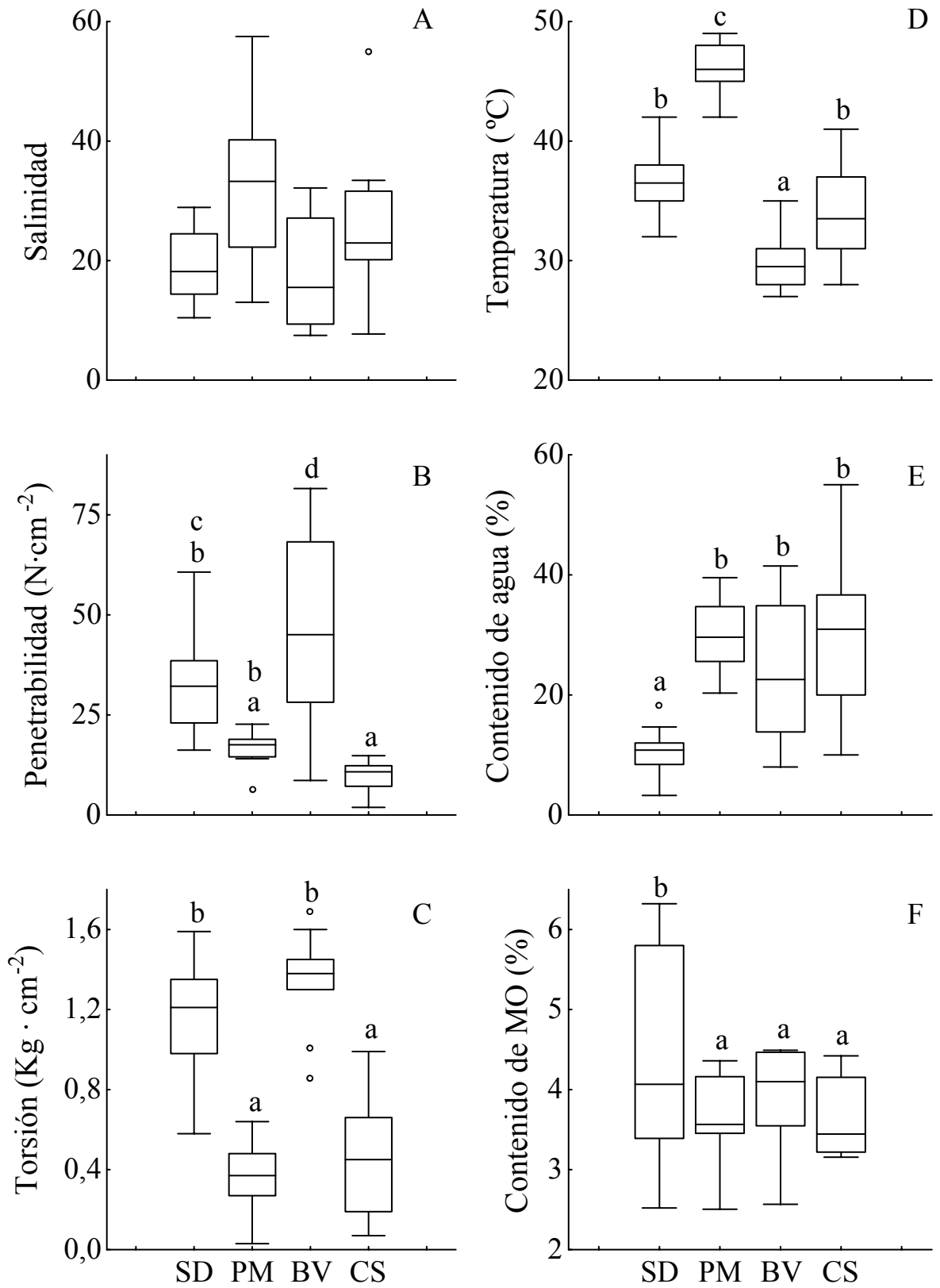


Figura 2

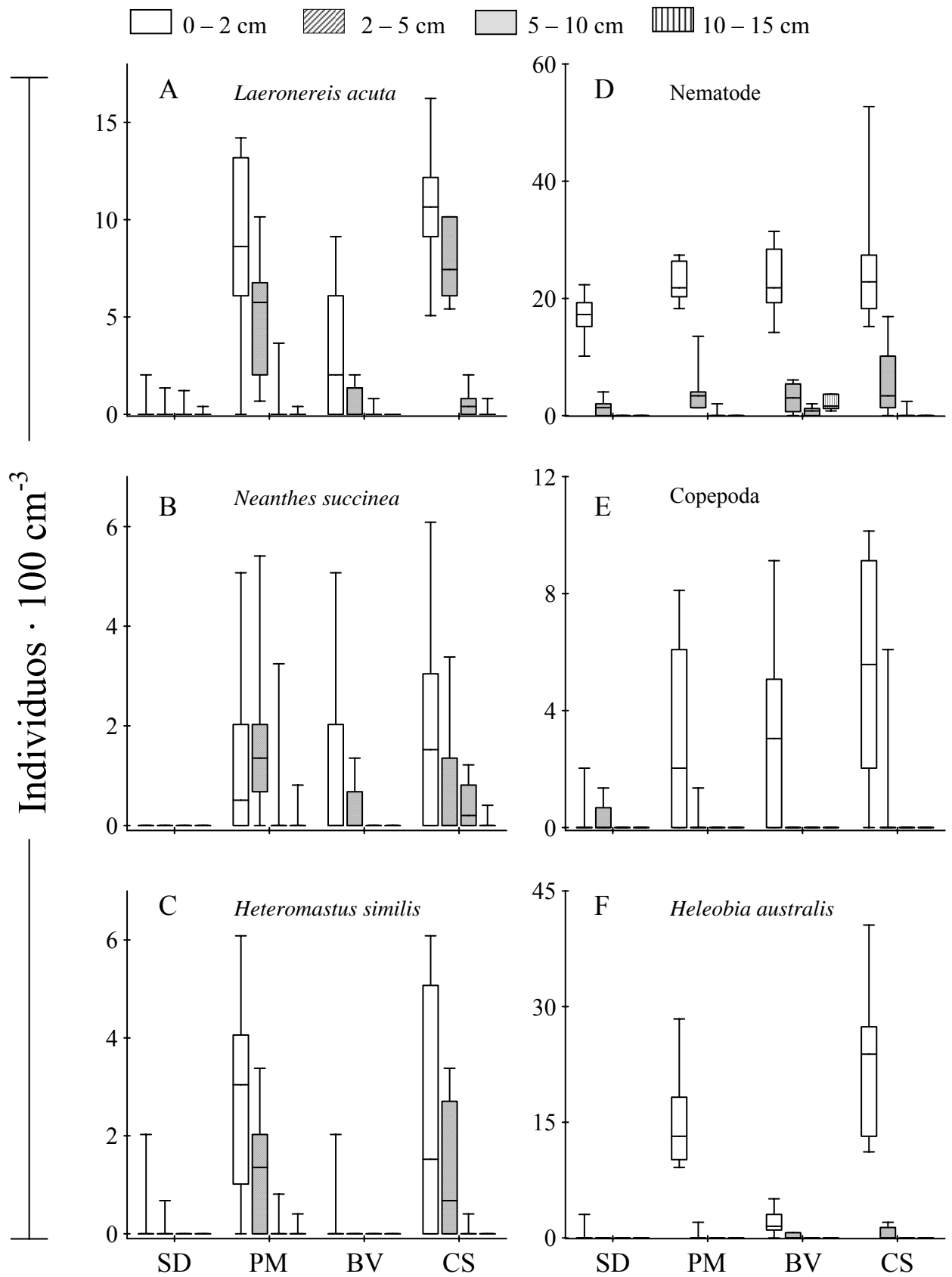


Figura 3

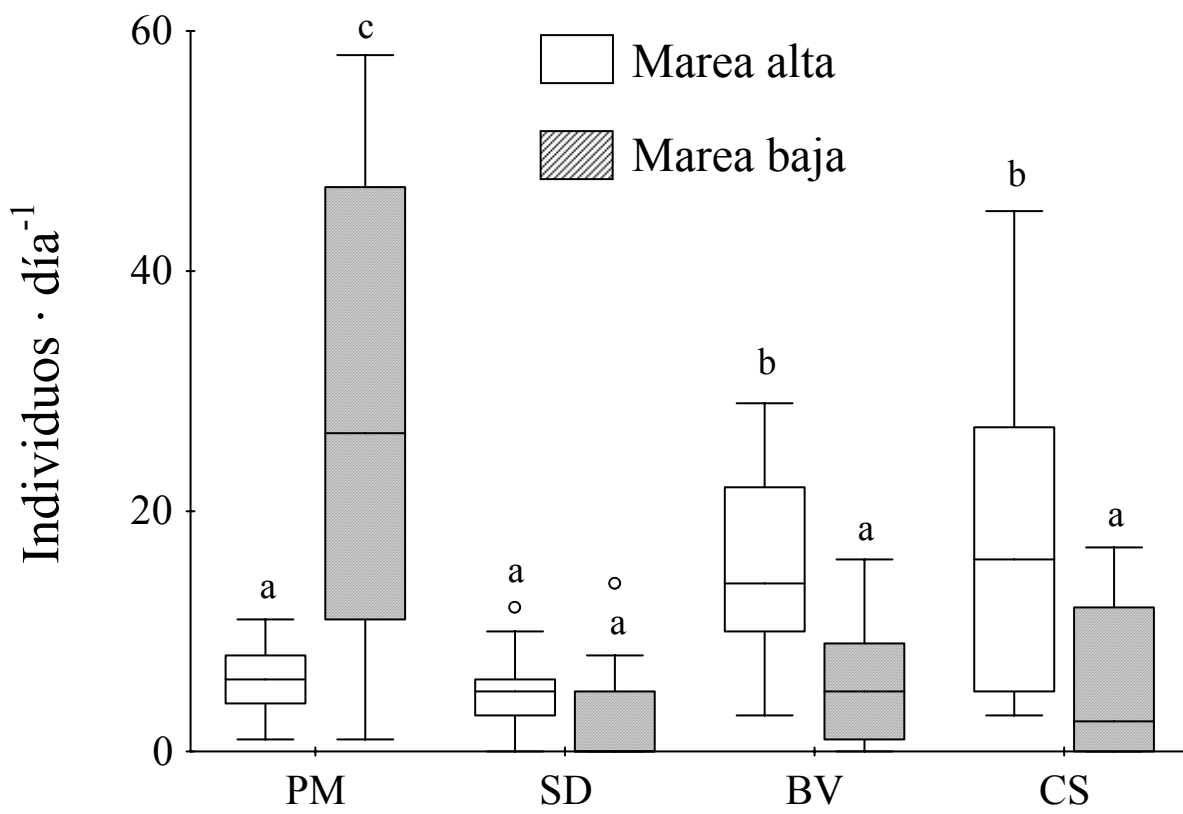
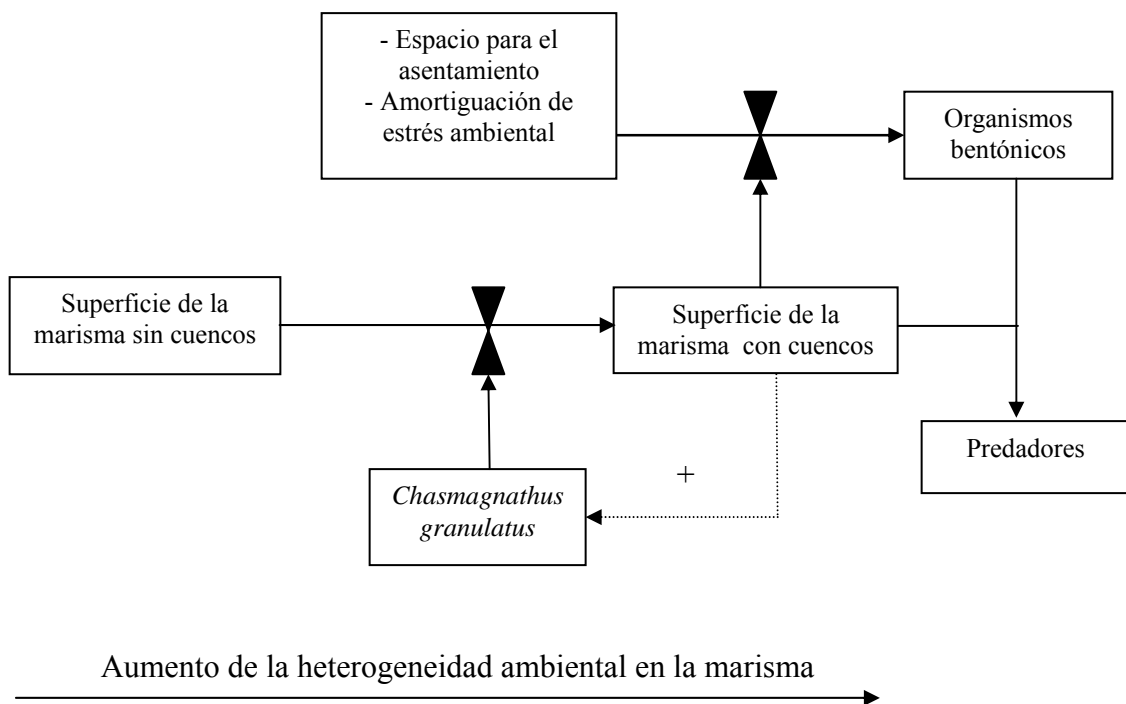


Figura 4



Conclusiones generales

La actividad de cangrejos durante el verano promueve la remoción de sedimentos en las zonas de borde marisma-planicie de marea, y el entrapamiento de sedimentos en zonas interiores de la marisma y planicies de marea abiertas. Las altas tasas de actividad de excavado durante este periodo parece explicar este patrón, gran cantidad de sedimento es removido hacia la superficie formando montículos en todos los hábitats; pero estos montículos sufren una mayor erosión en los ambientes donde las corrientes son más intensas. Durante el invierno, la presencia de cuevas promueve el entrapamiento neto de sedimentos en todos estos hábitats intermareales. Las cuevas actúan como trampas pasivas de sedimento, depositándose mayores cantidades en cuevas con entradas en forma de embudo que en entradas de forma tubular. Las diferentes proporciones de estas morfologías de cuevas entre los hábitats analizados explica las diferentes tasas de entrapado netas halladas. La combinación de estos dos efectos en los diferentes ambientes produciría los efectos contrastantes en el balance sedimentario. De esta manera, la bioturbación ejercida por *Chasmagnathus granulatus* modifica el balance sedimentario de estos ambientes de fondos blandos. No obstante, el resultado neto que la actividad de cangrejos tiene en este balance depende de las condiciones hidrológicas del hábitat impactado, demostrando que la misma actividad puede producir efectos variables dependiendo de la zona en que ésta ocurre. Por otra parte, el resultado neto también varía temporalmente debido a las diferencias en las tasas de bioturbación entre estaciones del año. Así, al combinar los factores espaciales y temporales, *el efecto neto de la actividad biológica en la dinámica sedimentaria variará dependiendo de la combinación espacio-temporal.*

Las parches formados luego del establecimiento de plántulas de *Sarcocornia perennis* facilitan la colonización y supervivencia de cangrejos mediante la amortiguación de

variables ambientales estresantes para su supervivencia y el aumento en la complejidad estructural del sustrato debido a raíces y tallos. Estos parches retienen sedimento debajo de ellos, y luego de establecidos se observa una sobreelevación respecto al nivel medio de la marisma, probablemente debida a esa retención y a la conocida capacidad de las plantas de aumentar las tasas de depositación de sedimentos transportados con las corrientes. Cuando la actividad de cangrejos se hace intensa dentro del parche, las plantas de la zona central mueren, ya que esta actividad produce enterramiento de plantas y disminución de la dureza del sedimento impidiendo la fijación de tallos radicantes. De esta manera, por la pérdida de cobertura vegetal, sumada a la remoción permanente de sedimento por cangrejos, las zonas centrales de los parches se deprimen generando cuencos salinos que generalmente acumulan agua de forma permanente, impidiendo la colonización por nuevas plántulas en esas zonas centrales. Así, *la interacción entre S. perennis y Chasmagnathus granulatus afecta la geomorfología de estas marismas por la generación de cuencos salinos en su superficie.*

La presencia de *Chasmagnathus granulatus* incrementa directamente las tasas de crecimiento tierra adentro de canales de marea en marismas dominadas por *Sarcocornia perennis*. El balance neto de sedimentos producido por la actividad de cangrejos es negativo en las zonas de las cabeceras de los canales (Capítulo I). Además, debido a la actividad de excavado el sedimento pierde dureza (i.e., aumenta la penetrabilidad y disminuye la resistencia a la torsión) en las cabeceras y cuencas de drenaje de los canales, aumentando así su erodabilidad. Estos dos efectos explicarían el aumento en las tasas de erosión de canales donde los cangrejos están presentes. Por otro lado, los cuencos salinos generados a partir de la interacción entre plantas y cangrejos promueven la generación de

nuevos tributarios de canales de marea, de esta manera la actividad biológica afecta indirectamente la génesis de canales en la marisma. Dado que el crecimiento de canales de marea es una de las formas más comunes de erosión en marismas, los cangrejos estarían afectando las tasas de erosión debido a que promueven indirectamente la formación de nuevos canales y aceleran su crecimiento. De esta manera, *la actividad e interacciones biológicas pueden promover cambios en la dinámica geomorfológica de estas marismas (i.e., generación de cuencos salinos, y formación de canales de marea) acelerando su erosión.*

Los cuencos salinos generados a partir de la interacción entre *Sarcocornia perennis* y *Chasmagnathus granulatus* constituyen una fuente importante de heterogeneidad ambiental en la marisma. Muchos organismos bentónicos típicos de zonas más bajas del intermareal (i.e., planicies de marea) logran asentarse y sobrevivir asociados exclusivamente a estos cuencos. De esa manera, la modulación de recursos abióticos en el sedimento de la marisma afectó directamente la composición de la comunidad bentónica. Este cambio en la estructura de la comunidad bentónica produce un cambio en el uso de hábitat por predadores. Estos predadores de organismos bentónicos utilizan activamente los cuencos como zonas de alimentación durante la marea alta. Así, la interacción entre *C. granulatus* y *S. perennis* puede considerarse un caso típico de ingeniería física de ecosistemas, ya que esta interacción tiene como resultado la modulación de recursos abióticos (i.e., espacio para el asentamiento, amortiguación de estrés ambiental) para otras especies. En otras palabras, *los procesos biogeomorfológicos producidos en la marisma por la interacción entre S. perennis, C. granulatus, y los componentes abióticos, afectan la estructura y funcionamiento de la comunidad bentónica en estas marismas.*

La erosión de marismas es un proceso creciente y común en muchas marismas alrededor del mundo (Allen 2000, Adam 2002, Hughes y Paramor 2004, van der Wal y Pye 2004, Wolters et al. 2005). Las causas últimas que generan esos procesos erosivos son actualmente objeto de debate. Las más consideradas han sido el ascenso del nivel del mar (Allen et al. 2000, Adam 2002), el impacto antrópico (Mason et al. 2003, Hughes y Paramor 2004), y el cambio climático que incrementa la frecuencia de tormentas en algunas costas (van der Wal y Pye 2004). Todas estas causantes son de carácter físico, y la variación espacio-temporal registrada en ellas ha sido relacionada de diversas maneras con la erosión de marismas (Allen y Pye 1992). Los mecanismos por los cuales las marismas sufren erosión son múltiples, las marismas pueden retroceder frontal o lateralmente, pueden ser más surcadas por canales, y estos canales se pueden ensanchar y profundizar (Allen y Pye 1992, Allen 2000, Wolters et al. 2005).

Generalmente se asume que las marismas se desarrollan de manera completa por la interacción entre la vegetación y la dinámica sedimentaria. Las plantas pioneras colonizan sustratos desnudos, promueven su fijación por raíces y aumentan las tasas de depositación de sedimento, produciendo la acreción vertical de la marismas debido a estos efectos mencionados y la generación de materia orgánica (Mitsch y Gosselink 1993, Allen 2000). Sin embargo, otras interacciones entre el medio físico y biológico han sido relacionadas recientemente con la geomorfología de marismas. En este sentido se sugirió que la actividad de organismos bioturbadores puede aumentar las tasas de erosión de marismas (p.e., Hughes 1999, Talley et al. 2001, Paramor y Hughes 2004). Sin embargo, estos resultados tienen escasa utilidad debido a su bajo rigor metodológico (Wolters et al. 2005), ya que en ellos no se explican los mecanismos por los cuáles la actividad desestabilizadora

de sedimentos producto de la acción de esos organismos promueve el incremento en la erosión. Los resultados de muestreos y experimentos realizados en la presente tesis, apoyan esos resultados previos demostrando que la actividad biológica puede acelerar las tasas de erosión de marismas por diversos procesos. Particularmente la realización de experimentos en el campo resultó ser de mucha utilidad para explicar los procesos biogeomorfológicos que producen estos efectos.

Aunque la biogeomorfología es una disciplina reciente resulta útil para abordar los problemas acerca del funcionamiento eco-geomorfológico de marismas, ya que contempla por definición un marco de investigación interdisciplinario, y mecanístico. Sin embargo, este enfoque no ha sido utilizado hasta el momento para entender la complejidad funcional de estos ambientes aún cuando éste puede proveer una base metodológica y teórica amplia y útil para resolver las preguntas relacionadas al funcionamiento de estos sistemas. El hecho de la incorporación del componente biótico a la dinámica física de marismas resulta complejo debido a la naturaleza variable de esta componente biótica, pero atendiendo a la estrecha relación existente entre los procesos biológicos y físicos que operan en marismas resultaría de gran utilidad. Por ejemplo, la ecología de comunidades pareciera ser muy importante en este contexto, si dentro de una comunidad, una especie es reemplazada por otra y ellas difieren en su impacto geomorfológico y rol funcional, entonces la respuesta del sistema a gran escala podría ser radicalmente diferente (Murray et al. 2002). En marismas, la dominancia de especies con distintos roles funcionales sufre constantes cambios (Hughes 1999, Widdows et al. 2000, Angradi et al. 2001, Talley et al. 2001, Davy et al. 2006). Si estas especies intervinieran activamente en procesos biogeomorfológicos, las respuestas del sistema podrían ser diversas; y difíciles de predecir hasta tanto no se halla logrado la postulación de hipótesis sobre los aspectos de la dinámica biogeomorfológica con las que

esas especies o funciones podrían interactuar. Por ello, y a pesar de la dificultad de postular hipótesis sobre la dominancia de un proceso respecto de los otros, es necesario generar hipótesis de mayor alcance sobre la base de estudios que involucren diferentes escalas espacio-temporales, y la aproximación desde la biogeomorfología aparece como el marco más adecuado. Por el contrario, resulta obvio que el alcance de las inferencias realizadas a partir de estudios con especies, procesos y escalas localizadas podría ser muy limitado. Particularmente las marismas de la costa Argentina han sido poco estudiadas, aunque en la actualidad muchos grupos de trabajo intentan comprender el funcionamiento ecológico y geomorfológico de estos ambientes nativos y representativos de nuestras costas. A partir de la realización de estos estudios base, y en la medida en que ellos sean analizados de modo integral se logrará una mayor comprensión de la dinámica eco-geomorfológica de estos ambientes.

Referencias.

- Adam P. 1990. Saltmarsh ecology. Cambridge studies in ecology. Cambridge University Press.
- Adam P. 2002. Saltmarshes in a time of change. *Environmental Conservation* 29: 36-61.
- Adams JB, GC Bate. 1994. The effect of salinity and inundation on the estuarine macrophyte *Sarcocornia perennis*. *Aquatic Botany* 47: 341-348.
- Allanson BR, D Skinner, J Imberger. 1991. Flow in prawn burrows. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 35: 253-296.
- Allen JRL, K Pye. 1992. Coastal saltmarshes: their nature and importance. *En: JRL Allen, K Pye (Eds.), Saltmarshes: Morphodynamics, Conservation and Engineering significance*. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 1-18.
- Allen JRL. 2000. Morphodynamics of Holocene salt marshes: a review sketch from the Atlantic and Southern North Sea Coasts of Europe. *Quaternary Science Reviews* 19: 1155-1231.
- Aller RC, RE Dodge. 1974. Animal-sediment relations in a tropical lagoon Discovery Bay, Jamaica. *Journal of Marine Research* 32: 209-232.
- Aller RC. 1983. The importance of the diffusive permeability of animal burrow linings in determining marine sediment chemistry. *Journal of Marine Research* 41: 299-322.
- Amos CL, Brylinsky M, Sutherland TF, O'Brien D, Lee S, A Cramp. 1998. The stability of a mudflat in the Humber estuary, South Yorkshire, U.K. *En: KS Black, DM Paterson, A Cramp (Eds.), Sedimentary Processes in the Intertidal Zone. Special Publications, Vol. 139*. Geological Society, London, pp. 25-43
- Amos C L. 1995. Siliciclastic tidal flats. *En GME Perillo (Ed.), Geomorphology and Dynamics of Estuaries*. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.

- Andersen TJ, KT Jensen, L Lund-Hansen, KN Mouritsen, M Pejrup. 2002. Enhanced erodability of of fine grained sediment by *Hydrobia ulvae*. Journal of Sea Research 48: 51-58.
- Andrews C, RBG Williams. 2000. Limpet erosion of chalk shore platforms in southeast England. Earth Surface Processes and Landforms 25: 1371-1381.
- Angradi TR, SM Hagan, KW Able. 2001. Vegetation type and the intertidal macroinvertebrate fauna of a brackish marsh: *Phragmites* vs. *Spartina*. Wetlands 21: 75-92.
- Austen I, TJ Andersen, K Edelvang. 1999. The influence of benthic diatoms and invertebrates on erodability of an intertidal mudflat, the Danish Wadden Sea. Estuarine Coastal and Shelf Science 49: 99-111.
- Beigt D, MC Piccolo, GME Perillo. 2003. Soil heat exchange in Puerto Cuatros tidal flats, Argentina. Scientia Marina 29: 595-602.
- Bertness MD. 1985. Fiddler crab regulation of *Spartina alterniflora* production on a New England saltmarsh. Ecology 66: 1042-1055.
- Bertness M. 1999. The ecology of Atlantic shorelines. Sinauer Associates.
- Bertness MD, T Miller. 1984. The distribution and dynamics of *Uca pugnax* (Smith) burrows in the New England salt marsh. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 83: 211-237.
- Beukema JJ, Honkoop PJC, R Dekker. 1998. Recruitment in *Macoma balthica* after mild and cold winters and its control by egg production and shrimp predation. Hydrobiologia 375/376: 23-34
- Beukema JJ. 1990. Expected effects of changes in winter temperatures on benthic animals living in soft sediment in coastal North Sea areas. *En: JJ Beukema (Ed.), Expected*

- Effects of Climatic Change on Marine Coastal Ecosystems. Kluwer, Dordrecht. pp. 83-92.
- Bolduc F, AD Afton. 2003. Effects of structural marsh management and salinity on invertebrate prey of waterbirds in marsh ponds during winter on the gulf coast chenier plain. *Wetlands* 23:897-910.
- Bortolus A, O Iribarne 1999. Effects of the SW Atlantic burrowing crab *Chasmagnathus granulata* on a *Spartina* salt marsh. *Marine Ecology Progress Series* 178: 78-88.
- Bortolus A, E Schwindt, O Iribarne. 2002. Plants–animal interaction in a high marsh of a Southwestern Atlantic coastal lagoon. *Ecology* 83: 733-742.
- Boston KG. 1981. The introduction of *Spartina townsendii* to Australia. Melbourne State College Occasional Paper No. 6., Melbourne, Australia.
- Boston KG. 1983. The development of salt pans on tidal marshes, with particular reference to south-eastern Australia. *Journal of Biogeography* 10: 1-10.
- Botto F, O Iribarne. 1999. The effect of the burrowing crab *Chasmagnathus granulata* on the benthic community of a SW Atlantic coastal lagoon. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 241: 263-284.
- Botto F, O Iribarne 2000. Contrasting effects of two burrowing crabs (*Chasmagnathus granulata* and *Uca uruguayensis*) on sediment composition and transport in estuarine environments. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 51: 141-151.
- Botto F, G Palomo, O Iribarne, MM Martinez. 2000. The effect of southwestern Atlantic burrowing crabs (*Chasmagnathus granulatus*) on habitat use and foraging activity of migratory shorebirds. *Estuaries* 23:208–215

- Botto F, Iribarne O, Gutierrez J, Bava J, Gagliardini A, I Valiela. 2006. Ecological importance of passive deposition of organic matter into burrows of the SW Atlantic crab *Chasmagnathus granulatus*. *Marine Ecology Progress Series* 312: 201-210.
- Brown AC, A Mclachlan. 1990. *Ecology of sandy shores*. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
- Bruno JF. 2000. Facilitation of cobble beach plant communities through habitat modification by *Spartina alterniflora*. *Ecology* 81: 1179-1192.
- Butler DR, GP Malanson. 1995. Sedimentation rates and patterns in beaver ponds in a mountain environment. *Geomorphology* 13: 255-269.
- Cadée GC. 2001. Sediment dynamics by bioturbating organisms. *En: K Reise (Ed.). Ecological Comparisons of Sedimentary Shores*. Springer-Verlag, Berlín, Alemania.
- Carter NEA, HA Viles. 2004. Lichen hotspots: raised rock temperatures beneath *Verrucaria nigrescens* on limestone. *Geomorphology* 62: 1-16.
- Castellanos EM, ME Figueroa, AJ Davy. 1994. Nucleation and facilitation in salt-marsh succession: interactions between *Spartina maritima* and *Arthrocnemum perenne*. *Journal of Ecology* 82: 239-248.
- Chapman VJ. 1938. Coastal movement and the development of some New England saltmarshes. *Proceedings of the Geological Association of England* 49: 1-22.
- Chapman VJ. 1960. *Salt marshes and salt deserts of the world*. Interscience Publishers, London, UK.
- Clements FE. 1916. *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*. Carnegie Institute Publication No 242, Washington DC.

- Collins LM, JN Collins, LB Leopold. 1987. Geomorphic processes of an estuarine marsh: Preliminary results and hypotheses. *En: Gardiner V (Ed.). International geomorphology 1986, Part 1.* John Wiley & Sons Ltd, New York, USA.
- Conover WJ. 1980. Practical Nonparametric Statistics, 2nd ed. Wiley, New York, USA.
- Cooper N J, T Cooper, F Burd. 2001. 25 years of salt marsh erosion en Essex: implications for coastal defense and nature conservation. *Journal of Coastal Conservation* 9: 31-40.
- Costa CSB, AJ Davy. 1992. Coastal saltmarsh communities of Latin America. *En: Seelinger U (Ed.). Coastal plant communities of Latin America.* Academic Press, San Diego, USA.
- Covi MP, RT Kneib. 1995. Intertidal distribution, population dynamics and production of the amphipod *Uhlorchestia spartinophila* in a Georgia, USA, salt marsh. *Marine Biology* 121: 447-455.
- Cowles HC. 1901. The physiographic ecology of Chicago and vicinity. *Botanical Gazette* 31: 73-108.
- Daborn, G. R., C. L. Amos, M. Brylinsky, H. Cristian, G. Drapeau, R. W. Faas, J. Grant, B. Long, D. M. Paterson, G. M. E. Perillo, and M. C. Piccolo. 1993. An ecological cascade effect: migratory birds affect stability of intertidal sediments. *Limnology and Oceanography* 38: 225-231.
- Dade WB, Davis JD, Nichols PD, Nowell ARM, Thistle D, Trexler MB, DC White. 1991. The effects of bacterial exopolymer adhesion on the entrainment of sand. *Geomicrobiology Journal* 8: 1-16.

- Daleo P, M Escapa, J Alberti, O Iribarne. 2006. Negative effects of an autogenic ecosystem engineer: Interactions between coralline turf and an ephemeral green alga. *Marine Ecology Progress Series* 315: 67-73.
- Davidson-Arnott RGD, D van Proosdij, J Ollerhead, L Schostak. 2002. Hydrodynamics and sedimentation in salt marshes: examples from a macrotidal marsh, Bay of Fundy. *Geomorphology* 48: 209-231.
- Davis, W.M., 1899. The peneplain. *American Geologist* 23: 207-239.
- Davis WR. 1993. The role of bioturbation in sediment resuspension and its interaction with physical shearing. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 171: 187-200.
- Davy AJ, GF Bishop, H Mossman, S Redondo-Gomez, JM Castillo, EM Castellanos, T Luque, ME Figueroa. 2006. Biological flora of the British Isles: *Sarcocornia perennis* (Miller) A.J. Scott. *Journal of Ecology* 94: 1035-1048.
- de Deckere EMGT, Van de Koppel J, CHR Heip. 2000. The influence of *Corophium volutator* abundance on resuspension. *Hydrobiologia* 426: 37-42.
- de Deckere EMGT, TJ Tolhurst, JFC de Brouwer. 2001. Destabilization of cohesive intertidal sediments by infauna. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 53: 665-669.
- de Wilde PAWJ. 1991. Interactions in burrowing communities and their effects on the structure of marine benthic ecosystems. *Symposium Zoological Society of London* 63: 107-117.
- DeFlaun M.F, LM Mayer. 1983. Relationships between bacteria and grain surfaces in intertidal sediments. *Limnology and Oceanography* 28: 873-881.

- DeLaune RD, RH Baumann, JG Gosselink. 1983. Relationships among vertical accretion, coastal submergence, and erosion in a Louisiana Gulf Coast marsh. *Journal of Sedimentary Petrology* 53: 147-157.
- D'Incao F, ML Ruffino, KG Silva, AC Braga. 1992. Responses of *Chasmagnathus granulata* Dana (Decapoda: Grapsidae) to salt-marsh environmental variations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 161: 179-188.
- Dione JC. 1968. Action of shore ice on the tidal flats of the St Lawrence estuary. *Maritime sediments* 4: 113-115.
- Erwin RM, GM Sanders, DJ Prosser. 2004. Changes in lagoonal marsh morphology at selected Northeastern Atlantic coast sites of significance to migratory waterbirds. *Wetlands* 24: 891-903.
- Erwin RM, DR Cahoon, DJ Prosser, GM Sanders, P Hensel. 2006. Surface elevation dynamics in vegetated *Spartina* marshes versus unvegetated tidal ponds along mid-Atlantic Coast, USA, with implications to waterbirds. *Estuaries and Coasts* 29: 96-106.
- Escapa M, D Navarro, O Iribarne. 2004. Effects of SW intertidal burrowing crab on infaunal zonation pattern, tidal behavior and risk of mortality. *Estuaries* 27: 120-131.
- Fagherazzi S, DJ Furbish. 2001. On the shape and widening of salt-marsh creeks. *Journal of geophysical research* 106: 991-1003.
- Fanjul E, MA Grela, O Iribarne. (en prensa). Effects of the dominant SW Atlantic intertidal burrowing crab *Chasmagnathus granulatus* on sediment chemistry and nutrient distribution. *Marine Ecology Progress Series*.

- Ferns PN. 1992. Birds life of coast and estuaries. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Flecker A. 1996. Ecosystem engineering by a dominant detritivore in a diverse tropical stream. *Ecology* 77:1845-1854.
- Frey RW, PB Basan. 1985. Coastal salt marshes. *En: RA Davis (Ed.), Coastal Sedimentary Enviroments*. Springer-Verlag, Berlín. pp. 187-224.
- Garofalo D. 1980. The influence of wetland vegetation on the tidal stream channel migration and morphology. *Estuaries* 3: 258-270.
- Gilbert GK. 1877. Geology of the Henry Mountains, Utah. U.S. Geographical and Geological Survey of the Rocky Mountains Region. U.S. Government Printing Office, Washington, D.C.
- Gleason HA. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53: 1-20.
- Goss-Custard JD. 1984. Intake rates and food supply in migrating and wintering shorebirds. *En: Burger G, BL Olla (Eds.) Shorebirds: Migration and foraging behavior, Volume 6*. Plenum Press, New Cork, USA.
- Goss-Custard JD, ME Moser. 1988. Rates of change in the number of dunlin (*Calidris alpina*), wintering in British estuaries in relation to the spread of *Spartina anglica*. *Journal of Applied Ecology* 25:95-109.
- Gutierrez JL, CG Jones, DL Strayer, O Iribarne. 2003. Mollusks as ecosystem engineers: the role of shell production in aquatic habitats. *Oikos* 101: 79-90.
- Hack JT, A Goodlett. 1960. Geomorphology and forest ecology of a mountain region in the central Appalachians. U.S. Geological Survey Prof. Papers 347, Washington DC.

- Hughes RG. 1999. Saltmarsh erosion and management restoration: The effects of infaunal invertebrates. *Aquatic Conservation* 9: 83-95.
- Hughes RG. 2001. Biological and physical processes that affect saltmarsh erosion and saltmarsh restoration: development of hypotheses. *En: K Reise (Ed.), Ecological Comparisons of Sedimentary Shores*. Springer-Verlag, Berlín. pp. 173-192.
- Hughes RG. 2004. Climatic change and loss of saltmarshes: cosequences for birds. *Ibis* 146: 21-28.
- Hughes RG, D Lloyd, L Ball, D Emson. 2000. The effects of the polychaete *Nereis diversicolor* on the distribution and transplanting success of *Zostera noltii*. *Helgoland Marine Research* 54: 129-136.
- Hughes RG, OAL Paramor. 2004. On the loss of saltmarshes in south-east England and methods for their restoration. *Journal of Applied Ecology* 41: 440-448.
- Hupp CR, Osterkamp WR, AD Howard. Preface. *Geomorphology* 13: 7-8.
- Iribarne O, Bortolus A, F Botto. 1997. Between-habitat differences in burrow characteristics and trophic modes in the south western Atlantic burrowing crab *Chasmagnathus granulata*. *Marine Ecology Progress Series* 155: 137-145.
- Iribarne O, M Bruschetti, M Escapa, J Bava, F Botto, J Gutierrez, G Palomo, K Delhey, P Petracci, A Gagliardini. 2005. Small- and large-scale effect of SW Atlantic burrowing crab *Chasmagnathus granulatus* on habitat use by migratory shorebirds. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 315:87-101.
- Isacch JP, CSB Costa, L Rodríguez-Gallego, D Conde, M Escapa, DA Gagliardini, O Iribarne. 2006. Distribution of saltmarsh plant communities associated with environmental factors along a latitudinal gradient on the SW Atlantic coast. *Journal of Biogeography*. 33: 888-900.

- Jefferies RL, AJ Davy. 1979. *Ecological Processes in Coastal Environments*. Blackwell, Oxford, UK.
- Jones RC. 1980. Productivity of algal epiphytes in a Georgia salt marsh: Effect of inundation frequency and implications for total marsh productivity. *Estuaries* 3: 315-317.
- Jones SE, CF Jago. 1993. In *situ* assessment of modification of sediment properties by burrowing invertebrates. *Marine Biology* 115: 133-142.
- Jones CG, JH Lawton, M Shachak. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69:373-386
- Jones CG, JH Lawton, M Shachak. 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology* 78:1946-1957
- Jumars PA, ARM Nowell. 1984a. Fluid and sediment dynamic effects on marine benthic community structure. *American Zoologist* 24: 45-55.
- Jumars PA, ARM Nowell. 1984b. Effects of benthos on sediment transport: difficulties with functional grouping. *Continental Shelf Research* 3: 115-130.
- Kesel RH, JS Smith. 1978. Pan and creek formation in intertidal saltmarshes. Nigg Bay, Scotland. *Scott. Geogr. Mag.* 94: 159-168.
- Klause MD. 1986. Mucous secretions of the acoel turbellarian *Convoluta sp.* Orsted: an ecological and functional approach. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 97: 123-133.
- Kleeman K. 1996. Biocorrosion by bivalves. *P.S.Z.N.I. Marine Ecology* 17: 145-158.
- Kneib RT. 1984. Patterns of invertebrate distribution and abundance in the intertidal salt marsh: causes and questions. *Estuaries* 7: 392-412.
- Koch LF. 1957. Index of biotal dispersity. *Ecology* 38: 145-148.

- Kolasa J, CD Rollo. 1991. Introduction: the heterogeneity of heterogeneity: a glossary. *En: Kolasa J, STA Pickett. Ecological heterogeneity. Springer-Verlag, New York.*
- Kostka, J.E., B Gribsholt, E Petrie, D Dalton, H Skelton, E Kristensen. 2002. The rates and pathways of carbon oxidation in bioturbated saltmarsh sediments. *Limnology and Oceanography* 47: 230-240.
- Kristensen E, TH Blackburn. 1987. The fate of organic carbon and nitrogen in experimental marine sediment systems: influence of bioturbation and anoxia. *Journal of Marine Research* 45: 231-257.
- Lambert JM. 1964. The *Spartina* story. *Nature* 204: 1136-1138.
- Le Hir P, W Roberts, O Cazaillet, M Christie, P Bassoullet, C Bacher. 2000. Characterization of intertidal flat hydrodynamics. *Continental Shelf Research* 20: 1433-1459.
- Leonard LA, ME Luther. 1995. Flow hydrodynamics in tidal marsh canopies. *Limnology and Oceanography* 40: 1474-1484.
- Leonard LA, AL Croft. 2006. The effect of standing biomass on flow velocity and turbulence in *Spartina alterniflora* canopies. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 69: 325-336.
- Letzsch WS, RW Frey. 1980. Erosion of salt marsh tidal banks, Sapelo Island, Georgia. *Senckenberengiana Maritima* 12: 201-212.
- Levin LA, TS Talley. 2000. Influences of vegetation and abiotic environmental factors on saltmarsh invertebrates. *En: Weinstein MP, DA Kreeger (Eds.). Concepts and controversies on tidal marsh ecology. Kluwer Academic Publishing, Amsterdam, The Neatherlands.*

- Levine JM, S Brewer, M Bertness. 2000. Nutrients, competition and plant zonation in a New England salt marsh. *Journal of Ecology* 86: 285-292.
- Levinton JS. 1995. Bioturbators as ecosystem engineers: control on the sediment fabric, inter-individual interactions , and material fluxes. *En: CG Jones, JH Lawton (Eds.), Linking species and ecosystems.* Chapman & Hall, New York, USA.
- Levinton JS. 2001. *Marine Biology. Function, Biodiversity, Ecology.* Oxford University Press, UK.
- Luternauer JL, R J Atkins, AI Moody, H FL Williams, JW Gibson. 1995. Salt marshes. *En: GME Perillo (Ed.). Geomorphology and Dynamics of Estuaries.* Elsevier, Amsterdam, The Neatherlands.
- Mallin MA. 2004. The importance of tidal creek ecosystems. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 298: 145-149.
- Manly BF. 1998. *Randomization Bootstrap and Monte Carlo Methods in Biology.* Chapman and Hall, New York
- Marani M, S Silvestry, E Belluco, M Camuffo, A D'Alpaos, A Defina, S Lanzoni, A Marani, M Tortato, A Rinaldo. 2003. Patterns in tidal environments: salt-marsh channel networks and vegetation. *Proceedings of the International Geosciences & Remote Sensing Symposium, Toulouse.*
- Mason CF, GJC Underwood, NR Baker, PA Davey, I Davidson, A Hanton, SP Long, K Oxborough, DM Paterson, A Watson. 2003. The role of herbicides in the erosion of saltmarshes in eastern England. *Environmental Pollution* 122: 41-49.
- McLaren JR, RL Jefferies. 2004. Initiation and maintenance of vegetation mosaics in an Artic salt marsh. *Journal of Ecology* 92: 648-660.

- Meadows PS, A Tufail. 1986. Bioturbation, microbial activity and sediment properties in an estuarine environment. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*, vol. 90B, pp. 129-142.
- Meadows PS, J Tait. 1989. Modification of sediment permeability and shear strength by two burrowing invertebrates. *Marine Biology* 101: 75-82.
- Meadows PS, A Meadows. 1991. The geotechnical and geochemical implications of bioturbation in marine sedimentary ecosystems. *En: PS Meadows, A Meadows (Eds.), The Environmental Impact of Burrowing Animals and Animal Burrows. Symposium of the Zoological Society of London, London.* pp. 157-181.
- Metha AJ. 1986. *Estuarine cohesive sediment dynamics*. Springer-Verlag, Berlín, 473 pp.
- Meysman FJR, JJ Middelburg, CHR Heip. 2006. Bioturbation: a fresh look at Darwin's last idea. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 688-695.
- Minkoff DR, M Escapa, FE Ferramola, SD Maraschín, JO Pierini, GME Perillo, C Delrieux. 2006. Effects of crab-halophytic plant interactions on creek growth in a S.W. Atlantic Salt Marsh: a cellular automata model. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 69: 403-413.
- Mitsch WJ, JG Gosselink. 1993. *Wetlands*. Van Nostrand Reinhold, New York, USA.
- Mitsch WJ, JG Gosselink. 2000. The value of wetlands: importance of scale and landscape setting. *Ecological Economics* 35: 25-33.
- Möller I, T Spencer. 2002. Wave dissipation over macro-tidal saltmarshes: effects of marsh edge typology and vegetation change. *Journal of Coastal Research* 36: 506-521.
- Möller I, T Spencer, JR French. 1999. Wave transformation over salt marshes: a field and numerical modelling study from north Norfolk, England. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 49: 411-426.

- Montage CL. 1980. A natural history of temperate western Atlantic fiddler crabs (genus *Uca*) with reference to their impact on the salt marsh. *Contrib. Mar. Sci. Univ. Texas* 23: 25-55.
- Morrison RIG, RK Ross. 1989. Atlas of Nearctic shorebirds on the coastal of South America. Canadian Wildlife Service Special Publication 2: 131-323.
- Murray JMH, A Meadows, PS Meadows. 2002. Biogeomorphological implications of microscale interactions between sediment geotechnics and marine benthos: a review. *Geomorphology* 47: 15-30.
- Naylor LA. 2005. The contribution of biogeomorphology to the emerging field of geobiology. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 219: 35-51.
- Naylor LA, HA Viles, NEA Carter. 2002. Biogeomorphology revisited: looking towards the future. *Geomorphology* 47: 3-14.
- Neelson K, WA Ghiorse. 2001. Geobiology: a report from the American Academy of Microbiology. American Academy of Microbiology, Washington. DC.
- Nowell ARM, PA Jumars, JE Eckman. 1981. Effects of biological activity on the entrainment of marine sediment. *Marine Geology* 42: 133-153.
- Paramor OAL, RG Hughes. 2004. The effect of bioturbation and herbivory by the polychaete *Nereis diversicolor* on loss of saltmarsh in south-east England. *Journal of Applied Ecology* 41: 449-463.
- Paterson DM 1997. Biological mediation of sediment erodibility: ecology and physical dynamics. *En: TN Burt, WR Parker, J Watts (Eds.), Cohesive Sediments*. Wiley, Chichester. pp. 215-229.
- Perillo GME, MC Piccolo. 1991. Tidal response in the Bahia Blanca estuary. *Journal of Coastal Research* 7: 437-499.

- Perillo GME, MC Piccolo. 1999. Geomorphologic and physical characteristics of the Bahía Blanca Estuary. Argentina. *En: GME Perillo, MC Piccolo, M Pino Quivira (Eds.), Estuaries of South America: their geomorphology and dynamics. Environmental Science Series, Springer-Verlag, Berlín, pp. 195-216*
- Perillo GME, ME Sequeira. 1989. Geomorphologic and sediment transport characteristics of the middle reach of the Bahía Blanca estuary, Argentina. *Journal of Geophysical Research-Oceans 94: 14351-14362.*
- Perillo GME, O Iribarne. 2003a. New mechanism studied for creek formation in tidal flats: From crabs to tidal channels. *Eos 84: 1-5.*
- Perillo GME, O Iribarne. 2003b. Processes of tidal channel development in salt and freshwater marshes. *Earth Surface Processes and Landforms 28: 1473-1482.*
- Perillo GME, MD Ripley, MC Piccolo, K Dyer. 1996. The formation of tidal creeks in a salt marsh: New evidence from the Loyola Bay Salt Marsh, Rio Gallegos Estuary, Argentina. *Mangroves Salt Marsh. 1: 37-46.*
- Perillo GME, DR Minkoff, MC Piccolo. 2005. Novel mechanism of stream formation in coastal wetlands by crab-fish-groundwater interaction. *Geo-Marine Letters 25: 214-220.*
- Perkins EJ. 1974. *The Biology of Estuaries and Coastal Waters.* Academic Press, New York, NY, USA.
- Pestrong R. 1965. The development of drainage patterns on tidal marshes. *Stanford University Publishing in Geological Science 10: 1-87.*
- Pethick JS. 1969. Drainage in tidal marshes. *En: Steers JA (Ed.). The coastline of England and Wales.* Cambridge University Press, Cambridge, UK.

- Pethick JS. 1974. The distribution of salt pans on tidal salt marshes. *Journal of Biogeography* 1: 57-62.
- Pethick JS. 1986. An introduction to coastal geomorphology. Edward Arnold, London.
- Pethick JS. 1992. Saltmarsh geomorphology. *En: JRL Allen, K Pye (Eds.), Saltmarshes: Morphodynamics, Conservation and Engineering significance.* Cambridge University Press, Cambridge. pp. 41-62.
- Piccolo MC, GME Perillo. 1999. Estuaries of Argentina: a review. *En: Perillo GME, MC Piccolo, M Pino Quivira, (eds.). Estuaries of South America: their geomorphology and dynamics.* Environmental Science Series, Springer-Verlag, Berlín.
- Pickett STA, KH Rogers. 1997. Patch dynamics: the transformation of landscape structure and function. *En: Bissonette JA (Ed.). Wildlife and lanscape ecology.* Springer-Verlag, New York, USA.
- Pickett STA, ML Cadenasso, CG Jones. 2000. Generation of heterogeneity by organisms: creation, mainteance and transformation. *En: Hutchings MJ, EA John, AJA Stewart (Eds.). The Ecological Consequences of Environmental Heterogeneity.* Blackwell Science. Oxford, UK.
- Pienkowski MW. 1981. How foraging plovers cope with environmental effects on invertebrate behavior and availability. *En Jones NV, WJ Wolff (Eds.). Feeding and Survival Strategies of Estuarine Organisms.* Plenum Press, New York, USA.
- Pomeroy LR, RG Wiegert. 1981. *The Ecology of a Salt Marsh.* Springer, New York, USA.
- Posey MH. 1987. Influence of relative motilities on the composition of benthic communities. *Marine Ecology Progress Series* 39: 89-93.
- Powers LW, JF Cole. 1976. Temperature variation in fiddler crab microhabitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 21: 141-157.

- Pye K. 2000. Saltmarsh erosion in southeast England: Mechanisms, causes and implications. *En: BR Sherwood, BG Gardiner, T Harris (Eds.). British Saltmarshes. The Linnean Society of London, London, UK.*
- Ranwell DS. 1972. Ecology of Salt Marshes and Sand Dunes. Chapman & Hall, London, UK.
- Raphaël P, G François. 2001. A practical approach to the study of spatial structure in simple cases of heterogeneous vegetation. *Journal of vegetation science* 12: 99-108.
- Redfield AC. 1972. Development of New England saltmarsh. *Ecological monographs* 42: 201-237.
- Reed DJ. 2000. Coastal biogeomorphology. An integrated approach to understanding the evolution, morphology, and sustainability of temperate coastal marshes. *En Hobbie IJE (Ed.). Estuarine Science. A synthetic approach to research and practice. Island Press, Covelo, California, USA.*
- Reidenbaugh TG, WC Banta. 1980. Origin and effects of *Spartina* crack in a Virginia saltmarsh. *Gulf Research Reports* 6: 393-401.
- Rhoads DC. 1974. Organism-sediment relations on the muddy sea floor. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* 12: 263-300.
- Rhoads DC, DK Young. 1970. Animal-sediment relations in Cape Cod Bay, Massachusetts: II. Reworking by *Molpadia oolitica* (Holothuroidea). *Marine Biology* 19: 41-53.
- Ridd PV. 1996. Flow through animal burrows in mangrove creeks. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 43: 617-625.
- Riemann F, M Schrage. 1983. The mucus-trap hypothesis on feeding of aquatic nematodes and implications for biodegradation and sediment texture. *Oecologia* 34: 75-88.

- Shi Z, HF Lamb, RL Collin. 1995. Geomorphodynamic change of saltmarsh tidal creek networks in the Dyfi Estuary, Wales. *Marine Geology* 128: 73-83.
- Silliman BR, A Bortolus. 2003. Underestimation of *Spartina* productivity in western Atlantic marshes: marsh invertebrates eat more than just detritus. *Oikos* 101: 549-554.
- Solan M, BD Wigham. 2005. Biogenic particle reworking and bacterial-invertebrate interactions in marine sediments. *En: Kristensen E, RR Haese, JE Kotska (Eds.). Interactions between macro- and microorganisms in marine sediments. American Geophysical Union, Washington DC, USA.*
- Spivak E, K Anger, T Luppi, C Bas, D Ismael. 1994. Distribution and habitat preferences of two grapsid crab species in Mar Chiquita Lagoon (Province of Buenos Aires, Argentina). *Helgolander Meeresuntersuchungen* 48: 59-78.
- Steers JA. 1960. Scolt Head Island. Heffer, Cambridge, UK.
- Steers JA. 1977. Physiography. *En: VJ Chapman (Ed.), Ecosystems of the world. 1. Wet coastal ecosystems. Elsevier, Amsterdam, The Neatherlands.*
- Suchanek TH. 1983. Control of seagrass community and sediment distribution by *Callianassa* (Crustacea, Thalassinidea) bioturbation. *Journal of Marine Research* 41: 281-298.
- Talley TS, LA Levin. 1999. Macrofaunal succession and community structure in *Salicornia* marshes of southern California. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 49: 713-731.
- Talley TS, JA Crooks, LA Levin. 2001. Habitat utilization and alteration by the invasive burrowing isopod, *Sphaeroma quoyanum*, in California saltmarshes. *Marine Biology* 138: 561-573.

- Underwood A. 1997. Experiments in ecology. Their logical design and interpretation using analysis of variance. Cambridge University Press.
- van Breemen N. 1995. How sphagnum bogs down other plants. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 270–275.
- van der Wal D, K Pye. 2004. Patterns, rates and possible causes of saltmarsh erosion in the Great Thames area (UK). *Geomorphology* 61: 373-391.
- van Eerdt MMJ. 1985. The influence of vegetation on erosion and accretion in salt marshes of the Oosterchelde, The Netherlands. *Vegetatio* 62: 367-373.
- van Huissteden J, O van de Plassche. 1998. Sulphate reduction as a geomorphological agent in tidal marshes (Great marshes at Barnstable, Cape Cod, USA). *Earth surface processes and landforms* 23: 223-236.
- Verger F. 1968. *Marais et wadden du littoral français*. Biscaye Freres, Bordeaux, Francia.
- Viles HA. 1988. *Biogeomorphology*. Basil Blackwell, Oxford.
- Vita-Finzi C, PFS Cornelius. 1973. Cliff sapping by molluscs in Oman. *Journal of Sedimentary Petrology* 43: 31-32.
- Waisel Y. 1972. *Biology of halophytes. Physiological Ecology. A series of monographs, texts and treatises*. Academic Press, New York, USA.
- Wardle WJ, TJ Minello, JW Webb, T Wu, J Jewett-Smith. 2001. Algal pigments, meiofauna, and macrofauna from two edaphic salt marsh microhabitats in Galveston Bay, Texas, USA. *Wetlands* 21:474-483.
- Watling L. 1991. The sedimentary milieu and its consequences for resident organisms. *American Zoologist* 31: 789-796.
- Weinstein MP, DA Kreeger. 2000. *Concepts and Controversies in Tidal Marsh Ecology*. Kluwer, Dordrecht, The Netherlands.

- West RC. 1977. Tidal salt-marsh and mangal formations of Middle and South America. *En: VJ Chapman (Ed.), Wet Coastal Ecosystems*. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
- Whaley SD. 1997. The effects of marsh edge and surface elevation on the distribution of salt marsh infauna and prey availability for nekton predators. M.S. Thesis. Texas A&M University, Collage Station, TX, USA.
- Widdows J, MD Brinsley, N Bowley, C Barrett. 1998. A benthic annular flume for in situ measurement of suspension feeding/biodeposition rates and erosion potential of intertidal cohesive sediments. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 46: 27-38.
- Widdows J, S Brown, MD Brinsley, PN Salked, M Elliott. 2000. Temporal changes in intertidal sediment erodability: influence of biological and climatic factors. *Continental Shelf Research* 20: 1275-1289.
- Wolanski, E., Y. Mazda, and P. V. Ridd. 1992. Mangrove Hydrodynamics. *En: A Robertson, D Alongi (Eds.), Tropical Mangrove Ecosystems*. A.G.U., pp. 43-61.
- Wolters M, JP Bakker, M Bertness, L Jefferies, I Möller. 2005. Saltmarsh erosion and restoration in south-east England: squeezing the evidence requires realignment. *Journal of Applied Ecology* 42: 770-777.
- Wood R, J Widdows. 2002. A model of sediment transport over an intertidal transect, comparing the influences of biological and physical factors. *Limnology and Oceanography* 47: 848-855.
- Yager PL, ARM Nowell, PA Jumars. 1993. Enhanced deposition to pits: a local food source for benthos. *Journal of Sea Research* 51: 209-236.
- Yapp RH, D Johns, OT Jones. 1917. The salt marshes of the Dovey Estuary. Part II. The salt marshes. *Journal of Ecology* 5: 65-103.

Zar JH. 1999. Biostatistical analysis. Prentice-Hall, Inc.

Zeff ML. 1988. Sedimentation in a saltmarsh-tidal channel system, Southern New Jersey.

Marine Geology 82: 33-48.

Zimmerman RJ, TJ Minello, EF Klima, JM Nance.1991. Effects of accelerated sea-level

rise on coastal secondary production. En Bolton HS (Ed.) Coastal Wetlands.

American Society of Civil Engineers, New York, USA.