

TESIS DE DOCTORADO

**El efecto de la herbivoría por cangrejos en la
estructura comunitaria de marismas del Atlántico
sudoccidental**

Juan Alberti

Director: Dr. Oscar Iribarne

Universidad Nacional de Mar del Plata

2008

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS.....	4
RESUMEN Y ABSTRACT.....	5
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	9
CAPÍTULO I: <i>Variación a pequeña y gran escala en la intensidad del consumo de plantas por cangrejos en marismas del Atlántico sudoccidental</i>	14
Introducción	15
Materiales y métodos	18
Resultados	26
Discusión	28
Tablas y figuras	35
CAPÍTULO II: <i>Efectos de herbivoría y nutrientes mediados por factores físicos</i>	43
Introducción	44
Materiales y métodos	46
Resultados	51
Discusión	53
Tablas y figuras	59
CAPÍTULO III: <i>Cambios en el patrón de lluvias afectan la herbivoría por cangrejos en una marisma del Atlántico sudoccidental</i>	66
Introducción	67
Materiales y métodos	69
Resultados	75
Discusión	77
Tablas y figuras	81
CAPÍTULO IV: <i>Bioturbación y herbivoría por cangrejos, en instancias pre y post germinación, reducen la colonización sexual en parches de sedimento desnudo en marismas</i>	84
Introducción	85

Materiales y métodos	87
Resultados	91
Discusión	92
Tablas y figuras	96
<i>CAPÍTULO V: La herbivoría por cangrejos regula procesos de competencia y facilitación entre plantas en marismas del Atlántico sudoccidental</i>	99
Introducción	100
Materiales y métodos	103
Resultados	111
Discusión	114
Tablas y figuras	121
CONCLUSIONES GENERALES.....	126
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	130

AGRADECIMIENTOS

A los jurados, por sus aportes para la versión final de esta tesis y especialmente a Oscar, Agustina, Pedro, Diana, Fernanda y Mauricio por ser parte fundamental de este trabajo. A Ana, mis viejos y mi hermano, por aguantarme y ayudarme en estos últimos 5 años. A mi familia en el sentido amplio, por estar siempre ahí, y a mi familia política por hacer que ni se note lo de “política”. A todo el laboratorio (son muchos para nombrar uno por uno y seguro que me termino olvidando de alguno), por divertirme en el “trabajo”. A los pelados y los pocos que quedan de la secundaria, por divertirme fuera del “trabajo”. A los Carlos, Alfio, Miguel Ángel y todos sus pupilos, por llenarme de numerosas alegrías. En definitiva, A LOS MISMOS DE SIEMPRE.

RESUMEN

Si bien hace ya varias décadas que se reconoce la importancia de los nutrientes en la estructuración de comunidades de marismas, los herbívoros habían sido ignorados hasta hace poco más de una década. Actualmente se sabe que la herbivoría también puede desempeñar un papel importante en la estructuración de estas comunidades, aunque se sabe relativamente poco sobre qué factores la afectan, y cómo. El objetivo de esta tesis fue evaluar el efecto de la herbivoría por cangrejos (*Neohelice granulata*) en la estructura comunitaria de plantas de marismas del Atlántico sudoccidental. Para evaluar el objetivo general y los particulares de esta tesis, se realizaron muestreos en muchas marismas de esta región, que incluyeron principalmente la estimación del porcentaje de hojas comidas por cangrejos en diferentes condiciones. También se realizaron varios experimentos, que incluyeron exclusiones de cangrejos, transplantes, adición de nutrientes y remoción de plantas vecinas. Los resultados de estos experimentos y muestreos mostraron que la herbivoría por cangrejos es un fenómeno muy común en estas marismas, y su intensidad varía tanto a pequeña escala (dentro de una marisma) como a gran escala (entre marismas). En el primer caso, se destaca el mayor consumo en las zonas más bajas, y preferentemente sobre *Spartina alterniflora*. A gran escala, las variaciones se relacionan principalmente con el tamaño de las poblaciones locales de cangrejos. Sin embargo, también existen variaciones a escala temporal (relación entre las condiciones climáticas y la intensidad del consumo de plantas), ya que los cangrejos muestran un comportamiento más herbívoro durante los períodos de inundación, los que se pueden ver afectados por el cambio climático global u oscilaciones temporales como la de El Niño. En conjunto con la bioturbación, la herbivoría ejerce un fuerte control sobre el éxito de la reproducción sexual de las plantas pioneras (las primeras en

colonizar el sedimento desnudo). Estas plantas facilitan el establecimiento de la siguiente especie en la sucesión, ya que la protegen del excesivo consumo por parte de cangrejos, aunque en ausencia de ellos la interacción predominante sería competitiva. A su vez, la herbivoría interactúa fuertemente con la disponibilidad de nutrientes modulando la productividad de las plantas, y también afectando la capacidad de expansión de la marisma sobre la planicie de marea. En conclusión, la importancia de la herbivoría es variable a pequeña y gran escala, tanto espacial como temporalmente, pudiendo alcanzar intensidades que afectan fuertemente a la abundancia y distribución de plantas de marisma, así como al balance de las interacciones entre ellas.

The effect of crab herbivory on the structure of southwestern Atlantic salt marsh plant communities

ABSTRACT

Even though the importance of nutrients structuring marsh communities has been recognized for several decades, herbivores have been ignored until the last decade. Actually, there is increasing consensus that herbivory can also play an important role in the structure of marsh communities, however, comparatively little is known about which factors affect herbivory and how. The goal of this thesis was to evaluate the impact of crab herbivory (*Neohelice granulata*) on the structure of southwestern (SW) Atlantic salt marsh plant communities. To evaluate the general and particular objectives of this thesis, I conducted field samplings in many SW Atlantic salt marshes, including percent leaves consumed per stem by crabs in different conditions. I also performed several experiments, including crab exclosures, transplants, nutrient addition and removal of plant neighbors. Sampling and experimental results revealed that crab herbivory is commonly found in these marshes, and its intensity shows small- (within a marsh) and large-scale (between marshes) variations. Small-scale variations include greater consumption rates in the lower zones, and upon *S. alterniflora*, while large-scale variations are related to the size of local crab populations. However, there are also temporal variations, which include the relationship between climate and the intensity of consumption, given that crabs are more active herbivores during floodings (that can be affected by climate change or temporal oscillations like El Niño). Along with bioturbation, herbivory exerts a strong control over the sexual reproduction success of pioneer plants (*Sarcocornia perennis*), the ones that colonize unvegetated sediments.

These plants facilitate the establishment of a late-successional species (*Spartina densiflora*) by reducing the rate of consumption, even though the association between these two plant species is competitive in the absence of crabs. In addition, crab herbivory strongly interacts with nutrient availability modulating plant productivity and affecting the expansion of the marsh into the mudflat. In conclusion, the importance of herbivory is variable at small and large scales, whether temporal or spatial, reaching intensities high enough to strongly affect plant abundances and distributions, as well as the balance of interactions among them.

INTRODUCCIÓN GENERAL

La estructuración de las comunidades naturales está influida por un gran número de factores bióticos y abióticos que, dependiendo del escenario, tienen mayor o menor importancia. Entre ellos se encuentran el clima, los nutrientes, los predadores y patógenos, los competidores y facilitadores, los simbioses, los descomponedores, la cantidad y calidad de los recursos (Polis 1999). Uno de los mayores desafíos de la ecología es tratar de establecer las contribuciones relativas de estos factores, entendiendo las posibles interacciones entre ellos, para así poder explicar los patrones de distribución y abundancia de animales y plantas que observamos en la naturaleza (Hunter y Price 1992). En este marco, ha tenido lugar un intenso debate acerca de quiénes controlan las tramas tróficas, si son los niveles basales (productores primarios; teoría *bottom-up*; White 1978) o los superiores (herbívoros y sus predadores; teoría *top-down*; Pace *et al.* 1999; ver Hunter y Price 1992, Power 1992). Esta discusión, si bien tediosa, porque se basó en experimentos sesgados y dependió del punto de vista de los investigadores (Hunter y Price 1992), también fue productiva para la ecología porque fomentó la investigación en el campo y finalmente llevó a posturas más integradoras que consideran un control conjunto de ambos factores (Power 1992). Sin embargo, las interacciones tróficas no son las únicas fuerzas importantes en la estructuración de las comunidades: a aquellos casos en los que los organismos modifican la disponibilidad de recursos para otras especies, por medio de cambios en el estado físico de materiales bióticos o abióticos se los englobó dentro del término “ingeniería ecosistémica” (Jones *et al.* 1994).

Las marismas saladas son lugares ideales para poner a prueba la importancia relativa de estas distintas fuerzas (*top-down*, *bottom-up*, ingeniería ecosistémica), dado

que naturalmente están bajo su influencia. Por un lado, son ambientes expuestos a condiciones terrestres y marinas que, por lo tanto, presentan marcados gradientes de estrés físico (ej. anoxia, salinidad) con mucha influencia en la estructuración de la comunidad (ej. Bertness 1991b, Bertness y Ellison 1987), pero a la vez son ambientes relativamente simples, lo que facilita su manipulación (Pennings y Bertness 2001).

También, y debido a la acción humana, muchas marismas alrededor del mundo están cada vez más sujetas a recibir fuertes aportes de nutrientes, tanto por escorrentía de las zonas terrestres aledañas (Valiela *et al.* 2000, Bertness *et al.* 2004, Valiela *et al.* 2004), como por aportes desde los cuerpos de agua continentales (Adam 2002). La mayor disponibilidad de nutrientes en las marismas suele provocar grandes cambios en su productividad (ej. Valiela *et al.* 1976, Linthurst y Seneca 1981, Dai y Wiegert 1996), que a su vez llevan a cambios en las poblaciones de insectos (ej. Denno *et al.* 2002).

Asimismo, recientemente se ha mostrado que los herbívoros (ej. Kuijper y Bakker 2005, Silliman y Bortolus 2003) y sus predadores (Silliman y Bertness 2002) pueden ser otros importantes factores de control de la producción primaria. Tal es su importancia que, en algunos casos, pueden convertir extensas superficies vegetadas en grandes áreas de sedimento desnudo (ej. Silliman *et al.* 2005, Jefferies *et al.* 2006), cuyas consecuencias perduran por varias décadas (Abraham *et al.* 2005).

También es muy común encontrar estudios que muestran la importancia de la competencia en la distribución de las plantas de marismas; las competidoras dominantes monopolizan las zonas más benignas y desplazan a las subordinadas a las zonas más estresantes (ej. Bertness 1991b, Pennings y Callaway 1992). Sin embargo, y dados los altos niveles de estrés físico que presentan las marismas, también es muy común observar interacciones de facilitación entre organismos (ej. Bertness y Leonard 1997). Estas interacciones entre plantas desempeñan un papel muy importante en la

colonización asexual de parches no vegetados originados por disturbios, así como en el establecimiento de los límites inferiores de su rango de zonación (ej. Bertness 1991a, Bertness y Hacker 1994, Bertness y Leonard 1997). Estas interacciones no se dan sólo entre plantas, ya que el aumento en la humedad del sedimento causado por la vegetación ayuda a que distintas especies de cangrejos puedan establecer sus cuevas (Nomann y Pennings 1998, Bortolus *et al.* 2002).

Como mecanismo de estas interacciones de facilitación es frecuente encontrar ejemplos de ingeniería ecosistémica. Por ejemplo, los organismos bioturbadores pueden aumentar la productividad de las marismas por medio de aumentos en la oxigenación del sedimento (Bertness 1985), o bien, en forma más indirecta, estimulando así a asociaciones mutualistas entre plantas y hongos micorrízicos (Daleo *et al.* 2007). Algunas plantas pueden promover aumentos en la diversidad de especies a través de cambios en la altura del sedimento, evitando así inundaciones excesivas (Fogel *et al.* 2004). Pero no todos sus efectos son positivos: la remoción de sedimento por parte de poliquetos, en conjunto con el consumo de semillas, puede frenar la colonización (vía reproducción sexual) de la planta halófila *Salicornia* spp. en la planicie de marea y así aumentar las tasas de erosión (Paramor y Hughes 2004). De hecho, sólo en la costa de Argentina se han propuesto varios mecanismos por los que diversos organismos (ej. plantas, caballos, cangrejos) pueden promover la formación y el crecimiento de canales de marea en las marismas (Perillo e Iribarne 2004, Escapa *et al.* 2007).

Sin embargo, muy difícilmente alguno de estos factores controle en forma exclusiva la estructura y organización de las comunidades. Es muy común encontrar ejemplos de control conjunto de: herbívoros y nutrientes sobre la biomasa (Borer *et al.* 2006; Burkepile y Hay 2006) y diversidad de productores primarios (Olf y Ritchie 1998, Proulx y Mazumder 1998, Hillebrand *et al.* 2007), herbívoros y factores de estrés

abiótico (ej. Cobb *et al.* 1997, Gough y Grace 1998, Rand 2002, Harley 2003, Silliman *et al.* 2005), herbívoros e ingeniería ecosistémica (Paramor y Hughes 2004, Jefferies *et al.* 2006), herbívoros y patógenos (Silliman y Newell 2003), nutrientes y factores de estrés abiótico (ej. Linthurst y Seneca 1981, van Katwijk *et al.* 1999, Emery *et al.* 2001), nutrientes, mutualismo, parasitismo y competencia (Daleo *et al.* 2008), facilitación, competencia y estrés abiótico (ej. Callaway *et al.* 2002; Bruno *et al.* 2003), ingeniería ecosistémica y productividad (ej. Wright y Jones 2004), y otras combinaciones. En conclusión, pensar en una única forma de control de la estructuración de las comunidades es simplificar mucho la realidad. Por eso, es necesario considerar la posibilidad de nuevas interacciones o alteraciones en las ya existentes (bióticas y abióticas) para poder entender estos sistemas, y poder predecir el impacto del cambio climático global (ej. Martin 2001, Pennings y Bertness 2001, Klanderud 2005).

Es en este contexto surgió el objetivo general de esta tesis: conocer el efecto y la importancia relativa de la herbivoría por cangrejos (*Neohelice granulata*), en conjunto con otros factores, en la estructura comunitaria de marismas del Atlántico sudoccidental. Los objetivos particulares que se desprendieron del general fueron analizados en los distintos capítulos de esta tesis, y ellos fueron: (1) analizar las variaciones a pequeña y gran escala en la intensidad del consumo de *Spartina* spp. por cangrejos, en marismas del Atlántico sudoccidental; (2) estimar el impacto de la herbivoría y los nutrientes sobre la productividad de *Spartina densiflora* a lo largo de un gradiente altitudinal (con sus factores de estrés asociados, como salinidad y anoxia); (3) estudiar si aumentos en el régimen de lluvias pueden disparar una cascada de interacciones bióticas y abióticas, que lleven a un incremento en la mortalidad de *S. densiflora*; (4) conocer el impacto de la herbivoría y bioturbación por cangrejos en

instancias pre y post germinación de la reproducción sexual de *Sarcocornia perennis*;
(5) determinar si la herbivoría por cangrejos (como factor de estrés biológico) podría regular procesos de facilitación y competencia entre *S. perennis* y *S. densiflora*.

CAPÍTULO I

Variación a pequeña y gran escala en la intensidad del consumo de plantas por cangrejos en marismas del Atlántico sudoccidental

Este capítulo se encuentra publicado como:

Alberti, J., Escapa, M., Daleo, P., Iribarne, O., Silliman, B. R., Bertness, M. 2007. Local and geographic variation in grazing intensity by herbivorous crabs in SW Atlantic salt marshes. *Marine Ecology - Progress Series* **349**:235-243.

INTRODUCCIÓN

El crecimiento de las plantas puede estar controlado por nutrientes y/o factores físicos (*bottom-up*), y por herbívoros o sus predadores (*top-down*). Existen numerosos ejemplos de control *top-down* (ej. Gismervik *et al.* 1997, Valentine y Heck 1999, Halpern *et al.* 2006), así como de *bottom-up* (ej. Levine *et al.* 1998, Nixon y Buckley 2002, Lapointe *et al.* 2004), tanto en sistemas acuáticos (ej. Williams *et al.* 2002, Rejas *et al.* 2005) como en terrestres (ej. Chase *et al.* 2000, Ostfeld y Keesing 2000, Nugent *et al.* 2001). Asimismo, en el último tiempo han aparecido muchas evidencias de control simultáneo (ej. Nielsen 2003, Methratta 2004). Sin embargo, la mayoría de estos estudios se realizaron a escalas pequeñas, y hay poca información de cómo estos “controles” varían a lo largo de escalas mayores. Unir experimentos a pequeña escala con muestreos a gran escala ha sido sugerido como una forma práctica de generalizar los resultados de escala local a escalas regionales (ej. Menge 2000, Underwood 2000, Wootton 2001).

Por mucho tiempo se creyó que el crecimiento de las plantas de marismas saladas estaba controlado enteramente por factores *bottom-up* (ej. Valiela *et al.* 1976, Linthurst y Seneca 1981, Dai y Wiegert 1996). Sin embargo, trabajos recientes resaltaron la importancia de los herbívoros en la productividad de las marismas (ej. Kuijper y Bakker 2005, Silliman *et al.* 2005, Jefferies *et al.* 2006). Entre los herbívoros con importantes efectos en las marismas se encuentran cangrejos (ej. Bortolus e Iribarne 1999), caballos (ej. Furbish y Albano 1994), ganado (ej. Daan *et al.* 2002), liebres y gansos (ej. Dormann *et al.* 2000), caracoles (ej. Silliman y Zieman 2001), poliquetos (ej. Paramor y Hughes 2004), roedores (ej. Vicari *et al.* 2002), escarabajos (ej. Ellison 1987), saltamontes (ej. Bertness *et al.* 2008) y otros insectos (ej. Daehler y Strong

1995). Aunque algunos de estos herbívoros son capaces de suprimir fuertemente el crecimiento de las plantas, su rol como factores de control fue considerado relativamente poco importante, dado que su presencia en las marismas suele ser espacial y temporalmente parcheada (ver Silliman y Zieman 2001). Sin embargo, resultados experimentales a pequeña escala en distintos lugares de la costa de América del Norte (Virginia: Silliman y Zieman 2001; Georgia: Silliman y Bertness 2002; Louisiana: Silliman *et al.* 2005; Hudson Bay y James Bay, Canadá: Abraham *et al.* 2005), asociados con muestreos a gran escala (Silliman y Zieman 2001; Abraham *et al.* 2005), revelaron que la herbivoría puede ser un factor determinante de la productividad de las marismas a escala regional.

También fue sugerido que la herbivoría juega un papel importante en las marismas del sudoeste (SO) Atlántico (ej. Bortolus e Iribarne 1999, Costa *et al.* 2003). Estas marismas saladas, que van del sur de Brasil (32° S) al norte de la Patagonia (42° S), están dominadas por *Spartina densiflora*, *Spartina alterniflora* y *Sarcocornia perennis* (Costa y Davy 1992, Isacch *et al.* 2006) y también se caracterizan por la presencia del cangrejo cavador *Neohelice granulata* (ej. Spivak *et al.* 1994, Iribarne *et al.* 1997). Antiguamente, el nombre científico de este cangrejo era *Chasmagnathus granulatus*, hasta que se le asignó el nombre actual en una reciente revisión taxonómica (Sakai *et al.* 2006). Dichos cangrejos (ancho del caparazón: \approx 3-4 cm) habitan la mayor parte de la zona intermareal (Iribarne *et al.* 1997) y son predados principalmente por el ostrero *Haematopus palliatus* (Daleo *et al.* 2005) y la gaviota cangrejera *Larus atlanticus* (Copello y Favero 2001) aparentemente sin afectar su tamaño poblacional (Favero *et al.* 2001). Observaciones de campo y análisis de contenido estomacal indican que *N. granulata* es herbívoro-detritívoro en las marismas (Iribarne *et al.* 1997, Bortolus e Iribarne 1999). Análisis isotópicos confirmaron que plantas del género *Spartina* son su

principal fuente de alimento (Botto *et al.* 2005). Como en América del Norte (ej. Silliman y Zieman 2001, Silliman y Bertness 2002, Silliman *et al.* 2005), los herbívoros invertebrados de América del Sur podrían estar ejerciendo un control importante sobre la producción de las marismas (ej. Bortolus e Iribarne 1999, Costa *et al.* 2003, Bortolus *et al.* 2004). El consumo de *S. densiflora* (principalmente macollos jóvenes) por parte de *N. granulata* puede disminuir su biomasa aérea hasta en un 87% (Bortolus e Iribarne 1999), y se ha sugerido que puede tener efectos importantes sobre *S. alterniflora* (Costa *et al.* 2003). Dado que: (1) *Spartina* spp. es la principal fuente de alimento de *N. granulata* (Botto *et al.* 2005), (2) *N. granulata* tiene un amplio rango de distribución y puede presentar altas densidades y (3) *N. granulata* es capaz de controlar el crecimiento (Bortolus e Iribarne 1999) y, potencialmente, regular la distribución de las plantas (Costa *et al.* 2003), es que asumimos que la herbivoría por *N. granulata* juega un rol importante en el funcionamiento de las marismas del SO Atlántico.

Aunque el consumo de plantas por los cangrejos pueda ser muy intenso en distintos sitios de un amplio rango geográfico, su relevancia dentro de cada marisma puede variar a pequeña escala. Por ejemplo, los gradientes altitudinales (dentro de una marisma, en relación al nivel del agua) son fuerzas importantes de regulación indirecta, con intensidades máximas de consumo por insectos en la marisma media (Rand 2002). Asimismo, las plantas vecinas también pueden ser influyentes (sin vecinos: parches no vegetados; con vecinos: matriz de la marisma), dado que algunos trabajos mostraron impactos mayores de los herbívoros cuando los vecinos están presentes (Dormann *et al.* 2000), mientras que otros mostraron el patrón opuesto (Rand 2004). Los herbívoros también pueden tener efectos diferenciales entre plantas que limitan con sedimento desnudo vs. plantas del interior de la matriz vegetada (ej. Bertness 1984, Hik *et al.* 1992, Silliman *et al.* 2005). A su vez, los disturbios físicos también pueden modular el

efecto de los consumidores, dado que éstos pueden ser menos efectivos en zonas densas de vegetación que en los bordes de parches generados por algún disturbio (Rand 1999). Sin embargo, poco se sabe de cómo varía el comportamiento herbívoro de *N. granulata* a lo largo de gradientes de elevación o en relación a la ubicación de las plantas vecinas.

En este estudio se examinaron las variaciones espaciales a pequeña (decenas de metros) y gran escala (cientos de kilómetros) en la presión de consumo ejercida por *N. granulata* sobre plantas de marismas del SO Atlántico. Para ello: (1) se evaluó experimentalmente el impacto y la intensidad del consumo de los cangrejos sobre las plantas a lo largo del gradiente intermareal, y luego (2) se cuantificó la intensidad del consumo sobre *S. densiflora* y *S. alterniflora* lo largo de 2000 km de costa, abarcando la mayor parte del rango de solapamiento entre las distribuciones de estas plantas y los cangrejos, en busca de patrones de consumo a mayor escala.

MATERIALES Y MÉTODOS

Experimentos de trasplante

Estos experimentos se llevaron a cabo en una marisma circundante a la laguna costera de Mar Chiquita (37° 46' S; ver Fig. I.1), una de las Reservas de la Biosfera de UNESCO que ha sido intensamente estudiada durante las últimas dos décadas (ver Iribarne 2001 y referencias más recientes). Esta laguna es un cuerpo de agua salobre (rango de salinidad entre 0,5 y 34,0‰) afectado por mareas de baja amplitud (≤ 1 m; Spivak *et al.* 1994). Las áreas circundantes están dominadas por vegetación halófila, principalmente *Spartina densiflora* y *Sarcocornia perennis* (Isacch *et al.* 2006). El cangrejo cavador *Neohelice granulata* es uno de los macroinvertebrados más

importantes que habitan las marismas del SO Atlántico (Iribarne *et al.* 1997), y se distribuye tanto en las planicies de marea como en las marismas.

Dado que los cangrejos pueden afectar el crecimiento de las plantas al consumirlas, y que esta interacción puede estar modulada tanto por la altura de la marisma (con respecto a la marea) como por la presencia de plantas vecinas, se realizó un experimento para poner esto a prueba. El experimento se realizó siguiendo un diseño factorial ($2 \times 2 \times 2$), y usando transplantes ubicados a 2 alturas de la marisma (media y baja; diferencia en elevación: 12 cm), con y sin plantas vecinas (matriz de la marisma vs. parche de sedimento desnudo) y presencia o ausencia de herbivoría (control de caja vs. exclusión). Cada uno de los ocho tratamientos constó de 12 réplicas (transplantes), individualmente rodeadas por un cerramiento metálico ($35 \times 35 \times 40$ cm; tamaño de la malla: 1,5 cm; los controles de caja tenían tres entradas a nivel del sedimento para permitir el libre movimiento de cualquier cangrejo, independientemente de su tamaño; el cerramiento se colocó la semana posterior a la realización de los transplantes). La exclusión total de cangrejos es muy difícil de lograr en el campo, y para ello se necesita una malla muy pequeña (2 mm; Méndez Casariego *et al.* en prensa). Sin embargo, una malla de ese tamaño tiene asociados ciertos efectos secundarios no deseados, como una tasa de sedimentación diferente y un sombreado mucho mayor (obs. pers.). Si bien el tamaño de malla elegido no brindó una exclusión total de cangrejos, sí minimizó posibles efectos secundarios, siendo, a la vez, conservativo en el análisis, ya que la exclusión parcial tiende a reducir las diferencias entre tratamientos de exclusión y control. Los demás herbívoros invertebrados presentes en la marisma podían pasar a través de la malla (A. Canepuccia com. pers.), y a través de observaciones de campo se determinó que las marcas que ellos producen en las hojas son diferentes a las de los cangrejos. Aunque las exclusiones también podrían estar impidiendo la entrada de

herbívoros vertebrados, éstos no suelen ocupar esos niveles de la marisma (A. Canepuccia com. pers.) y además producen marcas muy características al comer: cortan los macollos prácticamente al ras del suelo y descartan, en el mismo lugar, todo lo que está por encima del punto de corte (Vicari *et al.* 2002).

Los transplantes se extrajeron utilizando caños de PVC (10 cm de diámetro, 35 cm de profundidad, incluyendo así el 90% de la biomasa subterránea de las plantas; P. Daleo com. pers.) de áreas sin herbivoría (las plantas estaban lejos del cangrejal). Un experimento preliminar iniciado al mismo tiempo y en el mismo lugar mostró que no había diferencias entre los transplantes y unidades no transplantadas del mismo tamaño (los dos, con vecinos y sin exclusión) para ninguna de las variables medidas, así como tampoco entre transplantes con control de caja y sin ningún cerramiento. Cada transplante asignado a un tratamiento con vecinos fue ubicado en el medio de diferentes parches de *S. densiflora* (2 m de diámetro aprox), y aquellos asignados a tratamientos sin vecinos fueron ubicados en áreas adyacentes, naturalmente sin vegetación. Este experimento no se pudo repetir en otras marismas dado que requería de monitoreo periódico, lo que no era posible por limitaciones logísticas y económicas.

Para evaluar el efecto de los distintos tratamientos sobre el consumo de plantas por parte de *N. granulata* se tomó como variable de respuesta al porcentaje de hojas verdes comidas por macollo (Rand 1999, 2002, 2004). A este porcentaje se lo estimó seleccionando al azar un macollo vivo por réplica durante marzo de 2003, 70 días después del comienzo de los experimentos. Si bien los macollos de *Spartina* spp. tienen relativamente pocas hojas verdes como para calcular un porcentaje, esta técnica permitió comparar zonas, o ubicaciones dentro de una zona, con marcadas diferencias en el número de hojas verdes por macollo. Se consideraron hojas comidas a aquellas a las que les faltara la punta, es decir, se trata de un consumo parcial. Cuando los

cangrejos comen una hoja, en promedio remueven el 20% de su biomasa (datos no publicados). La hipótesis nula de falta de diferencias en el porcentaje de hojas comidas entre tratamientos con y sin vecinos, con y sin cangrejos y en la marisma media y baja se evaluó utilizando un test de ANOVA de tres vías, considerando a las tres variables independientes como factores fijos (transformación logarítmica; Zar 1999). Se utilizó el test de Tuckey para los contrastes *a posteriori*.

Para evaluar el efecto de los tratamientos en el desempeño de las plantas luego de un año y medio (junio de 2004), se midió la altura máxima (Costa *et al.* 2003), el porcentaje de macollos vivos (Bortolus *et al.* 2004) y el tamaño relativo de los trasplantes (n° de macollos al final / n° de macollos al inicio del experimento; ver también Capítulo V). Esto sólo se pudo realizar en la marisma baja dado que la mayoría de los trasplantes de la marisma media se perdieron sepultados bajo un colchón de macrodetritos. La existencia de diferencias en el tamaño relativo de los trasplantes (transformación logarítmica), la altura máxima y la proporción de macollos vivos, con y sin vecinos, y con y sin cangrejos, fue evaluada utilizando un ANOVA de dos vías por variable dependiente (tomando a la presencia de vecinos y cangrejos como factores fijos).

Patrones de herbivoría a escala local

Se realizaron una serie de muestreos en el sitio experimental para confirmar que los resultados de los experimentos fueran posibles en condiciones naturales, y también para detectar si los patrones a pequeña escala (dentro de una marisma) se mantenían al cambiar la escala (comparación intra- vs. inter-marismas). Por lo tanto, se evaluó cómo la altura de la marisma, la ubicación de las plantas (borde o interior de la matriz) y la densidad de cangrejos afectaban al consumo de plantas. Para ello se utilizó un diseño

factorial (2×2 ; $n = 120$), con dos alturas de la marisma (media vs. baja), y dos ubicaciones (bordes entre marisma y planicie vs. interior de la matriz vegetada). Se registró el porcentaje de hojas comidas por macollo, en 120 macollos (un número grande para estimar la varianza más confiablemente) elegidos al azar dentro de cada uno de los cuatro tratamientos durante el otoño (época del año con los niveles más altos de consumo de plantas; datos no publicados). Para evaluar la existencia de diferencias entre los distintos tratamientos en el porcentaje de hojas comidas, se utilizó un ANOVA de dos vías (tomando altura de la marisma y ubicación de las plantas como factores fijos).

Dado que la intensidad del consumo puede estar relacionada con la densidad de herbívoros (Lubchenco 1983), se decidió evaluar esto en el sistema en estudio. Se midió la densidad de cuevas (un buen estimador de la densidad de cangrejos, ya que en cada cueva, en general, hay un solo cangrejo; Iribarne *et al.* 1997) contando el número de cuevas dentro de cuadrados de 0,5 m de lado ($n = 72$). Se seleccionó al azar un macollo dentro de cada cuadrado y se calculó el porcentaje de hojas comidas. Luego, se realizó un análisis de regresión lineal (Zar 1999) entre la densidad de cuevas y el porcentaje de hojas comidas.

Dado que los herbívoros pueden tener efectos muy importantes en la interfase entre las partes vegetadas y las planicies no vegetadas (ej. Bertness 1984, Hik *et al.* 1992, Silliman *et al.* 2005), se realizó un experimento marcando macollos en esta interfase en dos localidades (Mar Chiquita, *S. densiflora*; y San Antonio, $40^{\circ} 48' S$, *Spartina alterniflora*) para evaluar si el consumo afecta la supervivencia de los macollos. Para ello, se identificaron 2 interfases entre vegetación y sedimento desnudo con diferente intensidad de consumo (probablemente por diferencias en la extensión de las zonas no vegetadas), en cada una de las dos localidades (Mar Chiquita: 7,5 y 14,2%

de hojas comidas en las interfases seleccionadas; San Antonio: 29,6 y 47,4%). Luego se marcaron 5 grupos de 10 macollos vivos cada uno, en cada borde de cada localidad, y al pasar un año se registró el número de macollos muertos por grupo. La hipótesis nula de falta de diferencias en el número promedio de macollos muertos por grupo, entre bordes con distinta intensidad de consumo fue evaluada utilizando un Mann-Whitney *U*-test (Conover 1980) para cada localidad.

Patrones de herbivoría dentro y entre marismas

Se realizaron muestreos en 15 marismas abarcando un rango de más de 2000 km de norte a sur con el fin de (1) examinar si el consumo entre marismas, (2) evaluar la posible generalidad de los resultados de muestreos y experimentos realizados a pequeña escala, en el sitio experimental, y (3) detectar posibles cambios en los patrones al pasar de la escala local a la regional. El porcentaje de hojas comidas fue medido en la mayoría de las marismas habitadas por *N. granulata* (cubriendo casi todo su rango de distribución) y dominadas por *S. densiflora* y *S. alterniflora* (Fig. I.1). Se obtuvieron datos en 3 marismas de Río Grande do Sul (Río Grande) en Brasil (32° 1' S; 32° 6' S; 32° 9' S; otoño 2004) y el resto en Argentina (otoño-invierno 2003): Bahía Samborombón (36° 22' S), laguna costera de Mar Chiquita, Bahía Blanca (38° 53' S), 3 marismas en Bahía Anegada (40° 33' S), estuario del Río Negro (40° 47' S), Bahía San Antonio, Caleta de los Loros (41° 01' S), 2 marismas en Riacho San José (42° 25' S) y el estuario del Río Chubut (43° 20' S). Se encontró *S. densiflora* en todas las marismas, mientras que *S. alterniflora* se encontró en Río Grande, Bahía Samborombón, Bahía Blanca, Bahía Anegada, estuario del Río Negro, Caleta de los Loros, Bahía San Antonio y Riacho San José. Las dos especies de *Spartina* se encontraron juntas en Río Grande, Bahía Samborombón, Bahía Blanca, estuario del Río Negro y Bahía San Antonio.

Para evaluar la generalidad de los resultados obtenidos en el sitio experimental, se evaluó el efecto de la ubicación de las plantas (borde vs. interior de la matriz vegetada) y la altura de la marisma (media vs. baja) en el consumo de plantas por parte de los cangrejos, en la mayoría de las marismas descriptas anteriormente. Asimismo, también se buscaron patrones a gran escala entre el consumo y la densidad de cangrejos o la especie de planta presente.

Para evaluar el efecto del consumo en relación a la ubicación de las plantas (borde vs. interior de la marisma) se calculó el porcentaje de hojas comidas por macollo en cada marisma ($n = 30$ macollos por categoría). La posible existencia de diferencias significativas en el porcentaje de hojas comidas entre el borde y el interior de las marismas se analizó por medio de un test de t para varianzas desiguales (aproximación de Welch t_c ; Zar 1999) para cada marisma. El t_c es igual al valor del t cuando el tamaño de la muestra es el mismo en cada grupo, pero los grados de libertad disminuyen a medida que las diferencias en las varianzas entre los dos grupos aumentan (Zar 1999). Cuando los supuestos de la estadística paramétrica no pudieron ser cumplidos y no había transformaciones posibles, se utilizaron tests de Mann-Whitney U . No se pudieron tomar datos de consumo en el interior de una marisma de Río Grande y por lo tanto no se analizó.

Para determinar si el consumo era constante a lo largo del gradiente altitudinal de la marisma, se calculó el porcentaje de hojas comidas por macollo a dos alturas distintas (media y baja) en Bahía Blanca, Bahía Anegada y Bahía San Antonio. La hipótesis nula de falta de diferencias en el porcentaje de hojas comidas por macollo entre las distintas alturas de la marisma se comparó usando el test de t_c para Bahía Anegada y Bahía San Antonio, y el test de Mann-Whitney U para Bahía Blanca. En este caso, sólo se consideraron para el análisis los macollos del borde de la marisma, dado

que no fue posible obtener datos en todas las matrices de las marismas medias. Dado que no hay mucha información sobre la mayoría de las marismas visitadas, la misma altura de la marisma no necesariamente refleja la misma frecuencia de inundación, sino una altura relativa en comparación con otras zonas vegetadas de la misma marisma.

También se buscó la relación entre la densidad de cangrejos y el consumo a una escala mayor (otoño), para detectar posibles cambios en los patrones con el cambio de escala. Para evaluar la asociación entre el consumo en los bordes de la marisma y la abundancia de cangrejos, se realizó un análisis de regresión lineal (Zar 1999). Se calculó, para cada marisma, la densidad de cuevas promedio (promedio de número de cuevas en 10 cuadrados de 0,25 m² arrojados completamente al azar sobre la superficie; variable independiente) y el consumo promedio en los bordes de las marismas (porcentaje de hojas comidas por macollo; variable dependiente). Bahía Samborombón y una marisma de Bahía Anegada no fueron incluidas en el análisis porque no se pudo estimar la densidad de cuevas en esos lugares.

Un trabajo previo mostró que *N. granulata* prefería a *S. alterniflora* sobre *S. densiflora* en el sur de Brasil (Costa *et al.* 2003). Para determinar si estos resultados eran comunes a lo largo de las marismas del SO Atlántico, se calculó, para cada especie, el porcentaje de hojas comidas por macollo ($n = 60$) en marismas donde las dos especies de *Spartina* estaban presentes. Luego, se utilizaron tests de t_c (Bahía Samborombón, estuario del Río Negro y Bahía San Antonio) o test de Mann-Whitney U (Río Grande y Bahía Blanca) para evaluar la hipótesis nula de ausencia de diferencias en consumo entre las dos especies de plantas, para cada marisma en la que se encontraran coexistiendo las dos especies. Dado que la supervivencia de las plantas puede estar positivamente relacionada con la densidad poblacional (Bruno *et al.* 2003), se comparó la densidad de macollos de cada especie, como una posible explicación en caso de

encontrar diferencias en el consumo entre las dos especies de plantas. La existencia de diferencias en la densidad de macollos promedio (promedio del número de macollos vivos en 5 cuadrados de 20×20 cm distribuidos al azar) entre las dos especies de *Spartina* fue evaluada utilizando test de t_c (un valor por especie y por marisma, considerando todas las marismas salvo una de Río Grande y Bahía Samborombón, donde estos datos no se pudieron obtener).

RESULTADOS

Experimentos de trasplante

La intensidad en el consumo por cangrejos en la marisma baja de Mar Chiquita fue el doble de la observada en la marisma media (Tablas I.1 y I.2), mientras que el consumo en los controles fue más del triple en trasplantes sin vecinos (suelo desnudo) que con vecinos, independientemente de la altura de la marisma (Tablas I.1 y I.2). En la marisma baja, se observó el mismo patrón al analizar el desempeño de las plantas (tamaño del trasplante, altura y proporción de macollos vivos) luego de un año y medio. La herbivoría redujo en un 37% el tamaño relativo, en un 50% la proporción de macollos vivos, y en un 45% la altura máxima de los trasplantes sin vecinos (Tablas I.3 y I.4).

Patrones de herbivoría a escala local

Las plantas de la interfase marisma-planicie de marea fueron más consumidas por los cangrejos; aquellas que crecieron dentro de la matriz o en la marisma media experimentaron una reducción del 50% en el consumo (interacción: $F_{1, 476} = 10,97, p < 0,001$). No se encontró asociación entre la densidad de cangrejos y el consumo en Mar

Chiquita ($r^2 = 0,01$, $n = 72$, $p > 0,39$). En la Bahía San Antonio, los macollos del borde de la marisma con mayor consumo sufrieron una mortalidad 2,2 veces mayor que la de los macollos en el borde no tan consumido ($U = 1$, $n = 10$, $p < 0,05$; *Spartina alterniflora*), pero no hubo diferencias en Mar Chiquita ($U = 6$, $n = 10$, $p > 0,17$; *Spartina densiflora*).

Patrones de herbivoría dentro y entre marismas

La mayoría de las marismas del SO Atlántico habitadas por el cangrejo cavador *Neohelice granulata* mostraron más del 20% de hojas comidas por macollo, y un consumo similar o mayor en los bordes de las marismas que en el interior (Tabla I.5). Como en Mar Chiquita, el límite inferior de la marisma de Bahía Blanca (*S. alterniflora*), Bahía Anegada (*S. densiflora*) y Bahía San Antonio (*S. alterniflora*) sufrió un consumo casi tres veces mayor al de los bordes con parches no vegetados en la marisma media (respectivamente: $U = 294,5$, $n = 60$, $p < 0,05$; $t_c = 5,11$, $gl = 53$, $p < 0,001$; $t_c = 4,73$, $gl = 48$, $p < 0,001$). Aunque no se encontró relación entre la densidad de cuevas y el consumo en Mar Chiquita, cuando se examinó esta relación a una escala mayor, tomando a las marismas como unidades de muestreo en lugar de a los cuadrados de $0,25 \text{ m}^2$, las marismas con densidades promedio de cangrejos más altas también presentaron plantas consumidas más intensamente (Fig. I.2). La densidad de macollos de *S. densiflora* ($\bar{x} = 1739$ macollos m^{-2} ; $EE = 371$) fue más de cuatro veces mayor a la de *S. alterniflora* ($\bar{x} = 370$ macollos m^{-2} ; $EE = 89$; $t_c = 3,58$, $gl = 6$, $p < 0,01$). En todas las marismas en las que coexistían las dos especies de *Spartina*, *S. alterniflora* sufrió al menos un consumo doblemente intenso que el que sufrió *S. densiflora* (Río Grande 1: $\bar{x}_{S.a.} = 16,03\%$, $EE_{S.a.} = 2,37$, $\bar{x}_{S.d.} = 4,17\%$, $EE_{S.d.} = 1,44$; $U = 1144$, $n = 120$, $p < 0,001$; Bahía Samborombón: $\bar{x}_{S.a.} = 63,36\%$, $EE_{S.a.} = 2,90$, $\bar{x}_{S.d.} = 35,31\%$, $EE_{S.d.} =$

22,93; $t_c = 6,81$, $gl = 118$, $p < 0,001$; Bahía Blanca: $\bar{x}_{s.a.} = 16,36\%$, $EE_{s.a.} = 2,90$, $\bar{x}_{s.d.} = 9,31\%$, $EE_{s.d.} = 2,62$; $U = 1421,5$, $n = 120$, $p < 0,05$; estuario del Río Negro: $\bar{x}_{s.a.} = 39,31\%$, $EE_{s.a.} = 4,68$, $\bar{x}_{s.d.} = 22,28\%$, $EE_{s.d.} = 3,56$; $t_c = 2,89$, $gl = 110$, $p < 0,01$; Bahía San Antonio: $\bar{x}_{s.a.} = 38,19\%$, $EE_{s.a.} = 4,48$, $\bar{x}_{s.d.} = 13,36\%$, $EE_{s.d.} = 2,38$; $t_c = 4,90$, $gl = 89$, $p < 0,001$).

DISCUSIÓN

La combinación de los resultados de los experimentos a pequeña escala con los de los muestreos a gran escala (marismas del sur de Brasil al norte de la Patagonia), sugiere que la herbivoría por cangrejos (*Neohelice granulata*) puede (1) jugar un rol importante en la regulación de la productividad de *Spartina* spp. (a través de una reducción en su altura y un aumento en la mortalidad de los macollos); y (2) potencialmente afectar su límite inferior de distribución en algunas marismas. En la mitad de las marismas muestreadas y habitadas por *N. granulata*, el consumo de plantas fue mayor que el observado en el sitio experimental, donde se vio afectado el desempeño de la planta a causa de ese consumo. El consumo de *Spartina* spp. por parte de los cangrejos es un fenómeno muy frecuente que se dio con mayor intensidad (1) en las interfases entre vegetación y sedimento desnudo; (2) en marismas con mayor densidad de cangrejos; (3) en las partes más bajas de las distintas marismas; y (4) sobre *Spartina alterniflora* que sobre *Spartina densiflora*.

Variaciones locales en la presión ejercida por el consumo

En el experimento de transplantes, el consumo de plantas fue mayor en los parches de sedimento desnudo que en el interior de la matriz. Resultados similares en

una marisma de Estados Unidos (Rand 1999) se debieron a competencia aparente (Holt 1984), sin embargo, los datos aquí presentados no pueden ser explicados de la misma manera. Tampoco se debería a un aumento en la susceptibilidad debido a la falta de efectos facilitadores brindados por los vecinos (las plantas vecinas pueden reducir la incidencia de factores de estrés físico por medio del sombreado, indirectamente ayudando así a poder resistir mejor a los herbívoros; Rand 2004). La competencia aparente no es una opción válida para explicar el aumento en el consumo en los parches de sedimento desnudo dado que la única especie presente era *S. densiflora*. Los trasplantes en sedimento desnudo y con los cangrejos excluidos mostraron un mayor crecimiento y una similar proporción de macollos vivos que aquellos creciendo en medio de la matriz, mostrando claramente que los factores físicos no fueron un factor de estrés importante en el sedimento desnudo. Estos resultados sugieren que la competencia intraespecífica por nutrientes en la matriz de la marisma podría jugar un papel más importante que la herbivoría, ya que ésta no afectó significativamente a las plantas de la matriz, mientras que la falta de vecinos provocó marcados aumentos en las tasas de crecimiento. De esto se desprende una nueva explicación potencial: las diferencias observadas en el consumo entre los trasplantes en sedimento desnudo (o en plantas de las interfases marisma-sedimento desnudo) y aquellos en el interior de la marisma podrían indicar preferencias de los cangrejos por plantas con un mayor contenido de nitrógeno (sólo si las diferencias en competencia se trasladan a diferencias en el contenido de nutrientes en los tejidos de las plantas). Para poner a prueba esta especulación harían falta nuevos experimentos.

La supervivencia de las plantas puede estar positivamente relacionada con la densidad poblacional (Bruno *et al.* 2003) y, por definición, los macollos situados en los bordes lindantes con sedimento desnudo tienen menos vecinos que aquellos en el

interior de la matriz vegetada. Dado este patrón, el mayor consumo en los límites con sedimento no vegetado (o en los transplantes ubicados en sedimento naturalmente no vegetado) podría deberse a un efecto de dilución (la probabilidad de ser atacado, para una presa en particular, disminuye a medida que el número o la densidad de las potenciales presas aumenta) en el interior de la marisma (a igual consumo, con más presas se reduce el consumo *per capita*) y/o a mayores limitaciones mecánicas al movimiento de los cangrejos. De hecho, un trabajo previo realizado en Brasil encontró una relación negativa entre la densidad de macollos de *S. alterniflora* y el consumo de esta planta por parte de *N. granulata* (Costa *et al.* 2003).

También se encontró que el consumo varió con la altura de la marisma (en relación a la marea), con mayores impactos en la marisma baja, similar a lo encontrado en otros trabajos (Rand 2002, Silliman y Bertness 2002). En estos trabajos, las diferencias en el consumo a lo largo del gradiente de altitud reflejaron diferencias en la presión de predación sobre los herbívoros (Silliman y Bertness 2002) o cambios en la composición de la planta huésped (Rand 2002). Sin embargo, los herbívoros también pueden responder a condiciones ambientales subyacentes que los afectan a ellos directamente, como en algunos manglares, donde cangrejos granívoros prefieren alimentarse en las zonas más bajas donde la desecación es menor (Sousa y Mitchell 1999). La razón por la que *N. granulata* consume más plantas en el intermareal más bajo se evaluó en el Capítulo III.

Generalidad de los patrones a escala regional

Un patrón común encontrado en casi todas las marismas fue que las plantas en los bordes de parches vegetados fueron consumidas más intensamente que aquellas ubicadas en el interior de la marisma. El patrón opuesto sólo fue encontrado en 2

marismas (una de Bahía Anegada y Caleta de los Loros), y en ellas los cangrejos sólo vivían en el interior de la matriz vegetada y no en la planicie de marea. Esto sugiere que la proximidad a la comida podría revertir los beneficios de comer en zonas más accesibles (plantas de los bordes), o bien, que cuando los cangrejos también viven en las zonas no vegetadas, se acumulan y comen a las plantas más cercanas (ubicadas en los bordes; Silliman *et al.* 2005). La tendencia de los cangrejos a concentrarse para comer en las interfases entre vegetación y sedimento desnudo podría tener importantes consecuencias para la comunidad: el consumo de plantas concentrado en los límites de su distribución puede prevenir la colonización y cierre de esas zonas no vegetadas (Bishop 2002), suprimiendo así a producción primaria potencial (Silliman *et al.* 2005) y el funcionamiento de los ecosistemas asociados con áreas de alta cobertura vegetal (Fagan y Bishop 2000). Sin embargo, para poder confirmar esta hipótesis hacen falta experimentos de exclusión en los límites de distribución de estas plantas (ver Capítulo II).

Los cangrejos mostraron una marcada preferencia por *S. alterniflora*, un patrón observado previamente en un estudio que examinaba el rol de la competencia entre plantas en la zonación de una marisma de Brasil (Costa *et al.* 2003). Como se discutió antes, esta preferencia se puede deber a cuestiones de accesibilidad debidas a las diferencias naturales en la densidad de macollos entre las dos especies de plantas; *S. densiflora* presentó una densidad de macollos mucho mayor que *S. alterniflora*. Alternativamente, estas diferencias pueden deberse efectivamente a preferencias de los cangrejos por hojas de *S. alterniflora*, basadas en cualquiera de muchas posibles características (ej. contenido de nutrientes, cantidad de sílice, dureza, fenoles, otros compuestos químicos y/o defensas estructurales). Otra explicación alternativa a esta preferencia podría ser el rango de distribución de estas dos especies dentro de una

marisma: el consumo por cangrejos es más intenso en las partes bajas de la marisma (Tablas I.1 y I.2) y *S. alterniflora* ocupa los sectores más bajos cuando ambas especies coexisten (Costa y Davy 1992, Isacch *et al.* 2006). El consumo es más intenso en las partes más bajas, y esto puede aumentar la mortalidad de *S. alterniflora* (ver “Resultados”), lo que, hipotéticamente, podría afectar la expansión de la marisma hacia la planicie de marea. En otras marismas dominadas por *S. densiflora*, el límite inferior de su distribución está controlado por la frecuencia de inundación, ya que diferencias de 5 cm en elevación tienen un fuerte impacto sobre su supervivencia (Castillo *et al.* 2000). Los resultados de este estudio sugieren que la herbivoría por cangrejos también podría jugar un papel importante controlando el límite inferior de *S. densiflora*.

Patrones de herbivoría a escala regional

Estudios previos examinando la intensidad del consumo de plantas a lo largo de gradientes latitudinales encontraron que las plantas de bajas latitudes eran consumidas más frecuentemente que las de altas latitudes (Pennings y Silliman 2005). En el muestreo a lo largo de 2000 km de costa, abarcando la mayor parte del rango de distribución de *N. granulata*, se encontraron importantes diferencias latitudinales (Tabla I.5). Sin embargo, esta variación en el consumo con la latitud no fue siguiendo un gradiente, sino que parece principalmente afectada por la densidad local de cangrejos, probablemente porque todos los muestreos se llevaron a cabo dentro de la misma región biogeográfica.

La especie de *Spartina* presente en las marismas parecería también ser otro factor que afecta el consumo, dado que los cangrejos consumen más a *S. alterniflora* que a *S. densiflora* (Costa *et al.* 2003). Un estudio reciente mostró que las marismas dominadas por *S. densiflora* están asociadas con altos aportes de agua dulce (ej. ríos o

lagunas costeras), mientras que *S. alterniflora* domina en marismas con fuerte influencia marina (Isacch *et al.* 2006). Una consecuencia interesante de esta asociación es que, al influir en cuál especie de planta domina, la presencia de ríos y lagunas costeras determinaría dónde se encontrarían altos niveles de consumo, y por lo tanto, serían mucho más importantes que la latitud en determinar las variaciones en la intensidad de consumo.

La importancia de aumentar de escala

Dado que el consumo por cangrejos puede ser intenso y que podría aumentar con su densidad, se predijo que podría haber una relación positiva entre la densidad de cangrejos y la intensidad del consumo de plantas. Sin embargo, sólo se encontró esta relación cuando se la analizó a gran escala, considerando todas las marismas juntas en un solo análisis. Este resultado dependiente de la escala probablemente se deba a una interacción entre la pequeña extensión muestreada en cada marisma y la gran movilidad de los cangrejos. Las cuevas pueden ser más abundantes en algunas partes, pero los cangrejos fácilmente pueden moverse largas distancias para comer (A. Méndez Casariego com. pers.). Por lo tanto, mientras que las cuevas tienden a distribuirse en forma más homogénea a lo largo de la marisma, los cangrejos, gracias a su movilidad, tienden a estar más concentrados, un patrón que probablemente dificulta cualquier intento por correlacionar la densidad de cuevas y el consumo a pequeña escala. Si se hubieran limitado los muestreos a un solo sitio, se habría fallado en encontrar esta relación denso-dependiente. Estos resultados destacan la importancia de incorporar muestreos a gran escala cuando se intenta determinar la influencia relativa de los consumidores, muchos de ellos muy móviles y con distribuciones en forma parcheada a pequeña escala.

Dado que el consumo de plantas por los cangrejos puede alcanzar niveles más altos y/o bajos que aquellos observados en Mar Chiquita (sitio experimental; Tabla I.5), es esperable que los efectos de este consumo sean incluso más importantes en algunas marismas y menos importantes en otras que los obtenidos en el experimento con transplantes. Este patrón también fue observado en estudios similares realizados en marismas de Estados Unidos (comparar los resultados de Silliman y Zieman 2001 vs. Silliman y Bertness 2002). Otra vez, si se hubieran limitado los muestreos a una o unas pocas marismas, esto habría llevado a sobre o subestimar el impacto de la herbivoría sobre estas plantas de marisma. Los resultados de este capítulo resaltan la importancia de unir experimentos a pequeña escala con muestreos a gran escala cuando se intenta determinar la importancia relativa de los herbívoros y los nutrientes en sistemas marinos.

Tabla I.1. Resultado del impacto de la herbivoría sobre los transplantes. Porcentaje promedio de hojas comidas por macollo en relación a los distintos tratamientos (altura de la marisma, presencia de vecinos [sedimento desnudo, sin vecinos vs. matriz vegetada, con vecinos], y presencia de cangrejos). Entre paréntesis se presenta el error estándar.

Transplantes	Marisma media		Marisma baja	
	Control	Exclusión de cangrejos	Control	Exclusión de cangrejos
En sedimento desnudo	27,08 (8,77) ^a	2,08 (2,08)	56,25 (8,40) ^a	19,44 (7,06)
En la matriz vegetada	11,81 (5,28)	7,64 (4,03)	17,36 (8,11)	13,19 (8,55)

^a Diferencias significativas ($p < 0,05$) con otros tratamientos a la misma altura de la marisma.

Tabla I.2. Experimento con transplantes. Resultados del ANOVA de tres vías: porcentajes de hojas comidas por macollo.

Efecto	<i>gl</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Altura de la marisma (A)	1	4983,36	8,64	< 0,01
Vecinos (V)	1	4514,61	7,83	< 0,01
Herbivoría (H)	1	7379,20	12,79	< 0,001
A × V	1	1881,51	3,26	0,07
A × H	1	209,06	0,36	0,55
V × H	1	4288,92	7,43	< 0,01
A × V × H	1	209,06	0,36	0,55
Error	88	576,93		

Tabla I.3. Resultados del desempeño de las plantas en el experimento con transplantes en la marisma baja. Los valores presentados son el promedio y el error estándar (entre paréntesis).

Transplantes	Control	Exclusión de cangrejos
Tamaño relativo		
En sedimento desnudo	1,29 (0,28)	2,05 (0,25) ^a
En la matriz vegetada	0,97 (0,12)	0,90 (0,07)
Proporción de macollos vivos		
En sedimento desnudo	30,60 (7,99) ^a	58,83 (4,74)
En la matriz vegetada	43,78 (7,09)	44,73 (5,82)
Altura máxima		
En sedimento desnudo	25,75 (6,89) ^a	46,50 (4,43)
En la matriz vegetada	44,00 (5,04)	41,08 (4,81)

^a Diferencias significativas ($p < 0,05$) con otros tratamientos para una misma variable dependiente.

Tabla I.4. Experimento con trasplantes en la marisma baja. Resultados del ANOVA de dos vías.

	<i>gl</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Tamaño relativo				
Vecinos (V)	1	0,54	12,28	< 0,01
Herbivoría (H)	1	0,20	4,51	< 0,05
V × H	1	0,21	4,83	< 0,05
Error	44	0,04		
Proporción de macollos vivos				
Vecinos (V)	1	2,54	0,01	0,94
Herbivoría (H)	1	2552,76	4,99	< 0,05
V × H	1	2232,13	4,37	< 0,05
Error	44	511,13		
Altura máxima				
Vecinos (V)	1	494,08	1,42	0,24
Herbivoría (H)	1	954,08	2,75	0,10
V × H	1	1680,33	4,84	< 0,05
Error	44	347,14		

Tabla I.5. Marismas del SO Atlántico visitadas en este estudio (de norte a sur), especie de *Spartina* considerada, porcentaje de hojas comidas por macollo (error estándar: entre paréntesis) en el borde y el interior de la marisma, y los valores p de las comparaciones entre borde vs. interior de la marisma. Los distintos números a la derecha de un mismo nombre de localidad denotan diferentes marismas (aisladas) en la misma localidad. El número total de macollos analizados por ubicación dentro de la marisma fue de 30 para todas las marismas, salvo Mar Chiquita ($n = 120$). Nota: *N. granulata* no se encontraba en Riacho San José 1 o en Río Chubut, y en Río Grande 3 sólo se encontraron juveniles, quienes no consumen plantas vivas (Botto *et al.* 2005). La “U” a la derecha de los valores p denota comparaciones usando el test de Mann-Whitney U ; de lo contrario el test de t_c fue usado. s.d. = sin datos.

Localidad	Especie	Hojas comidas por macollo (%)		p
		Borde	Interior de matriz	
Río Grande 1	<i>S. alterniflora</i>	24,1 (3,5)	8 (2,5)	< 0,001 U
1	<i>S. densiflora</i>	7,2 (2,6)	1,1 (1,1)	< 0,05 U
2	<i>S. alterniflora</i>	25,2 (5,4)	s.d.	
3	<i>S. alterniflora</i>	0 (0)	1,9 (1,4)	> 0,15 U
Samborombón	<i>S. alterniflora</i>	75 (3,1)	51,7 (3,9)	< 0,001
	<i>S. densiflora</i>	41,2 (4,2)	29,4 (3,9)	< 0,05
Mar Chiquita	<i>S. densiflora</i>	37 (2)	17,7 (1,6)	< 0,001
Bahía Blanca	<i>S. alterniflora</i>	24,8 (4,8)	7,9 (2,6)	< 0,01 U
	<i>S. densiflora</i>	13,9 (4,6)	4,7 (2,3)	> 0,1 U
Bahía Anegada 1	<i>S. alterniflora</i>	20,6 (4,8)	49,3 (5,7)	< 0,001
	<i>S. alterniflora</i>	62,3 (6)	28,2 (5,3)	< 0,001
	<i>S. densiflora</i>	46,4 (5,3)	16,8 (3,9)	< 0,001 U
Río Negro	<i>S. alterniflora</i>	64,9 (5,3)	13,7 (4)	< 0,001
	<i>S. densiflora</i>	24,2 (4,8)	21,1 (5,5)	> 0,6
San Antonio	<i>S. alterniflora</i>	47,4 (6,2)	29 (6,1)	< 0,05
	<i>S. densiflora</i>	20,4 (3,8)	6,3 (2,2)	< 0,01

Caleta de los Loros	<i>S. alterniflora</i>	3,6 (2,1)	15,5 (4,2)	< 0,05
Riacho San José 1	<i>S. alterniflora</i>	0 (0)	0,7 (0,7)	> 0,31 U
2	<i>S. densiflora</i>	19,4 (5,5)	21,1 (4,4)	> 0,5
Río Chubut	<i>S. densiflora</i>	1,7 (1,2)	0 (0)	> 0,15 U

FIGURAS

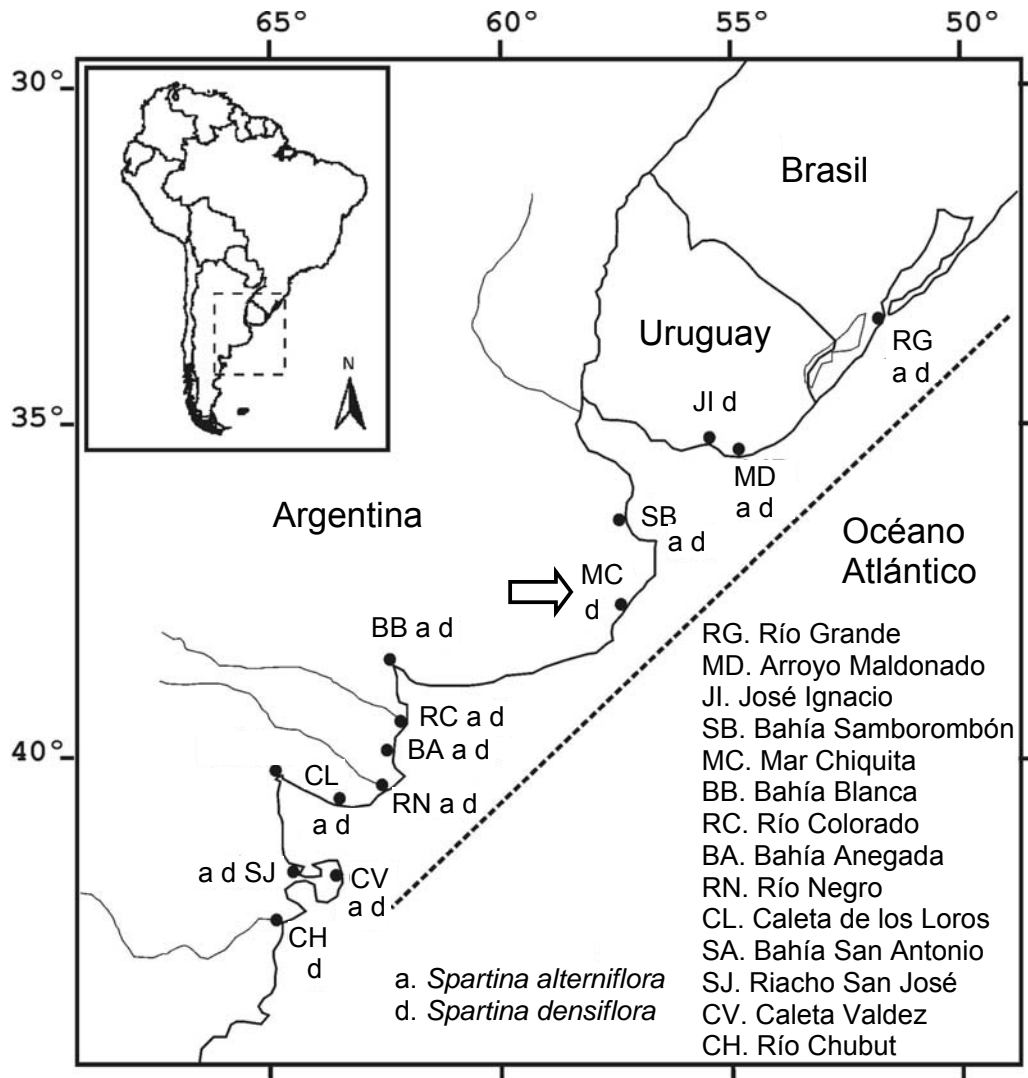


Fig. I.1: Marismas más importantes (en términos de extensión) del SO Atlántico. La línea punteada indica el rango geográfico de *N. granulata*; (●): ubicación de las marismas; la flecha resalta el sitio experimental. Una pequeña población de *N. granulata* se encontró en SJ, pero esta especie no estaba presente en CV. NOTA: Este mapa detalla las marismas más extensas del SO Atlántico, incluyendo así marismas en donde no se realizaron muestreos. La lista de marismas visitadas se encuentra en el texto y en la Tabla I.5.

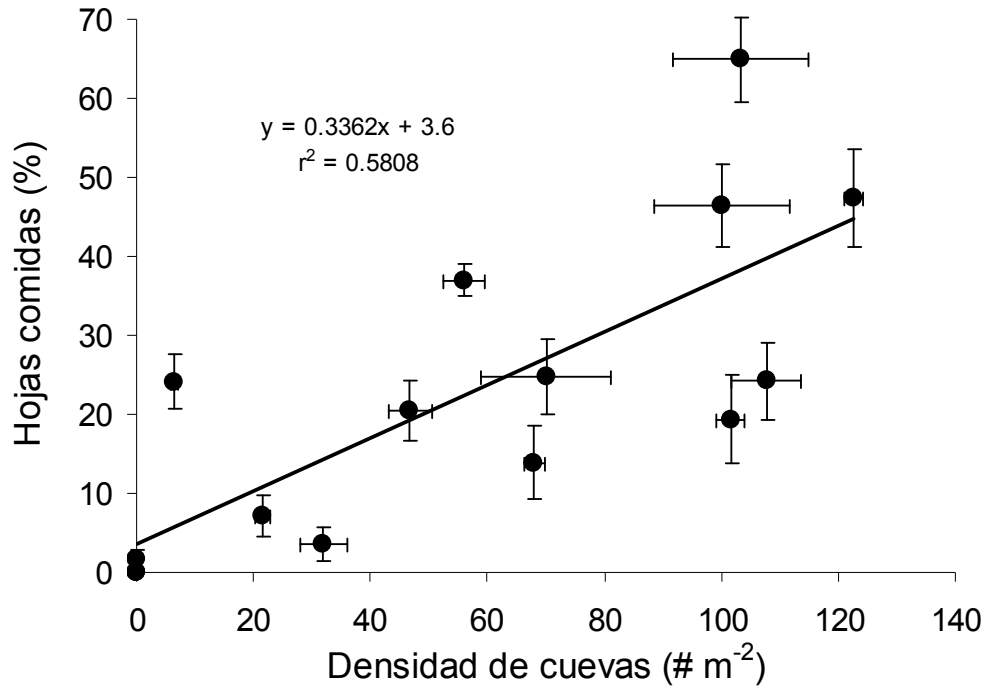


Fig. I.2: Regresión entre la densidad promedio de cuevas en una marisma en particular y el porcentaje promedio de hojas comidas por macollo. Las líneas horizontales y verticales indican el error estándar ($n = 30$ para el porcentaje de hojas comidas por macollo, $n = 10$ para la densidad de cuevas).

CAPÍTULO II

Efectos de herbivoría y nutrientes mediados por factores físicos

INTRODUCCIÓN

Durante mucho tiempo ha tenido lugar un debate científico acerca de si la abundancia de los productores primarios está controlada de abajo hacia arriba (*bottom-up*; nutrientes o factores físicos), o de arriba hacia abajo (*top-down*; herbívoros y sus predadores; ver Strong 1992, Hunter y Price 1992, Power 1992). De hecho, existen numerosas evidencias apoyando ambas teorías en una gran variedad de ambientes (ej. *top-down*: Terborgh *et al.* 2001, Worm y Myers 2003, Silliman *et al.* 2005, Halpern *et al.* 2006, Myers *et al.* 2007; *bottom-up*: Valiela *et al.* 1976, Peterson *et al.* 1993, Nixon y Buckley 2002, White 2007). Sin embargo, durante la última década ha aumentado mucho el número de trabajos mostrando que el control de la producción primaria no es unicausal, sino que es el resultado de la interacción de ambas vías (ej. Lotze *et al.* 2001, Moran y Scheidler 2002, Russell y Connell 2005, Burkepille y Hay 2006).

Agregando más complejidad a los efectos conjuntos de nutrientes y herbívoros sobre la productividad primaria, se ha sugerido que la fuerza de las interacciones biológicas (como la herbivoría y la competencia por recursos) disminuye con aumentos en los niveles de estrés físico (salinidad, altitud, desecación; Menge y Sutherland 1976, 1987). En este sentido, muchos trabajos muestran interacciones entre factores de estrés físico y los consumidores, con variados efectos sobre las plantas (ej. Cobb *et al.* 1997, Gough y Grace 1998, Rand 2002, Harley 2003, Silliman *et al.* 2005). Al menos en marismas, el efecto del estrés físico sobre la intensidad del consumo de los herbívoros depende del tipo de estrés, del tipo de herbívoro y del tipo de planta (Goranson *et al.* 2004). Por otra parte, los factores de estrés físico no sólo interactúan con los consumidores, sino que también lo hacen con los nutrientes (ej. Linthurst y Seneca 1981, van Katwijk *et al.* 1999, Emery *et al.* 2001). Sin embargo, no existe mucha

evidencia experimental acerca de la mediación que podrían ejercer los factores físicos sobre el control conjunto de los nutrientes y de los consumidores sobre las plantas (pero ver Dudt y Shure 1994, Feller 1995).

Las marismas saladas son zonas vegetadas intermareales con marcados gradientes de estrés abiótico (ej. Bertness y Leonard 1997, Pennings y Bertness 2001), incluyendo salinidad (ej. Bertness 1991a, Pennings y Callaway 1992) y anoxia por inundación (ej. Howes *et al.* 1981, Castillo *et al.* 2000). Por lo general, la salinidad aumenta a medida que aumenta la altura de la marisma (ej. Pennings y Callaway 1992, Pennings y Bertness 2001), mientras que la anoxia disminuye (ej. Pennings y Callaway 1992, Castillo *et al.* 2000). Tal es la importancia del estrés físico en estos ambientes, que se ha llegado a postular que los límites inferiores en la zonación de las especies vegetales están determinados por su grado de tolerancia a esos factores (Bertness 1991b, Castillo *et al.* 2000). Sumado a la relevancia del estrés abiótico en estos ambientes, hace ya mucho tiempo se sabe que la productividad de las marismas puede estar limitada por la disponibilidad de nitrógeno (ej. Valiela *et al.* 1976, Pomeroy y Wiegert 1981, Dai y Wiegert 1996). Aún más, a estos dos factores (nutrientes y factores de estrés abiótico) se le suman resultados recientes que muestran que las marismas también pueden estar fuertemente controladas por los consumidores (ej. Kuijper y Bakker 2005, Silliman *et al.* 2005, Jefferies *et al.* 2006). Considerando todas estas evidencias, las marismas son lugares ideales para evaluar la importancia relativa de los nutrientes y los consumidores a lo largo de gradientes de estrés abiótico.

En las marismas del Atlántico sudoccidental con aporte de agua dulce, extensas zonas intermareales se encuentran vegetadas por *Spartina densiflora* (Isacch *et al.* 2006). La productividad de esta planta puede estar fuertemente controlada por los nutrientes, ya que el agregado de fertilizante provoca fuertes aumentos en la biomasa

aérea (Daleo *et al.* 2008). A su vez, estas marismas se caracterizan por la presencia del cangrejo cavador *Neohelice granulata* (ej. Iribarne *et al.* 1997). Estos cangrejos son principalmente detritívoros en la planicie de marea y herbívoro-detritívoros en la marisma (ej. Iribarne *et al.* 1997, Bortolus e Iribarne 1999). La herbivoría por cangrejos puede disminuir la biomasa de *S. densiflora* hasta en un 87% (Bortolus e Iribarne 1999), pero la intensidad del consumo disminuye con aumentos en la altura de la marisma (Capítulo I). En este contexto, los objetivos de este capítulo fueron: (1) determinar el efecto de la herbivoría y los nutrientes a lo largo de un gradiente de estrés sobre la biomasa aérea de *S. densiflora*, y (2) determinar si alguno de estos factores influye en el establecimiento del límite inferior de esta especie. Para evaluarlos se desarrollaron una serie de muestreos y experimentos en el estuario de la laguna costera de Mar Chiquita (una de las Reservas de la Biosfera de UNESCO; para más detallar, ver el primer párrafo de “Materiales y métodos” del capítulo I).

MATERIALES Y MÉTODOS

Nutrientes y herbivoría en un gradiente altitudinal

Efectos sobre la biomasa

Dado que, por separado, los nutrientes (ej. Valiela *et al.* 1976), la herbivoría (ej. Silliman *et al.* 2005) y los factores de estrés abiótico (ej. Pennings y Callaway 1992) pueden afectar fuertemente a las plantas de marisma, se realizó un experimento para evaluar sus efectos y posibles interacciones en una marisma de *S. densiflora*. Éste se realizó, de diciembre de 2005 a Marzo de 2008, siguiendo un diseño factorial ($2 \times 2 \times 3$), con y sin herbivoría (control y exclusión), con y sin agregado de nutrientes, en tres alturas distintas de la marisma (límite marisma – planicie de marea, matriz de la

marisma baja, y límite con parches hipersalinos en la marisma media). Cada uno de los 12 tratamientos tuvo 8 réplicas (unidades de 75 × 75 cm).

Los tratamientos de exclusión de cangrejos fueron rodeados con cerramiento plástico (75 × 75 × 40 cm; tamaño de malla: 1 cm). Los demás herbívoros invertebrados presentes en la marisma podían pasar a través de la malla (*A. Canepuccia* com. pers.), y a través de observaciones de campo se determinó que las marcas que ellos producen en las hojas son diferentes a las de los cangrejos. Aunque las exclusiones también podrían estar impidiendo la entrada de herbívoros vertebrados, éstos producen marcas muy características al comer: cortan los macollos prácticamente al ras del suelo y descartan, en el mismo lugar, todo lo que está por encima del punto de corte (Vicari *et al.* 2002), marcas que no fueron observadas durante el desarrollo del experimento. Los tratamientos con agregado de nutrientes recibieron, una vez al mes, 60 g de fertilizante de liberación lenta (29 % N, 5 % P, 5 % K). La vegetación en las unidades ubicadas en los bordes entre la marisma baja y planicie de marea, y en los bordes entre vegetación y parche de sedimento desnudo (en la marisma media), inicialmente sólo cubría la mitad superior de las unidades (75 × 37,5 cm). Se dispusieron de esta manera para determinar, también, el efecto de los nutrientes, los herbívoros y el estrés físico sobre la colonización asexual de esas áreas no vegetadas (ver apartado siguiente).

Al finalizar los experimentos se obtuvo una muestra de 20 × 20 cm de biomasa aérea del centro de cada una de las unidades experimentales, se la separó en viva y muerta (dependiendo de si el macollo estaba verde o no), se la secó y finalmente se la pesó. La hipótesis nula de falta de diferencias en el peso seco de macollos vivos de *S. densiflora* (transformación logarítmica) entre las tres alturas, con y sin cangrejos, y con y sin agregado de nutrientes se evaluó por medio de un ANOVA de tres vías (tomando a la altura, la herbivoría y los nutrientes como factores fijos; Zar 1999). En todos los

casos, se utilizó el test de Tuckey para los contrastes *a posteriori*. Un experimento paralelo no mostró diferencias entre los controles y controles de caja en ninguna de las tres alturas (límite inferior: $t_c = 0,94$, $gl = 9$, $p > 0,36$; marisma baja: $t_c = 1,62$, $gl = 12$, $p > 0,12$; marisma media: $t_c = 0,5$, $gl = 13$, $p > 0,62$).

Efectos sobre la colonización asexual

Paralelamente al punto anterior, en los bordes de parches hipersalinos de la marisma media, y en el límite inferior de la marisma baja, se fijaron 5 puntos por unidad, en el borde preciso entre la mitad vegetada y la no vegetada, con el fin de poder determinar posteriormente posibles desplazamientos de esos bordes. Se cuantificó la distancia perpendicular del borde de la vegetación al finalizar el experimento, con respecto a los 5 puntos fijos inicialmente marcados en cada réplica. Estos 5 datos se promediaron para evitar pseudorréplicas (Hulbert 1984), y luego se compararon los promedios de desplazamiento con y sin cangrejos, con y sin nutrientes utilizando un ANOVA de dos vías para cada altura (tomando a la herbivoría y los nutrientes como factores fijos; los datos del límite inferior de la marisma fueron transformados con la raíz cuadrada; Zar 1999). No se incluyó a la altura como tercer factor para el análisis porque hacía imposible cumplir con los supuestos. Un experimento paralelo no mostró diferencias entre los controles y controles de caja en ninguna de las dos alturas (límite inferior: $t_c = 1,82$, $gl = 13$, $p > 0,09$; marisma media: $t_c = 0,35$, $gl = 12$, $p > 0,72$).

Nutrientes y herbivoría en transplantes a la planicie de marea

Generalmente el límite inferior de las plantas de marismas está establecido por sus tolerancias al estrés físico (ej. Bertness 1991b, Castillo *et al.* 2000), pero en las marismas del Atlántico sudoccidental el estrés por herbivoría también aumenta en las partes más bajas (Capítulo I). Por lo tanto, simultáneamente al experimento anterior, se

realizó un experimento para evaluar el rol de los nutrientes y la herbivoría por cangrejos en la supervivencia de transplantes *S. densiflora* ubicados a dos alturas distintas en la planicie de marea. Este experimento se realizó siguiendo un diseño factorial ($2 \times 2 \times 2$) usando transplantes a dos alturas de la planicie de marea (14 y 28 cm más abajo que el límite inferior de la marisma), con y sin herbivoría (control y exclusión), y con agregado o no de nutrientes. Cada uno de los ocho tratamientos contó con 8 réplicas (transplantes). Los transplantes se extrajeron utilizando caños de PVC (10 cm de diámetro, 35 cm de profundidad, incluyendo así el 90% de la biomasa subterránea de las plantas; P. Daleo com. pers.), de la interfase entre marisma y planicie de marea. Los tratamientos de exclusión de cangrejos fueron rodeados con cerramiento plástico ($60 \times 60 \times 60$ cm; tamaño de la malla: 1 cm). Los tratamientos con agregado de nutrientes recibieron, una vez al mes, 40 g de fertilizante de liberación lenta (29 % N, 5 % P, 5 % K). Un experimento paralelo no mostró diferencias entre unidades no manipuladas y transplantes reubicados en el mismo lugar de extracción (número de macollos vivos: $t_c = 0,92$, $gl = 6$, $p > 0,39$; porcentaje de macollos vivos: $t_c = 1,77$, $gl = 5$, $p > 0,13$).

Luego de dos meses, se contó el número de macollos vivos y muertos por réplica, y se comparó el número de macollos vivos (transformados con la raíz cuadrada) entre las dos alturas, con y sin nutrientes, y con y sin cangrejos, por medio de un ANOVA de tres vías (tomando a la altura, la herbivoría y los nutrientes como factores fijos; Zar 1999; control vs. control de caja, a 14 cm: $t_c = 1,63$, $gl = 9$, $p > 0,13$; a 28 cm: $t_c = 0,19$, $gl = 13$, $p > 0,85$). El mismo procedimiento se repitió después de un año, aunque no incluyendo al factor herbivoría, dado que todos los transplantes sin cajas de exclusión ya habían muerto al cuarto mes, y por lo tanto se utilizó un ANOVA de dos vías (altura y nutrientes como factores fijos; transformados con la raíz cuadrada; Zar 1999). Luego de esta medición, se retiraron las cajas de exclusión del tratamiento de

transplantes movidos 14 cm más abajo del límite de la marisma, con el fin de determinar si transplantes de mayor tamaño podrían sobrevivir a tan alta intensidad de consumo. No se realizó lo mismo con el nivel inferior porque no se encontró efecto de nutrientes (ver Resultados). Al año siguiente, se contó nuevamente el número de macollos vivos por réplica (para este nivel) y se lo comparó entre los tratamientos con y sin agregado de nutrientes que inicialmente habían sido de exclusión, vs. los valores del año anterior, utilizando un ANOVA de medidas repetidas (transformados con la raíz cuadrada; Zar 1999). Para establecer si las diferencias encontradas al comparar estos tratamientos antes y después de quitar las exclusiones se debían a la herbivoría, también se registró el porcentaje de hojas vivas comidas por macollo (Rand 1999, 2002, 2004; considerándolo una estimación de la intensidad del consumo). Luego, se comparó la intensidad del consumo al momento de sacar las exclusiones y al mes siguiente (no se pudo hacer al año porque prácticamente no quedaban plantas vivas; ver Resultados), con y sin nutrientes por medio de un ANOVA de medidas repetidas (transformados con la raíz cuadrada; Zar 1999).

Condiciones abióticas

Luego de finalizar los experimentos, y con el objetivo de conocer las condiciones abióticas (salinidad, concentración de amonio y anoxia) existentes en los sitios experimentales, se analizaron cada una de las tres alturas de la marisma y de las dos alturas de la planicie de marea ($n = 5$ por altura) en las que se realizaron los experimentos. Con el fin de determinar la salinidad en estas 5 zonas, se tomaron muestras de sedimento (5 cm de diámetro y 8 cm de profundidad), que fueron pesadas, secadas en estufa hasta peso constante, mezcladas intensamente con un volumen conocido de agua destilada, y luego de dejarlas reposar por 48 horas, la salinidad del

agua fue medida con un refractómetro. Esta medida fue luego corregida por el volumen inicial de agua en la muestra, reflejando la concentración inicial. Si bien esta técnica supone que toda la sal estaba disuelta aunque podría no ser así, es un indicador que permite comparar la capacidad relativa de las distintas zonas de permanecer con altas concentraciones de sal. La hipótesis nula de falta de diferencias en la salinidad del sedimento entre estas 5 zonas se evaluó mediante un ANOVA (Zar 1999).

Por cuestiones logísticas, el nitrógeno en suelo sólo se evaluó como amonio. La concentración de amonio en el agua de poro de los 5 niveles estudiados ($n = 5$ por altura) se estimó utilizando el método de azul-indofenol (Solórzano 1969). La hipótesis nula de falta de diferencias en la concentración de amonio en el agua de poro entre estas 5 zonas se evaluó mediante un ANOVA (Zar 1999).

A la par de las mediciones anteriores, también se midió el potencial redox en el sedimento (utilizándolo como un estimador del nivel de anoxia), a 5 cm de profundidad, en cada uno de los 5 niveles del gradiente altitudinal ($n = 8$ por altura) en los que se realizaron los experimentos. Las mediciones se realizaron *in situ* con un electrodo combinado de Pt, con una referencia interna de Ag/AgCl. Los valores obtenidos fueron corregidos con respecto a un electrodo de hidrógeno de referencia. La hipótesis nula de falta de diferencias en el potencial redox del sedimento entre estas 5 zonas se evaluó mediante un ANOVA (a los datos se les sumó 100 para poder transformarlos con la raíz cuadrada; Zar 1999).

RESULTADOS

Nutrientes y herbivoría en un gradiente altitudinal

Efectos sobre la biomasa

Independientemente de la altura, en promedio, la herbivoría redujo en casi un 20% la biomasa viva de *Spartina densiflora* (Tabla II.1; Fig. II.1). Sin embargo, el efecto de los nutrientes disminuyó con la altura: el agregado de fertilizante llevó a un pico de biomasa viva en la interfase entre la marisma y la planicie de marea, que fue 4,5 veces mayor al control, el aumento fue de 6,5 veces en la marisma baja, y el fertilizante no tuvo efecto en la marisma media (Tabla II.1; Fig. II.1).

Efectos sobre la colonización asexual

En cuanto a la colonización asexual de las áreas desnudas en la marisma media (parches hipersalinos), no hubo efecto ni de los nutrientes ($F_{1, 28} = 1,55, p > 0,22$) ni de la herbivoría ($F_{1, 28} = 1,14, p > 0,29$; Fig. II.2). Sin embargo, en el límite entre la marisma y la planicie de marea, el agregado de nutrientes junto con la exclusión de cangrejos llevó a una expansión asexual hacia el sedimento desnudo un 130% mayor que en los otros tratamientos (interacción: $F_{1, 28} = 7,4, p < 0,05$; Fig. II.2).

Nutrientes y herbivoría en transplantes a la planicie de marea

A los dos meses de iniciados los experimentos, independientemente de la ubicación de los transplantes en la planicie de marea (14 o 28 cm más abajo del límite inferior de la marisma), o de si fueron accesibles para los cangrejos o no, los nutrientes llevaron a un aumento promedio del 35% en el número de macollos vivos por transplante (Tabla II.2; Fig. II.3). Mientras que el consumo de los cangrejos redujo en un 60% el número de macollos por transplante en el nivel más bajo y en un 10% en el nivel más alto (Tabla II.2; Fig. II.3). A los 4 meses, sólo sobrevivían aquellos transplantes que estaban creciendo dentro de exclusiones de cangrejos. Luego de un año, los transplantes al nivel más bajo no mostraban efecto de nutrientes en el número de macollos, ni entre ellos ni con los transplantes fertilizados del nivel más alto,

mientras que todos ellos tenían, en promedio, 6 veces más macollos vivos que los del nivel alto pero sin nutrientes (interacción: $F_{1, 28} = 15,11, p < 0,001$; Tabla II.3). En este punto se les quitó la exclusión a los trasplantes del nivel más alto, y ya al mes siguiente se observaban diferencias en la intensidad de consumo ($F_{1, 14} = 18,17, p < 0,001$), independientemente de los nutrientes ($F_{1, 14} = 2,98, p > 0,1$). Luego de un año de ser consumidos, el número de macollos por trasplante se redujo dramáticamente, casi hasta su desaparición total, lo que significó una caída mayor al 97% en los tratamientos con y sin nutrientes (interacción: $F_{1, 14} = 30,88, p < 0,001$; Tabla II.3).

Condiciones abióticas

Como era previsible, la salinidad más baja fue encontrada en el extremo inferior del gradiente altitudinal (nivel más bajo en la planicie de marea), y la más alta, en el extremo superior (marisma media; $F_{4, 20} = 21,69, p < 0,001$; Tabla II.4). De hecho, en el nivel más alto, la salinidad fue casi un 50% mayor que en los niveles intermedios, y un 100% mayor que en el nivel más bajo (Tabla II.4). La concentración de amonio siguió el patrón opuesto, con los mayores valores en la parte baja de la planicie de marea y los menores en la marisma media ($F_{4, 20} = 11,57, p < 0,001$; Tabla II.4). Por último, el potencial redox en el sedimento también mostró un marcado gradiente altitudinal, con los valores mínimos en el extremo inferior del gradiente ($F_{4, 35} = 62,19, p < 0,001$; Tabla II.4).

DISCUSIÓN

Los resultados de los muestreos y de los experimentos muestran que existen interacciones entre los efectos de los herbívoros y de los nutrientes sobre la producción

de *Spartina densiflora* y su colonización asexual de áreas no vegetadas. Sin embargo, la importancia relativa de ambos factores varía a lo largo de un gradiente altitudinal (asociado a variaciones en la disponibilidad natural de nutrientes, en la salinidad y la oxigenación). Puntualmente, en el extremo de máxima salinidad (marisma media) es donde las interacciones biológicas tuvieron la menor importancia. El efecto de los nutrientes fue máximo en los niveles intermedios, dado que tampoco afectaron a las plantas en la zona más baja (máxima anoxia y disponibilidad natural de nutrientes). Por su parte, la importancia de la herbivoría aumentó hacia los niveles más bajos, hasta ser tan importante que frenó la colonización asexual de la planicie de marea y eliminó a todos los parches accesibles para los cangrejos. En este contexto, estos resultados (1) resaltan que en los casos en que los herbívoros y las plantas no se vean afectados por los mismos factores físicos (ej. anoxia), las interacciones biológicas podrían tener mucha importancia a altos niveles de estrés abiótico; (2) contrastan con la visión clásica de que el límite inferior de las marismas está controlado por la tolerancia fisiológica de las plantas, y no por interacciones biológicas (ej. Bertness 1991b, Bertness y Leonard 1997, Castillo *et al.* 2000).

Control *top-down* vs. *bottom-up* a lo largo de un gradiente altitudinal

El debate sobre si las comunidades sufren un control *top-down* o *bottom-up* se ha extendido por muchos años (ej. Strong 1992, Hunter y Price 1992, Power 1992). Sin embargo, durante las últimas dos décadas ha surgido mucha evidencia que muestra un control conjunto de ambos factores (ej. Lotze *et al.* 2001, Moran y Scheidler 2002, Russell y Connell 2005, Burkepille y Hay 2006). Tal es así, que se ha sugerido que, en algunos casos, el agregado de nutrientes puede disparar el control *top-down*, que de otra manera no tendría importancia (ej. Bertness *et al.* 2008, Sala *et al.* 2008). En

concordancia con estos resultados, los experimentos de colonización asexual de la planicie de marea mostraron que a bajos niveles de nutrientes, la herbivoría no tuvo mayor importancia, pero en el escenario con agregado de nutrientes, el aumento en el consumo de plantas suprimió casi totalmente el efecto positivo de una mayor disponibilidad de recursos. Esto se puede deber a mayores tasas de consumo sobre tejidos más palatables luego de ser enriquecidos (ej. Vince *et al.* 1981), o bien, dada la preferencia de muchos invertebrados sobre tejidos ricos en N, a una inmigración de herbívoros hacia los parches fertilizados, como sugiriera Hillebrand (2002) para consumidores de perifiton. Para establecer cuál es el mecanismo subyacente a estos resultados, o si es una combinación de ambos, hacen falta nuevos experimentos.

También es sabido que estos factores (herbívoros y nutrientes), por separado, pueden producir resultados variables, dependiendo del contexto de estrés abiótico (ej. herbivoría: Harley 2003, Silliman *et al.* 2005; nutrientes: Linthurst y Seneca 1981, van Katwijk *et al.* 1999). Si bien existen algunos trabajos que han considerado posibles interacciones entre estos tres factores (ej. Dudt y Shure 1994, Feller 1995), no abundan trabajos que hayan evaluado directamente la hipótesis de que los nutrientes, los herbívoros y factores de estrés abiótico interactúan afectando la productividad de plantas.

En este capítulo se muestra que la importancia relativa de los herbívoros y los nutrientes varía fuertemente a lo largo del gradiente altitudinal. En la marisma media (el punto más alto analizado), ninguno de estos dos factores desempeñó un rol importante. En los niveles medios del gradiente fueron los nutrientes los que provocaron los cambios más importantes en la biomasa de *S. densiflora*, mientras que la herbivoría tuvo un rol preponderante en los niveles más bajos. El mayor impacto del consumo en las partes más bajas se debe a que el cangrejo *Neohelice granulata* tiene un

comportamiento herbívoro más activo bajo el agua (Capítulo III), y cuanto más abajo se encuentren las plantas en el gradiente altitudinal, pasarán más tiempo expuestas al consumo por cangrejos. Alternativamente, también podría ser que la anoxia afecte negativamente la respuesta de las plantas a la herbivoría, como se ha demostrado para pastos en el Serengeti (Oesterheld y McNaughton 1991). Por su parte, tanto la sal como la anoxia son factores que disminuyen los efectos positivos de los nutrientes sobre *Spartina alterniflora* (Linthurst y Seneca 1981), por lo tanto, no sorprende que el efecto máximo de los nutrientes se encuentre en las partes medias del gradiente. Más aún si se tiene en cuenta que las partes bajas presentaron niveles naturales de amonio mayores que las más altas, y por lo tanto, era esperable que el agregado de nutrientes no provocara cambios muy drásticos en la biomasa de *S. densiflora*.

Interacciones biológicas y factores de estrés

Fue postulado que la importancia de las interacciones biológicas negativas (ej. competencia, predación) disminuye con aumentos en la intensidad del estrés abiótico (Menge y Sutherland 1976, 1987). Esto ha sido ampliamente estudiado en muchos ambientes, y si bien la importancia de las interacciones positivas (ej. facilitación) aumenta con el estrés abiótico (ej. Bertness y Hacker 1994, Bertness y Leonard 1997, Callaway *et al.* 2002, Bruno *et al.* 2003), efectivamente, la importancia de las interacciones negativas generalmente disminuye (ej. Bertness *et al.* 1999, Huckle *et al.* 2000, Pugnaire y Luque 2001, Harley 2003; pero ver Gough y Grace 1998, Silliman *et al.* 2005). Así como en Mar Chiquita, muchas otras marismas presentan gradientes opuestos de estrés, con la anoxia disminuyendo y la salinidad aumentando hacia los niveles más altos (ej. Pennings y Bertness 2001). En este contexto sería esperable que la importancia de las interacciones biológicas descendiera hacia ambos extremos del

gradiente. Sin embargo, los resultados experimentales apoyaron parcialmente a estas predicciones: si bien la herbivoría y la competencia por nutrientes casi no tuvieron impacto en el extremo más salino, la herbivoría tuvo su mayor impacto en el extremo más bajo (más anóxico). Estos resultados que *a priori* parecen contradictorios con la teoría, no lo son si se analiza sobre quién actúan los factores de estrés. Las inundaciones, con la consecuente anoxia en el sedimento, son un factor muy estresante para las plantas de marismas (ej. Linthurst y Seneca 1981, Bertness 1991b, Gough y Grace 1998, Castillo *et al.* 2000), sin embargo, en lugar de estresar al cangrejo *N. granulata*, la mayor frecuencia de inundaciones acentúa su comportamiento herbívoro (Capítulo III). En este caso, el factor de estrés no afecta negativamente a ambos miembros de la trama trófica, y por lo tanto escapa (pero no contradice) a las predicciones de Menge y Sutherland (1976, 1987).

Herbivoría en el límite inferior de la marisma

Desde que Hutchinson (1957) formalizara la distinción entre nicho fundamental y nicho efectivo, el rol de los factores bióticos como modificadores del nicho fundamental de las especies ha pasado a ser un punto central de la ecología (ej. Connell 1961, Choler *et al.* 2001, Bruno *et al.* 2003). Particularmente en ríos y marismas, se cree que el límite superior de las zonaciones vegetales está determinado por la competencia interespecífica (nicho efectivo < nicho fundamental), mientras que el límite inferior se encuentra determinado por la tolerancia al estrés abiótico (nicho efectivo = nicho fundamental; Bertness 1991b, Bertness y Leonard 1997, Castillo *et al.* 2000, Lenssen y de Kroon 2005; pero ver: Bockelmann y Neuhaus 1999). De hecho, diferencias de unos pocos centímetros más abajo de la distribución natural de *S. densiflora* incrementan dramáticamente su mortalidad (Castillo *et al.* 2000). Sin embargo, en el sistema en

estudio, el impacto de la herbivoría covaría con la frecuencia de inundación (Capítulos I y III). Tal es la presión que *N. granulata* ejerce, que sólo los transplantes creciendo dentro de exclusiones en la planicie de marea lograron sobrevivir (14 y 28 cm debajo de su distribución natural) por más de cuatro meses. Estos transplantes sobrevivieron por más de un año, lo que muestra claramente que *S. densiflora*, en Mar Chiquita, es capaz de sobrevivir a mayores frecuencias de inundación. En concordancia con estos resultados, la colonización asexual de la planicie de marea sólo se vio magnificada con la relajación de la competencia por nutrientes en conjunto con la exclusión de herbívoros (Capítulo I, este capítulo). Integrando estos resultados experimentales, este capítulo muestra que las interacciones biológicas negativas pueden desempeñar un papel más importante que el estrés abiótico en el establecimiento del límite inferior de plantas de marismas, llevando a un nicho efectivo más reducido que el fundamental. Dado lo común e intenso que puede ser el consumo de *Spartina* spp. por parte de *N. granulata*, y la generalidad del mayor consumo en las partes bajas a lo largo de la mayoría de las marismas del Atlántico sudoccidental (Capítulo I), es muy probable que estos resultados no sean sólo un fenómeno local.

Este capítulo contribuye al cada vez más extenso cuerpo de evidencias que muestra que los herbívoros pueden desempeñar un rol importante afectando la productividad de las marismas (ej. Costa *et al.* 2003, Kuijper *et al.* 2004, Silliman *et al.* 2005, Jefferies *et al.* 2006). Pero también aporta evidencia novedosa: los herbívoros no sólo pueden controlar la distribución de las plantas en las partes altas de la marisma (ej. Furbish y Albano 1994, Rand 2002), dejando el control del extremo inferior de la zonación a los factores físicos e interacciones de facilitación (ej. Bertness 1991b, Bertness y Leonard 1997), sino que también pueden participar fuertemente en el establecimiento del límite inferior de distribución de plantas de marisma.

Tabla II.1. Resultados del ANOVA de tres vías (altura de la marisma, nutrientes y herbivoría): peso seco de macollos vivos de *Spartina densiflora*.

Efecto	<i>gl</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Altura de la marisma (A)	2	8,71	200,65	< 0,001
Nutrientes (N)	1	6,92	159,49	< 0,001
Herbivoría (H)	1	0,39	8,97	< 0,01
A × N	2	1,09	25,06	< 0,001
A × H	2	< 0,01	0,01	0,99
N × H	1	0,02	0,46	0,5
A × N × H	2	0,01	0,16	0,85
Error	84	0,04		

Tabla II.2. Resultados del ANOVA de tres vías (ubicación en la planicie de marea, nutrientes y herbivoría): número de macollos vivos de *Spartina densiflora* en transplantes ubicados en la planicie de marea, 14 y 28 cm por debajo del límite inferior de la marisma.

Efecto	<i>gl</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Ubicación en la planicie (U)	1	1,17	0,43	0,51
Nutrientes (N)	1	20,06	7,37	< 0,01
Herbivoría (H)	1	157,36	57,78	< 0,001
U × N	1	2,42	0,89	0,35
U × H	1	28,02	10,29	< 0,01
N × H	1	5,65	2,07	0,16
U × N × H	1	2,06	0,76	0,39
Error	56	2,72		

Tabla II.3. Número de macollos vivos (promedio; error estándar: entre paréntesis) de *Spartina densiflora* en transplantes ubicados en la planicie de marea, 14 y 28 cm por debajo del límite inferior de la marisma. Esta tabla resume dos comparaciones: (1) efecto de los nutrientes luego de un año de iniciados los experimentos, entre los distintos niveles, y (2) efecto de eliminar la caja de exclusión en el nivel alto (la exclusión se quitó luego de finalizado el primer año). Letras iguales indican falta de diferencias significativas ($p > 0,05$) entre tratamientos luego de un año (mayúsculas), o entre años para el nivel alto (minúsculas).

Tratamiento	Al año		A los dos años
	28 cm	14 cm	14 cm
Con nutrientes	104 (12,6) ^B	175 (30,1) ^{B a}	3,8 (0,7) ^{b, c}
Sin nutrientes	95,4 (27,3) ^B	20,1 (8) ^{A b}	0,5 (0,3) ^c

Tabla II.4. Condiciones abióticas en los 5 puntos experimentales del gradiente altitudinal (promedio; error estándar: entre paréntesis). Letras iguales indican falta de diferencias significativas ($p > 0,05$) entre alturas, para un mismo factor abiótico.

Ubicación en el gradiente	Condiciones abióticas		
	Salinidad (PSU)	Amonio (μg por g de sedimento seco)	Potencial redox (mV)
Planicie de marea			
Nivel bajo	20,99 (1,12) ^a	2,10 (0,12) ^a	-24,83 (11,23) ^a
Nivel medio	27,51 (1,10) ^b	1,55 (0,18) ^{a, b}	86,54 (10,30) ^b
Marisma			
Límite con planicie	31,44 (1,70) ^b	0,82 (0,18) ^{b, c}	124,75 (17,01) ^b
Nivel bajo	32,54 (0,84) ^b	1,11 (0,17) ^{b, c}	277,78 (31,46) ^c
Nivel medio	39,12 (2,06) ^c	0,98 (0,07) ^c	320,25 (20,84) ^c

FIGURAS

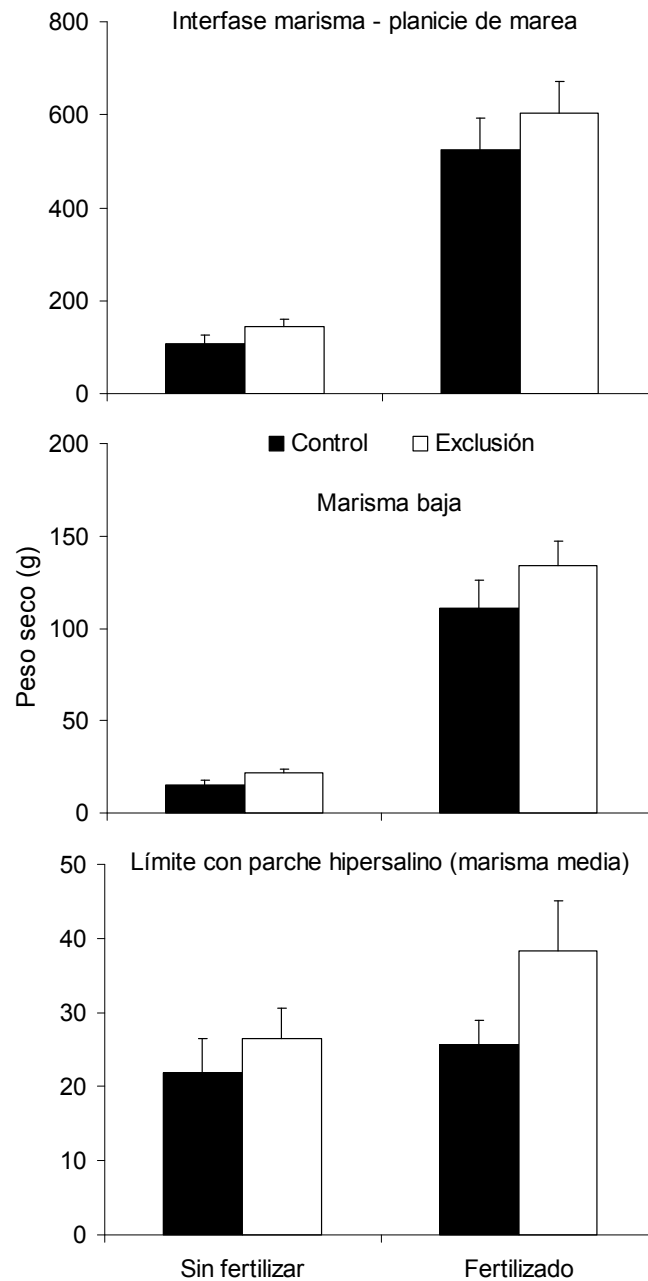


Fig. II.1: Biomasa viva (promedio + error estándar) de *Spartina densiflora* en el experimento manipulando la presencia de cangrejos y la disponibilidad de nutrientes en tres alturas distintas de la marisma. Nótese las diferencias de escala entre las tres alturas.

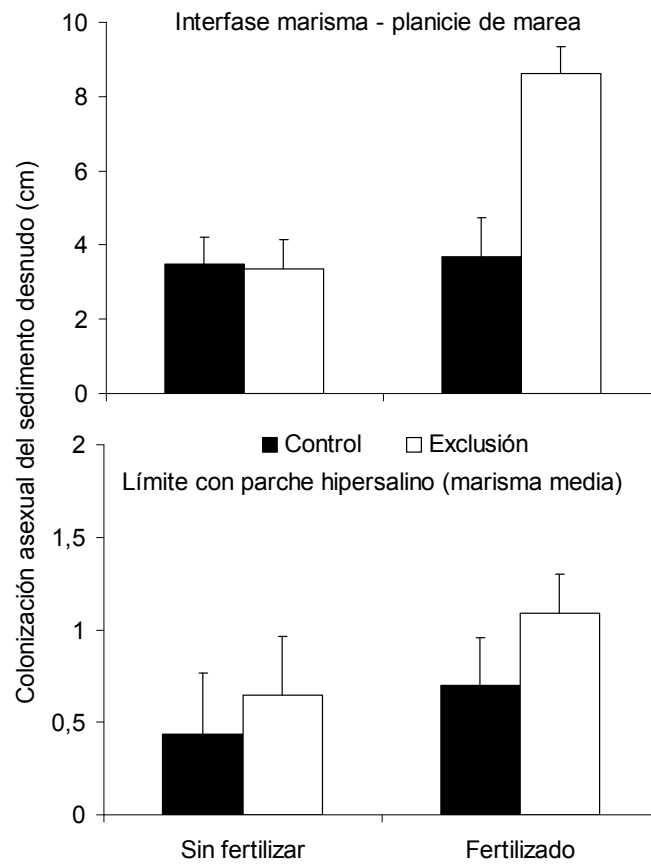


Fig. II.2: Colonización asexual (promedio + error estándar) de *Spartina densiflora* hacia zonas no vegetadas (planicie de marea en la marisma baja, y parches hipersalinos en la marisma media), en el experimento manipulando herbivoría y nutrientes. Nótese las diferencias de escala entre las dos alturas.

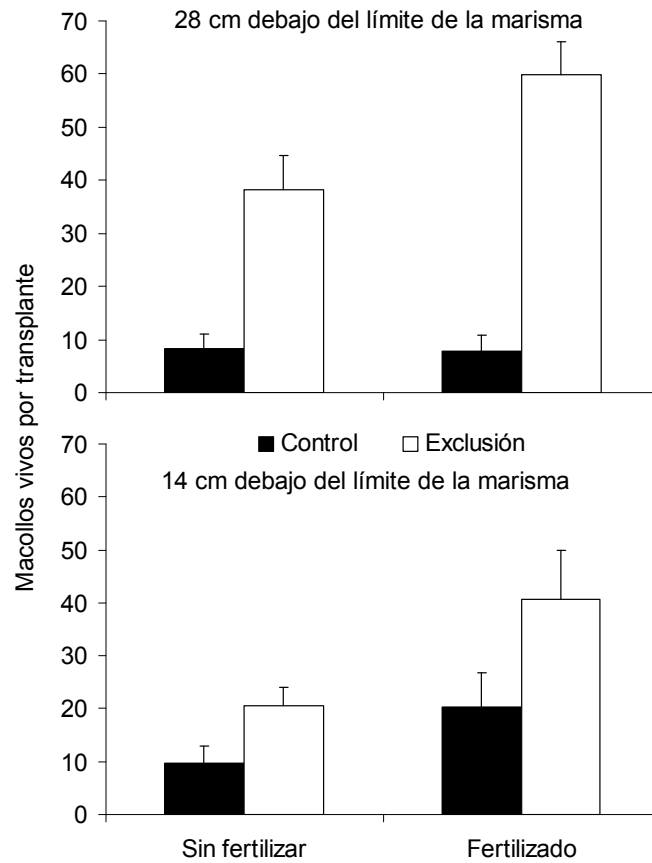


Fig. II.3: Número de macollos vivos (promedio + error estándar) por transplante de *Spartina densiflora*, ubicados en dos niveles distintos de la planicie de marea, provenientes de un experimento manipulando nutrientes y herbivoría.

CAPÍTULO III

Cambios en el patrón de lluvias afectan la herbivoría por cangrejos en una marisma del Atlántico sudoccidental

Este capítulo se encuentra publicado como:

Alberti, J., Montemayor, D., Álvarez, F., Méndez Casariego, A., Luppi, T., Canepuccia, A., Isacch, J. P., Iribarne, O. 2007. Changes in rainfall pattern affect crab herbivory rates in a SW Atlantic salt marsh. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **353**:126-133.

INTRODUCCIÓN

El uso de hábitat por las especies está influido por muchos factores bióticos o abióticos (Karr y Freemark 1983). Entre los factores bióticos se pueden encontrar ejemplos de competencia (ej. Robertson y Gaines 1986), predación (ej. Werner *et al.* 1983) e interacciones indirectas (ej. Wootton 1993). Por otra parte, entre los factores abióticos se encuentran la temperatura (ej. Garner *et al.* 1998), las lluvias (ej. Stenseth *et al.* 2002) y las inundaciones (ej. Bodmer 1990, Gasith y Resh 1999). Sin embargo, estos factores no actúan aislados; los factores bióticos y abióticos generalmente operan juntos para influir en el uso del hábitat (ej. Gasith y Resh 1999, Martin 2001, Lima *et al.* 2002). De hecho, ambos tipos de factores necesitan ser considerados en conjunto al analizar el funcionamiento y la organización de las comunidades (Dunson y Travis 1991). Al mismo tiempo, existe abundante información sobre uso y selección de hábitat en distintas especies, algo que podría estar afectado por cambios ambientales a gran escala. Más aún, se ha planteado la necesidad de considerar la posibilidad de nuevas interacciones o alteraciones en las ya existentes al analizar el cambio climático global (factores abióticos; Martin 2001, Klanderud 2005).

Una de las consecuencias del cambio climático global en algunas regiones del planeta es el aumento en la cantidad e intensidad de episodios muy lluviosos (ej. Argentina: Viglizzo *et al.* 1995, Berbery *et al.* 2006; Australia y Nueva Zelanda: Suppiah y Hennessy 1998, Plummer *et al.* 1999; Brasil: Collischonn *et al.* 2001), lo que potencialmente podría traer aparejado importantes impactos ecosistémicos (ej. Carpenter *et al.* 1992, Cornelissen *et al.* 2001). La lluvia es uno de esos factores que, directa o indirectamente, pueden afectar el uso de hábitat para ciertas especies (ej. Vickery y Rivest 1992, Fritz *et al.* 1996, Martin 2001). Indirectamente, puede

afectarlas, por ejemplo, promoviendo inundaciones, especialmente en humedales (ej. Gasith y Resh 1999, Garcia *et al.* 2001, Roshier *et al.* 2001), teniendo impactos positivos o negativos sobre una gran variedad de organismos (ej. Bodmer 1990, Leidy *et al.* 1992, Golladay *et al.* 1997, Canepuccia *et al.* 2007).

Durante las últimas cuatro décadas, en el centro-este de Argentina, la región pampeana, el régimen de lluvias ha sido más alto que el promedio histórico (Viglizzo *et al.* 1995, Berbery *et al.* 2006), con incrementos del 10 al 30% durante los últimos 50 años, y con un aumento asociado en la ocurrencia de períodos muy lluviosos (Berbery *et al.* 2006). En esta región, el régimen de lluvias se encuentra afectado cíclicamente por el fenómeno de El Niño, que causa incrementos en las precipitaciones desde el sur de Brasil al centro de Argentina (Viles y Goudie 2003), las que pueden llevar a niveles de agua mayores en estuarios asociados a lagunas, como la laguna costera de Mar Chiquita (Argentina, 37° 40' S; Reta *et al.* 2001, Canepuccia *et al.* 2007) y Lagoa dos Patos (Brasil, 32° 09' S; Garcia *et al.* 2001). En esta región, las marismas con fuertes aportes de agua dulce (como lagunas costeras y ríos), que podrían verse afectadas por lluvias e inundaciones, se encuentran dominadas por la planta *Spartina densiflora* (Isacch *et al.* 2006).

Estas marismas, y las planicies de marea adyacentes se encuentran también habitadas por el cangrejo cavador *Neohelice granulata* (Spivak *et al.* 1994, Iribarne *et al.* 1997). Este cangrejo relativamente grande (hasta 40 mm de ancho de caparazón; Spivak *et al.* 1994) se distribuye desde el sur de Brasil (23° S) hasta el norte de la Patagonia argentina (Golfo de San Matías, 41° S; Iribarne *et al.* 2003), en condiciones de salinidad que van de agua dulce (extremo norte de la Bahía Samborombón) a hipersalinos (ej. Bahía Blanca; Iribarne *et al.* 2005). Estos cangrejos son principalmente detritívoros en la planicie de marea y herbívoro-detritívoros en la marisma (ej. Iribarne

et al. 1997, Bortolus e Iribarne 1999), concentrando su efecto como herbívoros en las partes bajas de las marismas (Capítulo I). El análisis de isótopos estables confirmó que *Spartina* spp. es su principal fuente de alimentos (Botto *et al.* 2005). La herbivoría por cangrejos puede disminuir la biomasa de *S. densiflora* hasta en un 87% (Bortolus e Iribarne 1999). Sin embargo, observaciones preliminares sugieren que estos cangrejos utilizarían la marisma principalmente cuando está bajo agua (A. Méndez Casariego com. pers.). Por lo tanto, las preguntas a responder en este estudio fueron: (1) ¿cambió el comportamiento del régimen de lluvias en el área de Mar Chiquita durante el último siglo?, (2) ¿cómo afectan los cambios en el patrón de lluvias al área sumergida de la marisma de *S. densiflora*?, (3) ¿afecta la inundación (factor abiótico) al uso que hace *N. granulata* de la marisma?, (4) ¿promueve la inundación un aumento en el consumo de plantas por parte de los cangrejos?, y (5) ¿la herbivoría por cangrejos afecta a la supervivencia de las plantas? Para analizar estas preguntas se desarrollaron una serie de muestreos y experimentos en el estuario de la laguna costera de Mar Chiquita (una de las Reservas de la Biosfera de UNESCO; para más detaller, ver el primer párrafo de “Materiales y métodos” del capítulo I).

MATERIALES Y MÉTODOS

¿Cambió el comportamiento del régimen de lluvias en el área de Mar Chiquita durante el último siglo?

Dado que el cambio climático global puede afectar el régimen de lluvias en esta región (Viglizzo *et al.* 1995, Berbery *et al.* 2006), se estudió al comportamiento a largo plazo del régimen de precipitaciones. Para ello, se realizó un análisis de regresión lineal

simple (Zar 1999) entre el total de lluvias anual (transformación logarítmica) y los años. Los datos del total de lluvias anuales del último siglo (1900-2006) se obtuvieron del U.S. Department of Commerce, National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA), National Environmental Satellite, Data, and Information Service Office, National Climatic Data Center (<http://lwf.ncdc.noaa.gov/oa/climate/climatedata.html>), para la estación situada en Mar del Plata (37° 56' S; 57° 35' O). Esta ciudad se encuentra en la misma región costera pero 25 km al sur del sitio de estudio, y presenta el mismo nivel anual de precipitaciones que la cuenca de la laguna Mar Chiquita. Por lo tanto, esta información es una buena aproximación del régimen de lluvias en el sitio de estudio.

¿Cómo afectan los cambios en el patrón de lluvias al área sumergida de la marisma de *S. densiflora*?

Dado que períodos muy lluviosos pueden llevar a niveles de agua más altos en la laguna costera de Mar Chiquita (Reta *et al.* 2001), se evaluó si el área sumergida de la marisma de *S. densiflora* estaba relacionada con la ocurrencia de meses muy lluviosos. Para ello, el área de la marisma cubierta por agua se calculó analizando imágenes del satélite Landsat. Las imágenes analizadas fueron dos obtenidas con el sensor ETM+ (path-row 223-86: 19 de agosto de 2001 y 9 de diciembre de 2001), y 6 obtenidas con el sensor TM (path-row 223-86: 25 de marzo de 1997, 6 de octubre de 1998, 11 de enero de 2000, 16 de febrero de 2001, y 3 de febrero de 2002; path-row 224-86: marzo de 2000). Para determinar el área inundada de la marisma, se descartaron los pastizales y las zonas siempre cubiertas por agua. Luego se realizó una clasificación supervisada de las imágenes resultantes, seleccionando tres clases: agua, planicie de marea y vegetación (dominada por *S. densiflora*), se utilizó un algoritmo de máxima

verosimilitud. Después de eso, se analizó la firma espectral para cada clase y se confirmó que los rangos de reflectancia nunca se superpusieron entre las clases al menos para una de las bandas del Landsat (que los ambientes estuvieran consistentemente separados). Después de haber evaluado todo esto, se determinó el área de cada una de estas tres clases (agua, planicie de marea, marisma). Luego, se sumó el área de la laguna (agua) y la planicie de marea durante un período de no inundación (área total no vegetada). Finalmente, se restó este valor al área de la laguna expandida por la inundación, en otros períodos. La diferencia entre estos dos valores era el área de la marisma que se encontraba bajo agua. Se utilizó una regresión lineal simple para determinar si existía una relación entre las lluvias del mes anterior y el área sumergida de la marisma de *S. densiflora* (transformación logarítmica).

¿Afecta la inundación (factor abiótico) al uso que hace *N. granulata* de la marisma?

Las inundaciones pueden afectar fuertemente a ciertas especies (ej. Gasith y Resh 1999). Por lo tanto se decidió evaluar si las inundaciones afectaban la actividad de los cangrejos por medio de un muestreo utilizando trampas en el campo, realizado en noviembre y diciembre de 2005, y febrero de 2006. Con ese fin, se enterraron al ras del sedimento 18 botellas vacías (de 5 litros) en la marisma baja, dos semanas antes de juntar los datos por primera vez. Se eliminó la parte superior de las botellas y se las reemplazó con embudos para facilitar el entrapamiento de los cangrejos y dificultar su escape una vez cautivos. Además se realizaron pequeños hoyos en las paredes de las botellas para impedir que flotaran durante las mareas altas. Se removieron todos los cangrejos dentro de las trampas cada día previo al respectivo muestreo. Se contó el número de cangrejos por trampa (como estimador de actividad) el día posterior a la

menor marea alta de cuadratura del mes (la marisma baja no fue inundada) y el día posterior a la mayor marea alta de sicigia del mes (la marisma baja estuvo inundada por más de 7 horas). La actividad de los cangrejos en la marisma entre días con mareas altas máxima (inundación) y mínima (sin inundación) fue comparada utilizando el test de Mann-Whitney U (debido a la falta de normalidad; Conover 1980) para noviembre y diciembre de 2005 y el test de t (transformación logarítmica; Zar 1999) para febrero de 2006.

¿La inundación promueve un mayor consumo de plantas por parte de los cangrejos?

Las plantas de la marisma baja permanecen bajo agua más tiempo que las de la marisma media, y al mismo tiempo, *Spartina* spp. (plantas dominantes en las marismas del SO Atlántico; Isacch *et al.* 2006) puede ser muy consumida por los cangrejos (Capítulo I). Por lo tanto, se evaluó si la inundación aumenta las tasas de consumo de plantas. Para estudiar esto, primero se estudió si las tasas de consumo diferían entre alturas de la marisma, y luego se contrastó experimentalmente este patrón utilizando transplantes. Finalmente, se realizó un experimento para determinar si diferencias en el tiempo de inundación afectaban el consumo de plantas.

¿El consumo de plantas varía con la altura de la marisma?

Primero se realizó un muestreo para establecer si las tasas de consumo variaban con la altura de la marisma (media y baja). Las tasas de consumo se determinaron como el porcentaje de hojas comidas por macollo (Rand 1999, 2002, 2004, Capítulo I), partiendo de macollos inicialmente sin signos de consumo previo. Se consideraron hojas comidas a aquellas sin su extremo terminal de la lámina (el consumo por cangrejos, en promedio, remueve el 20% de la biomasa de la hoja; datos no publicados). Se marcaron

50 macollos sin signos de consumo en sus hojas vivas en cada una de las dos alturas de la marisma, y al día siguiente se registró el porcentaje de hojas comidas por macollo. Los datos provenientes de una misma altura de la marisma (media o baja) se promediaron para evitar pseudoréplicas (Hulbert 1984), quedando así un solo dato por día y por altura. Este procedimiento se repitió 19 días distintos (marcando macollos distintos cada vez) durante el verano de 2006, y se consideraron los promedios de los distintos días como réplicas. Dado que la actividad de los cangrejos es muy dependiente de la altura de la marea (obs. pers.), pero muy variable en el tiempo (A. Méndez Casariego, com. pers.), consideramos preferible tomar a los días como réplicas para evitar que los resultados fueran el producto de algún día “anómalo”. Luego, se compararon las tasas promedio de consumo entre las dos alturas de la marisma utilizando un test de t para muestras apareadas (transformación logarítmica; Zar 1999; los promedios de un mismo día, para cada altura, fueron considerados un par).

Para evaluar experimentalmente este patrón, se transplantaron 20 unidades de *S. densiflora* ($10 \times 10 \times 30$ cm; incluyendo así la mayor parte del sistema subterráneo de esta planta en esta marisma; P. Daleo com. pers.) a dos alturas distintas de la marisma baja. Luego se registró el porcentaje de hojas comidas en un macollo elegido al azar por réplica después de 20 días ($n = 10$ por zona). Los trasplantes fueron extraídos de la marisma media, y no mostraron diferencias en el porcentaje de hojas comidas por macollo entre los trasplantes reubicados en el mismo lugar y las unidades no manipuladas. Debido a la falta de normalidad, las posibles diferencias en el consumo entre las dos alturas se contrastaron con un test de Mann-Whitney U (Conover 1980).

¿Las tasas de consumo se ven afectadas por el tiempo de inundación?

Para evaluar si las diferencias en el consumo entre las dos alturas fueron producto de diferencias en el tiempo que permanecieron bajo agua (lo que afectaría a las

tasas de consumo), y no debido a diferencias en las condiciones abióticas o en las densidades de cangrejos, se realizó un segundo experimento con dos tratamientos: (1) plantas sumergidas, y (2) plantas no sumergidas. Se transplantaron nuevas unidades de *S. densiflora* (30 cm de diámetro × 30 cm de altura) dentro de recipientes de plástico (40 cm de diámetro × 70 cm de alto; un trasplante por recipiente). En ambos casos, la superficie sobrante en el fondo de los recipientes se completó con barro de la misma zona de los trasplantes hasta alcanzar su nivel (30 cm), y luego se introdujeron 8 cangrejos adultos elegidos al azar, alcanzando densidades similares a las que comúnmente se observan en la marisma (Iribarne *et al.* 1997, Botto *et al.* 2005, Capítulo I). Se marcaron 10 macollos por trasplante sin signos de consumo en sus hojas vivas, y luego se llenó con agua (proveniente del canal de marea más cercano) hasta el tope al recipiente del tratamiento de plantas sumergidas. En el tratamiento de plantas no sumergidas se agregó agua justo hasta cubrir el sedimento. Cuatro días después, se cuantificó y promedió el porcentaje de hojas comidas por macollo para evitar pseudorréplicas. Este procedimiento se repitió cada cuatro días durante un mes ($n = 8$; diferentes trasplantes cada vez), y cada período de cuatro días fue considerado como una réplica. Debido a que la actividad de los cangrejos es muy variable en el tiempo (A. Méndez Casariego, com. pers.) y a que se trataba de un experimento de corta duración, consideramos preferible tomar a los días como réplicas para evitar que los resultados fueran el producto de algún día “anómalo”. Durante todo el experimento, los recipientes fueron dejados en el campo sobre el sedimento, junto a plantas no manipuladas de la marisma. Finalmente, se comparó el porcentaje promedio de hojas comidas por macollo entre los dos tratamientos (plantas sumergidas y no sumergidas; $n = 8$) por medio de un test de t para muestras apareadas (Zar 1999).

¿La herbivoría por cangrejos afecta a la supervivencia de las plantas?

Dado que, en condiciones particulares, la herbivoría por *N. granulata* puede afectar fuertemente la supervivencia de *S. densiflora* (Bortolus e Iribarne 1999), se decidió evaluar experimentalmente (usando transplantes) si los aumentos en las tasas de consumo asociadas con mayores frecuencias de inundación podrían afectar la supervivencia de las plantas. Se transplantaron 5 nuevas unidades a las dos alturas de la marisma baja previamente mencionadas, y se marcaron aleatoriamente 10 macollos vivos en cada una de ellas. Después de dos meses se contó el número de macollos vivos de los 10 previamente marcados, en cada transplante. La existencia de diferencias en el número de macollos vivos entre las dos zonas fue evaluada utilizando un test de *t* (Zar 1999). Un experimento preliminar no mostró diferencias en la mortalidad de macollos entre unidades transplantadas al mismo lugar y unidades no manipuladas ($U = 10, n = 10, p > 0,6$).

RESULTADOS

¿Cambió el comportamiento del régimen de lluvias en el área de Mar Chiquita durante el último siglo?

Durante el último siglo se han incrementado las precipitaciones anuales en el área de estudio ($r^2 = 0,2, F = 24,6, p < 0,001, n = 106$, Fig. III.1), con una gran variabilidad interanual. Las precipitaciones anuales en esta región pasaron de una media de 751 mm (desvío estándar = 173) durante el período de 1900 a 1950, a una media de 934 mm (desvío estándar = 213) durante el período de 1951 a 2006. Aunque el rango de lluvia anual permaneció relativamente constante entre los dos períodos, sí hubo un

aumento, tanto en los valores mínimos (de 396 mm a 588 mm), como en los máximos (de 1231 mm a 1826 mm), mostrando la ocurrencia de períodos más lluviosos.

¿Cómo afectan los cambios en el patrón de lluvias al área sumergida de la marisma de *S. densiflora*?

El área inundada de la marisma de *Spartina densiflora* fue mayor en aquellos meses con mayores precipitaciones ($r^2 = 0,84$, $F = 32,9$, $p < 0,05$, $n = 8$; Fig. III.2).

¿Afecta la inundación (factor abiótico) al uso que hace *N. granulata* de la marisma?

El día con la marea de sicigia más alta del mes, el promedio de cangrejos por trampa (un estimador de la actividad de los cangrejos; en noviembre: 14, error estándar, EE = 2,58; en diciembre: 4,83, EE = 1,14; en febrero: 4, EE = 1,06) fue casi 23, 29 y 2,7 veces más alto (noviembre, diciembre y febrero, respectivamente) que el día con la menor marea alta de cuadratura del mes (noviembre: 0,61, EE = 0,2, $Z = 5,15$, $n = 36$, $p < 0,001$; diciembre: 0,17, EE = 0,04, $Z = 5,03$, $n = 36$, $p < 0,001$; febrero: 1,5, EE = 0,33, $t = 2,52$, $gl = 34$, $p < 0,05$).

¿La inundación promueve un mayor consumo de plantas por parte de los cangrejos?

¿El consumo de plantas varía con la altura de la marisma?

Las tasas de consumo diario fueron 2,5 veces mayores en las partes más bajas de la marisma baja (t apareado = 4,75, $gl = 18$, $p < 0,001$; Fig. III.3). Cuando se utilizaron transplantes para contrastar experimentalmente este patrón, después de 20 días, aquellos

movidos a las zonas más bajas de la marisma fueron comidos casi dos veces más que aquellos movidos a mayores alturas ($Z = 2,89$, $n = 40$, $p < 0,01$; Fig. III.3).

¿Las tasas de consumo se ven afectadas por el tiempo de inundación?

El experimento de inundación artificial mostró que cuando los cangrejos estuvieron 4 días bajo el agua junto con *S. densiflora*, ellos consumieron a estas plantas 3 veces más que cuando no estuvieron sumergidas (t apareado = 6,95, $gl = 7$, $p < 0,001$; Fig. III.3).

¿La herbivoría por cangrejos afecta a la supervivencia de las plantas?

Como con las tasas de consumo, la mortalidad de macollos en las zonas más bajas de la marisma (promedio = 5, EE = 0,71) fue casi el doble que en las zonas intermedias (promedio = 2,6, EE = 0,51; $t = 2,75$, $gl = 8$, $p < 0,05$).

DISCUSIÓN

Los resultados de este capítulo muestran que las precipitaciones en la zona costera norte de Argentina se han estado incrementando con la consecuente ocurrencia de períodos más lluviosos. Los períodos muy lluviosos promueven mayores tiempos de inundación en las marismas de *Spartina densiflora* en Mar Chiquita. A su vez, las inundaciones afectan el uso que hacen los cangrejos de la marisma, dado que son más activos cuando ésta se encuentra bajo agua, lo que lleva a mayores tasas de consumo de plantas y finalmente a un incremento en la mortalidad de macollos.

El cambio climático puede promover una cascada de interacciones

Una de las consecuencias del cambio climático global es la alteración de los regímenes de precipitaciones, con descensos en algunas regiones (ej. algunas zonas de Australia: Suppiah y Hennessy 1998; España: de Luís *et al.* 2000, Roshier *et al.* 2001) e incrementos importantes en otras (ej. Argentina: Viglizzo *et al.* 1995, Berbery *et al.* 2006; parte de Australia y Nueva Zelanda: Suppiah y Hennessy 1998, Plummer *et al.* 1999; Brasil: Collischonn *et al.* 2001). A lo largo de los últimos 40 años, las precipitaciones anuales en la región pampeana han ido aumentando por sobre la media histórica (Viglizzo *et al.* 1995, Berbery *et al.* 2006; este estudio), y este patrón está fuertemente asociado con la ocurrencia de períodos muy lluviosos (ver la Fig. 5.6 en Berbery *et al.* 2006). Estos períodos lluviosos promueven inundaciones más prolongadas en marismas costeras (ej. Canepuccia *et al.* 2007, este estudio), principalmente en aquellas asociadas a fuertes descargas de agua dulce, como en el área de estudio. Los eventos de El Niño también afectan al régimen de precipitaciones, causando aumentos y caídas en las lluvias, desde el sur de Brasil al centro de Argentina (Viles y Goudie 2003, Berbery *et al.* 2006). Independientemente de la causa que lleve a aumentos en las precipitaciones, los resultados de este capítulo también muestran que esos períodos más húmedos están asociados con niveles de agua mayores en ciertas marismas estuariales (laguna costera de Mar Chiquita, un patrón también observado en otros humedales: ej. Gasith y Resh 1999, Collischonn *et al.* 2001, Garcia *et al.* 2001, Roshier *et al.* 2001).

Sin embargo, los efectos de los aumentos en las precipitaciones no se restringen a los efectos directos causados por las variaciones en el nivel del agua. Existen también numerosos efectos indirectos sobre las interacciones biológicas. Las inundaciones (ya sean periódicas o no) pueden afectar a las distintas especies en formas muy variadas, como incrementando la importancia de la competencia y la predación (ej. Gasith y Resh

1999), el uso de hábitat (ej. Bodmer 1990, Garcia *et al.* 2001), la selección de dieta (ej. Bodmer 1990), la diversidad de especies (ej. Leidy *et al.* 1992), el tamaño poblacional (ej. Golladay *et al.* 1997) y los límites de zonación (ej. Connell 1972, Lenssen y de Kroon 2005), entre otros. Las inundaciones también pueden afectar la diversidad y promover la mortalidad de árboles en bosques, a través de cascadas de interacciones biológicas (Terborgh *et al.* 2001, 2006; aunque estos resultados fueron recientemente cuestionados por White 2007). Los resultados de muestreos y experimentos mostraron que las inundaciones afectaron el uso de la marisma por *Neohelice granulata*, dado que durante los períodos sin inundación, su actividad en la marisma permanece muy baja, pero cuando el agua cubre la marisma, el movimiento de los cangrejos aumenta dramáticamente. Este aumento en la actividad de los cangrejos se encontró asociado a aumentos en su comportamiento herbívoro, con mayores tasas de consumo sobre *S. densiflora*. Como consecuencia de estas mayores tasas de consumo, se produjo un aumento en la mortalidad de macollos de *S. densiflora*, coincidiendo con resultados previos (Bortolus e Iribarne 1999, Bortolus *et al.* 2004, Capítulo I). Las inundaciones también pueden promover la mortalidad de *S. densiflora* por medio de aumentos en la anoxia en períodos de un año (Castillo *et al.* 2000). Sin embargo, al unir los experimentos de corto plazo (dos meses), con el hecho de que las lluvias no son constantes a lo largo del año (Berbery *et al.* 2006), sugiere un papel más importante de la herbivoría que la anoxia en los aumentos en la mortalidad de macollos de *S. densiflora*.

La importancia de considerar factores bióticos y abióticos

Se ha sugerido que, como consecuencia del cambio climático, el rango de distribución de las especies a lo largo de gradientes climáticos seguirá a los cambios en

el clima, como consecuencia de sus tolerancias fisiológicas (ej. Harte y Shaw 1995, Root y Schneider 1995). Sin embargo, los factores bióticos y abióticos pueden interactuar fuertemente para influir sobre la elección del hábitat, y por lo tanto, se debe prestar considerable atención a la posibilidad de surgimiento de nuevas interacciones bióticas o cambios en las que ya existen al analizar el efecto del cambio climático (Martin 2001, Klanderud 2005). En conjunto, los resultados revelaron que aumentos en el régimen de precipitaciones podrían disparar una cascada de interacciones bióticas y abióticas que finalmente lleven a un incremento en la mortalidad de las plantas de marisma. Estos resultados aportan más evidencias de que los factores bióticos y abióticos operan comúnmente juntos, y que considerar a ambos es esencial para poder predecir correctamente las consecuencias de cambios en las condiciones que controlan la organización de las comunidades (ej. Gasith y Resh 1999, Martin 2001, Lima *et al.* 2002, Klanderud 2005).

FIGURAS

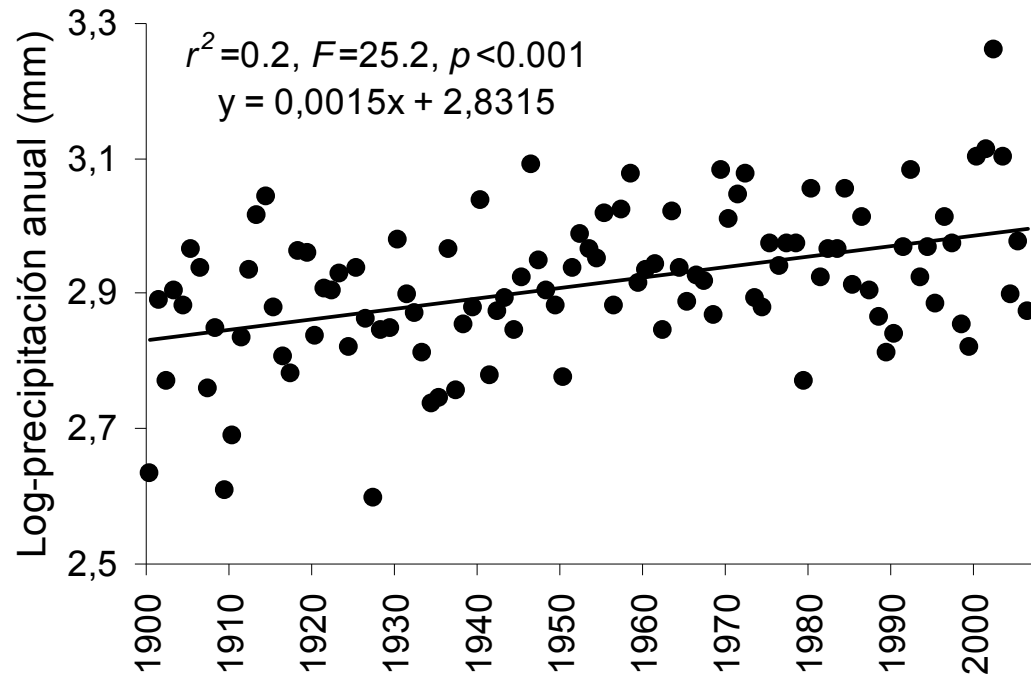


Fig. III.1: Comportamiento anual de las precipitaciones durante el último siglo (1900-2006). Regresión entre las precipitaciones anuales (en mm; transformación logarítmica) y los años.

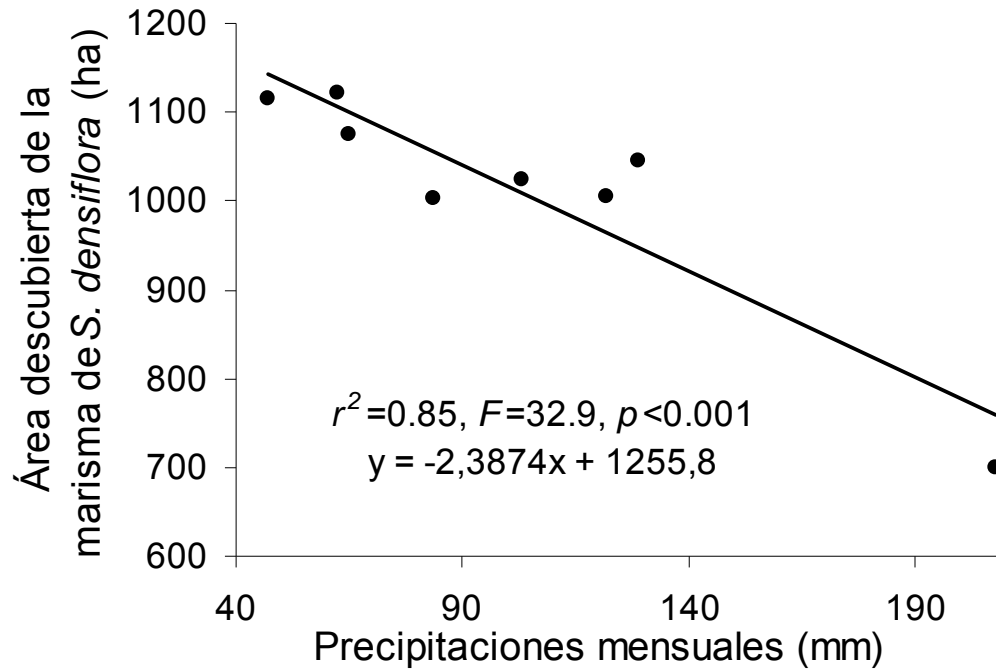


Fig. III.2: Regresión entre las lluvias totales mensuales (en mm) y el área de las marismas de *Spartina densiflora* no inundada (en ha).

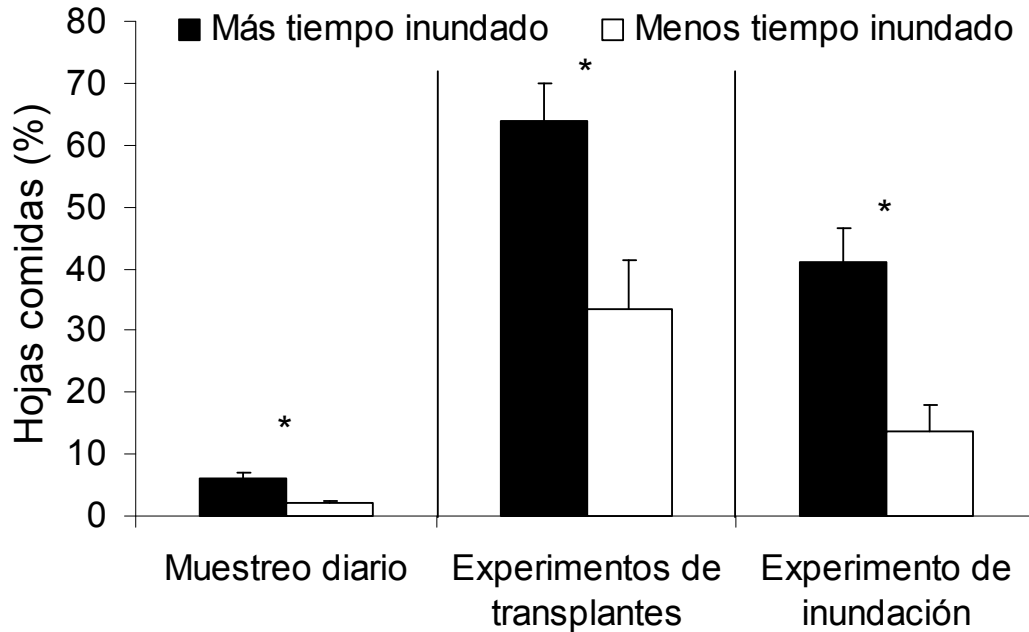


Fig. III.3: Porcentaje de hojas comidas por macollo de *Spartina densiflora* en dos frecuencias diferentes de inundación, para un muestreo y dos experimentos distintos. Muestreo diario: tasas de consumo diario a dos alturas de la marisma baja (baja = más tiempo inundada; media = menos tiempo inundada). Trasplantes: datos del consumo en trasplantes movidos a esas dos alturas de la marisma baja, luego de 20 días. Inundación artificial: datos del consumo obtenidos en ciclos de 4 días, en trasplantes movidos a recipientes con (inundado) y sin agua (no inundado). Las barras representan la media + el error estándar, los datos son previos a las transformaciones y los asteriscos denotan diferencias significativas ($p < 0,05$) entre las dos condiciones de inundación.

CAPÍTULO IV

Bioturbación y herbivoría por cangrejos, en instancias pre y post germinación, reducen la colonización sexual en parches de sedimento desnudo en marismas

INTRODUCCIÓN

La colonización del espacio es un paso clave en el desarrollo de las comunidades, ya que durante una sucesión, las especies colonizadoras pueden tener efectos positivos, neutros, negativos o combinados sobre las siguientes (Connell y Slatyer 1977). En los casos de las interacciones negativas, éstas se suelen dar por una fuerte competencia por el espacio (ej. Greene *et al.* 1983, Walker y Chapin 1986). Por otro lado, en los casos con predominio de interacciones positivas, los primeros en colonizar las superficies desnudas facilitan el establecimiento de muchas otras especies que de otra manera no podrían soportar esos niveles de estrés (salinidad: Bertness 1991a; nutrientes: Walker *et al.* 2003; herbivoría: Harris *et al.* 1984). Sin embargo, ciertos factores biológicos y físicos pueden afectar a este proceso retrasando el desarrollo de las comunidades. Por ejemplo, la herbivoría sobre plantas colonizadoras, que tienen efectos positivos sobre otras especies, retrasa una sucesión primaria luego de una erupción volcánica (Fagan y Bishop 2000). Asimismo, procesos de ingeniería ecosistémica (*sensu* Jones *et al.* 1994), como la bioturbación causada por camarones, pueden reducir el establecimiento de pastos marinos, retrasando de esta manera la expansión de una especie invasora (Dumbauld y Wyllie-Echeverria 2003).

En las marismas, las especies pioneras que colonizan las superficies desnudas (generalmente por semillas; ej. Bertness y Ellison 1987, Bertness *et al.* 1992, Pennings y Bertness 2001) suelen desempeñar un rol clave en la dinámica de esas zonas ya que facilitan el establecimiento de las competidoras dominantes, llevando así al cierre definitivo de esos parches (ej. Bertness 1991a, Bertness y Hacker 1994, Pennings y Bertness 2001). Sin embargo, este proceso puede verse afectado por la ingeniería ecosistémica, que puede participar intensamente en el funcionamiento de las marismas;

cangrejos cavadores pueden aumentar la producción de las macrófitas dominantes (Bertness 1985, Daleo *et al.* 2007), mientras que en otras marismas pueden aumentar las tasas de erosión (Perillo e Iribarne 2004) al igual que ciertos poliquetos (Paramor y Hughes 2004) que también pueden frenar la colonización de planicies de marea (Paramor y Hughes 2005). Por otra parte, evidencias recientes muestran que la herbivoría en marismas puede tener mucha relevancia (ej. Silliman y Bortolus 2003, Kuijper y Bakker 2005), y ser de fundamental importancia en el mantenimiento y expansión de las zonas no vegetadas (ej. Silliman *et al.* 2005, Jefferies *et al.* 2006).

Particularmente, las marismas del Atlántico sudoccidental se encuentran principalmente vegetadas por *Spartina densiflora*, *Spartina alterniflora*, y *Sarcocornia perennis* (Isacch *et al.* 2006). En algunas de ellas, la presencia de *S. perennis* es esencial para el establecimiento de *S. densiflora* (Capítulo V). En estas marismas, el cangrejo cavador *Neohelice granulata* es el principal herbívoro, siendo capaz de reducir la biomasa aérea de *S. densiflora* en más de un 87% (Bortolus e Iribarne 1999). Este cangrejo es a su vez, un importante bioturbador, capaz de remover hasta $2,4 \text{ kg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ de sedimento de la marisma para la creación y el mantenimiento de sus cuevas (Iribarne *et al.* 1997). A su vez, esa actividad puede tener efectos positivos o negativos sobre las plantas, dependiendo del contexto. En la laguna costera de Mar Chiquita, oxigenan el sedimento, facilitando la colonización de las raíces de *S. densiflora* por parte de hongos micorrízicos, finalmente llevando a un incremento en la productividad de la planta (Daleo *et al.* 2007). Sin embargo, en Bahía Blanca, aumentan las tasas de crecimiento de los canales de marea, acelerando la erosión de una marisma de *S. perennis* (Escapa *et al.* 2007).

En este marco, el objetivo general de este capítulo fue evaluar el impacto de la herbivoría y bioturbación por *N. granulata* en el reclutamiento y supervivencia de

plántulas de *S. perennis*. Puntualmente, las preguntas que se respondieron en este capítulo fueron: (1) ¿la presencia de cangrejos reduce la cantidad de plántulas de *S. perennis*?, (2) ¿el efecto es pre-germinación o post-germinación?, (3) ¿el enterramiento de semillas puede ser un factor importante del efecto pre-germinación?, y (4) ¿la herbivoría sobre plántulas de hasta un año de edad explica la mortalidad post-germinación?

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitios de estudio

Este capítulo fue realizado entre abril de 2004 y agosto de 2008, en dos marismas de la laguna costera de Mar Chiquita (37° 29' a 37° 46' S), y una del estuario de Bahía Blanca (38° 41' a 39° 30' S). Estas marismas son inundadas irregularmente (10 a 15 veces por mes), y se caracterizan por la presencia de vegetación halófila, dominada por *Spartina densiflora* y *Sarcocornia perennis* (Isacch *et al.* 2006). Ambos sitios están densamente poblados por el cangrejo cavador *Neohelice granulata* (Bortolus e Iribarne 1999, Iribarne *et al.* 2005). En ambos sitios se encuentran áreas de la planicie de marea siendo colonizadas por parches circulares de *S. perennis*.

¿La presencia de cangrejos reduce la cantidad de plántulas de *S. perennis*?

N. granulata es un importante herbívoro en las marismas del Atlántico sudoccidental (Bortolus e Iribarne 1999, Capítulo I), y a la vez puede tener un fuerte impacto como bioturbador (Iribarne *et al.* 1997, Daleo *et al.* 2007, Escapa *et al.* 2007). Por lo tanto, se decidió evaluar si la exclusión de cangrejos llevaba a un aumento en la densidad de plántulas de *S. perennis*. Para ello, luego de que las semillas de *S. perennis*

fueron naturalmente liberadas por las plantas (abril), se establecieron 10 unidades de 50 × 50 cm en dos marismas de Mar Chiquita, y 20 unidades en Bahía Blanca, todas ellas desprovistas de cobertura vegetal. En cada uno de estos tres lugares, a la mitad de las unidades se las asignó al tratamiento Control (sin manipuleo), y a la otra mitad al tratamiento de Exclusión ($n = 5$ por tratamiento en las dos marismas de Mar Chiquita y $n = 10$ por tratamiento en Bahía Blanca). Los tratamientos de exclusión de cangrejos fueron rodeados con cerramiento plástico (50 × 50 × 40 cm; tamaño de malla: 1 cm). Los demás herbívoros invertebrados presentes en las marismas podían pasar libremente a través de la malla (A. Canepuccia com. pers.). Luego de 4 meses (agosto) se contó el número de plántulas de *S. perennis* por unidad, y finalmente, para cada lugar, se comparó el número de plántulas por tratamiento utilizando un test de t para varianzas desiguales (aproximación de Welch t_c ; Zar 1999). El t_c es igual al valor del t cuando el tamaño de la muestra es el mismo en cada grupo, pero los grados de libertad disminuyen a medida que las diferencias en las varianzas entre los dos grupos aumentan (Zar 1999).

¿El efecto es pre-germinación o post-germinación?

El efecto negativo de los cangrejos sobre la abundancia de plántulas puede ser tanto pre- como post-germinación. Para tratar de elucidar esta cuestión, al año siguiente se realizó un nuevo experimento en una de las marismas de Mar Chiquita. En este caso, luego de la liberación de las semillas se establecieron 20 unidades de 50 × 50 cm sin cobertura vegetal, las que fueron asignadas al azar a los siguientes tratamientos ($n = 5$ en todos los casos): (1) Exclusión post-dispersión (la entrada de cangrejos fue impedida al igual que en el experimento anterior, y las cajas fueron puestas justo después de que las semillas fueron liberadas), (2) Exclusión post-germinación (igual que el tratamiento

anterior, salvo que las exclusiones fueron puestas inmediatamente después de la primera observación de semillas germinando), (3) Control de caja (como las exclusiones pero con tres laterales, y fueron puestas al mismo tiempo que las exclusiones post-dispersión), y (4) Control (unidades no manipuladas). Nuevamente en agosto se contó el número de plántulas de *S. perennis* por unidad, y finalmente, se lo comparó entre tratamientos utilizando un ANOVA (transformación logarítmica; Zar 1999). De aquí en adelante, se utilizó el test de Tuckey para los contrastes *a posteriori*, cuando se encontraron resultados significativos utilizando el ANOVA (Zar 1999).

¿El enterramiento de semillas puede ser un factor importante del efecto pre-germinación?

El enterramiento de semillas es un mecanismo por el cual los organismos bioturbadores pueden afectar la densidad de plántulas (Paramor y Hughes 2005). Para evaluar si el enterramiento podría ser un factor que disminuyese la disponibilidad de semillas en la superficie se realizó un experimento utilizando micro esferas de vidrio en una marisma de Mar Chiquita. Luego de la liberación de las semillas se establecieron 15 unidades de 50 × 50 cm sin cobertura vegetal, las que fueron asignadas al azar a los siguientes tratamientos ($n = 5$ en todos los casos): (1) Exclusión (la entrada de cangrejos fue impedida al igual que en el experimento anterior), (2) Control de caja (como las exclusiones pero con tres laterales), y (3) Control (unidades no manipuladas). Sobre la superficie de cada una de las unidades de los tres tratamientos se distribuyeron uniformemente 65 g de micro esferas de vidrio de un tamaño y peso cercano a los de las semillas (esferas: 0,575 mm de diámetro, desvío estándar, DE: 0,076 y 2,281 mg, DE: 0,269; semillas: 0,988 mm, DE: 0,052 y 0,969 mg, DE: 0,043). En agosto se tomaron muestras de sedimento superficial (0,5 cm de profundidad, 5 cm de diámetro) de cada

una de las unidades. En cada una de ellas se contó el número de micro esferas (con el uso de lupa, luego de tamizar las muestras), y finalmente, se lo comparó entre tratamientos utilizando un ANOVA (Zar 1999).

¿La herbivoría sobre plántulas de hasta un año de edad explica la mortalidad post-germinación?

Con el fin de determinar si la herbivoría por cangrejos podría reducir la supervivencia de plántulas de *S. perennis* de hasta un año de edad se realizó un experimento con transplantes y exclusiones en una marisma de Mar Chiquita. En una zona alta adyacente se seleccionaron 40 plantas de *S. perennis* de aproximadamente un año de edad, las que fueron asignadas a los siguientes tratamientos ($n = 10$ en todos los casos): (1) Control (plantas no manipuladas), (2) Control de transplante (plantas transplantadas al mismo lugar), (3) Con cangrejos (plantas transplantadas a zonas no vegetadas del área de estudio), y (4) Exclusión (plantas transplantadas a zonas no vegetadas del área de estudio dentro de exclusiones como las descritas en el primer experimento). Los transplantes ($10 \times 10 \times 10$ cm) fueron extraídos cuidadosamente utilizando una pala de jardinería. El experimento se realizó en abril y duró dos semanas, incluyendo en ese período las mareas de sicigia (ya que los cangrejos consumen plantas principalmente cuando están bajo agua; Capítulo III). Al finalizar el experimento se midió la altura máxima y el número de ramas de todas las plantas de los distintos tratamientos. La hipótesis nula de falta de diferencias significativas en la altura máxima y el número de tallos por planta entre los distintos tratamientos se evaluó utilizando ANOVAs (Zar 1999; uno por variable dependiente).

RESULTADOS

¿La presencia de cangrejos reduce la cantidad de plántulas de *S. perennis*?

Los experimentos de exclusión de *Neohelice granulata* mostraron que la presencia de cangrejos redujo la cantidad de plántulas de *Sarcocornia perennis* en un 60% en Bahía Blanca, y entre un 90% y un 95% en Mar Chiquita (respectivamente, $t_c = 2,8$, $gl = 16$, $p < 0,05$; $t_c = 4,2$, $gl = 4$, $p < 0,05$; $t_c = 5,66$, $gl = 4$, $p < 0,01$; Fig. IV.1).

¿El efecto es pre-germinación o post-germinación?

Las exclusiones realizadas inmediatamente después de la dispersión de semillas e inmediatamente después de la emergencia de las primeras plántulas, mostraron que los cangrejos tienen un efecto negativo sobre *S. perennis*, tanto en instancias pre- como post-germinación. Las exclusiones de *N. granulata* iniciadas inmediatamente después de la dispersión de las semillas presentaron el máximo de plántulas, y las exclusiones posteriores a la germinación de las primeras semillas tuvieron un 62% menos. El mínimo de plántulas se observó en los tratamientos a los que siempre tuvieron acceso los cangrejos (control y control de caja), que mostraron, respectivamente, un 95% y un 88% menos que los dos tratamientos antes mencionados ($F_{3, 16} = 21,72$, $p < 0,001$; Fig. IV.2).

¿El enterramiento de semillas puede ser un factor importante del efecto pre-germinación?

La presencia y actividad bioturbadora de los cangrejos redujo fuertemente la disponibilidad de micro esferas en superficie. En promedio, las unidades con libre acceso de cangrejos (control y control de caja) presentaron un 56% menos de micro

esferas de vidrio que las exclusiones (respectivamente, 2396, error estándar, EE: 665; 1974, EE: 658; 4927, EE: 641; $F_{2, 12} = 5,95, p < 0,05$).

¿La herbivoría sobre plántulas de hasta un año de edad explica la mortalidad post-germinación?

El experimento de trasplantes mostró que la herbivoría por cangrejos puede afectar fuertemente al desempeño de las plantas de hasta un año de edad. Los trasplantes que entraron en contacto con los cangrejos, durante tan sólo 15 días, presentaron una reducción del 63% en su altura máxima y del 83% en el número de tallos, con respecto a aquellos que estuvieron ubicados dentro de exclusiones (respectivamente, $F_{3, 36} = 4,16, p < 0,05$; $F_{3, 36} = 14,89, p < 0,001$; Fig. IV.3). De hecho, al finalizar este experimento, 9 de los 10 trasplantes dentro de las exclusiones estaban vivos, mientras que sólo sobrevivieron 3 de los 10 que no tenían exclusión.

DISCUSIÓN

Los resultados de este capítulo muestran que tanto la bioturbación como la herbivoría por cangrejos (*Neohelice granulata*) pueden reducir dramáticamente la germinación y posterior supervivencia de *Sarcocornia perennis*. El mecanismo de control que ejercen los cangrejos en la reproducción sexual de *S. perennis* está dado en instancias pre-germinación, al menos en parte, por el enterramiento causado durante el mantenimiento de sus cuevas. Pero también existe un control post-germinación, en el que probablemente también participe la bioturbación, pero además la herbivoría, que es capaz de reducir fuertemente el éxito de plantas de, al menos, hasta un año de edad. El estudio de estos procesos es de vital importancia para entender el funcionamiento de las

marismas ya que: (1) muchas de ellas están habitadas por organismos bioturbadores (Bertness 1985, Paramor y Hughes 2004, Iribarne *et al.* 2005, Jefferies *et al.* 2006), y (2) las plantas pioneras (como *S. perennis*) son un eslabón fundamental en la dinámica de los parches generados por disturbio (ej. Bertness y Ellison 1987), dado que suelen reducir los niveles de estrés, permitiendo así el curso de las sucesiones (Bertness 1991a, Pennings y Bertness 2001).

Bioturbadores y sus potenciales efectos sobre la reproducción sexual en plantas de marismas

Muchas marismas alrededor del mundo están habitadas por diferentes bioturbadores. En el norte de Europa se destaca la presencia del poliqueto *Nereis diversicolor*, quién participa activamente en la muerte y erosión de marismas de *Salicornia* spp. (Paramor y Hughes 2004; aunque estos resultados fueron puestos en duda por Morris *et al.* 2004), y se ha sugerido que puede frenar la colonización de espacios no vegetados por medio del enterramiento de semillas (Paramor y Hughes 2005). En Canadá, en la búsqueda de raíces y rizomas, los gansos matan a la vegetación, dejando extensas planicies totalmente desprovistas de vegetación, que perduran así durante décadas (ej. Abraham *et al.* 2005, Jefferies *et al.* 2006). Pero también existen efectos positivos de los bioturbadores sobre la vegetación: en la costa este de Estados Unidos, el cangrejo *Uca pugnax* aumenta la producción de *Spartina alterniflora* al oxigenar el sedimento con sus cuevas (Bertness 1985). En la misma línea, las marismas del Atlántico sudoccidental están habitadas por el cangrejo cavador *N. granulata*, quien, con la oxigenación causada por sus cuevas promueve la colonización de micorrizas en las raíces de *Spartina densiflora*, aumentando la productividad de esta planta (Daleo *et al.* 2007).

No se considera que la reproducción sexual de las plantas de marisma tenga mayor importancia para el funcionamiento del sistema (Pennings y Bertness 2001). Sin embargo, en determinados contextos, como la re-vegetación de grandes parches desnudos (ej. Bertness 1991a, Pennings y Bertness 2001; ver más adelante), o en la invasión de nuevos ambientes (sugerido por Castillo *et al.* 2000), suelen tener un papel preponderante. Tal es así, que se ha postulado que algunas marismas están limitadas por el número de semillas, ya que el agregado artificial de nuevas semillas aumenta la cobertura vegetal (Rand 2000). Sin embargo, altos valores de estrés abiótico, como salinidad y desecación, provocan dramáticas reducciones en el éxito de las semillas (ej. Bertness *et al.* 1992, Kittelson y Boyd 1997), y es por eso que las interacciones de facilitación son tan importantes en estos estadios (Callaway y Walker 1997, Crain y Bertness 2006). Este capítulo resalta la importancia de considerar factores de estrés biológico (junto a los abióticos) a la hora de analizar el éxito de la reproducción sexual de plantas de marismas. Más aún si se tiene en cuenta que muchas de las marismas alrededor del mundo se encuentran habitadas por organismos bioturbadores de gran impacto sobre la dinámica de estos sistemas.

El problema de limitar a las plantas colonizadoras

En ambientes altamente estresantes (ya sea biológica o físicamente) como las marismas, las plantas colonizadoras de superficies desprovistas de vegetación suelen desempeñar un papel fundamental para el resto de la comunidad (ver Pennings y Bertness 2001). Es que en estos ambientes es común que grandes matas de plantas muertas se depositen sobre la vegetación un tiempo lo suficientemente prolongado como para provocarles también su muerte (Brewer *et al.* 1998, Pennings y Richards 1998, Tolley y Christian 1999), llevando así a la formación de extensos parches no

vegetados que se terminan convirtiendo en hipersalinos (Bertness 1991a, Pennings y Bertness 2001). La colonización asexual de estos parches se torna extremadamente lenta (Bertness 1991a, Capítulo II), y por lo tanto, un rápido cerramiento de estos parches está mediado por la llegada de plantas colonizadoras, resistentes a estos niveles de estrés, las que luego facilitan la llegada de otras especies por medio de cambios en el ambiente (ej. Bertness y Ellison 1987, Bertness 1991a, Bertness y Shumway 1993, Pennings y Bertness 2001). A su vez, estas plantas colonizadoras no sólo facilitan la llegada de otras especies en condiciones de altos niveles de estrés físico, sino que también lo hacen cuando existen fuertes presiones de factores biológicos, como la herbivoría (Capítulo V). Por ejemplo, las marismas de la costa este de Estados Unidos suelen presentar estos parches generados por disturbio, que en el lapso de uno o dos años ya están completamente cubiertos (Bertness y Ellison 1987). Sin embargo, en la marisma media de Mar Chiquita es común observar estos parches, que permanecen del mismo tamaño y completamente desprovistos de vegetación por más de 5 años (J. Alberti, datos no publicados). Si bien las causas no fueron evaluadas, es muy probable que la recolonización de esos parches esté frenada por la intensa actividad bioturbadora y consumidora de *N. granulata*.

Este fenómeno no es exclusivo de las marismas. Por ejemplo, insectos herbívoros retrasan una sucesión primaria al frenar la expansión de una planta colonizadora y fijadora de nutrientes en el monte Saint Helens (Fagan y Bishop 2000). Algo similar sucede en intermareales rocosos, donde el consumo de las especies colonizadoras lleva a comunidades totalmente diferentes (Farrell 1991). Claramente, limitar el establecimiento de las plantas colonizadoras puede tener implicancias que van mucho más allá de la interacción directa entre el herbívoro/bioturbador y la planta, ya que muy probablemente afecten a la dinámica del sistema en general.

FIGURAS

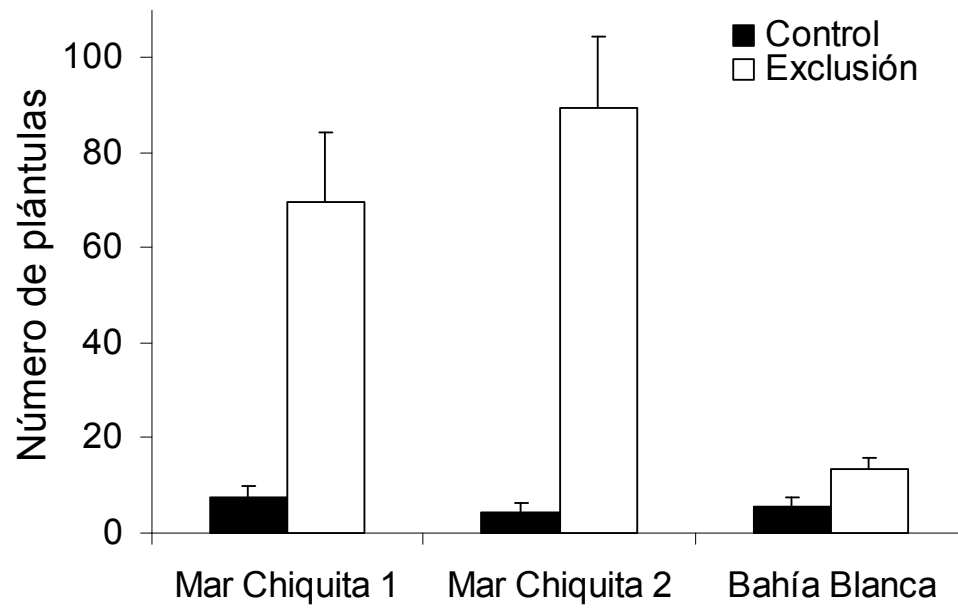


Fig. IV.1: Número de plántulas por unidad experimental (0,25 m²), manipulando la presencia de cangrejos en dos marismas de Mar Chiquita y una de Bahía Blanca. Las barras muestran el promedio más el error estándar (EE).

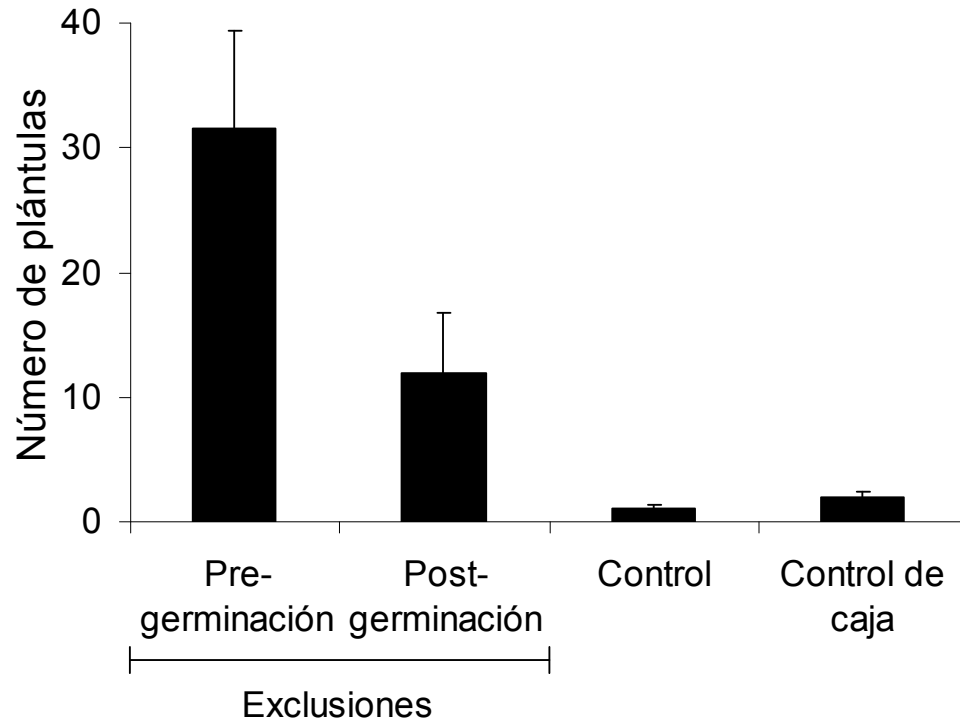


Fig. IV.2: Número de plántulas por unidad experimental ($0,25 \text{ m}^2$), excluyendo o no a cangrejos en instancias pre-germinación (inmediatamente después de la liberación de las semillas) y post-germinación (inmediatamente después de que las semillas empezaron a germinar). Las barras muestran el promedio más el EE.

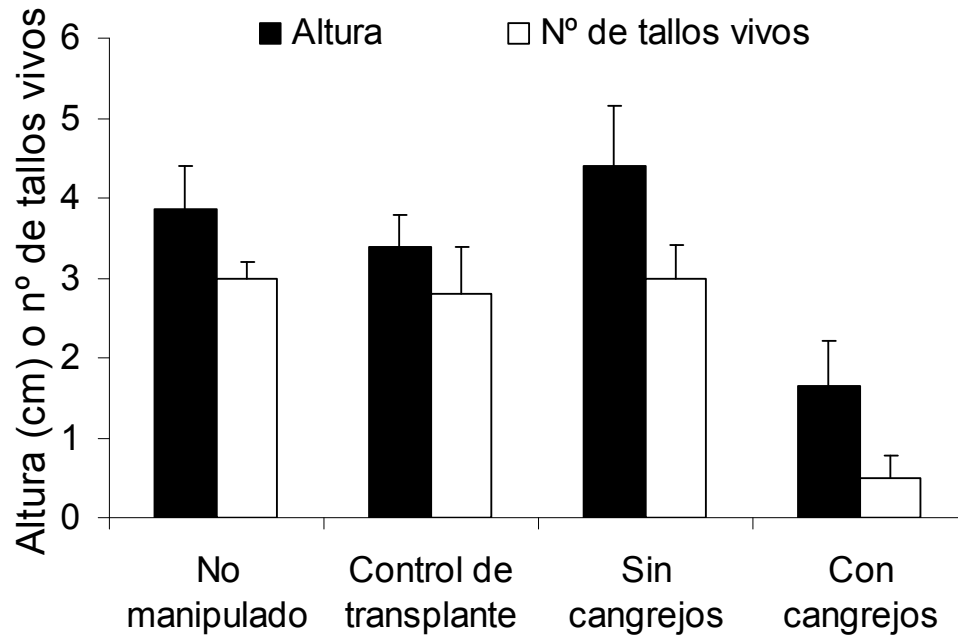


Fig. IV.3: Altura y número de tallos vivos por transplante, de plántulas intactas (no manipulado; zona sin cangrejos), transplantados al mismo lugar (control de transplante; zona sin cangrejos), o transplantados a zonas con cangrejos, con éstos excluidos (sin cangrejos) o no (con cangrejos). Las barras muestran el promedio más el EE.

CAPÍTULO V

La herbivoría por cangrejos regula procesos de competencia y facilitación entre plantas en marismas del Atlántico sudoccidental

Este capítulo se encuentra publicado como:

Alberti, J., Escapa, M., Iribarne, O., Silliman, B., Bertness, M. 2008. Crab herbivory regulates plant facilitative and competitive processes in Argentinean marshes. *Ecology* **89**:155-164.

INTRODUCCIÓN

La facilitación y la competencia son procesos biológicos con marcada influencia en la estructura y la organización de las comunidades de plantas (ej. Callaway y Walker 1997, Pugnaire y Luque 2001). Se ha postulado que la importancia relativa de estos dos procesos es una función de las condiciones tanto biológicas como físicas (ej. Bertness y Callaway 1994, Callaway y Walker 1997, Holmgren *et al.* 1997). Teóricamente, la facilitación es más importante en ambientes con altos niveles de estrés físico o biológico, donde los vecinos pueden mejorar esas condiciones físicas (ej. reduciendo el estrés por salinidad o desecación) o biológicas negativas (reduciendo la competencia o la presión ejercida por los herbívoros), mientras que la competencia es más importante en condiciones de bajos niveles de estrés (ej. Bertness y Callaway 1994, Callaway y Walker 1997, Stachowicz 2001, Bruno *et al.* 2003). Estas predicciones fueron confirmadas en una gran variedad de comunidades en las que los vecinos reducen los niveles de estrés abiótico (ej. Bertness y Leonard 1997, Callaway *et al.* 2002) y/o biótico (ej. Hay 1986, Milchunas y Noy-Meir 2002, Callaway *et al.* 2005) y cuando los niveles de estrés, tanto físico como biológico, son bajos (Bertness y Shumway 1993, Greenlee y Callaway 1996, Callaway y Walker 1997).

Muchos estudios han encontrado que el balance neto entre la competencia y la facilitación puede cambiar espacialmente siguiendo variaciones en el estrés abiótico a lo largo del paisaje (ej. Bertness y Hacker 1994, Pugnaire y Luque 2001, Tewksbury y Lloyd 2001, Kuijper *et al.* 2004). Otros pocos han encontrado que este cambio se puede dar temporalmente, entre años o estaciones con variaciones en las condiciones abióticas (interannual: Berkowitz *et al.* 1995, Greenlee y Callaway 1996; estacional: Kikvidze *et al.* 2006), y también con la ontogenia de los beneficiarios (Callaway y Walker 1997,

Holmgren *et al.* 1997, Miriti 2006) o los benefactores (aquellos que facilitan a otra especie; Ervin 2005). Más aún, existen estudios sobre asociaciones entre plantas mediadas por la herbivoría (ej. Harris *et al.* 1984, Callaway *et al.* 2000, Gagnon *et al.* 2003). Sin embargo, son escasos los estudios que experimentalmente evalúan cómo pueden afectar los cambios en la intensidad de estrés biótico (ej. herbivoría) al balance entre las interacciones positivas y negativas entre plantas, tanto en estadios tempranos como tardíos del desarrollo (ver Hay 1986, Oesterheld y Oyarzábal 2004, Callaway *et al.* 2005).

Estudios en una gran variedad de sistemas naturales han mostrado que los herbívoros pueden impactar fuertemente sobre el desarrollo de las comunidades (ej. marismas: Jefferies *et al.* 2006; intermareales rocosos: Farrell 1991; dunas: Bach 1994; pastizales: Chase *et al.* 2000, arrecifes: Belliveau y Paul 2002). Connell y Slatyer (1977) identificaron tres modelos de sucesión durante el desarrollo de las comunidades, en los que las especies pioneras pueden tener efectos positivos (facilitación), neutrales (tolerancia), o negativos (inhibición) sobre las especies que les sigan en la sucesión. A su vez, se ha mostrado que el impacto de los herbívoros en el desarrollo de las comunidades depende de sus preferencias alimenticias (Farrell 1991). Durante las sucesiones de inhibición, la herbivoría sobre las especies pioneras acelera el desarrollo de la comunidad (ej. Lubchenco y Menge 1978, Bryant 1987), mientras que durante las sucesiones de facilitación, la herbivoría sobre las pioneras retrasa el desarrollo de la comunidad (ej. Bach 1994, Fagan y Bishop 2000). Por otro lado, la herbivoría sobre las especies tardías de la sucesión, siempre tiende a retrasar el desarrollo de la comunidad, independientemente del modelo (ej. Farrell 1991, Belliveau y Paul 2002, Kuijper *et al.* 2004, Kuijper y Bakker 2005).

Las marismas saladas son ambientes con altos niveles de estrés abiótico, donde el mejoramiento de las condiciones físicas y los marcados gradientes en estas condiciones pueden provocar cambios en el balance de las interacciones entre plantas (entre facilitación y competencia), tanto en comunidades totalmente desarrolladas como en estadios tempranos de recuperación después de disturbios (ej. Bertness y Shumway 1993, Bertness y Hacker 1994). La herbivoría, sin embargo, también puede impactar directa e indirectamente (ej. cambiando el ambiente abiótico por medio de incrementar la disponibilidad de luz o nutrientes; Fagan y Bishop 2000) sobre el crecimiento y la distribución de plantas de marismas (ej. Costa *et al.* 2003, Kuijper *et al.* 2004, Silliman *et al.* 2005, Jefferies *et al.* 2006). Por lo tanto, también podría ser una fuerza con importante influencia sobre las asociaciones entre plantas, a lo largo de distintos estadios de desarrollo de las comunidades (ej. Hay 1986, Milchunas y Noy-Meir 2002).

En este capítulo se utilizaron marismas saladas de la costa Argentina para evaluar la hipótesis de que la herbivoría puede afectar las sucesiones de facilitación entre plantas, y que al disminuir este estrés biológico, el balance de las interacciones pasaría de facilitación a competencia, estacionalmente y/o con la edad de los beneficiarios. Las marismas del Atlántico sudoccidental están vegetadas principalmente por *Spartina densiflora*, y en algunas marismas, también por *Spartina alterniflora* y *Sarcocornia perennis* (Costa y Davy 1992, Isacch *et al.* 2006). El herbívoro dominante en estos sistemas es el cangrejo cavador *Neohelice granulata*, quién se alimenta principalmente de ambas especies de *Spartina* (ej. Bortolus e Iribarne 1999, Costa *et al.* 2003, Capítulo I), y raramente se alimenta de *S. perennis* (ver Capítulo IV). Estos cangrejos alcanzan densidades muy altas (10 a 60 cuevas por m²) a lo largo de los niveles medios y bajos de la marisma (ej. Iribarne *et al.* 1997, 2005). En este estudio: (1) se evaluó si *S. perennis*, la planta colonizadora, facilita la colonización de la planicie

de marea por parte de *S. densiflora*, especie tardía en la sucesión, al protegerla de factores abióticos (ej. salinidad y desecación) y/o bióticos (herbivoría por cangrejos); (2) se determinó el rol potencial de la herbivoría como mediadora en una sucesión de facilitación; (3) se determinó el mecanismo de esta facilitación entre plantas; y (4) se examinó si existen cambios estacionales o con la edad de los beneficiarios en las interacciones de facilitación y competencia.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitios de estudio

Este capítulo fue realizado entre diciembre de 2002 y junio de 2005, en una marisma de la laguna costera de Mar Chiquita (37° 29' a 37° 46' S), y una del estuario de Bahía Blanca (38° 41' a 39° 30' S). Estas marismas son inundadas irregularmente (10 a 15 veces por mes), y se caracterizan por la presencia de vegetación halófila, dominada por *Spartina densiflora* y *Sarcocornia perennis* (Isacch *et al.* 2006; para mayor claridad, de aquí en más se llamará a las especies por el nombre de su género). Ambos sitios están densamente poblados por el cangrejo cavador *Neohelice granulata* (Bortolus e Iribarne 1999, Iribarne *et al.* 2005). En ambos sitios se encuentran áreas de la planicie de marea siendo colonizadas por parches circulares de *Sarcocornia* (diámetro promedio en Bahía Blanca: 2,26 m, error estándar, EE: 1,02 m; Mar Chiquita. 0,99 m, EE: 0,45) adyacentes a zonas densamente vegetadas por *Spartina*. Comúnmente se pueden encontrar, creciendo dentro de los parches de *Sarcocornia*, a parches más pequeños de *Spartina* (de aquí en más se llamará parches mixtos a aquellos que contengan a las dos especies). En algunos casos, estos parches de *Spartina* podrían llegar a ser clones, pero generalmente están compuestos por plantas individuales (dado que ninguno de los 40

parches analizados, de entre 6 y 48 macollos, estaba conectado con otro, incluso aquellos separados por menos de 50 cm, la mínima separación observada en el campo). En el campo se puede encontrar fácilmente más de un parche de *Spartina* por parche de *Sarcocornia*, y éstas son las únicas dos especies de plantas encontradas en el área de estudio.

Patrones de distribución de plantas y herbivoría

Cuantificación de la ocurrencia simultánea de Spartina y Sarcocornia

Se estimó cuán frecuentemente *Spartina* y *Sarcocornia* ocurrieron en forma simultánea en parches colonizando la planicie de marea. Para ello, se comparó el número de parches de *Spartina* creciendo dentro de parches de *Sarcocornia* o en sedimento desnudo, en 9 áreas de 10 × 10 m, utilizando un test de *t* para muestras apareadas (Zar 1999) para Bahía Blanca, y un Wilcoxon Matched Pairs Test (Conover 1980) para Mar Chiquita. En las mismas áreas, se estimó el porcentaje de cobertura de *Sarcocornia* por medio de contar las veces que esta planta estaba presente en 100 puntos distribuidos al azar por área, con el fin de establecer si la abundancia de *Sarcocornia* explicaba la ocurrencia conjunta de ambas especies.

Herbivoría

Para evaluar la relación entre el tamaño de parche de *Spartina* y la intensidad de consumo sobre el mismo, se seleccionaron al azar 18 parches de *Spartina* en Mar Chiquita (durante la primavera de 2003), y en cada uno de ellos se determinó el porcentaje de hojas comidas por macollo, para 5 macollos del borde del parche y 5 del interior. Para el análisis estadístico se calculó el daño promedio en el borde y el interior de cada parche. Luego se analizaron las diferencias en el porcentaje de hojas comidas entre estas dos ubicaciones intraparche, y para parches de tres clases de tamaños

distintos (número de macollos: < 50 , entre 50 y 99, y > 99 ; $n = 6$ por categoría), utilizando un ANOVA de dos vías (transformación de raíz cuadrada; Zar 1999). De aquí en adelante, se utilizó el test de Tuckey para los contrastes *a posteriori*, cuando se encontraron resultados significativos utilizando el ANOVA (Zar 1999).

Composición de especies en los parches

Para determinar si la proporción del área del parche de *Sarcocornia* ocupada por *Spartina* aumentaba a lo largo del tiempo (sugiriendo reemplazo de especies), se cuantificó la proporción del área ocupada por *Spartina* en parches de *Sarcocornia* ($n = 10$) en abril de 2003 y nuevamente, en los mismos parches, en abril de 2004. La hipótesis nula de falta de diferencias en la proporción del parche de *Sarcocornia* ocupada por *Spartina* entre fechas, fue evaluada utilizando un test de *t* para muestras apareadas, donde los datos de las dos fechas provenientes de un mismo parche formaban un par (transformación logarítmica, Zar 1999).

Efecto de la remoción de *Sarcocornia* sobre *Spartina* en parches mixtos

Dado que el muestreo reveló que *Spartina* se encuentra frecuentemente dentro de parches de *Sarcocornia*, se evaluó experimentalmente si: (1) la asociación entre estas dos plantas era producto de interacciones de facilitación; (2) existía algún cambio de facilitación a competencia con el aumento en el número de macollos por parche de *Spartina* y/o con la estación del año; (3) las interacciones de facilitación estaban mediadas por factores físicos o biológicos; y (4) la herbivoría por cangrejos sobre *Spartina* se veía afectada por la estructura de ramas de *Sarcocornia*. Estos experimentos se llevaron a cabo en Mar Chiquita entre diciembre de 2002 y mayo de 2005.

*¿Es la ocurrencia conjunta de *Spartina* y *Sarcocornia* el producto de interacciones de facilitación?*

Para evaluar si la ocurrencia de *Spartina* en parches de *Sarcocornia* se veía afectada por la remoción de esta última, se identificaron 20 parches mixtos y se los asignó a dos tratamientos distintos en diciembre de 2002: (1) controles sin manipulación (10 parches mixtos sin ningún tratamiento); y (2) remoción de *Sarcocornia* (10 parches mixtos a los que se les quitó completamente todas las partes aéreas de *Sarcocornia*, quedando sólo los parches de *Spartina*). Después de un año, se comparó entre los dos tratamientos, al número de parches que permanecieron con vida (con macollos verdes) por réplica, utilizando un test de t para varianzas desiguales (aproximación de Welch t_c ; Zar 1999).

¿Existe un cambio de facilitación a competencia con aumentos en el tamaño del parche, o con la estación del año?

Para evaluar la hipótesis de que *Sarcocornia* facilita a *Spartina*, y que esta interacción varía estacionalmente y con el tamaño del parche, se realizó un nuevo experimento removiendo *Sarcocornia* y se siguió el éxito de *Spartina* (proporción de hojas comidas por macollo, tasa estacional de expansión del parche y tamaño relativo del parche). Para ello, 66 parches mixtos fueron asignados a dos tratamientos distintos en diciembre de 2002. La mitad de ellos ($n = 33$) fueron dejados como controles sin manipuleo, mientras que *Sarcocornia* fue removida en la otra mitad (tratamiento de remoción).

Observaciones de campo mostraron que los parches de *Spartina* del tratamiento de remoción evolucionaron de forma distinta de acuerdo a su tamaño inicial (punto de divergencia: aproximadamente 25 macollos), pero esto no sucedió en los controles. Para examinar el efecto del tamaño del parche de *Spartina* en la relación entre *Spartina* y *Sarcocornia*, se dividieron a los parches del tratamiento de remoción en dos clases, de acuerdo a las diferencias encontradas: (1) parches chicos, inicialmente con menos de 25

macollos ($n = 29$); y (2) parches grandes, inicialmente con al menos 25 macollos ($n = 4$; esta división no pudo ser balanceada debido a que las diferentes clases se hicieron evidentes tres meses después de iniciado el experimento). Para los análisis, las variables de respuesta incluyeron la proporción de hojas comidas por macollo, las tasas de crecimiento del parche y su tamaño relativo (cambio acumulativo en el número de macollos por parche de *Spartina*).

Se evaluó la hipótesis de que el balance entre facilitación y competencia cambiaba con el tamaño de parche y/o la estación. Para ello, se compararon las tasas de crecimiento de los parches y el consumo (porcentaje de hojas comidas por macollo), en los parches de *Spartina* chicos y grandes del tratamiento de remoción, contra los parches del tratamiento control (*Sarcocornia* presente). Las diferencias en el consumo, entre tratamientos, fueron evaluadas estacionalmente eligiendo al azar 5 macollos por parche y calculando su porcentaje de hojas comidas (promediados para el análisis). Para evaluar la estacionalidad en el consumo, se compararon las cuatro estaciones por medio de un ANOVA (transformación de raíz cuadrada; Zar 1999), usando los valores del tratamiento control ($n = 33$ por estación). La tasa de crecimiento de los parches también fue evaluada estacionalmente, y fue estimada como el porcentaje de cambio en el número de macollos: $(\text{número de macollos vivos en la estación muestreada} - \text{número de macollos vivos muestreados} \approx \text{un mes antes}) \times (\text{número de macollos vivos} \approx \text{un mes antes})^{-1} \times 100 \times (\text{días entre muestreos de la misma estación})^{-1}$.

Al analizar los parches grandes vs. los controles (tanto para herbivoría como para crecimiento y tamaño relativo de los parches), se tuvo que reducir (aleatoriamente) la muestra original de 33 parches de *Spartina* del tratamiento control a 4, para poder igualar el número de réplicas en ambos tratamientos. Para cada repetición (10000 en total), y por estación, se estimó la media de la muestra reducida (tratamiento control), y

luego se le restó la media del grupo de parches grandes del tratamiento de remoción de *Sarcocornia*. Se consideraron distintos a estos dos grupos (parches de *Spartina* del tratamiento control y del de remoción), si el 0 caía fuera del intervalo de confianza del 95% de la distribución de las medias remuestreadas (siguiendo a Manly 1998). Dado que algunos de los parches chicos de *Spartina* (del tratamiento de remoción de *Sarcocornia*) fueron totalmente consumidos durante este estudio, el número de réplicas por tratamiento no fue el mismo en todas las estaciones. Por lo tanto, también en este caso, el número de réplicas del tratamiento control fue reducido (para herbivoría y crecimiento de parche, respectivamente: 19 y 29 en verano, 16 y 19 en otoño, 14 y 16 en invierno, 8 y 14 en primavera), y luego, para cada estación, comparado con los parches chicos de *Spartina* del tratamiento de remoción como se describió anteriormente.

El tamaño relativo de los parches reflejaba qué tanto habían crecido o decrecido los parches en la fecha de muestreo con respecto al inicio de los experimentos: (número de macollos vivos en la estación muestreada) \times (número de macollos vivos al inicio del experimento)⁻¹. Valores de 0 significan que el parche desapareció, valores entre 0 y 1 significan que el número de macollos del parche se redujo, 1 implica que el parche mantuvo el mismo número de macollos, y valores mayores a 1 implican que en el parche aumentó el número de macollos. Es importante destacar que este índice compara el número de macollos de cada muestreo con el que había al empezar los experimentos, a diferencia de la tasa de crecimiento de los parches, que se calcula en base a la cantidad de macollos que había un mes antes.

¿La facilitación está mediada por factores de estrés biótico y/o abiótico?

Se realizó un segundo experimento entre noviembre de 2003 y abril de 2004, para examinar si la asociación entre *Spartina* y *Sarcocornia* estaba mediada por factores de estrés biótico y/o abiótico. Se identificaron 50 parches mixtos (los parches de

Spartina tenían entre 15 y 20 macollos) que fueron asignados aleatoriamente a los siguientes tratamientos: (1) controles sin manipuleo ($n = 10$); (2) remoción de *Sarcocornia* ($n = 10$); (3) remoción de *Sarcocornia* y exclusión de cangrejos ($n = 10$); (4) remoción de *Sarcocornia* y control de caja ($n = 10$); y (5) remoción de *Sarcocornia* y agregado de sombreado ($n = 10$).

Los tratamientos con exclusión de cangrejos y con control de caja estuvieron rodeados con una malla de alambre tejido (30 cm de diámetro, 25 cm de alto, malla de 1 cm; los controles de caja tuvieron tres aberturas a la altura de la superficie para permitir el movimiento de cangrejos de todos los tamaños). Todos los otros invertebrados conocidos presentes en la marisma podían pasar libremente a través de la malla, y observaciones de campo mostraron que ellos producen marcas distintas a las de los cangrejos (pequeños agujeros circulares o semicirculares en las hojas o en los macollos, mientras que los cangrejos, en promedio, remueven el 20% de la biomasa desde la punta de la hoja). Es esperable que el efecto de los insectos herbívoros en el desempeño de las plantas sea mayor durante la primavera y el verano, cuando son más abundantes (*A. Canepuccia* com. pers.), lo que es opuesto a los resultados encontrados (ver Resultados). Aunque las exclusiones también podrían estar impidiendo la entrada de herbívoros vertebrados (cuis, *Cavia aperea*), estos no suelen ocupar esos niveles de la marisma (*A. Canepuccia* com. pers.) y además producen marcas muy características al comer: cortan los macollos prácticamente al ras del suelo y descartan, en el mismo lugar, todo lo que está por encima del punto de corte (Vicari *et al.* 2002). Durante todo el experimento no se observaron signos de herbivoría por el cuis en la zona de trabajo.

Los tratamientos de sombreado fueron pensados para reducir el estrés por salinidad y desecación potencialmente causado por la estructura aérea de la *Sarcocornia* que se removió (como en Bertness y Hacker 1994). Para este tratamiento se utilizó una

media sombra que reducía un 50% la radiación solar, y fue colocada a 15 cm de la superficie (altura media de *Sarcocornia*), rodeando a los parches de *Spartina*. Para cuantificar las condiciones edáficas en los tratamientos, en abril de 2004 se tomaron muestras del sedimento en todas las réplicas, y se cuantificó su salinidad y su contenido de agua (siguiendo a Pennings y Callaway 1992). Las diferencias en las condiciones edáficas (salinidad y contenido de agua en el sedimento), entre los cinco tratamientos, fueron evaluadas utilizando ANOVAs (Zar 1999). También se cuantificó el consumo, la tasa de crecimiento de los parches de *Spartina* y su tamaño relativo como se describió anteriormente. Se analizaron las diferencias entre los tratamientos, en cada una de estas tres variables, por medio de ANOVAs (Zar 1999) para el verano y para el otoño (respectivamente, los datos del consumo fueron transformados con el arcoseno de la raíz cuadrada, y con la raíz cuadrada, y los datos del tamaño relativo de los parches de *Spartina* fueron transformados con el logaritmo y con la raíz cuadrada).

¿La estructura de la planta facilitadora disminuye el consumo?

Se realizó un tercer experimento, durante el otoño de 2005 (de marzo a junio), para evaluar si el efecto de la reducción del consumo sobre *Spartina* causado por *Sarcocornia* se debía a su estructura. Se seleccionaron 24 parches mixtos y se asignaron al azar a tres tratamientos distintos: (1) controles no manipulados ($n = 8$); (2) remoción de *Sarcocornia* ($n = 8$); y (3) remoción de *Sarcocornia* pero con su estructura simulada ($n = 8$). En este último tratamiento se dispusieron tallos muertos de *Sarcocornia* entremezclados dentro de los parches de *Spartina*, simulando la estructura de la planta viva, mientras que en el tratamiento sin estructura, los tallos muertos fueron puestos adyacentes a parches de *Spartina*, pero no dentro. Luego de tres meses, se calcularon para cada réplica, los datos de consumo (promedio de 5 macollos elegidos al azar; transformación con el arcoseno de la raíz cuadrada), tasa de crecimiento de parches de

Spartina y su tamaño relativo, y se compararon entre tratamientos por medio de ANOVAs (Zar 1999). Los experimentos no pudieron durar más tiempo debido a que la mayoría de las réplicas se perdieron por causa de una tormenta fuerte. Si este experimento hubiese podido durar más tiempo, incluyendo al menos todo el período de mayor consumo, sería de esperar que las diferencias entre tratamientos fueran aun mayores que las encontradas.

RESULTADOS

Patrones de distribución de plantas y herbivoría

Cuantificación la ocurrencia simultánea de Spartina y Sarcocornia

Más del 95% de los parches de *Spartina* estaban creciendo dentro de parches de *Sarcocornia* (Bahía Blanca: 95,5%, EE = 1,6; Mar Chiquita: 96,6%, EE = 1,3), en lugar de estar en sedimento desnudo (Bahía Blanca: t apareado: 6,01, $gl = 8$, $p < 0,001$; Mar Chiquita: $Z = 2,67$, $n = 9$, $p < 0,01$). Sin embargo, el área cubierta por *Sarcocornia* representaba menos de un tercio del área muestreada (Bahía Blanca: 14,7%, EE = 1,4; Mar Chiquita: 23,7%, EE = 4,3), mientras que el resto era sedimento desnudo.

Herbivoría

En Mar Chiquita, el consumo de hojas por parte de los cangrejos fue 2,5 veces mayor en el borde de los parches de *Spartina* (29% de hojas comidas por macollo, EE = 4) que en su interior (13%, EE = 2,7; $F_{1,30} = 8,34$, $p < 0,01$). Asimismo, el consumo en parches chicos (26% de hojas comidas por macollo, EE = 3,9) fue el doble que en parches grandes (13%, EE = 5,1; $F_{2,30} = 4,15$, $p < 0,05$).

Composición de especies en los parches

Después de un año, la proporción de los parches de *Sarcocornia* ocupada por *Spartina* fue más del doble, con *Spartina* cubriendo el 4,3 % (EE = 1,3) de los parches de *Sarcocornia* en abril de 2003, y el 9,7% (EE = 4,5) en abril de 2004 (t apareado = 4,93, $gl = 9$, $p < 0,001$).

Efecto de la remoción de *Sarcocornia* sobre *Spartina* en parches mixtos

*¿Es la ocurrencia conjunta de *Spartina* y *Sarcocornia* el producto de interacciones de facilitación?*

Considerando el número de parches de *Spartina* por parche de *Sarcocornia*, el tratamiento control (con *Sarcocornia*) tuvo en su interior más parches de *Spartina* (media = 3,5, EE = 0,67), que en el tratamiento de remoción de *Sarcocornia* (media = 1,1, EE = 0,43; $t_c = 3,01$, $gl = 15,4$, $p < 0,01$). Por lo tanto, la supervivencia de los parches de *Spartina* se redujo a menos de un tercio cuando se removió a *Sarcocornia*.

¿Existe un cambio de facilitación a competencia con aumentos en el tamaño del parche, o con la estación del año?

El consumo de hojas de *Spartina* por parte de los cangrejos mostró una clara estacionalidad, con un consumo 2 veces mayor en invierno que en otoño o primavera, y 7 veces mayor que en verano ($F_{3, 128} = 38,24$, $p < 0,001$). Independientemente de la estación, los parches de *Spartina* del tratamiento control fueron consumidos entre un 66% y un 38% menos que los parches chicos del tratamiento de remoción de *Sarcocornia*, pero no presentaron diferencias con los grandes (Fig. V.1A; Tabla V.1). Durante la estación de crecimiento (primavera y verano), la remoción de *Sarcocornia* duplicó (verano) y sextuplicó (primavera) las tasas de crecimiento de los parches grandes de *Spartina*, pero no tuvo efecto en las tasas de crecimiento de los parches chicos (Fig. V.1B; Tabla V.2). Sin embargo, durante el otoño y el invierno, estos

parches chicos se redujeron, no así los parches grandes o los controles con *Sarcocornia* (Fig. V.1B; Tabla V.2). Estas tasas llevaron a diferencias en el tamaño relativo de los parches entre los tratamientos, que una vez originadas (grandes vs. control: verano, chico vs. control: otoño), se mantuvieron y magnificaron durante el resto del año (Fig. V.1C). Al finalizar el experimento, el número de macollos de los parches de *Spartina* del tratamiento control (tamaño relativo) fue un 72% mayor, mientras que fue un 346% mayor para los parches grandes del tratamiento de remoción de *Sarcocornia*. Por el contrario, los parches chicos del tratamiento de remoción se redujeron un 55% (Fig. V.1C). Por lo tanto, después de un año, los parches de *Spartina* del tratamiento control tuvieron, en promedio, 4 veces más macollos que los parches chicos del tratamiento de remoción, pero sólo la mitad de los macollos de los parches grandes (Fig. V.1C).

¿La facilitación está mediada por factores de estrés biótico y/o abiótico?

No se encontraron diferencias entre los tratamientos ni en la salinidad ($F_{4, 45} = 0,57, p > 0,68$), ni en el contenido de agua del sedimento ($F_{4, 45} = 0,68, p > 0,6$). Independientemente de la estación (verano u otoño), el consumo de *Spartina* fue reducido entre un 60% y un 80% en el tratamiento de remoción de *Sarcocornia* y exclusión de cangrejos, pero no hubo diferencias entre los otros cuatro tratamientos (verano: $F_{4, 45} = 8,60, p < 0,001$; Otoño: $F_{4, 45} = 13,44, p < 0,001$; Fig. V.2A). Durante el verano, los cuatro tratamientos con remoción de *Sarcocornia* crecieron, en promedio, 6 veces más rápido que los parches del tratamiento control ($F_{4, 45} = 4,71, p < 0,01$; Fig. V.2B), resultando en un incremento cercano al 45% en el tamaño relativo de los parches ($F_{4, 45} = 10,09, p < 0,001$; Fig. V.2C). Durante el otoño, esas diferencias en las tasas de crecimiento sólo persistieron entre el tratamiento control y el tratamiento con remoción de *Sarcocornia* y exclusión de cangrejos ($F_{4, 45} = 2,80, p < 0,05$; Fig. V.2B), y como en el experimento anterior, las diferencias generadas durante el verano en el tamaño

relativo persistieron (y aumentaron) durante la siguiente estación ($F_{4, 45} = 9,67, p < 0,001$; Fig. V.2C).

¿La estructura de la planta facilitadora disminuye el consumo?

El consumo en los parches de *Spartina* fue un 36% mayor en el tratamiento sin *Sarcocornia* ni su estructura que en el tratamiento control o en el de remoción de *Sarcocornia* pero con su estructura ($F_{2, 21} = 6,31, p < 0,01$; Fig. V.3A). Estas diferencias fueron acompañadas por diferentes tasas de crecimiento entre los tratamientos, con valores negativos (reducción en el número de macollos) en los parches sin estructura de *Sarcocornia*, mientras que positivos (aumento en el número de macollos) cuando *Sarcocornia* o su estructura estaban presentes ($F_{2, 21} = 6,22, p < 0,001$; Fig. V.3B).

DISCUSIÓN

Los resultados de este capítulo revelan que las sucesiones vegetales en marismas saladas de Argentina pueden estar afectadas por la herbivoría por cangrejos. *Sarcocornia*, la planta suculenta pionera, inicialmente invade planicies no vegetadas y así facilita el reclutamiento de *Spartina*, la planta que domina en estas marismas, potencialmente desplazando por competencia a la pionera. *Spartina* puede ser consumida intensamente por el cangrejo *Neohelice granulata* (Bortolus e Iribarne 1999, Costa *et al.* 2003, Capítulo I), pero en asociación con *Sarcocornia*, este consumo se ve fuertemente reducido. La importancia de esta defensa por asociación, causada por los consumidores, varía estacionalmente y con el tamaño del parche, aumentando durante el otoño y el invierno (cuando el consumo por cangrejos es más intenso), y disminuyendo con aumentos en el tamaño del parche (los parches más grandes son menos susceptibles al consumo). Estos resultados resaltan la importancia que puede tener la herbivoría por

cangrejos en marismas del Atlántico sudoccidental. A la vez, brindan una de las primeras evaluaciones experimentales de dos fenómenos potencialmente comunes sobre la facilitación mediada por los consumidores en comunidades de plantas: (1) variación estacional en la importancia de la facilitación, modulada por la herbivoría, y (2) variación en la importancia de la facilitación a lo largo del desarrollo de la comunidad o de la expansión de los parches.

Facilitación y competencia dependientes del contexto en comunidades naturales

Existen evidencias que muestran que el balance entre interacciones de facilitación y de competencia es dependiente del contexto, generalmente variando con las condiciones ambientales (ej. Stachowicz 2001, Tewksbury y Lloyd 2001, Callaway *et al.* 2002), y ocasionalmente, con las condiciones biológicas (ej. Hay 1986, Oesterheld y Oyarzábal 2004). Estas evidencias provienen de una gran variedad de comunidades, incluyendo marismas (ej. Bertness y Hacker 1994, Rand 2004), playas de canto rodado (ej. Bruno 2000), dunas (ej. Shumway 2000), pastizales semiáridos (ej. Pugnaire y Luque 2001), desiertos (ej. Tewksbury y Lloyd 2001), y comunidades de plantas de montaña (ej. Callaway *et al.* 2002). A pesar de la gran cantidad de trabajos que resaltan la importancia del estrés físico mediando la facilitación dependiente del contexto en comunidades de plantas, son relativamente pocos los que han examinado cómo las interacciones biológicas pueden influir sobre los cambios entre facilitación y competencia (ver Oesterheld y Oyarzábal 2004, Callaway *et al.* 2005). Este capítulo se sitúa en este campo no tan frecuentemente estudiado, y revela que las variaciones espaciales y temporales en la presión ejercida por los consumidores pueden influir sobre la fuerza relativa de la facilitación y la competencia en la estructuración de comunidades.

En general, los cambios temporales en la importancia de la facilitación han sido asociados a diferencias interanuales en la intensidad del estrés abiótico (Berkowitz *et al.* 1995, Greenlee y Callaway 1996), o bien, con la edad de los beneficiarios (Callaway y Walker 1997, Holmgren *et al.* 1997, Holzapfel y Mahall 1999) y benefactores (Holzapfel y Mahall 1999, Ervin 2005). Estos cambios en el balance de las interacciones, asociados con la edad, suelen darse de facilitación a competencia, a medida que los beneficiarios crecen y se hacen más tolerantes al estrés (ej. Bertness 1991a, Callaway y Walker 1997, Holmgren *et al.* 1997). Sin embargo, no existe mucha información sobre el papel que desempeñan los cambios estacionales en el balance entre estas interacciones (ver Kikvidze *et al.* 2006). En este capítulo se demostró la existencia de cambios entre facilitación y competencia, tanto relacionados con la edad como estacionales, ocurriendo a distintas escalas temporales (respectivamente, al menos un par de años, y dentro de un año), entre plantas perennes (para anuales, ver Holzapfel y Mahall 1999).

Estos cambios en el balance entre las interacciones de facilitación y de competencia a lo largo de gradientes de estrés (ya sean temporales o espaciales, biológicos o físicos), principalmente suelen ocurrir por caídas en la importancia de la facilitación, mientras que las variaciones en la importancia de la competencia son menos importantes (Pugnaire y Luque 2001). El presente capítulo arrojó resultados similares: el efecto positivo de la facilitación disminuyó a medida que los parches de *Spartina* aumentaban de tamaño (siendo más tolerantes a la herbivoría), mientras que el efecto negativo de la competencia siempre estuvo presente, independientemente del tamaño del parche de *Spartina*. Estos resultados son similares a otros que sugirieron cambios de facilitación a competencia a medida que los beneficiarios crecían (Callaway y Walker 1997), y que la importancia relativa de la competencia entre plantas vecinas

aumentaba a medida que la presión de herbivoría disminuía (ej. Hay 1986, van der Wal *et al.* 2000).

Modelos de sucesión

El modelo de sucesión originalmente propuesto por Clements (1916) se focalizó en las interacciones entre las plantas y el ambiente. Más adelante, cuando las interacciones biológicas fueron consideradas, emergieron tres modelos de sucesión: facilitación, neutral, e inhibición (basados en los efectos de las colonizadoras sobre las especies tardías; Connell y Slatyer 1977, Farrell 1991). Muchos estudios realizados en marismas saladas de América del Norte encontraron sucesiones de plantas facilitadas por especies pioneras, las que finalmente son reemplazadas por las competidoras dominantes. Sin embargo, en estos trabajos previos, las sucesiones de facilitación estaban enteramente reguladas por el mejoramiento de las condiciones de estrés físico (ej. Bertness 1991a, Huckle *et al.* 2000). Por el contrario, los presentes resultados enfatizan la importancia de los consumidores como mediadores del balance entre la facilitación y la competencia durante sucesiones de plantas en marismas. En el sistema en estudio, la colonización de la planicie de marea por parte de *Spartina* está limitada por la herbivoría por cangrejos (factor de estrés biótico), y positivamente afectada por *Sarcocornia* (por medio de defensas por asociación). *Sarcocornia*, la planta pionera, puede ser luego reemplazada por *Spartina*, probablemente por medio de un reemplazo competitivo, como en otras marismas (ej. Bertness 1991a, Bertness y Shumway 1993). Como predicen los modelos de sucesión, dado que en el sistema en estudio la herbivoría se concentra en la planta dominante, la sucesión se retrasa (Farrell 1991). Sin embargo, este estudio presenta un aspecto nuevo e interesante, dado que los herbívoros no sólo

afectan la tasa de sucesión, sino que cambian el modelo de sucesión, de inhibición a facilitación.

Control de las comunidades naturales por parte de los consumidores

Así como los nutrientes controlan la producción primaria de muchos ecosistemas (ej. Valiela *et al.* 1976, Nixon y Buckley 2002, Lapointe *et al.* 2004), los herbívoros también pueden ejercer fuertes controles sobre la producción de las plantas en una gran variedad de ecosistemas (ej. bosques de algas: Halpern *et al.* 2006; marismas: Silliman *et al.* 2005; dunas: Bach 1994; bosques lluviosos: Green *et al.* 1997). Entre los efectos más importantes de la herbivoría se pueden destacar los que influyen sobre la diversidad (ej. Hillebrand *et al.* 2007) y distribución de las plantas (ej. Lubchenco 1980), las tasas de sucesión (ej. Farrell 1991), la producción primaria (ej. Bortolus e Iribarne 1999), las interacciones entre plantas (ej. Hay 1986) y el funcionamiento del ecosistema (ej. Silliman *et al.* 2005, Jefferies *et al.* 2006). Por mucho tiempo se creyó que la distribución y producción de las plantas en marismas estaba regulada por factores de abajo hacia arriba (*bottom-up*; ej. Valiela *et al.* 1976), y a la herbivoría por invertebrados se la consideraba insignificante (Teal 1962). Este capítulo aporta más evidencia al creciente grupo de estudios que resaltan la importancia que los consumidores pueden tener en el control de la productividad y de la estructuración de las marismas (ej. Silliman y Bortolus 2003, Silliman *et al.* 2005).

Facilitación, herbivoría y sucesión en marismas argentinas

Los resultados de este capítulo sugieren que la asociación común entre *Spartina* y *Sarcocornia* en marismas de Argentina es el producto de interacciones de facilitación. Esta facilitación es crítica para el establecimiento de *Spartina*, dado que es altamente

dependiente de *Sarcocornia* para sobrevivir cuando el parche es joven y por lo tanto susceptible a la herbivoría por cangrejos. Cuando los parches de *Spartina* son suficientemente grandes, sin embargo, alcanzan un valor umbral que les permite escapar a la herbivoría (como muestran Green *et al.* 1997), probablemente porque el impacto de los herbívoros se distribuye en una mayor cantidad de macollos. Por lo tanto, mientras que los parches chicos de *Spartina* son dependientes de la asociación con *Sarcocornia*, los grandes son menos vulnerables al consumo y por lo tanto pasan a estar limitados por la competencia interespecífica. El mecanismo por el cual *Sarcocornia* facilita la supervivencia y crecimiento de nuevos parches de *Spartina* es un descenso en el consumo por cangrejos, causado directamente por su estructura (ver Harris *et al.* 1984, Gagnon *et al.* 2003), y probablemente no por reducir la salinidad o la desecación. La estructura de *Sarcocornia* probablemente afecte a la herbivoría a través de limitaciones mecánicas (las ramas de esta planta cruzan horizontalmente a los parches de *Spartina*), pero no simplemente por aumentar la densidad de tallos o macollos, dado que la densidad de tallos de *Sarcocornia* es menos del 5% de la de *Spartina*. También se encontraron cambios temporales en el balance entre estas interacciones positivas y negativas. Dado que el impacto del consumo es mayor en otoño y en invierno (aunque los cangrejos consuman lo mismo o menos que en verano, como las plantas no crecen, no recuperan sus tejidos perdidos), la intensidad de la facilitación (mediada por la herbivoría) es mayor en esta época del año, mientras que en las otras dos estaciones, su importancia disminuye y por lo tanto pasa a primar la competencia.

Este estudio contribuye a la comprensión general de la dinámica de las comunidades naturales, revelando que la herbivoría puede mediar fuertemente en el balance entre las interacciones de facilitación y de competencia, en comunidades de plantas que históricamente se creyeron controladas por factores *bottom-up*. Este estudio

también demuestra que la herbivoría puede llevar a cambios en los modelos de sucesión, sugiriendo una nueva vía en la que los consumidores pueden ser importantes para la dinámica de las comunidades.

Tabla V.1. Comparación del consumo sobre parches de *Spartina* (porcentaje de hojas comidas por macollo) en parches del tratamiento control (remuestreados de una muestra original de 33 réplicas) y de remoción de *Sarcocornia*, para las cuatro estaciones. La columna “Remoción - Control” presenta el promedio (10000 repeticiones) de la diferencia (para cada repetición) entre los valores promedio del tratamiento de remoción y el control. Los asteriscos en esta columna indican diferencias significativas entre los tratamientos ($p < 0,05$).

Estación	<i>n</i> por grupo	Consumo (% de hojas comidas por macollo de <i>Spartina</i>)				Intervalo de confianza del 95%
		Promedio Remoción	Promedio Control	Remoción - Control		
Parches del tratamiento control vs. parches grandes del de remoción de <i>Sarcocornia</i>						
Verano	4	15,43	6,57	8,86	-0,42	15,42
Otoño	4	27,84	22,34	5,50	-17,71	20,42
Invierno	4	49,00	46,67	2,33	-18,69	21,25
Primavera	4	30,80	25,00	5,80	-9,20	19,72
Parches del tratamiento control vs. parches chicos del de remoción de <i>Sarcocornia</i>						
Verano	19	19,68	6,57	13,11 *	4,07	19,64
Otoño	16	44,79	22,34	22,45 *	11,81	30,79
Invierno	14	75,36	46,67	28,69 *	17,76	39,07
Primavera	8	51,21	25,00	26,21 *	15,85	36,11

Tabla V.2. Comparación del crecimiento de parches de *Spartina* (porcentaje de cambio en el número de macollos por día) en parches del tratamiento control (remuestreados de una muestra original de 33 réplicas) y de remoción de *Sarcocornia*, para las cuatro estaciones. La columna “Remoción - Control” presenta el promedio (10000 repeticiones) de la diferencia (para cada repetición) entre los valores promedio del tratamiento de remoción y el control. Los asteriscos en esta columna indican diferencias significativas entre los tratamientos ($p < 0,05$).

Estación	n por grupo	Crecimiento del parche de <i>Spartina</i> (% día ⁻¹)				
		Promedio Remoción	Promedio Control	Remoción - Control	Intervalo de confianza del 95%	
Parches del tratamiento control vs. parches grandes del de remoción de <i>Sarcocornia</i>						
Verano	4	2,18	0,80	1,38 *	0,49	2,21
Otoño	4	-0,09	-0,04	-0,05	-0,48	0,78
Invierno	4	0,08	0,03	0,05	-0,49	0,88
Primavera	4	0,42	0,06	0,36 *	0,01	1,00
Parches del tratamiento control vs. parches chicos del de remoción de <i>Sarcocornia</i>						
Verano	29	0,73	0,80	-0,07	-0,40	0,23
Otoño	19	-0,98	-0,04	-0,94 *	-1,19	-0,60
Invierno	16	-0,54	0,03	-0,57 *	-0,87	-0,19
Primavera	14	0,12	0,06	0,06	-0,17	0,37

FIGURAS

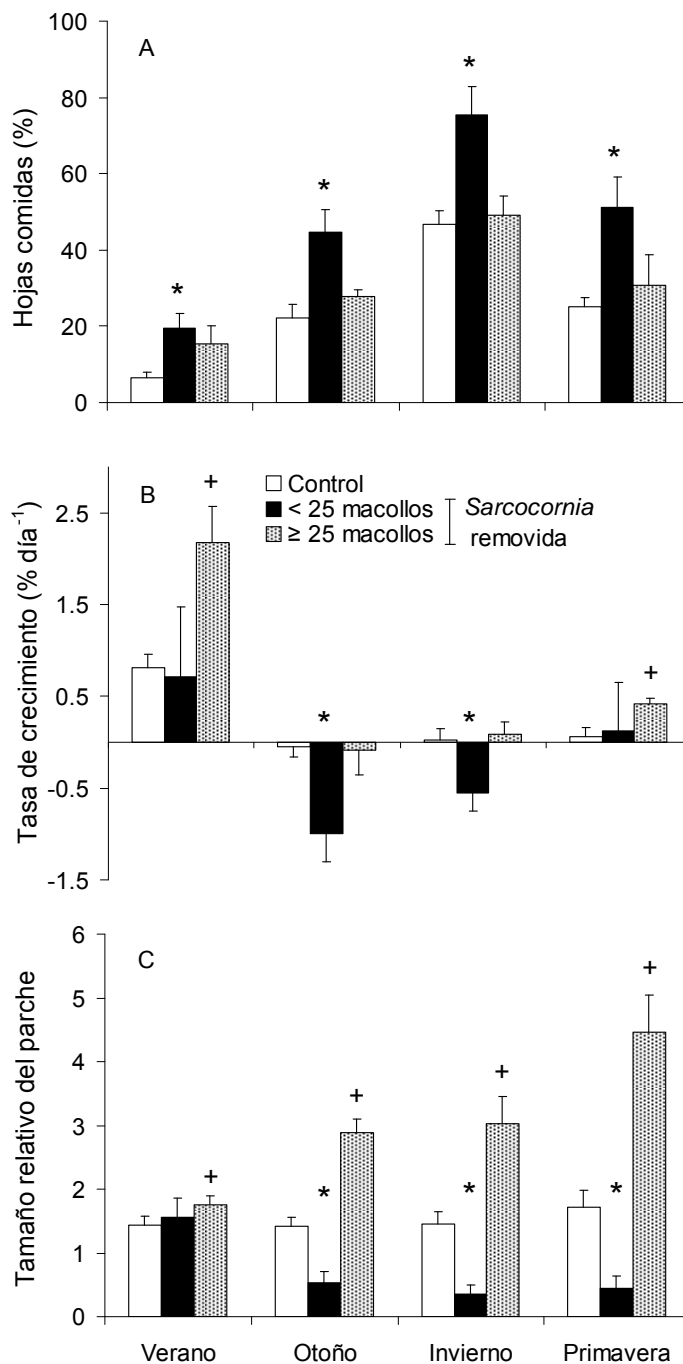


Fig. V.1: Porcentaje de hojas comidas por macollo de *Spartina* (A), tasa de crecimiento de parches de *Spartina* (B), y tamaño relativo del parche (número de macollos en el período de muestreo dividido por el número de macollos al inicio del experimento; ver texto) (C), en función a la estación del año. El “*” denota diferencias significativas entre el tratamiento control y los parches chicos de *Spartina* (< 25 macollos) del tratamiento de remoción de *Sarcocornia*. El “+” señala diferencias significativas entre el tratamiento control

y los parches grandes de *Spartina* (≥ 25 macollos) del tratamiento de remoción de *Sarcocornia*. En esta figura y en las siguientes, las barras muestran el promedio + el error estándar (EE), y los datos graficados son previos a las transformaciones.

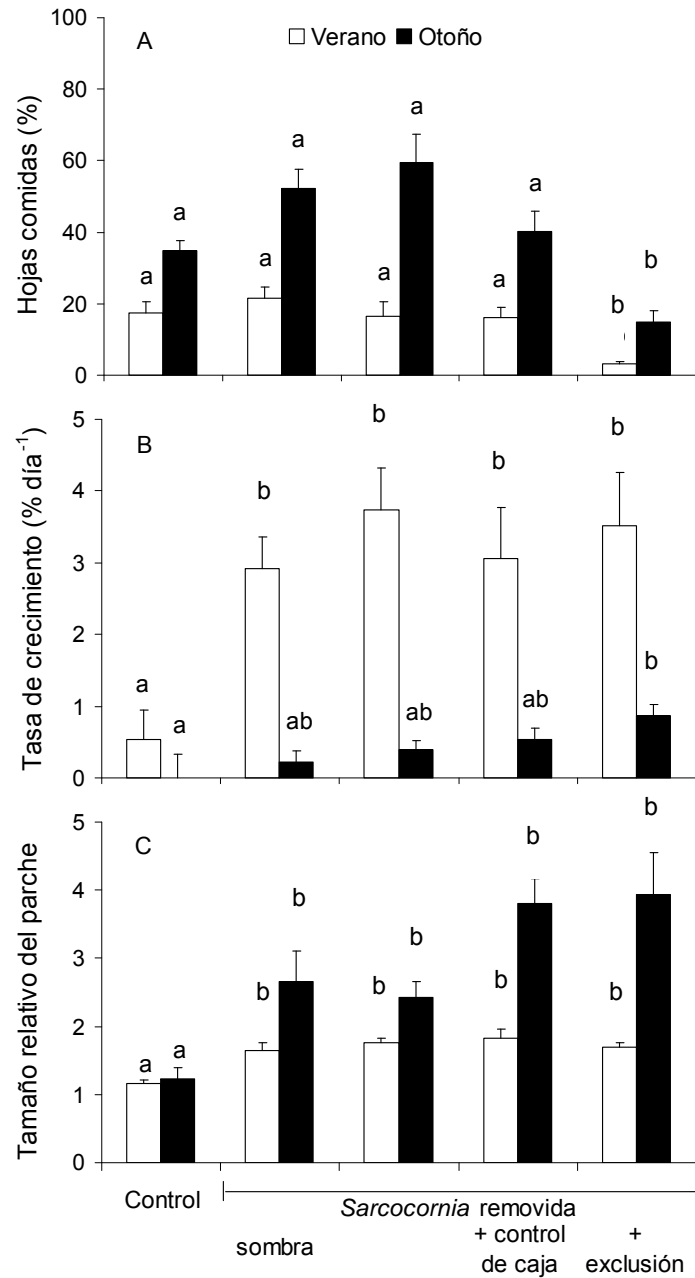


Fig. V.2: Porcentaje de hojas comidas por macollo de *Spartina* (A), tasa de crecimiento de parches de *Spartina* (B), y tamaño relativo del parche (C), correspondientes al tratamiento control y otros tres con remoción de *Sarcocornia*. Letras distintas señalan diferencias significativas entre los tratamientos bajo ellas, para una estación particular.

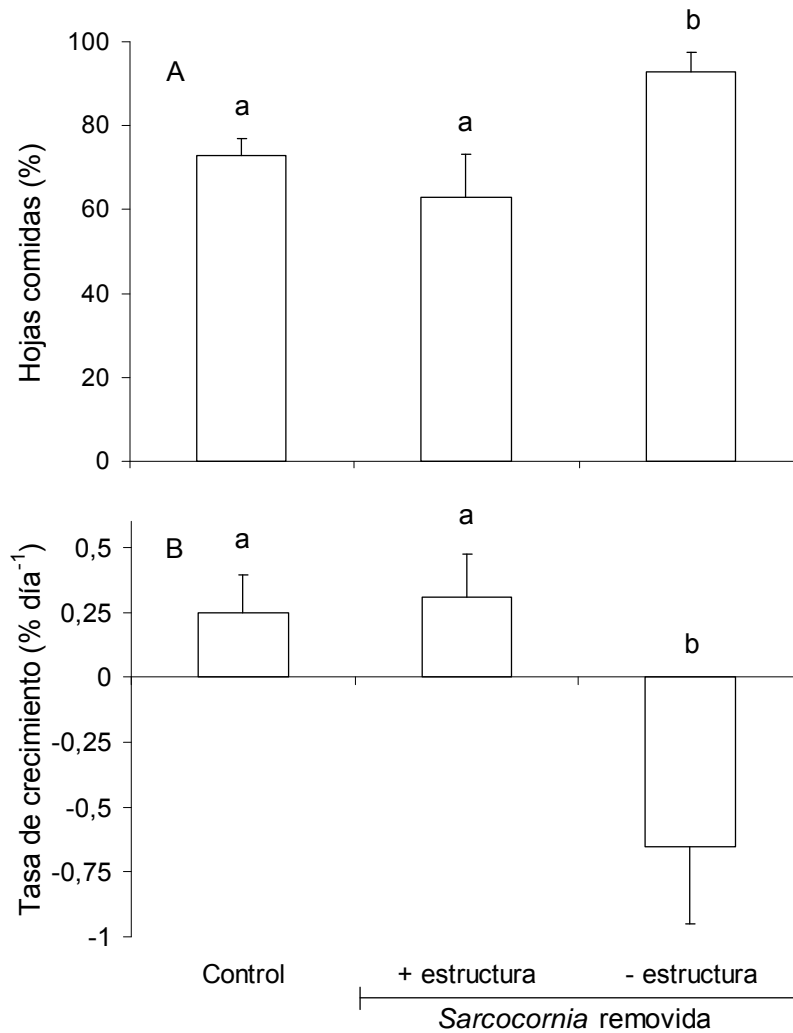


Fig. V.3: Porcentaje de hojas comidas por macollo de *Spartina* (A), tasa de crecimiento de parches de *Spartina* (B), y tamaño relativo del parche (C), en relación al tratamiento control y dos de remoción de *Sarcocornia* (+ estructura: la estructura de *Sarcocornia* fue simulada con tallos muertos; - estructura: la estructura de *Sarcocornia* no fue simulada y los tallos muertos fueron colocados rodeando al parche de *Spartina*). Letras distintas señalan diferencias significativas entre los tratamientos bajo ellas.

CONCLUSIONES GENERALES

La importancia de la herbivoría por cangrejos

Si bien por mucho tiempo se creyó que la estructura comunitaria de las marismas estaba controlada enteramente por factores abióticos (ej. Valiela *et al.* 1976, Linthurst y Seneca 1981, Dai y Wiegert 1996) que escalaban sus efectos a lo largo de las tramas tróficas (ej. Denno *et al.* 2002), trabajos recientes mostraron que también los herbívoros pueden ejercer un fuerte control sobre la comunidad (ej. Kuijper y Bakker 2005, Silliman *et al.* 2005, Jefferies *et al.* 2006), incluso los invertebrados, que por muchos años no fueron tenidos en cuenta (ver Silliman y Bortolus 2003). Los resultados de esta tesis se suman a esta evidencia reciente y muestran que el consumo de plantas por parte de *Neohelice granulata* (1) es un fenómeno común en las marismas del Atlántico sudoccidental, (2) cuya magnitud, en algunos casos, depende de las condiciones climáticas, y (3) que puede tener un gran impacto tanto en la abundancia y distribución de plantas de marisma, (4) como en el balance de las interacciones entre ellas, y (5) también en el éxito de su reproducción sexual y asexual.

Generalizaciones apresuradas basadas en casos particulares o en pocas áreas de estudio llevaron a decir que la herbivoría por invertebrados en marismas era insignificante (ej. Teal 1962, Pomeroy y Wiegert 1981). Para no cometer errores similares, en esta sección se intentará sintetizar el contexto en el que se dieron los resultados de esta tesis. Esto probablemente posibilitará una mejor aproximación a la importancia real de la herbivoría por cangrejos en las marismas del Atlántico sudoccidental.

Los distintos capítulos de esta tesis fueron mostrando en qué circunstancias es esperable que la herbivoría sea de vital importancia para el funcionamiento del sistema

y en cuáles no. Resumiendo brevemente, los resultados del capítulo I muestran que si bien el consumo de *Spartina* spp. por parte de *N. granulata* es muy común en las marismas del sudoeste Atlántico, su impacto sobre las plantas es contexto dependiente, ya que varía con la densidad de cangrejos, con las especies de *Spartina* presentes, con la altura a la que éstas se encuentran y su ubicación relativa a otras plantas. Los resultados del capítulo II se adentran en estas variaciones espaciales en la herbivoría, y muestran que ésta puede ser un factor fundamental de control sobre la productividad de las plantas en las zonas bajas, pero que su importancia disminuye rápidamente hacia las zonas más altas del intermareal. A estas variaciones espaciales de la herbivoría por cangrejos se les suman las variaciones temporales encontradas en el capítulo III, las que sugieren que cambios en la frecuencia de inundación de las plantas llevan a cambios en la intensidad del consumo que sufren. Por último, los resultados de los capítulos IV y V muestran que el impacto de la herbivoría también es variable a lo largo de la historia de vida de las plantas, con una relevancia mucho mayor sobre las recién germinadas, o bien, sobre macollos o parches jóvenes. En su conjunto, los resultados de esta tesis muestran que la intensidad de la herbivoría por cangrejos es contexto dependiente, tanto espacial como temporalmente. Por lo tanto, si bien debe resaltarse que el impacto de la herbivoría no es siempre importante (principalmente en las matrices de los niveles más altos de las marismas), claramente desempeña un rol preponderante, especialmente en los procesos de colonización de áreas sin vegetación y en el límite inferior de las marismas.

Interacción de la herbivoría con otros factores

Así como la relevancia de la herbivoría por parte de *N. granulata* es dependiente del contexto espacio-temporal, la importancia relativa de este efecto negativo de los

cangrejos sobre la productividad de las plantas depende del balance con el resto de las interacciones existentes entre ambos. Es decir, los cangrejos tienen un efecto negativo sobre la biomasa de *Spartina* spp. y de *Sarcocornia perennis* debido a que las consumen; sin embargo, a la vez, tienen una multiplicidad de efectos positivos y negativos sobre estas plantas que pueden afectar la importancia relativa de la herbivoría en el funcionamiento del sistema. A modo de ejemplo, en la matriz de la marisma media y baja (con sedimento de grano fino), los cangrejos pueden tener un importante efecto positivo sobre la productividad de *Spartina densiflora*: la actividad cavadora de *N. granulata* aumenta la oxigenación del sedimento, lo que facilita el establecimiento de hongos micorrízicos (aeróbicos obligados) en las raíces de *S. densiflora*, los que a su vez incrementan la disponibilidad de nutrientes para la planta (Daleo *et al.* 2007). Por otra parte, en marismas dominadas por *S. perennis* pueden tener efectos negativos mucho más importantes que la herbivoría, ya que con sus cuevas reducen la dureza del sedimento y así promueven la formación de canales de marea y, consecuentemente, la erosión de las marismas (Escapa *et al.* 2007). Es más, el efecto mismo de la herbivoría puede ser el resultado de dos procesos: por un lado, la remoción directa de la biomasa aérea de las plantas, y por otro lado, el daño que esto causa en los tejidos puede promover la infección por hongos patógenos que finalmente aumentan la mortalidad de hojas de *Spartina* spp. (Daleo *et al.* en prensa).

Pero la importancia relativa de la herbivoría no sólo depende de las posibles interacciones plantas-cangrejos, sino que también depende de las interacciones de las plantas entre ellas o con el ambiente. Esto se puede observar en las múltiples interacciones analizadas a lo largo de esta tesis. Puntualmente, los resultados de los capítulos I y II sugieren que a medida que disminuye la importancia relativa de la herbivoría, aumenta la importancia de la competencia intraespecífica por nutrientes. De

los capítulos IV y V surge que si bien la herbivoría tiene su mayor impacto sobre la estructuración de las marismas cuando las plantas son pequeñas, la bioturbación se torna fundamental en el éxito de la reproducción sexual de estas plantas. Por último, de los resultados del capítulo V se desprende que, cuando los parches de *S. densiflora* son pequeños, la herbivoría parece ser la interacción predominante, al punto que torna el balance de las interacciones entre plantas de competencia a facilitación; sin embargo, a medida que estos parches crecen, la herbivoría va perdiendo peso relativo, dejándole su lugar a la competencia.

De todo esto, se concluye que los cangrejos no tienen efectos enteramente positivos o negativos para el éxito de las plantas. Puntualmente, la importancia relativa de la herbivoría depende de, y a la vez modula, las interacciones entre las plantas y las de ellas con el ambiente. Es decir, la herbivoría desempeña un papel importante, pero al fin y al cabo, sólo uno más en la red de interacciones que tienen lugar en las comunidades de plantas de marismas del SO Atlántico.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abraham, K. F., Jefferies, R. L., Alisauskas, R. T. 2005. The dynamics of landscape change and snow geese in mid-continent North America. *Global Change Biology* **11**:841-855.
- Adam, P. 2002. Saltmarshes in a time of change. *Environmental Conservation* **29**:39-61.
- Bach, C. E. 1994. Effects of a specialist herbivore (*Altica subplicata*) on *Salix cordata* and sand dune succession. *Ecological Monographs* **64**:423-445.
- Belliveau, S. A., Paul, V. J. 2002. Effects of herbivory and nutrients on the early colonization of crustose coralline and fleshy algae. *Marine Ecology Progress Series* **232**:105-114.
- Berbery, E. H., Doyle, M., Barros, V. 2006. Regional precipitation trends. Páginas 61-73 en V. Barros, R. Clarke, and P. Silva Días, editores. *Climate change in the La Plata basin*. CIMA-CONICET-UBA, Buenos Aires, Argentina.
- Berkowitz, A. R., Canham, C. D., Kelly, V. R. 1995. Competition vs. facilitation of tree seedling growth and survival in early successional communities. *Ecology* **76**:1156-1168.
- Bertness, M. D. 1984. Habitat and community modification by an introduced herbivorous snail. *Ecology* **65**:370-381.
- Bertness, M. D. 1985. Fiddler crab regulation of *Spartina alterniflora* production on a New England salt marsh. *Ecology* **66**:1042-1055.
- Bertness, M. D., Ellison, A. M. 1987. Determinants of pattern in a New England salt marsh plant community. *Ecological Monographs* **57**:129-147.
- Bertness, M. D. 1991a. Interspecific interactions among high marsh perennials in a New England salt marsh. *Ecology* **72**:125-137.

- Bertness, M. D. 1991b. Zonation of *Spartina patens* and *Spartina alterniflora* in New England salt marsh. *Ecology* **72**:138-148.
- Bertness, M. D., Gough, L., Shumway, S. W. 1992. Salt tolerances and the distribution of fugitive salt marsh plants. *Ecology* **73**:1842-1851.
- Bertness, M. D., Shumway, S. W. 1993. Competition and facilitation in marsh plants. *American Naturalist* **142**:718-724.
- Bertness, M., Callaway, R. M. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution* **9**:191-193.
- Bertness, M. D., Hacker, S. D. 1994. Physical stress and positive associations among marsh plants. *American Naturalist* **144**:363-372.
- Bertness, M. D., Leonard, G. H. 1997. The role of positive interactions in communities: lessons from intertidal habitats. *Ecology* **78**:1976-1989.
- Bertness, M. D., Leonard, G. H., Levine, J. M., Schmidt, P. R., Ingraham, A. O. 1999. Testing the relative contribution of positive and negative interactions in rocky intertidal communities. *Ecology* **80**:2711-2726.
- Bertness, M., Silliman, B. R., Jefferies, R. 2004. Salt marshes under siege. *American Scientist* **92**:54-61.
- Bertness, M. D., Crain, C., Holdredge, C., Sala, N. 2008. Eutrophication and consumer control of new england salt marsh primary productivity. *Conservation Biology* **22**:131-139.
- Bishop, J. G. 2002. Early primary succession on Mount St. Helens: impact of insect herbivores on colonizing lupines. *Ecology* **83**:191-202.
- Bockelmann, A. C., Neuhaus, R. 1999. Competitive exclusion of *Elymus athericus* from a high-stress habitat in a European salt marsh. *Journal of Ecology* **87**:503-513.

- Bodmer, R. E. 1990. Responses of ungulates to seasonal inundations in the Amazon floodplain. *Journal of Tropical Ecology* **6**:191-201.
- Borer, E. T., Halpern, B. S., Seabloom, E. W. 2006. Asymmetry in community regulation: effects of predators and productivity. *Ecology* **87**:2813-2820.
- Bortolus, A., Iribarne, O. O. 1999. The effect of the southwestern Atlantic burrowing crab *Chasmagnathus granulata* on a *Spartina* salt-marsh. *Marine Ecology Progress Series* **178**:79-88.
- Bortolus, A., Schwindt, E., Iribarne, O. 2002. Positive plant-animal interactions in the high marsh of an argentinean coastal lagoon. *Ecology* **83**:733-742.
- Bortolus, A., Laterra, P., Iribarne, O. 2004. Crab-mediated phenotypic changes in *Spartina densiflora* Brong. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **59**:97-107.
- Botto, F., Valiela, I., Iribarne, O., Martinetto, P., Alberti, J. 2005. Impact of burrowing crabs on C and N sources, control, and transformation in sediments and food webs of SW Atlantic estuaries. *Marine Ecology Progress Series* **293**:155-164.
- Brewer, J. S., Levine, J. M., Bertness, M. D. 1998. Interactive effects of elevation and burial with wrack on plant community structure in some Rhode Island salt marshes. *Journal of Ecology* **86**:125-136.
- Bruno, J. F. 2000. Facilitation of cobble beach plant communities through habitat modification by *Spartina alterniflora*. *Ecology* **81**:1179-1192.
- Bruno, J. F., Stachowicz, J. J., Bertness, M. D. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution* **18**:119-125.
- Bryant, J. P. 1987. Feltleaf willow-snowshoe hare interactions: plant carbon/nutrient balance and floodplain succession. *Ecology* **68**:1319-1327.
- Burkepile, D. E., Hay, M. E. 2006. Herbivore vs. nutrient control of marine primary producers: context-dependent effects. *Ecology* **87**:3128-3139.

- Callaway, R. M., Walker, L. R. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* **78**:1958-1965.
- Callaway, R. M., Kikvidze, Z., Kikodze, D. 2000. Facilitation by unpalatable weeds may conserve plant diversity in overgrazed meadows in the Caucasus Mountains. *Oikos* **89**:275-282.
- Callaway, R. M., Brooker, R. W., Choler, P., Kikvidze, Z., Lortie, C. J., Michalet, R., Paolini, L., Pugnaire, F. I., Newingham, B., Aschehoug, E. T., Armas, C., Kikodze, D., Cook, B. J. 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature* **417**:844-848.
- Callaway, R. M., Kikodze, D., Chiboshvili, M., Khetsuriani, L. 2005. Unpalatable plants protect neighbors from grazing and increase plant community diversity. *Ecology* **86**:1856-1862.
- Canepuccia, A., Escapa, M., Daleo, P., Alberti, J., Botto, F., Iribarne, O. O. 2007. Positive interactions of the smooth cordgrass *Spartina alterniflora* on the mud snail *Heleobia australis*, in South Western Atlantic salt marshes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **353**:180-190.
- Carpenter, S. R., Fisher, S. G., Grimm, N. B., Kitchell, J. F. 1992. Global change and freshwater ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* **23**:119-139.
- Castillo, J. M., Fernández-Baco, L., Castellanos, E. M., Luque, C. J., Figueroa, M. E., Davy, A. J. 2000. Lower limits of *Spartina densiflora* and *S. maritima* in a Mediterranean salt marsh determined by different ecophysiological tolerances. *Journal of Ecology* **88**:801-812.
- Chase, J. M., Leibold, M. A., Downing, A. L., Shurin, J. B. 2000. The effects of productivity, herbivory, and plant species turnover in grassland food webs. *Ecology* **81**:2485-2497.

- Choler, P., Michalet, R., Callaway, R. M. 2001. Facilitation and competition on gradients in Alpine plant communities. *Ecology* **82**:3295-3308.
- Clements, F. E. 1916. *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*. Carnegie Institution of Washington, Washington, D.C., USA.
- Cobb, N. S., Mopper, S., Gehring, C. A., Caouette, M., Christensen, K. M., Whitman, T. G. 1997. Increased moth herbivory associated with environmental stress of pinyon pine at local and regional levels. *Oecologia* **109**:387-397.
- Collischonn, W., Tucci, C. E. M., Clarke, R. T. 2001. Further evidence of changes in the hydrological regime of the River Paraguay: part of a wider phenomenon of climate change? *Journal of Hydrology* **245**:218-238.
- Connell, J. H. 1961. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology* **42**:710-723
- Connell, J. H. 1972. Community interactions on marine rocky intertidal shores. *Annual Review of Ecology and Systematics* **3**:169-192.
- Connell, J. H., Slatyer, R. O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* **111**:1119-1144.
- Conover, W. J. 1980. *Practical Nonparametric Statistics*, 2ª edición. Wiley, New York.
- Copello, S., Favero, M. 2001. Foraging ecology of Olrog's Gull *Larus atlanticus* in Mar Chiquita Lagoon (Buenos Aires, Argentina): are there age-related differences? *Bird Conservation International* **11**:175-188.
- Cornelissen, J. H. C., Callaghan, T. V., Alatalo, J. M., Michelsen, A., Graglia, E., Hartley, A. E., Hik, D. S., Hobbie, S. E., Press, M. C., Robinson, C. H., Henry, G. H. R., Shaver, G. R., Phoenix, G. K., Gwynn Jones, D., Jonasson, S., Chapin, F. S., Molau, U., Neill, C., Lee, J. A., Melillo, J. M., Sveinbjörnsson, B., Aerts,

- R. 2001. Global change and arctic ecosystems: is lichen decline a function of increases in vascular plant biomass? *Journal of Ecology* **89**:984-994.
- Costa, C. S. B., Davy, A. J. 1992. Coastal saltmarsh communities of Latin America. Páginas 179-199 *en* U. Seeliger, editor. Coastal plant communities of Latin America. Academic Press, New York.
- Costa, C. S. B., Marangoni, J. C., Azevedo, A. M. G. 2003. Plant zonation in irregularly flooded salt marshes: relative importance of stress tolerance and biological interactions. *Journal of Ecology* **91**:951-965.
- Crain, C. M., Bertness, M. D. 2006. Ecosystem engineering across environmental gradients: implications for conservation and management. *Bioscience* **56**:211-218.
- Daan, B., Bakker, J. P., de Vries, Y., van Lieshout, S. 2002. Long-term vegetation changes in experimentally grazed and ungrazed back-barrier marshes in the Wadden Sea. *Applied Vegetation Science* **5**:45-54.
- Daehler, C. C., Strong, D. R. 1995. Impact of high herbivore densities on introduced smooth cordgrass, *Spartina alterniflora*, invading San Francisco Bay, California. *Estuaries* **18**:409-417.
- Dai, T., Wiegert, R. G. 1996. Ramet population dynamics and net aerial primary productivity of *Spartina alterniflora*. *Ecology* **77**:276-288.
- Daleo, P., Escapa, M., Isacch, J. P., Ribeiro, P., Iribarne, O. 2005. Trophic facilitation by the oystercatcher *Haematopus palliatus* Temminck on the scavenger snail *Buccinanops globulosum* Kiener in a Patagonian bay. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **325**:27-34.

- Daleo, P., Fanjul, E., Méndez Casariego, A., Silliman, B. R., Bertness, M. D., Iribarne, O. 2007. Ecosystem engineers activate mycorrhizal mutualism in salt marshes. *Ecology Letters* **10**:902-908.
- Daleo, P., Alberti, J., Canepuccia, A., Escapa, M., Fanjul, E., Silliman, B. R., Bertness, M. D., Iribarne, O. 2008. Mycorrhizal fungi determine salt-marsh plant zonation depending on nutrient supply. *Journal of Ecology* **96**:431-437.
- Daleo, P., Silliman, B., Alberti, J., Escapa, M., Canepuccia, A., Peña, N., Iribarne, O. En revisión. Disease-mediated grazer control of plant growth in Argentinean salt marshes. *Journal of Ecology*.
- de Luís, M., Raventós, J., González-Hidalgo, J. C., Sánchez, J. R., Cortina, J. 2000. Spatial analysis of rainfall trends in the region of Valencia (east Spain). *International Journal of Climatology* **20**:1451-1469.
- Denno, R. F., Gratton, C., Peterson, M. A., Langellotto, G. A., Finke, D. L., Huberty, A. F. 2002. Bottom-up forces mediate natural-enemy impact in a phytophagous insect community. *Ecology* **83**:1443-1458.
- Dormann, C. F., Van der Wal, R., Bakker, J. P. 2000. Competition and herbivory during salt marsh succession: the importance of forb growth strategy. *Journal of Ecology* **88**:571-583.
- Dudt, C. F., Shure, D. J. 1994. The influence of light and nutrients on foliar phenolics and insect herbivory. *Ecology* **75**:86-98.
- Dumbauld, D. R., Wyllie-Echeverría, S. 2003. The influence of burrowing thalassinid shrimps on the distribution of intertidal seagrasses in Willapa Bay, Washington, USA. *Aquatic Botany* **77**:27-42.
- Dunson, W. A., Travis, J. 1991. The role of abiotic factors in community organization. *American Naturalist* **138**:1067-1091.

- Ellison, A. M. 1987. Density-dependent dynamics of *Salicornia europaea* monocultures. *Ecology* **68**:737-741.
- Emery, N. C., Ewanchuk, P. J., Bertness, M. D. 2001. Competition and salt-marsh plant zonation: stress tolerators may be dominant competitors. *Ecology* **82**:2471-2485.
- Ervin, G. N. 2005. Spatio-temporally variable effects of a dominant macrophyte on vascular plant neighbors. *Wetlands* **25**:317-325.
- Escapa, M., Minkoff, D. R., Perillo, G. M. E., Iribarne, O. 2007. Direct and indirect effects of burrowing crab *Chasmagnathus granulatus* activities on erosion of southwest Atlantic *Sarcocornia*-dominated marshes. *Limnology and Oceanography* **52**:2340-2349.
- Fagan, W. F., Bishop, J. G. 2000. Trophic interactions during primary succession: herbivores slow a plant reinvasion at Mount St. Helens. *American Naturalist* **155**:238-251.
- Farrell, T. M. 1991. Models and mechanisms of succession: an example from a rocky intertidal community. *Ecological Monographs* **61**:95-113.
- Favero M., Bachmann S., Copello S., Mariano-Jelicich R., Silva MP., Ghys M., Khatchikian C., Mauco L. 2001. Aves marinas del sudeste bonaerense. Páginas 251-267 en O. Iribarne, editor. Reserva de biosfera Mar Chiquita: características físicas, biológicas y ecológicas. Editorial Martín, Mar del Plata.
- Feller, I. C. 1995. Effects of nutrient enrichment on growth and herbivory of dwarf red mangrove (*Rhizophora mangle*). *Ecological Monographs* **65**:477-505.
- Fogel, B. N., Crain, C. M., Bertness, M. D. 2004. Community level engineering effects of *Triglochin maritima* (seaside arrowgrass) in a salt marsh in northern New England, USA. *Journal of Ecology* **92**:589-597.

- Fritz, H., de Garine-Wichatitsky, M., Letessier, G. 1996. Habitat use by sympatric wild and domestic herbivores in an African savanna woodland: the influence of cattle spatial behaviour. *Journal of Applied Ecology* **33**:589-598.
- Furbish, C. E., Albano, M. 1994. Selective herbivory and plant community structure in a mid-Atlantic salt marsh. *Ecology* **75**:1015-1022.
- Gagnon, P., Himmelman, J. H., Johnson, L. E. 2003. Algal colonization in urchin barrens: defense by association during recruitment of the brown alga *Agarum cribrosum*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **290**:179-196.
- Garcia, A. M., Vieira, J. P., Winemiller, K. O. 2001. Dynamics of the shallow-water fish assemblage of the Patos Lagoon estuary (Brazil) during cold and warm ENSO episodes. *Journal of Fish Biology* **59**:1218-1238.
- Garner, P., Clough, S., Griffiths, S. W., Deans, D., Ibbotson, A. 1998. Use of shallow marginal habitat by *Phoxinus phoxinus*: a trade-off between temperature and food? *Journal of Fish Biology* **52**:600-609.
- Gasith, A., Resh, V. H. 1999. Streams in Mediterranean climate regions: abiotic influences and biotic responses to predictable seasonal events. *Annual Review of Ecology and Systematics* **30**:51-81.
- Gismervik, I., Andersen, T., Vadstein, O. 1997. Pelagic food webs and eutrophication of coastal waters: impact of grazers on algal communities. *Marine Pollution Bulletin* **33**:22-35.
- Golladay, S. W., Taylor, B. W., Palik, B. J. 1997. Invertebrate communities of forested limesink wetlands in southwest Georgia, USA: habitat use and influence of extended inundation. *Wetlands* **17**:383-393.
- Goranson, C. E., Ho, C., Pennings, S. C. 2004. Environmental gradients and herbivore feeding preferences in coastal salt marshes. *Oecologia* **140**:591-600.

- Gough, L., Grace, J. B. 1998. Effects of flooding, salinity and herbivory on coastal plant communities, Louisiana, United States. *Oecologia* **117**:527-535.
- Green, P. T., O'Dowd, D. J., Lake, P. S. 1997. Control of seedling recruitment by land crabs in rain forest on a remote oceanic island. *Ecology* **78**:2474-2486.
- Greene, C. H., Schoener, A., Corets, E. 1983. Succession on marine hard substrata: the adaptive significance of solitary and colonial strategies in temperate fouling communities. *Marine Ecology Progress Series* **13**:121-129.
- Greenlee, J. T., Callaway, R. M. 1996. Abiotic stress and the relative importance of interference and facilitation in montane bunchgrass communities in Western Montana. *American Naturalist* **148**:386-396.
- Halpern, B. S., Cottenie, K., Broitman, B. R. 2006. Strong top-down control in Southern California kelp forest ecosystems. *Science* **312**:1230-1232.
- Harley, C. D. G. 2003. Abiotic stress and herbivory interact to set range limits across a two-dimensional stress gradient. *Ecology* **84**:1477-1488.
- Harris, L. G., Ebeling, A. W., Laur, D. R., Rowley, R. J. 1984. Community recovery after storm damage: a case of facilitation in primary succession. *Science* **224**:1336-1338.
- Harte, J., Shaw, R. 1995. Shifting dominance within a montane vegetation community: results of a climate-warming experiment. *Science* **267**:876-880.
- Hay, M. E. 1986. Associational plant defenses and the maintenance of species diversity: turning competitors into accomplices. *American Naturalist* **128**:617-641.
- Hik, D. S., Jefferies, R. L., Sinclair, A. R. E. 1992. Foraging by geese, isostatic uplift and assymetry in the development of salt-marsh plant communities. *Journal of Ecology* **80**:395-406.

- Hillebrand, H. 2002. Top-down versus bottom-up control of autotrophic biomass: a meta-analysis on experiments with periphyton. *Journal of the North American Benthological Society* **21**:349-369.
- Hillebrand, H., Gruner, D. S., Borer, E. T., Bracken, M. E. S., Cleland, E. E., Elser, J. J., Harpole, W. S., Ngai, J. T., Seabloom, E. W., Shurin, J. B., Smith, J. E. 2007. Consumer versus resource control of producer diversity depends on ecosystem type and producer community structure. *Proceedings of the National Academy of Science USA* **104**:10904-10909.
- Holmgren, M., Scheffer, M., Huston, M. A. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* **78**:1966-1975.
- Holt, R. D. 1984. Spatial heterogeneity, indirect interactions, and the coexistence of prey species. *American Naturalist* **124**:377-406.
- Holzappel, C., Mahall, B. E. 1999. Bidirectional facilitation and interference between shrubs and annuals in the Mojave Desert. *Ecology* **80**:1747-1761.
- Howes, B. L., Howarth, R. W., Teal, J. M., Valiela, I. 1981. Oxidation-reduction potentials in a salt marsh: Spatial patterns and interactions with primary production. *Limnology and Oceanography* **26**:350-360.
- Huckle, J. M., Potter, J. A., Marrs, R. H. 2000. Influence of environmental factors on the growth and interactions between salt marsh plants: effects of salinity, sediment and waterlogging. *Journal of Ecology* **88**:492-505.
- Hulbert, S.H., 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs* **54**: 187-211.
- Hunter, M. D., Price, P. W. 1992. Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology* **73**:724-732.

- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology **22**:415-427.
- Iribarne, O. 2001. Reserva de biosfera Mar Chiquita: características físicas, biológicas y ecológicas. Editorial Martín, Mar del Plata.
- Iribarne, O., Bortolus, A., Botto, F. 1997. Between-habitat differences in burrow characteristics and trophic modes in the southwestern Atlantic burrowing crab *Chasmagnathus granulata*. Marine Ecology Progress Series **155**:137-145.
- Iribarne, O., Martinetto, P., Schwindt, E., Botto, F., Bortolus, A., Garcia Borboroglu, P. 2003. Evidences of habitat displacement between two common soft-bottom SW Atlantic intertidal crabs. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology **296**:167-182.
- Iribarne, O., Bruschetti, M., Escapa, M., Bava, J., Botto, F., Gutiérrez, J., Palomo, G., Delhey, K., Petracci, P., Gagliardini, A. 2005. Small- and large-scale effect of the SW Atlantic burrowing crab *Chasmagnathus granulatus* on habitat use by migratory shorebirds. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology **315**:87-101.
- Isacch, J. P., Costa, C. S. B., Rodríguez-Gallego, L., Conde, D., Escapa, M., Gagliardini, D. A., Iribarne, O. O. 2006. Distribution of saltmarsh plant communities associated with environmental factors along a latitudinal gradient on the south-west Atlantic coast. Journal of Biogeography **33**:888-900.
- Jefferies, R. L., Jano, A. P., Abraham, K. F. 2006. A biotic agent promotes large-scale catastrophic change in the coastal marshes of Hudson Bay. Journal of Ecology **94**:234-242.
- Jones, C. G., Lawton, J. H., Shachak, M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. Oikos **69**:373-386.

- Karr, J. R., Freemark, K. E. 1983. Habitat selection and environmental gradients: dynamics in the "stable" tropics. *Ecology* **64**:1481-1494.
- Kikvidze, Z., Khetsuriani, L., Kikodze, D., Callaway, R. M. 2006. Seasonal shifts in competition and facilitation in subalpine plant communities of the central Caucasus. *Journal of Vegetation Science* **17**:77-82.
- Kittelson, P. M., Boyd, M. J. 1997. Mechanisms of expansion for an introduced species of cordgrass, *Spartina densiflora*, in Humboldt Bay, California. *Estuaries* **20**:770-778.
- Klanderud, K. 2005. Climate change effects on species interactions in an alpine plant community. *Journal of Ecology* **93**:127-137.
- Kuijper, D. P. J., Nijhoff, D. J., Bakker, J. P. 2004. Herbivory and competition slow down invasion of a tall grass along a productivity gradient. *Oecologia* **141**:452-459.
- Kuijper, D. P. J., Bakker, J. P. 2005. Top-down control of small herbivores on salt-marsh vegetation along a productivity gradient. *Ecology* **86**:914-923.
- Lapointe, B. E., Barile, B. J., Matzie, W. R. 2004. Anthropogenic nutrient enrichment of seagrass and coral reef communities in the Lower Florida Keys: discrimination of local versus regional nitrogen sources. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **308**:23-58.
- Leidy, R. A., Fiedler, P. L., Micheli, E. R. 1992. Is wetter better? *Bioscience* **42**:58-61+65.
- Lenssen, J. P. M., de Kroon, H. 2005. Abiotic constraints at the upper boundaries of two *Rumex* species on a freshwater flooding gradient. *Journal of Ecology* **93**:138-147.

- Levine, J. M., Brewer, J. S., Bertness, M. D. 1998. Nutrients, competition and plant zonation in a New England salt marsh. *Journal of Ecology* **86**:285-292.
- Lima, M., Stenseth, N. C., Jaksic, F. M. 2002. Food web structure and climate effects on the dynamics of small mammals and owls in semi-arid Chile. *Ecology Letters* **5**:273-284.
- Linthurst, R. A., Seneca, E. D. 1981. Aeration, nitrogen and salinity as determinants of *Spartina alterniflora* Loisel. growth response. *Estuaries* **4**:53-63.
- Lotze, H. K., Worm, B., Sommer, U. 2001. Strong bottom-up and top-down control of early life stages of macroalgae. *Limnology and Oceanography* **46**:749-757.
- Lubchenco, J. 1978. Plant species diversity in a marine intertidal community: importance of herbivore food preference and algal competitive abilities. *American Naturalist* **112**:23-39.
- Lubchenco, J. 1980. Algal zonation in the New England rocky intertidal community: an experimental analysis. *Ecology* **61**:333-344.
- Lubchenco, J. 1983. *Littorina* and *Fucus*: effects of herbivores, substratum heterogeneity, and plant escapes during succession. *Ecology* **64**:1116-1123.
- Manly, B. F. J. 1998. Randomization, bootstrap and Monte Carlo methods in biology, 2^a edición. Chapman and Hall, London, UK.
- Martin, T. E. 2001. Abiotic vs. biotic influences on habitat selection of coexisting species: climate change impacts? *Ecology* **82**:175-188.
- Méndez Casariego, A., Alberti, J., Luppi, T., Iribarne, O. En prensa. Stage-dependent interactions between intertidal crabs: from facilitation to predation. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*.

- Menge, B. A. 2000. Top-down and bottom-up community regulation in marine rocky intertidal habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **250**:257-289.
- Menge, B. A., Sutherland, J. P. 1976. Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation, competition, and temporal heterogeneity. *American Naturalist* **110**:351-369.
- Menge, B. A., Sutherland, J. P. 1987. Community regulation: variation in disturbance, competition, and predation in relation to environmental stress and recruitment. *American Naturalist* **130**:730-757.
- Methratta, E. T. 2004. Top-down and bottom-up factors in tidepool communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **299**:77-96.
- Milchunas, D. G., Noy-Meir, I. 2002. Grazing refuges, external avoidance of herbivory and plant diversity. *Oikos* **99**:113-130.
- Miriti, M. N. 2006. Ontogenetic shift from facilitation to competition in a desert shrub. *Journal of Ecology* **94**:973-979.
- Moran, M. D., Scheidler, A. R. 2002. Effects of nutrients and predators on an old-field food chain: interactions of top-down and bottom-up processes. *Oikos* **98**:116-124.
- Morris, R. K. A., Reach, I. S., Duffy, M. J., Collins, T. S., Leafe, R. N. 2004. On the loss of saltmarshes in south-east England and the relationship with *Nereis diversicolor*. *Journal of Applied Ecology* **41**:787-791.
- Myers, R. A., Baum, J. K., Shepherd, T. D., Powers, S. P., Peterson, C. H. 2007. Cascading effects of the loss of apex predatory sharks from a coastal ocean. *Science* **315**:1846-1850.

- Nielsen, K. J. 2003. Nutrient loading and consumers: agents of change in open-coast macrophyte assemblages. *Proceedings of the National Academy of Science USA* **100**:7660-7665.
- Nixon, S. W., Buckley, B. A. 2002. "A strikingly rich zone"— Nutrient enrichment and secondary production in coastal marine ecosystems. *Estuaries* **25**:782-796.
- Nomann, B. E., Pennings, S. C. 1998. Fiddler crab–vegetation interactions in hypersaline habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **255**:53-68.
- Nugent, G., Fraser, W., Sweetapple, P. 2001. Top down or bottom up? Comparing the impacts of introduced arboreal possums and 'terrestrial' ruminants on native forest in New Zealand. *Biological Conservation* **99**:65-79.
- Oesterheld, M., McNaughton, S. J. 1991. Interactive effect of flooding and grazing on the growth of Serengeti grasses. *Oecologia* **88**:153-156.
- Oesterheld, M., Oyarzábal, M. 2004. Grass-to-grass protection from grazing in a semi-arid steppe. Facilitation, competition, and mass effect. *Oikos* **107**:576-582.
- Olff, H., Ritchie, M. E. 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology and Evolution* **13**:261-265.
- Ostfeld, R. S., Keesing, F. 2000. Pulsed resources and community dynamics of consumers in terrestrial ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* **15**:232-237.
- Pace, M. L., Cole, J. J., Carpenter, S. R., Kitchell, J. F. 1999. Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* **14**:483-488.
- Paramor, O. A. L., Hughes, R. G. 2004. The effects of bioturbation and herbivory by the polychaete *Nereis diversicolor* on loss of saltmarsh in south-east England. *Journal of Applied Ecology* **41**:449-463.

- Paramor, O. A. L., Hughes, R. G. 2005. Effects of the invertebrate infauna on early saltmarsh plant colonisation of managed realignment areas in south-east England. *Marine Ecology Progress Series* **303**:61-71.
- Pennings, S. C., Callaway, R. M. 1992. Salt marsh plant zonation: the relative importance of competition and physical factors. *Ecology* **73**:681-690.
- Pennings, S. C., Richards, C. L. 1998. Effects of wrack burial in salt-stressed habitats: *Batis maritima* in a southwest Atlantic salt marsh. *Ecography* **21**:630-638.
- Pennings, S. C., Bertness, M. D. 2001. Salt marsh communities. Páginas 289-316 en M. D. Bertness, S. D. Gaines, y M. Hay, editores. *Marine community ecology*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Pennings, S. C., Silliman, B. R. 2005. Linking biogeography and community ecology: latitudinal variation in plant-herbivore strength. *Ecology* **86**:2310-2319.
- Perillo, G. M. E., Iribarne, O. O. 2004. Processes of tidal channel development in salt and freshwater marshes. *Earth Surface Processes and Landforms* **28**:1473-1482.
- Peterson, B. J., Deegan, L., Helfrich, J., Hobbie, J. E., Hullar, M., Moller, B., Ford, T. E., Hershey, A., Hiltner, A., Kipphut, G., Lock, M. A., Fiebig, D. M., McKinley, V., Miller, M. C., Vestal, J. R., Ventullo, R., Volk, G. 1993. Biological responses of a tundra river to fertilization. *Ecology* **74**:653-672.
- Plummer, N., Salinger, M. J., Nicholls, N., Suppiah, R., Hennessy, K. J., Leighton, R. M., Trewin, B., Page, C. M., Lough, J. M. 1999. Changes in climate extremes over the Australian region and New Zealand during the twentieth century. *Climatic Change* **42**:183-202.
- Polis, G. A. 1999. Why are parts of the world green? Multiple factors control productivity and the distribution of biomass. *Oikos* **86**:3-15.

- Pomeroy, L. R., Wiegert, R. G. 1981. The ecology of a salt marsh. Springer-Verlag, New York.
- Power, M. E. 1992. Top-down and bottom-up forces in food webs: do plants have primacy? *Ecology* **73**:733-746.
- Proulx, M., Mazumder, A. 1998. Reversal of grazing impact on plant species richness in nutrient-poor vs. nutrient-rich ecosystems. *Ecology* **79**:2581-2592.
- Pugnaire, F. I., Luque, M. T. 2001. Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. *Oikos* **93**:42-49.
- Rand, T. A. 1999. Effects of environmental context on the susceptibility of *Atriplex patula* to attack by herbivorous beetles. *Oecologia* **121**:39-46.
- Rand, T. A. 2000. Seed dispersal, habitat suitability and the distribution of halophytes across a salt marsh tidal gradient. *Journal of Ecology* **88**:608-621.
- Rand, T. A. 2002. Variation in insect herbivory across a salt marsh tidal gradient influences plant survival and distribution. *Oecologia* **132**:549-558.
- Rand, T. A. 2004. Competition, facilitation, and compensation for insect herbivory in an annual salt marsh forb. *Ecology* **85**:2046-2052.
- Rejas, D., Declerck, S., Auwerkerken, J., Tak, P., De Meester, L. 2005. Plankton dynamics in a tropical floodplain lake: fish, nutrients, and the relative importance of bottom-up and top-down control. *Freshwater Biology* **50**:52-69.
- Reta, R., Martos, P., Perillo, G. M. E., Piccolo, M. C., Ferrante, A. 2001. Características hidrográficas del estuario de la laguna de Mar Chiquita. Páginas 31-52 en O. Iribarne, editor. Reserva de biosfera Mar Chiquita: características físicas, biológicas y ecológicas. Editorial Martín, Mar del Plata, Argentina.
- Robertson, D. R., Gaines, S. D. 1986. Interference competition structures habitat use in a local assemblage of coral reef surgeonfishes. *Ecology* **67**:1372-1383.

- Root, T. L., Schneider, S. H. 1995. Ecology and climate: research strategies and implications. *Science* **269**:334-341.
- Roshier, D. A., Whetton, P. H., Allan, R. J., Robertson, A. I. 2001. Distribution and persistence of temporary wetland habitats in arid Australia in relation to climate. *Austral Ecology* **26**:371-384.
- Russell, B. D., Connell, S. D. 2005. A novel interaction between nutrients and grazers alters relative dominance of marine habitats. *Marine Ecology Progress Series* **289**:5-11.
- Sakai, K., Türkay, M., Yang, S-L. 2006. Revision of the *Helice/Chasmagnathus* complex (Crustacea: Decapoda: Brachyura). *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft* 565: 1-76.
- Sala, N. M., Bertness, M. D., Silliman, B. R. 2008. The dynamics of bottom-up and top-down control in a New England salt marsh. *Oikos* **117**:1050-1056.
- Shumway, S. W. 2000. Facilitative effects of a sand dune shrub on species growing beneath the shrub canopy. *Oecologia* **124**:138-148.
- Silliman, B. R., Zieman, J. C. 2001. Top-down control of *Spartina alterniflora* production by periwinkle grazing in a Virginia salt marsh. *Ecology* **82**:2830-2845.
- Silliman, B. R., Bertness, M. D. 2002. A trophic cascade regulates salt marsh primary production. *Proceedings of the National Academy of Science USA* **99**:10500-10505.
- Silliman, B. R., Newell, S. Y. 2003. Fungal farming in a snail. *Proceedings of the National Academy of Science USA* **100**:15643-15648.

- Silliman, B. R., Bortolus, A. 2003. Underestimation of *Spartina* productivity in western Atlantic marshes: marsh invertebrates eat more than just detritus. *Oikos* **101**:549-554.
- Silliman, B. R., van de Koppel, J., Bertness, M. D., Stanton, L. E., Mendelsohn, I. A. 2005. Drought, snails, and large-scale die-off of Southern U.S. salt marshes. *Science* **310**:1803-1806.
- Solórzano, L. 1969. Determination of ammonia in natural waters by the phenylhypochlorite method. *Limnology and Oceanography* **14**:799-801.
- Sousa, W. P., Mitchell, B. J. 1999. The effect of seed predators on plant distributions: is there a general pattern in mangroves? *Oikos* **86**:55-66.
- Spivak, E., Anger, K., Luppi, T., Bas, C., Ismael, D. 1994. Distribution and habitat preferences of two grapsid crab species in Mar Chiquita Coastal Lagoon (Province of Buenos Aires, Argentina). *Helgoländer Meeresuntersuchungen* **48**:59-78.
- Stachowicz, J. J. 2001. Mutualism, facilitation and the structure of ecological communities. *Bioscience* **51**:235-246.
- Stenseth, N. C., Mysterud, A., Ottersen, G., Hurrell, J. W., Chan, K. S., Lima, M. 2002. Ecological effects of climate fluctuations. *Science* **297**:1292-1296.
- Strong, D. R. 1992. Are trophic cascades all wet? Differentiation and donor-control in speciose ecosystems. *Ecology* **73**:747-754.
- Suppiah, R., Hennessy, K. J. 1998. Trends in total rainfall, heavy rain events and number of dry days in Australia, 1910-1990. *International Journal of Climatology* **10**:1141-1164.
- Teal, J. M. 1962. Energy flow in the salt marsh ecosystem of Georgia. *Ecology* **43**:614-624.

- Terborgh, J., Lopez, L., Nuñez, P., Rao, M., Shahabuddin, G., Orihuela, G., Riveros, M., Ascanio, R., Adler, G. H., Lambert, T. D., Balbas, L. 2001. Ecological meltdown in predator-free forest fragments. *Science* **294**:1923-1926.
- Terborgh, J., Feeley, K., Silman, M., Nuñez, P., Balukjian, B. 2006. Vegetation dynamics of predator-free land-bridge islands. *Journal of Ecology* **94**:253-263.
- Tewksbury, J. J., Lloyd, J. D. 2001. Positive interactions under nurse-plants: spatial scale, stress gradients and benefactor size. *Oecologia* **127**:425-434.
- Tolley, P. M., Christian, R. R. 1999. Effects of increased inundation and wrack deposition on a high salt marsh plant community. *Estuaries* **22**:944-954.
- Underwood, A. J. 2000. Experimental ecology of rocky intertidal habitats: what are we learning? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **250**:51-76.
- Valentine, J. F., Heck, K. L. 1999. Seagrass herbivory: evidence for the continued grazing of marine grasses. *Marine Ecology Progress Series* **176**:291-302.
- Valiela, I., Teal, J. M., Persson, N. Y. 1976. Production and dynamics of experimentally enriched salt marsh vegetation: belowground biomass. *Limnology and Oceanography* **21**:245-252.
- Valiela, I., Tomasky, G., Hauxwell, J., Cole, M., Cebrian, J., Kroeger, K., 2000. Operationalizing sustainability: making research useful for management and risk assessment of land-derived nitrogen loads to shallow estuaries. *Ecological Applications* **10**:1006-1023.
- Valiela, I., Rutecki, D., Fox, S. 2004. Salt marshes: biological controls of food webs in a diminishing environment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **300**:131-159.
- Werner, E. E., Gilliam, J. F., Hall, D. J., Mittlebach, G. G. 1983. An experimental test of the effects of predation risk on habitat use in fish. *Ecology* **64**:1540-1548.

- White, T. C. R. 1978. The importance of a relative shortage of food in animal ecology. *Oecologia* **33**:71-86.
- White, T. C. R. 2007. Flooded forests: death by drowning, not herbivory. *Journal of Vegetation Science* **18**:147-148.
- Williams, A. E., Moss, B., Eaton, J. 2002. Fish induced macrophyte loss in shallow lakes: top-down and bottom-up processes in mesocosm experiments. *Freshwater Biology* **47**:2216-2232.
- Wootton, J. T. 1993. Indirect effects and habitat use in an intertidal community: interaction chains and interaction modifications. *American Naturalist* **141**:71-89.
- Wootton, J. T. 2001. Local interactions predict large-scale pattern in empirically derived cellular automata. *Nature* **413**:841-844.
- Worm, B., Myers, R. A. 2003. Meta-analysis of cod-shrimp interactions reveals top-down control in oceanic food webs. *Ecology* **84**:162-173.
- Wright, J. P., Jones, C. G. 2004. Predicting effects of ecosystem engineers on patch-scale species richness from primary productivity. *Ecology* **85**:2071-2081.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical analysis*, 4^a edición. Prentice-Hall, Inc, Upper Saddle River.