

Interacciones ecológicas del poliqueto formador de arrecifes, *Ficopomatus enigmaticus* (Polychaeta: Serpulidae) en la laguna costera de Mar Chiquita

Tesis para optar por el título de Doctor en Ciencias, Área Biología

Autor: **Carlos Martín Bruschetti**

Director: Dr. Tomás Luppi

Co-Director: Dr. Oscar Iribarne

Mayo de 2009



TABLA DE CONTENIDOS

RESUMEN GENERAL.....	4
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	6
DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO.....	11
CAPÍTULO I: Efecto del poliqueto invasor <i>Ficopomatus enigmaticus</i> sobre la biomasa fitoplanctónica en la laguna costera de Mar chiquita.....	13
Introducción.....	14
Materiales y Métodos.....	16
Resultados	19
Discusión.....	22
Tablas.....	26
Figuras.....	27
CAPÍTULO II: Efecto del poliqueto filtrador <i>Ficopomatus enigmaticus</i> sobre la comunidad zooplanctónica de la laguna de Mar Chiquita.....	32
Introducción.....	33
Materiales y Métodos.....	35
Resultados.....	38
Discusión.....	41
Tablas.....	46
Figuras.....	48
CAPÍTULO III: Efectos de las heces y pseudoheces de <i>Ficopomatus enigmaticus</i> sobre la materia orgánica y la productividad bentónica del sedimento.....	56
Introducción.....	57
Materiales y Métodos.....	59
Resultados.....	65
Discusión.....	67

Figuras.....	73
CAPÍTULO IV: Efectos del poliqueto invasor <i>Ficopomatus enigmaticus</i> sobre el uso de hábitat y el comportamiento de forrajeo de aves migratorias y locales en la laguna costera de Mar Chiquita.....	79
Introducción.....	80
Materiales y Métodos.....	82
Resultados.....	86
Discusión.....	89
Figuras.....	94
DISCUSIÓN GENERAL.....	100
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	106

RESUMEN GENERAL

Las especies filtradoras bentónicas tienen un rol ecológico fundamental en cuerpos de agua eutróficos, ya que pueden realizar un fuerte control de los productores primarios desde arriba hacia abajo (efecto *top-down*), y afectar de igual manera a los niveles tróficos superiores. En el primer y segundo capítulo de esta tesis se evaluó el impacto de pastoreo del poliqueto formador de arrecifes *Ficopomatus enigmaticus* sobre la biomasa fitoplanctónica y su efecto sobre la abundancia, diversidad y composición de la comunidad zooplanctónica de la laguna costera de Mar Chiquita. Experimentos de mesocosmos *in situ* mostraron que los arrecifes decrecen fuertemente la concentración de clorofila *a* (C_{la}) y la turbidez del agua. Por lo tanto, el pastoreo por este poliqueto afecta la producción primaria local, pudiendo regular las fuentes de carbono planctónica y bentónica para los niveles tróficos superiores y con potencial para mitigar efectos de eutroficación. El control de los productores primarios por este poliqueto generó también cambios en la comunidad zooplanctónica filtradora. El segundo capítulo mostró que los cladóceros fueron afectados negativamente por la disminución de la biomasa fitoplanctónica por los arrecifes durante el verano, aumentando la diversidad y equitatividad de la comunidad. La competencia directa por el recurso alimenticio entre estos dos grupos es la hipótesis que mejor explica este efecto. Este capítulo muestra que los efectos de control de arriba hacia abajo de un poliqueto filtrador pueden afectar indirectamente a otros componentes de la trama trófica y en este caso, causar cambios en la abundancia, diversidad y composición de la comunidad zooplanctónica. Por otro lado, gran parte del material que obtienen los poliquetos de la columna de agua es concentrado en las heces y pseudoheces, las cuales forman un biodepósito que es liberado al agua circundante hasta su final depositación. En el tercer capítulo de esta tesis se evaluó el efecto de la biodepositación sobre el contenido de materia orgánica (MO) y productividad del sedimento que rodea a los arrecifes, y se determinó si los cangrejos que habitan debajo pueden contrarrestarlo. Los resultados mostraron que el

contenido de MO del biodepósito fue mucho mayor que el del sedimento adyacente a los arrecifes, incluyendo un alto valor nutricional. Mesocosmos *in situ* mostraron que *F. enigmaticus* incrementa la MO depositada en el bentos, sin embargo experimentos de exclusión mostraron que la actividad de los cangrejos en el sedimento adyacente contrarresta este aumento. Por lo tanto, *F. enigmaticus* puede enriquecer el sedimento cercano a los arrecifes, y estos efectos (alimentación por filtración y biodepositación) están ligados, resultando en un incremento del flujo de partículas desde la columna de agua al fondo de la laguna, incrementando el acoplamiento bento-pelágico. Otro de los efectos importantes que generan las especies exóticas ingenieras como *F. enigmaticus* es la modificación de la estructura física del ecosistema en el que viven, aumentando la tridimensionalidad del bentos y consecuentemente afectando a las comunidades que hacen uso del mismo. El cuarto capítulo muestra que los arrecifes de *F. enigmaticus* modifican el uso de hábitat de las aves locales y migratorias de la laguna, generando con su estructura grandes áreas intermareales que son positivamente seleccionadas para alimentarse y descansar por las mismas. Las aves migratorias usaron los arrecifes principalmente para alimentarse, en cambio las locales para descansar. Este recurso abiótico (sustrato) puede ser limitante cuando la marea está alta, por lo que estarían modulando su disponibilidad. Además, el aumento (espacial y temporal) de la disponibilidad de especies presas es determinante en la elección de esas áreas y genera un aumento de las tasas de forrajeo de los chorlos migratorios y podría ser un factor determinante en la distribución y el uso de hábitat de las mismas en este ambiente.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Entender los procesos que regulan la productividad de los ecosistemas naturales es un desafío importante y debatido en ecología. La relativa importancia del incremento de nutrientes (efectos *bottom-up*) y de la predación (efectos *top-down*) sobre la estructuración y regulación de las comunidades acuáticas ha sido discutida intensamente en la literatura (ver MacQueen et al., 1989; Micheli, 1999; Valiela et al., 2004). La predación puede regular directamente la abundancia de organismos de los niveles tróficos inferiores o tener un efecto indirecto de cascada en una trama trófica (Heck et al., 2000). En cambio el enriquecimiento por nutrientes puede generar un incremento de la biomasa de productores primarios con el consecuente aumento de la productividad (Valiela et al., 2000). Usualmente ambas fuerzas actúan al mismo tiempo (ver Alpine y Cloern, 1992; Valiela et al., 2004) y su relativa influencia sobre la productividad del ecosistema puede variar dependiendo del ambiente y de su productividad inherente (Burkepile y Hay, 2006).

En sistemas acuáticos costeros los organismos filtradores bentónicos tienen un rol ecológico importante debido a la remoción selectiva del material suspendido de la columna de agua (e.g., Alpine y Cloern, 1992, Noren et al., 1999; Riisgaard et al., 2004). En sistemas altamente productivos (e.g., estuarios) los organismos filtradores pueden contrarrestar la alta producción de fitoplancton y regular la abundancia de productores primarios (Davies et al., 1989; Caraco et al., 2006). El control *top-down* de la biomasa fitoplanctónica por el pastoreo de filtradores bentónicos genera que el efecto *bottom-up* pierda intensidad, y de esta manera el ecosistema se vuelve más resiliente a variaciones en la entrada externa de nutrientes (Herman y Scholten, 1990). Este servicio ecosistémico (*sensu* Constanza et al., 1997) ha sido valorado recientemente dado su efecto restaurador sobre los ecosistemas (ver Cohen et al., 2007) y puede ser considerado como un efecto positivo sobre la calidad del agua de un sistema acuático. Sin embargo, no se ha prestado suficiente atención a los servicios ecosistémicos que

pueden brindar las especies invasoras, sobre todo las especies filtradoras y su rol ecológico en la trama trófica de los ambientes colonizados.

La mayoría de los lugares acuáticos en el mundo tienen especies exóticas (Carlton, 1996; Ruiz et al., 1997) y su número continúa aumentando, especialmente en sistemas marinos y estuarinos (e.g., Ruiz et al., 1999; Wasson et al., 2001; Orensanz et al., 2002). El número y proporción de especies exóticas encontradas en bahías y estuarios (11 %) es significativamente mayor comparado con áreas costeras abiertas (1 %). En estuarios, no sólo son más diversas sino también más abundantes y conspicuas (Reise et al., 2002; Wasson et al., 2005). La razón por la cual estos lugares son más propicios para el asentamiento de especies exóticas es diversa. Primero, estos lugares normalmente contienen puertos donde los barcos descargan el agua del balastro, que puede contener cientos de organismos invasores que pueden asentarse (Ruiz et al., 1997). Segundo, las bahías y los estuarios son grandes zonas de retención de larvas comparado con los típicos sistemas advectivos de zonas costeras que dificultan su asentamiento (Byers y Pringle, 2006). Sin embargo, estos ambientes también son lugares desde donde los propágulos de las especies invasoras pueden exportarse. Esta mezcla entre hábitat fuente y hábitat sumidero (*sensu* Pulliam, 1988) hace de los estuarios un área con alto grado de asentamiento exitoso de especies invasoras (Byers, 2009).

Ficopomatus enigmaticus (Polychaeta, Serpulidae) es una especie introducida y formadora de arrecifes distribuida en aguas salobres de zonas templadas de todo el mundo (Ten Hove y Weerdenburg, 1978). El origen de esta especie no está del todo claro pero posiblemente sea nativa de Australia (Allen, 1953). Su principal vector de transporte puede ser el casco de los barcos o dentro del agua del balastro, como se ha reportado para otros serpúlidos en otros lugares del mundo (Ten Hove y Weerdenburg, 1978). En la actualidad ha invadido numerosas lagunas y estuarios del mundo (e.g., región Mediterránea: Fornós et al., 1997, Bianchi y Morri, 2001; Gran Bretaña: Thorp, 1994; Nueva Zelanda: Read y Gordon,

1991; Norte América: Jewett et al., 2005; Sudamérica: Orensanz y Estivariz, 1972, Muniz et al., 2005, Borthagaray et al., 2006). *F. enigmaticus* se alimenta de fitoplancton y detritos en suspensión (Davies et al., 1989) y su tasa de alimentación y filtración está entre las más altas de las obtenidas para poliquetos filtradores bentónicos (ver Jordana et al., 2001b). Hasta el momento, se han estudiado en numerosos ecosistemas del mundo los efectos de esta especie invasora sobre el bentos, sin embargo poco se ha estudiado del efecto de esta especie filtradora sobre la comunidad que vive en la columna de agua (ver Davies et al., 1989).

Ficopomatus enigmaticus invadió exitosamente la laguna costera de Mar Chiquita (37° 40' S, 57° 23' W) desde antes de los años setenta (Orensanz y Estivariz, 1972), y fue reportada en Argentina en el año 1943 en el Puerto de Quequén (Rioja, 1943). Esta especie se encuentra ausente en los registros fósiles del Holoceno (Fasano et al., 1982) y por ese motivo se considera como invasora. Los arrecifes calcáreos que forma esta especie tienen formas variables (i.e., circulares, semicirculares e irregulares) dependiendo del lugar donde se asienten (e.g., zona submareal, intermareal, márgenes de arroyos), siendo la más frecuente la circular, superando los 7 m de diámetro y 0.5 m de altura y creciendo a una tasa de 1.6 cm / mes (Schwindt et al., 2004b). Los arrecifes incrementan el número de refugios para la fauna asociada que vive entre los tubos como los cangrejos (Luppi y Bas, 2002; Mendez Casariego et al., 2004), anfípodos, gasterópodos, y poliquetos de vida libre (Schwindt e Iribarne, 2000). Los cangrejos adultos de la especie *Cyrtograpsus angulatus* se alojan debajo de los arrecifes, los cuales tiene un efecto positivo sobre su densidad (Schwindt e Iribarne, 1998). Sin embargo, en presencia de cangrejos, los arrecifes tienen efectos negativos sobre la infauna que rodea a los mismos (Schwindt et al., 2001). También modifican la dinámica sedimentaria de la laguna, reduciendo la velocidad de la corriente y provocando la depositación de sedimentos finos que se encuentran en suspensión (Schwindt et al., 2001).

Esta especie invasora es el filtrador más importante de la laguna de Mar Chiquita. Los poliquetos filtradores procesan el agua a tasas muy altas (e.g., Shumway et al., 1988; Davies et al., 1989; Riisgaard e Ivarsson, 1990; Jordana et al., 2001a), lo cual indica que tienen el potencial para impactar significativamente la trama trófica de la columna de agua de sistemas someros. Considerando la cantidad de poliquetos individuales por arrecife (más de 20 tubos cm^{-2} ; Schwindt et al., 2001) y su alta tasa de filtración (Davies et al., 1989), esta especie podría tener un importante efecto en la trama trófica del agua de la laguna, con potencial para prevenir su eutroficación. En este contexto, para esta tesis se planteó el objetivo de evaluar el efecto de los arrecifes de *F. enigmaticus* sobre los productores primarios de la laguna. Por lo tanto, el objetivo del Capítulo I de esta tesis fue evaluar experimentalmente el impacto de pastoreo del poliqueto *F. enigmaticus* y consecuentemente si está reduciendo la biomasa fitoplanctónica e incrementando la transparencia del agua de la laguna.

Por otro lado, existen evidencias que ciertos filtradores pueden afectar también a los niveles tróficos superiores como el zooplancton (e.g., Bingham y Walters, 1989; Davenport et al., 2000; Descy et al., 2003), reduciendo su abundancia y cambiando la composición de la comunidad (Kimmerer et al., 1994; Jack y Thorp, 2000). El efecto puede ser por predación directa sobre los organismos (Idrisi et al., 2001), por competencia por el recurso alimenticio (MacIsaac, 1996) o posiblemente por predación de la fauna acompañante que se refugia en los mismos. Por lo tanto, dada la alta tasa de filtración de los arrecifes de *F. enigmaticus* y su fuerte efecto sobre la biomasa fitoplanctónica se podría hipotetizar que esta especie invasora puede impactar también los niveles tróficos superiores. Por lo tanto, el objetivo del Capítulo II fue evaluar experimentalmente el efecto de los arrecifes sobre la densidad, diversidad y la estructura comunitaria del zooplancton de la laguna.

Además, a partir de su actividad de filtración estos organismos generan desechos en forma de heces y pseudoheces (biodepósito), los cuales pueden ser depositados en el

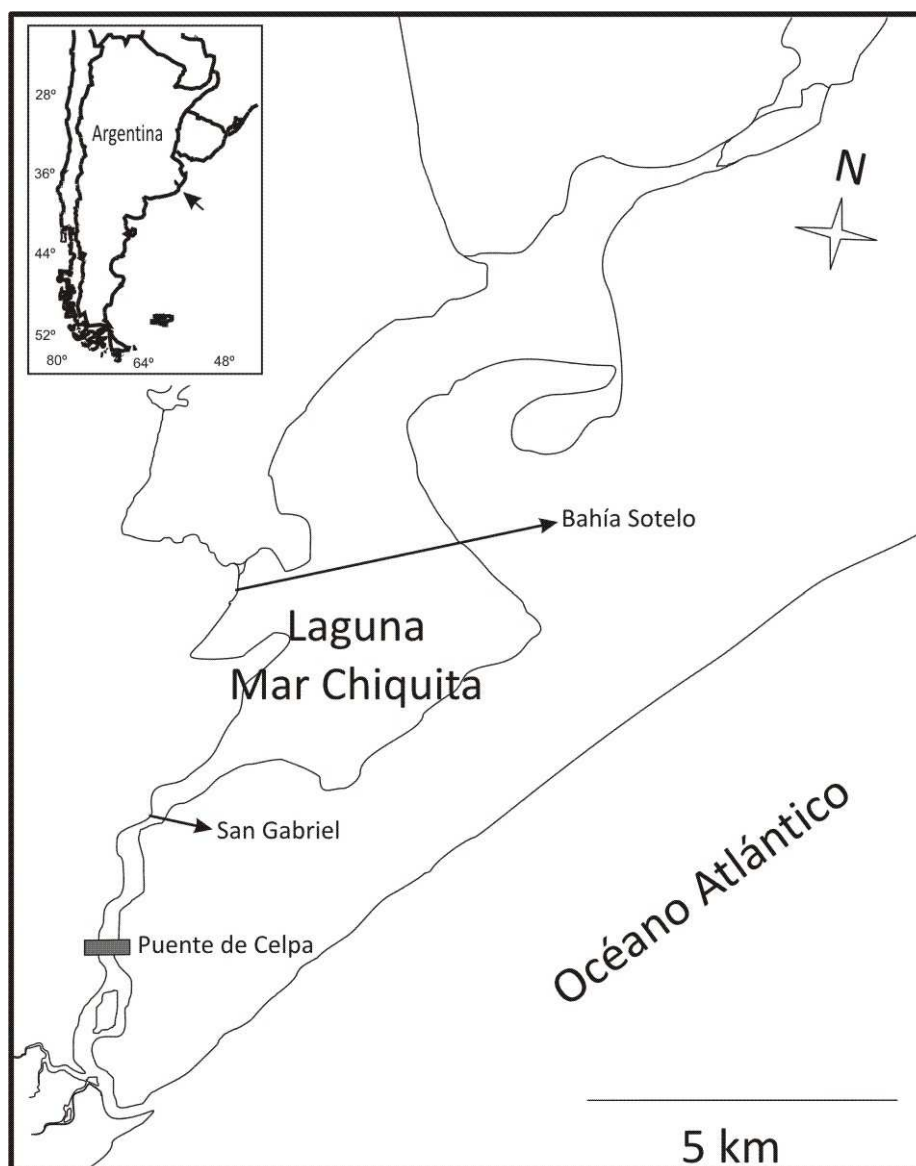
sedimento o ser exportadas por la corriente de agua. Los biodepósitos de los organismos filtradores pueden enriquecer el sedimento que los rodea (Kautsky y Evans, 1987) y ser una fuente de alimento para la macrofauna bentónica (e.g., Zhou et al., 2006). Consecuentemente, estos organismos pueden mediar el transporte de partículas hacia el bentos y aumentar el ligamiento entre esta zona y la zona pelágica (ver Kautsky y Evans, 1987). Por lo tanto el objetivo del Capítulo III fue evaluar el efecto de la biodepositación del poliqueto *F. enigmaticus* sobre la materia orgánica y la productividad del sedimento, y además determinar si los cangrejos que habitan debajo de los arrecifes y se alimentan en el sedimento pueden contrarrestar este posible efecto.

Otro de los cambios más notorios que genera el poliqueto *Ficopomatus enigmaticus* es la transformación a escala de paisaje, donde los arrecifes incrementan la diversidad del hábitat generando un mosaico de planicies de marea fangosas y arrecifes (ver Schwindt et al., 2004a). A través de la modificación física del hábitat los invasores pueden lograr el control de los factores abióticos, y modular su disponibilidad para otros organismos (Jones et al., 1994). Los arrecifes incrementan la estructura del hábitat bentónico, modificando la abundancia y los patrones de distribución de las especies bentónicas y de las que los utilizan como sustrato para vivir (e.g., anfípodos, poliquetos, gasterópodos, cangrejos; Schwindt e Iribarne, 2000). Durante las últimas décadas, los mismos han incrementado en tamaño y densidad, invadiendo gran parte de la superficie de la laguna. Consecuentemente los arrecifes se han ido combinando y formando grandes plataformas de cientos metros de longitud. Los mismos quedan descubiertos con la marea baja y son utilizados para alimentarse y descansar por las aves de la laguna (Isacch, 1994). En este contexto, el objetivo del Capítulo IV fue evaluar el efecto de los arrecifes del poliqueto invasor *F. enigmaticus* sobre el uso de hábitat y el comportamiento de forrajeo de las aves locales y migratorias de la laguna costera de Mar Chiquita.

DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO

La totalidad de los muestreos y experimentos de esta tesis se realizaron en la laguna costera de Mar Chiquita ($37^{\circ} 40' S$, $57^{\circ} 23' W$; Buenos Aires, Argentina; Fig.A). Esta laguna es un cuerpo de agua de 46 Km^2 con una profundidad promedio de 0.6 m que recibe sedimento y agua proveniente de los arroyos y los canales artificiales de una cuenca tributaria de 10000 Km^2 (ver Fasano et al., 1982). La laguna está separada del océano por una amplia cadena de medanos (su ancho disminuye de 4 Km a 2 Km) y se comunica con el mismo por medio de un canal de aproximadamente 6 Km de largo, 200 m de ancho y una profundidad que varía entre 0.5 y 3 m. La laguna puede ser dividida en dos zonas bien diferenciadas: una interna de aguas someras con mayor influencia del agua dulce y bajo efecto de marea, y una zona próxima a la desembocadura sujeta mayormente a la acción de las mareas (amplitud < 1 m; Fasano et al., 1982). La variación en la profundidad del agua en la zona interna (entre 0.1 m y 0.5 m) está controlada principalmente por los vientos y las lluvias (Reta et al., 1997). La onda de marea penetra por la boca de la laguna y su fuerza disminuye con la distancia a la misma. En muchas oportunidades llega hasta el paraje de San Gabriel (Fig.A), reducida en hasta un 78 % con respecto a la boca (Lanfredi et al., 1987). El aporte de sedimento en suspensión en el agua de los arroyos y canales tributarios de la laguna suele ser mayor en época de lluvias, e incrementado por actividades humanas como el dragado de canales (Isla, 1997). La hidrodinámica del sistema fue altamente modificado por la construcción del Puente de Celpa en los años setenta, decreciendo notablemente el ancho del canal por donde pasa el agua que desemboca en el mar, y posiblemente aumentando el embalsamiento de la laguna. Los arrecifes de *F. enigmaticus* ocupan el 86 % de la zona interna de la misma, estando ausentes en la porción estuarina (desde la desembocadura hasta el puente de Celpa, Fig. 1; Schwindt et al., 2001; 2004a).

Fig. A: Mapa de la Laguna costera de Mar Chiquita y de los sitios de muestreo y experimentación (San Gabriel y Sotelo) y Puente de Celpa.



CAPÍTULO I

Efecto del poliqueto invasor *Ficopomatus enigmaticus* sobre la biomasa fitoplanctónica en la laguna costera de Mar chiquita



Este capítulo se encuentra publicado como:

Bruschetti, C.M., Fanjul, E., Rosenthal, A., Luppi, T.A., Iribarne, O., 2008. Grazing effect of the invasive reef-forming polychaete *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel) on phytoplankton biomass in a SW Atlantic coastal lagoon. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 354: 212-219.

INTRODUCCIÓN

Los ecosistemas estuariales y de lagunas costeras son hábitats que soportan una de las mayores incidencias de invasiones de especies exóticas sobre la tierra (Carlton, 1996; Ruiz et al., 1999). Los mismos están entre los hábitats marinos más productivos y dinámicos del mundo (Alongi, 1998; Gönenç y Wolflin, 2005). El potencial para la producción de fitoplancton en estos ecosistemas es mayor que en otras regiones oceánicas (Alongi, 1998; Cloern, 2001), y se debe principalmente a que reciben una importante entrada de nutrientes de las tierras adyacentes (e.g., Parsons et al., 1984; Justic et al., 1995). Como consecuencia de los altos niveles de productividad biológica, un gran número de lagunas costeras son particularmente vulnerables a la eutroficación (Gönenç y Wolflin, 2005).

Los organismos que se alimentan por suspensión tienen el potencial para mitigar altos niveles de eutroficación. Los organismos filtradores bentónicos juegan un rol ecológico importante en ecosistemas de aguas costeras poco profundas debido a que remueven grandes cantidades de fitoplancton de la columna de agua (e.g., bivalvos: Alpine y Cloern, 1992; Leach, 1993; ascidias: Petersen y Riisgaard, 1992; Yahel et al., 2003; poliquetos: Davies et al., 1989; Riisgaard et al., 2002). Control “top-down” de la biomasa fitoplanctónica por especies filtradoras ha sido reportado en innumerables sistemas costeros (Riisgaard et al., 2004; Newell, 1988; Alpine y Cloern, 1992; Davies et al., 1989) y de agua dulce (Reeders et al., 1993; Fahnenstiel et al., 1995; Caraco et al., 2006). A pesar que existen ejemplos de cambios en la biomasa fitoplanctónica y en la estructura comunitaria en masas de agua que pasan a través de bancos de bivalvos (Noren et al., 1999; Wetz et al., 2002), experimentos de campo que demuestren reducciones del fitoplancton causados por poliquetos filtradores son escasos (ver Riisgaard et al., 1996). Sin embargo, los poliquetos filtradores tienen altas tasas de procesamiento de agua (e.g., Shumway et al., 1988; Davies et al., 1989; Riisgaard e Ivarsson,

1990; Jordana et al., 2001a), lo cual indica que tienen el potencial para impactar significativamente ecosistemas de agua poco profundas y estuarinos.

La laguna costera de Mar Chiquita (37° 40' S, 57° 23' O; Argentina) es un cuerpo de agua salobre de baja profundidad (< 1m). La misma recibe agua dulce y material sedimentario de una cuenca de drenaje de aproximadamente 10.000 Km² (Fasano et al., 1982). A pesar que la laguna recibe gran cantidad de nutrientes por escorrentía de los campos linderos (ver Marcovecchio et al., 2005), su concentración de fitoplancton y su condición eutrófica es inesperadamente baja (ver De Marco et al., 2005). En este trabajo se hipotetizó que esto es debido al efecto de un organismo filtrador invasor: el poliqueto serpúlido formador de arrecifes *F. enigmaticus*. Durante las últimas décadas, los arrecifes aumentaron su densidad y tamaño, cubriendo el 86 % de la fracción salobre de la laguna, superando los 370 arrecifes ha⁻¹ (Schwindt et al., 2004b). *F. enigmaticus* tiene importantes efectos de ingeniería ecosistémica sobre otros organismos (*sensu* Jones et al., 1994) vía provisión de refugios (Luppi y Bas, 2002; Méndez Casariego et al., 2004) y la modificación del flujo y los patrones de sedimentación (Schwindt et al., 2001).

Considerando la cantidad de poliquetos individuales por arrecife y su tasa de filtración (arriba de 8 ml mg⁻¹ de peso seco h⁻¹; Davies et al., 1989), esta especie podría tener un importante efecto trófico sobre la biomasa fitoplanctónica con potencial para prevenir la eutroficación de la laguna. Por lo tanto, el objetivo de este capítulo es evaluar si el poliqueto introducido *F. enigmaticus* está controlando la biomasa fitoplanctónica y consecuentemente incrementando la transparencia del agua de la laguna Mar Chiquita.

MATERIALES Y MÉTODOS

Experimentos de mesocosmos

El estudio fue realizado en la fracción salobre de la laguna de Mar Chiquita, en el paraje de San Gabriel (6 Km de la desembocadura; Fig. 1). Se realizaron experimentos de mesocosmos *in situ* con el objetivo de evaluar si *F. enigmaticus* puede decrecer la biomasa fitoplanctónica y la turbidez del agua de la laguna de Mar Chiquita. Los experimentos fueron realizados independientemente (armados y luego desarmados al final de cada período) en tres estaciones: primavera (Octubre a Diciembre de 2005), verano (Febrero a Marzo de 2006) e invierno (Agosto a Septiembre de 2006). Los experimentos consistieron de 10 mesocosmos circulares (ver Fig. I. 1 por detalles) contruidos de PVC cristal (500 µm de grosor, 95 % de transparencia) de 100 cm de diámetro y 120 cm de altura. Las mismas fueron instaladas en una zona donde habitan naturalmente los arrecifes de *F. enigmaticus*. El borde superior de las clausuras fue sujetado a un anillo de hierro (100 cm de diámetro) con precintos plásticos, y colocado 40 cm arriba del máximo nivel de marea. El borde inferior fue también sujetado con un anillo de hierro y enterrado 30 cm en el sedimento. Los mesocosmos fueron localizados al azar a 20 metros de la costa aproximadamente y sostenidos de forma vertical por 4 estacas de madera enterradas 50 cm en el sedimento. En cada uno de los mesocosmos con arrecifes (de aquí en adelante “tratamiento”) se incluyeron tres fragmentos de *F. enigmaticus* de igual tamaño (40 x 40 cm, 30 cm de altura) extraídos de la zona de estudio. Los restantes cinco mesocosmos se mantuvieron sin arrecifes (de aquí en adelante “control”). Por otro lado, a pesar que la manipulación y fragmentación podrían afectar la supervivencia y el rendimiento alimenticio de los poliquetos causando una subestimación del efecto de los mismos, esta fue la única forma de incluir similar número de poliquetos en el tratamiento. De esta manera cumple con el propósito de comparar los efectos de presencia / ausencia de los arrecifes sobre la biomasa fitoplanctónica y la turbidez del agua. No fue considerado el agregado de un

tratamiento adicional con el agregado de arrecifes sin gusanos (sólo estructura) para controlar posibles efectos hidrodinámicos, ya que se consideró que el flujo de agua dentro de las clausuras es despreciable. La altura de la columna de agua dentro de las clausuras fue siempre igual a la del agua circundante de la laguna. La diferencia de presión entre columnas de agua permitió el intercambio de agua entre los mesocosmos y la laguna a través del sedimento durante el ciclo de marea. Considerando la fina granulometría del sedimento en el área de estudio (i.e., arena fina, limo y arcilla; Schwindt et al., 2004a), el mismo actuó como filtro biológico filtrando el agua en movimiento. Por lo tanto, el agua de los mesocosmos fue parcialmente renovada cada día siguiendo el ciclo de marea.

Dos métodos fueron utilizados para la determinación de Clorofila *a* (Cla): el método tradicional de extracción de pigmentos con solventes, y medición directa de Cla sin extracción o tratamiento químico (i.e., Cla *en vivo*). La primera técnica fue usada para contrastar los tratamientos (clausuras), y la segunda para correlacionar Cla y turbidez del agua de la laguna (ver sección 2.3). Debido a que se encontró una fuerte correlación entre los dos métodos ($r^2 = 0.9$, $n = 42$, $P < 0.05$), los mismos fueron usados según disponibilidad. Cada experimento duro aproximadamente 40 días. Las muestras de agua fueron tomadas con una botella de Van Dorn (capacidad= 1 litro) a una altura media, dentro y fuera de los mesocosmos cada 3-5 días aproximadamente. Una submuestra de agua (500 ml) de cada mesocosmo fue filtrada (dentro de las 3 hs posterior al muestreo) con filtros Whatman GF/C (diámetro= 47 mm, tamaño de poro= 1.2 μm). Los mismos fueron almacenados a -20 °C para su posterior análisis. Los pigmentos fueron extraídos de los filtros con 10 ml de acetona al 90 % durante toda la noche a 4 °C. Los extractos fueron escaneados dentro del rango de 400 a 800 nm en cubetas de 1 cm con un espectrofotómetro Shimadzu UV-2100PC. La concentración de pigmentos fue estimada por el método monocromático (siguiendo a Lorenzen, 1967). La turbidez del agua (Unidades de Turbidez Nefelométricas: NTU) fue

determinada con un fluorómetro de campo (Aquafluor handheld Fluorometer: Turner Design, Model 8000-01; rango de detección: 0.5-150 NTU).

La hipótesis nula de falta de diferencias en la concentración de *Cl_a* y la turbidez entre tratamientos para cada estación fue evaluada con un ANOVA de medidas repetidas (RM, ANOVA, Zar, 1999). En los casos que no se cumplió el supuesto de esfericidad en los factores repetidos (evaluados con el test de Mauchly), se realizó un ajuste de los grados de libertad con el test de Greenhouse-Geisser Epsilon (GGE). El mismo reduce los grados de libertad en un factor de $1 / (p - 1)$ del *F*-test, donde *p* es el número de días de muestreo (ver Crowder y Hand, 1999). Los efectos principales (i.e., tratamiento / tiempo) no fueron considerados cuando fue significativa la interacción entre los mismos, debido a su falta de independencia (Underwood, 1997). A posteriori se usó el test LSD de múltiples comparaciones para identificar diferencias entre medias. La normalidad de los datos fue evaluado con el test de Shapiro-Wilk (Zar, 1999) y la homocedasticidad usando el test de Cochran (Underwood, 1997).

Factores como la salinidad, el oxígeno disuelto y la temperatura pueden afectar la producción de fitoplancton (Reynolds, 1984), y por lo tanto podrían tener un efecto en los resultados de los mesocosmos. Para controlar estas variables se midió la temperatura del agua, la concentración de oxígeno y la salinidad dentro y fuera de los mesocosmos con un HORIBA (Water Quality Checker, Modelo U-10) durante el experimento de verano de 2006. La hipótesis nula de falta de diferencias en los parámetros medidos entre los tratamientos fue evaluada con un ANOVA de medidas repetidas (MR ANOVA, Zar, 1999). Se realizó un análisis de correlación simple (Zar, 1999) para evaluar la existencia de una relación entre la concentración de *Cl_a* de los mesocosmos (tratamiento y control) y el agua de la laguna. Los supuestos de linealidad y homocedasticidad fueron evaluados gráficamente, y los de normalidad usando el test de Shapiro-Wilk (Zar, 1999).

Concentración de Cla y turbidez del agua de la laguna.

En cada día de muestreo se tomaron muestras de agua ($n= 5$) de la laguna para evaluar cambios temporales en la concentraciones de Cla y turbidez del agua. La correlación entre estos parámetros se realizó para evaluar si el efecto de *F. enigmaticus* sobre la biomasa fitoplanctónica puede causar cambios en la disponibilidad de luz en la columna de agua. La concentración de Cla *en vivo* ($\mu\text{g l}^{-1}$) y la turbidez fueron determinados con un fluorómetro portátil (Turner Design, Modelo 8000-01: rango de detección: 0.05-300 $\mu\text{g Cla l}^{-1}$). Para evaluar la homocedasticidad se usó el test de Cochran. Diferencias en la concentración de Cla y la turbidez de la laguna entre invierno, primavera y verano fueron valuadas usando un test de ANOVA de una sola vía (Zar, 1999). Se realizó un análisis de correlación simple para evaluar la relación entre la concentración de Cla *en vivo* y la turbidez de la laguna en las diferentes estaciones.

RESULTADOS

Experimentos de mesocosmos

Turbidez

El efecto de *F. enigmaticus* sobre la turbidez del agua fue diferente entre las estaciones (Fig. I.2). Existieron diferencias en la turbidez del agua entre el tratamiento y el control durante la primavera (MR ANOVA: $F_{1,9}= 14.78$, $MS= 128.52$, $P< 0.01$; Fig. I.2B) y efectos de interacción entre los días de muestreo y tratamientos en el experimento de verano (MR ANOVA, factor de corrección GGE: $F_{2,23}= 2.97$, $MS= 64.11$, $P< 0.05$; Fig. I.2C). Sin embargo no se encontraron diferencias entre el tratamiento y el control en el experimento de invierno (MR ANOVA: $F_{1,8}= 0.44$, $MS= 119.77$, $P> 0.05$; Fig. I.2A). Durante el verano, el efecto de pastoreo de *F. enigmaticus* generó un decrecimiento de la turbidez del agua en la mayoría de los días muestreados con excepción del 25 de Febrero, y el 8 y 27 de Marzo de 2006 (Fig. I.2C). Los valores de turbidez de verano oscilaron entre 2.2 y 36.9 NTU para los mesocosmos

control, y entre 0.03 y 26.1 NTU para el tratamiento con arrecifes. En la primavera existieron diferencias en la turbidez del agua entre el control y el tratamiento los días 26 y 31 de Octubre, el 17 de Noviembre y el 2 de Diciembre de 2005. Los valores de turbidez oscilaron entre 3.7 y 28.7 NTU para el control, y 1.91 y 28.2 NTU para el tratamiento con arrecifes. La reducción promedio de la turbidez del agua en verano (54.7 %, SD= 26.1) fue mayor que en la primavera (23.8 %, SD= 32.8, Tabla I.1).

Clorofila a

Los arrecifes de *F. enigmaticus* decrecieron la concentración de *Cla* en todas las estaciones muestreadas (invierno de 2005, primavera y verano de 2006). El resultado no fue consistente en el tiempo, como indica el efecto de interacción de los tratamientos y los días de muestreo (MR ANOVA, factor de corrección GGE: invierno: $F_{2,12} = 4.73$, MS= 35.19, $P < 0.05$; primavera: $F_{3,23} = 2.85$, MS= 57.65, $P < 0.05$; verano: $F_{1,15} = 14.07$, MS= 186.43, $P < 0.01$). En el experimento de invierno la concentración de *Cla* en el tratamiento con arrecifes fue menor que en el tratamiento control únicamente los días 12 y 20 de Septiembre de 2006. En este período la concentración de *Cla* fluctuó entre 3.7 y 46.1 $\mu\text{g l}^{-1}$ para el tratamiento con arrecifes, y entre 3 y 50.3 $\mu\text{g l}^{-1}$ para el tratamiento control. En primavera, la concentración de *Cla* en el tratamiento con arrecifes fue marcadamente menor que en el control los días 17 de Octubre, 10 de Noviembre y el 2 y el 13 de Diciembre de 2005 (Fig. I.3B). Durante este período, la concentración de *Cla* osciló entre 1 y 58.6 $\mu\text{g l}^{-1}$ en el tratamiento con arrecifes, y entre 11.5 y 61.6 $\mu\text{g l}^{-1}$ en el tratamiento control. En el experimento de verano, existieron diferencias en la concentración de *Cla* entre el tratamiento y el control en todos los días muestreados con excepción del 21 y 25 de Febrero de 2006. La concentración de *Cla* fluctuó entre 1.3 y 24 $\mu\text{g l}^{-1}$ en el tratamiento con arrecifes, y entre 5.4 y 47.2 $\mu\text{g l}^{-1}$ en el tratamiento control (Fig. I.3C). La concentración de *Cla* decreció en los tratamientos con arrecifes en promedio el 56 % (DE=

10.8) en verano, el 25.3 % (DE= 27) en primavera y el 19.6 % (DE= 16.7) en invierno (ver Tabla I.1).

Efecto de los mesocosmos

La concentración de *Cla* dentro de los mesocosmos (tratamiento y control) fue positivamente correlacionada con la concentración de *Cla* del agua de la laguna (tratamiento: $r^2 = 0.77$, $n = 138$, $P < 0.001$; control: $r^2 = 0.79$, $n = 138$, $P < 0.001$). No se encontraron diferencias en la temperatura y la salinidad del agua entre los tratamientos y los controles durante el experimento de verano (MR ANOVA, temperatura: $F_{1,8} = 1.8$, $MS = 0.22$, $P > 0.05$, Fig. I.3A; salinidad: $F_{1,8} = 2.24$, $MS = 0.11$, $P > 0.05$, Fig. I.4B). Por otro lado se encontraron efectos de interacción entre tratamiento y día de muestreo en el oxígeno disuelto del agua (MR ANOVA; $F_{8,48} = 5.35$, $MS = 6.03$, $P < 0.001$), sin embargo esas diferencias (test de comparaciones múltiples LSD) fueron restrictas al día 17 de Marzo de 2003, donde el oxígeno disuelto en los tratamientos fue inferior al 20 % comparado con los controles (Fig. I.4C).

Concentración de *Cla* y turbidez del agua de la laguna

Existieron diferencias en la concentración media de *Cla* de la laguna entre las estaciones muestreadas (ANOVA, $F = 4.99$, $gl = 2$, $P < 0.05$). La concentración de *Cla* fuera de los mesocosmos fue mayor en la primavera que en verano. Sin embargo no existieron diferencias en la concentración de *Cla* del invierno y la primavera, y entre el invierno y el verano (Tabla I.1). Las mayores concentraciones estacionales ($40.89 \mu\text{g l}^{-1}$, $49.94 \mu\text{g l}^{-1}$, y $25.19 \mu\text{g l}^{-1}$) fueron observadas el 26 de Septiembre de 2006, 15 de Noviembre de 2005 y el 8 de Marzo de 2006 respectivamente. Además, no se encontraron diferencias en la turbidez del agua de la laguna entre estaciones durante el período de estudio (ANOVA, raíz cuadrada de la variable: $F_{2,26} = 1.88$, $gl = 2$, $P > 0.05$). Existió una correlación positiva entre la concentración *in vivo* de *Cla* y la turbidez del agua de la laguna (invierno: $r^2 = 0.6$, $gl = 58$, $P < 0.01$; primavera: $r^2 = 0.5$, $gl = 44$, $P < 0.01$; verano: $r^2 = 0.4$, $gl = 93$, $P < 0.001$; Fig. I.5).

DISCUSIÓN

El trabajo muestra que el poliqueto invasor *Ficopomatus enigmaticus* puede decrecer la concentración de *Cla* y la turbidez del agua en experimentos de mesocosmos en el campo. Durante el verano y la primavera, el efecto de los arrecifes de *F. enigmaticus* sobre la concentración de *Cla* y la turbidez es de mayor magnitud. La concentración de *Cla* y la turbidez de la laguna fueron correlacionadas en todas las estaciones. Además, los resultados indican que *F. enigmaticus* puede reducir la concentración de partículas suspendidas en el agua en más del 50 % en verano y más del 20 % en primavera.

Estudios previos indican que la estructura física de estos arrecifes altera el flujo de agua incrementando la turbidez de la laguna (Schwindt et al., 2004a). Este trabajo muestra que los efectos biológicos vía alimentación por filtración pueden potencialmente contrarrestar los efectos físicos decreciendo la concentración de partículas en suspensión y aumentando la transparencia de la columna de agua. En cuerpos de agua poco profunda (profundidad media < 2 m), donde la producción primaria bentónica depende principalmente de la disponibilidad de luz en la columna de agua más que por el suministro de nutrientes (Cole y Cloern, 1984; Stutes et al., 2006), la reducción de la turbidez por un suspensívoro puede ser suficiente para incrementar la penetración de la luz y aumentar la producción microfitobentónica (Newell et al., 2002). A pesar que la profundidad de esta laguna es baja (profundidad media < 1 m), y probablemente la luz no sea el principal factor limitante, el incremento en la transparencia del agua por el pastoreo de *F. enigmaticus* durante el verano y la primavera podría tener un efecto importante sobre la producción primaria bentónica. La productividad de las microalgas bentónicas en estuarios y lagunas de aguas someras es alta, y dependiendo de la profundidad y de la transparencia del agua la misma puede alcanzar valores cercanos o mayores que la productividad del fitoplancton (Moncreiff et al., 1992). Análisis de contenido estomacal y de isótopos estables en la laguna costera de Mar Chiquita mostraron que las microalgas

bentónicas son un importante fuente de alimento para la macrofauna y meiofauna (e.g., cangrejos: Martinetto et al., 2007; nematodos y poliquetos: Botto et al., 2005), y por lo tanto estas comunidades podrían ser considerablemente afectadas. Consecuentemente, *F. enigmaticus* podría incrementar la producción primaria bentónica y potencialmente acrecentar la importancia del pastoreo - relativo a la detritívora - como vía para el reciclado del material en el bentos.

Las tasas de ingestión y filtración del poliqueto *F. enigmaticus* se encuentran entre las más altas de las conocidas para poliquetos serpúlidos y sabélidos (ver Jordana et al., 2001b), sin embargo son inferiores si las comparamos con otros filtradores importantes (e.g., bivalvos; Dame, 1993; 1996). En experimentos de laboratorio y bajo una concentración de partículas promedio de 5.27 mg l^{-1} , el poliqueto *F. enigmaticus* mostró una tasa de limpieza de $8.59 \text{ ml mg}^{-1} \text{ peso seco h}^{-1}$ resultando en una tasa de ingestión de $45.27 \text{ mg mg}^{-1} \text{ peso seco h}^{-1}$ (Davies et al., 1989). Considerando que existen aproximadamente $3.54 \times 10^5 \text{ m}^3$ de arrecifes vivos en esta laguna (ver Luppi y Bass, 2002), y una biomasa aproximada de 236 g de gusanos por m^3 (ver Obenat, 2002), la biomasa total de este poliqueto en esta laguna podría llegar a 83.7 toneladas de peso seco de poliqueto. Considerando el volumen total de agua de la laguna (aproximadamente $2.76 \times 10^{10} \text{ l}$, basado en 46 km^2 de área y 0.6 m de profundidad media; Fasano et al., 1982), y la antes mencionada tasa de ingestión estimada por Davies et al., (1989), el poliqueto *F. enigmaticus* podría filtrar el agua entera de la laguna en aproximadamente 38 horas (o 4.4 veces por semana). A pesar que estos cálculos son aproximados y no tienen en cuenta muchos factores (i.e., se asume que la tasa de filtración de los poliquetos es siempre igual independientemente de su tamaño o ubicación en el arrecife, las tasas de filtración no varían con la concentración de partículas o la velocidad del flujo de agua, y que no existe renovación del agua de la laguna), los mismos sirven para dar una idea y aproximarnos a la magnitud del efecto del pastoreo de *F. enigmaticus*. Considerando que el 86

% de la porción estuarina de la laguna se encuentra ocupada por los arrecifes (Schwindt et al., 2004b), las tasas de ingestión inferiores de los poliquetos comparados con los bivalvos puede ser balanceada por su alta densidad, y potencialmente tener efectos ecosistémicos similares.

Existen dos hipótesis principales para explicar los factores que controlan la producción primaria en sistemas acuáticos. Uno afirma que la producción primaria es regulada por mecanismos abióticos (e.g., características hidrodinámicas, flujos de nutrientes, variabilidad física; i.e., hipótesis “*bottom-up*”; e.g., Nixon et al., 1986; Valiela et al., 2000), y el segundo establece que los mecanismos bióticos (e.g., interacciones tróficas; i.e., hipótesis “*top-down*”; e.g., Hughes et al., 1999; Cloern, 2001) son el control primario sobre la productividad. Sin embargo, ambas fuerzas actúan al mismo tiempo (ver Alpine y Cloern, 1992; Valiela et al., 2004). Fue reportado en estudios previos que la producción primaria en la laguna de Mar Chiquita es regulada por la disponibilidad de nutrientes y por las condiciones meteorológicas (e.g., tormentas) que controlan el suministro de nutrientes que entran vía aguas continentales (De Marco et al., 2005; Marcovecchio et al., 2005). Sin embargo, a la luz de los resultados obtenidos, una regulación conjunta de la biomasa fitoplanctónica y de la producción primaria por el suministro de nutrientes y el pastoreo de *F. enigmaticus* emerge como una alternativa plausible. El control “*top-down*” de la biomasa del fitoplancton por suspensívoros implica que el control “*bottom-up*” comience a ser menos importante en el desarrollo del fitoplancton, haciendo al ecosistema más resiliente a cambios en la entrada de nutrientes, con un concomitante potencial para el control de la eutroficación (ver Herman y Sholten, 1990).

La concentración de *Cla* encontrada en este estudio fue similar a las previamente reportadas por otros autores para la laguna de Mar Chiquita (ver De Marco et al., 2005). Estuarios hipereutróficos de Norte América muestran similares niveles de entrada de nutrientes (ver Bricker et al., 2003) que la laguna de Mar Chiquita (ver Marcovecchio et al., 2005). Sin embargo, síntomas de hiper-eutroficación (e.g., afloramientos de microalgas, anoxia, hipoxia e

invasión de macroalgas y epifitas) no fueron observados a pesar que las condiciones necesarias existen – i.e., un régimen hidrológico relativamente estable con baja amplitud de marea (< 1 m; Lanfredi et al., 1987) y áreas parcialmente cerradas con bajo intercambio de agua y alta entrada de nutrientes (ver Marcovecchio et al., 2005). Esto indica que la alimentación por suspensión de *F. enigmaticus* podría estar previniendo la eutroficación de la laguna.

En conclusión, este estudio muestra que la presión de pastoreo de los arrecifes de *F. enigmaticus* pueden regular la biomasa fitoplanctónica y la producción primaria en este ambiente estuarial, probablemente afectando a los niveles superiores de la trama trófica.

Tabla I.1: Concentración de clorofila *a* ($\mu\text{g l}^{-1}$) y de la turbidez del agua (NTU) en los tratamientos con arrecifes, sin arrecifes (control) y fuera de los mesocosmos durante la primavera, verano e invierno. El porcentaje expresa el decrecimiento de la concentración de *Cla* y la turbidez en el tratamiento con arrecifes relativo al tratamiento control. Los desvíos estándares se muestran entre paréntesis.

Estación	Clorofila <i>a</i> ($\mu\text{g l}^{-1}$)				Turbidez (NTU)			
	tratam.	control	afuera	%	tratam.	control	afuera	%
Invierno	19.2 (12.3)	24.4 (13.4)	21.0 (12.6)	19.6	22.2 (19.8)	26.4 (22.8)	19.9 (16.7)	--
Primavera	24.2 (14.5)	30.2 (12.1)	24.7 (11.8)	25.3	7.9 (7.1)	9.9 (6.0)	11.5 (7.7)	23.8
Verano	7.6 (4.0)	17.0 (6.6)	11.0 (5.6)	56.0	5.6 (5.2)	11.0 (6.6)	10.2 (6.7)	54.7

Fig. I.1: Dibujo ilustrativo de un mesocosmo.

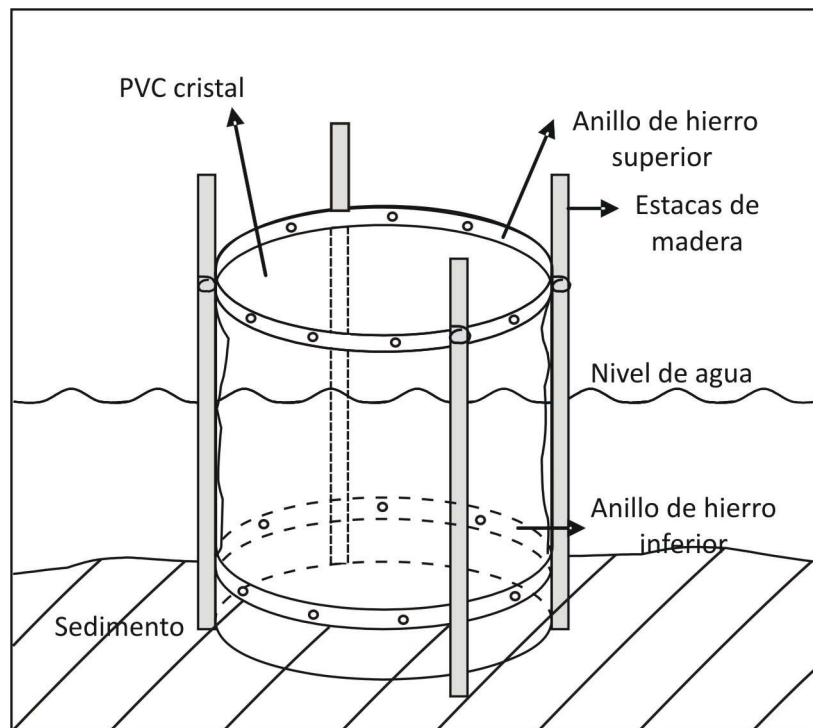


Fig. I.2 Turbidez del agua en experimentos de mesocosmos con arrecifes (barras blancas) y sin arrecifes (barras grises), y fuera de los mesocosmos (línea punteada) durante los experimentos de invierno (A), primavera (B) y verano (C). Las barras de error representan las desviaciones estándares. El asterisco indica diferencias entre tratamientos.

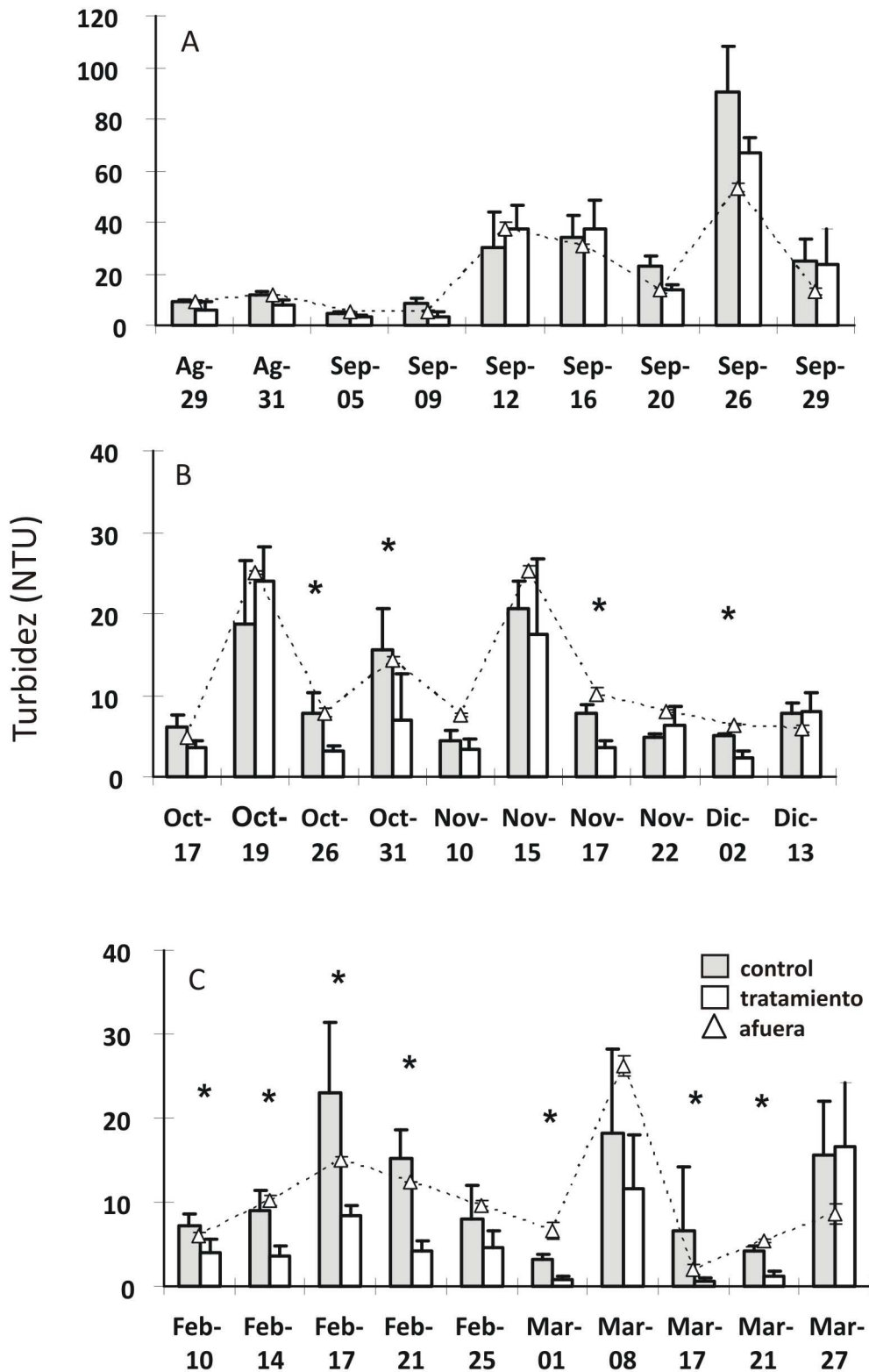


Fig. I.3 Concentración de clorofila *a* en experimentos de mesocosmos con arrecifes (barras blancas) y sin arrecifes (barras grises), y fuera de los mesocosmos (línea punteada) durante los experimentos de invierno (A), primavera (B) y verano (C). Las barras de error representan las desviaciones estándares. El asterisco indica diferencias entre tratamientos.

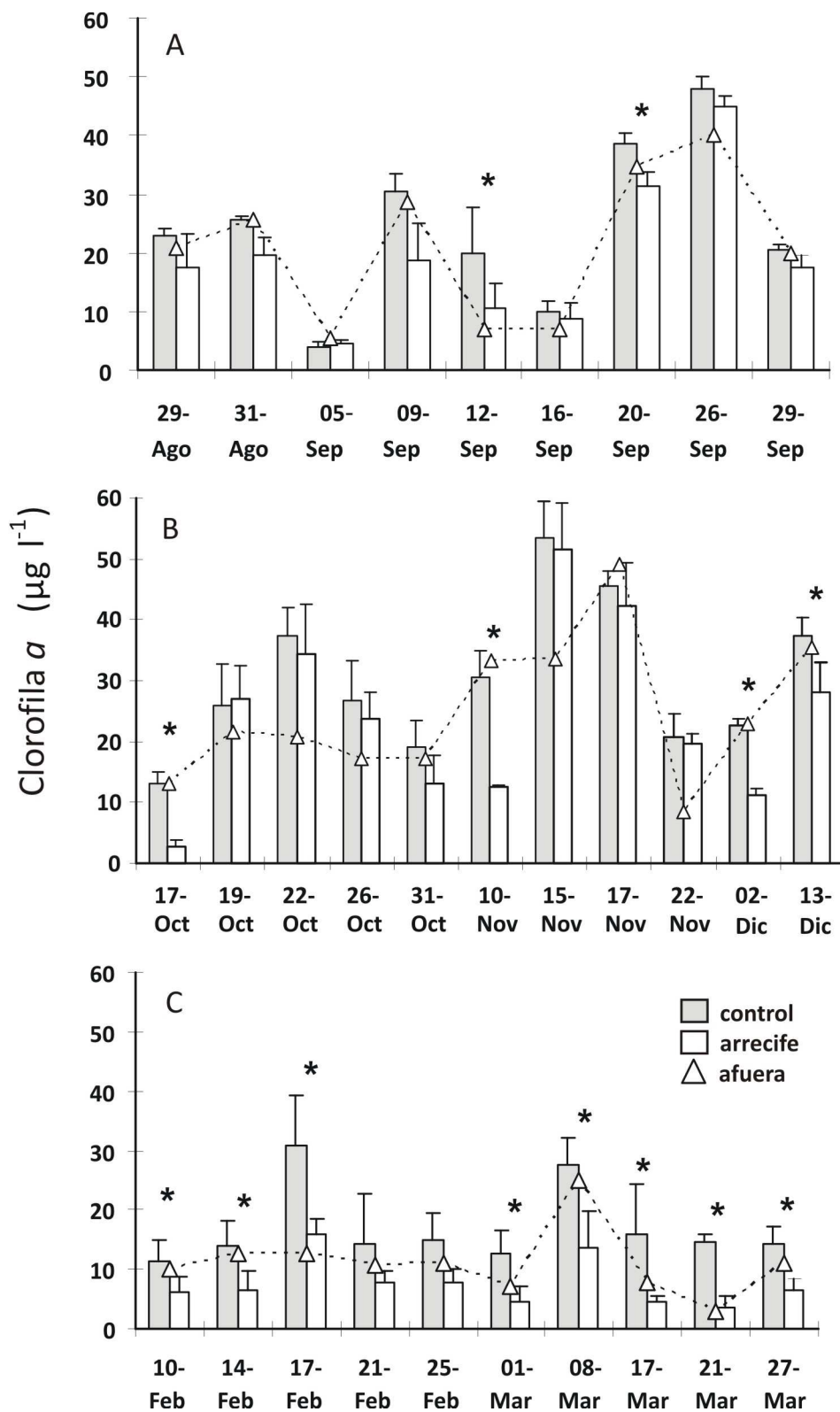


Fig. I.4 Temperatura, salinidad y oxígeno disuelto en mesocosmos con arrecifes (barras blancas) y sin arrecifes (barras grises) durante el experimento de verano de 2006. El asterisco indica diferencias entre tratamientos.

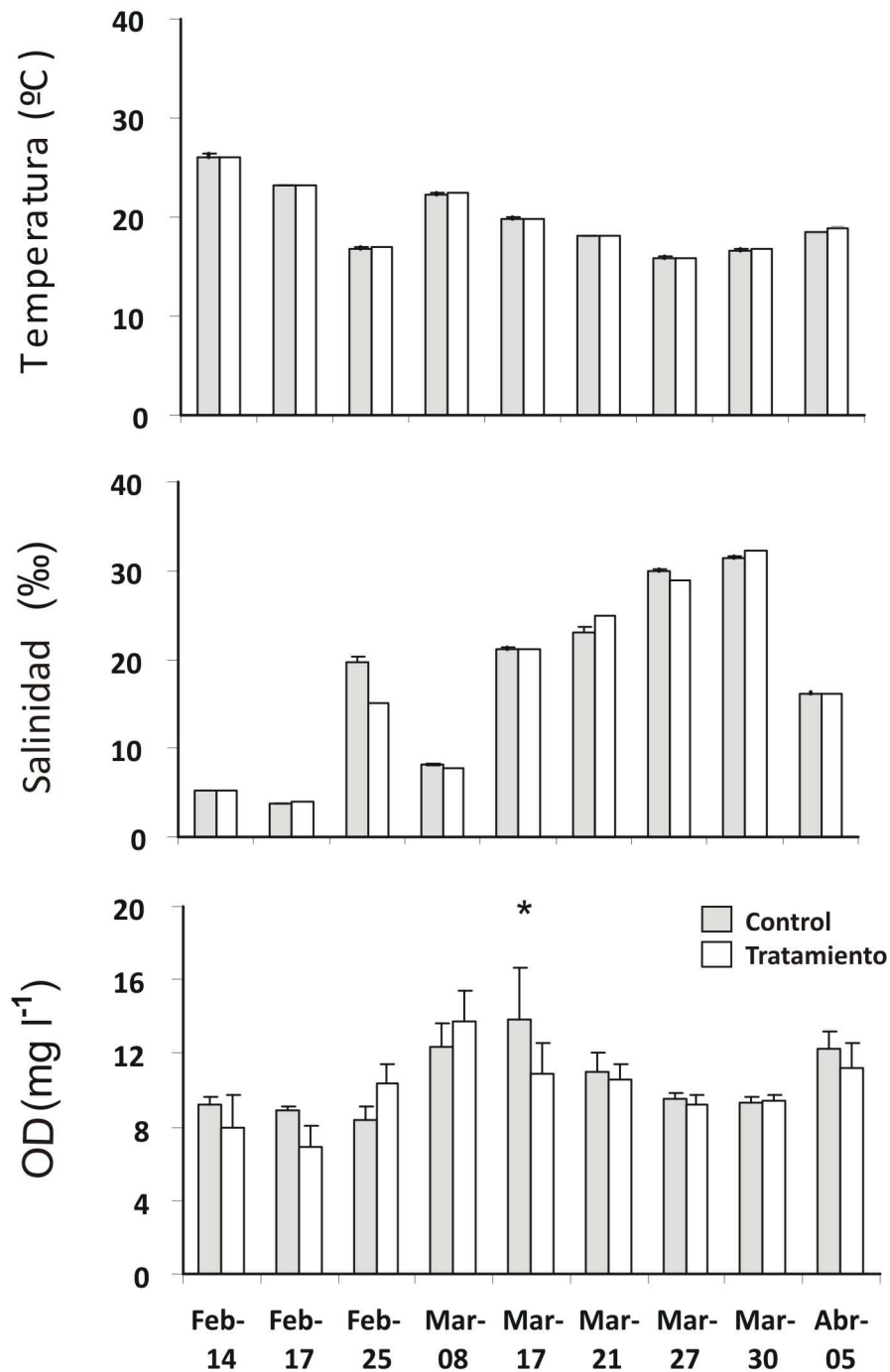
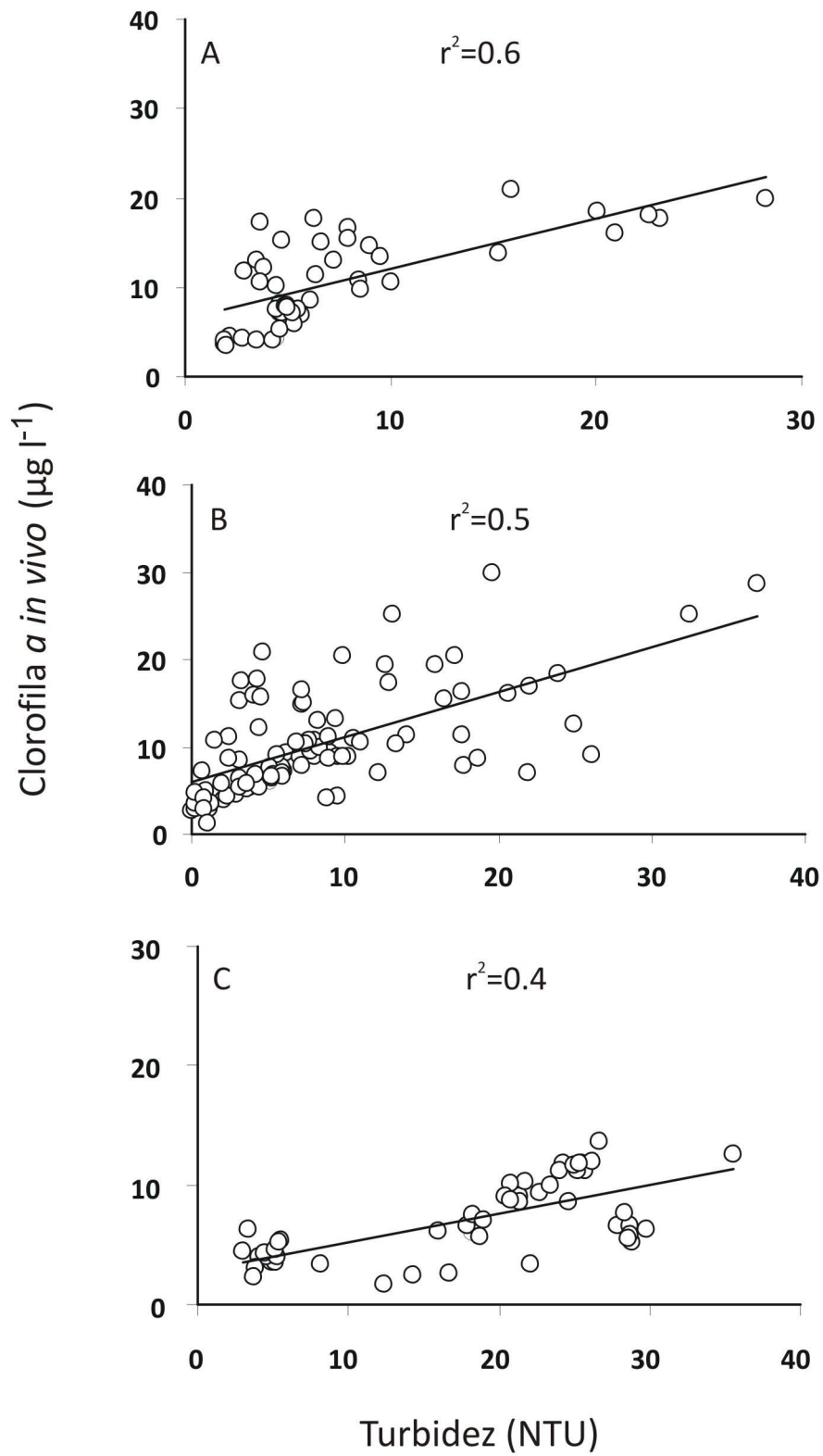


Fig. I.5 Correlación entre la concentración de clorofila *a in vivo* y la turbidez del agua fuera de los mesocosmos (laguna) durante el experimento de invierno (A), primavera (B) y verano (C).



CAPÍTULO II

Efecto del poliqueto filtrador *Ficopomatus enigmaticus* sobre la comunidad zooplanctónica de la laguna de Mar Chiquita



INTRODUCCIÓN

El efecto directo más importante de los filtradores bentónicos (e.g., bivalvos, poliquetos, acidias) sobre la columna de agua en numerosos ecosistemas es la disminución de la biomasa fitoplanctónica (Dolmer, 2000; Riisgaard et al., 2004) y el consecuente aumento de la transparencia del agua (Davies et al., 1989; Nelson et al., 2004). Sin embargo, existen evidencias que ciertos filtradores pueden afectar también a los niveles tróficos superiores como el zooplancton (e.g., Bingham y Walters, 1989; Davenport et al., 2000; Descy et al., 2003), reduciendo su abundancia y cambiando la composición de la comunidad (Kimmerer et al., 1994; Jack y Thorp, 2000). Este efecto puede suceder por predación directa sobre el zooplancton (normalmente de tamaño pequeño, MacIsaac et al., 1991; 1995; Davenport et al., 2000; Idrisi et al., 2001), por mecanismos indirectos como la disminución del recurso alimenticio por pastoreo sobre fitoplancton (MacIsaac, 1966), por ambos factores actuando al mismo tiempo (e.g., Jack y Thorp, 2000), o también podría existir predación de la fauna acompañante en el caso de organismos biogénicos estructurales.

Los organismos bentónicos que generan estructuras (e.g., ostras, Escapa et al., 2004; pastos marinos, Reusch, 1998; poliquetos, Kaithov et al., 1999) son en su mayoría ingenieros ecosistémicos (*sensu* Jones et al., 1994), y en consecuencia pueden incrementar la tridimensionalidad del bentos (Crooks y Khim, 1999; Escapa et al., 2004) e incrementar el área para el asentamiento de invertebrados bentónicos (Crooks, 1998; Zühlke, 2001). El poliqueto formador de arrecifes *F. enigmaticus* es el filtrador bentónico más importante de la laguna costera Mar Chiquita (37° 40' S, 57° 23' O). Este poliqueto es una especie invasora (Orenzans y Estivariz, 1972) y uno de los efectos más importantes sobre la columna de agua es su impacto negativo sobre la biomasa fitoplanctónica y el incremento de la transparencia del agua (Davies et al., 1989; Bruschetti et al., 2008; Capítulo I de esta tesis). El fuerte pastoreo ejercido por este poliqueto invasor es uno de los factores principales en el control de

los productores primarios (fitoplancton) del estuario de Mar Chiquita, así como también de la vía de entrada de carbono para los niveles tróficos superiores (Bruschetti et al., 2008).

En este contexto, el poliqueto *F. enigmaticus* podría impactar directamente sobre organismos del zooplancton o competir por el recurso alimenticio con las especies filtradoras. Además, los arrecifes de *F. enigmaticus* podrían funcionar como áreas de refugio para el zooplancton, o también alojar a potenciales depredadores de esta comunidad. Sin embargo pese a la importante biomasa que los arrecifes de poliquetos filtradores pueden alcanzar, no existen evidencias del efecto (directo o indirecto) que generan estos organismos y su fauna asociada sobre la comunidad del zooplancton.

En estuarios y lagunas costeras los factores abióticos (e.g. salinidad, temperatura, turbidez) son muy importantes en la estructuración de la comunidad zooplanctónica, donde la variabilidad ambiental es uno de los factores determinantes de la distribución y diversidad del zooplancton (Laprise y Dodson, 1994). Estas fluctuaciones generan problemas fisiológicos para los organismos que viven en estos ambientes, y que se mueven en contra de gradientes horizontales y verticales de temperatura y salinidad (Laprise y Dodson, 1993). Sin embargo las interacciones tróficas (e.g., predación por pastoreo) también pueden jugar un rol decisivo en el control y estructuración de las poblaciones zooplanctónicas (e.g., Laprise y Dodson, 1994).

Por lo tanto, dada la alta tasa de filtración de los arrecifes de *F. enigmaticus* y su efecto depresor sobre la biomasa fitoplanctónica (Bruschetti et al., 2008; Capítulo I de esta tesis) se podría hipotetizar que esta especie invasora puede impactar negativamente sobre la densidad, diversidad y la composición de la comunidad del zooplancton estuarial. Consecuentemente el objetivo de esta investigación es evaluar experimentalmente el efecto del poliqueto invasor *F. enigmaticus* sobre el zooplancton de la laguna costera de Mar Chiquita.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Los experimentos fueron realizados en el paraje San Gabriel (distante 6 Km. de la desembocadura de la laguna costera de Mar Chiquita; Fig.A) donde se encuentra en altas densidades el poliqueto formador de arrecifes *F. enigmaticus*.

Diseño experimental y armado de los mesocosmos

Se realizaron experimentos de mesocosmos *in situ* para evaluar el potencial impacto del poliqueto *F. enigmaticus* sobre el zooplancton de la laguna de Mar Chiquita. Los experimentos de mesocosmos hacen posible la evaluación de las interacciones biológicas bajo condiciones *in situ* parcialmente reales, y consecuentemente han sido utilizados con éxito en otros trabajos (e.g., Jack y Thorp, 2000; Capítulo I de esta tesis). Además, los mismos fueron controlados durante el experimento de verano de 2006, no encontrándose diferencias en los factores abióticos evaluados (temperatura, oxígeno disuelto y salinidad) entre tratamientos (ver Bruschetti et al., 2008; Capítulo I de esta tesis) que puedan tener efectos biológicos significativos en la comunidad fitoplanctónica e indirectamente en los niveles tróficos superiores.

Los experimentos de mesocosmos fueron realizados en tres estaciones climáticas: invierno (Agosto a Septiembre de 2006), primavera (Octubre a Diciembre de 2005) y verano (Febrero a Marzo de 2006) con la misma metodología descrita en el Capítulo I (ver Bruschetti et al., 2008 por más detalles). En cada uno de los mesocosmos con arrecifes (de aquí en adelante lo denomino “tratamiento arrecife”) se incluyeron tres fragmentos de *F. enigmaticus* de igual tamaño (40 x 40 cm, 30 cm de altura) extraídos de la zona de estudio y del anillo externo de los arrecifes, donde se encuentra la mayoría de los organismos vivos (entre el 80 y 100 %; Obenat, 2002). Los restantes cinco mesocosmos se mantuvieron sin arrecifes (de aquí en adelante lo denomino “tratamiento sin arrecife”).

Muestreo del zooplancton

En cada día de muestreo (invierno: 31 de Agosto, 5, 12, 26, y 29 de Septiembre de 2006), primavera (19, 26 de Octubre, 5, 10 y 17 de Noviembre de 2005), verano (10, 14, 21 de Febrero y 8 de Marzo de 2006) se tomaron 40 l de agua de cada mesocosmo (profundidad media= 50 cm) con una botella de Van Dorn. El volumen de agua fue filtrado a través de una red de plancton de 65 μm y colectado en botellas para tal fin (capacidad= 500 ml). La red de plancton de forma cónica consistió en un anillo rígido (diámetro= 20 cm), y de un vaso colector (volumen= 100 ml) para la contención de los organismos. El agua de la muestra una vez pasada por la red fue devuelta al mesocosmo para evitar la pérdida excesiva de agua. El zooplancton obtenido fue fijado en una solución de formol al 4% para su posterior análisis. En el laboratorio, las muestras fueron examinadas bajo lupa en una cámara Bogorov (10 x 10 cm) de 5 ml de capacidad. Para su mejor cuantificación y debido a la alta densidad de algunos organismos, de cada muestra se extrajeron alícuotas (n= 3, volumen= 5 ml) y los especímenes fueron identificados y contados en la cámara. Luego los conteos de las submuestras fueron promediados y extrapolados al volumen original.

Para una amplia comparación de la composición de la comunidad las especies de zooplancton fueron agrupadas en las siguientes categorías: larvas nauplii, larvas de poliquetos, cladóceros, copépodos calanoides y ciclopoides. Otros grupos como las larvas zoea y rotíferos fueron encontrados pero en baja frecuencia por lo tanto no fueron incluidos en los análisis de abundancia entre tratamientos. Foraminíferos y ostrácodos tampoco fueron incluidos por encontrarse en baja frecuencia y pertenecer al dominio bentónico.

Composición de la comunidad

Para determinar si el poliqueto *F. enigmaticus* genera cambios en la comunidad zooplanctónica se obtuvieron los índices de riqueza, diversidad y equitatividad y se determinó la abundancia total de los organismos para cada muestra. Se determinaron los índices de

Margalef ($d = S - 1 / \log N$; donde S es igual al número total de especies y N el número total de individuos), de Shannon ($H' = -\sum p_i \log p_i$; donde p_i es la proporción que la especie i contribuye al número total de individuos) y el índice de Pielou ($J' = H' / \log S$; donde H' es el índice de Shannon). Estos índices son los más usados en la literatura en este tipo de análisis (ver Clarke y Warwick, 2001). La hipótesis nula de ausencia de diferencia en los índices descriptos anteriormente entre tratamientos (con arrecifes y sin arrecifes) para cada estación fueron analizados con un ANOVA de medidas repetidas (factor repetido: tiempo; RM ANOVA, Zar, 1999). Los efectos principales no fueron considerados cuando existió interacción entre los mismos, debido a su falta de independencia (Underwood, 1997). Luego se usó el test LSD de múltiples comparaciones para identificar diferencias entre medias. En los casos que no se cumplió el supuesto de esfericidad (evaluados con el test de Mauchley; Zar, 1999), se realizó un ajuste de los grados de libertad con el test de Greenhouse-Geisser Epsilon (GGE). El mismo reduce los grados de libertad en un factor de $1 / (p - 1)$ del F -test, donde p es el número de días de muestreo (ver Crowder y Hand, 1999). La normalidad de los datos fueron evaluados con el test de Shapiro-Wilk (Zar, 1999) y la homocedasticidad usando el test de Levene (Underwood, 1997). En los casos que no se cumplieron los supuestos de normalidad y/o homocedasticidad, los datos fueron transformados por el logaritmo de la variable.

Además, para evaluar diferencias en la abundancia, riqueza, equitatividad y diversidad entre estaciones y tratamientos se realizó un test de ANOVA de dos vías (factores: estación y tratamiento; Zar 1999), donde los datos de cada estación fueron agrupados para su comparación.

Efecto de los arrecifes sobre la abundancia de los distintos grupos del zooplancton

Se comparó la abundancia de cada grupo de zooplancter entre tratamientos (con y sin arrecifes) para cada día de muestreo dentro de cada estación climática para determinar si el

poliqueto *F. enigmaticus* genera cambios en la misma. La hipótesis nula de ausencia de diferencia en la abundancia de organismos entre tratamientos (con arrecifes y sin arrecifes) para cada día en cada estación fueron analizados con un ANOVA de medidas repetidas (factor repetido: tiempo; RM ANOVA, Zar, 1999). Los supuestos del test fueron analizados de la forma antes descrita.

RESULTADOS

Composición de la comunidad

La comunidad zooplanctónica presente en los experimentos de mesocosmos estuvo numéricamente dominada por las larvas nauplii en las estaciones de invierno (73.3 %, DE= 34) y primavera (62.2 %, DE= 31.4) respectivamente (Fig. II.1). En cambio la comunidad de verano fue dominada por larvas de poliquetos (63.1 %, DE= 35.9) seguido de los cladóceros (18.7 %, DE= 27.05). Otros grupos encontrados en menor porcentaje en los experimentos de invierno fueron los copépodos (8.7 %, DE= 5.9), larvas de poliqueto (7.5 %, DE= 7.7), y cladóceros (6.5 %; DE= 4.3). En la primavera la comunidad estuvo representada también por larvas de poliquetos (33.4 %, DE= 12.5), foraminíferos (1.9 %, DE= 11.2) y larvas zoea (1.7 %, DE= 6.5). Otras especies presentes en el verano fueron las larvas nauplii (16.5 %, DE= 33.5), y copépodos (1.4 %, DE= 1.4; ver Fig. II.1).

Comparación estacional

El número de individuos totales encontrados en verano en los experimentos de mesocosmos fue 100 veces mayor que en el invierno y 6 veces mayor que en la primavera (ANOVA, *logaritmo*, $F_{2,120} = 34.8$, $SC = 10.6$, $P < 0.001$; Fig. II.2A). La riqueza de la comunidad en invierno fue 2 veces mayor que en los experimentos de primavera, y mayor que en el verano ($F_{2,120} = 36.7$, $SC = 4.4$, $P < 0.01$; Fig. II.2B). La equitatividad de la comunidad en las estaciones de primavera e invierno fue mayor que la encontrada en el verano ($F_{2,118} = 16.8$, $SC = 0.87$, $P < 0.001$; Fig. II.2C). La diversidad de la comunidad zooplanctónica fue superior

en los experimentos de invierno comparado con las otras estaciones (primavera e invierno) que no tuvieron diferencias entre sí (*logaritmo*, $F_{2,118} = 7.2$, $SC = 0.48$, $P < 0.05$; Fig. II.2D). Sin embargo, la abundancia total de individuos (ANOVA, *logaritmo*, $F_{1,120} = 2.8$, $SC = 0.85$, $P = 0.09$), la riqueza de especies ($F_{1,120} = 0.13$, $SC = 0.01$, $P = 0.7$), la equitatividad ($F_{1,118} = 0.09$, $SC = 0.005$, $P = 0.75$) y la diversidad ($F_{1,118} = 0.001$, $SC = 8.10^{-5}$, $P = 0.97$) de la comunidad zooplanctónica no se vieron afectadas por el poliqueto filtrador *F. enigmaticus*.

Comparación para cada estación.

Se encontraron diferencias entre días de muestreo en todos los parámetros comunitarios evaluados en invierno (abundancia de los organismos, riqueza de especies, equitatividad y diversidad; Tabla II.1, Fig. II.3). La presencia de los poliquetos de *F. enigmaticus* (tratamiento) no generó un efecto en los parámetros comunitarios de la comunidad zooplanctónica.

El efecto del poliqueto *F. enigmaticus* fue diferente para los índices y parámetros comunitarios estudiados durante la primavera. La abundancia de individuos totales en los tratamientos sin arrecifes (828 ind. 40 l^{-1}) fue el doble que en los tratamientos con presencia del poliqueto (409 ind. 40 l^{-1} ; Tabla II.1, Fig. II.4A). Sin embargo, esa diferencia fue encontrada en el primer día de muestreo (condiciones iniciales), revirtiéndose esa tendencia hacia el final del experimento. El mismo patrón ocurrió con la riqueza de especies (Fig. II.4B). La diversidad de la comunidad en la primavera no se vio afectada por la presencia de *F. enigmaticus*, solamente se encontraron diferencias entre días de muestreo (Tabla II.1, Fig. II.4D).

En el verano, el efecto de los poliquetos sobre la comunidad zooplanctónica mostró efectos de interacción entre las variables estudiadas para la abundancia de individuos, la equitatividad y diversidad de las especies (Tabla II.1; Fig. II.5A, C y D). El test de LSD mostró que el 21 de Febrero el número de individuos fue 15 veces mayor en el tratamiento sin

arrecifes (Fig. II.5A), disminuyendo la equitatividad (Fig. II.5C) y diversidad de la comunidad (Fig. II.5D). La riqueza de las especies no fue afectada por la presencia de *F. enigmaticus* y sólo tuvo efectos en el tiempo de muestreo (Fig. II.5B).

Efecto de los arrecifes sobre la abundancia de los distintos grupos del zooplancton

La presencia de los poliquetos de *F. enigmaticus* produjo cambios en la composición del zooplancton, observándose la disminución de distintos grupos en las diferentes estaciones climáticas del año. En los experimentos de invierno existió efecto interactivo entre las variables para las larvas de poliquetos (en su totalidad de la familia Nereididae), sin embargo no existieron diferencias entre tratamientos en ninguno de los días estudiados. No se encontró efecto en ninguno de los factores en la abundancia de copépodos, y las larvas de poliquetos mostraron diferencias significativas solamente entre días (Tabla II.2; Fig. II.6).

En los experimentos de mesocosmos realizados en la primavera, el poliqueto *F. enigmaticus* generó cambios en la composición del zooplancton, observándose una disminución de la abundancia de copépodos calanoides en el tratamiento con arrecifes (Tabla II.2; Fig. II.7) el 5 de Noviembre. Los copépodos ciclopidos no fueron analizados estadísticamente debido a su baja abundancia (solamente se encontraron pocos ejemplares el primer día). Las larvas de poliquetos nereidos mostraron un mayor número de individuos en los mesocosmos sin arrecifes en el primer día de muestreo, siendo no consistente este efecto en el tiempo (Tabla 2; Fig. 7). Las larvas nauplii mostraron diferencias entre días, pero no entre tratamientos

En el verano, el efecto del poliqueto *F. enigmaticus* sobre la población de los filtradores zooplanctónicos dominantes fue importante. El ensamble de cladóceros estuvo constituido por un único género, *Moina* (Familia Moinidae). La abundancia promedio de *Moina* fue 53 veces mayor en los experimentos de mesocosmos sin arrecifes el día que se generó el máximo de abundancia (21 de febrero; 100.6 ind l⁻¹, DE= 58) comparado con los

tratamientos con arrecifes (Fig.II.8). Luego de esta fecha la población colapsó. Por lo tanto los arrecifes no permitieron el desarrollo poblacional de los cladóceros del género *Moina*. Existieron también efectos de interacción entre las variables estudiadas (tratamiento y tiempo de muestreo) para la abundancia de larvas nauplii, larvas de poliquetos nereidos y copépodos ciclopidos (Tabla II.2). El test de LSD mostró que aumentó el número de larvas nauplii (días 14, 21 de Febrero y 8 de Marzo), y de larvas de poliquetos nereidos (10 de febrero y 8 de Marzo) en los mesocosmos con arrecifes.

DISCUSIÓN

La presencia del poliqueto invasor *F. enigmaticus* en los experimentos de mesocosmos generó cambios en la comunidad zooplanctónica de la laguna costera de Mar Chiquita. En la primavera los índices comunitarios mostraron una disminución de la riqueza y del número de individuos totales en los tratamientos con arrecifes. Por otro lado, en el máximo de abundancia de los organismos filtradores dominantes del plancton (cladóceros), el poliqueto *F. enigmaticus* disminuyó considerablemente la abundancia de los mismos, aumentando la diversidad y equitatividad de la comunidad.

Las especies filtradoras bentónicas tienen un rol ecológico fundamental en cuerpos de agua eutróficos u oligotróficos, ya que pueden realizar un fuerte control desde arriba hacia abajo (control *top-down*) de la comunidad fitoplanctónica (Caraco et al., 2006, Riisgaard et al., 2004), y afectar los niveles tróficos superiores (e.g., mesozooplancton, Davenport et al., 2000). Entre los grupos de filtradores más importantes se encuentran los bivalvos (Wetz et al., 2002), acidias (Petersen y Riisgaard, 1992), y poliquetos (Davies et al., 1989). Por ejemplo, en la Bahía de San Francisco, la almeja *Potamocorbula amurensis* y, en el Río Hudson, el mejillón *Dreissena polymorpha*, han causado una importante disminución de la biomasa fitoplanctónica, y consecuentemente afectaron a los organismos zooplanctónicos (Kimmerer et al., 1994; Jack y Thorp, 2000). La reducción de la biomasa fitoplanctónica ejercida por los

arrecifes de *F. enigmaticus* (ver Capítulo I y III de esta tesis; Bruschetti et al., 2008) es considerable, ya que en los experimentos de mesocosmos redujeron la biomasa fitoplanctónica a la mitad en un día (ver Capítulo III de esta tesis). Por lo tanto, las especies filtradoras zooplanctónicas (cladóceros y copépodos calanoides) serían las más afectadas.

Los cladóceros son los principales consumidores primarios y secundarios en ecosistemas de agua dulce (Kitchell y Crowder, 1986). Este trabajo muestra que existió un efecto de los arrecifes sobre la población de cladóceros en los experimentos de verano. Este grupo resultó ser uno de los componentes dominantes del zooplancton en esta estación climática. El 21 de Febrero existió un máximo de abundancia del cladóceros *Moina sp.* en el tratamiento sin arrecifes, donde su número superó en varios órdenes al de días anteriores y posteriores. Ese día, la reducción en la abundancia de cladóceros en los experimentos de mesocosmos con arrecifes fue 53 veces, no mostrando diferencias entre tratamientos en los días anteriores y posteriores. Sin embargo, a pesar de no ser este resultado consistente en el tiempo, el comportamiento similar en todas las réplicas y la contundencia del resultado nos hacen pensar que el efecto sobre esta comunidad es factible.

Los mecanismos por el cual los organismos filtradores bentónicos pueden disminuir la densidad de organismos zooplanctónicos pueden ser directos e indirectos (MacIsaac, 1966; Jack y Thorp, 2000). La predación directa de poliquetos filtradores sobre organismos filtradores del zooplancton no ha sido documentada. Sin embargo es poco probable que suceda debido a limitaciones en el largo de los cilios laterales externos (en poliquetos serpúlidos 250 μm ; ver Riisgaard et al., 2002) que componen los tentáculos con los cuales los poliquetos capturan la comida (ver también Ten Hove y Weerdenburg 1978). El máximo tamaño de partícula que son capaces de capturar está relacionado al tamaño de estas estructuras (ver Riisgaard et al., 2000). El rango óptimo de tamaño de partículas capturadas eficientemente por el poliqueto *F. enigmaticus* está entre 2 y 16 μm (Davies et al., 1989), por

lo que se les hace difícil capturar a organismos de la talla superiores como por ejemplo los cladóceros (entre 700 y 1500 μm ; Dodson y Frey, 1991). Igualmente, los mismos podrían ser ingeridos de forma pasiva, sin embargo ese mecanismo es más probable en organismos que crean corrientes de agua para alimentarse (e.g esponjas: Yahel et al., 2003; ascidias: Petersen y Riisgaard, 1992), pero este no es el caso de *F. enigmaticus* (los serpúlidos utilizan una corona de tentáculos ciliados que funciona como un sistema de captura; Fauchald y Jumars, 1979). Por lo tanto, es poco probable que exista predación directa del poliqueto *F. enigmaticus* sobre la comunidad de cladóceros.

La relación entre presencia de cladóceros y depresión de biomasa fitoplanctónica ha sido muy bien documentada (Lampert et al., 1986, Deneke y Nixdorf, 1999). Estos organismos son eficientes pastoreadores de fitoplancton (Bertolo et al., 1999), por lo que su requerimiento de comida es alto y por lo tanto la reducción del recurso alimenticio (fitoplancton) por los poliquetos (llega al 56 % en verano; Capítulo I; Bruschetti et al, 2008) podría generar una disminución de su población. Estudios de limitación de comida y predación (e.g., por peces) en cladóceros sugieren que ambos factores regulan su número poblacional (Tessier, 1986). El rango de tamaños de partículas que consumen los cladóceros (entre 1 y 25 μm ; McCauley y Downing, 1985) se solapa perfectamente con el de *F. enigmaticus*, por lo que la competencia por el recurso fitoplanctónico es la hipótesis más probable. Además, el 21 de Febrero fue el único día de los muestreados en verano donde no existió diferencia significativa en la concentración de clorofila *a* entre tratamientos con y sin arrecifes (ver Fig. I.3C de esta tesis). La diferencia en la abundancia de cladóceros en los tratamientos sin arrecifes probablemente generó disminución de la concentración de clorofila *a*, enmascarando el efecto de los arrecifes sobre la productividad de la columna de agua ese día. Consecuentemente, los arrecifes de *F. enigmaticus* al disminuir la biomasa fitoplanctónica podrían generar exclusión competitiva, disminuyendo la abundancia de sus

competidores por el recurso. Este efecto está limitado a la estación de verano, donde los cladóceros están presentes y alcanzan altas densidades poblacionales. Sin embargo, su ciclo de vida es corto (de 28 a 108 días aproximadamente; Dodson y Frey, 1991). Estos máximos de abundancia de cladóceros coinciden estacionalmente con el máximo efecto de los arrecifes sobre la productividad de la columna de agua (Capítulo I; Bruschetti et al., 2008), por lo que se verían fuertemente afectados.

Así como *F. enigmaticus* podría afectar directamente las poblaciones de cladóceros, también es posible que pueda ejercer efectos indirectos negativos sobre ellos. Dentro de los efectos indirectos otra alternativa plausible es la predación sobre el zooplancton de la fauna acompañante de los arrecifes. En estas estructuras viven una gran abundancia de organismos como anfípodos, cangrejos, briozoos, poliquetos de vida libre y gasterópodos (Schwindt e Iribarne, 2000). De todos estos organismos los que han sido reportados como forrajeadores del zooplancton son los cangrejos adultos de *Cyrtograpsus angulatus* (Martinetto et al., 2007). Los mismos ocurren en los arrecifes en altísimas densidades (3600 adultos ha⁻¹, Schwindt et al., 2001; tamaño del caparazón= 20 mm a 50 mm; Spivak et al., 1994). Sin embargo análisis de contenido estomacal revelaron sólo presencia de ostrácodos y foraminíferos, todos del dominio bentónico (ver Martinetto et al., 2007). Por lo tanto es poco probable que los cladóceros sean predados por la fauna acompañante que habita en los arrecifes.

En conclusión, los arrecifes de *F. enigmaticus* podrían generar cambios en la diversidad de la comunidad zooplanctónica en experimentos de mesocosmos debido a la reducción de la abundancia de las especies filtradoras dominantes como los cladóceros. Los mismos fueron los más afectadas por la disminución del fitoplancton, pero solo cuando fueron muy abundantes. Este trabajo sugiere que probablemente los efectos de control (pastoreo) de

arriba hacia abajo (*top-down*) pueden impactar indirectamente en otro predador tope dominante y afectar la composición y abundancia de la comunidad zooplanctónica.

Tabla II.1: Resultados del test de ANOVA de medidas repetidas (MR, ANOVA) sobre la abundancia ($N = \text{ind} / 40 \text{ l}$), riqueza de especies ($d = S - 1 / \log N$), equitatividad ($J' = H' / \log S$) y diversidad ($H' = -H' = -\sum p_i \log p_i$) de la comunidad zooplanctónica en experimentos de mesocosmos con y sin arrecifes (*tratam*) durante diferentes días de muestreo (*tiempo*) y su interacción (*t x t*) en las estaciones de invierno, primavera y verano en la laguna costera Mar Chiquita.

Estación	Factores	gl	Abundancia		Riqueza		Equitatividad J'		Diversidad H'	
			F	P	F	P	F	P	F	P
Invierno	<i>tratam</i>	1	1.44	ns	0.07	ns	1.47	ns	3	ns
	<i>tiempo</i>	4	(*) 11	<0.001	18.4	<0.001	44.6	<0.001	36.5	<0.001
	<i>t x t</i>	4	(*) 2.8	ns	0.6	ns	0.31	ns	0.4	ns
	<i>error</i>	32								
Primavera	<i>tratam</i>	1	7	<0.001	8	<0.05	4.3	ns	3.16	ns
	<i>tiempo</i>	4	15.3	<0.001	11.3	<0.001	(*) 3.3	ns	6	<0.001
	<i>t x t</i>	4	2.3	ns	3.6	<0.05	(*) 1.02	ns	0.06	ns
	<i>error</i>	32								
Verano	<i>tratam</i>	1	0.95	ns	3.7	ns	4.9	ns	6.4	<0.05
	<i>tiempo</i>	3	8.73	<0.001	4.8	<0.05	(*) 6.7	<0.05	8.1	<0.001
	<i>t x t</i>	3	9.66	<0.001	0.5	ns	(*) 14	<0.001	8.4	<0.001
	<i>error</i>	24								

(*) Se utilizó el factor de corrección GGE por no cumplir con el supuesto de esfericidad.

Tabla II.2: Resultados del test de ANOVA de medidas repetidas (MR, ANOVA) para la abundancia de diferentes grupos del zooplancton en experimentos de mesocosmos con y sin arrecifes (*tratam*) durante diferentes días de muestreo (*tiempo*) y su interacción (*t x t*) en las estaciones de invierno, primavera y verano en la laguna costera de Mar Chiquita.

grupos	Factores	Invierno			Primavera			Verano		
		gl	F	P	gl	F	P	gl	F	P
<i>larvas nauplii</i>	<i>tratam</i>	1	2	ns	1	2.2	ns	1	18.9	<0.05
	<i>tiempo</i>	4	(*) 12.3	<0.05	4	17.5	<0.001	3	60.9	<0.001
	<i>t x t</i>	4	(*) 2.26	ns	4	1	ns	3	3.5	<0.05
	<i>error</i>	32	-	-	32	-	-	24	-	-
<i>larva poliq.</i>	<i>tratam</i>	1	0.16	ns	1	0.44	ns	1	7.7	<0.05
	<i>tiempo</i>	4	10.65	<0.05	4	32.5	<0.001	3	35.6	<0.001
	<i>t x t</i>	4	3.1	<0.05	4	6.4	<0.001	3	6.7	<0.05
	<i>error</i>	32	-	-	32	-	-	24	-	-
<i>copéodos</i>	<i>tratam</i>	1	0.08	ns	-	-	-	1	0.2	ns
<i>ciclopoidos</i>	<i>tiempo</i>	4	5.3	<0.05	-	-	-	3	6	<0.05
	<i>t x t</i>	4	2.6	ns	-	-	-	3	4.2	<0.05
	<i>error</i>	32	-	-	-	-	-	24	-	-
<i>copéodos</i>	<i>tratam</i>	1	0.86	ns	1	7.3	<0.05	1	0.43	ns
<i>calanoidos</i>	<i>tiempo</i>	4	5.4	<0.05	4	(*) 15.3	<0.001	3	1.9	ns
	<i>t x t</i>	4	2	ns	4	(*) 4.4	<0.05	3	2.1	ns
	<i>error</i>	32	-	-	32	-	-	24	-	-
<i>cladóceros</i>	<i>tratam</i>	-	-	-	-	-	-	1	7.8	<0.05
	<i>tiempo</i>	-	-	-	-	-	-	3	33.7	<0.001
	<i>t x t</i>	-	-	-	-	-	-	3	6.9	<0.05
	<i>error</i>	-	-	-	-	-	-	24	-	-

(*) Se utilizó el factor de corrección GGE por no cumplir con el supuesto de esfericidad.

Figura II.1: Representación relativa (%) de las especies principales encontradas en los experimentos de mesocosmos en tres estaciones (invierno, primavera y verano).

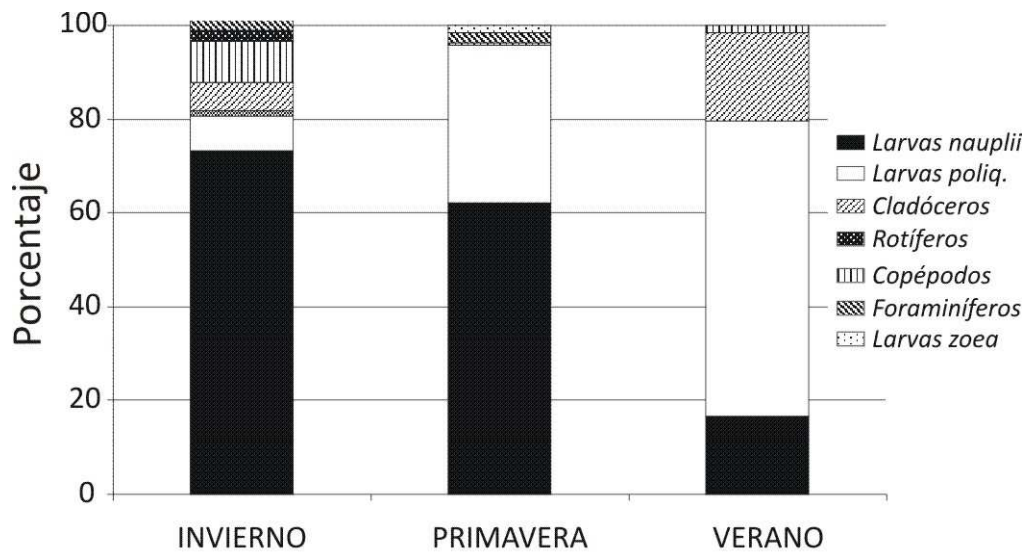


Figura II.2: Comparación estacional (invierno, primavera y verano) de la abundancia ($N = \text{ind } 40 \text{ l}^{-1}$), riqueza de especies ($d = S - 1 / \log N$), equitatividad ($J' = H' / \log S$) y diversidad ($H' = -\sum p_i \log p_i$) de la comunidad zooplanctónica en experimentos de mesocosmos con arrecifes (barras punteadas) y sin arrecifes (barras blancas) en la laguna costera Mar Chiquita. Letras diferentes denotan diferencia entre estaciones.

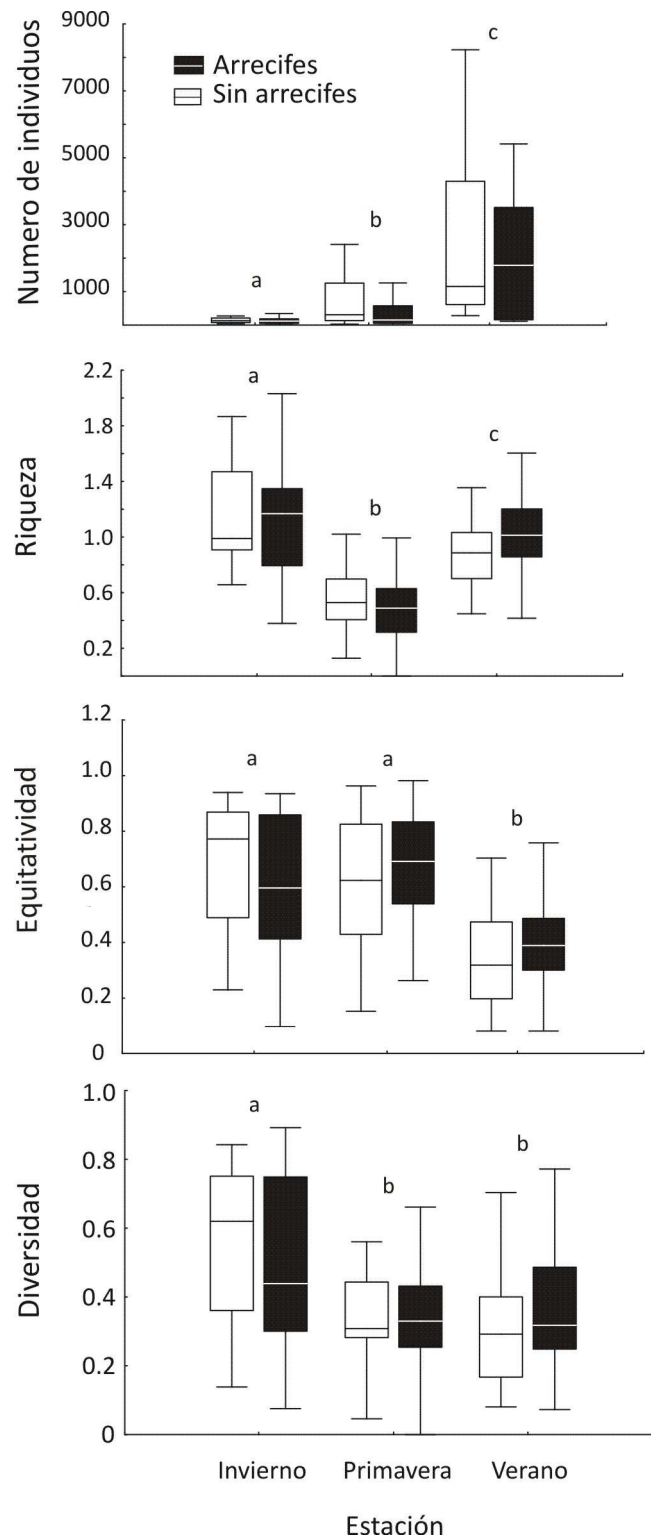


Figura II.3: Abundancia ($\text{ind } 40 \text{ l}^{-1}$), riqueza de especies ($d = S - 1 / \log N$), equitatividad ($J' = H' / \log S$) y diversidad ($H' = -H' = -\sum p_i \log p_i$) de la comunidad zooplanctónica en experimentos de mesocosmos con arrecifes (barras negras) y sin arrecifes (barras blancas) durante diferentes días de muestreo en la estación de invierno en la laguna costera Mar Chiquita. Letras diferentes denotan diferencia entre días.

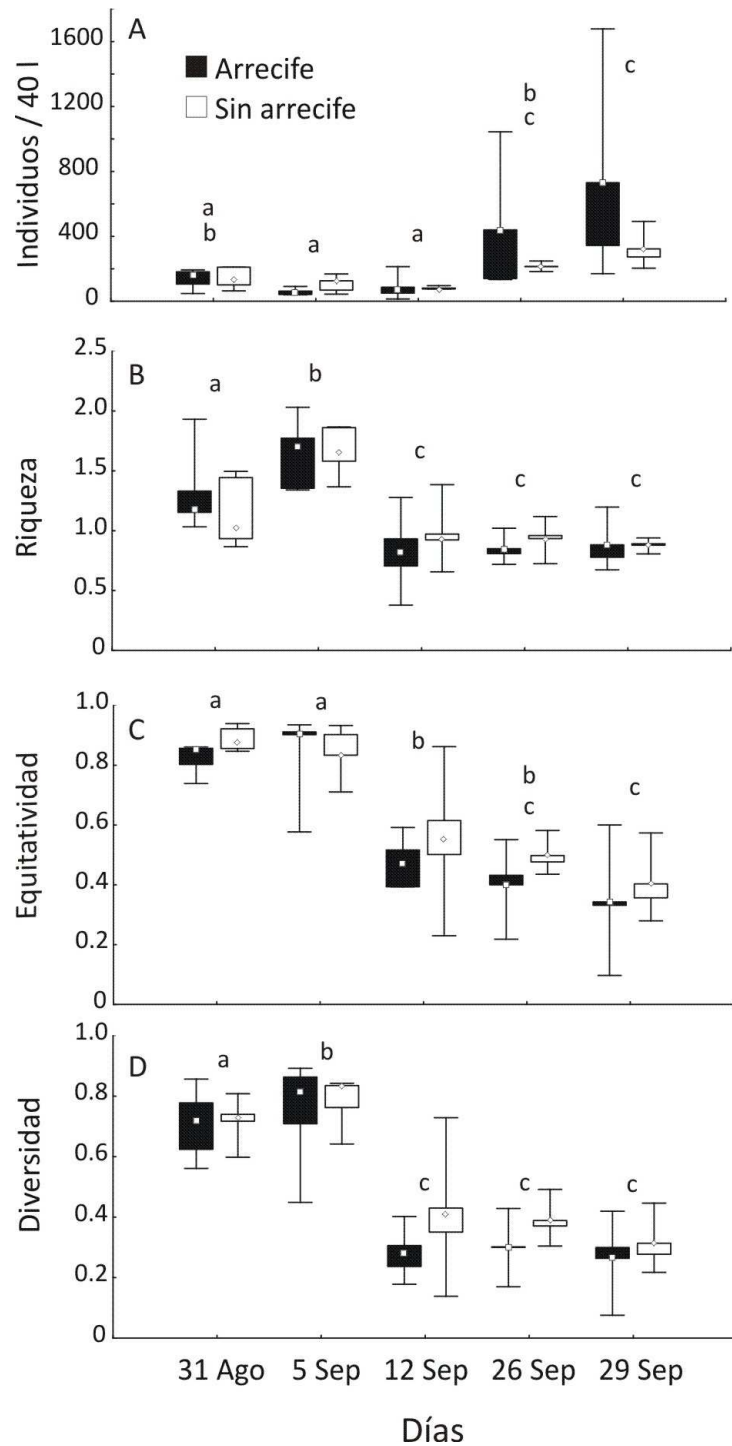


Figura II.4. Abundancia ($\text{ind } 40 \text{ l}^{-1}$), riqueza de especies ($d = S - 1 / \log N$), equitatividad ($J' = H' / \log S$) y diversidad ($H' = -H' = -\sum p_i \log p_i$) de la comunidad zooplanctónica en experimentos de mesocosmos con arrecifes (barras negras) y sin arrecifes (barras blancas) durante diferentes días de muestreo en la estación de primavera. Letras diferentes denotan diferencia entre días. Los asteriscos muestran diferencias significativas entre tratamientos dentro de cada día. La línea horizontal muestra diferencias significativas en el tratamiento.

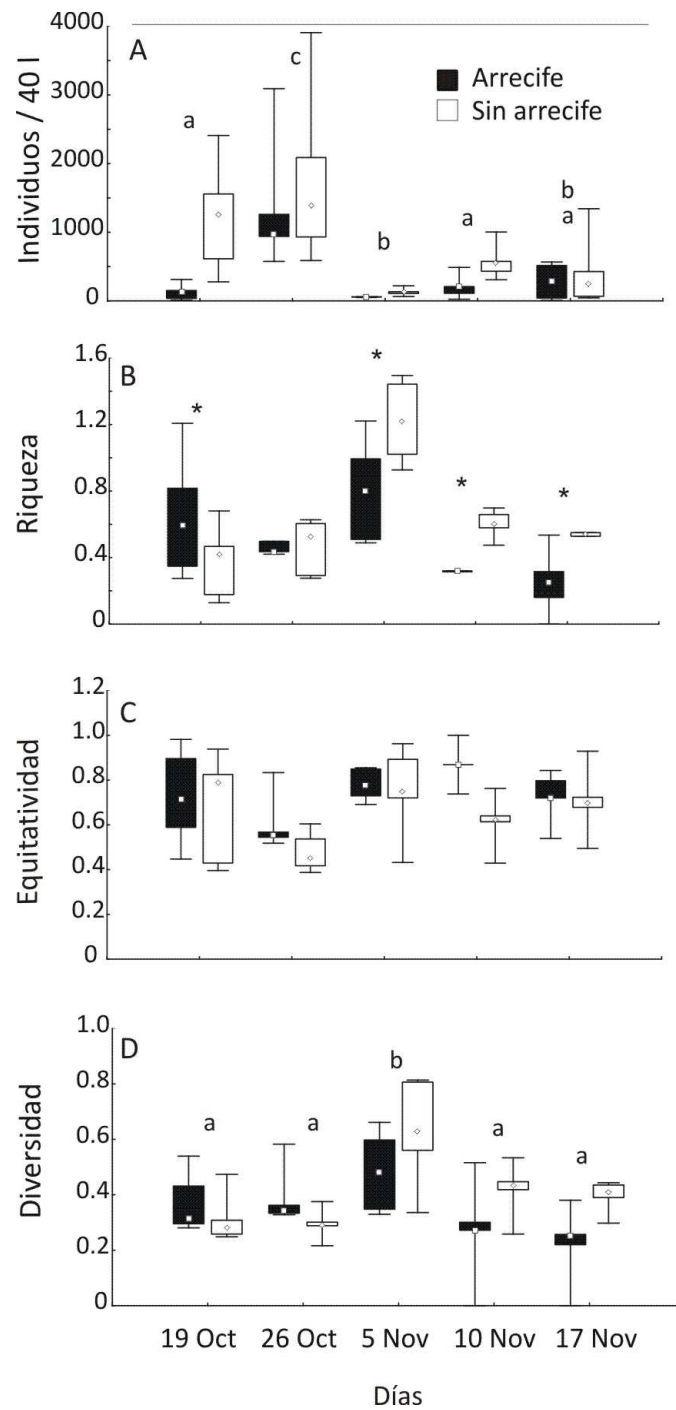


Figura II.5: Abundancia ($\text{ind } 40 \text{ l}^{-1}$), riqueza de especies ($d = S - 1 / \log N$), equitatividad ($J' = H' / \log S$) y diversidad ($H' = -H' = -\sum p_i \log p_i$) de la comunidad zooplanctónica en experimentos de mesocosmos con (barras negras) y sin arrecifes (barras blancas) durante diferentes días de muestreo en la estación de verano. Letras diferentes denotan diferencia entre días. Los asteriscos muestran diferencias significativas entre tratamientos dentro de cada día.

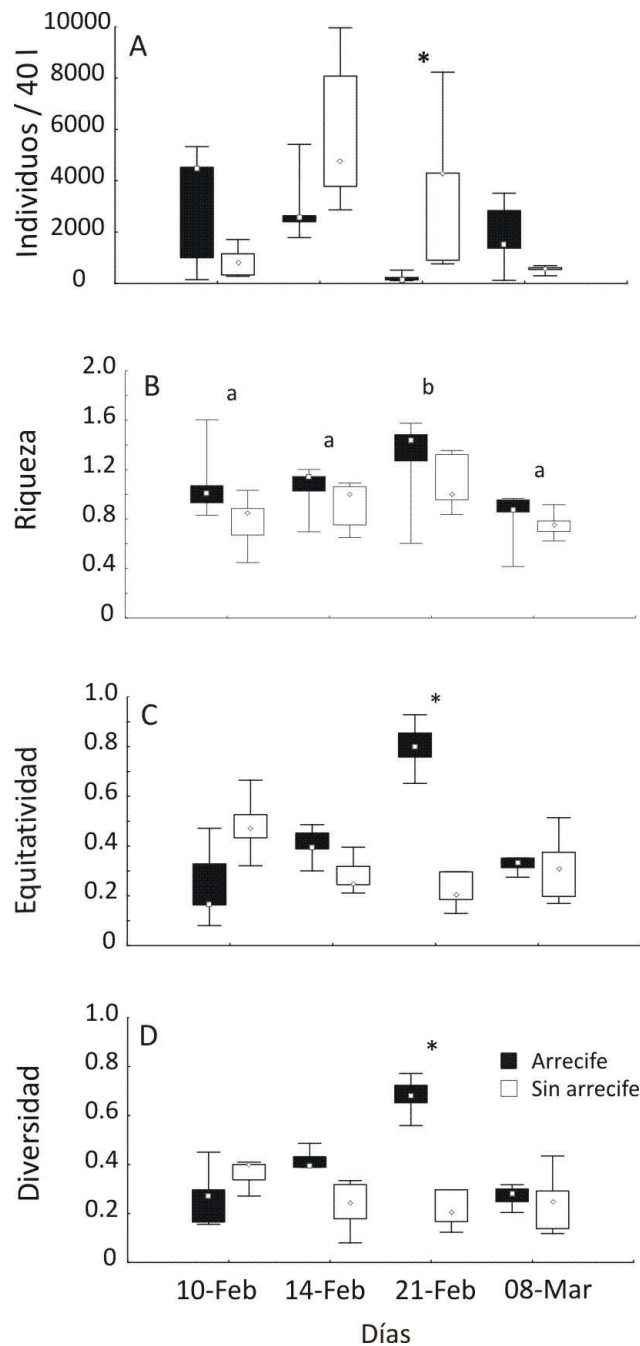


Figura II.6: Abundancia (ind 40 / l¹) de larvas nauplii, larvas de poliquetos, copépodos calanoides y ciclopoides en experimentos de mesocosmos con (barras negras) y sin arrecifes (barras blancas) durante la estación de invierno en la laguna costera Mar Chiquita.

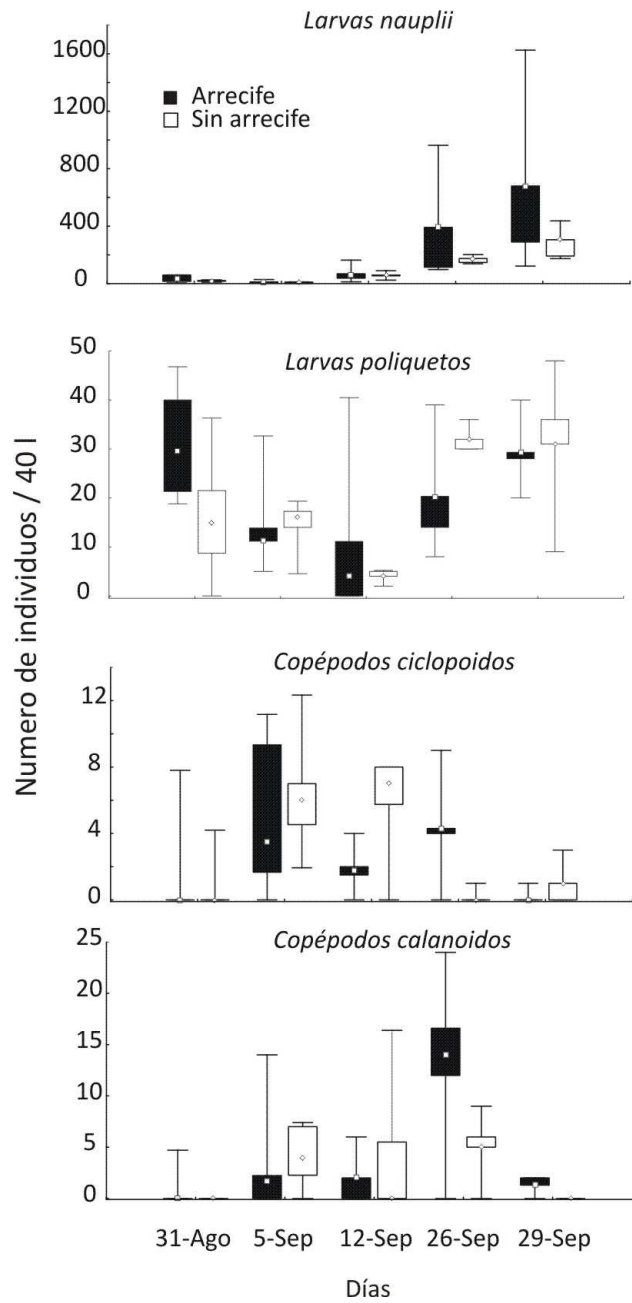


Figura II.7: Abundancia (ind 40 / l) de larvas nauplii, larvas de poliquetos y copépodos calanoides y ciclopoides en experimentos de mesocosmos con (barras negras) y sin arrecifes (barras blancas) durante la estación de primavera en la laguna costera Mar Chiquita.

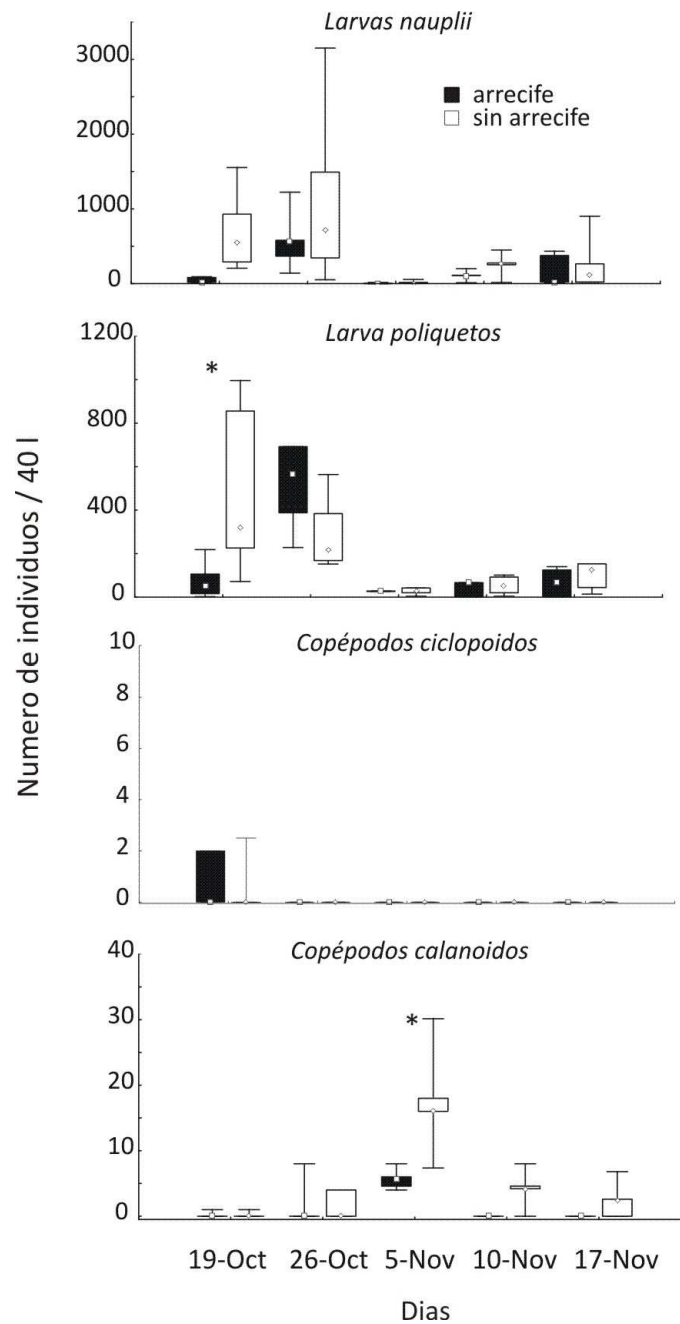
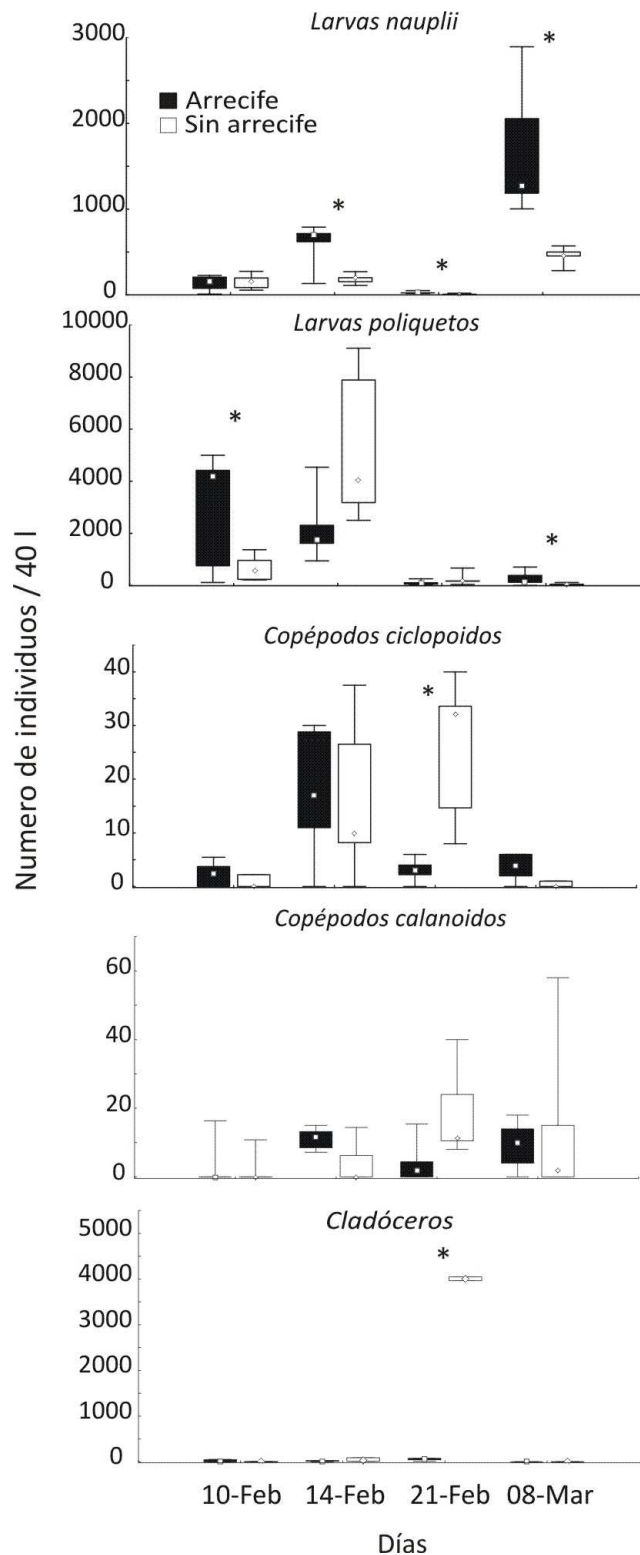


Figura II.8 Abundancia (ind 40 l⁻¹) de larvas nauplii, larvas de poliquetos, copépodos calanoides, ciclopoides y cladóceros en experimentos de mesocosmos con (barras negras) y sin arrecifes (barras blancas) durante la estación de verano en la laguna costera Mar Chiquita. Los asteriscos muestran diferencias significativas entre tratamientos para cada día cuando existió interacción entre variables (P < 0.05).



CAPÍTULO III

Efectos de las heces y pseudoheces de *Ficopomatus enigmaticus* sobre la materia orgánica y la productividad bentónica del sedimento



INTRODUCCIÓN

Los organismos filtradores remueven gran cantidad de material suspendido de la columna de agua (e.g. Hily, 1991; Alpine y Cloern, 1992, Riisgaard et al., 2004) y por consiguiente son consideradas especies importantes en ambientes de aguas someras. Una gran parte del material ingerido por estas especies es expulsado como heces, y otra fracción del material filtrado es empaquetada y eliminada como pseudoheces. Finalmente ambas fracciones son depositadas sobre la superficie del sedimento o transportadas horizontalmente por el agua (Wotton y Malmqvist, 2001). Las heces y pseudoheces (de ahora en adelante “biodepósitos”) expulsadas por los filtradores son agregados en una matriz mucosa, y precipitan a mayor velocidad (40 veces mayor) que las partículas no agregadas de las cuales están formadas (e.g., bivalvos: Widdows et al., 1998; Giles y Pilditch, 2004; poliquetos: Wottom et al., 1998; Wotton y Malmqvist, 2001). Los biodepósitos generados por organismos filtradores tienen un alto contenido de Nitrógeno y Carbono debido a que sedimentan pequeñas partículas con alto contenido orgánico (Parsons et al., 1984). Estos biodepósitos producen un continuo enriquecimiento orgánico del sedimento adyacente (Kautsky y Evans, 1987) y pueden representar energía potencialmente disponible como fuente de comida para los organismos bentónicos (Newell et al., 1982, Zhou et al., 2006). Consecuentemente, los filtradores pueden mediar el flujo de partículas e incrementar la entrada de nutrientes desde la columna de agua hacia el bentos, incrementando el acoplamiento bento-pelágico (Kautsky y Evans, 1987), y adicionalmente, estimular la producción de microalgas bentónicas (Miller et al., 1996).

Poliquetos y bivalvos pertenecen al grupo de organismos que producen mayor cantidad de biodepósito como resultado de su actividad filtradora para su alimentación (ver Murray et al., 2002), y se encuentran ampliamente distribuidos en diversos ambientes (e.g., cuerpos de agua dulce, profundidades marinas y estuarios; Dame, 1996). Como consecuencia

de su actividad de filtración, los poliquetos acumulan y concentran partículas, transfiriendo materia orgánica desde la columna de agua hacia el sedimento en forma de heces y pseudoheces (Giangrande et al., 2005).

Los arrecifes de *F. enigmaticus* reducen la biomasa fitoplanctónica y la turbidez del agua, y su efecto de pastoreo ha sido postulado como un factor de control de los productores primarios (fitoplancton) en el estuario de Zandvlei, Sudáfrica (Davies et al., 1989) y en la laguna costera de Mar Chiquita (Bruschetti et al., 2008; Capítulo I). Debajo de los arrecifes de *F. enigmaticus* habitan numerosos individuos adultos del cangrejo nativo *Cyrtograpsus angulatus* (arriba de 167 ind m²; Schwindt e Iribarne, 2000), que se alimentan de las microalgas bentónicas (Martinetto et al., 2007; Botto et al., 2005) y de poliquetos del sedimento adyacente (Schwindt et al., 2001). Por lo tanto, los arrecifes indirectamente afectan a los organismos infaunales (y posiblemente a las microalgas del sedimento) por proveer refugio a los cangrejos omnívoros de *C. angulatus* (Schwindt et al., 2001, Méndez Casariego et al., 2004).

A partir de la actividad filtradora de *F. enigmaticus*, se genera una continua producción de heces y pseudoheces que son liberadas posteriormente al agua circundante (obs. pers.). Consecuentemente, se espera un fuerte efecto de la producción del biodepósito sobre el contenido de materia orgánica bentónica. Por lo tanto el objetivo de este capítulo es evaluar (1) el efecto de la biodepositación del poliqueto *F. enigmaticus* sobre la materia orgánica y la productividad del sedimento, y (2) determinar si los cangrejos que habitan debajo de los arrecifes (*Cyrtograpsus angulatus*), por su actividad, pueden contrarrestar el efecto de la depositación de MO al sedimento.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio fue realizado en la porción estuarina de la laguna costera de Mar Chiquita, en el paraje San Gabriel y en la desembocadura del arroyo Sotelo donde *F. enigmaticus* está presente (Fig. A). Los experimentos fueron realizados durante las estaciones de verano de 2007 y 2008.

Materia orgánica y contenido de nutrientes del biodepósito de *F. enigmaticus*.

El nivel con el cual los biodepósitos alteran los sedimentos y afectan a las comunidades bentónicas depende de su calidad y cantidad, y de las características del sedimento adyacente (Giles y Pilditch, 2004). Por lo tanto, para evaluar si los biodepósitos de *F. enigmaticus* pueden enriquecer el bentos de la laguna se comparó el contenido de materia orgánica del biodepósito y del sedimento. Además, el contenido de nitrógeno del biodepósito es considerado un importante indicador de su valor nutricional (Fenchel y Blackburn, 1979). Consecuentemente, evaluamos el contenido de nutrientes (N y C) del biodepósito. Para determinar el contenido orgánico de las heces y pseudoheces se recolectaron en el campo trozos de arrecifes vivos (20 x 20 x 20 cm) durante el mes de Enero de 2007, los cuales fueron transportados al laboratorio para su posterior análisis dentro de baldes (vol= 10 l) con agua de la laguna. Organismos individuales con tubo (n= 45) fueron obtenidos de cada arrecife y puestos en 15 tubos de ensayo (tres poliquetos por tubo) de 20 ml con agua de la laguna filtrada (filtros Whatman GF/C, tamaño de poro= 1.2 µm) durante 2 horas aproximadamente. Las heces y las pseudoheces eliminadas por los poliquetos fueron colectadas usando una pipeta pauster y puestas en filtros (n= 15) previamente incinerados a 550 ° C durante 4 horas. Cinco filtros al azar fueron asignados para evaluar el contenido de nutrientes y diez para el contenido de materia orgánica. La MO del material colectado (biodepósito y sedimento) fue calculada como la diferencia entre el peso seco (70 ° C durante 8 horas) y el peso seco libre de

cenizas (a 550 ° C durante 4 horas). Los filtros para el contenido de nutrientes fueron secados a 70 ° C, pesados y guardados en cápsulas para su posterior análisis. El porcentaje de C y N del biodepósito fueron evaluados con un espectrómetro de masas en colaboración con la Universidad de California (UC Davies). Además, cores (n= 10) de sedimento (diámetro= 5 cm, profundidad= 3 cm) fueron obtenidos para análisis de materia orgánica particulada (MOP) en un área habitada por los arrecifes de *F. enigmaticus*. Diferencias en la MO entre el biodepósito y el sedimento fueron testeadas con un test de t (Zar, 1999).

Trampas de biodepósito

Trampas de sedimentación en el campo fueron usadas para estimar el contenido de MO del biodepósito generado por los poliquetos. Debido a que las condiciones hidrodinámicas (e.g., velocidad de corriente) pueden determinar la forma que los biodepósitos modifican los sedimentos (Giles y Pilditch, 2004), los mismos fueron realizados en dos diferentes áreas de la laguna: la bahía de Sotelo y en el paraje San Gabriel. La bahía Sotelo es una zona de baja profundidad con bajo intercambio hidrodinámico (ver Marcovecchio et al., 2005). Al contrario, el paraje San Gabriel está localizado relativamente cerca de la desembocadura de la laguna por lo que tiene mayor influencia marítima, y debido a su cauce angosto mayor velocidad en las corrientes de agua (40 cm s^{-1} ; Lanfredi et al., 1987) comparado con Sotelo (ver Lanfredi et al., 1987). Las trampas de sedimentación consistieron en embudos plásticos (diámetro= 19 cm, profundidad= 20 cm, n= 20, Fig.III.1A) enterrados en el sedimento y perpendiculares al flujo dominante. En la boca de cada embudo se colocó un cilindro (de ahora en adelante *core*; profundidad= 10 cm, diámetro= 10 cm) de arrecifes vivos (n= 10) o arrecifes muertos (n= 10; usados como controles). El tratamiento de arrecifes muertos fue considerado para evaluar el efecto de la estructura sobre la depositación de partículas. Luego de 7 días, el sedimento (sedimentación natural) y el biodepósito fueron colectados de los embudos. El material colectado fue transferido a frascos y una alícuota (100

g por réplica) fue colectada para determinar el contenido de MO (calculado de la forma antes descrita). Diferencias en el contenido de MO entre embudos con arrecifes vivos y embudos con arrecifes muertos fue evaluado con un test de t (Zar, 1999).

Contenido orgánico del sedimento adyacente a los arrecifes

Para determinar si existe una relación entre la distancia a los arrecifes de *F. enigmaticus* y la materia orgánica del bentos se tomaron 10 cores de sedimento (profundidad= 3 cm, diámetro= 5 cm) a diferentes distancias desde el borde de los mismos (0 cm, 50 cm, 100 cm y 200 cm, siguiendo a Schwindt e Iribarne 2000) durante el mes de Enero de 2007. El contenido de materia orgánica de los cores fue calculado de la forma antes mencionada. Los arrecifes fueron elegidos al azar y con similar diámetro (2.5 m – 3 m) en el área de estudio (San Gabriel, Fig. 1). La hipótesis nula de diferencias en el contenido de MO entre distancias fue evaluado con un ANOVA de una vía (Zar, 1999).

Experimentos de mesocosmos

Se realizaron experimentos de mesocosmos *in situ* para evaluar si los poliquetos por su actividad de filtración y depositación aumentan la MO depositada en el sedimento circundante durante el mes de Marzo de 2008. Los experimentos consistieron en 20 baldes plásticos circulares con fondo (diámetro= 20 cm, altura= 40 cm, Volumen= 12 l, ver Fig.III.1B) enterrados 15 cm en el sedimento en la zona litoral de la laguna. El extremo superior del balde estuvo 20 cm arriba del máximo nivel de agua de la laguna para evitar que la misma ingrese al mismo. Se realizaron dos tratamientos: (a) con arrecifes y (b) sin arrecifes, con 10 replicas cada uno durante 24 hs. Los mesocosmos sin arrecifes (baldes vacíos; de ahora en adelante “tratamiento sin arrecife”) sirvieron como control, colectando solamente la sedimentación natural (sin biodepósito). Los mesocosmos fueron localizados al azar en el mismo nivel de marea y a similares distancias desde la costa (dos metros aproximadamente) en un área donde naturalmente habitan los arrecifes de *F. enigmaticus*. Cores (diámetro= 10 cm, altura= 10

cm) de arrecifes con poliquetos vivos fueron obtenidos en el sitio de estudio e introducidos en un cilindro plástico (diámetro= 12 cm, altura= 9 cm). Los cilindros plásticos fueron utilizados para contener el sedimento existente entre los tubos de los arrecifes, y evitar de esta manera una sobreestimación del biodepósito de los arrecifes colectado del fondo de los baldes. Los arrecifes fueron previamente lavados con agua de la laguna para remover los organismos macro y meiofaunales y también el sedimento adherido. Todos los baldes fueron llenados con 10 l de agua de la laguna y luego en los mismos fue introducido el cilindro plástico con el fragmento de arrecife (de ahora en más “tratamiento con arrecife”; ver Fig.III.1B). Pasadas las 24 horas, el biodepósito y el material sedimentado naturalmente (proveniente del tratamiento con arrecifes y sin arrecifes respectivamente) fueron colectados del fondo de los baldes con una pipeta Pauster y almacenados en frascos para su posterior análisis. La MO del material colectado fue calculada de la forma antes mencionada (ver sección 2.1). En orden de confirmar la actividad de filtración de los poliquetos se determinó la concentración de *Cla in vivo* ($\mu\text{g l}^{-1}$) y la turbidez del agua (Unidad de Turbidez Nefelométricas) en cada mesocosmo con un fluorómetro de campo (Turner Design, Modelo 8000-01. Rango de detección: 0.05-300 $\mu\text{g Cla in vivo l}^{-1}$ y 0.5-150 UTN). Además, una muestra de agua (500 ml) de cada mesocosmo fue obtenida y filtrada a través de filtros Whatman GF/C (diámetro= 47 mm, tamaño de poro= 1.2 μm) con el objetivo de calcular la materia orgánica particulada (MOP) del material en suspensión (fitoplancton y seston en general). La MOP fue calculada de la forma antes mencionada para el contenido de MO (sección previa).

Diferencias en la MO entre el biodepósito y el material sedimentado naturalmente fue testeado con un test de t (Zar, 1999). Además, las diferencias en la turbidez, la concentración de *Cla in vivo* y la MOP del agua de los baldes entre tratamientos (con y sin arrecifes) fue analizada con un test de t (Zar, 1999).

Metabolismo del sedimento adyacente a los arrecifes

En el caso que el biodepósito genere un incremento de la materia orgánica en los alrededores de los arrecifes, se esperaría también un incremento en el metabolismo del sedimento adyacente. Para evaluar esta predicción, se evaluó el cambio en la concentración de oxígeno disuelto en agua dentro de cámaras cilíndricas transparentes y oscuras (siguiendo a Stutes et al., 2006) enterradas sobre la superficie del sedimento (n= 8, diámetro= 12 cm, altura= 9 cm, volumen= 1 l) a tres distancias desde el borde del sedimento (0 cm, 50 cm, y 100 cm, siguiendo a Schwindt e Iribarne 2000). La mitad de las cámaras transparentes fueron cubiertas con cinta negra para evitar la entrada de luz. Una cámara transparente y una oscura fueron colocadas a cada distancia desde el arrecife (n= 5). Solamente los primeros 7 cm de la cámara estuvieron arriba de la superficie del sedimento y se mantuvieron con agua. Todas las incubaciones fueron hechas con días soleados, al mediodía y con el mismo nivel de marea (profundidad media= 40 cm aproximadamente) durante el mes de Diciembre de 2007. Al comienzo del tiempo de incubación se midieron cambios en la concentración de oxígeno disuelto en cada cámara con un sensor de oxígeno disuelto (Hach® SensION6™ Waterproof Dissolved Oxygen Meter; rango de concentración: 0-20 mg/l, precisión: ±1%) y luego se procedió al tapado de las mismas (las cámaras tienen un orificio en la parte superior de 1 cm de diámetro que permaneció cerrado durante el período de incubación) con un tapón de goma. Al final del tiempo de incubación, se tomaron muestras de agua de las cámaras (volumen= 50 ml) a través del orificio en la parte superior con una jeringa de 60 ml. Luego el agua fue transferida a una botella (60 ml) y la concentración de oxígeno fue determinada. Se midió cambios en la concentración de oxígeno disuelto en agua (final menos inicial) en cada una de las cámaras, donde la producción neta del sedimento (PNS) correspondió a la diferencia en las cámaras transparentes, y la respiración del sedimento (RS) a la diferencia en las cámaras oscuras. La PNS y la RS fueron determinadas de la ecuación (en Stutes et al., 2006):

$$PNS = [(f - i) / t] \times C \times H \times P_{con}$$

$$RS = [(f - i) / t] \times C \times H \times R$$

Donde f e i son la concentración de oxígeno disuelto (mg l^{-1}) al final y al inicio de la incubación, t es el tiempo de incubación (horas), C es el factor de corrección de litros a m^3 , H es la altura de la columna de agua en la cámara (0.09 m), P_{con} es el factor de conversión de oxígeno / carbono para la producción neta del sedimento ($0.344 \text{ mg C mg}^{-1}$ oxígeno basado en un cociente fotosintético de 1.2 y respiratorio de 1: Strickland y Parsons, 1972), y R es el factor de corrección oxígeno / carbono para la respiración del sedimento ($0.375 \text{ mg C mg}^{-1}$ de oxígeno basado en un cociente respiratorio de 1: Strickland y Parsons, 1972).

Finalmente, la producción bruta del sedimento (PBS, en mg C m^{-2} sedimento h^{-1}) fue calculada como la diferencia entre la PNS y la RS. Las diferencias en PNS, RS y PBS entre distancias desde los arrecifes fueron evaluadas con un ANOVA de una vía (Zar, 1999).

Efecto de los cangrejos en la productividad del sedimento

Individuos adultos de la especie *Cyrtograpsus angulatus* habitan debajo de los arrecifes de *F. enigmaticus* (Schwindt e Iribarne, 2000; ver Fig. III.2) y se alimentan de las microalgas bentónicas (Martinetto et al., 2007), y por lo tanto pueden afectar la producción primaria bentónica del sedimento adyacente a los arrecifes. Si este es el caso, este efecto podría contrarrestar la posible depositación de MO por el biodepósito. Consecuentemente, se realizó un experimento de exclusión de cangrejos en orden de detectar el posible efecto producido por estos cangrejos durante el mes de Marzo de 2008. Los experimentos consistieron de los siguientes tratamientos ($n=9$): (a) cajas cerradas que excluyeron a los cangrejos (de ahora en más “caja”), (b) control de caja localizadas 5 cm arriba de la superficie, lo que permitió el libre movimiento de los cangrejos pero con la misma estructura para detectar potenciales artefactos de las cajas (de ahora en más “control”), y (c) un control abierto sin caja (de ahora en más “afuera”. La exclusión de cangrejos y el control de caja fueron realizadas con cerramiento plástico (35 cm de altura, 110 cm de largo, 30 cm de ancho

y 1 cm de tamaño de malla). Las cajas fueron colocadas desde el borde de los arrecifes hacia fuera (radialmente) y sostenidas con cuatro estacas de PVC (altura= 50 cm) en cada esquina. Luego de 20 días, las cajas fueron removidas y se midió a diferentes distancias de los arrecifes la productividad del sedimento por cambios en la concentración del oxígeno disuelto dentro de las cámaras claras y oscuras. La metodología utilizada fue la misma que en la sección anterior.

La hipótesis nula de falta de diferencias en la PNS, la RS y la PBS entre tratamientos y distancias a los arrecifes fue evaluada con un test de ANOVA de dos vías en bloque (Zar, 1999), con el factor arrecifes como bloque y la distancia y el tratamiento como factores fijos. Para excluir la posible interacción entre los factores (tratamiento y bloques) se usó el test de Tukey para no-aditividad (Zar, 1999).

RESULTADOS

Materia orgánica y contenido de nutrientes del biodepósito de *F. enigmaticus*.

El porcentaje de MO del biodepósito de *F. enigmaticus* ($x= 43.9 \%$, $DE= 1.3$) fue 21 veces mayor que el porcentaje del sedimento adyacente a los arrecifes ($x= 2.05 \%$, $DE= 0.3$; $t= -218$, $gl= 18$, $n= 10$, $P< 0.001$). El contenido de carbono y nitrógeno del biodepósito fue $6.93 \mu\text{g N mg de materia}^{-1}$ y $53 \mu\text{g C mg}$ respectivamente. La composición promedio del biodepósito de *F. enigmaticus* expresada como el porcentaje de peso seco fue 5.3% de C ($DE= 1.2$) y 0.7% de N ($DE= 0.2$). La relación C/N fue 7.8 ($DE= 0.8$).

Trampas de biodepósito

En la bahía de Sotelo, el área con baja energía, el porcentaje de MO en el material particulado biodepositado fue 18% mayor que en el material sedimentado naturalmente ($t= -2.42$, $gl= 14$, $n= 8$, $P< 0.05$; Fig III.3). Sin embargo, en el paraje San Gabriel, el área de

relativamente mayor energía, el porcentaje de MO del biodepósito no fue diferente del material sedimentado naturalmente ($t= 0.8$, $gl= 14$, $n= 8$, $P> 0.05$, Fig. III.3).

Contenido orgánico del sedimento adyacente a los arrecifes

No se encontraron diferencias en el porcentaje de materia orgánica del sedimento entre las diferentes distancias a los arrecifes (ANOVA: $F_{3,36}= 1$, $MS= 0.08$, $P > 0.05$; Fig. III.2). El porcentaje de materia orgánica en el sedimento fue 2.15 % (DE= 0.41), 2.1% (DE= 0.3), 1.97% (SD= 0.22), 1.97% (DE= 0.15) para 0 cm, 50 cm, 100 cm y 200 cm desde el borde de los arrecifes respectivamente.

Experimentos de mesocosmos

La concentración de *Cla in vivo* en los mesocosmos con arrecifes fue menor que en el mesocosmos sin arrecifes ($t= -14.24$, $gl= 18$, $P< 0.01$). Similarmente, la turbidez (*transformación logarítmica*; $t= -7.05$, $gl= 18$, $P< 0.01$) y la MOP ($t = -7.84$, $gl= 18$, $P< 0.01$) del agua de los baldes fue menor cuando los poliquetos estuvieron presentes (Fig. III.4). El decrecimiento promedio en la concentración de *Cla in vivo*, la turbidez de la columna de agua y la MOP debido al pastoreo de *F. enigmaticus* fue de 47.6 % (DE= 8.4), 52.8 % (DE= 11.6) y 23.7% (DE= 6) respectivamente. La MO depositada en el fondo de los baldes con arrecifes fue más de dos veces mayor que la depositada en los tratamientos sin arrecifes ($t= 3.02$, $gl= 18$, $P < 0.01$; Fig. III.4). Los tratamientos con arrecifes depositaron 0.77 g m^{-2} (DE= 0.34) de material orgánico en el fondo, en cambio los tratamientos sin arrecifes depositaron 0.34 g m^{-2} (DE= 0.28), donde la depositación promedio de los arrecifes fue de $0.43 \text{ g de MO m}^{-2} \text{ día}^{-1}$.

Metabolismo del sedimento adyacente a los arrecifes

La producción neta del sedimento (PNS) aumentó con el incremento a las distancias desde el borde de los arrecifes ($F_{2, 15}= 6.06$, $n= 6$, $SC= 308.1$, $P< 0.05$; Fig. III.5). A 100 cm desde el borde de los arrecifes, la SNP fue aproximadamente 7 veces mayor que a los 50 cm o en el borde de los arrecifes. La respiración del sedimento (RS) no varió entre distancias a los

arrecifes (ANOVA, $F_{2, 15} = 0.75$, $n = 6$, $SC = 79.9$, $P > 0.05$; Fig. III.5). Como la PNS, la producción primaria bruta (PPB) del sedimento incrementó desde el borde de los arrecifes llegando a un valor máximo a los 100 cm desde el borde (raíz cuadrada; ANOVA, $F_{2,15} = 4.03$, $n = 6$, $SC = 4.9$, $P < 0.05$; Fig. III.5). La PPB a los 100 cm fue más de dos veces mayor que en el borde de los arrecifes.

Efecto de los cangrejos en la productividad del sedimento

La producción primaria bruta (PPB) varió entre tratamientos y distancias, como indicó el efecto significativo en la interacción entre los factores (ANOVA, $F_{4,24} = 3.25$, $SC = 469.27$, $P < 0.05$; Fig. III.6). No fue detectado efecto en el control de cajas (Fig. III.6). En el borde de los arrecifes, la PPB fue tres veces mayor en el sedimento sin cangrejos que en las cajas control y en el sedimento con cangrejos. A 50 y 100 cm desde los arrecifes, no existió efecto de tratamiento en la PPB del sedimento.

La respiración del sedimento (RS) varió entre distancias (ANOVA, $F_{2,24} = 6.62$, $SC = 873.5$, $P < 0.01$, Fig. III.6), sin embargo no se encontraron diferencias entre los tratamientos (ANOVA, $F_{2,24} = 2.91$, $MS = 384.6$, $P = 0.07$). La respiración del sedimento cercano a los arrecifes (distancia cero) fue menor que la encontrada a los 100 cm de los mismos. No se encontraron diferencias en la respiración del sedimento a los 50 y 100 cm.

La producción neta del sedimento (PNS) difirió entre tratamientos (ANOVA, $F_{2,24} = 5.24$, $SC = 595.8$, $P < 0.05$) y distancias (ANOVA, $F_{2,24} = 4.3$, $MS = 485.6$, $P < 0.05$; Fig. III.6). La PNS fue 50% en el tratamiento sin cangrejos comparado con el tratamiento con presencia de los mismos. No se encontraron diferencias en la PNS entre el control de caja y el tratamiento afuera. La PNS cercana a los arrecifes fue 50% menor que a los 50 cm y 100 cm desde los arrecifes.

DISCUSION

Ficopomatus enigmaticus es el filtrador bentónico más importante de la laguna de Mar Chiquita, y los resultados muestran que su efecto sobre el contenido de MO del sedimento es importante. La actividad de filtración de este poliqueto invasor puede decrecer la concentración del seston y consecuentemente incrementar la depositación de MO sobre el bentos. Sin embargo en muestreos de campo no se encontraron diferencias en el contenido de MO entre diferentes distancias a los arrecifes donde supuestamente el biodepósito podría ser depositado. En experimentos de laboratorio se encontró que el contenido de MO del biodepósito generado por *F. enigmaticus* es mayor que el contenido de MO del sedimento circundante. Las trampas de sedimentación con arrecifes vivos mostraron mayor contenido de MO comparado con trampas con arrecifes muertos en un área con baja corriente de agua. La macrofauna dominante que habita debajo de los arrecifes (adultos de la especie *Cyrtograpsus angulatus*), se alimenta del contenido orgánico del sedimento y por lo tanto podrían estar subsidiados por el descarte que generan los arrecifes. Esta interacción está disminuyendo en parte el efecto que tiene el biodepósito de *F. enigmaticus* sobre el sedimento, y por lo tanto los cangrejos están jugando un papel importante en el contenido de MO del sedimento adyacente a los arrecifes, modulando su disponibilidad.

Los experimentos de mesocosmos *in situ* mostraron que la filtración por los poliquetos decrece considerablemente la biomasa fitoplanctónica (arriba del 45% por día), la turbidez (arriba del 50%) y la MO particulada (arriba del 20%) del agua, y consecuentemente incrementan la MO depositada sobre el fondo (arriba del 50%). El efecto de *F. enigmaticus* sobre el seston en la laguna costera de Mar Chiquita fue observado en otro trabajo (ver Bruschetti et al., 2008; Capítulo I de esta tesis), pero la contribución (MO en forma de biodepósito) de esta especie invasora a la MO del sedimento nunca había sido evaluada.

El enriquecimiento con MO puede cambiar la composición de los sedimentos y las comunidades bentónicas (van Es, 1982). La calidad y cantidad de los biodepósitos generados

por los filtradores bentónicos y las características físicas y químicas del sedimento determina el nivel que los mismos pueden ser alterados (Giles y Pilditch, 2004). Típicamente, los filtradores bentónicos producen un gran número de “pellets” fecales, y es su alta tasa de filtración y abundancia lo que los hace significantes transformadores de MO. Por ejemplo, los biodepositos de bivalvos producen un continuo enriquecimiento orgánico del sedimento (Kautsky y Evans, 1987), y son capaces de transferir significantes cantidades de nitrógeno y fósforo desde la columna de agua hacia el bentos (Peterson y Heck, 1999). Además, el contenido de nitrógeno del biodeposito ha sido considerado como un importante indicador de su valor nutricional y su importancia como recurso alimenticio para los organismos bentónicos (Kautsky y Evans, 1987). Material con una relación C/N de 5.5 es considerado típico de bacteria, y valores cercanos a 8 indican presencia de fitoplancton, heces y otros materiales fácilmente degradables con alto valor nutricional (Fenchel y Blackburn, 1979, Kautsky y Evans, 1987). Este trabajo muestra que el contenido de MO del biodeposito del poliqueto *F. enigmaticus* fue 20 veces mayor que el contenido de MO del sedimento adyacente a los arrecifes. Además, la relación C/N del biodeposito fue aproximadamente 8, por lo tanto puede ser clasificado como material de alto valor nutricional (ver Kautsky y Evans, 1987). Las trampas de sedimento también sugieren que el efecto de los arrecifes sobre la MO puede tener diferentes resultados acorde a las características hidrológicas del lugar. Por esta razón, las condiciones hidrodinámicas también determinan como los biodepositos modifican el sedimento existente (Giles y Pilditch, 2004).

Heces y pseudoheces de bivalvos son resuspendidos a velocidades de corrientes superiores a 25 cm s^{-1} y 15 cm s^{-1} respectivamente, y por lo tanto con flujos de agua por debajo de esos valores el biodeposito tiende a acumularse sobre el fondo (Widdows y Navarro, 2007). En San Gabriel, donde la velocidad de la corriente del agua es lo suficientemente alta como para resuspender las heces y pseudoheces, la presencia de arrecifes

vivos en las trampas no afectó el contenido de MO del sedimento depositado. Contrariamente, en la bahía de Sotelo, donde el movimiento del agua es menor y con un régimen hidrológico más estable (ver Lanfredi et al., 1987), el contenido de MO del material depositado por *F. enigmaticus* fue mayor que la MO de las partículas sedimentadas naturalmente, sugiriendo la importancia de las condiciones hidrológicas (velocidad de la corriente) en la sedimentación del material particulado. Por lo tanto, si el biodepósito sedimenta, el sedimento debería estar enriquecido y este enriquecimiento debería decrecer a medida que nos alejamos de los arrecifes. Sin embargo, no se encontraron diferencias en la MO del sedimento a diferentes distancias de los arrecifes (ver también Schwindt et al., 2001) y por lo tanto el biodepósito no está siendo depositado en las cercanías a los mismos, sino que está siendo transportado por las corrientes o removido posteriormente a la depositación.

Los biodepósitos pueden pasar directamente al bentos por sedimentación o pueden ser incorporados al material suspendido y entonces ser horizontalmente transportado y diseminado por las corrientes en grandes áreas (Wotton y Malmqvist, 2001). En este trabajo, los experimentos de mesocosmos *in situ* mostraron que en ausencia de corrientes de agua la presencia de arrecifes de *F. enigmaticus* produce un aumento en la depositación de MO en el bentos. El contenido de MO del sedimento colectado en los mesocosmos con arrecifes fue dos veces mayor que el colectado sin arrecifes. Por lo tanto, en San Gabriel el material (biodepósito) expulsado por los arrecifes puede ser dispersado por el agua y depositado en otro lugar. Como los arrecifes de *F. enigmaticus* se encuentran en alta densidad en esta laguna, es razonable esperar que una porción del biodepósito sea un componente importante de la carga de partículas totales de la columna de agua.

La MO depositada como heces y pseudoheces de los organismos filtradores representa una gran porción de la energía y de los nutrientes potencialmente disponibles para el consumo de invertebrados (Stuart et al., 1982) y de la vegetación acuática sumergida (Peterson y Heck,

1999). Debido a su alto contenido energético, los biodepósitos son importantes recursos alimenticios para la macrofauna bentónica (Roditi et al., 1997) y adicionalmente, pueden estimular la producción de microalgas bentónicas (Miller et al., 1996). En este trabajo, contrario a la hipótesis planteada, las incubaciones con cámaras bentónicas mostraron una disminución en la productividad primaria bruta del sedimento (PBS) en la zona más cercana a los arrecifes. Sin embargo, debajo de los arrecifes de *F. enigmaticus* habitan grandes cantidades de organismos adultos de la especie *Cyrtograpsus angulatus* (tamaño del caparazón= 20 mm a 50 mm, Spivak et al., 1994). Análisis de contenido estomacal (Schwindt et al., 2001, Martinetto et al., 2007) y de isótopos estables (Botto et al., 2005) mostraron que las algas bentónicas son la principal fuente nutritiva de estos cangrejos. Este factor acoplado con los resultados obtenidos en este trabajo revela que la presencia de los cangrejos puede generar un decrecimiento en la PBS en áreas próximas a los arrecifes. Este resultado puede ser una consecuencia directa de la actividad de forrajeo de *C. angulatus* sobre las microalgas bentónicas (microfitobentos) o un efecto indirecto de bioturbación del sedimento debido a las actividades del mismo. Cualquiera sea la causa, la remoción de los cangrejos (experimentos de exclusión) generó un aumento de la PBS en el borde de los arrecifes. Por lo tanto los arrecifes además de proveer estructura a los cangrejos y disminuir su predación (Méndez Casariego et al., 2004) están subsidiando parte de su alimentación aumentando la MO del sedimento adyacente del cual se alimentan. Este resultado muestra que los arrecifes aumentan la productividad del sedimento adyacente probablemente debido a la biodepositación, sin embargo puede ser contrarrestado por un efecto negativo indirecto debido a la facilitación del asentamiento de los cangrejos por los mismos (ver Schwindt et al, 2001).

En conclusión, este trabajo muestra que *F. enigmaticus* puede enriquecer el sedimento que lo rodea debido a sus altas tasas de filtrado del agua. Sin embargo, el flujo de la marea podría dispersar las cargas de biodepósito resultando en un menor enriquecimiento del

sedimento cercano a los arrecifes. Sumado a esto, la actividad de los cangrejos que habitan debajo de los mismos, puede contrarrestar el efecto positivo de los poliquetos sobre la MO del sedimento. En resumen, estos procesos (alimentación por filtración y producción de biodepósito) están ligados, resultando en un incremento del flujo de partículas desde la columna de agua al fondo de la laguna e incrementando el acoplamiento bento-pelágico.

Fig. III.1 Diagrama esquemático de una trampa de sedimentación (A) y un mesocosmo (B).

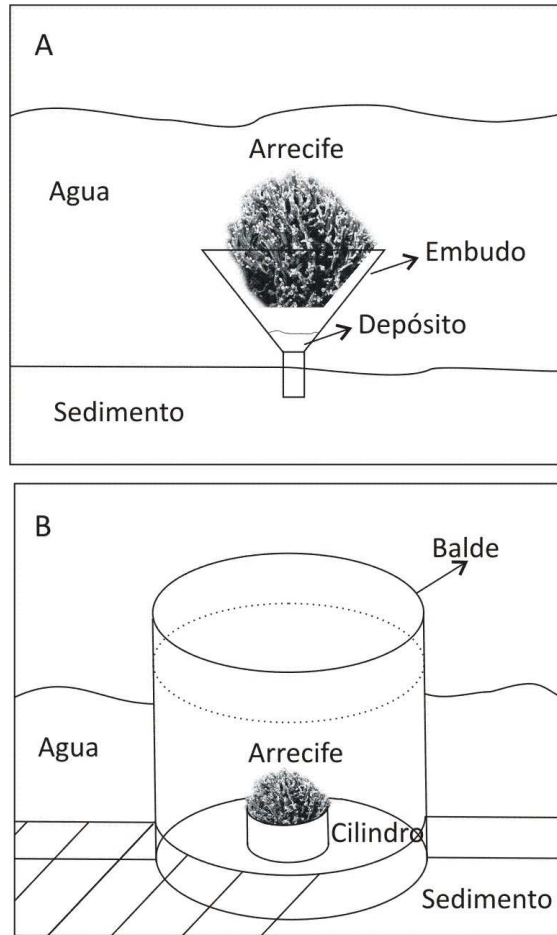


Fig. III.2 Arrecife de *F. enigmaticus* en marea baja. Cangrejo adulto de la especie *Cyrtograpsus angulatus* que habita en el sedimento debajo de los arrecifes (flecha blanca).



Fig. III.3: Materia orgánica (%) depositada en las trampas de sedimento (embudos) con arrecifes vivos y arrecifes muertos en San Gabriel y la bahía de Sotelo. El asterisco indica diferencias entre tratamientos.

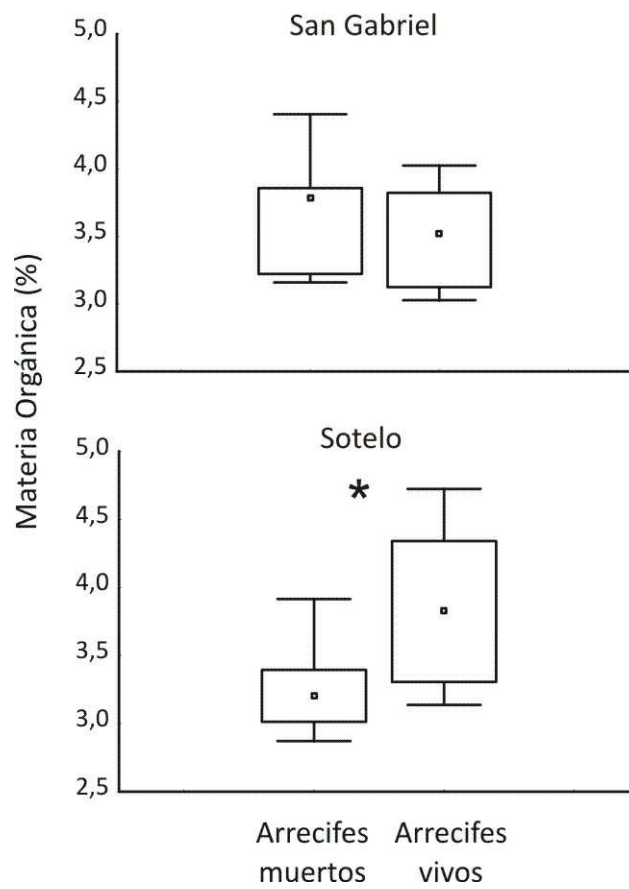


Fig. III.4. *Cla in vivo* ($\mu\text{g} / \text{l}$), turbidez (NTU), materia orgánica particulada (MOP; $\text{mg MO} / \text{l}$) del agua de los mesocosmos, y MO depositada (gr / m^2) en el fondo de los baldes en los tratamientos con arrecifes y sin arrecifes. Los asteriscos indican diferencias entre tratamientos.

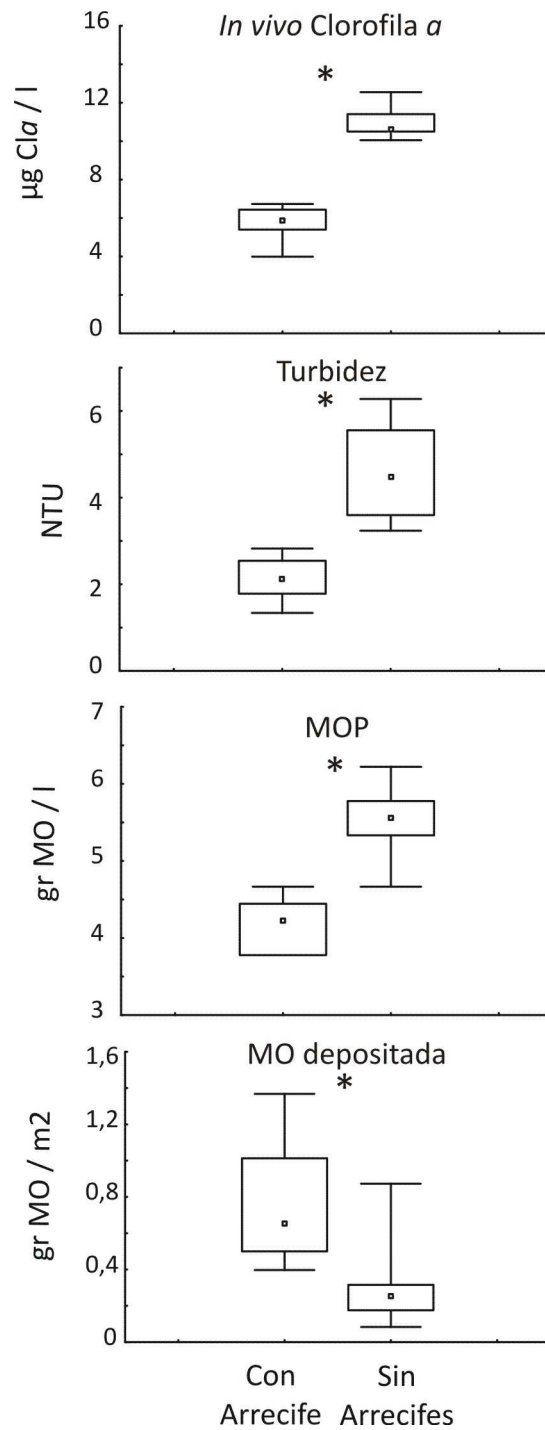


Fig. III.5 : Producción primaria neta (PNS), respiración (RS) y productividad primaria bruta (PBS) del sedimento a diferentes distancias (0, 50 y 100 cm) desde el borde de los arrecifes. Las líneas horizontales indican diferencias no significativas ($P > 0.05$).

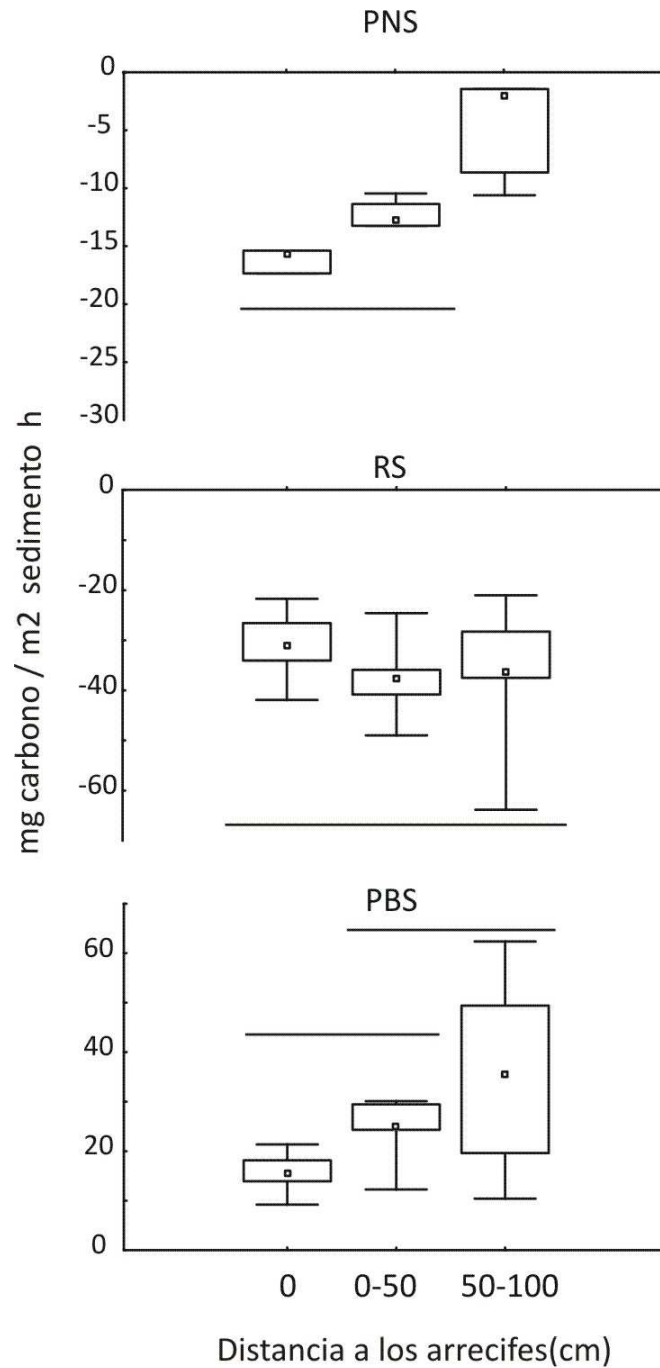
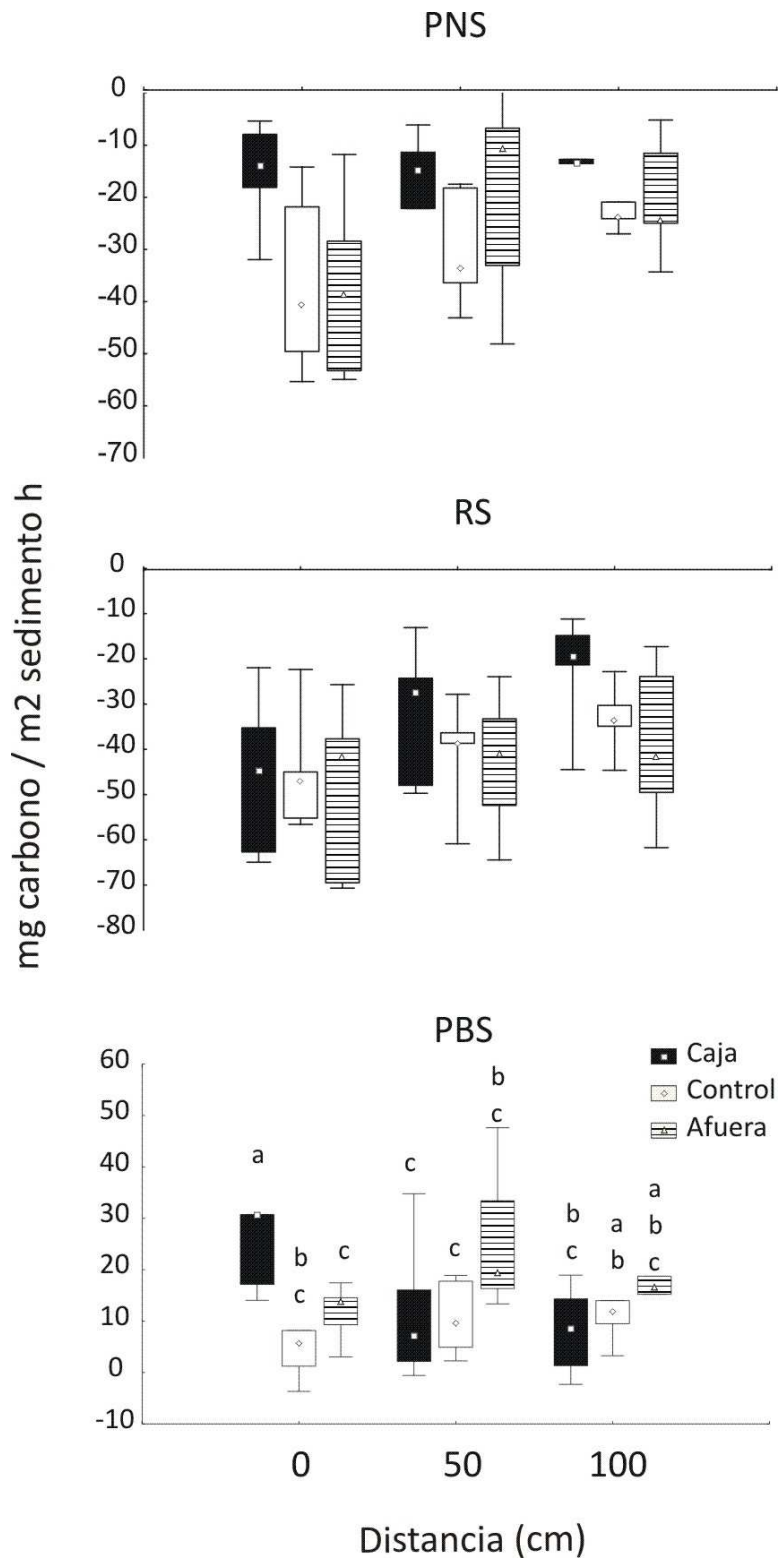


Fig. III.6 Producción primaria neta (PNS), respiración (RS) y productividad primaria bruta (PBS) del sedimento a diferentes distancias (0, 50 y 100 cm) desde el borde de los arrecifes en cajas con exclusión de cangrejos (caja), control de caja (control) y con cangrejos (afuera). Diferentes letras indican diferencias significativas ($P > 0.05$).



CAPÍTULO IV

Efectos del poliqueto invasor *Ficopomatus enigmaticus* sobre el uso de hábitat y el comportamiento de forrajeo de aves migratorias y locales en la laguna costera de Mar Chiquita



Este capítulo se encuentra publicado como:

Bruschetti, C.M., Bazterrica, C., Luppi, T., Iribarne, O, 2009. An invasive intertidal reef-forming polychaete affect habitat use and feeding behavior of migratory and locals birds in a SW Atlantic Coastal lagoon. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology.* 375: 76-83

INTRODUCCIÓN

Las invasiones biológicas son una amenaza para la integridad ecológica de los ecosistemas del mundo (Pimentel et al., 2001) y han sido postuladas como una consecuencia directa e indirecta de la globalización (Vitousek et al., 1997; Bright, 1999). Las especies invasoras han afectado de manera positiva y negativa poblaciones, comunidades y procesos ecosistémicos (Ruiz et al., 1997; Crooks, 2002). En la actualidad, continúan invadiendo y alterando ecosistemas, especialmente los ambientes costeros (Carlton, 1996; Wasson et al., 2001). En los ecosistemas costeros del Sudoeste Atlántico se han reportado numerosas especies invasoras que se expandieron rápidamente (ver Orensanz et al., 2002) afectando diferentes ambientes como intermareales rocosos (Hidalgo et al., 2005; Rico y Lopez Gappa, 2006), bahías (Orensanz et al., 2002) y lagunas costeras (Schwindt e Iribarne, 1998; Muniz et al., 2005). Algunas de ellas han causado grandes problemas ecológicos y económicos, y por lo tanto el énfasis del impacto de las especies invasoras ha sido puesto en los efectos negativos sobre los ecosistemas (Crooks, 2002), y por lo tanto poca atención ha sido puesta sobre los efectos positivos de las mismas (ver Escapa et al., 2004). Estos efectos han sido reportados para diversas especies (e.g., Simberloff y Von Holle, 1999; Tecco et al., 2006; Escapa et al., 2004), sin embargo subestimados en ecología, y las planicies de marea fangosas no son la excepción.

En los intermareales de fondo blando las estructuras tridimensionales abióticas son escasas, pero sin embargo son hospedadores de numerosas estructuras biogénicas. En estas planicies de marea, los organismos considerados ingenieros ecosistémicos juegan un rol primordial en la creación de hábitat (Jones et al., 1994; Gutierrez e Iribarne, 2004). Los ingenieros ecosistémicos son organismos que directamente o indirectamente modulan la disponibilidad de los recursos para otras especies, causando cambios en el estado físico de los materiales bióticos y abióticos (Jones et al., 1994). Bivalvos (e.g., ostras, Escapa et al.,

2004; mejillones, Crooks, 1998; almejas, Gutiérrez et al., 2003), pastos marinos (Reusch, 1998), cangrejos (Botto et al., 2006) y poliquetos (Kaithov et al., 1999; Zühlke, 2001) son las estructuras biogénicas más conspicuas y buenos ejemplos de creadores de sustrato. Estos organismos incrementan la heterogeneidad espacial y la estructura del hábitat (Crooks y Khim, 1999; Escapa et al., 2004), y consecuentemente incrementan el área para el asentamiento de invertebrados bentónicas (Crooks, 1998; Zühlke, 2001). Además, elevan el fondo y crean nuevos hábitats con mayor tridimensionalidad, ofreciendo refugios y moderación del estrés físico para la fauna asociada (e.g., Gutiérrez et al., 2003). Por lo tanto, en las planicies de fondo blando, los ingenieros ecosistémicos contienen mayores densidades de fauna asociada comparada con las planicies circundantes. Esta fauna asociada son especies presas para un gran número de aves, constituyendo un importante suministro de comida alternativo. A su vez, las aves migratorias pueden beneficiarse de estas estructuras biogénicas al utilizarlas como importantes áreas de forrajeo y descanso (Hilgerloh, 1997; Petersen y Exo, 1999).

Los poliquetos tubícolas son ingenieros ecosistémicos (Hutchings, 1998; Zühlke, 2001; Schwindt e Iribarne, 2000) que incrementan la complejidad estructural del hábitat y la diversidad y abundancia de las especies bentónicas, cambiando la composición de la comunidad (e.g., Zühlke, 2001; Callaway, 2003; Bolam y Fernández, 2003; Dubois et al., 2006). Una especie exótica capaz de modificar el hábitat físico y crear sustrato para el uso por otros organismos es el poliqueto formador de arrecifes *F. enigmaticus* (Schwindt e Iribarne, 2000; Schwindt et al., 2001). Durante las últimas décadas, la cobertura de los arrecifes se incrementó notoriamente (Schwindt et al., 2004b), y agregados de similar tamaño coalescieron para formar plataformas de varios metros de largo (Schwindt et al., 2004b). Estas áreas quedan descubiertas con la marea baja, y son frecuentemente utilizadas por las aves costeras que habitan la laguna (Isaac, 1994; Martínez, 2001). La laguna costera de Mar

Chiquita es un importante sitio de descanso y alimentación para aves migratorias (i.e., el pitotoy grande *Tringa melanoleuca*, pitotoy chico *T. flavipes*, el playerito rabadilla blanca *Calidris fuscicollis*, y el chorlo ártico *Pluvialis squatarola*; Botto et al., 1998) y también para las aves locales (i.e., el cormorán *Phalacrocorax olivaceus*, las gaviotas *Larus dominicanus* y *L. maculipennis*, el tero real *Himantopus melanurus*, el tero común *Vanellus chilensis*, el cisne cuello negro *Cygnus melanocoryphus*, la cigüeña americana *Ciconia maguari*, y el chimango *Milvago chimango*; Martínez, 2001). Sin embargo, nada se conoce del efecto de los arrecifes sobre el uso de hábitat y el comportamiento de forrajeo por las aves.

Por lo tanto, el objetivo principal de este capítulo fue (1) evaluar por medio de muestreos y de experimentos de campo el efecto de los arrecifes del poliqueto *F. enigmaticus* sobre el uso de hábitat y el comportamiento de forrajeo de las aves costeras migratorias y locales, y (2) evaluar el potencial impacto de predación de las aves sobre la epifauna e infauna asociada a los arrecifes en la laguna de Mar Chiquita.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Los experimentos y observaciones de campo fueron realizados en el paraje San Gabriel (ver Fig.A y Fig. IV.1A y B), a aproximadamente 6 Km de la desembocadura de la laguna, desde Noviembre de 2004 a Marzo de 2005, y Noviembre de 2005 a Marzo de 2006. Estos períodos comprenden dos estaciones migratorias enteras para las aves migratorias (ver Myers y Myers, 1979) en los cuales también están presentes numerosas especies locales (aves no migratorias; Martínez, 2001). Esta zona provee una zona intermareal ocupada principalmente por arrecifes de *F. enigmaticus* (Fig. IV.1A) alternando con zonas de igual característica pero sin la presencia de los mismos (Fig. IV.1B).

Disponibilidad de presas bentónicas

Los organismos que forman arrecifes pueden afectar las comunidades infaunales y epifaunales, e indirectamente a sus predadores (Petersen y Exo, 1999). Para evaluar si existen diferencias en la disponibilidad de presas entre áreas potencialmente usadas por las aves (áreas con arrecifes, y áreas sin arrecifes (Fig. IV.1A y B), se tomaron al azar 10 cores (diámetro= 10 cm, profundidad= 10 cm) en cada una de las áreas antes mencionadas: borde de los arrecifes de *F. enigmaticus* y del sedimento sin arrecifes. Cada muestra fue dividida en dos capas: superior (0 – 5 cm) e inferior (5.1 – 10 cm) para evaluar si existe distribución vertical preferencial de los organismos. Los organismos retenidos fueron preservados en alcohol 70 % e identificados, medidos y cuantificados bajo lupa (2 X 10). Diferencias en la abundancia de organismos entre áreas y profundidad fueron evaluadas con un test de ANOVA de dos vías (sitio y profundidad; Zar, 1999). En el caso de no cumplir con los supuestos de normalidad y homocedasticidad se realizó un test no paramétrico de Kruskal-Wallis (Conover, 1980). Considerando que el gasterópodo *Heleobia* spp fue solamente encontrado en los arrecifes (ver Resultados), solo se evaluó la hipótesis de falta de diferencia en la densidad entre profundidades en los arrecifes con un test de t (Zar, 1999).

Identificación, abundancia y uso de hábitat de aves

Con el objetivo de evaluar el uso de hábitat de áreas con y sin arrecifes se comparó la abundancia y la actividad de las aves observadas en el sitio de estudio. Las aves fueron separadas en dos grupos principales (ver Martínez, 2001): aves migratorias (*Tringa melanoleuca*, *T. flavipes*, *Calidris fuscicollis*, *Charadrius falklandicus* y *Pluvialis squatarola*; de ahora en adelante: chorlos migratorios) y aves no migratorias (*Phalacrocorax olivaceus*, *Larus dominicanus*, *L. maculipennis*, *Himantopus melanurus*, *Vanellus chilensis*, *Cygnus melanocoryphus*, *Ciconia maguari*, y *Milvago chimango*; de ahora en adelante: aves no migratorias).

Se seleccionó un área con la presencia de arrecifes de *F. enigmaticus* (Fig. IV.1A) y otra área sin la presencia de los mismos (Fig. IV.1B) para evaluar el uso diferencial de las mismas por las aves. Las áreas distaron no más de 150 m lo que permitió la observación de las dos zonas al mismo tiempo y que los datos fueran comparables ya que estuvieron sujetas a las mismas condiciones (de marea y meteorológicas). También fueron seleccionadas considerando similares características como pendiente y características del sedimento, y que fueron frecuentemente utilizadas por las aves (locales y migratorias). En cada área se realizaron censos e identificación de aves con ayuda de binoculares 10 x 50 y la guía de campo de Narosky e Izurieta (1987). Además se cuantificó la actividad (alimentación y/o descanso) de las mismas en cada área. Las aves fueron contabilizadas en un área fija (2.1 ha aproximadamente), y desde un punto estratégico. Cada unidad de muestreo constó de una franja de 300 m paralelos a la costa y un ancho de 70 m con marea baja. Para evaluar la actividad, se identificó y calculó la proporción de aves que se alimentaba o descansaba durante los censos. Todos los censos fueron realizados con marea baja (las áreas son cubiertas con agua durante la marea alta), donde se podían visualizar los arrecifes sobre la superficie del sedimento.

Las abundancias de cada especie de ave entre sitios fueron comparadas con un test *t* (Zar, 1999) y en el caso de no cumplir con los supuestos de normalidad y homocedasticidad, se utilizó un test no paramétrico de Mann-Whitney (Zar, 1999). Se usaron transformaciones monotónicas cuando los supuestos no fueron cumplidos (siguiendo a Underwood, 1997).

Se realizó un ANOVA de dos vías (factores: área y actividad) para evaluar la falta de diferencia en la proporción de aves forrajeando o descansando entre áreas. En el caso de encontrar interacción los efectos principales no fueron considerados por la falta de independencia entre los mismos (Underwood, 1997). Un test de Tukey (Zar, 1999) fue realizado para los contrastes a posteriori.

Tasas de forrajeo de aves migratorias

Se realizaron observaciones focales para evaluar el efecto de los arrecifes sobre el comportamiento de forrajeo de las aves migratorias que se alimentan en el lugar. El comportamiento de alimentación de las aves fue evaluado en las áreas antes mencionadas (sobre la superficie de los arrecifes y sobre el sedimento sin arrecifes). Las observaciones fueron realizadas con las dos especies más frecuentes encontradas alimentándose en el lugar: *Tringa melanoleuca* y *T. flavipes* (ver Resultados). Las observaciones fueron realizadas siempre con marea baja y con la utilización de binoculares 10 x 50 (usualmente a menos de 20 m de las aves). Cada ave fue observada al menos 3 min. y no más de 5 aproximadamente. Basado en un muestreo previo, se definió una lista de acciones a ser cuantificadas (camina, pica, captura la presa, se detiene) que fueron mantenidas durante los muestreos para estandarizar observaciones (siguiendo a Botto et al., 1998). Se calculó y se comparó entre áreas la tasa de consumo (número de presas consumidas por minuto) y el éxito en la captura (captura por cantidad de pruebas). Diferencias en la tasa de predación y en el éxito en la captura entre áreas fueron evaluadas con un test de t (Zar, 1999).

Efecto de predación de aves sobre la infauna

Se evaluó el efecto de predación de las aves sobre la fauna bentónica que habita los arrecifes de *F. enigmaticus*. Los experimentos consistieron en dos tratamientos: clausuras de aves (arrecifes con clausuras de aves; n= 10) y tratamiento control (arrecifes sin clausuras de aves; n= 10). Las clausuras de cerramiento plástico de 1 m² (1 cm de tamaño de malla) fueron sostenidas en las esquinas por 4 estacas de PVC y elevadas 20 cm de la superficie del arrecife (ver Botto et al., 1998). Las clausuras fueron diseñadas para excluir solamente aves y no organismos como cangrejos o peces. La ausencia de paredes minimiza los factores que pueden afectar a los organismos infaunales (e.g., alteraciones en el flujo de agua o depositación de sedimento; Quammen, 1981). Durante el estudio las clausuras fueron

monitoreadas para corroborar que las aves no entren a las mismas ni se alimenten desde las paredes laterales. Las clausuras fueron intercaladas y separadas unas de otras (5 m) y localizados en el mismo nivel intermareal en el paraje San Gabriel (Fig. 1). Luego de treinta días, un core (diámetro= 10 cm, profundidad= 10 cm) fue extraído del centro de cada unidad experimental. Los organismos retenidos fueron preservados en alcohol al 70 % e identificados y cuantificados bajo lupa binocular.

La hipótesis nula de falta de diferencias en el número de individuos entre tratamientos (arrecifes con clausuras vs. arrecifes sin clausuras) fue evaluado con un test de t (Zar, 1999). Para evaluar la hipótesis nula de no diferencias en la distribución de tallas de cada especie entre tratamientos se utilizó un test no paramétrico de Smirnov (Conover, 1980). Para todos los análisis, la homogeneidad de varianzas y la normalidad de los datos fueron evaluadas usando un test de Levene y de Shapiro-Wilks (Zar, 1999) respectivamente. Los datos fueron transformados en los casos que no se cumplieron los supuestos.

RESULTADOS

Disponibilidad de presas bentónicas

Las especies epifaunales más abundantes presentes en el área de estudio fueron el anfípodo *Melita palmata*, el cangrejo *Cyrtograpsus angulatus* y los gasterópodos *Heleobia* spp, y las especies infaunales más frecuentes fueron el poliqueto *Laeonereis acuta*, *Nephtys fluviatilis* y *Neanthes succinea*. La densidad del anfípodo *M. palmata* fue 600 veces mayor en la capa superior de los arrecifes que en la inferior o en cualquiera de las profundidades del sedimento desnudo (transformación logarítmica, interacción: $F_{1,36} = 165.3$, $MS = 16.1$, $P < 0.001$, Fig. IV.2A). No se encontraron diferencias en el número de individuos de *M. palmata* entre profundidades en el sedimento. De la misma forma, las densidades del cangrejo *C. angulatus* fueron al menos 10 veces mayor en la capa superior de los arrecifes comparado con la capa inferior o cualquiera de las profundidades del sedimento sin arrecifes

(transformación logarítmica, interacción: $F_{1,36}= 5.35$, $MS= 138.7$, $P< 0.001$; Fig. IV.2B). Esta interacción muestra que la abundancia a diferentes profundidades varía según el sustrato. La abundancia del poliqueto *L. acuta* fue similar entre áreas con arrecifes y sin arrecifes ($F_{1,36}= 0.04$, $P= 0.8$), sin embargo fue 10 veces más abundante en la capa superior (transformación logarítmica, $F_{1,36}= 40.7$, $MS= 6$, $P< 0.001$, Fig. IV.2C). No se encontraron diferencias en el número de individuos de *N. fluviatilis* entre áreas y profundidades (K-W, $H= 6.2$, $n= 40$, $P= 0.1$, Fig. IV.2D), así como tampoco para el poliqueto de vida libre *N. succinea* entre áreas ($F_{1,36}= 3.4$, $MS= 0.6$, $P= 0.07$), profundidad ($F_{1,36}= 1.2$, $MS= 0.2$, $P= 0.03$; Fig. IV.2E). Los gasterópodos *Heleobia* spp estuvieron presentes solamente en los arrecifes, con abundancias 200 veces mayor en la capa superior que en la inferior (transformación logarítmica; $t= 22.3$, $gl= 18$, $P< 0.001$, Fig. IV.2F).

Identificación, abundancia y uso de hábitat de aves

Las especies de aves playeras migratorias más abundantes presentes en el lugar de estudio (arrecifes y sedimento sin arrecifes) fueron el *Tringa melanoleuca* (34.9 %, $DE= 28.3$), *T. flavipes* (15.7 %, $DE= 25.4$) y el cormorán neotropical *Phalacrocorax olivaceus* (21.12%, $DE= 37.35$). Otras especies de chorlos migratorios encontradas en bajas abundancias fueron el *Calidris fuscicollis* (6.1 %, $DE= 18.9$), el chorlo doble collar *Charadrius falklandicus* (1.33 %, $DE= 4.17$) y el chorlo *Pluvialis squatarola* (1.27 %, $DE= 4.42$). Las especies no migratorias presentes en el área de estudio fueron las gaviotas *Larus dominicanus*, y *L. maculipennis* (6.3 %, $DE= 11.3$), el pato *Anas* spp. (2.98 % $DE= 7.35$), el cisne de cuello negro *Cygnus melanocoryphus* (4.79 %, $DE= 12.15$), el tero real *Himantopus melanurus* (3.86 %, $DE= 6.42$) y el tero común *Vanellus chilensis* (0.35 %, $DE= 1.28$), el chimango *Milvago chimango* (0.95 %, $DE= 1.9$), y la cigüeña *Ciconia maguari* (0.19 %, $DE= 0.74$).

El número de aves censadas sobre la superficie de los arrecifes fue siempre mayor que en el sedimento sin arrecifes para las especies *Tringa melanoleuca* (raíz cuadrada, $t = -2.66$, $gl = 34$, $P < 0.05$; Fig. IV.3A), *Tringa flavipes* (raíz cuadrada, $t = -2.05$, $gl = 36$, $P < 0.05$; Fig. IV.3B), *Larus dominicanus* y *L. maculipennis* ($t = -2.05$, $gl = 36$, $P < 0.05$; Fig. IV.3C). Sin embargo no hubo diferencias en el número de aves entre áreas para las especies *Himantopus melanurus* ($t = -1.07$, $gl = 36$, $P > 0.05$; Fig. IV.3D) y *Ciconia maguari* (Mann-Whitney U -test: $Z_{adj} = -0.6$, $N_1 = 18$, $N_2 = 18$, $P > 0.05$). El cormorán *P. olivaceus* (Fig. IV.3E), el chimango *M. chimango*, y el pato *Anas sp.* (Fig. IV.3F) estuvieron presentes solamente en la superficie de los arrecifes, no encontrándose nunca sobre el sedimento sin arrecifes.

Con respecto a la actividad de las aves, las especies más frecuentemente observadas alimentándose en el área de estudio fueron los chorlos migratorios *Tringa melanoleuca* y *T. flavipes*. Sin embargo, las aves no migratorias fueron observadas principalmente descansando. La proporción de chorlos migratorios fue más de 2 veces mayor sobre los arrecifes que en el sedimento (ANOVA de dos vías, $F_{1,99} = 21.4$, $MS = 13540.7$, $P < 0.01$, Fig. IV.4A), y la proporción de chorlos alimentándose fue también más de dos veces superior que descansando en ambos sitios ($F_{1,99} = 16.9$, $MS = 10667.2$, $P < 0.01$). La proporción de aves no migratorias descansando fue más de 8 veces mayor en los arrecifes comparado con las que se encontraron en el sedimento desnudo o que la proporción de las mismas alimentándose en la misma área (interacción: $F_{1,98} = 64.4$, $MS = 12.3$, $P < 0.01$; Fig. IV.4B).

Tasas de forrajeo de aves migratorias

Las tasas de predación (número de presas por minuto) fueron dos veces mayor sobre la superficie de los arrecifes comparado con las que obtuvieron en el sedimento sin la presencia de los mismos para los chorlos playeros migratorios *T. melanoleuca* ($t = -3.2$, $gl = 44$, $P < 0.01$; Fig. IV.5) y *Tringa flavipes* ($t = -2.1$, $gl = 66$, $P < 0.05$; Fig. IV.5). La eficiencia de forrajeo (número de presas por prueba realizada) fue mayor en los arrecifes para el chorlo

T. melanoleuca ($t = -2.11$, $gl = 44$, $P < 0.05$), pero no se encontraron diferencias para el *T. flavipes* ($t = -0.51$, $gl = 66$, $P = 0.6$).

Efecto de predación de aves sobre la infauna.

El poliqueto de vida libre *Laeonereis acuta* fue el único organismo infaunal que mostró mayor número de individuos en el tratamiento control ($t = -2.83$, $gl = 18$, $P < 0.05$; Fig. IV.5) comparado con la exclusión de aves. Sin embargo, no se encontraron diferencias en el número de individuos entre tratamientos para el anfípodo *Melita palmata* ($t = -0.19$, $gl = 18$, $P = 0.9$), el cangrejo *Cyrtograpsus angulatus* ($t = 0.74$, $gl = 18$, $P = 0.5$), en el poliqueto invasor *F. enigmaticus* ($t = 0.56$, $gl = 18$, $P = 0.6$) ni en los gasterópodos *Heleobia* spp. ($t = -0.12$, $gl = 18$, $P = 0.9$; Fig. IV.5). Tampoco se encontraron diferencias en el tamaño de los organismos entre tratamientos para ninguna de las especies estudiadas (K-S, *Cyrtograpsus angulatus*: Max dif = 0.09, $X_1 = 51.3$ mm, $X_2 = 49$ mm; *Melita palmata*: Max dif = 0.04, $X_1 = 3.58$ mm, $X_2 = 3.56$ mm; *Heleobia* spp.: Max dif = 0.07, $X_1 = 3.18$ mm, $X_2 = 3.17$ mm).

DISCUSIÓN

Las observaciones focales mostraron un uso diferencial del hábitat por las aves en áreas con presencia de arrecifes de *F. enigmaticus*. La densidad de aves migratorias y locales fue superior sobre los mismos. Las aves migratorias y locales mostraron diferencias en el uso de los arrecifes. Los chorlos playeros migratorios (*Tringa melanoleuca*, *T. flavipes*, *Calidris fuscicollis*, *Charadrius falklandicus* y *Pluvialis squatarola*) usaron principalmente la superficie de los arrecifes como zona de forrajeo, en cambio las aves locales (*Larus dominicanus*, *L. maculipennis*, *Anas* spp., *Cygnus melanocoryphus*, *Himantopus melanurus*, *Vanellus chilensis*, *Milvago chimango* y *Ciconia maguari*) como área de descanso. Las tasas de forrajeo de los chorlos migratorios fue superior sobre los arrecifes, donde la mayor

densidad de presas epifaunales (e.g., cangrejos, anfípodos y caracoles) en este sitio podrían modificar el uso del hábitat por las aves y afectar positivamente sus tasas de alimentación.

Estructuras biogénicas construidas por ingenieros ecosistémicos como los poliquetos, corales y bivalvos proveen hábitat para numerosos organismos invertebrados bentónicos y modifican considerablemente el ambiente físico en el que habitan (e.g., Crooks, 2002; Commito y Rusignuolo, 2000; Dubois et al., 2006). Sedimentos que contienen estructuras biogénicas de este tipo difieren físicamente de áreas adyacentes sin la presencia de las mismas y contienen diferentes comunidades infaunales (Trueblood, 1991). *F. enigmaticus* es un importante ingeniero ecosistémico (*sensu* Jones et al., 1994) cuyos arrecifes proporcionan una mayor complejidad topográfica y altos niveles de diversidad al sistema bentónico de la laguna de Mar Chiquita (Schwindt et al., 2001). Esta especie es altamente gregaria y probablemente se encuentra en una progresiva expansión, ocupando gran parte de la fracción estuarina de la laguna (arriba del 80 %; Schwindt et al., 2004b). Al igual que otras especies de poliquetos (e.g. poliquetos Terebellidos, Trueblood, 1991; *Lanice conchilega*, Zühlke, 2001; Callaway, 2003; *Pygospio elegans*, Bolam y Fernández, 2003; *Sabellaria alveolata*, Dubois et al., 2006) entre los tubos de *F. enigmaticus* viven grandes cantidades de organismos infaunales y epifaunales, conteniendo mayores abundancias de organismos que en los ambientes circundantes (e.g. cangrejos: Luppi y Bas, 2002; anfípodos: Obenat et al., 2006; Schwindt et al., 2001). Los tubos de *F. enigmaticus* proveen protección a los cangrejos de la especie *C. angulatus* contra la predación (Luppi y Bas, 2002) y refugio (Méndez Casariego et al., 2004) para la reducción del estrés físico del ambiente. Similares patrones de incremento de la abundancia y de la riqueza de especies han sido reportados para una variedad de otras especies que proveen complejidad estructural al sistema, incluyendo especies invasoras como ostras (Escapa et al., 2004), plantas vasculares (Hedge y Kriwoken, 2000), y otras macrófitas (Posey et al., 1993). El factor más importante en determinar la

calidad de un sitio de alimentación es la disponibilidad de presas (Pienkowski, 1983), sin embargo el incremento de la heterogeneidad ambiental puede afectar negativamente el asentamiento de los organismos (e.g., Castel et al., 1989; Trueblood, 1991). En este trabajo, las especies epifaunales como *Melita palmata*, juveniles del cangrejo *C. angulatus*, y *Heleobia* spp. fueron más abundantes dentro de los arrecifes comparado con zonas de sedimento sin arrecifes donde su presencia fue casi nula. A pesar que no se pudo identificar a las presas capturadas por los chorlos, se puede inferir de las observaciones focales realizadas en este trabajo que las mismas se alimentaron de la fauna acompañante de los arrecifes. Estos organismos epifaunales que habitan en los arrecifes son todos presas potenciales para las aves playeras migratorias que llegan cada verano a alimentarse en la laguna (ver Isaac, 1994; Martinez, 2001; Botto et al., 1998), y su densidad ha incrementado notablemente a partir de la invasión por este poliqueto (ver Luppi y Bas, 2002; Obenat et al., 2006; De Francesco e Isla, 2003). Por lo tanto, los arrecifes de *F. enigmaticus* que habitan en la zona intermareal generan un nuevo hábitat propicio para el forrajeo de los chorlos con alta disponibilidad de recursos alimenticios.

Uno de los efectos más importantes que generan las especies exóticas ingenieras es la modificación de la estructura física del ecosistema en el que viven. Sin embargo estas alteraciones físicas del hábitat pueden ser positivas para algunas poblaciones o comunidades y desventajosas para otras. Por ejemplo, las plantas invasoras *Spartina alterniflora* en la Bahía de San Francisco, y *S. anglica* en la costa Británica, generaron un decrecimiento en la abundancia de aves debido a la invasión de grandes extensiones de planicies de marea y la consecuente disminución del área disponible para forrajear para las aves (Goss-Custard y Moser, 1988; Stralberg et al., 2004). En el mar de europeo de Wadden se correlacionó la disminución del número de ostreros *Haematopus ostralegus* con la introducción de la ostra *Crassostrea gigas* y su colonización de zonas donde antes dominaba el mejillón *Mytilus*

edulis (Wolf y Reise, 2002). Ejemplos en la literatura de especies invasoras intermareales que afecten de forma positiva el uso de hábitat de las aves son escasos (ver Escapa et al., 2004). En este contexto, este trabajo muestra que el poliqueto invasor *F. enigmaticus* puede crear una estructura utilizable para las aves, positivamente afectando su uso del hábitat por proveer más recursos alimenticios y sustrato.

Por otro lado, las aves playeras migratorias por sus limitaciones morfológicas (e.g., largo del pico, del cuello y de las patas) son las más afectadas en su alimentación por el aumento de la profundidad del agua (Baker, 1979) y por el nivel de la marea (Burger et al., 1977). La mayoría de las aves prefiere forrajear en hábitats con menos de 10 cm de profundidad de agua (Fredrickson y Reid, 1986). Este patrón ha sido encontrado en la laguna de Mar Chiquita, donde los chorlos migratorios fueron los más afectados en el uso de hábitat por el incremento de las precipitaciones y con el consecuente aumento del nivel del agua, resultando en una mayor diversidad y abundancia de aves cuando el nivel del agua fue menor (ver Canepuccia et al., 2007). Los arrecifes intermareales de *F. enigmaticus* elevan el fondo de la laguna (altura media= 50 cm, Obenat y Pezzani 1994), lo que les provee a las aves de una superficie expuesta sin agua por más tiempo comparado con el sedimento sin arrecifes. A escala de paisaje, los arrecifes incrementan la diversidad del hábitat generando un mosaico de planicies de marea fangosas y arrecifes de *F. enigmaticus* utilizables para la alimentación y descanso de las aves.

Las aves costeras han sido reportadas como importantes predadoras de organismos invertebrados en comunidades intermareales de fondo blando (Wilson, 1991). En este capítulo, se evaluó el rol de la predación de las aves sobre la estructura y abundancia de las comunidades de invertebrados en los arrecifes de *F. enigmaticus*. Los experimentos de exclusión no mostraron un incremento de la abundancia de las especies infaunales y epifaunales. Solamente el poliqueto de vida libre *Laeonereis acuta* mostró mayores

abundancias en el tratamiento control. Por lo tanto, las tasas de consumo o las abundancias de aves no fueron lo suficientemente grandes para reducir el número de organismos invertebrados que habita en los arrecifes.

En conclusión, existió un efecto positivo de los arrecifes de *F. enigmaticus* sobre el uso de hábitat por las aves, donde la superficie de los mismos fueron elegidos como sitio de alimentación y/o descanso. A pequeña escala, el incremento de la disponibilidad de recursos alimenticios podría jugar un rol primordial en la elección diferencial que hacen los chorlos de estas áreas para forrajear. A una escala de laguna, y considerando la extensa superficie invadida por *F. enigmaticus*, la existencia de estas grandes áreas propicias para forrajear y descansar para las aves podría ser un factor determinante en la distribución y el uso de hábitat de las mismas en este ambiente.

Fig. IV.1 Fotografía del área intermareal con arrecifes (A) y otra área cercana sin arrecifes (B)

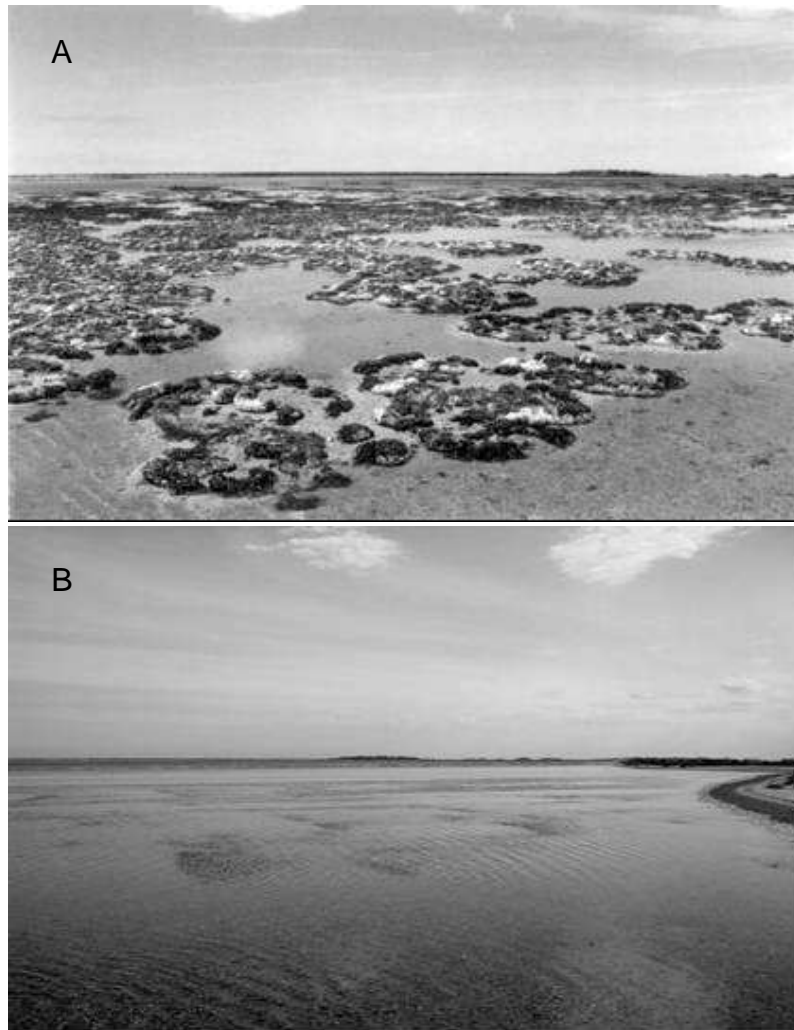


Fig. IV.2: Abundancia de presas infaunales y epifaunales en la capa superior (barras blancas) e inferior (barras grises) en los arrecifes de *F. enigmaticus* (arrecifes) y en el sedimento sin arrecifes (sedim). De aquí y en adelante los límites de las cajas representan el 25 y 75 percentil. Las líneas verticales representan el máximo y mínimo valor, y la línea adentro de las cajas representa la mediana.

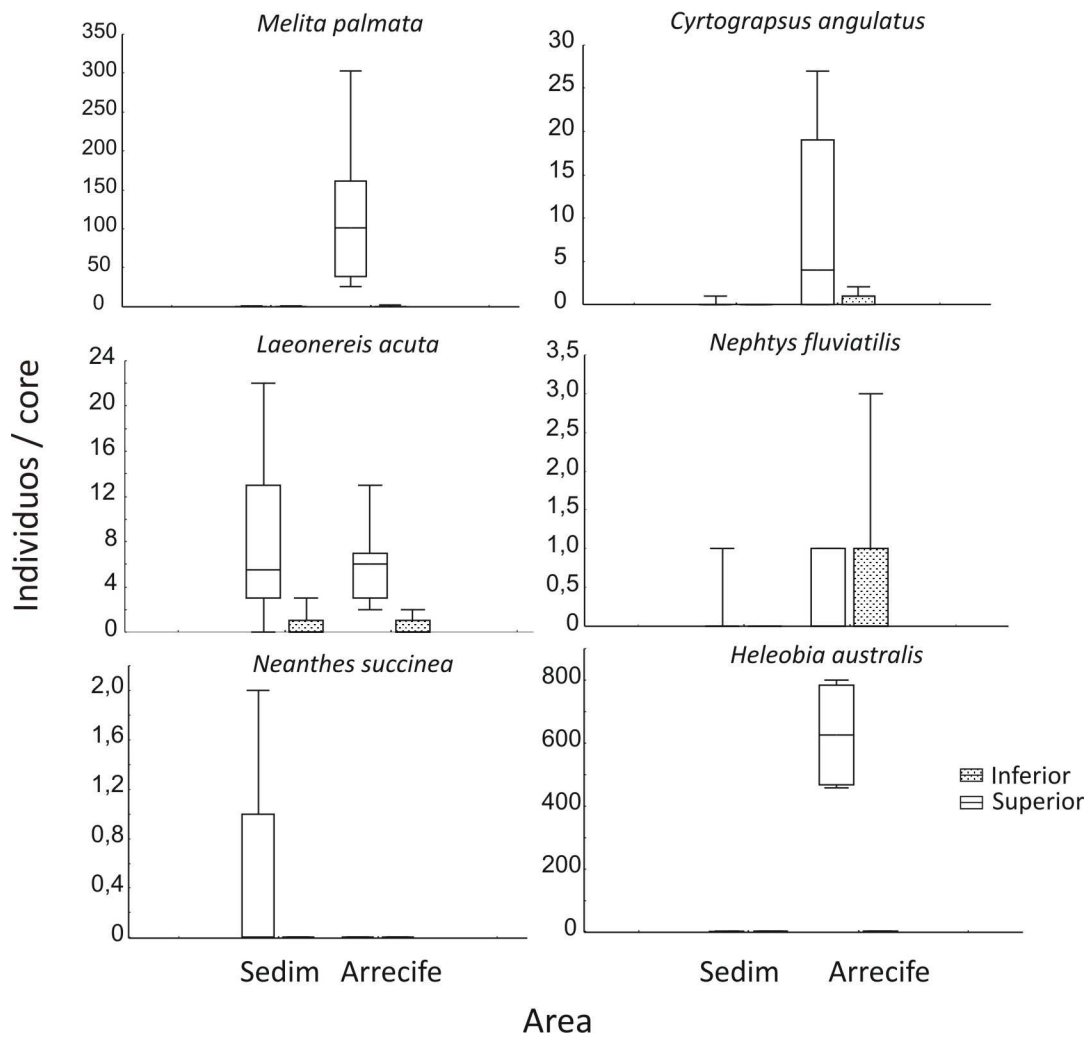


Fig. IV.3: Abundancia de aves (individuos / área) encontrados en los arrecifes de *F. enigmaticus* (arrecifes) y en el sedimento sin arrecifes (sedim).

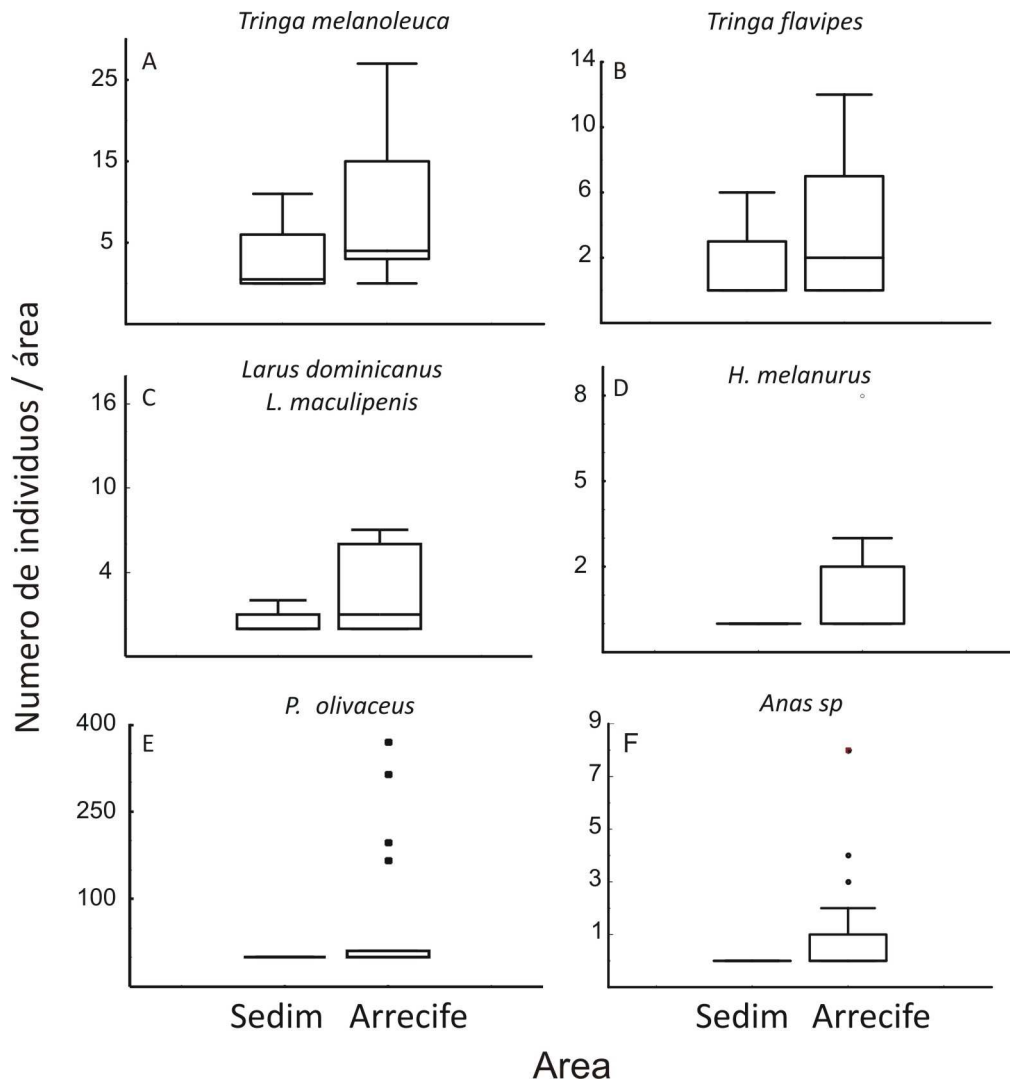


Fig. IV.4: Proporción de aves migratorias (A) y no migratorias (B) forrajeando (barras grises) y descansando (barras blancas) sobre los arrecifes de *F. enigmaticus* (arrecifes) y en el sedimento sin arrecifes (sedim).

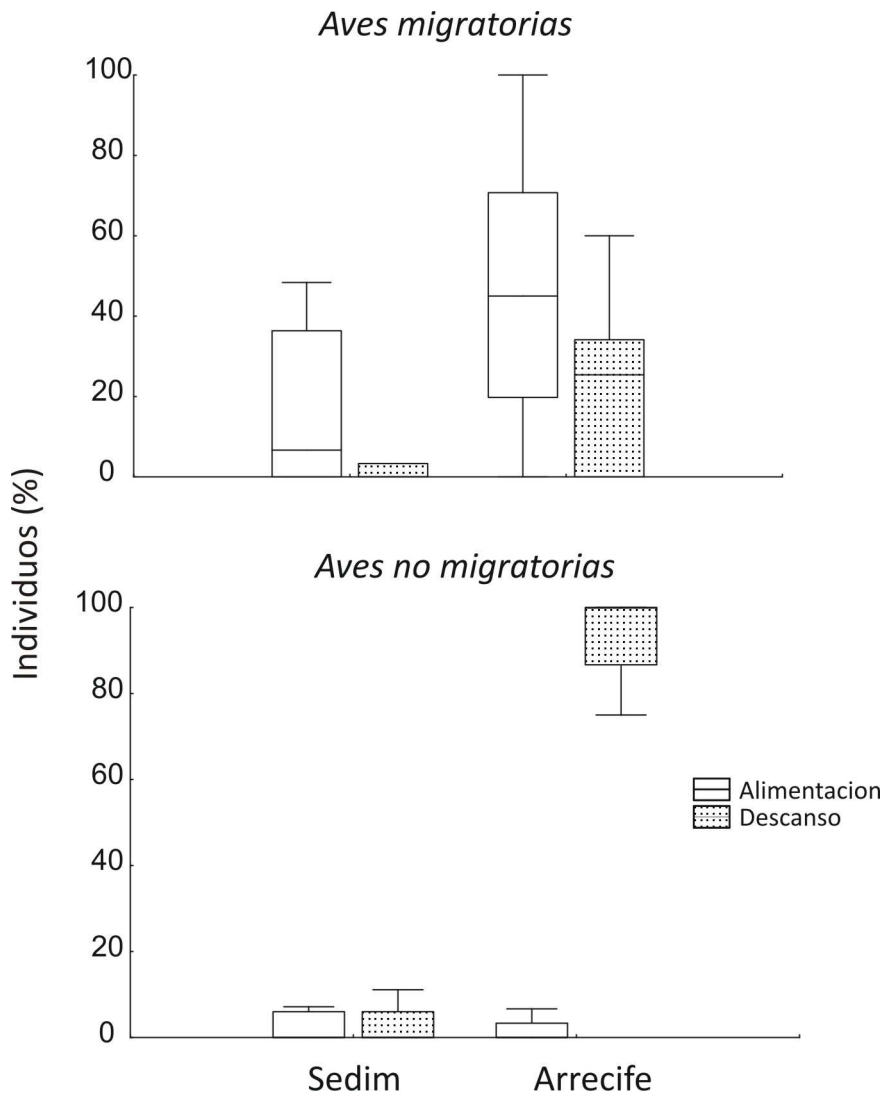


Fig. IV.5 Tasas de predación (presas / min), y éxito en la captura (presas / prueba) de las especies de chorlos migratorios *Tringa melanoleuca* y *T. flavipes* sobre los arrecifes de *F. enigmaticus* (arrecifes) y en el sedimento sin arrecifes (sedim).

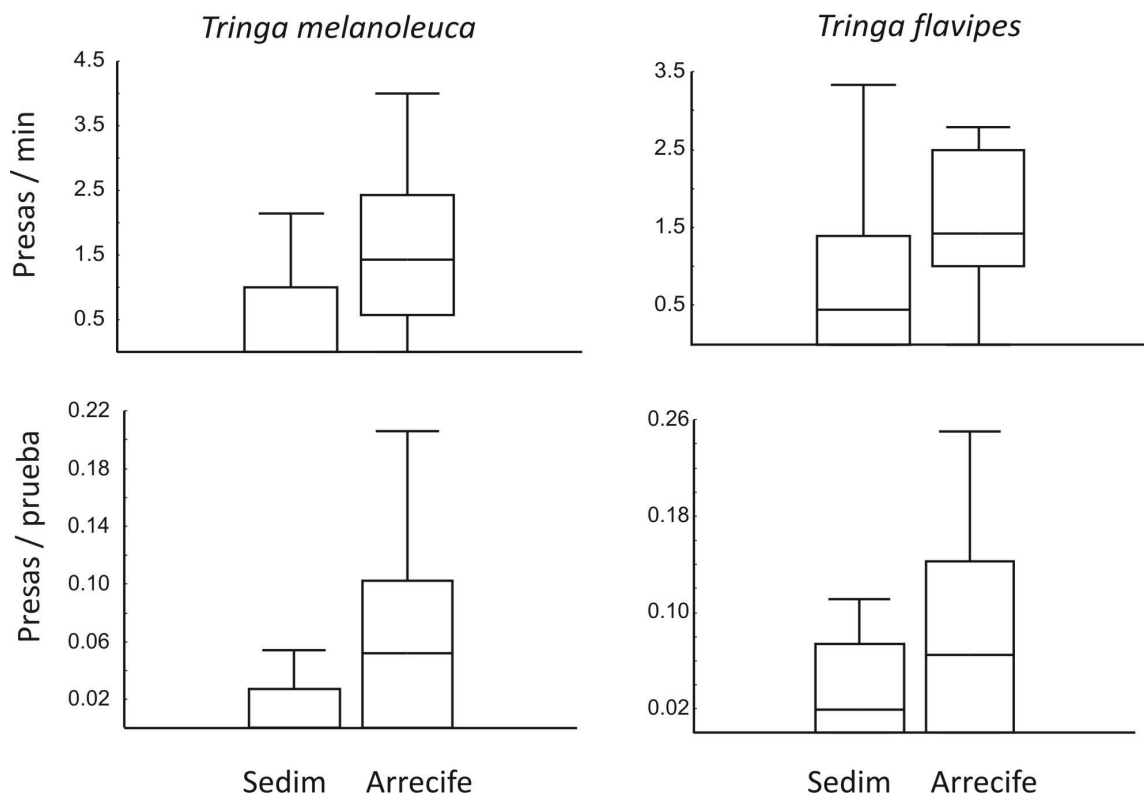
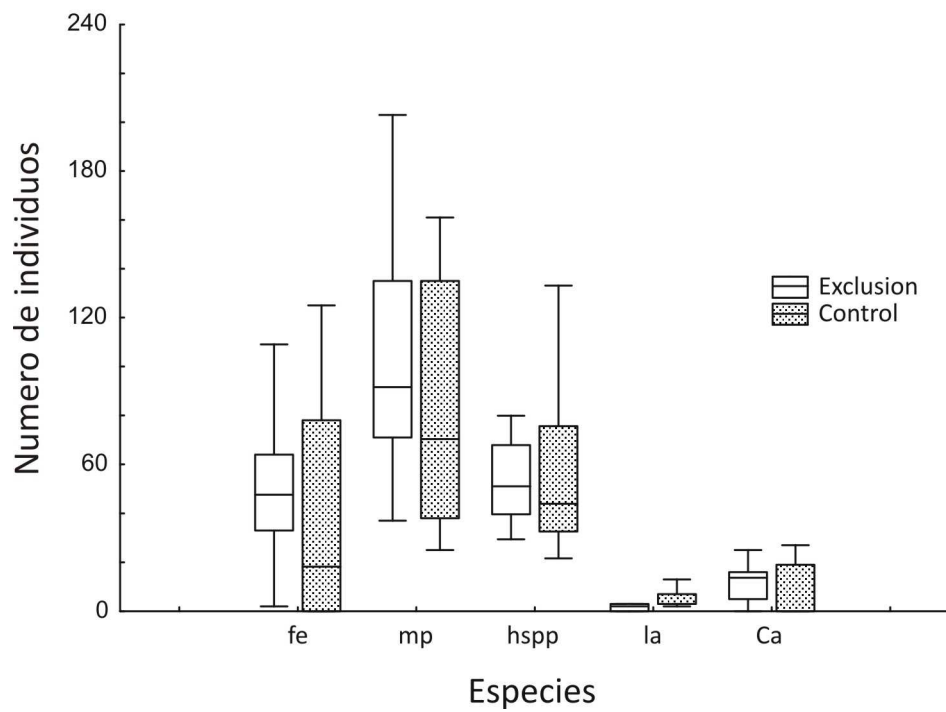


Fig. IV.6 Densidad de organismos bentónicos (individuos / core) en experimentos de clausura de aves (barras grises) y en los controles experimentales (barras blancas). El número de anfípodos de la especie *M. palmata* fue dividido por diez. fe= *F. enigmaticus*, mp= *Melita palmata*, hspp= *Heleobia* spp., la= *Laeonereis acuta*, Ca= *Cyrtograpsus angulatus*.



DICUSIÓN GENERAL

Existen numerosas evidencias en la literatura que los organismos filtradores bentónicos pueden ejercer un fuerte control de arriba hacia abajo (efecto *top-down*) de los productores primarios (e.g., Newell, 1988; Riisgaard et al., 2004). Los mismos pueden tener un rol fundamental en el control de la productividad primaria de un ecosistema y sus efectos en la mayoría de los casos son positivos para la calidad del agua (Alpine y Cloern, 1992). Consecuentemente, la productividad de estos ecosistemas naturales no son solamente el resultado de la entrada de nutrientes al sistema (control *bottom-up*), sino que también son afectados por cambios en la abundancia de los organismos filtradores que ejercen el control desde arriba (Newell, 2004). Sin embargo, el efecto de los filtradores no se basa solamente en un control *top-down* de la productividad primaria, sino que también pueden afectar a otros componentes de la trama trófica, como los zoopláncteres filtradores, mediado a través de la competencia por el recurso (MacIsaac, 1966) o por la predación directa de los organismos (Davenport et al., 2000). Además, pueden modificar sustancialmente las vías del carbono mediando el flujo de partículas desde la columna de agua hacia el bentos, teniendo un rol muy importante en el reciclado de nutrientes (Newell et al., 2004), las tasas de depositación de partículas (Giles y Pilditch, 2004) y consecuentemente en el acoplamiento bento-pelágico (Kautsky y Evans, 1987). Sumado a lo anterior, si los organismos que ejercen este rol ecológico son organismos ingenieros autogénicos (*sensu* Jones et al., 1994) con estructuras tridimensionales que proveen micro-hábitats para otras especies, el flujo de materiales entre los arrecifes y la columna de agua (y viceversa) será influenciado por los organismos que allí habitan.

Cuando el organismo que ejerce este rol ecológico o servicio ecosistémico (*sensu* Constanza et al., 1997) es una especie invasora con alta biomasa, como lo es el poliqueto formador de arrecifes *Ficopomatus enigmaticus*, su efecto puede ser muy importante ya que la

estructura y funcionamiento del sistema invadido pueden verse profundamente impactado. El poliqueto *F. enigmaticus* aumentó su densidad y biomasa en las últimas décadas (ver Schwindt et al., 2004b) y mis observaciones sugieren que en la actualidad sigue en aumento. Esta tesis muestra que los filtradores bentónicos pueden tener un fuerte control *top-down* de los productores primarios, de la productividad global del ecosistema y afectar de forma importante las fuentes de carbono para los niveles tróficos superiores (ver Fig. B por diagrama de flujos). Existe escasa evidencia de efectos de pastoreo bentónico sobre la comunidad zooplanctónica (ver Kimmerer et al., 1994; Davenport et al., 2000). Esta tesis muestra que un predador tope, como lo es *F. enigmaticus*, podría afectar negativamente por competencia a otro consumidor primario importante, y consecuentemente podría impactar hacia arriba en la trama trófica de la columna de agua (e.g., peces predadores de cladóceros: mojarras, dientado y bagre; Azpelicueta et al., 1998). Además, *F. enigmaticus* incrementa el transporte de partículas desde la zona pelágica hacia el fondo de la laguna, aumentando la MO depositada en el sedimento, siendo la misma posiblemente utilizada como alimento por la macrofauna bentónica que allí habita. Por lo tanto, como ha sido reportado para diversos grupos de bivalvos (ver Prins et al., 1998), esta tesis demuestra que este poliqueto invasor está ligando la columna de agua con el bentos, incrementando el acoplamiento entre estos dos subsistemas.

El acoplamiento bento-pelágico que genera *F. enigmaticus* no es solo pasivo como se reportó anteriormente (los arrecifes aumentan la depositación de sedimento por cambios en los flujos de agua; Schwindt et al., 2001), sino que también es activo, ya que los filtradores bentónicos seleccionan las partículas que ingieren y también las que desechan (ver Safi et al., 2007). El tamaño de partículas que *F. enigmaticus* ingiere eficientemente está en el rango 2-16 μm (Davies et al., 1989) y el tamaño de los biodepositos está entre 97 y 386 μm ($x = 230 \mu\text{m}$, $DE = 63$; datos no publicados). Generalmente, los organismos consumidores de depósito

son capaces de ingerir partículas mayores a 100 μm (Levington, 1989), y puntualmente en la laguna de Mar Chiquita se ha reportado que el poliqueto de vida libre más abundante (*Laeonereis acuta*) prefiere ingerir partículas en ese rango (ver Palomo e Iribarne, 2000). Consecuentemente, cuando los biodepósitos llegan al sedimento podrían ser utilizados como alimento por la infauna bentónica. La teoría de forrajeo óptimo predice que los consumidores de depósito eligen partículas pequeñas pero con alto porcentaje de materia orgánica (Taghon, 1989), que es el caso de las partículas eliminadas por *F. enigmaticus*. Por lo tanto, la selección del tamaño de partículas por este poliqueto y su posterior depositación podría generar una facilitación para la infauna que también prefiere partículas en ese rango. Por otro lado, el carácter cohesivo de las heces y pseudoheces ligados en una matriz mucosa (ver Kautsky y Evans, 1987) podría aumentar la estabilidad del sedimento por la disminución de la erodabilidad del mismo (e.g., Palomo e Iribarne, 2000).

El poliqueto *F. enigmaticus* es una especie cosmopolita y por lo tanto una pregunta importante a responder es en que lugares espero encontrar efectos similares a los encontrados en esta tesis. Cuerpos de agua someros con determinadas características hidrológicas (regímenes relativamente estables, bajo intercambio de agua, baja profundidad y alto tiempo de residencia del agua) son ambientes con alta productividad y rápida respuesta del fitoplancton a la entrada de nutrientes (ver Cloern, 2001). Si a esas características le sumamos la presencia de grandes densidades de filtradores bentónicos (e.g., bivalvos, poliquetos, acidias), efectos análogos a los encontrados con *F. enigmaticus* pueden ser factibles para otros organismos (ver Prins et al, 1998). Estas especies podrían tener un rol muy importante en determinados procesos ecosistémico (i.e., regulación de las fuentes de carbono para niveles tróficos superiores, aumento de las tasas de depositación de MO, incremento de la transparencia del agua, acoplamiento bento-pelágico) en ecosistemas naturales. En la actualidad existe una excesiva entrada de nutrientes por actividades antrópicas en sistemas

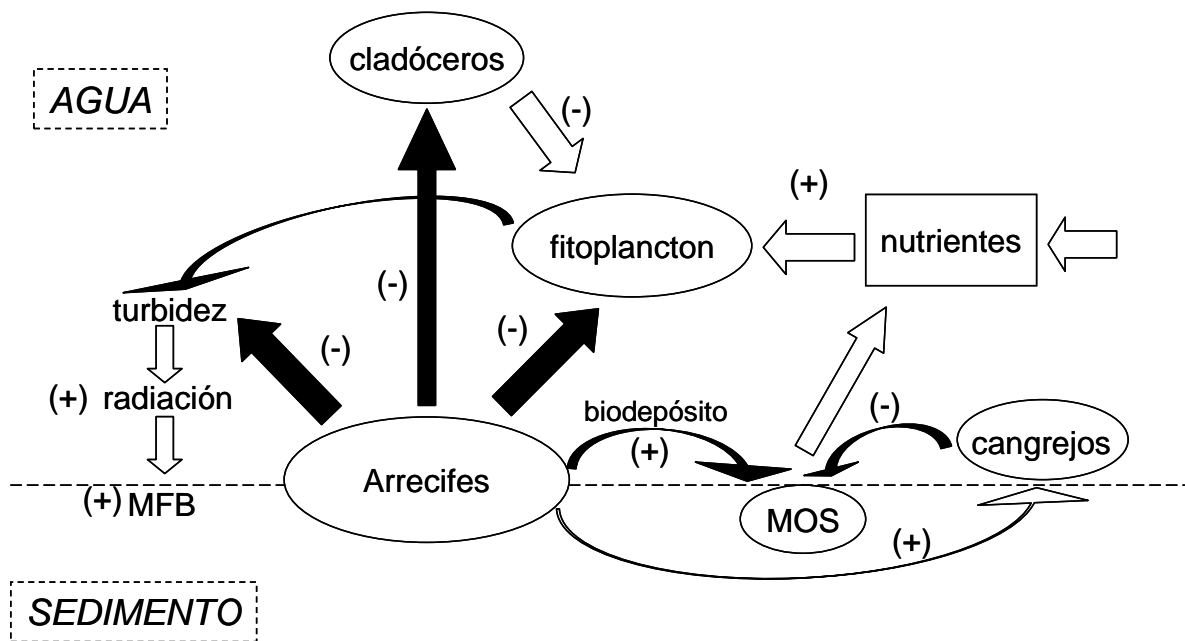
costeros, especialmente en estuarios (ver Bricker et al., 2003). Esto hace que la presencia y función de los filtradores bentónicos sea importante en estos sistemas y que su servicio ecosistémico sea revalorado (ver Cohen et al., 2007).

Otro de los efectos importantes que generan las especies exóticas ingenieras ecosistémicas es la modificación de la estructura física del hábitat en el que viven (Cuddington y Hastings, 2004). Estas alteraciones físicas del hábitat pueden ser positivas para algunas poblaciones o comunidades o desventajosas para otras. El último capítulo de esta tesis muestra que los arrecifes de *F. enigmaticus* modifican el uso de hábitat de las aves locales y migratorias de la laguna, generando grandes áreas intermareales que son positivamente seleccionadas para alimentarse y descansar por las mismas. Este recurso abiótico (sustrato) puede ser limitante cuando la marea está alta, por lo que estarían modulando su disponibilidad. Además, el aumento (espacial y temporal) de la disponibilidad de especies presas es determinante en la elección de esas áreas y genera un aumento de las tasas de forrajeo de los chorlos migratorios y podría ser un factor determinante en la distribución y el uso de hábitat de las mismas en este ambiente.

En resumen, los resultados obtenidos en esta tesis podrían cambiar la visión del efecto que produce la invasión por el poliqueto *F. enigmaticus* en la laguna costera de Mar Chiquita. Con algunas excepciones (e.g., Escapa et al, 2004) las invasiones biológicas producidas por el hombre han sido reportadas como negativas para los ecosistemas. La laguna de Mar Chiquita no es la excepción. Desde un punto de vista antrópico, la presencia de un organismo que pueda contrarrestar la entrada desmedida de nutrientes, podría ser considerada “beneficiosa” para el ecosistema. Sin embargo, esto no significa que debemos fomentar la introducción de especies filtradoras bentónicas en ecosistemas naturales, sino que una vez colonizado el ambiente, y sin posibilidades de volver atrás, podemos predecir que sucederá con el mismo y balancear los considerables efectos negativos que las mismas producen. Esta tesis nos muestra

que a partir de sus actividades biológicas (filtración, depositación; ver Fig. B) y de su estructura biogénica estructurante (ver también Méndez Casariego et al., 2004) este poliqueto puede generar efectos positivos para el ecosistema y las comunidades que habitan esta laguna. La imposibilidad de conocer el estado anterior a la invasión (i.e., desconocimiento general de la distribución y abundancia de las especies originales, y los procesos ecológicos que determinan los flujos de energía y la dinámica de los nutrientes) generan incertidumbre a la hora de realizar predicciones. En la mayoría de los casos reportados en la literatura se carece de un marco teórico general para comparar el verdadero impacto de la invasión y determinar las ventajas y desventajas de la misma. De todas maneras, a pesar de no contar con esa información, el aporte de trabajos experimentales como este, y su análisis integral con estudios en etapas previas a la invasión, son importantes para lograr la construcción de un marco teórico adecuado para el entendimiento global del efecto de las invasiones biológicas en sistemas naturales.

Fig. B: Esquema que muestra el efecto de *F. enigmaticus* en la trama trófica del agua de la laguna y su rol en el acoplamiento bento-pelágico de la misma. Entre paréntesis se muestra el grado del efecto. Las flechas oscuras muestran los efectos analizados en esta tesis. MFB= Microfitobentos; MOS= Materia orgánica del sedimento.



REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Allen, I.E., 1953. Distribution of marine invertebrates by ships. *Aust. J. Mar. Freshwat. Res.* 4: 307-316.
- Alongi, D.M., 1998. *Coastal Ecosystem Processes*. CRC Press, Boca Raton, FL. 188 pp.
- Alpine, A.E., Cloern, J.E., 1992. Trophic interactions and direct physical effects control phytoplankton biomass and production in an estuary. *Limnol. Oceanogr.* 37: 946-955.
- Azpelicueta, M.M., Figueroa, D.E., Diaz de Astarloa, J.M., Cousseau, M.B., 1998. Freshwater fishes in a world reserve of biosphere: Mar Chiquita coastal lagoon (Buenos Aires, Argentina). *Biogeographica* 74: 85-90.
- Baker, M.C., 1979. Morphological correlates of habitat selection in a community of shorebirds (Charadriiformes). *Oikos* 33: 121-126.
- Bertolo, A., Lacroix, G., Lescher-Moutoué, F., Sala, S., 1999. Effects of physical refuges on fish-plankton interactions. *Freshwater Biol.* 41: 795-808.
- Bianchi, C.N., Morri, M., 2001. The battle is not the strong: serpulids reefs in the lagoon of Orbetello (Tuscany, Italy), 2001. *Est. Coast. Shelf Sci.* 53: 215-220.
- Bingham, B.L., Walters, L.J., 1989. Solitary ascidians as predators of invertebrate larvae - evidence from gut analyses and plankton samples. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 131: 147-159.
- Bolam, S.G., Fernández, T.F., 2003. Dense aggregations of *Pygospio elegans* (Claparède): effect on macrofaunal community structure and sediments. *J. Sea Res.* 49: 171-185.
- Borthagaray, A., Clemente, J., Boccardi, L., Brugnoli, E., Muniz, P., 2006. Impacto potencial de invasión de *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel) (Polychaeta: Serpulidae) en la Laguna de Rocha, Uruguay. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences.* 1: 57-65.
- Botto, F., Iribarne, O.O., Martinez, M., Delhey, K., Carrete, M., 1998. The effect of migratory shorebirds on the benthic species of three Southwestern Atlantic Argentinean estuaries. *Estuaries* 21: 700-709.

- Botto, F., Valiela, I., Iribarne, O., Martinetto, P., Alberti, J. 2005. Impact of burrowing crabs on C and N sources, control, and transformations in sediments and food webs of SW Atlantic estuaries. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 293: 155-164
- Botto, F., Iribarne, O.O., Gutierrez, J., Bava, J., Gagliardini, A., Valiela, I., 2006. Ecological importance of passive deposition of organic matter into burrows of the SW Atlantic crab *Chasmagnathus granulata*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 312: 201-210.
- Bricker, S.B., Ferreira, J.G., Simas, T., 2003. An integrated methodology assessment of estuarine trophic status. *Ecol. Model.* 169: 39-60.
- Bright, C., 1999. Invasive species: pathogens of globalization. *Foreign Policy* 116:50–64.
- Bruschetti, C.M., Fanjul, E., Rosenthal, A., Luppi, T.A., Iribarne, O., 2008. Grazing effect of the invasive reef-forming polychaete *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel) on phytoplankton biomass in a SW Atlantic coastal lagoon. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 354: 212-219.
- Burger J., Howe, M.A., Hahn, D.C., Chase, J., 1977. Effects of tide cycles on habitat selection and habitat partitioning by migrant shorebirds. *Auk* 94:743-758.
- Burkepile, D., Hay, M., 2006. Herbivore vs. Nutrient control of marine primary producers: context-dependent effects. *Ecology* 87: 3128-3139.
- Byers, J., 2009. Invasive animals in marshes: biological agents of change. En: Silliman, B., Bertness, M., Grosholz, E. (Eds). *Anthropogenic modification of North American salt marshes*. University of CA Press. pp. 41-56.
- Byers, J.E., Pringle, J.M., 2006. Going against the flow: retention, range limits and invasions in advective environments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 313: 27-41.
- Canepuccia, A., D., Isacch, J.P., Gagliardini, D.A., Escalante, A.H., Iribarne, O.O., 2007. Waterbird response to changes in habitat area and diversity generated by rainfall in a SW Atlantic coastal lagoon. *Waterbirds* 30: 541-553.

- Callaway, R., 2003. Long-term effects of imitation polychaete tubes on benthic fauna: they anchor *Mytilus edulis* (L.) banks. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 283: 115–132.
- Caraco, N.F., Cole, J.J., Strayer, D.L., 2006. Top-down control from the bottom: Regulation of eutrophication in a large river by benthic grazing. *Limnol. Oceanogr.* 51: 664-670.
- Carlton, J.T., 1996. Pattern, process, and prediction in marine invasion ecology. *Biol. Cons.* 78: 97–106.
- Castel, J., Labourg, P.J., Escaravage, V., Auby, I., Garcia, M.E., 1989. Influence of seagrass beds and oyster parks on the abundance and biomass patterns of meio- and macrobenthos in tidal flats. *Est. Coast. Shelf Sci.* 28: 71–85.
- Clarke, K.R., Warwick, R.M., 2001. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. Primer-E. Plymouth.
- Cloern, J.E., 2001. Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 210: 223-253.
- Cohen, L.D., Brumbaugh, R.D., Bushek, D., Grizzle, R., Luckenbach, M.W., Posey, M.H., Powers, S.P., Tolley, G. 2007. As we see it. A broader view of ecosystem services related to oyster restoration. *Mar Ecol. Prog. Ser.* 341: 303–307.
- Commito, J.A., Rusignuolo, B.R., 2000. Structural complexity in mussel beds: the fractal geometry of surface topography. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 225: 133-152.
- Conover, W. J., 1980. Practical nonparametric statistics. 2da Edición. John Wiley and Sons, Inc., New York.
- Constanza, R., d'Arge, R., de Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Nájera, S., O'Nelly, R., Paruelo, J., Raskin, R., Sutton, P., Van den Belt, M. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387: 253-260.
- Cole, B.E., Cloern, J.E., 1984. Significance of biomass and light availability to phytoplankton productivity in San Francisco Bay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 17:15-24.

- Crooks, J.A., 1998. Habitat alteration and community-level effects of an exotic mussel, *Musculista senhousia*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 162:137-152.
- Crooks, J.A., 2002. Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers. Oikos 97:153–166.
- Crooks, J.A., H.S., Khim, 1999. Architectural vs. biological effects of a habitat-altering, exotic mussel, *Musculista senhousia*. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 240: 53–75.
- Crowder, M.J., Hand, D.J., 1999. Analysis of repeated measures. Chapman y Hall. New York. Pp. 257.
- Cuddington, K., Hastings, A., 2004. Invasive engineers. Ecol. Model. 178: 335–347.
- Dame, R.F., 1993. Bivalve filter feeders in estuarine and coastal ecosystem processes. Springer-Verlag, Heidelberg, pp.579.
- Dame, R.F., 1996. Ecology of marine bivalves: an ecosystem approach. CRC Press, Boca Raton, pp. 254.
- Davenport, J., Smith, R.J.J.W., Packer, M., 2000. Mussels *Mytilus edulis*: significant consumers and destroyers of mesozooplankton. Mar. Ecol. Prog. Ser. 198: 131-137.
- Davies, B.R., Stuart, V., de Villiers, M., 1989. The filtration activity of a serpulid polychaete population *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel) and its effects on water quality in a coastal marina. Est. Coast. Shelf Sci. 29: 613– 620.
- De Marco, S.G., Beltrame, M.O., Freije, R.H., Marcovecchio, J., 2005. Phytoplankton dynamic in Mar Chiquita coastal lagoon (Argentina), and its relationship with potential nutrient sources. J. Coast. Res. 21: 818-825.
- De Francesco, C.G., Isla, F.I., 2003. Distribution and abundance of hydrobiid snails in a mixed estuary and a coastal lagoon, Argentina. Estuaries 26: 790–797.
- Deneke, R., Nixdorf, B., 1999. On the occurrence of clear-water phases in relation to shallowness and trophic state: a comparative study. Hydrobiologia 408: 251-262.

- Descy, J.P., Everbecq, E., Gosselain, V., Viroux, L., Smitz, J.S., 2003. Modeling the impact of benthic filter-feeders on the composition and biomass of river plankton. *Freshwater Biol.* 48: 404-417.
- Dolmer, P., 2000. Feeding activity of mussels *Mytilus edulis* related to near-bed currents and phytoplankton biomass. *J. Sea Res.* 44: 221–231.
- Dodson, S.I., Frey, D.G., 1991. Cladocera and other Branchiopoda. En: Ecology and classification of North American freshwater invertebrates. Thorp, J., Covich, A.P. (Eds.). Academic Press, Inc. San Diego, California. Pp 723-785
- Dubois, S., Commito, J.A., Olivier, F., Retière, C., 2006. Effects of epibionts on *Sabellaria alveolata* (L.) biogenic reefs and their associated fauna in the Bay of Mont Saint-Michel. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 68: 635-646.
- Es, F.B. van, 1982. Community metabolism of intertidal flats in the Ems-Dollar estuary. *Mar. Biol.* 66: 95–108.
- Escapa, M., Isacch, J.P., Daleo, P., Alberti, J., Iribarne, O.O., Borges, M., Dos Santos, E.P., Gagliardini, D.A., Lasta, M., 2004. The distribution and ecological effects of the introduced pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) in Northern Patagonia. *J. Shellfish Res.* 23: 765-772.
- Fahnenstiel, G.L., Bridgeman, T.B., Lang, G.A., McCormick, M.J., Nalepa T.F., 1995. Phytoplankton productivity in Saginaw Bay, Lake Huron: effects of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) colonization. *J. Great Lakes Res.* 21: 465-475.
- Fasano, J.L., Hernández, M.A, Isla, F.I., Schnack, E.J., 1982. Aspectos evolutivos y ambientales de la laguna Mar Chiquita (Provincia de Buenos Aires, Argentina). *Oceanol. Acta N° SP*: 285-292.
- Fauchald, K., P.A., Jumars, 1979. The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 17:193–284.

- Fenchel, T., Blackburn, T.H., 1979. Bacteria and mineral cycling. Academic Press. London.
- Fredrickson, L.H., Reid, F.A., 1986. Wetland and riparian habitats: a nongame management overview. En: Management of nongame wildlife in the midwest: a developing art. Hale, J.B., Best, L.B., Clawson, R.L., (Eds.). The wildlife society. Grand Rapids. Michigan. Pp. 59-96.
- Fornós, J.J., Corteza, V., Martínez-Taverner, A., 1997. Modern polychaete reefs in Western Mediterranean lagoons: *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel) in the Albufera of Menorca, Balearic Islands. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 128: 175-186.
- Goss-Custard, J.D., Moser, M.E., 1988. Rates of change in numbers of Dunlin, *Calidris alpina*, wintering in British estuaries in relation to the spread of *Spartina anglica*. *J. Appl. Ecol.* 25: 95-109.
- Giangrande, A., Cavallo, A., Licciano, M., Mola, E., Pierri, C., Trianni, L., 2005. Utilization of the filter feeder *Sabella spallanzanii* as bioremediator in aquaculture. *Aquaculture Int.* 13: 129–136.
- Giles, H., Pilditch, C.A., 2004. Effects of diet on sinking rates and erosion thresholds of mussel *Perna canaliculus* biodeposits. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 282: 205-219.
- Gönenç, I.E., Wolflin, J.P., 2005. Coastal lagoons. Ecosystem processes and modelling for sustainable use and development. CRC Press. Boca Raton. FL. Pp. 500.
- Gutiérrez, J.L., Iribarne, O.O., 2004. Condicional responses of organisms to habitat structure: an example from intertidal mudflats. *Oecologia.* 139: 572-582.
- Gutierrez, J.L., Jones, C.G., Strayer, D.L., Iribarne, O.O., 2003. Molluscs as ecosystem engineers: the role of shell production in aquatic habitats. *Oikos* 101: 79-90.
- Heck, Jr., K.L., Pennock, J.R., Valentine, J.F., Coen, L.D., Sklenar, S.A., 2000. Effects of nutrient enrichment and small predator density on seagrass ecosystems: an experimental assessment. *Limnol. Oceanog.* 45: 1041–1057.

- Hedge, P., Kriwoken, L.K., 2000. Evidence for effects of *Spartina anglica* invasion on benthic macrofauna in Little Swanport Estuary, Tasmania. *Austral. Ecol.* 25: 150–159.
- Herman, P.M.J., Scholten, H., 1990. Can suspension-feeders stabilize estuarine ecosystems? En: *Trophic relationships in the marine environment*. Barnes, M., Gibson, R., (Eds.). Aberdeen University Press. Aberdeen. Pp. 104–116.
- Hidalgo, F., Barón, P., Orensanz, J., 2005. A prediction comes true: the green crab invades the Patagonian coast. *Biol. Inv.* 7: 547-552.
- Hilgerloh, G., 1997. Predation by birds on blue mussel *Mytilus edulis* beds of the tidal flats of Spiekeroog (Southern North Sea). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 146: 61-72.
- Hily, C., 1991. Is the activity of benthic suspension feeders a factor controlling water quality in the Bay of Brest? *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 69: 179-188.
- Hughes, T., Szmant, A.M., Steneck, R., Carpenter, R., Miller, S., 1999. Algal blooms on coral reefs: what are the causes? *Limnol. Oceanogr.* 44: 1583–1586.
- Hutchings, P., 1998. Biodiversity and functioning of polychaetes in benthic sediments. *Biodivers. Conserv.* 7: 1133-1145.
- Idrisi, N., Mills, E.L., Rudstam, L.G., Stewart, D.J., 2001. Impact of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) on the pelagic lower trophic levels of Oneid Lake, New York. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58: 1430-1441.
- Isacch, J.P., 1994. Relación entre las variables ambientales y diversidad, distribución y abundancia de aves acuáticas en la albufera de Mar Chiquita (Buenos Aires, Argentina). Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional de Mar del Plata. Pp 44.
- Isla, F.I., 1997. Seasonal behavior of Mar Chiquita tidal inlet in relation to adjacent beaches, Argentina. *J. Coast. Res.* 13: 1221-1232.

- Jack, J.D., Thorp, J.H., 2000. Effects of the benthic suspension feeder *Dreissena polymorpha* on zooplankton in a large river. *Freshwater Biol.* 44: 569–579.
- Jewett, E.B., Hines, A.H., Ruiz, G.M., 2005. Epifaunal disturbance by periodic low levels of dissolved oxygen: native vs. invasive species. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 304: 31-44.
- Jones, C.G., Lawton, J.H., Shachak, M., 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos.* 689: 373–386.
- Jordana, E., Charles, F., Gremare, A., Amouroux, J., Chretiennot-Dinet, M.J., 2001a. Food sources, ingestion and absorption in the suspension-feeding polychaete, *Ditrupa arietina* (O.F. Muller). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 266: 219-236.
- Jordana, E., Gremare, A., Lantoiné, F., Courties, C., Charles, F., Amouroux, J., Vétiou, G., 2001b. Seasonal changes in the grazing of coastal picoplankton by the suspension-feeding polychaete *Ditrupa arietina* (O.F. Muller). *J. Sea Res.* 46: 254-259.
- Justic, D., Rabalais, N.N., Turner, R.E., 1995. Stoichiometric nutrient balance and origin of coastal eutrophication. *Mar. Poll. Bull.* 30: 41–46.
- Kautsky, N., Evans, S., 1987. Role of biodeposition by *Mytilus edulis* in the circulation of matter and nutrients in a Baltic coastal ecosystem. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 38: 201-212.
- Khaitov, V.M., Fokin, M.V., Nicolaeva, M.A., 1999. Structure of communities associated with dense assemblages of the tube-dwelling polychaete *Polydora quadrilobata* Jacobi (Spionidae) in the White Sea. *Hydrobiology* 393:221-226.
- Kimmerer, W.J., Gartside, E., Orsi, J., 1994. Predation by an introduced clam as the likely cause of substantial declines in zooplankton of San Francisco Bay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 113: 81-93.
- Kitchell, J.F., Crowder, L.B., 1986. Predator-prey interactions in Lake Michigan: model predictions and recent dynamics. *Environ. Biol. Fish.* 16: 205-211.

- Lampert, W., Fleckner, W., Rai, H., Taylor, B.E, 1986. Phytoplankton control by grazing zooplankton: a study on the spring clear-water phase. *Limnol. Oceanogr.* 31: 478-490
- Lanfredi, N.W., Balestrini, C.F., Mazio, C.A., Schmidt, S.A., 1987. Tidal sandbanks in Mar Chiquita coastal lagoon, Argentina. *J. Coast. Res.* 3: 515-520.
- Laprise, R., Dodson, J.J., 1993. Nature of the environmental variability experienced by benthic and pelagic animals in the St. Lawrence Estuary, Canada. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 94: 129-139.
- Laprise, R., Dodson, J.J., 1994. Environmental variability as a factor controlling spatial patterns in distribution and species diversity of zooplankton in the St. Lawrence Estuary. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 107: 67-81.
- Leach, J.H., 1993. Impacts of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) on water quality and fish spawning reef on western lake Erie. En: *Zebra Mussel. Biology, impacts and control.* Nalepa, T.F., Schloesser, N.W., (Eds.). Lewis Publishers. Boca Raton. Pp. 381-397.
- Levington, J.S., 1989. Deposit feeding and coastal oceanography. En: *Lectures notes on coastal and estuarine studies.* Lopez, G., Taghon, G., Levington, J., (Eds.). Springer-Verlag. New York. Pp. 322.
- Lorenzen, C.J., 1967. Determination of chlorophyll and pheo-pigments: espectrophotometric equations. *Limnol. Oceanogr.* 12: 343-346.
- Luppi, T., Bas, C., 2002. The role of the invasive polychaete *Ficopomatus enigmaticus* Fauvel 1923 (Polychaeta: Serpulidae) reefs in the recruitment of *Cyrtograpsus angulatus* Dana 1851 (Brachyura: Grapsidae), in the Mar Chiquita coastal lagoon, Argentina. *Cienc. Mar.* 28: 319-330.
- Maclsaac, H.J., 1996. Potential biotic and abiotic impacts of zebra mussel on the inland waters of North America. *Am. Zool.* 36: 287-299.

- Maclsaac, H.J., Lonee, C.J., Leach, J.H., 1995. Suppression of microzooplankton by zebra mussel: importance of mussel size. *Freshwater Biol.* 34: 379-387.
- Maclsaac, H.J., Sprules, W.G., Leach, J.H., 1991. Ingestion of small-bodied zooplankton by zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) - can cannibalism on larvae influence population dynamics? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48: 2051-2060.
- McQueen, D.J., Johanna, M.R.S., Posl, J.R., Stewart, T.J., Lean, D.R.S., 1989. Bottom-up and top-down impacts on freshwater pelagic community structure. *Ecol. Monogr.* 59: 289-309.
- Marcovecchio, J.E., Freije, H., De Marco, S., Gavio, A., Ferrer, L., Andrade, S., Beltrame, O., Asteasuain, R., 2005. Seasonality of hydrographic variables in a coastal lagoon: Mar Chiquita, Argentina. *Aquat. Conserv. Mar. Freshwat. Ecosyst.* 16: 335-347.
- Martinetto, P., Valiñas, M., Palomo, G., Iribarne, O., 2007. Negative interactions between two SW Atlantic intertidal crabs in soft-bottom habitats. *Mar. Biol.* 151:1479–1490.
- Martinez, M.M., 2001. Avifauna de Mar Chiquita. En: Reserva de biosfera Mar Chiquita: características físicas, biológicas y ecológicas. Iribarne, O.O., (Ed.). Martin. Mar del Plata. Pp. 227-250.
- McCauley, E., Downing, J.A., 1985. The prediction of cladoceran grazing rate spectra. *Limnol. Oceanogr.* 30: 202-212.
- Méndez Casariego, A., Schwindt, E., Iribarne, O., 2004. Evidence of habitat structure-generated bottleneck in the recruitment process of the SW Atlantic crab *Cyrtograpsus angulatus*. *Mar. Biol.* 145: 259-264.
- Micheli, F., 1999. Eutrophication, fisheries, and consumer-resource dynamics in marine pelagic ecosystems. *Science* 285: 1396–1398.
- Miller, D.C., Geider R.J., MacIntyre, H.L., 1996. Microphytobenthos: the ecological role of the “secret garden” of unvegetated, shallow-water marine habitats. II. Role in sediment stability and shallow-water food webs. *Estuaries* 19: 202–212.

- Moncreiff, C.A., Sullivan, M.J., Daehnick, A.E., 1992. Primary production dynamics in seagrass beds of Mississippi Sound: the contributions of seagrass, epiphytic algae, sand microflora and phytoplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 87: 161–171.
- Muniz, P., Clemente, J., Brugnoli, E., 2005. Benthic invasive pests in Uruguay: A new problem or an old one recently perceived? *Mar. Pollut. Bull.* 50: 993-1018.
- Murray, J.M.H., Meadows, A., Meadows, P., 2002. Biogeomorphological implications of microscale interactions between sediment geotechnics and marine benthos: a review. *Geomorphology* 47:15–30.
- Myers, J.P., Myers L., 1979. Shorebirds of coastal Buenos Aires Province, Argentina. *Ibis* 121: 186-200.
- Narosky, T., Izurieta, D., 1987. Aves de Argentina y Uruguay. Guía de campo. Asociación Ornitológica del Plata. Buenos Aires, Argentina.
- Nelson, K.A., Leonard, L.A., Posey, M.H., Alphin, T.D., Mallin, M.A., 2004. Using transplanted oyster (*Crassostrea virginica*) beds to improve water quality in small tidal creeks: a pilot study. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 298: 347-368.
- Newell, R.I.E., 1988. Ecological changes in Chesapeake Bay. Are they the result of overharvesting the Eastern oyster (*Crassostrea virginica*)? En: Understanding the estuary. Lynch, M.P., Krome, E.C., (Eds.). Chesapeake Research Consortium Publication. Gloucester Point. Pp. 536-546.
- Newell, R.I.E., 2004. Ecosystem influences of natural and cultivated populations of suspension-feeding bivalve molluscs: a review. *J. Shellfish Res.* 23: 51-61.
- Newell, R.C., Field, J.C., Griffiths, C.L., 1982. Energy balance and significance of microorganisms in a kelp bed community. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 8:103-113.

- Newell, R.I.E., Cornwell, J.C., Owens, M.S., 2002. Influence of simulated bivalve biodeposition and microphytobenthos on sediment nitrogen dynamics: a laboratory study. *Limnol. Oceanogr.* 47: 1367–1379.
- Newell, R.I.E., Fisher, T.R., Holyoke, R.R., Cornwell, J.C., 2004. En: The comparative roles of suspension feeders in ecosystems. Dame, R., Olenin, S., (Eds.). NATO Science Series: IV- Earth and Environmental Sciences. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht. The Netherlands.
- Nichols, F.H., Thompson, J.K., Schemel, L.E., 1990. Remarkable invasion of San Francisco Bay (California, USA) by the Asian clam *Potamocorbula amurensis*. 2. Displacement of a former community. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 66: 95-101.
- Nixon, S.W., Oviatt, C.A., Frithsen, J., Sullivan, B., 1986. Nutrients and the productivity of estuarine and coastal marine ecosystems. *J. Limnol. Soc. S. Afr.* 12: 43–71.
- Noren, F., Haamer, J., Lindahl, O., 1999. Changes in the plankton community passing a *Mytilus edulis* bed. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 191: 187–194.
- Obenat, S., 2002. Estudios ecológicos de *Ficopomatus enigmaticus* (Polychaete: Serpulidae) en la laguna Mar Chiquita, Buenos Aires, Argentina. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata. Pp. 159.
- Obenat, S.M., Pezzani, S.E., 1994. Life cycle and population structure of the polychaete *Ficopomatus enigmaticus* (Serpulidae) in Mar Chiquita Coastal Lagoon, Argentina. *Estuaries* 17: 263-270.
- Obenat, S., Spivak, E., Garrido, L., 2006. Life history and reproductive biology of the invasive amphipod *Melita palmata* (Amphipoda: Melitidae) in the Mar Chiquita coastal lagoon, Argentina. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 86: 1381-1387.

- Orensanz, J.M., Estivariz, M.C., 1972. Los anélidos poliquetos de aguas salobres de la Provincia_9 de Buenos Aires. *Revista del Museo La Plata, Universidad Nacional de La Plata* 11: 95-112.
- Orensanz, J.M., Schwindt, E., Pastorino, G., Bortolus, A., Casas, G., Darrigran, G., Elías, R., López Gappa J.J., Obenat, S., Pascual, M., Penchaszadeh, P., Piriz, M.L., Scarabino, F., Spivak, E.D., Vallarino, E.A., 2002. No longer a pristine confine of the world ocean: a survey of exotic marine species in the Southwestern Atlantic. *Biol. Inv.* 4: 115-143.
- Palomo, G., Iribarne, O., 2000. Sediment bioturbation by polychaete feeding may promote sediment stability. *Bull. Mar. Sci.* 67: 249-257.
- Parsons, T.R., Takahashi, M., Hargrave, B., 1984. *Biological Oceanographic Processes*. Pergamon Press. pp. 330.
- Petersen, B., Exo, K.M., 1999. Predation of waders and gulls on *Lanice conchilega* tidal flats in the Wadden Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 178: 229-240.
- Petersen, J.K., Riisgaard, H.U., 1992. Filtration capacity of the ascidian *Ciona intestinalis* and its grazing impact in a shallow fjord. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 88: 9-17.
- Peterson, B.J., Heck Jr, K.L., 1999. The potential for suspension feeding bivalves to increase seagrass productivity. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 240: 37-52.
- Pienkowski, M.W., 1983. Surface activity of some intertidal invertebrates in relation to temperature and the foraging behaviour of their shorebird predators. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 11: 141-150.
- Pimentel, D., McNair, S., Janecka, J., Wightman, J., Simmonds, C., O'Connell, C., Wong, E., Russel, L., Zern, J., Aquino, T., Tsomondo, T., 2001. Economic and environmental threats of alien plant, animal, and microbe invasions. *Agr. Ecosyst. Environ.* 84: 1-20.
- Pulliam, H.R., 1988. Sources, sinks, and population regulation. *Am. Nat.* 132:652-661

- Posey, M.H., Wigand, C., Stevenson, J.C., 1993. Effects of an introduced aquatic plant, *Hydrilla verticillata*, on benthic communities in the upper Chesapeake Bay. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 37: 539–555.
- Prins, T.C., Smaal, A.C., Dame, R.F., 1998. A review of the feedbacks between bivalve grazing and ecosystem processes. *Aquat. Ecol.* 31: 349-359.
- Quammen, M.L., 1981. Use of exclosures in studies of predation by shorebirds on intertidal mudflats. *Auk* 82: 812-817.
- Read, G.B, Gordon D., 1991. Adventive occurrence of the fouling serpulid *Ficopomatus enigmaticus* (Polychaeta) in New Zealand. *New Zeal. J. Mar. Fresh. Res.* 25: 269-273.
- Reeders, H.H., Bij De Vaate, A., Noordhuis, R., 1993. Potential of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) for quality water management. En: *Zebra mussel. Biology, impacts and control*. Nalepa, T.F., Schloesser, N.W., (Eds.). Lewis Publishers. Boca Raton. Pp. 439-451.
- Reise, K., Gollasch, S., Wolff, W.J., 2002. Introduced marine species of the North Sea coasts. En: *Invasive aquatic species of Europe. Distribution, impacts, and management*. Leppakoski, E., Gollasch, S., Olenin, S., (Eds). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, the Netherlands. Pp 260-266
- Reta, R., Martos, P., Piccolo, M.C., Perillo, G.M.E., Ferrante, A., 1997. Características de la marea en la laguna costera de Mar Chiquita, Argentina. VII Congreso Latinoamericano de Ciencias del Mar. Instituto Oceanográfico de la Universidad de San Pablo. Brasil.
- Reusch, T.B.H., 1998. Differing effects of eelgrass *Zostera marina* on recruitment and growth of associated blue mussels *Mytilus edulis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 167: 149-153.
- Reynolds, C.S., 1984. *The ecology of freshwater phytoplankton*. Cambridge University Press, Cambridge.

- Rico, A., López Gappa, J., 2006. Intertidal and subtidal fouling assemblages in a Patagonian harbour (Argentina, Southwest Atlantic). *Hydrobiologia* 563: 9-18.
- Riisgaard, H.U., Ivarsson, N.M., 1990. The crown filament pump of the suspension-feeding polychaete *Sabella penicillus*: filtration, effects of temperature, and energy cost. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 62: 249–257.
- Riisgaard, H.U., Nielsen, C., Larsen, P.S., 2000. Downstream collecting in ciliary suspension feeders: the catch-up principle. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 207: 33-51.
- Riisgaard, H.U., Poulsen, L., Larsen, P.S., 1996. Phytoplankton reduction in near-bottom water caused by filter-feeding *Nereis diversicolor* - implications for worm growth and population grazing impact. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 141: 47–54.
- Riisgaard, H.U., Seerup, D.F., Jensen, M.H., Glob, E., Larsen, P.S., 2004. Grazing impact of filter-feeding zoobenthos in a Danish fjord. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 307: 261-271.
- Riisgaard, H.U., Grémare, A., Amouroux, J.M., Charles F., Vétion, G., Rosenberg, R., Nielsen, C., 2002. Comparative study of water-processing in two ciliary filter-feeding polychaetes (*Ditrupa arietina* and *Euchone papillosa*) from two different habitats. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 229: 113-126.
- Rioja, 1943. Estudios Anelidiológicos IX. La presencia de la *Mercierella enigmatica* Fauvel, en las costas argentinas. *Anales del Instituto de Biología (México)*. 14: 547-551.
- Roditi, H.A., Strayer, D.L., Findlay, S.E.G., 1997. Characteristics of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) biodeposits in a tidal freshwater estuary. *Arch. Hydro.* 140: 207–219.
- Ruiz, G.M., Fofono, P., Hines, A.H., Grosholz, E.D., 1999. Nonindigenous species as stressors in estuarine and marine communities: assessing invasion impacts and interactions. *Limnol. Oceanogr.* 44: 950-972.

- Ruiz, G.M., Carlton, J.T., Grosholz, E.D., Hines, A.H., 1997. Global invasions of marine and estuarine habitats by non-indigenous species: mechanisms, extent, and consequences. *Am. Zool.* 37: 621–632.
- Safi, K.A., Hewitt, J.E., Talman, S.G., 2007. The effect of high inorganic seston loads on preys selection by the suspension-feeding bivalve, *Atrina zelandica*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 344: 136-148.
- Schwindt, E., Iribarne, O.O., 2000. Settlements sites, survival and effects on benthos of an introduced reef-building polychaete in a SW Atlantic coastal lagoon. *Bull. Mar. Sci.* 67: 73-82.
- Schwindt, E., Iribarne, O., 1998. Reef of *Ficopomatus enigmaticus* (Polychaeta; Serpulidae) in the Mar Chiquita coastal lagoon, Argentina. *Bolletí de la Societat d'Historia Natural de les Balears* 41: 35–40.
- Schwindt, E., Bortolus, A., Iribarne, O.O., 2001. Invasion of a reef-builder polychaete: direct and indirect impacts on the native benthic community structure. *Biol. Inv.* 3:137-149.
- Schwindt, E., Iribarne, O., Isla, I., 2004a. Physical effects of an invading reef-building polychaete on an Argentinean estuarine environment. *Est. Coast. Shelf Sci.* 59:109-120.
- Schwindt E., De Francesco, C.G., Iribarne, O.O., 2004b. Individual and reef growth of the introduced reef building polychaete *Ficopomatus enigmaticus* in a south-western Atlantic coastal lagoon. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 84: 987-993.
- Shumway, S., Bogdanowicz, C., Dean, D., 1988. Oxygen consumption and feeding rates of the sabellid polychaete *Myxicola infundibulum* (Renier). *Comp. Biochem. Physiol.* 90A: 425–428.

- Simberloff, D., Von Holle, B., 1999. Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown. *Biol. Inv.* 1: 21–32.
- Spivak, E.D, Anger, K., Luppi, T.A., Bas, C., Ismael, D, 1994. Distribution and habitat preferences of two grapsid crab species in Mar Chiquita lagoon (Province of Buenos Aires, Argentina). *Helgolander Meeresunters.* 48: 59-78.
- Stralberg, D., Toniolo, V., Page, G.W., Stenzel, L.E., 2004. Potential impacts of non-native *Spartina* spread on shorebird populations in South San Francisco Bay. PRBO Conservation Science, Stinson Beach, California.
- Strickland, J.D.H, Parsons, T.R., 1972. A practical handbook of seawater analysis. 2nd Ed. *Bull. Fish. Res. Board. Can.* 167:1–310.
- Stuart, V., Newell, R.C., Lucas, M.I., 1982. Conversion of kelp debris and faecal material from the mussel *Aulacomya ater* by marine microorganisms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 7: 47-57.
- Stutes, A.L., Cebrian, J., Corcoran, A.A, 2006. Effects of nutrient enrichment and shading on sediment primary production and metabolism in eutrophic estuaries. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 312: 29-43.
- Taghon, G.L., 1989. Modeling deposit feeding. En: G., Lopez, G., Taghon, J., Levington, (Eds). *Lectures notes on coastal and estuarine studies.* Springer-Verlag. New York. Pp. 322.
- Tecco, P.A., Gurvich, D.E., Diaz, S., Pérez-Harguindeguy, N., Cabido, M., 2006. Positive interaction between invasive plants: the influence of *Pyracantha angustifolia* on the recruitment of native and exotic woody species. *Austral Ecol.* 31: 293–300.
- Ten Hove, H.A., Weerdenburg, J.C.A., 1978. A generic revision of the brackish-water serpulid *Ficopomatus* Southern 1921 (Polychaete: Serpulinae), including *Mercierella*

- Fauvel 1923, *Sphaeropomatus* Treadwell 1934, *Mercierellopsis* Rioja 1945 and *Neopomatus* Pillai 1960. Biol. Bull. 154: 96-120.
- Tessier, A.J., 1986. Comparative population regulation of two planktonic cladocera (*Holopedium gibberum* and *Daphnia catawba*). Ecology 67: 285-302.
- Thorp, C.H., 1994. Population variation in *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel) (Polychaeta: Serpulidae) in a brackish water millpond at Emsworth, West Sussex, UK. Memoires de Museum National d'Histoire Naturelle. 162: 585-591.
- Trueblood, D.D., 1991. Spatial and temporal effects of terebellid polychaete tubes on soft-bottom community structure in Phosphorescent Bay, Puerto Rico. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 149: 139-159.
- Underwood, A.J., 1997. Experiments in ecology: their logical design and interpretation using analysis of variance. Cambridge University Press. Cambridge.
- Valiela, I., Rutecki, D., Fox, S., 2004. Salt marshes: biological controls of food webs in a diminishing environment. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 300: 131-159.
- 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. Ecol. Appl. 10: 1006-1023.
- Vitousek, P.M., D'Antonio, C.M., Loope, L.L., Rejmánek, M., Westbrooks, R., 1997. Introduced species: a significant component of human-caused global change. N. Z. J. Ecol. 21:1-16.
- Wasson, K., Fenn, K., Pearse, J.S., 2005. Habitat differences in marine invasions of central California. Biol. Inv. 7: 935-948.

- Wasson, K.C.J., Zabin, L., Bedinger, M.C., Diaz, Pearce, J.S., 2001. Biological invasions of estuaries without international shipping: The importance of intraregional transport. *Biol. Cons.* 102: 143–153.
- Wetz, M.S., Lewitus, A.J, Koepfler, E.T, Hayes, K.C., 2002. Impact of the Eastern oyster *Crassostrea virginica* on microbial community structure in a salt marsh estuary. *Aquat. Microb. Ecol.* 28: 87–97.
- Widdows, J., Navarro, J.M., 2007. Influence of current speed on clearance rate, algal cell depletion in the water column and resuspension of biodeposits of cockles (*Cerastoderma edule*). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 343: 44-51.
- Widdows, J., Brinsley M.D., Salkeld, P.N., Elliott, M., 1998. Use of annular flumes to determine the influence of current velocity and bivalves on material flux at the sediment-water interface. *Estuaries* 21: 552-559.
- Wilson, W.H., 1991. The foraging ecology of migratory shorebirds in marine soft-sediment communities: The effects of episodic predation on prey populations. *Am. Zoo.* 31: 840-848.
- Wolff, W.J., Reise K., 2002. Oyster imports as a vector for the introduction of alien species into Northern and Western European coastal waters. En: *Invasive aquatic species of Europe*. Leppakoski, E., Gollasch, S., Olenin, (Eds.). Dordrecht. Netherlands. Kluwer Academic Publishers.
- Wotton, R.S., Malmqvist, B., 2001. Faeces in aquatic ecosystems. *BioScience* 51: 537-544.
- Wotton R.S., Malmqvist, B, Muotka, T., Larsson, K., 1998. Fecal pellets from a dense aggregation of suspension feeders in a stream: An example of ecosystem engineering. *Limnol. Oceanogr.* 43: 719–725.

- Yahel, G., Sharp, J.H., Marie, D., Genin, A., 2003. In situ feeding and element removal in the symbiont-bearing sponge *Theonella swinhoei*: Bulk DOC is the major source for carbon. *Limnol. Oceanogr.* 48: 141-149.
- Zar, J.H., 1999. *Biostatistical analysis*. 4th Ed. Prentice-Hall. Englewood Cliffs. NJ. USA.
- Zhou, Y., Yang H.S., Liu, S.L., Yuan, XT, Mao, Y., Liu, Y., Xu, X.L., Zhang, F.S., 2006. Feeding and growth on bivalve biodeposits by the deposit feeder *Stichopus japonicus* Selenka (Echinodermata: Holothuroidea) co-cultured in lantern nets. *Aquaculture* 256: 510-520.
- Zuhlke, R., 2001. Polychaete tubes create ephemeral community patterns: *Lanice conchilega* (Pallas, 1766) associations studied over six years. *J. Sea Res.* 46: 261– 272.