

USO DE MARISMAS POR PECES JUVENILES Y SUS
EFECTOS SOBRE LAS COMUNIDADES INTERMAREALES

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

Lic. Macarena Soledad Valiñas

Director: Eduardo Marcelo Acha

Co- Director: Oscar Osvaldo Iribarne

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

ÍNDICE DE CONTENIDOS

RESUMEN.....	4
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	7
DESCRIPCIÓN DEL AREA DE ESTUDIO.....	12
CAPÍTULO I: Uso de hábitat y selección de presas por peces juveniles en marismas ocasionalmente inundadas de <i>Spartina densiflora</i>.	
Introducción.....	15
Materiales y Métodos.....	18
Resultados	23
Discusión.....	27
Tablas.....	35
Figuras.....	39
CAPÍTULO II: Uso de marismas frecuentemente inundadas de <i>Spartina alterniflora</i> por peces juveniles. Efectos de los factores bióticos y abióticos en la selección de hábitat.	
Introducción.....	48
Materiales y métodos.....	50
Resultados.....	56
Discusión.....	60
Tablas.....	67
Figuras.....	69
CAPÍTULO III: Efectos de la estructura aérea de <i>Spartina alterniflora</i> en el uso de hábitat y la disponibilidad de alimento para peces juveniles.	
Introducción.....	80
Materiales y métodos.....	82
Resultados.....	85
Discusión.....	87
Tablas.....	84
Figuras.....	97

**CAPÍTULO IV: Efecto de los peces juveniles sobre las comunidades bentónicas
en marismas de *Spartina alterniflora*.**

Introducción.....	105
Materiales y métodos.....	107
Resultados.....	114
Discusión.....	121
Figuras.....	123
CONCLUSIONES GENERALES.....	131
LITERATURA CITADA.....	139

RESUMEN

En esta tesis se estudió el rol de marismas ocasionalmente inundadas (*Spartina densiflora*) y regularmente inundadas (*Spartina alterniflora*) como áreas de refugio y alimentación para peces juveniles, haciendo hincapié en los factores bióticos y ambientales que pueden explicar la preferencia de estos ambientes respecto de las planicies de marea adyacentes. También se estudió cómo la estructura aérea de la planta y el tamaño del parche afectan los patrones de distribución de los peces juveniles y la disponibilidad de alimento (bentos y zooplancton) en marismas de *S. alterniflora* y finalmente, los efectos que los peces juveniles pueden ejercer sobre los organismos del bentos vía depredación. En el capítulo I se evaluó el patrón de distribución espacial y temporal de los peces juveniles y la selección de presas por peces bentívoros (pejerrey, *Odontesthes argentinensis* y corvina rubia *Micropogonias furnieri*) en marismas ocasionalmente inundadas de *S. densiflora* donde los peces juveniles solo tiene acceso a los canales. Se encontraron más especies de peces en la planicie de marea. En general, se observó una mayor proporción de tallas pequeñas en la marisma. Esto último podría estar relacionado con la mayor turbidez del agua en este ambiente, que reduciría el riesgo de depredación por depredadores visuales. Las abundancias de peces bentívoros no se correlacionaron con las abundancias de presas bentónicas disponibles ni en el canal de marisma ni en la planicie de marea. *Odontesthes argentinensis* consumió más poliquetos en la planicie de marea y *M. furnieri* lo hizo en la marisma. Estas diferencias podrían estar relacionadas con la accesibilidad a las presas y la capacidad de detección de las mismas y con las estrategias de alimentación de cada una de las especies de peces. En el capítulo II se evaluó el patrón de distribución espacial y temporal de peces juveniles en marismas regularmente inundadas de *S. alterniflora* y su relación con la abundancia de alimento (bentos y zooplancton) y las variables ambientales (granulometría, penetrabilidad del sedimento, materia orgánica particulada (MOP),

clorofila y turbidez). La composición del ensamble de peces de la marisma fue diferente al de la planicie de marea. La abundancia de las distintas especies fue, en general, mayor en la marisma. Lo mismo sucedió con la proporción de tallas pequeñas. En este ambiente, el ensamble de peces se correlacionó positivamente con la composición de la comunidad bentónica, con la MOP y con la penetrabilidad del sedimento. En la planicie de marea sólo se observó correlación con la MOP y la penetrabilidad del sedimento.

La presencia de estructura en el ambiente y el tamaño del parche pueden afectar los patrones de distribución y el uso de hábitat de los organismos. Por tal motivo, en el capítulo III de esta tesis se evaluó experimentalmente el efecto de la estructura aérea de *S. alterniflora* y del tamaño del parche en los patrones de distribución y abundancia de peces juveniles y en la abundancia de alimento para peces (bentos y zooplancton). Se realizaron experimentos manipulando la estructura aérea de la planta y el tamaño del parche vegetado. A pequeña escala la estructura aérea de *S. alterniflora* sólo afectó la abundancia de *M. furnieri*, mientras que la abundancia de *O. argentinensis* es afectada por la estructura sólo cuando el tamaño del parche es grande. En general, la abundancia de macroinvertebrados bentónicos y de organismos del zooplancton no fue afectada ni por la estructura aérea de la planta, ni por el tamaño de parche utilizado.

En fondos blandos, los organismos del bentos constituyen importantes presas para peces juveniles. Se ha observado que en muchos casos la presencia de vegetación puede interferir en la interacción entre los peces y el bentos. Por tal motivo, en el capítulo IV se evaluó el efecto de los peces juveniles sobre las comunidades bentónicas de la marisma y de la planicie de marea mediante experimentos de exclusión de peces. Para la marisma, estos experimentos se repitieron estacionalmente durante un año, para evaluar posibles efectos estacionales de la depredación relacionados con la abundancia de peces bentívoros en el ambiente, mientras que en la planicie sólo se realizó durante el verano. Los peces

afectaron a las presas bentónicas en la marisma sólo durante el verano, coincidiendo con el pico de abundancia de peces bentívoros. El poliqueto *Laeonereis acuta* fue el ítem presa consumido en forma casi exclusiva por los peces. El consumo de poliquetos *per cápita* fue el mismo en la marisma que en la planicie de marea. Sin embargo, no puede descartarse un posible efecto de la planta en la eficiencia de forrajeo de los peces, que podría estar enmascarado por la mayor abundancia de poliquetos presentes en la marisma.

En conclusión, en esta tesis se observó que, aún cuando las marismas de *S. densiflora* y *S. alterniflora* son muy diferentes (especie vegetal dominante, amplitud de marea, tiempo de inundación), ambas constituyen importantes áreas de alimentación y refugio para peces juveniles. Sin embargo, los factores que determinarían estas funciones son diferentes para las dos marismas. En las marismas de *S. densiflora* la función de refugio estaría dada por la mayor turbidez del agua, resultado de la actividad de resuspensión de sedimentos generada por el cangrejo *Neohelice granulata* y por el aporte de detritos desde la marisma, mientras que en las marismas de *S. alterniflora* sería generada por la propia estructura aérea de la planta. En el caso del alimento, la preferencia por las marismas de *S. densiflora* se relacionaría con la mayor accesibilidad a las presas bentónicas, debido a la gran penetrabilidad del sedimento, mientras que en las marismas de *S. alterniflora* se relacionaría con la mayor abundancia de las mismas. Las especies de peces más representativas en términos de abundancia fueron comunes a ambas marismas, lo que pone en evidencia la importancia de estas áreas para estas especies y la plasticidad que pueden desplegar en ambientes tan diferentes.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Los estuarios se encuentran dentro de los sistemas marinos más productivos del mundo (ej. Jordan *et al.* 1991, Hauxley y Valiela 2004). Si bien existen numerosos estudios sobre la distribución y abundancia de los organismos en ambientes estuariales, poco se sabe acerca de las variaciones a pequeña escala en el uso de estas áreas debidas a la heterogeneidad ambiental (ej. Gaudreau y Boisclair 1998, Halpin 2000). En los últimos años se ha puesto énfasis en tratar de entender cómo las escalas espaciales (ej. Zimmerman y Minello 1984, Akin *et al.* 2005) y temporales (ej. Whitfield 1999, Akin *et al.* 2005) pueden afectar los patrones de distribución y abundancia de los organismos en estos ambientes. Los estudios realizados dan cuenta que, aún cuando el hábitat potencial es muy amplio, las especies usan áreas relativamente restringidas y con características particulares (ej. Gaudreau y Boisclair 1998, Halpin 2000).

Un importante proceso que afecta la distribución de los organismos en el ambiente es la selección de hábitat (Craig y Crowder 2000). Se trata del uso no aleatorio del espacio, que implica el movimiento voluntario de los organismos (Kramer *et al.* 1997), y es el resultado de la combinación de numerosos factores dentro de los que se incluyen condiciones abióticas como la temperatura (Peterson y Ross 1991), la salinidad (Maci y Baset 2009), el oxígeno disuelto (Cech *et al.* 1990), la turbidez del agua (Cyrus y Blaber 1987 a,b), el tipo de sedimento (Lought *et al.* 1989); y factores bióticos como los recursos alimenticios, la competencia intra e inter específica y la depredación (ej. Marshall y Elliott 1998, Whitfield 1999, Akin *et al.* 2005). Uno de los mayores desafíos de la Ecología actual es tratar de establecer las contribuciones relativas de estos factores en la selección de hábitat, entendiendo las posibles interacciones entre ellos, para así poder explicar los patrones de distribución y abundancia de los organismos que observamos en la naturaleza (Hunter y Price 1992).

Una combinación de condiciones bióticas y abióticas que tiene importantes efectos sobre la selección de hábitat, afectando las interacciones entre especies o bien entre distintos estadios de la misma especie, es la presencia de estructura en el ambiente (ej. arrecifes de coral: Friedlander y Parrish 1998; vegetación sumergida: Jenkins y Hamer 2001; vegetación emergente: Hettler 1989, Halpin 2000). Los efectos de la presencia de estructura pueden ser directos, a través de la provisión de refugio (ej. Lana y Guiss 1992, Netto y Lana 1997) o indirectos, al aumentar la disponibilidad de presas en el ambiente (Kneib 1997). Un claro ejemplo de ambientes donde la presencia de estructura cobra gran importancia son las áreas estuariales intermareales vegetadas, como las marismas. Las marismas representan ecotonos altamente productivos entre el ambiente marino y el terrestre (ej. Lefeuvre *et al.* 2000, Traut 2005), y son consideradas importantes zonas de refugio para muchas especies con ciclos de vida complejos (ej. Orth y van Montfrans 1987, Rozas y Zimmerman 2000). En estos sistemas, la supervivencia de los organismos es mayor, respecto de ambientes desprovistos de vegetación, debido al menor riesgo de depredación (ej. Heck y Thoman 1984, Beck *et al.* 2001, Minello *et al.* 2003) y a la alta disponibilidad de alimento (Kneib 1997, Lafaille *et al.* 2005). Al estar expuestos a condiciones terrestres y marinas, las marismas se caracterizan por las amplias fluctuaciones de los factores físicos y químicos (Raffaelli y Hawkins 1996), las cuales a su vez tienen importantes efectos sobre la estructura de las comunidades (Valiela 1995). Además de los factores abióticos, las interacciones biológicas también modifican los patrones de abundancia y diversidad de los organismos en estas áreas (Bertness 1999). Debido a que soportan gran parte de la producción secundaria de los estuarios, la depredación es una de las interacciones directas más frecuentemente citada para estos ambientes (Lenihan y Michelli 2001).

Los peces juveniles son importantes componentes de los estuarios (Demers *et al.* 2000, López Cazorla 2004) y particularmente en el caso de las marismas son muchos los estudios que muestran el uso de estos ambientes por estos organismos (ej. Rozas y Odum 1987, Kneib 1997). La mayoría de ellos se han basado en establecer cuáles son los factores abióticos (ej. Rakocinski *et al.* 1992, Rozas 1995) o bióticos (principalmente abundancia de alimento; ej. Cross y Stiven 1997, Hollingsworth y Connolly 2006, Vinagre y Cabral 2008) que explican los patrones de distribución de los peces en estos ambientes. Muy pocos estudios han evaluado en conjunto como ambos tipos de factores pueden interactuar para responder a esa pregunta (Vinagre *et al.* 2009). Menor aún es el conocimiento que se tiene acerca de cómo los efectos directos (competencia, Laffaille *et al.* 1999; predación, Fleeger *et al.* 2008) e indirectos (ej. Kneib 1988, Levin *et al.* 2002) pueden afectar los patrones de distribución y uso de hábitat los peces juveniles en las marismas. Muchos peces estuariales consumen exclusivamente presas infaunales y su distribución se encuentra íntimamente ligada a la distribución del bentos (Little 2000). Por lo tanto, cualquier efecto sobre el comportamiento, disponibilidad o abundancia de los organismos infaunales podría afectar el uso de hábitat de los peces. Se sabe que la presencia de vegetación afecta la abundancia de los organismos bentónicos (ej. Lana y Guiss 1992, Netto y Lana 1997), y en consecuencia podría tener importantes efectos en las interacciones entre los peces y el bentos.

El acceso de los peces a las marismas está directamente relacionado con el movimiento de las mareas (Rozas y Zimmerman 2000). Alrededor del 90% de los estudios sobre el uso de marismas por estos organismos proviene de América del Norte (Connolly 1999) donde las áreas vegetadas son inundadas regularmente por la marea (ej. Kneib 1997, Rozas y Zimmerman 2000, Able *et al.* 2001). Mucho menor, aunque existente, es la información disponible acerca del uso de marismas ocasionalmente inundadas, es decir,

aquellas que sólo se inundan durante mareas extraordinarias (ej. Crinall y Hindel 2004, Hollingsworth y Connolly 2006, Jin *et al.* 2007). En estas últimas, donde el tiempo disponible para acceder a zonas con alta provisión de refugio y ricas en alimento es reducido, los canales constituyen importantes hábitats para los peces y funcionan como nexos claves entre las superficies vegetadas y las planicies de marea (Rozas *et al.* 1988, Kneib 1997, Kimball y Able 2007). A pesar del escaso tiempo disponible para hacer uso del ambiente, estas marismas constituyen importantes áreas de alimentación y refugio para peces juveniles (Hollingsworth y Connolly 2006, Jin *et al.* 2007, Kimball y Able 2007), al igual que aquellas que se inundan regularmente.

Las zonas intermareales de estuarios y bahías del Atlántico Sudoccidental, desde el sur de Brasil hasta el norte de la Patagonia argentina, se caracterizan por la presencia de extensas planicies de marea rodeadas por marismas dominadas por especies del género *Spartina*. (Iribarne *et al.* 1997, Isacch *et al.* 2006, Alberti *et al.* 2007) y por el cangrejo cavador *Neohelice granulata* (Boschi 1964, Spivak *et al.* 1994, Iribarne *et al.* 1997). Las marismas de *Spartina alterniflora* dominan la mayor parte de las costas del Atlántico Sudoccidental y se encuentran expuestas a eventos diarios de inundación por las mareas (Isaach *et al.* 2006) mientras que las marismas de *Spartina densiflora*, sólo son inundadas durante las mareas extraordinarias, donde la inundación se circunscribe principalmente a los sistemas de canales (Isaach *et al.* 2006). En ambas marismas, la presencia de *N. granulata* genera importantes efectos directos e indirectos sobre otras especies animales, afectando a su vez procesos a nivel ecosistémico (Gutiérrez *et al.* 2006, Botto *et al.* 2006). Este cangrejo es un importante organismo bioturbador cuyas densidades son comúnmente $> 60 \text{ m}^{-2}$ (Iribarne *et al.* 1997). Mediante la construcción de sus cuevas genera profundos cambios en la estructura, calidad y dinámica del sedimento, afectando de manera considerable a los organismos del bentos (Botto e Iribarne 1999). La presencia de

cangrejales afecta el uso de hábitat y las actividades de forrajeo de numerosas especies de aves playeras migratorias (Iribarne *et al.* 2005), el comportamiento alimenticio de los poliquetos (Palomo *et al.* 2004), el uso de hábitat de otras especies de cangrejos y de peces juveniles (Martinetto *et al.* 2007 a,b) y la interacción predador-presa entre los peces juveniles y el bentos (Martinetto *et al.* 2005). La existencia de marismas de *S. densiflora* y *S. alterniflora* en las costas del Atlántico Sudoccidental resulta sumamente interesante, ya que permite estudiar las funciones que estos ambientes pueden tener para las mismas especies de peces juveniles, que por su amplio rango de distribución podrían hacer uso de ambos tipos de hábitats.

En este contexto surgió el objetivo general de esta tesis: **evaluar el uso de las marismas por los peces juveniles, y sus efectos sobre la estructura de las comunidades intermareales**. Los objetivos particulares, que se desprendieron del objetivo general, constituyen cada uno de los capítulos de esta tesis. En el capítulo I se evaluó el uso de los canales en marismas ocasionalmente inundadas de *S. densiflora* y su rol como áreas de alimentación y refugio para peces juveniles. En el capítulo II se evaluó el uso de marismas frecuentemente inundadas de *S. alterniflora* por peces juveniles y los factores bióticos y ambientales que afectan sus patrones de distribución. En el capítulo III se evaluó el efecto de la estructura aérea y del tamaño del parche de *S. alterniflora* en los patrones de uso del hábitat y en la disponibilidad de alimento (zooplancton y bentos) para los peces juveniles. Finalmente, en el capítulo IV se evaluó el potencial efecto de depredación que los peces juveniles ejercen sobre las comunidades bentónicas intermareales (macrofauna) en marismas de *S. alterniflora* y si la interacción entre los peces juveniles y el bentos es afectada por la presencia de la estructura de *S. alterniflora*.

DESCRIPCIÓN DEL AREA DE ESTUDIO

Los muestreos y experimentos llevados a cabo en esta tesis se realizaron en marismas de la Laguna costera Mar Chiquita y del estuario de Bahía Blanca. La Laguna costera Mar Chiquita (Argentina, 37° 40'S, 57° 23'O; Reserva del Hombre y de la Biósfera UNESCO Figura 1B) es un cuerpo de agua somero (~46 km²) afectado por un régimen micromareal (≤ 1 m), con una amplitud máxima de 2m. Se caracteriza por planicies de marea de fondos blandos rodeadas por marismas de *Spartina densiflora* (Fasano *et al.* 1982, Eisma 1998, Bortolus e Iribarne 1999), formando un paisaje con áreas vegetadas en la parte mas alta del intermareal y zonas no vegetadas en las partes mas bajas (Isacch *et al.* 2006). Sólo durante las mareas extraordinarias los canales que entran a la marisma son inundados, y son escasas las veces en las que el agua alcanza a cubrir la vegetación (marismas ocasionalmente inundadas; Fig. 2A).

El estuario de Bahía Blanca (Argentina, 38° 41' a 39° 30' S; Figura 1C) ocupa un área total de 2.300 km², de los cuales 410 km² corresponden a islas y 1.150 km² corresponden a planicies de marea (Perillo y Piccolo 1999). Es un sistema mesomareal (mareas de hasta 4m de amplitud; Perillo y Piccolo 1999) con ríos de baja descarga, cubierto por grandes planicies de marea y marismas bajas dominadas por *Spartina alterniflora*. Particularmente, en la marisma donde se realizaron los muestreos y experimentos, *S. alterniflora* ocupa la zona baja del intermareal, mientras que en la zona media la especie dominante es *Sarcocornia perennis*. *Spartina densiflora*, también se encuentra presente en el ambiente, aunque se halla restringida a una estrecha franja en la parte alta de la marisma. A diferencia de lo que ocurre en las marismas de *S. densiflora* de la Laguna costera Mar Chiquita, las marismas de *S. alterniflora* del estuario de Bahía Blanca, son inundadas diariamente por la acción de las mareas (marismas frecuentemente inundadas; Fig 2B).

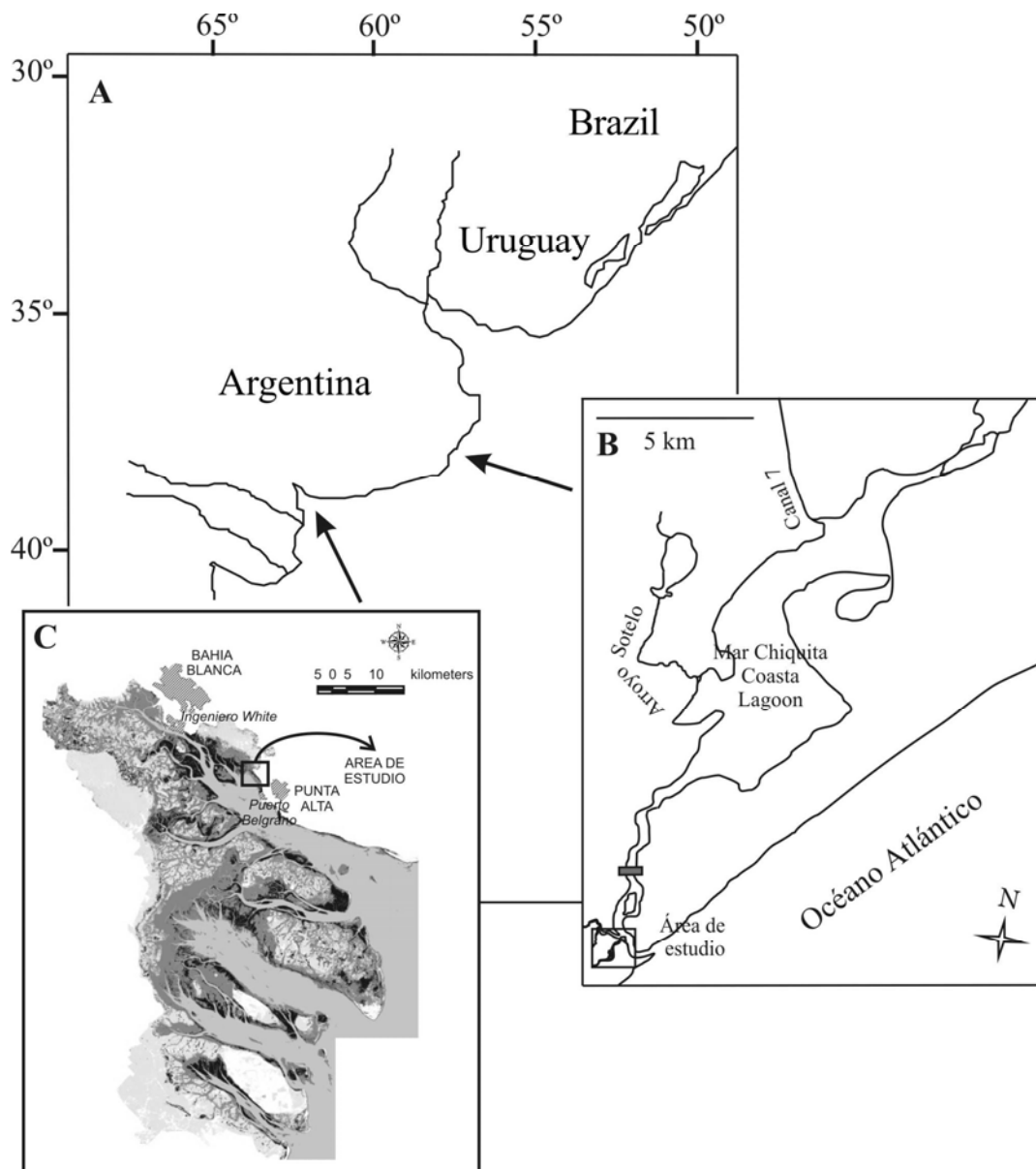


Figura 1. Ubicación geográfica de los sitios de estudio de esta tesis (A). Mapa de la Laguna Costera Mar Chiquita (B) y mapa del estuario de Bahía Blanca (C).



Figura 2. Canales de marismas de *Spartina densiflora* (A) y marismas de *Spartina alterniflora* (B).

CAPITULO I

Uso de hábitat y selección de presas por peces juveniles en marismas ocasionalmente inundadas de *Spartina densiflora**

* Este capítulo se encuentra en prensa en la revista *Marine and Freshwater Research* como: Valiñas, M.S., Acha, E.M., Iribarne, O “Habitat use and feeding habits of juvenile fishes in an infrequently flooded. Atlantic saltmarsh” MF09109.

INTRODUCCIÓN

Debido a que los peces son los componentes dominantes de la macrofauna, numerosos estudios se han enfocado en tratar de entender cuáles son los factores claves que afectan la estructura de las comunidades de estos organismos en los ambientes estuariales (ej. Potter *et al.* 1986, Thiel *et al.* 1995, Maes *et al.* 2004, Akin *et al.* 2005, Elliott *et al.* 2007). Los estuarios son áreas altamente productivas utilizadas por larvas, juveniles y adultos de numerosas especies estuarino-dependientes como sitios de reproducción, alimentación y refugio (Blaber *et al.* 1995, Paterson y Whitfield 2000). Dentro de los estuarios, las marismas constituyen ambientes de particular importancia debido al rol que cumplen como áreas de cría (Minello *et al.* 2003, Green *et al.* 2009), de refugio (Orth y van Montfrans 1987) y de alimentación para muchas especies de peces de importancia comercial y/o ecológica (Kneib 1997, Minello 1999, Platell y Freewater 2009). Su función como áreas de refugio contra la depredación y la gran abundancia de alimento característica de estos ambientes son los principales factores que se han propuesto para explicar las altas abundancias de los peces juveniles en estas áreas intermareales (Kneib 1997, Rozas y Minello 1998, Platell y Freewater 2009).

Uno de los factores clave para entender el rol funcional del hábitat para los organismos es la cantidad de alimento disponible en el ambiente (West y Zedler 2000). En el caso de las marismas, numerosos estudios han mostrado que los peces que tienen la posibilidad de acceder a estos ambientes consumen un mayor volumen de alimento que cuando se encuentran restringidos a las áreas submareales (Kneib 1997, Lafaille *et al.* 2002, Hollingsworth y Connolly 2006), confirmando su importancia como sitios de alimentación. Si bien la utilización de las marismas por los peces es ampliamente reconocida (ej. Rozas y Zimmerman 2000, Akin *et al.* 2005), la mayor parte de esta información proviene de estudios realizados en marismas de América del Norte que se

caracterizan por sufrir eventos de inundación diarios (Rozas y Zimmerman 2000, Able *et al.* 2001). Mucho menor es la información disponible sobre el uso de hábitat por peces juveniles en marismas que sufren períodos ocasionales de inundación donde, en muchos casos, los organismos no pueden hacer uso directo de la zona vegetada, y su acceso se ve restringido a los sistemas de canales (Hollingsworth y Connolly 2006, Jin *et al.* 2007). Conocer las variaciones temporales, así como las espaciales, en el uso del hábitat y el rol de este tipo de marismas como áreas de alimentación y refugio para peces, resulta de gran importancia, para luego, junto con los estudios existentes de marismas frecuentemente inundables, poder definir de manera correcta los procesos involucrados en la dinámica de los peces juveniles en las áreas costeras y su rol en el movimiento de materia y energía hacia las zonas más profundas del estuario (Kneib 2000).

En este primer capítulo se evaluaron los patrones de uso estacional de dos hábitats (canal de marisma y planicie de marea) en marismas ocasionalmente inundadas de *Spartina densiflora* por peces juveniles, y el rol de estos ambientes como áreas de alimentación y refugio para los peces. Para esto, se comparó la composición de especies, la abundancia y la distribución de tallas de los peces juveniles entre áreas y estaciones, y se evaluó la relación entre la abundancia de los peces bentívoros y sus presas bentónicas. Además, se realizaron análisis de la dieta de las dos especies bentívoras más abundantes colectadas en el área de estudio, el pejerrey *Odontesthes argentinensis* y la corvina rubia *Micropogonias furnieri*, con el fin de evaluar el rol de ambas áreas como sitios de alimentación. Se plantearon dos hipótesis de trabajo: (a) la abundancia de presas bentónicas es mayor en el canal de marisma que en la planicie de marea, y por lo tanto la abundancia de peces bentívoros y la presión de depredación sobre los organismos del bentos será mayor en este área; (b) el canal de marisma es utilizado por los peces juveniles como área de refugio frente a la depredación; como los peces pequeños son más

susceptibles a la depredación (Beck *et al.* 2001), se espera encontrar una mayor abundancia tallas pequeñas en este área.

MATERIALES y MÉTODOS

Área de estudio

Los muestreos fueron realizados en una marisma de *S. densiflora* ubicada en la Laguna costera Mar Chiquita. Dado que el presente trabajo se focalizó sobre las variaciones en las abundancias de peces en áreas asociadas o no a la marisma, todo el diseño de muestreo y posterior análisis estadístico fue planeado sobre la base de una comparación entre dos hábitats. Con este propósito, dos áreas apareadas similares (canal de marisma/planicie de marea) fueron muestreadas durante la primavera 2005, el verano 2006, la primavera 2006 y el verano 2007. No se realizaron muestreos en las restantes estaciones del año (otoños e inviernos) debido a que las mareas extraordinarias fueron en horarios nocturnos y existen evidencias de variaciones en el uso de hábitat por peces durante el día y la noche (ej. Rountree y Able 1993, Bradford y Higgins (2001). Dada la imposibilidad de encontrar más de dos áreas apareadas similares lo suficientemente grandes como para muestrear con una red playera y ser utilizadas como réplicas, las muestras fueron tomadas durante varios días consecutivos dentro de cada estación y los días fueron considerados como réplicas. El número de días muestreados por estación varió debido a limitaciones climáticas. Las muestras se tomaron durante los períodos de mareas extraordinarias de cada estación, cuando el canal de marisma y la planicie de marea se encontraban simultáneamente inundados, con niveles de agua similares.

Variaciones espaciales y temporales en la abundancia y la distribución de tallas de peces juveniles entre el canal de marisma y la planicie de marea

Con el objetivo de evaluar si existen diferencias en la abundancia y en la distribución de tallas de peces juveniles entre el canal de marisma y la planicie de marea y entre las estaciones del año, se colectaron peces utilizando una red de playa (1 cm de malla), que fue arrastrada aproximadamente una distancia de 80 m en cada área. La red fue arrastrada por dos personas separadas por una soga de 7 m para mantener una apertura constante, cubriendo así un área de 560 m² en cada arrastre. Los individuos capturados fueron identificados a nivel de especie, contados y medidos en su largo total (precisión 0,01 mm). Se realizaron comparaciones del ensamble de peces entre estaciones y entre áreas con un análisis multivariado de la varianza para datos desbalanceados (DISTLM5, Anderson 2005). Debido a que se observaron diferencias en la interacción estación x área para el ensamble de peces, posteriormente se realizaron pruebas ANOSIM de una vía, con el objetivo de evaluar diferencias entre sitios para cada una de las estaciones del año muestreadas (Clarke 1993). Se realizó un análisis multivariado de ordenamiento multidimensional no-métrico (MDS) para cada estación usando las similitudes de Bray-Curtis sobre los datos transformados con raíz cuarta, de manera de obtener una representación visual de la diferencia del ensamble de peces entre áreas (Clarke y Warwick 2001). Para identificar a aquellas especies que mayor contribución hicieron a la diferenciación entre el canal de marisma y la planicie de marea, se realizó un análisis SIMPER sobre los datos. Las especies que contribuyeron al menos con el 10 % a las diferencias, fueron consideradas importantes diferenciadoras entre áreas (ej. Bulleri *et al.* 2005).

Una vez identificadas las especies que contribuyeron a las diferencias entre áreas, sus abundancias fueron comparadas utilizando ANOVAs de dos vías tipo III para datos

desbalanceados (ver Shaw y Mitchell-Olds 1993). Previo a todos los análisis estadísticos, se comprobó el cumplimiento de los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas requeridos por el ANOVA con el test de Kolmogorov-Smirnov y el test de Levene respectivamente (Zar 1999). En los casos en los que no se cumplieron los supuestos, los datos fueron transformados siguiendo a Underwood (1997). Por último, se comparó la distribución de frecuencia de tallas de las distintas especies de peces entre el canal de marisma y la planicie de marea para cada una de las estaciones del año utilizando el test de Kolmogorov-Smirnov (Zar 1999).

Abundancia de presas bentónicas y su relación con la abundancia de peces bentívoros.

Con el objetivo de evaluar si la abundancia de presas bentónicas para peces bentívoros es diferente entre áreas y estaciones, se tomaron muestras de macrofauna y de meiofauna en el canal de marisma y en la planicie de marea los mismos días que se realizaron los muestreos de peces. Las muestras de macrofauna (10 cm de diámetro y 10 cm de profundidad) fueron tamizadas a través de una malla de 500 μm . Los organismos retenidos fueron identificados a nivel de especie y cuantificados bajo lupa binocular (10X). Las muestras de meiofauna (10 cm de diámetro y 3 cm de profundidad) fueron tamizadas a través de una malla de 62 μm . De cada muestra, se tomó una submuestra que fue teñida con rosa de Bengala para facilitar la visualización de los organismos (Higgins y Thiel 1988). Los individuos retenidos fueron identificados en grupos taxonómicos amplios (ej. nematodos, ostrácodos, foraminíferos) y cuantificados bajo lupa binocular (40X). Las diferencias en la abundancia de los distintos organismos infaunales entre estaciones del año y entre áreas fueron evaluadas usando un ANOVA de dos vías tipo III para datos desbalanceados. En caso de detectarse caso diferencias se utilizó un test de Tukey *a posteriori* (Zar 1999).

Por otra parte, para evaluar si la abundancia de las distintas presas infaunales explicaban las variaciones en la abundancia de las distintas especies de peces bentívoros en el canal de marisma y en la planicie de marea, se construyeron modelos lineales siguiendo a Neter *et al.* (1991). Las abundancias de los distintos grupos infaunales fueron incorporadas como variables predictoras y las abundancias de peces bentívoros como variable dependiente.

Análisis de dieta y selección de presas bentónicas por peces bentívoros

Para evaluar la contribución de las presas bentónicas en la dieta de los peces juveniles, se realizaron análisis de dieta del pejerrey *Odontesthes argentinensis* y de la corvina rubia *Micropogonias furnieri*. La elección se basó en que éstas fueron las dos especies de peces bentívoros más abundantes colectadas durante los dos años de muestreo. En relación a *O. argentinensis*, se analizaron un total de 63 estómagos colectados en el canal de marisma y 82 estómagos provenientes de la planicie de marea. En el caso de *M. furnieri*, se analizaron un total de 20 estómagos de organismos colectados en el canal de marisma y 57 de organismos provenientes de la planicie de marea. Para el análisis de dieta de *O. argentinensis* se utilizaron ejemplares > 80 mm de largo total debido a que estudios previos muestran que a partir de esta talla, esta especie consume principalmente presas bentónicas (ver Martinetto *et al.* 2005). Los ejemplares de *O. argentinensis* utilizados para el análisis provinieron del muestreo de la primavera 2005 y en el caso de *M. furnieri*, el análisis de dieta fue realizado con individuos colectados durante el verano 2007. Los peces fueron diseccionados y, para el análisis, fue removida la parte anterior del intestino, con el objetivo de cuantificar sólo las presas que habían sido recientemente consumidas y que se encontraran con un bajo grado de digestión. El contenido estomacal de cada individuo fue considerado como réplica para el análisis estadístico posterior. Las presas fueron

identificadas bajo lupa binocular (20X) y sólo se cuantificaron aquellas de origen bentónico.

Se exploraron las diferencias en la composición de la dieta entre áreas para cada una de las especies de peces mediante un análisis multivariado de ordenamiento multidimensional no-métrico (nMDS) usando las similitudes de Bray-Curtis sobre los datos transformados con raíz cuarta (Clarke y Warwick 2001). Luego, la significancia de las diferencias se analizó con una prueba ANOSIM de una vía (Clarke y Warwick 2001) y posteriormente se realizó un análisis SIMPER para determinar la contribución de los diferentes ítems presa a las diferencias entre áreas (Clarke 1993). Se compararon las abundancias de las especies presa que contribuyeron a las diferencias entre áreas con un test Mann Whitney (Conover 1980) debido a la imposibilidad de cumplir los supuestos aún luego de la transformación de los datos.

Finalmente, para evaluar si existe una depredación selectiva por parte de *O. argentinensis* y de *M. furnieri* sobre los organismos de la infauna en el canal de marisma y en la planicie de marea, se calcularon índices de selección de presas, utilizando el índice de selectividad de Ivlev (Ivlev 1961). La ecuación para calcular este índice es: $E = (ri - pi) / (ri + pi)$, donde ri es la proporción del ítem presa i en la dieta y pi es la proporción de ese mismo ítem presa disponible en el ambiente. Los valores positivos de E indican que la presa es consumida en proporciones más altas que lo esperado por azar (selección positiva), mientras que valores negativos indican que la presa es consumida en menor proporción a lo esperado (selección negativa).

RESULTADOS

Variaciones espaciales y temporales en la abundancia y la distribución de tallas de peces juveniles entre el canal de marisma y la planicie de marea

Los resultados mostraron que la riqueza de especies de peces fue mayor en la planicie de marea que en el canal de marisma. En total se colectaron 8 especies de peces juveniles (Tabla I.1), 6 de las cuales fueron comunes a las dos áreas y 2 especies, la lisa *Mugil platanus* y la madrecita *Jenynsia multidentata* sólo fueron colectadas en la planicie de marea (Tabla I.1).

En el análisis multivariado DISTLM5 comparando el ensamble de peces, se observó la presencia de interacción estación x área (Tabla I.2). El ensamble del canal de marisma fue diferente que el ensamble de peces de la planicie de marea en la primavera 2005 ($R = 0,07$, $p < 0,05$; Fig. I.1a), el verano 2006 ($R = 0,17$, $p < 0,01$; Fig. I.1b), y el verano 2007 ($R = 0,16$, $p < 0,05$; Fig. I.1d), mientras que no se registraron diferencias para la primavera 2006 ($R = -0,03$, $p > 0,9$; Fig. I.1c). Cuatro de las ocho especies registradas durante el período de muestreo contribuyeron a las diferencias entre las áreas. *Odontesthes argentinensis* y la saraca *Brevoortia aurea* hicieron importantes contribuciones a la diferenciación entre el canal de marisma y la planicie de marea (*O. argentinensis*, primavera 2005: 55,72 %, verano 2006: 33,45 % y verano 2007: 27,71 %; *B. aurea*, primavera 2005: 25,03%, verano 2006: 59 % y verano 2007: 55,54 %), mientras que la saraquita *Ramnogaster arcuata* sólo contribuyó a las diferencias entre áreas en la primavera 2005 (18,35 %), y *M. furnieri* en el verano 2007 (15,39 %).

Odontesthes argentinensis y *B. aurea* fueron colectados a lo largo de todo el período de estudio. El ANOVA de dos vías comparando las abundancias de *O. argentinensis* entre estaciones y entre áreas mostró diferencias sólo entre estaciones (Tabla

I.3). Las mayores abundancias se registraron en la primavera 2006 y en el verano 2007 (test de Tukey, $p < 0,05$; Fig. I.2a). En el caso de *B. aurea*, el ANOVA de dos vías reveló la existencia de interacción estación x área (Tabla I.3). En el verano 2007, la abundancia de esta especie fue más de 22 veces mayor en el canal de marisma que en la planicie de marea (test de Tukey, $p < 0,05$; Fig. I.2b). *Micropogonias furnieri* fue colectada sólo durante el verano, en contraposición a *R. arcuata* que sólo fue colectada durante la primavera. No se observaron diferencias en la abundancia de *R. arcuata* entre estaciones y tampoco entre áreas (Tabla I.3, Fig. I.2c). En el caso *M. furnieri*, esta especie presentó sus mayores abundancias en el verano 2007, siendo más de 2 veces más abundante en la planicie de marea que en el canal de marisma (Tabla I.3, Fig. I.2d).

La distribución de frecuencia de tallas de *O. argentinensis* mostró diferencias entre áreas para las distintas estaciones de muestreo. Una mayor proporción de tallas pequeñas de esta especie se registró en el canal de marisma en la primavera 2005 ($D_{max} = 0,12$, $p < 0,005$; Fig. I.3a), el verano 2006 ($D_{max} = 0,04$, $p < 0,001$; Fig. I.3b) y el verano 2007 ($D_{max} = 0,01$, $p < 0,05$; Fig. I.3d), mientras que en la primavera 2006 una mayor proporción de tallas pequeñas fue observada en la planicie de marea ($D_{max} = 0,12$, $p < 0,005$; Fig. I.3c). En el caso de *B. aurea*, también se observaron diferencias en la distribución de frecuencia de tallas entre áreas. Una mayor proporción de tallas pequeñas fue observada en el canal de marisma durante las cuatro estaciones de muestreo (primavera 2005, $D_{max} = 0,13$, $p < 0,05$; verano 2006, $D_{max} = 0,01$, $P < 0,001$; primavera 2006, $D_{max} = 0,47$, $p < 0,001$; verano 2007, $D_{max} = 0,01$, $p < 0,05$; Fig. I.3a-d). La distribución de frecuencia de tallas de *M. furnieri* entre el canal de marisma y la planicie de marea mostró diferencias sólo en el verano 2007. En esta estación se observó una mayor proporción de individuos de tallas pequeñas en la planicie de marea ($D_{max} = 0,67$, $p < 0,01$; Fig. I.4d). No se observaron

diferencias en la distribución de frecuencia de tallas entre áreas para *R. arcuata* (primavera 2005, $D_{max} = 0,11$, $p > 0,1$; primavera 2006, $D_{max} = 0,26$, $p > 0,1$; Fig. I.4a,c).

Abundancia de presas bentónicas y análisis de dieta de peces bentívoros.

El único organismo bentónico de la macrofauna lo suficientemente abundante como para realizar un análisis estadístico fue el poliqueto *Laeonereis acuta*, mientras que la meiofauna estuvo compuesta por nematodos, ostrácodos y foraminíferos. La abundancia de *L. acuta* mostró interacción entre estaciones y áreas (Tabla I.4). Las mayores abundancias de esta especie se registraron en la primavera 2005 y el verano 2006 (test de Tukey, $p < 0,05$; Fig. I.5a). En la primavera 2005 la abundancia de este poliqueto fue mayor en el canal de marisma que en la planicie de marea (test de Tukey, $p < 0,05$; Fig. I.5a). La abundancia de nematodos también mostró interacción entre estaciones y áreas (Tabla I.4). Los valores más bajos de abundancia se registraron en la primavera 2006 (test de Tukey, $p < 0,05$; Fig. I.5b). Durante la primavera 2005 y el verano 2006 la abundancia de estos organismos fue mayor en el canal de marisma que en la planicie de marea (test de Tukey, $p < 0,05$; Fig. I.5b). La abundancia de ostrácodos en el canal de marisma fue más de 2 veces mayor que la registrada en la planicie de marea (Tabla I.4) y un 45 % menos de estos organismos fueron encontrados durante el verano 2007 respecto de las otras estaciones (Tabla I.4). En el caso de los foraminíferos, su abundancia fue más de 4 veces mayor en el canal de marisma que en la planicie de marea durante la primavera 2005 (Tabla I.4). Los mayores valores de abundancia se registraron durante la primavera 2006 (test de Tukey, $p < 0,05$; Fig. I.5d).

El análisis de las regresiones múltiples no mostró relación entre la abundancia de *O. argentinensis* o de *M. furnieri* y la abundancia de poliquetos, nematodos, ostrácodos y foraminíferos (regresión múltiple para ambas especies, $p > 0,05$) para ninguna de las dos áreas bajo estudio.

Análisis de dieta y selección de presas bentónicas por peces bentívoros

Todos los organismos identificados en el análisis de la macrofauna y de la meiofauna fueron encontrados en los contenidos estomacales de las especies bentívoras analizadas. En el caso de *M. furnieri*, la prueba de similitud de la composición de la dieta (ANOSIM de una vía) mostró diferencias entre el canal de marisma y la planicie de marea ($R = 0,26$, $p < 0,01$, Fig. I.6a). Los poliquetos (63,96 %) y los ostrácodos (24,33 %) fueron los dos ítems presa que mayor contribución hicieron para explicar las diferencias en las dietas entre áreas (81,13 %). *Micropogonias furnieri* consumió más poliquetos y ostrácodos en el canal de marisma que en la planicie de marea (poliquetos, $Z = 5,04$, $gl = 75$, $p < 0,001$; ostrácodos, $Z = 1,99$, $gl = 75$, $p < 0,05$; Fig. I.7a).

En el caso de *O. argentinensis*, la prueba de ANOSIM también reveló diferencias en el contenido estomacal de los individuos entre áreas ($R = 0,14$, $p < 0,01$; Fig. I.6b). Nuevamente los poliquetos (67,36 %) y los ostrácodos (17,48 %), y en este caso también los nematodos (13,38 %) fueron los ítems presa que explicaron las diferencias entre áreas (65,74 %). Inversamente a los resultados arrojados en el análisis de la dieta de *M. furnieri*, *O. argentinensis* consumió más poliquetos en la planicie de marea que en el canal de marisma ($Z = 4,04$, $gl = 143$, $p < 0,001$; Fig. I.7b). No se observaron diferencias en la abundancia de nematodos ($Z = 0,03$, $gl = 143$, $p > 0,9$; Fig. I.7b) ni de ostrácodos ($Z = 0,33$, $gl = 143$, $p > 0,7$; Fig. I.7b) en los estómagos de esta especie entre áreas.

Odontesthes argentinensis mostró selección positiva por los poliquetos y selección negativa por los nematodos, los ostrácodos y los foraminíferos, tanto en el canal de marisma como en la planicie de marea (Fig. I.8a). Por su parte, *M. furnieri* mostró selección positiva por los poliquetos en el canal de marisma, y selección negativa para este mismo ítem presa en la planicie de marea. (Fig. I.8b). Los nematodos y los foraminíferos fueron seleccionados negativamente en ambas áreas, mientras que los ostrácodos fueron

seleccionados negativamente en el canal de marisma y positivamente en la planicie de marea (Fig. I.8b).

DISCUSIÓN

Los resultados de este capítulo mostraron que un mayor número de especies de peces juveniles usó la planicie de marea, observándose un patrón general de una mayor proporción de organismos de tallas pequeñas en el canal de marisma. Sólo 4 de las 8 especies identificadas contribuyeron a las diferencias entre áreas. *Brevoortia aurea* fue más abundante en el canal de marisma, *M. furnieri* mostró el patrón opuesto y *O. argentinensis* y *R. arcuata* no mostraron un patrón definido de uso de hábitat. Mientras que *O. argentinensis* consumió más poliquetos en la planicie de marea, *M. furnieri* lo hizo en el canal de marisma. Las abundancias de presas infaunales no explicaron las variaciones en las abundancias de peces bentívoros ni en el canal de marisma ni en la planicie de marea.

Variaciones espaciales y temporales en la abundancia y la distribución de tallas de peces juveniles entre el canal de marisma y la planicie de marea

Coincidiendo con estudios realizados en otras marismas del mundo (Cattrijsse *et al.* 1994, Salgado *et al.* 2004), un menor número de especies de peces fueron registradas en el canal de marisma respecto de la planicie de marea. Como se mencionó al comienzo de la discusión, sólo 4 de las 8 especies de peces juveniles colectadas explicaron las diferencias entre áreas. Estas fueron *O. argentinensis*, *M. furnieri*, *B. aurea* y *R. arcuata*. Estudios previos de los ensambles de peces presentes en la Laguna costera Mar Chiquita, han reportado a estas especies entre las 5 más abundantes de la laguna (Cousseau *et al.* 2001). Se trata de especies marinas que desovan en el mar, cerca de la boca del estuario, y migran luego a la laguna donde encuentran áreas de refugio y alimentación (Cousseau *et al.* 2001). Las otras cuatro especies que fueron colectadas durante los períodos de estudio fueron la

madrecita *Jenynsia multidentata*, la lisa *Mugil platanus*, el lenguado *Paralichthys orbignyanus* y la anchoíta *Licengraulis grossidens*. Todas estas especies fueron registradas en muy bajas abundancias y sólo en algunas de las cuatro estaciones de muestro, razón por la cual probablemente no hayan contribuido a las diferencias observadas entre áreas. Si bien *J. multidentata* es una especie estrictamente de agua dulce y su ocurrencia se encuentra circunscripta a la cabecera de la laguna, la contribución del arroyo Vivorata como tributario que drena sus aguas en la laguna, podrían explicar la presencia de esta especie en la boca, donde los valores esperados de salinidad serían cercanos a los del agua de mar (Cousseau *et al.* 2001).

La abundancia de la mayoría de las especies de peces, en general, fue mayor en el segundo período primavera-verano. La temperatura es uno de los factores físicos más importantes que afecta el crecimiento de los peces (Sun *et al.* 2006). Cuando la temperatura es baja, las tasas de crecimiento, las tasas de alimentación y las tasas metabólicas disminuyen; mientras que elevadas temperaturas se corresponden con un incremento en dichas tasas hasta un punto por encima del cual ocurre el stress térmico (Baum *et al.* 2005). La laguna es un cuerpo de agua somero (Reta *et al.* 2001), y sus aguas rápidamente alcanzan el equilibrio térmico con la atmósfera. Reta *et al.* (2001) mostraron que la temperatura media del agua de la laguna responde al ciclo térmico de la temperatura del aire. En este sentido, los registros de temperatura del aire podrían emplearse como un “proxy” de la temperatura del agua de la laguna. A lo largo de todos los meses de la primavera 2005 y del verano 2006, los registros de temperatura estuvieron por debajo de la temperatura media, mientras que durante la primavera 2006 y el verano 2007 la temperatura estuvo por encima del promedio histórico, excepto en septiembre y enero (Servicio Meteorológico Nacional 2010). Las altas temperaturas pueden actuar aumentando las tasas de crecimiento individual (ej. Jones 2002). En aquellas cohortes de

más rápido crecimiento la supervivencia es mayor, porque los peces pasan menos tiempo en las etapas vulnerables a los depredadores. Se ha observado que las cohortes de más rápido crecimiento parecen experimentar tasas de mortalidad acumulativa considerablemente más bajas, independientemente de los tipos de depredadores a los que están expuestos (Cowan y Shaw 2002). Las mejores condiciones de temperatura podrían explicar la mayor abundancia de la mayoría de las especies de peces juveniles registrada en el segundo período primavera-verano.

Una mayor proporción de tallas pequeñas de la mayoría de las especies de peces juveniles en el canal de marisma, confirmarían nuestra hipótesis relacionada con el rol de este hábitat como área de refugio para los peces juveniles. Los individuos más pequeños son más susceptibles a la depredación (Beck *et al.* 2001) y numerosos estudios han mostrado que las áreas vegetadas o asociadas con la vegetación proveen refugio contra los depredadores (Orth y van Montfrans 1987, Rozas y Zimmerman 2000). Por otra parte, la turbidez del agua en el canal de marisma es mayor que en la planicie de marea (Valiñas M.S., datos no publicados). La importancia de la turbidez del agua en la distribución de los peces ha sido atribuida a que en aguas con mayores niveles de turbidez el riesgo de depredación por predadores visuales disminuye y también se asocian con una alta disponibilidad de alimento (Cyrus y Blaber 1992). Los mayores niveles de turbidez en el canal de marisma podrían estar relacionados con la remoción de sedimento, y en consecuencia su resuspensión en la columna de agua, producto de la actividad bioturbadora del cangrejo *N. granulata* (Iribarne *et al.* 1997), cuya presencia fue registrada sólo en el canal de marisma (obs. pers.) y también con el aporte de detritos desde la propia marisma y hacia el canal (Lafaille *et al.* 2002). Un menor riesgo de depredación, sumado a una alta disponibilidad de alimento en el canal de marisma (ver más abajo), podrían explicar la mayor abundancia de las tallas más pequeñas en este área respecto de la planicie de marea.

Abundancia de presas bentónicas y su relación con la abundancia de peces bentívoros.

La disponibilidad de alimento (Kneib 1997, Minello 1999, Hollingsworth y Connolly 2006) y la provisión de refugio (Orth y van Montfrans 1980, Rozas y Zimmerman 2000) son los principales factores que se han propuesto para explicar las diferencias en el uso de hábitat de los peces estuariales. En este trabajo, las mayores abundancias de organismos infaunales fueron encontradas en el canal de marisma. Debido a la alta productividad de las marismas, los sedimentos de los canales contienen una alta carga de nutrientes (Lafaille *et al.* 2002). Además, la calidad nutricional del sedimento probablemente sea mayor aún debido a la presencia de un cangrejal del cangrejo *N. granulata*. Este cangrejo, es un importante bioturbador en las costas del Atlántico Sudoccidental y sus cuevas entrapan sedimentos de grano fino ricos en materia orgánica (Botto e Iribarne 2000). Es probable que un mayor número de organismos comedores de depósitos, que constituyen ítems presa para los peces, prefieran estas áreas debido a la alta calidad nutricional del sedimento. Por otro lado, debido a que las depresiones en el sedimento aumentan la depositación de material suspendido por la disminución del esfuerzo de corte (DePatra y Levin 1989), la cuevas de cangrejos también podrían aumentar la depositación de organismos infaunales (Botto e Iribarne 1999, 2000). Esto podría explicar las mayores abundancias de organismos bentónicos encontradas en el canal de marisma.

Muchas especies de peces seleccionan áreas asociadas a una abundante fuente de alimento (Rozas y Hackney 1984). Estudios más recientes mostraron que la presencia de presas es uno de los principales factores que afectan la distribución del lenguado *Solea solea* (Nicolas *et al.* 2007). Sin embargo, Hampel (2003) examinó la relación entre la densidad y la biomasa de las principales presas bentónicas (el anfípodo, *Corophium volutator* y el poliqueto, *Nereis diversicolor*) y el número de lenguados que entraban a un

canal de marisma, y no encontró ningún tipo de correlación entre estos factores. En nuestro estudio, la presencia de presas bentónicas prácticamente sin digerir, tanto en el contenido estomacal de *O. argentinensis* como de *M. furnieri*, nos permiten concluir que el canal de marisma y la planicie de marea fueron utilizadas como sitios de alimentación por ambas especies de peces. Sin embargo, a través del análisis de las regresiones múltiples no se detectó ninguna relación entre la abundancia de las presas bentónicas y la abundancia de los peces bentívoros, rechazando de esta manera parte de nuestra primera hipótesis. Las diferencias en la abundancia de las distintas especies de peces entre el canal de marisma y la planicie de marea podrían estar respondiendo a otros factores, relacionados con la actividad de las presas (Escapa *et al.* 2004), las características del sustrato (Quammen 1984) y/o la presencia de cangrejales (Martinetto *et al.* 2007a). A continuación se discuten estos factores.

Análisis de dieta y selección de presas bentónicas por peces bentívoros

Odontesthes argentinensis consumió más poliquetos en la planicie de marea que en el canal de marisma. *Laeonereis acuta* es una de las especies de poliquetos más abundantes en los ambientes intermareales del Atlántico Sudoccidental (Orensanz y Estivarez 1971). Durante el ciclo de marea este organismo realiza movimientos verticales en sus cuevas (Escapa *et al.* 2004) dejando huellas en el sedimento producto de su actividad alimenticia (Palomo *et al.* 2004). Los poliquetos que habitan los cangrejales permanecen más tiempo a profundidades intermedias y, por consiguiente, el número de huellas de su actividad alimenticia es menor que en áreas sin cangrejales (Palomo *et al.* 2004). Para especies de peces como *O. argentinensis*, que utiliza señales visuales para detectar y capturar sus presas (Gerking 1994), la presencia de las huellas de alimentación generadas por los poliquetos podrían ser una importante señal para detectar la presencia de estos organismos como posibles presas. Esto podría explicar el mayor consumo de poliquetos en la planicie

de marea respecto del canal de marisma, aún cuando la abundancia de estos organismos fue mayor en el canal de marisma durante la primavera 2005, estación de la que provienen los ejemplares que se utilizaron para el estudio de la dieta.

Inversamente al patrón de consumo encontrado para *O. argentinensis*, *M. furnieri* consumió más poliquetos y también más ostrácodos en el canal de marisma que en la planicie de marea. Como se mencionó previamente, los sedimentos de los canales de marisma contienen una mayor carga de nutrientes respecto a los sedimentos circundantes debido a la contribución directa de la marisma (Lafaille *et al.* 2002) y posiblemente también debido a la presencia del cangrejo *N. granulata* que mediante su importante actividad bioturbadora aumenta el contenido de materia orgánica en el sustrato (Botto e Iribarne 2000). Palomo *et al.* (2004) encontraron que los poliquetos tienen una mayor condición corporal en los cangrejales como resultado del alto contenido de material orgánica presente en los mismos. Por otra parte, la penetrabilidad del sedimento es mayor en áreas con cangrejos (Escapa *et al.* 2004). Varios estudios mostraron que los predadores táctiles como la *M. furnieri* (Chao y Musick 1977), seleccionan hábitats donde la penetrabilidad del sedimento es alta ya sea para (1) penetrar más profundamente en el sustrato y con ello aumentar la disponibilidad de presas y su rentabilidad, o (2) para minimizar los costos de forrajeo (Mouritsen y Jensen 1992). La mayor calidad del alimento y una mejor accesibilidad al mismo podrían explicar el mayor consumo de poliquetos por *M. furnieri* en el canal de marisma.

En este trabajo, el análisis de la dieta de las especies bentívoras se realizó sólo en una de las estaciones de muestreo. Si bien el pejerrey estuvo presente en todas las estaciones en las que se realizaron los muestreos, sólo en la primavera 2005 se contó con un número suficiente de individuos de tallas > a 80 mm que permitieran posteriormente realizar comparaciones estadísticas. Lo mismo ocurrió con la corvina rubia, donde sólo

durante el verano 2007 se colectaron suficientes individuos como para poder realizar un análisis estadístico robusto. Si bien los resultados del análisis de los contenidos estomacales de estas dos especies no pueden representar una generalización acerca de sus hábitos tróficos (debido a que sólo se realizaron para una estación), proveen importante evidencia de que, al menos durante las estaciones en las que se llevaron a cabo los análisis de dieta, tanto el canal de marisma como la planicie de marea fueron importantes sitios de alimentación para ambas especies de peces bentívoros.

Numerosos factores pueden afectar la selección de presas por los predadores tales como la vulnerabilidad de las mismas, el tiempo necesario para su captura y manipulación y su valor nutricional (Begon *et al.* 1986, Scharf *et al.* 1998). Si bien *O. argentinensis* y *M. furnieri* tienen estructuras bucofaríngeas diferentes en cuanto a su morfología y posición, y por esto sus habilidades para penetrar el sedimento son diferentes (Wootton 1991), en general, ambas especies mostraron selección positiva por los poliquetos. Los depredadores reducen el consumo de presas pequeñas y/o con estructuras rígidas (ej. valvas) cuyo aporte nutritivo a la dieta es bajo debido a estas características (García de Jalón y Barcelo 1987). Esto podría explicar por qué los organismos de la meiofauna fueron, en general, consumidos por ambas especies en proporciones menores a lo esperado en relación a su disponibilidad en el ambiente. Los nematodos, por su parte, alcanzan zonas profundas en el sedimento, disminuyendo la probabilidad de encuentro con sus depredadores (Levin y Talley 2000). Esto podría explicar, también, el bajo número de nematodos encontrados en los estómagos de *O. argentinensis* y de *M. furnieri* en relación a su disponibilidad en el ambiente. El tamaño de los poliquetos, la falta de estructuras rígidas, y el mayor grado de detección debido a su movilidad podrían explicar la preferencia de este ítem presa por las dos especies de peces analizados.

En este trabajo no se analizó la disponibilidad de organismos presentes en la columna de agua como alimento para peces planctívoros debido a que el escaso tiempo de inundación del canal de marisma no permitió que se pudiera realizar muestreos de peces y de plancton simultáneamente. Sin embargo, estudios previos muestran que las áreas asociadas a cangrejales presentan una mayor diversidad de organismos planctónicos que las áreas sin cangrejos (Martinetto 2001). Martinetto (2001) propone que cuando el intermareal es inundado, y debido a las irregularidades del sustrato generadas por la presencia de cuevas, en las áreas contiguas a las mismas podría aumentar la turbulencia, y por consiguiente la resuspensión de los organismos, facilitando la disponibilidad de estas presas en la columna de agua. Dentro de los peces planctívoros, *B. aurea* fue más abundante en el canal de marisma respecto de la planicie de marea. Esta mayor abundancia podría estar relacionada con la mayor disponibilidad de presas que existiría en la columna de agua, como resultado de la presencia de cuevas de *N. granulata*.

Entender el rol de las marismas para los peces es de importancia crucial si lo que se busca es tener una visión holística del funcionamiento de estos ambientes, y sólo una mayor comprensión de ellos puede contribuir a protegerlos. Los resultados de este capítulo mostraron que, en marismas sometidas a cortos períodos de inundación, los canales funcionan como importantes áreas de alimentación y refugio de peces juveniles. Los resultados también mostraron que la preferencia de un ambiente como área de alimentación no estaría determinada por la abundancia de presas en el ambiente, sino por su calidad y accesibilidad en el medio, y que también se relaciona con las estrategias de alimentación de las distintas especies de peces. En función del amplio rango de distribución que presentan las especies identificadas en este trabajo, nuestros resultados podrían extrapolarse a otras marismas ocasionalmente inundables de Argentina, Brasil y Uruguay, donde los canales de marisma serían de gran importancia para los peces juveniles.

Tabla I.1. Abundancias absolutas y relativas de las especies de peces juveniles capturadas entre la primavera 2005 y el verano 2007 en el canal de marisma y en la planicie de marea en la Laguna costera Mar Chiquita.

Familia/ Nombre científico	Nombre común	Canal		Planicie	
		n	%	n	%
Engraulidae					
<i>Lycengraulis grossidens</i>	Anchoíta	29	0,55	3	0,08
Clupeidae					
<i>Brevoortia aurea</i>	Saraca	3648	69,37	1162	32,9
<i>Ramnogaster arcuata</i>	Saraquta	93	1,77	172	4,87
Atherinopsidae					
<i>Odontesthes argentinensis</i>	Pejerrey	1448	27,53	1958	55,44
Scianidae					
<i>Micropogonias furnieri</i>	Corvina rubia	30	0,57	208	5,89
Paralichthyidae					
<i>Paralichthys orbygnyanus</i>	Lenguado	11	0,21	20	0,57
Mugilidae					
<i>Mugil platanus</i>	Lisa	-	0	4	0,11
Anablepidae					
<i>Jenynsia multidentata</i>	Madrecita	-	0	5	0,14
Total		5259		3532	

Tabla I.2. Resultados del análisis multivariado de dos vías (DISTLM5) comparando los ensambles de peces entre estaciones (primavera 2005, verano 2006, primavera 2006 y verano 2007) y áreas (canal de marisma/planicie de marea). Los asteriscos indican diferencias significativas.

Fuente de variación	<i>gl</i>	CM	<i>F</i>	<i>P</i>
Estación	3	13847,54	148,81	< 0,001*
Área	1	861,97	0,92	0,43
Estación x Área	3	3099,79	3,31	0,003*

Tabla I.3. Resultados de ANOVAs de dos vías evaluando el efecto de las estaciones del año, el área (canal de marisma y planicie de marea) y su interacción en la abundancia de las distintas especies de peces juveniles. Los asteriscos indican diferencias significativas.

Fuente de variación	gl	MS	F	P
<i>Odontesthes argentinensis</i>				
Estación	3	0,11	16,29	< 0,001*
Área	1	0,006	1,04	0,309
Estación x Área	3	0,009	1,55	0,206
Error	116	0,006		
<i>Brevoortia aurea</i>				
Estación	3	55932,6	4,94	0,003
Área	1	102,448	9,06	0,003
Estación x Área	3	36161,3	3,19	0,026*
Error	116	11304,7		
<i>Micropogonias furnieri</i>				
Estación	1	9,48	23,06	< 0,001*
Área	1	1,89	4,59	0,037
Estación x Área	1	3,36	8,17	0,006*
Error	49	0,41		
<i>Ramnogaster arcuata</i>				
Estación	1	13,57	0,17	0,677
Área	1	13,57	0,17	0,677
Estación x Área	1	16,57	0,21	0,645
Error	67	77,62		

Tabla I.4. Resultados de ANOVAs de dos vías evaluando el efecto de las estaciones del año, el área (canal de marisma y planicie de marea) y su interacción en la abundancia de los organismos de la macrofauna (*Laonereis acuta*) y de la meiofauna (nematodos, ostrácodos y foraminíferos). Los asteriscos indican diferencias significativas.

Fuente de variación	gl	MS	F	P
<i>Laonereis acuta</i>				
Estación	3	176,57	12,62	< 0,001*
Área	1	4,22	0,08	0,774
Estación x Área	3	0,03	6,91	< 0,001*
Error	168			
Nematodos				
Estación	3	247165	22,09	< 0,001*
Área	1	211587	18,91	< 0,001*
Estación x Área	3	68849	6,15	< 0,001*
Error	92	11189		
Ostrácodos				
Estación	3	0,63	8,48	< 0,001*
Área	1	1,78	23,91	< 0,001*
Estación x Área	3	0,16	2,12	0,102
Error	92	0,07		
Foraminíferos				
Estación	3	0,67	9,99	< 0,001*
Área	1	1,74	25,85	< 0,001*
Estación x Área	3	0,71	7,66	< 0,001*
Error	92	0,07		

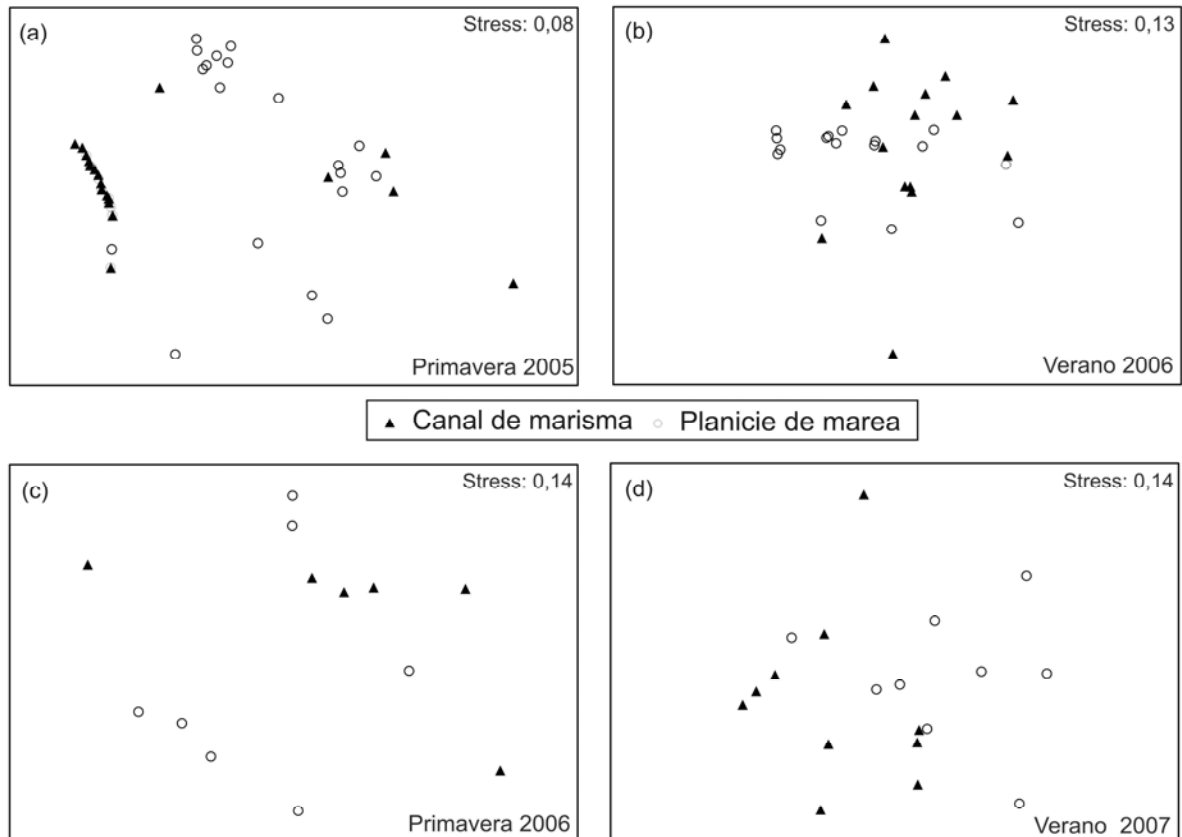


Figura I.1. Ordenamiento multidimensional no-métrico (nMDS) basado en las similitudes de Bray-Curtis sobre los datos transformados con raíz cuarta comparando la composición del ensamble de peces entre el canal de marisma y la planicie de marea para cada una de las estaciones.

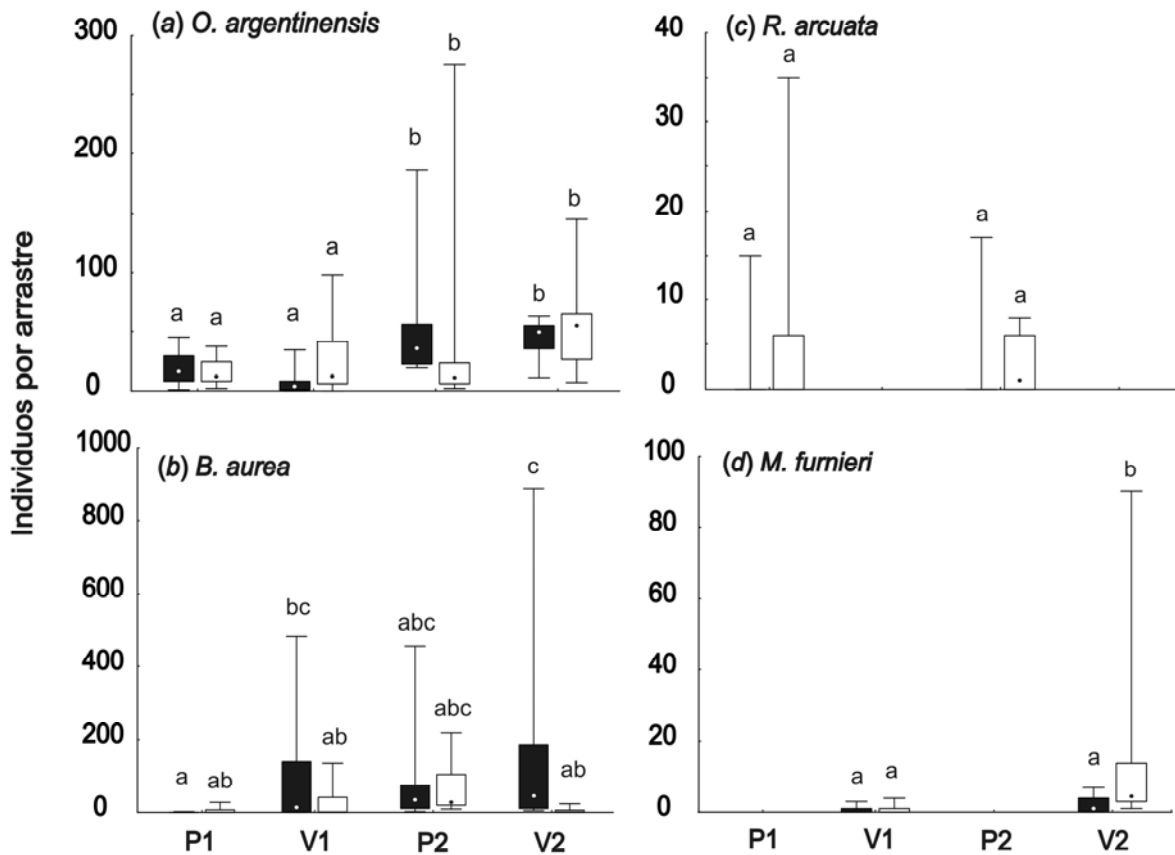


Figura I.2. Abundancia de (a) *Odontesthes argentinensis*, (b) *Brevoortia aurea*, (c) *Ramnogaster arcuata* y (d) *Micropogonias furnieri* en el canal de marisma (cajas negras) y en la planicie de marea (cajas blancas) en primavera 2005 (P1), verano 2006 (V1), primavera 2006 (P2) y verano 2007 (V2). De aquí y en adelante, los gráficos de cajas fueron construidos con los límites representando el 25^{to} y 75^{to} percentil, las líneas representan el 10^{mo} y el 90^{mo} percentil, y los círculos dentro de las cajas corresponden a las medianas de los datos. Letras diferentes indican diferencias significativas.

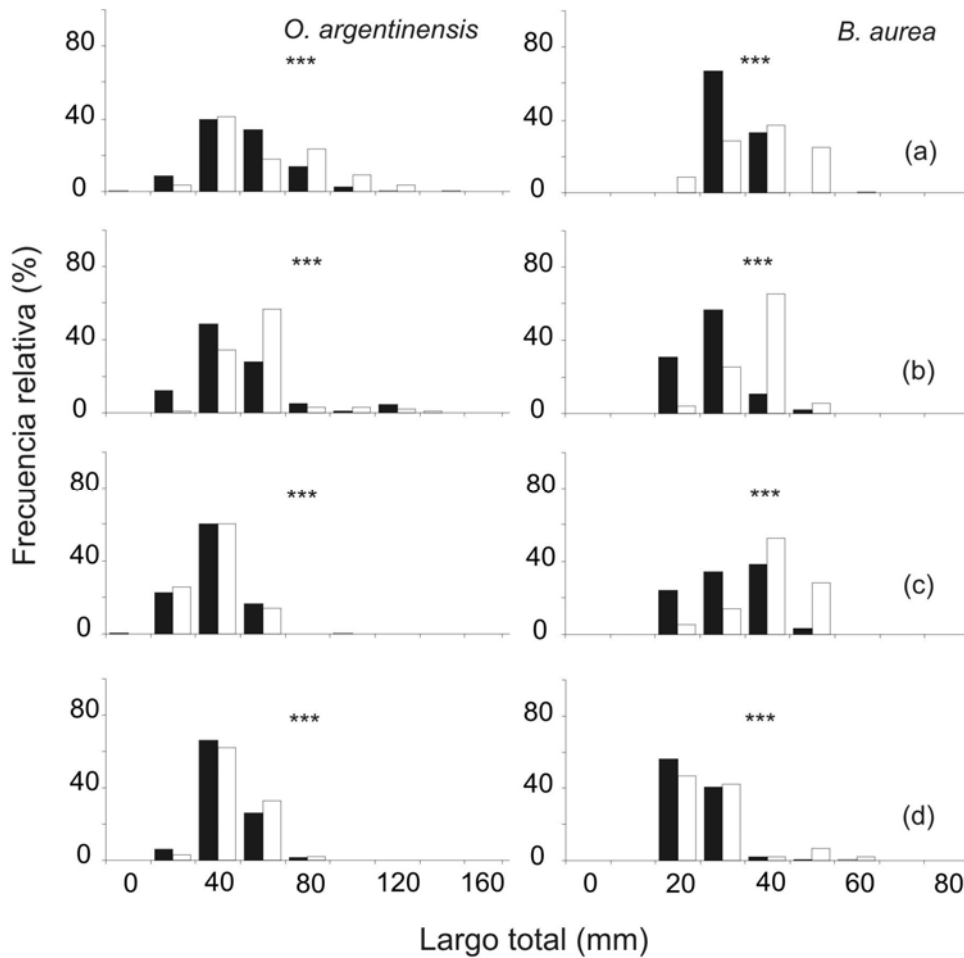


Figura I.3. Comparación de las frecuencias de distribución de tallas de *Odontesthes argentinensis* y *Brevoortia aurea* entre el canal de marsima (barras negras) y la planicie de marea (barras blancas) en (a) primavera 2005, (b) verano 2006, (c) primavera 2006 y (d) verano 2007. Los asteriscos indican diferencias significativas en la proporción de los diferentes rangos de tallas entre áreas.

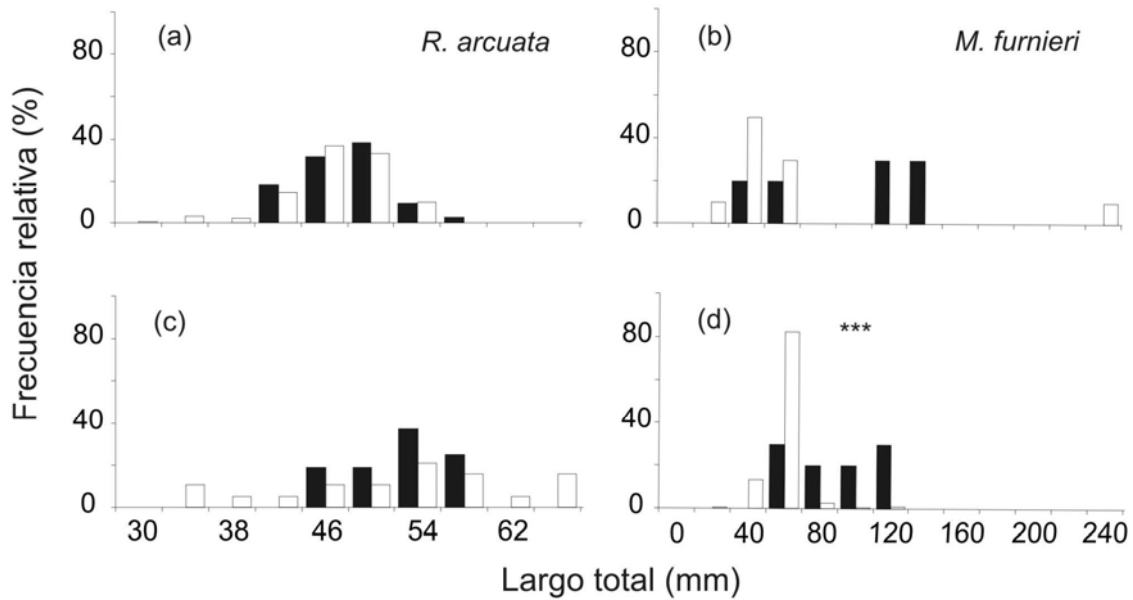


Figura I.4. Distribución de frecuencia de tallas de *Ramnogaster arcuata* y *Micropogonias furnieri* en el canal de marisma (barras negras) y la planicie de marea (barras blancas) en (a) primavera 2005, (b) verano 2006, (c) primavera 2006 y (d) verano 2007. Los asteriscos indican diferencias significativas en la proporción de los diferentes rangos de tallas entre áreas.

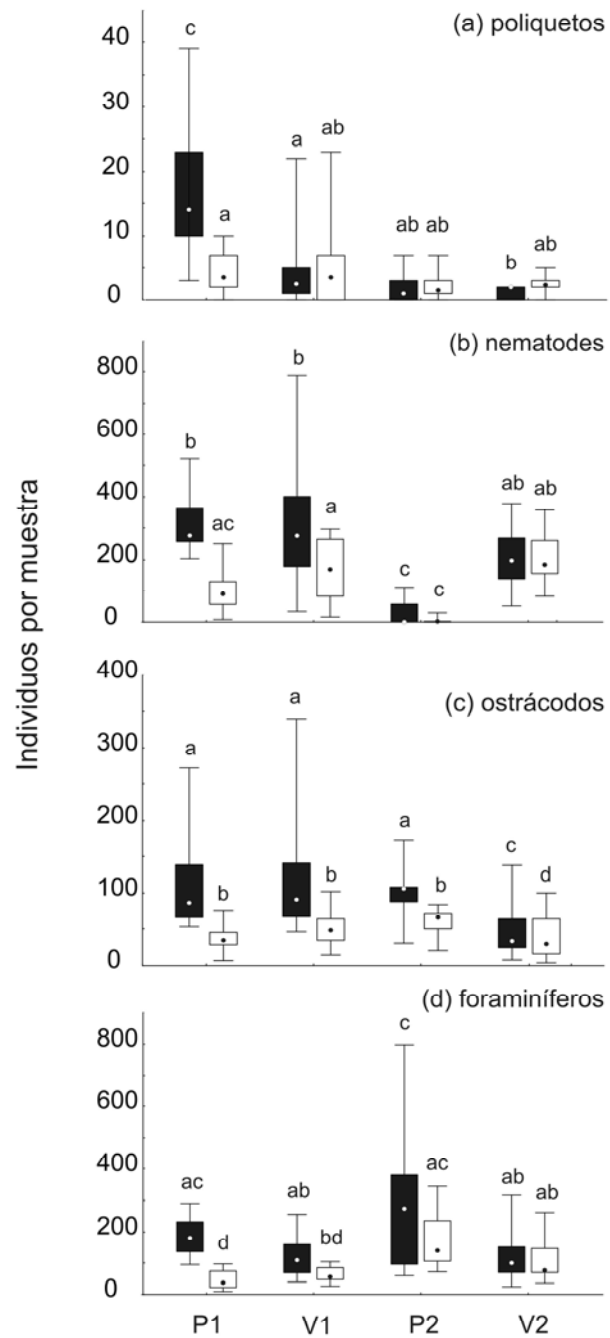


Figura I.5. Abundancia de presas bentónicas (poliquetos, nematodos, ostrácodos y foraminíferos) en el canal de marisma (cajas negras) y en la planicie de marea (cajas blancas) en primavera 2005 (P1), verano 2006 (V1), primavera 2006 (P2) y verano 2007 (V2). Letras diferentes indican diferencias significativas.

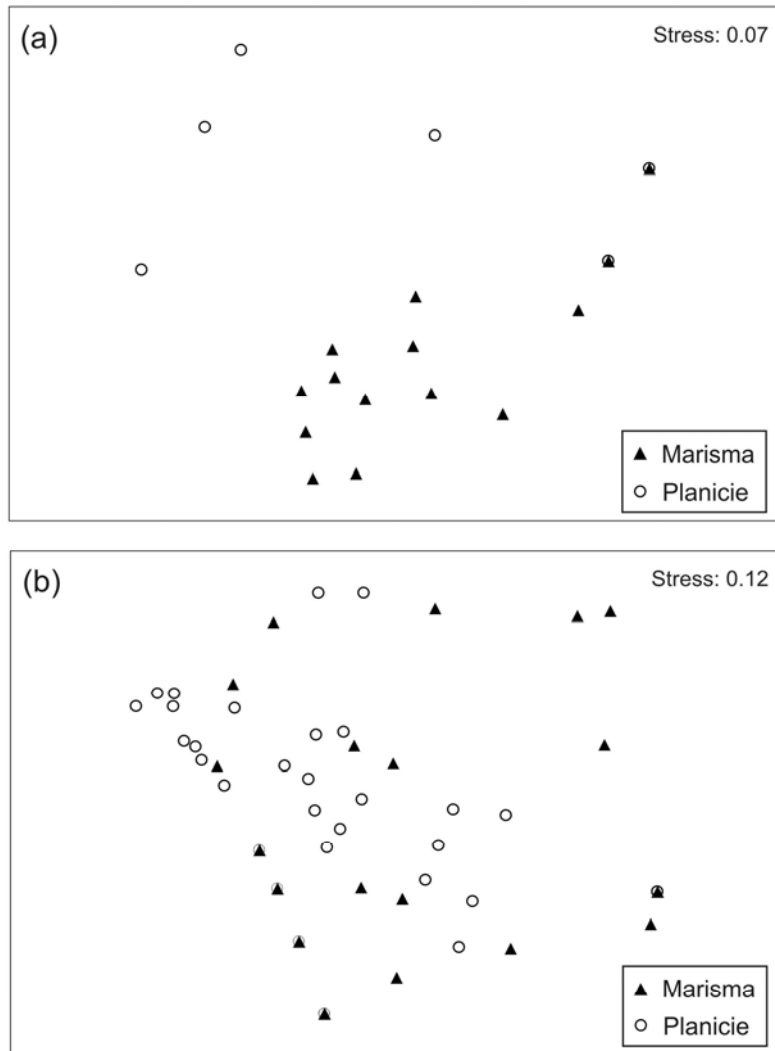


Figura I.6. Ordenamiento multidimensional no-métrico (nMDS) basado en las similitudes de Bray-Curtis sobre los datos transformados con raíz cuarta comparando la composición de la dieta de (a) *Micropogonias furnieri* y (b) *Odontesthes argentinensis* en el canal de marisma y en la planicie de marea.

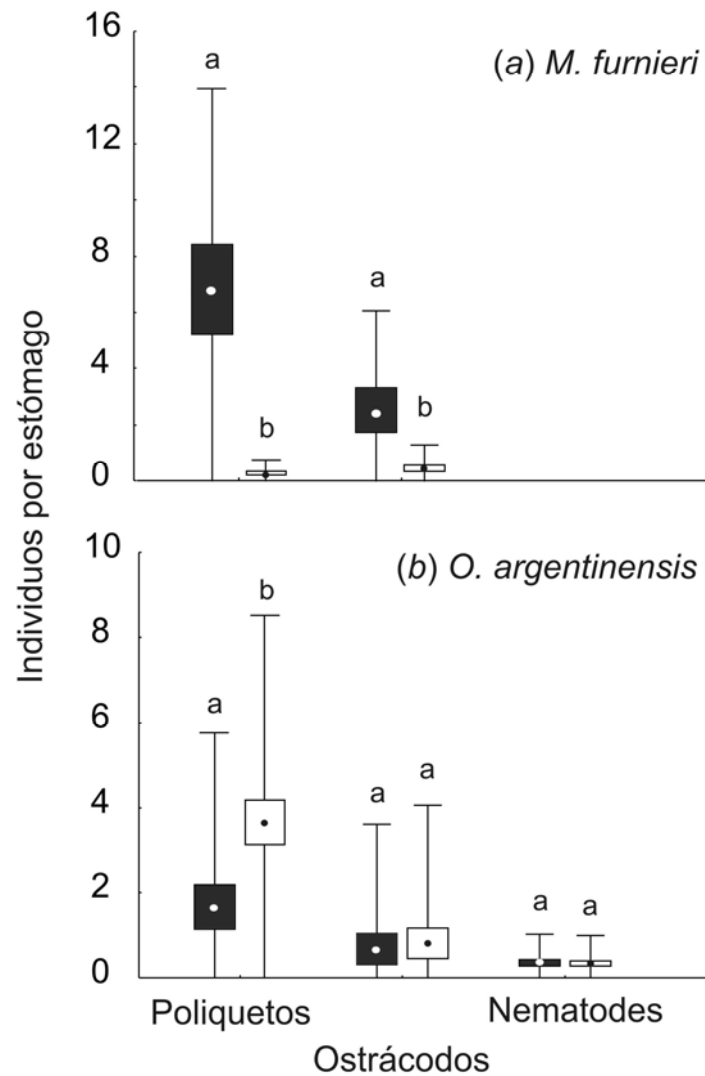


Figura I.7. Abundancia de poliquetos, ostrácodos y nematodos encontrados en los estómagos de (a) *Micropogonias furnieri* y (b) *Odontesthes argentinensis* capturados en el canal de marisma (cajas negras) y en la planicie de marea (cajas blancas). Las cajas representan la media \pm el error estándar. Letras distintas indican diferencias significativas entre áreas en la abundancia de cada ítem presa presente en los estómagos

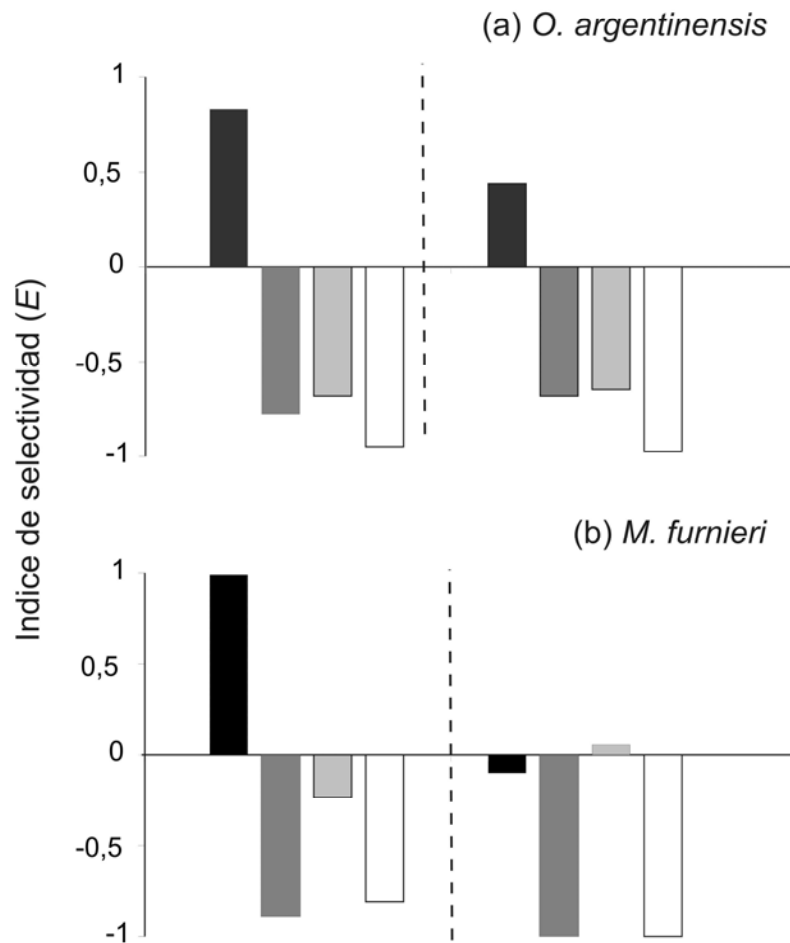


Figura I.8. Valores del Índice de selectividad de presas de *Ivlev* para peces juveniles de (a) *Odontesthes argentinensis* y (b) *Micropogonias furnieri*, colectados en el canal de marisma (izquierda) y en la planicie de marea (derecha). Las presas bentónicas son: poliquetos (barras negras), nematodos (barras gris oscuro), ostrácodos (barras gris claro) y foraminíferos (barras blancas). Valores positivos de E indican selección positiva del ítem presa, mientras que valores negativos indica selección negativa de la presa por los depredadores.

CAPITULO II

Uso de marismas frecuentemente inundadas de *Spartina alterniflora* por peces juveniles. Efectos de los factores bióticos y abióticos en los patrones de distribución.

INTRODUCCIÓN

El uso de hábitat por peces puede verse influenciado por numerosos factores (ej. Marshall y Elliott, 1998, Whitfield 1999, Cabral *et al.* 2001, Akin *et al.* 2005). A gran escala, la distribución inicial de los reclutas es ampliamente determinada por los patrones de circulación a los que se ven sujetas las larvas (Bell *et al.* 1988). A pequeña escala, los patrones de uso de hábitat pueden estar influenciados por factores abióticos como la temperatura (Peterson y Ross 1991), la salinidad (Maci y Baset 2009), el oxígeno disuelto (Cech *et al.* 1990), la turbidez del agua (Cyrus y Blaber 1987a,b), el tipo de sedimento (Lought *et al.* 1989, Díaz de Artarloa y Fabré 2003); y por factores bióticos como la abundancia de alimento (Connolly 1994, Levin 1994), la depredación (Marshall y Elliott 1998, Whitfield 1999, Akin *et al.* 2005) y la selección inicial de hábitat (Bell y Westoby 1986).

Una combinación de condiciones bióticas y abióticas, con importantes efectos sobre la selección de hábitat, que afecta las interacciones entre especies o bien entre distintos estadios de la misma especie, está dada por la presencia de estructura en el ambiente (Hines *et al.* 1987). Como se mencionó en la Introducción general de esta tesis, un claro ejemplo de ambientes donde la presencia de estructura cobra gran importancia son las áreas estuariales intermareales vegetadas, como las marismas. Estos ambientes, al estar expuestos a condiciones terrestres y marinas, se caracterizan por amplias fluctuaciones de los factores físicos y químicos (Raffaelli y Hawkins 1996), las cuales a su vez tienen importantes efectos sobre la estructura de las comunidades (Valiela 1995). Las variaciones en los parámetros bióticos y abióticos, tanto espacial como temporalmente, a los que se encuentran expuestas estas áreas, debido al efecto de los ciclos de mareas diarios, estacionales o anuales, pueden tener importantes efectos en el uso de hábitat de los peces (Rountree y Able 2007). Como se mencionó en el capítulo anterior, las marismas presentan

valiosas funciones ecológicas, como una mayor supervivencia de especies con ciclos de vida complejos, que se ve incrementada mediante la disminución de la depredación (Heck y Thoman 1984, Beck *et al.* 2001, Minello *et al.* 2003) y la mayor disponibilidad de alimento (Kneib 1997, Lafaille *et al.* 2002) en comparación con áreas no vegetadas. La importancia de estas funciones depende, en gran medida, de los patrones espaciales y temporales del uso de hábitat de los peces juveniles y de las condiciones ambientales en las marismas en comparación con el resto de los ambientes (Rountree y Able 2007).

Numerosos estudios muestran que la presencia de vegetación sumergida afecta el uso de hábitat por peces (Levin *et al.* 1997, Warfe y Barmuta 2004). Los efectos pueden ser directos a través, por ejemplo, de la provisión de refugio, o indirectos, aumentando la disponibilidad de alimento, o modificando características ambientales (ej. penetrabilidad del sedimento, granulometría) que a su vez pueden modificar la accesibilidad a las presas. Muchos trabajos se han encargado de evaluar cuáles son los factores bióticos (ej. Cross y Stiven 1997, Hollingsworth y Connolly 2006, Vinagre y Cabral 2008) o abióticos (ej. Rakocinski *et al.* 1992, Rozas 1995) que explican por qué las marismas son, en líneas generales, preferidas por los peces respecto de las áreas adyacentes desprovistas de vegetación. Sin embargo, pocos estudios han evaluado cómo los factores bióticos y abióticos en conjunto, pueden afectar el uso de marismas por peces (Vinagre *et al.* 2009). Esto último permitiría un mayor entendimiento del funcionamiento del ecosistema, y a su vez proveería una importante base sobre la cual crear planes de manejo y conservación para estos ambientes.

Los resultados del capítulo anterior mostraron que las marismas de *S. densiflora* constituyen importantes áreas de alimentación y refugio para distintas especies de peces juveniles, aún cuando el acceso de los individuos se ve restringido a los canales de marisma y por períodos de tiempo cortos. Otro tipo de marismas que abundan en las

costas de los estuarios del Atlántico Sudoccidental son aquellas dominadas por *Spartina alterniflora* (Issach *et al.* 2006). A diferencia de las marismas de *S. densiflora*, estas son inundadas regularmente por la acción de las mareas (Issach *et al.* 2006) y la inundación afecta a todo el ambiente vegetado.

En este contexto surge el el objetivo de este capítulo que fue evaluar el patrón distribución espacio-temporal de peces juveniles en marismas de *S. alterniflora* y los posibles factores bióticos y ambientales que podrían afectarlo la. Por tal motivo, se comparó la abundancia y distribución de tallas de peces, así como la abundancia de presas (macrofauna, meiofauna y zooplancton), y de diversas variables ambientales entre áreas vegetadas (marisma) y no vegetadas (planicie de marea). Mediante técnicas de análisis multivariado (BIOENV, RELATE), se identificaron los factores bióticos y ambientales que explicaron los patrones de distribución de los peces juveniles en la marisma y en la planicie de marea.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Los muestreos correspondientes a este capítulo de tesis se llevaron a cabo en las marismas de Villa del Mar (38° 52' S, 62° 06' O), ubicadas a 15 km al sudeste del Puerto de Ingeniero White (Bahía Blanca, Argentina). La recolección de las muestras se realizó en la parte baja de la marisma, donde la especie dominante es *S. alterniflora*.

Variabilidad espacial y temporal en la abundancia de peces

Para evaluar diferencias en la abundancia de peces entre áreas vegetadas y no vegetadas (de aquí en más, marisma y planicie de marea respectivamente) y entre estaciones del año, se colectaron peces utilizando una red de playa. Esta red fue arrastrada 50 m paralela a la línea de costa en cada una de las áreas anteriormente nombradas de

manera estacional durante un año. Debido a que las plantas de *S. alterniflora* presentan baja altura y también baja densidad de tallos (266 tallos m⁻²) (Addino, com pers.), los arrastres en la marisma no presentaron mayor dificultad que los realizados en la planicie de marea. Los individuos capturados con la red fueron colocados en cajas refrigeradas y trasladados al laboratorio donde, posteriormente, se procedió a su identificación, cuantificación y a la medición del largo total de los mismos (precisión: 0,01 mm). Los arrastres se realizaron aproximadamente 1 hora después de la hora estimada para la marea alta, cuando los dos ambientes a comparar se encontraban simultáneamente inundados y con niveles similares de inundación. Los muestreos se realizaron durante días sucesivos y cada día fue considerado como réplica. Se realizaron de 3 a 5 arrastres por día en la marisma y en la planicie de marea, los cuales fueron promediados para constituir una réplica más representativa de cada uno de los días muestreados.

La única especie colectada en abundancias suficientes para realizar comparaciones estacionales entre la marisma y la planicie de marea fue el pejerrey *Odontesthes argentinensis*. Las demás especies se colectaron en muy bajas abundancias durante el otoño, el invierno y la primavera, por lo que sólo se realizaron comparaciones estadísticas para el verano. Se exploraron diferencias en la composición del ensamble de peces colectados durante el verano entre la marisma y la planicie mediante un análisis multivariado de ordenamiento multidimensional no-métrico (nMDS) usando las similitudes de Bray-Curtis sobre los datos transformados con raíz cuarta (Clarke y Warwick 2001). Luego, la significancia de las diferencias se analizó con una prueba ANOSIM de una vía (Clarke y Warwick 2001). En caso de detectarse diferencias, se realizó un análisis SIMPER con el objetivo de identificar aquellas especies que mayor contribución hicieron a la diferenciación entre áreas. Las especies que contribuyeron al menos con el 10 % a la disimilitud entre la marisma y la planicie de marea, fueron consideradas importantes

diferenciadoras entre áreas (ej. Bulleri *et al.* 2005). Diferencias en la abundancia de cada una de estas especies de peces entre la marisma y la planicie de marea fueron evaluadas con tests de t_c (Zar 1999). Cuando los supuestos de la estadística paramétrica no pudieron ser cumplidos y no había transformaciones posibles, se utilizaron tests de Mann-Whitney (Conover 1980). En estos casos, también se evaluaron diferencias entre las varianzas con una prueba F (Zar 1999). En el caso del pejerrey se comparó la abundancias de esta especie entre áreas y estaciones del año con un ANOVA de dos vías tipo III para datos desbalanceados, debido a que el número de arrastres realizados en cada estación fue diferente como consecuencia de las condiciones climáticas. Se utilizó un test de Tukey para los contrastes *a posteriori* (Zar 1999).

Se comparó la distribución de tallas de la corvina rubia *Micropogonias furnieri* y de la saraca *Brevoortia aurea* en verano, y de *O. argentinensis* en otoño, invierno y primavera, entre la marisma y la planicie con una prueba de Kolmogorov-Smirnov (Zar 1999). El test no se realizó para la saraquta *Ramnogaster arcuata* ni para *O. argentinensis* en verano, debido a la baja abundancia de individuos encontrada en ambas áreas en el caso de *R. arcuata* y en la planicie de marea en el caso del *O. argentinensis*.

Variación espacial en la abundancia de alimento para peces.

Una de las principales funciones que se le adjudican a los ambientes de marismas es su rol como áreas de alimentación para numerosas especies de peces (ej. Kneib 1997, Lafaille *et al.* 2002, Hollingsworth y Connolly 2006). Para evaluar si existen diferencias en la disponibilidad de alimento para los peces, durante el verano 2007, se realizaron muestreos de bentos (macro y meiofauna) y de zooplancton en la marisma y en la planicie de marea

Disponibilidad de presas bentónicas

En cuanto a la macrofauna, se extrajeron al azar 7 muestras de sedimento (10 cm de diámetro y 10 cm de profundidad) en la marisma y en la planicie de marea. Las muestras fueron tamizadas a través de una malla de 500 μm , y los organismos retenidos fueron identificados y cuantificados bajo lupa binocular (aumento 10X). También para la meiofauna se extrajeron 7 muestras de sedimento en ambas áreas ($n = 7$; 10 cm de diámetro y 3 cm de profundidad). Las muestras fueron tamizadas con un tamiz de 62 μm de malla. De cada muestra, se tomó una submuestra que fue teñida con rosa de Bengala. Los individuos presentes en las submuestras fueron identificados, clasificados en grandes grupos y contados bajo lupa binocular (40 X).

Las diferencias en la composición de los distintos grupos de la macrofauna y de la meiofauna entre la marisma y la planicie de marea se exploraron con un análisis multivariado de ordenamiento multidimensional no-métrico (nMDS) usando las similitudes de Bray-Curtis sobre los datos transformados con raíz cuarta (Clarke y Warwick 2001). La significancia de las diferencias se analizó con una prueba ANOSIM (Clarke y Warwick 2001) y en caso de detectarse diferencias, se realizó posteriormente una prueba SIMPER. Las abundancias de las especies identificadas con la prueba de SIMPER como importantes contribuyentes a las disimilitudes entre áreas fueron comparadas posteriormente con un test de t_c (Zar 1999).

Disponibilidad de presas planctónicas

Para evaluar diferencias en la abundancia de organismos del zooplancton entre la marisma y la planicie de marea, se colectaron muestras de plancton ($n = 7$) en ambas áreas, con una red de zooplancton de 65 μm de malla, que fue arrastrada 30 m paralela a la línea de costa. Al igual que en el caso del muestreo de peces, la toma de muestras fue realizada en días sucesivos y los días fueron utilizados como réplicas. Las muestras fueron fijadas en

una solución de formol al 4% para su posterior análisis y posteriormente, en el laboratorio, fueron examinadas en una cámara Bogorov (10 x 10 cm) de 5 ml de capacidad bajo lupa estereoscópica (aumento 4X). En aquellos casos en los que la densidad de organismos en la muestra fue muy alta, y para lograr una mejor cuantificación, se extrajeron alícuotas ($n = 3$, volumen = 5 ml) y los especímenes fueron identificados y contados en la cámara. Se realizó un promedio con los datos de las 3 submuestras y se extrapoló al volumen total de muestra colectada. Al igual que en el caso de los peces y de la macro y meiofauna, las diferencias en la composición del zooplancton se compararon entre áreas utilizando análisis multivariado sobre los datos (ANOSIM, Clarke y Warwick 2001).

Variables ambientales

Como se mencionó en la Introducción del presente capítulo, los factores abióticos pueden afectar los patrones de distribución de los peces. Por tal motivo, se realizaron mediciones de distintas variables físicas y químicas del sedimento y de la columna de agua para evaluar si éstas difieren entre la marisma y la planicie de marea. La toma de muestras y las mediciones *in situ* se realizaron durante el verano. Las variables medidas fueron, en el caso del sedimento, distribución del tamaño de partículas (granulometría) y penetrabilidad y en el caso de la columna de agua, se realizaron mediciones turbidez, clorofila *a* in vivo y materia orgánica particulada (MOP). La penetrabilidad ($n = 7$) fue medida con un penetrómetro de mano, y se calculó como la presión (kg cm^{-2}) necesaria para introducir un pistón en el sedimento hasta una profundidad estándar (siguiendo a Brown y McLachaln 1990). Para el análisis de la distribución del tamaño de partículas se tomaron muestras de sedimento ($n = 7$; 3 cm de diámetro y 10 cm de espesor) en cada área y la granulometría del sedimento fue determinada por tamizado y sedimentación siguiendo la metodología de Carver (1971). Este procedimiento consiste en el tamizado de la muestra a través de una serie de tamices con seis tamaños de apertura diferentes desde 2000 a 62 μm , el posterior

secado de cada una de las fracciones en estufa a 72 °C durante 48 hs, y finalmente el pesado de las mismas en balanza analítica (precisión: 0,0001 g). En el caso de las variables medidas en la columna de agua, la toma de muestras se realizó aproximadamente una hora después de la hora prevista por tabla para la marea alta. Para la determinación de la turbidez del agua y de clorofila *a* in vivo se colectaron muestras ($n = 7$) en cada una de las áreas de estudio y para la medición de ambas variables se utilizó un fluorómetro de mano marca Aquafluor (Turner Design, Modelo 8000-01: rango de detección: turbidez 0,5 - 150 NTU; rango de detección: clorofila, 0,05–300 $\mu\text{g chl } a \text{ l}^{-1}$). Para la determinación del contenido MOP se tomaron muestras de agua ($n = 7$, volumen 500 ml) colectadas a 50 cm de profundidad y 50 cm por encima del sedimento. En el laboratorio las muestras fueron filtradas a través de un filtro Whatman GF/C) previamente incinerado por 2 horas a 500°C. Los filtros con las muestras fueron secados a 60°C hasta peso constante, pesados, incinerados a 500°C por 6 horas, y pesados nuevamente. El contenido de MOP fue medido como peso seco libre de cenizas (Crisp 1971). Las muestras de agua colectadas tanto para la determinación de la turbidez, como de la clorofila *a* y de MOP fueron tomadas los mismos días que se realizó el muestreo de peces. Se tomaron de 3 a 5 réplicas por día las cuales fueron promediadas, considerando los días como réplicas. Se evaluaron diferencias en las distintas variables medidas en sedimento y en la columna de agua entre la marisma y la planicie de marea utilizando tests de t_c (Zar 1999).

Relación entre el ensamble de peces, la disponibilidad de alimento y las variables ambientales

Para evaluar si la composición del ensamble de peces se relaciona con la composición de la comunidad de presas del bentos y del zooplancton, se utilizó el análisis multivariado RELATE (Primer 5.0). Esta rutina se basa en la construcción de dos matrices (en este caso, una correspondiente al ensamble de peces y otra a las distintas presas), y

mide el grado de relación entre las matrices a través del cálculo del coeficiente de Spearman (ρ) y la significancia de dicho coeficiente (Clarke y Warwick 2001). Se construyeron matrices de similitud del ensamble de peces para la marisma y para la planicie de marea por separado y se relacionaron con los distintos tipos de presas (bentónicas y zooplanctónicas). Se utilizó la similitud de Bray Curtis sobre los datos transformados con raíz cuarta para la construcción de las matrices de similitud.

Para determinar si existe relación entre la composición del ensamble de peces y las variables abióticas, se utilizó el análisis multivariado BIOENV (Primer 5.0). Esta prueba multivariada determina la combinación de variables que conforma el patrón abiótico de mayor ajuste a la ordenación biótica a través, también, del coeficiente de correlación de Spearman entre las dos ordenaciones (Clarke y Warwick 2001). Las matrices de peces se construyeron al igual que en el caso de la rutina RELATE utilizando la similitud de Bray Curtis sobre los datos transformados, mientras que para la construcción de las matrices de las variables abióticas se utilizaron las distancias euclidianas, debido a las distintas unidades en las que se presentan los datos (Clarke y Warwick 2001).

RESULTADOS

Variabilidad espacial y temporal en la abundancia de peces.

Se identificaron 4 especies de peces tanto en la marisma como en la planicie de marea: el pejerrey *Odontesthes argentinensis*, la saraca *Brevoortia aurea*, la corvina rubia *Micropogonias furnieri* y la saraquta *Ramnogaster arcuata*.

Se observaron claras diferencias en la composición del ensamble de peces entre la marisma y la planicie de marea (ANOSIM: $R = 0,26$, $p < 0,05$; Fig. II.1). Las cuatro especies, *O. argentinensis* (24,18 %), *M. furnieri* (36,47 %), *B. aurea* (20,83 %), y *R. arcuata* (18,51 %) contribuyeron a las diferencias (32,1 %). La abundancia de *O.*

argentinensis fue diferente entre áreas y entre estaciones (Tabla II.1). Esta especie fue más abundante en la marisma que en la planicie de marea (test de Tukey, $P < 0,05$; Fig. II.2) y, a su vez, la cantidad de individuos en primavera fue mayor que en verano (test de Tukey, $p < 0,05$; Fig. II.2). La abundancia de *B. aurea* fue mayor en la marisma respecto de la planicie de marea ($t_c = 2,27$, $gl = 12$, $p < 0,05$; Fig. II.3a), mientras que no se observaron diferencias en las abundancias de *R. arcuata* ($t_c = 0,09$, $gl = 12$, $p > 0,9$; Fig. II.3b) ni de *M. furnieri* ($Z = 0,83$, $gl = 12$, $p > 0,4$; Fig. II.3c). Las varianzas para la abundancia de esta especie fueron diferentes entre áreas ($F = 44,08$, $gl = 12$, $p < 0,0001$) siendo casi 3 veces mayor la varianza en la marisma que en la planicie de marea.

La distribución de tallas de *O. argentinensis* mostró diferencias entre la marisma y la planicie de marea en otoño ($D_{max} = 0,05$, $p < 0,01$) y primavera ($D_{max} = 0,03$, $p < 0,001$). En otoño, se observó que los individuos de tallas < 70 mm fueron más abundantes en la marisma mientras que los individuos tallas entre 70 y 100 mm fueron más abundantes en la planicie de marea (Fig. II.4a). Se observaron individuos mayores a 100 mm sólo en la marisma, aunque en muy baja proporción. En primavera, también se observó el patrón general descrito para el otoño, con una mayor proporción de tallas pequeñas, en este caso < 80 mm, en la marisma y el patrón inverso a partir de esta talla, con una proporción mayor de individuos de tallas > 80 mm en la planicie de marea (Fig. II.4c). No se observaron diferencias en la distribución de *O. argentinensis* en invierno entre áreas ($D_{max} = 0,25$, $p > 0,1$; Fig. II.4b) Para *B. aurea*, la distribución de tallas también fue diferente entre áreas ($D_{max} = 0,01$, $p < 0,001$), observándose una mayor proporción de tallas pequeñas en la marisma, patrón que se invirtió a partir de los 60 mm, donde la proporción de individuos de esa talla y de tallas mayores fueron más abundantes en la planicie de marea (Fig. II.5a).

No se observaron diferencias en las proporciones de tallas de *M. furnieri* entre la marisma y la planicie de marea ($D_{max} = 0,04$, $p > 0,1$; Fig. II.5b).

Variación espacial en la abundancia de alimento para peces

Disponibilidad de presas bentónicas

En las muestras de macrofauna se identificaron dos especies de poliquetos (*Laeonereis acuta* y *Capitella capitata*), una de gasterópodos (*Heleobia australis*), y organismos del Phylum Priapulida sin identificar. Se observaron diferencias en la composición de la macrofauna entre la marisma y la planicie de marea (ANOSIM: $R = 0,52$, $p < 0,001$; Fig. II.6). *Laeonereis acuta* (15,70 %) y *H. australis* (83,03 %) fueron las dos especies de la macrofauna que mayor contribución hicieron a las diferencias entre áreas (55,78 %). La abundancia de *L. acuta* fue mayor en la marisma ($t_c = 3,35$, $gl = 12$, $p < 0,01$; Fig. II.7a), mientras que *H. australis* fue más abundante en la planicie de marea ($t_c = 3,56$, $gl = 12$, $p < 0,01$; Fig. II.7b).

La meiofauna estuvo compuesta por nematodos, ostrácodos, foraminíferos y copépodos, con diferencias entre la marisma y la planicie de marea (ANOSIM: $R = 0,73$, $p < 0,05$; Fig. II.8). La prueba de SIMPER realizada posteriormente mostró que todos los grupos de la meiofauna contribuyeron a las diferencias entre áreas (foraminíferos, 36,75 %; nematodos, 25,79 %; copépodos 19,03 %; ostrácodos, 19,02 %). Las abundancias de todos los grupos de la meiofauna fueron mayores en la planicie de marea respecto de la marisma (nematodos, $t_c = 4,58$; $gl = 12$, $p < 0,001$; ostrácodos, $t_c = 3,75$; $gl = 6,21$, $p < 0,01$; foraminíferos $t_c = 4,72$; $gl = 12$, $p < 0,001$; copépodos, $t_c = 3,54$; $gl = 6,07$, $p < 0,05$; Fig. II.9a-d).

Disponibilidad de presas planctónicas

Para una mejor comparación de la composición de la comunidad, los organismos del zooplancton fueron agrupados en: larvas nauplii, larvas de poliquetos, larvas de gasterópodos, cladóceros, copépodos, ostrácodos y foraminíferos. No se observaron diferencias en la composición del zooplancton entre la marisma y la planicie de marea (ANOSIM: $R = 0,04, p > 0,2$; Fig. II.10)

Variables ambientales

El sedimento presentó mayor penetrabilidad en la planicie de marea ($t_c = 2,76, gl = 6,32, p < 0,05$; Tabla II.2) que en la marisma. El análisis de distribución de tamaño de partículas mostró diferencias para las fracciones de $1000 \mu\text{m}$ (arenas gruesas) y $< 62 \mu\text{m}$ (limo y arcilla). La proporción de ambas fracciones fue mayor en la planicie de marea (fracción $1000 \mu\text{m}$, $t_c = 2,23, gl = 12, p < 0,05$; fracción menor a $62 \mu\text{m}$, $t_c = 6,33, gl = 12, p < 0,001$; Tabla II.2), si bien la cantidad de partículas en la fracción de $1000 \mu\text{m}$ fue baja en ambas áreas. No se observaron diferencias en la proporción de granos de las fracciones de $2000 \mu\text{m}$ ($t_c = 2,09, gl = 12, p > 0,05$), $500 \mu\text{m}$ ($t_c = 0,64, gl = 12, p > 0,5$), $250 \mu\text{m}$ ($t_c = 0,11, gl = 12, p > 0,9$), $125 \mu\text{m}$ ($t_c = 1,05, gl = 12, p > 0,3$) y $62 \mu\text{m}$ ($t_c = 1,76, gl = 12, p > 0,1$) entre la marisma y la planicie de marea (Tabla II.2). Tampoco se observaron diferencias en la turbidez del agua ($t_c = 1,19, gl = 7,70, p > 0,2$; Tabla II.2), en el porcentaje de MOP ($t_c = 0,03, gl = 12, p > 0,9$; Tabla II.2) ni en la concentración de clorofila *a* in vivo entre la marisma y la planicie de marea ($t_c = 1,53, gl = 12, p > 0,1$; Tabla II.2).

Relación entre el ensamble de peces, la disponibilidad de alimento y las variables ambientales

La composición del ensamble de peces se correlacionó positivamente con la composición de la macrofauna y de la meiofauna en la marisma ($\rho = 0,48, p < 0,05$). Sin embargo, no se observó correlación entre los peces y el bentos en la planicie de marea ($\rho = 0,34, p > 0,05$). En el caso del zooplancton, no se observó correlación con el ensamble de peces para ninguna de las dos áreas (marisma, $\rho = -0,25, p > 0,05$; planicie de marea, $\rho = 0,21, p > 0,05$).

Respecto a las variables abióticas, la concentración de MOP y la penetrabilidad del sedimento fueron las variables que en mayor medida explicaron la composición del ensamble de peces, tanto en la marisma (BIOENV, $\rho = 0,75$), como en la planicie de marea ($\rho = 0,62$).

DISCUSIÓN

Los resultados de este capítulo mostraron que la composición del ensamble de peces de la marisma y de la planicie de marea es diferente. Todas las especies de peces colectadas en el área de estudio contribuyeron significativamente a las diferencias entre áreas. La abundancia del *O. argentinensis* y de *B. aurea* fue mayor en la marisma donde también se registró una mayor proporción de tallas pequeñas para ambas especies. Si bien *M. furnieri* no mostró diferencias en la abundancia entre áreas, las varianzas fueron mayores en la marisma. La composición de la comunidad de presas bentónicas fue diferente entre áreas, mientras que la comunidad de presas zooplanctónica no mostró diferencias entre la marisma y la planicie de marea. El ensamble de peces en la marisma se correlacionó positivamente con la composición de la comunidad bentónica, con la MOP y con la penetrabilidad del sedimento. En la planicie de marea, el ensamble de peces sólo se

correlacionó con las variables abióticas, específicamente con la MOP y la penetrabilidad del sedimento, las mismas variables ambientales con las que se correlacionó en la marisma.

Los ambientes estuariales se reconocen como áreas de refugio para numerosas especies de peces juveniles (Paterson y Whitfield 2000). Los resultados de este capítulo mostraron que *B. aurea* y *O. argentinensis* presentaron una mayor proporción de tallas pequeñas en la marisma. Como se mencionó en el capítulo I, se sabe que las tallas pequeñas son más susceptibles a la depredación (Beck *et al.* 2001). Numerosos estudios han mostrado que los ambientes vegetados brindan mayor refugio contra los depredadores respecto de las áreas adyacentes desprovistas de vegetación (Orth y van Montfrans 1980, Rozas y Zimmerman 2000, Platell y Freewater 2009), ya que la presencia de estructura vegetal aumenta la heterogeneidad del sistema y disminuye la capacidad de detección de presas por los depredadores, así como su eficiencia de captura y manipulación (Holbrook y Schmitt 1988, Sih *et al.* 1992). Si bien los ambientes intermareales son utilizados por peces juveniles para proveerse de refugio, dentro del intermareal, la mayor complejidad de las zonas vegetadas aumentarían el grado de refugio respecto de las áreas adyacentes desprovistas de vegetación, hecho que podría explicar la mayor proporción de tallas pequeñas de *B. aurea* y *O. argentinensis* que hicieron uso de la marisma, respecto de la planicie de marea. En el capítulo III se evalúa si los patrones de distribución de las distintas especies de peces juveniles que hacen uso de la marisma de *S. alterniflora* se relacionan específicamente con la estructura aérea de la planta.

Sumado a la provisión de refugio, otra de las funciones que se le reconocen a las marismas es su rol como áreas de alimentación, debido a la gran abundancia de organismos invertebrados que suelen presentar respecto de los ambientes desprovistos de vegetación (ej. Kneib 1997, Lafaille *et al.* 2002, Hollingsworth y Connolly 2006). Sin embargo, la mayoría de los estudios se han realizado sobre los organismos del bentos (ej. Jackson 1985,

da Cunha Lana y Guiss 1992) mientras que para el zooplancton, los pocos estudios realizados en estos ambientes, se han dedicado a evaluar diferencias estacionales en la abundancia de las comunidades zooplanctónicas dentro de la marisma y no entre áreas con y sin vegetación (ej. Houser y Allen 1996, Brucet *et al.* 2005). La composición de las comunidades del zooplancton no mostró diferencias entre áreas, lo que indicaría que ambos ambientes, en términos de abundancia de zooplancton, ofrecen las mismas posibilidades de alimentación. *Brevoortia aurea* y *R. arcuata*, son especies planctívoras (Giangiobe y Sánchez 1993, Cousseau *et al.* 2001), mientras que, si bien *O. argentinensis* es una especie con un amplio espectro trófico, estudios previos muestran que las tallas < 80 mm consumen principalmente organismos del zooplancton (Martinetto *et al.* 2005). *Odontesthes argentinensis* y *B. aurea* fueron más abundantes en la marisma, mientras que *R. arcuata* no mostró diferencias entre áreas. Sin embargo, la falta de correlación entre el ensamble de peces y la comunidad zooplanctónica, indicaría que la preferencia de la marisma por estas dos especies no estaría relacionada con la abundancia de alimento, reforzando la hipótesis planteada en el párrafo anterior, en donde se propone que la mayor abundancia de *O. argentinensis* y *B. aurea* estaría relacionada con la mayor provision de refugio que brindaría la marisma respecto de la planicie de marea.

Odontesthes argentinensis (> 80 mm) y *M. furnieri* son las dos especies de peces bentívoras que hicieron uso tanto de la marisma como de la planicie de marea. Como se mencionó en el párrafo anterior, la abundancia de *O. argentinensis* fue mayor en la marisma que en la planicie de marea mientras que, si bien no se observaron diferencias en la abundancia de *M. furnieri* entre áreas, las varianzas para esta especie fueron mayores en la marisma. La disponibilidad de presas bentónicas (macrofauna y meiofauna) para los peces bentívoros fue diferente entre la marisma y la planicie de marea. Todos los organismos meiofaunales y *H. australis*, perteneciente a la macrofauna, fueron más

abundantes en la planicie de marea, mientras que el *L. acuta*, que constituye el principal ítem presa de ambas especies de peces (capítulos I y IV), fue más abundante en la marisma. Al igual que para *O. argentinensis* (ver párrafo anterior), la mayor provisión de refugio que brindan las áreas vegetadas podrían explicar las altas varianzas en la abundancia de *M. furnieri* en la marisma, pero también los patrones de distribución de ambas especies podrían estar relacionados con la mayor abundancia de *L. acuta* en la marisma. La correlación observada entre el ensamble de peces y el bentos en la marisma podría ser una evidencia del rol de estos ambientes como áreas de alimentación para estas dos especies de peces juveniles. Si bien se sabe que, en general, la presencia de vegetación interfiere en las interacciones predador-presa, disminuyendo la eficiencia de forrajeo (Holbrook y Schmitt 1988, Sih *et al.* 1992), y en consecuencia esto podría afectar la eficiencia en la alimentación de los peces, el beneficio de alimentarse en un ambiente con una mayor abundancia de presas, que a su vez brinda refugio contra los predadores, podría superar el costo de un mayor requerimiento de tiempo para la detección, consumo y manipulación de las mismas, y podría explicar los resultados observados.

Además de la disponibilidad de refugio y alimento, los factores ambientales pueden afectar los patrones de distribución y uso de hábitat de los peces en las marismas (Cyrus y Blaber 1987a,b, Lought *et al.* 1989). Tanto en la marisma como en la planicie de marea, las variables ambientales que mayor grado de correlación mostraron con el ensamble de peces fueron la penetrabilidad del sedimento y la materia orgánica particulada (MOP). La penetrabilidad del sedimento fue mayor en la planicie de marea, resultado que concuerda con el análisis granulométrico, donde se observó una mayor proporción de granos pequeños. Si bien la accesibilidad de los peces a las presas bentónicas sería más fácil en la planicie de marea, en general, ambas áreas se caracterizaron por presentar una gran abundancia de granos finos, asociado esto a una alta penetrabilidad del sedimento, lo que

podría explicar por qué, aun cuando la penetrabilidad fue diferente entre áreas, el ensamble de peces se correlacionó positivamente con esta variable en ambos ambientes. Como se mencionó en el capítulo anterior, los predadores táctiles (Chao y Musick 1977) seleccionan hábitats donde la penetrabilidad del sedimento es alta ya sea para penetrar más profundamente el sustrato y por ende tener mayor acceso a sus presas o bien para minimizar los costos de forrajeo (Mouritsen y Jensen 1992). De hecho, este patrón fue observado en el capítulo I, donde los resultados mostraron que *M. furnieri* consumió más poliquetos en el canal de marisma, donde el sedimento presenta mayor penetrabilidad debido a la presencia de cuevas de *Neohelice granulata*. La penetrabilidad del sedimento tendría un papel importante en la eficiencia de forrajeo de los peces sobre los organismos bentónicos en las marismas de *S. alterniflora*, lo que podría explicar por qué, aun siendo diferente entre la marisma y la planicie de marea, esta variable se correlacionó positivamente con el ensamble de peces en ambas áreas.

La MOP fue la otra variable ambiental que mostró correlación con el ensamble de peces tanto en la marisma como en la planicie de marea. Las fuentes de MOP en la columna de agua pueden tener distintos orígenes: detritos vegetales producidos por *S. alterniflora* (Odum *et al.* 1979), o heces de macroinvertebrados como *N. granulata* (Méndez Casariego, com. pers.), o de peces (Haertel-Borer *et al.* 2004). La concentración de materia orgánica particulada es utilizada como un indicador de la disponibilidad de alimento en la columna de agua (Martinetto *et al.* 2007a). Sin embargo, en nuestro trabajo, no se encontró correlación entre el ensamble de peces y la abundancia de zooplancton ni la concentración de clorofila (como una medida indirecta de la abundancia de fitoplancton), lo que indicaría que la correlación observada entre el ensamble de peces y la MOP no se relacionaría con la disponibilidad de alimento en la columna de agua. Otra posibilidad sería que la correlación observada esté dada por una relación directa entre los peces y la

producción de heces vía excreción. Sin embargo, si esta hipótesis fuera verdadera, se hubiera esperado encontrar una mayor concentración de MOP en la marisma, debido a la mayor abundancia de peces en este ambiente. Otra opción a evaluar, es que la resuspensión de materia orgánica del sedimento, producto del disturbio generado por los peces durante la captura de sus presas bentónicas, sea el factor que explique la observada correlación entre los peces y la MOP. Particularmente *M. furnieri*, presenta un premaxilar protusible que le permite tener su boca en contacto con el sedimento que luego es succionado desde el fondo (Chao y Mussick 1977), dejando notorias depresiones en el sedimento (obs. pers.), que también han sido reportadas como un rasgo característico de la actividad de forrajeo para otros sciénidos (*Leiostomus xanthurus*; Billheimer y Coull 1988). Si bien la mayor abundancia de peces en la marisma implicaría una mayor cantidad de sedimento removido y resuspendido en este ambiente, y en consecuencia una mayor cantidad de MOP respecto de la planicie de marea, la cantidad de sedimento resuspendido en la planicie podría ser mayor debido a la mayor proporción de granos finos en este ambiente. De esta manera, un mayor número de peces removiendo menor cantidad de sedimento en la marisma se compensarían con un número menor de individuos removiendo mayores cantidades de sedimento en la planicie de marea, y podrían explicar la relación entre el ensamble y la MOP, aún sin que haya diferencias en esta variable entre áreas. Sin embargo, más información sería necesaria para poder corroborar esta hipótesis.

Si bien la penetrabilidad del sedimento y la MOP explican gran parte de la variabilidad del ensamble de peces ($\rho > 0,6$ para ambas áreas), existen otros factores que no fueron evaluados en este trabajo y que junto con los encontrados podrían explicar el total de la variabilidad de la composición del ensamble de peces en cada área. Son numerosos los factores que se conoce que afectan el uso y la selección de hábitat por peces y que podrían estar afectando a los peces en la marisma y en la planicie de marea. La

temperatura, la salinidad, la concentración de oxígeno disuelto en el agua (Thiel *et al.* 1995, Marshall y Elliott 1998, Whitfield 1999), podrían ser algunos de ellos.

En conclusión, las áreas intermareales del estuario de Bahía Blanca constituyen una importante zona de refugio para peces juveniles, y a su vez dentro del intermareal, las marismas potenciarían dicha función aumentando la provisión de refugio debido a la complejidad estructural generada por la presencia de *S. alterniflora*. Además, estas áreas serían preferidas también como sitios de alimentación, al menos por los peces bentívoros, probablemente debido a la mayor abundancia de *L. acuta*, que constituyen el principal ítem presa de estos peces. Resulta interesante destacar que los factores ambientales que explicaron la variabilidad del ensamble están directamente relacionados con la función de alimentación de los peces bentívoros. En el caso de la MOP, serían el resultado de la búsqueda de alimento y en el caso de la penetrabilidad del sedimento, la relación estaría dada por una mejor accesibilidad a las presas.

Una de las limitaciones que presenta el estudio de las comunidades del necton en los ambientes de marismas radica en que el tiempo que se dispone para el estudio de las comunidades acuáticas se restringe a los períodos en los que el ambiente es inundado por las mareas. Probablemente esto explique, en parte, por qué son tan pocos los estudios que evalúan los efectos de los factores bióticos y ambientales en conjunto sobre las comunidades acuáticas. Este trabajo muestra la importancia de ambos tipos de factores en el uso de hábitat por peces juveniles y genera un desafío para maximizar los tiempos de muestreo o bien realizar trabajos multidisciplinarios que permitan un conocimiento y entendimiento integral del ecosistema sobre los cuales se puedan sentar bases sustentables de manejo y conservación del ambiente

Tabla II.1. Resultado del ANOVA de dos vías evaluando el efecto del área (marisma y planicie de marea) y las estaciones del año (otoño, invierno, primavera y verano) en la abundancia del pejerrey *O. argentinensis*. Los asteriscos indican diferencias significativas.

Fuente de variación	<i>gl</i>	CM	<i>F</i>	<i>P</i>
Área	1	1,78	13,27	< 0,001*
Estación	3	1,01	7,55	< 0,001*
Área x Estación	3	0,04	0,33	0,80
Error	50	0,13		

Tabla II.2. Variables ambientales en la marisma y en la planicie de marea (promedio; error estándar: entre paréntesis). Letras distintas indican diferencias significativas entre áreas para una misma variable ambiental ($p < 0,05$).

Variable ambiental	Marisma	Planicie
Materia orgánica particulada (gr m^{-3})	35,8 (13,65) ^a	35,58 (9,18) ^a
Turbidez (NTU)	20,66 (3,24) ^a	24,78 (8,52) ^a
Clorofila <i>a in vivo</i> ($\mu\text{g l}^{-1}$)	19,64 (1,84) ^a	18,47 (0,86) ^a
Penetrabilidad (kg cm^{-2})	0,64 (0,57) ^a	0,03 (0,09) ^b
Granulometría (%)		
fracción 2000 μm	0,004 (0,003) ^a	0,03 (0,02) ^a
fracción 1000 μm	0,003 (0,004) ^a	0,01 (0,01) ^b
fracción 500 μm	0,01 (0,01) ^a	0,01 (0,01) ^a
fracción 250 μm	0,22 (0,11) ^a	0,27 (0,25) ^a
fracción 125 μm	0,43 (0,17) ^a	0,3 (0,29) ^a
fracción 62 μm	0,12 (0,14) ^a	0,02 (0,004) ^a
fracción < 62 μm	0,21 (0,09) ^a	0,65 (0,15) ^b

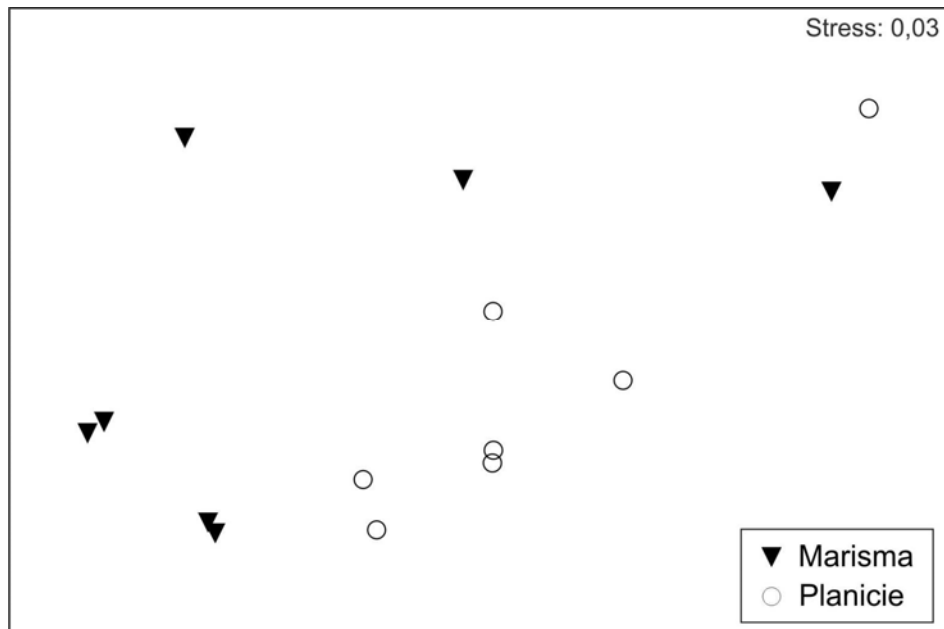


Figura II.1. Ordenamiento multidimensional no-métrico (nMDS) basado en las similitudes de Bray-Curtis sobre los datos transformados con raíz cuarta comparando la composición del ensamble de peces entre la marisma y la planicie de marea.

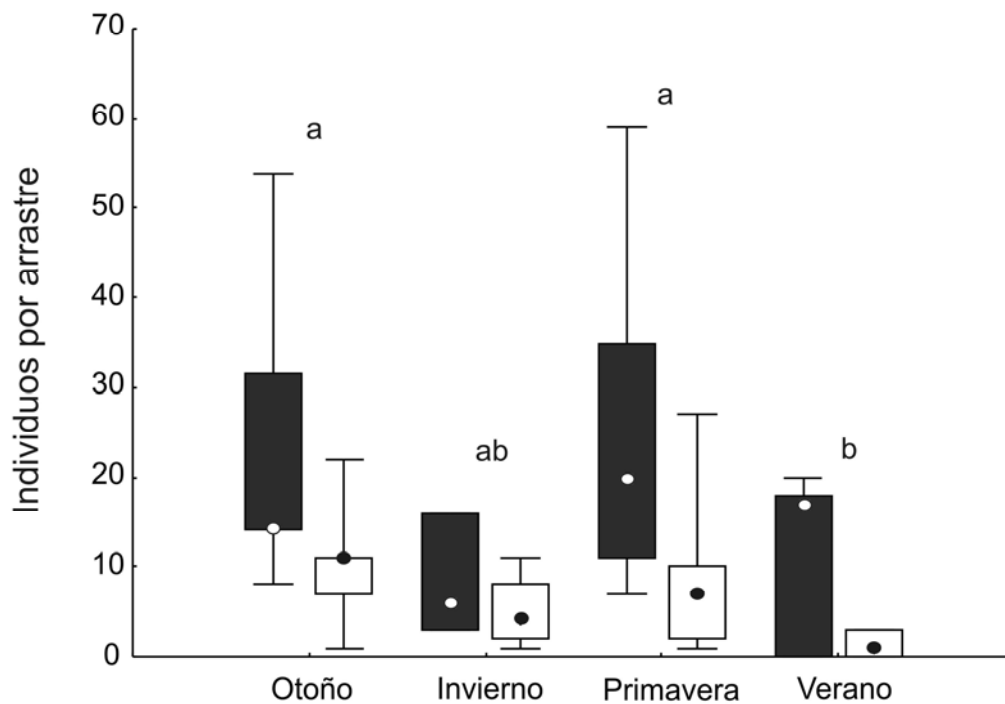


Figura II.2. Abundancia de *Odontesthes argentinensis* en la marisma (cajas negras) y la planicie de marea (cajas blancas) para las distintas estaciones del año. De aquí y en adelante, los gráficos de cajas fueron construidos con los límites representando el 25^{to} y 75^{to} percentil, las líneas representan el 10^{mo} y el 90^{mo} percentil, y los círculos dentro de las cajas corresponden a las medianas de los datos. Letras diferentes indican diferencias significativas entre estaciones.

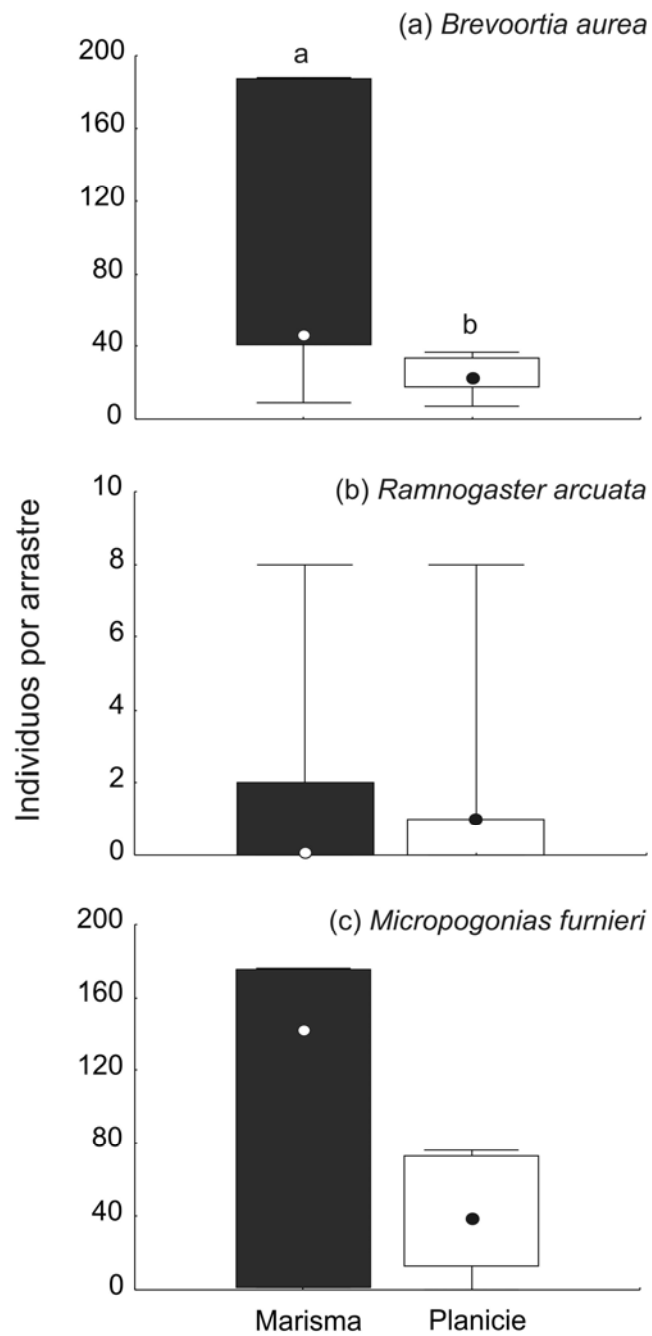


Figura II.3. Abundancia de (a) *Brevoortia aurea*, (b) *Ramnogaster arcuata* y (c) *Micropogonias furnieri* en la marisma (cajas negras) y la planicie de marea (cajas blancas).

Letras diferentes indican diferencias significativas entre áreas.

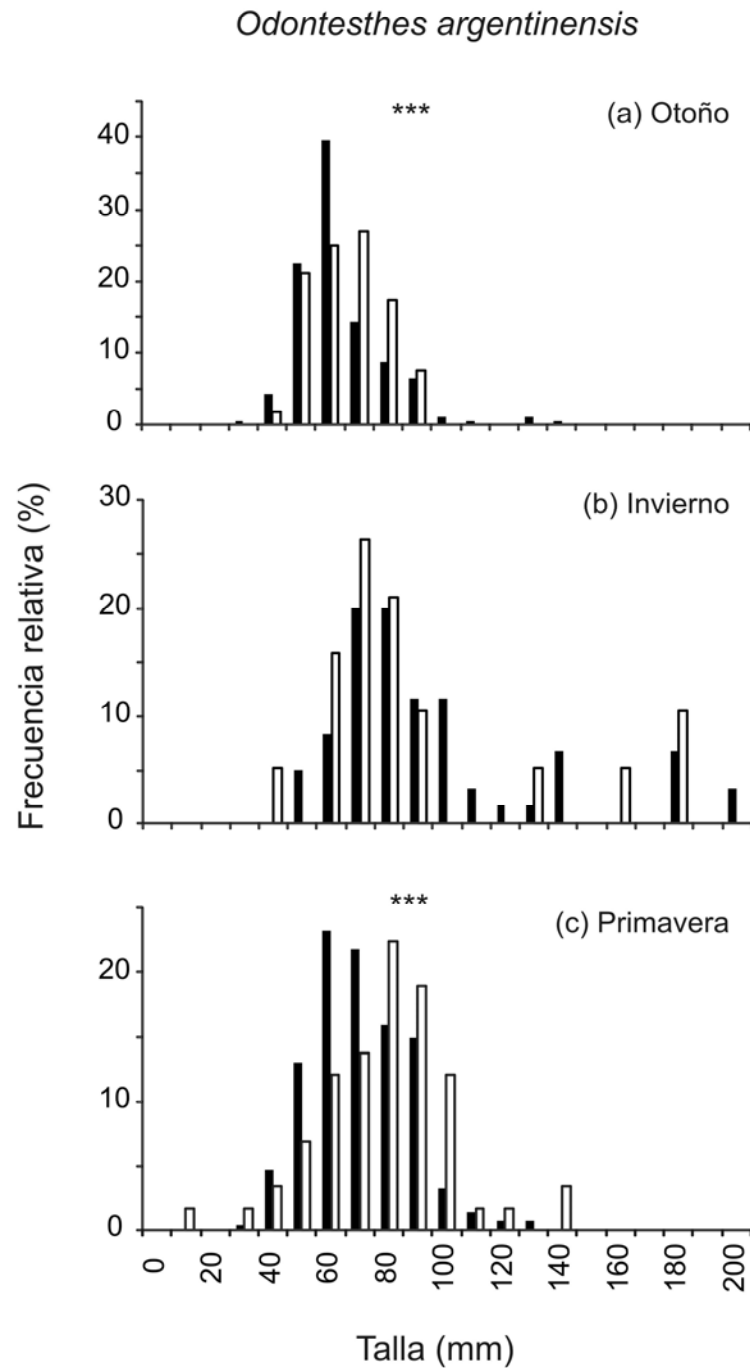


Figura II.4. Comparación de las frecuencias de distribución de tallas de *Odontesthes argentinensis* entre la marisma (barras negras) y la planicie de marea (barras blancas) en (a) otoño, (b) invierno y (c) primavera. Los asteriscos indican diferencias significativas en la proporción de los diferentes rangos de tallas entre áreas (prueba de Kolmogorov-Smirnov).

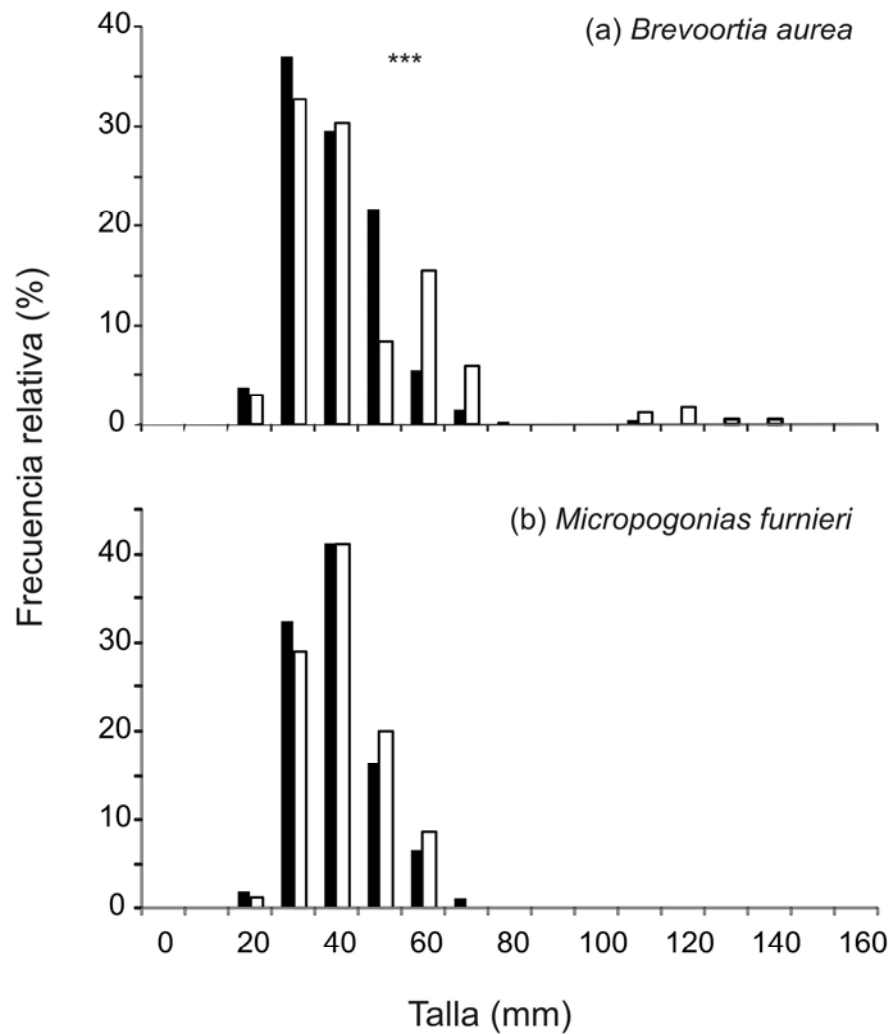


Figura II.5. Comparación de las frecuencias de distribución de tallas de (a) *Brevoortia aurea* y (b) *Micropogonias furnieri* entre la marisma (barras negras) y la planicie de marea (barras blancas). Los asteriscos indican diferencias significativas en la proporción de los diferentes rangos de tallas entre áreas (prueba de Kolmogorov-Smirnov).

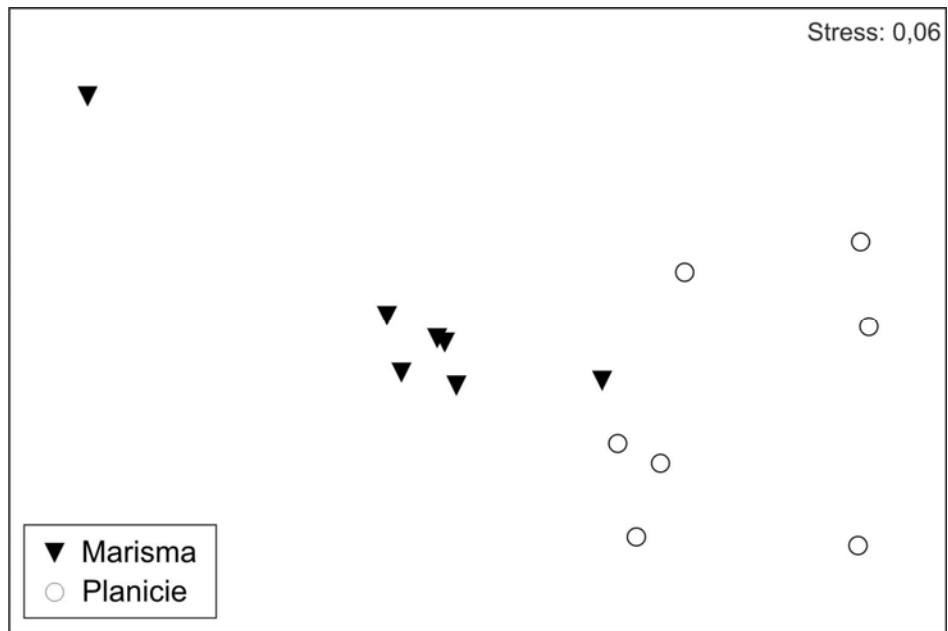


Figura II.6. Ordenamiento multidimensional no-métrico (nMDS) basado en las similitudes de Bray-Curtis sobre los datos transformados con raíz cuarta comparando la composición de la macrofauna entre la marisma y la planicie de marea.

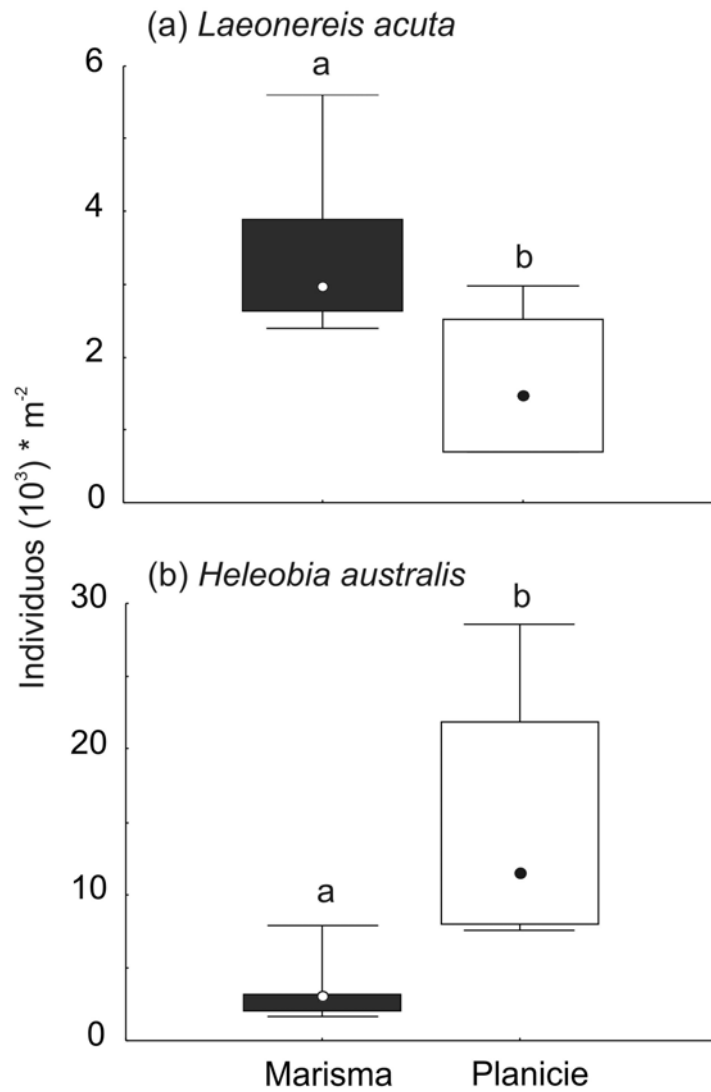


Figura II.7. Abundancia de organismos de la macrofauna (a) *Laeonereis acuta* y (b) *Heleobia australis* en la marisma (cajas negras) y la planicie de marea (cajas blancas). Letras diferentes indican diferencias significativas entre áreas.

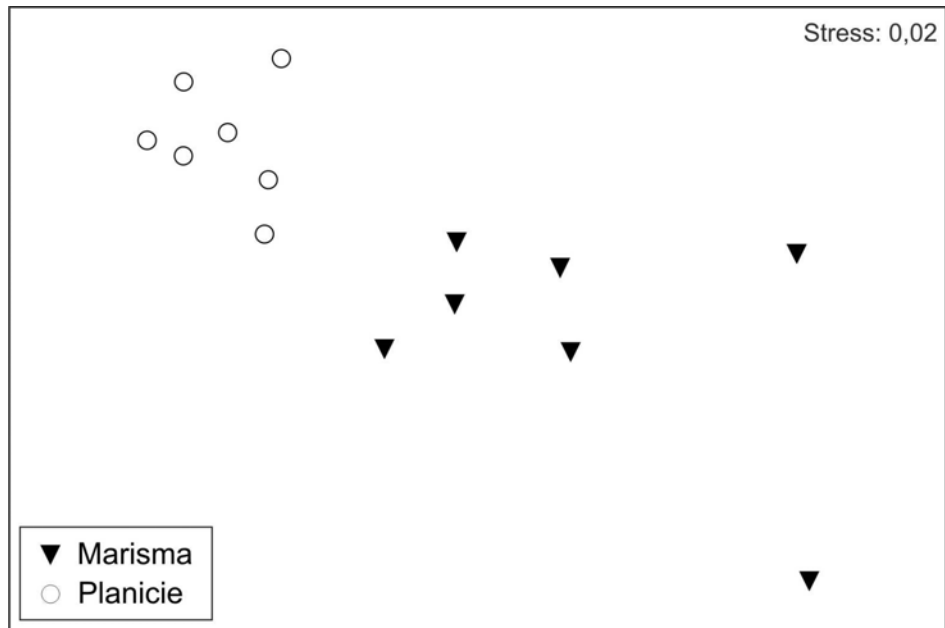


Figura II.8. Ordenamiento multidimensional no-métrico (nMDS) basado en las similitudes de Bray-Curtis sobre los datos transformados con raíz cuarta comparando la composición de la meiofauna entre la marisma y la planicie de marea.

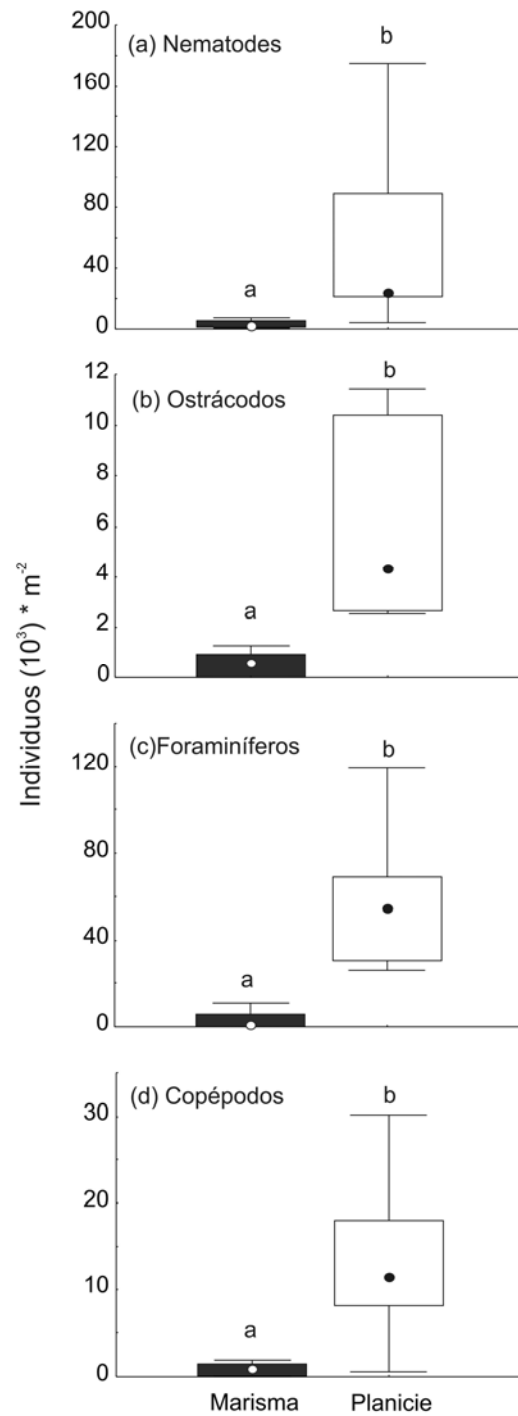


Figura II.9. Abundancia de organismos de la meiofauna (a) nematodos, (b) ostrácodos, (c) foraminíferos y (d) copépodos en la marisma (cajas negras) y en la planicie de marea (cajas blancas). Letras diferentes indican diferencias significativas entre áreas.

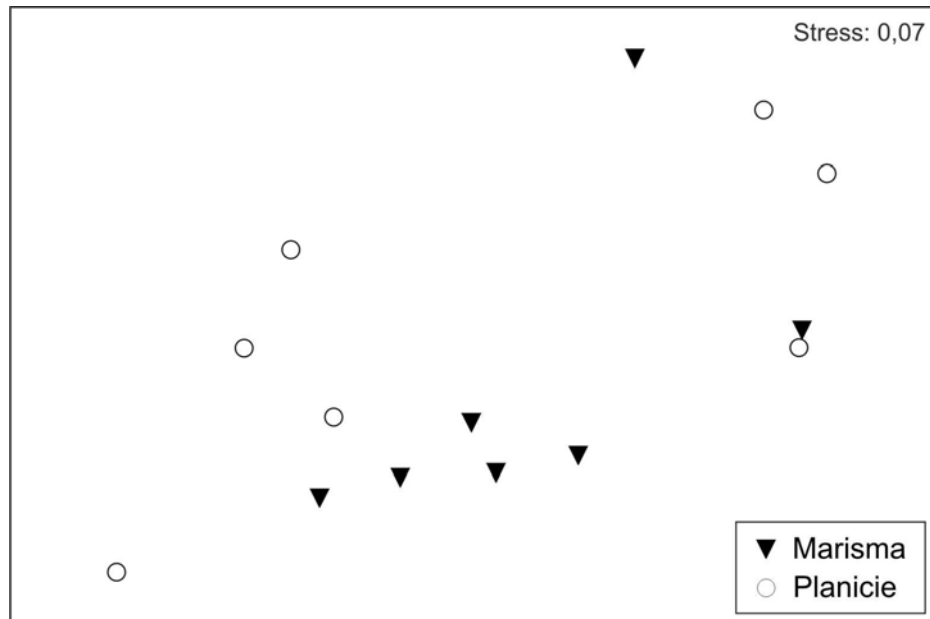


Figura II.10. Ordenamiento multidimensional no-métrico (nMDS) basado en las similitudes de Bray-Curtis sobre los datos transformados con raíz cuarta comparando la composición de la comunidad zooplanctónica entre la marisma y la planicie de marea.

CAPITULO III

**Efectos de la estructura aérea de *Spartina alterniflora*
en el uso de hábitat y la disponibilidad de
alimento para peces juveniles**

INTRODUCCIÓN

Una meta importante de la ecología marina es tratar de entender cómo la complejidad del hábitat afecta la estructura de las comunidades (ej. Huston 1994, Ellner *et al.* 2001). Un aumento en la estructura física del hábitat incrementa la complejidad y tridimensionalidad del mismo y, como consecuencia de esto, la diversidad de organismos asociados (ej. Méndez Casariego *et al.* 2004; Martinetto *et al.* 2007a). Una explicación común que se ha dado para este patrón, es que cuanto mayor es la estructura, mayor es la superficie disponible y por ende, mayor la cantidad de recursos a los que los organismos tienen acceso (Orth 1992). En particular, la complejidad estructural de las áreas costeras tiene importantes efectos en la estructuración de las comunidades de peces (ej. Kingsford y Battershill 1998, Anderson y Millar 2004). En el caso de las marismas, diversos estudios han mostrado que la planta puede afectar a los peces en forma directa, a través de la provisión de refugio (Orth y van Montfrans 1987, Rozas y Zimmerman 2000, Minello *et al.* 2003), o indirectamente, al aumentar la disponibilidad de presas en el ambiente (Kneib 1997, Lafaille *et al.* 2002)

Un paradigma en la investigación acerca de la relación entre los peces juveniles y el uso de las marismas es que, con pocas excepciones, la diversidad y abundancia de los peces en estas áreas es mayor que en los hábitats no vegetados (Bell y Pollard 1989). Los estudios muestran sin embargo que, mientras esta generalización parece correcta para la diversidad de organismos (ej. Hakenom y Baird 1984, Humphries *et al.* 1992), los resultados en cuanto a la abundancia (o biomasa) pueden ser ambiguos. Mientras numerosos estudios apoyan la idea de que la diversidad y la abundancia de peces juveniles es mayor en las marismas (Bell y Pollard 1989, Connolly 1994, Mattila *et al.* 1999), otros muestran que ni los ensambles de peces, ni la riqueza de especies difieren y que existen muy pocas diferencias en la abundancia de las especies entre áreas con y sin vegetación

(Thomas y Connolly 2001). En los últimos años, varios estudios han mostrado que, para muchas especies, el uso de las áreas vegetadas por peces no sólo depende de la presencia de la planta *per se*, sino de sus características morfológicas así como de su patrón de distribución en el ambiente (Stunz y Minello 2001, Vega Fernández *et al.* 2005), poniendo en evidencia la necesidad de considerar estos factores a la hora de entender por qué los peces son o no más abundantes en las marismas respecto de los ambientes contiguos desprovistos de vegetación.

Sumado a la estructura, otro de los factores que puede afectar el uso de hábitat es la escala o tamaño del parche disponible para los organismos (ej. Irlandi *et al.* 1999, Hovel y Fonseca 2005). En los últimos años, numerosos estudios han tratado de relacionar la abundancia (Irlandi 1996, Bell *et al.* 2001), el crecimiento individual (Irlandi 1996), y la mortalidad de los organismos (Irlandi 1996, Hovel y Fonseca 2005) con el tamaño de parche vegetado utilizado. Las investigaciones acerca de los efectos del tamaño del parche han revelado resultados muy variables; en algunos casos se ha observado un aumento de la supervivencia con el aumento del tamaño del parche, ya que esto implica un aumento del área de refugio (Irlandi *et al.* 1995, Irlandi 1996, Eggleston *et al.* 1998), mientras que otros estudios han encontrado patrones totalmente opuestos (Hovel y Lipcius 2001, Hovel y Fonseca 2005). Las explicaciones para estos resultados contradictorios incluyen diferencias en los ciclos de vida (Micheli y Peterson 1999, Bell *et al.* 2001), en la escala espacial o temporal (Hovel y Fonseca 2005), o en las características físicas y biológicas de las comunidades (Eggleston *et al.* 1998, Micheli y Peterson 1999). La mayoría de las investigaciones se han centrado predominantemente en especies con baja movilidad como por ejemplo decápodos y bivalvos y los pocos estudios realizados en peces dan cuenta que, la riqueza de algunas especies es mayor en numerosos parches pequeños que en un parche grande equivalente en términos de área, atribuyendo este resultado a la influencia de los

efectos de borde sobre los organismos (ej. Eggleston *et al.* 1998, 1999, Irlandi *et al.* 1999, Bell *et al.* 2001).

En este contexto surge el objetivo de este capítulo: evaluar si la estructura aérea de *Spartina alterniflora* afecta los patrones de uso de hábitat de los peces juveniles, la abundancia de organismos bentónicos y zooplanctónicos (como una medida de la disponibilidad de alimento para los peces) y si esos efectos varían en función del tamaño del parche de utilizado.

MATERIALES y MÉTODOS

Área de estudio.

Los experimentos correspondientes a este capítulo de tesis se llevaron a cabo en las marismas del estuario de Bahía Blanca. Los experimentos se realizaron en la marisma baja donde la especie dominante es *Spartina alterniflora*.

Efecto de la estructura aérea de *S. alterniflora* en el uso de hábitat por peces y en la disponibilidad de organismos planctónicos y bentónicos

Con el objetivo de evaluar si la estructura aérea de *S. alterniflora* afecta la abundancia de organismos planctónicos y bentónicos (presas potenciales de los peces) y el uso de hábitat por peces, se realizó un experimento manipulando la cobertura de *S. alterniflora*. El mismo consistió en 2 tratamientos dispuestos en bloque con 7 réplicas cada uno: (a) podado y (b) control. Los parches tuvieron un área de 25 m² y fueron delimitados con estacas de PVC. En el tratamiento de podado, las plantas fueron cortadas al ras del suelo utilizando una podadora. Los parches se mantuvieron podados aproximadamente dos meses hasta el momento de la colección de las muestras. En aquellos casos en los que se observaron rebrotes, estos fueron removidos de los parches. Una vez transcurridos los dos meses desde el inicio del experimento, se realizaron los muestreos de macrofauna,

zooplancton y peces en cada uno de los tratamientos. Todas las muestras fueron colectadas en un término de 10 días, de manera de evitar posibles efectos debidos a variaciones temporales.

Para evaluar el efecto de la estructura aérea de *S. alterniflora* sobre los organismos de la macrofauna, se tomó una muestra de sedimento del centro de cada parche (10 cm de diámetro y 10 cm de profundidad). Las muestras fueron tamizadas con un tamiz de 500 μm de malla y los organismos retenidos fueron identificados y cuantificados bajo lupa binocular (aumento 10X).

Para evaluar el efecto de la estructura aérea de *S. alterniflora* en la abundancia de los organismos del zooplancton, del centro de cada parche se colectaron muestras de agua (volumen final: 10 litros). La toma de la muestra se realizó cuando la vegetación estaba completamente bajo agua y hasta no más de 60 cm de altura, de manera de estandarizar el procedimiento de recolección. Debido a la gran amplitud de las mareas en el área de estudio y a la gran velocidad con la que es inundado el ambiente, los muestreos se realizaron en días consecutivos y siempre por bloques. Una vez colectadas, las muestras fueron filtradas por una red de 65 μm de malla y fijadas en formol al 4%. En el laboratorio, las muestras fueron examinadas bajo lupa estereoscópica (aumento 4X) en una cámara Bogorov (10 x 10 cm) de 5 ml de capacidad. Los especímenes fueron agrupados en grandes grupos (ej. copépodos, ostrácodos) y contados en la cámara. Debido a la baja abundancia de organismos del zooplancton, se analizó el total de la muestra colectada.

Para el muestreo de peces, en cada uno de los parches se colectaron los organismos con una red de playa, la cual fue arrastrada por dos personas cubriendo toda la superficie del parche. Al igual que en el caso de las muestras de zooplancton, los arrastres se realizaron en días consecutivos con el objetivo de realizar la recolección de los peces bajo alturas de marea similares. Los individuos capturados fueron colocados en cámaras

refrigeradas y trasladados al laboratorio donde posteriormente se procedió a su identificación y cuantificación. Para evaluar si los principales grupos tróficos de peces diferían en respuesta a la presencia o ausencia de la estructura aérea de la planta, los peces fueron agrupados en: planctívoros (*Brevoortia aurea*; Giangioibe y Sánchez 1993; *Ramnogaster arcuata*; Cousseau *et al.* 2001; *Odontesthes argentinensis* < 80 mm LT; Martinetto *et al.* 2005) y bentívoros (*Micropogonias furnieri*; Hozbor y García de la Rosa 2000; y *O. argentinensis* > 80 mm LT; Martinetto *et al.* 2005). Se evaluaron diferencias en la abundancia de los distintos organismos de la macrofauna, del zooplancton y en la abundancia de peces por especie y por grupos tróficos utilizando tests de t_c para muestras apareadas (Zar 1999).

Efecto de la estructura aérea de *S. alterniflora* y de la escala espacial en el uso de hábitat por peces y en la disponibilidad de organismos planctónicos y bentónicos

Se realizó un segundo experimento con el objetivo de evaluar si la presencia de la estructura aérea de *S. alterniflora* afectaba el uso del hábitat por peces, así como la abundancia de los organismos del bentos y del zooplancton, en función del tamaño de parche utilizado. El experimento siguió un diseño factorial (2 x 3) con 7 réplicas por tratamiento: tamaño del parche (parches chicos de 25 m² y parches grandes de 100 m²) y estructura aérea de *S. alterniflora* (control, podado y control de podado). La construcción de los parches se realizó siguiendo la misma metodología que para el experimento descrito en la sección anterior. Para evaluar si el disturbio generado por el podado tiene algún efecto sobre los organismos (control de podado), se caminó dentro de los controles de podado durante aproximadamente el mismo lapso de tiempo que se tardaba en podar los parches, a fin de generar el mismo nivel de disturbio que en los parches podados.

La recolección de las muestras de macrofauna, zooplancton y peces se realizó siguiendo la misma metodología descrita para el experimento anterior. Debido a a la

diferencia de tamaño de los parches, los datos de abundancia de peces fueron estandarizados por el área barrida. En el caso de las muestras de zooplancton, sólo se obtuvieron muestras de 6 de las 7 réplicas del experimento debido a condiciones ambientales adversas. Se evaluaron diferencias en las abundancias de las distintas especies de organismos de la macrofauna, del zooplancton y de peces (abundancia por especie y abundancia por grupos tróficos) entre tratamientos con ANOVAs de dos vías seguido por tests de Tukey *a posteriori* en el caso de detectarse diferencias (Zar 1999).

RESULTADOS

Efecto de la estructura aérea de *S. alterniflora* en el uso de hábitat por peces y en la disponibilidad de organismos planctónicos y bentónicos

Se identificaron 3 especies de peces en los muestreos con red que se realizaron en cada una de las réplicas correspondientes a los distintos tratamientos del experimento. Estas especies fueron el pejerrey *Odontesthes argentinensis*, la corvina rubia *Micropogonias furnieri* y la saraca *Brevoortia aurea*.

Micropogonias furnieri fue más abundante en los parches podados que en los parches control ($t_c = 3,99$, $gl = 6$, $p < 0,01$; Fig. III.1a). No se observaron diferencias en la abundancia de *O. argentinensis* ($t_c = 0,76$, $gl = 6$, $p > 0,4$; Fig. III.1b) ni de *B. aurea* ($t_c = 0,97$, $gl = 6$, $p > 0,3$; Fig. III.1c) entre tratamientos. Respecto a los grupos tróficos, no se observaron diferencias en la abundancia de peces planctívoros ($t_c = 1,09$, $gl = 6$, $p > 0,3$; Fig III.2a) ni bentívoros ($t_c = 1,91$, $gl = 6$, $p > 0,10$; Fig III.2b) entre tratamientos.

En las muestras de macrofauna se registró la presencia de poliquetos (*Laeonereis acuta* y *Capitella capitata*), gasterópodos (*Heleobia australis*), ostrácodos, anfípodos y priapúlidos. Sólo se realizaron comparaciones estadísticas para *L. acuta*, *H. australis* y ostrácodos debido a la baja abundancia en la que se presentaron los restantes organismos

de la macrofauna. No se observaron diferencias en la abundancia de *L. acuta* ($t_c = 0,80$, $gl = 6$, $p > 0,4$; Fig. III.3a), *H. australis* ($t_c = 0,95$, $gl = 6$, $p > 0,4$; Fig. III.3b) ni ostrácodos ($t_c = 0,13$; $gl = 6$, $p > 0,8$; Fig. III.3c) entre tratamientos.

En las muestras de zooplancton se identificaron copépodos, larvas de poliquetos, larvas nauplii, larvas zoea, ostrácodos, foraminíferos, cladóceros, y anfípodos. No se realizaron comparaciones estadísticas para las larvas zoea y para los anfípodos debido a la baja abundancia que presentaron en las muestras. No se detectaron diferencias entre los tratamientos de podado y control en la abundancia de ninguno de los grupos del zooplancton (copépodos $t_c = 1,82$, $gl = 6$, $p > 0,1$; nauplii $t_c = 0,51$, $gl = 6$, $p > 0,6$; foraminíferos $t_c = 0,08$, $gl = 6$, $p > 0,9$; larvas de poliqueto $t_c = 0,45$, $gl = 6$, $p > 0,6$; ostrácodos $t_c = 0,64$, $gl = 6$, $p > 0,5$; Fig. III.4a-e).

Efecto de la estructura aérea de *S. alterniflora* y de la escala espacial en el uso de hábitat por peces y en la disponibilidad de organismos planctónicos y bentónicos

Sólo pudieron realizarse comparaciones estadísticas para evaluar el efecto de la estructura aérea de la planta y el tamaño del parche para *O. argentinensis*. Ejemplares de *M. furnieri*, *R. arcuata* fueron colectados en todos los tratamientos correspondientes al experimento, aunque en abundancias muy bajas. *Brevoortia aurea* también se presentó en muy baja abundancia, no registrándose ejemplares de esta especie en los parches grandes correspondientes a los tratamientos de podado y control de podado y en los controles chicos. La abundancia de *O. argentinensis* no mostró diferencias ni entre tamaños de parche ni entre los tratamientos de estructura (Fig. III.5a, Tabla III.1). Sin embargo, al clasificar a los ejemplares de acuerdo al grupo trófico al que pertenecen y comparar sus abundancias, se observó que hubo interacción entre la estructura y el tamaño del parche (Tabla III.1). El análisis *a posteriori* mostró que la abundancia de peces planctívoros fue

mayor en el control grande respecto del control chico y también en el control grande respecto del podado grande (test de Tukey, $p < 0,05$; Fig. III.5a). La abundancia de peces bentívoros no mostró diferencias entre los tratamientos de estructura y tamaño del parche (Fig. III.5c, Tabla III.1).

En lo que respecta a la macrofauna se identificaron 4 especies de poliquetos, *Laeonereis acuta*, *Polydora spp.*, *Neanthes succinea* y *Capitela capitata*, el gasterópodo *Heleobia australis*, la anémona *Diadumene lineata*, ostrácodos, moluscos bivalvos y priapúlidos. No se realizaron comparaciones estadísticas para *Neanthes succinea*, ni para los priapúlidos y los bivalvos, debido a que estos organismos fueron encontrados en muy bajas densidades. No se observaron diferencias en la abundancia de los restantes organismos de la macrofauna entre tratamientos (Fig. III.6a-c, e-f, Tabla III.2), excepto para *H. australis*, donde el ANOVA de dos vías reveló efecto de la estructura de *S. alterniflora* sobre la abundancia de este caracol (Tabla III.2). Se observó un mayor número de organismos de esta especie en los parches podados respecto de los parches control (test de Tukey, $p < 0,05$; Fig. III.6d).

En las muestras de zooplancton los organismos identificados fueron: copépodos, foraminíferos, ostrácodos, larvas de poliquetos, larvas nauplii, larvas zoea y medusas. Estos dos últimos se presentaron en muy bajas abundancias y por tal motivo no se realizaron comparaciones estadísticas de su abundancia. Ninguno de los organismos del zooplancton analizados mostró diferencias en la abundancia entre tratamientos (Fig. III.7a-e, Tabla III.3).

DISCUSIÓN

Los resultados del presente capítulo mostraron que a pequeña escala la presencia de estructura aérea de *S. alterniflora* afecta la abundancia de *M. furnieri*, mientras que la abundancia del pejerrey *Odontesthes argentinensis* es afectada por la estructura sólo

cuando el tamaño de parche es grande. Sin embargo, excepto para *Heleobia australis*, la abundancia de macroinvertebrados bentónicos y de organismos del zooplancton no es afectada ni por la estructura aérea de la planta, ni por el tamaño de parche utilizado.

Las marismas son zonas con marcados gradientes de estrés abiótico (ej. Bertness y Leonard 1997, Pennings y Bertness 2001) con importantes efectos en la estructuración de las comunidades (ej. Bertness 1991b, Bertness y Ellison 1987). La presencia de vegetación puede moderar las condiciones físicas generalmente extremas, favoreciendo el establecimiento de organismos invertebrados a través del sombreado (Bertness y Hacker 1994, Bortolus *et al.* 2002) y brindando refugio tanto contra la desecación como contra la depredación (Lewis y Eby 2002). Ambos factores han sido propuestos para explicar las mayores abundancias de invertebrados bentónicos en estos ambientes respecto de las áreas contiguas desprovistas de vegetación (Jackson 1985). Los resultados de este capítulo mostraron que, excepto *H. australis*, cuya abundancia fue mayor en los parches podados (corroborando la preferencia de este caracol por áreas sin vegetación; ver capítulo II), la abundancia de ninguno de los restantes organismos de la macrofauna y de la meiofauna bentónica fue afectada por la estructura aérea de *S. alterniflora*. En contraposición a lo encontrado en el presente trabajo, estudios previos mostraron un efecto positivo de *S. alterniflora* sobre *H. australis* en marismas de Bahía Blanca (Canepuccia *et al.* 2007). Sin embargo, la escala en la que se realizaron los muestreos y experimentos del trabajo fue más pequeña que la utilizada en este capítulo. Por otra parte, las marismas en las que se realizaron ambos estudios son muy distintas en cuanto a las características morfológicas y ecológicas de la planta (altura, densidad, patrón de distribución; obs. pers.) y al grado de exposición a las mareas (obs. pers.), lo que podría explicar la diferencia en los patrones observados.

Los resultados del capítulo anterior mostraron que el poliqueto *L. acuta*, que constituye el principal ítem presa de los peces juveniles bentívoros en estas marismas (capítulo IV) es más abundante en áreas vegetadas respecto de áreas desprovistas de vegetación (capítulo II). Si, en vistas de los resultados obtenidos en el presente capítulo, la abundancia de *L. acuta* no es afectada por la estructura aérea de la planta, pero las áreas vegetadas son preferidas a las no vegetadas, probablemente la estructura subterránea de la planta podría estar determinando los patrones de distribución de este poliqueto en las marismas y en sus áreas adyacentes no vegetadas. Estos resultados concuerdan con resultados observados en marismas de *S. alterniflora* de Brasil, donde los autores reportaron que la abundancia de invertebrados bentónicos no se correlacionó con la biomasa aérea de la planta y sí con la biomasa subterránea, proponiendo que la estructura de las raíces es utilizada como refugio por los macroinvertebrados bentónicos (Lana y Guiss 1992, Netto y Lana 1997).

Varios estudios han mostrado que la presencia de vegetación modifica el flujo de agua atenuando perceptiblemente las corrientes de marea (Leonard y Luther 1995, Moeller *et al.* 1999) y que esta reducción en el flujo puede llevar a una disminución de la turbulencia en la zona vegetada (Friedrichs y Perry 2001). La disminución de la turbulencia aumenta el grado de retención de las partículas de sedimento (Leonard y Luther 1995) en la marisma respecto de zonas sin vegetación. Al igual que las partículas de sedimento, los organismos del zooplancton podrían sufrir un mayor grado de retención en la marisma respecto de la planicie de marea. Sin embargo, en ninguno de los dos experimentos de manipulación realizados, la abundancia de los distintos grupos del zooplancton se vio afectada por la estructura aérea de *S. alterniflora*. Si bien se ha observado como patrón general que muchas especies de plantas de marisma afectan el flujo de agua provocando una disminución del mismo, este efecto es especie específico y está

fuertemente afectado por las características morfológicas de la vegetación, así como por su patrón de espaciamiento en el ambiente (ej. Leonard y Luther 1995, Leonard *et al.* 2006). En la misma marisma donde se llevó a cabo el presente estudio, Pratolongo *et al.* (2010) reportaron recientemente que *S. alterniflora*, contrariamente al patrón general, no afectó la atenuación del flujo de la corriente (ver también Moeller *et al.* 1999). Los autores hacen referencia a que se trata de un sistema sumamente particular ya que, contrario a la concepción que se tiene de las marismas de *Spartina* como ingenieros ecosistémicos debido a su capacidad para aumentar la retención de sedimento (Christiansen *et al.* 2000), la depositación no ocurre dentro de la zona vegetada propiamente dicha (Cahoon *et al.* 2002). Es posible que la dinámica del ambiente (mareas de gran amplitud con gran influencia de los vientos; Perillo y Piccolo 1999), sumado a una estructura relativamente simple de la marisma de *S. alterniflora* que se caracteriza por presentar plantas pequeñas y con baja densidad de tallos (266 tallos m⁻²; Adinno com. pers.), den como resultado que las características de la columna de agua sean homogéneas tanto en la marisma como en la planicie de marea adyacente, explicando de esta manera la falta de diferencias observadas en la abundancia de los distintos grupos del zooplancton.

La complejidad del ambiente puede afectar fuertemente la intensidad de la depredación (Crowder y Cooper 1982, Trussell *et al.* 2006). Por ejemplo, algunos depredadores consumen un menor número de presas en áreas vegetadas, debido a que la presencia de la planta afecta la capacidad para detectar la presa y la eficiencia de forrajeo (Holbrook y Schmitt 1988, Sih *et al.* 1992). A partir de los resultados del capítulo anterior, se concluyó que la mayor varianza en la abundancia de *M. furnieri* en la marisma respecto de la planicie de marea, podría relacionarse con la provisión directa de refugio generado por la planta, y también con la preferencia de este ambiente como sitio de alimentación, debido a la mayor abundancia del principal ítem presa de esta especie, el poliqueto *L.*

acuta (capítulo II). La mayor abundancia de peces de esta especie en los parches podados podría estar relacionada con la posibilidad que brindan estos parches de alimentarse en áreas con alta disponibilidad de alimento, donde al mismo tiempo la ausencia de estructura aérea aumentaría la eficiencia de forrajeo respecto de los parches control. Por otra parte, no puede descartarse que el uso de la marisma por *M. furnieri* se relacione también con la provisión de refugio, ya que, si bien los parches podados proveerían menos refugio que los controles, al estar rodeados de planta, proveerían mayor refugio respecto de la planicie de marea.

La estructura aérea de *S. alterniflora* no afectó la abundancia de *Odontesthes argentinensis* para tamaños pequeños de parche, resultado que se comprobó en el experimento realizado en el período primavera-verano 2008-2009 y que fue corroborado en el segundo experimento realizado al año siguiente. Sin embargo, la abundancia de esta especie sí fue afectada por la estructura de la planta cuando el tamaño del parche fue mayor. En este último caso, los peces planctívoros de esta especie fueron más abundantes en los parches control respecto de los parches podados. Como se mencionó previamente, los efectos de la estructura vegetal sobre los patrones de distribución y abundancia de los organismos pueden ser directos, a través de la provisión de refugio (Orth y van Montfrans 1987, Rozas y Zimmerman), o indirectos, por ejemplo al aumentar la disponibilidad de alimento (Kneib 1997, Lafaille *et al.* 2002). Debido a que la disponibilidad de zooplancton no mostró diferencias entre tratamientos, la mayor abundancia de *O. argentinensis* planctívoros en los controles podría estar relacionada con el uso de la marisma de *S. alterniflora* como área de refugio contra posibles depredadores (ej. biguá, *Phalacrocorax brasilianus*; macá grande, *Podiceps major*; Delhey y Petracci 2004). Si bien en términos de abundancia de alimento para peces zooplanctívoros la marisma no ofrecería ninguna ventaja respecto de la planicie de marea (capítulo II), el beneficio para los peces

plantívoros residiría en la posibilidad de forrajear en un ambiente más seguro en términos de riesgo de depredación, principalmente para las tallas mas pequeñas que son las más vulnerables (Beck *et al.* 2001)

El tamaño del parche (dentro de los límites del experimento) no afectó la disponibilidad de los organismos del zooplancton ni del bentos, aunque la abundancia de *O. argentinensis* fue mayor en los controles naturales grandes que en los pequeños. Sin embargo, en el caso particular de los controles naturales, debido a que los parches sólo fueron delimitados por estacas, sin que existiera nada que los diferenciara más que dichas marcas en el campo, los resultados obtenidos no pueden atribuirse a un efecto del tamaño del parche *per se*.

Los intentos por demostrar la importancia de las áreas vegetadas han involucrado principalmente la construcción de parches artificiales (*mimics*) en áreas sin vegetación. Sin embargo, ¿cuál es el efecto que puede tener sobre los organismos colocar estructuras artificiales de vegetación en posición donde todos los otros factores son consistentes con la ausencia de la misma? Los experimentos de remoción constituyen una alternativa para evaluar de forma precisa el efecto de la planta en los patrones de distribución y abundancia de los organismos, ya que permite evaluar cuál es el efecto de remover la vegetación manteniendo todos los demás factores consistentes con la presencia de la misma, y más específicamente aún, cuál es el efecto de la pérdida de vegetación sobre los peces (Connolly 1994). Los resultados de este capítulo mostraron que la presencia de *S. alterniflora* afectaría directamente a *O. argentinensis* mediante la provisión de refugio cuando el tamaño del parche es lo suficientemente grande, e indirectamente a *M. furnieri* mediante la provisión de áreas ricas en alimentación respecto de zonas sin vegetación, donde además el riesgo de depredación sería menor. Sin embargo, en este último caso, no sería la estructura aérea la responsable de las diferencias en la disponibilidad de alimento

sino la estructura subterránea. A la hora de evaluar el rol de las marismas sobre las comunidades de organismos debería tenerse en cuenta no sólo la presencia o ausencia de la planta, sino también sus características morfológicas y sus patrones de distribución en el ambiente

Tabla III.1. Resultados de ANOVAs de dos vías evaluando el efecto de la estructura de la planta, el tamaño del parche y su interacción en la abundancia de *Odontesthes argentinensis* totales y *Odontesthes argentinensis* planctívoros y bentívoros. Los asteriscos indican diferencias significativas.

Fuente de variación	gl	CM	F	P
<i>Odontesthes argentinensis</i>				
Estructura	2	17,03	0,41	0,67
Tamaño	1	117,36	2,81	0,10
Estructura x Tamaño	2	37,03	0,89	0,42
Error	36	41,72		
Planctívoros				
Estructura	2	17,44	2,61	0,09
Tamaño	1	34,03	5,09	0,03*
Estructura x Tamaño	2	29,78	4,45	0,02*
Error	36	6,68		
Bentívoros				
Estructura	2	0,69	0,22	0,80
Tamaño	1	5,44	1,73	0,19
Estructura x Tamaño	2	0,86	0,27	0,76
Error	36	3,14		

Tabla III.2. Resultados de ANOVAs de dos vías evaluando el efecto de la estructura de la planta, el tamaño del parche y su interacción en la abundancia de los organismos de la macrofauna. Los asteriscos indican diferencias significativas.

Fuente de variación	<i>gl</i>	CM	<i>F</i>	<i>P</i>
<i>Laeonereis acuta</i>				
Estructura	2	0,1	0,002	0,99
Tamaño	1	144,86	3,01	0,09
Estructura x Tamaño	2	65,43	1,36	0,27
Error	36	48,08		
<i>Polydora spp</i>				
Estructura	2	0,02	0,003	0,99
Tamaño	1	25,93	3,46	0,07
Estructura x Tamaño	2	0,07	0,001	0,99
Error	36	7,49		
<i>Capitella capitata</i>				
Estructura	2	6,74	0,17	0,85
Tamaño	1	16,09	0,40	0,53
Estructura x Tamaño	2	21,02	0,52	0,59
Error	36	40,06		
<i>Heleobia australis</i>				
Estructura	2	27129,8	3,95	0,03*
Tamaño	1	16244,7	2,37	0,13
Estructura x Tamaño	2	16633,2	2,42	0,10
Error	36	6865,4		
<i>Diadumene lineata</i>				
Estructura	2	34,74	2,98	0,06
Tamaño	1	20,02	1,72	0,19
Estructura x Tamaño	2	3,31	0,28	0,75
Error	36	11,66		
Ostrácodos				
Estructura	2	2,67	1,17	0,32
Tamaño	1	5,36	2,36	0,13
Estructura x Tamaño	2	0,29	0,13	0,88
Error	36	2,27		

Tabla III.3. Resultados de ANOVAs de dos vías evaluando el efecto de la estructura de la planta, el tamaño del parche y su interacción en la abundancia de los distintos grupos del zooplancton.

Fuente de variación	<i>gl</i>	CM	<i>F</i>	<i>P</i>
Copéodos				
Estructura	2	39,9	0,01	0,99
Tamaño	1	511,9	0,09	0,76
Estructura x Tamaño	2	3369,8	0,64	0,53
Error	24	5276,5		
Larvas naupli				
Estructura	2	65566	1,17	0,32
Tamaño	1	1939	0,03	0,85
Estructura x Tamaño	2	24506	0,44	0,65
Error	24	55990		
Ostrácodos				
Estructura	2	9,434	0,42	0,66
Tamaño	1	29,27	1,29	0,26
Estructura x Tamaño	2	12,42	0,55	0,58
Error	24	22,65		
Foraminíferos				
Estructura	2	12,01	0,43	0,65
Tamaño	1	111,49	4,04	0,05
Estructura x Tamaño	2	41,15	1,49	0,24
Error	24	27,59		
Larvas de poliqueto				
Estructura	2	77,43	0,22	0,80
Tamaño	1	542,04	1,55	0,22
Estructura x Tamaño	2	99,78	0,29	0,75
Error	24	349,15		

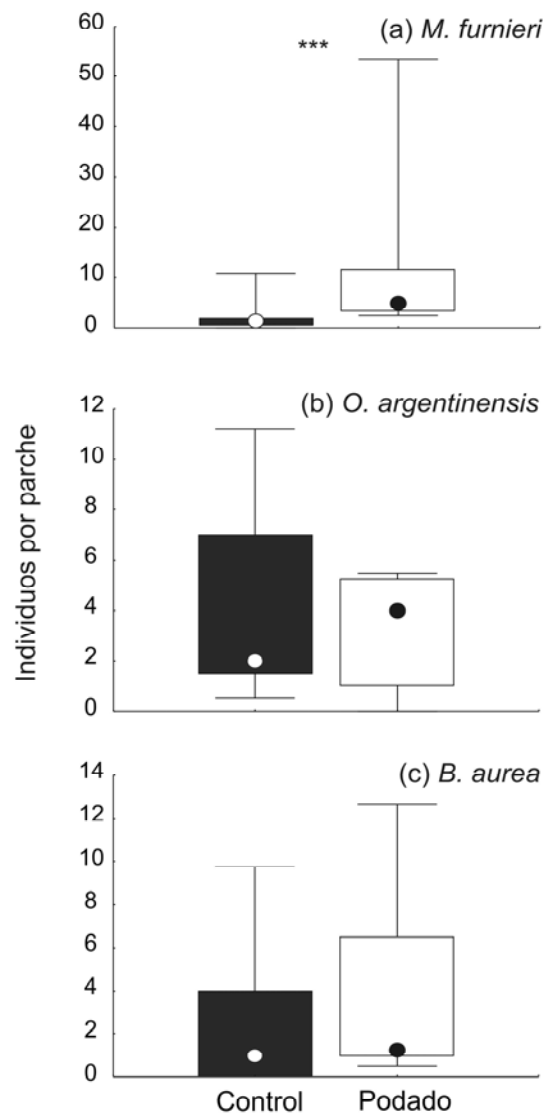


Figura III.1. Abundancia de (a) *Micropogonias furnieri*, (b) *Odontesthes argentinensis* y (c) *Brevoortia aurea* en parches control (cajas negras) y en parches podados (cajas blancas). En esta figura y en las siguientes los límites de las cajas indican percentil el 75^{to} y el 25^{to}, las líneas externas representan el percentil 10^{mo} y el 90^{mo} y los círculos dentro de las cajas corresponden a las medianas. Los asteriscos indican diferencias significativas entre tratamientos.

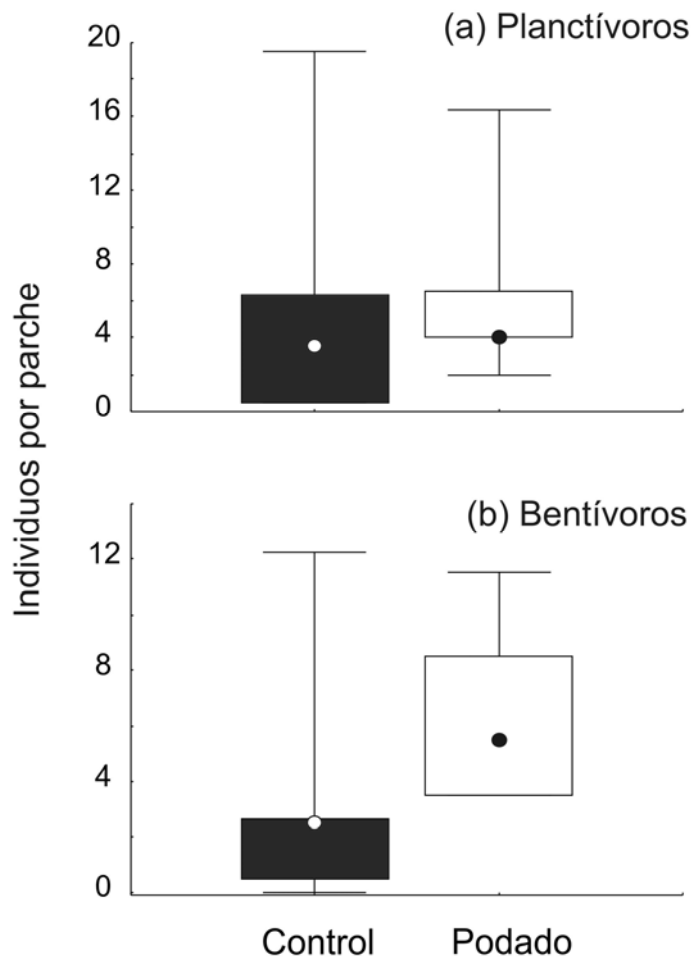


Figura III.2. Abundancia de (a) peces planctívoros y (b) peces bentívoros en parches naturales (cajas negras) y en parches podados (cajas blancas).

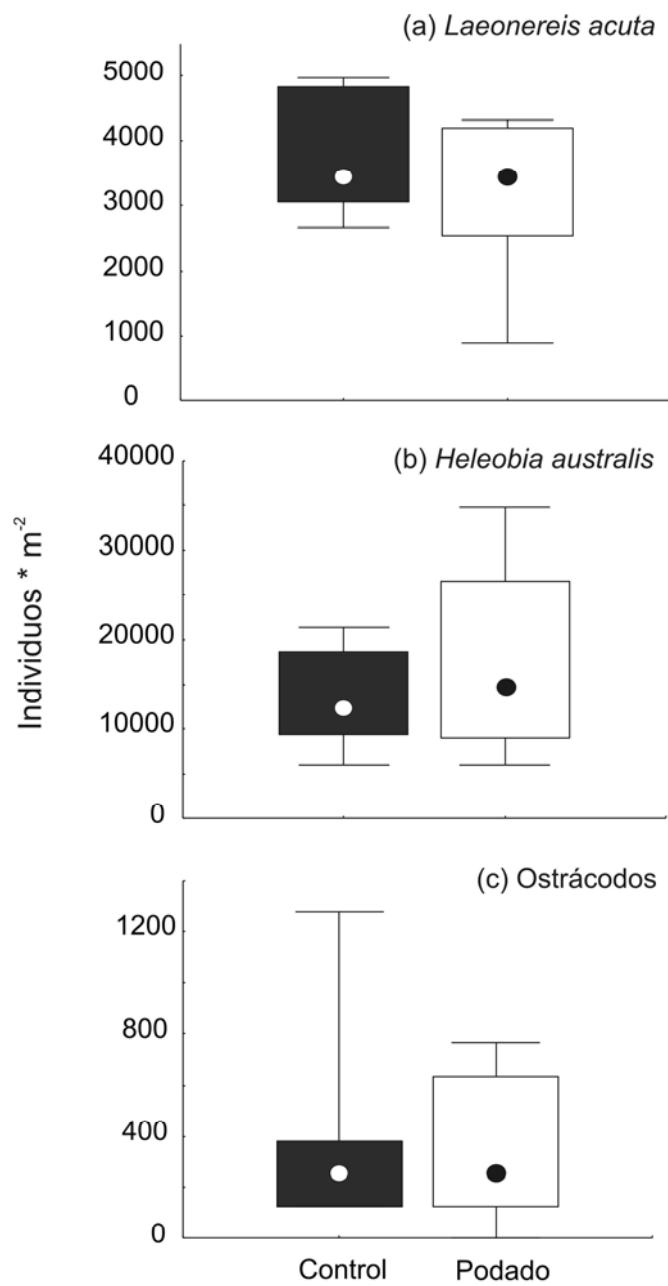


Figura III.3. Abundancia de organismos infaunales (a) *Laeonereis acuta*, (b) *Heleobia australis* y (c) ostrácodos, en parches naturales (cajas negras) y en parches podados (cajas blancas).

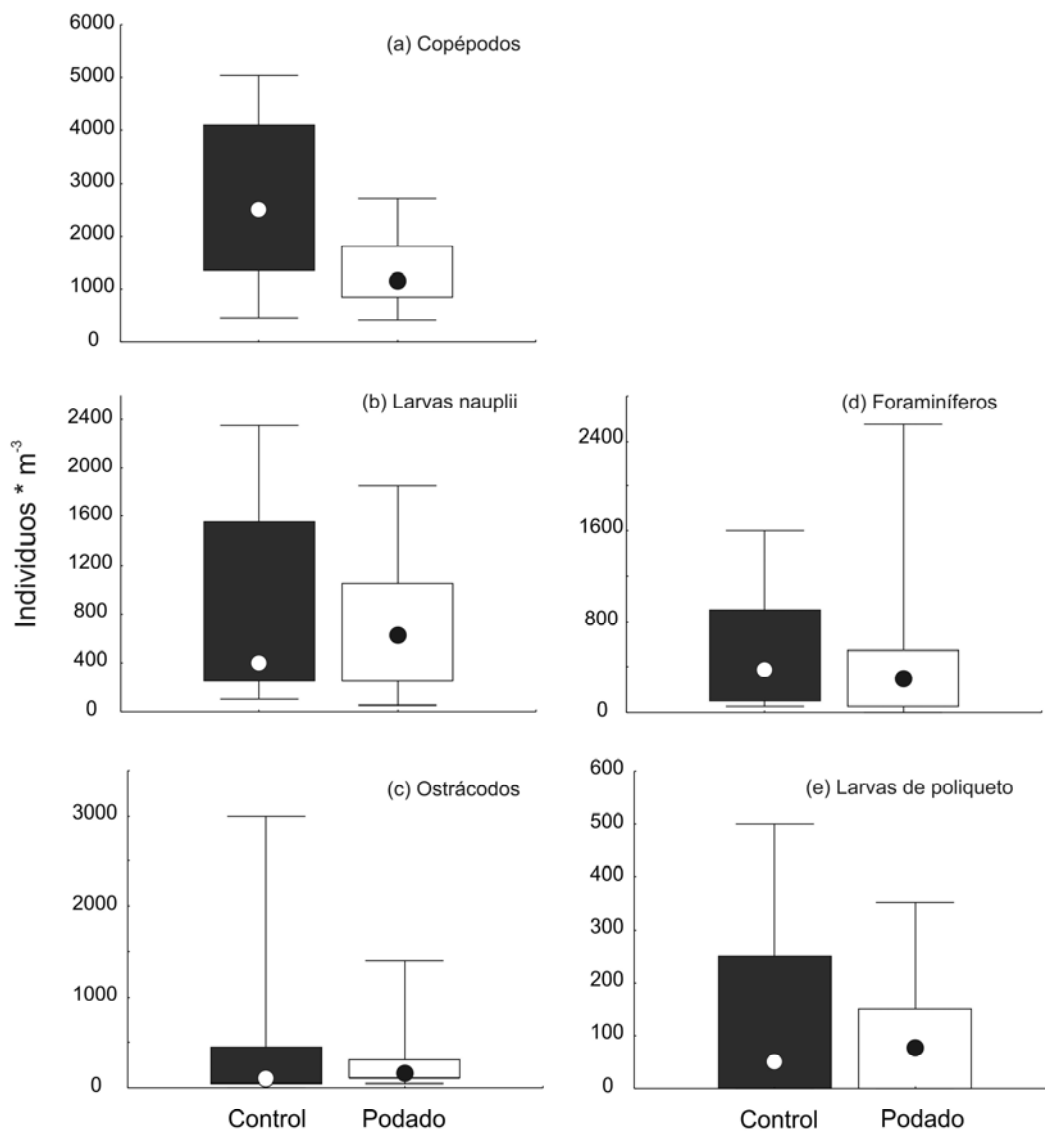


Figura III.4. Abundancia de organismos zooplanctónicos (a) copéodos, (b) larvas nauplii, (c) ostrácodos, (d) foraminíferos y (e) larvas de poliqueto, en parches naturales (cajas negras) y en parches podados (cajas blancas).

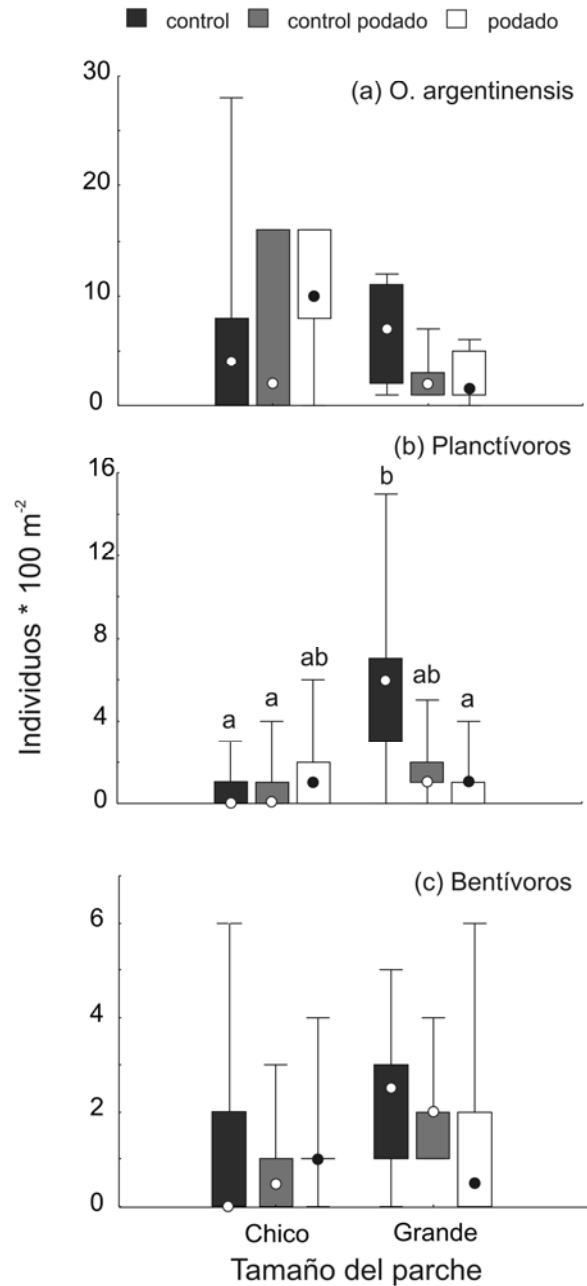


Figura III.5. Abundancia de (a) *Odontesthes argentinensis* totales, (b) *Odontesthes argentinensis* planctívoros y (c) *Odontesthes argentinensis* bentívoros, en parches chicos (25 m²) y grandes (100 m²) bajo tres tratamientos: control natural (cajas negras), control de podado (cajas grises) y podado (cajas blancas). Letras distintas indican diferencias significativas.

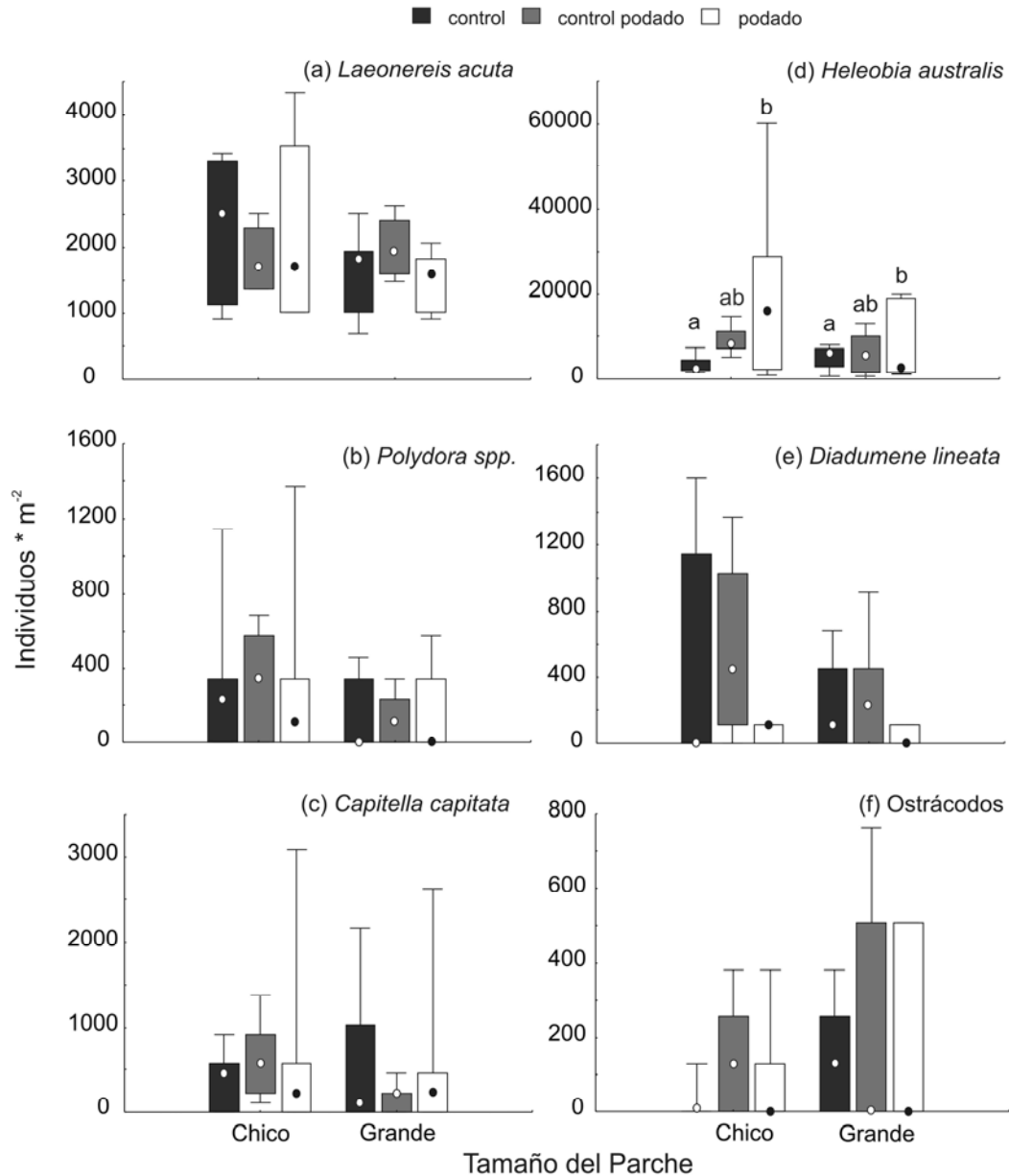


Figura III.6. Abundancia de organismos de la macrofauna (a) *Laeonereis acuta*, (b) *Polydora spp.*, (c) *Capitella capitata*, (d) *Heleobia australis*, (e) *Diadumene lineata* y (f) ostrácodos, en parches chicos (25 m^2) y grandes (100 m^2) bajo tres tratamientos: control natural (cajas negras), control de podado (cajas grises) y podado (cajas blancas). Letras distintas indican diferencias significativas.

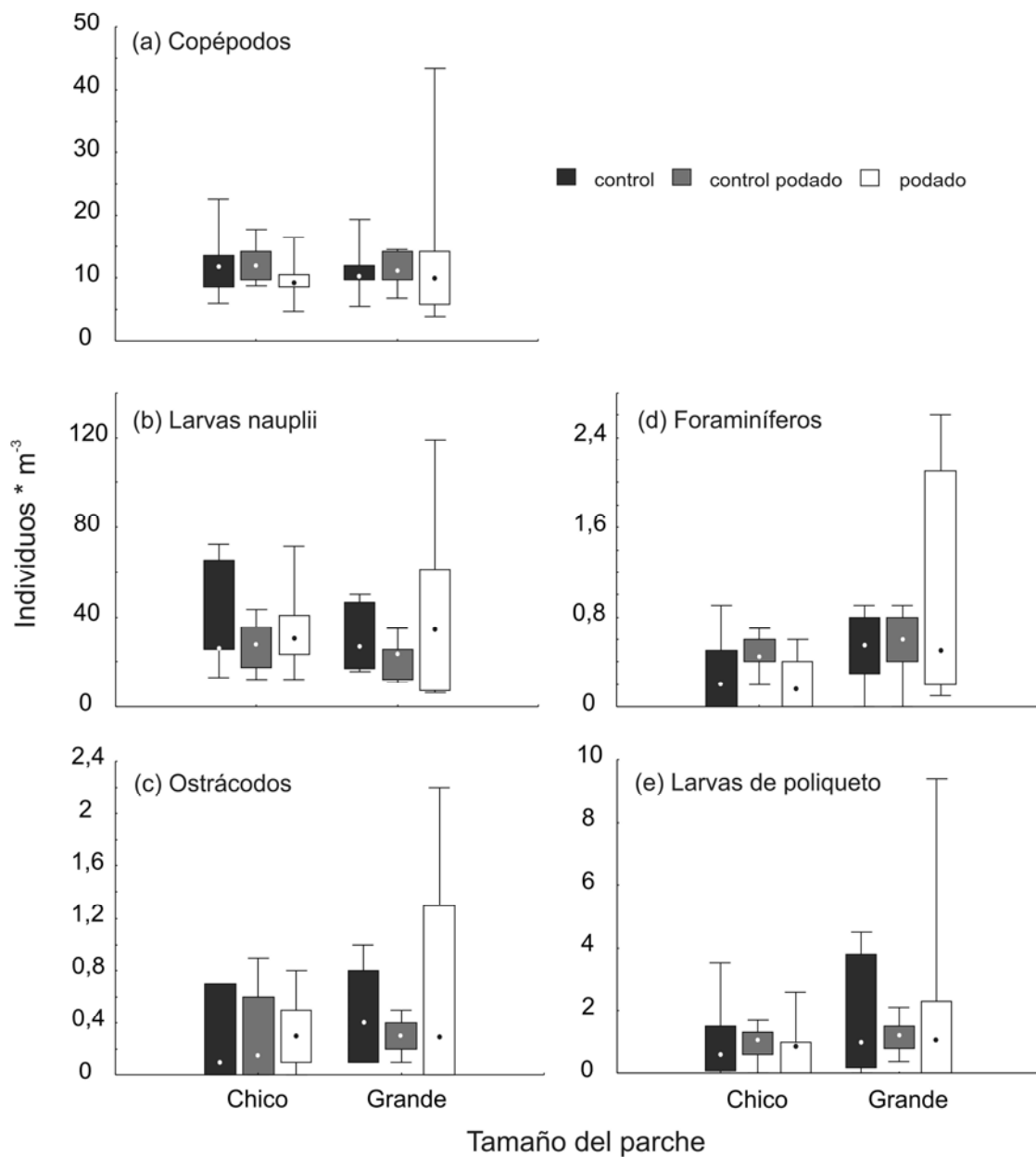


Figura III.7. Abundancia de organismos zooplanctónicos (a) copépodos, (b) larvas nauplii, (c) ostrácodos, (d) foraminíferos y (e) larvas de poliqueto, en parches chicos (25 m²) y grandes (100 m²) bajo tres tratamientos: control natural (cajas negras), control de podado (cajas grises) y podado (cajas blancas).

CAPITULO IV

**Efecto de los peces juveniles sobre las comunidades
bentónicas en marismas de *Spartina alterniflora*.**

INTRODUCCIÓN

La depredación tiene importantes efectos sobre la estructuración de las comunidades bentónicas (ej. Paine 1966, Wilson 1991, Lenihan y Micheli 2001). El impacto de la depredación depende de la abundancia y el comportamiento de las presas (Seitz *et al.* 2001), que a su vez puede verse modificado por el tipo de sedimento (Quammen 1982, 1984, Micheli 1996, Seitz *et al.* 2001) y la estructura del hábitat (ej. Micheli 1997, Corona *et al.* 2000). Dicho impacto también depende del número de depredadores, el cual puede variar debido al uso estacional del ambiente, como así también de las condiciones físicas o biológicas del sistema (Wootton 1993, Levin *et al.* 1997, Berlow 1999). En ambientes expuestos a la acción de las mareas, los organismos del bentos son depredados por una variedad de organismos, como por ejemplo cangrejos y peces durante la marea alta (ej. Virnstein 1977, Martinetto *et al.* 2005), y aves playeras (ej. Quammen 1984, Botto *et al.* 1998, Palomo *et al.* 2003b), hormigas (ej. Palomo *et al.* 2003a) y mamíferos terrestres (ej. Navarrete y Castilla 1993) durante la marea baja.

La complejidad estructural del hábitat puede tener importantes efectos en las interacciones de depredación (Crowder y Cooper 1982, Martinetto *et al.* 2005). De acuerdo al tipo de depredador, la presencia de estructura en el ambiente puede generar interacciones positivas o negativas tanto para los depredadores como para las presas, modificando la interacción entre ambos (Palomo *et al.* 2003a,b, Escapa *et al.* 2004, Martinetto *et al.* 2005). Si bien la vegetación acuática puede afectar la interacción depredador-presa al crear un hábitat de mayor complejidad estructural (Rozas y Odum 1987, Levin *et al.* 1997, Warfe y Barmuta 2004), los peces son importantes depredadores que alteran la composición de las comunidades bentónicas en ambientes vegetados (Heck y Crowder 1991, Crowder *et al.* 1998). Al utilizar estos ambientes como áreas de refugio

(capítulo II), el impacto sobre las presas bentónicas podría ser mayor, respecto de los ambientes desprovistos de vegetación.

Se ha observado que los efectos de los peces y aves playeras muchas veces no se traducen en una reducción significativa del número de presas (Raffaelli y Milne 1987, Wilson 1994) sino en un intenso efecto en la estructura de la cohorte (Matthews *et al.* 1994, Martinetto *et al.* 2005). Los peces son importantes depredadores en presas infaunales de intermareales de fondos blandos (Norton y Cook 1999, Martinetto *et al.* 2005, capítulo I de esta tesis). De esta manera, cualquier efecto sobre la disponibilidad y abundancia de presas bentónicas podría afectar también la interacción depredador-presa. En el Capítulo II de esta tesis se observó una correlación positiva entre la composición y abundancia del ensamble de peces y la comunidad bentónica en la marisma por lo cual se propuso que estos ambientes serían importantes como sitios de alimentación para peces juveniles debido, probablemente, a la mayor densidad de poliquetos que constituyen el principal ítem presa de los peces bentívoros, sumado a la ventaja que conlleva forrajear en un ambiente donde el riesgo de depredación sería menor. Por otra parte, los resultados del experimento de podado (capítulo III) mostraron que cuando la disponibilidad de alimento es la misma, al menos una de las especies de peces usuarios de estos ambientes, la corvina rubia *Micropogonias furnieri*, usó más frecuentemente los parches podados, lo que indicaría que la planta podría interferir en el consumo de presas bentónicas.

En este contexto, el objetivo general de este capítulo fue evaluar el efecto estacional de la depredación por peces juveniles sobre la comunidad bentónica en marismas de *Spartina alterniflora* y, el posible efecto de la planta sobre las interacciones entre los peces y sus presas bentónicas. Para esto, en primer lugar, se analizó la variación estacional de los peces bentívoros en la marisma, y se evaluó experimentalmente la depredación por peces sobre las comunidades bentónicas a lo largo de las cuatro estaciones del año. En segundo

lugar, para evaluar si la complejidad estructural generada por la presencia de *S. alterniflora* afecta las interacciones entre los peces y el bentos, se comparó la abundancia y la dieta de los peces bentívoros entre áreas con y sin vegetación (marisma y planicie de marea). Finalmente se evaluó experimentalmente el efecto de depredación por peces sobre organismos bentónicos en la planicie de marea, resultados que posteriormente fueron comparados con los obtenidos en la marisma.

MATERIALES Y METODOS

Área de estudio

Los muestreos y experimentos correspondientes a este capítulo de tesis se llevaron a cabo en las marismas del estuario de Bahía Blanca. Los experimentos se realizaron en la marisma baja donde la especie dominante es *S. alterniflora*

Uso de hábitat por peces bentívoros

Como se observó en el capítulo II, algunas especies de peces sólo usan la marisma y la planicie de marea contigua durante el verano, ausentándose en las demás estaciones. Estas variaciones en la abundancia de peces podrían traducirse en diferencias en la presión de depredación sobre las comunidades bentónicas. Por esto, se calculó la abundancia de peces bentívoros en la marisma para cada una de las estaciones del año, a partir de los datos obtenidos en el muestreo de peces del capítulo II. También, se comparó la abundancia de peces bentívoros entre la marisma y la planicie de marea durante el verano. Debido a que en esta estación se registró la mayor abundancia de peces bentívoros, la misma fue la elegida para evaluar los efectos de depredación por peces en la planicie de marea, resultados que luego fueron comparados con los obtenidos en el experimento realizado en la marisma en esa misma estación.

Debido a la falta de cumplimiento de los supuestos estadísticos, aún luego de aplicar las transformaciones generalmente recomendadas, la hipótesis nula de no diferencias en la abundancia de peces bentívoros entre estaciones del año fue evaluada con el test no paramétrico Kruskal-Wallis (Zar 1999). Para evaluar la hipótesis nula de no diferencias en la abundancia de peces bentívoros entre la marisma y la planicie de marea se utilizó un test de Mann-Whitney (Zar 1999). En este último caso, también se evaluaron diferencias entre las varianzas con una prueba F (Zar 1999).

Dieta de peces en la marisma y en la planicie de marea y selección de tallas de poliquetos

Con el objetivo de evaluar diferencias en la dieta de los peces bentívoros entre la marisma y la planicie de marea, durante el verano se realizaron arrastres con una red de playa cubriendo un área de 350 m² durante la marea alta. Sólo se conservaron para el análisis aquellas especies con hábitos bentívoros (*O. argentinensis* > 80 mm y *M. furnieri*). Los estómagos de las especies mencionadas fueron diseccionados y analizados bajo una lupa (20 x) y sólo se contabilizaron las presas bentónicas. La hipótesis nula de no diferencias en la abundancia de presas consumidas en la marisma y en la planicie de marea para cada una de las especies de peces bentívoros se evaluó con un test de t_c (Zar 1999).

Debido a que el poliqueto *Laeonereis acuta* fue el ítem presa bentónico más importante encontrado en los estómagos tanto de *O. argentinensis* como de *M. furnieri*, se evaluó la posible selección por tallas de los poliquetos por parte de los peces. Para eliminar errores en cuanto a la medición de la talla, debido a que los poliquetos se encuentran parcialmente digeridos, se realizaron mediciones de sus mandíbulas, las cuales fueron fotografiadas bajo lupa binocular (20X) y medidas con el Software Image. Esta técnica ya ha sido utilizada en estudios previos en los cuales se ha establecido la relación lineal entre el largo total de los poliquetos y el de sus mandíbulas (Escapa *et al.* 2004; Martinetto *et al.*

2005). De esta manera, el largo de las mismas puede utilizarse como una medida indirecta del largo total de los individuos. La hipótesis nula de no diferencias en la distribución de frecuencias de tallas de las mandíbulas de los poliquetos consumidos en la marisma fue comparada con las de los consumidos en la planicie de marea con un test de Kolmogorov-Smirnov (Zar 1999) para cada especie. Además, se comparó dentro de cada área, la distribución de frecuencias de tallas de mandíbulas para ambas especies de peces, con el objetivo de evaluar si las distintas especies predan sobre los mismos o distintos rangos de tallas de poliquetos. También en este caso se utilizó un test de Kolmogorov-Smirnov (Zar 1999) para evaluar la hipótesis nula de no diferencias en la distribución de frecuencias de tallas de mandíbulas de poliquetos consumidos dentro de cada área, entre especies de peces.

Variación estacional en el efecto de depredación por peces sobre la macrofauna de marismas

Para evaluar si existen diferencias en la depredación de peces sobre los organismos bentónicos dependiendo de la estación del año, se realizó un experimento de exclusión de peces en la marisma, siguiendo la metodología utilizada por Martinetto *et al.* (2005). El experimento contó con los siguientes tratamientos (con seis réplicas cada uno y un área de 2 x 2 m por réplica): a) exclusión de peces (cajas con 4 paredes de 2m de altura sin fondo ni techo), b) control de caja (cajas con dos paredes de 2m de altura) y c) control natural (áreas delimitadas por estacas, sin cajas). Las exclusiones y los controles de caja fueron construidos utilizando una red con malla de 1 cm de diámetro unidas en las esquinas por medio de argollas a varillas de PVC (3 cm de diámetro). Los bordes inferiores de las paredes de red se enterraron 20 cm en el sedimento y los superiores fueron equipados con boyas con el fin de mantener las cajas extendidas durante la marea alta pero bajas durante la marea baja. La ventaja de este tipo de exclusiones es que permite discriminar el efecto

de los peces, del de las aves, que durante la marea baja pueden acceder a las áreas excluidas.

Luego de un mes, de cada unidad experimental se tomaron muestras para el análisis de macrofauna (siguiendo la metodología utilizada en el capítulo I). No se extrajeron muestras para evaluar los efectos de la depredación por peces sobre la meiofauna ya que ningún organismo correspondiente a esta categoría fue registrado en los contenidos estomacales de las especies de peces analizadas. La hipótesis nula de no diferencias en la abundancia de los organismos de la macrofauna entre tratamientos fueron evaluadas con un ANOVA de una vía (Zar 1999) para cada estación del año por separado. Las diferencias *a posteriori* se evaluaron con un test de Tukey (Zar 1999).

Efecto de la presencia de vegetación en las interacciones de depredación de los peces sobre la macrofauna

Para evaluar los peces afectan vía depredación a los organismos macrofaunales en la planicie de marea, se realizó el mismo experimento de exclusión de peces descrito anteriormente para la marisma. El experimento se realizó durante el verano, debido a que en esta estación se registró la mayor abundancia de peces (ver capítulo II) y de existir efecto de depredación sería esperable detectarlos en esta estación donde la presión de depredación sería mayor. Luego de un mes, se tomaron muestras de macrofauna de cada unidad experimental (ver metodología utilizada en capítulo I). La hipótesis nula de no diferencias en las abundancias de los distintos ítems presa entre tratamientos fueron evaluadas con ANOVA de una vía (Zar 1999) para cada experimento por separado. Las diferencias *a posteriori* se evaluaron con un test de Tukey (Zar 1999). Los resultados obtenidos, si bien no pudieron compararse estadísticamente con los de la marisma, debido a las diferencias existentes en las abundancias de peces y presas que existen entre áreas

(capítulo II), fueron analizados por separado y posteriormente discutidos poniéndolos en contexto con las diferencias entre áreas mencionadas anteriormente

Muchos predadores seleccionan determinados rangos de tallas de presas (Elnor y Raffaelli 1980, Martinetto *et al.* 2005). Puntualmente se sabe que en la laguna de Mar Chiquita *O. argentinensis* consume poliquetos de tallas más chicas en los cangrejales respecto de las áreas sin cangrejos, mientras que *M. furnieri*, en general consume poliquetos de mayores tallas en el cangrejal que fuera de este (Martinetto *et al.* 2005). Sin embargo, si bien pueden estar consumiendo tallas particulares, resulta interesante saber si ese consumo afecta significativamente a las cohortes de los poliquetos. Por tal motivo, se comparó la distribución de frecuencias de tallas de mandíbulas de *L. acuta* entre tratamientos. Se seleccionaron al azar 10 organismos de cada uno de los cilindros de sedimento que se extrajeron para el muestreo de macrofauna tanto en la marisma como en la planicie de marea y se procedió a la medición del largo total de las mandíbulas utilizando el mismo procedimiento descrito anteriormente. Las diferencias en la distribución de frecuencias de mandíbulas de *L. acuta* se evaluaron primero entre los poliquetos provenientes del control y los del control de caja para evaluar cualquier posible efecto del artefacto sobre las tallas de *L. acuta*. Como no se observaron diferencias en la distribución de frecuencias de talla entre tratamientos, esto validó la posterior comparación entre los tratamientos control y las exclusiones. Para las comparaciones se utilizaron tests de Kolmogorov Smirnov (Zar 1999) para la marisma y la planicie de marea por separado.

RESULTADOS

Uso de hábitat por peces bentívoros

Dentro del grupo trófico de peces bentívoros, las especies registradas fueron, *O. argentinensis* y *M. furnieri*. En la marisma, la abundancia de peces bentívoros mostró

diferencias entre estaciones ($H = 9,52$, $p < 0,05$; Fig. IV.1), siendo mayor en el verano respecto de las restantes estaciones del año. La abundancias de peces bentívoros entre la marisma y la planicie de marea no mostró diferencias ($Z = 0,45$, $n = 7$, $p = 0,65$; Fig. IV.2). Sin embargo, las varianzas para la abundancia de peces bentívoros fueron diferentes entre áreas ($F = 67,26$, $gl = 12$, $p < 0,0001$) siendo más de 3 veces mayor la varianza en la marisma que en la planicie de marea.

Dieta de peces en la marisma y en la planicie de marea y selección de tallas de poliquetos

El poliqueto *L. acuta* fue el ítem presa consumido de forma casi exclusiva por *O. argentinensis* y por *M. furnieri* tanto en la marisma como en la planicie de marea. Si bien el gasterópodo *Heleobia australis* es otro importante componente de la macrofauna, en sólo uno de los estómagos analizados se pudo identificar un solo individuo de esta especie. Por tal motivo, el análisis estadístico sólo se llevó a cabo para *L. acuta*.

Ninguna de las dos especies de peces bentívoros analizadas, mostró diferencias en la abundancia de poliquetos consumidos entre la marisma y la planicie (*M. furnieri*, $t = 1,05$, $gl = 98$, $p = 0,3$; *O. argentinensis*, $t = 1,59$, $gl = 98$, $p = 0,12$; Fig. IV.3) y tampoco se observaron diferencias entre la distribución de frecuencias de tallas de mandíbulas de poliquetos consumidos entre áreas (*O. argentinensis*, $D_{máx} = 0,16$, $p > 0,1$; *M. furnieri*, $D_{máx} = 0,18$, $p > 0,1$; Fig. IV.4). Sin embargo, dentro de cada área, la distribución de frecuencias de tallas de mandíbulas de poliquetos consumidos mostró diferencias entre las especies (marisma, $D_{máx} = 0,33$, $p < 0,05$; planicie, $D_{máx} = 0,48$, $p < 0,001$; Fig. IV.5). Tanto en la marisma como en la planicie de marea, las tallas pequeñas de poliquetos fueron consumidas en mayor proporción por *M. furnieri*, mientras que las tallas más grandes fueron consumidas en mayor proporción por *O. argentinensis* (Fig. IV.5)

Variación estacional en el efecto de depredación por peces sobre la macrofauna de marismas

De las especies de la macrofauna presentes en los distintos tratamientos del experimento, los poliquetos *L. acuta* y *Polydora sp.* y el gasterópodo *H. australis* fueron lo suficientemente abundantes como para permitir un análisis estadístico. *Laeonereis acuta* y *H. australis* estuvieron presentes en todas las estaciones del año, mientras que *Polydora sp.* sólo estuvo presente en invierno y primavera. La depredación por peces tuvo un efecto significativo sólo sobre *H. australis* en el verano (Tabla IV.1). La abundancia de este gasterópodo fue mayor en el tratamiento de exclusión de peces que en los controles, no observándose evidencias de efectos de cajas (Fig. IV.6b). Para las demás estaciones del año, la depredación por peces no tuvo efectos sobre ninguno de los organismos de la macrofauna en la marisma (Tabla IV.1; Fig. IV.6).

Efecto de la presencia de vegetación en las interacciones de depredación de los peces sobre la macrofauna

Como se mencionó anteriormente, el experimento de depredación en la marisma mostró que sólo la abundancia de *H. australis* fue mayor en el tratamiento de exclusión. En la planicie de marea, también se observaron diferencias en la abundancia de *H. australis* entre tratamientos (Tabla IV.2), pero inversamente a lo encontrado en las marisma, este gasterópodo fue más abundante en los tratamientos control que en las exclusiones (Fig. IV.7b). En la marisma, la comparación de la distribución de frecuencias de tallas de mandíbulas de poliquetos mostró diferencias entre los tratamientos control y las exclusiones ($D_{máx} = 0,03$, $p < 0,05$; Fig. IV.8a). En las exclusiones se encontró una mayor proporción de tallas grandes de poliquetos respecto del control. En la planicie de marea, no se observaron diferencias en la distribución de frecuencias de tallas de mandíbulas de poliquetos entre tratamientos ($D_{máx} = 0,12$, $p > 0,05$; Fig. IV.8b).

DISCUSIÓN

Los resultados presentados en este capítulo mostraron que los peces afectan a las presas bentónicas en la marisma sólo durante el verano, coincidiendo con el pico de abundancia de peces bentívoros. El poliqueto *L. acuta* fue el ítem presa consumido en forma casi exclusiva por *O. argentinensis* y por *M. furnieri*. El consumo de poliquetos *per capita* por ambas especies de peces bentívoros fue el mismo en la marisma que en la planicie de marea. Sin embargo, estos resultados no permitirían descartar que la planta afecte la eficiencia de forrajeo de los peces juveniles, la cual podría estar compensada por la mayor probabilidad de encuentro de poliquetos en la marisma debido a la mayor abundancia de estos organismos en este ambiente respecto de la planicie de marea (capítulo II).

Los ensambles de peces se caracterizan por una gran variabilidad espacial y temporal en su composición y abundancia (Choat y Ayling 1987, Connell y Kingsford 1998). La intensidad de la depredación y el efecto que los peces pueden tener sobre las comunidades de invertebrados bentónicos puede variar de forma estacional (Harrison 1987), a través de las mareas o de los ciclos diarios (Sogard y Able 1994) e incluso de un momento a otro (Dill y Fraser 1997). Los resultados de este capítulo mostraron que existe un efecto estacional de la depredación en la marisma, ya que los peces afectaron la abundancia de los organismos del bentos sólo durante el verano, coincidiendo con el pico de abundancia. A diferencia de las restantes estaciones, no sólo en el verano se produjo un aumento considerable en la abundancia de peces bentívoros, sino que se registró la presencia *M. furnieri* junto a la de *O. argentinensis*, que hizo uso del ambiente durante todas las estaciones del año. Aunque no se realizaron muestreos estacionales de la abundancia de presas bentónicas, a partir de los controles del experimento de exclusión se pudo observar que también la abundancia de la macrofauna aumentó durante el verano, lo

que podría llevar a que la relación depredador-presa se mantuviera constante a lo largo de las estaciones. Sin embargo, la magnitud del aumento de las presas durante en verano respecto de las restantes estaciones fue, en general, mucho menor que la de los depredadores. La mayor abundancia de depredadores en cangrejales de *Neohelice granulata* también ha sido reportada por Martinetto *et al.* (2005) como uno de los factores que explicaría la depredación por peces juveniles bentívoros en estos ambientes. De esta manera, el efecto de depredación podría ser el resultado de la mayor presión de depredación debido a la mayor abundancia de peces bentívoros durante el verano.

El poliqueto *L. acuta* y el gasterópodo *H. australis* constituyen importantes componentes de las comunidades intermareales del Atlántico Sudoccidental (Orensanz y Estivariz 1971, Canepuccia *et al.* 2007), y son las dos especies de la macrofauna mas representativas en términos de abundancia tanto en la marisma como en la planicie de marea de Villa del Mar (capítulo II). El análisis de los contenidos estomacales de *O. argentinensis* y de *M. furnieri* colectados en la marisma y en la planicie de marea mostraron un alto grado de selección por *L. acuta*, que en casi la totalidad de los estómagos, fue el único ítem presa encontrado. La calidad nutricional del alimento es de importancia obvia, y la necesidad de mantener una dieta de suficiente energía fuerza a los consumidores a desplegar una remarcada selectividad en la alimentación (Stephens y Krebs 1986). Hay algunos ejemplos sobre el forrajeo de peces gasterósteos (ej. *Gasterosteus aculeatus* y *Spinachia spinachia*) en donde fueron seleccionadas las presas con mayores beneficios energéticos (Ibrahim y Huntingford 1989), y otro sobre peces hervíboros (*Girella laevis*) que mostraron un consumo diferencial por algas de los generos *Ulva* y *Enteromorpha* debido al mayor aporte de nitrógeno y al alto contenido energetico que estas algas tienen respecto de otras disponibles en el ambiente (Cáceres y Ojeda 2000). Por otra parte, como se mencionó en el capítulo I, la movilidad de las presas

es otro factor clave en la selección por los depredadores (Carle y Hastings 1982, Main 1985). Al aumentar su movilidad, las presas se hacen más visibles y en consecuencia aumentan su riesgo de depredación (Zaret 1980, Magnhagen y Weiderholm 1982). Durante la marea alta, tanto en la marisma como en la planicie de marea, *L. acuta* se asoma a la superficie a alimentarse (obs. pers.), aumentando de esta manera la posibilidad de detección para sus depredadores. Esto, sumado a la gran abundancia de este poliqueto en el ambiente podrían ser los factores que expliquen la gran selectividad de *O. argentinensis* y de *M. furnieri* por este poliqueto como ítem presa casi exclusivo en sus dietas.

Si bien no se observaron diferencias en las tallas de *L. acuta* consumidas por *O. argentinensis* y *M. furnieri* entre la marisma y la planicie de marea, dentro de cada ambiente particular, *M. furnieri* consumió en mayor proporción poliquetos de pequeño tamaño y *O. argentinensis* lo hizo sobre las tallas mayores de este ítem presa. Una comunidad de organismos estaría limitada por un recursos cuando los individuos que la componen utilizan todo el recurso potencialmente disponible, lo cual podría causar que los organismos compitan entre sí o bien, atenúen la competencia particionando el uso del recurso (Mac Arthur y Levins 1967). Los peces presentan una gran plasticidad trófica y muestran diferentes hábitos alimenticios en relación con la disponibilidad del alimento y ontogénicamente como respuesta a sus requerimientos fisiológicos y nutricionales (Wootton 1990). Los hábitos alimenticios pueden cambiar aún en una misma especie de acuerdo al área, la disponibilidad del alimento, la edad y/o el sexo (Blaber 1997). La partición puede estar dada cuando las distintas especies o distintos estadios de la misma especie se alimentan en diferentes áreas (Flores Ortega *et al.* 2009), de diferentes presas (Galván 2008) o de diferentes tallas de una misma presa (Martinetto *et al.* 2005, este trabajo). Un ejemplo de partición de recursos de una misma presa, según su talla fue observado en cangrejales de *N. granulata*, donde *O. argentinensis* y el bagre *Pimelodella*

laticeps consumieron más poliquetos pequeños en el cangrejal que fuera del mismo, aunque su ocurrencia no estuvo solapada en el tiempo, mientras que la ocurrencia de *M. furnieri* estuvo solapada con ambas especies, pero *M. furnieri* consumió poliquetos de tallas mayores en el cangrejal. La partición del recurso (*L. acuta*) por tallas entre *O. argentinensis* y *M. furnieri* podrían explicar los resultados observados en este capítulo. Esta partición, como cualquiera de las anteriormente descritas lleva finalmente a lograr mayores tasas de crecimiento entre distintas especies o entre distintos estadios de la misma especie, reduciendo la competencia interespecífica o intraespecífica por el alimento (García Berthou y Moreno Amich 2000).

La depredación por peces juveniles fue significativa en la marisma y no en la planicie de marea. En la marisma los peces afectaron la abundancia de *H. australis* y de las tallas más grandes de *L. acuta*. En general, se propone que la presencia de la planta reduce la movilidad del depredador (Diehl 1988, Heck y Crowder 1991) así como su eficiencia de búsqueda, detección y captura de las presas, y en consecuencia la depredación es menor en áreas vegetadas respecto de las áreas desprovistas de vegetación (ej. Lipcius *et al.* 1998, Swisher *et al.* 1998). Sin embargo, los efectos sobre la interacción entre los peces y el bentos no dependen solamente de la presencia de la planta *per se*, sino que también son fuertemente dependientes de la complejidad de la misma (Heck y Orth 1980, Heck y Thoman 1981). Por ejemplo, se ha observado a través de experimentos de laboratorio que sólo altas densidades de vegetación (674 tallos m⁻²) proveen mayor protección a las presas respecto de las áreas desprovistas de cobertura vegetal y que las densidades intermedias (464 tallos m⁻²) y bajas (274 tallos m⁻²) si bien interfieren, no afectan significativamente el éxito de forrajeo de los peces (*Fundulus heteroclitus*, Coen 1979). Además, el tamaño de los peces es otro factor que se ha utilizado para explicar la falta de efecto de la vegetación en la eficiencia del consumo de presas. Se ha propuesto que el pequeño tamaño de algunas

les permite moverse fácilmente en las áreas vegetadas sin que planta represente un obstáculo físico (*Lagodon rhomboides*, Stoner 1982; *Nannoperca australis*, Warfe y Barmuta 2004). En el presente trabajo, el mismo consumo de poliquetos *per cápita* por ambas especies de peces en la marisma y en la planicie de marea parecería indicar que la planta no interfiere en el éxito de forrajeo de los peces bentívoros sobre sus presas. La baja densidad de tallos que *S. alterniflora* presenta en la marisma (266 tallos m⁻²; M. Addino, com. pers.) y el pequeño tamaño de los peces podrían explicar la falta de interferencia. Sin embargo, esta explicación sólo sería válida para a *O. argentinensis*, ya que en el capítulo anterior se observó que, al menos cuando la disponibilidad de alimento es la misma, *M. furnieri* prefirió usar los parches podados, lo que podría estar relacionado con una mayor eficiencia de forrajeo debido a la ausencia de la planta. Por tal motivo, no puede descartarse por completo que *S. alterniflora* interfiera en el consumo de presas en la marisma comparada con la planicie de marea, ya que la mayor abundancia de poliquetos en la zona vegetada (capítulo II) podría estar compensando la menor eficiencia de forrajeo en este ambiente y en consecuencia el consumo de presas ser el mismo en ambos ambientes, enmascarando el posible efecto de la planta en la interferencia en el consumo.

Los efectos de depredación observados en el experimento de exclusión sólo pueden adjudicarse a los peces juveniles en el caso de *L. acuta* ya que si bien la abundancia de *H. australis* aumentó en las exclusiones, este gasterópodo no constituye un ítem presa de los peces juveniles. El aporte nutritivo que ofrecen las presas con estructuras rígidas (ej. valvas) es bajo y, por tal motivo, los predadores reducen el consumo de presas con estas características (García de Jalon y Barcelo 1987). Este podría ser el factor que explique la ausencia de *H. australis* en los contenidos estomacales de los peces juveniles analizados, a pesar de la gran disponibilidad que presenta esta presa en el ambiente. Sin embargo, este gasterópodo ha sido reportado como presa de peces adultos (Giberto *et al.* 2007), quienes

serían los responsables de los resultados del experimento de exclusión de peces observados en la marisma. Un resultado inesperado en el experimento llevado a cabo en la planicie de marea fue que la abundancia de *H. australis* fue mayor en el control que en el tratamiento de exclusión de peces. Esto podría ser un efecto indirecto de la presencia de los peces forrajeando en el ambiente. Análisis de isótopos estables muestran que las microalgas bentónicas constituyen el principal alimento de *L. acuta* (Botto *et al.* 2005), y también han sido reportadas como un ítem en la dieta de distintas especies del género *Heleobia* (Cazzaniga 1982). *Laeonereis acuta* afecta directamente a las microalgas bentónicas, disminuyendo su abundancia (Molina *et al.* 2007). Esto podría deberse tanto a los efectos directos del poliqueto sobre las algas como resultado de su presión de depredación, como a los disturbios generados por la actividad de este organismo en la capa superficial del sedimento. La disminución de la abundancia de *L. acuta* como resultado de la depredación por peces podría provocar un aumento en la abundancia de algas bentónicas. Por otra parte, los caracoles presentan sistemas sensoriales bien desarrollados que les permiten localizar rápidamente parches ricos en alimento (Rahman *et al.* 2000, Kelaher *et al.* 2003) y tienen la capacidad de seguir los recorridos de moco, e incluso más que ir tras sus propias huellas, tienen la tendencia de seguir las huellas de sus congéneres, lo que conlleva a la formación de importantes agregados de organismos (Trott y Dimock 1978). En presencia de peces predando sobre poliquetos, se vería reducido el consumo de algas por *L. acuta* y en consecuencia aumentaría la disponibilidad de este ítem presa en el ambiente, el cual podría ser fácilmente detectado por *H. australis* y de esta manera explicarían la mayor abundancia de este caracol observada en los controles.

Si bien no se observaron diferencias en la abundancia total de peces bentívoros entre la marisma y la planicie de marea, la varianza en la abundancia de este grupo trófico fue más de 3 veces mayor en la marisma. El efecto de depredación observado en la

marisma, podría explicarse por el mayor número de peces que estarían alimentándose en este ambiente respecto las áreas sin vegetación. Junto con la abundancia de depredadores, Martinetto *et al.* (2005) propusieron que el mayor consumo *per cápita* de los peces en el cangrejal podría ser otro de los factores que explique la predación en estos ambientes respecto de áreas sin cangrejos. Sin embargo, en el presente trabajo, no se observaron diferencias en el consumo *per cápita* de presas entre áreas ni para *O. argentinensis* ni para *M. furnieri*, lo que permite concluir que los resultados observados estarían explicados solamente por la mayor abundancia de depredadores en el ambiente.

En conclusión, si bien no puede descartarse que *S. alterniflora* interfiera en la interacción entre los peces y el bentos (capítulo III), de existir, esta interferencia podría estar compensada por la mayor disponibilidad de presas (poliquetos) presentes en la marisma. La estructura aérea proveería refugio a los peces juveniles contra predadores superiores (ej. biguá, *Phalacrocorax brasilianus*; macá grande, *Podiceps major*; Delhey y Petracci 2004) quienes simultáneamente al entrar a la marisma tendrían la posibilidad de forrajear en un área donde la disponibilidad del principal ítem presa, el poliqueto *L. acuta*, es mayor (capítulo II). Sin embargo, el patrón inverso podría también aplicarse. Así, los peces preferirían la marisma debido a la mayor disponibilidad de alimento y en consecuencia, al entrar a este ambiente en busca de alimento, su vulnerabilidad frente a posibles predadores se vería reducida debido a la mayor complejidad del ambiente vegetado respecto de áreas desprovistas de vegetación. Sería interesante establecer si alguno de estos mecanismos en particular es el que estaría determinando los patrones de uso del hábitat, o si se trata de una combinación de ambos. Cualquiera sea el resultado, todos ellos tienden a maximizar la supervivencia y desarrollo de las poblaciones de peces juveniles que hacen uso de estos ambientes intermareales.

Tabla IV.1. Resultado de los ANOVAs de una vía para cada estación del año, evaluando el efecto los distintos tratamientos del experimento de exclusión de peces realizado en la marisma sobre la abundancia de los organismos de la macrofauna. Los asteriscos indican diferencias significativas entre tratamientos.

Fuente de variación	gl	CM	F	P
OTOÑO				
<i>Laeonereis acuta</i>				
Tratamiento	2	40,43	0,54	0.59
Error	15	74,29		
<i>Heleobia australis</i>				
Tratamiento	2	5386,48	2,18	0.14
Error	15	2465,67		
INVIERNO				
<i>Laeonereis acuta</i>				
Tratamiento	2	22,06	0,73	0.49
Error	15	30,37		
<i>Heleobia australis</i>				
Tratamiento	2	609,39	0,37	0.69
Error	15	1623,48		
<i>Polydora sp.</i>				
Tratamiento	2	0,053	0,92	0.42
Error	15	0,058		
PRIMAVERA				
<i>Laeonereis acuta</i>				
Tratamiento	2	1,67	0,27	0,76
Error	15	4,24		
<i>Heleobia australis</i>				
Tratamiento	2	3488	2,81	0,09
Error	15	1239,9		
<i>Polydora sp.</i>				
Tratamiento	2	0,72	0,19	0,82
Error	15	3,7		
VERANO				
<i>Laeonereis acuta</i>				
Tratamiento	2	140,17	1,94	0,18
Error	15	72,38		
<i>Heleobia australis</i>				
Tratamiento	2	0,48	5,74	0,01*
Error	15	0,08		

Tabla IV.2. Resultado del ANOVA de una vía evaluando el efecto los distintos tratamientos del experimento de exclusión de peces realizado en la planicie de marea, sobre la abundancia de los organismos de la macrofauna. Los asteriscos indican diferencias significativas entre tratamientos.

Fuente de variación	<i>gl</i>	CM	<i>F</i>	<i>P</i>
<i>Laonereis acuta</i>				
Tratamiento	2	5,39	0,05	0,94
Error	15	98,33		
<i>Heleobia australis</i>				
Tratamiento	2	19128,5	4,99	0,022*
Error	15	3831,9		

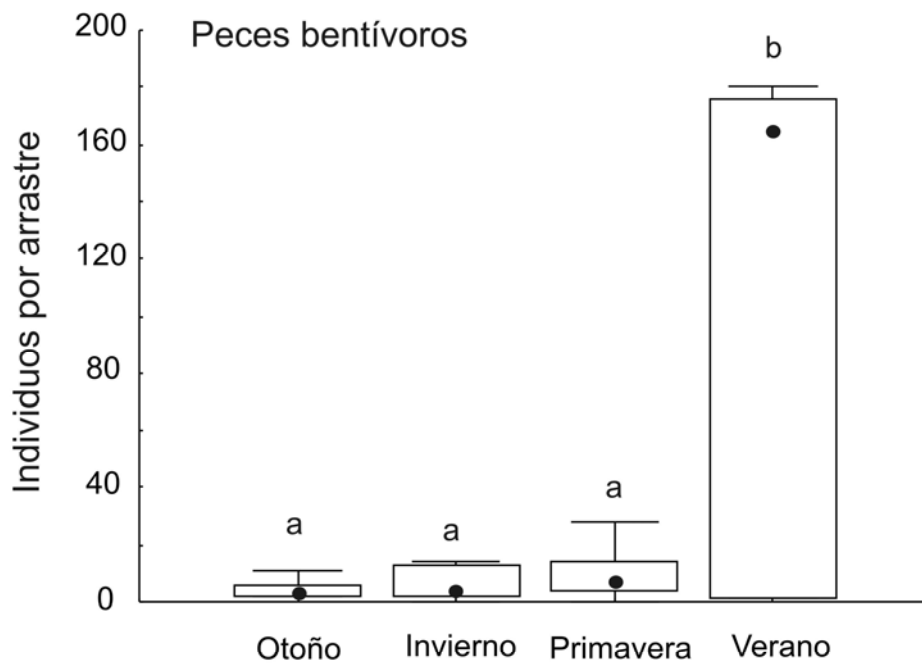


Figura IV.1. Abundancia estacional de peces bentívoros (pejerrey > 80 mm y corvina rubia) en la marisma. De aquí y en adelante, los gráficos de cajas fueron construidos con los límites representando el 25^{to} y 75^{to} percentil, las líneas representan el 10^{mo} y el 90^{mo} percentil, y los círculos dentro de las cajas corresponden a las medianas de los datos. Letras diferentes indican diferencias significativas entre estaciones.

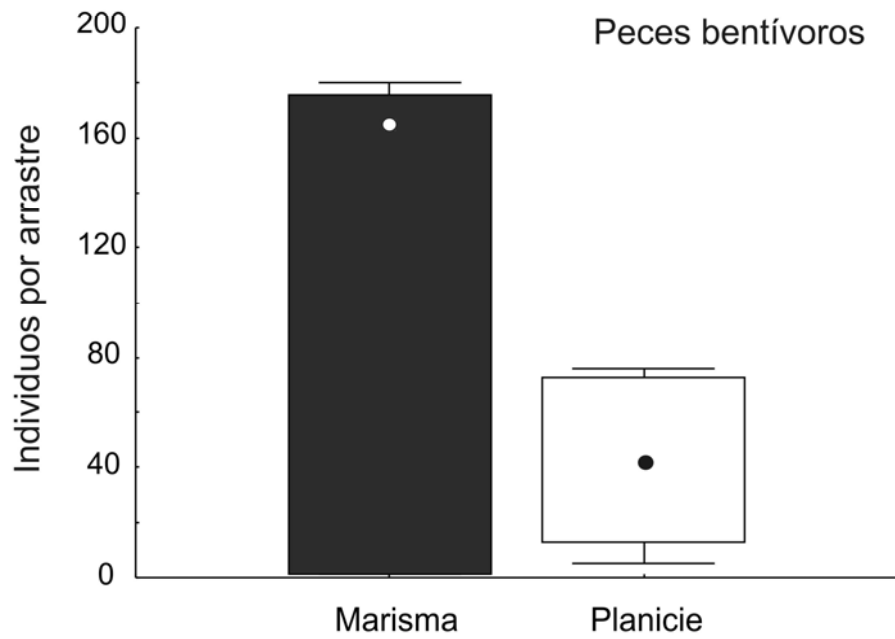


Figura IV.2. Abundancia de peces bentívoros (pejerrey > 80 mm y corvina rubia) en la marisma (cajas negras) y la planicie de marea (cajas blancas) colectados durante el verano.

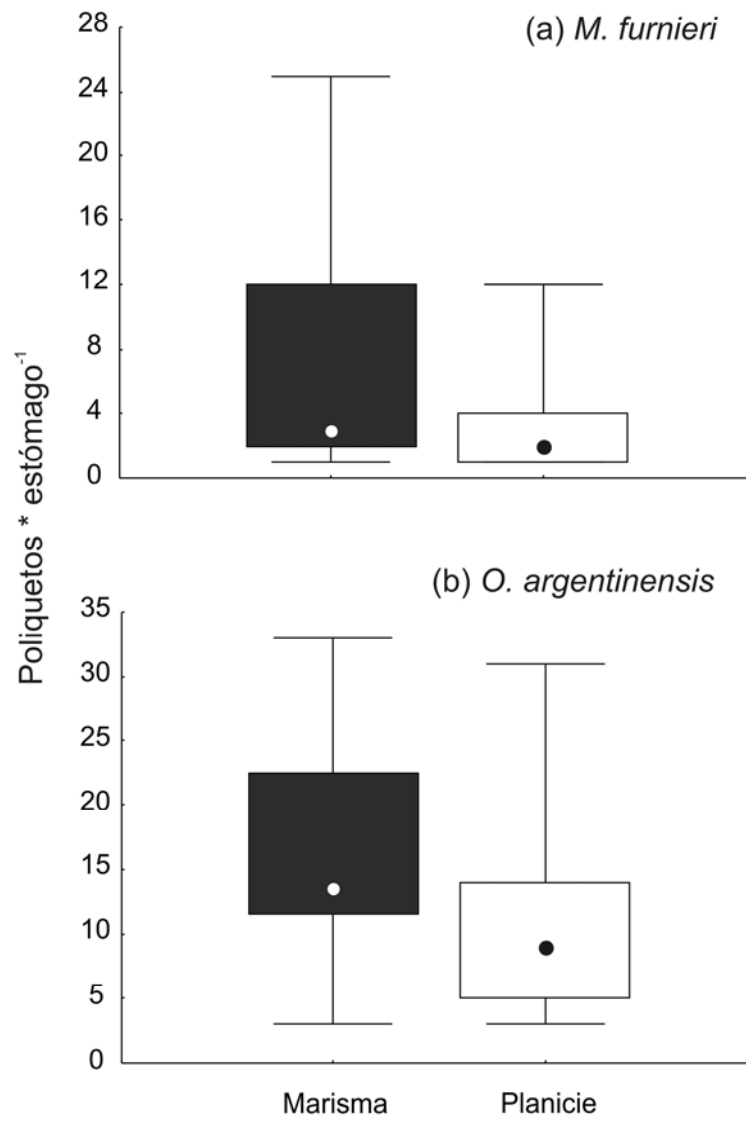


Figura IV.3. Abundancia de poliquetos consumidos por (a) *Micropogonias furnieri*, y (b) *Odontesthes argentinensis* colectados en la marisma (cajas negras) y la planicie de marea (cajas blancas).

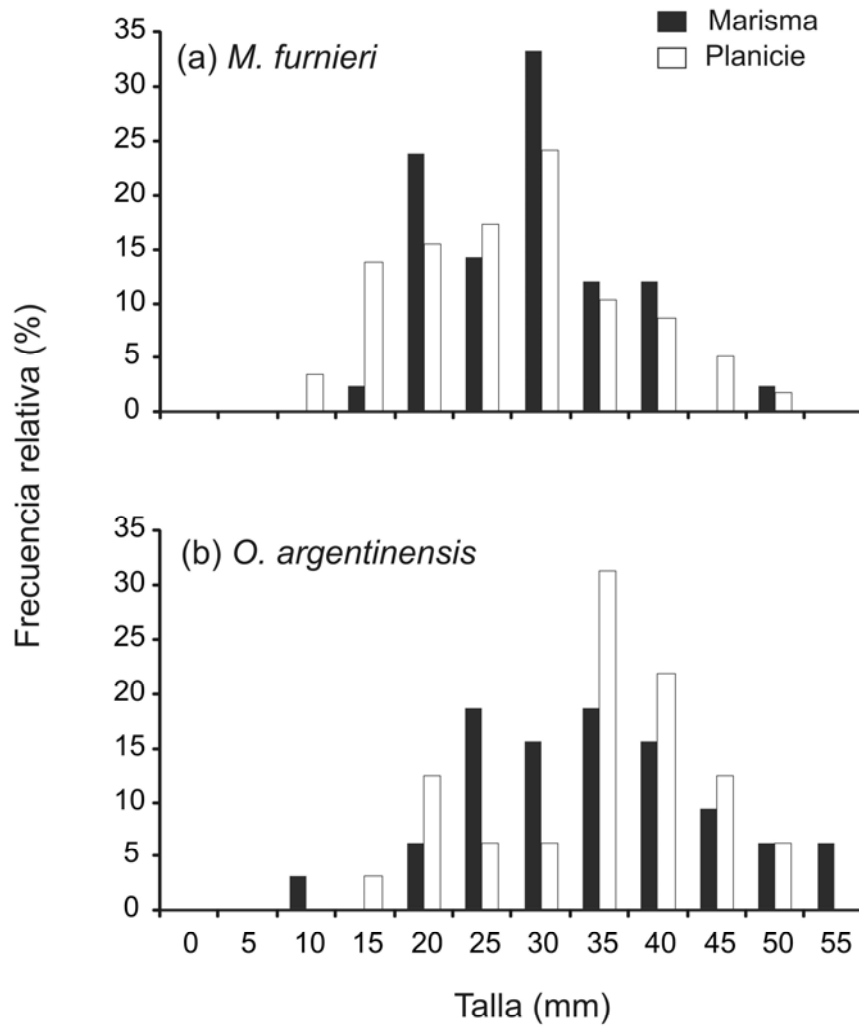


Figura IV.4. Comparación de la distribución de frecuencias de tallas de mandíbulas de poliquetos consumidos por (a) *Micropogonias furnieri* y (b) *Odontesthes argentinensis* entre la marisma (barras negras) y la planicie de marea (barras blancas)

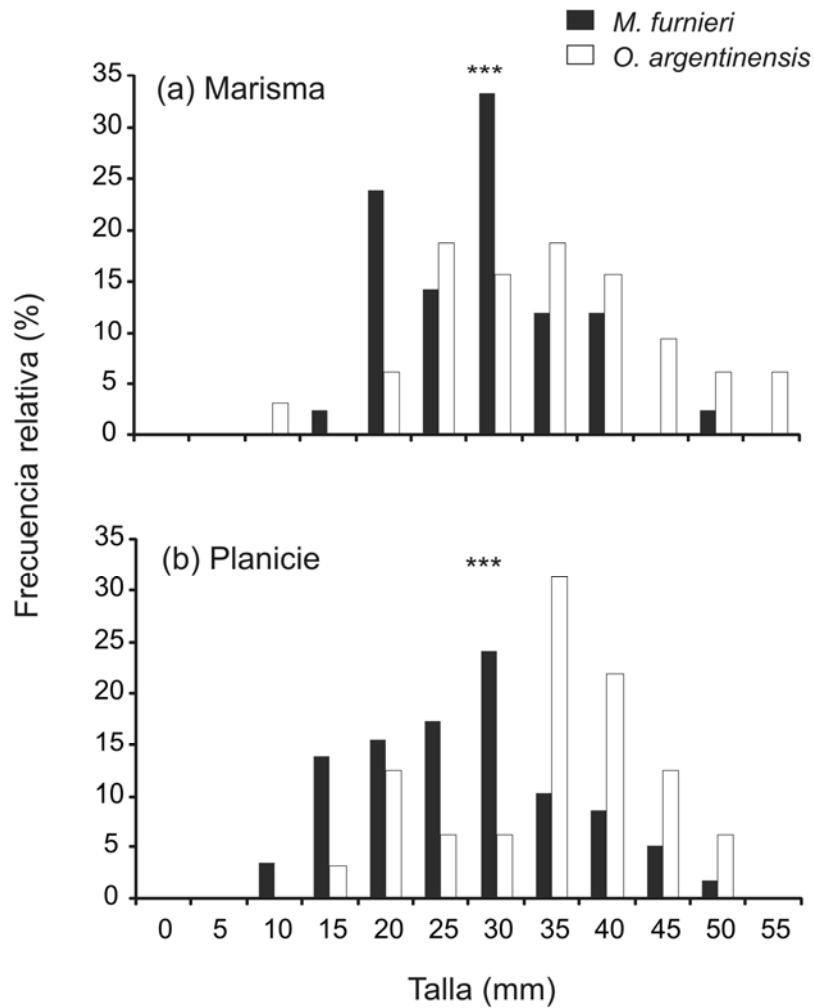


Figura IV.5. Comparación de la distribución de frecuencias de tallas de mandíbulas de poliquetos consumidos por *Micropogonias furnieri* (barras negras) y *Odontesthes argentinensis* (barras blancas) dentro de la marisma (a) y de la planicie de marea (b). Los asteriscos indican diferencias significativas en la proporción de los diferentes rangos de tallas consumidos por los peces bentívoros.

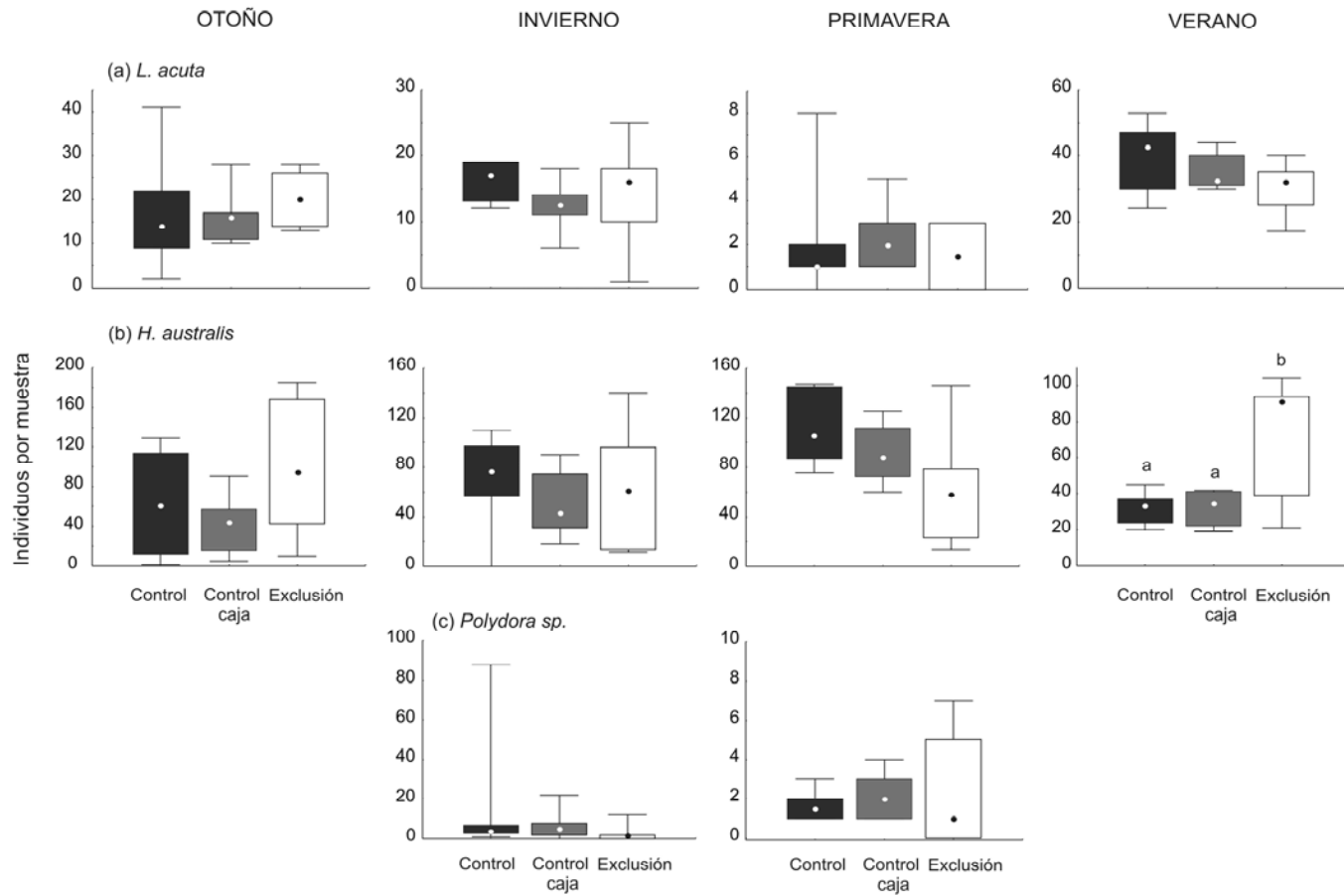


Figura IV.6. Abundancia estacional de (a) *Laeonereis acuta*, (b) *Heleobia australis* y (c) *Polydora sp.* en la marisma bajo tres tratamientos: exclusión de peces (cajas completas con 4 paredes), control de caja (cajas incompletas con 2 paredes) y control del experimento (áreas sin cajas). Letras diferentes indican diferencias entre tratamientos.

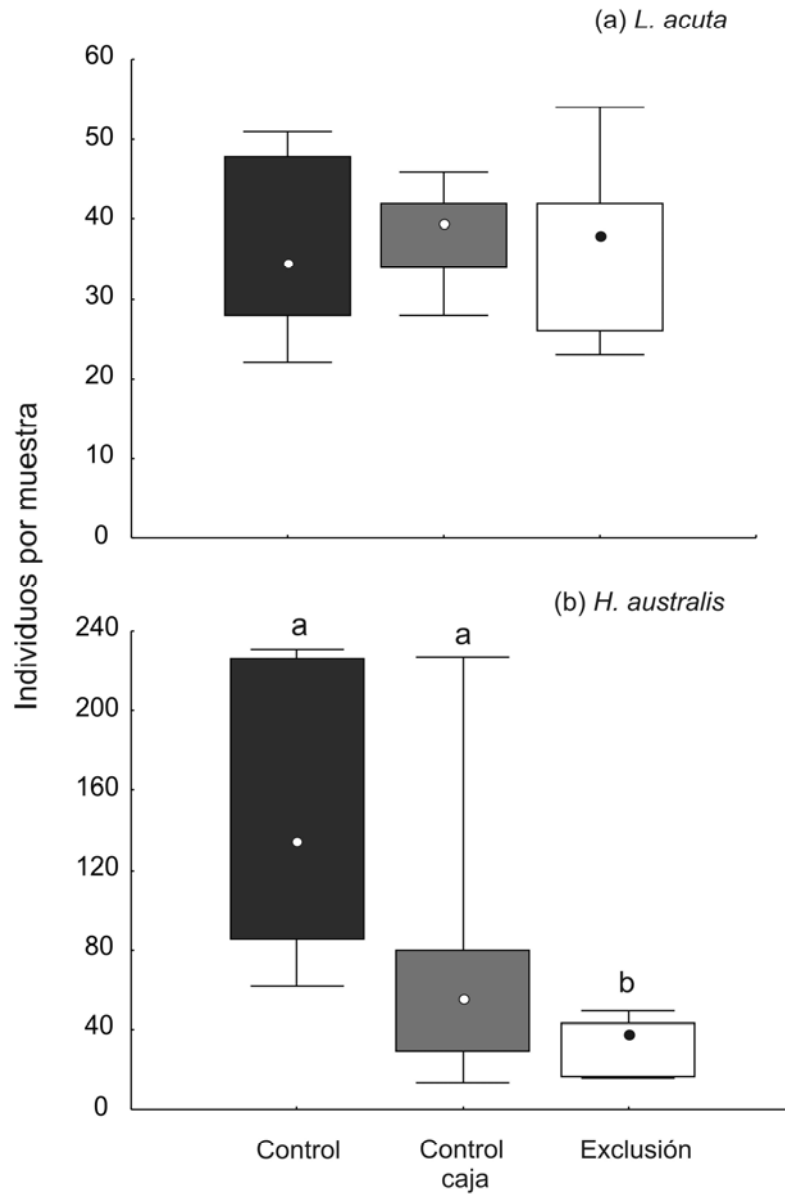


Figura IV.7. Abundancia de (a) *Laeonereis acuta* y (b) *Heleobia australis* en la planicie de marea bajo tres tratamientos: exclusión de peces (cajas completas con 4 paredes), control de caja (cajas incompletas con 2 paredes) y control del experimento (áreas sin cajas). Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos.

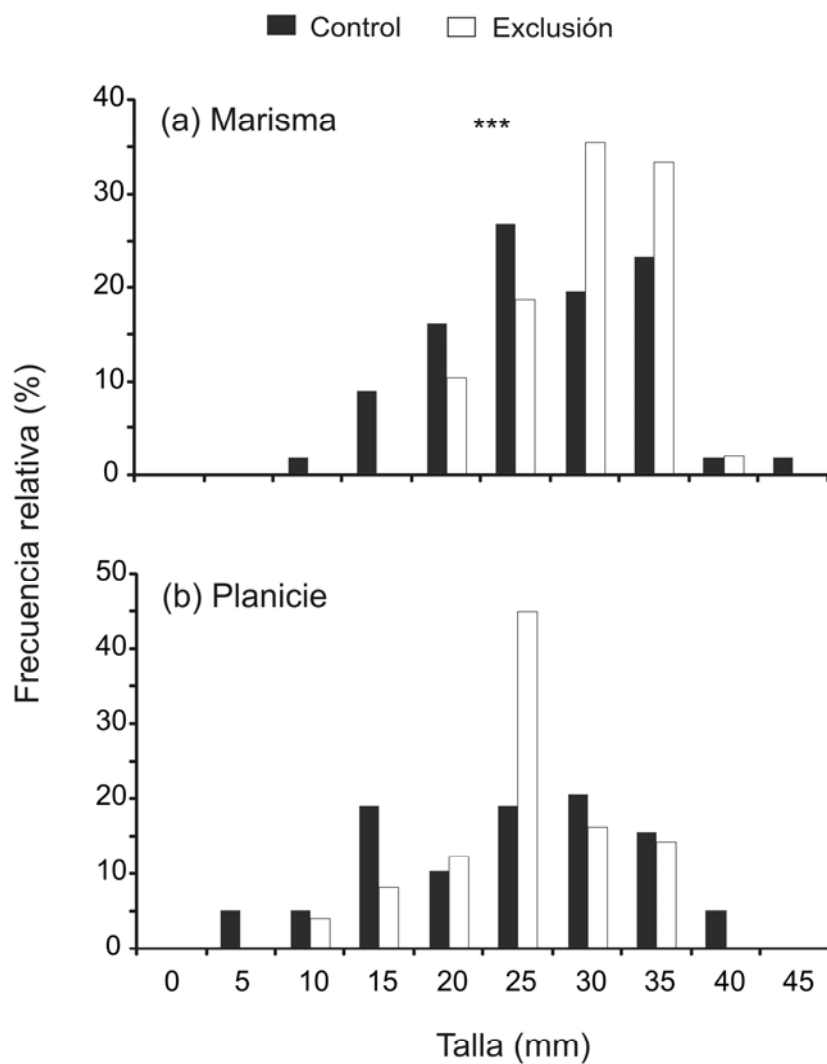


Figura IV.8. Comparación de la distribución de frecuencia de tallas de mandíbulas de poliquetos en los tratamientos control (barras negras) y exclusión (barras blancas) realizados en la marisma (a) y en la planicie de marea (b). Los asteriscos indican diferencias significativas en la proporción de los diferentes rangos de tallas entre áreas.

CONCLUSIONES GENERALES

Por mucho tiempo se creyó que la importancia de las marismas residía en su función como fuentes de carbono para las comunidades de organismos invertebrados (Teal 1962, Nixon 1980) y como exportadoras de detritos que luego formaban parte de la base de la trama trófica estuarial (Teal 1962, Wiegert *et al.* 1975). En las últimas décadas, esta visión ha sido cuestionada debido a la importancia que puede tener el uso directo de las marismas por los peces, que encuentran en estos ambientes importantes áreas de refugio y alimentación durante la marea alta (Heck y Thoman 1984, Beck *et al.* 2001 Minello *et al.* 2003, Hollingsworth y Connolly 2006). Paradójicamente, aún cuando estas dos funciones han sido propuestas como las más importantes que cumplen las marismas para estos organismos, la mayoría de los estudios realizados en estos ambientes se han basado en evaluar cuáles son los factores abióticos que explican la preferencia de las marismas como sitios de alimentación y refugio, respecto de las áreas desprovistas de vegetación (Craig y Crowder 2000). Es evidente que un enfoque único no es adecuado para evaluar la selección de hábitat, cuando en realidad los factores bióticos y abióticos generalmente operan en conjunto para influir en éste (ej. Gasith y Resh 1999, Martin 2001). La búsqueda más interesante no reside en tratar de establecer cuál es el factor más importante, sino cómo los distintos factores interactúan para finalmente determinar la selección del hábitat (Dunson y Travis 1991).

En los últimos años, muchos estudios se han dedicado a evaluar cómo una especie puede afectar directa o indirectamente la distribución de otra especie en el ambiente (Wootton 2002). La competencia (ej. Schoener 1983, Gasith y Resh 1999) y la predación (ej. Connell 1980, Gasith y Resh 1999) son ejemplos de efectos directos que han sido estudiados en detalle y si bien es menor la información disponible acerca de los efectos indirectos que una especie puede ejercer sobre la distribución de la otra (ej. Kneib 1988, Hori y Noda 2001), en las últimas dos décadas la cantidad de estudios sobre efectos

indirectos ha aumentado considerablemente, lo que sugiere que este tema se ha convertido en un importante tópico en las investigaciones ecológicas (Wootton 2002). A partir de la integración de los resultados presentados en los distintos capítulos de esta tesis, se puede concluir que ambas especies de *Spartina* ejercen efectos directos e indirectos sobre los peces juveniles, que determinan la mayor provisión de refugio y alimento en estas áreas. Es sumamente interesante ver que, aún cuando los dos tipos de marismas estudiadas son tan diferentes (especie vegetal dominante, amplitud de marea, tiempo de inundación; Isaach *et al.* 2006), las cuatro especies de peces más representativas en términos de abundancia (el pejerrey *Odontesthes argentinensis*, la corvina rubia *Micropogonias furnieri*, la sacara *Brevoortia aurea*, y la saraquita *Ramnogaster arcuata*) utilizan estas áreas como sitio de alimentación y refugio. Esto pone en evidencia, por un lado, que estos ambientes ofrecen importantes ventajas respecto de los ambientes circundantes desprovistos de vegetación, y por otro la plasticidad de adaptación que presentan las especies de peces juveniles a ambientes tan distintos. Más interesante aún es el hecho de que los procesos que determinan que las distintas marismas cumplan estas funciones para los peces juveniles son explicados por diferentes factores.

Mientras que la reducción en el riesgo de depredación sobre los peces juveniles en las marismas de *S. densiflora* estaría indirectamente generada por la mayor turbidez del agua (Cyrus y Blaber 1987 a,b), producto del aporte de detritos de *S. densiflora* hacia el canal (Lafaille *et al.* 2002), y también de la resuspensión del sedimento producto de las grandes cantidades de sedimento que remueve el cangrejo *N. granulata* (Iribarne *et al.* 1997), en las marismas de *S. alterniflora*, estaría generada directamente por la estructura aérea de la planta que, al aumentar la complejidad del ambiente, reduciría la capacidad de detección y captura de los peces juveniles por sus depredadores (aves o peces mayores). En lo que se refiere a la función de las marismas como áreas de alimentación, mientras que en

las marismas de *S. densiflora* la mayor abundancia de alimento (presas bentónicas) estaría determinada indirectamente por la presencia de cangrejales (Botto e Iribarne 1999, 2000) y el aporte de nutrientes desde la marisma hacia el canal, que en conjunto beneficiarían el desarrollo de las comunidades del bentos proveyendo sedimentos ricos en alimentos para los organismos invertebrados (Lafaille *et al.* 2002), en las marismas de *S. alterniflora*, estaría dada por la complejidad estructural creada por la estructura subterránea de la planta (Lana y Guiss 1992, Netto y Lana 1997), donde los invertebrados bentónicos encontrarían áreas de mayor refugio, respecto de ambientes desprovistos de vegetación (ej. Lana y Guiss 1992, Netto y Lana 1997, Lewis y Eby 2002). Sin embargo, la preferencia de un ambiente particular como área de alimentación no sólo depende de la abundancia del alimento, sino también de la accesibilidad al mismo (Quammen 1982, Seitz *et al.* 2001) y de la capacidad de los depredadores para detectarlo, capturarlo y consumirlo (Smith 1972). En marismas de *S. densiflora*, la preferencia del canal de marisma como área de alimentación no estaría determinada por la abundancia del alimento (capítulo I) sino por factores físicos que afectan la accesibilidad y detección de las presas (ej. Nolet *et al.* 2001, Amano *et al.* 2004), así como por las estrategias alimenticias del depredador. Así los depredadores visuales (el pejerrey *Odontesthes argentinensis*) prefirieron alimentarse en ambientes con menor turbidez, y en donde, debido a la ausencia de cangrejales los poliquetos salen a la superficie a alimentarse (Palomo *et al.* 2004), siendo de esta manera más fáciles de detectar por los depredadores, mientras que predadores táctiles (la corvina rubia *Micropogonias furnieri*) prefirieron hacerlo en ambientes donde la penetrabilidad del sedimento es menor, beneficiándose a su vez por la mayor calidad nutricional de estos organismos debido a la presencia de cangrejales de *N. granulata* (Palomo *et al.* 2004). Por su parte, en las marismas de *S. alterniflora*, estos factores físicos no parecen determinar la preferencia de algún hábitat en particular por las especies de peces bentívoros. Si bien el

consumo promedio de presas fue el mismo entre la planicie y la marisma, la relación observada entre los peces y el bentos (capítulo II) y los efectos de depredación observados sólo en la marisma (capítulo IV), pondrían en evidencia que este ambiente sería preferido por los peces como áreas de alimentación respecto de las planicies de marea (ej. Kneib 1997, Lafaille *et al.* 2005, Hollingsworth y Connolly 2006, Jin *et al.* 2007). Resulta sumamente interesante entender estos resultados desde la relación costo-beneficio entre la accesibilidad y la abundancia del alimento. Así, en marismas donde los peces tienen acceso por períodos cortos de tiempo, la accesibilidad al recurso sería la que en última instancia determina la preferencia de un hábitat, mientras que en marismas en donde el tiempo de acceso es más prolongado, el factor que la determinaría en última instancia sería la abundancia de alimento.

Es ampliamente reconocido que la presencia de vegetación en el ambiente puede afectar la eficiencia de forrajeo de los organismos (ej. Smith 1972, Nordström y Booth 2007). Los resultados de esta tesis mostraron que, si bien la planta podría afectar directamente la eficiencia de forrajeo de los peces juveniles (ej. *Micropogonias furnieri*, capítulo III), indirectamente al proveer refugio a las presas (Lana y Guiss 1992, Netto y Lana 1997), aumentaría la disponibilidad en estos ambientes para los peces respecto de los ambientes sin vegetación (ej. Kneib 1997, Lafaille *et al.* 2005). Integrando los resultados obtenidos en los distintos capítulos de esta tesis se desprende que, este efecto indirecto generado por la planta al aumentar la disponibilidad de presas sería mucho más importante que el que generaría al disminuir la eficiencia de forrajeo de los peces juveniles. Probablemente otros factores sumados a la mayor abundancia de presas contribuyan a dicha facilitación, como las características de la planta en cuanto a su patrón de distribución y densidad en el ambiente (ej. Heck y Thoman 1981, Stoner 1982, Warfe y Barmuta 2004).

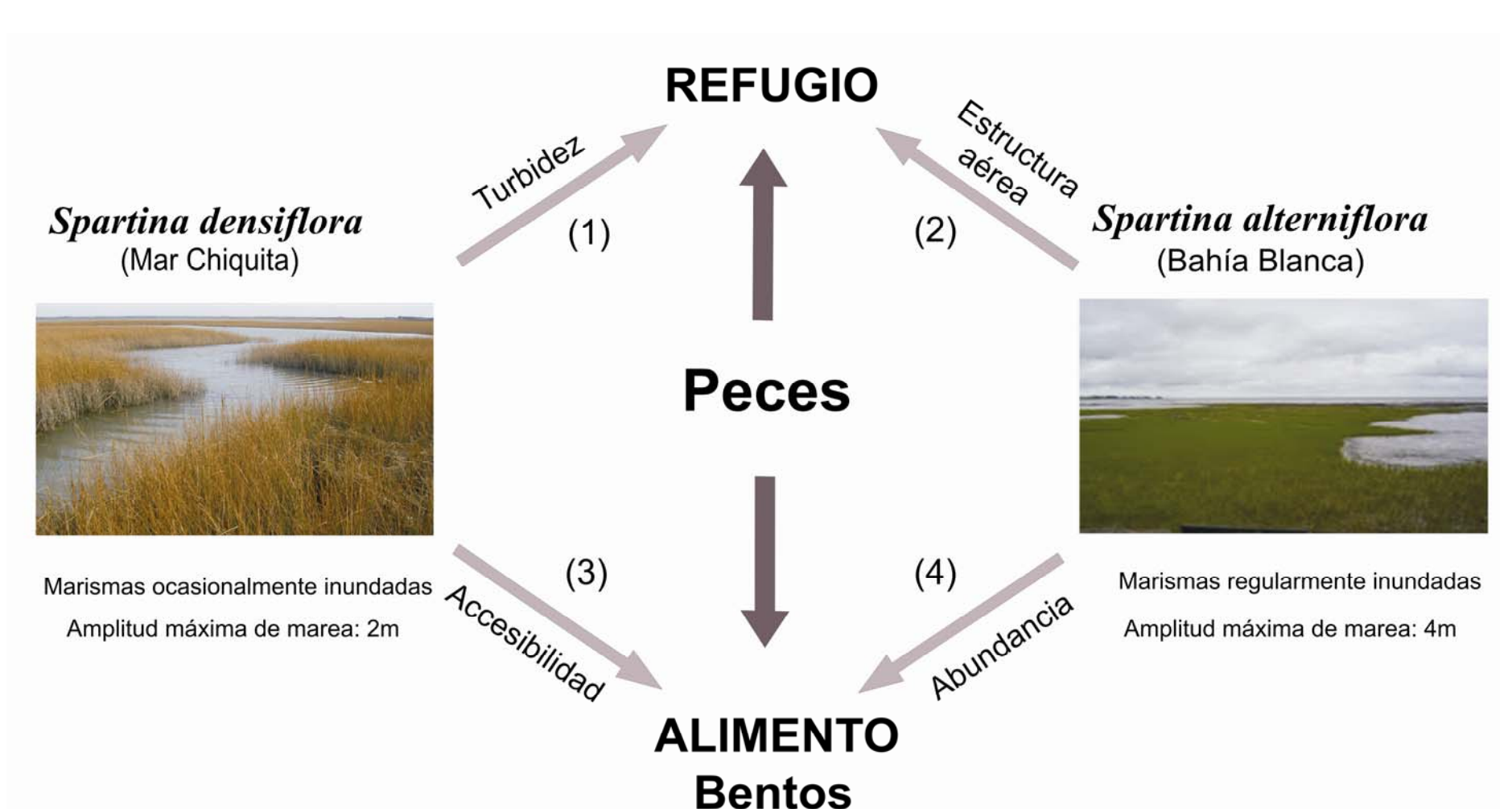
En el caso de los peces que se alimentan de organismos del plancton, las conclusiones que pueden sacarse a partir de los resultados obtenidos en esta tesis son más acotadas. Las marismas de *S. densiflora* constituirían mejores sitios de alimentación para peces planctívoros -en términos de abundancia de alimento-, como resultado de la mayor resuspensión de organismos planctónicos y bentoplanctónicos que generaría la presencia del cangrejo *N. granulata* (Martinetto 2001), mientras que la oferta de alimento es la misma en las marismas de *S. alterniflora* y sus planicies de marea adyacentes. Así, los peces planctívoros podrían preferir las marismas de *S. densiflora* por su mayor grado de refugio y también por la posible mayor abundancia de alimento, mientras que lo harían sólo por el refugio en las marismas de *S. alterniflora* (capítulo III), hecho que no excluye que puedan alimentarse en este ambiente.

En las últimas décadas, surgió una alternativa al paradigma clásico de las marismas como exportadoras de nutrientes que pone foco en el papel que los peces pueden tener en la transferencia de nutrientes hacia el estuario (ej. Werme 1981, Kneib 1997). En algunos sistemas, como en las marismas estudiadas en esta tesis, los peces juveniles que hacen uso transitorio del ambiente son muy abundantes y podrían representar una importante exportación de la producción secundaria (ej. Wiegert y Pomeroy 1981, Weinstein y Brooks 1983). Esta transferencia de energía entre distintos ambientes generalmente ha sido enfocada sobre la migración y el consumo de individuos, en donde los más chicos usan las zonas de marisma para crecer, acumulando biomasa y migran hacia zonas adyacentes exportando energía (hipótesis de postas alimentarias; Kneib 1997). Si bien en esta tesis no se evaluó de manera directa el rol de los peces como exportadores de nutrientes desde la marisma hacia el estuario, la gran cantidad de presas prácticamente sin digerir encontradas en los estómagos (es decir ingeridas en la marisma), permiten hipotetizar que estos organismos, al retirarse de la marisma durante la bajante, podrían exportar vía heces o al

ser predados por otros peces, las presas consumidas en la marisma. Nuevamente en este caso, las características de las marismas podrían afectar el grado de exportación. Mientras la exportación en marismas de *S. densiflora* podría quedar circunscripta principalmente a la propia laguna, en las marismas de *S. alterniflora*, donde durante la marea baja se descubren grandes planicies de inundación, la exportación podría llegar a zonas más alejadas del estuario. Sumado el aporte de nutrientes desde la marisma vía peces sería mayor en marismas de *S. alterniflora*, donde estos organismos tienen acceso diario a las zonas vegetadas durante la marea alta, a diferencia de los peces usuarios de las marismas de *S. densiflora* que sólo tienen acceso a estos ambientes durante las mareas altas extraordinarias, que se circunscriben a unos pocos días al mes. Los datos aportados en esta permiten generar esta hipótesis y podrían ser el puntapié inicial para estudios futuros en esta temática que en los últimos años captado la atención de muchos investigadores (ej. Kneib 1997, Lefeuvre *et al.* 1999).

En conclusión, tanto las marismas de *S. densiflora* como las de *S. alterniflora* constituyen importantes áreas de refugio y alimentación para peces juveniles aún cuando los mecanismos que determinan estas funciones son diferentes. La combinación de factores bióticos y abióticos, aunque en distinta medida según el tipo de marismas y las especies de peces, resultan de gran importancia a la hora de entender por qué los peces juveniles seleccionan determinadas áreas para alimentarse o refugiarse contra los predadores. El conocimiento integrador de los factores que interactúan en estos patrones constituye un paso muy importante para entender el funcionamiento de uno de los sistemas más productivos del mundo (Adam 1990) y amenazados en la actualidad, así como para generar medidas de conservación que permitan la creación de planes de manejo para su protección.

Esquema: Tanto las marismas de *Spartina densiflora* como las de *Spartina alterniflora* funcionan como sitios de refugio y alimentación para peces juveniles. El mayor refugio en las marismas de *S. densiflora* (siempre comparado con las planicies de marea adyacentes) estaría dado por la mayor turbidez del agua, generada por el aporte de detritos desde la propia marisma y por la resuspensión del sedimento removido por el cangrejo *Neohelice granulata* (1) y en el caso de *S. alterniflora* por la propia estructura aérea de la planta que disminuiría la capacidad de detección por de predadores superiores como aves o peces mayores (2). La abundancia de los organismos bentónicos que constituyen presas de los peces bentívoros es, en general, también mayor en ambas marismas respecto de las planicies de marea. La preferencia por las marismas de *S. densiflora* como área de alimentación estaría relacionada con la accesibilidad al alimento (3), mientras que en marismas de *S. alterniflora* lo estaría con la abundancia del mismo (4).



REFERENCIAS

- Adam, P. (1990). Saltmarsh ecology. Cambridge Studies in Ecology. Cambridge University Press, London.
- Akin, S., Buhan, E., Winemiller, K.O., Yilmaz, H. (2005). Fish assemblage structure of Koycegiz Lagoon Estuary, Turkey: spatial and temporal distribution patterns in relation to environmental variation. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 64, 671–684.
- Alongi, D. (1998). Coastal ecosystem processes. CRC Press LLC, Boca Ratón, E.E.U.U. 419 pp.
- Amano, T., Ushiyama, K., Fujita, G., Higuchi, H. (2004). Factors affecting rice grain density unconsumed by white-fronted geese in relation to wheat damage. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 102, 403-407.
- Anderson, M.J. (2005). PERMANOVA: A FORTRAN computer program for permutational multivariate analysis of variance. Department of Statistics, University of Auckland, New Zealand <http://www.stat.auckland.ac.nz/~mja/Programs.htm>
- Anderson, M.J., Millar, R.B. (2004). Spatial variation and effects of habitat on temperate reef fish assemblages in northeastern New Zealand. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 305, 191-221.
- Argentinean National Weather Forecast Service (2010). Monthly climatological bulletins. <http://www.smn.gov.ar/?mod=clima&id=50>].
- Ayvazian, S.G., Deegan, L.A., Finn, J.T. (1992). Comparison of habitat use by estuarine fish assemblages in the Acadian and Virginian zoogeographic provinces. *Estuaries* 15, 368–383.
- Baum, D., Laughton, R., Armstrong, J.D., Metcalfe, N.B. (2005). The effect of temperature on growth and early maturation in a wild population of Atlantic salmon parr. *Journal of Fish Biology* 67, 1370–1380.

- Beck, M.W., Heck, K.L., Able, K.W., Childers, D.L., Eflerton, D.B., Gillanders, B.M., Halpern, B., Hays, C.G., Hoshino, K., Minello, T.J., Orth, R.J., Sheridan, P.F., Weinstein, M.P. (2001). The identification, conservation, and management of estuarine and marine nurseries for fish and invertebrates. *BioScience* 51, 633–641.
- Bell, J.D., Westoby, M. (1986). Abundance of macrofauna in dense seagrass is due to habitat preference, not predation. *Oecologia* 68, 205-209.
- Bell, J.D., Pollard, D.A. (1989). Ecology of fish assemblages and fisheries associated with seagrasses. En: Larkum, A.W.D., McComb, A.J., Shepherd, S.A. (Ed). *Biology of seagrasses*. Elsevier, Amsterdam.
- Bell, J.D., Steffe, A.S., Westoby, M. (1988). Location of seagrass beds in estuaries: effects on associated fish and decapods. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 122, 127–146.
- Bell, S.S., Brooks, R.A., Robbins, B.D., Fonseca, M.S., Hall, M.O. (2001). Faunal response to fragmentation in seagrass habitats: implications for seagrass conservation. *Biological Conservation* 100, 115–123.
- Berlow, E.L. (1999). Strong effects of weak interactions in ecological communities. *Nature* 398, 330– 334.
- Bertness, M.D. (1999). Process and patterns in shoreline communities. En: Bertness, M.D. (Ed). *The ecology of Atlantic shorelines*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Bertness, M.D., Ellison, A.M. (1987). Determinants of pattern in a New England salt marsh plant community. *Ecological Monographs* 57, 129-147.
- Bertness, M.D., Hacker, S.D. (1994). Physical stress and positive associations among marsh plants. *American Naturalist* 144, 363-372.

- Bertness, M.D., Leonard, G.H. (1997). The role of positive interactions in communities: lessons from intertidal habitats. *Ecology* 78, 1976-1989.
- Billheimer, L.E., Coull, B.C. (1988). Bioturbation and recolonization of meiobenthos in juvenile spot (*Pisces*) feeding pits. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 27, 335-340.
- Blaber, S.J.M. (1997). *Fish and Fisheries of Tropical Estuaries*. Chapman and Hall, London, UK.
- Blaber, S.J.M., Brewer, D.T., Salini, J.P. (1995). Fish communities and the nursery role of the shallow inshore waters of a tropical bay in the Gulf of Carpentaria, Australia. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 40, 177-193.
- Boesch, D.F., Turner, R.E. (1984). Dependence of fishery species on salt marshes: the role of food and refuge. *Estuaries* 7, 460-468.
- Bortolus, A., Iribarne, O. (1999). Effects of the burrowing crab *Chasmagnathus granulata* on a *Spartina* salt marsh. *Marine Ecology Progress Series* 178, 78- 88.
- Bortolus, A., Schwindt, E., Iribarne, O. (2002). Positive plant-animal interactions in the high marsh of an argentinean coastal lagoon. *Ecology* 83, 733-742.
- Boschi, E.E. (1964). Los crustáceos decápodos Brachyura del litoral bonaerense. *Boletín del Instituto de Biología Marina* 6, 1-99.
- Botto, F., Iribarne, O. (1999). Effect of the burrowing crab *Chasmagnathus granulata* (Dana) on the benthic community of a SW Atlantic coastal lagoon). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 241, 263-284.
- Botto, F., Iribarne, O. (2000). Contrasting effects of two burrowing crabs (*Chasmagnathus granulata* and *Uca uruguayensis*) on sediment composition and transport in estuarine environments. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 51, 141-151.

- Botto, F., Palomo, G., Iribarne, O., Martinez, M.M. (2000). The effect of the Southwestern Atlantic burrowing crab *Chasmagnathus granulata* on habitat use and foraging activity of migratory shorebirds. *Estuaries* 23, 208-215.
- Botto, F., Iribarne, O., Martinez, M., Delhey, K., Carrete, M. (1998). The effect of migratory shorebirds on the benthic fauna of three SW Atlantic estuaries. *Estuaries* 21, 700-709.
- Botto, F., Valiela, I., Iribarne, O., Martinetto, P., Alberti, J. (2005). Impact of burrowing crabs on C and N sources, control, and transformation in sediments and food webs of SW Atlantic estuaries. *Marine Ecology Progress Series* 293, 155-164.
- Botto, F., Iribarne, O., Gutiérrez, J., Bava, J., Gagliardini, A., Valiela, I. (2006). Ecological importance of passive deposition of organic matter into burrows of the SW Atlantic crab *Chasmagnathus granulatus*. *Marine Ecology Progress Series* 312, 201–210.
- Bradford, M.J., Higgins, P.S. (2001). Habitat-, season-, and size-specific variation in diel activity patterns of juvenile chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) and steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Canadian Journal of Aquatic Science* 58, 365-374
- Brown, A.C., McLachlan, A. (1990). Ecology of sandy shores. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands
- Bruces, S., Boix, D., López Flores, R., Badosa, A., Moreno Amich, R., Quintana, J. (2005). Zooplankton structure and dynamics in permanent and temporary Mediterranean salt marshes: taxon-based and size-based approaches *Archiv für Hydrobiologie* 162, 535-555.
- Bulleri, F., Chapman, M.G., Underwood, A.J. (2005). Intertidal assemblages on seawalls and vertical rocky shores in Sydney Harbour, Australia. *Austral Ecology* 30, 655–667.
- Cabral, H.N., Costa, M.J., Salgado, J.P. (2001). Does the Tagus estuary fish community reflect environmental changes? *Climate Research* 18, 119–126.

- Cáceres, C.W., Ojeda, F.P. (2000). Patrones de forrajeo en dos especies de peces intermareales herbívoros de las costas de Chile: Efecto de la abundancia y composición química del alimento. *Revista Chilena de Historia Natural* 73, 253-260.
- Cahoon, D.R., Lynch, J.C., Hensel, P., Boumans, R., Perez, B.C., Segura, B., Day Jr., J.W. (2002). A device for high precision measurement of wetland sediment elevation: I. Recent improvements to the sedimentation-erosion table. *Journal of Sedimentary Research* 72, 730–733.
- Carle, K.J., Hastings, P.A. (1982). Selection of meiofaunal prey by the darter goby, *Gobionellus boleosoma* (Gobiidae). *Estuaries* 5, 316–318.
- Canepuccia, A., Escapa, M., Daleo, P., Alberti, J., Botto, F., Iribarne, O. (2007). Positive interactions of the smooth cordgrass *Spartina alterniflora* on the mud snail *Heleobia australis*, in South Western Atlantic salt marshes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 353, 180-190.
- Carver, R.E. (1971). *Procedures in Sedimentary Petrology*. Wiley Interscience, New York. USA.
- Cattrijsse, A., Makwaia, E.S., Dankwa, H.R., Hamerlynck, O., Hemminga, M.A. (1994). Nekton communities of an intertidal creek of a European estuarine brackish marsh. *Marine Ecology Progress Series* 109, 195–208.
- Cazzaniga, N.J., (1981)b. Caracterización química y faunística de canales de drenaje del valle inferior del río Colorado (Partido de Villarino y Patagones, Provincia de Buenos Aires). *Ecosur* 8, 25–46.
- Cech, J.J.Jr., Mitchell, S.J., Castleberry, D.T., McEnroe, M. (1990). Distribution of California stream fishes: influence of environmental temperature and hypoxia. *Environmental Biology of Fishes* 29, 95-105.
- Chao, L.N., Musick, J.A. (1977). Life history, feeding habits and functional morphology of juvenile sciaenid fishes in the York River estuary, Virginia. *United States Fishery Bulletin* 75, 657-702.

- Charnov, E.L. (1976). Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology* 9, 129–136.
- Choat, J.H., Ayling, A.M. (1987). The relation between habitat structure and fish faunas on New Zealand reefs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 110, 257-284.
- Christiansen, T., Wiberg, P.L., Milligan, T.G. (2000). Flow and sediment transport on a tidal salt marsh surface. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 50, 315–331.
- Clarke, K.R., Warwick, R.M. (2001). Primer-E (5) Computer Program. Natural Environmental Research Council, Plymouth.
- Connell, J.H. (1961). The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology* 42, 710-723.
- Connell, J.H. (1980). Diversity and coevolution of competitors or the ghost of competition past. *Oikos* 35, 131-138.
- Connell, S.D., Kingsford, M.J. (1998). Spatial, temporal and habitat related variation in the abundance of large predatory fish at One Tree Reef, Australia. *Coral Reefs, Journal of the International society for reef studies* 17, 49-59.
- Connolly, R. (1994). Removal of seagrass canopy: effects on small fish and their prey. *Journal of experimental Marine Biology and Ecology* 184, 99-110.
- Connor, E.F., McCoy, E.D. (1979). The statistics and biology of the species-area relationship. *American Naturalist* 113, 791-833.
- Conover, W.J. (1980). *Practical Nonparametric Statistics*. 2nd Edn. John Wiley, New York.
- Corona, A., Soto, L.A., Sanchez, A.J. (2000). Epibenthic amphipod abundance and predation efficiency of the pink shrimp *Farfantepenaeus duorarum* (Burkenroad, 1939) in habitats with different complexity in a tropical estuarine system. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 253, 33-48.

- Cousseau, M.B., Díaz de Astarloa, J.M., Figueroa, D.E. (2001). La ictiofauna de la laguna Mar Chiquita. En: Iribarne, O. (Ed). *Reserva de la Biósfera Mar Chiquita: Características Físicas, Biológicas y Ecológicas*. Editorial Martín, Mar del Plata, Argentina.
- Cowan Jr., J.H., Shaw, R.F. (2002). Recruitment. En: Fuiman, L.A., Wernwe, R.G. (Ed). *Fishery science. The Unique Contributions of Early Life Stages*. Blackwell Publishing, Oxford.
- Craig, J.K., Crowder, L.B. (2000). Factors influencing habitat selection in fishes with a review of marsh ecosystems. En: Weinstein, M.P., Kreeger, D.A. (Ed) *Concepts and controversies in tidal marsh ecology*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Crisp, D.J. (1971). Energy flow measurements. En: Holme, N. A., McIntyre, A. D. (Ed). *Methods for study of marine benthos*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Cross, R.E., Stiven, A.E. (1997). Experimental studies of competition in salt marsh juvenile fish (*Fundulus heteroclitus* Linnaeus) and shrimp (*Palaemonetes pugio* Holthuis) in laboratory microcosms. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 212, 133-146.
- Crowder, L.B., Cooper, W.E. (1982). Habitat structural complexity and the interaction between bluegills and their prey. *Ecology* 63, 1802–1813.
- Crowder, L.B., McCollum, E.W., Martin, T.H. (1998). Changing perspectives on food web interactions in lake littoral zones. En: Jeppesen E, Sondergaard M, Sondergaard M, Christoffersen, K. (Ed). *The structuring roles of submerged macrophytes in lakes*. Springer, Berlin Heidelberg New York.
- Cyrus, D.P., Blaber, S.J.M. (1978) a. The influence of turbidity on juvenile marine fishes in estuaries. Part 1. Field studies at Lake St. Lucia on the southeastern coast of Africa. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 109, 53-70.

- Cyrus, D.P., Blaber, S.J.M. (1978) b. The influence of turbidity on juvenile marine fishes in estuaries. Part 2. Laboratory studies, comparisons with field data and conclusions. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 109, 71-91.
- Cyrus, D.P., Blaber, S.J.M. (1992). Turbidity and salinity in a tropical Northern estuary and their influence on fish distribution. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 35, 545–563.
- Delhey, K., Petracci, P. (2004). Aves Marinas y costeras. En: Piccolo, M.C., Hoffmeyer, M.S. (Eds). Ecosistema del estuario de Bahía Blanca. Bahía Blanca, Argentina.
- Demers, E., Brandt, S.B., Barry, K.L., Jech, J.M. (2000). Spatially explicit models of growth rate potential: linking estuarine fish production to the biological and physical environment. En: Hobbie, J.E. (Ed). *Estuarine Science: a synthetic approach to research and practice*. Island Press, USA.
- DePatra, K., Levin, L.A. (1989). Evidence of the passive deposition of meiofauna into fiddler crab burrows. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 125, 173-192.
- Díaz de Astarloa, J.M., Fabr e, N.N. (2003). Abundance of three flat fishes (Pleuronectiformes: Paralichthyidae) of northern Argentina and Uruguay in relation to environmental factors. *Archive of Fishery and Marine Research* 50, 123-140.
- Diehl, S. (1988). Foraging efficiency of three freshwater fishes: effects of structural complexity and light. *Oikos* 53, 207–214.
- Dill, L.M., Fraser, A.H.G. (1997). The worm returns: hiding behavior of a tube-dwelling marine polychaete, *Serpula vermicularis*. *Behavioral Ecology* 8, 186-193.
- Dunson, W.A., Travis, J. (1991). The role of abiotic factors in community organization. *American Naturalist* 138, 1067-1091.

- Edgar, G.J., Robertson, A.I. (1992). The influence of seagrass structure on the distribution and abundance of mobile epifauna: pattern and process in a Western Australian *Amphibolis* bed. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 160, 13–31.
- Eggleston, D.B., Etherington, L. (1998). Organism response to habitat patchiness: species and habitat-dependent recruitment of decapod crustaceans. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 223, 111–132.
- Elliott, M., Whitfield, A.K., Potter, I.C., Blaber, S.J.M., Cyrus, D.P., Nordlie, F.G., Harrison, T.D. (2007). The guild approach to categorize estuarine fish assemblages: a global review. *Fish and Fisheries* 8, 241–268.
- Ellner, S.P., McCauley, E., Kendall, B.E., Briggs, C.J., Hosseini, P.R., Wood, S.N., Janssen, A., Sabelis, M.W., Turchin, P., Nisbet, R.M., Murdoch, W.E. (2001). Habitat structure and population persistence in an experimental community. *Nature* 412, 538–542.
- Elnor, R.W., Raffaelli, D.G. (1980). Interactions between two marine snails, *Littorina rudis* Maton and *Littorina nigrolineata* Gray, a predator, *Carcinus maenas* (L.) and a parasite, *Microphallus similis* Jagerskiold. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 43, 151-160.
- Escapa, C.M., Iribarne, O., Navarro, D. (2004). Effects of the SW burrowing crab *Chasmagnathus granulatus* on infaunal zonation patterns, tidal behaviour and risk of mortality. *Estuaries* 27, 120–131.
- Fasano, J.L., Hernández, M.A., Isla, F.I., Schnack, E.J. (1982). Aspectos evolutivos y ambientales de la laguna Mar Chiquita (provincia de Buenos Aires, Argentina). *Oceanologica Acta* SP, 285-292.

- Fleeger, J.W., Johnson, D.S., Galván, K.A., Deegan, L.A. (2008). Top-down and bottom-up control of infauna varies across the saltmarsh landscape. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 357, 20-34
- Flores Ortega, J.R., Godínez Domínguez, E., Rojo Vázquez, J.A., Corgos, A., Galván Piña, V.H., González Sansón, G. (2010). Interacciones tróficas de las seis especies de peces más abundantes en la pesquería artesanal en dos bahías del Pacífico Central Mexicano. *Revista de Biología Tropical* 58, 383-397.
- Friedrichs, C.T., Perry, J.E. (2001). Tidal Salt Marsh Morphodynamics: A Synthesis. *Journal of Coastal Research* 27, 7-37.
- Galván, D.E. (2008). Ensamblajes de peces en los arrecifes norpatagónicos: diversidad, abundancia y relaciones tróficas y con el hábitat. Tesis Doctoral. Universidad Nacional del Comahue 147 pp.
- García Berthou, E. Moreno Amich, R. (2000). Food of introduced pumpkinseed sunfish: ontogenetic diet shift and seasonal variation. *Journal of Fish Biology* 57, 29-40.
- García de Jalón, D., Barcelo, E. (1987). Estudio de la alimentación de la trucha común en ríos pirenaicos. *Ecología* 1, 263-269.
- Gasith, A., Resh, V.H. (1999). Streams in Mediterranean climate regions: abiotic influences and biotic responses to predictable seasonal events. *Annual Review of Ecology and Systematics* 30, 51-81.
- Gaudreau, N., Boisclair, D., (1998). The influence of spatial heterogeneity on the study of fish horizontal daily migration. *Fisheries Research* 35, 63-71.
- Gerking, S.D. (1994). *Feeding ecology of fish*. Academic Press, New York.
- Giangiobbe, A., Sanchez, F. (1993). Alimentación de la saraca (*Brevoortia aurea*). *Frente Marítimo* 14, 71-80.

- Giberto, D.A., Bremec, C.S., Acha, E.M., Mianzan, H.W. (2007). Feeding of the whitemouth croaker *Micropogonias furnieri* (Sciaenidae; Pisces) in the estuary of the Rio de la Plata and adjacent Uruguayan coastal water. *Atlantica* 29, 75-84.
- Green, B.C., Smith, D.J., Earley, S.E., Hepburn, L.J., Underwood, G.J.C. (2009). Seasonal changes in community composition and trophic structure of fish populations of five salt marshes along the Essex coastline, United Kingdom. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 85, 247-256.
- Gutiérrez, J.L., Jones, C.G., Groffman, P.M., Findlay, S.E.G., Iribarne, O., Ribeiro, P.D., Bruschetti, M. (2006). The contribution of crab burrow excavation to carbon availability in surficial saltmarsh sediments. *Ecosystems* 9, 647–58.
- Haertel-Borer, S.S., Allen, D.M., Dame, R.F. (2004). Fishes and shrimps are significant sources of dissolved inorganic nutrients in intertidal salt marsh creeks. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 311, 79-99.
- Hakenom, N., Baird, D. (1984). Fish community structures in *Zostera* and non-*Zostera* regions of the Kromme estuary, St Francis Bay. *South African Journal of Zoology* 19, 295–301.
- Halpin, P.M. (2000). Habitat use by an intertidal salt-marsh fish: trade-off between predation and growth. *Marine Ecology Progress Series* 198, 203–214.
- Hampel, H., Cattrijsse, A., Vincx, M. (2003). Tidal, diel and semi-lunar changes in the faunal assemblage of an intertidal salt marsh creek. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 56, 795–805.
- Harrison, P.G. (1987). Natural expansion and experimental manipulation of seagrass (*Zostera spp.*) abundance and the response of infaunal invertebrates. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 24, 799–812.

- Heck, K.L., Orth, R.J. (1980). Seagrass habitats: the roles of habitat complexity, competition and predation in structuring associated fish and motile macroinvertebrate assemblages. En: Kennedy, V.S. (Ed). *Estuarine perspectives*. Academic Press, London.
- Heck, K.L., Thoman, T. (1981). Experiments on predator-prey interactions in vegetated aquatic habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 53, 125-134.
- Heck, K.L., Thoman, T.A. (1984). The nursery role of seagrass meadows in the upper and lower reaches of the Chesapeake Bay. *Estuaries* 7, 70–92.
- Heck, K.L., Crowder, L.B. (1991). Habitat structure and predator prey interaction in vegetated aquatic systems. En: Bell, S.S., McCoy, E.D., Mushinsky, H.R. (Eds). *Habitat complexity: the physical arrangement of objects in space*. Chapman & Hall, New York.
- Heck Jr, K.L., Hays, G., Orth, R.J. (2003). Critical evaluation of the nursery role hypothesis for seagrass meadows. *Marine Ecology Progress Series* 253, 123-136.
- Higgins, R.P., Thiel, H. (1988). *Introduction to the study of meiofauna*. Smithsonian Institution Press, USA.
- Hindell, J.S., Jenkins, G.P., Keough, M.J. (2000). Variability in abundances of fishes associated with seagrass habitats in relation to diets of predatory fishes. *Marine Biology* 136, 725-737.
- Hines, A.H., Lipcius, R.N., Haddon, M. (1987). Population dynamics and habitat partitioning by size, sex, and molt stage of blue crabs *Callinectes sapidus* in a sub-estuary of central Chesapeake Bay. *Marine Ecology Progress Series* 36, 55-64.
- Holbrook, S.J., Schmitt, R.J. (1988). Resource overlap, prey dynamics, and the strength of competition. *Ecology* 706, 1943-1953.
- Hollingsworth, A., Connolly, R.M. (2006). Feeding by fish visiting inundated subtropical saltmarsh. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 336, 88–98.

- Hori, M., Noda, T. (2001). An unpredictable indirect effect of algal consumption by gulls on crows. *Ecology* 82, 3251–3256.
- Houser, D., Allen, D. (1996). Zooplankton dynamics in an intertidal salt marsh basin. *Estuaries* 19, 659–673.
- Hovel, K.A., Lipcius, R.N. (2001). Habitat fragmentation in a seagrass landscape: patch size and complexity control blue crab survival. *Ecology* 82, 1814– 1829.
- Hovel, K.A., Fonseca, M.S. (2005). Influence of seagrass landscape structure on the juvenile blue crab habitat-survival function. *Marine Ecology Progress Series* 300, 179-191.
- Hozbor, N.M., García de la Rosa, S.B. (2000). Alimentación de juveniles de corvina rubia (*Micropogonias furnieri*) en la Laguna de Mar Chiquita. *Frente Marítimo* 18, 59-70.
- Humphries, P., Potter, I.C., Loneragan, N.R. (1992). The fish community in the shallows of a temperate Australian estuary; relationships with the aquatic macrophytes *Ruppia megacarpa* and environmental variables. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 34, 325-346.
- Hunter, M.D., Price, P.W. (1992). Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology* 73, 724-732.
- Huston, M.A. (1994). Biological diversity: the coexistence of species on changing landscapes. Cambridge University Press.
- Ibrahim, A.A., Huntingford, F.A. (1989). Laboratory and field studies on diet choice in three-spined sticklebacks *Gasterosteus aculeatus* L., in relation to profitability and visual features of prey. *Journal of Fish Biology* 2, 245-258.

- Iribarne, O., Bortolus, A., Botto, F. (1997). Between habitats differences in burrows characteristics and trophic modes in the south western Atlantic burrowing crab *Chasmagnathus granulata*. *Marine Ecology Progress Series* 155, 132-145.
- Iribarne, O., Bruschetti, M., Escapa, M., Bava, J., Botto, F., Gutiérrez, J., Palomo, G., Delhey, K., Petracci, P., Gagliardini, A. (2005). Small and large-scale effect of the SW Atlantic burrowing crab *Chasmagnathus granulatus* on habitat use by migratory shorebirds. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 315, 87–101.
- Irlandi, E.A. (1996). The effects of patch size and energy regime on growth of a suspension – feeding bivalve. *Journal of Marine Research* 54, 161– 185.
- Irlandi, E.A., Ambrose, W.G., Orlando, B.A. (1995). Landscape ecology and the marine environment: how spatial configuration of seagrass habitat influences growth and survival of the bay scallop. *Oikos* 72, 307–313.
- Irlandi, E.A., Orlando, B.A., Ambrose, W.G. (1999). Influence of seagrass habitat patch size on growth and survival of juvenile bay scallops *Argopecten irradians concentricus* (Say). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 235, 21–43.
- Isaach, J.P., Costa, C.S.B., Rodriguez-Gallego, L., Conde, D., Escapa, M., Gagliardini, D.A., Iribarne, O. (2006). Distribution of saltmarsh plant communities associated with environmental factors along a latitudinal gradient on the SW Atlantic coast. *Journal of Biogeography* 33, 888-900.
- Ivlev, V.S. (1961). *Experimental ecology of the feeding of fishes*. Yale University Press, USA.
- Jackson, J.B.C. (1985). Distribution and ecology of clonal and aclonal benthic invertebrates. En: Jackson JBC, Buss LW, Cook E (eds). Population biology and evolution of clonal organisms. Yale University Press, New Haven

- Jenkins, G.P., Black, K.P., Wheatley, M.J., Hatton, D.N. (1997). Temporal and spatial variability in recruitment of a temperate, seagrass-associated fish is largely determined by physical processes in the pre- and post-settlement phases. *Marine Ecology Progress Series* 148, 23–35.
- Jin, B., Fu, C., Zhong, J., Li, B., Chen, J., Wu, J. (2007). Fish utilization of a salt marsh intertidal creek in the Yangtze River estuary, China. *Estuaries, Coastal and Shelf Science* 73, 844-852.
- Johnson, M.W. Heck, K.L. (2006). Seagrass patch characteristics alter direct and indirect interactions in a tri-trophic estuarine food web. *Estuaries and Coasts* 29, 499-510.
- Kelaher, B.P., Levinton, J.S., Hoch, J.M. (2003). Foraging by the mud snail, *Ilyanassa obsoleta* (Say), modulates spatial variation in benthic community structure. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 292, 139-157.
- Kingsford, M.J., Battershill, C.N. (1998). *Studying temperate marine environments: a handbook for ecologists*. University of Canterbury Press, Christchurch.
- Kneib, R.T. (1988). Testing for indirect effects of predation in an intertidal soft bottom community. *Ecology* 69, 1795-1805.
- Kneib, R.T. (1997). The role of tidal marshes in the ecology of estuarine nekton. *Oceanography and Marine Biology: An Annual review* 35, 163-220.
- Kneib, R.T. (2000). Salt marsh ecoscapes and production transfers by estuarine nekton in the southeastern United States. En: Weinstein, M.P., Kreeger, D.A. (Ed). *Concepts and Controversies in Tidal Marsh Ecology*. Kluwer Academic Publishers, Boston.
- Kramer, D.L., Rangeley, R.W., Chapman, L.J. (1997). Habitat selection: patterns of spatial distribution from behavioural decisions. En: Godin, J.G.J (ed). *Behavioural ecology of teleost fishes*. Oxford University Press, Oxford, UK.

- Laffaille, P., Acou, A., and Guillouet, J. (2005). The yellow European eel (*Anguilla anguilla*) may adopt a sedentary lifestyle in inland freshwaters. *Ecology of Freshwater Fish* 14, 191–196.
- Laffaille, P., Feunteun, E., Lefebvre, C., Radureau, A., Sagan, G., Lefeuvre, J.C. (2002). Can thin-lipped mullet directly exploit the primary and detritic production of European macrotidal salt marshes? *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 54, 729–736.
- Lana, P.C., Guiss, C. (1992). Macrofauna plant biomass interactions in a euhaline salt marsh in Paranagua Bay. *Marine Ecology Progress Series* 80, 57–64.
- Lefeuvre, J.C., Laffaille, P., Feunteun, E. (1999). Do fish communities function as biotic vectors of organic matter between salt marshes and marine coastal waters? *Aquatic Ecology* 33, 293–299.
- Lefeuvre, J.-C., Bouchard, V., Feunteun, E., Grare, S., Laffaille, P., Radureau, A. (2000). European salt marshes diversity and functioning: the case study of the Mont Saint-Michel Bay, France. *Wetland Ecology and Management* 8, 197–161.
- Lenihan, H.S., Micheli, F. (2001). Soft-sediment communities. En: Bertness, M.D., Gaines, S.D., Hay, M.E. (Eds). *Marine community ecology*. Sinauer Associates, Inc., USA.
- Leonard, L.A., Luther, M.E. (1995). Flow hydrodynamics in tidal marsh canopies. *Limnology and Oceanography* 40, 1474–1484.
- Leonard, L.A., Croft, A.L. (2006). The effect of standing biomass on flow velocity and turbulence in *Spartina alterniflora* canopies. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 69, 325–336.
- Levin, P.S. (1994). Small-scale recruitment variation in a temperate reef fish: the roles of macrophytes and food supply. *Environmental Biology of Fishes* 40, 271–281.

- Levin, P., Petrik, R., Malone, J. (1997). Interactive effects of habitat selection, food supply and predation on recruitment of an estuarine fish. *Oecologia* 112, 55–63.
- Levin, L.A., Talley, T.S. (2000). Influences of vegetation and abiotic environmental factors on salt marsh invertebrates. En: Weinstein, M.P., Kreeger, D.A. (Eds). *Concepts and Controversies in Tidal Marsh Ecology*. Kluwer Academic Publishers, Boston.
- Lewis, D.B., Eby, L.A. (2002). Spatially heterogeneous refugia and predation risk in intertidal salt marshes. *Oikos* 96, 119-129.
- Lipcius, R.N., Eggleston, D.B., Miller, D.L., Luhrs, T.C. (1998). The habitat-survival function for Caribbean spiny lobster: an inverted size effect and non-linearity in mixed algal and seagrass habitats. *Marine and Freshwater Research* 49, 807-816.
- Little, C. (2000). *The biology of soft shores and estuaries*. Oxford University Press, USA.
- López Cazorla, A.C. (2004). Peces. En: Piccolo, M.C., Hoffmeyer, M.S. (Eds). *Ecosistema del estuario de Bahía Blanca*. Bahía Blanca, Argentina.
- Lough, R., Valentine, P.C., Potter, D.C., Auditore, P.J., Bolz, G.R., Neilson, J.D., Perry, R.I. (1989). Ecology and distribution of juvenile cod and haddock in relation to sediment type and bottom currents on eastern Georges Bank. *Marine Ecology Progress Series* 56, 1-12.
- MacArthur, R.H., Levins, R. (1964). Competition, habitat selection, and character displacement in a patchy environment. *Proceedings of the National Academy of Science* 51, 1207–1210.
- Maes, J., Van Damme, S., Meire, P., Ollevier, F. (2004). Statistical modeling of seasonal and environmental influences on the population dynamics of an estuarine fish community. *Marine Biology* 145, 1033–1042.
- Magnhagen, C., Wiederholm, A.M. (1982). Food selectivity versus prey availability: a study using the marine fish *Pomatoschistus microps*. *Oecologia* 55, 311–315.

- Main, K. (1985). The influence of prey identity and size on selection of prey by two marine fishes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 88, 145-152.
- Marshall, S., Elliott, M. (1998). Environmental influences on the fish assemblage of the Humber estuary, U.K. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 46, 175–184.
- Martinetto, P. (2001). Efecto de los ‘cangreiales’ de *Chasmagnathus granulata* en el uso de habitat de cangrejos, peces y zooplancton. En: Iribarne, O. (Ed). *Reserva de la Biosfera Mar Chiquita: Características Físicas, Biológicas y Ecológicas*. Editorial Martín, Mar del Plata, Argentina.
- Martinetto, P., Palomo, G., Iribarne, O. (2005). Effect of fish predation on intertidal benthic fauna is modified by crab bioturbation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 38, 71- 84.
- Martinetto, P., Ribeiro, P., Iribarne, O. (2007) a. Changes in distribution and abundance of juvenile fishes in intertidal soft sediment areas dominated by the burrowing crab *Chasmagnathus granulatus*. *Marine and Freshwater Research* 58, 194–203.
- Martinetto, P., Valiñas, M., Palomo, G., Iribarne, O. (2007) b. Negative interactions between two SW intertidal crabs in soft-bottom habitats. *Marine Biology* 151, 1479-1490.
- Mattila, J., Chaplin, G., Eilers, M.R., Heck, K.L.Jr, O’Neal, J.P., Valentine, J.F. (1999). Spatial and diurnal distribution of invertebrate and fish fauna of a *Zostera marina* bed and nearby unvegetated sediments in Damariscotta River, Maine (USA). *Journal of Sea Research* 41, 321–332.
- McNeill, S.E., Fairweather, P.G. (1993). Single large or several small marine reserves? An experimental approach with seagrass macrofauna. *Journal of Biogeography* 20, 429-440.

- Meredith, W.H., Lotrich, V.A. (1979). Production dynamics of a tidal creek population of *Fundulus heteroclitus* (Linnaeus). *Estuarine and Coastal Marine Science* 8, 99–118.
- Micheli, F. (1996). Predation intensity in estuarine soft-bottoms: between-habitat comparisons and experimental artifacts. *Marine Ecology Progress Series* 141, 295-302.
- Micheli, F. (1997). Effects of predator foraging behavior on patterns of prey mortality in marine soft bottoms. *Ecology* 67, 203-224.
- Micheli, F., Peterson, C.H. (1999). Estuarine vegetated habitats as corridors for predator movements. *Conservation Biology* 13, 869–881.
- Minello, T.J. (1999). Nekton densities in shallow estuarine habitats of Texas and Louisiana and the identification of essential fish habitat. *American Fisheries Society Symposium* 22, 43-75.
- Minello, T.J., Able, K.W., Weinstein, M.P., Hays, C.G. (2003). Salt marshes as nurseries for nekton: testing hypotheses on density, growth and survival through meta-analysis. *Marine Ecology Progress Series* 246, 39–59.
- Moeller, I., Spencer, T., French, J.R., Leggett, D.J., Dixon, M. (1999). Wave transformation over salt marshes: a field and numerical modeling study from North Norfolk, England. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 49, 411–426.
- Molina, L.M., Valiñas, M.S., Pratolongo, P.D., Perillo, GME. (2008). Efecto de *Laonereis acuta* sobre el microfítobentos y las propiedades físicas del sedimento. XII Reunión Argentina de Sedimentología. Buenos Aires, Argentina.
- Mouritsen, K.N., Jensen, K.T. (1992). Choice of microhabitat in tactile foraging dunlins *Calidris alpina*: the importance of sediment penetrability. *Marine Ecology Progress Series* 85, 1–8.
- Murdoch, W.W., Oaten, A. (1975). Predation and population stability. *Advances in Ecological Research* 9, 1-131.

- Navarrete, S.A, Castilla, J.C. (1993). Predation by Norway rats in the intertidal zone of Central Chile. *Marine Ecology Progress Series* 92, 187-199.
- Neill, W.H., Magnuson, J.J. (1974). Distributional ecology and behavioral thermoregulation of fishes in relation to heated effluent from a power plant at Lake Monona, Wisconsin. *Transactions of the American Fisheries Society* 103, 663-710.
- Neter, J., Wasserman, W., Kutner, M.H. (1991). *Applied Linear Statistical Models. Regression, Analysis of Variance, and Experimental Designs*. Irwin: Homewood, IL, USA.
- Netto, S.A., Lana, P.C. (1997). Influence of *Spartina alterniflora* on superficial sediment characteristics of tidal flats in Paranaguá Bay (South-eastern Brazil). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 44, 641–648.
- Nicolas, D., Le Loc'h, F., Desaunay, Y., Hamon, D., Blanchet, A., Le Pape, O. (2007). Relationships between benthic macrofauna and habitat suitability for juvenile common solea (*Solea solea*, L.) in the Vilaine estuary (Bay of Biscay, France) nursery ground. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 73, 639-650.
- Nixon, S.W., Oviatt, C.A. (1973). Ecology of a New England salt marsh. *Ecological Monographs* 43, 463-498.
- Nixon, S.W. (1980). Between coastal marshes and coastal waters - a review of twenty years of speculation and research on the role of salt marshes in estuarine productivity and water chemistry. En: Hamilton, P., MacDonald, K.B. (Eds). *Estuarine and Wetland Processes*. Plenum, New York.
- Nolet, B.A., Langevoord, O., Bevan, R.M., Engelaar, K.R., Klaassen, M., Mulder, R.J.W., Van Dijk, S. (2001). Spatial variation in tuber depletion by swans explained by differences in net intake rates. *Ecology* 82, 1655–1667.

- Nordström, M., Booth, D.M. (2007). Drift algae reduce foraging efficiency of juvenile flatfish. *Journal of Sea Research* 58, 335–341.
- Norton, S.F., Cook, A.E. (1999). Predation by fishes in intertidal. En: Horn, M.H., Martin, K.L.M., Chotkowski, M.A. (Eds). *Intertidal fishes: Life in two worlds*. Academic Press, USA.
- Orensanz, J.M., Estivariz, M.C. (1971). Los anélidos poliquetos de aguas salobres de la Provincia de Buenos Aires. *Revista del Museo de La Plata, Sección Zoología* 11, 95–112.
- Orth, R.J. (1992). A perspective on plant-animal interactions in seagrasses: physical and biological determinants influencing plant and animal abundance En: John, D.M., Hawkins, S.J., Price, J.H. (Eds). *Plant-animal interactions in the marine benthos*. Systematics Assoc Spec Vol 46. Clarendon Press, Oxford.
- Orth, R.J., Van Montfrans, J. (1987). Utilization of a seagrass meadow and tidal marsh creek by blue crabs *Callinectes sapidus*. I. Seasonal and annual variations in abundance with emphasis on post-settlement juveniles. *Marine Ecology Progress Series* 41, 283–294.
- Paine, R.T. (1966). Food web complexity and species diversity. *American Naturalist* 100, 65-75.
- Palomo, G., Martinetto, P., Iribarne, O. (2004). Changes in the feeding behavior of the deposit feeder polychaete *Laeonereis acuta* on soft-sediments inhabited by burrowing crabs. *Marine Biology* 145, 657-667.
- Palomo, G., Martinetto, P., Pérez, C., Iribarne, O. (2003) a. Ant predation on intertidal polychaetes in a SW Atlantic estuary. *Marine Ecology Progress Series* 253, 165-173.
- Palomo G., Botto, F., Navarro, D., Escapa, M., Iribarne, O. (2003) b. The predator-prey interaction between migratory shorebirds and the polychaete *Laeonereis acuta* is

- modified by burrowing crabs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 290, 211-228.
- Paterson, A.W., Whitfield, A.K. (2000). Do shallow water habitats function as refugia for juvenile fishes? *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 74, 263–273.
- Pennings, S.C., Bertness, M.D. (2001). Salt marsh communities. En: Bertness, M.D., Gaines, S.D., Hay, M. (Eds). *Marine community ecology*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Perillo, G.M.E., Piccolo, M.C. (1999). Geomorphologic and physical characteristics of the Bahía Blanca Estuary. Argentina. En: Perillo, G.M.E., Piccolo, M.C., Pino Quivira M. (Eds). *Estuaries of South America: their geomorphology and dynamics*. Environmental Science Series, Springer-Verlag, Berlín.
- Platell, M.E., Potter, I.C. (2001). Partitioning of food resources amongst 18 abundant benthic carnivorous fish species in marine waters on the lower west coast of Australia. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 261, 31–54.
- Platell, M.E., Freewater, P. (2009). Importance of saltmarsh to fish species of a large south-eastern Australian estuary during a spring tide cycle. *Marine and Freshwater Research* 60, 936-941.
- Potter, I.C., Claridge, P.N., Warwick, R.M. (1986). Consistency of seasonal changes in an estuarine fish assemblage. *Marine Ecology Progress Series* 32, 217–228.
- Pratolongo, P.D., Perillo, G.M.E., Piccolo, M.C. (2010). Combined effects of waves and plants on a mud deposition event at a mud flat-saltmarsh edge in the Bahía Blanca estuary. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 87, 207-212.
- Prejs, A., Colomine, G. (1981). Métodos para el estudio de los alimentos y las relaciones tróficas de los peces. Caracas: U. Central de Venezuela - U. de Varsovia, 129pp.

- Quamenn, M.L. (1982). The influence of subtle substrate differences of feeding by shorebirds on intertidal mudflats. *Marine Biology* 71, 339-343.
- Quamenn, M.L. (1984). Predation by shorebirds, fish and crabs on invertebrates in intertidal mudflats: an experimental test. *Ecology* 65, 529-537.
- Raffaelli, D., Milne, H. (1987). An experimental investigation of the effects of shorebirds and flatfish predation on estuarine invertebrates in intertidal mudflats: an experimental test. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 24, 1-13.
- Raffaelli, D., Hawkins, S. (1996). *Intertidal ecology*. Chapman & Hall, UK.
- Rakocinski, C.F., Baltz, D.M., Fleeger, J.W. (1992). Correspondence between environmental gradients and the community structure of marsh-edge fishes in a Louisiana estuary. *Marine Ecological Progress Series* 80, 135–148.
- Rahman, Y.J., Forward, R.B., Rittschof, D. (2000). Responses of mud snails and periwinkles to environmental odors and disaccharide mimics of fish odor. *Journal of Chemical Ecology* 26, 679– 696.
- Reta, R., Martos, P., Perillo, G.M.E., Piccolo, M.C., Ferrante, A. (2001). Características hidrográficas del estuario de la Laguna Mar Chiquita. En: Iribarne, O. (Ed). *Reserva de la Biosfera Mar Chiquita: características físicas, biológicas y ecológicas*. Editorial Martín, Mar del Plata, Argentina.
- Rivera Prisco, A., García de la Rosa, S.B., Díaz de Astarloa, J.M. (2001). Feeding ecology of flatfish juveniles (Pleuronectiformes) in Mar Chiquita Coastal Lagoon (Buenos Aires, Argentina). *Estuaries* 24, 917-925.
- Rountree, R.A., Able, K.W. (1993). Diel variation in decapods crustacean and kish assemblages in New Jersey polyhaline marsh creeks. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 37, 181-201.

- Rountree, R.A., Able, K.W. (2007). Spatial and temporal habitat use patterns for salt marsh nekton: implications for ecological functions. *Aquatic Ecology* 41, 25–45.
- Rozas, L.P. (1995). Hydroperiod and its influence on nekton of the salt marsh: a pulsing ecosystem. *Estuaries* 18, 579-590.
- Rozas, L.P., Hackney, C.T. (1983). The importance of oligohaline estuarine wetland habitats to fisheries resources. *Wetlands* 3, 77-89.
- Rozas, L.P., Hackney, C.T. (1984). Use of oligohaline marshes by fishes and macrofaunal crustaceans in North Carolina. *Estuaries* 7, 213–224.
- Rozas, L.P., Odum, W.E. (1987). The role of submerged aquatic vegetation in influencing the abundance of nekton on contiguous tidal fresh-water marshes. *Journal of Experimental marine Biology and Ecology* 114, 289-300.
- Rozas, L.P., Minello, T.J. (1998). Newton use of salt marsh, seagrass and non vegetated habitats in a South Texas (USA) estuary. *Bulletin of Marine Science* 63, 481-501.
- Rozas, L.P., Zimmerman, R.J. (2000). Small scale patterns of nekton use among marsh and adjacent shallow nonvegetated areas of the Galveston Bay Estuary, Texas (USA). *Marine Ecology Progress Series* 193, 217-239.
- Salgado, J.P., Cabral, H.N., Costa, M.J., Deegan, L. (2004). Nekton use of salt marsh creeks in the upper Tejo estuary. *Estuaries* 27, 818–825.
- Scharf, F.S., Buckel, J.A., Juanes, F., Conover, D.O. (1998). Predation by juvenile piscivorous bluefish (*Pomatomus saltatrix*): the influence of prey to predator ratio and prey type on predator capture success and prey profitability. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 55, 1695–1703.
- Schoener, T.W. (1983). Field experiments on interspecific competition. *American Naturalist* 122, 240-284.

- Seitz, R.D., Lipcius, R.N., Hines, A.H., Eggleston, D.B. (2001). Density-dependent predation, habitat variation and the persistence of the marine bivalve prey. *Ecology* 82, 2435-2451.
- Shaw, R.G., Mitchell-Olds, T. (1993). ANOVA for unbalanced data: an overview. *Ecology* 74, 1638-1645.
- Sih, A., Kats, L.B., Moore, R.D. (1992) Effects of predatory sunfish on the density, drift and refuge use of stream salamander larvae. *Ecology* 73, 1418–1430.
- Smith, F.E. (1972). Spatial heterogeneity, stability and diversity in ecosystems. *Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Sciences* 44, 309-335.
- Sogard, S.M., Able, K.W. (1991). A comparison of eelgrass, sea lettuce macroalgae, and marsh creeks as habitats for epibenthic fishes and decapods. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 33, 501–519.
- Sogard, S.M., Able, K.W. (1994). Diel variation in immigration of fishes and decapod crustaceans to artificial seagrass habitat. *Estuaries* 17, 622–630.
- Spitzer, P.M., Mattila, J., Heck Jr., K.L. (2000). The effects of vegetation density on the relative growth rates of juvenile pinfish, *Lagodon rhomboides* (Linnaeus), in Big Lagoon, Florida. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 244, 67–86.
- Spivak, E.D., Anger, K., Luppi, T., Bas, C., Ismael, D. (1994). Distribution and habitat preferences of two grapsid crab species in Mar Chiquita Lagoon (Province of Buenos Aires, Argentina). *Helgolander Meeresunters* 48, 59-78.
- Stephens, D.W., Krebs, J.R. (1986). *Foraging theory*. Princeton University Press, Princeton.
- Stoner, A.W. (1982). The influence of benthic macrophytes on the foraging behavior of pinfish, *Lagodon rhomboides*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 58, 271–284.

- Stunz, G.W., Minello, T.J. (2001). Habitat-related predation on juvenile wild-caught and hatchery-reared red drum *Sciaenops ocellatus* (Linnaeus). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 260, 13–25.
- Sun, L., Chen, H., Huang, L. (2006). Effect of temperature on growth and energy budget of juvenile cobia (*Rachycentron canadum*). *Aquaculture* 261, 872–878.
- Swisher, B.J., Soluk, D.A., Wahl, D.H. (1998). Non-additive predation in littoral habitats: Influences of habitat complexity. *Oikos* 81, 30–37.
- Teal, J.M. (1962). Energy flow in the salt marsh ecosystem of Georgia. *Ecology* 43, 614–624.
- Thiel, R., Sepulveda, A., Kafeman, R., Nellen, W. (1995). Environmental factors as forces structuring the fish community of the Elbe estuary. *Journal of Fish Biology* 46, 47–69.
- Thomas, B.E., Connolly, R.M. (2001). Fish use of subtropical saltmarshes in Queensland, Australia: relationships with vegetation, water depth and distance onto the marsh. *Marine Ecology Progress Series* 209, 275–288.
- Trott, T.J., Dimock, R.V. (1978). Intraspecific trail following by mud snail *Ilyanassa obsoleta*. *Marine Behavior and Physiology* 5, 91–101.
- Trussel, G.C., Ewanchuck, P.J., Bertness, M.D. (2002). Field evidence of trait-mediated indirect interactions in a rocky intertidal food web. *Ecology Letters* 5, 241–245.
- Underwood, A.J. (1997). *Experiments in ecology*. Cambridge University Press, UK.
- Valiela, I. (1995). *Marine ecological processes*. Springer-Verlag, USA.
- Veiga, P., Vieira, L., Bexiga, C., Sa, R., Erzini, K. (2006). Structure and temporal variations of fish assemblages of the Castro Marim Salt Marsh, southern Portugal. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 70, 27–38.

- Vinagre, C., Cabral, N.H. (2008). Prey consumption by the juvenile soles, *Solea solea* and *Solea senegalensis*, in the Tagus estuary, Portugal. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 1, 45-50.
- Vinagre, C., Duarte Santos, P., Cabral, N.H., Costa M.J. (2009). Impact of climate and hydrology on juvenile fish recruitment towards estuarine nursery grounds in the context of climate change. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 85, 479-486
- Virnstein, R.W. (1977). The importance of predation by crabs and fishes on benthic infauna in Chesapeake Bay. *Ecology* 58, 1199-1217.
- Warfe, D.M., Barmuta, L.A. (2004). Habitat structural complexity mediates the foraging success of multiple predator species. *Oecologia* 141, 171-178.
- Weinstein, M.P. (1979). Shallow marsh habitats as primary nurseries for fishes and shellfish, Cape Fear River, North Carolina. *Fisheries Bulletin* 77, 339-357.
- Weinstein, M.P., Brooks., H.A. (1983). Comparative ecology of nekton residing in a tidal creek and adjacent seagrass meadow: community composition and structure. *Marine Ecology Progress Series* 12, 15- 27.
- Weisberg, S.B., Whalen, R., Lotrich, V.A. (1981). Tidal and diurnal influence on food consumption of a salt marsh killifish *Fundulus heteroclitus*. *Marine Biology* 61, 243-246.
- Werme, C.E. (1981). Resource partitioning in a salt marsh fish community. PhD thesis, Boston University, Boston, Massachusetts.
- Werner, E.E., Mittelbach, G.G., Hall, D.J., Gilliam, J.F. (1983). Experimental tests of optimal habitat use in fish: the role of relative habitat profitability. *Ecology* 64, 1525-1539.
- West, J.M., Zedler, J.B. (2000). Marsh creek connectivity: Fish use of a tidal salt marsh in Southern California. *Estuaries* 23, 699-710.

- West, J.M., Williams, G.D., Madon, S.P., Zedler, J.B. (2003). Integrating spatial and temporal variability into the analysis of fish food web linkages in Tijuana Estuary. *Environmental Biology of Fishes* 67, 297–309.
- Whitfield, A.K. (1999). Ichthyofaunal assemblages in estuaries: a South African case study. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 9, 151-186.
- Whitlatch, R.B., Hines, A.H., Thrust, S.F., Hewitt, J.E., Cummings, V.J. (1997). Benthic faunal responses to variations in patch density and patch size of a suspension-feeding bivalve inhabiting a New Zealand intertidal sandflat. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 216, 171-189.
- Wiegert, R.G., Pomeroy, L.R. (1981). The salt marsh ecosystem: a synthesis. En: Pomeroy, R.G., Wiegert, L.R. (Ed). *The ecology of a salt marsh*. Springer-Verlag, New York, USA.
- Wilson, W.H. (1991). Competition and predation in marine soft-bottom communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21, 221– 241.
- Wootton, J.T. (2002). Indirect effects in complex ecosystems: recent progress and future challenges. *Journal of Sea Research* 48, 157-172.
- Wootton, R.J. (1991). *Ecology of teleost fishes*. Chapman and Hall, UK.
- Wootton, J.T. (1993). Indirect effects and habitat use in an intertidal community: interaction chains and interaction modifications. *American Naturalist* 141, 71-89.
- Zar, J.H. (1999). *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, Englewood Cliff, USA.
- Zimmerman, R.J., Minello, T.J., Zamora, G. (1984). Selection of vegetated habitat by brown shrimp, *Penaeus aztecus*, in a Galveston Bay salt marsh. *Fisheries Bulletin* 82, 325–336.