



TESIS DOCTORAL

**IMPORTANCIA ECOSISTÉMICA DE LAS PLANTAS DE MARISMA
GÉNERO *SPARTINA* EN ÁREAS COSTERAS DEL ATLÁNTICO
SUDOCCIDENTAL**

Lic. Diana Ileri Montemayor Borsinger

Director: Dr. Oscar Iribarne

Tesis para optar por el título de Doctor en Ciencias

Universidad Nacional de Mar del Plata

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Tabla de Contenidos

Tabla de Contenidos	2
Agradecimientos	4
Resumen	5
Introducción General	8
Sitio de Estudio.....	17
CAPÍTULO I: Producción Primaria Neta comparada de <i>Spartina alterniflora</i> y de <i>S. densiflora</i>	20
1. Introducción.....	21
2. Materiales y Métodos	26
3. Resultados.....	30
4. Discusión	31
5. Tablas y Figuras.	34
CAPÍTULO II: Producción y dinámica de detritos comparada de <i>Spartina alterniflora</i> y <i>S. densiflora</i>	43
1. Introducción.....	44
2. Materiales y Métodos	47
3. Resultados.....	55
4. Discusión	58
5. Tablas y Figuras	64
CAPÍTULO III: Patrones geográficos de biomasa aérea de las especies dominantes de <i>Spartina</i> y su relación con las variables abióticas en el Atlántico Sud-Occidental.....	71
1. Introducción.....	72
2. Materiales y Métodos	74
3. Resultados.....	79
4. Discusión	82
5. Tablas y figuras	91

CAPÍTULO IV: Caracterización regional de los acúmulos de detritos en las marismas de <i>Spartina</i> , efectos sobre el sedimento y la biota asociada.	106
1. Introducción.....	107
2. Materiales y Métodos	111
3. Resultados.....	117
4. Discusión	121
5. Tablas y Figuras	127
CAPÍTULO V: Discusión general.....	148
Referencias	159

Agradecimientos

En primer lugar a Oscar por estos cinco años de aprendizaje.

A los tres jurados, Dra. Lorena Rodríguez Gallego, Dra. Julia Kristensen y Dra. Virginia Mancini, por el tiempo dedicado en corregir esta tesis, y lo valioso que fueron sus comentarios para mejorarla.

A todos los chicos del laboratorio por la buena onda cotidiana.

A Mauricio y Juan, los primeros en llevarme al campo y mostrarme el maravilloso mundo de las marismas.

A Euge, por ayudarme tanto, al Tano y Juan Farina porque participaron activamente en el desarrollo de esta tesis.

A Paulina, Martín y Fernando porque de distintas formas me ayudaron.

A mis amigas del alma, a las cuales esta tesis les pertenece, Agus, Cielo, Fer, Gachi, Maca y Maru, por su amistad y ayuda incondicional.

A Fer de nuevo, por ser mi compañera incansable de ruta y aventuras.

A mis amigos de La Plata: los nipones por hermosos momentos compartidos. A Belu, Flor, Javi, Pao, Lolo, Diego, Fede y Pato porque a pesar de la distancia están siempre.

A Benito y Nati por cuidarme como si fuera su hija.

A mis sobrinos, Facu, Nacho, Ornella, Thiago y Mili, por darme tantos momentos de alegría.

A mis abuelos y abuelas por ser ejemplos de vida y enseñarme mucho.

A mi hermana, la mejor, por escucharme, aconsejarme, y ayudarme siempre.

A mis papás, no me alcanzan las palabras para agradecerles por todo, sin su apoyo nada de esto hubiera sido posible, gracias, gracias y gracias!

A Kechu, por su amor, ayuda y apoyo incondicional, por hacer que todo valga la pena y sea tan hermoso.

Resumen

Tanto la productividad primaria como la biomasa intervienen en una gran cantidad de procesos ecológicos a través del aporte de nutrientes a las tramas tróficas de los ecosistemas, como ingenieros ecosistémicos al modular recursos hacia otros organismos, o al generar nichos. La intensidad de todos estos procesos está estrechamente relacionada al ensamble de especies de plantas de cada comunidad. Las distintas especies de plantas presentan características inherentes que las hacen interactuar de distinta manera con el ambiente en el que viven, generando heterogeneidad espacial dentro de un mismo ecosistema. En este sentido, las marismas debido a sus marcados patrones de zonación son ecosistemas particularmente interesantes para estudiar el efecto de la heterogeneidad espacial. Las marismas del Atlántico Sudoccidental presentan comunidades caracterizadas por distintas especies de vegetación halófila que coexisten con distinta dominancia: *Spartina alterniflora* (intermareal bajo) y *S. densiflora* (intermareal alto). En este contexto el objetivo general de la presente tesis es evaluar y comparar aspectos estructurales, funcionales y de interrelaciones bióticas y abióticas a nivel ecosistémico y a escala regional de las marismas dominadas por las dos especies del género *Spartina* en el Atlántico Sudoccidental. El primer objetivo particular fue evaluar comparativamente la productividad de las especies *Spartina densiflora* y *S. alterniflora*. Para la estimación de la productividad primaria se utilizaron dos métodos destructivos y se encontró que *S. densiflora* presenta mayor productividad primaria que *S. alterniflora*. Se sugiere que posiblemente el hecho de que las interacciones bióticas afecten menos negativamente (i.e. herbivoría, infestación por hongos) y más positivamente (bioturbación por cangrejos debido a la asociación con micorrizas) a *S. densiflora* que a *S. alterniflora* esté exacerbando las diferencias en la productividad de las dos especies. El segundo objetivo particular fue estimar y comparar la producción de detritos de las marismas

dominadas por *S. densiflora* y *S. alterniflora*. Se encontró que los detritos de *S. densiflora* se acumulan en la marisma por periodos más largos y son menos usados por las tramas tróficas de las marismas y estuarios. En cambio los detritos de *S. alterniflora* son más usados por las tramas tróficas presentando en esa zona de la marisma mayor reciclado in situ y exportación de materia orgánica en estado más aprovechable para los organismos consumidores. El tercer objetivo particular fue analizar las variaciones geográficas latitudinales de la biomasa en función a factores abióticos. Se encontró que *S. densiflora* tiene más biomasa viva, necromasa y biomasa total por unidad de superficie que *S. alterniflora* en aquellas marismas dominadas por la primera de estas especies. Esto implica que en estas marismas (las dominadas por *S. densiflora*), las zonas altas presentarán concentraciones más altas de biomasa lo cual podría generar diferencias importantes entre las marismas bajas y altas. Al comparar entre estuarios, teniendo en cuenta las hectáreas totales de cada uno de ellos, se iguala la disponibilidad de biomasa de la marisma baja (*S. alterniflora*) para estuarios dominados por *S. densiflora* (Bahía Samborombón) como para estuarios dominados por *S. alterniflora* (Bahía Blanca, Bahía Anegada). Lo mismo sucede con la disponibilidad de biomasa de la marisma alta (*S. densiflora*) entre estuarios dominados por *S. alterniflora* (Bahía San Antonio, Bahía Anegada) y estuarios dominados por *S. densiflora* (Desembocadura Río Negro y Bahía Blanca). Las dos especies de *Spartina* están relacionadas de forma distinta a las variables abióticas y una posible razón es la distinta altura del intermareal que cada especie habita, así como también la fuerza de las interacciones bióticas distintas que cada una de ellas presenta. El cuarto objetivo particular fue caracterizar los acúmulos de detritos presentes en las marismas del ASO y evaluar su efecto sobre el sedimento y la biota. Se encontró que es un disturbio ampliamente extendido en las marismas del ASO, principalmente en la zona de transición marisma alta- zona terrestre. También se vió que la composición del tipo de detrito en los acúmulos dependía de qué especie dominaba en cada marisma y por último se vió que tiene importantes efectos en

las condiciones microclimáticas y la biota del suelo. En el Capítulo V se concluye que en las marismas dominadas por *S. densiflora* los procesos de almacenamiento de nutrientes y carbono durante periodos largos en la marismas va a dominar sobre los procesos de reciclado de nutrientes y exportación de materia orgánica. En las marismas dominadas por *S. alterniflora* estos últimos son los procesos que van a dominar.

Introducción General

Los ecosistemas son unidades ambientales que intercambian nutrientes, material inorgánico, detritos y organismos vivos con otros ecosistemas (ej. Duarte y Cebrian 1996, Polis et al. 1997, Shen et al. 2011). Es de particular interés estudiar estas unidades y sus interacciones con otras unidades semejantes ya que permite identificar patrones de intercambios y conocer los procesos que los generan a escalas mayores, integrando tanto los procesos abióticos como los bióticos (Turner 2005). A partir de lo anteriormente dicho surge el concepto de meta-ecosistemas que está definido como un conjunto de ecosistemas conectados entre sí por flujos espaciales de energía, materiales y organismos a través de las fronteras ecosistémicas (Loreau et al. 2003). Este concepto es particularmente útil ya que permite entender las propiedades emergentes que surgen de la interacción entre dos ecosistemas locales como, por ejemplo, las interacciones fuente-sumidero, patrones de diversidad y productividad, estabilización de procesos ecosistémicos e interacciones a nivel de paisaje o regionales (ej. Loreau et al. 2003, Gravel et al. 2010, Massol et al. 2011).

Los estuarios son un excelente ejemplo de meta-ecosistemas ya que están conformados por un mosaico de ambientes, que por estar bajo la influencia de las mareas, presentan importantes flujos de energía y materiales entre sí. Estos ecosistemas son las marismas (en zonas templadas) o manglares (en zonas tropicales o subtropicales), los prados de pastos marinos, zonas de macroalgas y fitoplancton (Mann 2000). Los flujos de energía de las marismas y manglares a las aguas del estuario son particularmente importantes porque son sistemas con altas tasas de productividad primaria de tal manera que pueden subsidiar ampliamente a las tramas tróficas del estuario (ej. Duarte y Cebrian 1996, Mann 2000, Valiela et al. 2000).

La productividad primaria y la biomasa de las especies son de suma importancia para el funcionamiento de un ecosistema y de ecosistemas colindantes en caso de que exista exportación (Polis et al. 1997). Tanto la productividad primaria como la biomasa intervienen en una gran cantidad de procesos ecológicos a través del aporte de nutrientes a las tramas tróficas de los ecosistemas (por medio de la herbivoría o detritivoría; Cebrian y Latrique 2004), como ingenieros ecosistémicos al modular recursos hacia otros organismos (Moore et al. 2004, Gutierrez y Jones 2008) o al generar nichos (Moore et al. 2004). La intensidad de todos estos procesos está estrechamente relacionada al ensamble de especies de plantas de cada comunidad. Las distintas especies de plantas presentan características inherentes que las hacen interactuar de distinta manera con el ambiente en el que viven (ej. Cebrian 1999, Flindt et al. 1999, Ehrenfeld 2003), pudiendo así generar heterogeneidad espacial dentro de un mismo ecosistema (ej. Lamontagne y Schiff 1999).

La heterogeneidad espacial es producto de las distintas combinaciones de factores abióticos como, por ejemplo, clima, sustrato y topografía, entre otros (ej. Turner y Chapin 2005, Moffet et al. 2010). En este sentido, las marismas son ecosistemas particularmente interesantes para estudiar el efecto de la heterogeneidad espacial debido a sus marcados patrones de zonación, a que estos patrones son consistentes para las distintas regiones del mundo (Chapman 1960, Adam 1990), lo cual permite llegar a conclusiones de escalas más amplias, y debido a su simpleza (pocas especies en marcados gradientes ambientales; Bertness et al. 1999). La zonación está dada por condiciones abióticas, como condición del suelo y acción de las mareas (Pennings et al. 2005), así como también por condiciones bióticas, como competencia interespecífica (Pennings et al. 2005), o por la capacidad de las distintas especies de lidiar con el estrés (Bertness 1991). Los factores que determinan la zonación dentro de una marisma no solo varían a escala intermareal sino que también lo hacen geográficamente (Isacch et al. 2006). Por ejemplo, en las marismas del Noroeste Atlántico coexisten principalmente

dos especies de *Spartina*: *Spartina alterniflora* Loesel., en el intermareal bajo, y *Spartina patens* (Aiton) Muhl., en el intermareal alto. A su vez, estas marismas se dividen en dos subtipos regionales: aquellas dominadas por *S. alterniflora* y aquellas dominadas por *S. patens* (Mitsch y Gosselink 2000).

Algo similar sucede en las marismas del Atlántico Sudoccidental (de aquí en más ASO; S de Brasil al N de Patagonia) ya que presentan comunidades caracterizadas por distintas especies de vegetación halófila que coexisten en las marismas pero con distinta dominancia (*i.e.* mayor extensión del terreno ocupada por una especie) y que se distribuyen de acuerdo a las características del terreno: *Spartina alterniflora*, *S. densiflora* Brong. y *Sarcocornia perennis* (P. Mill) A.T. Scott.. *S. alterniflora* se distribuye tanto en las planicies de marea como en la parte del intermareal bajo y *S. densiflora* sólo en el intermareal muy superior (ej. Bortolus e Iribarne 1999, Isacch et al. 2006, Fig. 1.). Esta diferencia en la ubicación de la altura del intermareal de cada especie se traduce en importantes diferencias en cuanto a la exposición de las mareas. *Spartina alterniflora* se inunda frecuentemente mientras que *S. densiflora* solo ocasionalmente (Isaacch et al. 2006). Estas marismas presentan distintas características físicas debido principalmente al aporte de agua dulce: marismas salobres en la parte norte y marinas en la parte sur del ASO; y una zona de transición con características intermedias (Isacch et al. 2006). Pero en general las marismas con mayor aporte de agua dulce están dominadas por *S. densiflora* y las principalmente hipersalinas están dominadas por *S. alterniflora* (Isacch et al. 2006).

Patrones de zonación similares a los anteriormente mencionados se repiten en todas las marismas del mundo (ej. Adam 1990, Isacch et al. 2006, Bao Shan et al. 2011). Por lo tanto, a nivel global en las marismas, las especies que habitan distintas alturas del intermareal están expuestas a distintas variables abióticas y bióticas, exacerbando aún más cualquier diferencia inherente a las especies. Por ejemplo, periodos de inundación más largos se traduce en tasas de descomposición más altas (ej.

Hemminga y Buth 1991, Menendez y Sanmartí 2007), en mayor acción mecánica y mayores posibilidades de exportación (Taylor y Allanson 1995), en menor concentración de salinidad en el sedimento (Mendelsshon y Morris 2000). En lo que respecta a las variables bióticas distintas presiones de herbivoría (Alberti et al. 2007), asociaciones de mutualismo (Daleo et al. 2008), e ingeniería ecosistémica (Daleo e Iribarne 2009, Daleo et al. 2009) también pueden exacerbar diferencias entre las especies que habitan distintas alturas del intermareal de la marisma. Todos estos procesos tienen importantes implicancias en la productividad primaria (Steever et al. 1976, Mendelsohn y Morris 2000, Daleo et al. 2008, 2009) y en la disponibilidad de la misma para ser usada por los distintos compartimentos de un ecosistema (Mann 1988, Moore et al. 2004). Por lo tanto, el rol de las marismas como fuente de materia orgánica a las aguas estuariales puede variar dependiendo de qué especies dominan una marisma, si aquellas propias de la marisma baja o aquellas propias de la marisma alta. En este sentido es importante evaluar en las marismas del ASO las diferencias en productividad primaria, biomasa y producción de detritos de las especies que se encuentran en las dos alturas del intermareal para poder estimar los diferentes roles ecosistémicos de las dos especies y por ende de las marismas que ellas dominan.

Pero la heterogeneidad espacial no está sólo modulada por los factores abióticos y bióticos si no que también puede ser producto de disturbios (ej. Sousa et al. 1984, Turner y Chapin 2005). En las marismas una de las principales fuentes de disturbio son los grandes acúmulos de detritos (Valiela y Rietsma 1995, Brewer et al. 1998). Estos disturbios son consecuencia de la dinámica del propio ecosistema: producir importantes cantidades de biomasa que están expuestas a la acción de las mareas. Luego, las mareas pueden exportar esa biomasa a las aguas del estuario para ser usadas por las redes tróficas (ej. Anderson y Polis 1999, Botto et al. 2005) o relocalizarlas dentro de la marisma (Valiela y Rietsma 1995). Estos grandes acumulos de detritos podrían actuar

como ingenieros ecosistémicos al generar cambios en el microclima del sedimento y la disponibilidad de recursos del mismo para los organismos que allí habitan.

En este contexto el objetivo general de la presente tesis doctoral es evaluar y comparar aspectos estructurales, funcionales y de interrelaciones bióticas y abióticas a nivel ecosistémico y a escala regional de las dos especies del género *Spartina* en el ASO y de las marismas dominadas por cada una de ellas. Para ello se plantean dos objetivos particulares a nivel de ecosistema en que se comparan funcionalmente las dos especies de *Spartina* que coexisten en las marismas del ASO, y dos a escala geográfica en el que se analizan variaciones estructurales e interrelaciones bióticas en función de factores abióticos.

El conocimiento que tenemos hoy sobre la productividad primaria de marismas está basado mayormente en estudios realizados en las marismas de Norte América (Turner 1976, Edwards y Mills 2005). Estas marismas presentan diferencias y similitudes en las interacciones bióticas en relación con las marismas del ASO. *Spartina alterniflora* de ambas regiones sufre altas tasas de herbivoría, en el ASO por el cangrejo *Neohelice* (= *Chasmagnathus*) *granulata* (Bortolus y Iribarne 1999, Alberti et al. 2007) mientras que en Norte América por *Littoraria irrorata* (Silliman 1999). A su vez ambos herbívoros, a través de las heridas de las hojas, facilitan la colonización de hongos ascomycetes que aumentan aún más la mortalidad de esta especie (Norte América: Silliman y Newel 2003, ASO: Daleo et al. 2009). Si bien la biomasa de ambas regiones se ve beneficiada por bioturbación del sedimento (*i.e.* mayor oxigenación, drenaje y nutrientes) del cangrejo *Uca pugnax* en Norte América y *Neohelice granulata* en el ASO, en la primera región mencionada está limitada sólo a la parte más baja de la marisma baja (Bertness 1985) mientras que en el ASO sucede a todas las alturas del intermareal (Iribarne et al. 1997). Por lo tanto si las variables bióticas tienen un efecto importante en la PPN, entonces al comparar *S. alterniflora* de la marisma media alta de ambas regiones se espera encontrar mayor biomasa en la región del ASO. Esto último podría ser una

importante diferencia en las marismas de las dos regiones como potenciales fuentes de materia orgánica. A su vez, las interacciones bióticas de las marismas del ASO tienen intensidades distintas para las dos especies que cohabitan. *Spartina alterniflora* presenta más intensidad de herbivoría que *S. densiflora* (Alberti et al. 2007, Daleo et al. 2009, Canepuccia et al. 2011) y por el tipo de sedimento de la marisma estudiada el efecto positivo de la bioturbación debería ser menor que el efecto negativo de la herbivoría (Daleo e Iribarne 2009). Por lo tanto, de ser las variables bióticas (*i.e.* tasas de bioturbación, herbivoría, colonización de hongos) de importancia en la modulación de la PPN de estas dos especies, se espera que *S. densiflora* presente mayor PPN que *S. alterniflora*. En este contexto, el objetivo del Capítulo I es estimar y comparar la PPN de las dos especies a través de métodos destructivos (estimación que varía según la intensidad de herbivoría), así como también comparar la estimación obtenida de *S. alterniflora*, con estimaciones de esa misma especie bajo condiciones abióticas similares en Norte América.

Un importante rol ecosistémico de las marismas es la exportación de materia orgánica para ser utilizadas por las redes tróficas del estuario (ej. Teal 1962, Valiela et al. 2000). Cuántos macrodetritos exporta una marisma va a depender de la producción que haya de los mismos (ej. Gallagher et al. 1980, Odum 2000), de la exposición que estos tengan a las mareas (Taylor y Allanson 1995, Ibañez et al. 2000), de las tasas de descomposición, lo cual a su vez va a depender de la exposición a las mareas (ej. Hemminga y Buth 1991, Menéndez y Sanmartí 2007) y de la calidad nutricional de los detritos (Enriquez et al. 1993). Teniendo en cuenta que hay dos grupos de marismas en el ASO, aquellas dominadas por *S. alterniflora* y aquellas dominadas por *S. densiflora* (Isacch et al. 2006), y que esta última especie presenta mayor PPN (Capítulo I), se espera que haya diferencias en la producción de detritos de ambas especies (y, por lo tanto, entre las marismas dominadas por una u otra especie) siendo *S. densiflora* la que presente mayor producción. A su vez, se sabe que esta última especie tiene menor

exposición a las mareas (Isacch et al. 2006) por lo cual se estima que presentará menor posibilidad de exportación y, quizás, de descomposición, lo cual se puede traducir en importantes diferencias entre las marismas dominadas por una u otra especie. En este contexto, el objetivo del Capítulo II es evaluar la producción de detritos de *S. alterniflora* y *S. densiflora* y cuán disponibles están estos para las tramas tróficas del estuario y de la marisma. De esta manera se podrá inferir cómo funcionan las marismas dominadas por una u otra especie como exportadores de materia orgánica.

Se sabe que la magnitud y dirección de las interacciones bióticas pueden cambiar ante distintos escenarios de condiciones abióticas (Bertness y Callaway 1994, Daleo e Iribarne 2009). Las marismas del ASO presentan una gran variación en sus condiciones físicas (Perillo et al. 1999, Isacch et al. 2006). De acuerdo con estas variaciones *S. densiflora* domina en las marismas salobres mientras que *S. alterniflora* en las eurialinas (Isacch et al. 2006). Teniendo en cuenta este último patrón y que *S. densiflora* presenta más productividad primaria neta (de aquí en más PPN) que *S. alterniflora* (resultados del Capítulo I), se hipotetiza que esta especie, por lo menos en las zonas donde domina, presentará más biomasa, pudiendo generar importantes diferencias en el funcionamiento ecosistémico de las marismas bajas y altas (*i.e.* disponibilidad de materia orgánica para ser utilizada por el mismo ecosistema o ecosistemas aledaños). En este contexto, el objetivo del Capítulo III es evaluar la biomasa aérea viva, necromasa y biomasa total de las dos especies para tres marismas dominadas por *S. densiflora* y para tres marismas dominadas por *S. alterniflora*, y evaluar la combinación de variables abióticas que mejor explica los patrones de las dos especies y las tres biomásas.

En lo que respecta a la heterogeneidad espacial producto de disturbios es probable que las marismas dominadas por una u otra especie también presenten diferencias. *Spartina densiflora* presenta mayor producción de detritos que *S. alterniflora* (Capítulo II). Teniendo en cuenta la biomasa de las dos especies en cada marisma (Capítulo III) es probable que las marismas dominadas por *S. densiflora*, tengan mayor producción de

detritos de esta última especie, mientras que en las marismas dominadas por *S. alterniflora* la producción sea de menor a igual (Capítulo II). Esto puede llevar a distinta composición de detritos en los acúmulos de detritos de una u otra especie. A su vez, teniendo en cuenta que los únicos estudios sobre el efecto de los acúmulos de detritos en las condiciones del sedimento y macrofauna que allí habitan están hecho para acúmulos de algas (ej. Dugan et al. 2003, Jaramillo et al. 2006, Olabarría et al. 2007), y que estas algas tienen un contenido de nutrientes muy distinto al de los detritos de *Spartina* (Enriquez et al. 1993), se espera encontrar diferencias entre los efectos de unos y otros acúmulos de detritos. En este contexto, el objetivo del Capítulo IV es evaluar los patrones regionales de depositación de detritos así como la composición de los mismos en marismas dominadas por una u otra especie. A su vez, se desea evaluar el efecto de los acúmulos de detritos de *Spartina* en las condiciones del sedimento y biota asociada.

Entonces los cuatro objetivos particulares son: 1) Evaluar comparativamente la productividad de las especies de *Spartina densiflora* y *S. alterniflora*; 2) Estimar y comparar la producción y ruta de los detritos de las especies *S. densiflora* y *S. alterniflora*; 3) Analizar las variaciones geográficas de la biomasa en función a factores abióticos; 4) Caracterizar los acúmulos de detritos presentes en las marismas del ASO y evaluar su efecto sobre el sedimento y la biota.

Con estos cuatro objetivos se abarcan los aspectos de mayor importancia que permiten comprender cómo la heterogeneidad espacial existente en las marismas del ASO puede influir en el rol ecosistémico de los dos tipos de marismas que hay en esta región.

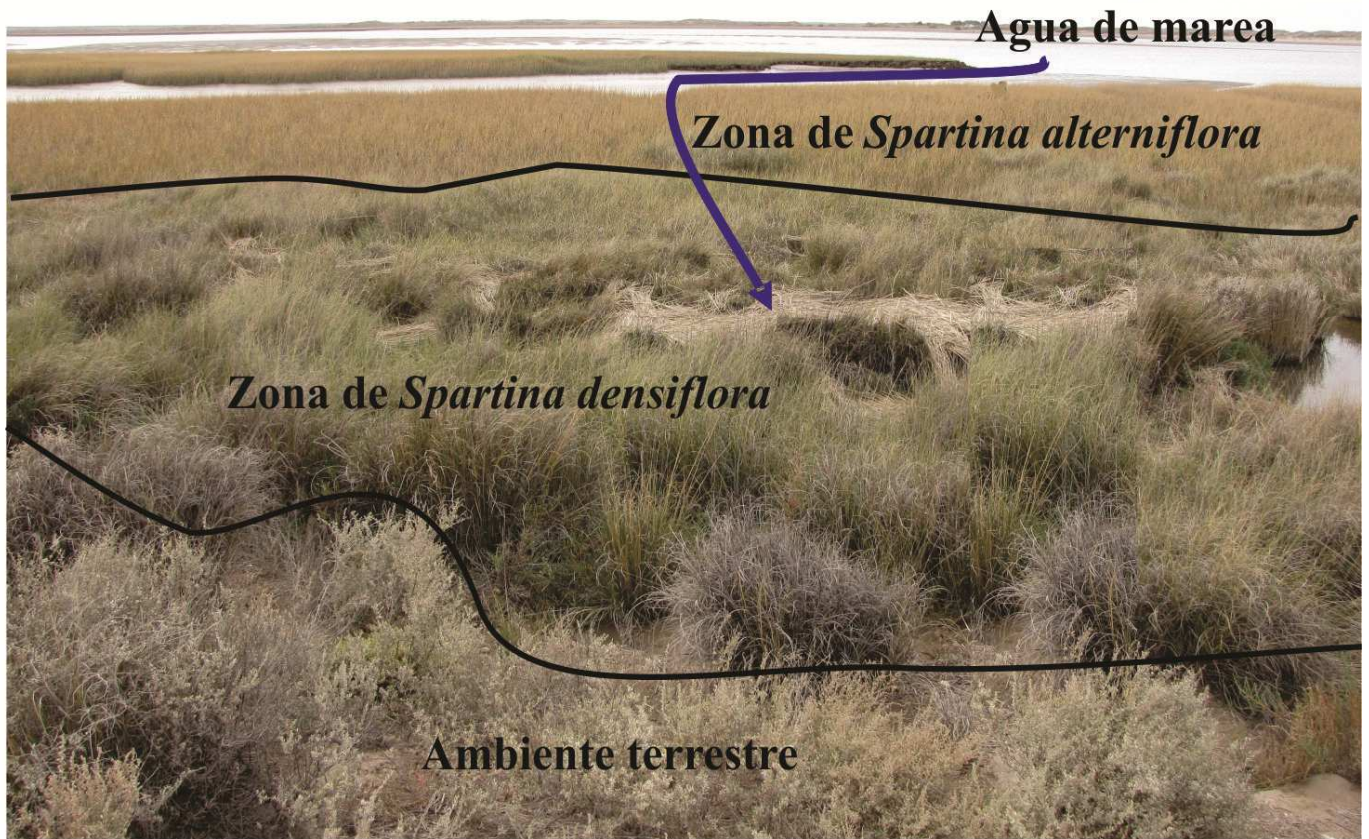


Fig. 1. Zonas de las marismas del ASO delimitadas por *S. alterniflora* y *S. densiflora* en relación a la altura del intermareal donde habitan.

Sitio de Estudio

Los estudios realizados en los Capítulos I y II se llevaron a cabo en particular en una marisma del Estuario de Bahía Blanca (*i.e.* Maldonado, 38° 59'S, Fig. 1.): el área está afectada por un régimen de meso-mareas semidiurno (Perillo et al. 1999). La amplitud mareal promedio va desde 2.2 a 3.5 m y las mareas de sicigia van desde 3 a 4 m, con las amplitudes mareales mayores cerca de la cabeza del estuario (Perillo et al. 2004). Tiene precipitaciones promedio anuales de 645 mm. El estuario está formado por una serie de canales de marea orientados en dirección noroeste-sureste y separados por extensas planicies de marea, marismas e islas. El agua del estuario tiene 41.7 de salinidad promedio. Las marismas están dominadas principalmente por *Spartina alterniflora* en el intermareal bajo. También hay *Spartina densiflora* y *Sarcocornia perennis* en el intermareal más alto (Isacch et al. 2006).

El Capítulo III y la parte muestral del Capítulo IV fueron llevados a cabo a escala regional. El área de estudio comprende la región sur del Atlántico Sudoccidental (35° 58'S- 41° 01'S, Fig 1). Esta región tiene una de las plataformas continentales más amplias y planas. Tiene precipitaciones medias anuales que van desde 950 mm en el norte hasta 248 mm en el sur (Isacch et al. 2006). La amplitud mareal se caracteriza por meso-mareas en las latitudes menores (*i.e.* 0.73 m) a macro-mareas en las latitudes mayores (*i.e.* 6.46; Isacch et al. 2006). Los sedimentos de las marismas de esta región presentan cantidades variables de arena, conchas y canto rodado pero el sedimento fino es siempre el dominante y el que se encuentra en porcentajes más altos (Urien y Ewing, 1974; Fasano et al., 1982; Calliari 1998).

Los experimentos del Capítulo IV se llevaron a cabo en particular en una marisma de la Bahía Samborombón (*i.e.* San Clemente del Tuyú, 36° 19'S, Fig 1): el área está afectada por un régimen de mareas semidiurno con una amplitud máxima de 1.4 m

durante las mareas extraordinarias y una amplitud de marea mínima de 0.50 m durante las mareas de cuadratura. La planicie de marea está delimitada en su zona superior por marismas compuestas por *Spartina alterniflora* (en la zona baja de la marisma) y *Spartina densiflora* (en la zona de marisma alta) (para una descripción detallada ver Isacch et al. 2006). Tiene precipitaciones medias anuales de 950 mm y la salinidad promedio del agua del estuario es de 25.9.

En todas las marismas usadas en la presente tesis coexisten las dos especies de *Spartina* estudiadas : *Spartina alterniflora* y *Spartina densiflora*. Sin embargo la dominancia (i.e. extensión de área cubierta por una u otra planta) en las marismas es distinta. En la marismas de El Salado (SAL), San Clemente (SC) y Desembocadura del Río Negro (CON) domina *S. densiflora* sobre *S. alterniflora*. En las marismas de Bahía Blanca (BB), San Blas (SB) y Bahía San Antonio (SAO) domina *S. alterniflora* sobre *S. densiflora*.

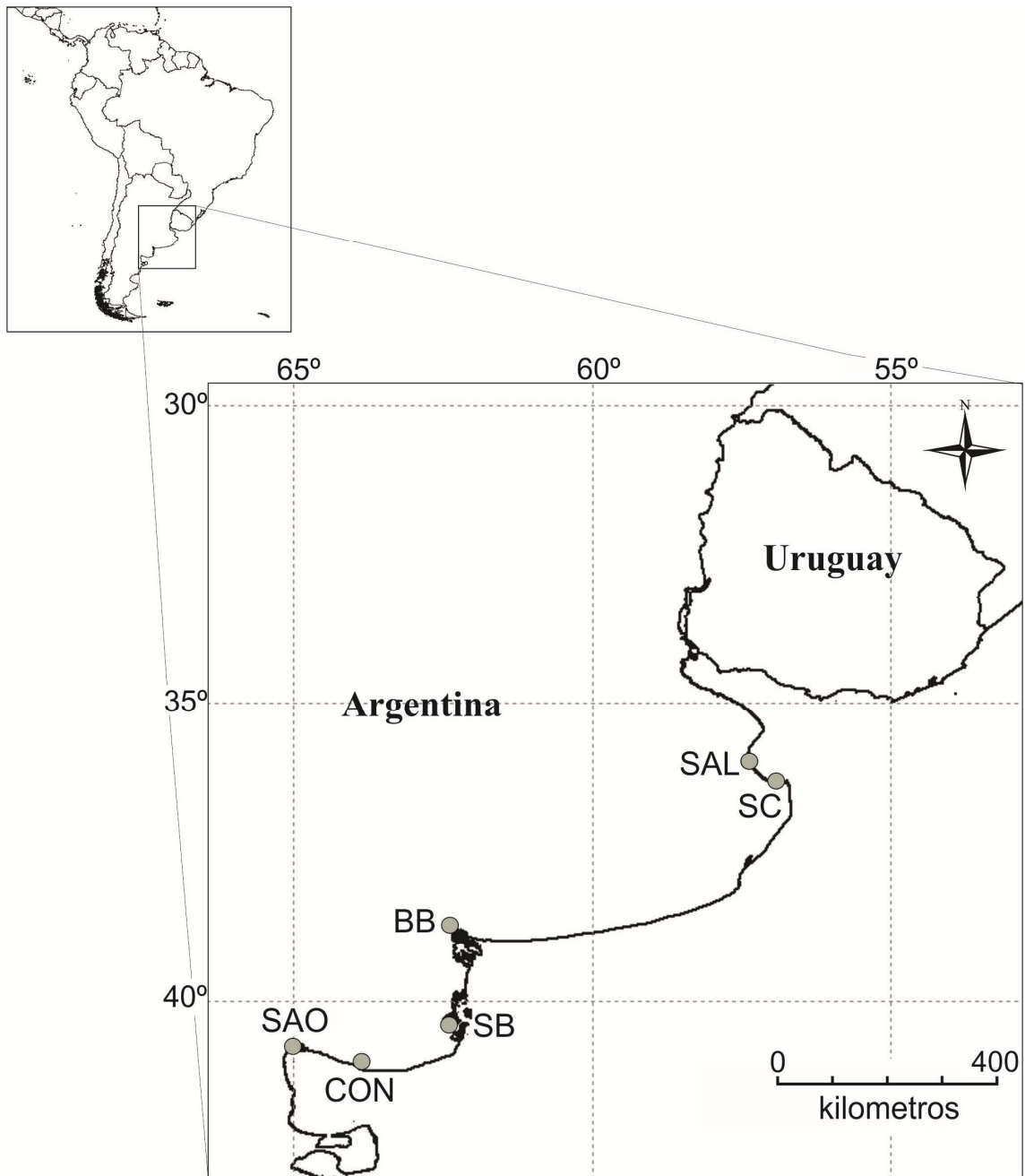


Figura 1. Ubicación Geográfica de las seis marismas del ASO estudiadas en la presente tesis: desembocadura del río El Salado (de aquí en más SAL; 35° 58'S), San Clemente (de aquí en más SC; 36° 19'S), Bahía Blanca (de aquí en más BB; 38° 59'S), San Blas (de aquí en más SB; 40° 19'S), Desembocadura del Río Negro (de aquí en más CON; 41° 01'S) y Bahía San Antonio (de aquí en más SAO; 40 44'S).

CAPITULO I

Producción Primaria Neta comparada de *Spartina alterniflora* y de *S. densiflora*.



1. Introducción

El estudio de la productividad primaria neta (de aquí en más PPN) y de la biomasa de las marismas ha sido de particular interés, ya que se encuentran dentro de los ecosistemas más productivos del mundo (Mitsch y Gosselink 2000, Hughes y Paramor 2004). Como esta gran producción de materia orgánica no puede ser consumida en su totalidad por los organismos de las marismas, y debido a que éstas están bajo la influencia de las mareas, se comenzaron a considerar las marismas como importantes exportadores de materia orgánica a las aguas del estuario y por consiguiente a las redes tróficas que allí se desarrollan (*i.e.* Hipótesis del Outwelling: Odum 1968). De hecho hay un gran número de investigaciones en diferentes ambientes estuariales que avalan esta hipótesis (ej. Teal 1962, Hopkinson 1985, Valiela et al. 2000). Sin embargo, al evaluar distintas marismas se encontró que no siempre las tasas de exportación son importantes y mucha de la materia orgánica se recicla dentro de la marisma (ej. Taylor y Allanson 1995, Bouchard y Lefreuve 2000). Esto se debe a que las tasas de exportación dependen de un gran número de factores, como la morfología del estuario (Ibañez et al. 2000), la producción primaria y la biomasa que allí se desarrolla (ej. Gallagher et al. 1980, Odum 2000); así como también de la exposición a las mareas que estas presentan (Ibañez et al. 2000, Bouchard y Lefreuve 2000, Odum 2000). Por esta razón, para poder evaluar la hipótesis sobre el rol exportador de estos ambientes es importante el estudio particular de todas las variables antes mencionadas de las distintas marismas que se desarrollan en las distintas regiones del mundo (Cattrijsse y Hampel 2006).

El conocimiento que tenemos hoy sobre la PPN de marismas está basado mayormente en estudios realizados en las marismas de Norte América, principalmente sobre la especie más ampliamente distribuida de esa región: *Spartina alterniflora* (ej. Turner 1976, Cranford et al. 1989, Morris y Haskins 1990, Edwards y Mills 2005). En los últimos años se sumaron estimaciones de PPN neta (de aquí en mas PPN) de esta especie para otras regiones del mundo; como por ejemplo para España (Benito y

Onaindia 1991) y China (Liao et al. 2007, Yuan et al. 2011) en donde ésta especie es invasora. La producción primaria de esta especie puede tener grandes variaciones a escala local (ej. Anderson y Treshow 1980, Mendelssohn y Postek 1982), regional (ej. Turner 1976, Kirwan et al. 2009) y temporal (De Leeuw et al. 1990). Estas variaciones son el producto de distintas combinaciones de factores bióticos (ej. ingeniería ecosistémica, facilitación, herbivoría; Jones et al. 1994, Bruno et al. 2003, Alberti et al. 2007) y abióticos (ej. salinidad, potencial redox, temperatura; Mendelssohn y Morris 2000, Kirwan et al. 2009) propios de cada lugar. Por ejemplo, en las marismas de Norte América para una misma marisma hay morfotipos altos y morfotipos enanos de *S. alterniflora* (Mendelssohn y Postek 1982). Estas diferencias están dadas por los gradientes en las condiciones del sedimento debido a la distinta exposición a las mareas en cuanto a la interacción de los factores abióticos tales como anoxia del suelo, sulfuro soluble, y salinidad con el consumo y asimilación del nitrógeno (Mendelssohn y Morris 2000).

Teniendo en cuenta lo anteriormente dicho, la PPN de las marismas de Norte América podrían estar moduladas por factores abióticos y bióticos distintos a los propios de las marismas del Atlántico Sudoccidental (ASO). En general se ha considerado que la PPN y biomasa de las marismas están reguladas por efectos de tipo *bottom –up* (controlado por nutrientes y/o factores físicos; Valiela et al. 1976, Mendelssohn y Morris 2000). Sin embargo, hay cada vez más ejemplos de la importancia de los efectos *top-down* (*i.e.* controlado por herbívoros o sus depredadores) sobre la PPN y biomasa (ej. Pennings et al. 1998, Silliman y Zieman 2001, Alberti et al. 2007, Canepuccia et al. 2010). En lo que respecta a los factores bióticos que regulan la PPN en Norte América se destaca la presencia de un herbívoro: el caracol *Littoraria irrorata* que tiene un importante efecto *top-down* en la regulación de la biomasa de *S. alterniflora* (Silliman 1999, Silliman y Bertness 2002). Este herbívoro a su vez facilita la colonización de los hongos ascomycetes de los géneros *Phaeosphaeria* y

Mycosphaerella, los cuales actúan sinérgicamente con los caracoles en la reducción de la biomasa de *S. alterniflora* (Silliman y Newel 2003). El resto de los herbívoros que se pueden encontrar en esta región no tienen un efecto importante en la PPN o en la biomasa de las especies de marisma; ya que están restringidos a escalas espaciales pequeñas (ver Pennings y Bertness 2001, Silliman y Bortolus 2003). El otro factor biótico que puede afectar de forma notoria la PPN es la bioturbación del cangrejo violinista *Uca pugnax* ya que aumenta el drenaje del sedimento, los potenciales redox, las tasas de descomposición de los detritos enterrados (Bertness 1985), y el nitrógeno disponible (Holdredge et al. 2010) mejorando de esta manera las condiciones del sedimento y aumentando la PPN (Bertness 1985, Holdredge et al. 2010). Por lo tanto en las marismas de Norte América hay varios organismos con efectos positivos y negativos que regulan la PPN.

En el caso de las marismas del ASO, hay un organismo en particular que genera una gran cadena de efectos negativos y/o positivos en la PPN. Este es el cangrejo *Neohelice* (= *Chasmagnathus*) *granulata*, un efectivo bioturbador (Botto e Iribarne 1999), herbívoro (Alberti et al. 2007) e ingeniero ecosistémico (Gutierrez et al. 2006, Daleo et al. 2007, Fanjul et al. 2007). Este cangrejo habita en altas densidades las marismas del ASO (hasta 60 cuevas por m⁻²; Iribarne et al. 1997, Bortolus e Iribarne 1999) y a través de la herbivoría de las hojas de *Spartina sp.* tiene importantes efectos negativos sobre la biomasa de estas especies (Alberti et al. 2007). Al igual que en las marismas de Norte América las heridas producidas por la herbivoría del cangrejo en los tejidos de las especies, facilitan la infección de los hongos ascomycete *Phaeosphaeria spartinicola* (Daleo et al. 2009). Este hongo, junto con la interacción de la herbivoría, afectan negativamente la PPN y la biomasa de la especie (Daleo et al. 2009). Sin embargo, *Neohelice granulata* también tiene efectos positivos, principalmente a través de su actividad bioturbadora (Daleo et al. 2007). Este cangrejo construye cuevas semi-permanentes y remueve grandes cantidades de sedimento (hasta 5,9 kg. m⁻² d⁻¹; Iribarne

et al. 1997). Además, en aquellas zonas con cuevas y presencia de cangrejos, el potencial redox y la disponibilidad de oxígeno en el sedimento es mayor (Daleo et al. 2007), así como también el contenido de nutrientes (Fanjul et al. 2008), lo cual favorece la producción de la biomasa y la PPN (Daleo et al. 2007). A su vez, las zonas con mayor densidad de cangrejos presentan tasas de herbivoría mayores por la larva de la polilla perforadora *Haimbachia* sp (Canepuccia et al 2010). Esta larva se alimenta de los tejidos centrales de los tallos de *Spartina* de ambas especies produciendo una mortandad significativa en los tallos de estas especies (Canepuccia et al. 2010). Esta polilla ataca los tallos de las dos especies del género *Spartina* en las marismas del ASO (Canepuccia et al. 2010, 2011) y el efecto es tan importante que se ha encontrado que debido a la mortandad que produce aumenta la producción de detritos (Canepuccia et al. 2011). Teniendo en cuenta lo anteriormente expuesto pareciera que los efectos bióticos en la PPN de *S. alterniflora*, si bien con protagonistas distintos, son bastante consistentes en las dos regiones del mundo: herbivoría (*Littoraria irrorata* vs *Neohelice granulata*), bioturbación (*Uca pugnax* vs *Neohelice granulata*) e infestación de hongos ascomicetes. En lo que respecta a la herbivoría (incluyendo el efecto de los hongos ascomicetes), ésta presenta valores similares: un aumento del 350 % de la biomasa total al excluir a *Neohelice granulata* (Bortolus y Iribarne 1999) y entre 400-700 % al excluir a *Littoraria irrorata* (Silliman 1999). En cuanto a los efectos de la bioturbación, la comparación entre las dos regiones no puede ser realizada ya que *Uca pugnax* habita sólo en el morfotipo alto de *Spartina alterniflora* y en la región del ASO este morfotipo solo se encuentra ocasionalmente. Por lo tanto, una de las hipótesis de este trabajo es que de comparar el morfotipo medio-enano de *S. alterniflora* de Norte América con estimaciones de *S. alterniflora* del ASO la bioturbación podría estar generando mayor PPN en las marismas del ASO. Sin embargo en las marismas del ASO el efecto de la bioturbación podría estar disminuido en alguna medida, por el efecto negativo que tiene la polilla perforadora, ya que no se ha encontrado que las larvas de

polilla que habitan en los tallos de *Spartina sp.* en Norte América tuvieran efectos negativos sobre los mismos (White et al. 2005). En este sentido, en el tipo de sedimento de la marisma estudiada en el presente capítulo (finos, con menor drenaje y oxigenación) la bioturbación tiene efectos positivos más importantes que la herbivoría (Daleo e Iribarne 2009, Canepuccia et al. 2010) por lo que la hipótesis antes planteada es adecuada para este tipo de marismas.

Para poder comparar PPN de distintas localidades es muy importante que los métodos utilizados para su estimación sean los mismos. Por ejemplo en una marisma de *Spartina sp.* en Maine (Estados Unidos) usando diferentes métodos se encontraron diferencias en PPN de hasta seis veces (Linthurst y Reimold 1978) o de hasta cinco veces en una marisma del Norte de Carolina (Shew et al 1981). Existen varios métodos para estimar PPN entre los cuales los más utilizados son las técnicas destructivas y no destructivas (Shew et al 1981, Dai y Weigert 1996). Si bien hay muchas críticas a los métodos destructivos (ej. Linthurst y Reimold 1978, Shew et al. 1981, Dai y Weigert 1996) éstos se han usado ampliamente (ej. Turner 1976, Bouchard y Lefreuve 2000, Neves et al. 2010) y la gran mayoría de los estudios de PPN se han hecho con estas técnicas (Dai y Weigert 1996). Sin embargo, casi todas las estimaciones del ASO se hicieron a través de métodos no destructivos (Gonzalez Trilla et al. 2009 a, b, Vera et al. 2009, Vicari et al. 2002). Por lo tanto, para poder comparar la PPN de esta región con las estimadas para otras zonas es necesario generar estimaciones con los métodos destructivos.

En relación a la modulación de la PPN a nivel local, la intensidad de las interacciones bióticas mencionadas para el ASO varían para las dos especies de *Spartina sp.* que cohabitan en esta región. *Spartina alterniflora* presenta tasas mayores de herbivoría por el cangrejo *Neohelice granulata* que *S. densiflora* (Alberti et al. 2007), tiene mayores tasas de infestación por la larva perforadora de la polilla *Haimbachia sp.* (Canepuccia et al. 2011); así como también por el hongo ascomycete

Phaeosphaeria spartinicola (Daleo et al. 2009). Más aún, *S. densiflora* presenta una asociación con hongos micorrícicos arbusculares (Daleo et al. 2007). Estas micorrizas proveen nutrientes (principalmente nitrógeno y fósforo) a las especies mientras que las especies le proveen carbono orgánico a los hongos (Smith y Read 1997). De esta manera tiene un efecto positivo en el crecimiento de la especie, siendo responsables de un 35 % de este crecimiento (Daleo et al. 2007). En cambio *S. alterniflora* no presenta asociaciones micorrícicas (Daleo et al. 2008). Por lo tanto, las interacciones bióticas descritas para el ASO deberían tener mayor efecto negativo para *S. alterniflora* que para *S. densiflora*; de tal manera que la PPN de esta última especie debería ser beneficiada en las marismas del ASO.

En este contexto, el objetivo del presente capítulo es evaluar la hipótesis de que la PPN de la marisma del ASO es mayor que la PPN para marismas de Norte América con similares condiciones abióticas. A su vez, se desea evaluar la hipótesis de que la PPN de *S. densiflora* será mayor que la de *S. alterniflora*; debido a que esta menos afectada por las distintas interacciones bióticas negativas y además tiene interacciones que la benefician sólo a ella.

2. Materiales y Métodos

2.1. Sitio de estudio

El estudio se llevó a cabo en una marisma del estuario de Bahía Blanca (38° 47'S, 62° 20'O, Argentina). Esta es una de las marismas más grandes del ASO y tiene ambas especies del género *Spartina*, *S. alterniflora* que domina la marisma baja y *S. densiflora* que domina la marisma alta (Bortolus 2006, Isacch et al. 2006). Presenta amplitudes mareales de hasta 4 m (Perillo et. al 2004) y condiciones de salinidad desde 17,3 hasta 41,9 (Freije y Marcovecchio 2004).

2.2. Productividad Primaria Neta

La PPN es la energía fijada en fotosíntesis menos la energía empleada en la respiración de la propia especie (Schlesinger 1991). Cabe aclarar que con el método de estimación de PPN utilizado en el presente capítulo todo lo que se pierde por herbivoría o infección de hongos se traduce en menor PPN (Linthurst y Reimold 1978). Esto permitirá observar las diferencias en la magnitud de herbivoría de una u otra especie en el valor final de PPN, lo cual satisface los objetivos del presente capítulo.

Para poder estimar la PPN, en primer lugar se estimó la biomasa aérea de estas dos especies. Se eligieron al azar dentro de las dos zonas de marisma un total de 10 áreas permanentes de muestreo de 5 x 5 m cada una. Estas áreas se ubicaron en la línea media, en el sentido paralelo a la costa, de cada zona de marisma (i.e. la zona habitada por *S. alterniflora* y la zona habitada por *S. densiflora*, Fig.1.I) En cada una de estas áreas, para los meses de Noviembre de 2007, Enero, Febrero, Marzo, Abril, Junio, Julio, Agosto, Septiembre, Octubre y Noviembre de 2008, se podaron completamente 10 cuadrados elegidos al azar de 0,3 m x 0,3 m de biomasa aérea (i.e. 10 réplicas). La biomasa podada fue guardada en bolsas de plástico y llevadas al laboratorio. Luego, la biomasa fue separada en viva o necromasa. Se consideró biomasa viva a los tallos completamente verdes o más del 50% verdes y necromasa a los tallos completamente secos o más del 50 % secos. La biomasa ya clasificada fue secada a 70 °C hasta obtener un peso constante, y pesada (0,1 g de precisión).

Las estimaciones de PPN de *S. alterniflora* y *S. densiflora* se llevaron a cabo a través de dos métodos: el método destructivo que tiene en cuenta la desaparición de material muerto entre fechas de muestreo (Weigert y Evans 1964) y el método destructivo que no tiene en cuenta la desaparición de material muerto entre fechas de muestreo (método Smalley; Turner 1976). El método según Smalley estima la PPN al sumar la producción de material vivo y muerto entre dos fechas de muestreo. No toma

en cuenta la desaparición de material durante ese intervalo (Turner 1976) por lo tanto subestima la PPN. Su principal ventaja es que es un procedimiento sencillo para llevar a cabo en el campo. El método de Weigert y Evans (1964) tiene en cuenta la desaparición de material muerto por medio del método de parcelas apareadas contiguas. Este método consiste en un segundo cuadrado al lado del primero, usado para estimar la biomasa aérea. Este segundo cuadrado de 0,3 x 0,3 m (10 réplicas) fue seleccionado al mismo tiempo que el primer cuadrado, pero sólo fue podada la biomasa viva dentro del mismo. Luego de aproximadamente dos meses (entre 44 y 64 días) la necromasa que se encontraba dentro de este segundo cuadrado fue podada. Para este segundo cuadrado la necromasa al principio del intervalo se asumió como igual que la necromasa del primer cuadrado. Con este método la tasa diaria de desaparición de material muerto durante un intervalo (en nuestro caso dos meses) fue calculada:

$$r_i = \ln(W_0 / W_1) / t_1 - t_0$$

donde W_0 y W_1 son la necromasa (g) al principio del intervalo y al final del intervalo respectivamente. Esta tasa es utilizada para estimar la cantidad de material muerto que desaparece durante un intervalo (x_i) siguiendo a Linthurst y Reimold (1978):

$$x_i = ((a_i + a_{i-1}) / 2) \times r_i t$$

donde a_i es la necromasa (g) al final del intervalo, a_{i-1} es la necromasa aérea al principio del intervalo (g), y t es el intervalo en días. La necromasa que desaparece durante un intervalo (x_i) fue luego utilizada para estimar mortalidad:

$$d_i = x_i + \Delta a_i$$

donde Δa_i es el cambio en la necromasa aérea durante el intervalo. Finalmente PPN es estimado a través de:

$$y_i = \Delta b_i + d_i$$

donde Δb_i es el cambio en la biomasa aérea viva durante el intervalo.

Las estimaciones anuales de PPN se obtuvieron por medio de la suma de las PPN estimadas para cada intervalo de tiempo en cada una de las áreas permanentes de muestreo (*i.e.* un total de 10 replicas de PPN, una para cada área permanente de muestreo). La producción anual de detritos se calculó por unidad de superficie de especie (*i.e.* con cobertura total de la misma) y por unidad de superficie de la marisma (*i.e.* con la cobertura real que presenta cada especie en el campo). Esto se hizo así porque si bien *S. alterniflora* se distribuye homogéneamente y por lo tanto ambas mediciones van a ser prácticamente iguales, *S. densiflora* tiene una distribución en parches, de tal manera que si se tiene en cuenta la cobertura real de la especie sobre la superficie de la marisma, la producción de detritos es menor que por unidad de superficie de la especie (Fig. 2.I).

Para poder comparar la estimación obtenida en el presente capítulo con estimaciones de Norte América se realizó una búsqueda bibliográfica sobre las estimaciones de PPN a través del método de Weigert y Evans (1964) y Smalley (1959). Para que esta base de datos sea comparable con los datos obtenidos en el presente capítulo, sólo fueron consideradas las estimaciones para el morfotipo medio-enano de *S. alterniflora* o para los que se encontraran en la marisma media-alta. Se sabe que la amplitud mareal (ej. Steever et al. 1976), latitud (ej. Turner 1976, Kirwan et al. 2009) y salinidad (ej. Adam 1990, Zedler 1983, Mendelssohn y Morris 2000) pueden tener efectos importantes en la biomasa. Teniendo en cuenta que se comparó *S. alterniflora* de dos regiones del mundo que frecuentemente son inundadas (Adam 1990, Isacch et al. 2006) la amplitud mareal fue descartada. Para asegurar que las regiones a comparar tuvieran aproximadamente la misma temperatura y salinidad, las localidades desde donde se obtuvieron los datos se ubicaron en mapas de temperatura y salinidad. Los datos utilizados y las fuentes de los mismos se encuentran en la Tabla 1.I. Sólo aquellos puntos con temperaturas y salinidades similares fueron comparados con las

estimaciones de este capítulo. Estos datos se graficaron de acuerdo a la latitud y PPN (Fig. 2.I. a y b).

La hipótesis nula de que no hay diferencias en la PPN anual entre *S. alterniflora* y *S. densiflora* fue evaluada con un test de t_c para varianzas desiguales (test de t corregido o aproximación de Welch; Zar 1999). El t_c es igual al valor de t cuando las varianzas son iguales y los grados de libertad decrecen a medida que las diferencias entre las varianzas aumenta (Zar 1999).

3. Resultados

En el gráfico de la figura 3.I. se puede visualizar que la estimación de PPN para *S. alterniflora* del ASO es de similar a mayor que las estimaciones obtenidas para Norte América en zonas con similares condiciones abióticas.

La PPN calculada por unidad de superficie de las especies con el método de Weigert y Evans es mayor para *Spartina densiflora* ($x = 3674,68 \text{ g.m}^{-2} \text{ año}^{-1}$; DS = 1331,33) que para *S. alterniflora* ($x = 1791,95 \text{ g.m}^{-2} \text{ año}^{-1}$; DS = 572,33; valor $t = 4,10$; g.l. = 12,21; $p < 0,05$; Fig. 4.I. a). La PPN calculada por unidad de superficie de las especies con el método de Smalley también es mayor para *Spartina densiflora* ($x = 1909,28 \text{ g.m}^{-2} \text{ año}^{-1}$; DS = 704,63) que para *S. alterniflora* ($x = 1171,11 \text{ g.m}^{-2} \text{ año}^{-1}$; DS = 343,96; valor $t = 2,98$; g.l. = 13,05; $p < 0,05$; Fig. 4.I. b).

La PPN calculada por unidad de superficie de la marisma con el método de Weigert y Evans es igual para *Spartina densiflora* ($x = 1585,07 \text{ g.m}^{-2} \text{ año}^{-1}$; DS = 580,87) y para *S. alterniflora* ($x = 1758,61 \text{ g.m}^{-2} \text{ año}^{-1}$; DS = 506,93; valor $t = -0,71$; g.l. = 18; $p > 0,05$; Fig. 5.I. a). La PPN calculada por unidad de superficie de la marisma con el método de Smalley también es igual para *Spartina densiflora* ($x = 819,74 \text{ g.m}^{-2} \text{ año}^{-1}$; DS = 366,51) y para *S. alterniflora* ($x = 1106,33 \text{ g.m}^{-2} \text{ año}^{-1}$; DS = 315,51; valor $t = -1,87$; g.l. = 18; $p > 0,05$; Fig. 5.I. b).

4. Discusión

Al comparar la producción de *S. alterniflora* de Norte América con *S. alterniflora* de la marisma estudiada en el presente capítulo, se observa que la PPN calculada en este capítulo tiene valores entre similares a más altos que los obtenidos para Norte América. Esto podría estar relacionado con la bioturbación del cangrejo *Neohelice granulata*, ya que la bioturbación producida por el cangrejo *Uca pugnax* sólo está restringida a la marisma más baja (*i.e.* datos no incorporados en este análisis, Bertness 1985). A su vez sugerirían que la bioturbación supera en efecto positivo el efecto negativo que puede llegar a producir la larva de la polilla *Haimbachia sp* (Fig. 6.I).

La mayor PPN de *S. densiflora* con respecto a *S. alterniflora* por superficie de cada especie podría deberse a características inherentes de cada especie. Sin embargo, éstas también podrían ser exacerbadas por las interacciones bióticas que cada una de estas especies tiene con el cangrejo *Neohelice granulata*, más aún si se tiene en cuenta la magnitud de esas diferencias y que siempre benefician a *S. densiflora*. Por ejemplo, la herbivoría por el cangrejo *Neohelice granulata* en la marisma estudiada en este capítulo es dos veces mayor para *S. alterniflora* que para *S. densiflora* (Alberti et al. 2007) y se comprobó que el efecto en sí de la herbivoría es muy importante ya que al excluir cangrejos puede aumentar hasta un 100 % la biomasa (Daleo et al. 2009). De la misma manera, la proporción de hojas con rastros de herbivoría por el cangrejo y luego infectadas por el hongo *Phaeosphaeria spartinicola* en la marisma estudiada en este capítulo es más del doble para *S. alterniflora* (*i.e.* 34 %) con respecto a *S. densiflora* (*i.e.* 16 %) y el efecto de este hongo también es muy importante ya que al agregarle fungicida a las plantas aumenta en un 100 % la biomasa (Daleo et al. 2009). En lo que respecta a la larva perforadora de la polilla *Haimbachia sp.* estudios en este mismo ambiente, han mostrado que la infección en *S. alterniflora* es dos veces mayor que la infección de *S. densiflora* (Canepuccia et al. 2010). Más aún hay evidencias que bajo condiciones naturales, en la zona límite entre la zona de *S. alterniflora* y *S. densiflora*

ambas especies presentan la misma biomasa en pie, pero al agregarle fungicida para eliminar la asociación micorrítica que presenta *S. densiflora*, la biomasa en pie de *S. alterniflora* supera a la de *S. densiflora* (Daleo et al 2008). Más allá del efecto de la bioturbación en combinación con las micorrizas, hay evidencias que los efectos de la bioturbación, por sí mismos, podrían afectar positivamente a las especies (Daleo et al. 2008, Fanjul et al. 2008). Las zonas en donde se encuentra *Spartina alterniflora* presentan mayor densidad de cuevas que *S. densiflora* (Capítulo II) y por el tipo de sedimento que hay en la marisma estudiada en este capítulo (*i.e.* de grano fino, poco drenaje y oxigenación) se esperaría que la bioturbación tuviera mayor efecto positivo de lo que tiene la herbivoría del cangrejo *Neohelice granulata* (Daleo e Iribarne 2009); sin embargo, pareciera que el efecto sinérgico de todas las interacciones negativas previamente mencionadas afectan en mayor medida la producción de *S. alterniflora* y minimizan los efectos positivos producidos por la bioturbación en lo que respecta a *S. densiflora* (Fig. 7.I.). Lo anteriormente dicho sugiere que las interacciones bióticas que estas especies tienen podrían ser una de las principales causas de la dos veces mayor PPN que presenta *S. densiflora*.

En otras marismas del mundo, también se han observado efectos positivos y negativos a través de interacciones bióticas sobre la modulación de la PPN y biomasa de las especies de marisma. En cuanto a los efectos positivos los cangrejos violinistas *Uca pugnax* de Norte América, por medio de la bioturbación pueden aumentar en un 47 % la biomasa en pie del morfotipo alto de *S. alterniflora* (zona donde cohabitan la especie y el cangrejo; Bertness 1985). Lo mismo se encontró para una marisma de Wellfleet, Massachusetts (Estados Unidos) donde tanto *Uca pugnax* como *Uca pugilator* aumentan en un 53 % la biomasa en pie de *S. alterniflora* (Holdredge et al. 2010). También hay evidencias que en una marisma de Nueva Inglaterra, (Estados Unidos), los mejillones filtradores *Geukensia demissa* facilitan el crecimiento de *S. alterniflora*, al incorporar nutrientes a través de sus heces al sedimento de la marisma más baja

(Bertness 1984). En cuanto a los efectos negativos la herbivoría es la que más se destaca. Hay estudios que evidencian que la herbivoría del cangrejo *Sesarma reticulatum* es la responsable de haber causado la mortandad masiva de *S. alterniflora* en la ribera de arroyos en marismas de Cape Cod (Estados Unidos; Holdredge et al. 2009). A su vez, el caracol *Littoraria irrorata*, una especie ampliamente distribuida en las marismas de *S. alterniflora* en el Atlántico medio, sureste y golfo de los (Estados Unidos) tiene efectos de disminuir hasta en un 400–700 % la biomasa de *S. alterniflora* (Silliman 1999, Silliman y Bertness 2002). Sin embargo en ninguno de los casos anteriormente mencionados las mismas interacciones bióticas afectan al ensamble total de especies que habitan distintas alturas del intermareal (*i.e.* en general son interacciones que suceden en la zona de la marisma más baja de *S. alterniflora*: Bertness 1984, 1985, Holdredge et al. 2009, 2010; pero ver Silliman 1999) pudiendo así influenciar significativamente en la estructuración de las mismas.

En conclusión sólo las marismas del ASO presentan un mismo organismo que tiene tantos efectos directos e indirectos a una escala espacial tan amplia como son las marismas del ASO. Este organismo a su vez podría ser el responsable de una posible mayor PPN en el ASO con respecto a Norte América. Más aún, por lo menos bajo condiciones abióticas similares (misma marisma), todas estas interacciones bióticas, ya sea por mecanismos directos o indirectos, tienen una misma dirección que es aumentar la producción de *S. densiflora* con respecto a *S. alterniflora*. Esta relación se ve en los patrones de biomasa por unidad de superficie de las dos especies de las marismas del ASO (*i.e.* a escala regional; Capítulo III), y de reflejarse también en la producción de detritos (Capítulo II) podría resultar en diferencias ecosistémicas importantes para las marismas dominadas por una u otra especie (Capítulo V).

5. Tablas y Figuras.

Tabla 1.I. Datos utilizados para comparar la PPN estimada en este capítulo con las estimaciones de Norte América, fuente y método por el cual fue estimado (S: Método Smalley, WyE: Método Weigert y Evans)

Sitio	Latitud	Longitud	Autores	PPN	Método
Bayou Lafourche, LA	29,09 N	90,22 E	Hopkinson et al. (1980)	950	S
Bahia Macorin, LA	29,23 N	90,12 E	Kirby y Gosselink (1976)	1006	S
Bahia Barataria, LA	29,38 N	89,93 E	Kaswadji et al. (1990)	1231	S
Isla Sapelo, GA	31,33 N	81,3 E	Smalley (1959)	643	S
Isla Sapelo, GA	31,47 N	81,25 E	Gallagher et al. (1980)	300	S
Isla Sapelo, GA	31,47 N	81,25 E	Hardisky (1980)	931	S
Isla Oak, NC	33,92 N	78,02 E	Shew et al. (1981)	224	S
Isla Wallops, VA	37,88 N	75,46 E	Reidenbaugh (1983)	295	S
Isla Wallops, VA	37,88 N	75,46 E	Reidenbaugh (1983)	698	S
Flax Pond, NY	40,96 N	73,14 E	Houghton (1985)	660	S
Puerto Bar, ME	44,57 N	68,2 E	Linthurst y Reimold (1978)	758	S
Puerto Bar, ME	44,57 N	68,2 E	Linthurst y Reimold (1978)	763	S
Minas Bain, NS	45,1 N	64,33 E	Cranford et al. (1989)	434	S
Louisiana	29,14 N	90,4 E	White et al. (1978)	1527	S
Georgia	31,47 N	81,25 E	Odum y Fanning (1973)	2883	S
Georgia	31,47 N	81,25 E	Teal (1962)	1158	S
Carolina Norte	35,44 N	78,59 E	Stroud y Cooper (1968)	1296	S
Mississippi	32,24 N	89,23 E	De la Cruz (1974)	1964	S
Louisiana	29,14 N	90,4 E	Kirby y Gosselink (1976)	1410	S
Delaware Bay, Canary	38,49 N	75,19 E	Roman y Daiber (1984)	654	S
Delaware Bay, Blackbird	38,49 N	75,19 E	Roman y Daiber (1984)	916	S
Estuario BB, Argentina	38,47 S	62,2 E	Capítulo II de esta tesis	1106	S
Maine, USA	45,19 N	69,27 E	Linthurst y Reimold (1978)	763	S
Louisiana Sur	31,17 N	92,1 E	Darby y Turner (2008)	1821	S
Massachusetts	42,24 N	71,22 E	Valiela et al. (1976)	420	S
Barataria Basin, LA	30,02 N	90,05 E	Pezeshki y De Laune (1991)	2008	S
Bayou Lafourche, LA	29,09 N	90,22 E	Hopkinson et al. (1980)	2130	W-E
Bahia Macorin, LA	29,23 N	90,12 E	Kirby y Gosselink (1976)	1323	W-E
Bahia Barataria, LA	29,38 N	89,93 E	Kaswadji et al. (1990)	1873	W-E
Isla Sapelo, GA	31,47 N	81,25 E	Gallagher et al. (1980)	1300	W-E
Isla Oak, NC	33,92 N	78,02 E	Shew et al. (1981)	1029	W-E
Puerto Bar, ME	44,57 N	68,2 E	Linthurst y Reimold (1978)	1602	W-E
Puerto Bar, ME	44,57 N	68,2 E	Linthurst y Reimold (1978)	1602	W-E
Louisiana	29,14 N	90,4 E	White et al. (1978)	2895	W-E
BB Estuario, Argentina	38,47 N	62,2 E	Capítulo II de esta tesis	1758	W-E
Bayou Lafourche, LA	32,18 N	91,58 E	Hopkinson et al. (1978)	2658	W-E

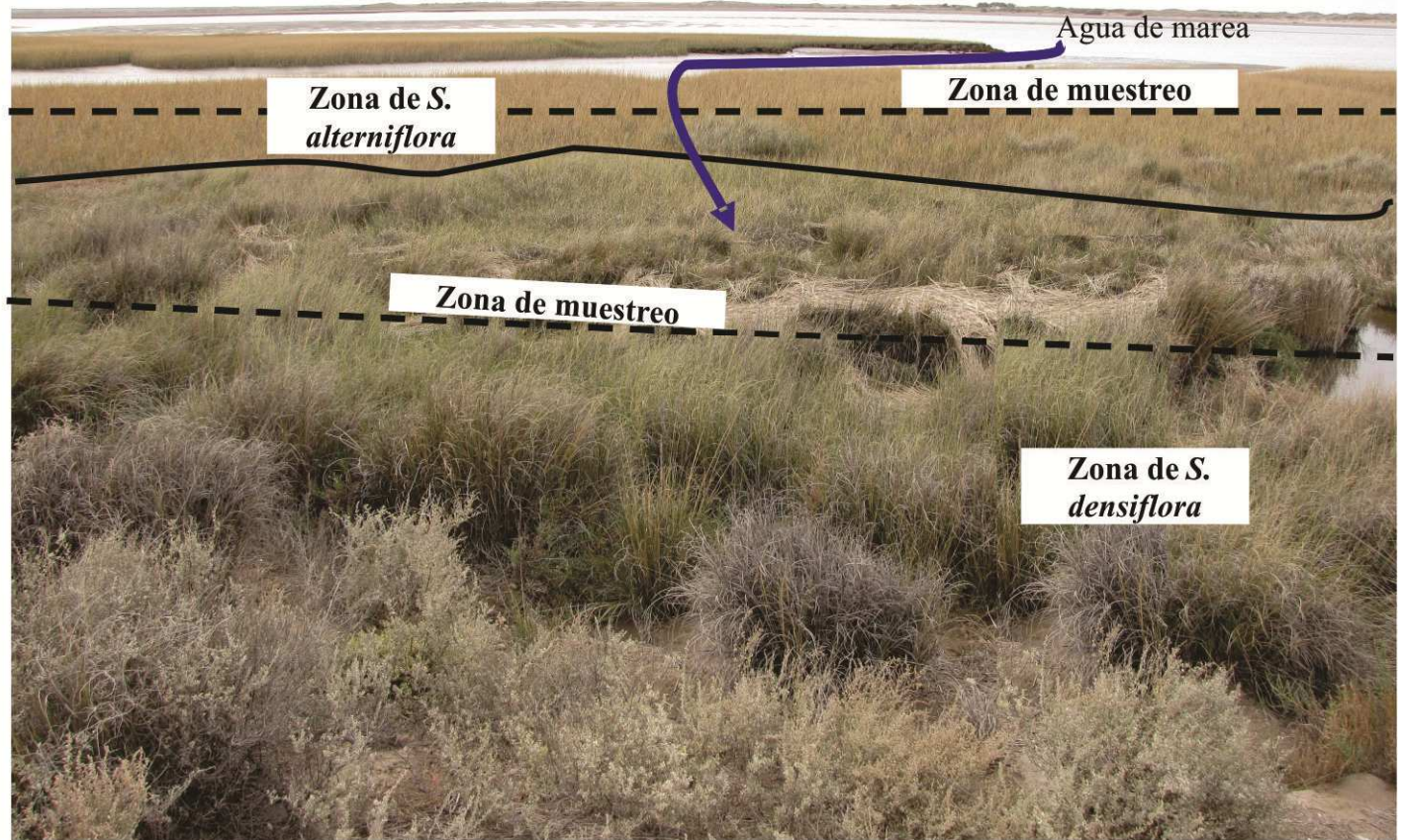


Figura 1.I. Zonas donde se llevó a cabo el muestreo de biomasa por unidad de superficie de cada especie de *Spartina*. La línea continua marca el límite entre las zonas habitadas por cada especie de *Spartina*, mientras que las líneas punteadas indican el área donde se llevó a cabo el muestreo para cada especies de *Spartina*.



Figura 2.I. Imagen que muestra la disposición parcheada de *S. densiflora*. El cálculo de producción de detritos por superficie de planta es la estimación que no tiene en cuenta las áreas dentro del contorno amarillo (*i.e.* zonas sin planta) mientras que la producción de detrito por superficie de marisma tiene en cuenta tanto las zonas con planta como las zonas sin planta.

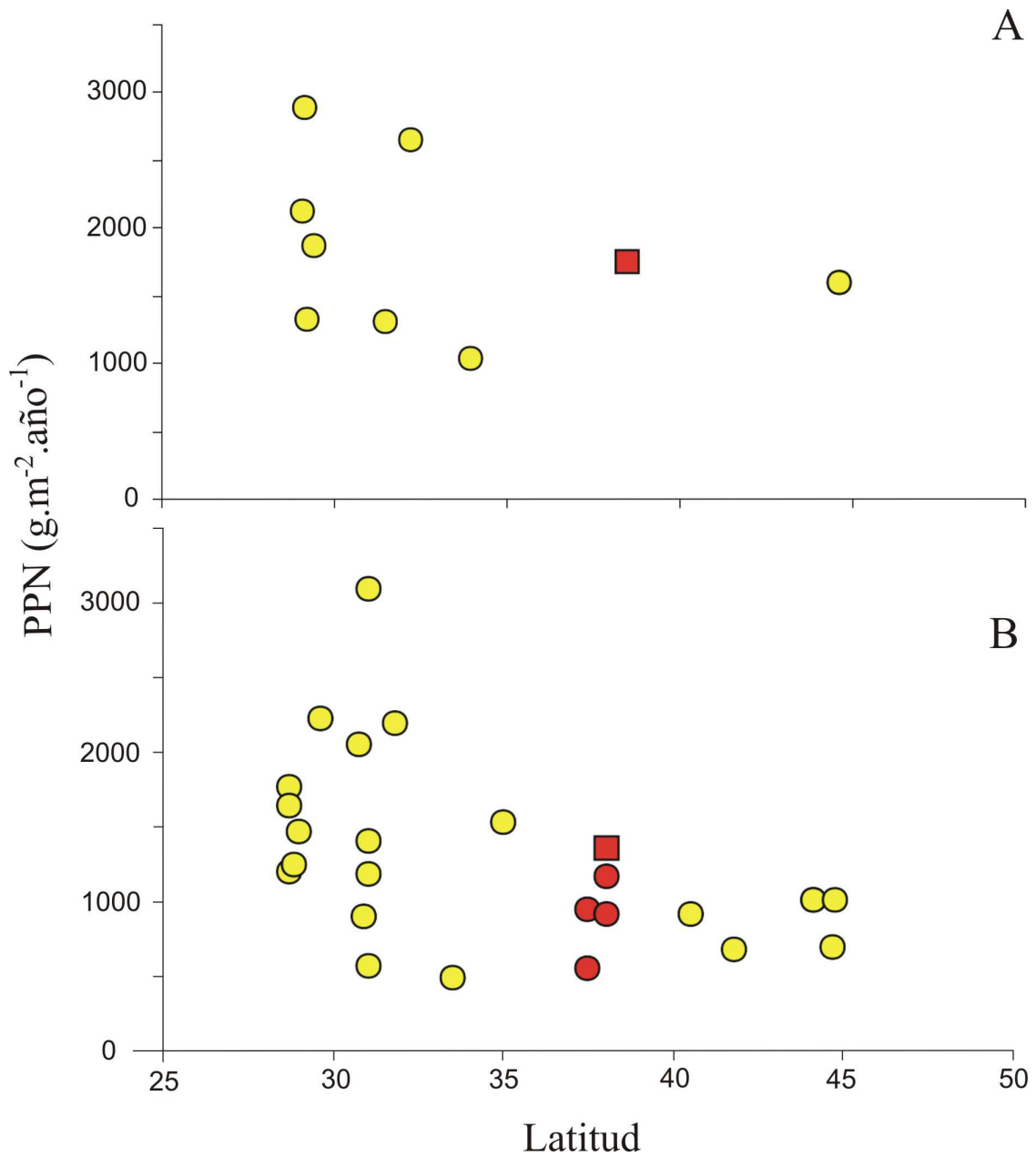


Figura 3.I. Diagrama de dispersión para *S. alterniflora* en relación a la latitud. Los círculos son las estimaciones de *S. alterniflora* para los Estados Unidos. El cuadrado es la estimación para la marisma del ASO. El color gris indica zonas con mismas condiciones abióticas que la estimación del ASO, los círculos vacíos indican zonas con distintas condiciones abióticas a) Estimación de PPN a través del método de Weigert y Evans, b) Estimación de PPN a través del método de Smalley.

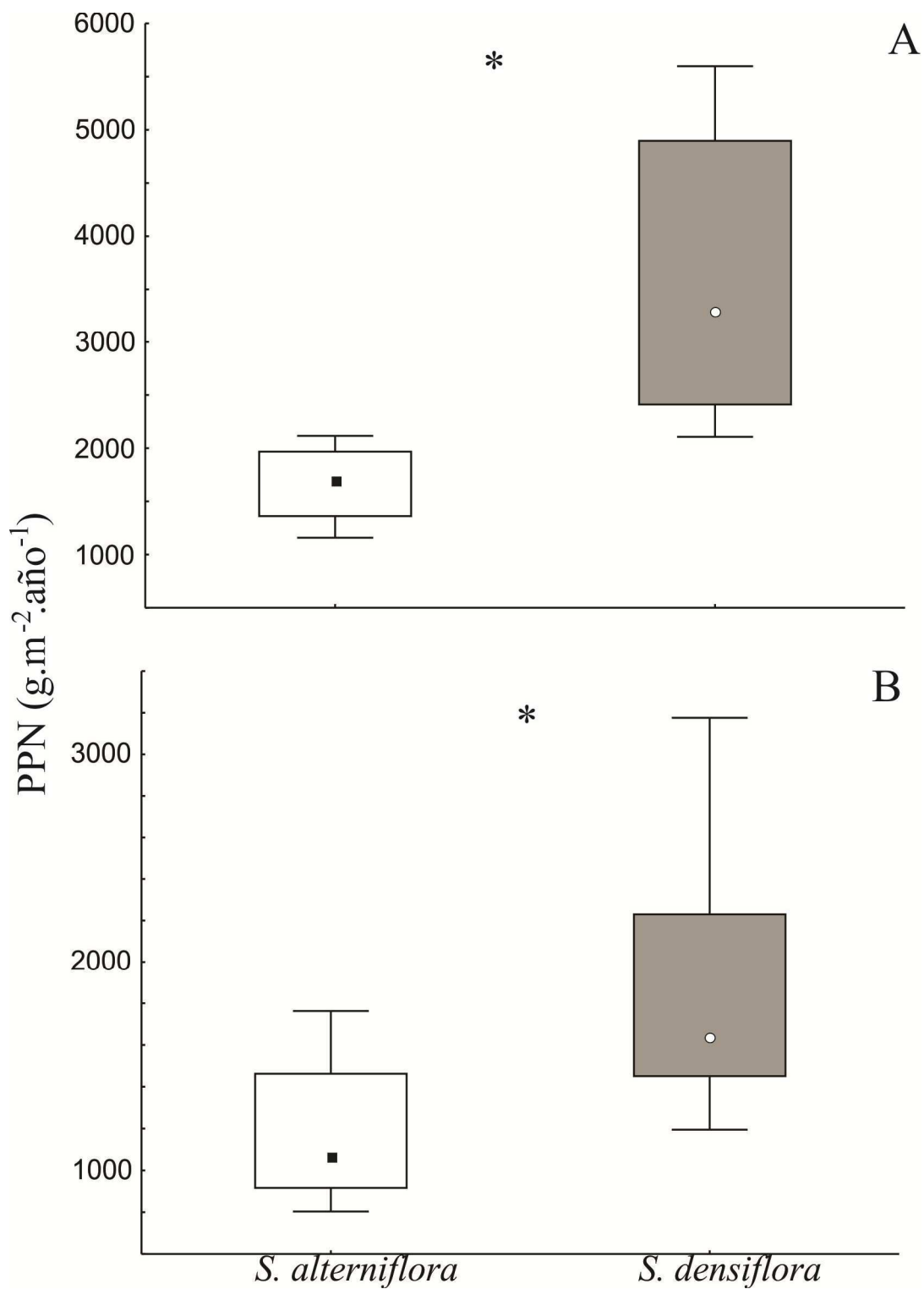


Figura 4.I. Producción primaria de *Spartina alterniflora* y *Spartina densiflora* por unidad de superficie de las especies. A) Estimación de PPN a través del método de Weigert y Evans (n = 10), B) Estimación de PPN a través del método de Smalley (n = 10). De aquí en más las cajas fueron construidas con las líneas verticales representando los percentiles 0,01 y 0,99. Los límites de las cajas, los percentiles 0,25 y 0,75, y los símbolos dentro de las cajas corresponden a las medianas.

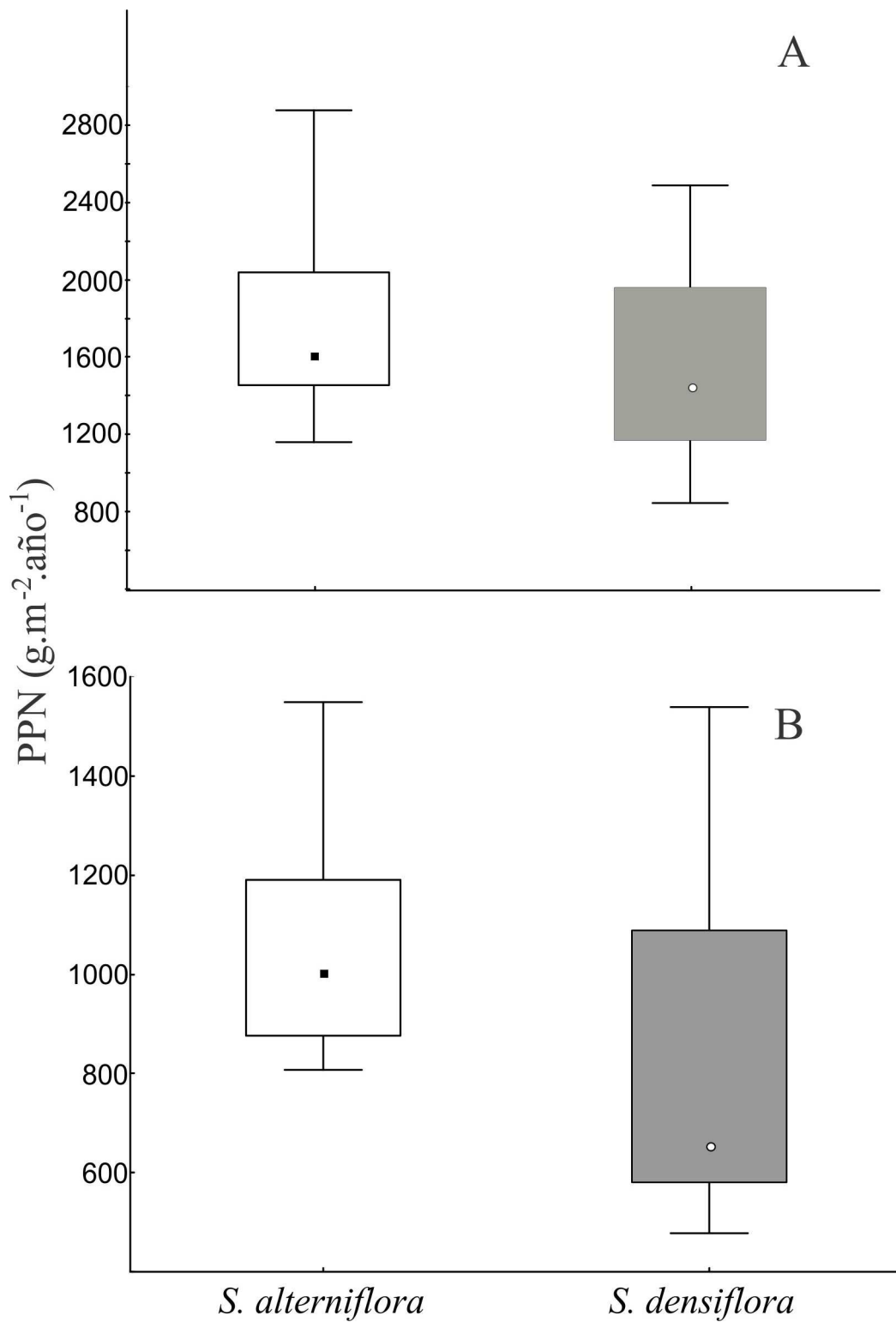


Figura 5.I. Producción primaria de *Spartina alterniflora* y *Spartina densiflora* por unidad de superficie de la marisma. A) Estimación de PPN a través del método de Weigert y Evans (n = 10), B) Estimación de PPN a través del método de Smalley (n = 10).

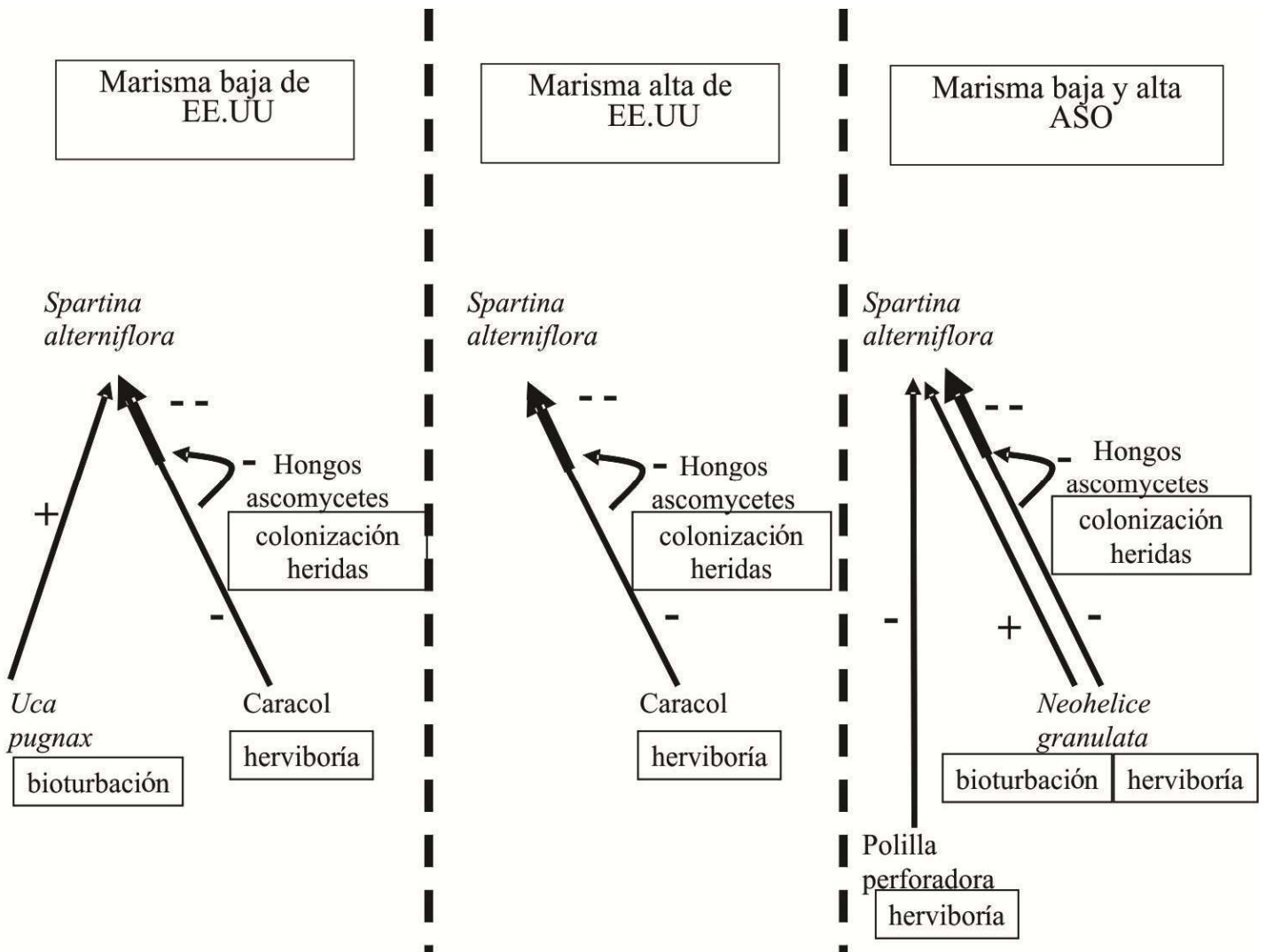


Figura 6.I. Diagrama de flujo para las interacciones bióticas que afectan la productividad primaria de *S. alterniflora* en la marisma baja y alta de Estados Unidos (EE.UU) y del Atlántico Sud Occidental (ASO).

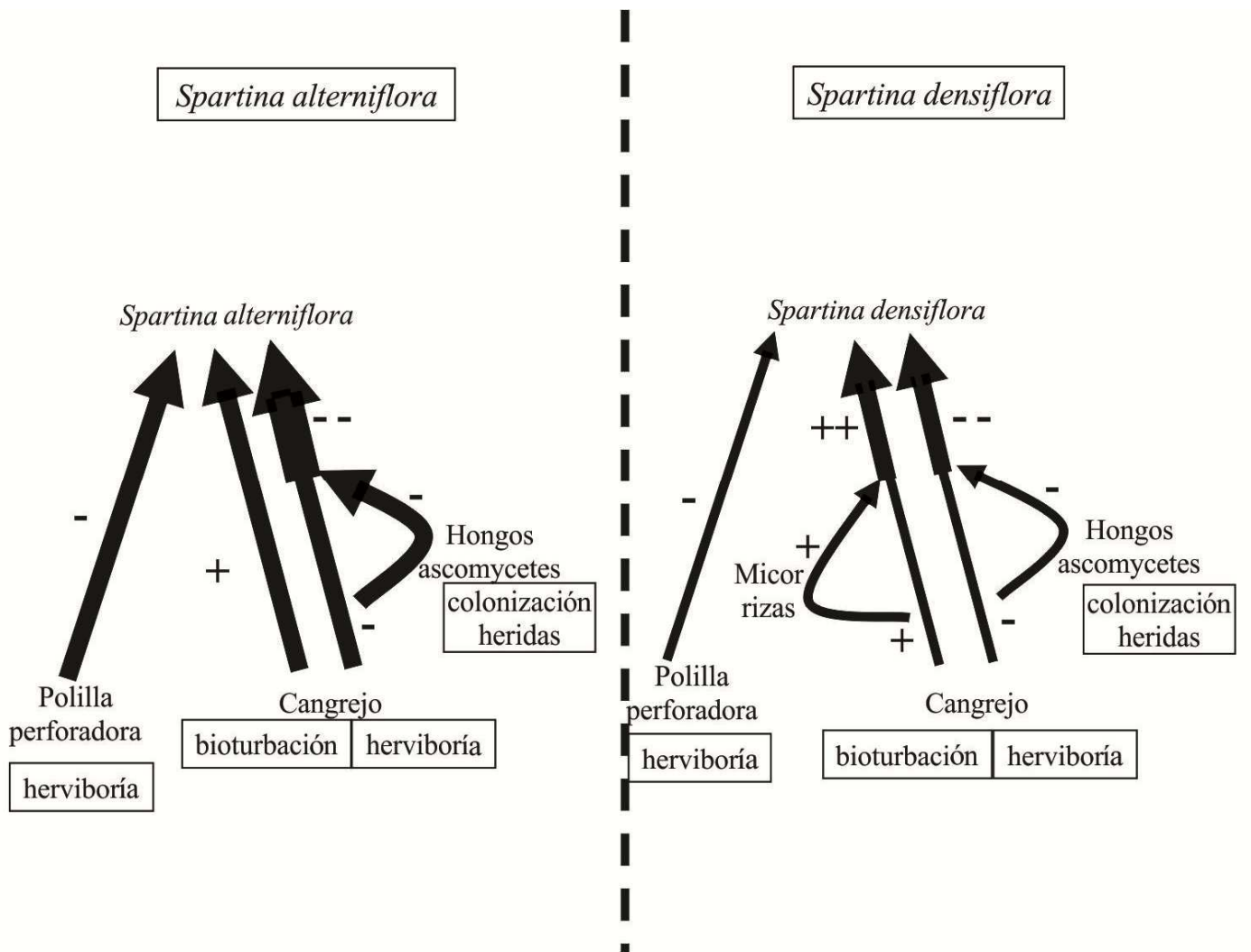


Figura 7.I. Diagrama de flujo para las interacciones bióticas que afectan la productividad primaria de *S. alterniflora* y *S. densiflora* en las marismas del Atlántico Sud-Occidental.

CAPITULO II

Producción y dinámica de detritos comparada de *Spartina alterniflora* y *S. densiflora*.

Este capítulo ha sido publicado como:

Montemayor D., Addino M., Fanjul E., Escapa M., Alvarez M.F., Botto F., Iribarne O.,
2011. Effect of dominant *Spartina* species on salt marsh detritus production in
SW Atlantic estuaries. *Journal of Sea Research* 66, 104-110.



1. Introducción

Los ecosistemas están sumamente interconectados por el intercambio continuo de energía, de tal manera que las tramas tróficas de un ambiente específico pueden ser profundamente modificadas por la entrada de material alóctono de otros ecosistemas (Polis et al. 1997). Debido a su posición en el intermareal, las marismas están continuamente sometidas a inundaciones periódicas (ej. Adam 1990, Mann 2000) e interactúan fuertemente con otros sistemas (Valiela et al. 2000). De hecho, lo que distingue a las marismas de otros ecosistemas terrestres son las mareas (Adam 1990), que constituyen una excelente fuente de intercambio entre hábitats (Polis et al. 1997).

Estudios de exportación de las marismas, ya sea de materia orgánica disuelta (de aquí en más MOD; ej. Malcolm y Sivyer 1997, Wang et al. 2007) o de materia orgánica particulada (de aquí en más MOP; Negrín et al. 2011, Vorwerk y Froneman 2009) muestran que las marismas tienen grandes intercambios con las aguas adyacentes del estuario a través de las mareas, lo que juega un rol muy importante en sus tramas tróficas (ej. Odum 2000, Teal 1962). Sin embargo, el rol que cumplen las marismas como fuentes o sumideros de materia orgánica (de aquí en más MO) depende de ciertas características propias de cada una de ellas, tales como geomorfología, madurez, energía de las mareas, salinidad, estructura de la comunidad de especies y producción primaria neta aérea (de aquí en más PPN; ej. Dame y Allen 1996, Ibáñez et al. 2000, Odum 2000). Otros aspectos importantes de la geomorfología del estuario son la elevación y la topografía, que definen las zonas inundadas por las mareas. Si estas últimas zonas son pequeñas habrá menos posibilidades de exportación de MO (ej. Childers et al. 2000, Taylor y Allanson 1995).

El área usualmente cubierta por las mareas también tiene un rol importante en los procesos de descomposición, ya que éstos pueden ser acelerados por mareas más largas (ej. Hemminga y Buth 1991, Menéndez y Sanmartí 2007), las que también pueden contribuir a la degradación mecánica de la necromasa en pie, generando más detritos y

aumentando sus posibilidades de exportación por las mareas (Taylor y Allanson 1995). Así, el tiempo que las especies están sujetas a inundaciones (relacionado con la distribución a lo largo de la zona intermareal) puede tener fuertes implicancias en la exportación de detritos por la marisma.

Otros factores importantes en la exportación de detritos son las características intrínsecas de las diferentes especies de *Spartina sp.*, tales como el contenido de lignocelulosa, el contenido de N y la relación C/N, que pueden tener un gran impacto en las tasas de descomposición (ej. Enríquez et al. 1993, Liao et al. 2008, Rejmànková y Houdková 2006). Durante la descomposición de los detritos (*i.e.* la degradación de detritos en fragmentos más pequeños, y luego en dióxido de carbono y agua), la MO puede ser liberada en forma de MOD, MOP, o detritos en diferentes etapas de descomposición; lo que genera diferencias en su aprovechamiento para las tramas tróficas del estuario (Mann 1988, Moore et al. 2004). Una mejor calidad de detritos (*i.e.* menor relación C/N, menor contenido de lignocelulosa y mayor contenido de N) acelera la descomposición del detrito (Cebrián 2004) y a su vez, facilita la transferencia de energía a las tramas tróficas (Cebrián 2004, Hladyz et al. 2009). De hecho hay evidencia de que las especies invasoras con mayor tasa de descomposición pueden acelerar el flujo de nutrientes en la marisma invadida (Ehrenfeld 2003). Por otra parte, las especies de *Spartina sp.* con tasas de descomposición baja tienden a acumular detritos orgánicos dentro de la marisma (Menéndez y Sanmartí 2007, Simões et al. 2011), haciéndolos menos disponibles para las redes tróficas del estuario. Por lo tanto, diferentes calidades iniciales de detritos de las diferentes especies de especies podrían generar fuertes diferencias en el papel ecológico de estas especies y las marismas que dominan.

Sin embargo, aunque la calidad de los detritos y el tiempo de inundación por mareas tienen un papel muy importante, no son los únicos factores que afectan la exportación de detritos. Las características de los sedimentos pueden aumentar o reducir el transporte de detritos por las mareas. Por ejemplo, en los sedimentos blandos es más

fácil que los macrodetritos que caen sobre el mismo se entierren. Por otra parte, los sedimentos intermareales del Atlántico Sudoccidental son habitados por el cangrejo cavador *Neohelice granulata* (ej. Iribarne et al. 1997, Spivak et al. 1994). Se ha comprobado que las cuevas de este cangrejo pueden actuar como trampas pasivas aumentando los detritos atrapados (Botto et al. 2006). Así es que, probablemente las zonas con mayor densidad de cuevas de cangrejo y sedimentos más blandos sean aptas para atrapar más detritos.

En las áreas costeras del ASO (desde el sur de Brasil hasta el norte de la Patagonia Argentina) hay principalmente dos tipos de marismas: aquellas en las que domina la especie *Spartina densiflora* (zona intermareal superior) sobre *Spartina alterniflora*, y aquellas en las que domina *S. alterniflora* (en un nivel intermareal inferior) sobre *S. densiflora* (Isacch et al. 2006). En este contexto, el objetivo de este capítulo es comparar la dinámica de detritos de estas dos especies de *Spartina sp.* en una marisma de Argentina, teniendo en cuenta las diferentes condiciones bióticas y abióticas que pueden influir en ella. En particular, primero se evaluó si existen diferencias en la cantidad y calidad de los detritos producidos por *S. alterniflora* y *S. densiflora*, junto con la producción anual de detritos y contenidos iniciales de N, C, C/N y lignocelulosa de ambas especies. En segundo lugar, se examinó si estas dos especies tienen diferentes probabilidades de exportación de detritos, y se determinó si *S. alterniflora* y *S. densiflora* tienen diferente potencial para su exportación con las mareas, teniendo en cuenta los posibles factores abióticos (ej. exposición a las mareas, las características de los sedimentos de la marisma) y factores bióticos (ej. las tasas de descomposición de detritos) que podrían estar afectando la disponibilidad de detritos sometidos a exportación por las mareas.

2. Materiales y Métodos

2.1. Sitio de estudio

El estudio se realizó en una marisma ubicada en el estuario de Bahía Blanca (38° 47' S, 62° 20' O, Argentina). Esta es una de las mayores marismas del ASO y contiene ambas especies de *Spartina sp.*: *S. alterniflora*, que domina la marisma baja, y *S. densiflora*, que domina en la marisma alta (Bortolus 2006, Isacch et al. 2006). Este estuario de grandes ensenadas poco profundas muestra amplitudes de marea de hasta 4 m (Perillo et al. 2004) con condiciones de salinidad desde 17.3 hasta 41.9 (Freije y Marcovecchio 2004).

2.2. Característica de los sitios

Las diferencias en la altura de marea entre las dos zonas ocupadas por las dos especies de *Spartina sp.* fueron registradas utilizando un teodolito. Para esto, se realizaron cinco mediciones para cada uno de los tres sectores intermareales: el límite superior de la zona de *S. densiflora*, el límite superior de la zona de *S. alterniflora* y el límite inferior de la zona de *S. alterniflora* (cerca del canal de marea). Esta última medición se utilizó como referencia, fijándola como 0 cm de altura del intermareal. Con las alturas del intermareal de las dos zonas de *Spartina sp.* se estimó el tiempo de inmersión para cada una de ellas por medio de la tabla de mareas y el tiempo que tomó la marea creciente y bajante en recorrer los centímetros de altura calculados para cada zona. El tiempo de inmersión fue calculado para la marea más alta del año, debido a que bajo esas condiciones la marea alcanza el límite superior de *S. densiflora*. Esta estimación es sólo para dar una idea general de la diferencia de tiempo de inmersión para las dos zonas, ya que ésta puede variar dependiendo de la intensidad y dirección del viento. Además, con el fin de comparar las diferencias en la altura de la marea en las

dos áreas de muestreo, tres mareógrafos fueron colocados en las zonas de muestreo de *S. alterniflora* y *S. densiflora* durante 13 mareas de distintas fechas, el promedio de los tres mareógrafos fue el valor utilizado para el test estadístico.

A lo largo de todo este capítulo se comparan dos zonas de la marisma: aquella dominada por *S. alterniflora* y aquella dominada por *S. densiflora*. Al igual que en el Capítulo I las zonas de muestreo se establecieron aproximadamente en el medio de cada una de las zonas siguiendo una línea paralela a la costa (Fig. 1.I.). Para evaluar los factores que pueden estar causando el entrapamiento de macrodetritos en las dos zonas, se estimó la densidad de cuevas de cangrejos, contando el número de cuevas activas dentro de un cuadrado de 0,5 x 0,5 m (10 réplicas en cada zona). Para ello a lo largo de la línea media de la zona se tiraron al azar los cuadrados y donde cayeran se hacía el recuento de aquellas cuevas activas. Estas últimas eran identificadas a través del nuevo sedimento (identificado por un color más claro) sobre los montículos que forman los cangrejos al cavar las cuevas (Botto e Iribarne 2000). Además, para evaluar las condiciones del sedimento, en cada zona (10 réplicas al azar en cada una) se midió la penetrabilidad (*i.e.* la presión no confinada necesaria para penetrar la estructura de sedimentos) y la torsimetría (*i.e.* la fuerza necesaria para romper la estructura del sedimento). La penetrabilidad del sedimento ($\text{kg}\cdot\text{cm}^{-2}$) se midió con un penetrómetro de mano y la torsimetría con un medidor de resistencia al corte Torvane (valor máximo de corte en $\text{kg}\cdot\text{cm}^{-2}$; Handley y Davy 2002). La densidad de cuevas de cangrejos, penetrabilidad y torsimetría se midieron una vez en noviembre de 2009 (final del período de muestreo de campo). Considerando la información disponible (Botto et al. 2000, Netto y Lana 1997, Yang et al. 2008), no se esperan cambios estacionales en la relación de las características del sedimento entre las dos zonas de la marisma.

Para evaluar la hipótesis nula de que no hay diferencia entre *S. alterniflora* y *S. densiflora* para la altura del intermareal medida con el teodolito, para la altura de marea en metros, la densidad de cuevas de cangrejos, la penetrabilidad y torsimetría de los

sedimentos, se utilizó el test de t_c para varianzas desiguales (test de t corregido o aproximación de Welch; Zar 1999). El t_c es igual al valor t cuando las varianzas son iguales, pero los grados de libertad decrecen con la diferencia entre los aumentos de estas varianzas (Zar 1999).

2.3. Producción de detritos

En el presente capítulo detrito es todo lo que desaparece de la necromasa en pie (Linthurst y Reimold 1978) debido a descomposición aérea o por acción mecánica, y macrodetrito es la parte de la producción de detritos que cae directamente sobre el sedimento (Bouchard y Lefreuve 2000). Para evaluar si existen diferencias en la tasa de producción de detritos entre ambas especies de *Spartina sp.*, la producción anual de detritos se estimó siguiendo a Weigert y Evans (1964). Esta producción anual de detritos forma parte del cálculo de la PPN para el Capítulo I (ver sección 2.2. del Capítulo I). En particular a partir de la ecuación ya explicada en el Capítulo I:

$$x_i = ((a_i + a_{i-1})/2) \times r_i t ,$$

donde a_i es la necromasa en pie (g) al final del intervalo, a_{i-1} es la necromasa en pie en el comienzo del intervalo (g), t es el intervalo en días y r_i es la tasa instantánea de desaparición diaria de material muerto (sección 2.2. Capítulo I). La producción anual de detritos se estimó sumando los x_i calculados para todos los intervalos en cada estación de muestreo en el lapso de un año (Linthurst y Reimold 1978, ver sección 2.2. Capítulo I). Así, para cada uno de los diez sitios de muestreo se calculó un valor anual x_i . Los resultados se expresan en peso seco. La producción anual de detritos se calculó por unidad de superficie de especie (*i.e.* con cobertura total de la misma) y por unidad de superficie de la marisma (*i.e.* con la cobertura real que presenta cada especie en el campo). Esto se hizo así porque, como ya se explicó en el Capítulo 1, si bien *S. alterniflora* se distribuye homogéneamente y por lo tanto ambas mediciones van a ser

prácticamente iguales, *S. densiflora* tiene una distribución en parches, de tal manera que si se tiene en cuenta la cobertura real de la especie sobre la superficie de la marisma, la producción de detritos es menor que por unidad de superficie de la especie (Fig. 2.I).

La producción anual de detritos no sólo incluye los fragmentos de la planta muerta que caen de la necromasa en pie (*i.e.* macrodetrito); sino también, la parte de la necromasa que se descompone en el aire. Esta última parte se estimó utilizando bolsas de descomposición (Harmon et al. 1999) para el período de noviembre de 2007 a enero de 2008. Diez bolsas de descomposición aérea (20 cm x 20 cm, 2 mm de malla), fueron colocadas en ambas zonas de la marisma para cada una de las dos especies. Cada bolsa contuvo 10 g de necromasa de detrito, correspondiente a la misma especie que domina la zona en donde fueron depositadas. Las bolsas se fijaron por medio de precintos de plástico a los tallos de las especies (aproximadamente a 20-25 cm de la superficie del suelo), con el fin de permitir el libre acceso de la fauna descomponedora a las bolsas de descomposición. Al final del período se retiraron las bolsas del campo y en el laboratorio los restos de las bolsas se secaron en estufa a 70 °C hasta llegar a peso constante y se determinó su peso (0,0001 g de precisión). La cantidad de material aéreo descompuesto se estimó como la pérdida de peso de necromasa en cada bolsa. El porcentaje promedio de pérdida debido a la descomposición aérea con respecto a la producción total de detritos se estimó para las dos especies durante el periodo de muestreo, entre noviembre de 2007 hasta enero de 2008 (72 días). El período de muestreo en este estudio fue menor en comparación con los demás, debido a que se consideró que la producción de detritos es igual a la producción de macrodetritos y utilizamos la bolsa de descomposición aérea para estimar si el error debido a la descomposición aérea era muy grande. Se decidió entonces que las tasas de descomposición aérea deben ser incorporadas en el trabajo y que la producción de macrodetritos y detritos deben ser consideradas como factores independientes.

Para evaluar si la composición química varía entre ambas especies de *Spartina sp.* coexistentes, el contenido de N, C, y lignocelulosa, y la relación C/N se midieron para cada especie. Para medir el contenido de N y C, en cada una de las dos zonas se obtuvieron cinco muestras de cada especie, formadas por conjuntos de 5 plantas seleccionadas al azar. Estas muestras se secaron, se redujeron a polvo, y se colocaron en cápsulas de latón para determinar el contenido de C y N en el Centro de Isótopos Estables de la Universidad de California, Davis, (Estados Unidos). Los materiales sólidos se analizaron mediante un PDZ Europa ANCA-GSL analizador elemental interconectado con un espectrómetro de masa PDZ Europa 20-20 (Sercon Ltd. Cheshire, Reino Unido). Durante el análisis, las muestras fueron intercaladas con varias réplicas estándar de hojas de durazno, calibradas con materiales de referencia estándar NIST. Sólo cinco muestras fueron procesadas debido a limitaciones económicas.

El contenido de lignocelulosa (= celulosa + hemicelulosa + lignina) en *Spartina sp.*, tallos y hojas, se estimó mediante el método de fibra detergente neutra (método FDN, Van Soest et al. 1991). Diez muestras secas, obtenidas al azar de diez conjuntos de tallos para cada especie, fueron molidas y pesadas (~ 0,5 g) en bolsas de filtro individuales pre-pesadas (25 μm de malla). Las bolsas de filtro fueron procesadas en conjunto en vasos de reacción (ver Vogel et al. 1999) utilizando el método de digestión recomendado por Van Soest et al. (1991).

Para evaluar la hipótesis nula de que no hay diferencia entre *S. alterniflora* y *S. densiflora* en la producción anual de detritos corregida y no corregida por cobertura real de la especie, en las tasas instantáneas de desaparición diaria de material muerto (valores r_i), en la pérdida aérea de necromasa, y en los contenidos de N, C, C/N, y de lignocelulosa, se utilizó el test de t_c de varianzas desiguales (test corregido o aproximación Welch; Zar 1999).

2.4. Exportación de macrodetritos

2.4.1. Exportación de macrodetritos por mareas

Para evaluar si existen diferencias en la exportación de macrodetritos por las mareas entre las dos zonas, se cortaron hojas y tallos de *S. densiflora* y *S. alterniflora* de aproximadamente 10 cm para imitar a los macrodetritos; estos se rociaron con pintura fluorescente en aerosol (esmalte sintético de resinas alquídicas) y se trataron en horno de secado (70 °C hasta peso constante). Luego, 10 g de detritos pintados fueron colocados en la superficie del suelo en cada una de 10 parcelas elegidas al azar (0,3 x 0,3 m), ubicadas a lo largo de la línea media de cada una de las zonas, a una distancia de aproximadamente 10 m entre pares consecutivos de parcelas de una misma zona. Los macrodetritos pintados fueron expuestos a dos ciclos de mareas (24 hs aproximadamente). Luego de esto, lo que quedó en las parcelas, junto con los macrodetritos encontrados dentro de un radio de cuatro metros fue recogido, secado en estufa a 70 °C hasta peso constante y pesado (0,0001 g de precisión). La diferencia entre el peso inicial y el peso después de la exposición a las mareas, es la cantidad total de macrodetritos removidos por las mareas. Esto se repitió dieciocho veces, aproximadamente cada tres semanas entre septiembre de 2007 y agosto de 2008, con un rango de marea alta de entre 3,42 m a 4,47 m (4,47 m como máximo, 3,90 m de promedio).

La hipótesis nula de que no hay diferencias en la exportación de macrodetritos por las mareas entre *S. densiflora* y *S. alterniflora* fue evaluada con un modelo mixto de ANOVA de dos factores, con los factores principales “día” (aleatorio, diez niveles) y “zona” (fijo, ortogonal, dos niveles). Los días fueron considerados como un factor y no como réplicas porque diferentes intensidades de mareas entre diferentes días pueden generar variancias y confundir los resultados. Este análisis de ANOVA se realizó sólo para las fechas cuando hubo movimiento real de macrodetritos (diez de las dieciocho

fechas). Un test a posteriori SNK se llevó a cabo para los factores principales si no existe interacción y para la interacción en caso de que exista interacción (Underwood 1997).

2.4.2. *Macrodetritos superficiales y enterrados en el sedimento*

Para evaluar si hay diferencias entre las dos zonas en la cantidad de macrodetritos enterrados en el sedimento, en noviembre de 2009 se tomaron en cada una de ellas, diez muestras al azar a lo largo de la línea media paralela a la costa de sedimento superficial de 0,25 x 0,25 m y 0,05 m de profundidad. Para cada muestra, tanto los macrodetritos superficiales como los enterrados fueron identificados, secados en estufa a 70 °C hasta peso constante y pesadas (0,0001 g de precisión). Debido a problemas logísticos, los macrodetritos superficiales y enterrados en el sedimento se midieron sólo en noviembre de 2009 (final del período de muestreo de campo).

El test de t_c de varianzas desiguales (test corregido o aproximación Welch; Zar 1999) se utilizó para evaluar la hipótesis nula de que no hay diferencia entre *S. alterniflora* y *S. densiflora* en el contenido de macrodetritos superficiales y enterrados en sus respectivos sedimentos.

2.4.3. *Descomposición de macrodetritos*

Para evaluar si existen diferencias entre las tasas de descomposición de los macrodetritos de las dos especies de plantas y zonas, en agosto de 2007 se recogieron tallos de *S. densiflora* y *S. alterniflora* y se cortaron para imitar macrodetritos. Trescientos veinte bolsas de macrodetritos (tela de nylon; 0,2 x 0,2 m, 2 mm de tamaño de malla; ver Harmon et al. 1999), conteniendo 10 g de peso seco de los mismos (160 bolsas con detritos de *S. densiflora*, y otras 160 con detritos de *S. alterniflora*) se colocaron en la superficie del suelo de ambas zonas de la marisma (a lo largo de la línea

media paralela a la costa a una distancia de 50 cm aproximadamente) desde septiembre de 2007 hasta enero de 2009 (el mes de inicio se decidió en base a razones de logística). Las bolsas se dispusieron en los siguientes tratamientos: (1) 80 bolsas de macrodetritos de *S. densiflora* en la zona de *S. densiflora* (de aquí en más tratamiento "D (densi)"); (2) 80 bolsas de macrodetritos de *S. alterniflora* en la zona de *S. densiflora* (de aquí en más tratamiento "D (alterni)"); (3) 80 bolsas de macrodetritos de *S. densiflora* en la zona de *S. alterniflora* (de aquí en más tratamiento "A (densi)") y (4) 80 bolsas de macrodetritos de *S. alterniflora* en la zona de *S. alterniflora* (de aquí en más tratamiento "A (alterni)"). Diez bolsas de macrodetritos se tomaron del campo como muestras para cada tratamiento en ocho ocasiones. El muestreo se inició después de veinte días de haberlas depositado en el campo por primera vez, con una frecuencia de aproximadamente un mes, y después cada dos meses aproximadamente, por un período de 15 meses. Los macrodetritos fueron extraídos de la bolsa, lavados, y secados en estufa a 70 °C hasta peso constante (precisión 0,0001 g). La cantidad de material descompuesto se obtuvo de la diferencia entre el peso inicial y el final de cada bolsa. Dado que el mejor ajuste a nuestros datos está dado por un modelo exponencial negativo, usamos el modelo de Olson 1963 para estimar la tasa de descomposición "k"

$$X_T = X_0 e^{-kt}$$

donde X_t es la masa remanente en el tiempo t (g), X_0 es la masa en el instante $t = 0$ (*i.e.* 10 g), y k representa la tasa de descomposición de los macrodetritos. Dividiendo ambos términos de esta ecuación por la masa inicial X_0 y tomando el logaritmo natural, se puede escribir como:

$$\ln X_t / X_0 = -kt$$

La estimación estadística de la pendiente de $\ln X_t / X_0$ nos da el parámetro k .

Teniendo en cuenta que la cantidad inicial de biomasa era la misma para todas las bolsas, la hipótesis nula de que no hay diferencias en las tasas de descomposición (k) de

los macrodetritos para los cuatro tratamientos fue evaluada con una prueba de paralelismo comparando las pendientes de las cuatro curvas de descomposición transformadas a su ln (Olson 1963).

3. Resultados

3.1. Características de los sitios

El límite superior de *Spartina densiflora* está 1,62 m (DS = 0,13) por encima del límite inferior de *S. alterniflora*, mientras que el límite superior de *S. alterniflora* está 0,79 m (DS = 0,07) por encima del límite inferior de *S. alterniflora*. En la zona de *S. alterniflora*, desde el inicio de la marea alta hasta el final de la misma transcurrieron 306 minutos, mientras que en la zona de *S. densiflora* este intervalo fue de 154 minutos (*i.e.* casi la mitad del tiempo que en la zona de *S. alterniflora*). Se encontraron diferencias en la altura de la marea medida con los mareógrafos entre la zona de muestreo de *S. alterniflora* ($x = 0,41$ m, DS = 0,25) y *S. densiflora* ($x = 0,19$ m, DS = 0,19; t_c -valor = 2,35; g.l. = 24; $p < 0,05$; Fig. 1.II a).

La densidad de cuevas de cangrejos en los sedimentos de *S. alterniflora* ($x = 64,8$ cuevas m^{-2} , DS = 24, 64) fue mayor que en los de *S. densiflora* ($x = 40,80$; DS = 5,24 cuevas m^{-2} , $t_c = -3,31$; g.l.= 38; $p < 0,05$; Fig. 1.II b). Además los sedimentos en las zonas de *S. alterniflora* tuvieron valores menores de penetrabilidad ($x = 1,22$ kg. cm^{-2} , DS = 0,39) que los de *S. densiflora* ($x = 4,15$ kg. cm^{-2} , DS = 0,39; $t_c = 6,49$; g.l. = 18; $p < 0,05$; Fig. 1.II c). Más aún, los sedimentos de *S. alterniflora* tenían valores menores de torsimetría ($x = 3,27$, DS = 1,03 kg. cm^{-2}) que los de *S. densiflora* ($x = 8,05$; DS = 0,83 kg. cm^{-2} ; $t_c = 11,32$; g.l. = 18; $p < 0,05$; Fig. 1.II d).

3.2. Producción de detritos

El valor de producción de detritos por unidad de superficie completamente cubierta por especies dio que *S. alterniflora* ($x = 1683,95 \text{ g.m}^{-2} \text{ año}^{-1}$; DS = 486,49) produjo menos detritos que *S. densiflora* ($x = 5013,46 \text{ g.m}^{-2} \text{ año}^{-1}$; DS = 1824,80; $t_c = -5,57$; g.l. = 10,27; $p < 0,05$; Fig. 2.II a).

Cuando se evaluó la producción de detritos por unidad de superficie corregida por la cobertura natural en la marisma no se encontraron diferencias entre *S. alterniflora* ($x = 1982,05 \text{ g.m}^{-2} \text{ año}^{-1}$; DS = 459,19) y *S. densiflora* ($x = 2014,60 \text{ g.m}^{-2} \text{ año}^{-1}$; DS = 754,83; $t_c = 0,11$; g.l. = 18; $p > 0,05$; Fig. 2.II b).

La tasa instantánea diaria de desaparición de material muerto para los intervalos de muestreo (i.e valores r_i) fue mayor en *S. alterniflora* ($x = 10 \text{ mg.g}^{-1} \text{ día}^{-1}$; DS = 9) que en *S. densiflora* ($x = 6 \text{ mg.g}^{-1} \text{ día}^{-1}$; DS = 5; $t_c = -3,15$; g.l. = 92,74; $p < 0,05$; Fig. 2.II c).

El porcentaje de biomasa de macrodetritos que quedó después de la descomposición aérea durante el periodo de noviembre de 2007- enero de 2008 fue mayor en *S. densiflora* ($x = 99,89 \text{ g}$; DS = 0,22) que en *S. alterniflora* ($x = 84,49 \text{ g}$; SD = 4,53; $t_c = 7,33$; g.l. = 18; $p < 0,05$). El porcentaje medio de pérdida de biomasa de detritos debido a la descomposición aérea respecto a la producción total de detritos para los meses de noviembre de 2007- enero de 2008 fue 7,77 % para *S. alterniflora* y 0,54 % para *S. densiflora* (Fig. 2.II d).

Spartina densiflora tiene un menor contenido de N (*S. densiflora* $x = 0,5 \%$; DS = 0,1; *S. alterniflora* $x = 1,2 \%$; DS = 0,1; $t_c = 11,9$; g.l.= 9,9; $p < 0,01$; Tabla 1.II), mayor contenido de C (*S. densiflora* $x = 42,8 \%$; DS = 0,7; *S. alterniflora* $x = 39,8 \%$, DS = 0,6; $t_c = -7,5$; g.l. = 9,6; $p < 0,01$; Tabla 1.II) y por lo tanto mayor relación C/N (*S. densiflora* $x = 95,6$; DS = 23,4; *S. alterniflora* $x = 33,4$; DS = 2,88; $t_c = -6,5$; g.l = 5,1; $p < 0,01$; Tabla 1.II) que *S. alterniflora*. Además, el contenido de lignocelulosa de *S.*

densiflora fue mayor que el de *S. alterniflora* (*S. densiflora* $x = 71,61$; $DS = 3,61$; *S. alterniflora* $x = 59,85$; $SD = 1,92$; $t_c = -9,07$, g.l. = 13.71; $p < 0,01$; Tabla 1.II).

3.3. Exportación de macrodetritos

3.3.1. Exportación de macrodetritos por mareas

Para las diez fechas en que hubo movimiento de detritos, los resultados del ANOVA mostraron interacción entre factores (“día” x “zonas”) en el transporte de detritos (datos transformados a su $\ln(x + 1)$); interacción: $F_{9, 180} = 4,83$; $p < 0,001$). El test *a posteriori* SNK para la interacción mostró que en cinco de las diez fechas (1, 3, 4, 6 y 7) *S. alterniflora* exportó más detritos que *S. densiflora*. No hubo diferencia en la exportación de detritos entre las dos especies para las otras cinco fechas (Fig. 3.II).

3.3.2. Macrodetritos superficiales y enterrados en el sedimento

El sedimento de *Spartina densiflora* tiene en promedio diez veces más macrodetritos superficiales ($x = 3,87$ g por parcela, $SD = 3,33$) que en la zona de *S. alterniflora* ($x = 0,33$ g por parcela, $SD = 0,24$; $t_c = -3,34$; g.l. = 9,09; $p < 0,05$; Fig. 4.II a). Por su parte el sedimento de *S. alterniflora* tiene en promedio veinte veces más contenido de macrodetritos enterrados ($x = 19$ g por parcela, $SD = 5,48$) que en la zona de *S. densiflora* ($x = 0,76$ g por parcela, $DS = 0,92$; $t_c = 13,65$; g.l. = 18; $p < 0,05$; Fig. 4.II b).

3.3.3. Descomposición de macrodetritos

El porcentaje de la biomasa de macrodetritos que quedó al final del periodo de muestreo (410 días) fue: D (densi) 63,29 % ($SD = 8,27$), D (alterni) 44,71 % ($SD = 8,42$), A (densi) 41,72 % ($SD = 10,61$), A (alterni) 28,01 % ($SD = 14,12$; Fig. 6.II). Las

tasas de descomposición k (día^{-1}) fueron para D (densi) $0.0011 < D$ (alterni) $0,002 < A$ (densi) $0.0022 < A$ (alterni) 0.0036 . Por lo tanto A (alterni) se descompone más de tres veces más rápido que D (densi). Las pruebas de paralelismo para el parámetro k mostraron diferencias entre las zonas y las especies vegetales en todos los casos, a excepción de los tratamientos D (alterni) y A (densi) ($F_{1, 148} = 0,39$; $p > 0,05$). La comparación de las tasas de descomposición entre la calidad de los macrodetritos (*i.e.* entre las diferentes especies pero en la misma zona) resultó en D (alterni) superior a D (densi) ($F_{1,148} = 18,76$; $p < 0,001$) y A (alterni) mayor que A (densi) ($F_{1,148} = 10,75$; $p < 0,001$). Diferencias en las tasas de descomposición fueron encontradas también entre zonas: A (alterni) fue mayor que D (alterni) ($F_{1, 148} = 15,25$; $p < 0,001$) y A (densi) fue mayor que D (densi) ($F_{1,148} = 20,74$; $p < 0,001$). Además A (alterni) fue mayor que D (densi) ($F_{1,148} = 44,76$; $p < 0,001$). Así para todos los casos los macrodetritos de *S. alterniflora* se descomponen más rápido que los de *S. densiflora*, y en las zonas de *S. alterniflora* todos los macrodetritos se descomponen más rápido que en las de *S. densiflora* (Fig. 5.II.).

4. Discusión

Los resultados mostraron que en la zona de *S. alterniflora* la marea permanece durante más tiempo y tiene mayor altura, hay más cuevas de cangrejo, menores valores de penetrabilidad y torsimetría que en la zona de *S. densiflora*. *Spartina alterniflora* tiene menor producción de detritos que *S. densiflora* pero presenta mayores tasas instantáneas diarias de desaparición de material muerto (r_i). La descomposición aérea de la necromasa en pie fue mayor para *S. alterniflora*. El porcentaje de contenido de N fue mayor para *S. alterniflora* mientras que el C y la relación C/N fue mayor para *S. densiflora*. *S. alterniflora* tiene más chances de exportar detritos que *S. densiflora*. Más aún, hubo mayor cantidad de detritos enterrados en la zona de *S. alterniflora* mientras

que hubo más detritos superficiales en la zona de *S. densiflora*. En la zona de *S. alterniflora* y los detritos de *S. alterniflora* presentan mayores tasas de descomposición que la zona y los detritos de *S. densiflora*.

No se encontraron diferencias en la producción anual de detritos por unidad de superficie entre las dos especies de plantas al tener en cuenta la cobertura real de la especie en la marisma; pero sí se encontraron diferencias para unidades de superficie totalmente cubiertas por ambas especies, teniendo *S. densiflora* mayor producción de detritos que *S. alterniflora*. Por su parte, *S. alterniflora* tiene tasas instantáneas de desaparición diaria de material muerto más altas que *S. densiflora*. Estos valores mayores para *S. alterniflora* pueden deberse al hecho de que sus tallos muertos en pie están sometidos a períodos de inundación más largos, lo que en parte podría contribuir a una mayor ruptura mecánica de la necromasa, y además acelerar su tasa de descomposición aérea (ver Alongi 1998, Pfauder y Zimmer 2005). Por otro lado, varios estudios han demostrado la existencia de grandes diferencias no sistemáticas en la producción de detritos entre las zonas alta y baja de la marisma. Por ejemplo, en la bahía del monte Saint-Michel, la zona baja de la marisma producen menos detritos que las medias y altas (Bouchard y Lefreuve 2000). En una marisma costera de Georgia, un morfotipo alto de *S. alterniflora* propia de la zona de marisma más baja tiene una producción de detritos de $2.374,8 \text{ g.m}^{-2} \text{ año}^{-1}$, mientras que un morfotipo enano de *S. alterniflora* y *Juncus roemerianus* de la zona alta de la marisma produjo $1.363,2 \text{ g.m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ y $2260,8 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$, respectivamente (Reimold et al. 1975). Por lo tanto, no se pueden plantear tendencias generales a nivel global en la producción de detritos en las zonas alta y baja de la marisma. Por el contrario, cada marisma debe ser evaluada independientemente, teniendo en cuenta la estructura de su comunidad vegetal y la influencia de las mareas a las que están sometidas cada especie de planta.

Además de las diferencias en la producción de detritos entre las zonas alta y baja de las marismas, los detritos de ambas zonas pueden mostrar diferencias en calidad

(Valiela et al. 1985). De hecho, los resultados indican que la zona alta de la marisma (*i.e. S. densiflora*) y baja (*i.e. S. alterniflora*) difieren en este aspecto; las últimas tienen mejor calidad de detritos que las primeras. La calidad de detritos es uno de los factores que determina la tasa de descomposición (ej. Valiela et al. 1984, Melillo et al. 1982, Cebrián 2004, Simões et al. 2011). Los resultados indican que los macrodetritos de *S. densiflora* son más resistentes a la descomposición que los de *S. alterniflora*. Resultados similares se han encontrado para las tasas de descomposición de las mismas especies en la Laguna de los Patos, Brasil (Hickenbick et al. 2004). Mientras que tasas de descomposición lenta de los macrodetritos de *Spartina sp.* puede aumentar la acumulación, la formación de suelo (Menéndez y Sanmartí 2007), y pueden estar relacionadas con una mayor retención de nutrientes (Simões et al. 2011), las tasas de descomposición más rápidas aceleran el ciclo de los nutrientes, haciéndolos más disponibles para las tramas tróficas (Cebrián 2004). Las tasas de descomposición tienen como uno de sus resultados finales MOD (Moore et al. 2004). Se ha sugerido que la MOD es más aprovechable por los peces e invertebrados (Mann 1988), y que los detritos con más contenido de N y menor contenido de fibra son transformados en forma más eficiente en tejidos animales (Hladyz et al. 2009, Tenore 1977, 1981) y preferido por los detritívoros (Valiela et al. 1984). En este contexto, *S. alterniflora* estaría generando detritos más aprovechables que *S. densiflora*. Por lo tanto, la calidad de los detritos y la forma en que son exportados de la marisma (MOD, MOP o en distintas etapas de la descomposición de macrodetritos) son factores importantes para determinar cuán aprovechable y disponible es un detrito para las cadenas tróficas en las aguas de los estuarios y en las mismas marismas.

Junto con la calidad de los detritos, otro factor importante para las tasas de descomposición son los períodos de inundación (ej. Alongi 1998, Menéndez y Sanmartí 2007, Pfauder y Zimmer 2005). Un trabajo previo ha demostrado que los macrodetritos de especies de la zona alta de la marisma se descomponen más rápidamente en la zona

baja de la marisma que en su propia zona debido a los mayores tiempos de inundación (ej. *Atriplex portulacoides*, Bouchard et al 1998; *Spartina patens*, Frasco y Good 1982; *S. alterniflora*, Kirby y Gosselink 1976). En este sentido, los resultados muestran que los macrodetritos de ambas especies se descomponen casi dos veces más rápido en la zona de *S. alterniflora* que en la zona de *S. densiflora*. Así, los macrodetritos de *S. alterniflora* al descomponerse más rápidamente tienen más posibilidades de ser exportados en forma de detritos más aprovechables (Moore et al. 2004). Esto se debe en primer lugar por la calidad de los macrodetritos (Mann 1988) y en segundo lugar porque está más expuesta a las mareas, lo que aumenta sus tasas de descomposición (ej. Pfauder y Zimmer 2005, Taylor y Allanson 1995).

La disponibilidad de los detritos originarios de marismas para los diferentes compartimentos de las tramas tróficas costeras, depende principalmente de su capacidad de descomposición por los microorganismos bentónicos (ej. Enríquez et al. 1993, Lillebø et al. 1999) y de su capacidad de ser transportados por las mareas (ej. Bouchard y Lefreuve 2000, Taylor y Allanson 1995). Los resultados muestran que las tasas de exportación de macrodetritos por las mareas de *S. alterniflora* son el doble que la de *S. densiflora*, con una relación positiva entre la exposición respecto de las mareas y las tasas de exportación. Para otras marismas del mundo patrones similares de exposición respecto de las mareas y tasas de exportación fueron encontrados (*i.e.* posición inferior respecto de las mareas con tasas de descomposición superiores), a pesar de que la estructura de la comunidad vegetal es diferente (ej. bahía de Fundy, Canadá, Cranford et al. 1989, Bahía del Mont Saint-Michel, (Francia), Bouchard y Lefeuvre 2000, Estuario Kariega, Sudáfrica, Taylor y Allanson 1995).

Aunque estos resultados indican que *S. alterniflora* tiene más posibilidades de exportación de macrodetritos que *S. densiflora*, debido a su mayor exposición a las mareas, los macrodetritos de *S. alterniflora* parecen estar sometidos a un mayor atrapamiento que los de *S. densiflora*. En algunas marismas sólo el 1 % del total de

la PPN es exportada por mareas, mientras que el resto se mantiene y se descompone en la marisma (Dame 1982, Caçador et al. 2004, Gordon et al. 1985). Así, la gran cantidad de macrodetritos encontradas en la zona de *S. alterniflora* no es sorprendente, teniendo en cuenta que el entrapamiento de macrodetritos es muy común en las marismas. Lo que sorprende es la relación entre los macrodetritos atrapados en la zona baja y alta de la marisma, ya que se encontró que los macrodetritos atrapados en la zona baja de la marisma son más de 20 veces mayores que en la zona alta de la marisma. Estudios previos han demostrado que en la zona baja de las marismas hay menos entrapamiento de detritos, debido a que las mareas las lavan. Por ejemplo, en la zona baja de las marismas de la bahía de Mont Saint-Michel, sólo el 11 % de los macrodetritos permanecen en los sedimentos, mientras que en la zona alta de la marisma alrededor del 92 % quedan allí (Bouchard y Lefeuvre 2000). Del mismo modo, en el Estuario de Kariega, Sudafrica, en la zona alta de la marisma sólo el 6 % del PPN de macrófitas se exporta, lo que sugiere que una gran proporción de ellas se consume a través de procesos respiratorios o entierro (Taylor y Allanson 1995). En esta marisma la gran diferencia entre los macrodetritos enterrados en la zona alta y baja de las marismas puede deberse al hecho de que en la zona baja de las marismas hay mayor densidad de cuevas de cangrejo lo cual favorece el entrapamiento de macrodetritos (Botto et al. 2006), pero esto podría ser también debido a las condiciones físicas de los sedimentos, tales como la dureza y la penetrabilidad, que son más adecuados para el entrapamiento. Además en las zonas de *S. densiflora* los valores de macrodetritos enterrados fueron sorprendentemente bajos, y se encuentran principalmente acumulados superficialmente sobre el sedimento. Por lo tanto, a pesar de que los macrodetritos de *S. alterniflora* pueden ser transportados más activamente por las mareas, es probable que estén menos disponibles para la exportación, debido principalmente a la actividad de bioturbación y condiciones de sedimentación que parecen favorecer su entrapamiento.

En conclusión, ambas especies en condiciones de cobertura real para la marisma estudiada producen la misma cantidad anual de detritos. Sin embargo, los macrodetritos de *S. alterniflora* tienen más obstáculos para llegar a las aguas costeras, en primer lugar porque en esta zona se entran más, y en segundo lugar, porque los macrodetritos de *S. alterniflora* enterrados tienen mayores tasas de descomposición. Aunque estos dos factores disminuyen las posibilidades de exportación de macrodetritos de *S. alterniflora* como tal, pueden mejorar las posibilidades de contribución de *S. alterniflora* como detritos más aprovechables para las tramas tróficas del estuario a medida que son progresivamente degradados. Aunque los resultados de exportación de macrodetritos por las mareas muestran una mayor exportación de éstos en la zonas de *S. alterniflora*, en la zona de *S. densiflora* la falta de macrodetritos enterrados, junto con una menor densidad de cuevas de cangrejos y características de los sedimentos, sugieren que la producción anual de detritos de *S. densiflora* es probablemente transportada de igual forma, pero sólo durante situaciones esporádicas de marea alta; y tal exportación es probable por ser en forma de macrodetritos menos degradados y/o procesados (Fig. 6.II.). Teniendo en cuenta la diferencia potencial en la calidad y la forma de liberación de materia orgánica de las dos especies, y el dominio de una de las dos en cada uno de las marismas del ASO, se podría inferir que las marismas dominadas por *S. alterniflora* contribuyen con más detritos aprovechables para las tramas tróficas que las marismas dominadas por *S. densiflora*. Por otra parte, los resultados también muestran que, incluso dentro de la misma región biogeográfica, la composición de la comunidad vegetal costera determina la calidad y cuan aprovechables son los detritos exportados. Por lo tanto, las marismas que pertenecen a un mismo grupo geográfico y que incluso conviven en gran proximidad, en función de su comunidad vegetal dominante, podría tener diferentes funciones ecosistémicas.

5. Tablas y Figuras

Tabla 1.II. Comparación en el contenido de C, N, relación C/N (n = 5) y lignocelulosa de *S. alterniflora* y *S. densiflora* (n = 10).

	<i>Spartina alterniflora</i>	<i>Spartina densiflora</i>	p
N	1,2%	0,5%	p< 0,01
C	39,8%	42,8%	p< 0,01
C/N	33,4	95,6	p< 0,01
Lignocelulosa	59,85	71,61	p< 0,01

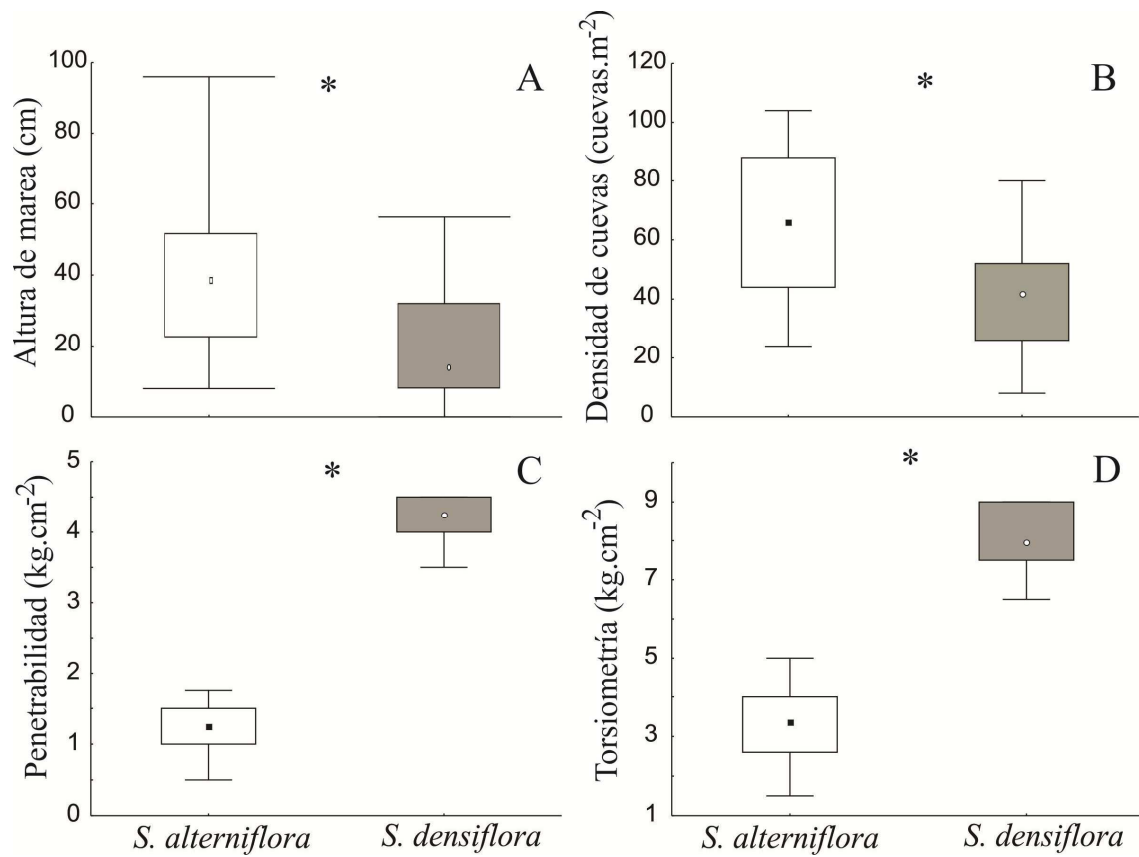


Figura 1.II. Características de la zona de marismas ocupada por *Spartina alterniflora* (cajas vacías) y por *Spartina densiflora* (cajas grises; n = 13). A) Altura de la marea en cm, B) Densidad de cuevas de cangrejo m⁻² (n = 10), C) Valores de penetrabilidad del sedimento en kg cm⁻² (n = 10), D) Valores de torsiometría del sedimento en kg cm⁻² (n = 10). De aquí en más las líneas verticales de las cajas representan el 0,01 y 0,99 percentiles, los límites de las cajas 0,25 y 0,75 percentiles, y los símbolos dentro de las cajas son la mediana. Los asteriscos indican diferencias significativas (p < 0.05).

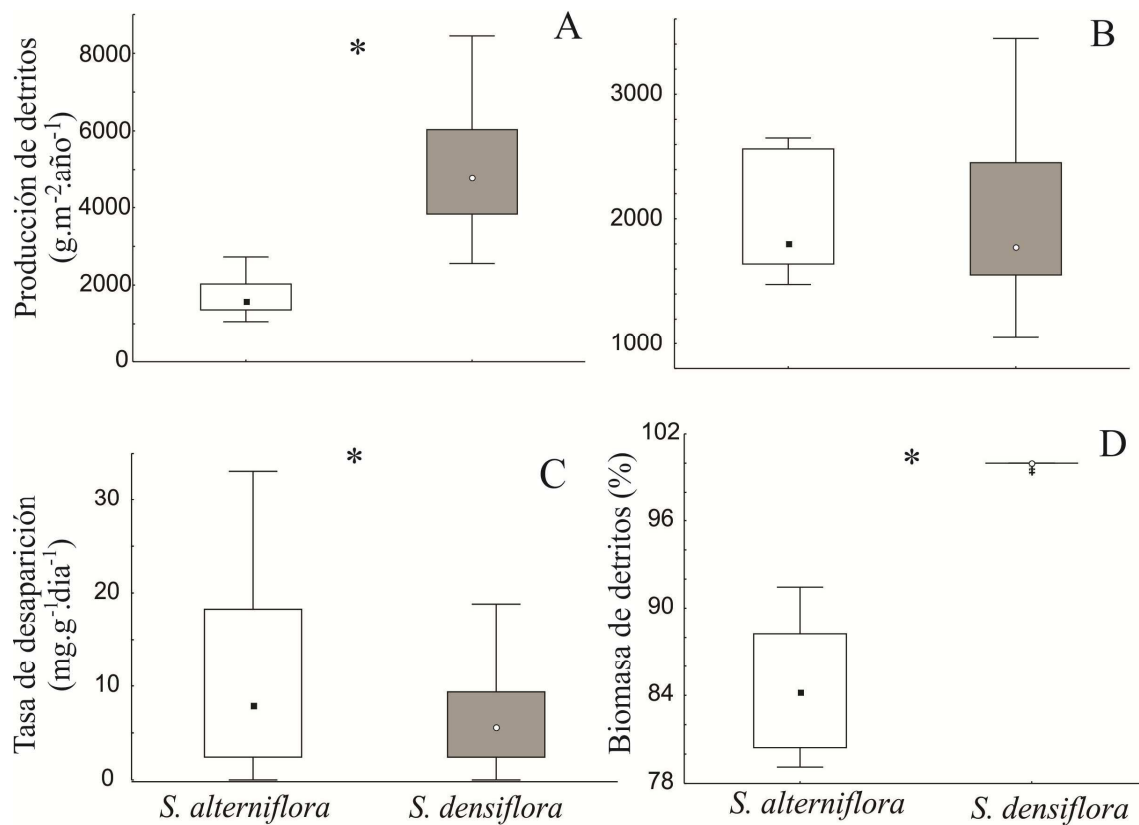


Figura 2.II. Dinámica de los detritos para *Spartina alterniflora* (cajas vacías) y *Spartina densiflora* (cajas negras). A) Producción de detrito en $\text{g m}^{-2} \text{año}^{-1}$ donde m^{-2} de superficie ocupada completamente por la especie (n = 10), B) Producción de detrito en $\text{g m}^{-2} \text{año}^{-1}$ donde m^{-2} de cobertura real en la marisma (n = 10), C) Tasa instantánea de desaparición de material muerto en $\text{mg g}^{-1} \text{día}^{-1}$ (n = 10), D) Porcentaje de detrito que permanece luego de la descomposición aérea durante Noviembre 2007- Enero 2008 (n = 10). Los asteriscos indican diferencias significativas ($p < 0.05$).

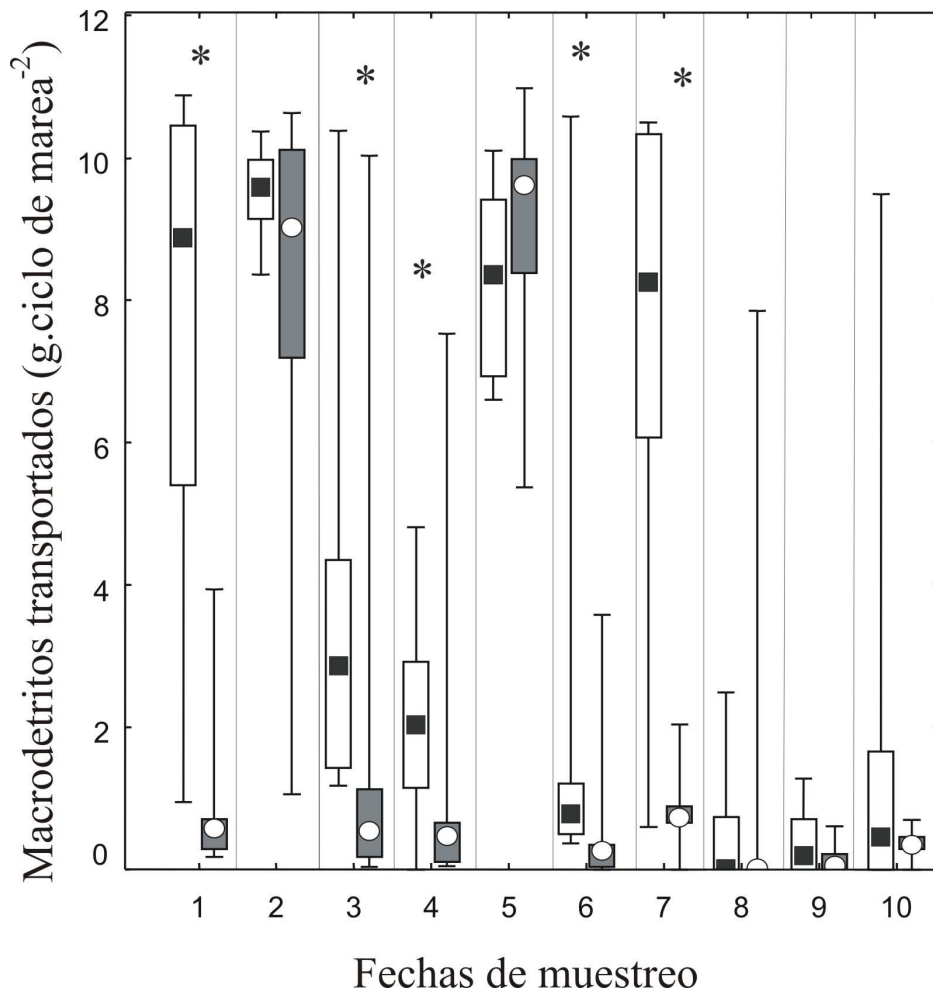


Figura 3.II. Macrodetritos transportados (gr de detritos secos * ciclo de marea⁻²) para *Spartina alterniflora* (cajas vacías) y *Spartina densiflora* (cajas grises). En diez fechas (n = 10) desde octubre 2007 a agostos 2008. Las diferencias significativas entre especies para cada fecha de muestreo son indicadas con un asterisco (p < 0.05).

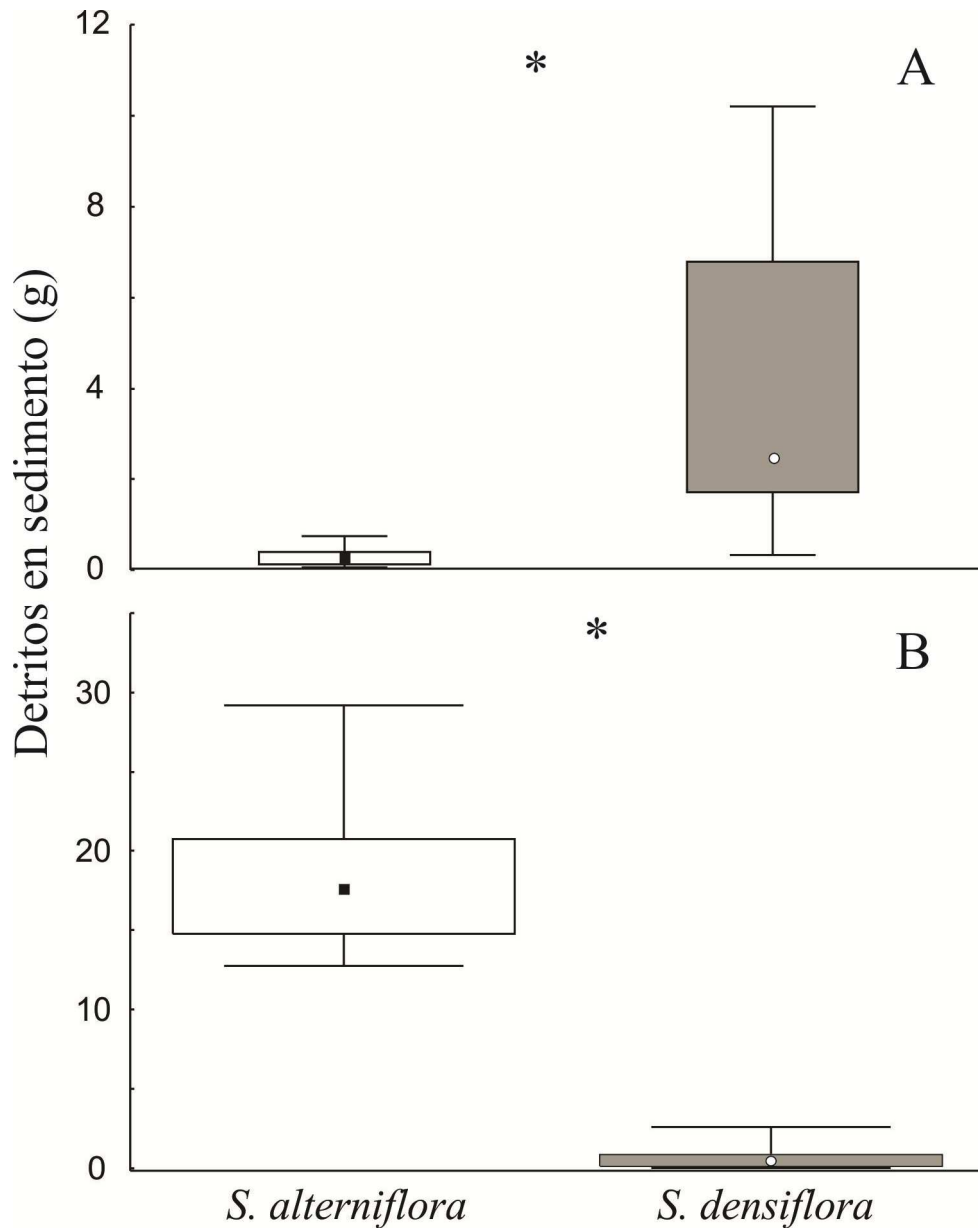


Figura 4.II. Contenido de gramos de detritos en sedimento para *Spartina alterniflora* y *Spartina densiflora*. A) Superficiales (n = 10), B) Enterrados (n = 10). Los asteriscos indican diferencias significativas ($p < 0.05$).

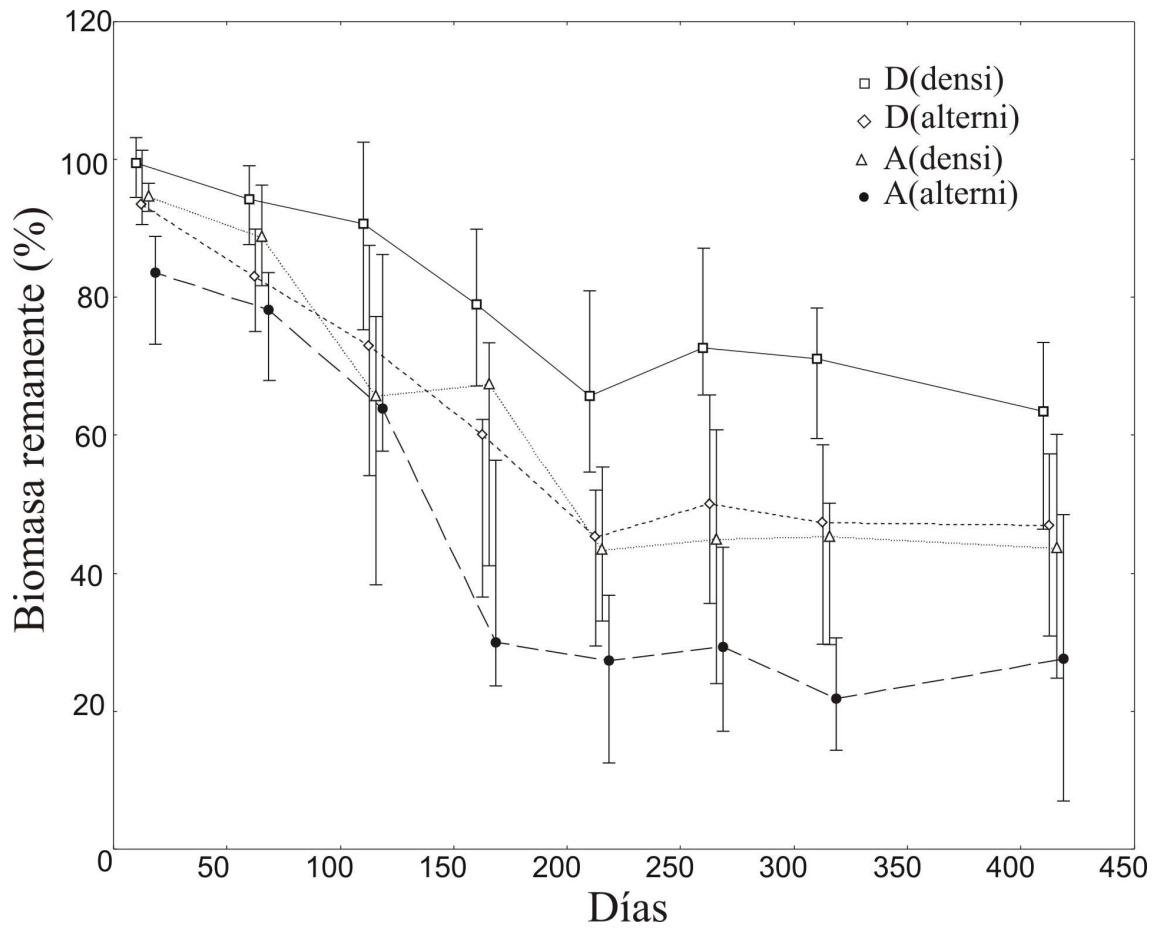
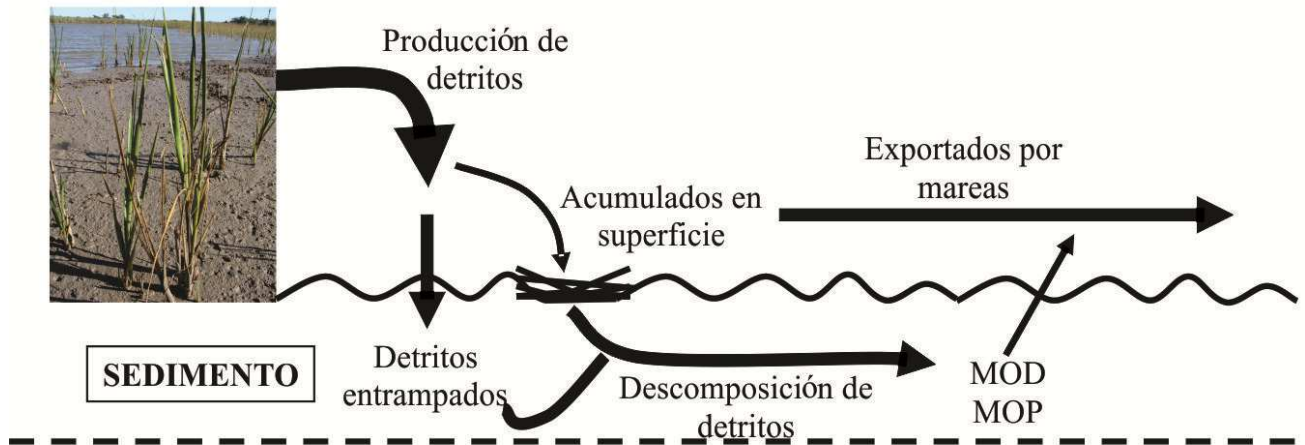


Figura 5.II. Porcentaje de biomasa de *Spartina alterniflora* y *Spartina densiflora* que permaneció en las bolsitas de descomposición luego de 410 días. D(densi): detritos de *Spartina densiflora* en la zona de *S. densiflora*; D(alterni): detritos de *Spartina alterniflora* en la zona de *S. densiflora*; A(densi): detritos de *Spartina densiflora* en la zona de *S. alterniflora*; A(alterni): detritos de *Spartina alterniflora* en la zona de *S. alterniflora* (n = 10).

Spartina alterniflora



Spartina densiflora

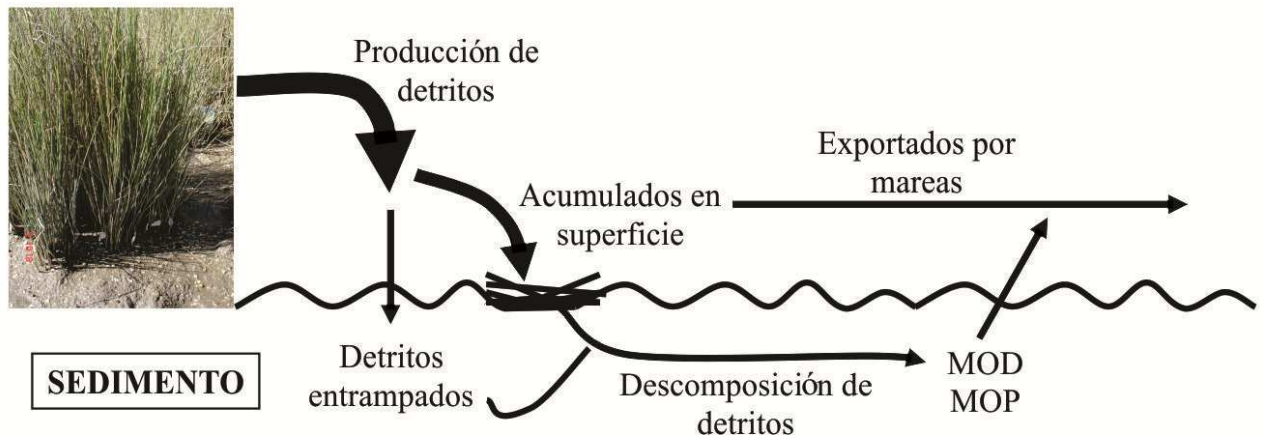


Figura 6.II. Diagrama de flujo comparando la ruta que siguen los macrodetritos de *S. alterniflora* y *S. densiflora* desde el momento en que se producen hasta que son exportados por las mareas. El grosor de las flechas indica la intensidad de los procesos por unidad de superficie de la marisma. Las siglas MOD se refieren a materia orgánica disuelta y MOP materia orgánica particulada.

CAPITULO III

Patrones geográficos de biomasa aérea de las especies dominantes de *Spartina* y su relación con las variables abióticas en el Atlántico Sud-Occidental



1. Introducción

Las comunidades están moduladas por complejas combinaciones de variables bióticas y abióticas (Callaway y Walker 1997, Bruno et al. 2003). Según la teoría del nicho, el nicho de una especie está definido como el conjunto de variables ambientales requeridas por una especie para que su población persista en el tiempo (ej. Hutchinson 1957, Leibold y Geddes 2005). El nicho fundamental es cuando se tiene en cuenta sólo las variables abióticas mientras que el nicho realizado es cuando se incorporan las interacciones con otros organismos (ej. Hutchinson 1957, Leibold y Geddes 2005). Las interacciones con otros organismos pueden implicar que el nicho realizado sea menor que el fundamental (ej. por depredación, herbivoría, competencia; Chase y Leibold 2001) o mayor (ej. por facilitación, interacciones positivas, mutualismo, ingeniería ecosistémica; Bruno et al. 2003). A su vez el nicho realizado puede variar según el escenario de condiciones abióticas que modulan las interacciones bióticas (Bertness y Callaway 1994). Por lo tanto, las condiciones bióticas como las abióticas son muy importantes a la hora de modular el desempeño de un organismo.

En lo que respecta a las especies de la marisma del Atlántico Sudoccidental (ASO) en el Capítulo I se ve como bajo mismas condiciones climáticas (*i.e.* misma marisma) la productividad primaria de *Spartina densiflora* es mayor que la de *S. alterniflora* y cómo este patrón podría estar relacionada a una serie de interacciones bióticas que favorecen a la primera especie sobre la segunda (Capítulo I). A su vez se sabe que la intensidad de las interacciones bióticas de estas marismas varía según las condiciones abióticas (Daleo et al. 2008, 2009). Por ejemplo hay evidencias que ante condiciones de sedimento fino, poco drenado y oxigenado el efecto positivo de la bioturbación (que favorece el drenaje y aireación del sedimento) por el cangrejo *Neohelice granulata* sobre la biomasa viva, necromasa y biomasa total supera el efecto negativo de la herbivoría de este mismo organismo, y como ante sedimentos de grano más grueso y por lo tanto más aireados, el efecto negativo de la herbivoría sobre la biomasa supera al

efecto positivo de la bioturbación de este organismo (Daleo et al. 2009). Otro ejemplo es que al retirarle la asociación micorriza-planta a *S. densiflora* tiene un efecto negativo sobre la biomasa de la especie pero al agregarle nutrientes el efecto de quitarle la asociación micorriza-planta pasa a ser positivo (Daleo et al. 2008). Teniendo en cuenta que las marismas del ASO presentan características físicas muy distintas, como por ejemplo temperatura, precipitación, salinidad, amplitud mareal (Isacch et al. 2006) y sedimento (Daleo e Iribarne 2009), la magnitud y dirección de las interacciones bióticas se pueden ver modificadas, así como también el efecto que estas tienen sobre la biomasa.

Las variables abióticas también tienen importantes efectos sobre la biomasa. De hecho durante mucho tiempo los efectos *bottom-up* (*i.e.* controlado por nutrientes y/o factores físicos) fueron considerados los más importantes en la modulación de la biomasa (ej. Valiela et al. 1976, Mendelssohn y Morris 2000). Para las especies de marisma se ha comprobado que características del sedimento como los niveles de anoxia, anegamiento, drenaje, y contenido de nutrientes (Mendelssohn y Morris 2000) así como también la amplitud mareal (Steever et al. 1976), latitud (ej. Turner 1976, Kirwan et al. 2009) y salinidad (ej. Zedler 1983, Adam 1990, Mendelssohn y Morris 2000) pueden afectar los niveles de productividad y biomasa aérea. Las últimas tres variables abióticas son de particular importancia en los estudios a escalas regionales (Mendelssohn y Morris 2000). A su vez, algunas especies de plantas son más sensibles que otras a estos factores abióticos (ej. Gleason y Zieman 1981, Charles y Dukes 2009). De hecho las marismas del ASO dominadas por *S. alterniflora* (*i.e.* más hectáreas ocupada por esta especie) se encuentran en zonas euhalinas mientras que las dominada por *S. densiflora* se encuentran en zonas salobres (Isacch et al. 2006). Por lo tanto se hipotetiza que en las marismas dominadas por una especie, debido a que se dan las combinaciones abióticas para su mejor colonización y expansión se espera a su vez encontrar mayor biomasa por unidad de superficie de esta especie.

En este contexto el objetivo general del presente capítulo es caracterizar y comparar los patrones de biomasa aérea de *S. densiflora* y *S. alterniflora* de seis marismas del ASO con distintas características abióticas y patrones de dominancia de las dos especies. Para ello se propone: 1) comparar las dos especies dentro de una misma marisma y entre las seis marismas 2) comparar el ensamble de especies (*i.e.* biomasa aérea las dos especies juntas) de las seis marismas, 3) evaluar qué variable abiótica o combinación de variables abióticas (latitud, amplitud mareal y salinidad) explica mejor el patrón de biomasa en pie de las marismas estudiadas y 4) evaluar la relación de las variables abióticas con cada una de las dos especies de *Spartina* de forma independiente.

2. Materiales y Métodos

Debido a que se realizaron varios análisis estadísticos para responder las distintas preguntas de este trabajo y con el objetivo de facilitar la lectura de este capítulo se realizó una tabla con todos los análisis estadísticos, sus factores y las secciones de materiales y métodos y resultados donde se desarrolla cada uno de ellos (Tabla 1.I.).

2.1. Sitio de estudio

El estudio se llevó a cabo en seis de las marismas más importantes del ASO: El Salado (SAL), San Clemente (SC), Bahía Blanca (BB), San Blas (40° 19'S; SB), Desembocadura Río Negro (CON) y Bahía San Antonio (SAO) (Tabla 2.I.). Estas marismas presentan las dos especies de *Spartina*. SAL, SC y CON están dominadas por *S. densiflora* mientras que BB, SB y SAO están dominadas por *S. alterniflora*.

2.2. Patrones de biomasa aérea de *Spartina densiflora* y *S. alterniflora*

Para poder caracterizar los patrones de biomasa, la biomasa aérea de diez cuadrados elegidos al azar de 25 x 25 cm fue completamente podada en cada una de las seis marismas y para cada una de las dos especies (zona media de *S. alterniflora* y *S. densiflora*). Al igual que en los Capítulos I y II las muestras fueron tomadas en una línea paralela a la costa, ubicada aproximadamente a la mitad de la zona habitada por *S. alterniflora* y a la mitad de la zona habitada por *S. densiflora* (Fig. 1.I.). Este mismo procedimiento se repitió cuatro veces durante el período de Julio de 2008 a Junio de 2009. La primera fecha de muestreo fue realizada en invierno, la segunda en primavera, la tercera en verano y la cuarta en otoño. La biomasa podada fue guardada en bolsas de plástico y llevada al laboratorio. Una vez allí fue clasificada en biomasa viva y necromasa y secada a 70 °C hasta peso constante, y luego pesada (0,1 g de precisión). Se consideró biomasa viva a los tallos completamente verdes o más del 50% verdes y necromasa a los tallos completamente secos o más del 50 % secos. La biomasa total se obtuvo a partir de la suma de los pesos (g) de la biomasa viva y necromasa. La hipótesis nula que no existen diferencias en la biomasa aérea por unidad de superficie de la marismas fue evaluada por medio de un ANOVA de tres vías (Underwood 1997) con “especies de *Spartina*” (fijo, dos niveles), “marisma” (fijo y ortogonal, seis niveles) y “fecha de muestreo” (aleatorio, anidado dentro de “marisma”, cuatro niveles) como factores principales. La “fecha de muestreo” está anidada dentro del factor “marisma” porque las grandes distancias existentes entre las marismas generaron diferencias de entre dos semanas hasta un mes para una misma fecha de muestreo. Los datos obtenidos para este trabajo no son monotónicos al transformarlos para cumplir con los supuestos del ANOVA (*i.e.* normalidad y homocedasticidad). Teniendo en cuenta que el ANOVA con datos balanceados y muestras grandes (*i.e.* más de cinco tratamientos, con un número de réplicas mayor a seis) es robusto al incumplimiento de los supuestos

(Underwood 1997) y que la serie de datos satisface esas premisas, no se realizó ningún tipo de transformación. Igualmente para reducir la probabilidad de cometer un error tipo I consideramos las diferencias significativas si el $p < 0.005$ (Zar 1999, ver Antón et al. 2011 y Alberti et al. 2011 para enfoques similares). Un test SNK *a posteriori* se llevó a cabo para cada factor principal en caso de que no hubiera interacción, y uno para la interacción en caso de que hubiera interacción (Underwood 1997). Estos análisis se realizaron de forma independiente para la biomasa viva, necromasa y biomasa total (*i.e.* tres ANOVAS).

Cada una de las marismas evaluadas en el presente capítulo pertenece a distintos estuarios: SC y SAL pertenecen a la Bahía Samborombón, BB pertenece a Bahía Blanca, SB pertenece a Bahía Anegada, CON a Río Negro y SAO a Bahía San Antonio (Isacch et al. 2006). Estos estuarios presentan diferentes áreas totales. Es importante estimar la biomasa completa estuarial de cada una de las especies para ver cuánta biomasa hay disponible en cada estuario. Entonces con los datos obtenidos de biomasa total por unidad de superficie de marisma (*i.e.* biomasa viva más necromasa) en cada fecha y las hectáreas de cada estuario (Isacch et al. 2006) se calculó la biomasa completa estuarial de cada especie en la totalidad del estuario. Debido a que San Clemente y El Salado se encuentran en el mismo estuario (*i.e.* Bahía Samborombón) para calcular la biomasa completa estuarial se promediaron los valores de estas dos marismas. La hipótesis nula que no existen diferencias en la biomasa completa estuarial de los cinco estuarios se evaluó a través de un ANOVA de un factor “estuarios” (Underwood 1997) y las réplicas fueron las cuatro fechas. Un test *a posteriori* SNK (Underwood 1997) se llevó a cabo para ver las diferencias para el factor principal “estuarios”. Se llevó a cabo un análisis separado para *S. densiflora* y *S. alterniflora*. Los datos de *S. alterniflora* se transformaron a su logaritmo natural para obtener homocedasticidad de varianzas y así cumplir con este supuesto del ANOVA (Underwood 1997). Al transformar los datos de

S. densiflora no se logró cumplir con los supuestos, por lo tanto para reducir la probabilidad de cometer un error tipo I consideramos las diferencias significativas si el $p < 0.005$ (Zar 1999, ver Antón et al. 2011 y Alberti et al. 2011 para enfoques similares).

2.3. Biomasa aérea del ensamble de especies

Para poder evaluar si existen diferencias en la biomasa aérea del ensamble de especies de las seis marismas, con los datos de biomasa obtenidos a través del muestreo explicado en la sección 2.2., se testeó la hipótesis nula de que no existen diferencias para la biomasa aérea del ensamble de especies de las seis marismas (*i.e.* *S. alterniflora* y *S. densiflora* juntas) y las cuatro fechas de muestreo a través de un PERMANOVA (Anderson 2001) que es un análisis multivariado, semiparamétrico equivalente al ANOVA pero que se utiliza para datos multivariados (ej. en nuestro caso la biomasa de *S. alterniflora* y *S. densiflora*). Los factores principales son “marisma” (factor fijo, seis niveles) y “fechas de muestreo” anidado en “marismas” (factor aleatorio, cuatro niveles), con un número de diez réplicas. Este análisis fue realizado separadamente para biomasa aérea viva, necromasa y total (*i.e.* tres PERMANOVAS). Comparaciones *a posteriori* de entre pares (Anderson et al. 2008) se llevaron a cabo para cada factor principal en caso de que no hubiera interacción, y para la interacción en caso de que hubiera interacción.

Para poder visualizar la similitud entre marismas en cuanto a la biomasa del ensamble de especies se llevó a cabo clusters (Primer 6, Clarke y Gorley 2008) para el promedio de las cuatro fechas de muestreo de cada marisma. Se realizaron clusters separados para biomasa viva, necromasa y total.

2.4. Relación entre los factores abióticos y la biomasa aérea del ensamble de especies para las seis marismas

Para evaluar qué variable abiótica (*i.e.* salinidad, latitud, y amplitud mareal) o qué combinación de las mismas se correlacionan mejor al patrón de biomasa en pie del ensamble de especies, se calcularon dos matrices de similitud. Para la biomasa aérea de las dos especies juntas (*i.e.* ensamble de especies) se utilizaron distancias de disimilitud de Bray- Curtis para los datos sin ningún tipo de transformación, y para las variables abióticas se utilizaron distancias Euclidianas normalizadas (Clarke y Warwick 2001). Estas son las distancias que se deben usar para variables bióticas en el primer caso y variables abióticas en el segundo debido a las distintas escalas de las mediciones en las variables abióticas (Clarke y Warwick 2001). La correlación entre estas matrices fueron medidas usando el software BIOENV (PRIMER 6 software) a través de los coeficientes de correlación del rango de Spearman. Este análisis fue llevado a cabo independientemente para la biomasa viva, necromasa y biomasa total. Los datos de biomasa utilizados en esta sección son los mismos que se obtuvieron en la sección 2.2. Las variables abióticas latitud y amplitud mareal se obtuvieron de Isacch et al. 2006. Para la variable abiótica salinidad se sacaron durante la creciente en 10 fechas distintas muestras de agua para las seis marismas. La salinidad se midió con un refractometro.

2.5. Relación entre los factores abióticos y cada una de las dos especies de Spartina por separado

Debido a que la biomasa de cada especie puede estar modulada de distinto modo por las variables abióticas se llevó a cabo el mismo análisis de BIOENV explicado en la sección anterior (*i.e.* 2.4.) pero para la biomasa aérea de cada especie por separado. Este análisis se hizo separadamente para las dos especies y para la biomasa viva, necromasa

y biomasa total. Los datos de biomasa utilizados en esta sección son los mismos que se obtuvieron en la sección 2.2.

3. Resultados

3.1. Patrones de biomasa aérea de *Spartina densiflora* y *S. alterniflora*

Hay mayor biomasa viva por unidad de superficie de *S. densiflora* que *S. alterniflora* en SAL, SC y CON (Resultados del Anova: Tabla 3.III.; resultados del test a posteriori SNK: Tabla 4.III.) mientras que no se encontraron diferencias en biomasa para las dos especies en BB, SB y SAO. En lo que respecta a la comparación entre marismas *Spartina densiflora* tuvo más biomasa aérea en el SAL, mientras que para las otras cinco marismas no se encontraron diferencias (Resultados del Anova: Tabla 3.III.; resultados del test a posteriori SNK: Tabla 5.III.; Fig. 1.III.). En el caso de la biomasa por unidad de superficie de *S. alterniflora* no hubo diferencias entre las seis marismas (Resultados del Anova: Tabla 3.I; resultados del test a posteriori SNK: Tabla 5.III; Fig. 1.III.).

S. densiflora tiene más necromasa que *S. alterniflora* en todas las marismas (Resultados del Anova: Tabla 6.III.; resultados del test a posteriori SNK: Tabla 4.III.). Al comparar entre las distintas marismas no hubo diferencias en la cantidad de biomasa para las dos especies entre SAL, CON y SC, ni entre SC, BB y SAO, o entre BB, SAO y SB, pero los últimos tres mostraron diferencias con SAL y CON (Resultados del Anova: Tabla 6.III.; resultados del test a posteriori SNK: Tabla 5.III.). En cuanto a las fechas de muestreo no se encontraron diferencias en biomasa para invierno, verano y primavera. Primavera no mostró diferencias con otoño, sin embargo este último es distinto a invierno y verano (Fig. 2.III.)

Hay mayor biomasa aérea total para *S. densiflora* que *S. alterniflora* en SAL, SC y CON, y no hay diferencias para las dos especies en BB, SB y SAO (Resultados del

Anova: Tabla: 7.III.; resultados del test a posteriori SNK: Tabla 4.III.). *Spartina alterniflora* no mostró diferencias en biomasa para las seis marismas mientras que *Spartina densiflora* mostró más biomasa en SAL seguido por SC y CON, (sin diferencias entre ellos dos), y seguidos por BB, SB y SAO, (sin diferencias entre ellos tres; Resultados del Anova: Tabla 7.III.; resultados del test a posteriori SNK: Tabla 5.III.; Fig. 3.III.).

Para la biomasa completa estuarial de *S. alterniflora* se encontró que existen diferencias entre los cinco estuarios ($F_{4, 15} = 130,01$; $p < 0,05$). El test SNK *a posteriori* para el factor “estuario” encontró mayor cantidad de biomasa completa estuarial en los estuarios donde se localizan SAL + SC, BB, y SB, los tres con igual cantidad pero con mayor cantidad que SAO y este a su vez con mayor cantidad que CON. Para la biomasa completa estuarial de *S. densiflora* en cada estuario se encontró que existen diferencias ($F_{4, 15} = 55,55$; $p < 0,005$) habiendo igual cantidad en los estuarios donde se localizan SAO, BB, CON, SB pero todos estos con menor cantidad que SC + SAL (Fig. 4.III.)

3.2. Biomasa aérea del ensamble de especies

Para la biomasa aérea viva se encontraron diferencias para el factor “fechas de muestreo” anidado en “marismas” ($F_{18, 216} = 2,31$; $p < 0,05$) y también para el factor “marismas” ($F_{5, 216} = 6,94$; $p < 0,05$). Las comparaciones *a posteriori* de entre pares entre los niveles del factor “marismas” están en la Tabla 3.III. y entre los niveles del factor “fechas de muestreo” anidado en “marismas” están en la Tabla 4.III.

Para la necromasa aérea se encontraron diferencias para el factor “fechas de muestreo” anidado en “marismas” ($F_{18, 216} = 3,35$; $p < 0,05$) y para el factor “marismas” ($F_{5, 216} = 2,4$; $p < 0,05$). Las comparaciones *a posteriori* de entre pares entre los niveles del factor “marismas” están en la Tabla 3.III. y entre los niveles del factor “fechas de muestreo” anidado en “marismas” están en la Tabla 4.III.

Para la biomasa aérea total se encontraron diferencias para el factor “fechas de muestreo” anidado en “marismas” ($F_{18, 216} = 2,7$; $p < 0,05$) y también para el factor “marismas” ($F_{5, 216} = 5,99$; $p < 0,05$). Las comparaciones *a posteriori* de entre pares entre los niveles del factor “marismas” están en la Tabla 3.III. y entre los niveles del factor “fechas de muestreo” anidado en “marismas” están en la Tabla 4.III.

En los cluster tanto para biomasa viva, necromasa y biomasa total BB, SAO y SB forman un grupo mientras que SAL, SC, y CON forman otro (Fig. 5.III.). Dentro del primer grupo para las tres biomasa BB y SAO se encuentran más próximos entre sí mientras que SAL más alejado. Dentro del segundo grupo para la biomasa viva y total SC y CON se encuentran más próximos y SAL más alejado, mientras que para la necromasa SAL y CON se encuentran más próximos y SC más alejado.

3.3. Relación entre los factores abióticos y la biomasa aérea del ensamble de especies para las seis marismas

Las variables abióticas que estaban mejor correlacionadas con el patrón de biomasa aérea viva de las seis marismas fueron salinidad y latitud (correlación más alta y menor número de factores), mientras que para la necromasa y biomasa total fue salinidad sola (Tabla 5.III.).

3.4. Relación entre los factores abióticos y cada una de las dos especies de Spartina por separado

El patrón de biomasa aérea de *Spartina densiflora* es mejor explicado por las variables abióticas que *S. alterniflora* (Tabla 6.III.). La combinación de variables abióticas que mejor explica al patrón de biomasa de *S. densiflora* es para la biomasa viva salinidad y latitud, para la necromasa salinidad y amplitud mareal y para la

biomasa total salinidad sólo (Tabla 6.III.). El patrón de biomasa viva, necromasa y biomasa total de *S. alterniflora* es mejor explicado por la salinidad (Tabla 6.I.)

4. Discusión

La biomasa viva de *S. densiflora* tiene más biomasa por unidad de superficie en SAL que en todas las otras marismas, mientras que *S. alterniflora* tiene la misma cantidad de biomasa por unidad de superficie para todas las marismas. Para la necromasa de las dos especies SAL y CON tienen más biomasa por unidad de superficie que BB, SAO y SB, mientras que SC no tiene diferencias con SAL y CON ni con BB y SAO. La biomasa total por unidad de superficie de *S. alterniflora* no mostró diferencias para las seis marismas mientras que *S. densiflora* tiene mayor cantidad en SAL, SC y CON que en BB, SAO y SB que a su vez no mostraron diferencias entre ellas tres. Al comparar dentro de cada marisma *S. densiflora* tiene más biomasa aérea viva y total por unidad de superficie que *S. alterniflora* en SAL, SC y CON y sin diferencias en BB, SB y SAO. En relación a la necromasa por unidad de superficie *S. densiflora* tiene más cantidad que *S. alterniflora* en todas las marismas estudiadas. Para las fechas de muestreo sólo se encontraron diferencias para la necromasa por unidad de superficie en otoño con menor biomasa que invierno y verano. *S. alterniflora* en SB, SC + SAL, y BB tienen igual biomasa completa estuarial que SAO y esta última más que el CON. *S. densiflora* tiene igual biomasa completa estuarial en SAO, BB, CON y SB pero en SC + SAL tiene mayor. Cuando se evaluó la similitud de las marismas en relación a la biomasa aérea del ensamble de especies se encontró que en términos generales SAL tiende a ser similar a CON pero distinta a todas las otras marismas, que SC, CON y BB tienden a ser similares así como también BB, SB y SAO. Se encontraron diferencias entre las fechas de muestreo pero sin una tendencia general. La biomasa aérea del ensamble de especies de las seis marismas está mayormente explicada por la salinidad.

La biomasa aérea de *S. densiflora* está mejor explicada por las variables abióticas que *S. alterniflora*.

En relación a la hipótesis planteada en el presente capítulo, las marismas dominadas por *S. densiflora* efectivamente presentan mayor biomasa viva y total por unidad de superficie de esta especie con respecto a *S. alterniflora* dentro de la misma marisma y con respecto a *S. densiflora* de las marismas dominadas por *S. alterniflora*. Sin embargo para las marismas dominadas por *S. alterniflora* no se encontró mayor biomasa de esta especie por unidad de superficie con respecto a esta misma especie en las marismas dominadas por *S. densiflora* así como tampoco con respecto a *S. densiflora* dentro de la misma marisma. Por lo tanto en el caso de *S. alterniflora*, la colonización de zonas más amplias no implica mayor biomasa, como sí es el caso de *S. densiflora*. Esta diferencia de patrones entre las dos especies puede deberse a una combinación de razones. En primer lugar podría estar relacionado al hecho de que aquellas marismas donde domina *S. alterniflora* son las marismas con valores más altos de salinidad (Isacch et al. 2006), lo cual genera condiciones adversas para la productividad primaria (Mendelssohn y Morris 2000). En segundo lugar *S. densiflora* presenta más PPN que *S. alterniflora* (Capítulo I), lo cual podría explicar porque en zonas donde domina *S. alterniflora* y debería tener más biomasa por unidad de superficie, sólo llegan a igualarse las biomásas de las dos especies. Esto podría indicar que la dirección de las interacciones bióticas (a favor de *S. densiflora*, Capítulo I) se mantiene para las distintas marismas. A su vez, dos de las tres marismas en donde domina *S. alterniflora* (Isaach et al. 2006) presentan sedimentos gruesos con buen drenaje y aireados (Daleo e Iribarne 2009). En este tipo de sedimento los efectos negativos de la herbivoría del cangrejo *Neohelice granulata* superan los efectos positivos de la bioturbación de tal manera que estas marismas presentan una mayor supresión de la biomasa de *S. alterniflora* (Daleo e Iribarne 2009). Por lo tanto las

interacciones bióticas y abióticas estarían favoreciendo el desarrollo de la biomasa de *S. densiflora* sobre la de *S. alterniflora*.

En lo que respecta a la necromasa por unidad de superficie el patrón fue distinto. En todas las marismas, más allá de la dominancia, *S. densiflora* tiene más necromasa por unidad de superficie que *S. alterniflora*. Esto se puede explicar por tres factores. En primer lugar *S. densiflora* tiene mayor PPN que *S. alterniflora* (Capítulo I). Esto implica que *S. densiflora* produce más biomasa viva y que ésta se transforma en necromasa generando mayor acumulación de esta última. En segundo lugar, la necromasa acumulada de *S. densiflora* está menos influenciada por las mareas que la necromasa de *S. alterniflora* (Isacch et al. 2006, Capítulo II). Las marismas altas tienden a acumular necromasa porque las mareas alcanzan estas zonas con menos frecuencia y por lo tanto no remueven la necromasa con tanta frecuencia como en las marismas bajas (Turner 1976, Hopkinson et al. 1978). En tercer lugar las mareas aceleran la descomposición de la necromasa (Neckles y Neill 1994, Capítulo II). De hecho en el capítulo dos de esta tesis se demuestra que *S. densiflora* tiene menor descomposición aérea que *S. alterniflora* y un estudio de una marisma en el río Altamaha en la costa de Georgia (Estados Unidos) también sugiere una alta acumulación de necromasa de marisma debida a menor descomposición aérea (Schubauer y Hopkinson 1984). Muchos estudios han encontrado esta relación entre la necromasa y marismas bajas/altas (ej. Nieva et al. 2001, González Trilla et al. 2009, 2010). Además en el presente capítulo se encontró que la amplitud de las mareas es uno de los factores abióticos que mejor explica los patrones de necromasa en las marismas del ASO. Así, en el caso de la necromasa uno de los principales factores que la modula es la exposición de las mareas.

Como ya se dijo las marismas dominadas por *S. densiflora* tienen mayor biomasa viva, necromasa y biomasa total de esta especie por unidad de superficie con respecto a las otras marismas y con respecto a la otra especie. Por lo tanto una diferencia importante entre las marismas dominadas por esta especie y las dominadas por *S.*

alterniflora es que las primeras tienen más biomasa concentrada en la marisma alta (*i.e.* *S. densiflora*) mientras que las segundas tienen igual concentración de biomasa tanto en la marisma baja como en la alta. A nivel regional ya se ha observado en otros estudios cómo la biomasa de una misma especie puede variar según las marismas y las variables abióticas (ej. *S. alterniflora*: Turner 1976, Kirwan et al. 2009). Inclusive en marismas de la Bahía de Fundy (Canadá), *S. patens* tiene menor biomasa que *S. alterniflora* (Gordon et al. 1985, Connor y Chmura 2000) mientras que en una marisma en Maryland (Estados Unidos) *S. patens* tiene mayor biomasa que *S. alterniflora* (Elsey-Quirk et al. 2011), evidenciando cómo la relación en biomasa entre las marismas bajas y altas se puede modificar dependiendo de qué especie se encuentre más cercana a su nicho ideal. En las marismas del mar de Wadden (Holanda) hay más de tres veces mayor biomasa en la marisma baja que en la marisma alta (Bakker et al. 1993). Pero en las marismas de la costa Atlántica y Mar del Norte de Europa en cambio es mucho más constante la relación de biomasa entre la marisma baja y alta. En términos generales presentan baja densidad de vegetación en la marisma baja y vegetación mucho más densa en la marisma alta (Bouchard y Lefreuve 2000, Cattrijsse y Hampel 2006, Neves et al. 2007). Por lo tanto la relación de la biomasa entre marismas bajas y altas de las distintas regiones del mundo no es para nada constante y varía ampliamente dependiendo de las especies en cuestión y de los factores bióticos y abióticos que la están modulando. En este sentido es interesante haber encontrado un patrón tan marcado entre los dos tipos de marismas (*i.e.* aquellas dominadas por *S. alterniflora* y aquellas dominadas por *S. densiflora*) y sus marismas bajas y altas ya que nos permite hacer generalizaciones del comportamiento de los dos tipos de marisma en cuanto a los procesos que predominan en una y otra y así en cuanto a los procesos que predominan en las marismas dominadas por una u otra especie (ver Capítulo V).

En particular en las marismas del ASO (Isacch et al. 2006) y Norte América (Adam 1990; no así en Europa) las marismas bajas son frecuentemente inundadas por

las mareas mientras que las marismas altas no. Esto lleva a menores oportunidades de intercambio de materia orgánica entre las marismas altas y las aguas del estuario y por consiguiente a una mayor residencia de la biomasa y almacenamiento de carbono dentro de la marisma (Turner 1976, Taylor y Allanson 1995). Se ha sugerido entonces que los organismos de la marisma alta tienen mayor cantidad de biomasa disponible para ser usada. Esto significa que el destino final de ese carbono es ser liberado en forma de carbono gaseoso a la atmósfera a través de los procesos respiratorios de la infauna del sedimento y los cangrejos que allí habitan (Taylor y Allanson 1995). En las marismas bajas en cambio esa biomasa es exportada en forma de detritos a las redes tróficas del estuario (ej. Cranford et al. 1989, Valiela et al. 2000). Todas estas variables pueden resultar en importantes diferencias en cuanto a qué procesos predominan en las distintas marismas del ASO dominadas por una u otra especie, exacerbadas aún más por el hecho de que las marismas dominadas por *S. densiflora* tienen de hecho más biomasa. Sin embargo, a la hora de comparar entre marismas es de particular importancia tener en cuenta las biomásas totales de los estuarios. Por ejemplo si bien SC + SAL está dominada por *S. densiflora*, cuando se tienen en cuenta las hectáreas totales queda en evidencia que de hecho tiene igual biomasa de *S. alterniflora* que los estuarios en donde se localizan BB y SB (marismas dominadas por *S. alterniflora*). De esta forma la biomasa disponible para transcurrir por los distintos procesos es la misma para los tres estuarios donde se ubican estas marismas. Lo mismo sucede con SAO, SB, CON y BB que tienen la misma cantidad de biomasa completa estuarial de *S. densiflora* exceptuando SC + SAL que presentan mayor biomasa. Entonces para poder saber realmente cuál es el destino final de los detritos de una u otra especie faltaría evaluar la real exportación que ellos tienen y el real aprovechamiento de los mismos ya sea por las redes tróficas del estuario o de la marisma en las aguas del estuario (ver Capítulo II, Capítulo V) así como también tener en cuenta al comparar entre estuarios las biomásas totales que en ellos hay de una u otra especie (ver Capítulo V).

A una escala regional, la salinidad es la variable más correlacionada con la necromasa y biomasa total por unidad de superficie, y en conjunto con la latitud, la biomasa viva del ensamble de especies (Tabla 5.I.). Los grandes volúmenes de escorrentía de agua son la causa principal de las bajas concentraciones en salinidad para las tres marismas con los valores de biomasa más altos (*i.e.* SAL, CON, SC; Isacch et al. 2006). Esto último concuerda con un estudio previo donde el aporte de agua dulce está correlacionado con la biomasa aérea de especies de marismas (*i.e.* *Spartina foliosa*, *Salicornia virginica*; Zedler 1983). La salinidad afecta el crecimiento de las especies porque aquellos sedimentos con altas concentraciones de sales en los poros, dificulta la toma de agua por las especies, de tal manera que afecta los procesos celulares de las mismas (Pennings y Bertness 2001). Sin embargo cuando se evalúa independientemente las dos especies parecen no estar correlacionadas de la misma manera a esta variable abiótica. Se desprende de los resultados de este capítulo que la biomasa por unidad de superficie de *S. densiflora* mejora notablemente en aquellas marismas con baja salinidad, mientras que *S. alterniflora* permanece constante para los distintos rangos de salinidad. *Spartina densiflora* tiene más biomasa viva para la marisma con menor salinidad y más biomasa total por unidad de superficie para las tres marismas con menor salinidad (Tabla 2.I.). *Spartina alterniflora* en cambio presenta la misma cantidad de biomasa viva y total para las marismas con mayor y menor salinidad (Tabla 2.I.). Un estudio previo de una marisma en España demuestra la relación negativa que tiene la salinidad sobre la biomasa de *S. densiflora* y como esta especie tiene mejor desempeño en marismas salobres y bancos de ríos (Castillo et al. 2005). Según ese trabajo, *S. densiflora* tiene valores más altos de crecimiento y fotosíntesis en el rango de salinidad que va desde los 0,5 hasta los 20, mientras que a los 40 tiene niveles de estrés altos con decreciente crecimiento y fotosíntesis. De hecho en el presente capítulo las tres marismas con mayores valores de biomasa aérea se encuentran dentro del rango de 9,4 a 25,6. Por lo tanto los rangos de salinidad en los cuales *S. densiflora* tiene mayor

biomasa por unidad de superficie se mantuvieron muy similares para dos regiones distintas del mundo. Pareciera entonces que la influencia de la salinidad prevalece por sobre los otros factores abióticos que modulan la biomasa de *S. densiflora*.

En el caso de *S. alterniflora* y opuesto a lo que encontramos en los resultados de este capítulo, un estudio llevado a cabo en laboratorio encontró que a valores de 20 o menores hay mayor crecimiento de esta especie (Haines y Dunn 1976). Hay muchos trabajos que evidencian el efecto negativo de la salinidad en *S. alterniflora* (ej. Adam 1963, Mendelsohn y Morris 2000, Li et al. 2010, Xiao et al. 2011) pero también hay trabajos en donde se encuentra una relación pobre entre la salinidad y la biomasa de *S. alterniflora* (Howes et al. 1986). Por lo tanto el efecto real que tiene la salinidad sobre *S. alterniflora* dependerá de la interacción de esta variable abiótica con las otras variables abióticas y bióticas que estén actuando sobre la marisma (Teoría del nicho: Hutchinson 1957). Por ejemplo se ha demostrado que en condiciones naturales la interacción entre la salinidad y las precipitaciones no es tan directo debido al efecto que pueden tener las otras variables abióticas presentes (De Leeuw et al. 1990).

La salinidad, en lo que respecta a su explicación en los patrones de la necromasa y biomasa total tanto para el ensamble de especies como para cada especie independientemente (Tablas 5.I. y 6.I.), probablemente está relacionada de forma indirecta con el efecto que tiene esta variable y la biomasa viva. Bajas concentraciones de salinidad permite mayores tasas de crecimiento (Xiao et al. 2011), de tal manera que esa mayor cantidad de biomasa viva muere resultando en mayores cantidades de necromasa y biomasa total. A su vez altos valores de salinidad disminuyen las tasas de descomposición de la necromasa (Rejmánkova y Houdkova 2006) lo que podría ayudar a una mayor cantidad de la misma en la marisma alta de *S. densiflora* (i.e. marisma alta zonas de concentración de sales).

La latitud junto con la salinidad es la combinación de variables abióticas que mejor explica el patrón de biomasa viva para el ensamble de especies de las marismas

estudiadas. Para estas seis marismas, a menor latitud hay mayor promedio anual de precipitaciones y mayor promedio anual de temperatura (Tabla 1.I). Mayor temperatura promueve mayor cantidad de biomasa aérea (ej. Heather y Dukes 2009, Kirwan et al. 2009) mientras que mayores precipitaciones pueden tener efectos positivos al disminuir las concentraciones de salinidad en los sedimentos (Morris y Haskin 1990, Mendelsohn y Morris 2000). Tanto la temperatura como las precipitaciones varían con la latitud en relación con las provincias biogeográficas terrestres (Grimm et al. 2000). En cambio la masa de agua marina que está influyendo a las marismas estudiadas en el presente capítulo pertenece a una misma provincia biogeográfica marina (Balech y Ehrlich 2008). Por lo tanto la mayor influencia que esta generando la latitud es propia del ambiente terrestre. Sin embargo especialmente para *S. alterniflora* (que es de las dos especies la que depende más del ambiente marino) en SAO hay una tendencia en que la biomasa aumente para todas las biomásas y estaciones del año. Esto se puede deber a que el Golfo San Matías (donde se encuentra SAO) tiene características particulares de mayor salinidad y temperatura (Guerrero y Piola 1997, Lutz et al. 2003) y otros grupos de organismos presentan también patrones especiales para esta zona (Scarabino 1977).

En el análisis que se realizó para la biomasa viva de cada especie por separado y las tres variables abióticas, encontramos que *S. densiflora* esta mejor explicada por latitud y salinidad, mientras que *S. alterniflora* sólo por salinidad (Tabla 6.I.). Esta diferencia puede estar relacionada a las distintas alturas del intermareal en las que habitan las dos especies. Las marismas altas (*i.e.* *S. densiflora*) tienen períodos largos en donde las mareas no llegan a esa zona, resultando en altos niveles de evapotranspiración y concentración de sales en sedimento (Mendelsohn y Morris 2000). Bajo estas condiciones las precipitaciones serán de particular importancia para disminuir la salinidad en suelo de las marismas altas. Como ya se mencionó en el párrafo anterior en las seis marismas estudiadas en este capítulo las precipitaciones disminuyen al aumentar

la latitud (Isacch et al. 2006). Puede ser por esta razón que la latitud tiene mayor efecto para *S. densiflora* que para *S. alterniflora*.

En particular para la necromasa de *S. densiflora* la amplitud mareal junto con la salinidad son las variables abióticas que mejor explican su patrón, en cambio para *S. alterniflora* sólo la salinidad. Esta diferencia una vez más podría estar dada por las distintas alturas del intermareal en las que habitan las dos especies. Mayores amplitudes mareales en *S. densiflora* podrían resultar en una mayor exposición a las mareas, lo que a su vez se traduce en mayores oportunidades de exportación de la necromasa (Hopkinson et al. 1978), en cambio *S. alterniflora* es inundada diariamente (Isacch et al. 2006) más allá de la amplitud mareal a la que está expuesta. Por lo tanto ésta podría ser la explicación por la cual la amplitud mareal explica el patrón de necromasa de *S. densiflora* y no así el de *S. alterniflora*.

En conclusión *S. densiflora* tiene más biomasa viva por unidad de superficie, necromasa y biomasa total que *S. alterniflora* en aquellas marismas dominadas por la primera de estas especies. Esto implica que en estas marismas, las zonas altas presentarán concentraciones más altas de biomasa lo cual podría generar diferencias importantes entre las marismas bajas y altas. Al comparar entre estuarios teniendo en cuenta las hectáreas totales de cada uno de ellos se iguala la disponibilidad de biomasa de la marisma baja (*S. alterniflora*) en SC + SAL, BB y SB y la disponibilidad de biomasa de la marisma alta (*S. densiflora*) en SAO, SB, CON y BB. Las dos especies de *Spartina* están relacionadas de forma distinta a las variables abióticas y una posible razón es la distinta altura del intermareal que cada especie habita, así como también la fuerza de las interacciones bióticas distintas que cada una de ellas presenta.

5. Tablas y figuras

Tabla 1.III. Resumen de los objetivos y análisis estadísticos que se llevaron a cabo para evaluarlos así como también la sección de Materiales y Métodos (M y M) y resultados donde se encuentran cada uno de estos análisis.

Objetivos	Análisis estadísticos	Factores	Sección de M y M	Sección de Resultados
Evaluar patrones de biomasa aérea por unidad de superficie de <i>S. alterniflora</i> y <i>S. densiflora</i> en marismas con distintas características	Anova de tres vías	“Especie de <i>Spartina</i> ” “Marisma” “Fecha de muestreo”	2.2	2.1
Evaluar diferencias en la biomasa total de cada estuarios a los que pertenece cada marisma	Anova de un factor	“Estuarios”	2.2	2.1
Evaluar diferencias en la biomasa aérea del ensamble de las dos especies en las seis marismas	Permanova	“Marisma” “Fechas de muestreo”	2.3	2.2
Evaluar qué variable abiótica (salinidad, latitud, o amplitud mareal) o combinación de las mismas mejor se correlaciona con el patrón de biomasa en pie del ensamble de especies de <i>Spartina</i>	Bioenv		2.4	2.3
Evaluar qué variable abiótica (salinidad, latitud, o amplitud mareal) o combinación de las mismas mejor se correlaciona con el patrón de biomasa en pie de cada una de las especies de <i>Spartina</i> .	Bioenv		2.5	2.4

Tabla 2.III. Variables abióticas de las seis marismas (SAL: El Salado, SC: San Clemente, BB: Bahía Blanca, SB: San Blas, SAO: Bahía San Antonio, CON: Desembocadura Río Negro) y hectáreas totales que ocupa cada especie en cada estuario. Las unidades son: Amplitud mareal (m), Temperatura (°C) y precipitación anual (mm). La amplitud mareal, precipitación y hectáreas totales se obtuvieron de Isacch et al. 2006 (+: en el campo se encontró *S. densiflora* pero con las imágenes satelitales no). La Temperatura del Servicio Meteorológico Nacional y la salinidad de muestras sacadas en el campo.

	Latitud	Salinidad	A. mareal	T°	Precipitación	<i>S. alterniflora</i>	<i>S. densiflora</i>
SAL	35° 58'	9,4	0,73	20,83	950	5060	26314
SC	36° 19'	25,6	0,78	20,83	950	5060	26314
BB	38° 43'	41,7	3,43	16	645	9193	65
SB	40° 25'	37,9	1,66	-	500	20503	2908
SAO	40° 44'	39,12	6,46	15,4	248	2068	+
CON	41° 01'	13,7	2,94	15,2	380	47	656

Tabla 3.III. Resultados del Anova de tres vías: Biomasa viva por unidad de superficie (n = 10).

	g.l	CM	F	p
Especie de <i>Spartina</i>	1	39250098,86	91,01	< 0,005
Marisma	5	17641840,68	28,39	< 0,005
Fecha (Marisma)	18	621453,64	1,38	0,13
Especie de <i>Spartina</i> x Marisma	5	7437417,37	17,24	< 0,005
Especie de <i>Spartina</i> x Fecha (Marisma)	18	431282,7	0,96	0.5

Tabla 4.III. Resultados del test a posteriori SNK al comparar la biomasa por unidad de superficie de *Spartina alterniflora* y *Spartina densiflora* en las seis marismas (SAL: El Salado, SC: San Clemente, BB: Bahía Blanca, SB: San Blas, SAO: Bahía San Antonio, CON: Desembocadura Río Negro, n = 10).

	Bm viva	Necromasa	Bm total
SAL	<i>S. alterniflora</i> < <i>S. densiflora</i>	<i>S. alterniflora</i> < <i>S. densiflora</i>	<i>S. alterniflora</i> < <i>S. densiflora</i>
SC	<i>S. alterniflora</i> < <i>S. densiflora</i>	<i>S. alterniflora</i> < <i>S. densiflora</i>	<i>S. alterniflora</i> < <i>S. densiflora</i>
BB	<i>S. alterniflora</i> = <i>S. densiflora</i>	<i>S. alterniflora</i> < <i>S. densiflora</i>	<i>S. alterniflora</i> = <i>S. densiflora</i>
SB	<i>S. alterniflora</i> = <i>S. densiflora</i>	<i>S. alterniflora</i> < <i>S. densiflora</i>	<i>S. alterniflora</i> = <i>S. densiflora</i>
CON	<i>S. alterniflora</i> < <i>S. densiflora</i>	<i>S. alterniflora</i> < <i>S. densiflora</i>	<i>S. alterniflora</i> < <i>S. densiflora</i>
SAO	<i>S. alterniflora</i> = <i>S. densiflora</i>	<i>S. alterniflora</i> < <i>S. densiflora</i>	<i>S. alterniflora</i> = <i>S. densiflora</i>

Tabla 5.III. Resultados del test a posteriori SNK al comparar la biomasa viva (Bm viva), necromasa y biomasa total (Bm total) por unidad de superficie de las seis marismas (SAL: El Salado, SC: San Clemente, BB: Bahía Blanca, SB: San Blas, SAO: Bahía San Antonio, CON: Desembocadura Río Negro) para *Spartina alterniflora* y *Spartina densiflora* por separado (análisis Anova, n = 10) y del ensamble de especies (*i.e.* ambas especies juntas; análisis de Permanova, n = 10).

	<i>S. alterniflora</i>	<i>S. densiflora</i>	Ensamble de especies
Bm viva	SAL=SC=BB=SB=CON=SAO	SAL>SC=CON=BB=SB=SAO	SAL≠ SC,CON,BB,SB,SAO SC= CON, BB SC≠ SB, SAO BB= SB≠ CON≠ SAO
Necromasa	SAL=CON=SC SC=SAO=BB SAL=CON>SAO=BB=SB	SAL=CON=SC SC=SAO=BB SAL=CON>SAO=BB=SB	SAL= CON SAL≠ SC, BB, SB, SAO SC= BB, SB, CON SC≠ SAO CON≠ BB= SB=SAO
Bm total	SAL=SC=BB=SB=CON=SAO	SAL>SC=CON>BB=SB=SAO	SAL= CON SAL≠ SC, BB, SB, SAO SC=BB,SB,CON SC≠ SAO CON≠ BB= SB= SAO

Tabla 6.III. Resultados del Anova de tres vías: Necromasa por unidad de superficie (n = 10).

	g.l	CM	F	p
Especie de <i>Spartina</i>	1	23887781,06	39,47	< 0,005
Marisma	5	4515618,71	5,49	< 0,005
Fecha (Marisma)	18	821864,61	2,66	< 0,005
Especie de <i>Spartina</i> x Marisma	5	1973581,71	3,26	0,02
Especie de <i>Spartina</i> x Fecha (Marisma)	18	605288,06	1,96	0,01
Error	432	309547,61		

Tabla 7.III. Resultados del Anova de tres vías: Biomasa total por unidad de superficie

(n = 10).

	g.l	CM	F	p
Especie de <i>Spartina</i>	1	124378316,52	88,16	< 0,005
Marisma	5	36487111,65	18,44	< 0,005
Fecha (Marisma)	18	19,790,624,823	1,7	0,03
Especie de <i>Spartina</i> x Marisma	5	14473789,87	10,26	< 0,005
Especie de <i>Spartina</i> x Fecha (Marisma)	18	1410878,56	1,21	0.24
Error	432	1161498,45		

Tabla 8.III. Resultados de la comparación de entre pares en el Permanova al comparar las fechas de muestreo invierno (INV), primavera (PRI), verano (VER) y otoño (OTO) para el ensamble de especies (i.e. *Spartina alterniflora* y *Spartina densiflora* juntas) en las seis marismas (SAL: El Salado, SC: San Clemente, BB: Bahía Blanca, SB: San Blas, SAO: Bahía San Antonio, CON: Desembocadura Río Negro) y las tres biomasa (viva, necromasa y total; n = 10)

	Bm viva	Necromasa	Bm total
SAL	INV= PRI= VER= OTO	INV≠ VER INV= OTO=PRI VER=OTO=PRI	INV= PRI= VER= OTO
SC	PRI≠ INV= VER= OTO	PRI≠ INV=VER PRI= OTO OTO= INV= VER	PRI≠ INV=VER PRI= OTO OTO= INV= VER
BB	INV≠ PRI INV= OTO= VER PRI= OTO= VER	INV≠ VER INV= PRI= OTO VER=PRI= OTO	INV= PRI= VER= OTO
SB	PRI= VER≠ INV≠ OTO	INV≠ OTO≠ PRI= VER	INV≠ PRI OTO≠ PRI INV≠ OTO VER≠ OTO PRI= VER
CON	INV= PRI= VER= OTO	OTO≠ VER= PRI= OTO	OTO≠ PRI OTO≠ VER OTO= INV VER= PRI
SAO	PRI≠ OTO INV= PRI= VER INV= VER= OTO	INV≠ PRI= VER= OTO	OTO≠ VER≠ INV OTO≠ PRI PRI= VER PRI= INV

Tabla 9.III. Los coeficientes de correlación del rango de Spearman para la relación entre la combinación de una, dos y tres variables (Sal: salinidad, Lat: latitud, Amp: Amplitud mareal) y la matriz de disimilitud de la biomasa viva, necromasa y biomasa total del ensamble de especies (i.e. *Spartina alterniflora* y *Spartina densiflora* juntas) por unidad de superficie (n = 10).

Variables	Una variable			Dos variables			Tres variables
	Sal	Lat	Amp.	Sal, Amp.	Sal, Lat	Lat, Amp.	Sal, Lat, Amp.
Biomasa viva	0,50	0,47	0,31	0,44	0,55	0,48	0,55
Necromasa	0,34	0,08	0,14	0,33	0,20	0,11	0,21
Biomasa total	0,53	0,30	0,35	0,50	0,48	0,36	0,5

Tabla 10.III. Los coeficientes de correlación del rango de Spearman para la combinación de variables abióticas que mejor se correlacionan con la matriz de disimilitud de biomasa aérea viva (Bm viva), necromasa y biomasa total (Bm total) por unidad de superficie de *Spartina alterniflora* y *Spartina densiflora* (n = 10).

	<i>S. densiflora</i>	<i>S. alterniflora</i>
Biomasa viva	Sal, Lat: 0.55	Sal: 0,22
Necromasa	Sal, Amp: 0.32	Sal: 0,21
Biomasa total	Sal: 0.5	Sal: 0,32

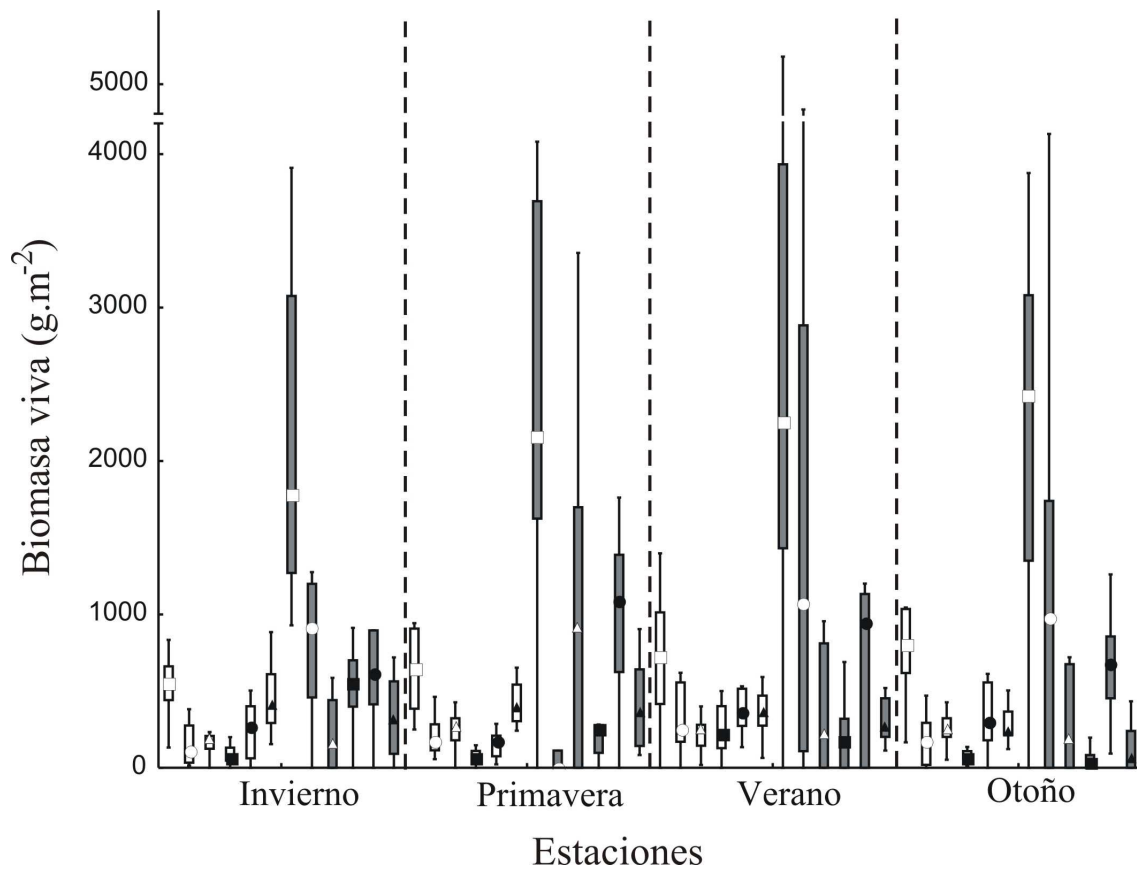


Figura 1.III. Biomasa viva de las seis marismas y las dos especies. De aquí en más las cajas vacías corresponderán a *Spartina alterniflora* y las cajas grises a *Spartina densiflora* ($n = 10$). Los cuadrados, círculos y triángulos corresponden a SAL, SC y BB respectivamente, mientras que los cuadrados, círculos y triángulos rellenos corresponden a SB, SAO y CON respectivamente (SAL: El Salado, SC: San Clemente, BB: Bahía Blanca, SB: San Blas, SAO: Bahía San Antonio, CON: Desembocadura Río Negro). De aquí en más las líneas verticales de las cajas representan el 0,01 y 0,99 percentiles, los límites de las cajas 0,25 y 0,75 percentiles, y los símbolos dentro de las cajas son las mediana.

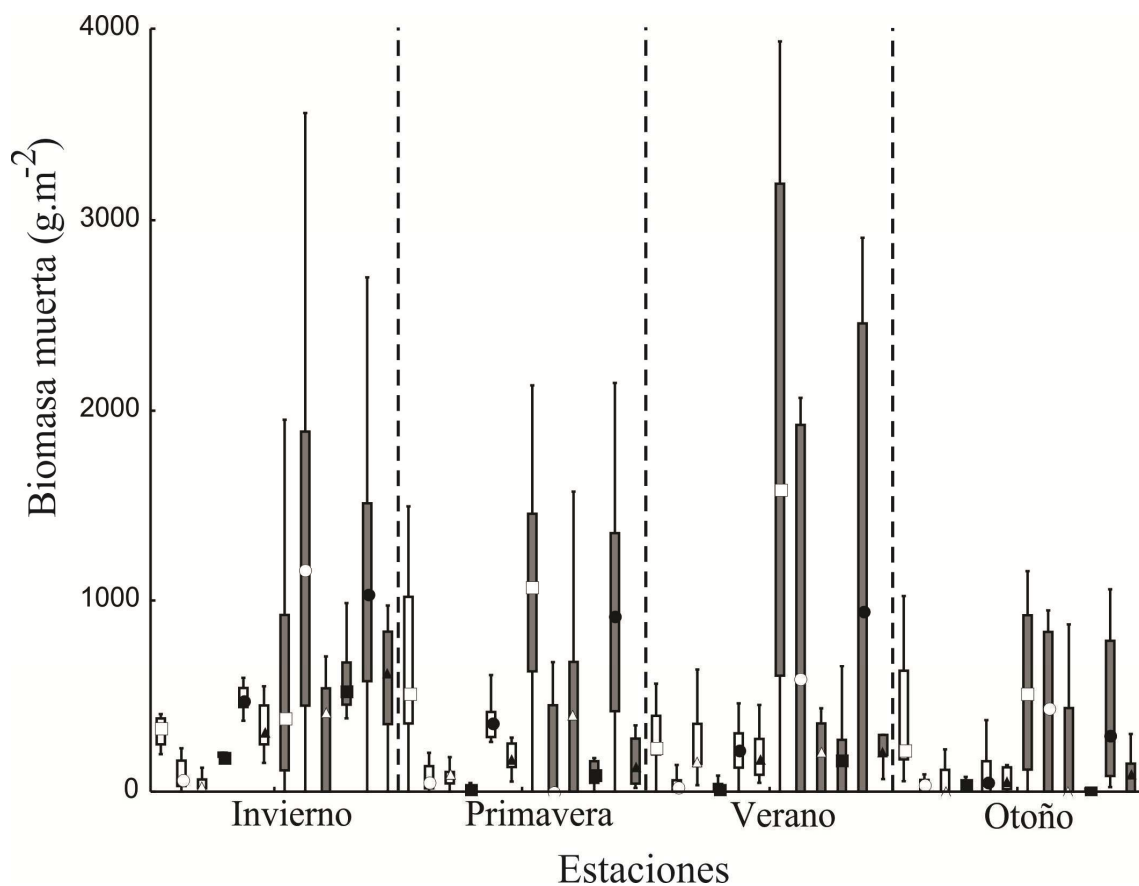


Figura 2.III. Necromasa de las seis marismas *Spartina alterniflora* (cajas vacías) y *Spartina densiflora* (cajas grises; n = 10). Los cuadrados, círculos y triángulos corresponden a SAL, SC y BB respectivamente, mientras que los cuadrados, círculos y triángulos rellenos corresponden a SB, SAO y CON respectivamente (SAL: El Salado, SC: San Clemente, BB: Bahía Blanca, SB: San Blas, SAO: Bahía San Antonio, CON: Desembocadura Río Negro).

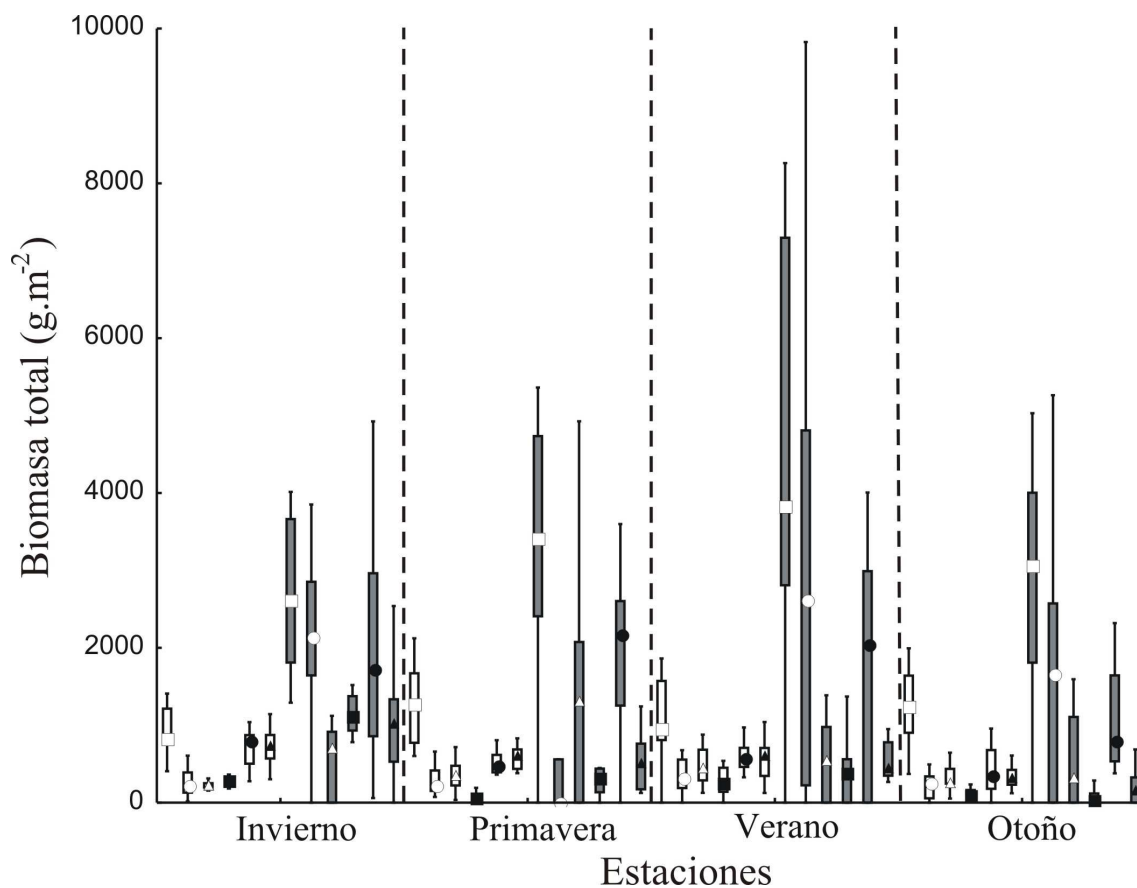


Figura 3.III. Biomasa total de las seis marismas *Spartina alterniflora* (cajas vacías) y *Spartina densiflora* (cajas grises; n = 10). Los cuadrados, círculos y triángulos corresponden a SAL, SC y BB respectivamente, mientras que los cuadrados, círculos y triángulos rellenos corresponden a SB, SAO y CON respectivamente (SAL: El Salado, SC: San Clemente, BB: Bahía Blanca, SB: San Blas, SAO: Bahía San Antonio, CON: Desembocadura Río Negro).

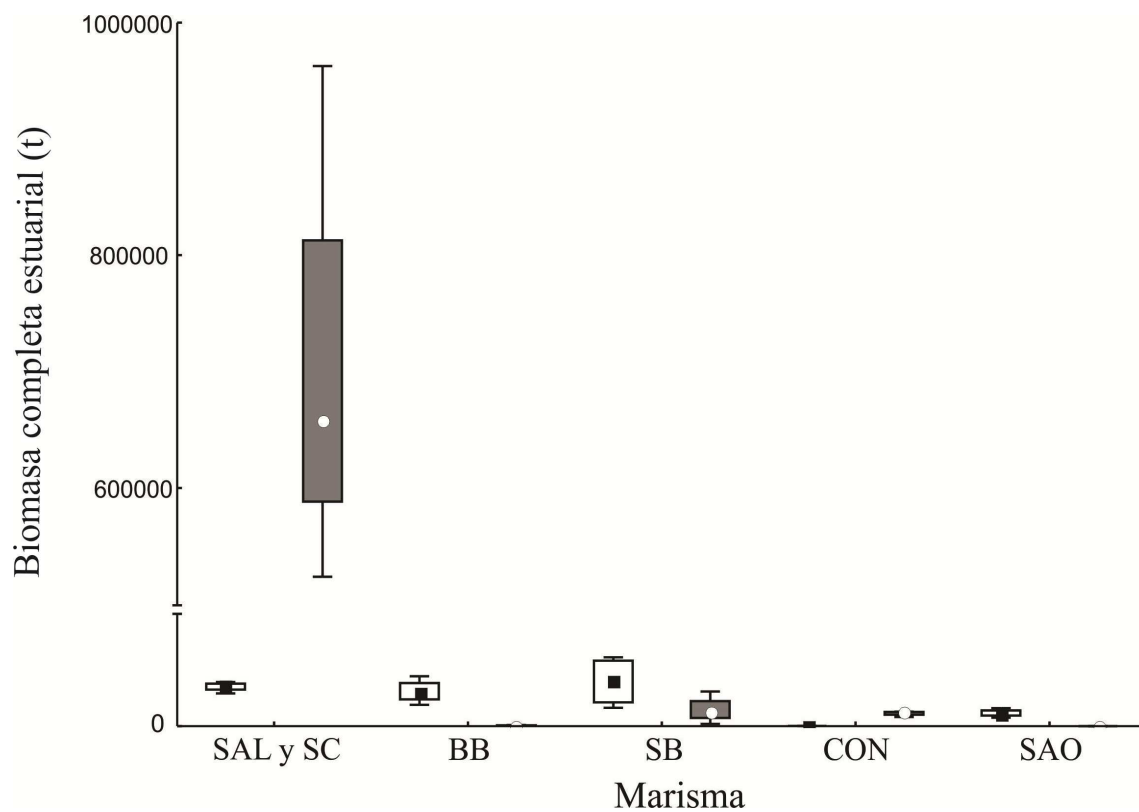


Figura 4.III. Biomasa completa estuarial en toneladas (t) para cada estuario (SAL + SC: Bahía Samborombón, BB: Bahía Blanca, SB: Bahía Anegada, SAO: Bahía San Antonio, CON: Desembocadura Río Negro). Las cajas vacías corresponden a *Spartina alterniflora* y las cajas grises corresponden a *Spartina densiflora* (n = 4).

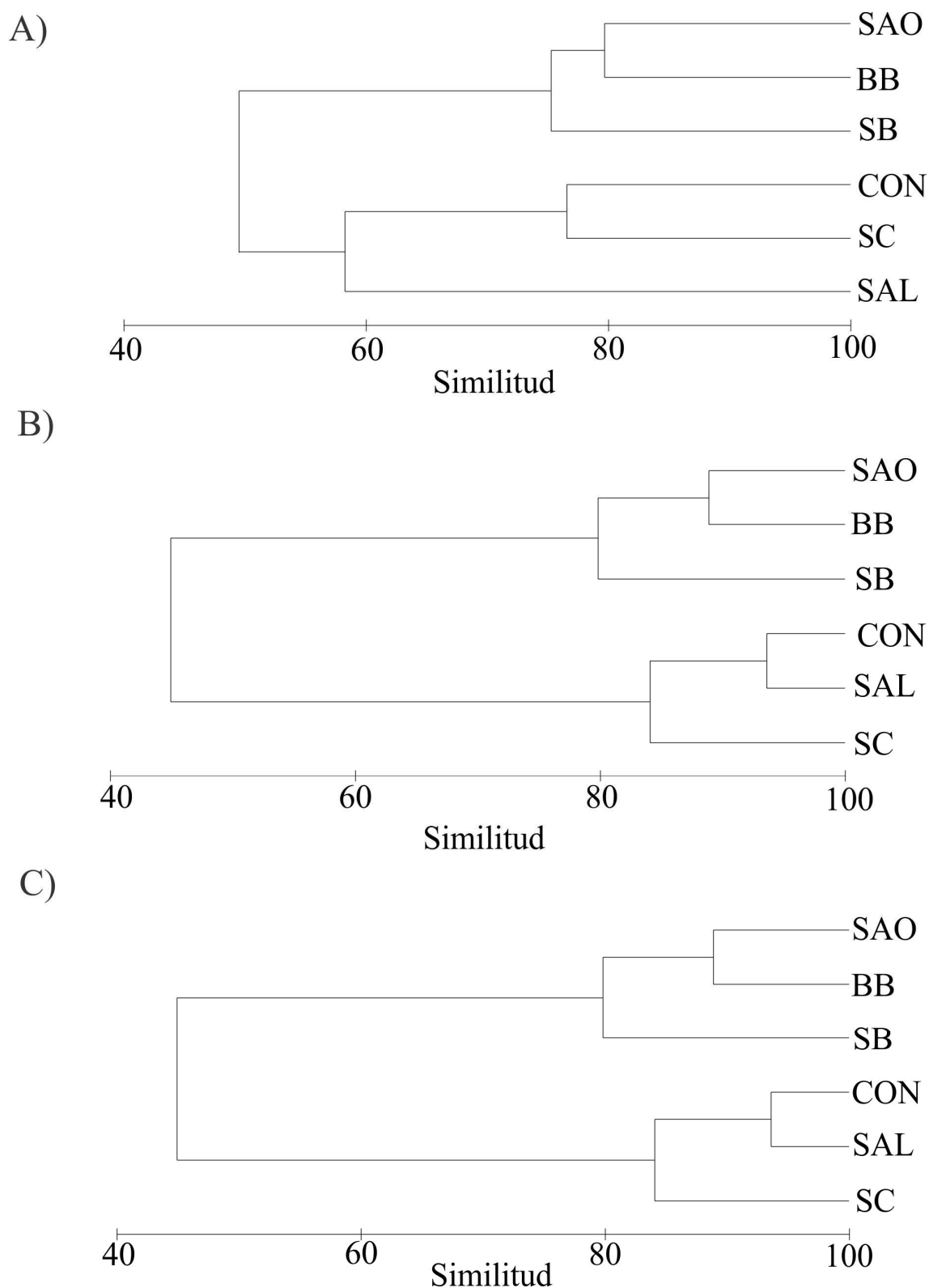


Figura 5.III. Diagrama de cluster para el promedio de las cuatro fechas de la biomasa por unidad de superficie A) Viva, B) Necromasa y C) Total (SAL + SC: Bahía Samborombón, BB: Bahía Blanca, SB: Bahía Anegada, SAO: Bahía San Antonio, CON: Desembocadura Río Negro).

CAPITULO IV

Caracterización regional de los acúmulos de detritos en las marismas de *Spartina*, efectos sobre el sedimento y la biota asociada.



1. Introducción

Los mecanismos de disturbio son muy importantes a nivel de población, comunidad y ecosistema (Sousa 1984). Pueden tener efectos muy importantes en la diversidad, abundancia y fuerza de las interacciones entre organismos (ej. Sousa 1984, Dornelas 2010). En hábitats homogéneos los disturbios periódicos o estocásticos crean parches generando nuevos hábitats, de tal manera que el equilibrio de la comunidad es continuamente afectada (ej. Levin y Paine 1974, Mori 2011). La forma en que la comunidad receptora del disturbio responde a éste dependerá de las especies, taxones, grupos funcionales, tamaños de los animales y tipo de hábitat (Eggleston et al. 1999), así como también del tamaño del disturbio (ej. Petraitis y Latham 1999, Eklof et al. 2011).

Las grandes acumulaciones de detritos son una de las principales fuentes de disturbios en los ambientes intermareales (Valiela y Rietsma 1995, Brewer et al. 1998). Para tener una noción precisa del impacto del disturbio en estos ambientes es necesario tener en consideración la fuerza, extensión y duración de un disturbio (Baldwing y Mendelssohn 1998). En las marismas la depositación de grandes acumulaciones de detritos es un disturbio común (Gordon et al. 1985, Valiela y Rietsma 1995, Menéndez y Sanmartí 2007). En las marismas de la costa Atlántica de Estados Unidos pueden depositarse en todo el rango del intermareal (Valiela y Rietsma 1995), aunque en general se acumulan en zonas específicas como por ejemplo zonas de transición entre especies de con distinto largo de tallos (Valiela y Rietsma 1995, Pennings y Richards 1998) o en el borde más alto de las marismas (*i.e.* zona colindante con el ambiente terrestre; Bertness y Ellison 1987, Valiela y Rietsma 1995). Esto depende de varios factores, tales como la altura de la marea (*i.e.* topografía; Valiela y Rietsma 1995, Reynolds y Houle 2002) y la geomorfología del estuario (*i.e.* cantidad de arroyos; Fischer et al. 2000) pudiendo haber grandes diferencias en los patrones de depositación entre marismas vecinas (Brewer et al. 1998).

Otro factor que puede causar importantes diferencias en la depositación de detritos es el componente biótico de las marismas, como por ejemplo la altura de la vegetación . En el Atlántico Sudoccidental (ASO) las marismas presentan distintas biomasa por unidad de superficie (Capítulo III). Esas diferencias en biomasa por unidad de superficie podrían deberse entre otros factores a diferentes largos de los tallos de las especies (A. Canepuccia, comunicación personal), probablemente como adaptación a las distintas condiciones abióticas regionales. Por ejemplo, los largos de los tallos de las especies varían de una marisma a otra (marismas de este capítulo: A. Canepuccia, comunicación personal; marismas al sur de las estudiadas en este capítulo: Bortolus et al. 2009) pudiendo afectar así las zonas de depositación (ej. Bertness y Yeh 1994, Pennings y Richards 1998). Hay dos marismas estudiadas en este capítulo con diferencias importantes en el largo de los tallos de las dos especies de *Spartina* siendo *S. densiflora* la que presenta tallos más altos: CON y SC. En este contexto uno de los objetivos del presente capítulo es evaluar a nivel regional los patrones de depositación de detritos en distintas marismas del ASO esperando encontrar mayor depositación de detritos en la zona de transición de *S. alterniflora*- *S. densiflora* en las dos marismas antes mencionadas.

Otro factor importante que también afecta la depositación de detritos es la producción de los mismos. En las marismas del noroeste Atlántico de Estados Unidos la depositación de detritos tiene ciclos muy marcados. En el otoño, debido a las temperaturas bajas extremas gran cantidad de biomasa muere y durante el invierno esta biomasa es transportada y depositada a través de las mareas en la marisma. Se depositan allí y permanecen durante la primavera y verano. Para finales del verano quedan muy pocos detritos porque la mayoría ya ha sido descompuesto (Bertness y Ellison 1987, Valiela y Rietsma 1995). Las marismas del noroeste del mediterráneo, en el Delta Ebro (España) también tienen gran de mortandad de biomasa en el otoño, la estación en la cual las temperaturas decrecen y los vientos aumentan (Menéndez y Sanmartí 2007).

Sin embargo en las marismas del suroeste Atlántico de Estados Unidos la estación de frío no es tan pronunciada y no presenta una mortandad tan abrupta (Pennings y Richards 1998). Por lo tanto, los depósitos de detritos no son tan comunes como en las marismas del noroeste Atlántico de Estados Unidos. En las marismas del ASO no hay una estación de mortalidad marcada (Capítulos III). En este contexto uno de los objetivos del presente capítulo es evaluar la hipótesis que no hay ciclos marcados de depositación de detritos para esta región.

Pero en las marismas del ASO las bajas temperaturas no es lo único que puede estar influenciando la producción de detritos. Como ya se ha comentado anteriormente en estas marismas hay dos especies de *Spartina* que dominan una u otra. *Spartina densiflora* presenta mayor producción de detritos por unidad de superficie que *S. alterniflora* (Capítulo II). Cuando se tiene en cuenta la biomasa por unidad de superficie de las dos especies en cada marisma (Capítulo III) es probable que las marismas dominadas por *S. densiflora*, tengan realmente mayor producción de detritos de esta última especie, mientras que en las marismas dominadas por *S. alterniflora* la producción sea mayor o igual (Capítulo II). Esta diferencia en la producción de detritos podría llevar a que la composición de los detritos en los acúmulos de los mismos varíe de una marisma a otra. Esto último podría tener importantes implicancias en el impacto de estos disturbios. Por ejemplo, los detritos de *S. alterniflora* tienen mejor calidad nutricional que los de *S. densiflora* (Capítulo II). La calidad de los detritos y la estructura de los mismos puede tener fuertes implicancias sobre las comunidades macroinfaunales de los acúmulos de detritos (Rodil et al. 2008), así como también sobre los procesos que sufren luego del depósito (*i.e.* descomposición, deshidratación, enterramiento; Colombini y Chelazzi 2003). En este contexto otro de los objetivos del presente capítulo es evaluar la hipótesis de que la composición de detritos variará en las marismas según la dominancia de las dos especies de *Spartina*.

En los ambientes de playas arenosas se ha estudiado ampliamente el efecto de los acúmulos de detritos en el sedimento y macrofauna asociada. Por ejemplo, se encontró que los acúmulos de detritos de macroalgas aumentan la abundancia poblacional de crustáceos e insectos (ej. Dunga et al. 2003, Jaramillo et al. 2006, Olabarría et al. 2007), la riqueza específica y biomasa de la macrofauna (Dunga et al. 2003), así como también puede hacer variar la materia orgánica (de aquí en más MO; Olabarria et al. 2010), temperatura y humedad del sedimento (Rodil et al. 2008). Hay evidencias que estos cambios en las condiciones microclimáticas del sedimento pueden ser un factor importante en el comportamiento, actividad locomotora y distribución de muchas especies de artrópodos (ej. Colombini et al. 1998; Fallaci et al. 1999). A su vez, acumulaciones de detritos de distintos tipos de especies pueden ofrecer diferentes calidades o cantidades de alimento disponible para la macrofauna, resultando en respuestas complejas por parte de esta última (Ford et al. 1999; Rossi y Underwood 2002). Los acúmulos de detritos en marismas son de detritos principalmente provenientes de la vegetación de la marisma (Valiela y Rietsma 1995). Estos últimos tienen marcadas diferencias con los detritos de algas. Por ejemplo, los detritos provenientes de algas tienen mejor calidad de nutrientes y tasas de descomposición más rápida que los provenientes de *Spartina* (Enríquez et al. 1993). Esto puede traducirse en variaciones en el aporte de MO al sedimento, así como también en la cantidad de detritívoros y herbívoros que habitan una u otra acumulación de detritos. Más aún, otra diferencia importante es el ambiente en el que se encuentran. Por ejemplo, en las playas arenosas los acúmulos de detritos son particularmente importantes ya que no hay producción primaria *in situ* y la macrofauna que allí habita depende casi enteramente de este subsidio alóctono para alimentarse (Inglis 1989). Mientras que en las marismas al haber producción primaria *in situ* la macrofauna no debería tener una relación de dependencia tan importante. Los estudios realizados para acumulaciones de detritos en

marismas en relación a su efecto con la macrofauna y contenido de MO son escasos, y éstos son para detritos de pastos marinos y macroalgas (ver Chapman y Roberts 2004). En este contexto uno de los objetivos de este trabajo es evaluar la hipótesis que el efecto de los acúmulos de detritos de *Spartina* sobre las condiciones microclimáticas y la biota asociada al sedimento de la marisma no son tan marcadas y evidentes como en los acúmulos de detritos de algas.

Teniendo en cuenta lo anteriormente dicho, en el presente capítulo se evaluará: 1) los patrones de depositación de detritos, 2) las variaciones en los acúmulos de detritos a lo largo del año, 3) la composición de detritos en los acúmulos de los mismos, 4) los efectos de los acúmulos de detritos en las condiciones microclimáticas del sedimento y biota asociada.

2. Materiales y Métodos

Debido a que se realizaron varios análisis estadísticos para responder las distintas preguntas de este trabajo y con el objetivo de facilitar la lectura de este capítulo se realizó una tabla con todos los análisis estadísticos, sus factores y las secciones de materiales y métodos y resultados donde se desarrolla cada uno de ellos (Tabla 1.I.).

2.1. Sitio de estudio

El estudio se llevó a cabo en cinco de las marismas más importantes de la costa argentina: San Clemente (SC), Bahía Blanca (BB), San Blas (SB), Desembocadura del Río Negro (CON) y Bahía San Antonio (SAO). Estas cinco marismas tienen los dos tipos de *Spartina*. Sin embargo SC y CON están dominadas por *S. densiflora* mientras que BB, SB y SAO están dominadas por *S. alterniflora*. En la marismas de SC se

llevaron a cabo los experimentos para evaluar el efecto de los acúmulos de detritos en las condiciones microclimáticas del sedimento y la biota asociado al mismo.

2.2. *Patrones de acumulación de detritos*

Para evaluar si los acúmulos de detritos se depositan diferencialmente en las distintas alturas del intermareal de las marismas y entre las distintas marismas, en cada marisma se establecieron aleatoriamente cuatro transectas de 100 m de largo y 10 m de ancho paralelas a la línea de costa, una por cada zona previamente delimitada (distribuidas desde alturas menores a mayores del intermareal): 1) a mitad de la zona de marisma cubierta por *S. alterniflora* 2) en la zona de transición entre *S. alterniflora*- *S. densiflora*, 3) a mitad de la zona de marisma cubierta por *S. densiflora* 4) en la zona de transición *S. densiflora*- ambiente terrestre (Fig. 1.IV). Los muestreos se hicieron dos veces (otoño y primavera de 2009) para las cinco marismas (n= 2), y cinco veces para SC y BB (n= 5). La hipótesis nula de que no hay diferencias en la extensión (metros) de depósito de detritos entre las cuatro transectas y las cinco marismas se evaluó con un ANOVA de dos vías con los factores “marismas” (fijo, cinco niveles) y “zona de la marisma” (fijo, ortogonal, cuatro niveles; Underwood 1997). El mismo ANOVA se llevó a cabo solo para las marismas de SC y BB ya que se contaba con más replicas para estas dos marismas. Un análisis *a posteriori* SNK se realizó para los factores principales en caso de no existir interacción y en caso de existir para la interacción de los factores (Underwood 1997). Para cumplir con el supuesto de homogeneidad de varianzas los datos fueron transformados en la comparación de las cinco marismas a la raíz cuadrada y en la comparación de las dos marismas al arcoseno del porcentaje de los datos. Debe ser aclarado que en la marisma de CON no se pudo diferenciar entre las tres últimas zonas ya que la zona de *S. densiflora* es muy angosta. Para poder compararlas con las

otras marismas se consideraron estas tres zonas como la última zona (*i.e.* transición *S. densiflora*- ambiente terrestre).

2.3. Composición de detritos en los acúmulos de los mismos

Para poder evaluar si la composición de los acúmulos de detritos varía con la dominancia de cada especie en cada marisma, 10 muestras ubicadas en parcelas de 25 x 25 cm de detritos fueron tomadas cada 10 mts aproximadamente, en la zona de transición *S. densiflora*- ambiente terrestre (la zona con mayor cantidad de detritos) en tres fechas de muestreo distintas: una en primavera, otra en verano y otra en otoño de 2009. En invierno no se pudo realizar el muestreo debido a limitaciones logísticas. Esto se llevó a cabo en cuatro marismas distintas: dos dominadas por *S. densiflora* (*i.e.* SC y CON) y las otras dos dominadas por *S. alterniflora* (*i.e.* BB y SB). Las muestras fueron llevadas al laboratorio donde se secaron a 70 °C hasta peso constante y luego pesadas (0.1 g de precisión). Las muestras fueron clasificadas en *S. alterniflora*, *S. densiflora* o extra (todo lo que no era posible discriminar). Se estableció a qué especie pertenecía cada macrodetrito de acuerdo a criterios de semejanza morfológica al tallo vivo (*i.e.* *S. alterniflora* suele tener tallos de mayor diámetro) así como también criterios de estructura (*i.e.* los tallos de *S. alterniflora* son más blando que los de *S. densiflora*). Luego la proporción de detritos de cada especie fue calculada para cada muestra. La hipótesis nula de que no hay diferencias en la proporción de detritos para cada especie en las distintas marismas fue evaluada por medio de un ANOVA de tres vías con los factores “especie de detrito” (fijo, dos niveles), “marisma” (fijo, ortogonal a “especies de detrito”, cuatro niveles), “fecha de muestreo” (aleatorio, anidado dentro de “marisma”, tres niveles; Underwood 1997). El factor “fecha de muestreo” está anidado dentro del factor “marisma” porque las distancias entre las marismas hicieron que fuera imposible tener las mismas fechas de muestreo para las cuatro marismas, generándose

diferencias de entre dos semanas hasta un mes. Un análisis *a posteriori* SNK se realizó para los factors principales en caso de no existir interacción y en caso de existir para la interacción de los factores (Underwood 1997). Para cumplir con el supuesto de homocedasticidad de varianza los datos fueron transformados a al arcoseno del porcentaje de los datos.

2.4. Dinámica en la biomasa de los acúmulos de detritos

Para evaluar si la biomasa (g) de los acúmulos de detritos cambia a lo largo del año, se utilizaron las muestras obtenidas en la sección 2.3. La hipótesis nula de que no hay diferencias en la biomasa de detritos entre las fechas de muestreo fue evaluado por medio de un ANOVA de una vía con el factor “fecha de muestreo” (fijo, tres niveles). Se realizó un ANOVA para cada marisma (Underwood 1997). Un análisis *a posteriori* SNK se realizó para los factors principales en caso de no existir interacción y en caso de existir para la interacción de los factores (Underwood 1997).

En la zona de transición *S. densiflora*-ambiente terrestre de la transecta de 100 m (ver sección 2.2) se tomaron diez medidas del ancho de la acumulación de detritos y junto al peso seco de las muestras de 25 x 25 cm, se estimó para cada fecha de muestreo el peso total de los acúmulos de detritos en 100 m de largo.

2.5. Efectos en el sedimento

Para evaluar el efecto de los acúmulos de detritos en la humedad, temperatura y MO del sedimento se llevaron a cabo dos muestreos en zonas naturales de acumulaciones de detritos y desnudas. Este muestreo se realizó en octubre de 2008 (acumulaciones de detritos de al menos un año) y en Febrero de 2009 (acumulaciones de detritos de tres meses) en diez zonas elegidas al azar con acumulaciones naturales de detritos y en diez zonas elegidas al azar naturales desnudas. A su vez se llevó a cabo un

experimento para que las condiciones abióticas fueran exactamente las mismas para los dos tratamientos. En el mes de Febrero de 2009 diez parcelas de 5 m de largo y 3 m de ancho fueron completamente limpiadas de detritos. Al lado de cada una de estas parcelas sin detritos, se dejaron parcelas con detritos acumulados naturalmente en su densidad natural. Esto se llevó a cabo en la zona más alta de la marisma en donde los acúmulos de detritos son más frecuentes (Bertness y Ellison 1987, Valiela y Rietsma 1995, ver resultados de este capítulo). Tanto en el muestreo natural como en el experimento, para evaluar el contenido de MO y humedad, se extrajeron al azar de cada una de las parcelas muestras de sedimento de 3 cm de diámetro y 2 cm de profundidad. Estas muestras se sacaron en los meses de abril, mayo, septiembre, noviembre 2009 y enero 2010. Las muestras fueron pesadas antes de ser secadas, luego fueron secadas a 70°C hasta peso constante y pesadas de nuevo (0.1 g de precisión). El contenido de humedad en el sedimento fue estimado como la diferencia de peso del sedimento antes de ser secado y luego de ser secado en estufa. Luego las muestras fueron sometidas durante 6 horas a 500 °C en una mufla para determinar el porcentaje de contenido de MO como el peso perdido entre la muestra seca y la muestra sometida a la mufla. La hipótesis nula de que no hay diferencias en el contenido de humedad y MO entre zonas con acumulaciones de detritos y zonas desnudas fue evaluada por medio de un test de t para cada fecha de muestreo (Zar 1999). No se realizó un Anova incluyendo el factor tiempo ya que nos interesaba evaluar las diferencias entre los dos tratamientos, no así como variaba con el tiempo.

Para evaluar las diferencias en la temperatura en la superficie del sedimento entre las zonas con acumulaciones de detritos y las zonas desnudas se colocaron dispositivos recolectores de datos de temperatura (iButton, Maxim Integrated Products, CA, USA) en ambas zonas durante un mes en invierno 2009 (n = 6) y un mes en verano 2010 (n = 5). La temperatura ($\pm 0.5^{\circ}\text{C}$) fue registrada a intervalos de 36 min desde las 6 a.m. hasta las 6 p.m. Los datos de temperatura fueron promediados para cada día y las diferencias

en temperatura media, máxima y mínima diaria fueron comparadas entre zonas por medio de un ANOVA de dos vías con “presencia de detritos” (fijo, dos niveles) y “dispositivos recolector de datos” (aleatorio, anidado dentro de “presencia de detritos”, seis niveles; Underwood 1997). La temperatura registrada en cada dispositivo fue anidado dentro de la “presencia de detritos” donde fue ubicado para evitar pseudoreplicación (Hulbert 1984). De no encontrarse diferencias entre los dispositivos los datos de ese factor se juntaran (Underwood 1997).

2.6. Efecto en la biota asociada al sedimento

Para evaluar el efecto que tienen los acúmulos de detritos en la biota asociada al sedimento tanto en el experimento (*i.e.* diez zonas de acumulación de detritos y diez zonas de sedimento desnudo mencionadas en la sección 2.5) así como también en las zonas naturales, se extrajeron del sedimento y al azar muestras de sedimento de 10 cm de diámetro y profundidad en abril, junio, septiembre y noviembre 2009. Este método de muestreo es representativo para la biota de pequeño tamaño íntimamente relacionada al sedimento pero no así para los artrópodos adultos altamente móviles (D. Montemayor observaciones personales). Este mismo muestreo también fue llevado a cabo en las zonas naturales de acumulación de detritos y zonas desnudas en octubre del 2008 y febrero del 2009 (ver sección 2.4). Las muestras fueron guardadas en bolsas de plástico y llevadas al laboratorio. Una vez allí fueron tamizadas a través de una malla de 500 μ m de entramado. La biota que quedó retenida en la malla fue clasificada e identificada con un microscopio binocular 4 X hasta el nivel taxonómico más bajo posible. La comunidad macrofaunal obtenida a partir de las zonas experimentales con detritos y desnudas para el experimento fueron comparadas por medio de un PERMANOVA de medidas repetidas de tres vías (PRIMER 6) con los factores “presencia de detritos” (fijo, dos niveles), “muestras” (aleatorio, diez niveles, anidado dentro de “presencia de

detritos”) y “fecha de muestreo” (aleatorio, cuatro niveles, ortogonal a los otros dos factores; Anderson et al. 2008). El análisis es de medidas repetidas porque las unidades experimentales (zonas con acumulaciones de detritos y zonas desnudas) fueron las mismas para las cuatro fechas de muestreo. Se llevó a cabo un PERMANOVA de una vía para el muestro de zonas naturales de acumulaciones de detritos y desnudas en el mes de octubre 2008 y otro análisis para el muestreo natural de febrero 2009 con el factor “presencia de detritos” (fijo, dos niveles). Un análisis SIMPER (PRIMER 6) fue llevado a cabo para los meses donde se encontraron diferencias entre las zonas con detritos y las zonas desnudas (naturales o experimentales) para poder visualizar qué especies están contribuyendo más a la diferenciación.

Luego, para ver si hay diferencias en el ensamble de la biota asociada al suelo, los siguientes índices de diversidad fueron calculados para cada muestra en cada fecha de muestreo: total de especies (S), total de individuos (N), y el índice de diversidad de Shannon (H'). Un ANOVA de medidas repetidas de dos vías se llevó a cabo para cada índice calculado, con los factores “presencia de detritos” (fijo, dos niveles) y “fecha de muestreo” (aleatorio, cuatro niveles). Finalmente la hipótesis nula de que no hay diferencias en la biota de acumulaciones de detritos y suelo desnudo naturales obtenidas en octubre 2008 y en febrero 2009 se evaluó con un test de t (Zar 1999).

3. Resultados

3.1. Patrones de acumulación de detritos

En la comparación de los metros acumulados en las distintas zonas para las cinco marismas no hay diferencias para las zonas de las marismas de *S. alterniflora* y la de transición *S. densiflora*- terrestre en las cuatro marismas. En las otras dos zonas SC es la que tiene más acumulación de detritos. En todas las marismas la zonas con mayor

biomasa de detritos fue la transición *S. densiflora*- terrestre (Resultados del Anova: Tabla 2.IV.; resultados del test a posteriori SNK: Tablas 3.IV y 4. IV).

En la comparación de los metros acumulados en las distintas zonas para las dos marismas no hay diferencias para las zonas de las marismas de *S. alterniflora* y la de transición *S. densiflora*- terrestre en SC y BB. En las otras dos zonas SC es la que tiene más acumulación de detritos. En las dos marismas la zona con mayor biomasa de detritos fue la transición *S. densiflora*- terrestre (Resultados del Anova: Tabla 5.IV.; resultados del test a posteriori SNK: Tablas 3.IV y 4. IV).

3.2. Composición de detritos en los acúmulos de los mismos

En los acúmulos de detritos de BB y SB hay mayor proporción de *S. alterniflora* mientras que SC tiene mayor proporción de *S. densiflora*. Sin embargo, para CON no hubo diferencias en la proporción de ambos tipos de detritos. Hay menor proporción de detritos de *S. alterniflora* en SC mientras que en las otras tres marismas la proporción no mostró diferencias. Hay menor proporción de detritos de *S. densiflora* en BB y SB, sin diferencias entre ellas dos mientras que SC y CON tienen mayor cantidad que BB y SB, sin diferencias entre ellas dos (Resultados del Anova: Tabla 6.IV; Fig. 2.IV.).

3.3. Dinámica en la biomasa de los acúmulos de detritos

La biomasa total de los acúmulos de detritos para 100 m de extensión varió desde 11 kg hasta 2600 kg con la mayor cantidad de estas acumulaciones entre los 11 y los 600 kg (Fig. 3.IV.).

Las cuatro marismas presentaron diferencias para las “fechas de muestreo” (SC: $F_{2, 27} = 12,74$; $p < 0,05$. BB: $F_{2, 27} = 25,71$; $p < 0,05$. SB: $F_{2, 27} = 4,56$; $p < 0,05$. CON: $F_{2, 27} = 4,08$; $p < 0,05$). El test *a posteriori* SNK mostró que para SC y CON otoño tuvo más biomasa m^{-2} que verano y primavera, y estas dos con igual cantidad. En BB la

primavera fue la época con más cantidad seguida por verano y luego por otoño y en SB primavera y verano sin diferencias, mientras que otoño fue la fecha con menos cantidad (Fig. 4.IV.).

3.4. Efectos en el sedimento

Para el muestreo de zonas con y sin detritos naturales de Octubre 2008 no se encontraron diferencias en el contenido de MO ($t = -1,22$; g.l. = 10; $p > 0,05$). En cambio para el muestreo de zonas naturales de febrero de 2009 se encontró que en las zonas con acumulación de detritos había mayor contenido de MO que en las zonas desnudas ($t = 3,20$; g.l. = 9 $p < 0,05$; Fig. 5.IV.). En lo que respecta al experimento no se encontraron diferencias para el contenido de MO en todos los muestreos para las zonas experimentales (t abril = $-0,60$; mayo = $0,16$; septiembre = $0,94$; noviembre 2009 = $-1,77$ y enero 2010 = $1,59$; g.l. = 10; $p > 0,05$; Fig. 5.IV.).

En el muestreo de las zonas naturales en octubre 2008 se encontró más contenido de humedad en las zonas con acumulaciones de detrito ($t = 2,54$; g.l. = 10; $p < 0,05$) así como también en febrero de 2009 ($t = 2,17$; g.l. = 9; $p < 0,05$; Fig. 6.IV.). En lo que respecta a las zonas experimentales se encontraron valores más altos de contenido de humedad en sedimento en las zonas con acumulación de detritos en noviembre de 2009 ($t = 4,88$; g.l. = 10; $p < 0,05$) y en enero de 2010 ($t = 6,90$; g.l. = 10; $p < 0,05$). Para los otros meses, en cambio, no se encontraron diferencias entre las dos zonas (t abril = $0,39$; mayo = $1,39$; septiembre = $1,27$; g.l. = 10; $p > 0,05$; Fig. 6.IV.).

Para la temperatura media diaria de invierno, los datos se agregaron y se encontró una menor temperatura media en las zonas con acumulaciones de detritos ($F_{1,358} = 51,58$; $p < 0,05$; Fig.7.IV.). Para la temperatura mínima diaria de invierno también se agruparon los datos y se encontró que hay valores menores en las zonas desnudas ($F_{1,358} = 29,67$; $p < 0,05$; Fig.7.IV.). Para la temperatura máxima diaria de invierno los datos

no se agregaron y se encontró que las zonas con acumulaciones de detritos tienen valores menores ($F_{1,10} = 154,42$; $p < 0,05$; Fig. 7.IV.).

Para la temperatura media diaria de verano, no se agruparon los datos y se encontró que hay valores menores en las zonas de acumulación de detritos ($F_{1,8} = 34,73$; $p < 0,05$; Fig.7.IV.). Para la temperatura mínima diaria de verano no se agregaron los datos y se encontró que la zona desnuda presenta valores menores ($F_{1,8} = 4,72$, $p < 0,05$; Fig.7.IV.). Para la temperatura máxima diaria de verano no se agregaron los datos y se encontró valores menores para las zonas con acumulaciones de detritos ($F_{1,8} = 154,42$; $p < 0,05$; Fig.7.IV.).

3.5. Efecto en la biota asociada al sedimento

En el PERMANOVA de medidas repetidas se encontraron diferencias para el factor principal “presencia de detritos” (Pseudo-F = 2,20; g.l. = 1; $p < 0,05$) así como también para el factor “muestras” (Pseudo-F = 1,77; g.l. = 18; $p < 0,05$) y “fecha de muestreo” (Pseudo-F = 3,29; g.l. = 3; $p < 0,05$).

Para los PERMANOVA de una vía de los muestreos en zonas naturales se encontró que hay diferencias en la biota asociada al suelo tanto en octubre de 2008 (Pseudo-F = 3,72; g.l. = 1; $p < 0,05$) como en febrero 2009 (Pseudo-F = 4,09; g.l. = 1; $p < 0,05$).

El taxón que tiene el porcentaje más alto del número total de individuos es el Oligoqueto sp. 1 con el 56.3% mientras que en las zonas desnudas fueron los Ácaros y los Collembolos con 22% cada uno (ver Tabla 7.IV.). De hecho el análisis de SIMPER (PRIMER 6) mostró que para casi todas las fechas de muestreo el Oligoqueto sp. 1 es el taxón que más contribuye a la diferenciación entre zonas con acumulaciones de detritos y zonas desnudas (Tabla 8.IV.).

Hay más S, N y H' en las zonas con acumulación de detritos con respecto a las zonas desnudas así como también se encontraron diferencias para las fechas de muestreo (S: Tabla 9.IV; Fig. 8.IV. N: Tabla 10.IV.; Fig.9.IV. H': Tabla 11.IV.; Fig. 10.IV).

En el Test de t para octubre de 2008 no se encontraron diferencias para S ($t = 0,51$; g.l. = 16,34; $p > 0,05$; Fig. 8.IV:) ni H' ($t = 0,50$; g.l. = 16,80; $p > 0,05$; Fig. 9.IV.) mientras que se encontró mayor N en las zonas con acumulación de detritos ($t = 2,33$; g.l. = 9,99; $p < 0,05$; Fig. 10.IV.). En el test de t para febrero de 2009 se encontró mayor S en las zonas con acumulación de detritos ($t = 3,13$; g.l. = 14,90; $p < 0,05$; Fig. 8.IV.), mayor N ($t = 3,47$; g.l. = 11,22; $p < 0,05$; Fig. 9.IV.) y mayor H' ($t = 2,78$; g.l. = 17,94; $p < 0,05$; Fig. 10.IV.).

4. Discusión

Los resultados mostraron que en todas las marismas hay mayor cantidad de detritos depositados en la zona más alta de la marisma. La biomasa de detritos acumulados cambió con el tiempo pero no se observó una tendencia general para las cuatro marismas y las estaciones del año. Con excepción de CON que no tiene diferencias en la proporción de detritos de las dos especies, las otras tres marismas tienen mayor proporción de detritos de la especie que domina la marisma (SC más cantidad de *S. densiflora* y BB junto con SB más cantidad de *S. alterniflora*). los acúmulos de detritos mantuvieron mayores niveles de humedad en los meses más calurosos del año que las zonas desnudas. También, tanto en verano como en invierno, se encontró menor temperatura media y máxima y mayor temperatura mínima en las zonas con detritos con respecto a las zonas desnudas. No se encontraron diferencias para el contenido de MO con excepción del muestreo natural en febrero de 2009. Se encontró mayor S, N y H' en las zonas con acumulación de detritos.

El hecho de que en el presente capítulo se haya encontrado más acumulación de detritos en la zona más alta de la marisma concuerda con resultados previos en otros sistemas (ej. Valiela y Rietsma 1995, Minchinton 2002). Estas acumulaciones son el resultado de mareas que inundan la marisma de tal manera que los detritos flotan por encima de las especies de marisma. Sólo en SC se encontró la misma cantidad de distancia lineal ocupada por detritos en la zona de transición *S. alterniflora* y *S. densiflora* como en la zona de transición marisma alta- ambiente terrestre. Esto puede ser explicado por el hecho de que en esta marisma *S. densiflora* tiene tallos más altos que *S. alterniflora* (observaciones personales) lo cual hace de freno para los detritos de mareas no demasiado altas. Resultados similares se encontraron en marismas de Norte América (Bertness y Yeh 1994, Pennings y Richards 1998). La otra marisma en donde *S. densiflora* tiene una mayor largo de tallo que *S. alterniflora* es CON. La razón por la cual no se encontró el mismo patrón que en SC ya fue explicada en la sección 2.2.

No hay una tendencia estacional clara en cuanto a la acumulación de detritos para las cuatro marismas. Sin embargo aquellas marismas dominadas por *S. densiflora* (*i.e.* SC y CON) tienen mayor acumulación de biomasa de detritos en otoño mientras que las marismas dominadas por *S. alterniflora* (*i.e.* BB y SB) tienen menos biomasa acumulada en esa fecha de muestreo (ver resultados). La depositación de acumulaciones de detritos en las marismas del Noroeste Atlántico de Estados Unidos está determinada por la mortandad masiva de biomasa viva debido a un período de temperaturas extremadamente frías (Bertness y Ellison 1987, Valiela y Rietsma 1995).

Teniendo en cuenta que en las marismas del sur del ASO no se encontraron diferencias para la biomasa viva y total en las cuatro fechas de muestreo (*i.e.* no hay períodos de crecimiento o mortalidad marcados; Capítulo III) se puede concluir que en estas marismas, a diferencia de las de Norte América, la cantidad de detritos acumulados en las distintas fechas del año no esta relacionado con los ciclos de la biomasa en pie de las especies de marisma. Es probable que la explicación en las

variaciones de biomasa acumuladas para las distintas épocas del año tenga que ver con el rol de las mareas. Por ejemplo SC y CON se encuentran bajo la influencia de ríos (Isacch et al. 2006). Por lo menos en el caso de la cuenca del Río de la Plata (donde se encuentra SC) en otoño se encuentra el caudal máximo del mismo (García y Mechoso 2005). Esto podría significar mayor inundación de las zonas aledañas, lo cual podría significar más remoción de la necromasa aérea y depositación de detritos. De hecho en el Capítulo III se vio que en otoño las cuatro marismas presentan menor necromasa aérea. Sin embargo BB y SB para esa fecha de muestreo tiene menos acumulación de detritos en la marisma (ver resultados). Esto podría deberse a que si bien la necromasa aérea fue removida por las mareas, en esa época del año en vez de ser depositada dentro de la marisma fue exportada a las aguas del estuario. Por lo tanto, de comprobarse lo anteriormente dicho, lo que determina la variación de biomasa en las marismas del ASO y de Estados Unidos son factores abióticos distintos. Más aún, se vé que las marismas del ASO no están todas regidas por los mismos factores abióticos.

Teniendo en cuenta que excepto por CON, en las otras tres marismas se encontró mayor proporción de detritos de la especie que de hecho las domina, se puede concluir que la dominancia de las especies tiene un rol importante en definir la composición de los acúmulos de detrito de cada marisma. Esto va en concordancia con lo sugerido en el Capítulo II, en donde en una marisma de BB ambas especies tendrían las mismas posibilidades de exportar detritos, por lo tanto aquella especie que abarque más área será la que terminará teniendo más detritos para ser exportados o para su acumulación. Sin embargo, pareciera que por lo menos para la marisma del CON otros factores estarían jugando un importante rol que lleva a una mayor exportación de *S. alterniflora* de tal manera que en los acúmulos de detritos iguala la cantidad de *S. densiflora*. Hay mucha evidencia que la exportación de detritos no depende sólo de las características bióticas del estuario (*i.e.* productividad primaria) si no también de las características geomorfológicas del mismo como por ejemplo el tamaño de la boca del estuario (ej.

Childers et al. 2000; Dame y Allen 1996), elevación y topografía (ej. Childers et al. 2000; Taylor y Allanson 1995). Por lo tanto, es probable que si bien la especie que domina la marisma es muy importante, la composición final de los acúmulos de detritos será una combinación de las características bióticas así como también de las abióticas de una marisma. De hecho si se observan los resultados de este Capítulo y los obtenidos en el Capítulo III tampoco concuerdan claramente y para todas las fechas los acúmulos de detritos con mayor peso total y por unidad de área (este Capítulo), con las marismas localizadas en los estuarios con mayor biomasa total, evidenciando así una vez más que las variables abióticas (principalmente corrientes de marea) son muy importantes a la hora de definir las cantidades de biomasa depositadas.

En lo que respecta al efecto de los acúmulos de detritos en el sedimento, excepto en Febrero en todo el resto de los muestreos no se encontraron diferencias en el contenido de MO entre zonas con/sin detritos. En sistemas similares al nuestro se encontraron resultados semejantes para acumulaciones de detritos de algas: en una marisma en Australia tampoco hay diferencias entre los dos tipos de tratamiento (Chapman y Roberts 2004), mientras que en otra marisma de Australia los efectos variaban con el tiempo y el espacio (Rossi y Underwood 2002), y en una marisma en España no hay diferencias en contenido de MO para dos calidades de detritos distintos (Olabarria et al. 2010). Esto puede deberse a que la MO es un componente sumamente dinámico del sedimento ya que puede ser rápidamente mineralizado por las bacterias o entrar a las tramas tróficas a través de los consumidores de bacterias o detritívoros (Fontaine et al. 2004; Rossi 2007). Por lo tanto, es probable que sea difícil captar el efecto que tienen estas acumulaciones de detrito en la MO del sedimento.

Estudios previos en playas arenosas han encontrado que la temperatura y humedad del sedimento pueden variar debido a la presencia de acumulaciones de detritos, aunque esa variación no fue constante a través del tiempo y del espacio (Rodil et al. 2008). A su vez en otro estudio de playas arenosas se encontró que la abundancia

de los acúmulos de detritos se correlaciona con mejores condiciones en el sedimento para la colonización de especies, como por ejemplo menor salinidad (Pennings y Richards 1998). Resultados similares se han encontrado en este capítulo ya que los acúmulos de detritos disminuyen las temperaturas extremas y en los meses más calurosos tienen mayor contenido de humedad. Se ha propuesto que los acúmulos de detritos aumentan la macrofauna al incrementar la disponibilidad de alimento o al mejorar las condiciones microclimáticas del suelo (Jaramillo et al. 2006). Por lo tanto, teniendo en cuenta que los acúmulos de detritos efectivamente mejoran las condiciones del sedimento, puede ser una buena razón para la mayor S, N y H' en las zonas de acumulación de detritos con respecto a las zonas desnudas. Pareciera que este es un patrón generalizado para los acúmulos de detritos ya que resultados similares a los de este capítulo se han encontrado para acumulaciones de detritos de distintos tipos de alga (ej. Dugan et al. 2003, Chapman y Roberts 2004, Jaramillo et al. 2006, Rodil et al. 2008).

En conclusión los acúmulos de detritos están ampliamente distribuidos en las marismas del sur del ASO y la composición de los mismos dependen de la dominancia de las especies de cada marisma. Teniendo en cuenta lo anterior y que tienen importantes efectos en las condiciones microclimáticas del sedimento y la biota asociado a él, son disturbios con un rol protagónico en la estructuración de las marismas. Pero teniendo en cuenta todas las diferencias que ya se mencionaron entre los detritos de una u otra especie de la región (*i.e.* tasas de descomposición, calidad de nutrientes, producción de detritos), el efecto que los acúmulos de estos detritos tienen podría depender del tipo de detrito que se encuentra en mayor proporción. La proporción de los detritos está relacionada con la dominancia de las especies de cada marisma. Por lo tanto aquellas marismas con dominancia de *S. alterniflora* es posible que tengan acúmulos menores de macrodetritos de los que hay en marismas dominadas por *S. densiflora* debido a que esta última planta se descompone mucho menos y

permanece más tiempo como tal. Esto a su vez implica que la duración del disturbio es mayor pudiendo tener un mayor efecto en el sedimento.

5. Tablas y Figuras

Tabla 1.I. Resumen de objetivos y análisis estadísticos y la sección de Materiales y Métodos (M y M) y resultados donde se encuentran cada uno de estos análisis (SAL: El Salado, SC: San Clemente, BB: Bahía Blanca, SB: San Blas, SAO: Bahía San Antonio, CON: Desembocadura Río Negro).

Objetivos	Estadísticos	Factores	Sitios	M y M	Resultados
Evaluar la depositación de detritos en las distintas zonas del intermareal de la marisma y comparar entre las distintas marismas	Anova de dos vías	“Marisma”	SC	2.2	2.1
		“Zona de la marisma”	BB SB CON SAO (n = 2) SC BB (n = 5)		
Evaluar la composición de detritos en los acúmulos de los mismo según la dominancia de la especie de <i>Spartina</i> en cada marisma	Anova de tres vías	“Especie de detrito”	SC	2.3	2.2
		“Marisma”	CON BB SB		
		“Fecha de muestreo”			
Evaluar si la biomasa de los acúmulos de detritos cambia a lo largo del año.	Anova de una vía	“Fecha de muestreo”	SC	2.4	2.3
			CON BB SB		
Evaluar el efecto de los acúmulos de detritos en la a) humedad b) en la MO del sedimento c) en la temperatura	Test de t	Zonas con y sin de detritos	SC	2.5	2.4
Evaluar efecto de detritos en biota asociada al sedimento a) en experimento b) en muestreo	Anova de dos vías	“Presencia de detritos”	SC	2.6	2.5
		“Dispositivo recolector de datos”			
		“Muestras”			
Evaluar diferencias en el ensamble de la biota asociada al suelo a) en experimento b) en muestreo	Permanova de tres vías (toda la comunidad)	“Presencia de detritos”	SC	2.6	2.5
		“Fecha de muestreo”			
Evaluar diferencias en el ensamble de la biota asociada al suelo a) en experimento b) en muestreo	Permanova de una vía (toda la comunidad)	“Presencia de detritos”	SC	2.6	2.5
		“Fecha de muestreo”			
Evaluar diferencias en el ensamble de la biota asociada al suelo a) en experimento b) en muestreo	Anova de dos vías (S, N, H')	“Presencia de detritos”	SC	2.6	2.5
		“Fecha de muestreo”			
Evaluar diferencias en el ensamble de la biota asociada al suelo a) en experimento b) en muestreo	Test de t (S, N, H')	Zonas con y sin detritos			

Tabla 2.IV. Resultados del Anova de dos vías para las cinco marismas: metros de detrito acumulado (n = 10).

	g.l	CM	F	p
Marisma	4	10,02	54,55	< 0,05
Zona de la marisma	3	163,30	888,20	< 0,05
Marisma x Zona de la marisma	12	6,35	34,55	< 0,05
Error	20	0,18		

Tabla 3.IV. Resultados del test *a posteriori* SNK para la interacción de los metros de detritos acumulados entre los factores “marismas” y “zona de la marisma”. Diferencias entre las marismas para cada zona (SAL: El Salado, SC: San Clemente, BB: Bahía Blanca, SB: San Blas, SAO: Bahía San Antonio, CON: Desembocadura Río Negro; n = 10).

Código	Zona	Diferencias entre marismas	
		Análisis para cinco marismas	Análisis para dos marismas
1	<i>S. alterniflora</i>	SC= BB= SB= CON= SAO	SC= BB
2	Transición <i>S. alterniflora</i> - <i>S. densiflora</i>	SC> BB> SB= CON= SAO	SC> BB
3	<i>S. densiflora</i>	SC> BB= SB= CON= SAO	SC> BB
4	Transición <i>S. densiflora</i> - terrestre	SC= BB= SB= CON= SAO	SC= BB

Tabla 4.IV. Resultados del test *a posteriori* SNK para la interacción de los metros de detritos acumulados entre los factores “marisma” y “zona de la marisma”. Diferencias entre las zonas para cada marisma (códigos para cada zona de marisma en Tabla 1; SAL: El Salado, SC: San Clemente, BB: Bahía Blanca, SB: San Blas, SAO: Bahía San Antonio, CON: Desembocadura Río Negro; n = 10).

Marisma	Diferencias entre zonas	
	Análisis para cinco marismas	Análisis para dos marismas
SC	4= 2> 3= 1	4> 2> 3= 1
BB	4> 3= 2= 1	4> 2> 3= 1
SB	4> 3= 2= 1	
CON	4> 3= 2= 1	
SAO	4> 3= 2= 1	

Tabla 5.IV. Resultados del Anova de dos vías para las marismas de Bahía Blanca y San Clemente: metros de detrito acumulado (n = 10).

	g.l	CM	F	p
Marisma	1	1298,49	37,27	< 0,05
Zona de la marisma	3	16737,30	480,45	< 0,05
Marisma x Zona de la marisma	3	676,99	19,43	< 0,05
Error	32	34,83		

Tabla 6.IV. Resultados del Anova de tres vías para las marismas de Bahía Blanca, San Clemente, Condor y San Blas: proporción de especie de detrito acumulado (n = 10).

	g.l	CM	F	p
Especie de detrito	1	42,03	18,52	< 0,05
Marisma	3	4,30	6,19	< 0,05
Fecha de muestreo (Marisma)	8	0,69	1,44	0,18
Especie de detrito x Marisma	3	35,75	15,75	< 0,05
Especie de detrito x Fecha de muestreo (Marisma)	8	2,27	4,69	< 0,05
Error	216	0,48		

Tabla 7.IV. Porcentaje del número total de individuos de cada grupo taxonómico en los muestreos para zonas naturales y para zonas experimentales (W: zonas con acumulaciones de detritos, NW: zonas desnudas; n = 10).

Taxón	Natural		Experimento	
	W	NW	W	NW
Larva Diptera y Coleoptera	8,10	2,72	13,03	8,50
Oligoqueto sp. 1	56,28	11,32	24,40	23,53
Acari	7,79	22,64	11,00	8,24
Pupa Diptera	0,87	11,32	1,44	0,00
Colémbolla	12,12	22,64	28,71	11,76
Insectos adultos	6,93	18,87	14,35	20,00
Crustaceos adultos	3,46	1,89	1,91	7,06

Tabla 8.IV. Abundancia promedio, porcentaje de contribución, y porcentaje acumulado de contribución para las cinco especies más importantes en diferenciar las zonas con acumulaciones de detritos (Wrack) de las zonas desnudas en cada fecha de muestreo (No Wrack).

Mes	Taxón	Abund. Prom. Wrack	Abund. Prom. No Wrack	% de Contribución	% Acumulado
Oct. 2008	Oligoqueto sp.1	1,65	0,24	38,34	38,34
	Larva Dipt. Cicodidae sp.5	0,1	0,44	14,95	53,29
	Larva Coleop. Anticidae sp.1	0,57	0,1	14,55	67,84
	Colembolla sp.1	0	0,34	9,76	77,61
	Larva diptera sp.7	0,1	0	6,4	84,01
Feb. 2009	Oligoqueto sp.1	2,14	0,17	22,91	22,91
	Colembolla sp.1	1,22	0,52	14,94	37,85
	Acari sp.4	0,57	0	8,62	46,47
	Orthoptera sp.1	0,24	0,2	6,54	53,01
	Acari sp.1	0,47	0,2	6,52	59,53
Abr. 2009	Oligoqueto sp.1	0,64	0,48	28,54	28,54
	Geofilomorfa sp.1	0,44	0,14	23,7	52,24
	Colembolla sp. 1	0,61	0,1	15,13	67,37
	Larva Coleop. Elateridae sp.2	0,1	0,1	7,47	74,84
	Larva Coleop. Anticidae sp.1	0,1	0,14	7,3	82,14
Jun. 2009	Oligoqueto sp.1	0,6	0,37	16,15	16,15
	Colembolla sp.1	0,85	0,27	14,21	30,36
	Larva Dipt. Quironómidae sp.1	0,71	0,17	10,46	40,82
	Colembolla sp.2	0,34	0,1	9,4	50,23
	Acari sp.8	0,44	0,27	9,12	59,35
Sept. 2009	Oligoqueto sp.1	1,14	0,31	22,81	22,81
	Colembolla sp.1	1,14	0,2	19,65	42,46
	Geofilomorfa sp.1	0,5	0,42	14,74	57,2
	Larva Dipt. Quironómidae 1	0,44	0,26	9,94	67,15
	Larva Coleop. Anticidae sp.1	0,1	0,24	4,89	72,04
Nov. 2009	Acari sp.5	0,24	0	17,09	17,09
	Oligoqueto sp.1	0,28	0	14,59	31,68
	Larva Coleop. Latrididae sp.4	0,1	0	11,58	43,26
	Larva Coleop. sp.5	0,14	0,1	10,83	54,1
	Geofilomorfa sp.1	0	0,1	8,29	62,38

Tabla 9.IV. Resultados del Anova de medidas repetidas para el total de especies (S); (n = 10).

	g.l	F	p
Presencia de detritos	1	6,58	< 0,05
Error	18		
Fechas de muestreo	3	4,96	< 0,05
Presencia de detritos x Fechas de muestreo	3	1,36	0,28
Error	16		

Tabla 10.IV. Resultados del Anova de medidas repetidas para el total de individuos (N);
(n = 10).

	g.l	F	p
Presencia de detritos	1	5,38	< 0,05
Error	18		
Fechas de muestreo	3	3,27	< 0,05
Presencia de detritos x Fechas de muestreo	3	0,79	0,51
Error	16		

Tabla 11.IV. Resultados del Anova de medidas repetidas para el índice de Shannon (H');
(n = 10).

	g.l	F	p
Presencia de detritos	1	7,18	< 0,05
Error	18		
Fechas de muestreo	3	5,07	< 0,05
Presencia de detritos x Fechas de muestreo	3	1,24	0,32
Error	16		

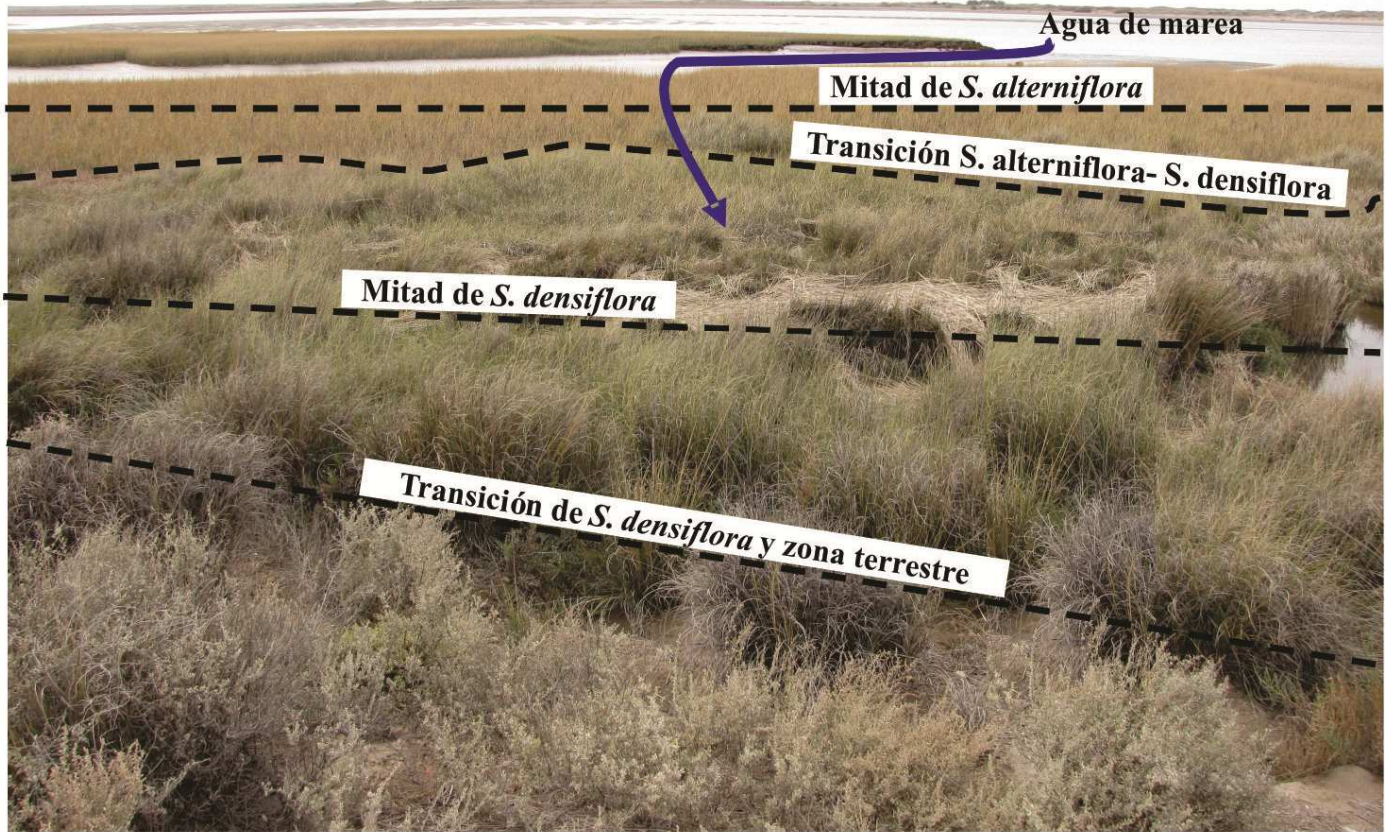


Figura 1.IV. Imagen que muestra las cuatro zonas delimitadas en la marisma para llevar a cabo los muestreos de acumulaciones de detritos.

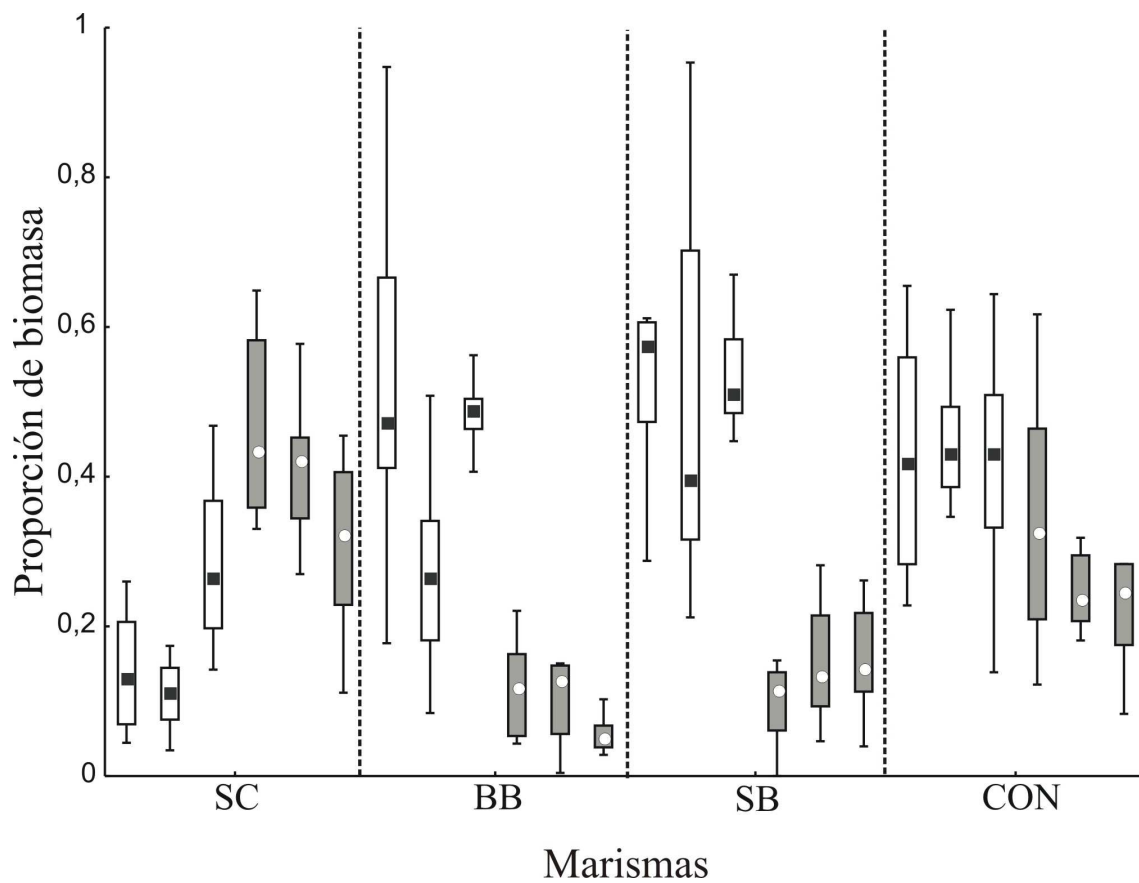


Figura 2.IV. Proporción de biomasa de detritos de *S. alterniflora* (cajas vacías) y *S. densiflora* (cajas grises) en las tres fechas de muestreo (primavera, verano y otoño) y en las cuatro marismas: San Clemente (SC), Bahía Blanca (BB), San Blas (SB) y Desembocadura Río Negro (CON); (n = 10).

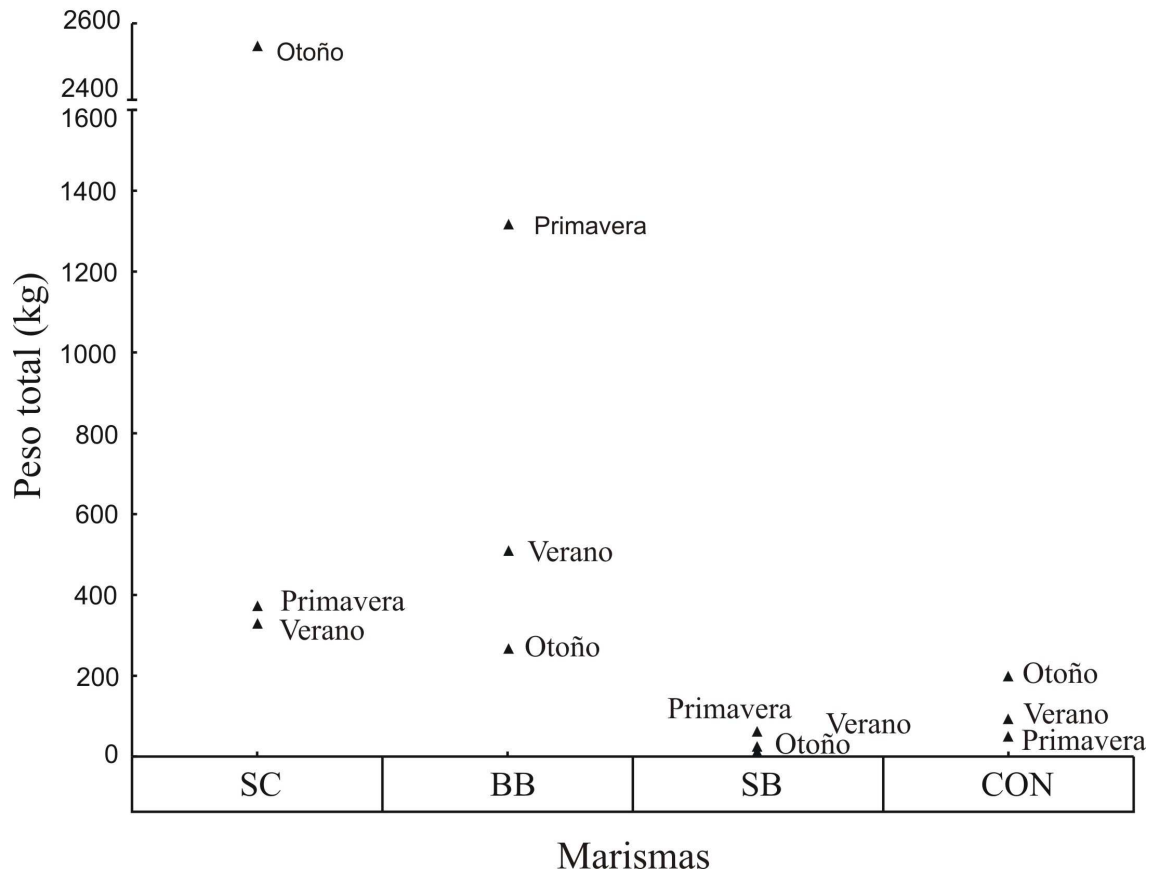


Figura 3.IV. Peso total en kg en 100 metros de extensión en la zona de transición *S. densiflora* – ambiente terrestre para las tres fechas de muestreo (i.e. primavera, verano y otoño) en las cuatro marismas: San Clemente (SC), Bahía Blanca (BB), San Blas (SB) y Desembocadura Río Negro (CON).

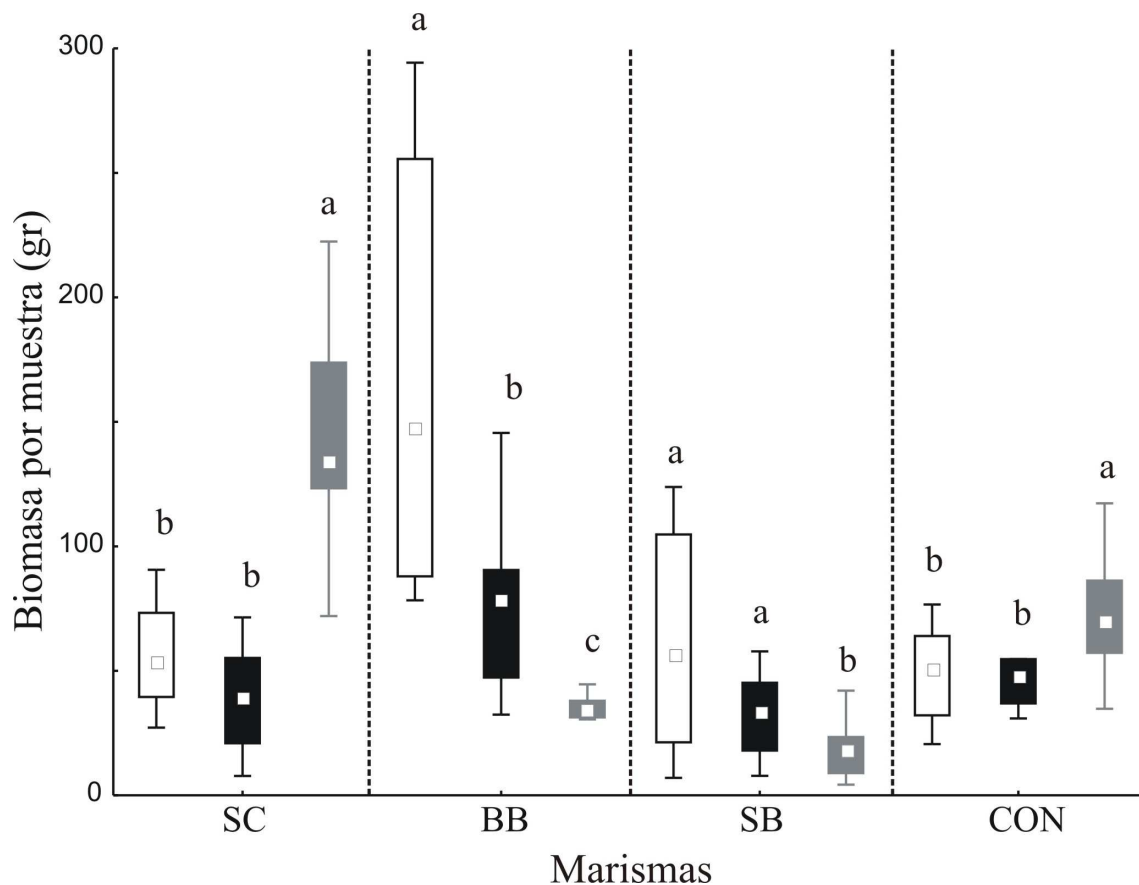


Figura 4.IV. Peso en gramos de muestras de 25 x 25 cm de acumulaciones de detritos obtenidos en la zona de transición *S. densiflora* – ambiente terrestre de las marismas de San Clemente (SC), Bahía Blanca (BB), San Blas (SB) y Desembocadura Río Negro (CON); (n = 10). Las cajas vacías corresponden a muestras de primavera, las negras a verano y las grises a otoño. De aquí en más, las cajas fueron construidas con las líneas verticales representando los percentiles 0,01 y 0,99. Los límites de las cajas, los percentiles 0,25 y 0,75 y los símbolos dentro de las cajas corresponden a las medianas. Letras distintas indican diferencias entre estaciones para cada marisma.

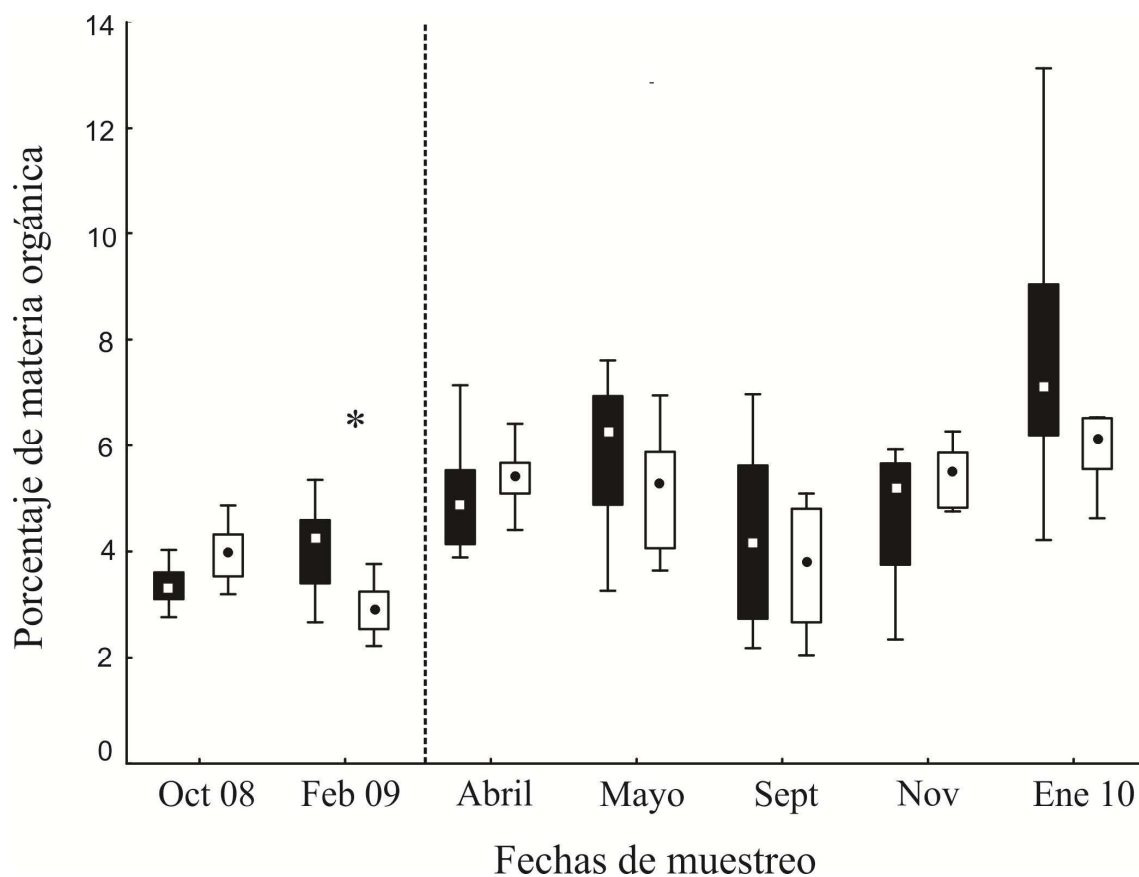


Figura 5.IV. Proporción del contenido de materia orgánica en sedimentos de las zonas con acúmulos de detritos (cajas negras) y zonas desnudas (cajas vacías; $n = 10$). De aquí en más, la línea punteada separa los muestreos de zonas naturales (*i.e.* octubre de 2008 y febrero de 2009) de los muestreos de zonas experimentales (*i.e.* abril, mayo, septiembre, noviembre de 2009 y enero de 2010). Los asteriscos indican diferencias entre zonas para cada fecha de muestreo.

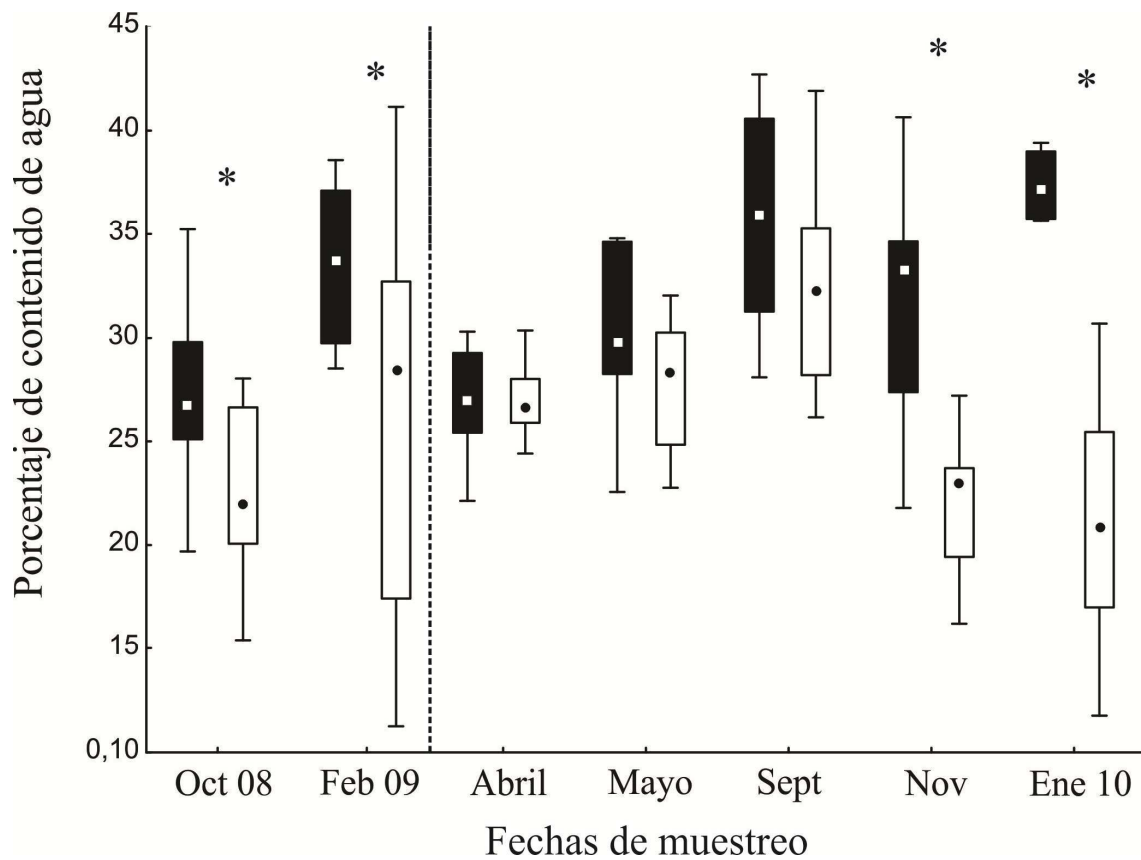


Figura 6.IV. Proporción de contenido de humedad en el sedimento para zonas con acúmulos de detritos (cajas negras) y zonas desnudas (cajas vacías; n = 10). Los asteriscos indican diferencias entre zonas para cada fecha de muestreo.

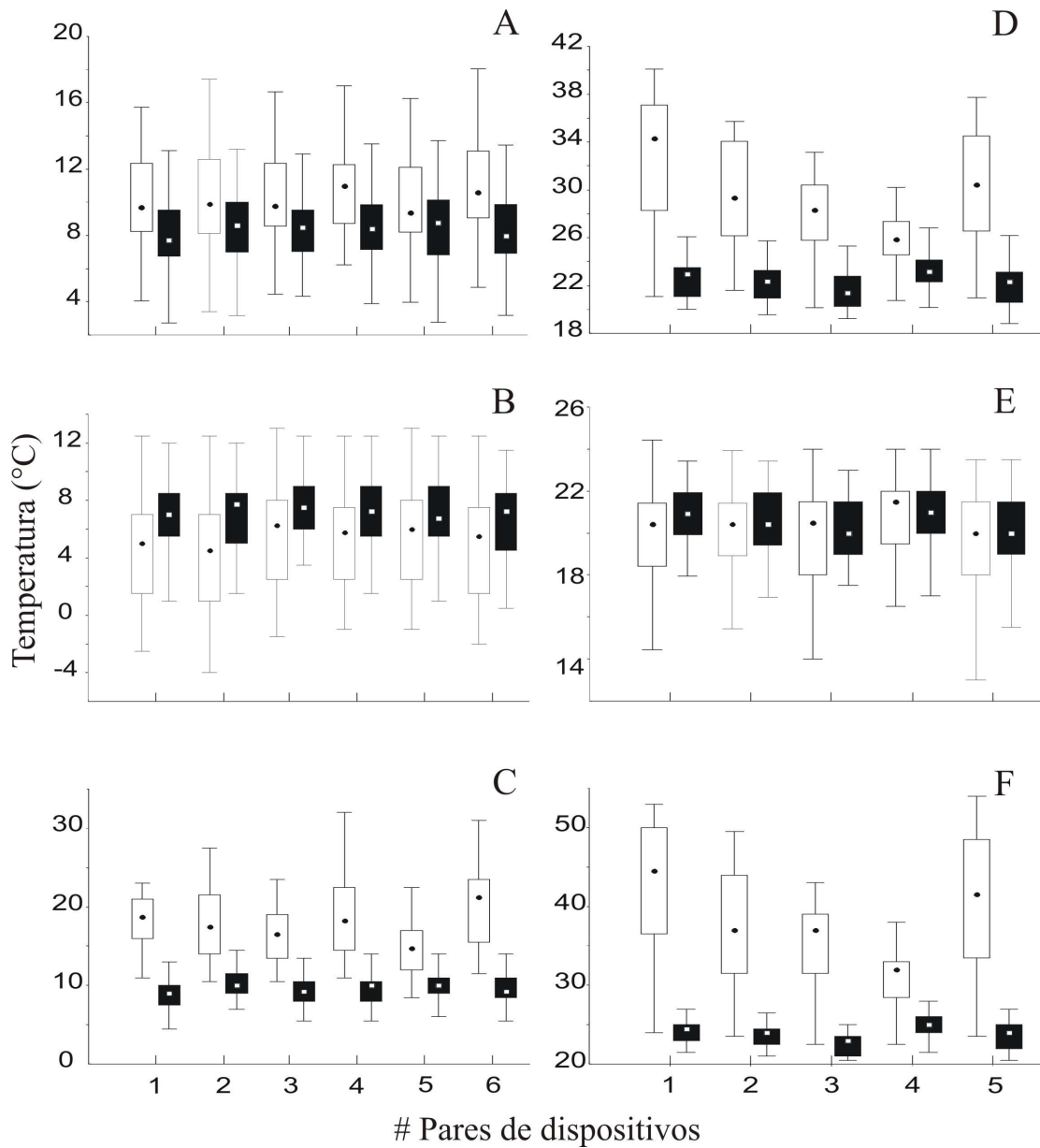


Figura 7.IV. Temperatura de la superficie del sedimento en (A) invierno promedio, invierno mínima (B), invierno máxima (C) y en verano promedio (D), mínima (E), y máxima (F); ($n = 10$). Los números en el eje x corresponden a pares de dispositivos para medir temperatura, uno en la zona de acúmulos de detritos (cajas negras) y el otro en las zonas desnudas (cajas vacías).

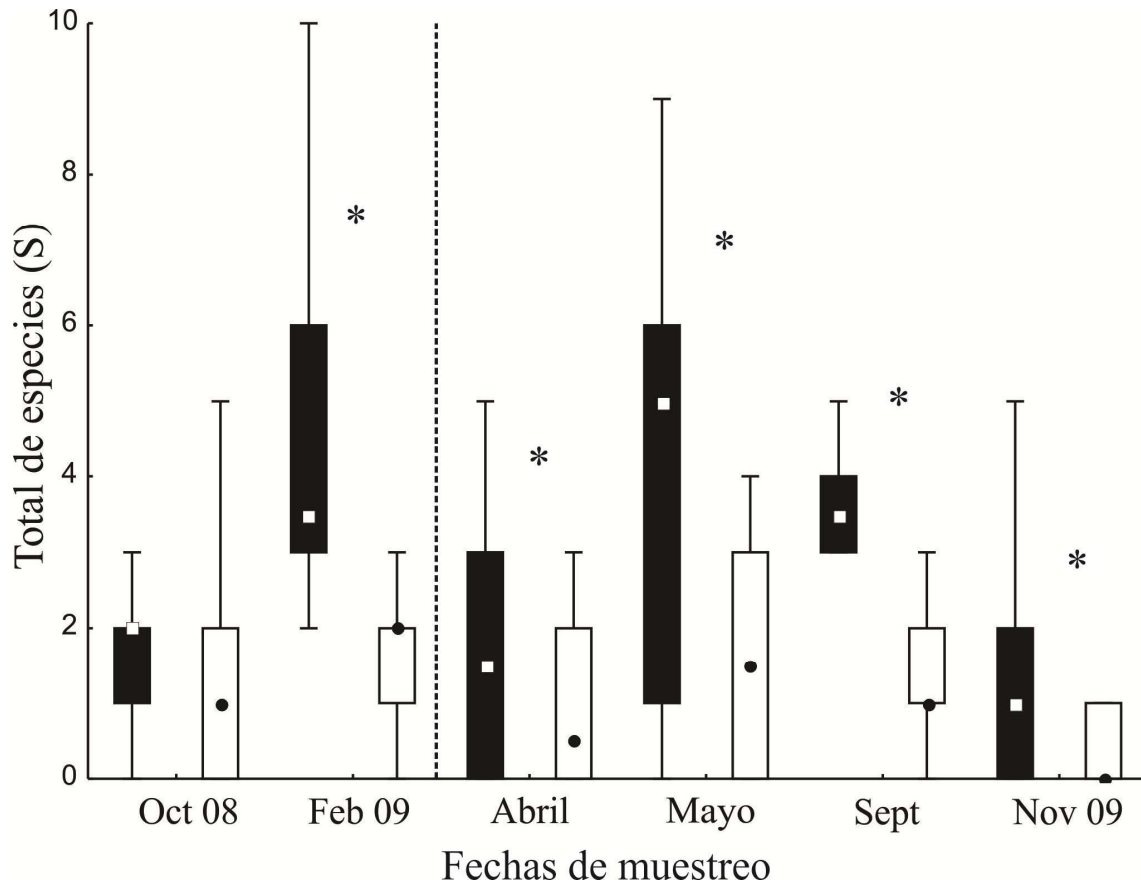


Figura 8.IV. Número total de especies (S) para las zonas con acumulaciones de detritos (cajas negras) y las zonas desnudas (cajas vacías; n = 10). Los asteriscos muestran diferencias para las distintas zonas.

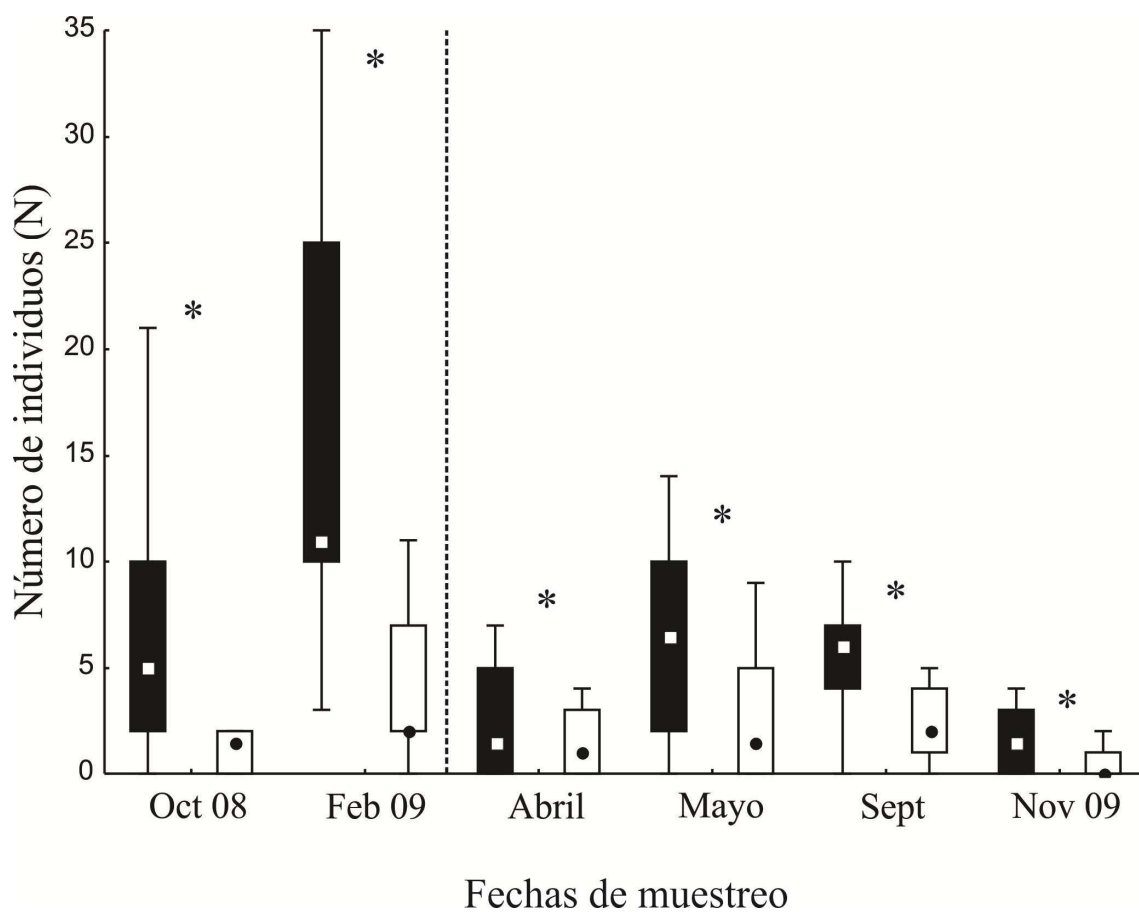


Figura 9.IV. Número total de individuos (N) para las zonas con acumulaciones de detritos (cajas negras) y las zonas desnudas (cajas vacías; n = 10). Los asteriscos muestran diferencias para las distintas zonas.

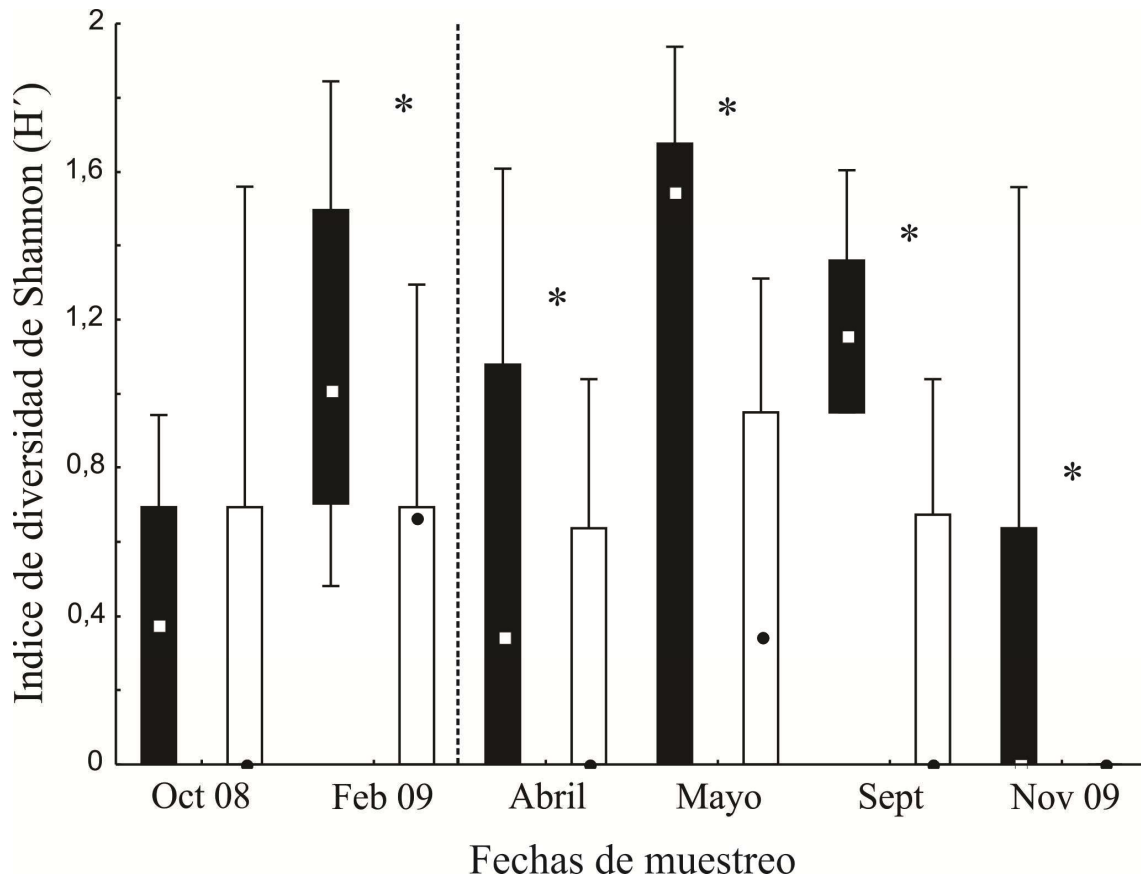


Figura 10.IV. Índice de diversidad de Shannon (H') para las zonas con acumulaciones de detritos (cajas negras) y las zonas desnudas (cajas vacías; $n = 10$). Los asteriscos muestran diferencias para las distintas zonas.

CAPITULO V

Discusión general



Las especies de los estuarios son importantes reguladoras del flujo de los nutrientes en estos sistemas (Pedersen et al. 2004). Por un lado, consumen los nutrientes disponibles en el estuario para su propio crecimiento y por otro, a través de la herbivoría, descomposición o exportación de detritos, devuelven estos nutrientes al ecosistema (Pedersen et al. 2004). Cuál de todos estos procesos es o son los predominantes y cuál es su dirección va a depender de las características propias de cada especie de planta así como también de su relación con los factores abióticos y bióticos. Por lo tanto, diferencias en el ensamble de especies para ambientes similares se puede traducir en roles ecosistémicos distintos. Los resultados de esta tesis muestran que en las marismas del Atlántico Sudoccidental (ASO) las distintas dominancias de una u otra especie se traduce en que los procesos que predominan dentro de cada una de ellas van ser distintos. En los capítulos de la presente tesis se encontró que *S. densiflora* presenta mayor productividad primaria neta (PPN) que *S. alterniflora* (Capítulo I). Esta mayor PPN combinada con los factores bióticos y abióticos de la región del ASO se traduce en que aquellas marismas dominadas por *S. densiflora* tienen mayor biomasa de esta especie por unidad de superficie de marisma, por lo cual en estas marismas la zona de la marisma alta presentará mayor concentración de biomasa (Capítulo III). En el caso de las marismas dominada por *S. alterniflora* las zonas de marisma alta y baja presentan igual biomasa de las dos especies por unidad de superficie de marisma (Capítulo III). A su vez, se vio que en una marisma con igual biomasa por unidad de superficie de las dos especies (*i.e.* estuario de Bahía Blanca), *S. densiflora* presenta mayor producción de detritos por unidad de superficie de cobertura total de especie que *S. alterniflora*, pero que cuando se corrige por la cobertura real de la especie en la marisma (particularmente *S. densiflora* ya que presenta una distribución espacial en parches) resultó que tanto la productividad primaria (Capítulo I) como la producción de detritos es la misma para

ambas especies (Capítulo II). Por lo tanto, en aquellas marismas donde hay más biomasa por unidad de superficie de *S. densiflora*, esta especie tendrá mayor producción primaria y de detritos por unidad de superficie (*i.e.* marismas dominadas por *S. densiflora*) mientras que en aquellas marismas en donde ambas especies presentan igual biomasa por unidad de superficie la productividad primaria y producción de detritos de las dos especies es igual (marismas dominadas por *S. alterniflora*).

Hasta aquí entonces las principales diferencias entre las marismas dominadas por *S. densiflora* y *S. alterniflora* es que las primeras presentan más productividad primaria, biomasa y producción de detritos por unidad de superficie que las últimas (Capítulo I, II y III). Relacionado a la producción de detritos uno de los roles ecosistémicos más importantes de las marismas es de hecho la exportación de esa materia orgánica para ser utilizadas por las redes tróficas del estuario (ej. Teal 1962, Valiela et al. 2000). En este sentido cuánto exporta una marisma o zona de marisma depende de: 1) la producción de detritos ya que va a determinar la disponibilidad inicial de materia orgánica para ser exportada (ej. Gallagher et al. 1980, Odum 2000), 2) de la exposición que estos tengan a las mareas ya que va a determinar la probabilidad real de ser removidos y transportados (Taylor y Allanson 1995, Ibañez et al. 2000), 3) de las tasas de descomposición ya que va a determinar por un lado cuánto puede ser reciclado dentro de la marismas y a su vez en qué estado de procesamiento va a ser exportado a las aguas del estuario (*i.e.* a mayor tasas de descomposición mayor posibilidad de ser exportado como materia orgánica disuelta o materia orgánica particulada, que son más aprovechables por las redes tróficas; Mann 1988). Las tasas de descomposición, a su vez, dependen de la exposición a las mareas (*i.e.* a mayor exposición tasas de descomposición más rápidas, ej. Hemminga y Buth 1991, Menéndez y Sanmartí 2007) y de la calidad nutricional de los detritos (*i.e.* a mejor calidad nutricional mayores tasas de descomposición; ej. Melillo et

al. 1982, Enriquez et al. 1993). Por lo tanto son varios los factores que hay que evaluar para poder establecer la exportación de detritos y la forma en que son exportados.

En lo que respecta a lo anteriormente mencionado en el Capítulo II se vio que *S. alterniflora* está más expuesta a las mareas y presenta mayor exportación de detritos superficiales que *S. densiflora* (Capítulo II). Sin embargo, hay más detritos de *S. alterniflora* enterrados en el sedimento que de *S. densiflora*, mientras que los detritos de esta última, debido al tipo de sedimento donde habita esta especie, permanecen superficiales. A su vez, los detritos de *S. alterniflora* presentan mejor calidad nutricional y, por lo tanto, mayores tasas de descomposición, que sumado al hecho de mayor entrapamiento indicaría mayores tasas de reciclado *in situ* y lo exportado en un estado de mayor descomposición. Esto se traduce en que probablemente los detritos de esta especie son los más aprovechables por las redes tróficas estuariales. En lo que respecta a los detritos de *S. densiflora* debido a que prácticamente no se entierran y tienen tasas de descomposición bajas se acumulan superficialmente en el sedimento. Se concluyó entonces en el Capítulo II que con una marea alta que llega a la marisma de *S. densiflora* probablemente todos estos detritos son removidos de la marisma. Estos detritos en comparación con los de *S. alterniflora*, por presentar calidad nutricional y tasas de descomposición menores, probablemente son poco usados en las redes tróficas del estuario y quedan disponibles para ser acumulados en los grandes acúmulos de detritos.

De todo lo anteriormente dicho (Capítulo I, II y III) se concluye entonces que en lo que respecta al funcionamiento interno de cada marisma, las dominadas por *S. alterniflora* presentarán mayor reciclado interno de nutrientes mientras que las dominadas por *S. densiflora* presentarán periodos de almacenamiento de carbono y nutrientes más largos. Más aún, el hecho de que *S. alterniflora* presente mayores tasas de herbivoría de esta especie con respecto a *S. densiflora* (Alberti et al. 2007, Daleo et

al. 2009, Canepuccia et al. 2011) exagerba aún más el mayor reciclado *in situ* de esta zona de marisma. En cambio los detritos de *S. densiflora*, debido a su baja calidad nutricional con respecto a *S. alterniflora*, probablemente son menos usados por las cadenas tróficas del estuario de tal manera que están más disponibles, una vez removidos por una marea alta de la zona habitada por *S. densiflora*, para ser acumulados sobre la zona de transición marisma- ambiente terrestre en forma de grandes acumulaciones de detritos y generar nuevos ambientes más favorables para la biota del suelo (Capítulo IV).

Sin embargo al comparar entre distintas marismas o estuarios es de particular importancia tener en cuenta las hectáreas totales que cubre cada especie en cada uno de ellos. En el Capítulo III se vio que teniendo en cuenta las superficie total del estuario, la biomasa completa estuarial de *S. alterniflora* para estuarios dominados por una u otra especie se pueden terminar igualando. Por ejemplo el estuario donde se localiza SC y SAL (estuario dominado por *S. densiflora*; Isacch et al. 2006) tiene la misma biomasa completa estuarial de *S. alterniflora* que los estuarios donde se localizan BB y SB (estuarios dominados por *S. alterniflora*; Isaach et al. 2006). De esta forma si bien el estuario de SC + SAL presentará mayor acumulación de nutrientes que reciclado *in situ* (resultado de la dominancia de *S. densiflora*) aportará igual cantidad de biomasa de buena calidad a las tramas tróficas estuariales que los estuarios de BB y SB. De hecho hay evidencias que las especies de *Spartina* son importantes en las tramas tróficas estuariales del Río de La Plata (i.e. SC + SAL; Botto et al. 2011). Probablemente la principal diferencia de estos tres estuarios es que como SC + SAL están dentro del estuario que tiene más biomasa completa estuarial de *S. densiflora* con respecto a los otros estuarios (Capítulo III) presente mayores acúmulos de detritos, presentando así mayor heterogeniedad espacial producto del disturbio. SAO al tener menos biomasa completa estuarial de *S. alterniflora* (Capítulo III) estaría exportando menos a las redes

tróficas estuariales y el CON aún menos. Para SAO, CON, SB y BB los procesos de acumulación de nutrientes y carbono sucederán con igual magnitud ya que tienen igual cantidad de biomasa de *S. densiflora*.

Es probable que en otras regiones del mundo al igual que en el ASO marismas dominadas por una u otra especie se traduzca en que los procesos que predominan dentro de cada una de ellas sean distintos. Por ejemplo, las marismas del Noroeste Atlántico de Norte América están dominadas por alguna de dos especies de *Spartina*: *S. alterniflora* (marisma baja) o *S. patens* (marisma alta; Adam 1990). En lo que respecta a estas dos especies de *Spartina* para una misma marisma en Maine (Estados Unidos) se encontró que *S. patens* presenta mayor biomasa aérea, PPN y producción de detritos que *S. alterniflora* por unidad de superficie (Linthurst y Reimold 1978). *Spartina alterniflora* presenta mejor calidad nutricional que *S. patens* lo cual se traduce en tasas de descomposición más altas para la primera especie mencionada (Valiela et al. 1985). La exposición que cada una de estas especies presenta a la marea (Adam 1990) es similar a la que presenta *S. alterniflora* y *S. densiflora* del ASO (Isacch et al. 2006). De hecho *S. patens* tiene flujos de exportación de materia orgánica disuelta, particulada y total (Borey et al. 1983, Jordan et al. 1983) mucho menores que *S. alterniflora* (ej. Axelrad et al. 1976, Roman y Daiber 1989, Williams et al. 1992). Más aún, hay evidencias que la marisma habitada por *S. alterniflora* presenta menor retención de C en la marisma que la zona habitada por *S. patens* (White et al. 1978, Connor y Chmura 2000, Elsey-Quirk et al. 2011). Teniendo en cuenta todas estas diferencias pareciera que las marismas dominadas por *S. patens* tienen un funcionamiento similar al planteado para *S. densiflora* (zonas de almacenamiento de carbono) y que las marismas dominadas por *S. alterniflora* en ambas regiones del mundo también tienen similar funcionamiento (zonas de reciclado de nutrientes y exportación de los mismos en formas fácilmente aprovechables por las redes tróficas), quizás un poco más exacerbado en las marismas

del ASO porque parecieran tener mayor PPN que las marismas de Norte América (Capítulo I).

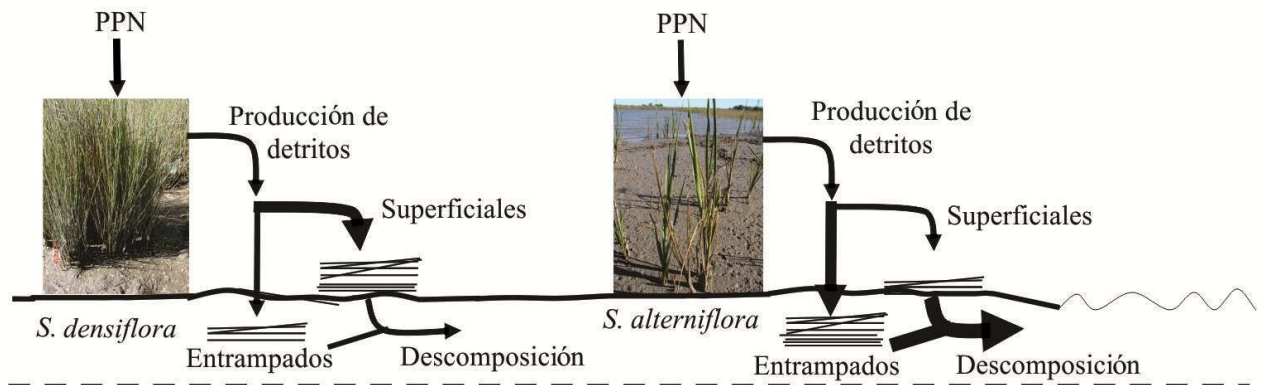
Sin embargo, estas diferencias en cuanto a los procesos que predominan en marismas bajas y altas no es extrapolable a todas las marismas del mundo. Las marismas del Mar del Norte y costa Atlántica de Europa tienen importantes diferencias con las marismas del ASO y Norte América lo cual las hace diferir en cuanto a su rol ecosistémico. En primer lugar la relación de la biomasa en las zonas bajas y altas de las marismas es mucho más constante. Las marismas bajas presentan muy baja densidad de vegetación mientras que las marismas altas presentan vegetación mucho más densa (Bouchard y Lefreuve 2000, Cattrijsse y Hampel 2006). A su vez, la exportación de materia orgánica es casi nula (ej. Wolff et al. 1979, Hemminga et al. 1992, 1993) ya que las marismas bajas se inundan sólo durante las mareas de sicigia y la exportación de la biomasa de éstas es insignificante (Bouchard y Lefreuve 2000). Por ejemplo, para una marisma de la Bahía Mont Saint Michel (Francia) la zona baja de la marisma fue la menos productiva y los detritos producidos en esta zona se relocalizaron en las zonas media y alta de las marismas. Las zonas medias y altas de las marismas fueron más productivas pero sólo los detritos de la marisma media estuvieron rápidamente disponibles para las redes tróficas de esa zona (*i.e.* altas tasas de descomposición) mientras que los detritos de la zona alta de la marisma no (tasas de descomposición menores; Bouchard y Lefreuve 2000). Esto evidencia claras diferencias entre las marismas de Europa, el ASO y Norte América en cuanto a su rol ecosistémico. Mientras que las zonas bajas de las marismas del ASO y Norte América tienen un importante rol ecosistémico como exportadoras de material orgánico, las zonas bajas y altas de las marismas de Europa se comportan más como las marismas altas del ASO y Norte América en cuanto a su rol ecosistémico como zonas de almacenamiento.

En conclusión en el objetivo 1 se encontró que *S. densiflora* tiene mayor PPN que *S. alterniflora*. En el objetivo 2 se encontró que *S. densiflora* tiene mayor producción de detritos que *S. alterniflora* pero debido a que esta última tiene una distribución parcheada al corregir la producción de detritos por la cobertura real en el campo se encontró que ambas especies tienen la misma producción de detritos pero los detritos de *S. alterniflora* están más disponibles para ser utilizados por las redes tróficas del estuario y de la marisma, mientras que las de *S. densiflora* se acumulan más frecuentemente y son menos utilizables por las redes tróficas. En el objetivo 3 se encontró que *S. densiflora* presenta mayor biomasa por unidad de superficie en las marismas dominadas por ella misma. En cambio en las marismas dominadas por *S. alterniflora* ambas especies tienen la misma cantidad de biomasa por unidad de superficie. Por último en el objetivo 4 se encontró que el acúmulo de detritos es un disturbio ampliamente extendido en las marismas del ASO, principalmente en la zona de transición marisma alta- zona terrestre. También se vio que la composición del tipo de detrito en los acúmulos dependía de qué especie dominaba en cada marisma y por último se vio que tiene importantes efectos en las condiciones microclimáticas y la biota del suelo. De estos cuatro objetivos se llega a la conclusión que existen diferencias importantes entre las dos especies de *Spartina* que a su vez repercute en las marismas dominadas por una u otra especie. Las marismas dominadas por *S. densiflora* presentan mayor biomasa por unidad de superficie en la marisma alta con respecto a la marisma baja, en cambio las marismas dominadas por *S. alterniflora* presentan misma cantidad de biomasa por unidad de superficie en las dos zonas de marisma. Esta distinta biomasa de las dos especies está sostenida por el hecho de que *S. densiflora* presenta mayor PPN que *S. alterniflora*. Esto último lleva que ante condiciones abióticas favorables para *S. densiflora* no sólo significa una mayor colonización en la extensión de la marisma sino que también tiene más biomasa por unidad de superficie. Esta diferencia de biomasa

entre la zona baja y alta de la marisma exagera aún más las diferencias existentes de las dos especies. Por ejemplo en las marismas dominadas por *S. densiflora* hay más biomasa de esta especie, más producción de detritos, estos detritos se acumularan en la marisma durante periodos más largos, y una vez transportados por las mareas así como también en la misma marisma son menos utilizados por las cadenas tróficas del estuario. Por lo tanto estos detritos terminan siendo acumulados por las mareas en los acúmulos ubicados en la zona de transición marisma-ambiente terrestre de tal manera que las marismas dominadas por *S. densiflora* probablemente presenten mayor cantidad de esos acúmulos. En cambio en las marismas dominadas por *S. alterniflora* habrá igual biomasa por unidad de superficie de ambas plantas pero en estas marismas debido a la mayor extensión de *S. alterniflora* predominará el reciclado de nutrientes dentro de la marisma y mayor uso por las cadenas tróficas del estuario. Por último encontramos que el estuario de SAL + SC tiene igual biomasa completa estuarial de *S. alterniflora* que el estuario de BB y SB pero mayor que el de SAO y CON, este último con la menor cantidad. De este resultado se desprende una primera nueva hipótesis a investigar: los estuarios de SAL + SC, BB y SB deberían presentar una mayor contribución de *Spartina* a las cadenas tróficas estuariales que los estuarios de SAO y CON. También se encontró que el estuario de SAL + SC presentan mayor biomasa completa estuarial de *S. densiflora* que los estuarios de las otras cuatro marismas. De estos resultados se desprende una segunda nueva hipótesis a investigar: en el estuario de SAL + SC debería haber mayor acúmulos de detritos en la zona de transición marisma- ambiente terrestre que en el resto de los estuarios. En relación a esto último y según lo encontrado en el Capítulo IV se abre una nueva línea de investigación en cuanto al posible efecto que estos acúmulos pueden tener sobre el ambiente terrestre. Al estar colindantes con este último ambiente es posible que haya transferencia de energía desde la marisma hacia el ambiente terrestre (al brindarle alimentos tales como semillas a ratones y aves

granívoras o detritos a insectos detritívoros) de tal manera que la transferencia de energía por parte de las marismas sería bidireccional, hacia las aguas del estuario y hacia el ambiente terrestre. De existir esta transferencia también debería evaluarse si la predominancia de una especie de detrito y la cantidad de biomasa que existe en cada acúmulo (*i.e.* diferencias existentes entre las marismas dominadas por *S. alterniflora* y por *S. densiflora*) influye en la transferencia de energía al ambiente terrestre.

Marisma dominada por *S. alterniflora*



Marisma dominada por *S. densiflora*

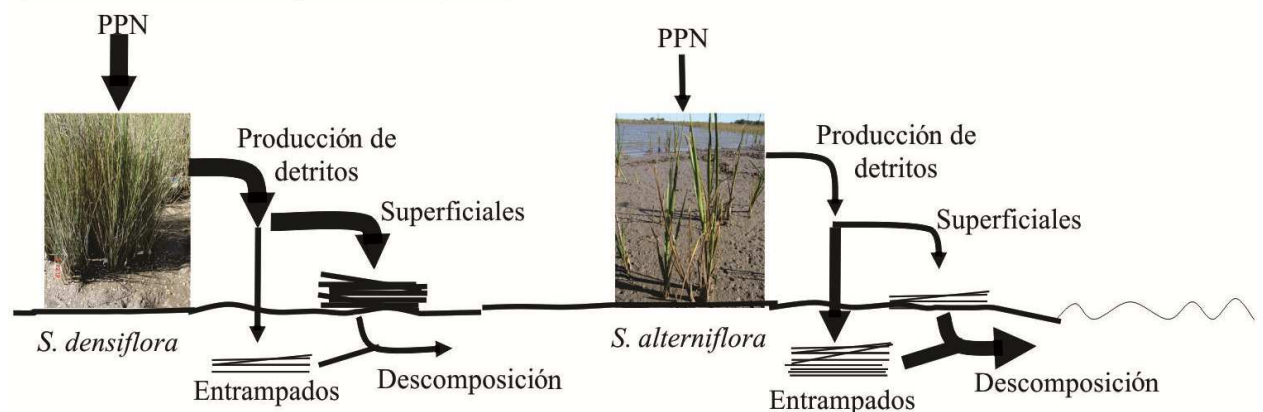


Figura 1.V. Diagrama de flujo comparando la ruta que siguen los macrodetritos de *S. alterniflora* y *S. densiflora* en las marismas dominadas por *S. alterniflora* y en las marismas dominadas por *S. densiflora*. El grosor de las flechas indica la intensidad de los procesos teniendo en cuenta la biomasa por unidad de superficie. Las siglas PPN significa productividad primaria neta.

Referencias

- Adam, P., 1990. Saltmarsh Ecology. Cambridge University Press, Great Britain, 461 pp.
- Adams, D.A., 1963. Factors influencing vascular plant zonation in North Carolina salt marshes. *Ecology* 44, 445–456.
- Alberti, J., Cebrian, J., Méndez Casariego, A., Canepuccia A., Escapa, M., Iribarne, O., 2011. Effects of nutrient enrichment and crab herbivory on a SW Atlantic salt marsh productivity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 405, 99–104.
- Alberti, J., Escapa, M., Daleo, P., Iribarne, O.O., Silliman, B., Bertness, M., 2007. Local and geographic variation in grazing intensity by herbivorous crabs in SW Atlantic salt marshes. *Marine Ecology Progress Series* 349, 235–243.
- Alongi, D.M., 1998. Coastal ecosystem processes. CRC Press, Boca Ratón, Florida, USA.
- Anderson, C.M., Treshow, M., 1980. A review of environmental and genetic factors that affect height in *Spartina alterniflora* Loisel. (Salt Marsh Cord Grass). *Estuaries* 3, 168–176.
- Anderson, M.J., 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26, 32–46.
- Anderson, W.B., Polis, G.A., 1999. Nutrient fluxes from water to land: seabirds affect plant nutrient status on Gulf of California islands. *Oecologia* 118, 324–32.
- Anderson, M.J., Gorley, R.N., Clarke, K.R., 2008. Permanova+ for Primer: Guide to Software and Statistical Methods. PRIMER-E, UK, 214 pp.

- Antón, A., Cebrian, J., Heck Jr., K., Duarte, C., Sheehan, K., Miller, M., Foster, C., 2011. Decoupled effects (positive to negative) of nutrient enrichment on ecosystem services. *Ecological Applications* 21, 991–1009.
- Axelrad, D.M., Moore, K.A., Bender, M.E., 1976. Nitrogen, phosphorus and carbon flux in Chesapeake Bay marshes. *Virginia Water Research Center Bulletin* 79, Blacksburg.
- Bakker, J.P., de Leeuw, J., Dijkema, K.S., Leendertse, P. C., Prins, H.H.T, Rozema, J., 1993. Salt marshes along the coast of The Netherlands. *Hydrobiologia* 265, 73–95.
- Baldwing, A.H., Mendelsohn, I.A., 1998. Response of two oligohaline marsh communities to lethal and nonlethal disturbance. *Oecologia* 116, 543–555.
- Balech, E., Ehrlich, M.D., 2008. Esquema biogeográfico del mar Argentino. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero* 19, 45–75.
- Bao-Shan, C., Qiang, H.E., Yuan, A.N., 2011. Community Structure and Abiotic Determinants of Salt Marsh Plant Zonation Vary Across Topographic Gradients. *Estuaries and Coasts* 34, 459–469.
- Benito, I., Onaindia, M., 1991. Biomass and aboveground production of 4 angiosperms in Cantabrian (N. Spain) salt marshes. *Vegetatio* 96, 165–175.
- Bertness, M.D., 1991. Zonation of *Spartina patens* and *Spartina alterniflora* in a New England salt marsh. *Ecology* 72, 138–148.
- Bertness, M.D., Leonard, G., Levine, J.M., Bruno, J.F., 1999. Climate-driven interactions among rocky intertidal organisms caught between a rock and a hot place. *Oecologia* 20, 446–450.

- Bertness, M.D., Callaway R., 1994. Positive interactions in communities. Trends in Ecology and Evolution 9, 191–193.
- Bertness, M.D., Ellison, A.M., 1987. Determinants of pattern in a New England salt marsh community. Ecological Monographs 57, 129–147.
- Bertness, MD., 1985. Fiddler crab regulation of *Spartina alterniflora* production on a New England salt marsh. Ecology 66, 1042–1055.
- Bertness, M.D., 1984. Ribbed mussels and the productivity of *Spartina alterniflora* in a New England salt marsh. Ecology 65, 1794–1807.
- Bertness, M.D., Yeh S.M., 1994. Cooperative and competitive interactions in the recruitment of marsh elders. Ecology 75, 2416–2429.
- Borey, R. B., Harcombe, P. A., Fisher, F. M., 1983. Water and organic carbon fluxes from an irregularly flooded brackish marsh on the upper Texas coast, U.S.A. Estuarine, Coastal and Shelf Science 16, 379–402.
- Botto, F., Iribarne, O.O., 1999. Effect of the burrowing crab *Chasmagnathus granulata* on the benthic community of a SW Atlantic coastal lagoon. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 241, 263–284.
- Botto, F., Iribarne, O.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 southwestern Atlantic burrowing crabs on habitat use and foraging activity of migratory shorebirds. Estuaries 23, 208–215.

- 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., Gutierrez, J., Bava, J., Gagliardini, A., Valiela, I., 2006. Ecological importance of passive deposition of organic matter into burrows of the SW Atlantic crab *Chasmagnathus granulatus*. *Marine Ecology Progress Series* 312, 201–210.
- Botto, F., Gaitán E., Mianzan, H., Acha, M., Giberto, D., Schiariti, A., Iribarne, O., 2011. Origin of resources and trophic pathways in a large SW Atlantic estuary: An evaluation using stable isotopes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 92, 70-77.
- Bortolus, A., Iribarne, O.O., 1999. The effect of the southwestern Atlantic burrowing crab *Chasmagnathus grannulata* on a *Spartina* salt-marsh. *Marine Ecology Progress Series* 178, 79–88.
- Bortolus, A., 2006. The austral cordgrass *Spartina densiflora* Brong.: its taxonomy, biogeography and natural history. *Journal of Biogeography* 33, 158–168.
- Bortolus, A., Schwindt, E., Bouza, P.J., Idaszkin, Y.L., 2009. A characterization of Patagonian salt marshes. *Wetlands* 29, 772–780.
- Bouchard, V., Creach, V., Lefeuvre, J.C., Bertru, G., Mariotti, A., 1998. Fate of plant detritus in a European salt marsh dominated by *Atriplex portulacoides* (L.) Aellen. *Hydrobiologia* 373/374, 75–87.
- Bouchard, V., Lefeuvre, J.C., 2000. Primary production and macro-detritus dynamics in a European salt marsh: carbon and nitrogen budgets. *Aquatic Botany* 67, 23–42.

- Brewer, J.S., Levine, J.M., Bertness, M.D., 1998. Interactive effects of elevation and burial with wrack on plant community structure in some Rhode Island salt marshes. *Journal of Ecology* 86, 125–136.
- Bruno, J.F., Stachowicz, J.J., Bertness, M.D., 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution* 18, 119–125.
- Caçador, I., Costa, A.L., Vale, C., 2004. Carbon storage in Tagus salt marsh sediments. *Water, Air, and Soil Pollution* 4, 701–714.
- Callaway, R.M., Walker, L.R., 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78, 1958–1965
- Calliari, L.J., 1998. O ambiente e a biota do Estuário da Lagoa dos Patos: Características geológicas em Seeliger, U., Odebrecht C., Castello J.P., (Eds). Os ecossistemas costeiro e marinho do extremo sul do Brasil. Editora Ecoscientia, Rio Grande, Brazil, pp. 13–18.
- Canepuccia, A.D., Alberti, J., Daleo, P., Pascual, J., Farina, J.L., Iribarne, O.O., 2010. Ecosystem engineering by burrowing crabs increases cordgrass mortality caused by stem-boring insects. *Marine Ecology Progress Series* 404, 151–159.
- Canepuccia, A.D., Montemayor, D.I. Pascual, J., Farina, J.L., Iribarne, O.O., 2011. A stem-boring moth drives detritus production in SW Atlantic marshes. doi: 10.3354/meps09440
- Castillo, J.M., Rubio-Casal, A.E., Redondo, S., Álvarez-Lopez, A.A., Luque, T., Luque, C., Nieva, F.J., Castellanos, E.M., Figueroa, M.E., 2005. Short-term responses to salinity of an invasive cordgrass. *Biological Invasions* 7, 29–35.

- Cattrijsse, A., Hampel, H., 2006. European intertidal marshes: a review of their habitat functioning and value for aquatic organisms. *Marine Ecology Progress Series* 324, 293–307.
- Cebrian, J., 1999. Patterns in the fate of production in plant communities. *American Naturalist* 154, 449–468.
- Cebrian J., 2004. Role of first-order consumers in ecosystem carbon flow. *Ecology Letters*, 7, 232–240.
- Cebrian, J., Lartigue, J., 2004. Patterns of herbivory and decomposition in aquatic and terrestrial ecosystems. *Ecological Monographs* 74, 237–259.
- Clarke, K.R., Warwick, R.M., 2001. *Changes in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*. 2nd Edition. PRIMER-E: Plymouth, 172 pp.
- Clarke, K.R., Gorley, R.N., 2008. *Primer v6: User Manual/ Tutorial*. PRIMER-E, UK, 190 pp.
- Charles, H., Dukes, J.S., 2009. Effects of warming and altered precipitation on plant and nutrient dynamics of a New England salt marsh. *Ecological Applications* 19, 1758–1773.
- Chapman, V.J., 1960. *Salt marshes and salt deserts of the world*. Interscience, New York, New York, USA.
- Chapman, M.G., Roberts, D.E., 2004. Use of seagrass wrack in restoring disturbed Australian saltmarshes. *Ecological Management and Restoration* 5, 183–190.
- Chase, J.M., Leibold, M.A., 2001. *Ecological Niches: Linking Classical and contemporary Approaches*, 212 pp.

- Childers, D.L., Day, J.W. Jr., Mckellar, H.N. Jr., 2000. Twenty more years of marsh and estuarine flux studies: Revisiting Nixon (1980), en: Weinstein, M.P., Kreeger, D.A. (Eds.). Concepts and controversies in tidal marsh ecology. Kluwer Academic Press, The Netherlands, pp. 391–423.
- Colombini, I., Aloia, A., Fallaci, M., Pezzoli, G., Chelazzi, L., 1998. Spatial use of an ecuatorial coastal system (east Africa) by an arthropod community in relation to periodically varying environmental conditions. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 47, 633–647.
- Colombini I., Chelazzi L., 2003. Influence of marine allochthonous input on sandy beach communities. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*. 41, 115–159.
- Conner, R., Chmura, G.L., 2000. Dynamics of above- and belowground organic matter in a high latitude macrotidal saltmarsh. *Marine Ecology Progress Series* 204, 101–110.
- Cranford, P.J., Grodon, D.C., Jarvis, C.M., 1989. Measurements of Cordgrass, *Spartina alterniflora*, Production in a Macrotidal Estuary, Bay of Fundy. *Estuaries* 12, 27–34.
- Daleo, P., Iribarne, O., 2009. Beyond competition: the stress-gradient hypothesis tested in plant–herbivore interactions. *Ecology* 90, 2368–2374.
- Daleo, P., Silliman, B., Alberti, J., Escapa, M., Canepuccia, A., Peña, N., Iribarne, O., 2009. Grazer facilitation of fungal infection and the control of plant growth in southwestern Atlantic salt marshes. *Journal of Ecology* 97, 781–787.

- Daleo, P., Alberti, J., Canepuccia, A., Escapa, M., Fanjul, E., Silliman, B., Bertness, M., Iribarne, O., 2008. Mycorrhizal fungi determine salt-marsh plant zonation depending on nutrient supply. *Journal of Ecology* 96, 431–437.
- Daleo, P., Fanjul, E., Mendez Casariego, A., Silliman, B.R., Bertness, M.D., Iribarne, O., 2007. Ecosystem engineers activate mycorrhizal mutualism in salt marshes. *Ecology Letters* 10, 902–908.
- Dai, T., Weigert, R.G., 1996. Ramet population dynamics and net aerial primary productivity of *Spartina alterniflora*. *Ecology* 77, 276–288.
- Dame, R.F., 1982. The flux of floating macrodetritus in the North Inlet estuarine ecosystem. *Marine Ecology Progress Series* 16, 161–171.
- Dame, R.F., Allen D.M., 1996. Between estuaries and the sea. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 200, 169–185.
- De la Cruz, A.A., 1974. Primary productivity of coastal marshes in Mississippi. *Gulf Research Reports* 4, 351–356.
- De Leeuw, J., Olf, H., Bakker, J.P., 1990. Year-to-year variation in peak above ground biomass of six salt-marsh angiosperm communities as related to rainfall deficit and inundation frequency. *Aquatic Botany* 36, 139–151.
- Darby, F.A., Turner, R.E., 2008. Below- and aboveground *Spartina alterniflora* production in a Louisiana salt marsh. *Estuaries Coasts* 31, 223–23.
- Dornelas, M., 2010. Disturbance and change in biodiversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 365, 3719–3727.
- Duarte, C.M., Cebrian, J., 1996. The fate of marine autotrophic production. *Limnology and Oceanography* 41, 1758–1766.

- Dugan, J.E., Hubbard, D.M., McCrary, M.D., Pierson, M.O., 2003. The response of macrofauna communities and shorebirds to macrophyte wrack subsidies on exposed sandy beaches of southern California. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 58, 25–40.
- Edwards, K.R., Mills, K.P., 2005. Aboveground and Belowground Productivity of *Spartina alterniflora* (Smooth Cordgrass) in natural and created Louisiana salt marshes. *Estuaries* 28, 252–265.
- Eggleston, D.B., Elis, W.A., Etherington, L.L., Dahlgren, C.P., Posey, M.H., 1999. Organism responses to habitat fragmentation and diversity: Habitat colonization by estuarine macrofauna. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 236, 107–132.
- Ehrenfeld, J.G., 2003. Effects of exotic plant invasions on soil nutrient cycling processes. *Ecosystems* 6, 503–523.
- Eklo, J.S., van der Heide, T., Donadi, S., van der Zee, E.M., O'Hara, R., Eriksson, B.K., 2011. Habitat-mediated facilitation and counteracting ecosystem engineering interactively influence ecosystem responses to disturbance. *Plos One* 6, 1–9.
- Elsey-Quirk, T., Seliskar, D.M., Sommerfield, C.K., Gallagher, J.L., 2011. Salt marsh carbon pool distribution in a mid-Atlantic lagoon, USA: Sea level rise implications. *Wetlands* 31, 87–99.
- Enriquez, S., Duarte, C.M., Sand-Jensen, K., 1993. Patterns in decomposition rates among photosynthetic organisms: the importance of detritus C:N:P content. *Oecologia* 94, 457–471.
- Fallaci, M., Aloia, A., Audoglio, M., Colombini, I., Scapini, F., Chelazzi, L., 1999. Differences in behavioural strategies between two sympatric talitrids (Amphipoda)

inhabiting an exposed sandy beach of the French Atlantic coast. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 48, 469–482.

Fanjul, E., Grela, M.A., Iribarne, O., 2007. Effects of the dominant SW Atlantic intertidal burrowing crab *Chasmagnathus granulatus* on sediment chemistry and nutrient distribution. *Marine Ecology Progress Series* 341, 177–190.

Fanjul, E., Canepuccia, A.D., Grela, M.A., Iribarne, O.O., 2008. The Southwest Atlantic intertidal burrowing crab *Neohelice granulata* modifies nutrient loads of phreatic waters entering coastal area. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 79, 300–306.

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). *Oceanológica Acta*, 4, 285–292.

Fischer, J.M., Reed-Andersen, T., Klug J.L., Chalmers, A.G., 2000. Spatial pattern of localized disturbance along a southeastern salt marsh tidal creek. *Estuaries* 23, 565–571.

Flindt, M.R., Pardal, M.A., Lillebø, A.I., Martins, I., Marques, J.C., 1999. Nutrient cycling and plant dynamic in estuaries: a brief review. *Acta Oecologica* 20, 237–248.

Ford, R.B., Thrush, S.F., Probert, P.K., 1999. Macrobenthic colonisation of disturbances on an intertidal sandflat: the influence of season and buried algae. *Marine Ecology Progress Series* 191, 163–174.

Fontaine, S., Bardoux, G., Abbadie, V., Mariotti, A., 2004. Carbon in put to soil may decrease soil carbon content. *Ecology Letters* 7, 314–320.

- Frasco, B.A., Good, R.E., 1982. Decomposition dynamics of *Spartina alterniflora* and *Spartina patens* in a New Jersey salt marsh. *American Journal of Botany* 69, 402–406.
- Freije, R.H., Marcovecchio, J., 2004. Oceanografía química, en: M.C. Piccolo y M. Hoffmeyer (Eds). *Ecosistema del estuario de Bahía Blanca*. Instituto Argentino de Oceanografía, Bahía Blanca, pp. 69–78.
- Gallagher, J.L., Reimold, R.J., Linthurst, R.A., Pfeiffer, W.J., 1980. Aerial production, mortality and mineral accumulation-export dynamics in *Spartina alterniflora* and *Juncus Roemerianus* plant stands in a Georgia salt marsh. *Ecology* 61, 303–312.
- García, N.O., Mechoso, C.R., 2005. Variability in the discharge of South American rivers and in climate. *Hydrological Sciences Journal* 50, 459–47.
- Guerrero, R.A., Piola, A.R., 1997. Masas de agua en la plataforma continental. *El mar argentino y sus recursos pesqueros* 1, 107-118.
- Gleason, M.L., Zieman J.C., 1981. Influence of tidal inundation on internal oxygen supply of *Spartina alterniflora* and *Spartina patens*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 13, 47–57.
- González Trilla, G., Kandus, P., Negrin, V., Marcovecchio, J., 2009. Tiller dynamic and production on a SW Atlantic *Spartina alterniflora* marsh. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 85, 126–133.
- González Trilla, G., De Marco, S., Marcovecchio, J., Vicari, R., Kandus, P., 2010. Net primary productivity of *Spartina densiflora* Brong in a SW Atlantic coastal salt marsh. *Estuaries and Coasts* 33, 953–962.
- Gordon, D.C., Jr., Prouse, N.J., Cranford, P.J., 1985. Occurrence of *Spartina* macrodetritus in Bay of Fundy waters. *Estuaries* 8, 290–295.

- Gutiérrez, J.L., Jones, C.G., 2008. Ecosystem engineers. In: Encyclopedia of Life Sciences. John Wiley & Sons, Chichester, UK, DOI: 10.1002/9780470015902.a0021226.
- Gutiérrez, J.L., Jones, C.G., Groffman, P.M., Findlay, S.E.G., Iribarne, O.O., Ribeiro, P.D., Bruschetti, C.M., 2006. The contribution of crab burrow excavation to carbon availability in surficial salt-marsh sediments. *Ecosystems* 9, 647–658.
- Gravel, D., Guichard, F., Loreau, M., Mouquet, N. 2010. Source and sink dynamics in meta-ecosystems. *Ecology* 91, 2172–2184.
- Grimm, A.M., Barros, V.R., Doyle, M.E., 2000. Climate variability in southern south America associated with El Niño and La Niña events. *Journal of Climate* 13, 35–58.
- Haines, B.L., Dunn, E.L., 1976. Growth and resource allocation responses of *Spartina alterniflora* Loisel. to three levels of NH₄N, Fe, and NaCl in solution culture. *Botanical Gazette* 137, 224–230.
- Handley, R.J., Davy, A.J., 2002. Seedling root establishment may limit *Najas marina* L. to sediments of low cohesive strength. *Aquatic Botany* 73, 129–136.
- Harmon, M.E., Nadelhoffer, K.J., Blair, J.M., 1999. Measuring decomposition, nutrient turnover, and stores in plant litter, en: Robertson, G.P., Coleman, D.C., Bledsoe, C.S., Sollins, P. (Eds.). *Standard soil methods for long-term ecological research*. Oxford University Press, New York, pp. 202–240.
- Heather, C., Dukes, J.S., 2009. Effects of warming and altered precipitation on plant and nutrient dynamics of a New England salt marsh. *Ecological Applications* 19, 1758–1773.

- Hemminga, M.A., Klap, V.A., van Soelen, J., Boon J.J. 1993. Effect of salt marsh inundation on estuarine particulate organic matter characteristics. *Marine Ecology Progress Series* 99:153–161.
- Hemminga, M.A, Klap, V.A., Van Soelen, J., De Leeuw, J., 1992. Shifts in seston characteristics after inundation of a European coastal salt marsh. *Limnology and Oceanography* 37, 1559–1564
- Hemminga, M.A., Buth, G.J.C., 1991. Decomposition in salt marsh ecosystems of the S.W. Netherlands: the effects of biotic and abiotic factors. *Vegetatio* 92, 73–83.
- Hickenbick, G.R., Ferro, A.L., Abreu, P.C., 2004. Produção de detrito de macrófitas emergentes em uma marisma do estuário da lagoa Dos Patos: Taxas de decomposição e dinâmica microbiana. *Atlântica, Rio Grande* 26, 61–75.
- Hladyz, S., Gessner, M.O., Giller, P.S., Pozo, J., Woodward, G., 2009. Resource quality and stoichiometric constraints on stream ecosystem functioning. *Freshwater Biology*, 54, 957–970.
- Holdredge, C., Bertness, M.D., Herrmann, N.C., Gedan, K.B., 2010. Fiddler crab control of cordgrass primary production in sandy sediments. *Marine Ecology Progress Series* 399, 253–259
- Holdredge, C., Bertness, M.D., Altieri, A., 2009. Role of crab herbivory in die-off of New England salt marshes. *Conservation biology* 23, 672–679.
- Hopkinson, C.S., 1985. Shallow water benthic and pelagic metabolism: evidence for heterotrophy in the nearshore. *Marine Biology* 87: 19–32.
- Hopkinson, C.S., Gosselink, J.G., Parrondo, R.T., 1980. Production of Louisiana marsh plants calculated from phenometric techniques. *Ecology* 61, 1091–1098.

- Hopkinson, C.H., Gosselink, J.G., Parrondo, R.T., 1978. Aboveground production of seven marsh plant species in coastal Louisiana. *Ecology* 59, 760–769.
- Houghton, R.A., 1985. The effect of mortality on estimates of net above-ground production by *Spartina alterniflora*. *Aquatic Botany* 22, 121–132.
- Howes, B.L., Dacey, J.W.H., Goehring, D.D., 1986. Factors controlling the growth form of *Spartina alterniflora*: feedbacks between above ground production, sediment oxidation, nitrogen and salinity. *Journal of Ecology* 74, 881–898.
- Hughes, R.G., & Paramor, O.A.L. (2004). On the loss of saltmarshes in southeast England and methods for their restoration. *Journal of applied ecology*, 41, 3, 440-448.
- Hulbert, S.H., 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecology Monographs* 54, 187–211.
- Hutchinson, G.E., 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbour Symposium on Quantitative Biology* 22, 415–427.
- Ibañez, C., Curcó, A., Day, J.W.D., Prat N., 2000. Structure and productivity of microtidal Mediterranean coastal marshes. En: Weinstein, M.P., Kreeger, D.A. (Eds.). *Concepts and controversies in tidal marsh ecology*. Kluwer Academic Press, The Netherlands, pp. 107–136.
- Inglis, G., 1989. The colonisation and degradation of stranded *Macrocystis pyrifera* (L.) C. Ag. by the macrofauna of a New Zealand sandy beach. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 125, 203–217.

- Iribarne, O., Bortolus, A., Botto, F., 1997. Between-habitat differences in burrow characteristics and trophic modes in the southwestern Atlantic burrowing crab *Chasmagnathus granulata*. Marine Ecology Progress Series 155, 137–145.
- Isaach, J.P., Rodríguez, L., Conde, D., Costa, C., Escapa, M., Gagliardini, D., Iribarne, O., 2006. Distribution of salt marsh plant communities associated with environmental factors along a latitudinal gradient on SW Atlantic coast. Journal of Biogeography 33, 888–900.
- Jaramillo, E., Huz R., Duarte, C., Contreras, H., 2006. Algal wrack deposits and macroinfaunal arthropods on sandy beaches of the Chilean coast. Revista Chilena de Historia Natural 79, 337–351.
- Jordan, T.E., Correll, D.L., Whigham, D.F., 1983. Nutrient flux in the Rhode River. Tidal exchange of nutrients by brackish marshes Estuarine, Coastal and Shelf Science 17, 651–667.
- Jones, C.G., Lawton, J.H., Shachak M., 1994. Organisms as ecosystem engineers. Oikos 69, 373-386.
- Kaswadji, R.F., Gosselink, J.G., Turner, R.E., 1990. Estimation of primary production using five different methods in a *Spartina alterniflora* salt marsh. Wetlands Ecology and Management 1, 57–64.
- Kirby, J.C., Gosselink, J.G., 1976. Primary production in a Louisiana gulf coast *Spartina alterniflora* marsh. Ecology 57, 1052–1059.
- Kirwan, M.L., Guntenspergen, G. R., Morris, J. T., 2009. Latitudinal trends in *Spartina alterniflora* productivity and the response of coastal marshes to global change. Global Change Biology 15, 1982–1989.

- Lamontagne, S, Schiff, S.L. 1999. The response of a heterogeneous upland Boreal Shield catchment to a short-term NO₃- addition. *Ecosystems* 2, 460–473.
- Leibold, M., Geddes, P., 2005. El concepto de nicho en las metacomunidades. *Ecología Austral* 15, 117-129.
- Levin, S.A., Paine, R.T., 1974. Disturbance, patch formation, and community structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 71, 2744–2747.
- Li, R., Shi, F., Fukuda, K., 2010. Interactive effects of various salt and alkali stresses on growth, organic solutes, and cation accumulation in a halophyte *Spartina alterniflora* (Poaceae). *Environmental and Experimental Botany* 68, 66–74.
- Liao, C., Luo, Y., Jiang, L., Zhou, X., Wu, X., Fang, C., Chen, J., Li, B., 2007. Invasion of *Spartina alterniflora* enhanced ecosystem carbon and nitrogen stocks in the Yangtze Estuary, China. *Ecosystems* 10, 1351–1361.
- Liao, C., Luo, Y., Fang, C., Chen, J., Li, B., 2008. Litter pool sizes, decomposition, and nitrogen dynamics in *Spartina alterniflora*-invaded and native coastal marshlands of the Yangtze estuary. *Oecologia* 156, 589–600.
- Lillebø, A.I., Flindt, M.R., Pardal, M.A., Marques, J.C., 1999. The effect of macrofauna and microfauna on the degradation of *Spartina maritima* detritus from a salt marsh area. *Acta Oecologica* 20, 249–258.
- Linhurst, R.A., Reimold, R.J., 1978. Estimated net aerial primary productivity for selected estuarine Angiosperms in Maine, Delaware, and Georgia. *Ecology* 59, 945–955.
- Loreau, M., Mouquet, N., Holt, R.D., 2003. Meta-ecosystems: a theoretical framework for a spatial ecosystem ecology. *Ecology Letters* 6, 673–679

Lutz, V.A., Boschi, E.E, Bremec, C.S., Cousseau, M.B., Figueroa, D.E., Rodríguez, D.H., Scarlato, N., Viñas, M.D., Lewis, M.N., Penchaszadeh, P.E., Acuña, F.H., Aguirre, M.L., Akselman, R., Alder, V.A., Baldoni, A., Barría, M.S., Bastida, R.O., Boraso, A.S., Calvo, J., Campagna, C., Cañete, G., Cassia, M.C., Cervellini, P.M., Chiamonte, G.E., Costagliola, M., Cosulich, G., Daponte, M.C., Díaz de Astarloa, J.M, Elías, R., Esnal, G.B., Excoffon, A.C., Freije, H., García de la Rosa, S., Genzano, G.N., Giberto, D.A., Guerrero, R., Helbling, W., Hoffmeyer, M.S., Incorvaia, I.S., Iribarne, O., Jaureguizar, A.J., Kogan, M., Lovrich, G.A., Madirolas, A., Martin, J.P., Martos, P., Mendoza, M.L., Menu-Marque, S., Mianzán, ER Morriconi, RM Negri, S Obenat, CT Pastor de Ward, LB Pérez de Fankhauser, H.W., Quintana, F., Reta, R., Rico, R., Roux, A.M., Sabatini, M.E., Scelzo, M.A., Schejter, L., Schiavini, A.C.M., Silva, R.I., Silvoni, M.G., Spivak, E., Trucco, M.I., Vallarino, E.A., Zelaya, D.G. 2003. Perspectivas de los estudios sobre biodiversidad marina en la Argentina. *Gayana* 67, 371-382.

Malcolm, S.J., Sivyer, D.B., 1997. Nutrient recycling in intertidal sediments. En: Jickell, T.D., Rae, J.E. (Eds.). *Biochemistry of intertidal sediments*. Cambridge environmental chemistry series, New York, pp. 84–97.

Mann, K.H., 1988. Production and use of detritus in various freshwater, estuarine and coastal marine ecosystems. *Limnology and Oceanography* 33, 910–930.

Mann, K.H., 2000. *Salt Marshes. Ecology of coastal waters: With implications for management*. Blackwell Science, Inc., USA, pp. 31–50.

Massol, F., Gravel, D., Mouquet, N., Cadotte, M.W., Fukami, T., Leibold, M.A., 2011. Linking community and ecosystem dynamics through spatial ecology. *Ecology Letters* 14, 313–323.

- Melillo, J.M., Aber, J.D., Muratore, J.F., 1982. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology* 63, 621–626.
- Mendelssohn, I.A., Morris, J.T., 2000. Eco-physiological controls on the productivity of *spartina alterniflora* Loisel, en Weinstein M. P., Kreeger D. A. (Eds). Concepts and controversies in tidal marsh ecology. Kluwer Academic Press, Dordrecht, The Netherlands, pp. 59-80.
- Mendelssohn, I.A., Postek, M., 1982. Elemental analysis of deposits on the roots of *Spartina alterniflora* Loisel. *American Journal of Botany* 69, 904–912.
- Menendez, M., Sanmartí, N., 2007. Geratology and decomposition of *Spartina versicolor* in a brackish Mediterranean marsh. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 74, 320–330.
- Minchinton, T.E., 2002. Disturbance by wrack facilitates spread of *Phragmites australis* in a coastal marsh. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 281, 89–107.
- Mitsch, W.J., Gosselink, J.G., 2000. *Wetlands*. John Wiley & Sons, New York, 920 pp.
- Moffet, K.B., Robinson, D.A., Gorelick, S.M., 2010. Relationship of salt marsh vegetation zonation to spatial patterns in soil moisture, salinity, and topography. *Ecosystems* 13, 1287–1302.
- Moore, J.C., Berlow, E.L., Coleman, D.C., de Ruiter, P.C., Dong, Q., Hastings, A., Johnson, N.C., McCann, K.S., Melville, K., Morin, P.J., Knute, N., Rosemond, A. D., Post, D.M., Sabo, J.L., Scow, K.M., Vanni, M.J., Wall, D.H., 2004. Detritus, trophic dynamics and biodiversity. *Ecology Letters* 7, 584–600.

- Mori, A.S., 2011. Ecosystem management based on natural disturbances: hierarchical context and non-equilibrium paradigm. *Journal of Applied Ecology*, doi: 10.1111/j.1365-2664.2010.01956.x
- Morris, J. T., Haskin, B., 1990. A 5-year record of aerial primary production and stand characteristics of *Spartina alterniflora*. *Ecology* 71, 2209–2217.
- Negrin, V., Spetter, C. Asteasuain, R., Perillo, G., Marcovecchio, J., 2011. Influence of flooding and vegetation on carbon, nitrogen, and phosphorus dynamics in the pore water of a *Spartina alterniflora* salt marsh. *Journal of Environmental Sciences* 23, 212–221.
- Neckles, H.A., Neill, C., 1994. Hydrologic control of litter decomposition in seasonally flooded prairie marshes. *Hydrobiologia* 286, 155–165.
- Netto, S.A., Lana, P.C., 1997. Influence of *Spartina alterniflora* on superficial sediment characteristics of tidal flats in Paranagua Bay (South-eastern Brazil). *Estuarine Coastal and Shelf Science* 44, 641–648.
- Neves, J.P., Simões, M.P., Ferreira, L.F., Madeira, M., Gazarini, L.C., 2010. Comparison of biomass and nutrient dynamics between an invasive and a native species in a mediterranean saltmarsh. *Wetlands* 30, 817–826.
- Neves, J.P., Ferreira, L.F., Simões, M.P., Gazarini, L.C., 2007. Primary production and nutrient content in two salt marsh species, *Atriplex portulacoides* L. and *Limoniastrum monopetalum* L., in Southern Portugal. *Estuaries and Coasts* 30, 459–468
- Nieva, F.J.J., Diaz-Espejo, A., Castellanos, E.M., Figueroa, M.E., 2001. Field variability of invading populations of *Spartina densiflora* Brong. in different habitats of the Odiel marshes (SW Spain). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 52, 515–527.

- Odum, E.P., 2000. Tidal marshes as outwelling/pulsing systems, en: Weinstein, M. P., Kreeger, D. A. (Eds.). Concepts and controversies in tidal marsh ecology. Kluwer Academic Press, Dordrecht, The Netherlands, pp. 3–7.
- Odum, E.P., 1968. A research challenge: evaluating the productivity of coastal and estuarine water, en Proceedings of the second Sea Grant congress, University of Rhode Island, Graduate School of Oceanography, Kingston, Rhode Island, USA, pp 63-64.
- Odum, E. P., Fanning, M.E., 1973. Comparison of the productivity of *Spartina alterniflora* and *Spartina cynosuroides* in Georgia coastal marshes. Bulletin of the Georgia Academy of Science 31, 1–12.
- Olabarria, C., Lastra, M., Garrido, J., 2007. Succession of macrofauna on macroalgal wrack of an exposed sandy beach: effects of patch size and site. Marine Environmental Research 63, 19–40.
- Olabarria, C., Incera, M., Garrido, J., Rossi, F., 2010. The effect of wrack composition and diversity on macrofaunal assemblages in intertidal marine sediments. Journal of Experimental marine Biology and Ecology 396, 18–26.
- Olson, J.S., 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. Ecology 44, 322–33.
- Pedersen, M.F., Nielsen S.L., Banta, G.T., 2004. Interactions between vegetation and nutrient dynamics in coastal marine ecosystems: an introduction, en: Nielsen, S.L., Banta, G.T., Pedersen M.F. (Eds). Estuarine nutrient cycling: the influence of primary producers: the fate of nutrients and biomass. Kluwer Academic Publishers, The Netherlands.

- Pennings, S.C, Grant, M.B., Bertness, M.D., 2005. Plant zonation in low-latitude salt marshes: disentangling the roles of flooding, salinity and competition. *Journal of Ecology* 93, 159–67.
- Pennings, S. C., Bertness, M. D., 2001. Salt marsh communities, en M. D. Bertness, S. D. Gaines, and M. Hay, (Eds.). *Marine community ecology*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, pp. 31–63.
- Pennings, S.C., Richards, C.L., 1998. Effects of wrack burial in salt-stressed habitats: *Batis maritima* in a south west Atlantic salt marsh. *Ecography* 21, 630–638.
- Pennings, S.C., Carefoot, T.H., Siska1, E.L., Chase, M.E., Page, T.A., 1998. Feeding preferences of a generalist salt-marsh crab: relative importance of multiple plant traits. *Ecology* 79, 1968–1979.
- Perillo, G.M.E, Piccolo, M.C., Pino-Quivira M., 1999. *Estuaries of South America: their geomorphology and dynamics*. Berlin (Germany): Springer-Verlag.
- Perillo, G.M.E., Piccolo, C.M., Palma, E.D., Pérez, D.E., Pierini, J.O., 2004. Oceanografía física, en: M.C. Piccolo y M. Hoffmeyer (Eds). *Ecosistema del estuario de Bahía Blanca*. Instituto Argentino de Oceanografía, Bahía Blanca, pp. 69–78.
- Petratis, P.S., Latham, R.E., 1999. The importance of scale in testing the origins of alternative community states. *Ecology* 80, 429–442.
- Pezeshki, SR., DeLaune, R.D., 1991. Ecophenic variations in *Spartina patens*: growth and biomass partitioning. *Journal of Aquatic Plant Management* 29, 99–102.

- Pfauter, A., Zimmer, M., 2005. Intermediate tidal stress promotes the detritivore-mediated decomposition of *Spartina* litter. *European Journal of Soil Biology* 41, 135–141.
- Polis, G.A., Anderson, W.B., Holt, R.D., 1997. Toward an integration of landscape and food web ecology: The dynamics of spatially subsidized food webs. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28, 289–316.
- Reidenbaugh, T.G., 1983. Productivity of cordgrass *Spartina alterniflora* estimated from live standing crops, mortality, and leaf shedding in a Virginia salt marsh. *Estuaries* 6, 57–65.
- Reimold R.J., Gallagher J.L., Linthurst R.A., Pfeiffer W.J, 1975. Detritus production in coastal Georgia salt marshes. *Estuarine Research* 1, 217–118.
- Rejmánková, E., Houdková, K., 2006. Wetland plant decomposition under different nutrient conditions: what is more important, litter quality or site quality? *Biogeochemistry* 80, 245–262.
- Reynolds, C. E., Houle, G., 2002. Mantel and partial Mantel tests suggest some factors that may control the local distribution of *Aster laurentianus* at Îles de la Madeleine, Québec. *Plant Ecology* 164, 19–27.
- Rodil, I.F., Olabarria, C., Lastra, M., López, J., 2008. Differential effects of native and invasive algal wrack on macrofaunal assemblages inhabiting exposed sandy beaches. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 358, 1–13.
- Roman, C.T., Daiber, F.C., 1989. Organic carbon flux through a Delaware Bay salt marsh: tidal exchange, particle size distribution, and storms. *Marine Ecology Progress Series* 54, 149–156.

- Roman, C.T., Daiber, F.C., 1984. Above ground and below ground primary production dynamics of two Delaware Bay tidal marshes. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 3, 34–41.
- Rossi, F., Underwood, A.J., 2002. Small-scale disturbance and increased nutrients as influences on intertidal macrobenthic assemblages: experimental burial of wrack in different intertidal environments. *Marine Ecology Progress Series*, 241, 29–39.
- Rossi, F., 2007. Recycle of buried macroalgal detritus in sediments: use of dual-labelling experiments in the field. *Marine Biology* 150, 1073–1081.
- Scarabino, V., 1977. Moluscos del Golfo San Matías (Prov. De Río Negro, Rep. Argentina). *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay* 4, 177–286.
- Schlesinger, W.H., 1991. *Biogeochemistry: An Analysis of Global Change*. Academic Press, San Diego, USA, pp 588.
- Schubauer, J. P., Hopkinson, C. S., 1984. Above- and belowground emergent macrophyte production and turnover in a coastal marsh ecosystem, Georgia. *Limnology and Oceanography* 29, 1052–1065.
- Shen, W., Lin, Y., Jenerette, G. D., Wu, J., 2011. Blowing litter across a landscape: effects on ecosystem nutrient flux and implications for landscape management. *Landscape Ecology* 26, 629–644.
- Shew, D.M., Linthurst, R.A., Seneca, E.D., 1981. Comparison of production methods in a southeastern North Carolina *Spartina alterniflora* salt marsh. *Estuaries* 4, 97–109.

- Silliman, B.R., 1999. Effects of nutrient enrichment and periwinkle grazing on *Spartina alterniflora* growth. Masters thesis. University of Virginia.
- Silliman, B.R., Bortolus, A., 2003. Underestimation of *Spartina* productivity in western Atlantic marshes: marsh invertebrates eat more than just detritus. *Oikos* 143, 549–555.
- Silliman, B.R., Newel, S.Y., 2003. Fungal farming in a snail. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 100, 15643–15648.
- Silliman, B.R., Bertness, M.D., 2002. A trophic cascade regulates salt marsh primary production. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 99, 10500–10505.
- Silliman, B.R., Zieman, J.C., 2001. Top-down control of *Spartina alterniflora* production by periwinkle grazing in a Virginia marsh. *Ecology* 82, 2830–2843.
- Smalley, A.E., 1959. The growth cycle of *Spartina* and its relation to the insect populations in the marsh. *Proc. Salt Marsh Conf. March 1958, Sapelo Island, Georgia*.
- Smith, S.E., Read, D.J., 1997. *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic Press, London, UK, 804 pp.
- Simões, M.P., Calado, M.L., Madeira, M., Gazarini, L.C., 2011. Decomposition and nutrient release in halophytes of a Mediterranean salt marsh. *Aquatic Botany* 94, 119–126.
- Sousa, W.P., 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annual Reviews Ecology, Evolution, and Systematics* 15, 353–391.

- Spivak, E., 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). *Helgoland Marine Research* 48, 59–78.
- Steever, E.Z., Warren, R.S., Niering, W.A., 1976. Tidal Energy Subsidy and Standing Crop Production of *Spartina alterniflora*. *Estuarine and Coastal Marine Science* 4, 473–478.
- Stroud, L.M., Cooper, A.W., 1968. Color-infrared aerial photographic interpretation and net primary productivity of a regularly-flooded North Carolina salt marsh. Report 14, North Carolina Water Resource Institute, Raleigh 1-86 p.
- Taylor, D.I., Allanson, B.R., 1995. Organic carbon fluxes between a high marsh and estuary, and the inapplicability of the Outwelling Hypothesis. *Marine Ecology Progress Series* 120, 263–270.
- Teal, J.M., 1962. Energy flow in the salt marsh ecosystem of Georgia. *Ecology* 43, 614–624.
- Teal, J.M., 1962. Energy flow in the salt marsh ecosystem of Georgia. *Ecology* 43, 614–624.
- Tenore, K.R., 1977. Growth of *Capitella capitata* cultures on various levels of detritus derived from different sources. *Limnology and Oceanography* 22, 936–941.
- Tenore, K.R., 1981. Organic nitrogen and caloric content of detritus. Utilization by the deposit-feeding polychaete *Capitella capitata*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 17, 733–742.
- Turner, MG (2005) Landscape ecology: what is the state of the science? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36,319–344

- Turner, M.G., Chapin, F.S., 2005. Causes and consequences of spatial heterogeneity in ecosystem function, en: Lovett G.M., Jones C.G., Turner M.G., Weathers K.C. (Eds). *Ecosystem function in heterogeneous landscapes*. Springer-Verlag, New York, pp 9–30.
- Turner, R.E., 1976. Geographic variations in salt marsh macrophyte production: A review. *Contributions in Marine Science* 20, 47–68.
- Underwood, A.J., 1997. *Experiments in Ecology: Their logical design and interpretation using analysis of variance*. Cambridge University Press, United Kingdom.
- Urien, C.M., Ewing, M., 1974. Recent sediments and environment of Southern Brazil, Uruguay, Buenos Aires and Río Negro continental shelf, en Burk, C.A., Drake, C.L. (Eds). *The geology of continental margins*. Springer Verlag, New York, pp. 157–177.
- Valiela, I., Cole, M. C., McClelland, J., Hauxwell, J., Cebrián, J., Joye, S., 2000. Role of salt marshes as part of coastal landscapes, en Weinstein, M.P., Kreeger, D.A., (Eds). *Concepts and controversies in tidal marsh ecology*. Kluwer Academic Press, Dordrecht, The Netherlands, pp. 23–38.
- Valiela, I., Rietsma, C.S., 1995. Disturbance of salt marsh vegetation by wrack mats in Great Sippewissett Marsh. *Oecologia* 102, 106–112.
- Valiela, I., Teal, J.M., Allen, S.D., Etten, R.V., Goehring, D., Volkmann, S., 1985. Decomposition in salt marsh ecosystems: The phases and major factors affecting disappearance of above-ground organic matter. *Journal of Experimental Biology and Ecology* 89, 29–54.

- Valiela, I., Wilson, J., Buchsbaum, R., Rietsma, C., Bryant, D., Foreman, K., Teal, J., 1984. Importance of chemical composition of salt marsh litter on decay rates and feeding by detritivores. *Bulletin of Marine Science* 35, 261–269.
- Valiela, I., Teal, J.M., Person, N.Y., 1976. Production and dynamics of experimentally enriched salt marsh vegetation: bellow-ground biomass. *Limnology and Oceanography* 21, 245–252.
- Van Soest, P.J., Robertson, J.B., Lewis, B.A., 1991. Methods for dietary fiber, neutral detergent fiber, and nonstarch polysaccharides in relation to animal nutrition. *Journal of Dairy Science* 74, 3583–3597.
- Vera, F., Gutiérrez J.L., Ribeiro, P.D., 2009. Aerial and detritus production of the cordgrass *Spartina densiflora* in a southwestern Atlantic saltmarsh. *Botany* 87, 482–491.
- Vicari, R. L., Fischer, S., Madanes, N., Bonaventura, S.M., Pancotto, V., 2002. Tiller dynamics and production on *Spartina densiflora* (Brong) on the floodplain of the Parana River, Argentina. *Wetlands* 22, 347–354.
- Vogel, K.P., Pedersen, J.F., Masterson, S.D., Toy, J.J., 1999. Evaluation of a filter bag system for NDF, ADF, and IVDMD forage analysis. *Crop Science* 39, 276–279.
- Vorwerk, P.D., Froneman, P.W., 2009. The importance of estuarine-derived carbon for the nearshore marine environment: studies on two contrasting South African estuaries. *African Journal of Aquatic Science* 34, 137–146.
- Wang, X.C., Litz, L., Chen, R.F., Huang, W., Feng, P., Altabet, M.A., 2007. Release of dissolved organic matter during oxic and anoxic decomposition of salt marsh cordgrass. *Marine Chemistry* 105, 309–321.

- Weigert, R.G., Evans, F.C., 1964. Primary production and disappearance of dead vegetation on an old field in southeastern Michigan. *Ecology* 45, 49–63.
- White, W.H., Adamski, D., Fine, G., Richard, E.P. Jr., 2005. Stemborers associated with smooth cord grass, *Spartina alterniflora* (Poaceae), in a nursery habitat. *Fla Entomol* 88, 390–394.
- White, D.A., Weiss, T.E., Trapani, J.M., Thien, L.B., 1978. Productivity and decomposition of the dominant salt marsh plants in Louisiana. *Ecology* 59, 751–759.
- Williams, T.M., Wolaver, T.G., Dame, R.F., Spurner, J.D. 1992. The Bly Creek ecosystem study -organic carbon transport within a euhaline salt marsh basin, North Inlet, South Carolina. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 163, 125–139.
- Wolff, W.J., Eeden, M.N., Lammens, E., 1979. Primary production and import of particulate organic matter on a salt marsh in the Netherlands. *Netherlands Journal of Sea Research* 13, 242–255.
- Xiao, Y., Tang, J.B., An, S.Q., 2011. Responses of growth and sexual reproduction of *Phragmites australis* and *Spartina alterniflora* to salinity stress. *Chinese Journal of Ecology* 30, 267-272.
- Yang, S.L., Li, H., Ysebaert, T., Bouma, T.J., Zhang, W.X., Wang, Y.Y., Li, P., Li, M., Ding, P.X., 2008. Spatial and temporal variations in sediment grain size in tidal wetlands, Yangtze Delta: On the role of physical and biotic controls. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 77, 657–671.

Yuan, L., Zhang, L., Xiao, D., Huang, H., 2011. The application of cutting plus waterlogging to control *Spartina alterniflora* on saltmarshes in the Yangtze Estuary, China. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 92, 103–110.

Zar, J.H., 1999. *Biostatistical analysis*, 4th edition. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey.

Zedler, B.J., 1983. Freshwater impacts in normally hypersaline marshes. *Estuaries* 6, 346–355.