

TESIS DOCTORAL

*Heterogeneidad espacial y fuerzas de interacción en
tramas tróficas de ambientes estuariales costeros*



Lic. María Fernanda Alvarez

Directora: Dra. Florencia Botto
Co- Director: Dr. Oscar O. Iribarne

Tesis para optar al Título de Doctor en Ciencias (área Biología)

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

Tabla de contenidos

Tabla de contenidos	2
Agradecimientos	4
Resumen	6
Abstract.....	7
Introducción general	8
Sitio de estudio	17
CAPÍTULO I: Fuerzas de interacción de peces y aves sobre el ensamble de especies bentónicas en áreas con y sin bioturbación de cangrejos	21
Resumen	22
Introducción.....	23
Materiales y métodos.....	26
Resultados	32
Discusión.....	36
Tablas y figuras	41
CAPÍTULO II: Efecto de poliquetos sobre el ensamble de especies bentónicas en áreas con distinto nivel de bioturbación por cangrejos.....	54
Resumen	55
Introducción.....	56
Materiales y métodos.....	59
Resultados	63
Discusión.....	66
Tablas y figuras	70
CAPÍTULO III: Efecto de caracoles hydróbidos sobre el ensamble de especies bentónicas mediado por la bioturbación de cangrejos.....	83
Resumen	84
Introducción.....	85
Materiales y métodos.....	88
Resultados	95
Discusión.....	98

Tablas y figuras	104
CAPÍTULO IV: Efecto de las microheterogeneidades creadas por las almejas sobre el ensamble de especies bentónicas en áreas con y sin bioturbación de cangrejos	118
Resumen	119
Introducción.....	120
Materiales y métodos.....	123
Resultados	127
Discusión.....	131
Tablas y figuras	136
Conclusiones generales	149
Bibliografía citada	155

Agradecimientos

No es fácil escribir los agradecimientos, e intentar recordar todas las personas (que son muchas) que me ayudaron durante todos estos años. Perdón si me olvido de alguien, pero sepan que a todos los que me acompañaron les dejo un Gracias enorme.

Quiero agradecer a mis directores, por la oportunidad que me brindaron para hacer posible este doctorado; por su ayuda.

También agradezco a los jurados, las Dras. Gabriela Palomo, Catalina Pastor y al Dr. Rodolfo Elías, por sus aportes valiosos a esta tesis y por sus comentarios tan generosos. Quiero aprovechar esta oportunidad para decirle “muchas gracias” a toda la Escuela de Postgrado, especialmente a Pedro, por su ayuda constante en todo este tiempo. También le agradezco infinitamente, aunque suene trillado, a la Universidad Nacional tanto de Mar del Plata como de La Plata por la formación y educación gratuita brindada en ésta década. Muchas Gracias! También a CONICET por las becas recibidas que me permitieron realizar esta tesis.

A la Fuerza Aérea Argentina, por dejarme realizar todos los muestreos y experimentos en C.E.L.P.A.

A todos los chicos de Ecología, por tantos momentos compartidos y dudas despejadas. A Juan (“el jefecito”) por mostrarme Marchi, por su ayuda incondicional, por sus buenos humores. A Euge por tantas clorofilas medidas, por todo su apoyo y ayuda. A Dany y Pablito, por su complicidad. A todos los ex ex (Ex Illia, ex casita) por la buena onda, por soportarme y padecerme tantos años, por hacerme reír y disfrutar tanto.

También quiero agradecerle enormemente a todo el laboratorio de Limnología, especialmente a Soledad por enseñarme el mundo de las microalgas y por su ayuda inconmensurable. Gracias!

A mis amigos del lab: Fer, Fausto, Kechu y las Chiquis...un eterno gracias!

A mis amigas de toda la vida, las rancheras Sole, Pili, Guada y Vale por escucharme con tanta atención hablando de nematodos y cangrejos.

A los platenses (“los pecetos -1”), por su amistad y buena onda. Especialmente a Lolo, Javi y Dai por los cónclaves; y a Poly, Belu, Lu y Romi por estar siempre.

Al núcleo: Agus, Gachi, Maca, Maru, Cielo y Dai porque sin ellas esto no podría haber sido. Las adoro, mil gracias amis.

A mamá Mary y papá Miguel, por tantas comidas, mates y charlas pre y post campo.

Al clan de City Bell por su ayuda inmensa, por escucharme y aconsejarme.

A mis sobrinos José, Cata, Ernes, Feli, Juana, Vuvu y Conrado por hacerme la tía más babosa y feliz del universo.

A mis papás del verano, Rosa y Yoryo por tanto cariño.

A Dai (amiga, hermana y cómplice), por tantas tantas historias compartidas.

A mi familia. Mis tíos y primos (los soles más lindos). A mi tía Rosa, y también a mis abuelos (que me vieron iniciar este camino).

A mis hermanos Juan, Ana, Charo, July y a mis viejos porque me acompañaron en esta locura de ser bióloga desde el inicio. Mil gracias por su amor...

A Guille (alias Oso, Kaska, Otto...) por su amor infinito.

Resumen

La interacción entre organismos es una de las fuerzas que determina los patrones de la distribución y abundancia de las especies, y tiene lugar entre organismos pertenecientes a una misma comunidad, que se relacionan a través de diferentes mecanismos. En la literatura, son reconocidas principalmente dos tipos de interacciones; las directas, que resultan de la interacción física entre dos especies, y las indirectas, aquellas que están mediadas por una tercera especie o la modificación de un recurso. Es así, que es ampliamente estudiado el rol que pueden tener ambos tipos de interacciones en la estructuración de las comunidades, y también es reconocida la importancia de entender, más allá de las especies intervinientes, el signo y magnitud de dicha interacción. En relación a esto, el objetivo general de esta tesis fue evaluar cómo son las interacciones biológicas y sus fuerzas en diferentes niveles de la trama trófica del estuario de Mar Chiquita y como éstas pueden ser modificadas por un organismo bioturbador. Los resultados de los distintos capítulos de esta tesis muestran que las interacciones entre los distintos organismos se ven afectadas por diversos factores, en donde intervienen procesos directos e indirectos, como la depredación, el desplazamiento competitivo, la ingeniería ecosistémica, además de los factores abióticos como el gradiente de inmersión y las diferentes estaciones del año. A su vez, los resultados sugieren que los efectos indirectos son más importantes estructurando la comunidad bentónica de estos estuarios; principalmente, los producidos por la bioturbación del cangrejo *Neohelice granulata*.

Abstract

The interaction between organisms is one of the forces that determine species distribution and abundances. It occurs between organisms belonging to the same community, which are related through different mechanisms. In the literature there are two types of interactions, the direct effects, resulting from the physical interaction between two species, and the indirect ones, which are mediated by a third species or by the modification of a resource. Thus, it is widely studied the role that the two types of interactions can have in structuring communities, as well as it is recognized the importance of understanding, beyond the species involved, the sign and magnitude of these interactions. In this scenario, the aim of this thesis was to evaluate how the biological interactions and forces affect the different levels of the benthic food web of Mar Chiquita estuary and how it may be modified by a bioturbator organism. The results of this thesis shows that interactions between different organisms are affected by various forces, which involved direct and indirect processes such as predation, competitive displacement, ecosystemic engineering, as well as abiotic factors such as tidal gradient and different seasons. The results also suggest that indirect effects are more important in structuring the benthic community of these estuaries, mainly produced by *Neohelice granulata* crab bioturbation.

Introducción general

Los ambientes estuariales son ecosistemas ampliamente distribuidos en el mundo (Knox 2000) y constituyen importantes ecotonos entre el sistema marino y el terrestre (Adam 1990). Estos ambientes son uno de los sistemas más productivos (ej. Jordan et al. 1991, Hauxley y Valiela 2004), son importantes debido a su diversidad biológica y como componentes clave en las tramas tróficas costeras (ej. Nixon 1980, Zedler y Callaway 2001). Muchos organismos utilizan estos ambientes como sitios de alimentación, cría o refugio (ej. peces: Kneib 1997, Craig y Crowder 2000; aves: Goss-Custard 1985, Morrison y Myers 1987; crustáceos: Zimmerman et al. 2000, Minello et al. 2003) y considerando que muchas especies se mueven entre ambos sistemas (marino y terrestre) las conexiones tróficas en esta interfase resultan un proceso complejo y cíclico (Vander Zanden y Sanzone 2004). Además, dado que estos ecosistemas exhiben una compleja estructura del hábitat y de la zonación biótica (Fleeger et al. 2008), los flujos de materia, energía y organismos, conectan las distintas partes del mosaico o heterogeneidades que componen el paisaje (ej. Forman y Godron 1986, Cadenasso et al. 2004). En estuarios, este flujo es facilitado por las mareas que conectan los distintos ambientes (ej. planicies intermareales, marismas, y el ambiente acuático y terrestre circundante), y estos movimientos de energía y organismos, cumplen roles importantes a nivel poblacional y en la estructura de las comunidades (ej. Vander Zanden y Sanzone 2004, Vanni et al. 2004). Particularmente, los estuarios actúan como trampas naturales para sedimentos y nutrientes en solución (ej. Wiegert et al. 1981, de Boer 1998), y sus planicies de marea son la conexión entre el ambiente terrestre y el acuático. De esta manera, estas áreas constituyen zonas de transición, en donde ocurren importantes procesos ecológicos y tienen lugar las interacciones (Mann 2000).

Las interacciones entre organismos generalmente determinan la distribución y abundancia de las especies (ej. competencia: Connell 1961, depredación: Paine 1966, mutualismo: Boucher et al. 1982, parasitismo: Minchella y Scott 1991, ingenieros de

ecosistemas: Jones et al. 1997) y tienen lugar entre organismos pertenecientes a una misma comunidad, que se relacionan a través de mecanismos de intensidad variable (Bertness y Callaway 1994). A su vez, los factores abióticos como la disponibilidad de oxígeno (Breitburg et al. 1997, Miller et al. 2000), temperatura (Möller 1986, Helland et al. 2007), salinidad y humedad (Pennings y Callaway 1992, Pennings y Bertness 2001), también pueden determinar la distribución de las especies. Dado que las comunidades son el resultado de una combinación compleja de interacciones, en donde la importancia relativa de cada interacción depende de las condiciones tanto físicas como biológicas del ambiente (ej. Callaway 1995, Bruno et al. 2003), las interacciones actúan como procesos estructuradores (ej. Cornell y Lawton 1992, Halpern et al. 2007). Es así, que diversos procesos que produzcan cambios en la intensidad y la forma de las interacciones, pueden verse reflejados en cambios en la estructura comunitaria (ej. Fagan et al. 1999, Mork et al. 2009). Estas interacciones pueden ser de diversos tipos, como por ejemplo directas o indirectas (ej. Werner y Peacor 2003, Ohgushi 2005).

Entender cómo las interacciones afectan las distintas tramas tróficas en las comunidades, ha sido y es, un tema central en la ecología (Paine 1980, Berlow et al. 2009). Especialmente se ha estudiado la depredación, que es implícitamente considerado el proceso más importante que regula la estructura y dinámica de las tramas tróficas (ver Berlow et al. 2004). Sin embargo, numerosos estudios han mostrado cómo las interacciones de tipo indirectas, pueden afectar también las abundancias de las especies (ej. Menge 1995, Peacor y Werner 2004); influyendo sobre los componentes de la biodiversidad y cambiando la estructura de las interacciones entre las especies (Ohgushi 2005). Particularmente, se ha reconocido la importancia de conocer no sólo cómo son los diferentes tipos de interacciones, sino la magnitud y el signo de las mismas (Navarrete y Berlow 2006, Sala y Dayton 2011). Tanto es así, que la fuerza de las interacciones (es decir, la magnitud del efecto de una especie sobre la abundancia de

otra), conjuntamente con la estructura de la trama trófica, se han convertido en parámetros claves para entender el funcionamiento de las comunidades (Berlow et al. 2004, O’Gorman et al. 2010).

A su vez, las interacciones y sus fuerzas, pueden cambiar por variaciones en la composición de especies o en las tasas de consumo (Menge 2003), pero también dependen del contexto ambiental y son muy variables en escalas espacio-temporales (Berlow 1997, Leibold et al. 2004). Por ejemplo, en los intermareales los procesos ecológicos están afectados por el gradiente de marea y por la variabilidad espacial dada por factores bióticos y abióticos (Menge 2003, 2004) y especialmente, en intermareales de fondos blandos, la presencia de vegetación (Hindell et al. 2000) o de estructuras como cuevas (Sebens 1991), valvas (Gutiérrez et al. 2003), o depresiones (Sun y Fleeger 1994) que modifiquen la tridimensionalidad del sistema podrían tener un efecto importante sobre la distribución de las especies y sobre los procesos ecológicos. De esta manera, es esperable que los organismos ingenieros de ecosistemas modifiquen la magnitud y el signo de las interacciones.

Los ingenieros de ecosistemas (*sensu* Jones et al. 1994) son organismos que directa o indirectamente modifican la disponibilidad de recursos para otras especies, causando cambios en el estado físico de los materiales bióticos y abióticos. Un ejemplo de ingeniería ecosistémica, es la bioturbación, que es reconocida como una de las actividades que más influye en la estructura y funcionamiento de diferentes comunidades de fondos blandos (ej. Posey et al. 1991, Lei et al. 2010). Los organismos bioturbadores a través de sus actividades, causan la redistribución de las partículas y del agua intersticial, y en consecuencia, afectan las propiedades físicas, químicas y biológicas del sedimento (ej. Meadows y Meadows 1991, Chapman y Tolhurst 2007), modificando los patrones de abundancia y distribución de las especies y las interacciones (Wilson 1991, Meysman et al. 2006). A través de la alimentación (Rhoads

1974, Kanaya et al. 2005), excreción (Graf y Rosenberg 1997, Papaspyrou et al. 2010), construcción de estructuras biogénicas (cuevas, montículos y depresiones: Miron et al. 1991, Meysman et al. 2005), mezclado de sedimentos (Kristensen 2001, Gilbert et al. 2007), entre otros, los organismos bioturbadores influyen, no sólo en el transporte de partículas sino también en la redistribución de organismos vivos (ej. Kanaya et al. 2005, Bouchet et al. 2009). Estos procesos ocurren a diferentes escalas, desde milímetros a metros (Anderson y Meadows 1978, Meadows 1986) y pueden tener un impacto sobre los procesos y las características geomorfológicas a escalas superiores (Murray et al. 2002). Así, en sistemas de fondos blandos, los organismos ingenieros de ecosistemas, y bioturbadores, cumplen un rol esencial modificando las comunidades y los ensamblajes de especies (ej. Reise 2002, Gutiérrez et al. 2011).

Una característica particular de los estuarios del Atlántico Sudoccidental (ASO), es que las planicies de marea están dominadas por el cangrejo cavador *Neohelice* (previamente *Chasmagnathus*) *granulata* (Dana); un importante bioturbador (Spivak et al. 1994, Iribarne et al. 1997), cuya actividad afecta la distribución y abundancia de organismos (ej. aves costeras: Botto et al. 1998, peces: Martinetto et al. 2005, poliquetos: Palomo et al. 2003, almejas navajas: Lomovasky et al. 2006, otros cangrejos como *Uca sp.*: Daleo et al. 2003, *Cyrtograpsus sp.*: Martinetto et al. 2007, nematodos: Botto e Iribarne 1999, Escapa et al. 2004), los recursos primarios (ej. Botto et al. 2005, 2006) y el flujo de nutrientes (Fanjul et al. 2008, 2011). Este macroinvertebrado habita zonas intermareales de estuarios y bahías desde el sur de Brasil hasta el norte de la Patagonia Argentina (Boschi 1964, Spivak et al. 1994). A lo largo de su rango de distribución, construye y mantiene cuevas semipermanentes, removiendo grandes cantidades de sedimento (hasta 5,9 kg.m⁻² por día en planicies de marea, Iribarne et al. 1997), generando extensos cangrejales con altas densidades de cuevas (hasta 60 cuevas.m⁻², Iribarne et al. 1997) que modifican la heterogeneidad espacial a escala de

paisaje, incrementando la complejidad del hábitat (Botto e Iribarne 2000, Gutiérrez e Iribarne 2004). A su vez, como resultado de su actividad modifica directa o indirectamente la disponibilidad de recursos para otras especies, por lo que es considerado un ingeniero de ecosistemas.

Las planicies de marea estuariales se caracterizan por su alta producción primaria, que en muchos casos sustenta la trama trófica (ej. Sullivan y Moncreiff 1990, Sullivan y Currin 2000); es así que, en sedimentos intermareales de nuestra región, el microfitobentos podría ser una fuente esencial de alimento para una gran variedad de especies actuando posiblemente como un importante enlace de energía (ej. Botto et al. 2005). Además, estas áreas albergan grandes densidades de especies de aves migratorias y locales (ej. Botto et al. 1998, 2000; Martínez 2001, Bruschetti et al. 2009) y son utilizados como sitios de alimentación, cría y refugio para numerosas especies de peces (ej. Cousseau et al. 2001, Martinetto et al. 2005, 2007; Valiñas et al. 2010). El ensamble de especies infaunales en estas áreas tiene una baja diversidad (ej. Botto e Iribarne 1999), sin embargo está representada por numerosos grupos de organismos con hábitos tróficos diferentes (ej. filtradores, detritívoros, herbívoros, carnívoros y carroñeros; ver Escapa et al. 2004, Palomo et al. 2003, 2004). Organismos como poliquetos, almejas, cangrejos, ostrácodos, nematodos y caracoles, entre otros, constituyen un nivel trófico intermedio entre los productores primarios (microalgas bentónicas) y depredadores superiores (como aves y peces). Es así que, a pesar de la información disponible sobre este sistema, resulta importante lograr un mayor entendimiento y conocimiento de las interrelaciones que ocurren entre los diferentes niveles de esta trama trófica, y cómo éstas pueden ser afectadas o moduladas por otros organismos; intentando entender las interacciones, más allá de los grupos de organismos *per se*. En relación a esto, y considerando que las interacciones no sólo dependen de las especies intervinientes, sino que son el resultante de una multiplicidad de factores (tales como factores abióticos y

efectos de otras especies que conforman el ensamble); el objetivo general de esta tesis fue evaluar las interacciones biológicas y la magnitud de las mismas en diferentes niveles de la trama trófica bentónica y como pueden ser modificadas por un organismo bioingeniero.

Para llevar a cabo este objetivo general, se tomaron como modelo las planicies de marea no vegetadas de la laguna costera Mar Chiquita (ver Sitio de estudio). Los objetivos particulares, que se desprendieron del objetivo general, constituyen cada uno de los capítulos de esta tesis. Cada objetivo particular, tuvo como meta caracterizar las interacciones (directas e indirectas) entre los organismos que habitan las planicies de marea. Por tal motivo se seleccionaron organismos representativos por su abundancia y con diferentes hábitos tróficos, para evaluar estas interacciones en diferentes niveles de la trama trófica.

Los cangrejales (áreas extensas ocupados por cangrejos, ej. Iribarne et al. 1997) generados por *Neohelice granulata* afectan la distribución, abundancia y disponibilidad de los organismos bentónicos (Botto et al. 2000, Palomo et al. 2003, 2004); lo que conlleva a que los principales depredadores (aves y peces) también hagan un uso diferencial de estas áreas (aves: Botto et al. 2000, peces: Martinetto et al. 2005, 2007). De esta manera, los cangrejales podrían afectar la forma y la fuerza de las interacciones biológicas en las tramas tróficas. A su vez, el gradiente de marea expone el área intermareal a la depredación tanto desde el agua por peces y cangrejos durante la pleamar como de aves durante la bajamar, por lo que los efectos podrían variar según el nivel del intermareal. Por consiguiente, el objetivo del Capítulo I fue evaluar la importancia relativa de los depredadores de niveles tróficos superiores (aves y peces) y sus fuerzas de interacción sobre el ensamble de especies bentónicas, considerando procesos de bioturbación a gran escala y el tiempo de exposición por las mareas.

Los organismos detritívoros, como los poliquetos, constituyen la mayor parte de la biomasa de los macro consumidores (Montague et al. 1981) y son dominantes en los estuarios. Ellos cumplen roles esenciales en los flujos de materia (ej. Commito 1982, Ambrose 1984a) y energía (ej. Coull 1999, Furukawa 2005), actuando como presas para aves y peces (ej. Botto et al. 1998, Martinetto et al. 2005, 2007) y como depredadores alimentándose sobre organismos de la meioinfauna; a su vez, sus patrones de distribución, abundancia, y comportamiento, están afectados por la bioturbación por cangrejos (ej. Palomo et al. 2003, 2004). Por lo tanto, el objetivo del Capítulo II fue evaluar cómo son las interacciones y el efecto de dos poliquetos con diferente modo trófico, sobre los patrones de distribución y abundancia de los organismos infaunales y sobre los productores primarios, en áreas con distinto grado de bioturbación por cangrejos.

Frecuentemente los organismos herbívoros producen un gran impacto, con efectos sobre toda la comunidad (ej. Posey et al. 1995, 2002; Heck Jr. y Valentine 2007). Particularmente, los caracoles modifican el ensamble no sólo de las microalgas bentónicas, sino también de diferentes consumidores (ej. Cadée 2001, Kelaher et al. 2003). En estuarios del ASO, la distribución del caracol *Heleobia australis* se encuentra en parches, ocupando generalmente el intermareal bajo, en donde alcanza las densidades más altas. Por otro lado, la densidad de cuevas del cangrejo *N. granulata* en las planicies de marea disminuye con la cercanía al agua (ej. Escapa et al. 2004). Así, ambas distribuciones (la de las cuevas de cangrejos y de los caracoles) raramente se superponen, sugiriendo una posible interacción negativa entre ambas especies. Por tal motivo y considerando la importancia de la bioturbación y el rol de los herbívoros, el objetivo del Capítulo III fue evaluar si el cangrejo desplaza competitivamente (por bioturbación o por alimento) al caracol y evaluar si estas interacciones modifican la estructura de los ensambles de microalgas y de la infauna.

Los organismos filtradores poseen un rol ecológico muy importante en la redistribución de energía dentro del sistema (Noren et al. 1999, Riisgaard et al. 2004). Ellos son típicamente bivalvos que seleccionan las partículas inorgánicas de las orgánicas, defecándolas en forma de pseudoheces en sedimentos cercanos (Montague et al. 1981). Las planicies de marea de los estuarios del ASO tienen altas densidades de la almeja navaja *Tagelus plebeius*, la cual a través de sus actividades modifica y crea estructuras en el sedimento, con diferentes consecuencias para los organismos (ej. Gutiérrez e Iribarne 1998, 2004, Gutiérrez et al. 2003). Así, el objetivo del Capítulo IV fue evaluar el efecto de las micro-heterogeneidades (depresiones) generadas por la almeja, sobre los productores primarios bentónicos y la comunidad infaunal, en relación a cambios producidos a escalas de paisaje por organismos bioturbadores.

Sitio de estudio

Todos los muestreos y trabajos experimentales de campo de esta tesis doctoral se llevaron a cabo en la región estuarial de la laguna costera Mar Chiquita ($37^{\circ} 40'S$, $57^{\circ} 23'O$, declarado por la UNESCO como Reserva del Hombre y la Biósfera), Buenos Aires, Argentina. Esta laguna es un cuerpo de agua salobre (rango de salinidad desde 2 hasta 35, Spivak et al. 1994) de 46 km^2 de superficie, conectada permanentemente al mar que se divide en dos ambientes netamente diferenciados: un cuerpo lagunar y un sector de características estuariales (Reta et al. 2001). La laguna se encuentra afectada por bajas amplitudes de marea ($\leq 1\text{m}$), cuya influencia decrece hacia el interior de la misma (Isla 1997), en donde la variación en profundidad (entre 0,1 m y 0,5 m) está controlada principalmente por los vientos y las lluvias (Islas y Garrido 2001).

La laguna se caracteriza por extensas planicies de marea rodeadas por grandes zonas de marismas de *Spartina densiflora* (Fasano et al. 1982, Isacch et al. 2006) y por extensos cangrejales de *Neohelice granulata* que son fácilmente identificables y espacialmente estables por períodos de años (Iribarne et al. 1997, Escapa et al. 2004); estos cangrejales están distribuidos tanto en marismas como en planicies de marea (Spivak et al. 1994). El estudio de esta tesis estuvo restringido a los ensambles de especies en las planicies de marea, sin abarcar las zonas vegetadas. Las planicies de marea constituyen zonas de inundación fangosas habitadas por diferentes tipos de organismos; por ejemplo la almeja navaja *Tagelus plebeius*, la cual muestra importantes variaciones en densidad, pudiendo alcanzar valores que oscilan desde 10 ind.m^{-2} (Gutiérrez e Iribarne 1998) hasta 200 ind.m^{-2} (Iribarne et al. 1998). Además, su distribución a lo largo de la pendiente intermareal muestra que alcanza las máximas densidades justo por encima del nivel medio de marea baja y las mínimas hacia el límite superior de su distribución (Iribarne et al. 1998). Por otro lado, otro componente biótico

importante de estas zonas es el caracol *Heleobia australis*, el cual se distribuye en forma de parches siguiendo un patrón de zonación, con densidades más altas cerca de la boca y decreciendo gradualmente hacia la parte interna de la laguna (De Francesco e Isla 2001). La composición macrofaunal está dominada principalmente por el poliqueto *Laeonereis acuta*, que se distribuye en los intermareales de toda la laguna, siendo mayor su densidad en las zonas medias del intermareal (ej. Palomo et al. 2001). En menor abundancia se encuentra el poliqueto *Neanthes succinea* (asociado a fondos arenofangosos, Orensanz y Estivariz 1971), *Nephtys fluviatilis* (principalmente en la zona norte de la laguna) y *Heteromastus similis* (abundante en toda la extensión de la laguna, ver Palomo et al. 2001; ver también para poliquetos Ieno y Elías 1995). A su vez, numerosas especies de aves costeras (ej. Botto et al. 1998, Martínez 2001) y de peces (ej. Cousseau et al. 2001, Martinetto et al. 2005) utilizan los intermareales para alimentarse.

La mayor parte de las observaciones y experiencias fueron realizadas en la zona de C.E.L.P.A. (Centro Experimental de Lanzamiento de Projectiles Aéreos), aproximadamente a 4 km de la boca (Fig. A). Asimismo, parte del objetivo general de esta tesis fue evaluar cómo las interacciones entre organismos puede ser modificada por la bioturbación producida por cangrejos, la mayor parte de los muestreos y experimentos realizados fueron hechos simultáneamente en áreas con activa bioturbación (de aquí en adelante “cangrejales”) y sin bioturbación (“no cangrejales”) por cangrejos (ver Fig. B).

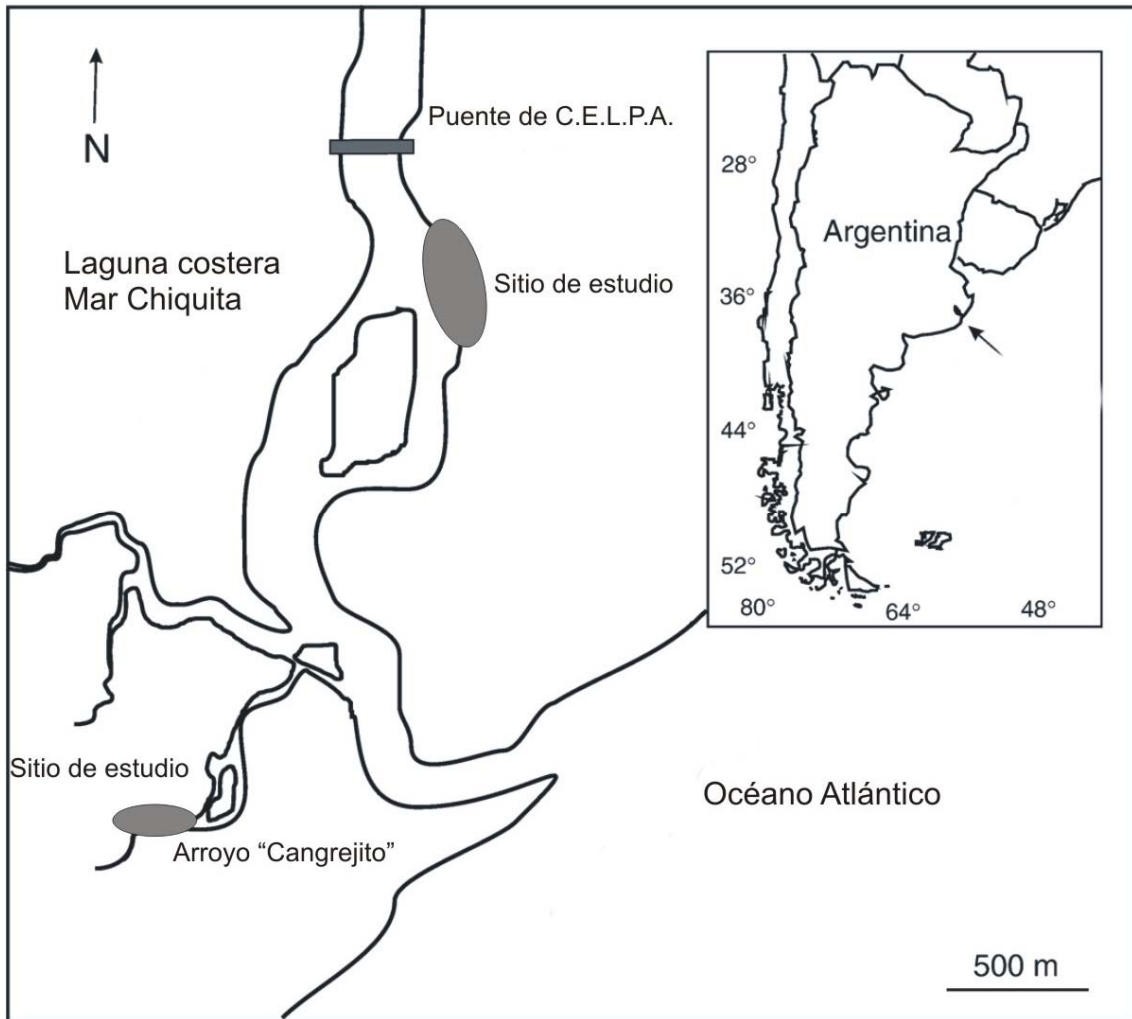


Figura A: Mapa de la zona estuarial de la laguna costera Mar Chiquita. Los sitios en donde se realizó la tesis se indican con óvalos grises.



Figura B. Los cangrejos de *Neohelice granulata* (A) pueden ocupar áreas muy extensas, abarcando varias hectáreas (Spivak et al. 1994, Iribarne et al. 1997); en donde se puede observar que la superficie del sedimento esta modificada respecto a zonas sin cangrejos (B) por la construcción de cuevas y las actividades de alimentación. Foto de Paulina Martinetto (A).

CAPÍTULO I

Fuerzas de interacción de peces y aves sobre el ensamble de especies bentónicas en áreas con y sin bioturbación de cangrejos



Resumen

La fuerza de las interacciones es un parámetro clave en los modelos de dinámica de tramas tróficas y resulta muy variable en tiempo y espacio, dependiendo tanto de condiciones bióticas como abióticas. Los ambientes intermareales de fondos blandos constituyen sitios esenciales de cría y alimentación para numerosas especies de aves costeras y de peces, los cuales frecuentemente ejercen un gran impacto sobre los ensamblajes infaunales. En estos ecosistemas, los organismos que modifican la disponibilidad de recursos para otras especies, como los cangrejos cavadores, es esperable que también tengan consecuencias sobre la distribución de los organismos y sus interacciones. En este contexto el objetivo de este capítulo fue evaluar simultáneamente la fuerza de las interacciones de aves y peces sobre sus presas infaunales, en áreas con distinto nivel de bioturbación por cangrejos. Los experimentos realizados mostraron que las interacciones son mayormente débiles; sin embargo, durante la estación cálida las aves ejercieron un impacto mayor sobre sus presas dentro de los cangrejales. Además, el impacto de los peces fue dependiente de factores como la bioturbación y la inundación por lluvias. Así, los resultados muestran que la fuerza de las interacciones de aves y peces en este sistema, está determinada por el contexto ambiental. Particularmente, la bioturbación generada por cangrejos, así como la exposición de las mareas, la estacionalidad y el episodio de El Niño cambiaron el signo y la magnitud de las interacciones. En resumen, estos resultados constituyen un buen ejemplo que demuestra cómo, el resultado de las interacciones entre depredadores y presas dependen dinámicamente de las escalas espacio-temporales.

Introducción

La fuerza de las interacciones ha sido definida como la magnitud del efecto de una especie sobre la abundancia de la otra (ej. Laska y Wootton 1998, Berlow et al. 1999) y es un parámetro clave en los modelos de dinámica de tramas tróficas; siendo muy variable en tiempo y espacio y dependiendo tanto de condiciones bióticas como abióticas (Peacor y Werner 2004). Como ya se describió en la Introducción general, existen interacciones directas e indirectas y si bien la mayoría de los estudios se han enfocado en las interacciones tróficas (directas), las no tróficas pueden ser claves al modificar las interacciones directas (ej. Peacor y Werner 2001, Werner y Peacor 2003).

La distribución de la fuerza de las interacciones de la mayoría de las especies es muy sesgada hacia efectos débiles o no detectables; mientras que unas pocas especies tienen efectos fuertes (ej. Power et al. 1996, O’Gorman et al. 2010). Las interacciones fuertes incluyen a las especies clave (*sensu* Paine 1969), a las especies dominantes y todas aquellas especies que tienen un gran impacto sobre las poblaciones, comunidades o ecosistemas (Menge 2003). Además, la intensidad de las interacciones biológicas es variable en el tiempo y el espacio; dependiendo de factores bióticos y abióticos (Petraitis y Dudgeon 1999, Peacor y Werner 2004). Por ejemplo, las interacciones biológicas dependen de la disponibilidad de nutrientes (Setälä et al. 1997), de las precipitaciones (Polis et al. 1997), de la latitud (Pennings y Silliman 2005), o de la estructura de tallas de la población (ver Harley 2003 y sus referencias). Así, teniendo en cuenta que la intensidad de las interacciones es contexto dependiente, una especie puede tener interacciones débiles en una situación y fuertes en otras (Harley 2003).

Las interacciones débiles son importantes en la dinámica de las comunidades (Menge 2003) porque pueden magnificar la variabilidad espacio-temporal en la estructura comunitaria (Berlow 1999) o pueden actuar amortiguando las fluctuaciones y promoviendo la persistencia y estabilidad de comunidades locales (Emmerson y

Rafaelli 2004, Christianou y Ebenman 2005) y a nivel de paisaje (Masser et al. 2007). Además, como las especies con interacciones débiles son muy variables y están ampliamente distribuidas, pueden tener papeles esenciales en mantener la biodiversidad (Berlow 1999, Otto et al. 2007). La fuerza de las interacciones ha sido particularmente estudiada en ambientes de dos dimensiones, como las costas rocosas (Menge et al. 1994, Navarrete y Berlow 2006), mostrando que las interacciones son frecuentemente fuertes y muchas veces son análogas con los efectos de las especies clave (Power et al. 1996, O’Gorman y Emmerson 2009). Sin embargo, en ambientes tridimensionales como lagos (Carpenter et al. 1987; Shurin et al. 2002), arrecifes (Grabowski 2004), bosques de algas marinas (Sala y Dayton 2011), ambientes terrestres (Otto et al. 2008) y ambientes de fondos blandos (O’Gorman et al. 2010), la fuerza de las interacciones débiles cumplen funciones importantes (ej. en la diversidad y estabilidad de las comunidades, O’Gorman y Emmerson 2009, O’Gorman et al. 2010).

En ambientes tridimensionales, como ambientes marinos de fondos blandos, las presas pueden usar esa tercera dimensión para escapar; por lo tanto, es esperable que la intensidad de las interacciones directas no sea tan fuerte (ver Jaksic 1986, Menge et al. 1994). En estos sistemas, debido a que constituyen sitios importantes de alimentación, organismos como peces (Norton y Cook 1999, Platell y Freewater 2009) y aves (Wootton 1997, Hamilton et al. 2006) son considerados depredadores importantes (ver Introducción general). Sin embargo, las áreas intermareales son usadas por los peces o por las aves durante momentos limitados del ciclo de marea (ej. Rozas 1995, Galbraith et al. 2002); mientras que los peces depredan durante la pleamar, las aves lo hacen durante la bajamar. Por lo tanto, es esperable que las interacciones depredador- presa también sean variables y dependientes del nivel del intermareal.

Además de la variabilidad generada por las mareas (ej. acción de las olas, humedad del sedimento y temperatura; Bertness 1999, Escapa et al. 2004), las tasas de

degradación en intermareales de fondos blandos pueden ser modificadas por la presencia de micro-hábitats estructuralmente complejos (ej. depresiones: Sun y Fleeger 1994, arrecifes de ostras: Eggleston et al. 1999, vegetación: Rozas y Zimmerman 2000; ver también Introducción general), como los generados por la bioturbación. Las cuevas y depresiones en el sustrato pueden concentrar comida (Reise 2002) y tienen muchas veces efectos positivos sobre las especies macro y meioinfaunales (Volkenborn et al. 2009). Por ejemplo, ciertas especies consumen más presas en áreas con cuevas, como ocurre con el pejerrey (*Odontesthes argentinensis*, Martinetto et al. 2005) y el chorlito doble collar (*Charadrius falklandicus*, Botto et al. 2000). Además, la bioturbación tiene efectos importantes a gran escala sobre la estructura del sedimento y sobre los ensamblajes bentónicos (ej. *Neohelice granulata*, Iribarne et al. 1997; *Callinassa kraussi*, Pillay et al. 2007; *Arenicola marina*, Volkenborn y Reise 2006), afectando extensas áreas de las planicies intermareales; y posiblemente modificando también las diferentes interacciones y sus fuerzas.

Los intermareales de fondos blandos en los estuarios del ASO son áreas importantes de alimentación para especies como el pejerrey, la saraca (*Brevoortia aurea*) y la saraqita (*Rammogaster arcuata*; ej. Cousseau et al. 2001, Valiñas et al. 2010) y de aves migratorias como por ejemplo el pitotoy grande (*Tringa melanoleuca*), el pitotoy chico (*Tringa flavipes*) y el chorlito de doble collar; y especies locales como la gaviota cangrejera (*Larus atlanticus*), la gaviota capucho café (*Larus maculipennis*) y el tero real (*Himantopus melanurus*; ej. Botto et al. 1998, Mariano-Jelicich et al. 2003, Bruschetti et al. 2009). Particularmente, las planicies de marea de estos estuarios se caracterizan por la presencia de cangrejales de *Neohelice granulata* (ver Introducción general), los cuales son evitados por muchas aves, porque disminuye el área disponible para el forrajeo (Iribarne et al. 2005). Como resultado, la bioturbación por cangrejos frecuentemente determina la distribución de otras especies bentónicas y modifica el

resultado de la interacción depredador-presa (ej. aves playeras: Palomo et al. 2003, peces: Martinetto et al. 2005).

En este contexto y considerando la importancia que tienen las planicies intermareales para depredadores de niveles tróficos superiores y el rol que cumplen los organismos bioturbadores como modificadores del hábitat (interacción indirecta), el objetivo de este capítulo fue evaluar simultáneamente la intensidad de las interacciones directas de aves (depredadores terrestres) y peces (depredadores acuáticos) sobre las presas infaunales en áreas con y sin bioturbación por cangrejos. Además, para evaluar posibles diferencias en relación a cambios en el nivel del agua, las interacciones se evaluaron en dos alturas diferentes con respecto a las mareas. Las hipótesis específicas evaluadas fueron: a) que la fuerza de las interacciones para ambos depredadores es mayor dentro de los cangrejales, dado que muchas especies prefieren estas áreas para alimentarse, y b) que dentro del cangrejal, no hay diferencias en la fuerza de las interacciones entre niveles del intermareal, dada la actividad de bioturbación que producen los cangrejos haciendo todo el intermareal más homogéneo.

Materiales y métodos

El trabajo experimental y los muestreos correspondientes a este capítulo fueron realizados en la zona más cercana al puente de CELPA (ver Sitio de estudio), durante un período frío (desde Agosto hasta Octubre de 2007) y durante un período cálido (desde Enero hasta Marzo de 2008). Esta zona fue elegida por ser una zona de baja pendiente y por lo tanto la zona de planicie intermareal es amplia (aprox. 200 m) con zonas de cangrejal y zonas sin cangrejos con características ambientales similares. Debido a limitaciones logísticas de encontrar más áreas con y sin bioturbación por cangrejos con características similares (esto es, exposición de las mareas, tipo de sedimento, etc.) y

conociendo las limitaciones sobre las inferencias futuras que esto puede acarrear, los experimentos fueron hechos en 1 cangrejal y en 1 no cangrejal.

Gradiente de marea en la fuerza de interacción por depredadores acuáticos y terrestres

Para evaluar los efectos, simples o combinados, de los depredadores terrestres o acuáticos sobre la comunidad infaunal y sus fuerzas de interacción; se realizó un experimento con los siguientes tratamientos: (1) exclusiones de depredadores terrestres (“exclusión de aves”), (2) exclusiones de depredadores acuáticos (“exclusión de peces”), (3) control del artefacto de la exclusión de aves, (4) control del artefacto de la exclusión de peces y (5) controles naturales.

La exclusión de aves consistió en cajas de 1 m² de área y 0,2 m de altura, construidas con una malla plástica de 2 cm de apertura. Las cajas fueron equipadas en su borde inferior con un conjunto de boyas que le permitieron flotar durante la pleamar, pero permanecer sobre el sedimento durante la bajamar; y fueron sujetadas por medio de argollas plásticas en sus esquinas a estacas de plástico (1,5 m de altura) enterradas en el sedimento. Este diseño fue creado para permitir el acceso al sedimento de los peces y cangrejos en los períodos de pleamar y evitar el acceso de aves y cangrejos durante la bajamar (Fig. I.1). La exclusión de peces consistió en un área de 4 m², rodeados por una red de 1 cm de apertura y 1,2 m de altura sin techo ni fondo, sujetas al sedimento mediante estacas de plástico (1,5 m de altura) en las esquinas (siguiendo a Martinetto et al. 2005). Los bordes inferiores de las redes fueron enterrados 20 cm en el sedimento y los bordes superiores fueron equipados con boyas permitiendo que las redes se extendieran verticalmente durante la pleamar y permanecieran enrolladas sobre el sedimento durante la bajamar. Este diseño permitió excluir a los peces y los cangrejos de una porción del sedimento durante la pleamar, en tanto que permitió el acceso de aves y cangrejos durante la bajamar (Fig. I.1). Los controles de artefacto de ambas

exclusiones fueron realizados utilizando los mismos materiales pero con sólo 3 lados, y sin techo en el caso de la exclusión de aves, para permitir el acceso normal de los animales durante todo el ciclo de marea. Los controles naturales consistieron de áreas de 1 m², delimitadas previamente y sin ninguna manipulación.

Cada tratamiento fue replicado 10 veces en dos sitios (cangrejal y no cangrejal) y en 2 alturas diferentes de la planicie de marea (nivel bajo: aprox. 15 cm por encima del nivel de marea baja promedio y nivel alto: aprox. 75 cm). El nivel bajo de la planicie de marea fue regularmente inundado en cada ciclo de marea, en tanto que el nivel alto fue frecuentemente inundado, pero permaneció la mayor parte del tiempo con el sedimento expuesto. Considerando que las aves y los peces tienen diferentes abundancias dependiendo de la estación del año (ej. Botto et al. 1998, 2000) y que los efectos relativos de sus interacciones pueden cambiar con sus abundancias, este experimento se realizó en dos estaciones contrastantes: un período frío (desde Agosto hasta Octubre, en donde se pueden encontrar principalmente especies locales como la gaviota cangrejera, la gaviota capucho café y el tero real; y especies migratorias como el pitotoy grande, el pitotoy chico y el chorlito de doble collar) y un período cálido (desde Enero hasta Marzo, en donde se pueden encontrar, además de las especies nombradas anteriormente, el playerito rabadilla blanca (*Charadrius fuscicollis*), la becasa de mar (*Limosa haemastica*), el chorlo ártico (*Pluvialis squatarola*) y el chorlito palmado (*Charadrius semipalmatus*). Durante el período experimental (60 días) el funcionamiento de las exclusiones fue controlado semanalmente.

Una vez concluido el experimento, para evaluar el efecto de cada uno de los depredadores sobre la comunidad infaunal, se tomaron muestras de sedimento en cada unidad experimental. Las muestras de la estación fría fueron tomadas entre mediados y finales de Octubre, en tanto que las de la estación cálida hacia finales de Marzo. Para cuantificar los organismos de la macrofauna, se obtuvo una muestra (10 cm de diámetro

y 10 cm de profundidad) en el centro de cada réplica. El sedimento obtenido fue tamizado a través de una malla de 500 μm ; los organismos retenidos fueron preservados en formol al 5 %, luego identificados hasta el nivel de especie (ej. Elías 2002) y contados bajo una lupa binocular (20x). Considerando que los organismos meioinfaunales están distribuidos en los primeros centímetros del sustrato (ej. Martinetto et al. 2005, Valiñas et al. 2012), para cuantificarlos se obtuvo una muestra de sedimento superficial (10 cm de diámetro y 2 cm de profundidad, siguiendo la metodología de Valiñas et al., 2012), que fue tamizada a través de una malla de 500 μm (límite superior) y de 250 μm (límite inferior), para obtener la fracción más grande de la meioinfauna. Los organismos retenidos fueron preservados en formol al 5 %, teñidos con rosa de bengala para facilitar su visualización (Higgins y Thiel 1988), identificados hasta el nivel taxonómico más bajo posible y contados bajo una lupa binocular (40x).

Para analizar los efectos de los distintos tratamientos sobre el microfitobentos, se tomaron 2 muestras de sedimento (2 cm de diámetro y 2 cm de profundidad) en cada unidad experimental para medir el microfitobentos como la concentración de clorofila (cl). Las muestras fueron conservadas en oscuridad y congeladas (-18 °C) hasta su análisis. La concentración de cl fue determinada mediante la extracción de pigmentos del sedimento con 15 ml de acetona al 90 % durante 24 horas, zonicando durante 5 minutos, centrifugando a 3.000 rpm durante 3 minutos y midiendo el sobrenadante con un espectrofotómetro. Al finalizar, la concentración de cl *a* fue estimada siguiendo la ecuación de Lorenzen (1967). Adicionalmente, para cuantificar el contenido de materia orgánica (MO), se tomó una muestra de sedimento (5 cm de diámetro y 5 cm de profundidad) en el centro de cada unidad experimental. El porcentaje de MO fue estimado como el peso seco libre de cenizas, incinerando submuestras (aproximadamente 40 gr) a 550° C durante 6 horas (Holme y McIntyre 1971).

Para estimar el uso de hábitat de los distintos depredadores durante el período experimental, se realizaron diferentes medidas y observaciones en forma simultánea en ambas estaciones, sitios y niveles. La abundancia de aves se estimó a través de 5 censos para cada estación, realizados durante la bajamar y en el período de marea creciente, con binoculares de 10 x 50. El uso de hábitat de los peces fue estimado utilizando una red playera de 1 cm de apertura de malla que fue arrastrada 270 m paralela a la costa durante la pleamar, 5 veces por estación (siguiendo la metodología de Martinetto et al. 2005). Los arrastres fueron hechos por dos personas, para mantener una apertura constante de 10 m. Luego de cada arrastre los individuos fueron contados e identificados.

La hipótesis nula de no diferencias en la densidad de grupos infaunales, en el porcentaje de MO y en la concentración de cl *a* entre los diferentes tratamientos y sitios, fueron analizadas con pruebas de ANOVA de dos vías (siendo los sitios y los tratamientos factores fijos) para cada nivel del intermareal y cada estación del año. En aquellos casos en donde el test mostró diferencias significativas se realizó el test *a posteriori* de Tukey (Zar 1999). Los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas fueron evaluados en todos los casos usando el test de Shapiro-Wilk y de Cochran (Zar 1999) y fueron usados para la discusión cuando otros análisis estadísticos no pudieron realizarse. Para remover la heterogeneidad de varianzas fueron utilizadas transformaciones monotónicas de los datos cuando fue necesario (Underwood 1997). En aquellos casos en donde la heterocedasticidad y la falta de normalidad no pudo ser removida, se consideraron diferencias marginalmente significativas si $0,05 > P \geq 0,005$ y significativas si $P < 0,005$; para reducir la probabilidad de cometer el error de tipo I (Zar 1999).

Intensidad de las interacciones

A partir de los datos obtenidos del uso de hábitat de aves y peces y de las abundancias de los poliquetos y meioinfauna total (nematodos + ostrácodos + foraminíferos), se calculó el índice dinámico de interacción (ID) siguiendo a Wootton (1997). Dicho índice se usó para evaluar la intensidad de las interacciones entre los depredadores y sus presas.

$$ID = (\ln (N/D))/Yt$$

En donde N es la densidad de presas en el tratamiento donde el depredador está presente (controles naturales); D es la densidad de las presas en el tratamiento donde el depredador está ausente (exclusiones de aves y peces); Y es la densidad del depredador y t es el tiempo en días.

Para calcular el índice, cada uno de los valores de N y D fueron aleatoriamente seleccionados de un total de 10 réplicas. Este proceso se realizó 99 veces, después de lo cual todos los índices válidos (es decir, aquellos para los cuáles el resultado no marcó error) fueron analizados estadísticamente. El valor Y fue la abundancia promedio de cada uno de los depredadores evaluados (aves y peces) en cada estación. El tiempo t fue cuantificado en días, considerando la duración del experimento y corregido, considerando el tiempo que cada uno de los depredadores tiene disponible para forrajear, en relación a la duración de las mareas y el nivel del intermareal estudiado. Además casos particulares como lo ocurrido durante el invierno, en donde la planicie de marea estuvo muchos días cubierta por agua, fueron tenidos en cuenta e incorporados en el índice. Es decir, la cantidad de días en donde la planicie estuvo totalmente cubierta por agua fueron sumados al valor de t en el ID para los peces y fueron restados para el ID de las aves. A su vez, siguiendo a Wotton (1997), fueron consideradas interacciones débiles, aquellas cuyos índices estuvieron cercanos al cero (ej. muy débil ID = 0,00001;

débil ID = 0,028) en tanto que las interacciones fuertes aquellas cuyos valores son mayores o cercanas a 1 (ej. interacciones fuertes ID = 1,8 o 2,8).

La hipótesis nula de no diferencias en el índice entre sitios (cangrejal y no cangrejal) y depredadores (aves y peces) en el mismo nivel del intermareal fue evaluada con una prueba de ANOVA de dos vías.

Resultados

Dado que los experimentos fueron realizados en dos estaciones contrastantes, los resultados van a ser expuestos en forma separada.

Estación fría

Durante esta estación las aves fueron encontradas principalmente fuera del cangrejal y en bajas abundancias. Las aves migratorias encontradas alimentándose durante el período experimental fueron el pitotoy grande, el pitotoy chico, el chorlito de doble collar y especies locales como la gaviota cangrejera, la gaviota capucho café y el tero real.

El pez más abundante fue el pejerrey, en tanto que el lenguado (*Paralichthys orbignyanus*), la lisa (*Mugil platanus*), la saraca, la saraquita y la anchoíta (*Platanichthys platana*) sólo fueron atrapados ocasionalmente. La densidad del cangrejo *Neohelice granulata* fue muy baja durante esta estación (Tabla I.1), registrándose más cuevas activas en los niveles bajos del intermareal.

Los posibles ítem presa infaunales encontrados fueron los poliquetos *Laeonereis acuta*, *Neanthes succinea*, *Heteromastus similis* y *Nephtys fluviatilis*. *L. acuta* fue el poliqueto más abundante, contribuyendo con más del 60% al total de presas macroinfaunales. Los organismos meioinfaunales (500-250 µm) encontrados fueron los ostrácodos, nematodos, copépodos, el caracol *Heleobia australis*, foraminíferos, anfípodos y juveniles del poliqueto *L. acuta*. Sólo fueron realizados los análisis

estadísticos con las densidades de ostrácodos, nematodos y foraminíferos; los otros grupos fueron encontrados ocasionalmente y no fueron incluidos en los análisis estadísticos por su baja representatividad. También se analizó la densidad de la meioinfauna total (ostrácodos + nematodos + foraminíferos).

En el nivel bajo del intermareal, se encontró mayor densidad de ostrácodos fuera del cangrejal (Tabla I.2, Fig. I.2 A). No se encontraron diferencias para los nematodos (Fig. I.2 C), los foraminíferos (Fig. I.2 E), la meioinfauna total y los poliquetos totales (Tabla I.2). La concentración de cl *a*, fue mayor en la exclusión de peces respecto que ambos controles de artefacto (Tabla I.2, Fig. I.3 A). El porcentaje de MO fue marginalmente distinto entre sitios, con mayor concentración dentro del cangrejal (Tabla I.6, Fig. I.4 A).

En el nivel alto del intermareal, la abundancia de ostrácodos fue mayor fuera del cangrejal (Tabla I.3, Fig. I.2 B); en tanto que el patrón opuesto fue encontrado para los foraminíferos (Tabla I.3, Fig. I.2 F). No se encontraron diferencias en la abundancia de los nematodos (Fig. I.2 D), meioinfauna total y poliquetos totales (Tabla I.3). La concentración de cl *a*, no mostró diferencias significativas entre sitios o tratamientos (Tabla I.3, Fig. I.3 B). El contenido de MO fue marginalmente diferente entre sitios, con mayor porcentaje fuera del cangrejal (Tabla I.6, Fig. I.4 B).

Estación cálida

Durante esta estación el patrón de abundancia de aves fue similar a la estación fría, encontrando las menores abundancias dentro del cangrejal. Las especies observadas fueron las mismas que se mencionaron previamente, aunque se encontraron otras especies como el playerito rabadilla blanca, la becasa de mar, el chorlo ártico y el ostrero común (*Haematopus palliatus*). Las especies más abundantes fueron el playerito rabadilla blanca y el pitotoy chico, que en conjunto sumaron el 60% del total de las

especies observadas. La abundancia de peces en esta estación, fue dos veces mayor que la registrada en invierno; y las especies más abundantes fueron el pejerrey y en menor medida la saraca. El ensamble de peces fue similar que durante la estación fría, y sólo dos nuevas especies fueron capturadas: la corvina rubia (*Micropogonias furnieri*) y la anchoita (*Lycengraulis grossidens*). La densidad del cangrejo *N. granulata* fue mayor que en la estación fría (ver Tabla I.1), encontrando siempre valores más altos dentro del cangrejal y en el nivel bajo del intermareal.

Los organismos macro (> 500 µm) y meioinfaunales (500-250 µm) encontrados fueron los mismos que en la estación anterior. La densidad de poliquetos totales se vio incrementada en un 100% respecto al invierno; aunque continuó siendo muy baja si la comparamos con otros años de estudio (ej. Palomo et al. 2003).

En el nivel bajo del intermareal la densidad de nematodos fue más alta en la exclusión de peces respecto a la exclusión de aves (Fig. I.5 C). La densidad de meioinfauna total fue menor en la exclusión de aves respecto al control natural. Por su parte la densidad de ostrácodos y de poliquetos totales fue mayor fuera del cangrejal, en tanto que la densidad de nematodos mostró el patrón opuesto (Tabla I.4, Fig. I.5 A para ostrácodos). No se encontraron diferencias para la densidad de foraminíferos (Tabla I.4, Fig. I.5 E). La concentración de *chl a* y el porcentaje de MO fueron más altos dentro del cangrejal (Tabla I.4, I.6, Fig. I.3 C y I.4 C respectivamente).

En el nivel alto del intermareal se encontraron diferencias entre sitios para todos los organismos infaunales (ver Tabla I.5). La densidad de nematodos (Fig. I.5 B), ostrácodos (Fig. I.5 A), foraminíferos (Fig. I.5 F), meioinfauna total y poliquetos totales, fue mayor fuera del cangrejal. Se encontraron diferencias entre tratamientos para la densidad de ostrácodos y meioinfauna total; los ostrácodos con valores más altos en las exclusiones de peces respecto a ambos controles de cajas y al control natural (Tabla I.5, Fig. I.5 B). La densidad de meioinfauna total (500-250 µm) fue mayor en la

exclusión de peces que en el control natural. Por su parte la concentración de cl *a* y el porcentaje de MO, no fueron diferentes en la interacción, o entre sitios y tratamientos (Tabla I.5, I.6; Fig. I.3 D y I.4 D).

Intensidad de las interacciones

Los resultados muestran que durante el experimento, las interacciones tuvieron valores cercanos al cero (valores entre $\pm 0,08$ con algunos casos cercanos a 0,10). Considerando que la abundancia de presas (poliquetos) fue muchas veces cero, pocos datos fueron obtenidos para realizar un análisis estadístico del ID; por consiguiente sólo serán discutidos a través de gráficos y los análisis de la variabilidad. El ID de los peces sobre los poliquetos durante la estación fría, fue más variable que el ID de las aves en ambos sitios y niveles; con valores negativos y varianzas mayores particularmente dentro de los cangrejales (Test de Cochran en todos los casos $p < 0,001$). El ID de las aves fue cercano a cero, con excepción del cangrejal (Fig. I.6 A y B)

Durante la estación cálida los resultados mostraron el patrón opuesto. El ID de los peces fue la mayoría de las veces cero en ambos sitios y niveles (Fig. I.6 C y D), mientras que el ID de las aves fue más variable, especialmente dentro del cangrejal (Test de Cochran en todos los casos $p < 0,001$).

El ID sobre la meioinfauna total (500-250 μm) fue diferente entre sitios ($F_{1, 392} = 17,19$; $p < 0,01$) y depredadores ($F_{1, 392} = 25,52$; $p < 0,01$) durante la estación fría en el nivel bajo del intermareal (Fig. I.7 A); con valores negativos para los peces dentro del cangrejal. En el nivel alto sólo se encontraron diferencias entre sitios ($F_{1, 392} = 14,16$; $p < 0,01$), con menor valor de ID dentro del cangrejal (Fig. I.7 B). Además, en coincidencia con los resultados obtenidos para el ID de los poliquetos, el ID de los peces en ambos niveles dentro del cangrejal, mostró mayor varianza que los otros índices.

En el nivel bajo, durante la estación cálida no se encontraron diferencias en el ID entre sitios y depredadores (interacción: $F_{1,392} = 1,26$; $p = 0,26$; depredadores: $F_{1,392} = 2,45$; $p = 0,11$; sitios: $F_{1,392} = 1,29$; $p = 0,25$); aunque se registraron mayores varianzas para el ID de las aves dentro del cangrejal (Fig. I.7 C). En el nivel alto del intermareal se encontró interacción entre sitios y depredadores ($F_{1,392} = 60,61$; $p < 0,01$); el ID de las aves sobre la meioinfauna (500-250 μm) dentro del cangrejal fue menor que todos los demás índices (Fig. I.7 D).

Discusión

Los resultados de este capítulo muestran que las interacciones directas débiles son las que prevalecen. Sin embargo, durante el verano, el índice de la fuerza de interacción de las aves fue más variable para ambas presas y con un efecto negativo especialmente sobre la meioinfauna total (500-250 μm); durante la estación fría el índice de la fuerza de interacción de los peces mostró mayor variación, especialmente dentro del cangrejal. Además se vio que las interacciones directas pueden ser afectadas por interacciones indirectas, en este caso por la bioturbación de los cangrejos: los organismos meioinfaunales (500-250 μm) mostraron diferencias mayormente entre sitios; los nematodos y foraminíferos fueron sólo ocasionalmente más abundantes dentro del cangrejal, en tanto que los ostrácodos y los poliquetos totales mostraron siempre el patrón inverso.

La depredación es una fuente importante de variabilidad en muchos ecosistemas, produciendo cambios en la abundancia de presas (ej. Paine 1974, Navarrete 1996), en la distribución de tallas (Emmerson y Raffaelli 2004, Hamilton et al. 2006), y en la composición y diversidad de las especies (Hillebrand 2003, Pillay et al. 2009). Sin embargo, en un intervalo espacio-temporal particular, las tasas de depredación pueden ser afectadas por factores como la estacionalidad (invierno o verano), momento del día

(Abugov 1982), la modificación del hábitat (Menge et al. 1994), o la temperatura ambiental (ej. aves: Duriez et al. 2005); y esto a su vez tiene importantes consecuencias sobre la comunidad de presas (Navarrete 1996). En este capítulo, durante la estación cálida y conjuntamente con la llegada de las aves migratorias (ej. Martínez 2001), el índice de la fuerza de interacción de las aves sobre sus presas (poliquetos totales) mostró una gran variación, en algunos casos con efectos negativos sobre la meioinfauna (500-250 μm) en ambos niveles intermareales dentro del cangrejal. La densidad de la meioinfauna y de los poliquetos (el principal ítem presa) fue mayor fuera de los cangrejales, en donde también las aves pasaron más tiempo alimentándose; sin embargo, el índice de la fuerza de interacción fue más variable dentro del cangrejal y en ambos niveles del intermareal, mostrando efectos negativos en el intermareal alto. Las aves playeras usan diferencialmente las áreas con y sin bioturbación por cangrejos (Botto et al. 1998, 2000) y la abundancia y comportamiento de las presas también es diferente (Botto e Iribarne 1999, Palomo et al. 2003, Iribarne et al. 2005). Por ejemplo, el pitotoy grande (*Tringa melanoleuca*) y chico (*Tringa flavipes*) son frecuentemente encontrados comiendo fuera del cangrejal (Botto et al. 2000) y en estas áreas el principal ítem presa tienen mayor disponibilidad porque aparece más tiempo sobre la superficie del sedimento para alimentarse (Palomo et al. 2004). Aunque los resultados aquí obtenidos muestran que las aves comen más frecuentemente fuera del cangrejal, el índice de la fuerza de interacción mostró un impacto negativo en áreas bioturbadas; y esto podría deberse a una baja densidad de presas (ver Resultados) o a que las tasas de captura y eficiencia de forrajeo de ciertas aves es diferentes en áreas bioturbadas (ej. *Charadrius falklandicus* Botto et al. 2000). Así, este capítulo muestra que las aves, aunque están en bajas abundancias, pueden tener un impacto negativo sobre sus presas y que, dentro del cangrejal, utilizan todo el intermareal para alimentarse. Esto último podría deberse a que la actividad de los cangrejos homogeneiza las características del

intermareal durante todo el ciclo de marea, permitiéndole a algunos organismos infaunales extender el límite de su distribución (Escapa et al. 2004).

Por otro lado, el índice de la fuerza de interacción de los peces sobre los poliquetos y la meioinfauna total (500-250 μm) durante la estación fría, mostró que dentro del cangrejal los efectos de depredación son más variables. Trabajos previos mostraron que los peces preferencialmente se alimentan dentro de los cangrejales disminuyendo la abundancia de los poliquetos (Martinetto et al. 2005, 2007). Además, los peces consumen grupos meioinfaunales, como por ejemplo, ostrácodos, nematodos y foraminíferos; que en algunos casos representa hasta el 20 % de sus dietas (Valiñas et al. 2010). Adicionalmente durante el experimento en el 2007, tuvo lugar un período de El Niño oscilación sur (ENSO; Canepuccia et al. 2010); el cual causa un incremento de las precipitaciones desde el sur de Brasil hasta la parte central de Argentina (Viles y Goudie 2003), promoviendo las inundaciones en marismas costeras, mayormente en aquellas con descarga de agua dulce (ej. Alberti et al. 2007, Canepuccia et al. 2007a). Durante estos períodos de lluvias prolongadas, las planicies de marea permanecen cubiertas mayormente por agua dulce, cambiando el nivel de la laguna y sus valores de salinidad (ej. Martinetto et al. 2007); lo cual a su vez podría generar cambios ecológicos en todo el sistema (ej. Canepuccia et al. 2007a, 2008). En planicies de marea y marismas el acceso de los peces es controlado por las mareas, y es en los períodos de inundación en donde las presas están más disponibles (Rozas 1995, Escapa et al. 2004). Consecuentemente, durante este experimento en invierno, las planicies de marea permanecieron durante largos períodos de tiempo sumergidas; y teniendo en cuenta la elección positiva de los peces hacia áreas bioturbadas, esto podría explicar la mayor variabilidad del índice de la fuerza de interacción de los peces sobre los poliquetos, y el impacto negativo por depredación sobre la meioinfauna (500-250 μm), particularmente dentro del cangrejal.

Estos cambios en el nivel del agua también explicarían los valores tan bajos obtenidos para el índice de la fuerza de interacción de las aves en invierno; dado que el intermareal no estuvo disponible para su alimentación la mayor parte del tiempo. Además, la actividad de los cangrejos disminuye la rigurosidad de las condiciones físicas en el intermareal superior, permitiéndole a más organismos extender su distribución hacia esos lugares (Escapa et al. 2004). Los peces tuvieron mayor impacto en la parte alta del intermareal. Esta zona habitualmente no está disponible para los peces, ya que la amplitud de las mareas restringe sus movimientos y el uso del hábitat; así los resultados muestran que cuando tuvieron acceso, generaron un impacto de depredación mucho mayor que en la zona baja del intermareal; y este efecto estuvo potenciado o mediado por la actividad de los cangrejos mostrando valores más altos en el cangrejal.

Estos resultados también muestran que en el sitio con bioturbación por cangrejos la variabilidad en la fuerza de las interacciones fue mayor para ambos depredadores, en ambas estaciones y niveles del intermareal, respecto a áreas sin cangrejos. Además, el índice de la fuerza de interacción mostró que los peces y las aves tienen mayor impacto de depredación sobre la meioinfauna (500-250 μm) dentro del cangrejal. Las interacciones pueden cambiar dependiendo de muchos factores, tales como el estrés ambiental, el reclutamiento, la complejidad del hábitat, la productividad, otros depredadores, o el suministro de alimento, entre otros (Menge et al. 1994, Sanford 1999); así las especies interactúan unas con otras a través de cadenas de interacciones indirectas (Werner y Peacor 2003). En ambientes de fondos blandos las interacciones depredador-presa y las tasas de depredación pueden cambiar debido a la actividad de organismos bioturbadores (ej. Palomo et al. 2003, Martinetto et al. 2005). En este capítulo se ve como la presencia de un ingeniero de ecosistemas, y bioturbador a gran escala, modificó las interacciones depredador-presa, probablemente porque la

bioturbación ofrece una complejidad estructural que modifica las abundancias, comportamiento y disponibilidad de las presas (ej. Botto e Iribarne 1999, Palomo et al. 2003). Así, aunque las interacciones durante estos experimentos fueron débiles, ellas también resultan importantes porque debido a su gran variabilidad, bajo ciertas circunstancias podrían incrementar su impacto (ej. Navarrete y Menge 1996, Berlow 1999). En este sentido, los efectos de un organismo ingeniero de ecosistemas pueden ser más complejos de lo esperado, afectando las interacciones depredador-presa con diferente magnitud y dirección (Martinetto et al. 2005). En consecuencia, en sistemas intermareales, el impacto de la depredación puede cambiar no sólo debido a las abundancias y distribución de las especies involucradas, sino también por cambios en el ciclo de mareas y por la presencia de organismos bioturbadores.

En conclusión, los resultados muestran que las interacciones de ambos depredadores estudiados son débiles y que dependen del contexto ambiental. La bioturbación generada por cangrejos, como así también el tiempo de exposición por mareas, la estacionalidad y las inundaciones causadas por el episodio de El Niño, cambiaron el signo y la magnitud de las interacciones. Por lo tanto, lo considerado aquí, conjuntamente con otros trabajos (ej. Harley 2003, Wootton y Emmerson 2005) constituye un buen ejemplo para ilustrar cómo el resultado de las interacciones entre depredadores y presas es una respuesta compleja de los enlaces entre los organismos y su ambiente y que dependen dinámicamente de la composición de toda la comunidad y de la escala espacio-temporal.

Tablas y figuras

Tabla I.1. Resumen de los valores medios (\pm desvío estándar) de las densidades de las cuevas de cangrejos activas (m^2) en diferentes áreas, estaciones y niveles del intermareal.

Estación	Sitios	Intermareal bajo	Intermareal alto
Fría	Cangrejal	0,96 (1,06)	0,76 (0,83)
	No cangrejal	1,12 (1,05)	0,24 (0,52)
Cálida	Cangrejal	6,55 (2,32)	2,2 (1,85)
	No cangrejal	2 (2,05)	0

Tabla I.2. Resultado de las pruebas de ANOVA de dos vías para cada uno de los grupos de organismos meio, macrofaunales y la concentración de cl *a*, evaluando el efecto entre los distintos tratamientos y sitios en el nivel bajo del intermareal durante la estación fría (* = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$).

Grupo	Fuente de variación	gl	CM	F	p
Nematodes	Sitios	1	130,65	2,19	0,14
	Tratamientos	4	28,35	0,47	0,75
	Sitios*Tratamientos	4	31,15	0,52	0,71
	Error	90	59,44		
Ostrácodos (a)	Sitios	1	0,45	7,07	0,00**
	Tratamientos	4	0,04	0,74	0,56
	Sitios*Tratamientos	4	0,11	1,84	0,12
	Error	90	0,06		
Foraminíferos	Sitios	1	33,02	2	0,15
	Tratamientos	4	14,32	0,87	0,48
	Sitios*Tratamientos	4	22,39	1,36	0,25
	Error	90	16,43		
Meioinfauna total	Sitios	1	22,96	0,17	0,67
	Tratamientos	4	130,98	1,01	0,4
	Sitios*Tratamientos	4	200,98	1,56	0,19
	Error	90	128,47		
Poliquetos totales (b)	Sitios	1	0,28	1,64	0,28
	Tratamientos	4	0,18	1,07	0,37
	Sitios*Tratamientos	4	0,05	0,29	0,88
	Error	90	0,17		
Cl <i>a</i>	Sitios	1	18,44	0,71	0,4
	Tratamientos	4	80,81	3,12	0,01*
	Sitios*Tratamientos	4	23,04	0,89	0,47
	Error	89	25,83		

a) datos transformados con logaritmo, b) transformados con raíz +1.

Tabla I.3. Resultado de las pruebas de ANOVA de dos vías para cada uno de los grupos de organismos meio, macrofaunales y concentración de *Cl a*, evaluando el efecto entre los distintos tratamientos y sitios en el nivel alto del intermareal durante la estación fría (* = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; # marginalmente significativo $0,05 > p \geq 0,005$).

Grupo	Fuente de variación	gl	CM	F	p
Nematodes (a)	Sitios	1	0,00	0,00	0,99
	Tratamientos	4	0,28	0,65	0,62
	Sitios*Tratamientos	4	0,32	0,75	0,55
	Error	90	0,43		
Ostrácodos	Sitios	1	1415,74	31,95	0,00**
	Tratamientos	4	35,02	0,79	0,53
	Sitios*Tratamientos	4	50,51	1,14	0,34
	Error	90	44,3		
Foraminíferos	Sitios	1	25,24	6,69	0,01#
	Tratamientos	4	2,39	0,63	0,63
	Sitios*Tratamientos	4	2,46	0,65	0,62
	Error	90	3,76		
Meioinfauna total	Sitios	1	248,89	1,16	0,28
	Tratamientos	4	69,2	0,32	0,86
	Sitios*Tratamientos	4	262,43	1,23	0,3
	Error	90	213,24		
Poliquetos totales (b)	Sitios	1	0,06	0,25	0,45
	Tratamientos	4	0,27	2,4	0,05
	Sitios*Tratamientos	4	0,23	2,07	0,09
	Error	90	0,11		
Cl a	Sitios	1	114,61	3,26	0,07
	Tratamientos	4	74,62	3,12	0,08
	Sitios*Tratamientos	4	38,34	1,09	0,36
	Error	89	35,11		

a) datos transformados con logaritmo, b) transformados con raíz +1.

Tabla I.4. Resultado de las pruebas de ANOVA de dos vías para cada uno de los grupos de organismos meio, macrofaunales y concentración de cl *a*, evaluando el efecto entre los distintos tratamientos y sitios en el nivel bajo del intermareal durante la estación cálida (* = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$).

Grupo	Fuente de variación	gl	CM	F	p
Nematodes	Sitios	1	251,49	14,85	0,00**
	Tratamientos	4	43,27	2,55	0,04*
	Sitios*Tratamientos	4	30,21	1,78	0,13
	Error	89	16,93		
Ostrácodos	Sitios	1	495,9	36,21	0,00**
	Tratamientos	4	28,84	2,1	0,08
	Sitios*Tratamientos	4	8,14	0,59	0,66
	Error	89	13,69		
Foraminíferos	Sitios	1	0,25	2,11	0,14
	Tratamientos	4	0,12	1,03	0,39
	Sitios*Tratamientos	4	0,1	0,9	0,46
	Error	89	0,12		
Meioinfauna total	Sitios	1	47,87	1,12	0,29
	Tratamientos	4	110,58	2,59	0,04*
	Sitios*Tratamientos	4	28,21	0,66	0,62
	Error	89	42,63		
Poliquetos totales (a)	Sitios	1	7,13	17,88	0,00**
	Tratamientos	4	0,6	1,52	0,2
	Sitios*Tratamientos	4	0,09	0,24	0,91
	Error	90	0,39		
Cl <i>a</i>	Sitios	1	143,69	5,89	0,01*
	Tratamientos	4	10,51	0,43	0,78
	Sitios*Tratamientos	4	21,9	0,84	0,46
	Error	90	24,37		

a) datos transformados con raíz +1.

Tabla I.5. Resultado de las pruebas de ANOVA de dos vías para cada uno de los grupos de organismos meio, macrofaunales y concentración de cl *a*, evaluando el efecto entre los distintos tratamientos y sitios en el nivel alto del intermareal durante la estación cálida (* = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$).

Grupo	Fuente de variación	gl	CM	F	p
Nematodes (a)	Sitios	1	0,95	11,19	0,00**
	Tratamientos	4	0,08	0,94	0,44
	Sitios*Tratamientos	4	0,09	1,15	0,33
	Error	90	0,08		
Ostrácodos (a)	Sitios	1	15,6	836,04	0,00**
	Tratamientos	4	0,1	5,44	0,00**
	Sitios*Tratamientos	4	0,03	1,84	0,12
	Error	89	0,01		
Foraminíferos (a)	Sitios	1	0,14	11,24	0,00**
	Tratamientos	4	0,00	0,36	0,83
	Sitios*Tratamientos	4	0,01	0,86	0,48
	Error	89	0,01		
Meioinfauna total (b)	Sitios	1	9,07	317,88	0,00**
	Tratamientos	4	0,1	3,81	0,00**
	Sitios*Tratamientos	4	0,03	1,05	0,38
	Error	89	0,02		
Poliquetos totales	Sitios	1	28,09	14,75	0,00**
	Tratamientos	4	1,01	0,53	0,71
	Sitios*Tratamientos	4	1,56	0,82	0,51
	Error	90	1,9		
Cl <i>a</i>	Sitios	1	44,67	2,46	0,11
	Tratamientos	4	24,29	1,34	0,26
	Sitios*Tratamientos	4	16,39	0,9	0,46
	Error	90	18,1		

a) datos transformados con logaritmo, b) con raíz cuarta

Tabla I.6. Resultado de las pruebas de ANOVA de dos vías para el porcentaje de MO en ambas estaciones y niveles evaluando el efecto entre los distintos tratamientos y sitios (* = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; # marginalmente significativo $0,05 > p \geq 0,005$).

Grupo	Fuente de variación	Gl	CM	F	p
MO invierno bajo	Sitios	1	15,72	5,92	0,01#
	Tratamientos	4	2,46	0,93	0,44
	Sitios*Tratamientos	4	1,04	0,39	0,81
	Error	86	2,65		
MO invierno alto	Sitios	1	100,53	5,13	0,02#
	Tratamientos	4	21,53	1,09	0,36
	Sitios*Tratamientos	4	11,4	0,58	0,67
	Error	86	19,59		
MO verano bajo	Sitios	1	431,7	9,69	0,00**
	Tratamientos	4	7,19	0,16	0,95
	Sitios*Tratamientos	4	3,25	0,07	0,99
	Error	66	44,5		
MO verano alto	Sitios	1	16,27	1,59	0,2
	Tratamientos	4	3,47	0,34	0,84
	Sitios*Tratamientos	4	11,44	1,12	0,35
	Error	78	10,17		



Figura I.1. Fotografías que ejemplifican el funcionamiento de las exclusiones de peces durante la pleamar (A) y bajamar (B) y de las exclusiones de aves durante la pleamar (C) y bajamar (D).

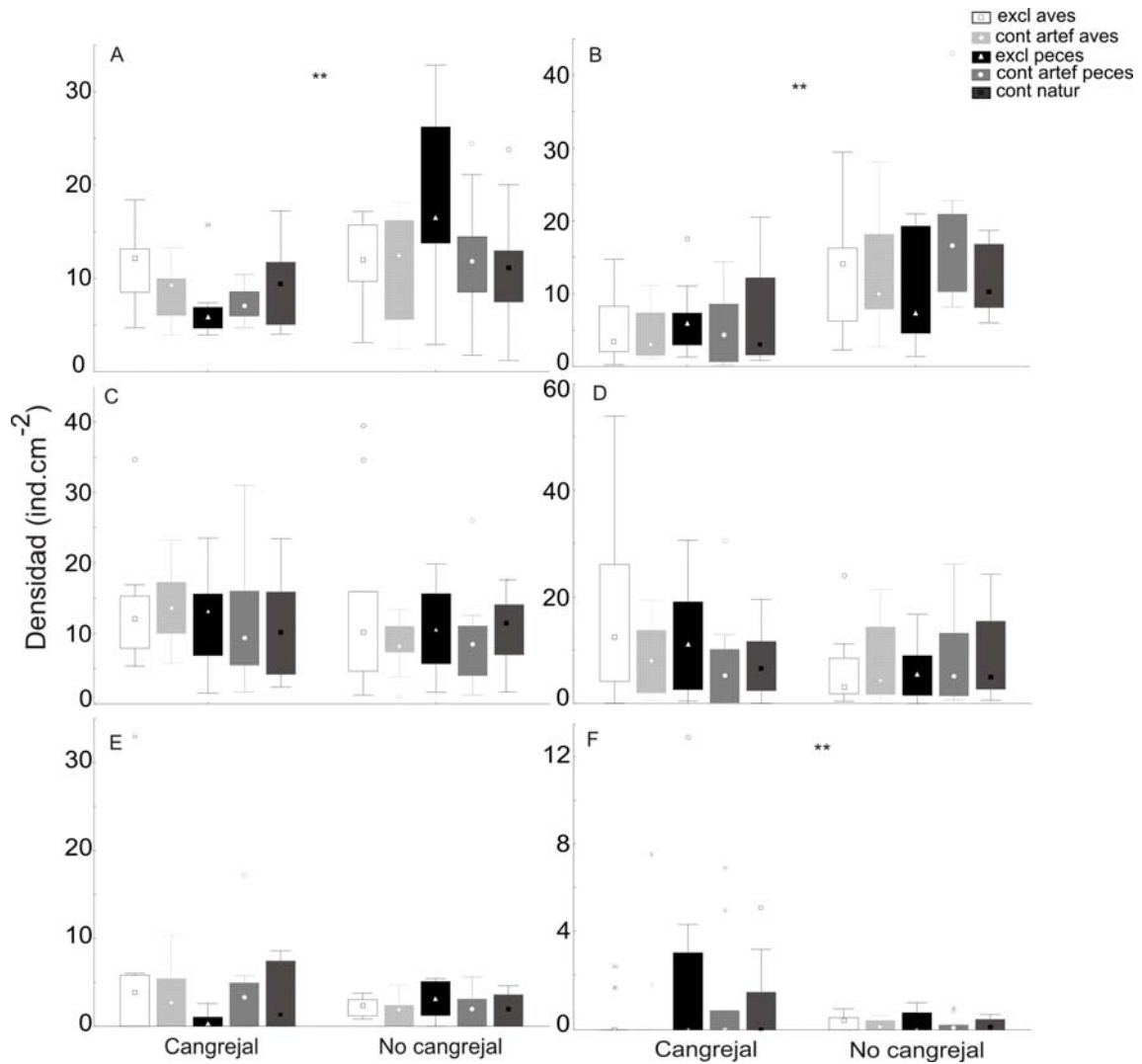


Figura I.2. Densidad media de ostrácodos en el intermareal bajo (A) y alto (B); de nematodes en el intermareal bajo (C) y alto (D) y de foraminíferos en el intermareal bajo (E) y alto (F) durante la estación fría. En ésta y en las siguientes figuras, las cajas fueron construidas con los límites representando el 25^{to} y 75^{to} percentil, y los símbolos dentro de las cajas los valores medianos. Los círculos por fuera de las cajas representan los valores atípicos y los asteriscos los valores extremos; se muestran los datos sin transformar. Las letras indican diferencias significativas entre los tratamientos y los asteriscos indican diferencias significativas entre sitios.

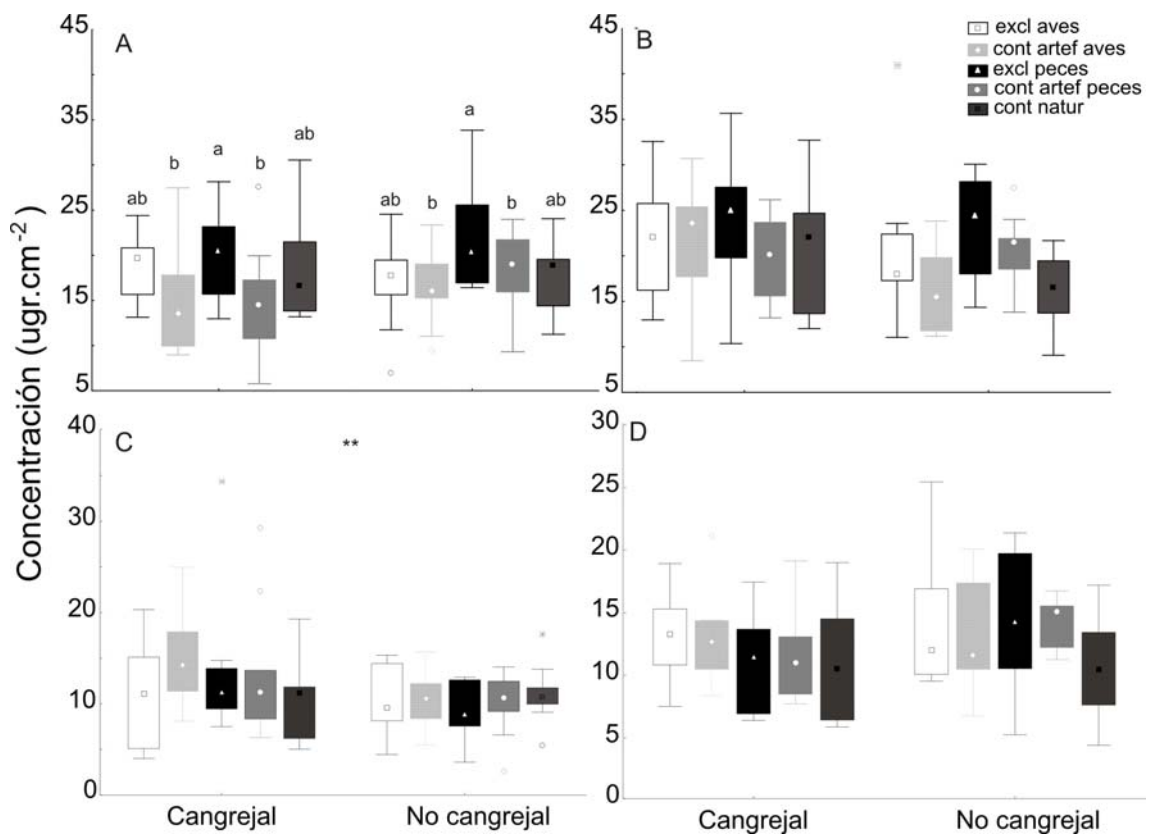


Figura I.3. Concentración de clorofila *a* durante la estación fría (A: intermareal bajo; B: intermareal alto) y cálida (C: intermareal bajo; D: intermareal alto).

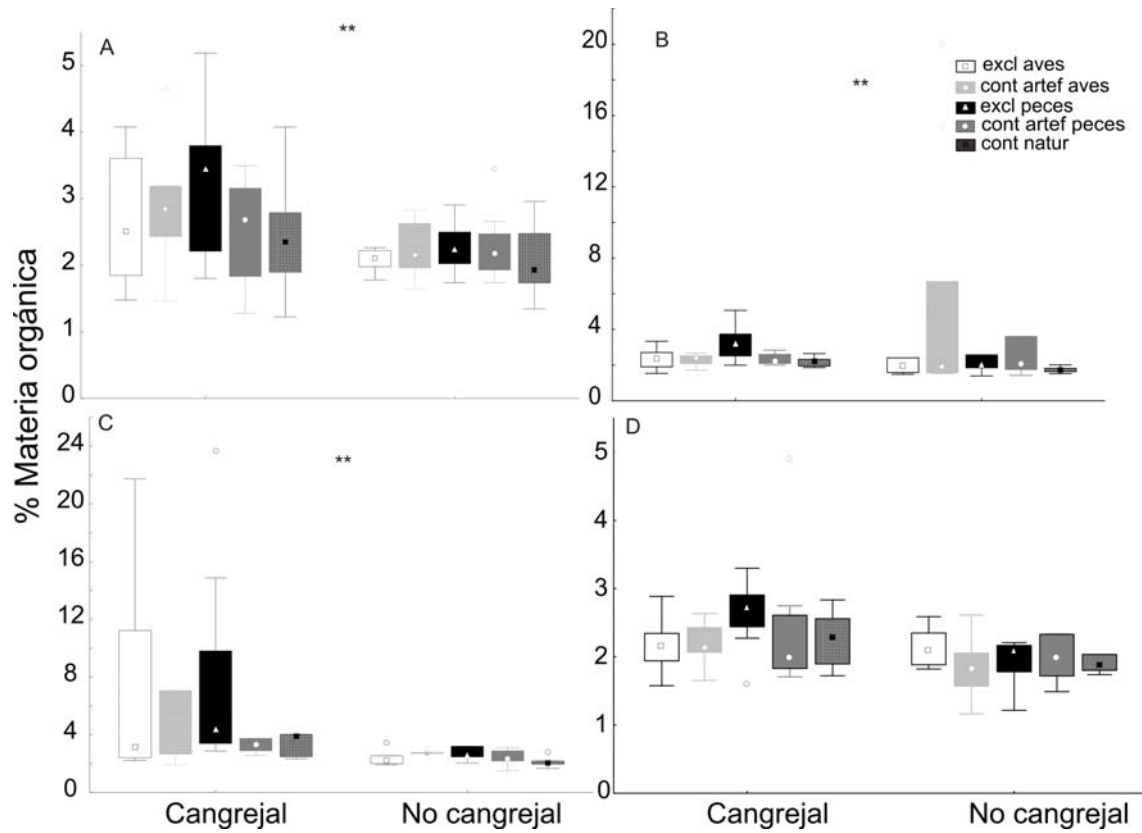


Figura I.4. Porcentaje de MO durante durante la estación fría (A: intermareal bajo; B: intermareal alto) y cálida (C: intermareal bajo; D: intermareal alto).

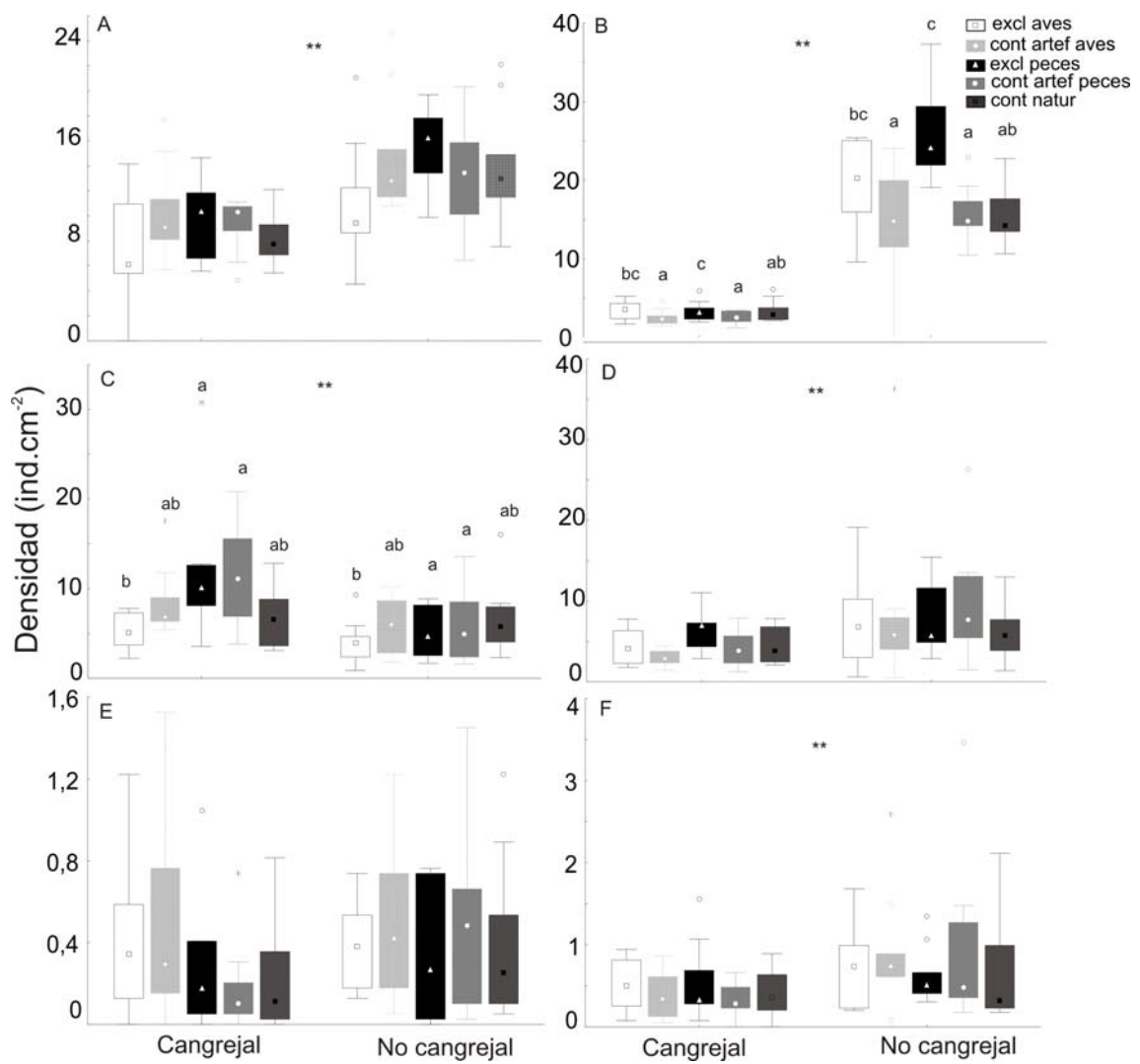


Figura I.5. Densidad media de ostrácodos en el intermareal bajo (A) y alto (B); de nematodes en el intermareal bajo (C) y alto (D) y de foraminíferos en el intermareal bajo (E) y alto (F) durante la estación cálida.

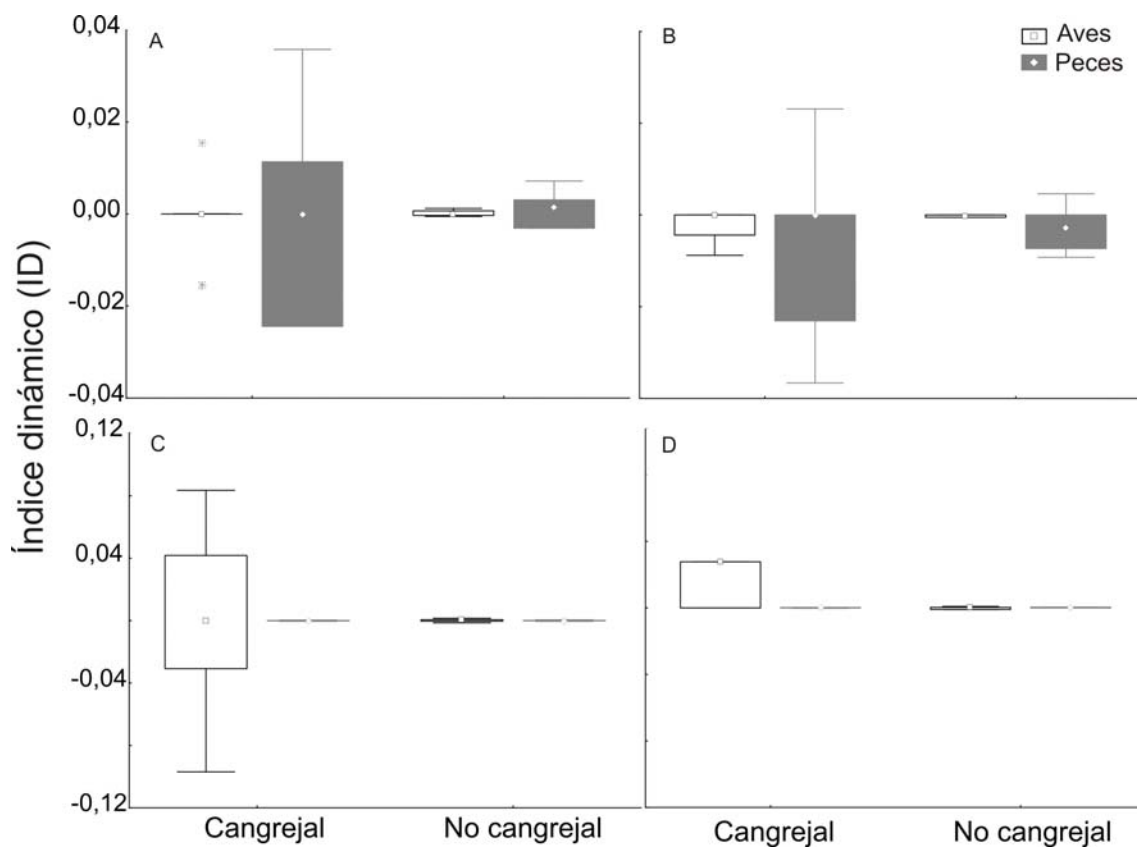


Figura I.6. Índice dinámico de interacción (ID), entre los diferentes depredadores y sitios, sobre los poliquetos totales durante la estación fría (A: intermareal bajo; B: intermareal alto) y cálida (C: intermareal bajo; D: intermareal alto).

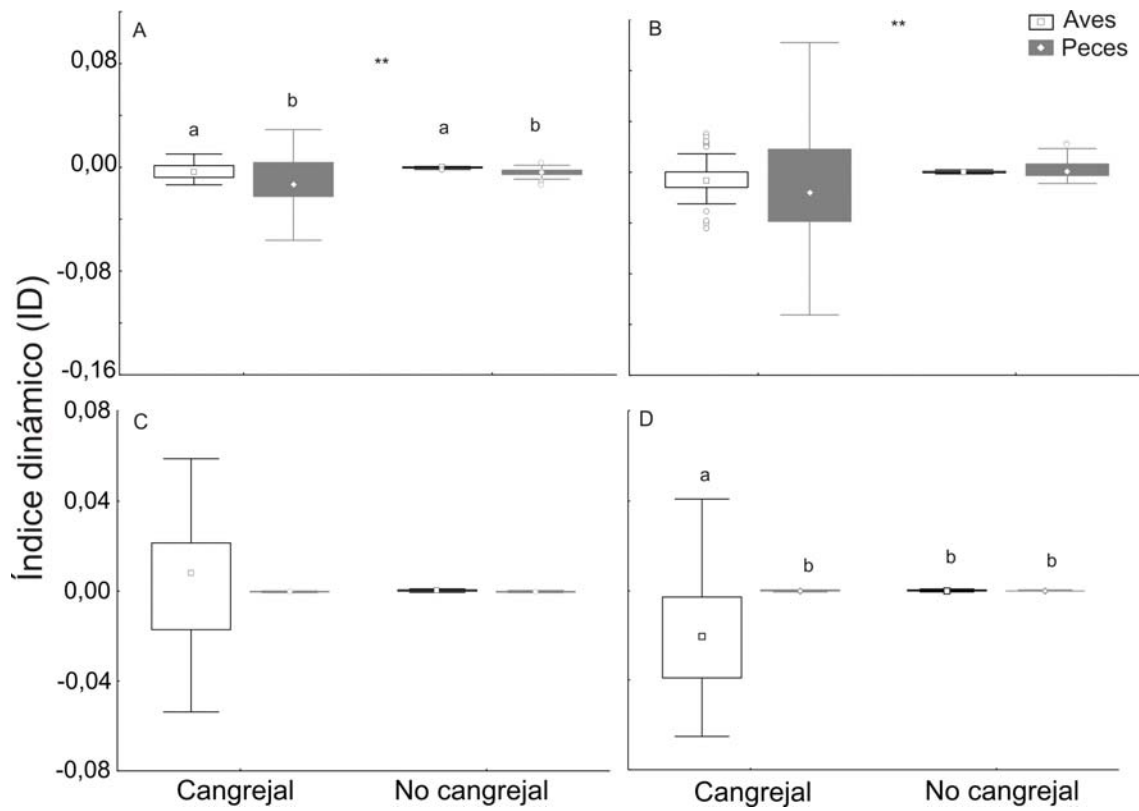


Figura I.7. Índice dinámico de interacción (ID), entre los diferentes depredadores y sitios, sobre la meioinfauna total durante la estación fría (A: intermareal bajo; B: intermareal alto) y cálida (C: intermareal bajo; D: intermareal alto).

CAPÍTULO II

Efecto de poliquetos sobre el ensamble de especies bentónicas en áreas con distinto nivel de bioturbación por cangrejos



Resumen

En los ambientes de fondos blandos, la depredación por poliquetos puede ser importante en la estructuración de los ensamblajes infaunales, dado que ellos pueden actuar simultáneamente como depredadores y presas. Sin embargo, las interacciones no tróficas, también pueden afectar la abundancia de las especies y sus interacciones. En las planicies de marea del ASO, coexisten dos bioturbadores importantes: el poliqueto *Laeonereis acuta* y el cangrejo *Neohelice granulata*; ambos organismos modifican el ambiente sedimentario y los ensamblajes infaunales a diferentes escalas. A su vez, en estos sistemas habita el poliqueto *Neanthes succinea*, cuyo modo de alimentación puede ser modificado por las actividades de bioturbación. En este contexto, el objetivo de este capítulo fue evaluar los efectos de altas densidades de dos poliquetos (*L. acuta* y *N. succinea*) sobre el ensamblaje bentónico y como esto puede variar espacialmente por la bioturbación de cangrejos. Estudios experimentales mostraron que altas densidades de ambos poliquetos no modifican las abundancias de otros poliquetos ni de organismos meioinfaunales; sin embargo, una mayor varianza debido a valores con mayores densidades, sugieren que los poliquetos podrían aumentar la abundancia de organismos infaunales, mediante bioturbación. A su vez, se encontraron diferencias entre sitios (con y sin bioturbación por cangrejos) en los grupos meioinfaunales, microalgas y contenido de material orgánica. Así, los resultados de este capítulo muestran que las relaciones depredador-presa (es decir, meioinfauna- *L. acuta*- *N. succinea*) pueden variar en relación a la bioturbación por cangrejos y que el resultado es especie-específico dependiendo de la especie de poliqueto involucrado. Además, muestra que la bioturbación por parte de los cangrejos no solo puede modificar las interacciones depredador (poliquetos)-infauna, sino que también puede modificar las interacciones entre la macrofauna y los productores primarios.

Introducción

En los ambientes de fondos blandos, los ensambles de especies infaunales bentónicas, además de ser presas (Cap. I) representan un nivel trófico intermediario, actuando también como depredadores (Posey et al. 1999). Por ejemplo, algunos organismos presa de las aves costeras (ej. anfípodos: Hamilton et al. 2006, poliquetos: Quammen 1984) y de cangrejos y peces (ej. Virnstein 1977, Posey et al. 1995; ver también para revisiones Wilson 1991 y Thrush 1999), pueden jugar un rol esencial estructurando los ensambles de especies a través de la depredación (ej. poliquetos: Caron et al. 2004, nemertinos: Thiel y Reise 1993). Así, los organismos bentónicos tienen el potencial de generar múltiples niveles tróficos en sistemas de fondos blandos (Thrush 1999), porque actúan como enlace entre los depredadores de niveles superiores (Smith et al. 2000) y la meioinfauna (Ambrose 1984b).

A su vez, los distintos tipos de interacciones y especialmente, las tasas de depredación, pueden diferir entre tipos de sedimentos (Eggleston et al. 1992) y pueden ser modificadas por la complejidad estructural (ej. Fernandez et al. 1993a, Eggleston y Armstrong 1995, ver también Cap. I); por ejemplo la mortalidad de las presas disminuye en ambientes más complejos (ej. Wilson 1990, Fernandez et al. 1993b). Por otro lado, interacciones de tipo no-tróficas entre las especies, como la bioturbación (ej. Peacor y Werner 1997, Pillay et al. 2007) también pueden afectar fuertemente las abundancias de las especies y sus interacciones. El proceso de bioturbación ocurre en la mayoría de los ambientes marinos, es ejercido por diferentes organismos y a diferentes intensidades y escalas (ej. Murray et al. 2002, Reise 2002). Los organismos bioturbadores pueden modificar las características físicas (ej. Papaspyrou et al. 2006), químicas (ej. Chapman y Tolhurst 2007) y biológicas (ej. Papaspyrou et al. 2006) del sedimento; generando niveles altos de heterogeneidad espacial (ej. Aller y Aller 1998,

Kristensen 2000) con características específicas que favorecen el desarrollo de diferentes ensamblajes de especies (Widdicombe y Austen 1999, Papaspyrou et al. 2006) y que modifican los organismos infaunales y sus interacciones (Posey 1986).

Los poliquetos (ej. Reise 2002, Volkenborn y Reise 2006) y los cangrejos cavadores (ej. Crane 1975, Lee 1998) constituyen dos grupos de organismos bioturbadores ampliamente distribuidos en ambientes de fondos blandos. Ambos, frecuentemente están representados en altas densidades y a través de sus actividades pueden afectar las características del sedimento (Murray et al. 2002). En ambientes en donde ambos grupos coexisten, los efectos sobre la estructura comunitaria de un bioturbador a pequeña escala (ej. poliquetos) podrían estar afectados por la intensidad de un bioturbador a mediana escala (ej. cangrejos). Esto último podría estar ocurriendo en las planicies de marea de estos estuarios y bahías, en donde coexisten el poliqueto *Laeonereis acuta* y el cangrejo cavador *Neohelice granulata*. Los extensos cangrejales de esta especie, modifican la distribución y abundancia de diferentes organismos y las características del sedimento (ver Introducción general). Por su parte, en estos hábitats *L. acuta* puede alcanzar densidades muy altas (hasta 7.400 ind. · m⁻²; Botto e Iribarne 1999) y también es afectado por la bioturbación de los cangrejos, dado que dentro de los cangrejales su densidad es al menos dos veces mayor que fuera de ellos (Botto e Iribarne 1999) y su distribución de frecuencia de tallas (dft) y hábito trófico también es diferente (Palomo et al. 2003, 2004). A su vez, *L. acuta* produce grandes cantidades de montículos de sedimento, alterando el tamaño de grano y el contenido de materia orgánica (MO, Palomo e Iribarne 2000). Así, ambos grupos actúan como importantes bioturbadores, y podrían modular las fuerzas que determinan las abundancias, distribución e interacciones de otros organismos, afectando a todo el ensamblaje de especies.

La abundancia de *Laeonereis acuta* es afectada por la bioturbación generada por los cangrejos (Palomo et al. 2003, Escapa et al. 2004); sin embargo, la depredación por otros poliquetos podría ser otro factor importante que regule su abundancia. Un posible depredador de este último, es el poliqueto *Neanthes succinea* (ej. Orensanz y Estivarez 1971) cuyo comportamiento trófico cambia con la presencia de *N. granulata* (Botto et al. 2005). Así, aunque en ecosistemas litorales la MO ha sido considerada como ilimitada (Caron et al. 2004), otros estudios han sugerido que el alimento para los detritívoros puede estar efectivamente reducido (Ólafsson 1986); y ha sido propuesto que sólo la MO susceptible a hidrólisis enzimática representa la MO potencialmente biodisponible para los organismos (Dell'Anno et al. 2000). De este modo, es probable que la interacción entre los poliquetos *L. acuta* y *N. succinea* pueda ser afectada por la bioturbación del cangrejo *N. granulata*, ya que dentro de los cangrejales se incrementa el contenido de MO (Botto et al. 2006).

En este contexto, el objetivo de este capítulo fue evaluar las interacciones directas e indirectas de dos poliquetos (*L. acuta* y *N. succinea*) con diferente modo trófico sobre la estructura del ensamble bentónico y la biodisponibilidad de MO. Además, se evaluó cómo estas interacciones pueden estar afectadas por la bioturbación a mediana escala por parte de los cangrejos. Las hipótesis específicas fueron: a) altas densidades de ambos poliquetos tienen efectos negativos sobre la abundancia de la meioinfauna, el microfitobentos, así como también sobre el contenido de MO; b) que estas interacciones entre poliquetos y los diferentes grupos meioinfaunales podrían ser modificadas por la presencia de otro bioturbador, como el cangrejo, siendo más fuertes fuera de los cangrejales; c) que *N. succinea* reduce la abundancia y/o modifica la estructura de tallas de *L. acuta* por depredación, y d) que esta interacción podría verse atenuada dentro de los cangrejales, en donde el contenido de MO y la disponibilidad de refugio es mayor, dada la complejidad del sistema.

Materiales y métodos

Este capítulo fue realizado durante el 2008-2009 en sitios con y sin bioturbación por cangrejos (2 cangrejales y 2 no cangrejales, respectivamente). El experimento de inclusión de *L. acuta* fue realizado durante Noviembre-Diciembre de 2008 y el experimento de inclusión de *N. succinea* durante Enero-Febrero de 2009.

Efectos de *Laeonereis acuta* sobre el ensamble de especies bentónicas y el contenido de MO

Para evaluar el efecto del poliqueto *L. acuta* sobre el ensamble bentónico (es decir, meioinfauna, macrofauna y microfitobentos) y el contenido de MO y MO biodisponible, se realizó un experimento con los siguientes tratamientos: 1) inclusiones de *L. acuta*, 2) control del artefacto de las inclusiones y 3) controles naturales. Los tratamientos (n = 10) fueron espaciados regularmente en un área de 40 m, en el nivel medio de la planicie de marea y esto fue repetido en ambos sitios (cangrejales y no cangrejales). Se realizaron inclusiones en lugar de exclusiones dado que para excluir a los poliquetos generalmente se utilizan telas de polietileno sobre el sedimento o enterradas a poca distancia, lo que provoca la perturbación de todo el ensamble infaunal (ej. Volkenborn y Reise 2006). Esto ocasiona que, al ser organismos tan móviles que pueden nadar y migrar (ej. oligoquetos: Nilsson et al. 2000, poliquetos: Ambrose 1984b) mantener las densidades deseadas dentro de las inclusiones sea dificultoso. Las inclusiones fueron construidas utilizando tubos de PVC (16 cm diámetro y 20 cm profundidad, siguiendo a Desroy et al. 1998) enterrados completamente en el sedimento. Las paredes de los tubos fueron agujereadas (70 agujeros de 1 mm dispuestos en 10 líneas paralelas) para permitir el flujo normal del agua, pero previniendo el escape de los poliquetos. En cada inclusión fueron agregados 20 individuos de *L. acuta*, para simular una densidad de 1.000 ind.m² (Palomo 2002). Los controles de artefacto constaron de tubos de iguales

dimensiones y características, pero sin la adición de poliquetos; en tanto que los controles naturales fueron áreas sin disturbar. Durante el período experimental (4 semanas) la densidad de *L. acuta* dentro de las inclusiones fue controlada semanalmente, usando réplicas adicionales ($n = 9$). Cada semana, tres de estas réplicas adicionales fueron extraídas y el sedimento tamizado a través de una malla de 500 μm . Los individuos de *L. acuta* retenidos fueron contados para estimar la densidad en los tratamientos de inclusión; y en los casos en donde fue necesario, se agregaron poliquetos para mantener la densidad constante.

Una vez finalizado el experimento (principio de Diciembre), en cada unidad experimental (UE) se tomaron muestras de sedimento para estimar la abundancia de la meioinfauna, el microfitobentos, MO y MO biodisponible, como se detalla posteriormente. Una vez obtenidas estas muestras, todo el sedimento remanente en cada UE fue tamizado a través de una malla de 250 μm para estimar la abundancia de la macrofauna. Los organismos retenidos fueron preservados en formol al 5%, hasta su identificación (ej. Elías 2002) bajo una lupa binocular (20x). Para estimar la abundancia de la meioinfauna se tomó una muestra de sedimento de 2 cm diámetro y 2 cm de profundidad. El sedimento fue tamizado a través de una malla de 500 μm (límite superior) y de 62 μm (límite inferior), y los organismos retenidos fueron preservados en formol al 5% y teñidos con rosa de bengala para facilitar su visualización (Higgins y Thiel 1988). Todos los organismos fueron identificados hasta el nivel taxonómico más bajo posible y contados bajo una lupa binocular (40x). Para calcular la abundancia del microfitobentos, se tomó una muestra de sedimento (2 cm diámetro y 2 cm de profundidad) y la concentración de *a*, *b*, *c* y *total* fue obtenida como se detalló en el Capítulo I, y utilizando la fórmula tricromática (Jeffrey y Humphrey 1975). Para estimar el contenido de MO y MO biodisponible, se tomó una muestra de sedimento superficial (10 cm diámetro y 1 cm de profundidad) en cada UE. El contenido de agua (%) fue

calculado como la diferencia entre el peso seco y el peso húmedo, luego de secar las muestras a 60°C hasta peso constante; y el contenido de MO se calculó por peso seco libre de cenizas (ver detalles en el Cap. I). El contenido de MO biodisponible fue estimado midiendo el contenido de proteínas, carbohidratos y lípidos, en submuestras de sedimento (aprox. 40 gr). Las proteínas fueron extraídas usando 0,5 N NaOH (a 60 °C durante 4 h) y medidas como el equivalente en albúmina sérica bovina, a través de la reacción de Azul de Commasie (siguiendo a Mayer et al. 1986). Los carbohidratos totales fueron medidos como el equivalente en glucosa a través del método de fenol-ácido sulfúrico (siguiendo a Gerchakov y Hatcher 1972). El contenido de lípidos fue determinado gravimétricamente con extracciones en cloroformo y metanol (Rontani y Volkman 2005), pesando el residuo seco después de que todo el solvente se halla evaporado. La concentración de carbohidratos, proteínas y lípidos fue convertida a equivalentes en carbono usando 0,45; 0,49 y 0,75 (respectivamente) como factores de conversión (Fabiano et al.1995). La suma del carbono en forma de carbohidratos, proteínas y lípidos fue reportada como la fracción de carbono orgánico lábil (de ahora en adelante COL), que es asumida por ser del total de MO (o carbono orgánico total, de ahora en adelante COT) la fracción potencialmente disponible para los consumidores (Fabiano y Danovaro 1994, Fabiano et al. 1995, Danovaro 1996).

La hipótesis nula de no diferencias en la abundancia de organismos macro y meioinfaunales (500- 62 µm), en la concentración de cl y en el contenido de MO y COL, entre tratamientos (inclusión, control de artefacto y control natural) y sitios (cangrejales y no cangrejales) fue evaluada con una prueba de ANOVA de dos vías tipo III para datos desbalanceados (Zar 1999). Cuando el análisis mostró diferencias, se utilizó el test *a posteriori* de HSD para datos desbalanceados. En éste y los siguientes análisis estadísticos los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas fueron evaluados en todos los casos usando el test de Shapiro-Wilk y de Cochran (Zar 1999) y

fueron usados para la discusión como complemento de otros análisis. Para remover la heterogeneidad de varianzas se utilizaron, cuando fue necesario, transformaciones monotónicas (Underwood 1997). En aquellos casos en donde los supuestos no pudieron cumplirse, se consideraron las diferencias como marginalmente significativas si $0,05 > P \geq 0,005$ y significativas si $P < 0,005$; para reducir la probabilidad de cometer el error de tipo I (Zar 1999). En todos los casos, sólo fueron consideradas para los análisis estadísticos aquellas inclusiones en donde 5 o más poliquetos permanecieron hasta el final del experimento.

Efectos de *Neanthes succinea* sobre el ensamble de especies bentónicas y el contenido de MO

Para evaluar el efecto del poliqueto *N. succinea* sobre el ensamble bentónico (meioinfauna, macrofauna y microfitobentos) y sobre el contenido de MO y COL, se realizó un experimento como el que se describió previamente. En cada inclusión se agregaron 3 individuos de *N. succinea*, para lograr triplicar la densidad natural que fue estimada desde los datos obtenidos en los controles naturales del experimento anterior (ver Resultados). Una vez finalizado el experimento (4 semanas), se obtuvieron muestras de sedimento (primeros días de Febrero) en cada UE, para estimar la densidad de la meioinfauna (500- 62 μm), macrofauna, microfitobentos, contenido de MO y COL como se describió previamente.

La hipótesis nula de no diferencias en la abundancia de organismos macro y meioinfaunales, en la concentración de cl y en el contenido de MO y COL, entre tratamientos (inclusión, control de artefacto y control natural) y sitios (cangrejales y no cangrejales) fue evaluada con una prueba de ANOVA de dos vías tipo III para datos desbalanceados (Zar 1999). Cuando el análisis mostró diferencias, se utilizó el test *a posteriori* de HSD para datos desbalanceados.

Considerando que *N. succinea* puede afectar por depredación diferencialmente a sus presas en relación a sus tallas, para evaluar si efectivamente modifica la estructura de tallas de *Laeonereis acuta*, además de su abundancia, se midió el largo total de los individuos encontrados. Cuando los poliquetos estuvieron dañados, la longitud fue estimada utilizando la relación entre el largo de la mandíbula y el largo total del cuerpo (Escapa et al. 2004, Martinetto et al. 2005). La longitud de las mandíbulas (M) fue medida bajo una lupa binocular (40x) y el largo total (LT) estimado siguiendo las siguientes ecuaciones en ambos sitios (Escapa et al. 2004):

$$\text{No cangrejal LT} = - 8,37 (\text{sd} = 2,06) + 92,76 (\text{sd} = 4,15) * M, r^2 = 0,87$$

$$\text{Cangrejal LT} = - 14,95 (\text{sd} = 2,09) + 109,22 (\text{sd} = 4,1) * M, r^2 = 0,90$$

La distribución de frecuencias de tallas (dft) entre tratamientos para cada uno de los sitios, fue comparada a través del test de Kolmogorov-Smirnov (Conover 1980). Además para evaluar si la dft de *L. acuta* es diferente entre áreas con y sin cangrejos, se realizó el mismo análisis, sólo considerando los controles naturales de ambos sitios.

Para todos los análisis estadísticos mencionados en esta sección, dado que hubo mortalidad de algunos individuos incluidos, sólo fueron consideradas aquellas inclusiones en donde se encontraron individuos de *Neanthes succinea* al finalizar el experimento.

Resultados

Efectos de *Laeonereis acuta* sobre el ensamble de especies bentónicas y el contenido de MO

Laeonereis acuta fue encontrado en todos los tratamientos y en ambos sitios; sin embargo, las mayores densidades fueron encontradas en las inclusiones, mostrando así que el experimento funcionó correctamente. Los tratamientos en los no cangreiales mostraron mayores densidades que los tratamientos dentro de los cangreiales (Tabla

II.1; Fig. II.1). Durante éste experimento los demás poliquetos encontrados fueron *Neanthes succinea*, *Heteromastus similis* y *Nephtys fluviatilis*; cuyas densidades no fueron diferentes entre tratamientos, sitios o en la interacción (Tabla II.1).

Los organismos meioinfaunales (500- 62 μm) más abundantes encontrados fueron los ostrácodos, los nematodos y los foraminíferos; en tanto que los copépodos y juveniles del poliqueto *L. acuta* y de la familia Ctenidrilidae fueron encontrados ocasionalmente y no fueron incluidos en los análisis estadísticos por su baja representatividad. La abundancia de foraminíferos mostró interacción entre sitios y tratamientos (Tabla II.1), con valores menores en el control de artefacto dentro de los cangrejales, respecto a las inclusiones en ambos sitios y que el control de artefacto en los no cangrejales (Fig. II.2). Además la abundancia fue más alta en las inclusiones dentro de los cangrejales que el control natural en los no cangrejales. Cuando se analizaron las abundancias de los nematodos y ostrácodos, no se encontraron diferencias para la interacción y los efectos principales (Tabla II.1; Fig. II.2); sin embargo dentro de las inclusiones, las abundancias mostraron mayor variabilidad, alcanzando valores más altos (Test de Cochran en ambos casos $p < 0,05$).

La concentración de cl *a* y *total* en los controles naturales fue más alta que en las inclusiones (Tabla II.2; Fig. II.3). La concentración de cl *b* fue más alta en los cangrejales que fuera de estos (Tabla II.2). No se encontraron diferencias en la interacción ni en los factores principales para la concentración de cl *c* (Tabla II.2 y Fig. II.3).

El contenido de MO mostró interacción entre tratamientos y sitios (Tabla II.2), con porcentajes más altos en las inclusiones dentro de los cangrejales respecto de los controles naturales en los no cangrejales. Además las inclusiones fuera de los cangrejales tuvieron los menores valores comparados con los controles de artefacto y el control natural dentro de los cangrejales. No se encontraron diferencias para las

inclusiones, entre los dos sitios (Tabla II.2; Fig. II. 4). El contenido de COL fue mayor dentro de los cangrejales (Tabla II.2); en tanto que la relación COL y el contenido de MO (COL: COT; esto es relación entre COL y COT) no fue diferente entre tratamientos y sitios (Tabla II.2).

Efectos de *Neanthes succinea* sobre el ensamble de especies bentónicas y el contenido de MO

En ambos sitios, el poliqueto más abundante encontrado en los tratamientos fue *L. acuta*. Otros poliquetos hallados fueron *H. similis* y *N. fluviatilis*. Cuando se analizó la abundancia de estas tres especies, no se encontraron diferencias para la interacción o los efectos principales (Tabla II.3). El poliqueto *N. succinea* fue encontrado en todos los tratamientos, sin embargo su abundancia fue mayor en las inclusiones (Tabla II.3; Fig. II.5).

Los grupos de la meioinfauna (500- 62 μ m) encontrados fueron los ostrácodos, nematodos, copépodos, foraminíferos y juveniles del poliqueto *L. acuta*. Los anfípodos y los organismos de la familia Ctenodrillidae sólo se encontraron ocasionalmente y no fueron incluidos en los análisis estadísticos por su baja representatividad. La abundancia de nematodos fue mayor en los tratamientos dentro de los cangrejales que fuera de estos (Tabla II.4; Fig. II.6). Sin embargo no se encontraron diferencias para la abundancia de ostrácodos, foraminíferos, copépodos o *L. acuta* (Tabla II.4).

La concentración de cl *a* y *total* mostró interacción entre sitios y tratamientos, con valores mayores en las inclusiones dentro de los cangrejales y en el control natural en los no cangrejales, respecto del control de artefacto dentro de los cangrejales (Tabla II.5 y Fig. II.7). En tanto que la concentración de cl *b* y *c* fue mayor en las inclusiones (Tabla II.5; Fig. II.7).

Al analizar el contenido de MO, éste fue diferente entre tratamientos y sitios (Tabla II.5; Fig. II.4), con valores más altos en los controles naturales respecto al control de

artefacto y dentro de los cangrejales. El contenido de COL fue mayor dentro de los cangrejales que fuera; sin embargo no se encontraron diferencias entre los distintos tratamientos. La relación COL: COT, mostró valores mayores dentro de los cangrejales (Tabla II.5).

Cuando se analizó la distribución de frecuencias de tallas (dft) de *L. acuta*, se encontraron diferencias entre sitios (K-S test, $p < 0,01$); en donde la frecuencia relativa de poliquetos pequeños (tamaño medio de 16,56 mm) fue mayor dentro de los cangrejales que fuera (Fig. II.8). Al analizar la dft entre los tratamientos para un mismo sitio, no se encontraron diferencias (dentro de los cangrejales y fuera; K-S test, $p > 0,05$).

Discusión

Los resultados muestran que densidades altas de ambos poliquetos (*Laeonereis acuta* y *Neanthes succinea*) no afectan negativamente la abundancia de otros poliquetos ni de la meioinfauna (500- 62 μm). Sin embargo, estos poliquetos tuvieron un efecto positivo sobre grupos específicos de organismos tales como los foraminíferos. Además, se incrementaron las varianzas en la concentración de clorofilas, el contenido de MO y varios grupos meioinfaunales (generados por réplicas con mayores densidades), al aumentar la densidad de poliquetos en el cangrejal; indicando que los efectos podrían ser muy localizados y que a su vez son modificados por la bioturbación. Por otro lado, se encontraron diferencias entre sitios con y sin bioturbación por cangrejos en la abundancia de grupos meioinfaunales, el contenido de MO, la abundancia de microfitobentos, así como la distribución de frecuencias de tallas, resaltando los efectos de los organismos que actúan como ingenieros de ecosistemas.

Los resultados de este capítulo muestran que no hubo efectos negativos de ambos poliquetos (*L. acuta* y *N. succinea*) por sus actividades de alimentación. Contrariamente

a la hipótesis planteada, los incrementos de las varianzas de los organismos meioinfaunales (ocasionadas por réplicas con densidades muy altas) y en la densidad de los foraminíferos (ver Resultados) podría indicar que altas densidades de poliquetos, y consecuentemente, altos niveles de bioturbación generados por ellos, podrían crear microambientes más favorables para la meioinfauna, lo que se vería reflejado en una distribución en parches de la misma. Por ejemplo, en las inclusiones de *L. acuta* para los ostrácodos se observó un incremento de la varianza dentro de los cangrejales; ocurriendo lo mismo para los nematodos en ambos sitios; en tanto que en las inclusiones de *N. succinea*, las varianzas de los foraminíferos se incrementaron fuera de los cangrejales. El movimiento del sedimento producido por la actividad de los animales, como la alimentación o excavación, tiene generalmente efectos negativos sobre la infauna (Wilson 1991) y estos resultados dependen del tamaño del organismo y la frecuencia del disturbio (Wilson 1981, Posey 1987). Por ejemplo, estudios previos han mostrado que la abundancia de nematodos, copépodos y larvas nauplii es menor en tratamientos con altas densidades de poliquetos, y esto ha sido utilizado como una estimación de la depredación (Tita et al. 2000). Sin embargo, los resultados de este capítulo podrían ser atribuidos a que los poliquetos pueden generar microambientes favorables para la meioinfauna (ej. Ólafsson 2003); por facilitar el flujo de nutrientes (Meysman et al. 2005), incrementar la penetración del oxígeno (Michaud et al. 2005) y estimular la actividad microbiana (Papasprou et al. 2005). De esta manera, aunque esta hipótesis no fue analizada, incrementos en la variabilidad en la abundancia de individuos en los tratamientos de inclusión podría deberse a la creación de micro hábitats producidos por sus actividades de bioturbación, que generan parches de mayor contenido orgánico utilizados por pequeños organismos (ej. *Laonereis acuta* tiene altas tasas de bioturbación, Palomo e Iribarne 2000).

De modo similar, los dos poliquetos estudiados tuvieron efectos muy variables sobre el microfitobentos, dependiendo tanto del tipo de clorofila, de la cantidad de poliquetos agregados, como así también, del nivel de bioturbación por cangrejos; indicando que la interacción entre productores primarios y secundarios es afectada por la bioturbación a mediana escala. Generalmente el poliqueto *Neanthes succinea* incrementó la biomasa de la cl *a* y *c*; pero estos efectos sólo fueron observados en las áreas bioturbadas. Estos resultados adquieren relevancia si se considera que el microfitobentos es una fuente esencial de alimento en estos ambientes (ej. Sullivan y Currin 2000), soportando altos niveles tróficos (Botto et al. 2005) y que a su vez, su concentración no sólo es modulada por fuerzas de tipo “*top-down*” (control o regulación de la trama trófica desde niveles superiores) y “*bottom-up*” (control por niveles tróficos basales, como los productores primarios) sino que también por organismos ingenieros de ecosistemas (Cap. III). Así, los resultados muestran que los poliquetos tienen un efecto positivo sobre la biomasa del microfitobentos; posiblemente por la capacidad de irrigación de sus cuevas (ej. Magni y Montani 2006) o porque incrementan el contenido de MO (ej. Palomo e Iribarne 2000). Las cuevas de muchos poliquetos tienen secreciones de mucopolisacáridos ricas en proteínas (Papasprou et al. 2006), las cuáles estimulan el crecimiento microbiano (Ferris et al. 1998); en consecuencia, el microfitobentos podría ser transportado hacia dentro de las cuevas durante las actividades de alimentación o irrigación (ej. Steward et al. 1996, Papasprou et al. 2005). Sin embargo, estos efectos en algunos poliquetos son especie-específicos (Papasprou et al. 2006) y así, probablemente los efectos diferenciales que se encontraron sobre el microfitobentos y el contenido de MO, entre las inclusiones de *L. acuta* y *N. succinea*, podrían ser atribuibles a los distintos modos tróficos entre ambas especies (ej. Kristensen y Kostka 2005). Además, estos resultados muestran que dentro de una gran matriz de cuevas de cangrejos, pequeños organismos que modifican el

sedimento agregan más heterogeneidad al hábitat en escalas diferentes y con consecuencias distintas sobre los productores primarios.

En conclusión, los incrementos en las densidades de *L. acuta* y *N. succinea*, no modifican la abundancia de las especies macrofaunales. Sin embargo, el aumento de la concentración de microfitobentos en las inclusiones de *N. succinea* y los incrementos en la variabilidad del contenido de MO y de algunos grupos meioinfaunales con altas densidades de poliquetos, sugieren que la relación depredador-presa (esto es, meioinfauna- *L. acuta* y *N. succinea*) podría ser diferente en relación a la activa bioturbación por parte de los cangrejos. Adicionalmente, las diferencias encontradas en el microfitobentos, organismos infaunales, COL y MO, entre sitios (con y sin bioturbación) remarca la importancia de las heterogeneidades generadas a gran escala por organismos bioturbadores. Además, los resultados de este capítulo sugieren que la bioturbación por cangrejos modifica, no sólo la interacción entre depredadores (poliquetos) y la infauna; sino también modifica las interacciones entre la macrofauna y los productores primarios.

Tablas y figuras

Tabla II.1. Resultados de las pruebas de ANOVA de dos vías evaluando el efecto de los distintos tratamientos del experimento de inclusión de *Laeonereis acuta* y de dos sitios (cangrejal y no cangrejal) sobre la abundancia de los grupos de meioinfauna y macrofauna (* = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$).

Grupo	Fuente de variación	Gl	CM	F	p
<i>Laeonereis acuta</i>	Sitios	1	202,7	12	0,00**
	Tratamientos	2	197,5	11,69	0,00**
	Sitios*Tratamientos	2	16,38	0,97	0,38
	Error	47	16,88		
<i>Neanthes succinea</i>	Sitios	1	1,27	1,94	0,16
	Tratamientos	2	0,013	0,02	0,97
	Sitios*Tratamientos	2	0,158	0,24	0,78
	Error	47	0,65		
<i>Heteromastus similis</i>	Sitios	1	4,23	0,77	0,38
	Tratamientos	2	12,22	2,25	0,11
	Sitios*Tratamientos	2	1,19	0,22	0,8
	Error	47	5,42		
<i>Nephtys fluviatilis</i>	Sitios	1	0,00	0,00	0,95
	Tratamientos	2	1,35	0,68	0,5
	Sitios*Tratamientos	2	1,21	0,61	0,54
	Error	47	1,98		
Ostrácodos (b)	Sitios	1	0,01	0,24	0,62
	Tratamientos	2	0,00	0,068	0,93
	Sitios*Tratamientos	2	0,08	1,13	0,27
	Error	44	0,06		
Nematodos (b)	Sitios	1	0,03	0,54	0,46
	Tratamientos	2	0,13	1,93	0,15
	Sitios*Tratamientos	2	0,07	1,12	0,33
	Error	44	0,06		
Foraminíferos (a)	Sitios	1	0,29	0,06	0,8
	Tratamientos	2	42,13	8,95	0,00**
	Sitios*Tratamientos	2	29,84	6,34	0,00**
	Error	44	4,7		

a) datos transformados con raíz; (b) transformación con logaritmo decimal.

Tabla II.2. Resultados de las pruebas de ANOVA de dos vías evaluando el efecto de los distintos tratamientos del experimento de inclusión de *L. acuta* y de dos sitios (cangrejal y no cangrejal) sobre la concentración de clorofila, el porcentaje de materia orgánica y de carbono orgánico lábil (COL). (* = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$).

Grupo	Fuente de variación	Gl	CM	F	P
Clorofila a	Sitios	1	4,59	0,21	0,64
	Tratamientos	2	79,76	3,77	0,03*
	Sitios*Tratamientos	2	20,75	0,98	0,38
	Error	47	21,1		
Clorofila b	Sitios	1	0,87	11,66	0,00**
	Tratamientos	2	0,18	2,49	0,09
	Sitios*Tratamientos	2	0,09	1,24	0,29
	Error	47	0,07		
Clorofila c	Sitios	1	0,02	0,04	0,82
	Tratamientos	2	1,52	2,57	0,08
	Sitios*Tratamientos	2	0,39	0,66	0,51
	Error	47	0,59		
Clorofila total	Sitios	1	4,9	0,23	0,63
	Tratamientos	2	80,45	3,79	0,02*
	Sitios*Tratamientos	2	20,99	0,98	0,37
	Error	47	21,23		
% Materia orgánica	Sitios	1	14,57	85,34	0,00**
	Tratamientos	2	0,08	0,5	0,6
	Sitios*Tratamientos	2	0,57	3,36	0,04*
	Error	47	0,17		
COL	Sitios	1	2,15	69,69	0,00**
	Tratamientos	2	0,02	0,07	0,93
	Sitios*Tratamientos	2	0,05	1,86	0,16
	Error	45	0,03		
COL/COT	Sitios	1	0,03	0,00	0,93
	Tratamientos	2	5,24	1,02	0,36
	Sitios*Tratamientos	2	15,6	3,04	0,05
	Error	45	5,11		

Tabla II.3. Resultados de las pruebas de ANOVA de dos vías evaluando el efecto de los distintos tratamientos del experimento de inclusión de *Neanthes succinea* y de dos sitios (cangrejal y no cangrejal) sobre la abundancia de los grupos de macrofauna (* = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$).

Grupo	Fuente de variación	gl	CM	F	P
<i>Neanthes succinea</i>	Sitios	1	0,01	0,02	0,87
	Tratamientos	2	21,98	35,62	0,00**
	Sitios*Tratamientos	2	1,09	1,78	0,17
	Error	49	0,61		
<i>Laeonereis acuta</i>	Sitios	1	334,92	1,08	0,3
	Tratamientos	2	567,77	1,84	0,16
	Sitios*Tratamientos	2	205,16	0,66	0,51
	Error	49	308,53		
<i>Heteromastus similis</i>	Sitios	1	16,5	1,07	0,3
	Tratamientos	2	7,88	0,51	0,6
	Sitios*Tratamientos	2	1,33	0,08	0,91
	Error	49	15,3		
<i>Nephtys fluviatilis</i>	Sitios	1	1,54	1,43	0,23
	Tratamientos	2	1,66	1,54	0,22
	Sitios*Tratamientos	2	0,44	0,41	0,66
	Error	49	1,07		

Tabla II.4. Resultados de las pruebas de ANOVA de dos vías evaluando el efecto de los distintos tratamientos del experimento de inclusión de *N. succinea* y de dos sitios (cangrejal y no cangrejal) sobre la abundancia de los grupos de meioinfauna (* = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$).

Grupo	Fuente de variación	gl	CM	F	P
Ostrácodos	Sitios	1	5926,1	1,94	0,17
	Tratamientos	2	3376,3	1,1	0,33
	Sitios*Tratamientos	2	81,5	0,02	0,97
	Error	46	3052,8		
Nematodos (a)	Sitios	1	115,27	6,54	0,01*
	Tratamientos	2	1,76	0,1	0,9
	Sitios*Tratamientos	2	16,26	0,92	0,4
	Error	46	17,61		
Foraminíferos (b)	Sitios	1	0,4	0,28	0,59
	Tratamientos	2	1,99	1,39	0,25
	Sitios*Tratamientos	2	0,1	0,07	0,93
	Error	46			
Pequeños <i>L. acuta</i>	Sitios	1	2,35	1,35	0,24
	Tratamientos	2	0,64	0,37	0,69
	Sitios*Tratamientos	2	0,3	0,17	0,84
	Error	46	1,7		
Copépodos (c)	Sitios	1	3,29	1,17	0,28
	Tratamientos	2	0,86	0,3	0,73
	Sitios*Tratamientos	2	1,62	0,58	0,56
	Error	46	2,79		

a) datos transformados con raíz, b) datos transformados con logaritmo natural; c) datos transformados con raíz + 1.

Tabla II.5. Resultados de las pruebas de ANOVA de dos vías evaluando el efecto de los distintos tratamientos del experimento de inclusión de *N. succinea* y de dos sitios (cangrejal y no cangrejal) sobre la concentración de clorofila, el porcentaje de materia orgánica y de carbono orgánico lábil (COL). (* = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$).

Grupo	Fuente de variación	Gl	CM	F	P
Clorofila a	Sitios	1	0,47	0,01	0,89
	Tratamientos	2	119,23	4,3	0,01*
	Sitios*Tratamientos	2	119,2	4,29	0,01*
	Error	49	27,73		
Clorofila b	Sitios	1	0,00	0,08	0,77
	Tratamientos	2	0,05	4,93	0,01*
	Sitios*Tratamientos	2	0,00	0,57	0,56
	Error	49	0,01		
Clorofila c (a)	Sitios	1	0,25	2,05	0,15
	Tratamientos	2	0,42	3,38	0,04*
	Sitios*Tratamientos	2	0,06	0,49	0,61
	Error	49	0,12		
Clorofila total	Sitios	1	0,5	0,01	0,89
	Tratamientos	2	131,63	4,31	0,01*
	Sitios*Tratamientos	2	131,11	4,29	0,01*
	Error	49	30,51		
% Materia orgánica	Sitios	1	10,35	42,19	0,00**
	Tratamientos	2	1,26	5,14	0,00**
	Sitios*Tratamientos	2	0,23	0,94	0,39
	Error	48	0,24		
COL	Sitios	1	2,26	28,8	0,00**
	Tratamientos	2	0,03	0,41	0,66
	Sitios*Tratamientos	2	0,03	0,49	0,61
	Error	42	0,07		
COL/COT	Sitios	1	17,15	6,58	0,01*
	Tratamientos	2	4,51	1,73	0,18
	Sitios*Tratamientos	2	0,61	0,23	0,79
	Error	42	2,6		

a) datos transformados con raíz.

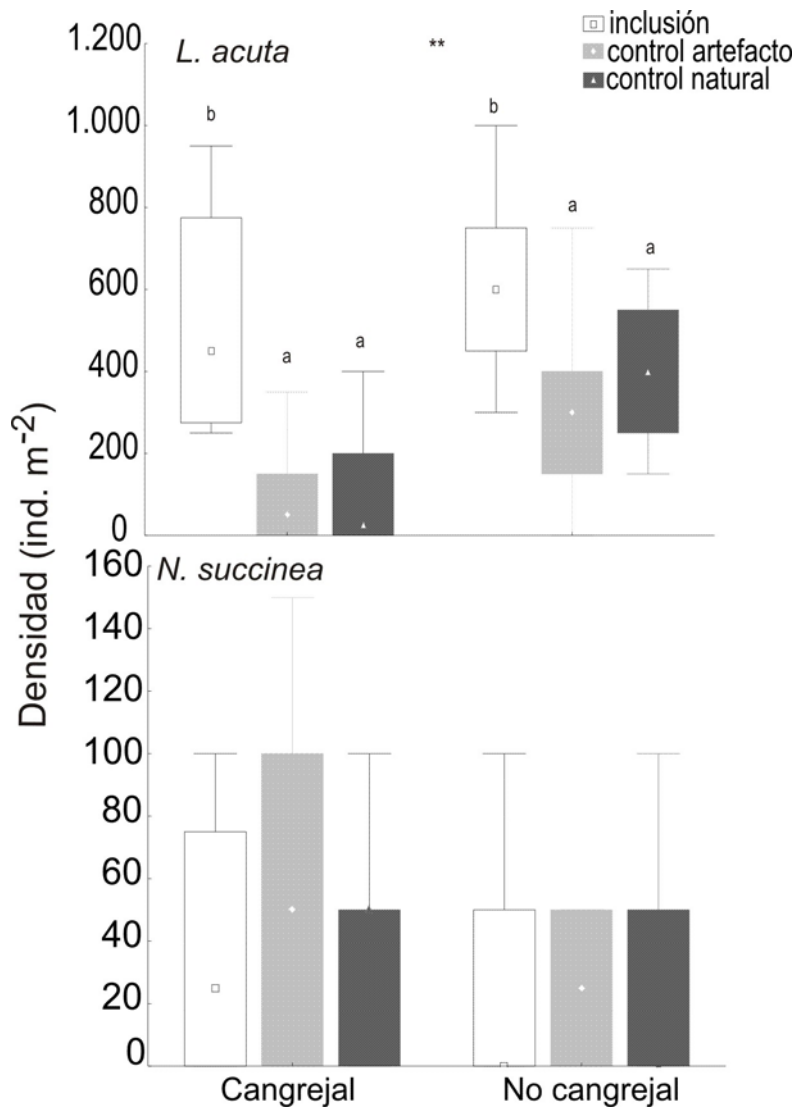


Figura II.1. Densidad de *Laeonereis acuta* y *Neanthes succinea* en los distintos tratamientos y sitios, durante el experimento de inclusión de *L. acuta*. En ésta y en las siguientes figuras, las cajas fueron construidas con los límites representando el 25^{to} y 75^{to} percentil y los símbolos dentro de las cajas son los valores medianos. Los círculos por fuera de las cajas representan los valores atípicos y los asteriscos los valores extremos. Todas las figuras son mostradas previamente a las transformaciones. Las letras indican diferencias entre los tratamientos y los asteriscos indican diferencias entre sitios.

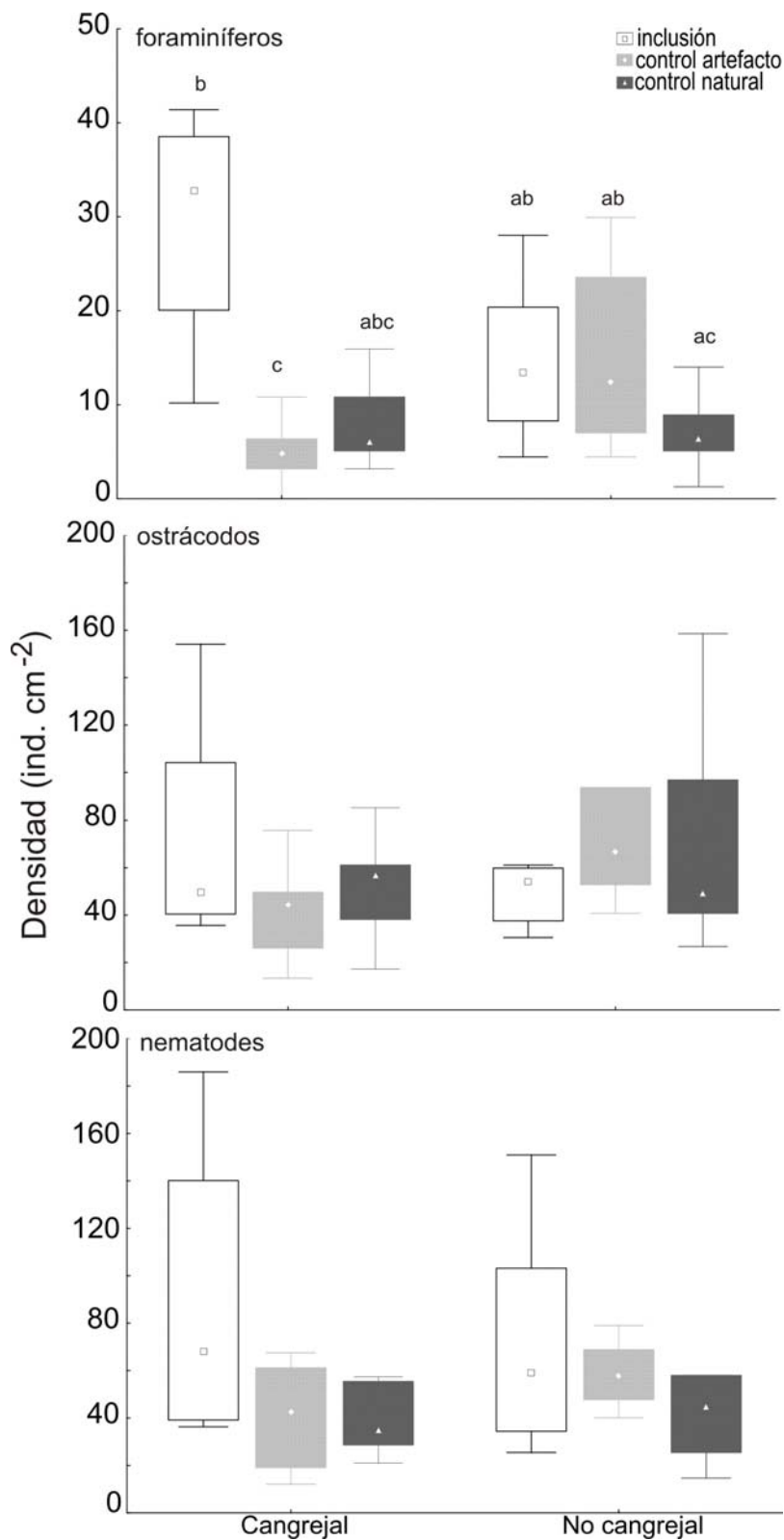


Figura II.2. Densidad de distintos grupos de meioinfauna en los distintos tratamientos y sitios, en el experimento de inclusión de *L. acuta*.

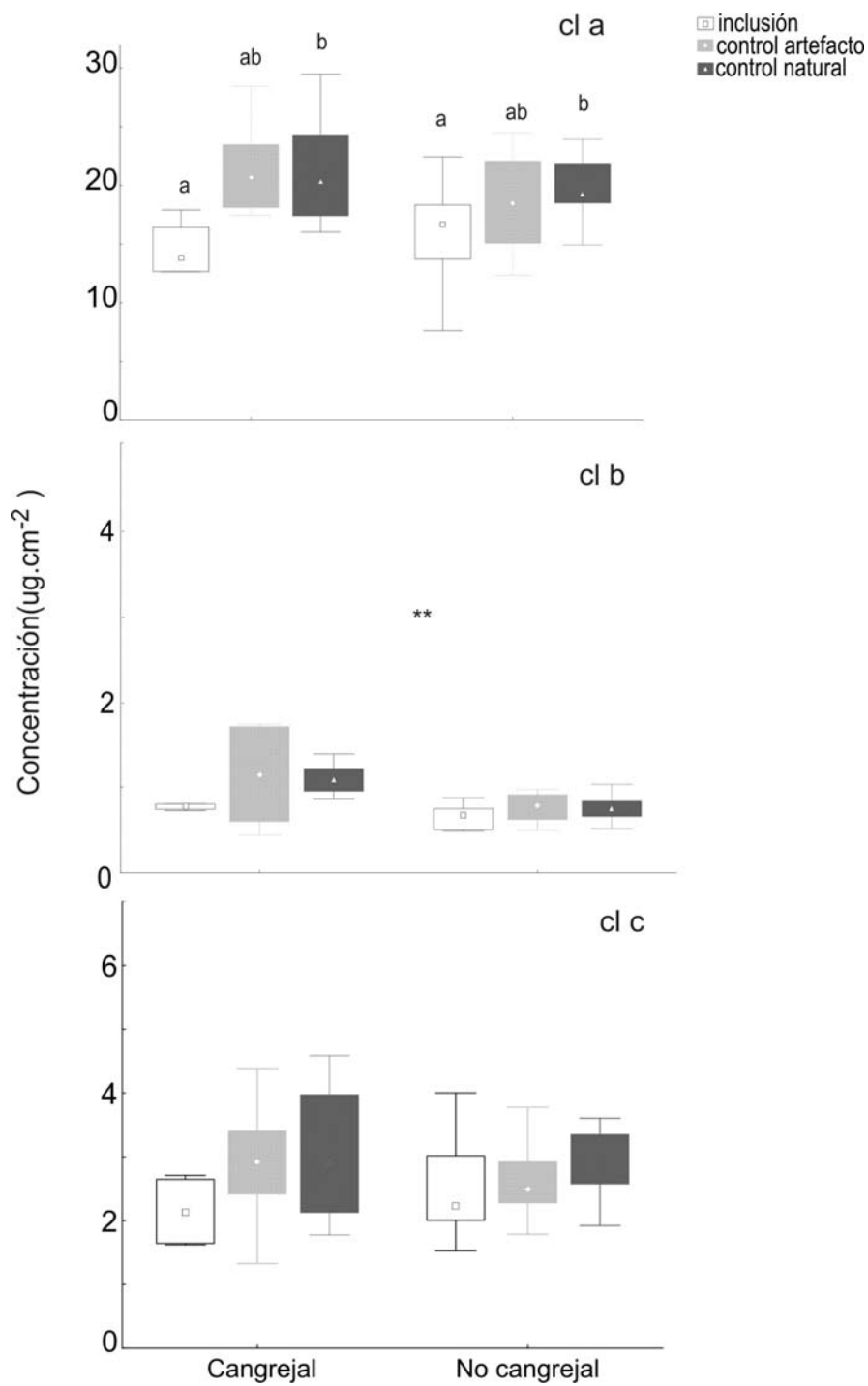


Figura II.3. Concentración de clorofila *a*, *b* y *c* en los distintos tratamientos y sitios en el experimento de inclusión de *L. acuta*.

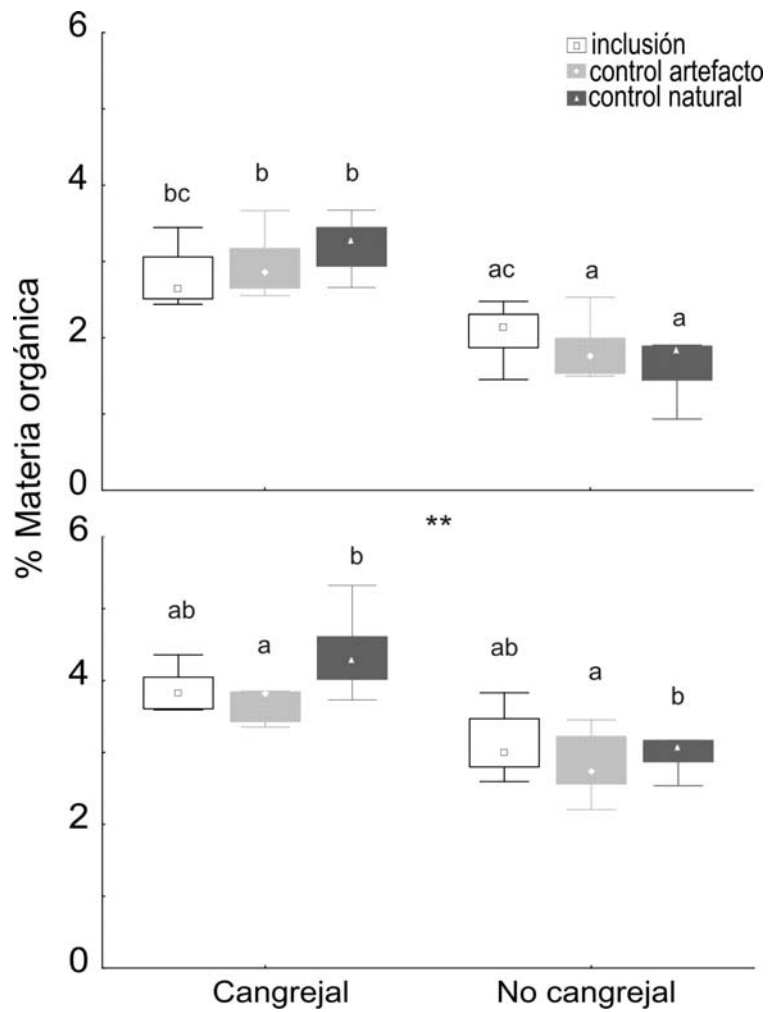


Figura II.4. Porcentaje de materia orgánica en los distintos tratamientos y sitios durante el experimento de inclusión de *Laeonereis acuta* (gráfico superior) y *Neanthes succinea* (gráfico inferior).

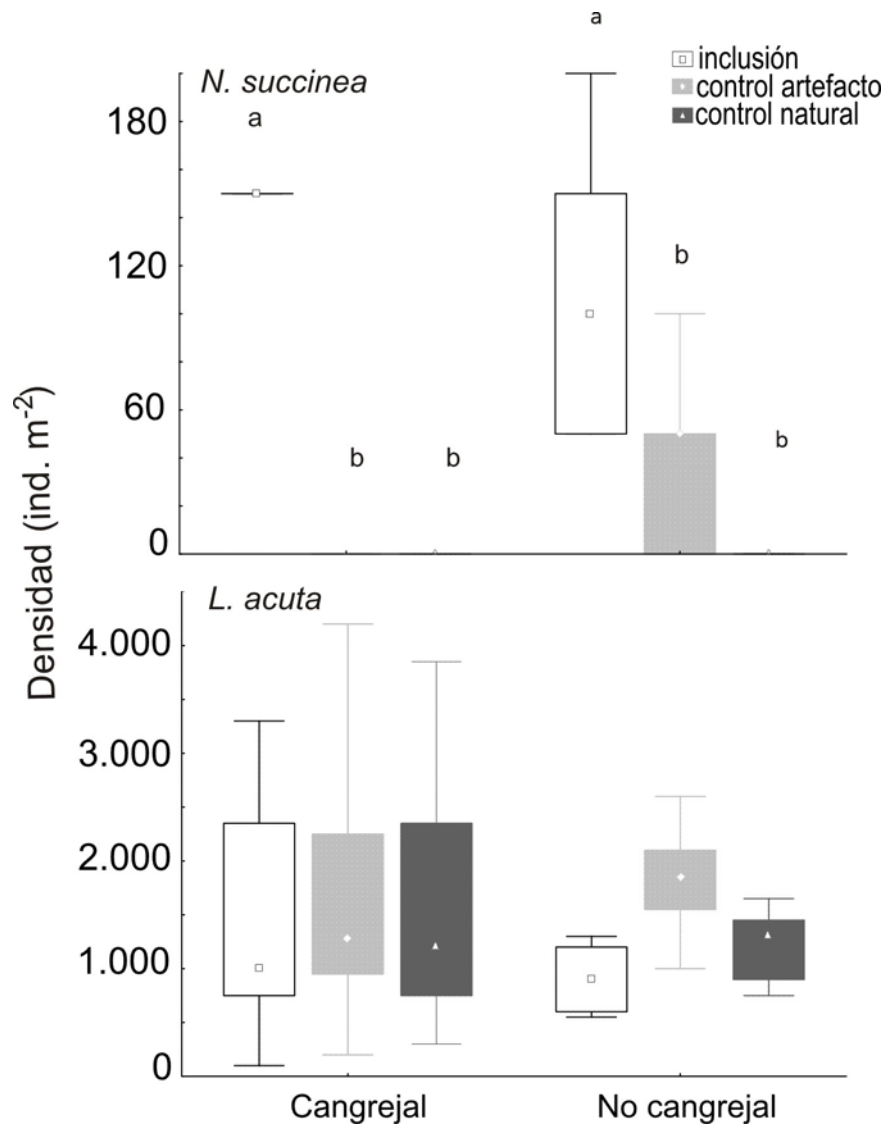


Figura II.5. Densidad de *Neanthes succinea* y *Laeonereis acuta* entre los tratamientos y sitios en el experimento de inclusión del poliqueto *N. succinea*.

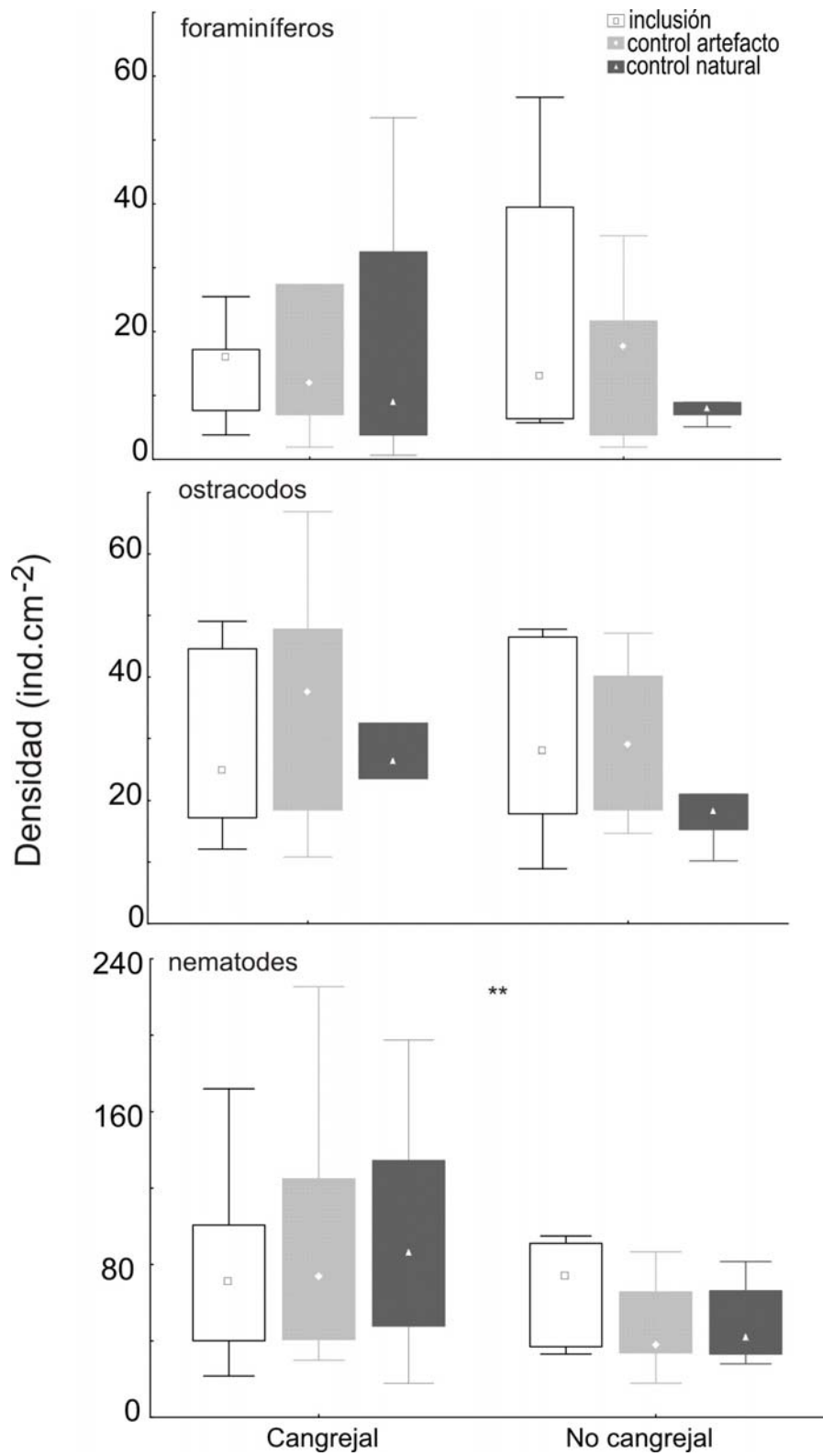


Figura II.6. Densidad de distintos grupos de meioinfauna en los tratamientos y sitios, en el experimento de inclusión de *N. succinea*.

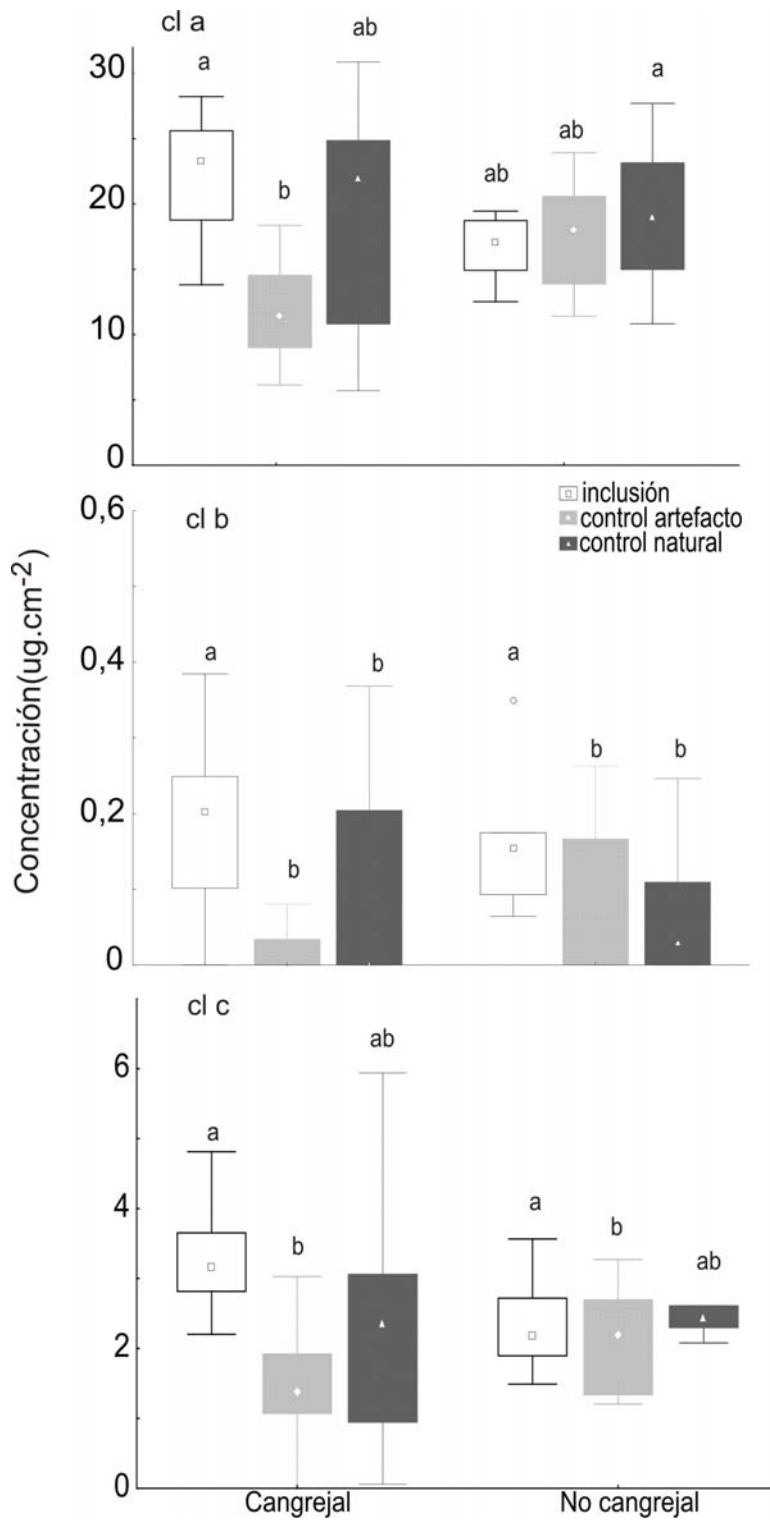


Figura II.7. Concentración de clorofila *a*, *b* y *c* en los tratamientos y sitios en el experimento de inclusión de *N. succinea*.

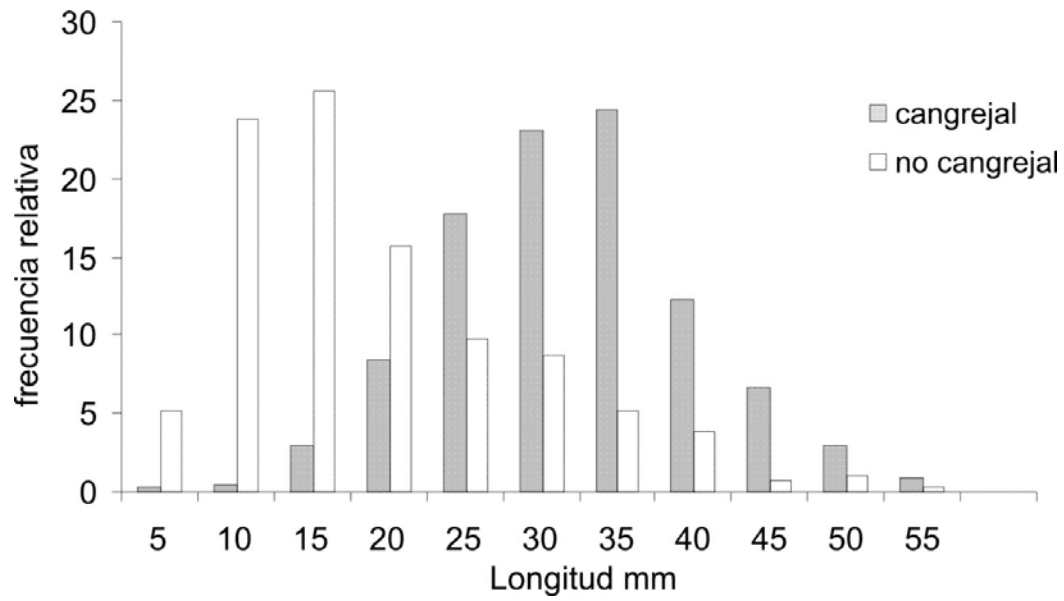


Figura II.8. Distribución de tallas del poliqueto *Laeonereis acuta* dentro y fuera del cangrejal en los controles naturales del experimento de inclusión de *N. succiena*.

CAPÍTULO III

Efecto de caracoles hidróbidos sobre el ensamble de especies bentónicas mediado por la bioturbación de cangrejos

Este capítulo se encuentra publicado como: Alvarez, M.F., Esquiús, K.S., Addino, M., Alberti, J., Iribarne, O., Botto, F., 2013. Cascading top-down effects on estuarine intertidal meiofaunal and algal assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 440, 216–224.



Resumen

Las interacciones entre organismos son factores importantes en determinar la distribución y abundancia de las especies. Debido a la complejidad de las interacciones en los sistemas naturales, el resultado de una interacción dada, puede afectar a otras, modificando la composición de la comunidad. Por ejemplo, la competencia generalmente es asimétrica y usualmente el competidor superior desplaza al subordinado; sin embargo, otras interacciones como la depredación o la ingeniería ecosistémica mediante bioturbación pueden generar efectos equivalentes. En las planicies de marea del ASO, la distribución del cangrejo *Neohelice granulata* y el caracol *Heleobia australis* raramente se superponen, sugiriendo que ambas especies pueden estar involucradas en interacciones negativas; y, dado que ambas especies tienen distintas estrategias de forrajeo, esta interacción negativa puede tener efectos *top-down* sobre la composición del ensamble bentónico. Es así que el objetivo de este capítulo fue evaluar si el cangrejo *N. granulata* desplaza competitivamente al caracol *H. australis*, y si estas interacciones modifican el ensamble de microalgas y sus interacciones. Los muestreos y experimentos de campo mostraron que los cangrejos desplazan a los caracoles hacia las zonas más bajas del intermareal, mayormente debido a la bioturbación. Los cangrejos afectan negativamente la abundancia de los copépodos, flagelados, larvas nauplii y caracoles. Por otro lado, los caracoles afectan negativamente el ensamble de algas, específicamente las cianobacterias y euglenofitas. Los resultados de este capítulo muestran que la interacción entre cangrejos-caracoles modifica los efectos por herbivoría del caracol sobre las microalgas y resalta la compleja red de interacciones que generalmente regulan la estructura de las comunidades en los sistemas naturales.

Introducción

Como se mostró en los capítulos anteriores, la bioturbación generada por organismos ingenieros de ecosistemas modifica las interacciones directas en diferentes niveles tróficos, como por ejemplo depredadores tope (Cap. I) e intermediarios (depredadores y detritívoros; Cap. II). Sin embargo, si bien la depredación puede regular la diversidad, la abundancia de especies y la estructura de la comunidad en una variedad de sistemas marinos, incluyendo costas rocosas (ej. Paine 1966, Hidalgo et al. 2007), pastos marinos (ej. Heck Jr. y Valentine 1995, Heck Jr. y Orth 2006), marismas (ej. Silliman y Bertness 2002, Alberti et al. 2010) y planicies de marea (ej. Peterson 1982, Armitage y Fong 2006), otras interacciones directas pueden generar efectos muy importantes en la cadena trófica. Una de ellas es la competencia que también puede regular la estructura de las comunidades al cambiar la abundancia y distribución de las especies (Connell 1961, 1983, Schoener 1983), e influir en su crecimiento individual y emigración (Kotta y Ólafsson 2003, Moksnes 2004). Así, las interacciones directas o indirectas entre los organismos son la mayor fuerza de estructuración en las comunidades con importantes efectos sobre la composición y distribución de las especies (ej. de Ruiter et al. 2005, ver Introducción general).

En ambientes intermareales de fondos blandos, una de las interacciones directas que puede generar efectos muy importantes es la herbivoría; ya que estos ambientes están caracterizados por una alta producción primaria (ej. Valiela et al. 2000, ver Introducción general) en donde las microalgas bentónicas son frecuentemente dominadas por diatomeas (Underwood y Paterson 1993, Paterson y Hagerthey 2001) y son las responsables de hasta el 50 % del carbono que es asimilado por los consumidores (Sullivan y Currin 2000, Montani et al. 2003). Por lo tanto, el microfitobentos constituye una fuente esencial de alimento para una gran variedad de especies de

invertebrados (Whitlatch y Obrebski 1980, Goldfinch y Carman 2000) y vertebrados (James-Pirri et al. 2001), convirtiéndose así en un importante enlace de energía en las tramas tróficas (Newell 1965, Riera 2010).

Por otro lado, los organismos herbívoros y/o ingenieros de ecosistemas pueden generar un profundo impacto sobre la dinámica de la comunidad y del ecosistema (Hagerthey et al. 2002). El control desde arriba hacia abajo (“*top-down*”) por herbívoros hacia el ensamble de diatomeas, puede ser considerado como una de las perturbaciones más importantes en las planicies de marea (Cadée 2001). En particular el impacto de invertebrados, como caracoles y cangrejos ha sido ampliamente documentado. Por ejemplo, los caracoles hydróbidos son organismos habitualmente encontrados en ambientes costeros (ej. Lillebo et al. 1999); ellos pueden alcanzar altas densidades y biomasa, reduciendo drásticamente las poblaciones naturales de microalgas (Coles 1979) y afectando la estructura de la comunidad bentónica (Bianchi y Levinton 1981, Kelaher et al. 2003). Además, a través de sus estrategias de forrajeo, estos caracoles pueden ser considerados como ingenieros de ecosistemas: por ejemplo *Hydrobia ulvae* puede mezclar horizontalmente la capa superficial del sedimento (Cadée 2001) y *Littoraria sp.* (Lee y Silliman 2006) puede actuar como un ingeniero de ecosistemas alogénico (*sensu* Jones et al. 1997) porque desplaza a otros detritívoros a través de señales de mucus (Lee y Silliman 2006). A su vez, los cangrejos también pueden ejercer un fuerte control sobre las comunidades a través del pastoreo y la bioturbación. Por ejemplo, los cangrejos grápsidos pueden afectar el ensamble bentónico debido a sus actividades de alimentación y excavación (ej. *N. granulata*: Botto e Iribarne 1999, *Pachygrapsus crassipes*: Armitage y Fong 2006); y los cangrejos violinistas pueden reducir la abundancia de microalgas en el sedimento superficial hasta en un 60 % a través de su alimentación (ej. Kristensen y Alongi 2006, Ribeiro e Iribarne 2011). Además, a través de la bioturbación pueden reducir la densidad de la meioinfauna (ej.

Uca sp. Ólafsson y Ndaró 1997, Weis y Weis 2004, *Carcinus sp.* Schratzberger y Warwick 1999). Así, dado que cangrejos y caracoles están ampliamente distribuidos, ellos son importantes fuerzas que modulan las comunidades bentónicas.

En estuarios del ASO, el cangrejo *Neohelice granulata* en las planicies de marea, arroyos y canales es un detritívoro (Iribarne et al. 1997), en donde genera extensos cangrejales (ver Introducción general y Sitio de estudio). En estas áreas de suelo desnudo, es en donde generalmente habita el caracol hidróbido *Heleobia australis* (De Francesco e Isla 2003). Este pequeño caracol (con un largo valvar usualmente menor a 7 mm) es un importante consumidor sobre el microfítobentos (ver Kreeger y Newell 2000), que podría ser un componente biótico principal de la fauna de estuarios de Argentina, con un amplio rango de distribución que va desde Río de Janeiro (22° 54' 10" S) Brasil, hasta el norte de la Patagonia Argentina (40° 84' 59" S) Golfo San Matías (Aguirre y Farinati 2000, De Francesco e Isla 2004). Sin embargo, su distribución en la laguna de Mar Chiquita se encuentra en parches, encontrando zonas en las planicies de marea con y sin caracoles (Obs. Pers., ver también Sitio de estudio). A su vez, en las zonas en donde caracoles y cangrejos coexisten, el patrón de distribución de ambas especies raramente se superpone. Las cuevas de cangrejos ocupan el nivel medio y superior de la planicie de marea, disminuyendo hacia el intermareal bajo (Méndez Casariego et al. 2011), pero generalmente utilizan toda el área para alimentarse, especialmente aquellas zonas que están cubiertas por agua. Por su parte, los caracoles pareciera que solo utilizan el nivel bajo de la planicie, cercano al agua (Obs. Pers.). Así, estos patrones en las distribuciones sugieren que una de las especies excluye a la otra y que este desplazamiento puede ser por competencia por un recurso limitado (alimento o espacio) o por otras interacciones no tróficas como la interacción por diferente tipo de movilidad (Brenchley 1981, 1982, Posey 1987) o bioturbación (Reise 2002, Gutiérrez et al. 2011). Dado que hay evidencias de que en las planicies de marea los cangrejos

consumen principalmente detritos (ej. D’Incao et al. 1990, Iribarne et al. 1997) y no microalgas, se podría hipotetizar que los cangrejos desplazan a los caracoles principalmente por bioturbación. Además, aunque no hay información sobre las estrategias de forrajeo de *H. australis*, es posible que los efectos producidos por este caracol sobre las microalgas sean similares a los reportados para otras especies similares (*Hydrobia ulvae*, see Cadée 2001, Hagerthey et al. 2002) mayormente afectando el ensamble de microalgas por su alimentación (el sedimento es la principal fuente de alimento de *H. australis* Canepuccia et al. 2007b) y por mezclar horizontalmente el sedimento (Cadée 2001).

Considerando el rol esencial de ambas especies en estos ambientes, y teniendo en cuenta que tienen diferentes estrategias de forrajeo y formas de bioturbación, es esperable que la simple presencia de una de las dos especies, tanto como su potencial interacción, produzca efectos importantes sobre el ensamble de algas y los organismos infaunales. Es así que el objetivo de este capítulo fue evaluar si el cangrejo *N. granulata* desplaza competitivamente (indirectamente por bioturbación o directamente por alimento) al caracol *H. australis*, y si estas interacciones modifican el ensamble de microalgas y sus interacciones en tramas tróficas bentónicas. En este caso se evaluaron las siguientes hipótesis: a) el cangrejo afecta negativamente el patrón de distribución y la densidad de los caracoles, restringiéndolos hacia zonas con menor densidad de cuevas de cangrejos, y b) esta interacción entre cangrejos y caracoles tiene un efecto “*top-down*”, afectando el ensamble bentónico.

Materiales y métodos

Este estudio fue realizado durante el período 2010-2011 en el arroyo “cangrejito” (ver Sitio de estudio).

Patrón de distribución de los caracoles

Observaciones preliminares sugieren que la distribución de las cuevas de los cangrejos y de los caracoles se superpone levemente (ver Fig. III.1). Por esta razón, para evaluar si la distribución espacial de los caracoles está relacionada con la distribución de las cuevas de cangrejos, se registró el número de caracoles en áreas con y sin cuevas de cangrejos en la zona comprendida entre el nivel bajo y medio del intermareal, en dos momentos diferentes del ciclo de marea (marea baja y marea creciente) y en 19 fechas de muestreo distribuidas a lo largo de 7 meses (desde Agosto hasta Febrero). La densidad de cuevas activas de cangrejos fue registrada utilizando un marco de alambre de 50 x 50 cm y la densidad de caracoles fue estimada con un marco de 20 x 20 cm ubicado dentro del marco más grande. Las muestras (n = 14) fueron seleccionadas al azar en cada una de las fechas de muestreo, en cinco áreas contiguas con y sin cuevas activas de cangrejos, las cuáles están intercaladas en la disposición espacial. Para evaluar si la densidad de los caracoles es diferente en relación a la presencia o ausencia de los cangrejos y al nivel del intermareal, se realizó un test de t corregido por aproximación de Welch, para varianzas desiguales (t_c : Zar 1999) para cada fecha de muestreo utilizando dos grupos (con y sin cuevas de cangrejos). Cada momento de la marea (marea baja y creciente) fue analizado por separado.

Efectos de los cangrejos sobre la densidad de caracoles

Los cangrejos podrían estar desplazando a los caracoles hacia los niveles más bajos del intermareal, y dado que estarían alimentándose de diferentes ítems (ya que los cangrejos no afectaron el ensamble de microalgas, ver Resultados y Discusión) posiblemente no sea debido a competencia por alimento sino a los efectos de construcción y mantenimiento de sus cuevas (bioturbación) o simplemente por el efecto de caminar. Para evaluar si la densidad de los caracoles cambia con la bioturbación de

los cangrejos, se seleccionaron al azar 10 cuevas activas de cangrejos y se registró la abundancia de caracoles (marcos de 20 x 20 cm) en los montículos que éstos generan mientras cavan sus cuevas y del lado opuesto. De la misma manera, para evaluar si el disturbio creado por la movilidad afecta a la densidad de los caracoles, se seleccionaron 10 áreas (20 x 20 cm) con y sin huellas de cangrejos. En ambos casos las hipótesis nula de no diferencias en la densidad de caracoles entre montículo-opuesto y huellas-opuesto fueron analizadas con un test de t para muestras apareadas (Zar 1999).

Efectos de los cangrejos y los caracoles sobre el ensamble de la infauna

Los cangrejos y los caracoles pueden tener importantes efectos “*top-down*” afectando el ensamble infaunal ya que pueden generar parches o micro hábitats en donde las especies más adaptadas a esas condiciones prevalecen (ej. Smith et al. 1996, Pappaspyrou et al 2006). Así, para evaluar si existe algún efecto de caracoles y cangrejos sobre la comunidad infaunal se realizó un experimento de exclusión que constó de seis tratamientos, cada uno replicado 10 veces: 1) exclusión de caracoles “ES” (cajas de exclusión total), 2) control de artefacto de la exclusión de caracoles “CS” (caja parcial), 3) exclusión de cangrejos “EC” (cajas), 4) control de artefacto de la exclusión de cangrejos “CC” (caja parcial), 5) control natural en la zona de los caracoles “CNS” y 6) control natural en la zona de los cangrejos “CNC” (Fig. III.2). La exclusión de caracoles fue realizada utilizando cajas de plástico de 30 x 30 x 40 cm con un tamaño de malla de 2 mm, que fueron enterradas 10 cm en el sedimento. Antes de poner la exclusión, todos los caracoles fueron removidos y el sedimento, siguiendo la metodología de Byers (2000), fue frotado con las manos para homogeneizar la variabilidad espacial inicial en las densidades de algas epipélicas (algas que se desarrollan sobre el sedimento). El control de artefacto de la exclusión de caracoles fue realizado con los mismos materiales, pero únicamente con 3 de los 4 laterales y la mitad del techo. Con este

control de artefacto se puede evaluar cualquier efecto posible producido por el diseño de las exclusiones o los materiales. Las exclusiones de cangrejos fueron realizadas con cajas de plástico de 50 x 50 x 50 cm, de 1 cm de apertura de malla; este tamaño permitió el libre movimiento de los caracoles, evitando la entrada de cangrejos (Fig. III.2). El control de artefacto de la exclusión de cangrejos, fue realizado con el mismo material, pero con 3 laterales. Dado que estas dos especies están segregadas en las planicies intermareales (los caracoles ocupan el nivel bajo, en tanto que los cangrejos ocupan el nivel medio y superior; ver Resultados), las unidades experimentales (UE) fueron aleatoriamente distribuidas a lo largo del borde en donde ambas distribuciones se superponen ligeramente (ver Fig. III.1). También por esta razón, se establecieron dos áreas sin disturbio como controles naturales, en donde cada una de las áreas fue ocupada mayoritariamente por una de las especies. El experimento se realizó durante el otoño temprano, comprendiendo 15 días entre finales de Marzo y principio de Abril, porque es durante esta época en donde los cangrejos están más activos (Escapa et al. 2007, Méndez Casariego et al. 2011). Además, el lapso experimental fue seleccionado considerando que la meioinfauna y las microalgas, tienen ciclos de vida cortos y tasas de renovación altas (ej. nematodos: *Rhabditis marina* 3 días, *Diplolaimelloides* sp. entre 7 y 12 días; dependiendo de la temperatura; Hopper et al. 1973; y dependiendo de distintos factores físicos, la diatomea *Navicula* sp. duplica su densidad celular en 4 días, Curbelo et al. 2004; en tanto que la tasa de crecimiento (número de divisiones por día) de *Thalassiosira* sp. es de 1.71, López Elías et al. 2009) y responden rápidamente ante un disturbio (Coull 1999, Pillay et al. 2009). Durante el período experimental todas las UE fueron controladas diariamente, así los cangrejos o caracoles que ingresaron en las exclusiones no deseadas fueron removidos manualmente. Una vez finalizado el experimento (principio de Abril), en cada UE se tomó una muestra de sedimento (2 cm de diámetro y 2 cm de profundidad) para cuantificar la densidad de la meioinfauna (ver

metodología en el Cap. II). Para evaluar el efecto sobre la macrofauna, se obtuvo una muestra de sedimento (10 cm de diámetro y 10 cm de profundidad, siguiendo la metodología explicada en el Cap. I). Como indicador de la densidad de cangrejos se contó el número de cuevas activas dentro de cada réplica (ver Iribarne et al. 2005). Una vez que se obtuvieron todas las muestras, los primeros 2 cm del sedimento de toda la UE fueron removidos y tamizados a través de una malla de 500 μm para contar y estimar la densidad de caracoles. Sólo fueron contados los organismos vivos a través de la presencia del opérculo, y todos identificados como *H. australis* (De Francesco e Isla 2003, 2004).

Para comparar si la composición de la meioinfauna (500- 62 μm) cambia entre los tratamientos, se realizaron análisis uni y multivariados. A partir de los datos de abundancia, se utilizó un matriz de similitud de Bray-Curtis sobre los datos transformados con raíz cuarta y se obtuvo un ordenamiento multidimensional no-métrico (nMDS) para explorar los datos y obtener una representación visual de las similitudes de las muestras (Clarke y Warwick 2001). Las posibles diferencias en el ensamble de la meioinfauna fueron testeadas utilizando un análisis multivariado de similitudes de una vía (ANOSIM) y en caso de detectarse diferencias, se realizó posteriormente una prueba SIMPER para identificar el porcentaje de contribución de cada taxón a las disimilitudes encontradas (Clarke 1993). Aquellos taxones que contribuyeron al menos al 10 % de las disimilitudes encontradas fueron considerados importantes (Bulleri 2005). El nMDS, ANOSIM y SIMPER fueron realizados utilizando el programa PRIMER 5. Para evaluar la hipótesis nula de no diferencia en las abundancias de grupos infaunales, cangrejos y caracoles entre tratamientos, la abundancia de aquellos grupos que aportaron a las disimilitudes fue analizada con una prueba de ANOVA de una vía, seguido por el test *a posteriori* de Tukey (Zar 1999). La normalidad y homecedasticidad de los datos fue evaluado utilizando el test de Shapiro-

Wilk (Zar 1999) y de Cochran (Underwood 1997). Cuando los supuestos no fueron cumplidos, se realizaron transformaciones monotónicas de los datos, para remover la heterogeneidad de varianzas (Underwood 1997).

Efectos de los cangrejos y los caracoles sobre el ensamble de algas bentónicas y el contenido de MO

Para analizar si las interacciones entre los cangrejos y los caracoles afectan la abundancia y distribución de los productores primarios, se tomaron muestras de sedimento (2 cm de diámetro y 2 cm de profundidad) en todos los tratamientos del experimento que se mencionó previamente, para estimar la biomasa de microalgas mediante la concentración de los diferentes tipos de clorofila (cl). Las distintas clases de cl (*a*, *b*, *c* y *total*) son características de diferentes grupos de algas, por ejemplo la cl *b* se encuentra principalmente en las algas verdes, la cl *c* en las algas rojas y la cl *a* se encuentra en todas las algas; de ésta manera a través del estudio de los diferentes pigmentos se puede tener un indicio de qué grupos o clases de algas mayormente están siendo estudiados. Las muestras una vez obtenidas fueron procesadas como se describió en el Cap. II. La hipótesis nula de no diferencias en la concentración de cl (como un estimador de la productividad primaria) entre tratamientos se evaluó usando una prueba de ANOVA de una vía para cada tipo de clorofila (Zar 1999).

A su vez, para evaluar si los caracoles o los cangrejos modifican el ensamble de microalgas, se tomó una muestra de sedimento en la mitad de las UE (2 cm de diámetro y 1 cm de profundidad) para cuantificar la abundancia de cada uno de los grupos de microalgas (ej. cianobacterias, clorofitas, euglenofitas y diatomeas). Una vez obtenidas las muestras, éstas fueron preservadas en una mezcla de agua destilada, alcohol y formol en una proporción de 6:3:1 (Prescott 1962). La identificación de las algas se realizó siguiendo la literatura apropiada (Cox 1996, Guarrera et al. 1968, 1972; Hindák 1977, 1980, 1984, 1988, 1990; Komárek y Anagnostidis 1985, 1989, 1999, 2005; Tell y

Conforti 1986; Weber 1971) y el recuento de individuos se realizó bajo un microscopio óptico en una cámara de Sedgwick–Rafter de 0,5 ml. (McAlice 1971). La abundancia de grupos fue expresada como el número de individuos por cm^2 , considerando sólo aquellos con cloroplastos remanentes.

Para comparar si la composición del ensamble de las microalgas es diferente entre los tratamientos, se realizó un análisis multivariado (ANOSIM). Para evaluar la hipótesis nula de no diferencia en la densidad de cada uno de los grupos de microalgas entre los distintos tratamientos se utilizó una prueba de ANOVA de una vía (Zar 1999).

Por otra parte, las actividades de construcción y mantenimiento de las cuevas por parte de los cangrejos, modifica las propiedades del sedimento incrementando el contenido de agua y MO (Botto e Iribarne 2000). De la misma manera, las actividades de forrajeo de los caracoles que involucran producción de mucus (ej. *Ilyanassa obsoleta*, Edwards y Welsh 1982) podrían aumentar la concentración de MO en el sedimento y el contenido de carbono y nitrógeno (ej. *A. globulus*, Pillay et al. 2009). Por lo tanto, los caracoles no sólo pueden tener efectos negativos sobre los productores primarios, ellos también indirectamente pueden ser ventajosos para las microalgas dado que podrían incrementar el contenido de MO y proveer un sustrato pegajoso en donde las microalgas se adhieran (Edwards y Davies 2002). Por este motivo, para evaluar el efecto de los caracoles sobre el contenido de MO, se tomaron muestras de sedimento (5 cm de diámetro y 5 cm de profundidad) en el centro de cada UE. El contenido de MO fue estimado como se describió en el Capítulo I y II. La hipótesis nula de no diferencias en el porcentaje de MO entre tratamientos fue analizado con una prueba de ANOVA de una vía, seguido por el test *a posteriori* de Tukey (Zar 1999).

Resultados

Patrón de distribución de los caracoles

Las densidades de *Heleobia australis* encontradas durante los meses de muestreo fueron ampliamente variables, especialmente durante la bajamar, cerca del agua (desde 3.500 hasta 30.000 individuos.m⁻²). Durante la bajamar, hubo diferencias en la densidad de caracoles entre áreas con y sin cangrejos para todas las fechas de muestreo (mayor $t_c = 22,18$; $gl = 12$; $p < 0,01$ y menor $t_c = 5,01$; $gl = 12$; $p < 0,01$; Fig. III.3), siempre con mayor densidad de caracoles en áreas sin cangrejos. Durante la marea creciente se encontraron resultados similares en 17 de las 19 fechas de muestreo (mayor $t_c = 27,44$; $gl = 6,33$; $p < 0,01$; menor $t_c = 3,95$; $gl = 6,02$; $p < 0,01$). Sin embargo, no se encontraron diferencias entre sitios para 2 fechas de muestreo (9 de Agosto: $t_c = -1,27$; $p = 0,22$ y 2 de Febrero: $-1,43$; $p = 0,17$; $gl = 12$; Fig. III.3).

Efectos de los cangrejos sobre la densidad de caracoles

Los resultados mostraron que la densidad de los caracoles fue mayor en las áreas opuestas a los montículos ($t = -3,63$; $gl = 9$; $p < 0,01$) y en las áreas sin huellas ($t = -2,92$; $gl = 9$; $p < 0,05$; ver Fig. III.4). Sin embargo las mayores diferencias están dadas entre áreas con y sin montículo, sugiriendo que la bioturbación es el principal proceso que regula la distribución de los caracoles.

Efectos de los cangrejos y los caracoles sobre el ensamble de la infauna

Los resultados obtenidos al comparar las densidades de cangrejos y caracoles entre los distintos tratamientos, muestran que el experimento funcionó en forma adecuada; encontrándose los valores más bajos en las cajas de exclusiones (Fig. III.5). La mayor densidad de caracoles fue encontrada en aquellos tratamientos sin cangrejos o con menor densidad (CNS y EC, Fig. III.5). Las densidades de *H. australis* fueron muy

variables y alcanzaron valores de hasta 19.000 ind.m⁻². Sin embargo, hubo efectos secundarios al analizar la densidad de cuevas de *N. granulata*, dado que éstos construyeron las cuevas cerca de ambos controles de caja, por lo que la mayor densidad de cuevas activas fue registrada en estos tratamientos (Tabla III.1, Fig. III.5). Este resultado fue analizado considerando que estos tratamientos tienen mayor densidad de cuevas de cangrejos que el control natural para cangrejos (CNC) y que posiblemente los efectos de los cangrejos pueden ser sobrestimados, dado que esta es una condición artificial.

Los grupos meioinfaunales (500-62 µm) encontrados durante el experimento fueron ostrácodos, nematodos, foraminíferos, copépodos harpacticoideos, larvas nauplii, pequeños poliquetos pertenecientes a la familia Ctenodrillidae, *Laeonereis acuta* y flagelados. El análisis multivariado mostró que el ensamble de grupos meioinfaunales es diferente entre los tratamientos ($R = 0,081$; $p < 0,05$; Fig. III.6) y la comparación *a posteriori* mostró que la exclusión de caracoles (ES) fue diferente a ambos controles de artefacto (CC y CS) y al control natural en la zona de cangrejos (CNC). Por su parte la exclusión de cangrejos (EC) fue distinta al control natural en la zona de cangrejos (CNC; Tabla III.2). Cinco grupos fueron los responsables de las disimilitudes halladas entre tratamientos; nematodos, copépodos harpacticoideos, flagelados, ostrácodos y larvas nauplii. Los nematodos contribuyeron a las diferencias con un valor cercano al 45 %, mientras que los otros grupos con valores cercanos al 12 %.

La densidad de copépodos harpacticoideos, larvas nauplii y flagelados fue mayor en los tratamientos con menor densidad de cangrejos (EC y ES); y particularmente cuando ambos grupos fueron excluidos (ES, ver Tabla III.1; Fig. III.7). Para los tres grupos mencionados, se registró un incremento de varianzas en ambas exclusiones (EC y ES) comparado con los otros tratamientos. Para los nematodos y ostrácodos las pruebas de ANOVA no mostraron diferencias entre tratamientos (ver Tabla III.1).

No se encontraron efectos de caracoles o cangrejos en la abundancia de macrofauna, la cuál se encontró conformada solamente por el poliqueto *Laeonereis acuta* (Tabla III.1).

Efectos de los cangrejos y los caracoles sobre el ensamble de algas bentónicas y el contenido de MO

El análisis de la concentración de cl mostró diferencias sólo para la cl *b* (Tabla III.3; Fig. III.8) con mayores concentraciones (casi 50% más) en CS respecto a ES; los tratamientos con las mayores y menores densidades de cangrejos, pero con densidades similares de caracoles. No se encontraron diferencias para la cl *a*, *c* y *total* (Tabla III.3).

Cuando se analizó el ensamble de las especies de microalgas, se encontraron 47 taxones diferentes correspondientes a 4 grandes grupos: cianobacterias (4 taxa; 8,5 %), clorofitas (10 taxa; 21,3 %), euglenofitas (1 taxa; 2,2 %) y diatomeas (32 taxa; 68 %), las cuáles fueron el grupo más diverso y abundante. La densidad total de microalgas no respondió claramente a los caracoles o cangrejos y la mayor densidad fue encontrada en ambas exclusiones (ES y EC, cajas con baja densidad de cangrejos o de ambos); en tanto que la menor densidad se registró en los controles naturales de caracoles (CNS). Las varianzas fueron mayores en ambas cajas de exclusión (EC y ES) y en áreas bioturbadas por cangrejos (CNC); mostrando que los valores más altos encontrados podrían estar relacionados con áreas sin depredadores (cangrejos y baja densidad de caracoles) y en áreas heterogéneas, como los cangrejales; dado que ofrecen parches entre las cuevas.

El análisis multivariado ANOSIM reveló que la composición del ensamble de microalgas es diferente entre tratamientos ($R = 0,34$; $p < 0,01$; Fig. III.6) y el test *a posteriori* mostró un efecto mayor por parte de los caracoles que de los cangrejos. La ES fue diferente a EC (ES excluye a caracoles, y ES y EC excluye a cangrejos) y sólo fue similar al CNC; y además EC fue sólo diferente del CNS (ver Tabla III.4). Todos

los grupos encontrados (esto es, cianobacterias, diatomeas, clorofitas y euglenofitas) contribuyeron a las disimilitudes entre tratamientos.

Al analizar la abundancia de cada uno de estos grupos por separado, se encontró que las densidades de clorofitas, cianobacterias y euglenofitas fueron afectadas por la combinación de ambos, caracoles y cangrejos; en tanto que la densidad de diatomeas no (ver Tabla III.3). La densidad de clorofitas en el CNS fue sólo similar a la ES y menor que todos los otros tratamientos (Fig. III.10). La densidad de cianobacterias siguió casi el mismo patrón que la densidad de algas totales, con los valores más bajos en el CNS, CC y CS (Fig. III.10). La densidad de euglenofitas en la EC fue 8 veces mayor que en el CNS (Fig. III.10). Siguiendo el mismo patrón que la densidad de algas totales, la variabilidad en la densidad de clorofitas, cianobacterias y euglenofitas fueron mayores en áreas bioturbadas por cangrejos. Esto sugiere que dentro de los cangrejales la densidad de algunos grupos de microalgas no es homogénea, posiblemente porque ellas crecen en pequeñas zonas que están inmersas en una matriz más grande de cuevas, montículos y sedimento desnudo.

Cuando se analizó el porcentaje de MO no se encontraron diferencias entre los distintos tratamientos (Tabla III.3).

Discusión

Los resultados de este capítulo muestran cómo la heterogeneidad espacial generada por interacciones indirectas, como la bioturbación, genera cambios en la trama trófica. Se mostró que cuando coexisten, el cangrejo *Neohelice granulata* desplaza mediante bioturbación al caracol *Heleobia australis* hacia el intermareal bajo. Cada una de estas especies afecta de diferentes formas el ensamble de especies infaunales y de microalgas. Por ejemplo, los caracoles modificaron la densidad de microalgas, específicamente a las cianobacterias, clorofitas y euglenofitas. Además, la presencia de los caracoles y de los

cangrejos produjo efectos sobre los organismos infaunales, incluidos los propios caracoles.

Los cangrejos afectan la distribución de los caracoles restringiéndolos hacia el intermareal bajo; mostrando que cuando los cangrejos están ausentes, los caracoles son capaces de colonizar el intermareal alto (ocupado por cangrejos). Los resultados también sugieren, que este desplazamiento no está dado por una competencia por alimento; ya que los cangrejos no afectaron la concentración de clorofila y el ensamble de microalgas, y estudios previos con isótopos estables mostraron que la principal fuente de alimento de los cangrejos es el detrito de *Spartina sp.* (Botto et al. 2005). Así los efectos aquí observados podrían ser por bioturbación. Otros trabajos han mostrado que los cangrejos pueden incrementar el enterramiento de los caracoles (ej. Armitage y Fong 2006). Sin embargo dado que unos pocos caracoles fueron encontrados enterrados, es más probable que en este caso el desplazamiento sea debido a que los cangrejos decrecen el área disponible para la alimentación de los caracoles al generar montículos y enterrar las microalgas bentónicas o debido al disturbio que provocan con su movilidad. Sin embargo, los cangrejos podrían tener efectos indirectos positivos sobre las cianobacterias, clorofitas y la densidad de algas totales, pero estos efectos serían sólo a densidades intermedias, dado que en áreas bioturbadas por cangrejos estos grupos de microalgas alcanzan las densidades más altas, mientras que en áreas con altas densidades de cangrejos, como el control de caja, la densidad de los mismos grupos de microalgas es menor.

Varios trabajos han mostrado los efectos “*top-down*” de los caracoles herbívoros sobre la abundancia y diversidad de especies (ej. Mak y Williams 1999, Dunmore y Schiel 2003); sin embargo, pocos estudios han examinado cómo son las interacciones entre organismos herbívoros y bioturbadores, y si estos efectos se reflejan en niveles tróficos inferiores (ver Hagerthey et al. 2002, Armitage y Fong 2006). Este capítulo, en

línea con trabajos previos (ej. Armitage y Fong 2006) muestra que solo organismos infaunales específicos, como los flagelados, copépodos y larvas nauplii fueron afectados por ambos, caracoles y cangrejos. La bioturbación producida por *Neohelice granulata* afecta negativamente la estructura de la comunidad bentónica, especialmente a los ostrácodos, copépodos y turbelarios (Cruz Rosa y Bemvenuti 2005); y los nematodos, que disminuyen su abundancia en cercanías de las cuevas, específicamente en donde los cangrejos construyen el montículo (Botto e Iribarne 1999). Por otra parte, el forrajeo y la bioturbación producida por los caracoles disminuyen la densidad total de meioinfauna, especialmente la de copépodos harpacticoideos porque son más susceptibles al pastoreo (ej. *Assiminea globulus*, Pillay et al. 2009; *Terebralia palustris*, Carlen y Ólafsson 2002). De esta manera, aunque los resultados de este capítulo muestran que los cangrejos y los caracoles afectan en forma negativa la densidad de flagelados, copépodos harpacticoideos y larvas nauplii; estos resultados no pueden ser atribuidos a la depredación. Ambos organismos estudiados, aunque principalmente los cangrejos, disturban el sedimento en forma muy activa y consecuentemente la intensidad de disturbios no debería ser excluida como un mecanismo que este modificando las abundancias de la infauna.

Adicionalmente, dada la complejidad de las posibles interacciones en este sistema, los copépodos podrían seleccionar positivamente aquellas unidades experimentales en donde la densidad total de algas fue mayor (esto es, EC y ES); dado que son organismos capaces de migrar activamente (Hicks y Coull 1983), son buenos nadadores (Palmer 1988) y se alimentan de las microalgas bentónicas (Pinchney y Sandulli 1990, De Troch et al. 2008). Así, una combinación de mayor disponibilidad de comida (microalgas) y áreas más “seguras” (ya sea por bajos niveles de bioturbación o de depredación) determinan la densidad y la elección activa de ciertos grupos de organismos. Por otro lado, los efectos de bioturbación o de depredación, por parte de caracoles y cangrejos,

podrían ser distintos dependiendo de sus diferentes estrategias de forrajeo y bioturbación o a sus diferencias en tamaño y densidades. Los caracoles posiblemente mezclan el primer centímetro del sedimento (ej. *Hydrobia ulvae*, Cadée 2001) afectando la meioinfauna y el ensamble de microalgas (ej. Pillay et al. 2009) y considerando que son muy abundantes, sus efectos son muy importantes para el conjunto de microalgas y los organismos que depredan sobre ellas. Sin embargo, los cangrejos construyen cuevas semipermanentes (hasta 0,33 m de profundidad en áreas no vegetadas, Iribarne et al. 1997), que afectan la columna del sedimento; pero entre las cuevas el sedimento está poco modificado, generando pequeños parches con y sin disturbio dentro de los cangrejales. Así, estas diferencias afectan direccionalmente el ensamble de microalgas con diferentes consecuencias que dependen del organismo involucrado y posiblemente con diferentes efectos sobre toda la trama trófica.

Otro componente importante del ensamble infaunal de las planicies de mareas son los poliquetos. Particularmente en estos estuarios, el poliqueto *Laeonereis acuta* es la especie más abundante (ej. Botto et al. 1998, 2005; Martinetto et al. 2005; Cap. I y II de esta tesis) y es considerado un detritívoro (ej. Ieno y Bastida 1998). Dado que muchas veces poliquetos y caracoles utilizan el mismo recurso alimenticio, ambos grupos pueden competir por el alimento, mostrando que los caracoles pueden afectar la abundancia de los anélidos en forma negativa (ej. Kelaher et al. 2003). Efectos similares podrían ser esperados por los cangrejos debido a la activa bioturbación; porque al ser detritívoros pueden ingerir indirectamente los reclutas asentados (Woodin 1976) o pueden inhibir el asentamiento y/o la persistencia de los reclutas infaunales (Cruz Rosa y Bemvenuti 2004). Sin embargo, en los resultados de este capítulo la densidad de *L. acuta* no fue modificada por las actividades de forrajeo y/o bioturbación de los cangrejos o de los caracoles. Si consideramos que tampoco se encontraron diferencias entre tratamientos en el contenido de MO en el sedimento, es probable que los

poliquetos no estuviesen limitados por la concentración de alimento. Sin embargo, la duración del experimento (15 días) posiblemente no fue lo suficientemente prolongada para detectar cambios en este tipo de organismos, dado que son organismos más sedentarios y el reclutamiento se produce a través de larvas.

El microfitobentos es el ítem alimentario preferido para la infauna bentónica detritívora, que incluye a caracoles, ciertas especies de bivalvos y crustáceos, muchos poliquetos y representantes de otros phyla (Miller et al. 1996). Por ejemplo, las diatomeas constituyen la principal fuente de alimento para *Hydrobia totteni* (Levinton y Bianchi 1981, Bianchi y Levinton 1984) y las microalgas y algas filamentosas son un componente significativo en la dieta de *Littoraria scabra* (Alfaro 2008) y de *Heleobia ulvae* (Riera 2010). Así, este capítulo muestra coincidencia con estudios previos (ej. Blanchard et al. 2000, Haubois et al. 2005, Armitage et al. 2009) en donde el forrajeo por los caracoles reduce la abundancia del microfitobentos y afecta el ensamble de microalgas. Específicamente estos resultados muestran que *H. australis* afecta negativamente la densidad de algas totales y la abundancia de cianobacterias; aunque algunos grupos como clorofitas y euglenofitas fueron positivamente afectadas por los caracoles, y este efecto fue evidente sólo a densidades intermedias (ej. EC). Niveles intermedios de herbivoría pueden estimular la producción del microfitobentos, al incrementar la disponibilidad de nutrientes y la profundidad de la zona fótica, al reducir el espesor de las microalgas (Kuhl et al. 1994, Pinckney et al. 2003) o por eliminar células viejas (Pillay et al. 2009); y estos efectos han sido demostrados en otros sistemas como en ecosistemas marinos y de agua dulce (Connor et al. 1982, Worm et al. 2002). En sistemas de fondos blandos, las microalgas constituyen un importante componente de la producción primaria que sustenta niveles tróficos superiores, son un recurso alimenticio esencial para los nematodos y poliquetos, y pueden ser importantes en el sustento de la trama trófica estuarial (Botto et al. 2005). Así, los caracoles cumplen un

rol importante ya que modifican la estructura del ensamble de microalgas cambiando la composición relativa de las especies y sus abundancias.

En conclusión, este capítulo muestra que posiblemente a través de la bioturbación, el cangrejo cavador *Neohelice granulata* desplaza a los caracoles hacia zonas más bajas del intermareal, afectando su distribución. Además, las interacciones entre los cangrejos y los caracoles, tienen consecuencias importantes de tipo “*top-down*” sobre el ensamble de meioinfauna (500-62 μm) y microalgas; mostrando que las actividades de bioturbación modifican la interacción herbívoros (caracoles)- algas. El microfitobentos tiene funciones esenciales en ecosistemas marinos de fondos blandos (Miller et al. 1996, Lei et al. 2010), y mucho de estos ambientes están habitados por caracoles herbívoros que forrajean sobre ellos (Lever y Valiela 2005, Alfaro 2008) o por organismos bioturbadores (ej. Wilson 1991, Meysman et al. 2006). De esta manera, los resultados de este capítulo enfatizan una vez más la importancia de incorporar las interacciones indirectas que genera la bioturbación como generador de heterogeneidad espacial al estudio de las interacciones directas en una trama trófica. Especialmente en estos ambientes en donde la producción primaria es tan importante, el efecto indirecto sobre la relación herbívoros – algas pueden provocar cambios en toda la cadena trófica.

Tablas y figuras

Tabla III.1. Resultado de las pruebas de ANOVA de una vía para cada uno de los grupos de organismos meio y macrofaunales, evaluando el efecto entre los distintos tratamientos. (* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$).

Grupo	Fuente de variación	Gl	CM	F	P
Copépodos harpacticoideos (a)	Tratamientos	5	11,91	4,59	0,00**
	Error	50	2,59		
Nematodos	Tratamientos	5	96981	0,64	0,66
	Error	50	144501		
Flagelados (b)	Tratamientos	5	0,85	4,57	0,00**
	Error	50	0,18		
Larvas nauplii (a)	Tratamientos	5	7,18	2,75	0,02*
	Error	50	2,61		
Ostrácodos (a)	Tratamientos	5	4,88	1,06	0,39
	Error	50	4,6		
<i>Laeonereis acuta</i>	Tratamientos	5	4,95	0,23	0,94
	Error	51	21,28		
<i>Heleobia australis</i> (c)	Tratamientos	5	50,68	11,73	0,00**
	Error	50	4,31		
<i>Neohelice granulata</i> (a)	Tratamientos	5	23,29	8,96	0,00**
	Error	51	2,59		

a) datos transformados con raíz; (b) transformación con raíz cuarta + 1; (c) transformación \log_2 .

Tabla III.2. Comparación *a posteriori* entre tratamientos para el ensamble meioinfaunal, luego del test multivariado ANOSIM. ES (“exclusión de caracoles”), EC (“exclusión de cangrejos”), CC (“control de artefacto de la exclusión de cangrejos”), CS (“control de artefacto de la exclusión de caracoles”), CNS (“control natural en la zona de los caracoles”), CNC (“control natural en la zona de los cangrejos”). R global R = 0,0085. Resultados en negrita y con* denotan $p < 0,05$.

Grupos	Estadístico R
ES, EC	-0,04
ES, CC	0,10*
ES, CS	0,29*
ES, CNC	0,26*
ES, CNS	0,06
EC, CC	0,05
EC, CS	0,12*
EC, CNC	0,21*
EC, CNS	0,07
CC, CS	-0,06
CC, CNC	0,05
CC, CNS	0,1*
CS, CNC	0
CS, CNS	0,10*
CNC, CNS	0,04

Tabla III.3. Resultado de las pruebas de ANOVA de una vía para cada uno de los grupos de clorofila, de microalgas y para el contenido de MO, evaluando el efecto entre los distintos tratamientos. (* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$).

Fuente de variación		Gl	CM	F	p
% MO	Tratamientos	5	0,21	0,56	0,72
	Error	51	2,61		
Clorofila a	Tratamientos	5	2,76	0,34	0,88
	Error	51	7,94		
Clorofila b (b)	Tratamientos	5	0,01	2,93	0,02*
	Error	51	0,00		
Clorofila c	Tratamientos	5	0,34	1,4	0,23
	Error	51	0,24		
Clorofila total	Tratamientos	5	3,18	0,36	0,87
	Error	51	8,77		
Dens. algas totales (a)	Tratamientos	5	5067,9	4,84	0,00**
	Error	24	1046,3		
Diatomeas	Tratamientos	5	5109286	1,4	0,22
	Error	24	3416160		
Cianobacterias (a)	Tratamientos	5	4791,3	3,99	0,00**
	Error	24	1199,4		
Euglenofitas (c)	Tratamientos	5	2,5	3,06	0,02*
	Error	24	0,84		
Clorofitas (c)	Tratamientos	5	5,92	11,89	0,00**
	Error	24	0,46		

a) datos transformados con raíz; (b) transformación con raíz cuarta + 1; (c) transformación logaritmo natural.

Tabla III.4. Comparación *a posteriori* entre tratamientos para el ensamble de microalgas, luego del test multivariado ANOSIM. ES (“exclusión de caracoles”), EC (“exclusión de cangrejos”), CC (“control de artefacto de la exclusión de cangrejos”), CS (“control de artefacto de la exclusión de caracoles”), CNS (“control natural en la zona de los caracoles”), CNC (“control natural en la zona de los cangrejos”). R global R = 0.34. Resultados en negrita y con* denotan $p < 0,05$.

Grupos	Estadístico R
CNS, CS	0,32
CNS, CC	0,55*
CNS, ES	0,51*
CNS, EC	0,74*
CNS, CNC	0,60*
CNC, CS	0,30
CNC, CC	0,22
CNC, ES	0,17
CNC, EC	-0,08
CS, CC	-0,02
CS, ES	0,46*
CS, EC	0,24
CC, ES	0,37*
CC, EC	0,18
ES, EC	0,57*



Figura III.1. Las fotografías A y B muestran las distribuciones del cangrejo *Neohelice granulata* (intermareal alto y medio) y del caracol *Heleobia australis* (intermareal bajo, cerca del agua) en el sitio de estudio. La fotografía C muestra cómo se dispuso el experimento a lo largo de la línea en donde ambas especies se superponen levemente. Fotografía A y B de Juan Alberti.



Figura III.2. Fotografías que muestran el diseño y funcionamiento de la exclusión de caracoles (A) y de cangrejos (B); con sus respectivos controles de artefacto (C y D). En la exclusión de caracoles puede observarse cómo cambia el color del sedimento hacia un marrón-verdoso característico de las cianobacterias. En tanto que en la exclusión de cangrejos puede verse cómo los caracoles van colonizando el sedimento sin bioturbación.

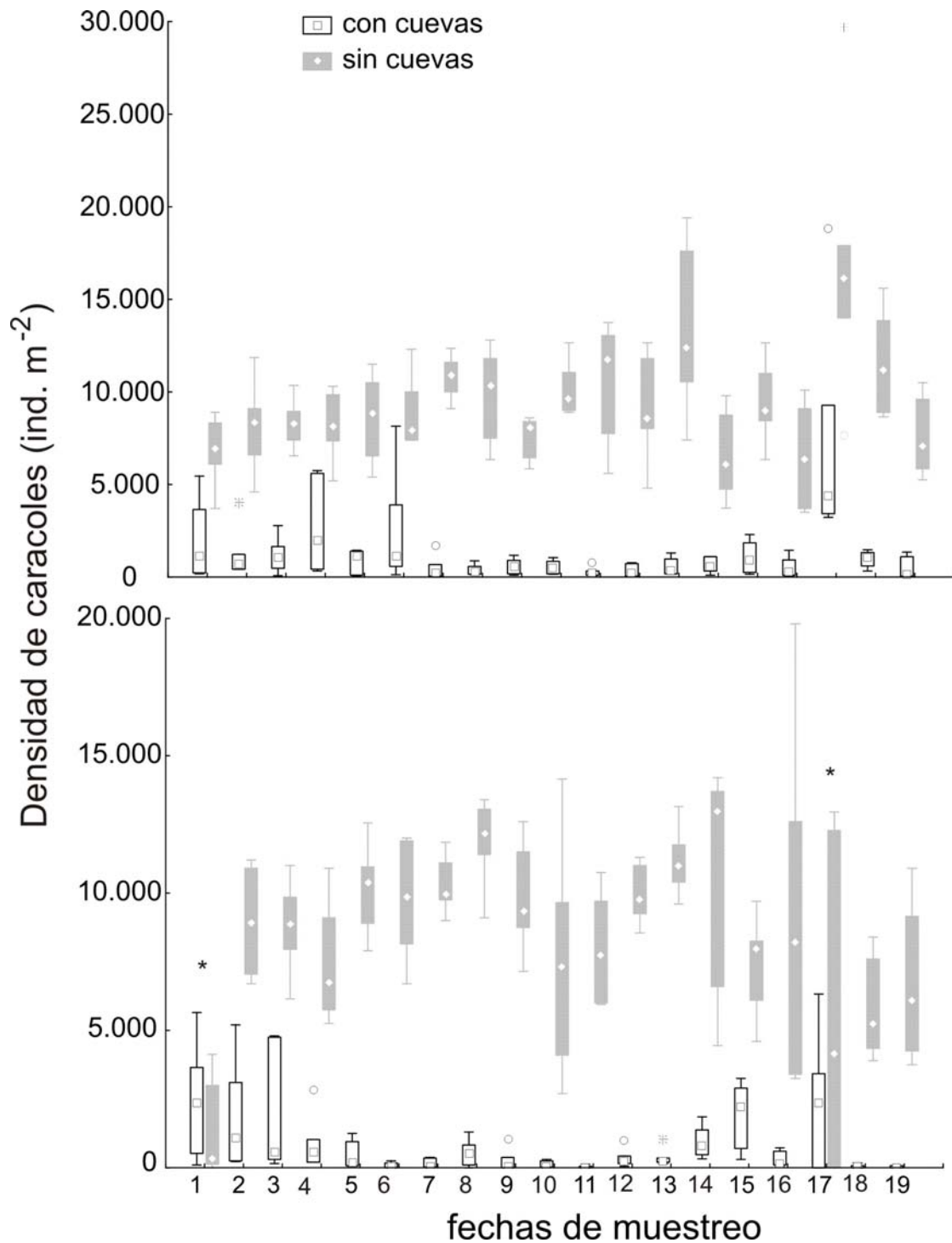


Figura III.3. Densidad del caracacol *H. australis* en áreas con y sin cuevas del cangrejo *N. granulata*, durante la bajamar (gráfico superior) y marea creciente (gráfico inferior). Fechas de muestreo 1, 2 y 3 (9, 23 y 30 de Agosto); 4, 5 y 6 (8, 21 y 27 de Septiembre); 7, 8 y 9 (11, 19 y 31 de Octubre); 10 y 11 (12 y 18 de Noviembre); 12 y 13 (10 y 20 de Diciembre); 14, 15 y 16 (15, 21 y 29 de Enero); 17, 18 y 19 (2, 7 y 15 de Febrero). Los asteriscos indican las fechas de muestreo con diferencias no significativas.

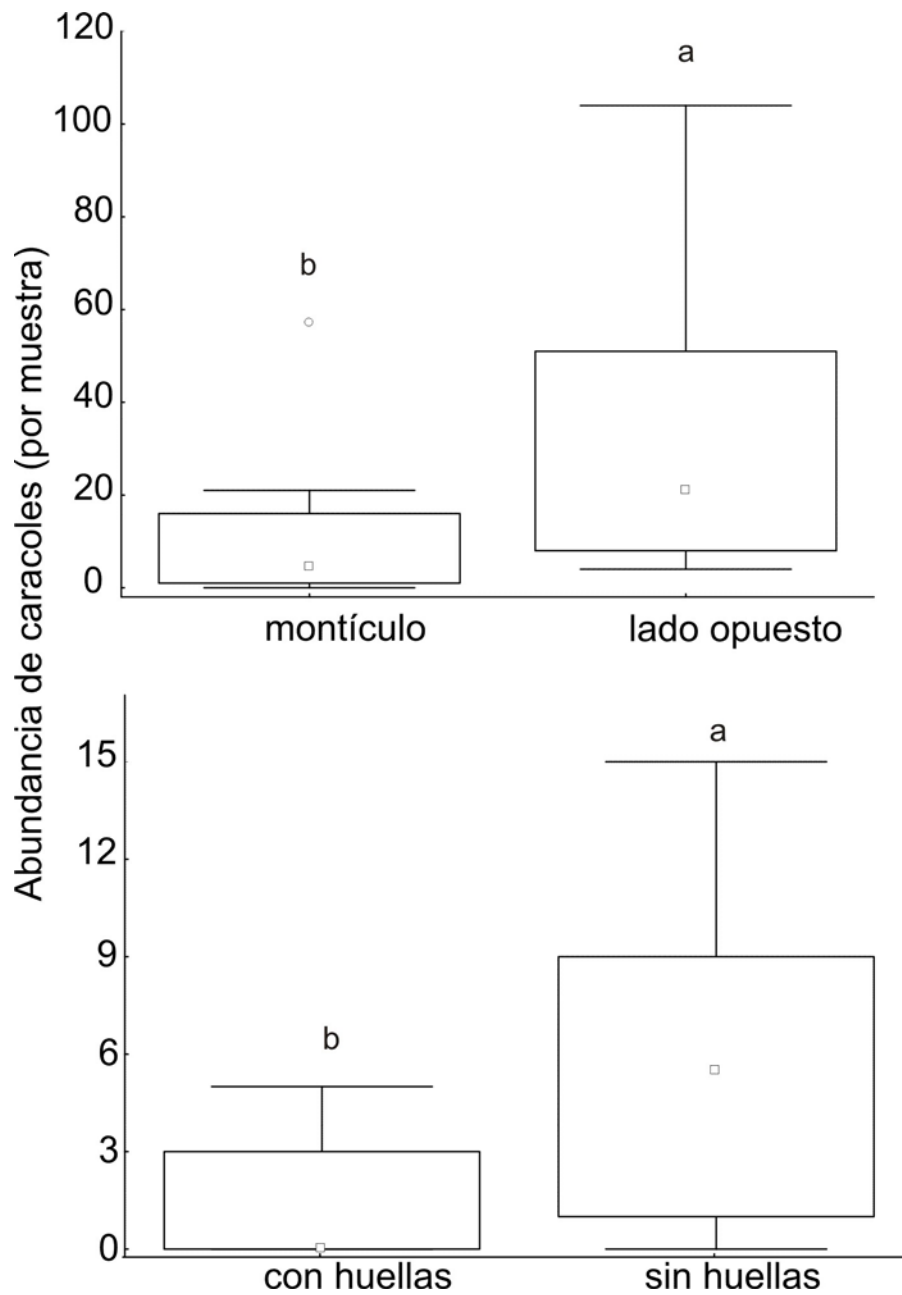


Figura III.4. Densidad del caracacol *H.australis* en los montículos generados por el cangrejo *N. granulata* y el lado opuesto (gráfico superior) y en las zonas con y sin huellas de cangrejos (gráfico inferior). En ésta y en las siguientes figuras, las cajas fueron construidas con los límites representando el 25^{to} y 75^{to} percentil y los símbolos dentro de las cajas son los valores medianos. Los círculos fuera de las cajas representan los valores atípicos y los asteriscos los valores extremos. Todas las figuras son mostradas previamente a las transformaciones. Las letras indican diferencias entre los tratamientos y los asteriscos dobles indican diferencias entre sitios ($P < 0.05$).

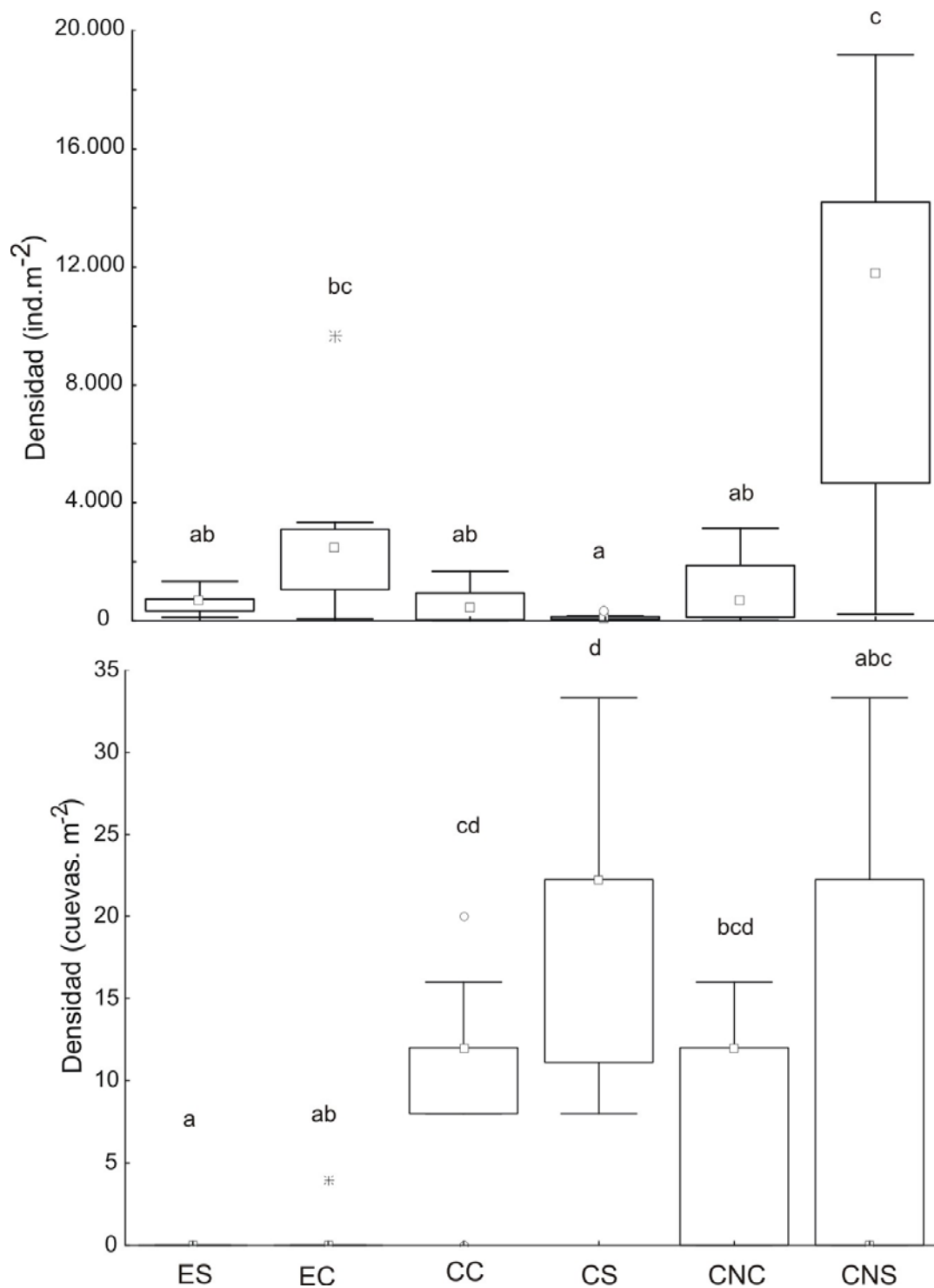


Figura III.5. Densidad del caracol *H. australis* (gráfico superior) y de cuevas activas del cangrejo *N. granulata* (gráfico inferior). Las diferentes letras muestran diferencias entre tratamientos. De aquí en adelante: ES exclusión de caracoles; EC exclusión de cangrejos; CC control de artefacto de la exclusión de cangrejos; CS control de artefacto de la exclusión de caracoles, CNC control natural de cangrejos; CNS control natural de caracoles.

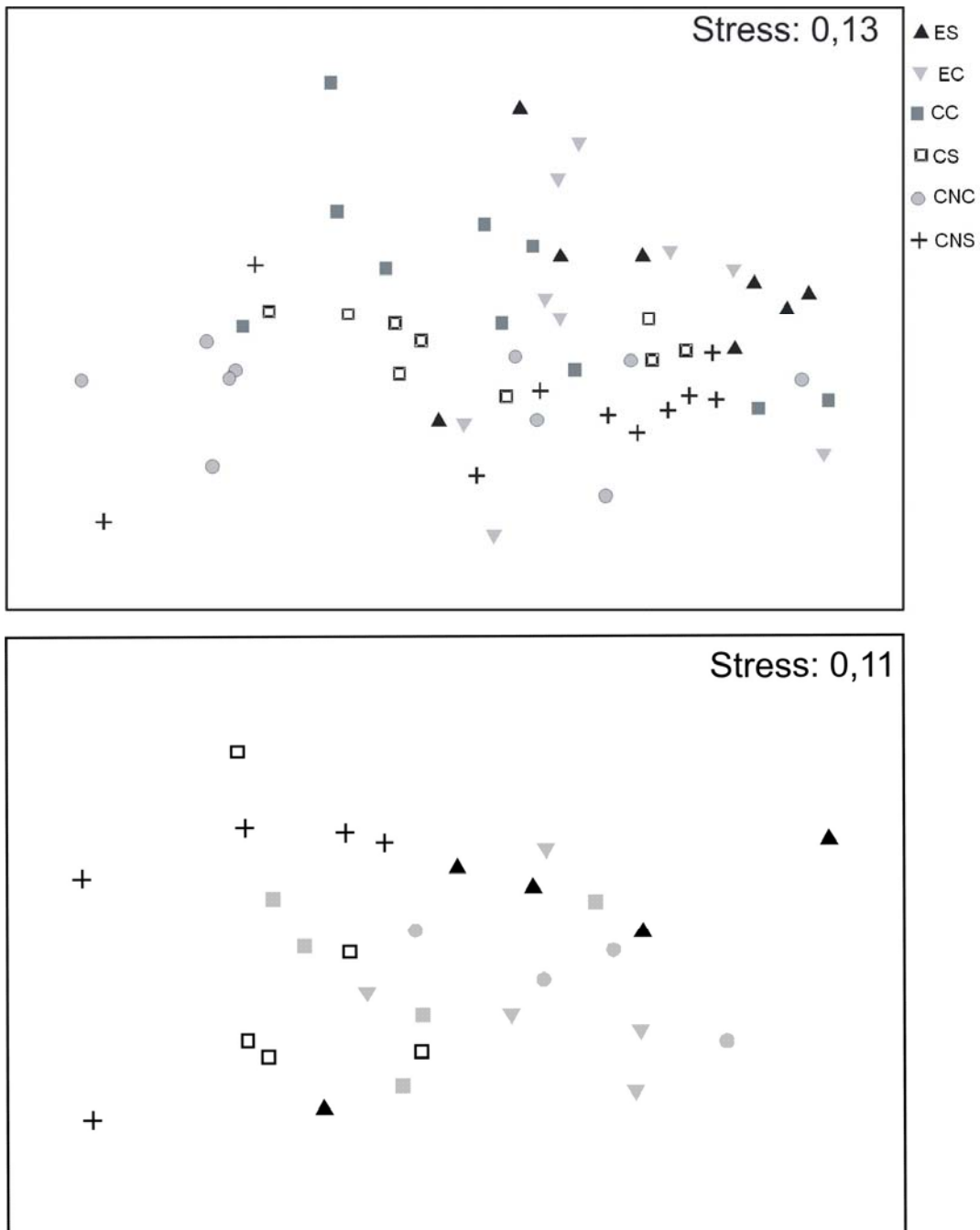


Figura III.6. Ordenamiento multidimensional no-métrico (nMDS) basado en las similitudes de Bray-Curtis sobre los datos transformados con raíz cuarta comparando la composición del ensamble de organismos meioinfaunales (gráfico superior) y de las microalgas (gráfico inferior) entre los distintos tratamiento.

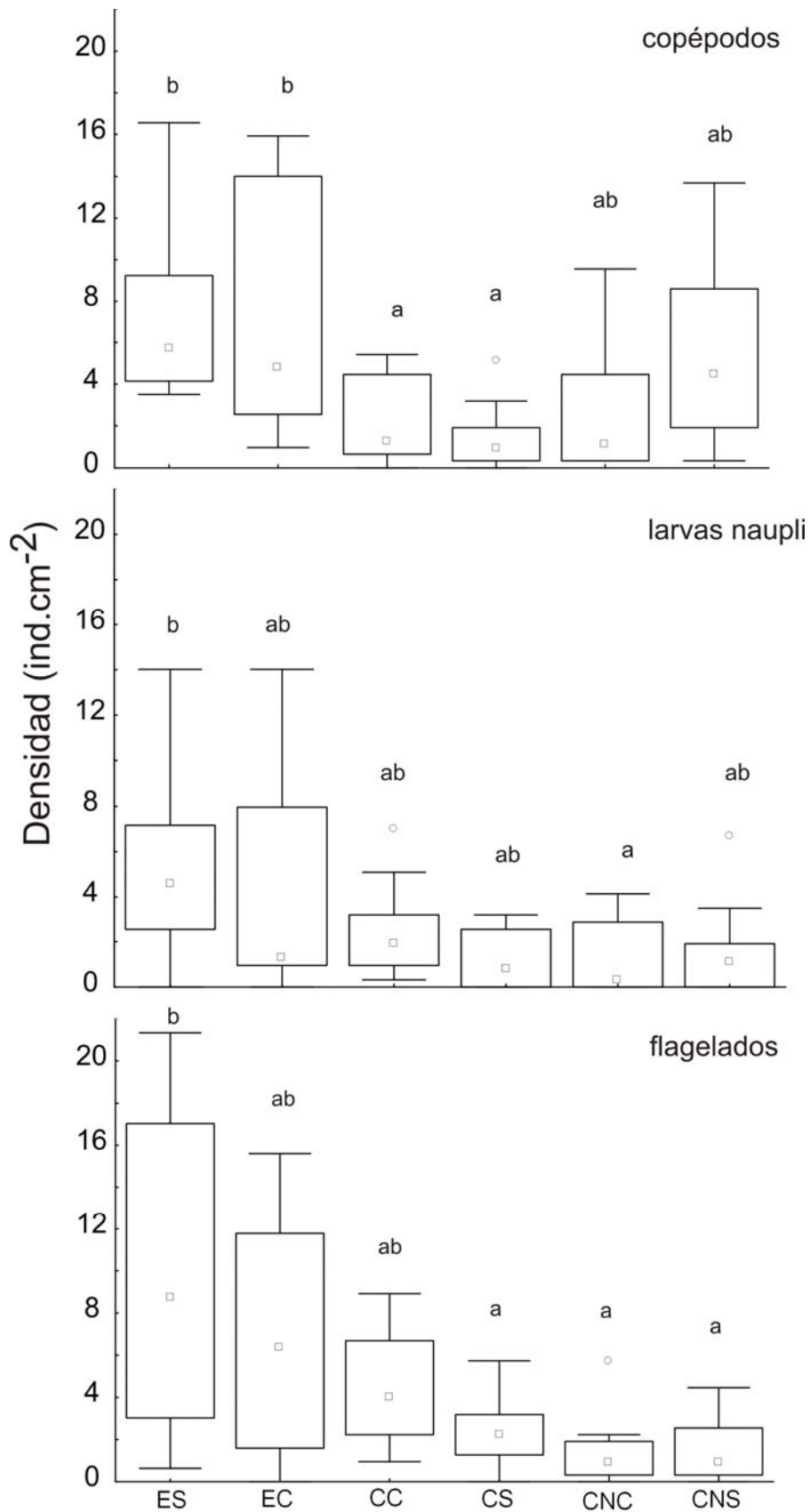


Figura III.7. Densidad de distintos grupos de meiofauna entre los diferentes tratamientos.

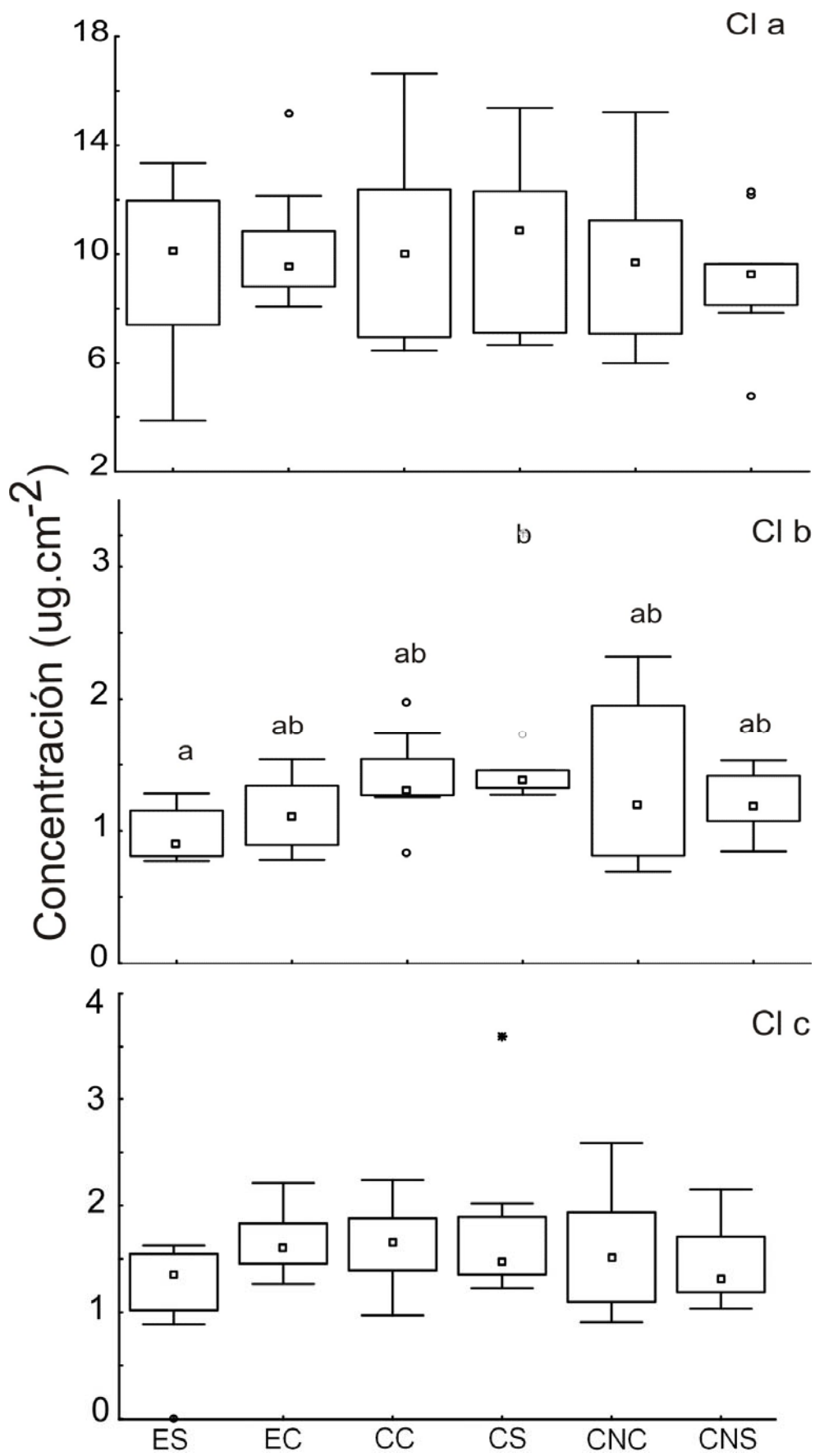


Figura III.8. Concentración de clorofila a, b y c entre los diferentes tratamientos.

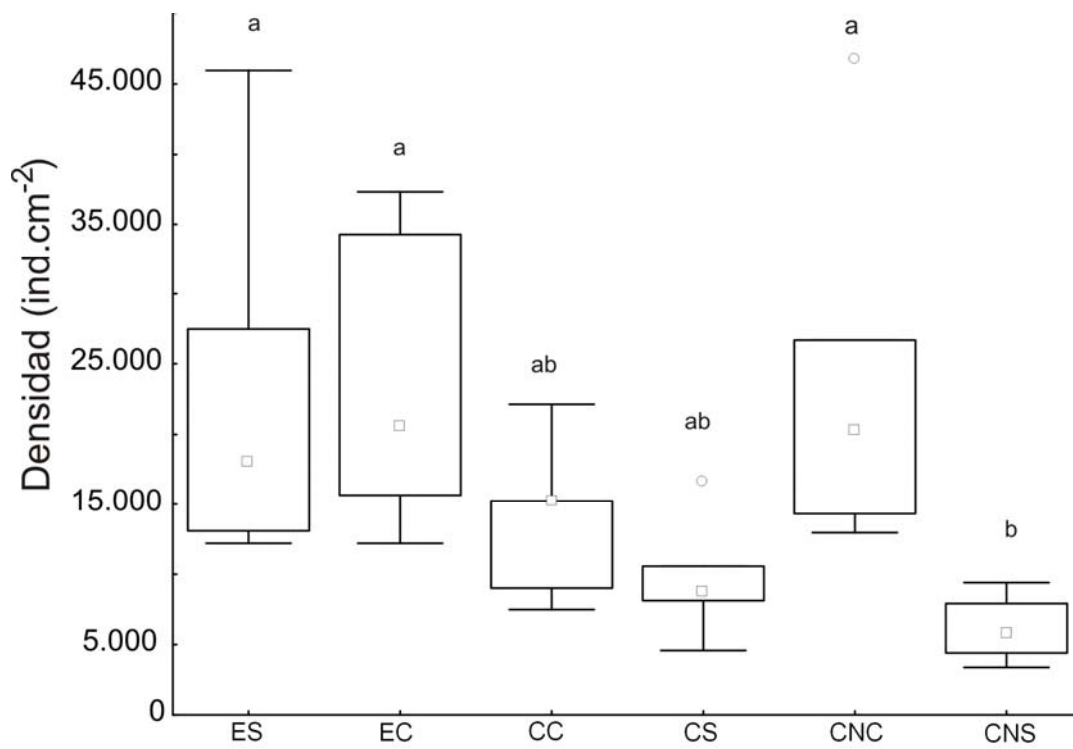


Figura III.9. Densidad de algas totales entre los diferentes tratamientos.

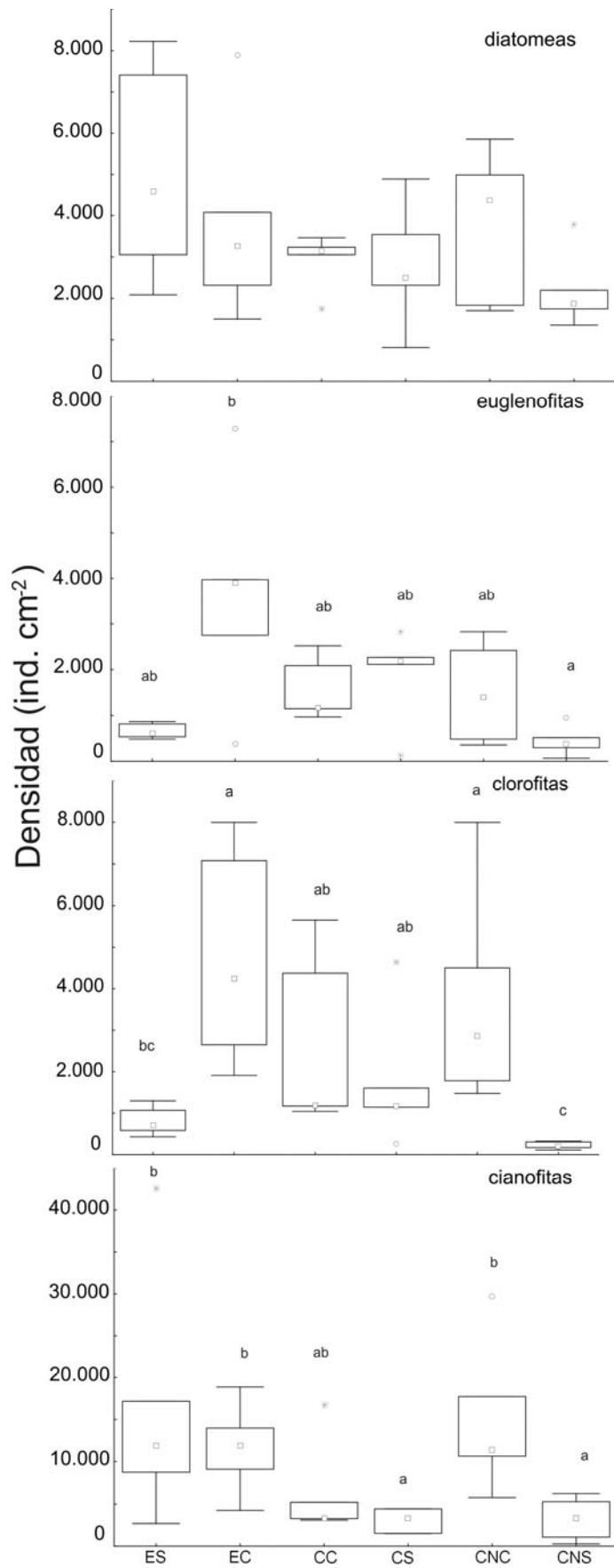


Figura III.10. Densidad de los diferentes grupos de algas entre los tratamientos.

CAPÍTULO IV

Efecto de las microheterogeneidades creadas por las almejas sobre el ensamble de especies bentónicas en áreas con y sin bioturbación de cangrejos



Resumen

En sistemas de fondos blandos los ingenieros de ecosistemas (IE) pueden ser importantes al añadir nuevos hábitats, cambiando así la estructura (porque agregan más nichos para las especies) y consecuentemente afectando la composición de la comunidad. En las planicies de marea del ASO coexisten dos bioturbadores importantes: el cangrejo cavador *Neohelice granulata* y la almeja navaja *Tagelus plebeius*. Ambas especies modifican el sedimento de maneras distintas: las almejas crean pequeñas depresiones (milímetros) mientras que los cangrejos construyen cuevas (centímetros) y generan cangrejales que pueden abarcar varias hectáreas. Estas diferencias posiblemente genera consecuencias distintas en los ensambles infaunales; así, el objetivo de este capítulo fue evaluar el efecto de las pequeñas heterogeneidades producidas por las almejas, sobre la abundancia de la infauna y el microfitobentos, considerando que ésto podría ser diferente dependiendo de la presencia de un bioturbador a mayor escala (cangrejos) y del nivel del intermareal. Los resultados obtenidos muestran que las pequeñas heterogeneidades creadas por las almejas aumentan la abundancia de varios grupos meioinfaunales como copépodos, ostrácodos y nematodos; el contenido de materia orgánica y microfitobentos es mayor dentro de estas depresiones que fuera de ellas. Específicamente dentro del orificio exhalante la densidad de microfitobentos y de nematodos fue mayor que en el orificio inhalante, aunque otros grupos mostraron el patrón inverso. Los efectos de bioturbación a mayor escala (cangrejales) afectaron la distribución y densidad de almejas y también tuvieron efectos sobre los productores primarios y los ensambles infaunales. Así, este capítulo muestra que los IE influyen de manera importante en la organización de los ensambles de especies de fondos blandos, y resalta la necesidad de entender como la intensidad de la bioturbación a gran escala puede afectar las heterogeneidades a micro escala.

Introducción

Las interacciones (indirectas o directas) entre dos especies pueden variar por diferentes factores; por ejemplo, por las interacciones mediadas por otros organismos o por la modificación del hábitat (ver Introducción general, Cap. I, II y III). La estructura del hábitat por otro lado puede afectar la diversidad y la abundancia de las especies en muchos sistemas (ej. Downes et al. 2000, Buhl-Mortensen et al. 2010, ver Cap. II), e incluye tanto la complejidad (que es la abundancia absoluta de componentes estructurales individuales, tales como cuevas, rocas y hoyos; McCoy y Bell 1991, Beck 2000) como la heterogeneidad, la cual hace referencia a la adición de diferentes elementos físicos (Downes et al. 1998). Así, un hábitat podría ser considerado más complejo que otro si tiene mayor densidad de elementos estructurales (Crooks 2002), y es más heterogéneo si tiene dos o más rasgos estructurales diferentes (Downes et al. 1998). Generalmente, la estructura del hábitat incrementa la riqueza, la diversidad y la densidad de organismos (Downes et al. 1998, Beck 2000) porque provee una gran diversidad de nichos, permitiendo un mayor particionamiento de los recursos (ej. Schoener 1974, Bell et al. 1991). En consecuencia, hay muchas evidencias sobre una relación positiva entre la complejidad del ambiente y la diversidad y abundancia biótica (Crooks 2002); y por consiguiente, la complejidad del ambiente (Bishop et al. 2007, ver también Cap. II) conjuntamente con los diferentes tipos de interacciones (ver Introducción general y capítulos anteriores) son asumidas como los determinantes más importantes en la estructura de los ensambles de especies.

En este escenario, los organismos ingenieros de ecosistemas (ver Introducción general y Cap. III) adquieren particular relevancia, porque ellos son una fuente de heterogeneidad creando variación espacial y temporal en la disponibilidad de recursos para otros organismos (ej. Jones et al. 1994, Pickett et al. 2000). Particularmente, en

ambientes de fondos blandos, los cuáles se caracterizan por contener escasa cantidad de elementos abióticos tridimensionales, los organismos ingenieros de ecosistemas cumplen un rol esencial en la creación de hábitats para otros organismos (Jones et al. 1994, Gutiérrez et al. 2003). Estructuras como tubos, cuevas, valvas o arrecifes, incrementan el área superficial y consecuentemente podrían generar más alimento (ej. arrecifes: Connell 1978, Bruschetti et al. 2009; ver también Cap. I), refugio contra los depredadores (ej. valvas: Gutiérrez et al. 2003, tubos: Rabaut et al. 2007; arrecifes: Connell 1978), sustrato para el asentamiento de nuevos organismos (valvas: Sousa et al. 2009; arrecifes: Huston 1985, Bazterrica et al. 2012), o pueden alterar las características hidrológicas del flujo de agua sobre el sedimento (ej. cuevas: Botto e Iribarne 2000; valvas: Coen et al. 2007). En consecuencia, en ecosistemas de fondos blandos, los ingenieros de ecosistemas frecuentemente aumentan las densidades de fauna asociada (ej. Rabaut et al. 2007, Bruschetti et al. 2009) y cumplen roles claves modulando la dinámica de las especies o alterando los procesos y estructura ecosistémica (ej. Jones et al. 1997, Bazterrica et al. 2012).

Los crustáceos cavadores están entre los ingenieros de ecosistemas más abundantes (ej. Bertness 1985, Pillay et al. 2007, Introducción general), dado que pueden alcanzar altas densidades (Bertics y Ziebis 2009) y remueven grandes cantidades de sedimento (Griffis y Suchanek 1991). Los bivalvos también dominan la comunidad macrobentónica (Yamamuro y Koike 1993, Urban 1994) y actúan como ingenieros de ecosistemas (ej. Ólafsson et al. 2005, Sousa et al. 2009). Por ejemplo, los bivalvos incrementan la cantidad de sedimentos orgánicos (Newell et al. 2002) a través de la excreción de heces y pseudoheces (Newell 2004) que pueden ser usadas como sustrato para las microalgas y los microorganismos (Reise 1983, Vaughn y Hakenkamp 2001), que a su vez atraen a organismos meioinfaunales (Pinckney y Sandulli 1990). Aunque los bivalvos y los crustáceos cavadores están ampliamente distribuidos en ambientes

costeros y ambos son reconocidos por tener importantes efectos sobre la comunidad infaunal, ha recibido poca atención el posible efecto que ambos pueden tener cuando coexisten. Por ejemplo, las almejas podrían actuar como bioturbadores a pequeña escala, mientras que los efectos de los cangrejos podrían ser a mediana escala (efecto de la cueva *per se*) y a gran escala (efecto de los cangrejales); y esto posiblemente afecte a los organismos infaunales en diferentes medida, dependiendo de su tamaño, hábito trófico o comportamiento.

En estuarios del ASO el cangrejo cavador *Neohelice granulata* (Escapa et al. 2004) y la almeja navaja *Tagelus plebeius* (Gutiérrez e Iribarne 2004) son importantes ingenieros de ecosistemas (ver Sitio de estudio). Los cangrejos afectan el ensamble de especies (Botto et al. 2000, Martinetto et al. 2011 y capítulos anteriores de esta tesis), e incrementan la complejidad ambiental a una escala de paisaje (ver Introducción general), mientras que las almejas crean heterogeneidad espacial a través de pequeños orificios en el sedimento (Gutiérrez e Iribarne 2004) en donde se encuentra la apertura de ambos sifones y en donde las pseudoheces son depositadas. Estos orificios modifican el sedimento, incrementando el contenido de MO (Gutiérrez e Iribarne 2004) y posiblemente modificando la distribución espacial de otros organismos (ej. el cangrejo *N. granulata*, Gutiérrez e Iribarne 1998). Así, es esperable que estas heterogeneidades a pequeña escala puedan ser rasgos distintivos e importantes en la configuración del paisaje, modificando la abundancia y distribución del ensamble bentónico de una forma completamente distinta a las heterogeneidades generadas por los cangrejos. Por lo tanto, este sistema permite evaluar la interacción de dos organismos ingenieros de ecosistemas, comparando los efectos de las almejas en ambientes con o sin bioturbación por parte de los cangrejos.

Estos dos ingenieros de ecosistemas coexisten con diferencias en sus abundancias e interacciones a lo largo de los niveles del intermareal (ej. Gutiérrez e Iribarne 1998).

Los efectos positivos por parte del cangrejo *N. granulata* sobre *T. plebeius* por incrementar el contenido de MO, son en gran medida contrapuestos por efectos negativos relacionados a la movilidad de los cangrejos y a su actividad de bioturbación, aumentando el daño valvar de las almejas y disminuyendo su tasa de crecimiento, principalmente en el intermareal bajo dentro de los cangrejales (Lomovasky et al. 2006). Sin embargo, dado que los cangrejos están distribuidos en todo el intermareal, homogenizan las propiedades del sedimento en toda el área que ocupan (Botto e Iribarne 2000), atenuando el estrés físico para algunas especies y permitiéndoles expandir el límite de su distribución hacia el intermareal superior (ej. meioinfauna: Escapa et al. 2004). Por lo tanto, es esperable que el efecto de la almeja sobre el ensamblaje bentónico cambie no sólo por la presencia de otro bioturbador sino también en relación al nivel del intermareal.

Sobre esta evidencia, el objetivo de este capítulo fue evaluar el efecto de las pequeñas heterogeneidades producidas por las almejas (interacción indirecta), sobre la abundancia de la infauna, el microfitobentos, el contenido de agua y de MO, considerando que ésto podría ser diferente dependiendo de la presencia de un bioturbador a mayor escala, como es el cangrejo (interacción indirecta), y del nivel del intermareal. Las hipótesis evaluadas fueron: a) que la densidad de la meioinfauna, las microalgas, el contenido de MO y de agua es mayor dentro del sedimento de los orificios generados por las almejas; específicamente en la salida del sifón exhalante dado que allí se depositan las pseudoheces y b) que esta interacción es afectada por la bioturbación de los cangrejos, con distintos resultados que van a depender del nivel del intermareal evaluado.

Materiales y métodos

Los muestreos fueron realizados durante el verano (Enero y Febrero) de 2011.

Densidad de *Tagelus plebeius* y de *Neohelice granulata*, en relación a áreas con y sin bioturbación por cangrejos

Para evaluar si la densidad de almejas y de cangrejos, es diferente entre áreas con y sin bioturbación por cangrejos y entre distintos niveles del intermareal, se llevó a cabo un muestreo detallado en el cual el intermareal fue dividido en 7 niveles separados por una diferencia de marea de 12 cm (nombrados desde 1 hasta 7, disminuyendo el tiempo de exposición a la marea). En cada nivel del intermareal y en ambos sitios, la densidad de almejas y de cangrejos fue estimada al azar con un marco de alambre de 0,5 x 0,5 m ($n = 20$), a través del conteo de pares de orificios (correspondientes a los sifones inhalantes y exhalantes de la almeja) y de cuevas activas de cangrejos. Debido a la metodología usada, es posible que la densidad de almejas este subestimada; ya que es probable no visualizar algún par de orificios. Sin embargo, debido a que se utilizó el mismo procedimiento en todos los niveles y sitios estudiados, y que no hay otra metodología que no sea destructiva, los datos resultan indicativos y útiles para desarrollar el trabajo planteado.

La hipótesis nula de no diferencia en la densidad de almejas y cangrejos entre los sitios y niveles fue evaluada con una prueba de ANOVA de dos vías, considerando a los niveles y sitios como factores fijos. Las posibles diferencias se evaluaron con un test *a posteriori* de Tukey (Zar 1999). En éste y todos los análisis posteriores se utilizaron transformaciones monotónicas en el caso de no cumplir con los supuestos de normalidad y homocedasticidad de los datos. En aquellos casos en donde no se pudo cumplir con los supuestos, se consideraron diferencias marginalmente significativas si $0,05 > p \geq 0,005$ y significativas si $p < 0,005$, para reducir la probabilidad de cometer el error de tipo I (Zar 1999).

Efectos de las heterogeneidades en el sedimento producidas por *Tagelus plebeius* sobre la infauna y los productores primarios

La actividad de *T. plebeius* es identificada a través de dos pequeños orificios próximos que persisten durante varios ciclos de marea en todo el intermareal y son fácilmente reconocibles (Gutiérrez e Iribarne 2004); y dado que incrementan la heterogeneidad del sedimento, podrían ser importantes rasgos que modifiquen el ensamble de especies infaunales y las características del sedimento. Para evaluar si estos orificios incrementan el contenido de MO y retienen agua, dado que ambas características podrían favorecer el desarrollo de especies infaunales, se tomaron muestras de sedimento (n = 15) en: (1) sedimento asociado a los orificios, sin distinguir si era el inhalante o el exhalante (de aquí en adelante lo llamaré con orificios “CO”); y (2) en sedimento que no tuviese almejas por lo menos en un radio de 15 cm (de aquí en adelante lo llamaré sin orificios “SO”). Esto fue realizado en ambos sitios (cangrejal “C” y no cangrejal “NC”) y en tres de los siete niveles del intermareal (esto es: en el nivel bajo o número 2; nivel medio o número 4 y nivel alto o número 6). Estos niveles fueron seleccionados porque resultan representativos en cuanto a la densidad de almejas (ver Resultados) y porque permite la comparación con otros trabajos realizados en el mismo sitio de estudio para la discusión futura. Las muestras fueron tomadas retirando una capa superficial del sedimento (1 cm diámetro y 2 cm de profundidad), para estimar el contenido de MO (ver metodología en el Cap. I) y el contenido de agua (ver metodología en el Cap. II). Además, para evaluar si los orificios afectan la producción primaria del microfitobentos, se tomaron 15 muestras (1,5 cm diámetro y 2 cm de profundidad) para estimar la concentración de clorofila (ver metodología en capítulos anteriores). La hipótesis nula de no diferencias entre sitios (C y NC) y tratamientos (CO y SO) en el contenido de MO, contenido de agua y en la concentración de clorofila fue evaluada utilizando pruebas de ANOVA de dos vías para cada uno de los niveles,

considerando a los sitios y los tratamientos como factores fijos. Las posibles diferencias se evaluaron con un test *a posteriori* de Tukey (Zar 1999).

Adicionalmente, para evaluar si los orificios están correlacionadas con los patrones de abundancia y distribución de los organismos meioinfaunales, se tomaron muestras de sedimento ($n = 10$) en los tratamientos, sitios y niveles previamente mencionados. Las muestras (1,5 cm diámetro y 2 cm de profundidad) fueron procesadas como se detallo en el Capítulo II. A partir de los datos de abundancia de los grupos de meioinfauna (500-62 μm), se obtuvo un ordenamiento multidimensional no-métrico (nMDS) para explorar los datos y para evaluar la hipótesis nula de no diferencia en la composición del ensamble de grupos meioinfaunales entre tratamientos y sitios. Para cada uno de los niveles del intermareal se utilizó un análisis multivariado de similitudes de dos vías (PERMANOVA) usando el programa PRIMER 6 (Anderson 2001). El PERMANOVA y nMDS fueron realizados como se describió en el Capítulo III. Aquellos grupos que contribuyeron al menos con el 10 % de la disimilitud, fueron considerados importantes (Bulleri 2005), y la abundancia de estos taxa fueron analizadas posteriormente con pruebas de ANOVA de dos vías para evaluar la hipótesis nula de no diferencias entre los distintos tratamientos y sitios para cada nivel del intermareal. Las diferencias se evaluaron con un test *a posteriori* de Tukey (Zar 1999).

Diferencias entre los orificios inhalantes y exhalantes en el ensamble infaunal y productores primarios, en áreas con y sin cangrejos

Teniendo en cuenta que la abundancia de los organismos meioinfaunales (500-62 μm) y la concentración de cl fue mayor dentro de los orificios (ver Resultados), se colectaron muestras de sedimento para poner a prueba la hipótesis de que la abundancia de la meioinfauna, contenido de MO, contenido de agua y concentración de cl es mayor en los orificios exhalantes en donde se depositan las pseudoheces. Las muestras fueron tomadas específicamente en orificios inhalantes ($n = 10$; de aquí en adelante lo llamare

tratamiento “OI”) y exhalantes (n = 10; de aquí en adelante lo llamare tratamiento “OE”), en ambos sitios (C y NC) y en el nivel bajo del intermareal como se describió en la sección anterior. Los orificios fueron reconocidos en el campo, mediante la presencia de las pseudoheces.

La hipótesis nula de no diferencias en la abundancia de meioinfauna (500-62 μm), concentración de cl, MO y contenido de agua entre sitios y tratamientos fue evaluado utilizando pruebas de ANOVA de dos vías. Las posibles diferencias se evaluaron con un test *a posteriori* de Tukey (Zar 1999).

Resultados

Densidad de *Tagelus plebeius* y de *Neohelice granulata*, en relación a áreas con y sin bioturbación por cangrejos

La densidad de almejas y de cangrejos fue afectada por la interacción entre sitios y niveles (almejas: datos transformados con raíz de $x + 1$; $F_{6, 266} = 24,5$; $p < 0,01$; cangrejos: datos transformados con raíz cuarta; $F_{6, 266} = 6,09$; $p < 0,01$; ver Tabla IV.1). En el NC, en el nivel más alto del intermareal no se encontraron almejas; en tanto que la mayor densidad se encontró en el NC, pero en el nivel bajo (nivel 2; Fig. IV.1). Por su parte, la densidad de cangrejos fue mayor en el C, específicamente en los niveles más altos del intermareal (niveles 6 y 7); mientras que la densidad en el NC fue mucho menor. En los niveles 6 y 7 se observa que hay un marcado aumento en la densidad de cangrejos dentro del cangrejal, en tanto que las densidades de almejas disminuyen significativamente.

Efectos de las heterogeneidades en el sedimento producidas por *Tagelus plebeius* sobre la infauna y los productores primarios

Al analizar el contenido de MO en el nivel alto y medio del intermareal, se encontraron diferencias entre tratamientos (CO y SO) y sitios (C y NC). El porcentaje

de MO fue más alto dentro del C y en CO (ver Tabla IV.2 y Fig. IV.2). En tanto, en el nivel bajo del intermareal el contenido de MO fue mayor dentro del C. El contenido de agua fue diferente entre sitios en el nivel medio y bajo del intermareal, y fue distinto entre tratamientos para el nivel medio y alto (ver Tabla IV.2), siempre con valores mayores dentro de los orificios y dentro del cangrejal.

Los grupos meioinfaunales encontrados durante el muestreo fueron ostrácodos, nematodos, foraminíferos, copépodos, pequeños poliquetos de la familia Ctenodrillidae y *Laeonereis acuta*, flagelados y larvas nauplii.

En el nivel alto del intermareal, el análisis multivariado mostró interacción entre tratamientos y sitios para el ensamble meioinfaunal ($F_{1, 36} = 6,31$; $p < 0,01$; Fig. IV.3). Cinco grupos fueron los que explicaron las disimilitudes halladas: nematodos (35 % C-NC, 41 % CO-SO), flagelados (15 % C-NC, 13 % CO-SO), ostrácodos (13 % C-NC, 13 % CO-SO), foraminíferos (12 % C-NC, 11 % CO-SO) y copépodos (10 % C-NC, 10 % CO-SO).

Cuando se analizó la abundancia de nematodos, se encontró interacción entre tratamientos y sitios (Tabla IV.3; Fig. IV.4). La abundancia fue mayor en el tratamiento CO dentro del C, que el resto de los tratamientos. Diferencias entre tratamientos y sitios fueron encontradas en la abundancia de flagelados y de copépodos, registrándose mayor abundancia en CO y en NC. La densidad de foraminíferos y ostrácodos fue diferente entre tratamientos, en ambos casos con valores más altos en el tratamiento CO (Tabla IV.3; Fig. IV.4). La concentración de cl *c* fue diferente entre sitios ($F_{1, 56} = 5,97$; $p < 0,05$); mostrando valores más altos dentro del C. Para la cl *a* y *c* la concentración fue distinta entre tratamientos ($F_{1, 56} = 16,03$ y $12,31$; $p < 0,01$ respectivamente. Fig. IV.7) con valores más altos en CO. No se encontraron diferencias para la concentración de cl *b* (interacción $F_{1, 56} = 0,55$; $p = 0,46$; sitios $F_{1, 56} = 3,64$; $p = 0,06$ y tratamientos $F_{1, 56} = 0,26$; $p = 0,6$).

En el nivel medio del intermareal el análisis de comparación del ensamble meioinfaunal (500-62 μm) también mostró interacción entre tratamientos y sitios ($F_{1,36} = 8,34$; $p < 0,01$; Fig. IV.3). Al igual que en el nivel alto del intermareal, los mismos grupos explicaron las disimilitudes encontradas, aunque con diferentes porcentajes: nematodos (25 % C-NC, 30 % CO-SO), flagelados (13 % C-NC, 13 % CO-SO), ostrácodos (10 % C-NC, 10 % CO-SO), foraminíferos (11 % C-NC, 12 % CO-SO) y copépodos (19 % C-NC, 15 % CO-SO).

El análisis univariado mostró interacción entre tratamientos y sitios para los copépodos y los ostrácodos. La abundancia de copépodos fue mayor en CO en el NC, que en los demás tratamientos; mientras que la abundancia más baja de ostrácodos se encontró en el tratamiento SO dentro del C (Tabla IV.4; Fig. IV.5). Se encontró interacción entre tratamientos y sitios para la abundancia de foraminíferos y de nematodos. La abundancia de nematodos fue mayor en CO dentro del C respecto a otros tratamientos (Fig. IV.5); y la abundancia de foraminíferos fue mayor en CO dentro del C comparado con SO. Por su parte la abundancia de flagelados fue diferente entre sitios y tratamientos; con valores mayores en CO y en los C. Diferencias entre tratamientos se encontraron para la concentración de *cl a* (datos transformados con raíz, $F_{1,56} = 118,56$; $p < 0,01$; Fig. IV.7), y para la *cl c* ($F_{1,56} = 81,61$; $p < 0,01$); en donde el tratamiento CO mostró valores casi 80 % más altos que el tratamiento SO. Por su parte la concentración de *cl b* fue distinta entre sitios ($F_{1,56} = 38,57$; $p < 0,005$), con valores cercanos al 200 % mayores dentro del C, respecto del NC.

El análisis multivariado para el nivel bajo del intermareal, mostró diferencias entre sitios ($F_{1,36} = 4,16$; $p < 0,01$) y tratamientos ($F_{1,36} = 7,23$; $p < 0,01$; Fig. IV.3) para el ensamble de grupos meioinfaunales (500-62 μm). Los organismos correspondientes a la familia ctenodrilidae (16 % C-NC, 18 % CO-SO), nematodos (14 % C-NC, 15 % CO-SO), foraminíferos (15 % C-NC, 14 % CO-SO), ostrácodos (11 % C-NC, 0 % CO-SO),

copéodos (14 % C-NC, 13 % CO-SO) y flagelados (11 % C-NC, 10 % CO-SO) fueron los responsables de las disimilitudes encontradas.

Interacciones entre sitios y tratamientos fueron encontradas en la abundancia de copéodos (Tabla IV.5; Fig. IV.6), en donde los valores más altos fueron encontrados en CO en el NC, respecto a otros tratamientos. Se encontraron diferencias entre sitios para la abundancia de foraminíferos, con valores mayores en el NC. El análisis mostró diferencias entre tratamientos para la abundancia de nematodos, siendo mayor en CO respecto a SO. Para los ostrácodos se encontró diferencias entre sitios y tratamientos, con mayor densidad en el NC y en CO (Tabla IV.5; Fig. IV.6). Cuando se evaluó la abundancia de flagelados y ctenodrilidos, el análisis mostró interacción entre sitios y tratamientos; ambos grupos mostraron valores más altos en CO dentro del NC, respecto a los otros tratamientos. La concentración de cl *a* y *c* mostró interacción entre los factores ($F_{1, 56} = 9,33$ y $F_{1, 56} = 9,06$; $p < 0,01$; respectivamente; Fig. IV.7), siendo casi 50 % más baja en SO en el NC que los demás tratamientos. En tanto que la concentración de cl *b* fue más alta en el C ($F_{1, 56} = 32,98$; $p < 0,01$).

Diferencias entre los orificios inhalantes y exhalantes en el ensamble infaunal y productores primarios, en áreas con y sin cangrejos

El contenido de MO mostró interacción entre factores ($F_{1, 36} = 77,3$; $p < 0,01$), siendo más alto en el tratamiento OI dentro del C, que los demás. Por su parte, el contenido de agua fue mayor en el C que fuera de éste ($F_{1, 36} = 6,06$; $p < 0,05$).

Los organismos meioinfaunales (500-62 μm) encontrados durante este muestreo fueron los mismos que se mencionaron previamente y el análisis multivariado reveló que el ensamble de grupos es diferente entre sitios ($F_{1, 36} = 4,41$; $p < 0,01$). Cuando se evaluó la abundancia de nematodos, la prueba de ANOVA mostró interacción entre sitios y tratamientos ($F_{1, 36} = 6,2$; $p < 0,05$; Fig. IV.8), en donde las abundancias en el tratamiento OE dentro del C fueron 1,5 veces mayor respecto de los demás tratamientos.

En tanto que la abundancia de ostrácodos (datos transformados con raíz; $F_{1,36} = 11,4$; $p < 0,01$; Fig. IV.8) y de flagelados (datos transformados con raíz; $F_{1,36} = 22,5$; $p < 0,01$; Fig. IV.8) fue más alta dentro del NC; y la abundancia de flagelados ($F_{1,36} = 4,99$; $p < 0,01$) mayor en el tratamiento OI. No se encontraron diferencias para las abundancias de copépodos (interacción $F_{1,36} = 0,57$; $p = 0,45$; sitios $F_{1,36} = 1,29$; $p = 0,26$; tratamientos $F_{1,36} = 0,48$; $p = 0,49$), de foraminíferos (datos transformados con raíz cuarta; interacción $F_{1,36} = 1,69$; $p = 0,2$; sitios $F_{1,36} = 3,7$; $p = 0,06$; tratamientos $F_{1,36} = 0,55$; $p = 0,45$) y de ctenodrilidos (datos transformados con raíz cuarta + 1; interacción $F_{1,36} = 0,13$; $p = 0,7$; sitios $F_{1,36} = 0,27$; $p = 0,6$; tratamientos $F_{1,36} = 0,02$; $p = 0,95$).

El análisis de clorofila *a* ($F_{1,36} = 4,84$; $p < 0,05$) y *total* ($F_{1,36} = 4,92$ $p < 0,05$) mostró diferencias entre OI y OE, con mayor concentración en OE. Sin embargo no se encontraron diferencias para la *chl c* (interacción $F_{1,36} = 0,95$; $p = 0,33$; sitios $F_{1,36} = 1,31$; $p = 0,25$; tratamientos $F_{1,36} = 1,46$; $p = 0,23$).

Discusión

Los resultados muestran que las almejas están distribuidas dentro y fuera del cangrejal, y en todos los niveles del intermareal; excepto para el nivel más alto fuera del cangrejal, en donde no se encontraron almejas. Sin embargo, la densidad más alta de *T. plebeius* fue encontrada fuera del cangrejal, específicamente en el intermareal bajo. Por otro lado, dentro de los orificios generados por las almejas, la abundancia del microfitobentos y de la meioinfauna (500-62 μm) fue mayor en todos los niveles intermareales. Dentro de los orificios, la densidad de varios grupos como nematodos, copépodos, ostrácodos y flagelados, así como la concentración de clorofila, fue mayor que fuera de los mismos. Específicamente, dentro de los orificios exhalantes, la densidad de nematodos y de microalgas, medida como la concentración de clorofila, fue mayor respecto a los orificios inhalantes; aunque otros grupos infaunales no mostraron

diferencias entre orificios inhalantes y exhalantes y otros mostraron el patrón inverso (ej. foraminíferos). Adicionalmente, los resultados muestran que hábitats con mayor estructura y heterogeneidad en el sedimento, como son los orificios creados por las almejas en el cangrejal, albergan mayor abundancia de organismos meioinfaunales, como los nematodos.

La densidad más alta de almejas fue encontrada en el nivel bajo fuera del cangrejal; sin embargo, desde el intermareal medio hacia el alto la densidad de almejas fue mayor dentro del cangrejal. Este patrón podría deberse a que en los niveles más bajos del intermareal, en donde el estrés físico no es un factor limitante para el desarrollo de la almeja, la densidad de *T. plebeius* podría estar afectada negativamente por las actividades de bioturbación de los cangrejos (ver Lomovasky et al. 2006); porque ellos pueden interrumpir el proceso de filtrado de las almejas (Lomovasky et al. 2006) y destruir sus cuevas (Lomovasky et al. 2005); y esto posiblemente cause su mortalidad. Por otro lado, a medida que se incrementa el nivel del intermareal, las condiciones abióticas también son más estresantes para los organismos que allí viven (ej. mayor temperatura y disecación o menor exposición a las mareas); y estos efectos negativos pueden ser reducidos por los cangrejos a través de la disminución o atenuación del estrés abiótico que ellos producen a través de la bioturbación del sedimento (ej. Bertness y Callaway 1994, Crain y Bertness 2006). En los cangrejales el sedimento es más fino, con mayor contenido de agua y de MO, con menor transporte de sedimento por mareas y también es más homogéneo a través de todos los niveles del intermareal (Botto e Iribarne 2000, Escapa et al. 2004, Botto et al. 2006, resultados de éste capítulo y la tesis). Así, éstas condiciones podrían facilitar el proceso de filtrado de las almejas y consecuentemente su crecimiento (Lomovasky et al. 2006 y referencias ahí); y en conjunto con otros factores (ej. patrón de reclutamiento, supervivencia de larvas), podría explicar los resultados aquí encontrados.

En esta área de estudio, la densidad alta de los orificios de *T. plebeius* afectan la configuración tridimensional del sedimento (ej. Gutiérrez e Iribarne 2004), actuando como recipientes en donde el porcentaje de agua es mayor (ver Resultados) y reteniendo agua superficial (Obs. Pers.). Además, en estos orificios las pseudoheces podrían estar enriqueciendo el sedimento y podrían favorecer el depósito de MO por suspensión o por la carga de fondo (ej. Gutiérrez e Iribarne 2004), lo que podría explicar el aumento del microfitobentos en estos orificios (hasta 2 veces mayor) respecto a áreas adyacentes sin depresiones. Consecuentemente, la abundancia de flagelados, ostrácodos, nematodos, copépodos y foraminíferos fue más alta dentro de los orificios, y esto podría ser debido al incremento del alimento. La atracción que tienen algunos grupos hacia parches enriquecidos con microalgas ha sido sugerida para explicar las distribuciones y agregaciones de estos animales (ej. copépodos y nematodos, Santos et al. 1995, Ullberg y Ólafsson 2003) y también ha sido mostrado que el ensamble de nematodos se desarrolla diferencialmente dependiendo de la densidad de ciertas almejas (Ullberg y Ólafsson 2003). Particularmente los organismos bentónicos a través de sus actividades de alimentación y excreción de heces y pseudoheces modifican las características del sedimento, como el contenido de MO y la biomasa del microfitobentos (Graf y Rosenberg 1997). Por ejemplo, *Mya arenaria* puede atrapar MO en la apertura de sus cuevas (Hansen et al. 1996) y sus sifones favorecen el intercambio de oxígeno (Doering et al. 1987, Michaud et al. 2006) creando micro ambientes que favorecen el desarrollo de distintas comunidades micro y meiobentónicas (Fenchel 1996). De esta manera, estos orificios (o depresiones) influyen en la abundancia, distribución y el ensamble de muchos organismos bentónicos, posiblemente también modificando sus interacciones.

Como se mencionó anteriormente, los orificios de *Tagelus plebeius* estarían afectando recursos para otros organismos, por lo tanto es considerado un ingeniero de ecosistemas (ver capítulos anteriores). Los organismos ingenieros de ecosistemas son

formadores de hábitats, creando micro ambientes (ej. Aller y Aller 1998, Kristensen 2000) con características especiales en donde se desarrollan distintas comunidades (ej. Widdicombe y Austen 1999, Papaspyrou et al. 2006). Así, dado que estos ambientes son componentes estructurales especie-específicos (Beck 2000), mientras organismos pequeños pueden verse beneficiados, otros organismos más grandes no (Bishop et al. 2007), ya que los distintos tipos de organismos pueden percibir el ambiente de diferente manera, y responder en consecuencia a ello (Holland et al. 2004). Así, este capítulo aporta evidencias en relación a los diferentes efectos de las almejas (pequeña escala) sobre las microalgas y el ensamble de meioinfauna, en áreas con y sin cangrejos. Por ejemplo, en los niveles inferiores dentro del cangrejal, para algunos grupos como copépodos y flagelados (Fig. IV.6), la heterogeneidad ofrecida por los cangrejos o las almejas podría ser la misma, dado que sus abundancias no cambian entre tratamientos CO y SO; sin embargo las abundancias de estos mismos grupos fuera del cangrejal, es marcadamente mayor dentro de los orificios. Por otro lado, en los niveles superiores del intermareal ocurre lo contrario; dentro del cangrejal grupos como nematodos, flagelados y copépodos son más abundantes dentro de los orificios, posiblemente porque se agrega mayor complejidad al sistema. Generalmente, en el intermareal superior, las interacciones positivas son más importantes en la distribución de las especies (Bertness 1989), ya que crean condiciones sub-superficiales que benefician a otros organismos de la infauna (ej. Volkenborn y Reise 2006). Algo semejante a esto podría estar ocurriendo en Mar Chiquita, dado que la bioturbación por parte de los cangrejos podría incrementar el rango de distribución de las almejas y en consecuencia, la bioturbación que ambos producen incrementaría la abundancia de algunos grupos de la meioinfauna. Así, esto resalta la importancia de hábitats complejos creados por distintos organismos y cómo las interacciones entre dos organismos que actúan como ingenieros de ecosistemas pueden afectar la estructura del ensamble infaunal y sus interacciones.

En conclusión, este capítulo muestra, en conjunto con otros trabajos (ej. Crooks 2002) cuan complejas son las relaciones entre el ambiente físico y los requerimientos especie-específicos del hábitat. Además, resalta la importancia de entender las interacciones a diferentes escalas espaciales y también, a comprender cómo las pequeñas heterogeneidades a una escala de centímetros pueden agregar estructura y complejidad a un ecosistema y actuar como “sitios” esenciales en donde la productividad primaria y la abundancia de organismos infaunales es mayor.

Tablas y figuras

Tabla IV.1. Resumen de los valores medios (\pm desvío estándar) de la densidad de la almeja *Tagelus plebeius* y del cangrejo *Neohelice granulata*. Todos los valores son mostrados comparando los dos sitios (cangrejales = C y no cangrejales = NC) y siete niveles diferentes del intermareal (desde 1 hasta 7, disminuyendo el tiempo de exposición a la marea). Las letras indican diferencias significativas para aquellas variables cuyos análisis mostraron interacción ente factores.

Nivel	Densidad de <i>T. plebeius</i> (m ⁻²)		Densidad de <i>N. granulata</i> (m ⁻²)	
	C	NC	C	NC
1	42,8 (15,92) gh	49,4 (10,59) h	2,2 (2,72) cd	0 A
2	47,8 (14,64) h	78,6 (17,84) i	2 (2,72) bcd	0,2 (0,88) ab
3	32,8 (14,92) efg	32,2 (9,92) fg	3,2 (2,76) de	0,6 (1,44) abc
4	29,8 (11,64) def	12,8 (9,04) bc	1,6 (2,36) abcd	0 A
5	21,4 (10,56) cde	19 (6,94) cd	1,2 (1,88) abcd	0,2 (0,88) ab
6	16,2 (11,48) bc	9 (7,08) b	8,6 (7,12) e	0 A
7	18,4 (7,48) c	0 a	5,8 (3,76) e	0 A

Tabla IV.2. Resultados de las pruebas de ANOVA de dos vías comparando el porcentaje de MO y contenido de agua entre sitios (cangrejal y no cangrejal) y tratamientos (dentro y fuera de los orificios) para cada uno de los niveles del intermareal (* = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$).

Nivel	Fuente de variación	Gl	MO			Contenido de agua		
			CM	F	p	CM	F	P
Alto (Nivel 6)	Sitios	1	2,01	13,71	0,00**	0,03	1,25	0,26
	Tratamientos	1	1,56	10,63	0,00**	0,37	15,23	0,00**
	Sitios*Trat	1	0,00	0,01	0,9	0,02	0,98	0,32
	Error	56	0,14			0,02		
Medio (Nivel 4)	Sitios	1	2,04	123,7	0,00**	0,01	8,5	0,00**
	Tratamientos	1	0,09	5,41	0,02*	0,01	5,7	0,02*
	Sitios*Trat	1	0,00	0,22	0,63	0,00	1,2	0,27
	Error	52	0,01			0,01		
Bajo (Nivel 2)	Sitios	1	13,70	42,8	0,00**	200	11,96	0,00**
	Tratamientos	1	0,23	0,72	0,39	24,34	1,45	0,23
	Sitios*Trat	1	0,08	0,27	0,6	40,05	2,39	0,12
	Error	56	0,32			16,72		

Datos transformados con raíz para MO (nivel medio) y el contenido de agua (nivel alto); y con raíz cuarta para el contenido de agua (nivel medio)

Tabla IV.3. Resultados de las pruebas de ANOVA de dos vía comparando los distintos grupos de organismos meioinfaunales entre sitios (cangrejal y no cangrejal) y tratamientos (dentro y fuera de los orificios) para el nivel alto del intermareal (* = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; # marginalmente significativo $0,05 > p \geq 0,005$).

Grupo	Fuente de variación	gl	CM	F	p
Nematodos (a)	Sitios	1	7,73	11,1	0,00**
	Tratamientos	1	95,38	137,03	0,00**
	Sitios*Tratamientos	1	14,94	21,47	0,00**
	Error	36	0,14		
Copéodos	Sitios	1	7,22	7,62	0,00**
	Tratamientos	1	9,02	9,52	0,00**
	Sitios*Tratamientos	1	0,62	0,65	0,42
	Error	36	0,94		
Flagelados	Sitios	1	160	18,99	0,00**
	Tratamientos	1	48,4	5,74	0,02*
	Sitios*Tratamientos	1	14,4	1,7	0,19
	Error	36	8,42		
Ostrácodos	Sitios	1	10	0,01	0,89
	Tratamientos	1	4284,9	7,58	0,00#
	Sitios*Tratamientos	1	1638,4	2,89	0,09
	Error	36	565		
Foraminíferos (b)	Sitios	1	1,64	1,5	0,22
	Tratamientos	1	13,77	12,67	0,00**
	Sitios*Tratamientos	1	3,75	3,45	0,07
	Error	36	1,08		

a) Datos transformados con logaritmo natural + 5; b) transformados con raíz.

Tabla IV.4. Resultados de las pruebas de ANOVA de dos vía comparando los distintos grupos de organismos meioinfaunales entre sitios (cangrejal y no cangrejal) y tratamientos (dentro y fuera de los orificios) para el nivel medio del intermareal (* = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; # marginalmente significativo $0,05 > p \geq 0,005$).

Grupo	Fuente de variación	gl	CM	F	p
Nematodes	Sitios	1	2777817	28,31	0,00**
	Tratamientos	1	5356044	54,59	0,00**
	Sitios*Tratamientos	1	2840357	28,95	0,00**
	Error	36	98098		
Copéodos	Sitios	1	555,02	138,27	0,00**
	Tratamientos	1	403,22	100,45	0,00**
	Sitios*Tratamientos	1	297,02	73,99	0,00**
	Error	36	4,01		
Flagelados	Sitios	1	70,22	7,17	0,01#
	Tratamientos	1	42,02	4,29	0,04#
	Sitios*Tratamientos	1	1,22	0,12	0,72
	Error	36	9,79		
Ostrácodos (a)	Sitios	1	5,63	9,97	0,00**
	Tratamientos	1	9,49	16,8	0,00**
	Sitios*Tratamientos	1	3,97	7,02	0,01*
	Error	36	0,56		
Foraminíferos	Sitios	1	160	1,72	0,19
	Tratamientos	1	280,9	3,03	0,09
	Sitios*Tratamientos	1	504,1	5,44	0,02#
	Error	36	92,57		

a) Datos transformados con logaritmo natural.

Tabla IV.5. Resultados de las pruebas de ANOVA de dos vía comparando los distintos grupos de organismos meioinfaunales entre sitios (cangrejal y no cangrejal) y tratamientos (dentro y fuera de los orificios de las almejas) para el nivel bajo del intermareal (* = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; # marginalmente significativo $0,05 > p \geq 0,005$).

Grupo	Fuente de variación	gl	CM	F	p
Nematodos	Sitios	1	6554	0,52	0,47
	Tratamientos	1	156750	12,65	0,00**
	Sitios*Tratamientos	1	1232	0,09	0,75
	Error	36	12391		
Copépodos (b)	Sitios	1	9,08	37,3	0,00**
	Tratamientos	1	7,15	29,3	0,00**
	Sitios*Tratamientos	1	6,19	25,4	0,00**
	Error	36	0,24		
Flagelados	Sitios	1	22,5	7,1	0,01#
	Tratamientos	1	12,1	3,82	0,05
	Sitios*Tratamientos	1	16,9	5,33	0,02#
	Error	36	3,1		
Ostrácodos	Sitios	1	1904,4	17,57	0,00**
	Tratamientos	1	448,9	4,14	0,04*
	Sitios*Tratamientos	1	422,5	3,89	0,05
	Error	36	108,3		
Foraminíferos (a)	Sitios	1	6,08	5,24	0,02*
	Tratamientos	1	0,26	0,23	0,63
	Sitios*Tratamientos	1	1,55	1,33	0,25
	Error	36	1,16		
Ctenodrilidos	Sitios	1	156,02	6,28	0,01#
	Tratamientos	1	455,6	18,36	0,00**
	Sitios*Tratamientos	1	164,02	6,61	0,01#
	Error	36	24,8		

a) Datos transformados con logaritmo natural; b) transformados con raíz.

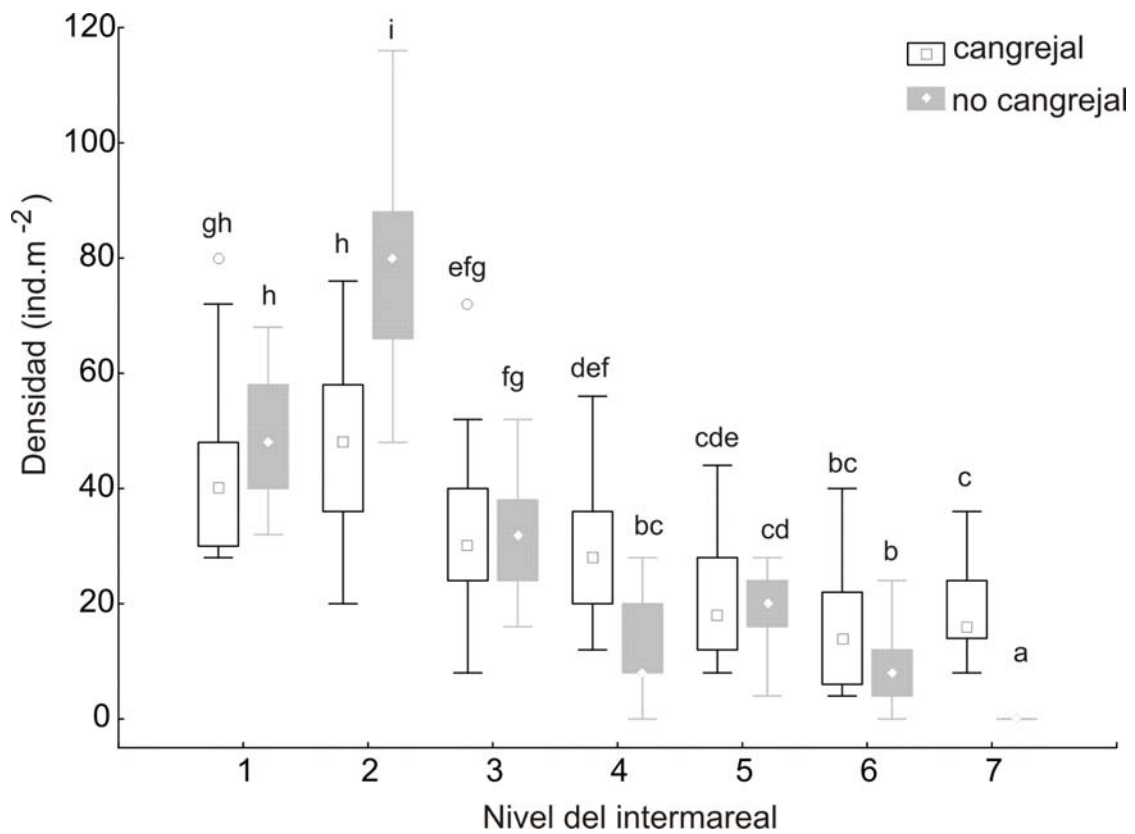


Figura IV.1. Densidad de la almeja *T. plebeius* en los niveles intermareales, en ambos sitios (cangrejal y no cangrejal). En ésta y en las siguientes figuras, las cajas fueron construidas con los límites representando el 25^{to} y 75^{to} percentil y los símbolos dentro de las cajas son los valores medianos. Los círculos por fuera de las cajas representan los valores atípicos y los asteriscos los valores extremos. Todas las figuras son mostradas previamente a las transformaciones. Las letras indican interacción entre sitios y tratamientos.

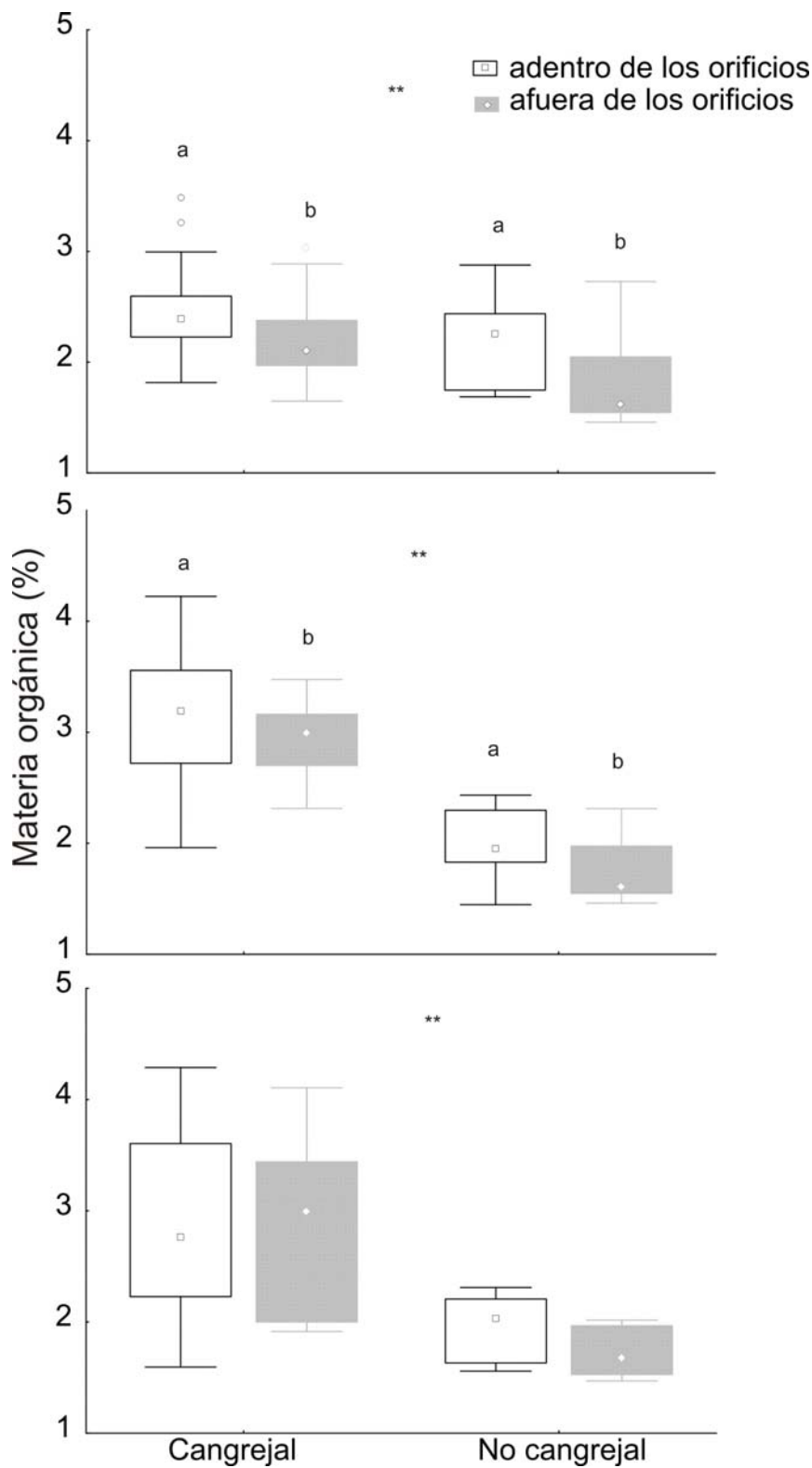


Figura IV.2. Porcentaje de materia orgánica entre los diferentes sitios y tratamientos (dentro y fuera de los orificios) en el nivel alto del intermareal (gráfico superior) medio (gráfico medio) y bajo del intermareal (gráfico inferior). Las letras indican diferencias entre los tratamientos y los asteriscos dobles indican diferencias significativas entre sitios.

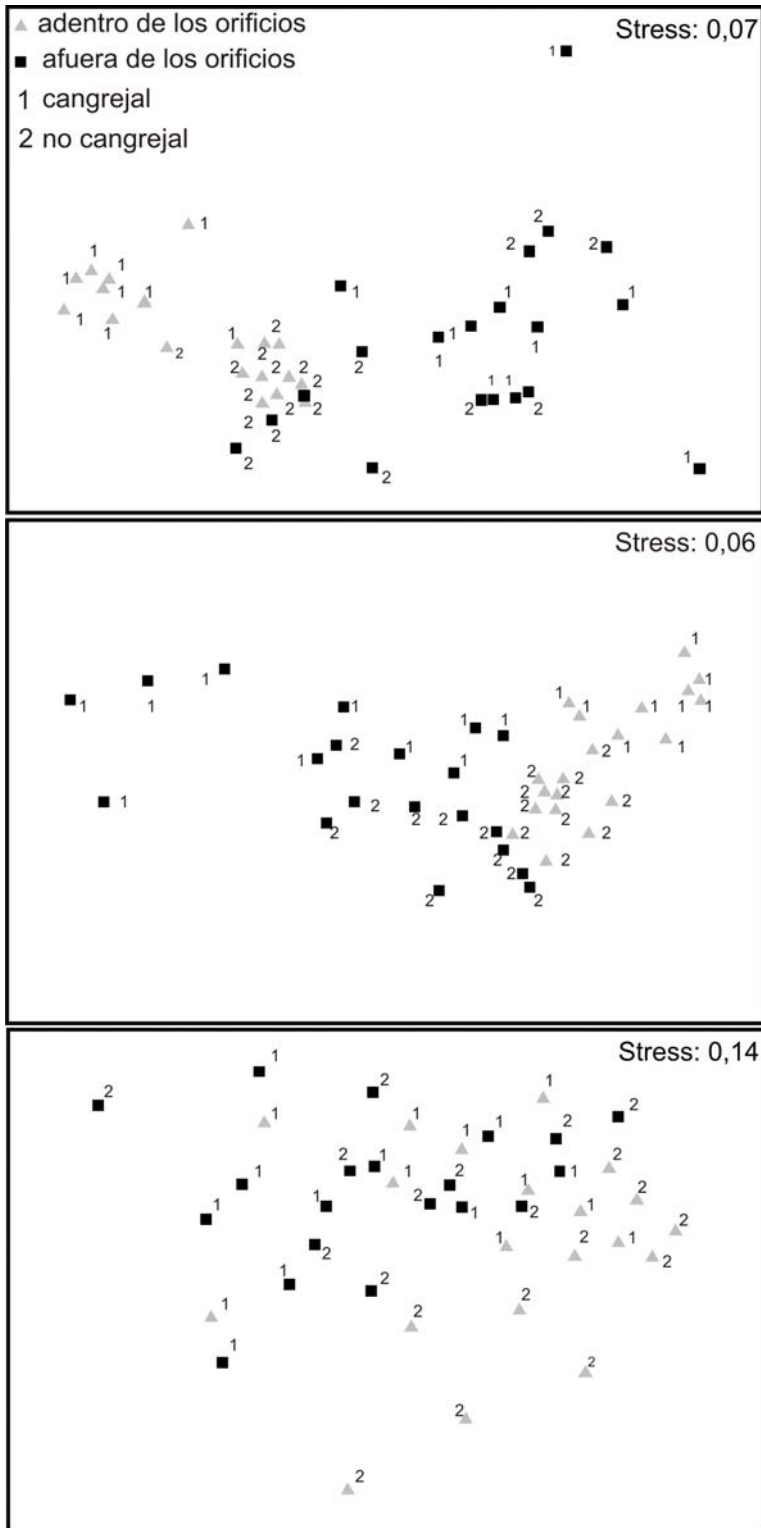


Figura IV.3. Ordenamiento multidimensional no-métrico (nMDS) basado en las similitudes de Bray-Curtis sobre los datos transformados con raíz cuarta comparando la composición del ensamble de organismos meioinfaunales en el intermareal alto (gráfico superior), intermareal medio (gráfico del medio) y del intermareal bajo (gráfico inferior) entre los distintos tratamientos y sitios.

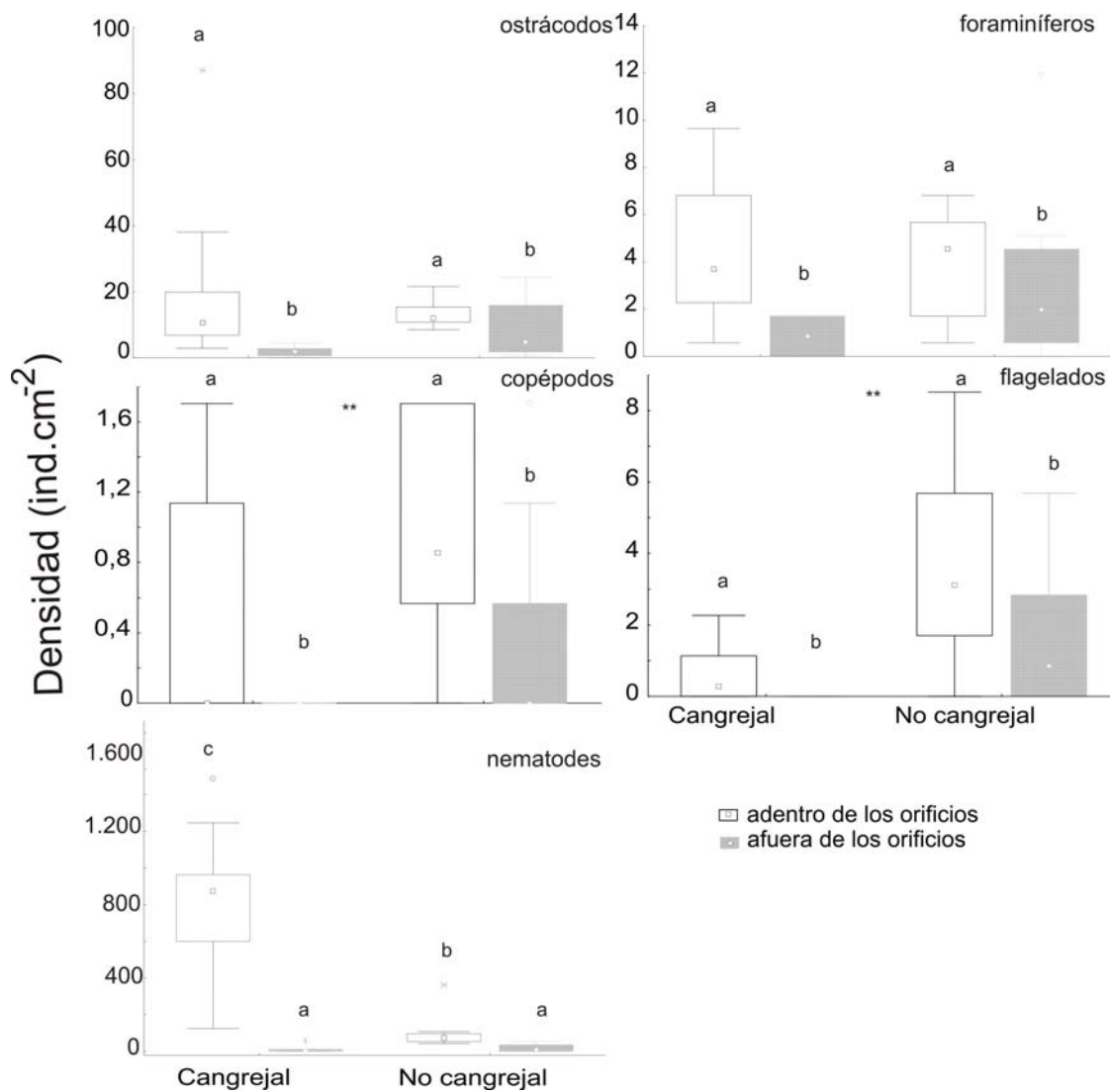


Figura IV.4. Densidad de los distintos grupos de meioinfauna en el nivel alto del intermareal, comparando entre distintos sitios (cangrejal y no cangrejal) y tratamientos (dentro y fuera de los orificios). Las letras indican diferencias entre los tratamientos y los asteriscos dobles indican diferencias significativas entre sitios.

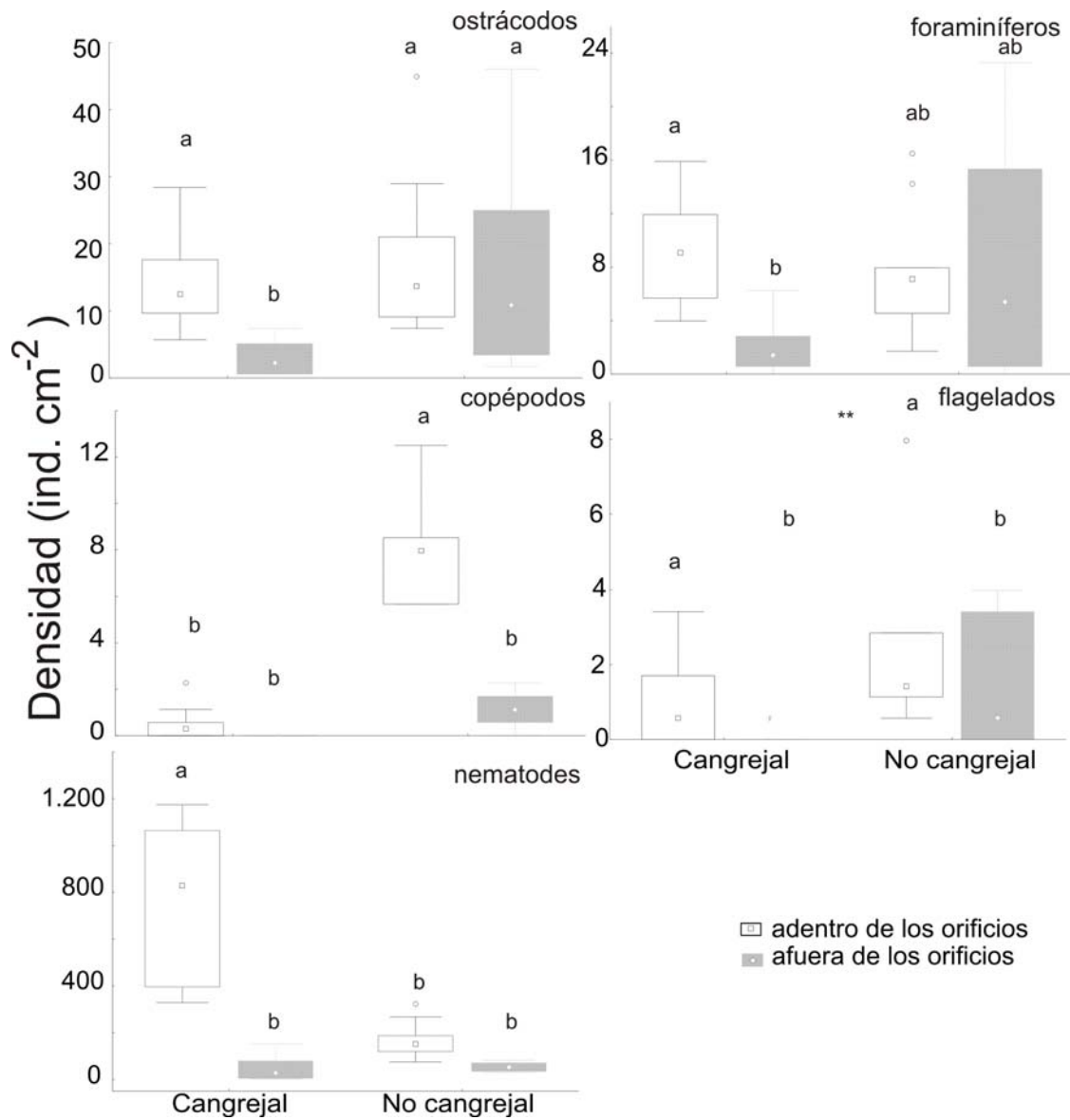


Figura IV.5. Densidad de los distintos grupos de meioinfauna en el nivel medio del intermareal, comparando entre distintos sitios (cangrejal y no cangrejal) y tratamientos (dentro y fuera de los orificios).

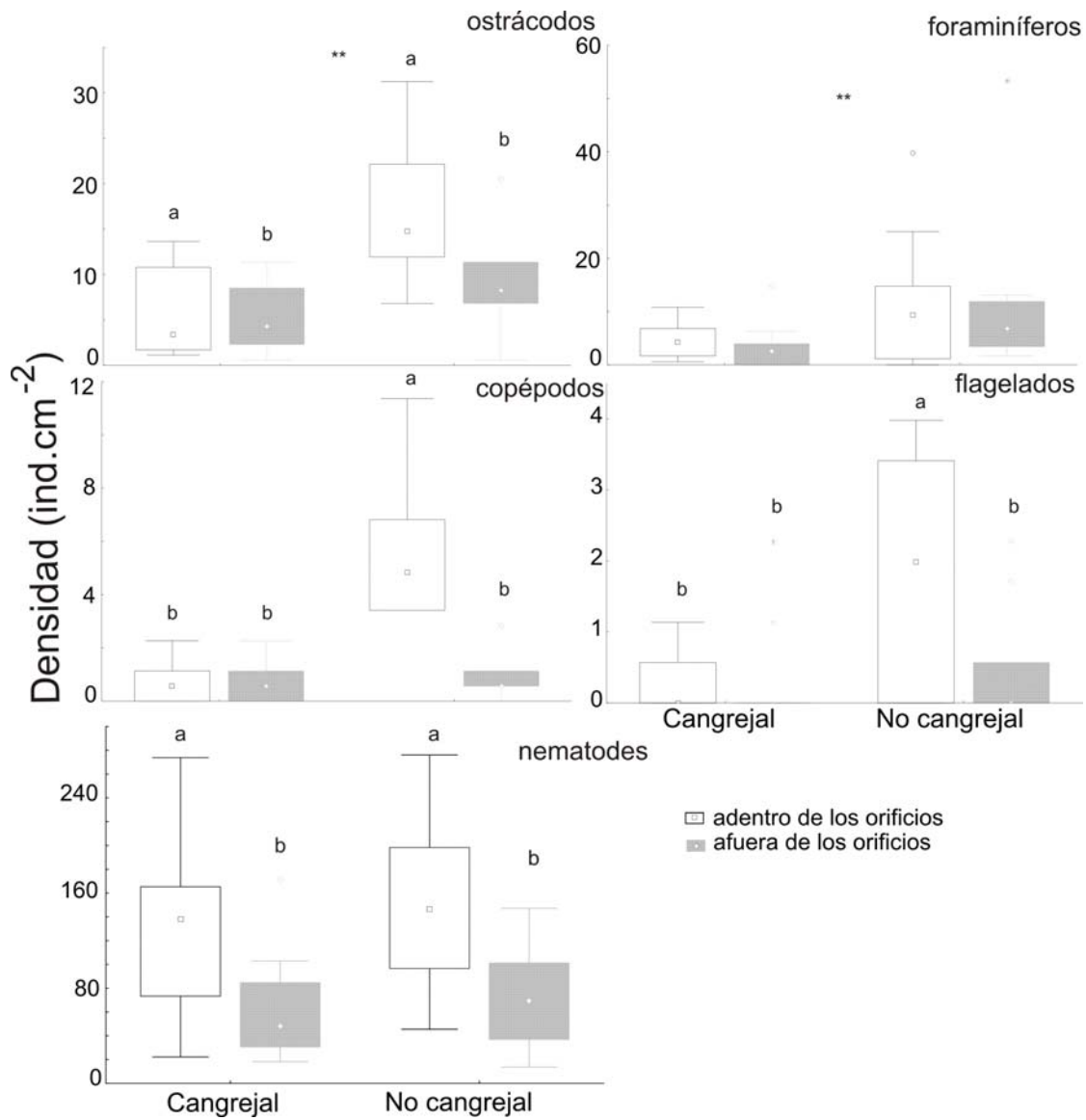


Figura IV.6. Densidad de los distintos grupos de meiofauna en el nivel bajo del intermareal, comparando entre distintos sitios (cangrejal y no cangrejal) y tratamientos (dentro y fuera de los orificios).

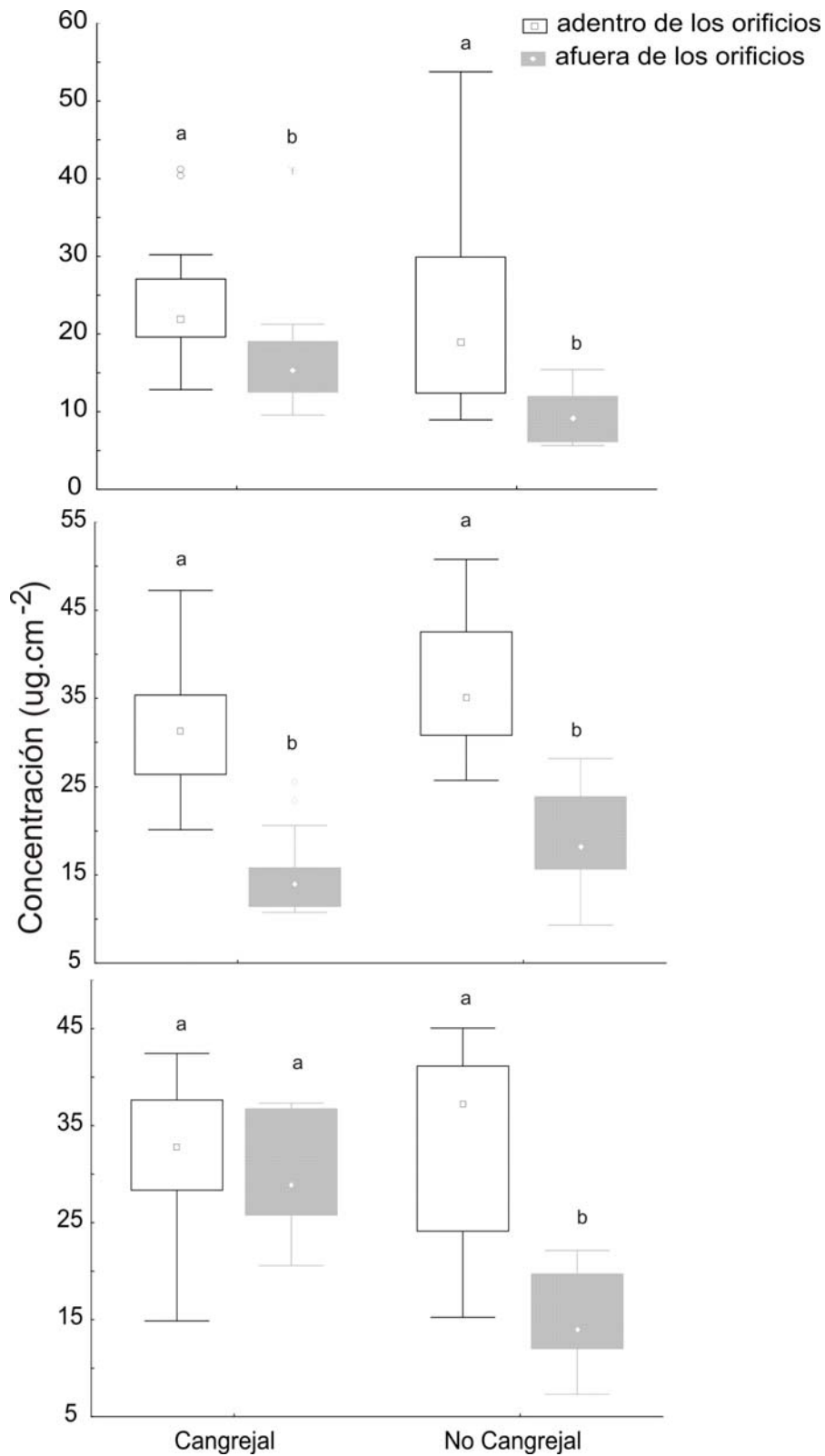


Figura IV.7. Concentración de clorofila *a* entre sitios y tratamientos, para el nivel alto del intermareal (gráfico superior), nivel medio del intermareal (gráfico del medio) y el nivel bajo del intermareal (gráfico inferior).

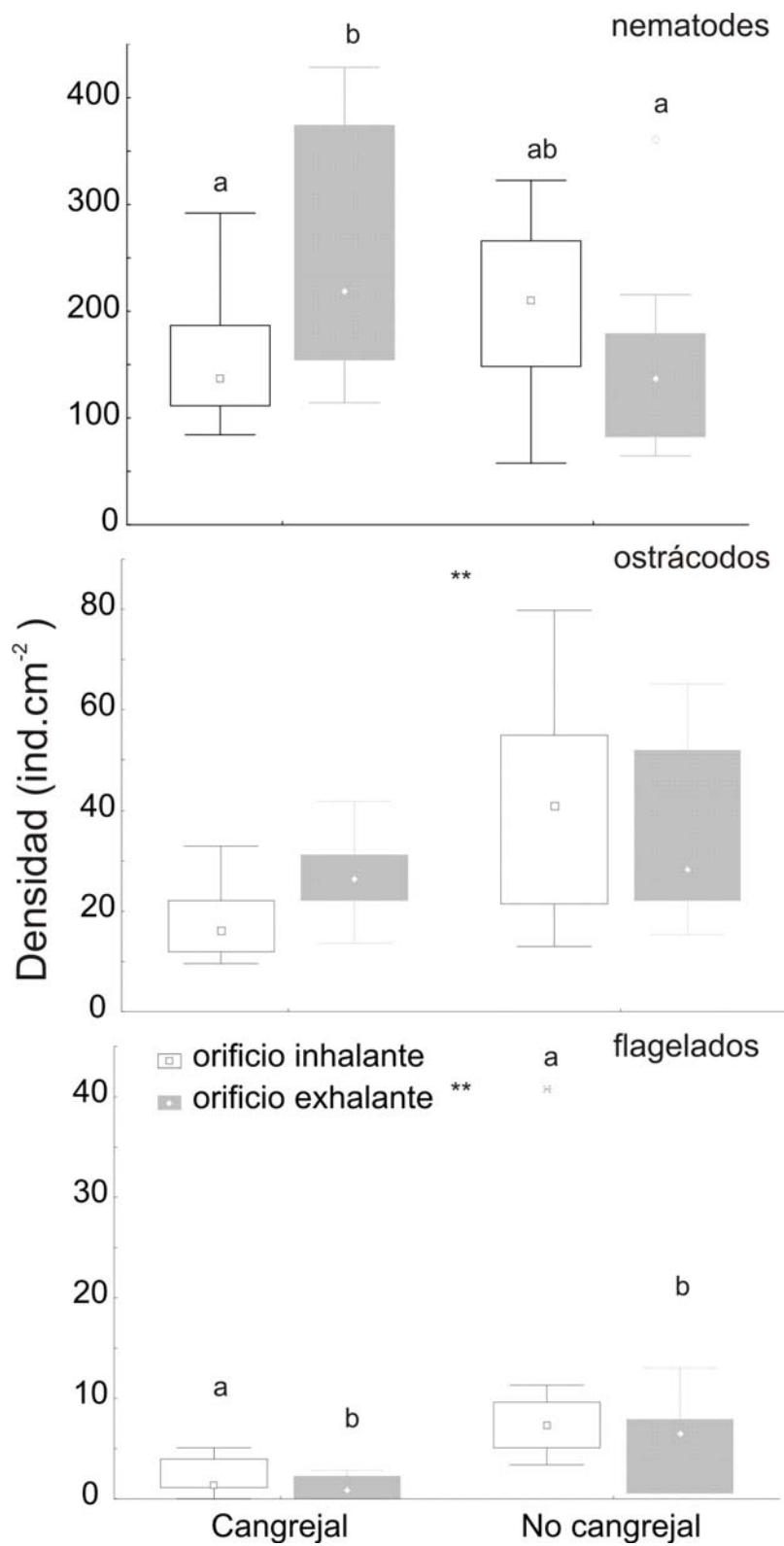


Figura IV.8. Densidad de los distintos grupos de meiofauna en el nivel bajo del intermareal, comparando entre distintos sitios (cangrejal y no cangrejal) y tratamientos (orificios inhalantes y exhalantes).

Conclusiones generales

Las comunidades y ecosistemas naturales son el resultante de una multiplicidad de interacciones entre los organismos vivos y el ambiente (Polis y Winemiller 1996), por lo que necesariamente surge una pregunta, ¿Qué efectos son más importantes en la estructuración de las comunidades? La importancia relativa de los efectos directos e indirectos ha sido intensamente discutida (ej. Holt 1984, Strauss 1991, Wootton 1994, Menge 1997, Cheng y Xu 2003, White et al. 2006) e intentar responder a esta pregunta no resulta fácil. Los resultados de esta tesis sugieren que los efectos indirectos producidos por la bioturbación del cangrejo *Neohelice granulata*, son importantes estructurando el ensamble bentónico de estos estuarios (ver Fig. C).

Por ejemplo, los resultados de esta tesis en el estuario de Mar Chiquita, sugieren que la heterogeneidad espacial producida por la bioturbación del cangrejo *Neohelice granulata* (efecto indirecto) afecta las interacciones del ensamble de especies bentónicas. Principalmente, la bioturbación de *N. granulata* afectó la interacción depredador-presa (ej. depredadores superiores-macro y meioinfauna (500-250 μm), Cap. I; poliquetos-meioinfauna (500-62 μm), Cap. II y caracoles herbívoros-microalgas, Cap. III), las distribuciones y abundancias de organismos infaunales (ej. Cap. II, III y IV), la productividad primaria del microfitobentos (ej. Cap. II y III), la concentración de materia orgánica (Cap. I y II), y la estructura de tallas de ciertas especies (ej. *Laeonereis acuta*, Cap. II. Ver también Fig. C para estas interacciones). Sin embargo, estudiar los cambios de las interacciones en presencia de esta especie, no siempre resultan predecibles. Por ejemplo, en el Capítulo I se mostró cómo las interacciones, así como el signo y la magnitud de las mismas, dependen de una combinación de factores, en donde además intervienen factores abióticos como el gradiente de inmersión y las diferentes estaciones del año. Del mismo modo, la relación entre cangrejos y almejas fue diferente en relación a la exposición de las mareas (Cap. IV) con efectos sobre el ensamble de especies bentónicas.

Además de la heterogeneidad espacial generada por cangrejos cavadores, otros organismos como poliquetos (ej. Volkenbor y Reise 2006, 2007) y almejas (Vaughn y Hakenkamp 2001, Kanaya et al. 2005) tienen efectos importantes sobre los ensambles de especies, los recursos primarios y en consecuencia, la estructura comunitaria. Del mismo modo, los resultados obtenidos muestran que la bioturbación de la almeja *Tagelus plebeius* (Cap. IV) y posiblemente también, la bioturbación de los poliquetos *Laeonereis acuta* y *Neanthes succinea* (Cap. II), agregan heterogeneidad espacial a una escala más pequeña, que la generada por el cangrejo *N. granulata*, teniendo efectos principalmente sobre los organismos meioinfaunales (por cambiar sus abundancias, Cap. II y IV; o la composición del ensamble bentónico, Cap. IV) y sobre el microfitobentos (Cap. II y IV).

A su vez, los resultados obtenidos sobre los efectos tróficos de depredadores superiores (aves y peces, Cap. I) y de organismos herbívoros (Cap. III) sobre sus presas fueron muy variables, mostrando principalmente que grandes densidades de consumidores superiores tienen efectos débiles sobre el ensamble biótico de presas (ej. Cap. I), y que a su vez, sus presas muestran gran variabilidad, aumentando sus densidades aún bajo condiciones estresantes (ej. Cap. II). Aunque no fue directamente evaluado en esta tesis, esto podría indicar que el ensamble infaunal tiene alta resiliencia (definida como la habilidad para tolerar, adaptarse o amortiguar recurrentes perturbaciones; Folke et al. 2004, Hughes et al. 2005 y referencias allí), soportando los disturbios; y que a su vez, los efectos débiles de las interacciones podrían actuar manteniendo la estabilidad y resiliencia en las comunidades. Esta capacidad puede deberse a que los ambientes estuariales son sistemas naturalmente estresantes, muy variables y además, expuestos a una gran degradación antrópica (Hughes et al. 2005, Elliot y Quintino 2007). Así, a través de los resultados aquí obtenidos, se podría hipotetizar que los ensambles infaunales en estas áreas tienen una gran capacidad para

tolerar cambios en las densidades de sus depredadores, y esto podría ser una característica muy importante, si consideramos la importancia de los ambientes estuariales a nivel mundial, como sitios de descanso y alimentación de aves locales y migratorias (ej. Botto et al. 1998, 2000, Bruschetti et al. 2009, ver Introducción general), como zonas de refugio, cría y alimentación para peces (ej. Martinetto et al. 2005, 2007, Valiñas et al. 2010, ver Introducción general) y actuando como áreas valiosas que proveen servicios y funciones ecosistémicas únicas (ej. actuando como trampas de contaminantes, como áreas para pesquerías, zonas de recreación y turismo; O'Higgins et al. 2010, Atkins et al. 2011).

Sin embargo, en las comunidades naturales operan múltiples vías de efectos directos e indirectos (Wootton 2002). Esta complejidad hace muy dificultoso, en la mayoría de los casos, discernir los mecanismos que generan las distribuciones y abundancias de las especies (ej. DeWitt y Langerhans 2003). Es así, que conocer mejor la dinámica de las comunidades, es decir, las interrelaciones entre sus miembros y de cómo estas interacciones pueden determinar los flujos y la estructura de la misma, resulta muchas veces necesarios para entender los procesos que ocurren dentro de los ecosistemas. Es por esto que, integrar las interacciones entre las especies en un marco más amplio que incluya las interrelaciones entre grupos de especies, así como también éstas con su entorno, contribuiría a obtener resultados con mayor marco predictivo sobre el rol que éstas pueden tener en determinar los flujos, la dinámica y la estructura comunitaria. Un paso clave para lograr esto, es evaluar los efectos de diferentes interacciones (directas e indirectas) en distintos grupos de organismos que conforman el ensamble bentónico.

Tratar de entender que factores van a generar roles esenciales en el funcionamiento de un sistema, es complejo. A través de los distintos capítulos de esta tesis se mostró cómo las interacciones entre los organismos, así como el signo y la magnitud de las

mismas, son el resultado de una compleja combinación de factores, en donde intervienen numerosos procesos directos e indirectos, como la depredación, el desplazamiento competitivo, la bioturbación de manera contexto – dependiente afectado no solo por factores abióticos sino también por la escala donde analizemos las interacciones. Así, las heterogeneidades espaciales generadas por distintos organismos a diferentes escalas, modifican las interacciones con efectos en todos los niveles de la trama trófica bentónica estudiada.

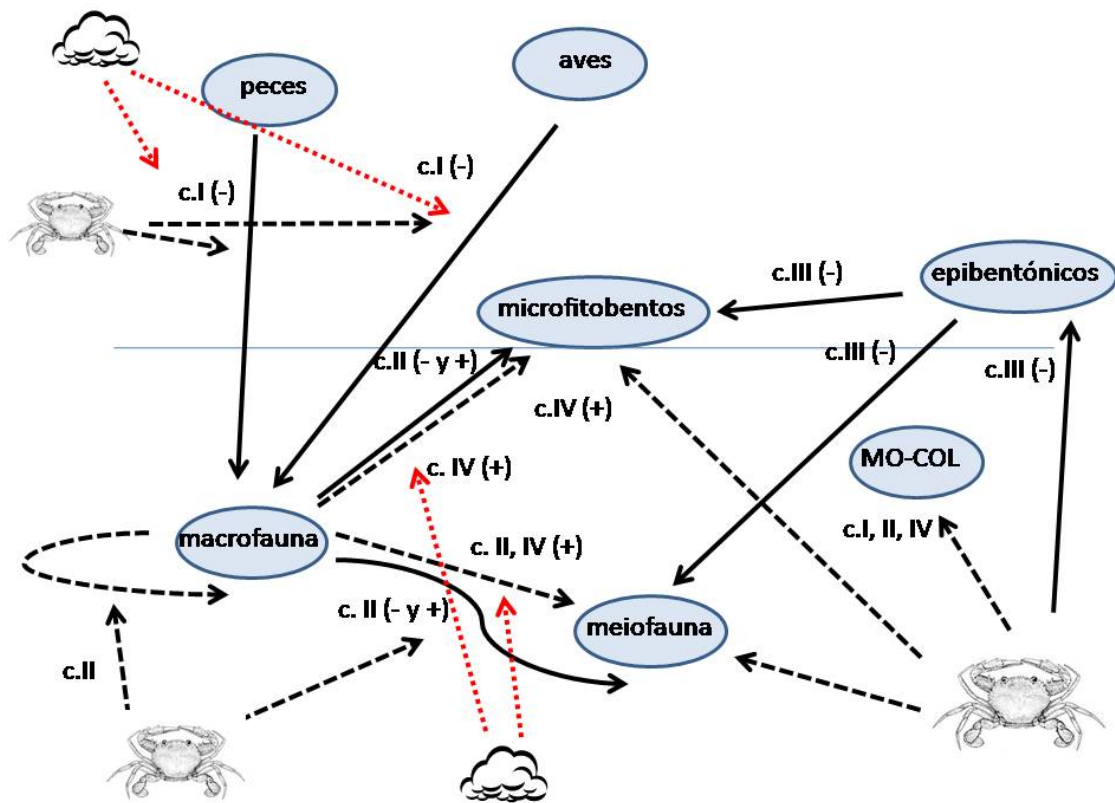


Figura C. Diagrama que resume lo estudiado a través de esta tesis. Las flechas continuas indican efectos directos, en tanto que las discontinuas efectos indirectos. Las flechas rojas y las nubes, indican aquellas interacciones que se vieron afectadas por factores abióticos. La inscripción al lado de la flecha indica en que capítulo fue estudiado (ej. c. II es capítulo II), y si esa interacción fue positiva (+) o negativa (-).

Bibliografía citada

- Abugov, R., 1982. Species diversity and phasing of disturbance. *Ecology* 63, 289-293.
- Adam, P., 1990. Saltmarsh ecology. Cambridge University Press, Great Britain.
- Aguirre, M.L., Farinati, E.A., 2000. Aspectos sistemáticos, de distribución y paleoambientales de *Littoridina australis* (D'Orbigny, 1835) (Mesogastropoda) en el Cuaternario marino de Argentina (Sudamérica). *Geobios* 33, 569-597.
- Alberti, J., Méndez Casariego, A., Daleo, P., Fanjul, E., Silliman, B., Bertness, M., Iribarne, O., 2010. Abiotic stress mediates top-down and bottom-up control in a Southwestern Atlantic salt marsh, *Oecologia* 163, 181-191.
- Alberti, J., Montemayor, D., Alvarez, F., Méndez Casariego, A., Luppi, T., Canepuccia, A., et al., 2007. Changes in rainfall pattern affect crab herbivory rates a SW Atlantic salt marsh. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 353, 126-133.
- Alfaro, A.C., 2008. Diet of *Littoraria scabra*, while vertically migrating on mangrove trees: Gut content, fatty acid, and stable isotope analyses. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 79, 718-726.
- Aller, R.C., Aller, J.Y., 1998. The effect of biogenic irrigation intensity and solute exchange on diagenetic reaction rates in marine sediments. *Journal of Marine Research* 56, 905-936.
- Ambrose Jr., W.G., 1984a. Influence of residents on the development of a marine soft-bottom community. *Journal of Marine Research* 42, 633-654.
- Ambrose Jr., W.G., 1984b. Influences of predatory polychaetes and epibenthic predators on the structure of a soft-bottom community in a Maine estuary. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 81, 115-145.
- Anderson, J.G., Meadows, P.S., 1978. Micro-environments in marine sediments. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh* 76, 1-16.

- Anderson, M.J., 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Australian Journal of Ecology* 26, 32-46.
- Armitage, A.R., Fong, P., 2006. Predation and physical disturbance by crabs reduce the relative impacts of nutrients in a tidal mudflat. *Marine Ecology Progress Series* 313, 205-213.
- Armitage, A.R., Gonzalez, V., Fong, P., 2009. Decoupling of nutrient and grazer impacts on a benthic estuarine diatom assemblage. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 84, 375-382.
- Bazterrica, M.C., Botto, F., Iribarne, O., 2012. Effects of an invasive reef-building polychaete on the biomass and composition of estuarine macroalgal assemblages. *Biological Invasions* 14, 765-777.
- Beck, M.W., 2000. Separating the elements of habitat structure: independent effects of habitat complexity and structural components on rocky intertidal gastropods. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 249, 29-49.
- Bell, S.S., McCoy, E.D., Mushinsky, H.R., 1991. *Habitat structure: the physical arrangement of objects in space*. Chapman and Hall, London.
- Berlow, E., 1999. Strong effects of weak interactions in ecological communities. *Nature* 398, 330-334.
- Berlow, E., Navarrete, S., Briggs, C., Power, M., Menge, B.A., 1999. Quantifying variation in the strengths of species interactions. *Ecology* 80, 2206-2224.
- Berlow, E.L., 1997. From canalization to contingency: historic effects in a rocky intertidal successional rocky intertidal community. *Ecological Monographs* 67, 435-460.
- Berlow, E.L., Dunne, J.A, Martinez, N.D., Stark, P.B., Williams, R.J., Brose, U., 2009. Simple prediction of interaction strengths in complex food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106, 187-191.

- Berlow, E.L., Neutel, A.M., Cohen, J.E., de Ruiter, P.C., Ebenman, B., Emmerson, M., et al., 2004. Interaction strengths in food webs: issues and opportunities. *Journal of Animal Ecology* 73, 585-598.
- Bertics, V.J., Ziebis, W., 2009. Biodiversity of benthic microbial communities in bioturbated coastal sediments is controlled by geochemical microniches. *The ISME Journal* 3, 1269-1285.
- Bertness, M. D., Callaway, R., 1994. Positive interactions in communities: a post-cold war perspective. *Trends in Ecology and Evolution* 9, 191-193.
- Bertness, M.D., 1985. Fiddler crab regulation of *Spartina alterniflora* production in a New England salt marsh. *Ecology* 66, 1042-1055.
- Bertness, M.D., 1989. Intraspecific competition and facilitation in a northern acorn barnacle population. *Ecology* 70, 257-268.
- Bertness, M.D., 1999. *The ecology of atlantic shorelines*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, USA.
- Bianchi, T.S., Levinton, J.S., 1981. Nutrition and food limitation of deposit feeders: 2. Differential-effects of *Hydrobia totteni* and *Ilyanassa obsoleta* on the microbial community. *Journal of Marine Research* 39, 547-556.
- Bianchi, T.S., Levinton, J.S., 1984. The importance of microalgae, bacteria and particulate organic matter in the somatic growth of *Hydrobia totteni*. *Journal of Marine Research* 42, 431-443.
- Bishop, M., Kelaher, B., Sharp, S., Verhoeven, M., 2007. Dispersal of the estuarine gastropod *Pyrazus ebeninus* is only weakly influenced by pneumatophore density. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 340, 62-69.
- Blanchard, G.F., Guarini, J.M., Provot, L., Richard, P., Sauriau, P.G., 2000. Measurement of ingestion of *Hydrobia ulvae* (Pennant) on intertidal epipellic

- microalgae: the effect of mud snail density. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 255, 247-260.
- Boschi, E.E., 1964. Los crustáceos decápodos brachyura del litoral Bonaerense. *Boletín del Instituto de Biología Marina* 6, 1-99.
- Botto, F., Iribarne, O., 1999. Effects of the burrowing crab *Chasmagnathus granulatus* (Dana) on the benthic community of a SW Atlantic costal lagoon. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 41, 263-284.
- Botto, F., Iribarne, O., 2000. Contrasting effects of two burrowing crabs (*Chasmagnathus granulata* and *Uca uruguayensis*) on sediment composition and transport in estuarine environments. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 51, 141-151.
- Botto, F., Iribarne, O., Gutiérrez, J., Bava, J., Gagliardini, A., Valiela, I., 2006. Ecological importance of passive deposition of organic matter into burrows of the SW Atlantic crab *Chasmagnathus granulata*. *Marine Ecology Progress Series* 312, 201-210.
- Botto, F., Iribarne, O., Martínez, M.M., Delhey, K., Carrete, M., 1998. The effect of migratory shorebirds on the benthic species of three Southwestern Atlantic Argentinean Estuaries. *Estuaries* 21, 700-709.
- Botto, F., Palomo, G., Iribarne, O., Martínez, 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 transformations in sediments and food webs of SW Atlantic estuaries. *Marine Ecology Progress Series* 293, 155-164.
- Boucher, D., James, S., Keeler, K.H., 1982. The ecology of mutualism. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13, 315-347.

- Bouchet, V.M.P., Sauriau, P.G., Debenay, J.P., Mermillod-Blondin, F., Schmidt, S., Amiard, J.C., Dupas, B., 2009. Influence of the mode of macrofauna-mediated bioturbation on the vertical distribution of living benthic foraminifera: First insight from axial tomodesitometry. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 371, 20-33.
- Breitburg, D.L., Loher, T., Pacey, C.A., Gerstein, A., 1997. Varying effects of low dissolved oxygen on trophic interactions in an estuarine food web. *Ecological Monographs* 67, 489-507.
- Brenchley, G.A., 1981. Disturbance and community structure: an experimental study of bioturbation in marine soft-bottom environments. *Journal of Sea Research* 39, 767-790.
- Brenchley, G.A., 1982. Mechanisms of spatial competition in marine soft-bottom communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 60, 17-33.
- Bruno, J. F., Stachowicz, J.J., Bertness, M.D., 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution* 18, 119-125.
- Bruschetti, M., Bazterrica, C., Luppi, T., Iribarne, O., 2009. An invasive intertidal reef-forming polychaete affect habitat use and feeding behavior of migratory and locals birds in a SW Atlantic coastal lagoon. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 375, 76-83.
- Buhl-Mortensen, L., Vanreusel, A., Gooday, A.J., Levin, L.A., Priede, I.G., Buhl-Mortensen, P., et al., 2010. Biological structures as a source of habitat heterogeneity and biodiversity on the deep ocean margins. *Marine Ecology* 31, 21-50.
- Bulleri, F., 2005. Role of recruitment in causing differences between intertidal assemblages on seawalls and rocky shores. *Marine Ecology Progress Series* 287, 53-65.

- Byers, J.E., 2000. Competition between two estuarine snails: implications for invasions of exotic species. *Ecology* 81, 1225-1239.
- Cadée, G.C., 2001. Sediment dynamics by bioturbating organisms. En: Reise, K., (Ed.). *Ecological comparisons of sedimentary shores. Ecological studies*, 151. Springer-Verlag, Berlin, pp. 127-148.
- Cadenasso, M.L., Pickett, S.T.A., Weathers, K.C., 2004. Effects of landscape boundaries on the flux of nutrients, detritus and organisms. En: Polis, G. A., Power, M.E., Huxel, G.R., (Eds.). *Food webs at the landscape level. The University of Chicago Press, Chicago, USA*, pp. 154-168.
- Callaway, R. M., 1995. Positive interactions among plants. *Botanical Review* 61, 306-349.
- Canepuccia, A., Alberti, J., Pascual, J., Alvarez, G., Cebrian, J., Iribarne, O.O., 2010. ENSO episodes modify plant/terrestrial-herbivore interactions in a southwestern Atlantic salt marsh. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 396, 42-47.
- Canepuccia, A., Escapa, M., Daleo, P., Alberti, J., Botto, F., Iribarne, O., 2007b. Positive interactions of the smooth cordgrass *Spartina alterniflora* on the mud snail *Heleobia australis*, in South Western Atlantic salt marshes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 353, 180-190.
- Canepuccia, A., Farias, A., Escalante, A., Iribarne, O., Novaro, A. Isacch, J., 2008. Differential responses of marsh predators to rainfall-induced habitat loss and subsequent variations in prey availability. *Canadian Journal of Zoology* 86, 407-418.
- Canepuccia, A.D., Isacch, J.P., Gagliardini, D. a., Escalante, A.H. Iribarne, O.O., 2007a. Waterbird response to changes in habitat area and diversity generated by rainfall in a SW Atlantic Coastal Lagoon. *Waterbirds* 30, 541-553.

- Carlen, A., Ólafsson, E., 2002. The effects of the gastropod *Terebralia palustris* on infaunal communities in a tropical tidal mud-flat in East Africa. *Wetlands Ecology and Management* 10, 303-311.
- Caron, A., Desrosiers, G., Olive, P., Retière, C., Nozais, C., 2004. Comparison of diet and feeding activity of two polychaetes, *Nephtys caeca* (Fabricius) and *Nereis virens* (Sars), in an estuarine intertidal environment in Québec. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 304, 225-242.
- Carpenter, S.R., Kitchell, J.F., Hodgson, J.R., Cochran, P.A., Elser, J.J., Elser, M.M., et al., 1987. Regulation of lake primary productivity by food web structure. *Ecology* 68, 1863-1876.
- Chapman, M., Tolhurst, T., 2007. Relationships between benthic macrofauna and biogeochemical properties of sediments at different spatial scales and among different habitats in mangrove forests. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 343, 96-109.
- Cheng, X., Xu, R., 2003. Perspectives on apparent competition in insects. *Acta Entomologica Sinica* 46, 237-243.
- Christianou, M., Ebenman, B., 2005. Keystone species and vulnerable species in ecological communities: strong or weak interactors? *Journal of Theoretical Biology* 235, 95-103.
- Clarke, K. R., 1993. Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* 18, 117-143.
- Clarke, K.R., Warwick, D.R.M., 2001. *Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation*, 2nd edition. PRIMER-E, Plymouth, U.K
- Coen, L.D., Brumbaugh, R.D., Bushek, D., Grizzle, R., Luckenbach, M.W., Posey, M.H., et al., 2007. Ecosystem services related to oyster restoration. *Marine Ecology Progress Series* 341, 303-307.

- Coles, S.M., 1979. Benthic microalgal populations on intertidal sediments and their role as precursors to saltmarsh development. En: Jeffries, R.L., Davey, A.J. (Eds.) Ecological processes in coastal environments. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 25-42.
- Commuto, J.A., 1982. Importance of predation by infaunal polychaetes in controlling the structure of a soft-bottom community in Maine, USA. *Marine Biology* 68, 77-81.
- Connell, J.H., 1961. Effects of competition, predation by *Thais lapillus*, and other factors on natural populations of barnacle *Balanus balanoides*. *Ecological Monographs* 31, 61-104.
- Connell, J.H., 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199, 1302-1310.
- Connell, J.H., 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *The American Naturalist* 12, 661-696.
- Connor, M.S., Teal, J.M., Valiela, I., 1982. The effect of feeding by mud snails, *Ilyanassa obsoleta* (Say), on the structure and metabolism of a laboratory benthic algal community. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 65, 29-45.
- Conover, W.J., 1980. *Practical Nonparametric Statistics*, 2nd ed. Wiley, New York.
- Cornell, H.V., Lawton, J.H., 1992. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. *Journal of Animal Ecology* 61, 1-12.
- Coull, B.C., 1999. Role of meiofauna in estuarine soft-bottom habitats. *Australian Journal of Ecology* 24, 327-343.
- Cousseau, M.B., Díaz de Astarloa, J.M., Figueroa, D.E., 2001. La ictiofauna de la laguna Mar Chiquita. En: Iribarne, O., (Ed.). *Reserva de la Biosfera Mar Chiquita*:

- Características Físicas, Biológicas y Ecológicas. Editorial Martín, Mar del Plata, pp. 187-203.
- Cox, E.J., 1996. Identification of freshwater diatoms from live material. Chapman & Hall, Londres.
- Craig, J.K., Crowder, L.B., 2000. Factors influencing habitat selection in fishes with a review of marsh ecosystems. En: Weinstein, M.P., Kreeger, D.A. (Eds.) Concepts and controversies in tidal marsh ecology. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 241-266.
- Crane, J., 1975. Fiddler crabs of the world (Ocypodidae: genus *Uca*). Princeton University Press, N.J.
- Crooks, J.A., 2002. Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers. *Oikos* 97, 153-166.
- Cruz Rosa, L., Bemvenuti, C.E., 2004. Infaunal recruitment patterns in soft bottom habitats of the Patos Lagoon estuary, southern Brazil: influence of *Chasmagnathus granulata* (Brachyura, Grapsidae) disturbance. *Iheringia. Série Zoologia* 94, 301-305.
- Cruz Rosa, L., Bemvenuti, C.E., 2005. Effects of the burrowing crab *Chasmagnathus granulata* (Dana) on meiofauna of estuarine intertidal habitats of Patos Lagoon, southern Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 48, 267-274.
- Curbelo, R., Leal, S., Quintana, P., Benguela, I., 2004. Cultivo de la microalga bentónica *Navicula sp.* para la alimentación de las primeras postlarvas de camarón blanco. *Revista de Investigación Marina* 25, 143-150.
- Daleo, P., Ribeiro, P., Iribarne, O., 2003. The SW Atlantic burrowing crab *Chasmagnathus granulatus* Dana affects the distribution and survival of the fiddler crab *Uca uruguayensis* Nobili. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 291, 255-267.

- Danovaro, R., 1996. Detritus-Bacteria-Meiofauna interactions in a seagrass bed (*Posidonia oceanica*) of the NW Mediterranean. *Marine Biology* 127, 1-13.
- de Boer, P.L., 1998. Intertidal sediments: composition and structure. En: Eisma, D. (Ed.). *Intertidal deposits: river mouths, tidal flats, and coastal lagoons*. CRC Press, USA, pp. 345-361.
- De Francesco C.G., Isla, F.I., 2001. Gasterópodos bioindicadores de salinidad en Mar Chiquita. En: Iribarne, O., (Ed.). *Reserva de biosfera Mar Chiquita: características físicas, biológicas y ecológicas*. Editorial Martín, Mar del Plata, Argentina, pp. 115-119.
- De Francesco C.G., Isla, F.I., 2003. Distribution and abundance of hydrobiid snails in a mixed estuary and a coastal lagoon, Argentina. *Estuaries* 26, 790-797.
- De Francesco, C., Isla, F.I., 2004. Reproductive period and growth rate of the freshwater snail *Heleobia parchappii* (d'Orbigny, 1835) (Gastropoda: Rissoidae) in a shallow brackish habitat (Buenos Aires province, Argentina). *Malacología* 45, 443-450.
- de Ruiter, P.C., Wolters, V., Moore, J.C., Winemiller, K.O., 2005. Food web ecology: playing jenga and beyond. *Science* 309, 68-70.
- De Troch, M., Chepurnov, V.A., Vincx, M., Ólafsson, E., 2008. The effect of *Fucus vesiculosus* on the grazing of harpacticoid copepods on diatom biofilms. *Journal of Sea Research* 60, 139-143.
- Dell'Anno, A., Fabiano, M., Mei, M.L., Danovaro, R., 2000. Enzymatically hydrolysed protein and carbohydrate pools in deep-sea sediments: estimates of the potentially bioavailable fraction and methodological considerations. *Marine Ecology Progress Series* 196, 15-23.
- Desroy, N., Retière, C., Thiébaud, E., 1998. Infaunal predation regulates benthic recruitment: an experimental study of the influence of the predator *Nephtys*

- homborgii* (Savigny) on recruits of *Nereis diversicolor* (O.F. Müller). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 228, 257-272.
- DeWitt, T., Langerhans, B.R., 2003. Multiple prey traits, multiple predators: keys to understanding complex community dynamics. *Journal of Sea Research* 49, 143-155.
- D'Incao, F., Rufino, M.L., Silva, K.G., Braga, A.C., 1990. Habito alimentar do cangrejo *Chasmagnathus granulata* Dana, 1851 na barra de Rio Grande, RS (Decapoda, Grapsidae). *Atlantica, Rio Grande* 1, 85-93.
- Doering, P.H., Kelly, J.R., Oviatt, C.A., Sowers, T., 1987. Effects of the hard clam *Mercenaria mercenaria* on benthic fluxes of inorganic nutrients and gases. *Marine Biology* 94, 377-383.
- Downes, B.J., Lake, P.S., Schreiber, E.S.G., Glaister, A., 1998. Habitat structure and regulation of local species diversity in a stony, upland stream. *Ecological Monographs* 68, 237-257.
- Downes, B.J., Lake, P.S., Schreiber, E.S.G., Glaister, A., 2000. Habitat structure, resources and diversity: the separate effects of surface roughness and macroalgae on stream invertebrates. *Oecologia* 123, 569-581.
- Dunmore, R.A., Schiel, D.R., 2003. Demography, competitive interactions and grazing effects of intertidal limpets in southern New Zealand. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 288, 17-23.
- Duriez, O., Fritz, H., Binet, F., Tremblay, Y., Ferrand, Y., 2005. Individual activity rates in wintering Eurasian woodcocks: starvation versus predation risk trade-off? *Animal Behaviour* 69, 39-49.
- Edwards, M., Davies, M.S., 2002. Functional and ecological aspects of the mucus trails of the intertidal prosobranch gastropod *Littorina littorea*. *Marine Ecology Progress Series* 239, 129-137.

- Edwards, S.F., Welsh, B.L., 1982. Trophic dynamics of a mud snail *Ilyanassa obsoleta* (Say) population on an intertidal mudflat. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 14, 663-686.
- Eggleston, D.B., Armstrong, D.A., 1995. Pre- and post-settlement determinants of estuarine dungeness crab recruitment. *Ecological Monographs* 65, 193-216.
- Eggleston, D.B., Elis, W.E., Etherington, L.L., Dahlgren, 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.
- Eggleston, D.B., Lipcius, R.N., Hines, A.H., 1992. Density- dependent predation by blue crabs upon infaunal clam species with contrasting distribution and abundance patterns. *Marine Ecology Progress Series* 85, 55-68.
- Elías, R., 2002. Clave ilustrada para la identificación de poliquetos bonaerenses asociados a la comunidad intermareal del bivalvo *Brachidontes rodriguezii* (d'Orbigny, 1846). *Neotrópica* 48, 1-10.
- Elliott, M., Quintino, V., 2007. The Estuarine Quality Paradox, Environmental Homeostasis and the difficulty of detecting anthropogenic stress in naturally stressed areas. *Marine Pollution Bulletin* 54, 640-645.
- Emmerson, M.C., Raffaelli, D., 2004. Predator- prey body size, interaction strength and the stability of a real food web. *Journal of Animal Ecology* 73, 399-409.
- Escapa, M., Iribarne, O., Navarro, D., 2004. Effects of the intertidal burrowing crab *Chasmagnathus granulatus* on infaunal zonation patterns, tidal behavior, and risk of mortality. *Estuaries* 27, 120-131.
- Escapa, M., Minkoff, D., Perillo, G., Iribarne, O., 2007. Direct and indirect effects of burrowing crab *Chasmagnathus granulatus* activities on erosion of southwest

- Atlantic *Sarcocornia*-dominated marshes. *Limnology and Oceanography* 52, 2340-2349.
- Fabiano, M., Danovaro, R., 1994. Composition of organic matter in sediments facing a river estuary (Tyrrhenian Sea): relationships with bacteria and microphytobenthic biomass. *Hydrobiologia* 277, 71-84.
- Fabiano, M., Danovaro, R., Fraschetti, S., 1995. Temporal trend analysis of the elemental and biochemical composition of the sediment organic matter in subtidal sandy sediments of the Ligurian Sea (NW Mediterranean): a three year study. *Continental Shelf Research* 15, 1453-1469.
- Fagan W.F., Cantrell R.S., Cosner C., 1999. How habitat edges change species interactions. *The American Naturalist* 45, 296-304.
- Fanjul, E., Bazterrica, M.C., Escapa, M., Grela, M.A., Iribarne, O., 2011. Impact of crab bioturbation on benthic flux and nitrogen dynamics of Southwest Atlantic intertidal marshes and mudflats. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 92, 629-638.
- Fanjul, E., Grela, M., Canepuccia, A., Iribarne, 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 SP* 285-292.
- Fenchel, T., 1996. Worm burrows and oxic microniches in marine sediments: 2. Distribution patterns of ciliated protozoa. *Marine Biology* 127, 297-301.
- Fernandez, M., Iribarne, O., Armstrong, D., 1993a. First cohort of young-of-the-year Dungeness crab *Cancer magister*, reduces abundances of subsequent cohort in intertidal shell habitat. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50, 2100-2105.

- Fernandez, M., Iribarne, O., Armstrong, D., 1993b. Habitat selection by young of the year Dungeness crab *Cancer magister* and predation risk in intertidal habitats. *Marine Ecology Progress Series* 92, 171-177.
- Ferris, H., Venette, R.C., van der Meulen, H.R., Lau, S.S., 1998. Nitrogen mineralization by bacterial-feeding nematodes: verification and measurement. *Plant and Soil* 203,159-171.
- Fleeger, J.W., Johnson, D.S., Galván, K.A., Deegan, L.A., 2008. Top-down and bottom-up control of infauna varies across the saltmarsh landscape. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 357, 20-34.
- Folke, C., Carpenter, S., Walker, B., Scheffer, M., Elmqvist, T., Gunderson, L., Holling, C.S., 2004. Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35, 557-581.
- Forman, R., Godron, M., 1986. *Landscape ecology*. Wiley, New York.
- Furukawa, Y., 2005. Biogeochemical consequences of infaunal activities. En: Kristensen, E., Haese, R.R., Kotska, J.E., (Eds.). *Interactions between macro- and micro- organisms in marine sediments*. Coastal and Estuarine Studies 60. American Geophysical Union, Washington, USA, pp. 159-177.
- Galbraith, H., Jones, R., Park, R., Clough, J., Herrod-Julius, S., Harrington, B., Page, G., 2002. Global climate change and sea level rise: potential losses of intertidal habitat for shorebirds. *Waterbirds* 25, 173-183.
- Gerchakov, S.M., Hatcher, P.G., 1972. Improved technique for analysis of carbohydrates in sediments. *Limnology and Oceanography* 17, 938-943.
- Gilbert, F., Hulth, S., Grossi, V., Poggiale, J., Desrosiers, G., Rosenberg, R., et al., 2007. Sediment reworking by marine benthic species from the Gullmar Fjord (Western Sweden): importance of faunal biovolume. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 348, 133-144.

- Goldfinch, A.C., Carman, K.R., 2000. Chironomid grazing on benthic microalgae in a Louisiana salt marsh. *Estuaries* 23, 536-547.
- Goss-Custard, J. D., 1985. Foraging behavior of wading birds on the carrying capacity of estuaries. En: Sibly, R.M., Smith, R.H., (Eds.). *Behavioural Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, England. pp. 169-189.
- Grabowski, J.H., 2004. Habitat complexity disrupts predator-prey interactions but not the trophic cascade on oyster reefs. *Ecology* 85, 995-1004.
- Graf, G., Rosenberg, R., 1997. Bioresuspension and biodeposition: a review. *Journal of Marine System* 11, 269-278.
- Griffis, R.B., Suchanek, T.H., 1991. A model of burrow architecture and trophic modes in thalassinidean shrimp (Decapoda: Thalassinidea). *Marine Ecology Progress Series* 79, 171-183.
- Guarrera, S.A., Cabrera, S.M., López, F., Tell, G., 1968. Fitoplancton de las aguas superficiales de la provincia de Buenos Aires. I. Área de la pampa deprimida. *Revista del Museo de La Plata Nueva Serie Botánica* 10 49, 223-331.
- Guarrera, S.A., Malacalza, L., López, F., 1972. Fitoplancton de las aguas superficiales de la provincia de Buenos Aires. II. Complejo Lagunar Salada Grande, Encadenadas del Oeste y Encadenadas del Sur. *Revista del Museo de La Plata Nueva Serie Sección Botánica* 12 67, 161-219.
- Gutiérrez, J.L., Iribarne, O., 1999. Role of Holocene beds of the stout razor clam *Tagelus plebeius* in structuring present benthic communities. *Marine Ecology Progress Series* 185, 213-228.
- Gutiérrez, J.L., Iribarne, O.O., 2004. Conditional responses of organisms to habitat structure: an example from intertidal mudflats. *Oecologia* 139, 572-582.

- Gutiérrez, J.L., Iribarne, O.O., 1998. The occurrence of juveniles of the grapsid crab *Chasmagnathus granulatus* in siphon of the stout razor clam *Tagelus plebeius*. *Journal of Shellfish Research* 17, 925-929.
- Gutiérrez, J.L., Jones, C., Strayer, D., Iribarne, O., 2003. Mollusks as ecosystem engineers: the role of shell production in aquatic habitats. *Oikos* 101, 79-90.
- Gutiérrez, J.L., Jones, C.G., Byers, J.E., Arkema, K.K., Berkenbusch, K., Commito, J.A., et al., 2011. Physical ecosystem engineers and the functioning of estuaries and coasts. En: Heip, C.H.R., Phlippart, C.J., Middelburg, J.J., (Eds.) *Functioning of Estuaries and Coastal Ecosystems*. Elsevier, pp. 1-99.
- Hagerthey, S.E., Defew, E.C., Paterson, D.M., 2002. Influence of *Corophium volutator* and *Hydrobia ulvae* on intertidal benthic diatom assemblages under different nutrient and temperature regimes. *Marine Ecology Progress Series* 245, 47-59.
- Halpern, B.S., Silliman, B.R., Olden, J.D., Bruno, J.P., Bertness, M.D., 2007. Incorporating positive interactions in aquatic restoration and conservation. *Frontiers in Ecology and the Environment* 5, 153-160.
- Hamilton, D.J., Diamond, A.W., Wells, P.G., 2006. Shorebirds, snails, and the amphipod (*Corophium volutator*) in the upper Bay of Fundy: top-down vs. bottom-up factors, and the influence of compensatory interactions on mudflat ecology. *Hidrobiologia* 567, 285-306.
- Hansen, K., King, G.M., Kristensen, E., 1996. Impact of soft shell clam *Mya arenaria* on sulfate reduction in an intertidal sediment. *Aquatic Microbiol Ecology* 10, 181-194.
- Harley, C.D.G., 2003. Species importance and context: spatial and temporal variation in species interactions. En: Kareiva, P., Levin, S.A., (Eds.). *The importance of species: perspectives on expendability and triage*. Princenton University Press, New jersey, USA, pp. 44-68.

- Haubois, A.G., Guarini, J.M., Richard, P., Fichet, D., Radenac, G., Blanchard, G., 2005. Ingestion rate of the deposit-feeder (Gastropoda) on epipelagic diatoms: effect of cell size and algal biomass. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 317, 1-12.
- Hauxley, J., Valiela, I., 2004. Effects of nutrient loading on shallow seagrass dominated coastal systems: patterns and processes. En: Nielsen, S., Banta, G., Pedersen, M. (Eds.). *Estuarine nutrient cycling: The influence of Primary Producers*. Kluwer Academic Publishers, Netherlands, pp. 59-92.
- Heck Jr., K.L., Valentine, J.F., 1995. Sea urchin herbivory: Evidence for long-lasting effects in subtropical seagrass meadows. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 189, 205-217.
- Heck Jr., K., Valentine, J., 2007. The primacy of top-down effects in shallow benthic ecosystems. *Estuaries and Coasts* 30, 371-381.
- Heck Jr., K.L., Orth, R.J., 2006. Predation in seagrass beds. En: Larkum, A.W.D., Orth, R.J., Duarte, C.M. (Eds.). *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation*. Springer, Dordrecht, pp. 537-550.
- Helland, P.M., Freyhof, J., Kaspzak, P., Mehner, T., 2007. Temperature sensitivity of vertical distribution of zooplankton and planktivorous fish in a stratified lake. *Oecologia* 151, 322-330.
- Hicks, G.R.F., Coull, B.C., 1983. The ecology of marine meiobenthic harpacticoid copepods. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 21, 67-175.
- Hidalgo, F.J., Silliman, B.R., Bazterrica, M.C., Bertness, M.D., 2007. Predation on the rocky shores of Patagonia, Argentina. *Estuaries and Coasts* 30, 886-894.
- Higgins, R.P., Thiel, H., 1988. *Introduction to the Study of Meiofauna*. Smithsonian Institution Press, USA.

- Hillebrand, H., 2003. Opposing effects of grazing and nutrients on diversity. *Oikos* 100, 592-600.
- Hindák, F., 1977. Studies on the chlorococcal algae (Chlorophyceae). I. *Biologické Práce XXIII/4*. Veda, Publishing House of the Slovak Academy of Sciences Bratislava.
- Hindák, F., 1980. Studies on the chlorococcal algae (Chlorophyceae). II. *Biologické Práce XXVI/6*. Veda, Publishing House of the Slovak Academy of Sciences Bratislava.
- Hindák, F., 1984. Studies on the chlorococcal algae (Chlorophyceae). III. *Biologické Práce XXX/1*. Veda, Publishing House of the Slovak Academy of Sciences Bratislava.
- Hindák, F., 1988. Studies on the chlorococcal algae (Chlorophyceae). IV. *Biologické Práce XXXIV/1-2*. Veda, Publishing House of the Slovak Academy of Sciences Bratislava.
- Hindák, F., 1990. Studies on the chlorococcal algae (Chlorophyceae). V. *Biologické Práce*. Veda, Publishing House of the Slovak Academy of Sciences Bratislava.
- Hindell, J., Jenkins, G., Keough, M., 2000. Evaluating the impact of predation by fish on the assemblage structure of fishes associated with seagrass (*Heterozostera tasmanica*) (Martens ex Ascherson) den Hartog, and unvegetated sand habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 255, 153-174.
- Holland, J.D., Bert, D.G., Fahrig, L., 2004. Determining the spatial scale of species response to habitat. *Bioscience* 54, 227-233.
- Holme, N.A., McIntyre, A.D., 1971. Methods for the study of marine benthos. IBP Handbook 16. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

- Holt, R.D., 1984. Spatial heterogeneity, indirect interactions, and the coexistence of prey species. *The American Naturalist* 124, 377-406.
- Hopper, B.E., Fell, J.W., Cefalu, R.C., 1973. Effect of temperature on life cycles of nematodes associated with the mangrove (*Rhizophora mangle*) detrital system. *Marine Biology* 23, 293-296.
- Hughes, T.P., Bellwood, D.R., Folke, C., Steneck, R.S., Wilson, J., 2005. New paradigms for supporting the resilience of marine ecosystems. *TRENDS in Ecology and Evolutions* 20, 380-386.
- Huston, M.A., 1985. Patterns of species diversity on coral reefs. *Annual Review and Ecology and Systematics* 16, 149-177.
- Ieno, E., Bastida, R., 1998. Spatial and temporal patterns in coastal macrobenthos of Samborombón Bay, Argentina: A case study of very low diversity. *Estuaries* 21, 690-699.
- Ieno, E., Elías, R., 1995. *Heteromastus similis* Southern, 1921 (Polychaeta: Capitellidae) in Mar Chiquita brackish coastal lagoon, Argentina. *Nerítica* 9, 23-32.
- Iribarne, O., Bortolus, A., Botto, F., 1997. Between-habitat differences in burrow characteristics and trophic modes in the southwestern Atlantic burrowing crab *Chasmagnathus granulata*. *Marine Ecology Progress Series* 155, 137-145.
- Iribarne, O., Bruschetti, M., Escapa, M., Bava, J., Botto, F., Gutiérrez, J., et al., 2005. Small-and large-scale effect of the SW Atlantic burrowing crab *Chasmagnathus granulatus* on habitat use by migratory shorebirds. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 315, 87-101.
- Iribarne, O., Valero, M., Martinez, M.M., Lucifora, L., Bachmann, S., 1998. Shorebirds predation may explain the origin of Holocene beds of stout razor clams in life position. *Marine Ecology Progress Series* 167, 301-306.

- Isacch, J., Costa, C., Rodríguez, L., Conde, D., Escapa, M., Gagliardini, D., Iribarne, O.O., 2006. Distribution of saltmarsh plant communities associated with environmental factors along a latitudinal gradient on the south-west Atlantic coast. *Journal of Biogeography* 33, 888-900.
- Isla F.I., 1997. Seasonal behavior of Mar Chiquita tidal inlet in relation to adjacent beaches, Argentina. *Journal of Coastal Research* 13, 1221-1232.
- Isla F.I., Garrido E.S., 2001. Evolución geológica de la Laguna de Mar Chiquita. En: Iribarne, O., (Ed.). Reserva de biosfera Mar Chiquita: características físicas, biológicas y ecológicas. Editorial Martín, Mar del Plata, Argentina, pp. 19-31.
- Jaksic, F.M., 1986. Predator-prey interactions in a terrestrial and intertidal ecosystems: are the differences real? *Revista Chilena de Historia Natural* 59, 9-17.
- James-Pirri, M.J., Raposa, K.B., Catena, J.G., 2001. Diet composition of mummichogs, *Fundulus heteroclitus*, from restoring and unrestricted regions of a New England (USA) salt marsh. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 53, 205-213.
- Jeffrey, S.W., Humphrey, G.F., 1975. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c1 and c2 in higher plants, algae and natural phytoplankton. *Biochimie und Physiologie der Pflanzen* 167, 191-194.
- Jones, C.G., Lawton, J.H., Shachak, M., 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69, 373-386.
- Jones, C.G., Lawton, J.H., Shachak, M., 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology* 78, 1946-1957.
- Jordan, T.E., Correl, D.L., Miklas, J., Weller, D.E., 1991. Nutrients and chlorophyll at the interface of a watershed and an estuary. *Limnology and Oceanography* 36, 251-267.

- Kanaya, G., Nobata, E., Toya, T., Kikuchi, E., 2005. Effects of different feeding habits of three bivalve species on sediment characteristics and benthic diatom abundance. *Marine Ecology Progress Series* 299, 67-78.
- Kelaher, B., Levinton, J., Hoch, J.M., 2003. Foraging by the mud snail, *Ilyanassa obsoleta* (Say) modulates spatial variation in benthic community structure. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 292, 139-157.
- Kneib, R.T., 1997. The role of tidal marshes in the ecology of estuarine nekton. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 35, 163-220.
- Knox, G., 2000. The ecology of seashores. CRC Press, Florida.
- Komárek, J., Anagnostidis, K., 1985. Modern approach to the classification system of Cyanophytes. 2- Chroococcales. *Archive für Hydrobiologie. Supplement* 73, 2 (*Algological Studies* 56), Stuttgart 157-226.
- Komárek, J., Anagnostidis, K., 1989. Modern approach to the classification system of Cyanophytes. 4- Nostocales. *Archive für Hydrobiologie. Supplement* 82, 3 (*Algological Studies* 56), Stuttgart 247-345.
- Komárek, J., Anagnostidis, K., 1999. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Cyanoprokaryota. 1. Teil: Chroococcales. Gustav Fischer Verlag Jena, Stuttgart.
- Komárek, J., Anagnostidis, K., 2005. Süßwasserflora von Mitteleuropa Cyanoprokaryota. 2. Teil: Oscillatoriales. Elsevier GmbH, München.
- Kotta, J., Ólafsson, E., 2003. Competition for food between the introduced polychaete *Marenzelleria viridis* (Verrill) and the native amphipod *Monoporeia affinis* Lindström in the Baltic Sea. *Journal of Sea Research* 50, 27-35.
- Kreeger, D.A., Newell, R.I.E., 2000. Trophic complexity between producers and invertebrate consumers in salt marshes. En: Weinstein, M.P., Kreeger, D.A. (Eds.)

- Concepts and controversies in tidal marsh ecology. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 187-220.
- Kristensen, E., 2000. Organic matter diagenesis at the oxic/anoxic interface in coastal marine sediments, with emphasis on the role of burrowing animals. *Hydrobiologia* 426, 1-24.
- Kristensen, E., 2001. Impact of polychaetes (*Nereis spp.* and *Arenicola marina*) on carbon biogeochemistry in coastal marine sediments: a review. *Geochemical Transactions* 12, 92-104.
- Kristensen, E., Alongi, D.M., 2006. Control by fiddler crabs (*Uca vocans*) and plant roots (*Avicennia marina*) on carbon, iron, and sulfur biogeochemistry in mangrove sediment. *Limnology and Oceanography* 51, 1557-1571.
- Kristensen, E., Kostka, J.E., 2005. Macrofaunal burrows and irrigation in marine sediment: microbiological and biogeochemical interactions. En: Kristensen, E., Haese, R.R., Kostka, J.E., (Eds.). Interactions between macro- and micro-organisms in marine sediments. Coastal and Estuarine Studies 60. American Geophysical Union, Washington, USA. pp. 125-157.
- Kuhl, M., Lassen, C., Jørgensen, B.B., 1994. Light penetration and light intensity in sandy marine sediments measured with irradiance and scalar irradiance fiber-optic microprobes. *Marine Ecology Progress Series* 105, 139-148.
- Laska, M.S., Wootton, J.T., 1998. Theoretical concepts and empirical approaches to measuring interaction strength. *Ecology* 79, 461-476.
- Lee, S., Silliman, B., 2006. Competitive displacement of a detritivorous salt marsh snail. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 339, 75-85.
- Lee, S.Y., 1998. Ecological role of grapsid crabs in mangrove ecosystems: a review. *Marine and Freshwater Research* 49, 335-343.

- Lei, Y., Stumm, K., Volkenborn, N., Wickham, S.A., Berninger, U.G., 2010. Impact of *Arenicola marina* (Polychaeta) on the microbial assemblages and meiobenthos in a marine intertidal flat. *Marine Biology* 157, 1271-1282.
- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J., Hoopes, M., et al., 2004. The matocommunity concept: a framework for multi- scale community ecology. *Ecology Letters* 7, 601-613.
- Lever, M., Valiela, I., 2005. Response of microphytobenthic biomass to experimental nutrient enrichment and grazer exclusion at different land-derived nitrogen loads. *Marine Ecology Progress Series* 294, 117-129.
- Levinton, J.S., Bianchi, T.S., 1981. Nutrition and food limitation of deposit feeders. I. The role of microbes in the growth of mudsnails (Hydrobiidae). *Journal of Marine Research* 39, 531-545.
- Lillebo, A.I., Pardal, M.A., Marques, J.C., 1999. Population structure, dynamics and production of *Hydrobia ulvae* (Pennant) (Mollusca: Prosobranchia) along an eutrophication gradient in the Mondego estuary (Portugal). *Acta Oecologica* 20, 289-304.
- Lomovasky, B.J., Gutiérrez, J.L., Iribarne, O.O., 2005. Identifying repaired shell damage and abnormal calcification in the stout razor clam *Tagelus plebeius* as a tool to investigate its ecological interactions. *Journal of Sea Research* 54, 163-175.
- Lomovasky, B.J., Méndez Casariego, A., Brey, T., Iribarne, O., 2006. The effect of the SW Atlantic burrowing crab *Chasmagnatus granulatus* on the intertidal razor clam *Tagelus plebeius*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 337, 19-29.
- López Elías, J., García Lagunas, N., Jiménez Gutiérrez, L., Huerta Aldaz, N., 2009. Crecimiento de la diatomea *Thalassiosira pseudonana* en cultivos estáticos con iluminación continua y fotoperiodo a diferentes salinidades. *BIOtecnia* 11, 11-18.

- Lorenzen, C.J., 1967. Determination of chlorophyll and pheo-pigments: spectrophotometric equations. *Limnology and Oceanography* 12, 343-346.
- Magni, P., Montani, S., 2006 Seasonal patterns of pore-water nutrients, benthic chlorophyll a and sedimentary AVS in a macrobenthos-rich tidal flat. *Hydrobiologia* 571, 297-311.
- Mak, Y.M., Williams, G.A., 1999. Littorinids control high intertidal biofilm abundance on tropical, Hong Kong rocky shores. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 233, 81-94.
- Mann, K.H., 2000. Ecology of coastal waters. With implications for management. Blackwell Science, USA.
- Mariano-Jelicich, R., Favero, M., Silva, M.P., 2003. Fish prey of the black skimmer *Rynchops niger* at Mar Chiquita, Buenos Aires province, Argentina. *Marine Ornithology* 31, 199-202.
- Martinetto, P., Iribarne, O., Palomo, G., 2005. Effect of fish predation on intertidal benthic fauna is modified by crab bioturbation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 318, 71-84.
- Martinetto, P., Palomo, G., Bruschetti, M., Iribarne, O., 2011. Similar effects on sediment structure and infaunal community of two competitive intertidal soft-bottom burrowing crab species. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 7, 1385-1393.
- Martinetto, P., Ribeiro, P., Iribarne, O., 2007. Changes in distribution and abundance of juvenile fishes in intertidal soft sediment areas dominated by the burrowing crab *Chasmagnathus granulatus*. *Marine and Freshwater Research* 58, 194-203.
- Martínez, M.M., 2001. Avifauna de Mar Chiquita. En: Iribarne, O.O., (Ed.). Reserva de biosfera Mar Chiquita: Características físicas, biológicas y ecológicas. Editorial Martín, Mar del Plata, pp. 227-250.

- Maser, G.L., Guichard, F., McCann, K.S., 2007. Weak trophic interactions and the balance of enriched metacommunities. *J. Theor. Biol.* 247, 337-345.
- Mayer, L.M., Schick, L.L., Setchell, F.W., 1986. Measurement of protein in nearshore marine sediments. *Marine Ecology Progress Series* 30, 159-165
- McAlice, B.J., 1971. Phytoplankton sampling with the Sedgwick-Rafter cell. *Limnology and Oceanography* 16, 19-28.
- McCoy, E.D., Bell, S.S., 1991. Habitat structure: the evolution and diversification of a complex topic. En: Bell, S.S., McCoy, E.D., Mushinsky, H.R., (Eds.). *Habitat structure: the physical arrangement of objects in space*. Chapman and Hall, pp. 427-430.
- Meadows, P.S., 1986. Biological activity and seabed sediment structure. *Nature* 323, 207.
- Meadows, P.S., Meadows, A., 1991. The geotechnical and geochemical implications of bioturbation in marine sedimentary ecosystems. En: Meadows, P.S., Meadows, A., (Eds.). *The environmental impact of burrowing animals and animal burrows*. Symposium of the Zoological Society of London, pp. 157-181.
- Méndez Casariego, A., Alberti, J., Luppi, T., Daleo, P., Iribarne, O., 2011. Habitat shifts and spatial distribution of the intertidal crab *Neohelice (Chasmagnathus) granulata* Dana. *Journal of Sea Research* 66, 87-94.
- Menge, B.A., 2004. Bottom-up/top-down determination of rocky intertidal shorescape dynamics. En: Polis, G.A., Power, M.E., Huxel, G., (Eds.). *Food webs at the landscape level*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA. pp 62-81.
- Menge, B.A., 1995. Indirect effects in marine rocky intertidal interaction webs: Patterns and importance. *Ecological Monographs* 65, 21-74.
- Menge, B.A., 1997. Detention of direct versus indirect effects: were experiments long enough? *The American Naturalist* 149, 801-823.

- Menge, B.A., 2003. The overriding importance of environmental context in determining the outcome of species-deletion experiments. En Kareiva, P., Levin, S.A., (Eds.). The importance of species: perspectives on expendability and triage. Princeton University Press, New Jersey, USA, pp. 16-43.
- Menge, B.A., Berlow, E.L., Blanchette, C.A., Navarrete, S.A., Yamada, S.B., 1994. The keystone species concept-variation in interaction strength in a rocky intertidal habitat. *Ecological Monographs* 64, 249-286.
- Meysman, F.J.R., Galaktionov, O.S., Middelburg, J.J., 2005. Irrigation patterns in permeable sediments induced by burrow ventilation: a case study of *Arenicola marina*. *Marine Ecology Progress Series* 303, 195-212.
- Meysman, F.J.R., Middelburg, J.J., Heip, C.H.R., 2006. Bioturbation: a fresh look at Darwin's last idea. *TRENDS in Ecology and Evolution* 21, 688-695.
- Michaud, E., Desrosiers, G., Mermillod-Blondin, F., Sundby, B., Stora, G., 2005. The functional group approach to bioturbation: The effects of biodiffusers and gallery-diffusers of the community on sediment oxygen uptake. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 326, 77-88.
- Michaud, E., Desrosiers, G., Mermillod-Blondin, F., Sundby, B., Stora, G., 2006. The functional group approach to bioturbation: II. The effects of the *Macoma balthica* community on fluxes of nutrients and dissolved organic carbon across the sediment-water interface. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 337, 178-189.
- Miller, D.C., Geider, R. J., MacIntyre, H. L., 1996. Microphytobenthos: the ecological role of the "secret garden" of unvegetated, shallow-water marine habitats. II. Role in sediment stability and shallow-water food webs. *Estuaries* 19, 202-212.
- Miller, J.M., Neill, W.H., Duchon, K.A., Ross, S.W., 2000. Ecophysiological determinants of secondary production in salt marshes: a simulation study. En:

- Weinstein, M.P., Kreeger, D.A., (Eds.). Concepts and controversies of tidal marsh ecology. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 315-332.
- Minchella, D.J., Scott, M.E., 1991. Parasitism: a cryptic determinant of animal community structure. *TRENDS in Ecology and Evolution* 6, 250-254.
- Minello, T.J., Able, K.W., Weinstein, M.P., Hays, C.G., 2003. Salt marshes as nurseries for nekton: testing hypotheses on density, growth and survival through meta-analysis. *Marine Ecology Progress Series* 246, 39-59.
- Miron, G., Desrosiers, G., Lambert, R., 1991. Dispersion and prospecting behaviour of the polychaete *Nereis virens* (Sars) as a function of density. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 145, 65-77.
- Moksnes, P.O., 2004. Interference competition for space in nursery habitats: density-dependent effects on growth and dispersal in juvenile shore crabs *Carcinus maenas*. *Marine Ecology Progress Series* 281, 181-191.
- Möller, P., 1986. Physical factors and biological interactions regulating infauna in shallow boreal areas. *Marine Ecology Progress Series* 30, 33-47.
- Montague, C.L., Bunker, S.M., Haines, E.B., Pace, M.L., Wetzel, R.L., 1981. Aquatic Macroconsumers. En: Pomeroy, L.R., Wiegert, R.G., (Eds.). *The ecology of a salt marsh*. Springer-Verlag. New York, pp. 69-85.
- Montani, S., Magni, P., Abe, N., 2003. Seasonal and interannual patterns of intertidal microphytobenthos in combination with laboratory and areal production estimates. *Marine Ecology Progress Series* 249, 79-91.
- Mork, E., Sjøo, G.L., Kautsky, N., McClanahan T.R., 2009. Top-down and bottom-up regulation of macroalgal community structure on a Kenyan reef. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 89, 331-336.
- Morrison, R.I.G., Myers, J.P., 1987. Wader migration systems in the New World. *Wader Study Group Bulletin* 49 suppl/ IWRB Special Publication, 7, 57-69.

- Morrison, R.I.G., Ross, R.K., 1989. Atlas of nearctic shorebirds on the coast of South America. Canadian Wildlife Service Special Publication 2, 131-323.
- Murray, J., Meadows, A., Meadows, P., 2002. Biogeomorphological implications of microscale interactions between sediment geotechnics and marine benthos: a review. *Geomorphology* 47, 15-30.
- Navarrete, S.A., 1996. Variable predation: effects of whelks on a mid-intertidal successional community. *Ecological Monographs* 66, 301-321.
- Navarrete, S.A., Berlow, E., 2006. Variable interaction strengths stabilize marine community pattern. *Ecology Letters* 9, 526-536.
- Navarrete, S.A., Menge, B.A., 1996. Keystone predation and interaction strength: interactive effects of predators on their main prey. *Ecological Monographs* 66, 409-429.
- Newell, R.C., 1965. The role of detritus in the nutrition of two marine deposit feeders, the prosobranch *Hydrobia ulvae* and the bivalve *Macoma balthica*. *Proceedings of the Zoological Society of London* 144, 25-45.
- Newell, R.I.E., 2004. Ecosystem influences of natural and cultivated populations of suspension-feeding bivalve molluscs: a review. *Journal of Shellfish Research* 23, 51-61.
- Newell, R.I.E., Cornwell, J.C., Owens, M.S., 2002. Influence of simulated bivalve biodeposition and microphytobenthos on sediment nitrogen dynamics: a laboratory study. *Limnology and Oceanography* 47, 1367-1379.
- Nixon, S.W., 1980. Between coastal marshes and coastal waters, a review of twenty years of speculation and research in the role of saltmarshes in estuarine productivity and water chemistry. En: Hamilton, R., McDonald, K.B., (Eds.). *Estuarine and wetland processes*. Plenum, New York, pp. 437-525.

- Noren, F., Haamer, J., Lindahl, O., 1999. Changes in the plankton community passing a *Mytilus edulis* bed. Marine Ecology Progress Series 191, 187-194.
- Norton, S.F., Cook, A.E., 1999. Predation by fishes in intertidal. En: Horn, M.H., Martin, K.L.M., Chotkowski, M.A., (Eds.). Intertidal fishes: life in two worlds. Academic Press, San Diego, CA. pp. 223-263.
- O’Gorman, E.J., Emmerson, M.C., 2009. Perturbations to trophic interactions and the stability of complex food webs. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 106, 13393-13398.
- O’Gorman, E.J., Jonsson, U., Emmerson, M.C., 2010. Interaction strength, food web topology and the relative importance of species in food webs. Journal of Animal Ecology 79, 682-692.
- Ohgushi, T., 2005. Indirect interaction webs: herbivore-induced effects through trait change in plants. Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics 36, 81-105.
- Ólafsson, E., 1986. Density dependence in suspension-feeding and deposit-feeding populations of the bivalve *Macoma balthica*; a field experiment. Journal of Animal Ecology 55, 517-526.
- Ólafsson, E., 2003. Do macrofauna structure meiofauna assemblages in marine soft-bottoms? A review of experimental studies. Vie Milieu 53, 249-265.
- Ólafsson, E., Ndaró, S.G.M., 1997. Impact of the mangrove crabs *Uca annulipes* and *Dotilla fenestrata* on meiobenthos. Marine Ecology Progress Series 158, 225-231.
- Ólafsson, E., Ullberg, J., Arroyo, N., 2005. The clam *Macoma balthica* prevents in situ growth of microalgal mats: implications for meiofaunal assemblages. Marine Ecology Progress Series 298, 179-188.
- Orensanz, J.M., Estivariz, M.C., 1971. Los anélidos poliquetos de aguas salobres de la Provincia de Buenos Aires. Revista del Museo de La Plata. Tomo XI, 95-114.

- Otto, S.B., Berlow, E.L., Rank, N.E., Smiley, J., Brose, U., 2008. Predator diversity and identity drive interaction strength and trophic cascades in a food web. *Ecology* 89, 134-144.
- Otto, S.B., Rall, B.C., Brose, U., 2007. Allometric degree distributions facilitate food-web stability. *Nature* 450, 1226-1229.
- Paine, R.T., 1966. Food web complexity and species diversity. *The American Naturalist* 100, 65-75.
- Paine, R.T., 1969. The Pisaster-Tegula interaction: prey patches, predator food preference and intertidal community structure. *Ecology* 50, 950-961.
- Paine, R.T., 1974. Intertidal community structure: Experimental studies on the relationship between a dominant competitor and its principal predator. *Oecologia* 15, 93-120.
- Paine, R.T., 1980. Food webs, linkage interaction strength, and community infrastructure. *Journal of Animal Ecology* 49, 667-685.
- Palmer, M.A., 1988. Dispersal of marine meiofauna: a review and conceptual model explaining passive transport and active emergence with implications for recruitment. *Marine Ecology Progress Series* 48, 81-91.
- Palomo, G., 2002. Interacciones biológicas que regulan la abundancia del poliqueto "*Laeonereis acuta*" y su efecto sobre sedimentos en un ambiente estuarial. Tesis Doctoral. U.N.M.d.P.
- Palomo, G., Botto, F., Navarro, D., Escapa, M., Iribarne, O., 2003. Does the presence of the SW Atlantic burrowing crab *Chasmagnathus granulatus* Dana affect predator-prey interactions between shorebirds and polychaetes?. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 290, 211-228.
- Palomo, G., Escapa, M., Navarro, D., 2001. Patrones de zonación, comportamiento e interacciones de poliquetos en diferentes ambientes intermareales. En: Iribarne, O.,

- (Ed.). Reserva de biosfera Mar Chiquita: características físicas, biológicas y ecológicas. Editorial Martín, Mar del Plata, Argentina, pp. 93-99.
- Palomo, G., Iribarne, O., 2000. Sediment bioturbation by polychaete feeding may promote sediment stability. *Bulletin of Marine Science* 67, 249-257.
- Palomo, G., Martinetto, P., Iribarne, O., 2004. Changes in the feeding behavior of the deposit-feeding polychaete *Laeonereis acuta* on soft sediments inhabited by burrowing crabs. *Marine Biology* 145, 657-667.
- Papaspyrou, S., Gregersen, T., Cox, R., Thessalou-Legaki, M., Kristensen, E., 2005. Sediment properties and bacterial community in burrows of the ghost shrimp *Pestarella tyrrhena* (Decapoda: Thalassinidea). *Aquatic Microbial Ecology* 38, 181-190.
- Papaspyrou, S., Gregersen, T., Kristensen, E., Christensen, B., Cox, R.P., 2006. Microbial reaction rates and bacterial communities in sediment surrounding burrows of two nereidid polychaetes (*Nereis diversicolor* and *N. virens*). *Marine Biology* 148, 541-550.
- Papaspyrou, S., Thessalou-legaki, M., Kristensen, E., 2010. The influence of infaunal (*Nereis diversicolor*) abundance on degradation of organic matter in sandy sediments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 393, 148-157.
- Paterson, D.M., Hagerthey, S.E., 2001. Microphytobenthos in contrasting coastal ecosystems: biology and dynamics. En: Reise, K., (Ed.) *Ecological comparisons of sedimentary shores*. Springer-Verlag, Berlin. pp. 105-126.
- Peacor, S.D., Werner, E.E., 1997. Trait-mediated indirect interactions in a simple aquatic food web. *Ecology* 78, 1146-1156.
- Peacor, S.D., Werner, E.E., 2001. The contribution of trait-mediated indirect effects to the net effects of a predator. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 98, 3904-3908.

- Peacor, S.D., Werner, E.E., 2004. How independent are species-pair interaction strengths on other species in the food web? *Ecology* 85, 2754-2763.
- Pennings, S.C., Bertness, M.D., 2001. Salt marsh communities. En: Bertness, M.D., Gaines, S.D., Hay, M.E., (Eds.). *Marine community ecology*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA, pp. 289-316.
- Pennings, S.C., Callaway, R.M., 1992. Salt marsh plan zonation: the relative importance of competition and physical factors. *Ecology* 73, 681-690.
- Pennings, S.C., Silliman, B.R., 2005. Linking biogeography and community ecology: latitudinal variation in plant-herbivore interaction strength. *Ecology* 86, 2310-2319.
- Peterson, C.H., 1982. The importance of predation and intra- and interspecific competition in the population biology of two infaunal suspension-feeding bivalves, *Protothaca staminea* and *Chione undatella*. *Ecological Monographs* 52, 437-475.
- Petraitis, P.S., Dudgeon, D., 1999. Experimental evidence for the origin of alternative communities on rocky intertidal shores. *Ecology* 80, 429-442.
- Pickett, S.T.A., Cadenasso, M.L., Jones, C.G., 2000. Generation of heterogeneity by organism: creation, maintenance and transformation. En: Hutchings, M., John, L., Steward, A., (Eds.). *Ecological consequences of habitat heterogeneity*. Blackwell. pp. 35-52.
- Pillay, D., Branch, G., Forbes, A., 2007. Effects of *Callianassa kraussi* on microbial biofilms and recruitment of macrofauna: a novel hypothesis for adult-juvenile interactions. *Marine Ecology Progress Series* 347, 1-14.
- Pillay, D., Branch, G.M., Steyn, A., 2009. Complex effects of the gastropod *Assiminea globulus* on benthic community structure in a marine-dominated lagoon. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 380, 47-52.

- Pinckney, J.L., Carman, K., Lumsden, S., Hymel, S., 2003. Microalgal-meiofaunal trophic relationships in muddy intertidal estuarine sediments. *Aquatic Microbiol Ecology* 31, 99-108.
- Pinckney, J.L., Sandulli, R., 1990. Spatial autocorrelation analysis of meiofaunal and microalgal populations on an intertidal sandflat: scale linkage between consumers and resources. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 30, 341-353.
- Platell, M.E., Freewater, P., 2009. Importance of saltmarsh to fish species of a large south-eastern Australian estuary during a spring tide cycle. *Marine and Freshwater Research* 60, 936-941.
- 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.
- Polis, G.A., Winemiller, K.O., 1996. *Food webs: integration of patterns and dynamics*. Chapman and Hall, New York, USA.
- Posey, M.H., 1986. Changes in a benthic community associated with dense beds of a burrowing deposit feeder, *Callinassa californiensis*. *Marine Ecology Progress Series* 31, 15-22
- Posey, M.H., 1987. Influence of relative mobilities on the composition of benthic communities. *Marine Ecology Progress Series* 39, 99-104.
- Posey, M.H., Alphin, T., Cahoon, L., Lindquist, D., 2002. Top-down versus bottom-up limitation in benthic infaunal communities: Direct and indirect effects. *Estuaries* 25, 999-1014.
- Posey, M.H., Alphin, T.D., Cahoon, L., Lindquist, D., Becker, M.E., 1999. Interactive effects of nutrient additions and predation on infaunal communities. *Estuaries* 22, 785-792.

- Posey, M.H., Dumbauld, B.R., Armstrong, D.A., 1991. Effects of a burrowing mud shrimp, *Upogebia pugettensis* (Dana), on abundances of macro-infauna. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 148, 283-294.
- Posey, M.H., Powel, C., Cahoon, L., Lindquist, D., 1995. Top down vs. bottom up control of benthic community composition on an intertidal tideflat. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 185, 19-31.
- Power, M.E., Tilman, D., Estes, J.A., Menge, B.A., Bond, W.J., Mills, L.S., et al., 1996. Challenges in the quest for keystones. *BioScience* 46, 609-620.
- Prescott, G.W., 1962. *Algae of the western great lakes region*. W. C. Brown Co., Dubuque, Iowa.
- Quammen, M.L., 1984. Predation by shorebirds, fish and crabs on invertebrates on intertidal mudflats: an experimental test. *Ecology* 65, 529-537.
- Rabaut, M., Guilini, K., Vanhoey, G., Vincx, M., Degraer, S., 2007. A bio-engineered soft-bottom environment: the impact of *Lanice conchilega* on the benthic species-specific densities and community structure. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 75, 525-536.
- Reise, K., 1983. Biotic enrichment of intertidal sediments by experimental aggregates of the deposit-feeding bivalve *Macorna balthica*. *Marine Ecology Progress Series* 12, 229-236.
- Reise, K., 2002. Sediment mediated species interactions in coastal waters. *Journal of Sea Research* 48, 127-141.
- Reta, R., Martos, P., Perillo, G.M.E., Piccolo, M.C., Ferrante, A., 2001. Características hidrográficas del estuario de la laguna de Mar Chiquita. En: Iribarne, O., (Ed.). *Reserva de biosfera Mar Chiquita: características físicas, biológicas y ecológicas*. Editorial Martín, Mar del Plata, Argentina, pp. 31-52.

- Rhoads, D.C., 1974. Organism-sediment relations on the muddy seafloor. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 12, 263-300.
- Ribeiro, P.D., Iribarne, O.O., 2011. Coupling between microphytobenthic biomass and fiddler crab feeding. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 407, 147-154.
- Riera, P., 2010. Trophic plasticity of the gastropod *Hydrobia ulvae* within an intertidal bay (Roscoff, France): a stable isotope evidence. *Journal of Sea Research* 63, 78-83.
- Riisgaard, H.U., Seerup, D.F., Jensen, M.H., Glob, E., Larsen, P.S., 2004. Grazing impact of filter-feeding zoobenthos in a Danish fjord. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 307, 261-271.
- Rontani, J.F., Volkman, J.K., 2005. Lipid characterization of coastal hypersaline cyanobacterial mats from the Camargue (France). *Organic Geochemistry* 36, 251-272.
- Rozas, L.P., 1995. Hydroperiod and its influence on nekton use of the salt marsh: a pulsing ecosystem. *Estuaries* 18, 579-590.
- Rozas, L.P., Zimmerman, R. J., 2000. Small-scale patterns of nekton use among marsh and adjacent shallow nonvegetated areas of the Galveston Bay Estuary, Texas (USA). *Marine Ecology Progress Series* 193, 217-239.
- Sala, E., Dayton, P.K., 2011. Predicting strong community impacts using experimental estimates of per capita interaction strength: benthic herbivores and giant kelp recruitment. *Marine Ecology* 32, 300-312.
- Sanford, E., 1999. Regulation of keystone predation by small changes in ocean temperature. *Science* 283, 2095-2097.
- Santos, P.J.P., Castel, J., Souza-Santos, L.P., 1995. Microphytobenthic patches and their influence meiofaunal distribution. *Cahiers de Biologie Marine* 36, 133-139.

- Schoener, T.W., 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185, 27-39.
- Schoener, T.W., 1983. Field experiments on interspecific competition. *The American Naturalist* 122, 240-285.
- Schratzberger, M., Warwick, R.M., 1999. Impact of predation and sediment disturbance by *Carcinus maenas* (L.) on free-living nematode community structure. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 235, 255-271.
- Sebens, K.P., 1991. Habitat structure and community dynamics in marine benthic systems. En: Bell, S.S., McCoy, E.D., Mushinsky, H.R., (Eds.). *Habitat structure: the physical arrangements of objects in space*. Chapman and Hall, New York. pp. 211-234.
- Setälä, H., Rissanen, J., Markkola, A.M., 1997. Conditional outcomes in the relationship between pine and ectomycorrhizal fungi in relation to biotic and abiotic environment. *Oikos* 80, 112-122.
- Shurin, J.B., Borer, E.T., Seabloom, E.W., Anderson, K., Blanchette, C.A., Broitman, et al., 2002. A cross-ecosystem comparison of the strength of trophic cascades. *Ecology Letters* 5, 785-791.
- Silliman, B.R., Bertness, M.D., 2002. A trophic cascade regulates salt marsh primary production. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99, 10500-10505.
- Smith, D., Hughes, R., Cox, E., 1996. Predation of epipelagic diatoms by the amphipod *Corophium volutator* and the polychaete *Nereis diversicolor*. *Marine Ecology Progress Series* 145, 53-61.
- Smith, K.J., Taghon, G.L., Able, K.W., 2000. Trophic linkages in marshes: ontogenetic changes in diet for young-of-the-year mummichog, *Fundulus heteroclitus*. En:

- Weinstein, M.P., Kreeger, D.A., (Eds.). Concepts and controversies in tidal marsh ecology. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 221-237.
- Sousa, R., Gutiérrez, J.L., Aldridge, D.C., 2009. Non-indigenous invasive bivalves as ecosystem engineers. *Biological Invasions* 11, 2367-2385.
- Spivak, E.D., Anger, K., Luppi, T., Bas, C., Ismael, D., 1994. Distribution and habitat preferences of two grapsid crab species in Mar Chiquita Lagoon (Province of Buenos Aires, Argentina). *Helgolander Meeresuntersuchungen* 48, 59-78.
- Steward, C.C., Nold, S.C., Ringelberg, D.B., White, D.C., Lovell, C.R., 1996. Microbial biomass and community structures in the burrows of bromophenol producing and non-producing marine worms and surrounding sediments. *Marine Ecology Progress Series* 133, 149-165.
- Strauss, S.Y., 1991. Indirect effects in community ecology: their definition, study and importance. *TREE* 6, 206-210.
- Sullivan, M.J., Currin, C.A., 2000. Community structure and functional dynamics of benthic microalgae in salt marshes. En: Weinstein, M.P., Kreeger, D.A., (Eds.). Concepts and controversies in tidal marsh ecology. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 81-106.
- Sullivan, M.J., Moncreiff, C.A., 1990. Edaphic algae are an important component of salt marsh food webs: evidence from multi stable isotope analysis. *Marine Ecology Progress Series* 121, 99-116.
- Sun, B., Fleeger, J.W., 1994. Field experiments on the colonization of meiofauna into sediment depressions. *Marine Ecology Progress Series* 110, 167-175.
- Tell, G., Conforti, V., 1986. Euglenophyta pigmentadas de la Argentina. J. Cramer, Stuttgart.
- Thiel, M., Reise, K., 1993. Interaction of nemertines and their prey on tidal flats. *Netherlands Journal of Sea Research* 31, 163-172.

- Thrush, S.F., 1999. Complex role of predators in structuring soft-sediment macrobenthic communities: Implications of changes in spatial scale for experimental studies. *Australian Journal of Ecology* 24, 344-354.
- Tita, G., Desrosiers, G., Vincx, M., Nozais, C., 2000. Predation and sediment disturbance effects of the intertidal polychaete *Nereis virens* (Sars) on associated meiofaunal assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 243, 261-282.
- Ullberg J., Ólafsson, E., 2003. Free-living marine nematodes actively choose habitat when descending from the water column. *Marine Ecology Progress Series* 260, 141-149.
- Underwood, A.J., 1997. *Experiments in ecology: their logical design and interpretation using analysis of variance*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Underwood, G.J.C., Paterson, D.M., 1993. Seasonal changes in diatom biomass, sediment stability and biogenic stabilization in the Severn Estuary. *Journal of Marine Biological Association UK* 73, 871-887.
- Urban, H.J., 1994. Adaptations of six infaunal bivalve species of Chile: coexistence resulting from differences in morphology, burrowing depth and substrate preference. *Archive of Fishery and Marine Research* 42, 183-193.
- Valiela, I., Cole, M.L., McClelland, J., Hauxwell, J., Cebrian, J., Joye, S.B., 2000. Role of salt marshes as part of coastal landscapes. En: Weinstein, M.P., Kreeger, D.A., (Eds.). *Concepts and controversies of tidal marsh ecology*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp 23-38.
- Valiñas, M., Acha, E.M., Iribarne, O., 2010. Habitat use and feeding habits of juvenile fishes in an infrequently flooded Atlantic saltmarsh. *Marine and Freshwater Research* 61, 1154-1163.

- Valiñas, M.S., Molina, L.M., Addino, M., Montemayor, D.I., Acha, E.M., Iribarne, O.O., 2012. Biotic and environmental factors affect Southwest Atlantic saltmarsh use by juvenile fishes. *Journal of Sea Research* 68, 49-56.
- Vander Zanden, M.J., Sanzone, D.M., 2004. Food webs subsidies at the land-water ecotone. En: Polis, G. A., Power, M.E., Huxel, G.R., (Eds.). *Food webs, at the landscape level*. The University of Chicago Press, Chicago, USA. pp 185-188.
- Vanni, M.J., De Angelis, D.L., Schindler, D.E., Huxel, G.R., 2004. Overview: Cross-habitat flux of nutrients and detritus. En: Polis, G. A., Power, M.E., Huxel, G.R., (Eds.). *Food webs, at the landscape level*. The University of Chicago Press, Chicago, USA. pp 3-11.
- Vaughn, C.C., Hakenkamp, C.C., 2001. The functional role of burrowing bivalves in freshwater ecosystems. *Freshwater Biology* 46, 1431-1446.
- Viles, H.A., Goudie, A.S., 2003. Interannual, decadal and multi- decadal scale climatic variability and geomorphology. *Earth-Science Reviews* 61, 105-131.
- Virnstein, R.W., 1977. The importance of predation by crabs and fishes on benthic infauna in Chesapeake Bay. *Ecology* 58, 1199-1217.
- Volkenborn, N., Reise, K., 2006. Lugworm exclusion experiment: responses by deposit feeding worms to biogenic habitat transformations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 330, 169-179.
- Volkenborn, N., Robertson, D., Reise, K., 2009. Sediment destabilizing and stabilizing bio-engineers on tidal flats: cascading effects of experimental exclusion. *Helgoland Marine Research* 63, 27-35.
- Weber, C.I., 1971. A guide to the common diatoms at water pollution surveillance system stations. Environmental Protection Agency, National Environmental Research Center, Analytical Quality Control Laboratory, Ohio.

- Weis, J.S., Weis, P., 2004. Behavior of four species of fiddler crabs, genus *Uca*, in southeast Sulawesi, Indonesia. *Hydrobiologia* 523, 47-58.
- Werner, E.E., Peacor, S.D., 2003. A review of trait-mediated indirect interactions in ecological communities. *Ecology* 84, 1083-1100.
- White, E.M., Wilson, J.C., Clarke, A.R., 2006. Biotic indirect effects: a neglected concept in invasion biology. *Diversity and Distributions* 12, 443-455.
- Whitlatch, R. B., Obrebski, S., 1980. Feeding selectivity and coexistence in two deposit feeding gastropods. *Marine Biology* 58, 219-225.
- Widdicombe, S., Austen, M.C., 1999. Mesocosm investigation into the effects of bioturbation on the diversity and structure of a subtidal macrobenthic community. *Marine Ecology Progress Series* 189, 181-193.
- Wiegert, R.G., Pomeroy, L.R., Wiebe, W.J., 1981. Ecology of Salt Marches: An Introduction. En Pomeroy, L.R., Wiegert, R.G., (Eds.). *The ecology of a salt marsh*. Springer- Verlag. New York, pp. 3-19.
- Wilson K.A., Able K.W., Heck Jr., K.L., 1990. Predation rates on juvenile blue crabs in estuarine nursery habitats: evidence for the importance of macroalgae (*Ulvae lactuca*). *Marine Ecology Progress Series* 58, 243-251.
- Wilson, W.H., 1981. Sediment- mediated interactions in a densely populated infaunal assemblage: the effects of the polychaete *Abarenicola pacifica*. *Journal of Marine Research* 39, 735-748.
- Wilson, W.H., 1991. Competition and predation in marine soft-sediment communities. *Annual Review of Ecological Systems* 21, 221-241.
- Woodin, S.A., 1976. Adult larval interactions in dense infaunal assemblages: patterns of abundance. *Journal of Marine Research* 34, 25-41.
- Wootton, J.T., 1994. The nature and consequences of indirect effects in ecological communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25, 443-466.

- Wootton, J.T., 1997. Estimates and tests of per capita interaction strength: diet, abundance, and impact of intertidally foraging birds. *Ecological Monographs* 67, 45-64.
- Wootton, J.T., 2002. Indirect effects in complex ecosystems: recent progress and future challenges. *Journal of Sea Research* 48, 157-172.
- Wootton, J.T., Emmerson, M., 2005. Measurement of interaction strength in nature. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 36, 419-444.
- Worm, B., Lotze, H.K., Hillebrand, H., Sommer, U., 2002. Consumer versus resource control of species diversity and ecosystem functioning. *Nature* 417, 848-851.
- Yamamuro, M., Koike, I., 1993. Nitrogen metabolism of the filter-feeding bivalve *Corbicula japonica* and its significance in primary production of a brackish lake in Japan. *Limnology and Oceanography* 38, 997-1007.
- Yodzis, P., 1988. The indeterminacy of ecological interactions as perceived through perturbation experiments. *Ecology* 69, 508-515.
- Zar, J.H., 1999. *Biostatistical Analysis*, 4th ed., Prentice-Hall, Upper Saddle River, NJ, USA.
- Zedler, J.B., Callaway, J.C., 2001. Tidal wetland functioning. *Journal of Coastal Research* 27, 38-64.
- Zimmerman, R.J., Minello, T.J., Rozas, L.P., 2000. Salt marsh link ages to productivity of penaeid shrimps and blue crabs in the northern Gulf of Mexico. En: Weinstein, M.P., Kreeger, D.A., (Eds.). *Concepts and controversies in tidal marsh ecology*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 293-314