

**Efectos de ingeniería ecosistémica de macroalgas mediados  
por poliquetos arrecifales en estuarios del Atlántico  
Sudoccidental.**

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

Autora: Lic. María Cielo Bazterrica

Director: Dr. Oscar Iribarne

UNIVERSIDAD NACIONAL DE MAR DEL PLATA  
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES  
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA  
LABORATORIO DE ECOLOGIA

## Tabla de contenidos

Agradecimientos.....	4
Resumen .....	7
Introducción.....	9
Área de estudio .....	18
Capítulo 1: Efecto de los arrecifes de <i>Ficopomatus enigmaticus</i> en la biomasa y composición del ensamble de macroalgas.....	22
Resumen .....	23
Introducción.....	24
Materiales y métodos.....	25
Resultados .....	32
Discusión.....	35
Figuras .....	38
Capítulo 2: Importancia relativa de los efectos de las macroalgas como ingenieros ecosistémicos en sustratos de diferente complejidad estructural.....	48
Resumen .....	49
Introducción.....	50
Materiales y métodos.....	52
Resultados .....	57
Discusión.....	62
Tablas .....	68
Figuras .....	72

Capítulo 3: Efecto de los consumidores y de la concentración de nutrientes en el crecimiento de las poblaciones de macroalgas .....	81
Resumen .....	82
Introducción.....	83
Materiales y métodos.....	84
Resultados .....	90
Discusión .....	93
Figuras .....	98
Capítulo 4. Efecto de las macroalgas sobre la dinámica de crecimiento de <i>Ficopomatus enigmaticus</i> .....	106
Resumen .....	107
Introducción.....	108
Materiales y métodos.....	110
Resultados .....	115
Discusión .....	118
Tablas .....	122
Figuras .....	125
Discusión general .....	133
Bibliografía.....	142

## **Agradecimientos**

Quiero agradecer a mi director, Oscar Iribarne, por haberme dado la oportunidad para realizar mi tesis doctoral y así continuar con mi formación académica iniciada en Puerto Madryn. Su dirección me ha ayudado a formarme y profundizar en el conocimiento de la ecología de comunidades. Gracias! Y quiero en el mismo orden, agradecer a Florencia Botto, quién estuvo presente y formó parte de este proceso: gracias otra vez!

Quiero agradecer a los integrantes del jurado, la Dra Maite Narvarte, y los Dres Juan J. López Gappa y Tomás A. Luppi. A ellos les agradezco haber llevado a cabo una evaluación detallada y crítica de mi tesis, mejorándola sustancialmente.

Quiero agradecer a la Universidad Nacional de Mar del Plata, por brindarme una educación libre y gratuita; en especial a Pedro Caparrós: gracias por facilitarme cada trámite ayudándome a desentramar mis propios enredos; y al Jardín Maternal de la Universidad de Mar del Plata, donde dejé con tranquilidad, y durante incontables horas de trabajo, a las dos luces mi vida: a las señas, Gracias.

Quiero mencionar a mis mentores durante la tesis de licenciatura, que me siguieron alentando en esta etapa y, seguramente, en cada etapa que inicie en adelante: el Lobo, Miguel Pascual, Patricia Dell' Arciprete y Mark Bertness; y a vos Ángela, que se que te hubieras alegrado de esta nueva etapa transitada; a mis amigos Javier Ciancio y Julito; y a Martín, también sometido a pasarme archivos del R; y a mi colega y también amiga del alma, Gabriela Escati, dado que tuve la suerte de que las estadísticas sean su panacea y mi ayuda; en particular, quiero agradecer a Pedro Baron y Andrea Gavio por su amistad, entusiasmo y aliento constante; y a ellos dos y a Sandra Obenat por tomar la posta de mi formación en esta tercera y nueva etapa; Gracias!

Quiero agradecer a María Luz Piriz y Graciela Casas por su colaboración en el reconocimiento de las especies de las macroalgas utilizadas en el presente trabajo.

Quiero agradecer a Pedro, Juan, Mauri, el Tano, Jesús, Betina, Daniela: a todos, al menos con una duda los he atacado; a otros, menos afortunados, un manuscrito entero; quiero agradecer a Paulina, porque además me prestó las cajitas y me trajo un imán!; y a mi colega, Pablito, por compartir estadísticas, pero también onomásticos, y cierres de semana altamente fructíferos, en algunas ocasiones, junto al colega Gutiérrez; gracias muchachos!

Quiero agradecer en especial a Martín, porque le dio un toque único a todo, pero además, me enseñó a remar(la); y a Daniel y Machi, los moradores del recreo, también parte de mi equipo. Quiero agradecer también a Eugenia, porque me ayudó de forma invaluable con unos millones de frascos que por suerte se pusieron azules; y a vos Gachi: te debo muchísimo del desarrollo de esta tesis, siempre estuviste ahí para ordenarme y ayudarme a seguir en mis enredos. Gracias, gracias.

Quiero nombrar a quienes me acompañan siempre: mis papás, mi hermano, mi abuela, las tías Elbita y Kela, mis tíos, mis primos y primitos; a mis seres queridos allá en San Juan; a mis hermanas: Vane, Andy, Mavi, María, Escati, la Rubia; a mis amigos del alma Fausto, Barraco, Pop; a Ana, a la Obeja, otras hermanas de la vida; a todos mis amigos: imposibles nombrarlos a todos, pero sin ustedes, no hubiese podido terminado esto. Gracias, gracias y gracias!

Quiero recordar a mis abuelos: Manano, al Nono y a la Nona, cuya presencia siento siempre en el corazón.

Y quiero agradecer a quienes llegaron a mi vida durante la elaboración de esta tesis y me ayudaron y ayudan tanto, tanto, en todo: a Caro, Juan y los Iñaki; a ustedes Los

Carrizos, debería escribirle unos agradecimientos aparte: no puedo más que agradecerles lo que ustedes ya saben bien.

Y a ustedes chicas, Macarena, Fernanda, Diana, Maru, Agustina y Gachi, podría haberlas agregado en más de uno de los párrafos que he escrito hasta acá, pero se los digo en este, y como dijo Diana, esta tesis es tan mía como de ustedes. No podría jamás haber llevado adelante esto, sin sentirme sostenida por todo su afecto. Gracias con todo mi corazón.

Y por último, quiero agradecer a Fernando, nuevamente y como lo hice una vez hace varios años: por ser mi amor, mi amigo, mi colega y el co-autor de los proyectos más importantes y dulces que he emprendido en la vida. Y a ustedes dos, mis amores, les dedico esta tesis, que los va aburrir mucho, pero que también he logrado concretar gracias a mi ración diaria de infinitos abrazos pegoteados y con olor a leche tibia: los amo, Mamá.

## Resumen

Las invasiones biológicas son un tema de investigación prioritario dado su impacto en la conservación de los ecosistemas naturales. Un estudio integrado de los procesos invasivos supone conocer su impacto en la conformación del ensamble de especies pero también en otros procesos estructuradores comunitarios. En este contexto, el objetivo de esta tesis fue evaluar los cambios en la distribución y biomasa del ensamble de macroalgas de la laguna costera Mar Chiquita ( $37^{\circ}40'S$ ,  $57^{\circ}23'O$ , Argentina), pero también en su rol estructurador (principalmente como ingenieras ecosistémicas), debidos a la invasión del poliqueto invasor formador de arrecifes *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel 1923). Esto se hizo mediante el planteo de cuatro objetivos particulares: caracterizar los cambios en la biomasa y distribución de macroalgas debido a los arrecifes teniendo en cuenta la superficie arrecifal como sustrato para su desarrollo y las estructuras arrecifales como modificadoras del fondo circundante; estudiar el efecto de ingeniería ecosistémica de las macroalgas (provisión de hábitat) mediado por los cambios en la complejidad de hábitat debidos a la presencia de los arrecifes de *F. enigmaticus*; determinar la importancia relativa del efecto de los consumidores y de los nutrientes en la cobertura y biomasa del ensamble de macroalgas modificado primariamente por los arrecifes; e investigar la competencia entre *F. enigmaticus* y las macroalgas en la colonización de nuevos sustratos y el efecto de éstas en el crecimiento individual del poliqueto, su estado de condición y reclutamiento. A través de muestreos y experimentos de campo se pudo observar que los arrecifes de *F. enigmaticus* modificaron el ensamble de macroalgas, pero no afectarían la importancia relativa de las macroalgas en su rol estructurador debidos a ingeniería ecosistémica, y a otros mecanismos (ej. tróficos). En general, los cambios en la estructura del ensamble

resultaron contexto-dependientes, y afectaron a su vez, el desarrollo de los arrecifes ya establecidos. Los resultados sugieren que es importante integrar los efectos de las especies invasoras en las interacciones entre las especies, así como las posibles modificaciones de sus roles estructuradores. De esta forma, podrían obtenerse resultados con un mayor marco predictivo, que en consecuencia, favorecerían el desarrollo de planes de manejo adecuados y sustentables.

## **Introducción**

Las interacciones biológicas entre especies suceden con intensidad y consecuencias variables, actuando como procesos estructuradores comunitarios (ver Bertness y Callaway 1994). Su estudio permite comprender el funcionamiento de las comunidades naturales (ej. Halpern et al. 2007, Mörk et al. 2009). En ambientes asociados al desarrollo de las poblaciones humanas, sujetos a procesos que afectan estas interacciones (ej. sobreexplotación, altos niveles de contaminación y transformación del hábitat), este conocimiento contribuye con el desarrollo de planes de manejo sustentables (Lotze et al. 2006). Los ambientes costeros estuariales son ejemplos de estos casos, en los cuales, uno de los procesos comunes de cambio es la introducción de especies invasoras (Ruiz et al. 1997, Preisler et al. 2009).

El estudio de las invasiones biológicas tiene carácter histórico (Elton 1958, Carlton 1987, Vitousek et al. 1996, Preisler et al. 2009) pero ha cobrado importancia en las últimas décadas debido al aumento de la tasa, escala y magnitud del efecto antrópico en la circulación mundial de especies (Ruiz et al. 1997, Hulme 2009). Como regla general, las invasiones biológicas afectan la biodiversidad de los ecosistemas, por ejemplo, al homogeneizar la biota (Vitousek et al. 1996) o al desplazar a las especies nativas (Troost 2010). En este sentido, dado que las especies invasoras modifican las condiciones iniciales de los sistemas que invaden, sus efectos suelen considerarse como negativos (ver Sakai et al 2001). Por lo tanto, se han llevado a cabo estudios orientados al desarrollo de medidas preventivas para un manejo temprano o prevención de los procesos invasivos (ej. Born et al 2005, Hulme et al. 2009). Los mismo incluyen conceptos teóricos y aplicados sobre los mecanismos de transporte y arribo de las especies invasoras (e.j., Carlton 1987, Wasson et al. 2001), sobre su potencial invasivo

(ej. Grosholz y Ruiz 2004, Hidalgo et al. 2005) y sobre su impacto en las nuevas comunidades (ej. facilitando nuevas invasiones: Heiman et al. 2008; modificando los ensamblajes de especies: Crooks y Khim 1999).

Los efectos de las especies invasoras en la diversidad y la composición de los ensamblajes de especies de una comunidad pueden reflejarse, entre otros parámetros, en cambios en la abundancia o distribución de las especies. Por ejemplo, disminuyendo (Piazzi et al. 2001) o aumentando (Markert et al. 2010) la abundancia de las especies de la comunidad invadida. En este sentido, usualmente se denomina a un efecto "negativo", cuando induce una disminución en la abundancia de una especie dada, y "positivo" en el caso contrario (ver Bertness et al. 1999). Pero también, las especies invasoras pueden modificar las interacciones entre las especies (ej. Markert et al. 2010, Vázquez-Luis et al. 2010). Debido a esto, ha cobrado importancia el estudio de las invasiones en los efectos en los procesos y funciones ecosistémicas (ver Vitousek 1990, Hooper et al. 2005). Por lo tanto, un esquema integrado del estudio de los procesos invasivos, propone conocer su efecto sobre la composición e interacciones de los ensamblajes de especies de las comunidades invadidas. Esto incluiría, potenciales cambios en los roles estructuradores de las especies afectadas.

Los cambios promovidos por las especies invasoras pueden darse a partir de su rol biológico (ej. consumidores: Bertness 1984, Bruschetti et al. 2008), pero también por cambios inducidos en la estructura del hábitat (Crooks y Khim 1999). En particular, los cambios en la estructura del hábitat son significativos cuando el invasor es un ingeniero ecosistémico (Crooks 2002, 2009). Estas especies modifican el ambiente físico mediante sus propias estructuras y modulan la disponibilidad de los recursos bióticos y abióticos para otras especies (ej. disponibilidad de refugio de los depredadores o del

estrés físico, Jones et al. 1994) pero también para su propio desempeño (ver Jones et al. 2010). Por ejemplo, los cambios en el hábitat pueden modificar la distribución de las presas y así, disminuir la eficiencia de consumo de los depredadores (ej. Vázquez-Luis et al. 2010), o bien tener efectos negativos en su dispersión (ej. afectando negativamente la producción de semillas, Lambrinos y Bando 2008). En este sentido, las invasiones biológicas por ingenieros ecosistémicos, constituye un modelo de estudio apropiado para evaluar hipótesis sobre los cambios en las interacciones entre especies debidas al arribo de un organismo invasor.

*Ficopomatus enigmaticus* (Polychaeta, Serpulidae) es un poliqueto invasor que forma arrecifes a partir de la unión de numerosos tubos calcáreos secretados por cada individuo, que se distribuye en aguas salobres templadas alrededor del mundo (Ten Hove y Weerdenburg 1978, Fig. 1). Se presume que esta especie es originaria de Australia (Allen 1953), y en la actualidad se distribuye en numerosas lagunas costeras y estuarios de América del norte (Cohen y Carlton 1995, Heiman y Micheli 2010), Europa (Reino Unido: Thorp 1994; Italia: Bianchi y Morri 1996, 2001; España: Fornós et al. 1997), África (Davies et al. 1989), Asia y Oceanía (Read y Gordon 1991, Kazanci et al. 2003), y también en la costa Sudoccidental de Buenos Aires (Orensanz y Estivariz, 1971, Brankevich et al. 1988) y Uruguay (Muniz et al. 2005, Borthagaray et al. 2006). En nuestra región, un área particularmente afectada es la laguna costera Mar Chiquita (37° 32' S, Argentina; Fig. 2 A), donde la cobertura de arrecifes ocupa alrededor del 86% de la laguna (Schwindt et al. 2004a), con una densidad media de 99 arrecifes ha<sup>-1</sup> (Schwindt et al. 2001, 2004b). Los mismos tienen formas variables (circulares, semicirculares e irregulares; Fig. 2 B y C) dependiendo de las características del ambiente (ej. cuerpo de la laguna o márgenes de arroyos). La forma circular es la más

frecuente, pudiendo alcanzar hasta 7 m de diámetro y 0,5 m de altura (Schwindt et al. 2004b). Aunque los arrecifes pueden combinarse para formar extensas plataformas irregulares (Obenat y Pezzani 1994; Fig. 2 C), es posible encontrar áreas no ocupadas (ver Schwindt et al. 2001, Bruschetti et al. 2009).

En la laguna costera Mar Chiquita se han llevado a cabo numerosos trabajos de investigación sobre los efectos de las estructuras arrecifales en la comunidad. Estos estudios muestran que los arrecifes son utilizados como refugio por el cangrejo *Cyrtograpsus angulatus* Dana 1851 (Schwindt et al. 2001, Méndez Casariego et al. 2004), los cuales disminuyen la densidad de sus presas en el sedimento circundante (Schwindt et al. 2001); que son utilizados por las aves costeras como áreas de alimentación y descanso (Bruschetti et al. 2009); y que aumentan la velocidad de sedimentación, incrementando la depositación de sedimento fino, modificando la estructura del fondo y disminuyendo la profundidad media de la laguna (Schwindt et al. 2004b). También, debido a su actividad biológica, *F. enigmaticus* controla la abundancia del fitoplancton mediante el filtrado (Bruschetti et al. 2008) y aumenta el flujo de partículas de la columna de agua hacia el fondo de la laguna, favoreciendo el acoplamiento de los procesos bentónico-pelágicos (Bruschetti et al. 2011).

Otro posible efecto de los arrecifes estaría asociado a modificaciones del sustrato. El aporte de sustrato podría resultar significativo en un ambiente de fondo blando, donde su disponibilidad suele mediar el desarrollo de las macroalgas (ej. Trancoso et al. 2005, Sousa-Dias y Melo 2008). Pero, a su vez, al incrementar la depositación de sedimento, los arrecifes estarían disminuyendo la disponibilidad de otros sustratos duros del fondo (ej., valvas de las almejas *Mactra isabelleana* d'Orbigny 1846 y *Tagelus*

*plebeius* Lingfoot 1785). En consecuencia la composición de los ensamblajes de macroalgas podría estar mediada por los arrecifes.

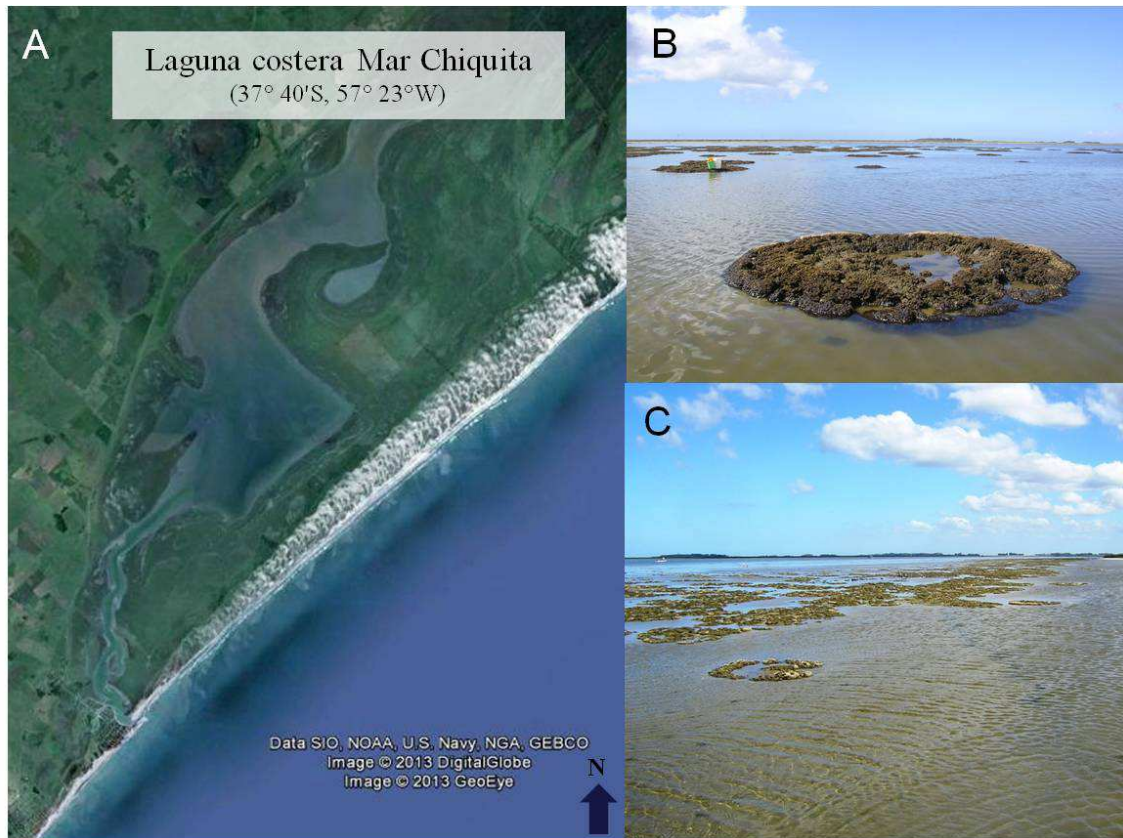
A su vez, las macroalgas pueden afectar el ciclo de fijación de carbono y la remoción de nutrientes (ej. Duarte y Cebrian 1996, Kamer et al. 2004); como productores primarios, pueden afectar los flujos de energía y biomasa desde los niveles tróficos basales de la trama trófica (ej. Riera y Hubas 2003, Hadwen y Arthington 2007); también, son importantes competidoras por el sustrato disponible durante el reclutamiento (ej. Lubchenco 1982, McCook et al. 2001), y pueden actuar como ingenieras ecosistémicas autogénicas (i.e., talo como hábitat, ver Jones et al. 1997). Por lo tanto, modificaciones en la composición del ensamblaje de macroalgas, podrían afectar el rol estructurador de las mismas en la comunidad.

En este contexto, el objetivo general de esta tesis fue evaluar los cambios debidos a *F. enigmaticus* en el ensamblaje de macroalgas de la laguna costera de Mar Chiquita (*Cladophora* sp., *Enteromorpha intestinalis* Linnaeus 1753, *Polysiphonia subtilissima* Montagne 1840; Fig. 3), pero también en su rol estructurador (principalmente como ingenieras ecosistémicas). Para cumplir el objetivo general, se dividió la tesis en cuatro capítulos con objetivos particulares que abordaron diferentes aspectos del problema planteado. En el primer capítulo, se estudió el efecto directo (i.e. aporte de sustrato arrecifal) e indirecto (i.e. menor disponibilidad de valvas por sedimentación) de los arrecifes en la biomasa de las macroalgas, como una herramienta para evaluar su impacto sobre la estructura del ensamblaje. En el segundo capítulo, se estudió el efecto de los arrecifes en el rol estructurador de las macroalgas, comparándose dos contextos ambientales (áreas ocupadas por arrecifes de *F. enigmaticus* y áreas sin arrecifes.) y discriminando los mecanismos de los efectos macroalgales mediante el uso de

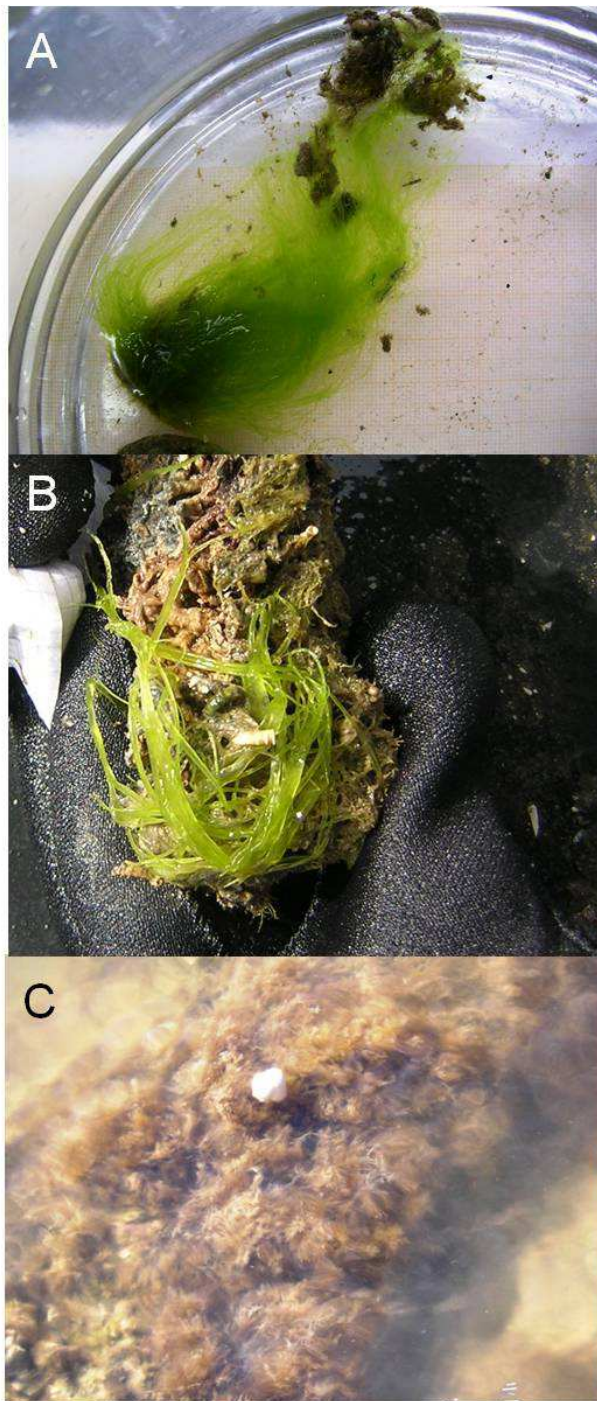
macroalgas artificiales. En el tercer capítulo, dado que la composición final del ensamble de macroalgas, y por ende su rol estructurador, podrían depender de estos factores (ej. consumidores: Horne et al. 1994; nutrientes: Pedersen and Borum 1997; ambos: Menge 2000), se estudió el efecto de los consumidores y de los nutrientes en el desarrollo de las macroalgas. Finalmente, se estudió la competencia entre las macroalgas y *F. enigmaticus* durante la colonización de nuevos sustratos y el efecto de las macroalgas en el crecimiento individual, estado de condición y reclutamiento de *F. enigmaticus*, como un posible efecto de retroalimentación (ver Jones et al. 1997). Para definir este último objetivo, se tuvo en cuenta que una posible retroalimentación por macroalgas, podría afectar el establecimiento de los arrecifes en el sistema, y en consecuencia, mediar los efectos de los arrecifes sobre los ensambles de macroalgas y sobre su importancia relativa como ingenieras ecosistémicas.



**Figura 1:** Fotos de (A) un individuo de *F. enigmaticus* (tomada de <http://www.solpugid.com>); (B) de los tubos de *F. enigmaticus* creciendo en forma agregada, pudiendo de esta forma crear arrecifes de formas variadas (C: tomada de : [it.wikipedia.org](http://it.wikipedia.org) y D: tomada de : [www.glaucus.org.uk](http://www.glaucus.org.uk)).



**Figura 2:** Se muestra en (A) una foto de la laguna costera Mar Chiquita (foto tomada de Google Earth); en (B) la forma más usual de los arrecifes formados por *F. enigmaticus* en la laguna costera (diámetro aproximado 3 m); y en (C) arrecifes de forma irregular formando plataformas por la unión de los arrecifes individuales.

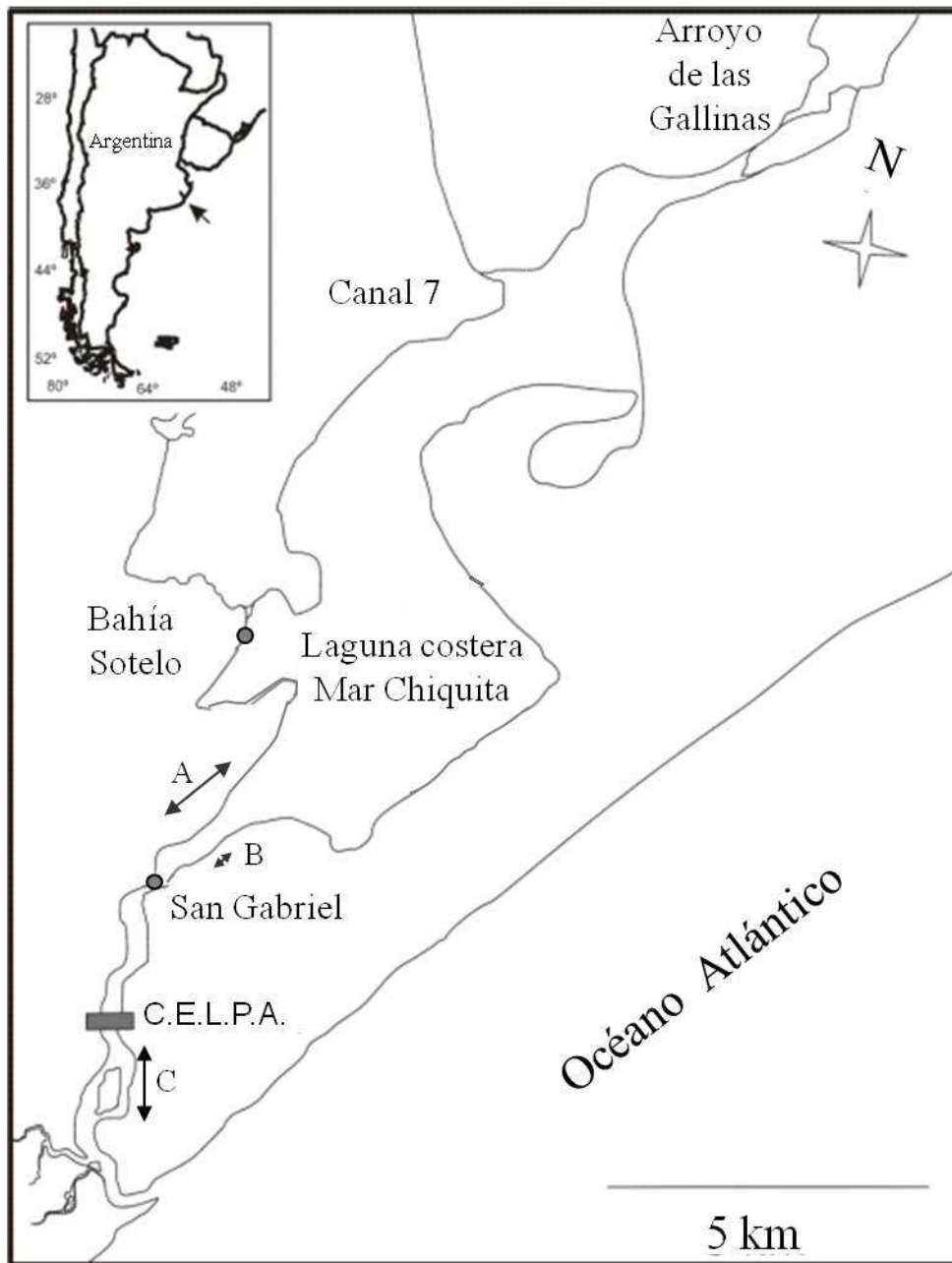


**Figura 3:** Fotos ilustrativas de las especies de macroalgas de la laguna costera. Se muestran las macroalgas verdes *Cladophora* sp. (A) y *E. intestinalis* (B), y la macroalga roja *P. subtilissima* (C).

## Área de estudio

Este estudio se realizó en la laguna costera de Mar Chiquita, Buenos Aires (Reserva del Hombre y la Biosfera, MAB, de la UNESCO; Iribarne 2001, Fig. 4). Es un cuerpo de agua salobre de 46 km<sup>2</sup>, conectado con el mar (Isla 1997) y con un amplio rango de salinidad (2 a 35 UPS; Schwindt et al. 2004a). La laguna recibe agua dulce cargada de sedimento de los arroyos y canales artificiales de una cuenca tributaria de 10000 Km<sup>2</sup> (Booman et al. 2012). El aporte de sedimento en suspensión es mayor en época de lluvias y debido a actividades humanas como el dragado de canales (Isla 1997). La construcción del Puente de C.E.L.P.A.<sup>1</sup> (37°43'S, 57°25'W, Fig. 4) disminuyó el ancho del canal aproximadamente 85 m (ancho medido en el Google Earth Base Imagery, definición ~ 2,5 m, Bazterrica, obs. per.), y por ende, la exportación de sedimentos al mar (Isla 1997) y la influencia de la marea hacia el interior (Isla y Gaido 2001; amplitud de marea ≤ 1m, Isla 1997), donde la variación en profundidad (entre 0,1 m y 0,5 m) está controlada principalmente por los vientos y las lluvias (Isla y Gaido 2001). Los arrecifes de *Ficopomatus enigmaticus* se encuentran desde el Puente de C.E.L.P.A. hacia el Arroyo de las Gallinas (37°39'S, 57°24'W, Fig. 4) y son más abundantes hacia el centro (Schwindt et al. 2004b). Las observaciones y experimentos fueron hechos entre los recreos de pesca San Gabriel (37°41'S, 57°25'W) y Sotelo (37°40'S, 57°28'22'W), en un área intermareal de aproximadamente 0.12 km<sup>2</sup> (Fig. 5, incisos A y B) en la que se encontraron áreas colindantes con y sin arrecifes (Fig. 6 A y B) y en las que se observó la presencia de las macroalgas (Fig. 5 A y B).

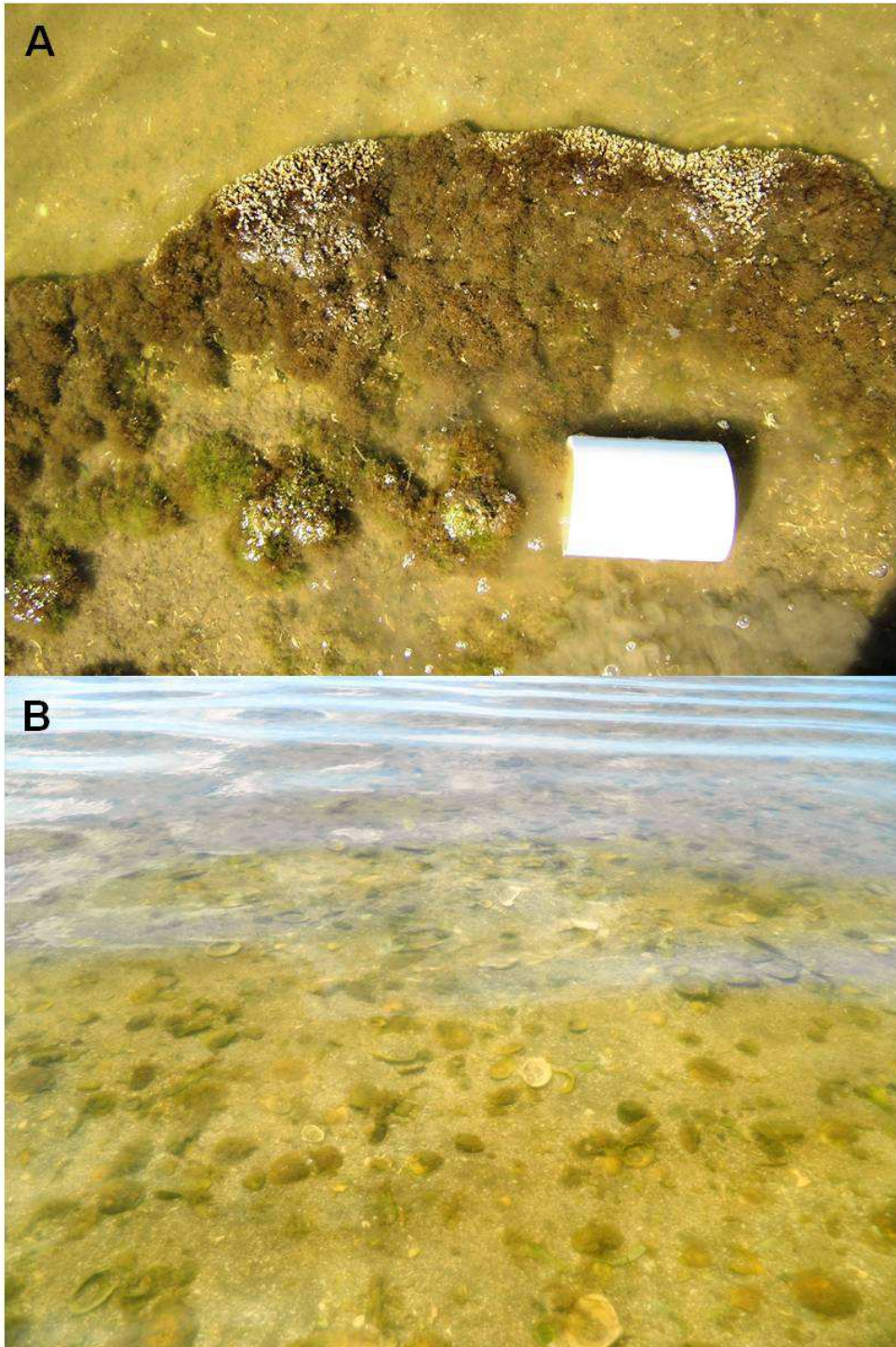
1. Centro de Experimentación de Projectiles Autopropulsados



**Figura 4:** Mapa de Mar Chiquita mostrando los canales y los recreos de pesca. Los arrecifes están presentes desde C.E.L.P.A. hasta Canal 7. Los segmentos A, B y C indican las áreas donde se llevaron a cabo los muestreos y experimentos.



**Figura 5:** (A) Foto de un área cubierta con arrecifes (marea media) y (B) foto de un área sin arrecifes (marea baja).



**Figura 6:** (A) Foto de la macroalga roja *Polysiphonia subtilissima* creciendo sobre los arrecifes de *Ficopomatus enigmaticus* y (B) foto de las macroalgas verdes (*Cladophora* sp. y *Enteromorpha intestinalis*) sobre el sedimento del fondo de la laguna costera Mar Chiquita.

## Capítulo 1: Efecto de los arrecifes de *Ficopomatus enigmaticus* en la biomasa y composición del ensamble de macroalgas



\*Este capítulo se encuentra publicado en la revista *Biological Invasions* como:  
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.

## Resumen

En este capítulo se investigaron los efectos de los arrecifes de *Ficopomatus enigmaticus* sobre la biomasa y distribución de las macroalgas de la laguna costera Mar Chiquita, teniendo en cuenta los efectos directos (i.e., aporte de sustrato arrecifal) e indirectos (i.e., menor disponibilidad de valvas por sedimentación) de los arrecifes. Se observó que la macroalga roja *Polysiphonia subtilissima* se asentó y creció, casi exclusivamente, en la superficie arrecifal; que las macroalgas verdes *Cladophora* sp. y *Enteromorpha intestinalis* se encuentran mayormente en las áreas sin arrecifes, sobre valvas de bivalvos; y que no hay macroalgas en el sedimento entre arrecifes. Los experimentos mostraron que *P. subtilissima* responde positivamente a la estructura de la superficie arrecifal, y que los arrecifes tuvieron efectos indirectos negativos sobre las macroalgas verdes al aumentar la herbivoría y, probablemente, la sedimentación en las áreas que ocupan, excluyéndolas hacia las áreas no ocupadas. De esta forma, los arrecifes cambiaron la biomasa relativa con la que cada especie de macroalga contribuye a la producción total en la laguna.

## Introducción

Los ingenieros ecosistémicos invasores cuando llegan a una nueva comunidad suelen crear nuevos hábitat (Wallentinus y Nyberg 2007) y de esta forma, modificar la disponibilidad de los recursos bióticos y abióticos para otras especies (Crooks 2002). Un ingeniero ecosistémico invasor que genera nuevo sustrato disponible puede determinar el grado de desarrollo de las especies que utilizan estos sustratos para crecer, como por ejemplo, las macroalgas (Sousa-Dias y Melo 2008, Heiman et al. 2008); pero además de aportar nuevo sustrato, un ingeniero ecosistémico que induzca cambios en las superficies de asentamiento (ej. físicamente: Bertness 1984; químicamente: Hecky et al. 2004), podría reducir o expandir la distribución de las macroalgas. Por lo tanto, los efectos de un ingeniero ecosistémico invasor dependerán de sus potenciales efectos directos (i.e., aporte de sustrato) e indirectos (i.e, modificaciones en el sustrato disponible).

La invasión de *Ficopomatus enigmaticus*, y el desarrollo de los arrecifes, han inducido efectos ecológicos significativos en la laguna costera (ver Introducción). Sin embargo, hasta el momento no se consideró el aporte de los arrecifes como superficie disponible para el asentamiento de macroalgas. En la laguna, las macroalgas filamentosas crecen sobre los arrecifes y sobre valvas de bivalvos depositadas en el sedimento del fondo (Bazterrica, obs. pers.; Fig. 6 A y B). Por lo tanto, los arrecifes podrían afectar positivamente el desarrollo macroalgal debido al aporte de sustrato. Pero también, debido al incremento en las tasas de sedimentación entre los arrecifes (Schwindt et al. 2004a) y a la abundancia de consumidores en la base de los mismos (Schwindt et al. 2001), podrían afectar negativamente la biomasa de macroalgas (i.e., por la disminución de valvas disponibles para el asentamiento y un mayor consumo).

En base a estos antecedentes, el objetivo de este capítulo fue investigar los cambios en la biomasa y distribución de las macroalgas teniendo en cuenta: (1) la superficie arrecifal como sustrato para su desarrollo, y (2) las estructuras arrecifales como modificadoras del fondo circundante. Se espera que los arrecifes de *F. enigmaticus* tengan efectos directos e indirectos sobre la biomasa de macroalgas: un incremento directo debido al sustrato disponible, y una disminución indirecta debida al enterramiento de las valvas por la mayor sedimentación y un mayor consumo.

## **Materiales y métodos**

### **Distribución de las macroalgas en la superficie arrecifal, en el sedimento entre arrecifes y en el sedimento de áreas sin arrecifes**

La descripción de la distribución de las macroalgas en la laguna se llevó a cabo en dos áreas identificadas en el intermareal bajo (ca. 10 ha, Recreo San Gabriel, Fig. 4 A y B): una con arrecifes y otra libre de ellos. Las áreas, separadas aproximadamente 100 m, presentaban un ambiente físico similar (altura de mareas, dirección del agua; ver Fig. 5). La altura de la columna de agua en marea baja osciló entre los 0.63 cm, EE = 0,25, y 7,35 cm, EE = 0,54, en el área sin arrecifes y entre 1,08 cm, EE = 0,18, y 8,05 cm, EE = 0,79, en el área con arrecifes (altura tomada en 5 días durante el desarrollo de los experimentos). Para delimitó el área sin arrecifes como a la extensión libre de ellos, hasta una distancia no menor a 10 m desde las últimas líneas de arrecifes lindantes con el área. Si bien se desconoce por qué el área está desprovista de arrecifes (de aquí en adelante “sedimento sin arrecifes”; Fig. 1.1 A), fue utilizada como la mejor aproximación posible para entender el comportamiento de los ensambles de macroalgas en la ausencia de las estructuras arrecifales. A su vez, y también debido a las características constitutivas del sustrato, dentro del área con arrecifes se consideró la

superficie arrecifal y el sedimento entre los arrecifes por separado (Fig. 1.1 B). En cada área se muestreó mensualmente la biomasa de macroalgas (peso seco,  $\text{kg}\cdot\text{m}^{-2}$ ) entre diciembre de 2005 y marzo de 2008 (superficie arrecifal:  $n= 20$ , sedimento entre arrecifes y sedimento sin arrecifes:  $n= 10$ ) a partir de muestras aleatorias (área =  $0,0075 \text{ m}^2$ ; profundidad: 1 cm). Las muestras se colectaron en una línea paralela a la costa (ca. 2 km). Las macroalgas se lavaron, se separaron por especie y fueron secadas (estufa:  $60^\circ\text{C}$ ; 5 días) para su pesado (precisión:  $0,0001 \text{ g}$ ). Los ensambles de macroalgas en cada área (superficie arrecifal, sedimento entre arrecifes y sedimento sin arrecifes), se compararon en función de la composición de especies (en términos de biomasa) mediante un análisis ANOSIM de 1 vía, a partir de matrices de similitud basadas en el estadístico de similitud de Bray Curtis (Clarke y Warwick 2001), generados para cada año muestreado, mediante el paquete estadístico PRIMER (Versión 5.2.2). También se analizaron variaciones mensuales en la biomasa macroalgal del alga roja *Polysiphonia subtilissima* y de las algas verdes (*Cladophora* sp. y *Enteromorpha intestinalis*) en las áreas donde cada grupo fue representativo. Para ello, la hipótesis nula de no diferencias en la biomasa de cada grupo de algas a lo largo de los meses fue testada mediante ANOVAs de 1 vía (Zar 1999) para los años 2006 (diciembre 2005 a noviembre 2006) y 2007 (diciembre 2006 a diciembre 2007).

De aquí en adelante, en este y en los restantes capítulos de esta tesis, el valor de significancia para rechazar una hipótesis nula fue de un  $p < 0.05$ , expresándose los valores críticos de acuerdo con este criterio; al realizar un ANOVA, la hipótesis nula de no diferencias en las varianzas entre tratamientos se exploró de a pares mediante test de Levene (Zar 1999); en caso de no cumplirse el supuesto, los datos fueron debidamente transformados; cuando la heterogeneidad de varianzas no pudo ser corregida, entonces

se realizó un ANOVA con los datos transformados a rangos (ANOVA robusto para la falta de homogeneidad de varianzas; Quinn y Keough 2002), en cuyo caso la hipótesis refiere a la diferencia de las medias para los rangos. Cuando hubo diferencias en las medias, éstas se compararon dentro de los tratamientos o interacción correspondientes, mediante el test *a posteriori* de Tukey HSD ( $p < 0,05$ ).

Luego, se estimó la contribución de cada área (superficie arrecifal, sedimento entre arrecifes y sedimento sin arrecifes) a la producción total de macroalgas de la laguna. Para este cálculo, primero se estimó la proporción abarcada por las áreas con y sin arrecifes en la laguna, a partir de imágenes satelitales (Google Earth Base Imagery; definición  $\sim 2,5$  m), de las que se seleccionaron al azar cuadrículas ( $\approx 1$  ha) desde C.E.L.P.A. hasta Canal 7 (Fig. 4). Se seleccionaron las imágenes que permitieron diferenciar claramente las áreas con o sin arrecifes, por lo tanto pudo subestimarse la proporción de las áreas ocupadas por arrecifes, debiendo esto ser considerado en la interpretación de los datos. En segundo lugar, en las áreas ocupadas por arrecifes, se calculó la proporción de superficie arrecifal y de sedimento entre arrecifes, a partir de estimaciones previas sobre la abundancia y tamaño de los arrecifes (tomadas de Schwindt et al. 2001). La estimación de la biomasa mensual por especie de macroalga relativa a los  $m^2$  que ocupa cada tipo de sustrato en la laguna, se calculó iterativamente ( $n = 1000.mes^{-1}$ ; 28 meses) mediante un análisis de Monte Carlo según la siguiente ecuación: Biomasa de cada especie de macroalga = (biomasa por superficie arrecifal x área estimada ocupada por superficie arrecifal) + (biomasa en sedimento entre arrecifes x área estimada de sedimento entre arrecifes) + (biomasa en sedimento sin arrecifes x área estimada de sedimento sin arrecifes). Con fines comparativos, la contribución mensual de las especies de macroalgas a la producción total de la laguna y la biomasa

media anual se calcularon para dos escenarios: el estado actual de la laguna y el caso hipotético de ausencia de arrecifes (i.e., sin invasión).

### **Efectos de la estructura de los sustratos en la distribución de macroalgas**

La superficie arrecifal, formada por los tubos de *F. enigmaticus*, presenta una estructura diferente a la superficie de las valvas de los bivalvos *Macra isabelleana* y *Tagelus plebeius*, pudiendo afectar el desarrollo de las macroalgas en uno u otro sustrato. Por lo tanto, se evaluó el desarrollo de las macroalgas en relación al tipo de sustrato, monitoreándose su crecimiento sobre arrecifes y valvas, en ambas áreas (sedimento con y sin arrecifes). Para llevarlo a cabo, se colectaron al azar valvas (*M. isabelleana* y *T. plebeius* en proporciones naturales) y segmentos cilíndricos de arrecifes (diámetro y profundidad: 10 cm) sin macroalgas, que fueron re-implantadas en el sedimento de áreas con y sin arrecifes. Para prevenir su pérdida o enterramiento, las valvas y piezas de arrecifes se pegaron individualmente a una base de red plástica cuadrada (5 x 5 cm o 10 x 10 cm respectivamente) mediante una lenteja de masilla epoxy. Las bases plásticas se fijaron al sedimento mediante estacas (largo: 10 cm) a una distancia mínima de 0,5 m entre ellas o al arrecife más cercano en las áreas con arrecifes (n = 20). Luego de 45 días (octubre - noviembre 2007), cuando hubo crecimiento de macroalgas, se estimó el porcentaje de cobertura a partir de fotos digitales con el programa analizador de imágenes ImageJ 1.34 S (<http://www.imagej.com>). Se evaluó la hipótesis de no diferencias en el porcentaje de cobertura de *P. subtilissima* y de algas verdes, entre los tipos de sustratos (arrecifes y valvas) y áreas (con y sin arrecifes) mediante un ANOVA de 2 vías para cada grupo de macroalgas (Zar 1999). Luego, se evaluó el efecto de la estructura del sustrato, monitoreándose el desarrollo de las macroalgas sobre superficies arrecifales con diferente complejidad estructural según los

siguientes tratamientos: alta complejidad (“rugoso”) y baja complejidad (“liso”) estructural. Para esto se colectaron al azar segmentos cilíndricos de arrecifes sin macroalga, como fue descrito anteriormente. Para el tratamiento rugoso, se utilizaron arrecifes sin manipular. Para el tratamiento liso, se cortaron los tubos de los primeros 4 cm superficiales, dejando una superficie más plana sobre los tubos más viejos que se presentan de forma compactada (Obenat y Pezzani, 1994). Para homogeneizar las condiciones iniciales de los segmentos de arrecifes, los mismos se mantuvieron 5 días fuera del agua, y luego se re-implantaron aleatoriamente en el sedimento de áreas con y sin arrecifes (rugosos y lisos:  $n = 18$  por área; octubre de 2008). Luego de 50 días, se estimó el porcentaje de cobertura mediante fotos digitales, con el programa ImageJ 1.34 S, como fue descrito anteriormente. La hipótesis de no diferencias en el porcentaje de cobertura de algas entre la superficie arrecifal rugosa y lisa, entre áreas con y sin arrecifes, se evaluó mediante un ANOVA de 2 vías (Zar 1999).

### **Efectos de la disponibilidad de sustrato y supervivencia de las macroalgas en las áreas sin arrecifes**

Debido a que los arrecifes aumentan la tasa de sedimentación, la abundancia de valvas de bivalvos en el sedimento de áreas con arrecifes podría ser menor que en áreas sin arrecifes. Para evaluar esta hipótesis, se contó la cantidad de valvas sobre el sedimento de ambas áreas en cuadrículas seleccionadas al azar de 40 x 40 cm ( $n = 45$ ; diciembre de 2007) y se testeó la hipótesis de no diferencias en la disponibilidad de valvas entre las dos áreas usando el test de t con aproximación para varianzas heterogéneas (“test  $t_c$ ”, Zar 1999). Adicionalmente, para comparar el estado de colonización de las valvas, se calculó el porcentaje de valvas con macroalgas en ambas áreas (sedimento con arrecifes:  $n = 200$ ; sedimento sin arrecifes:  $n = 430$ ; enero de

2008). Para evaluar el efecto de la disponibilidad de valvas en la cobertura de macroalgas, se manipuló la abundancia de valvas y se monitoreó el desarrollo de las macroalgas. Para ello, se recolectaron valvas de bivalvos inicialmente desnudas que se re-implantaron en el sedimento de áreas con arrecifes y sin arrecifes (control) como fue descrito anteriormente (enero de 2008). Teniendo en cuenta que existen variaciones en la tasa de sedimentación en relación a la cercanía a los arrecifes (ver Schwindt et al. 2004b), las valvas en las áreas con arrecifes se colocaron a dos distancias de los mismos (“cerca” = 5 cm, “lejos”= 50 cm, n = 18). Luego de 45 días, se registró el porcentaje de cobertura de macroalgas en las valvas. Debido a que las macroalgas verdes solo crecieron en las áreas sin arrecifes y que *P. subtilissima* sólo creció en el sedimento con arrecifes, se compararon los tratamientos cerca y lejos del arrecife para la cobertura del alga roja. Dada la falta de normalidad se utilizó un test no paramétrico de Mann-Whitney U (Conover 1999).

Otro parámetro que podría explicar la distribución de las macroalgas en el sedimento de áreas con y sin arrecifes, es la supervivencia. Por lo tanto, se evaluó la supervivencia de las macroalgas en cada área, mediante trasplantes de valvas con macroalgas de áreas sin arrecifes hacia áreas con ellos. Con tal fin, durante febrero de 2008, se seleccionaron al azar valvas de bivalvos (*M. isabelleana* y *T. plebeius* en sus proporciones naturales) con macroalgas y se colocaron en el sedimento en áreas con y sin arrecifes (n = 60). Las valvas se fijaron a las bases plásticas y al sedimento como ha sido descrito con anterioridad. Luego de 4 días, se registraron las valvas con algas vivas. Se consideró a las algas vivas cuando tenían el talo verde y como muertas cuando tenían el talo decolorado o ausente. Las proporciones de macroalgas vivas y muertas se compararon entre ambas áreas mediante un test de Chi cuadrado (Conover 1999).

Adicionalmente, y teniendo en cuenta que otros factores que afectan las macroalgas pueden disminuir la biomasa macroalgal sin causar su muerte, se midió la reducción del máximo largo de los talos para las macroalgas vivas (porcentaje de talo perdido; cm; n = 20 valvas). Esto se hizo con el objetivo de estimar posibles reducciones en biomasa de los talos minimizando la manipulación de las macroalgas. Para esto se midió el talo más largo de cada mata inicialmente y luego de 1 y 4 días (mediante fotografías digitales como fue descrito) y se calculó el porcentaje de reducción del talo entre el primer y el cuarto día. Las hipótesis de no diferencias en el porcentaje de reducción media del talo entre áreas con y sin arrecifes se compararon mediante un test t<sub>c</sub> (Zar 1999) para cada día.

La supervivencia de las macroalgas podría depender de parámetros modificados indirectamente por los arrecifes, como la tasa de sedimentación y la abundancia de consumidores (ej., la abundancia del cangrejo *Cyrtograpsus angulatus*; Schwindt et al. 2001). Para cuantificar estos potenciales efectos indirectos, primero se estimó la cantidad de sedimento depositado en un período de tiempo en áreas con y sin arrecifes, utilizando plataformas de sedimentación (plásticas; diámetro: 10 cm; altura del borde: 0,1 mm) apoyadas en el sedimento del fondo (n = 5 por área; 3 días: 5, 12 y 22 de enero 2010). La altura de los bordes de las plataformas priorizó la recolección de sedimento depositado verticalmente. Las plataformas se colocaron y recuperaron en marea baja, luego de secadas al sol. El sedimento se recolectó raspándolo dentro de bolsas plásticas, se secó (estufa: 70 °C; 3 días) y se pesó (precisión: 0,0001 g). Se comparó la cantidad media de sedimento acumulado ( $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$ ) entre áreas mediante un test t<sub>c</sub> (datos para los días agrupados por áreas; Zar 1999). Segundo, se evaluaron los posibles efectos del consumo por *C. angulatus* en el desarrollo de las macroalgas. Para esto, se trasplantaron

valvas con macroalgas hacia el sedimento con y sin arrecifes bajo los siguientes tratamientos (n = 10; febrero 2008): exclusión, control experimental, y control natural. Las exclusiones fueron hechas con frascos de plástico transparente (diámetro: 12 cm; altura: 13 cm) abiertos a los costados y cerrados a su vez con una red plástica (abertura: 0,4 cm) para evitar el ingreso de los cangrejos, pero permitiendo el flujo de agua. Los controles experimentales fueron similares a las exclusiones pero sin la malla en las aberturas laterales y los controles naturales se realizaron colocando valvas con macroalgas sin los frascos plásticos. Las valvas se colectaron y asignaron a los tratamientos al azar. Luego de cuatro días, se registró la longitud final del talo (mediante fotografías digitales como ya fue descrito) y se estimó el porcentaje de talo remanente como:  $(\text{longitud del talo al cuarto día}) \times 100 / \text{longitud inicial del talo}$ . La hipótesis nula de no diferencias en el porcentaje de talo remanente entre los tratamientos y entre áreas con y sin arrecifes se comparó mediante un ANOVA de 2 vías (Zar 1999).

## Resultados

### **Distribución de las macroalgas en la superficie arrecifal, en el sedimento entre arrecifes y en el sedimento de áreas sin arrecifes**

La biomasa de las macroalgas difirió entre áreas para los años analizados (ANOSIM de 1 vía; 2006:  $R = 0,58$ ; 2007:  $R = 0,56$ ; 2008:  $R = 0,69$ ;  $p < 0,05$ ). *P. subtilissima* se encontró casi exclusivamente en la superficie arrecifal (Fig. 1.2 A), y las macroalgas verdes (*Cladophora* sp. y *E. intestinalis*) se hallaron mayormente en el sedimento de áreas sin arrecifes (Fig. 1.2 B), sobre las valvas de bivalvos. La biomasa de *P. subtilissima* fue diferente entre meses (ANOVAs de 1 vía; 2006:  $F_{9, 193} = 5,63$ ;  $p < 0,05$ ; 2007:  $F_{11, 228} = 14,41$ ;  $p < 0,05$ ), siendo mayor en verano (Tukey HSD,  $p < 0,05$ ; ambos años; Fig. 1.2 A). La biomasa de *Cladophora* sp. y de *E. intestinalis* tuvo

diferentes picos mensuales (*Cladophora* sp., ANOVAs de 1 vía, 2006:  $F_{10; 100} = 5,22$ ;  $p < 0,05$ ; 2007:  $F_{10; 98} = 3,56$ ;  $p < 0,05$ . *E. intestinalis*, ANOVAs de 1 vía, 2006:  $F_{10; 100} = 2,08$ ;  $p < 0,05$ ; 2007:  $F_{11; 108} = 3,75$ ;  $p < 0,05$ ). La biomasa de *Cladophora* sp. fue mayor en mayo de 2006, y en agosto, octubre y noviembre de 2007 (Tukey HSD,  $p < 0,05$ ; Fig. 1.2 B). La biomasa de *E. intestinalis* fue mayor en febrero, marzo y junio de 2006 y en abril de 2007 (Tukey HSD,  $p < 0,05$ ; Fig. 1.2 B). No se encontraron macroalgas en el sedimento entre arrecifes, salvo ocasionalmente y en baja abundancia (Fig. 1.3).

Para las áreas muestreadas (zona intermareal desde C.E.L.P.A. hasta Canal 7) se estimó que el 48,7% (error estándar, de aquí en adelante, "EE" = 5,4) del fondo de la laguna corresponde a sedimento sin arrecifes. Las áreas con arrecifes ocupan el 51,2% (EE = 5,3) restante. Dentro de estas áreas, la superficie arrecifal ocupa el 14,1% (EE = 1,5) y el sedimento entre arrecifes el 37,2% (EE = 3,9). Se estimó que *P. subtilissima* provee aproximadamente un 80% de la producción de biomasa total macroalgal en estos sitios (Fig. 1.4 A). En un escenario hipotético en el que no hubiera invasión de arrecifes, la biomasa de *P. subtilissima* sería baja, mientras que las macroalgas verdes aportarían mayormente a la producción en biomasa (Fig. 1.4 B).

### **Efectos de la estructura de los sustratos en la distribución de macroalgas**

*P. subtilissima* creció más en los arrecifes de *F. enigmaticus* que en las valvas, sin diferencias entre áreas (ANOVA de 2 vías, datos transformados a rangos; sustratos:  $F_{1, 73} = 80,19$ ;  $p < 0,05$ ; áreas:  $F_{1, 73} = 2,31$ ;  $p > 0,05$ ; sustratos x áreas:  $F_{1, 73} = 0,07$ ;  $p > 0,05$ ; Fig. 1.5 A). La cobertura media de las macroalgas verdes fue en general baja, sin diferencias entre el tipo de sustrato, pero mayor en el sedimento sin arrecifes (ANOVA de 2 vías, datos transformados a rangos; sustratos:  $F_{1, 73} = 0,01$ ,  $p > 0,05$ ; áreas:  $F_{1, 73} = 56,28$ ;  $p < 0,05$ ; sustratos x áreas:  $F_{1, 73} = 1,63$ ;  $p > 0,05$ ; Fig 1.5 B).

*P. subtilissima* fue más abundante en los arrecifes rugosos, sin diferencias entre áreas (ANOVA de 2 vías; tipos de superficie arrecifal:  $F_{2, 57} = 26,32$ ;  $p < 0,05$ ; áreas:  $F_{1, 57} = 3,34$ ;  $p > 0,05$ ; tipos de superficie x áreas:  $F_{1, 57} = 2,58$ ;  $p > 0,05$ ; Fig. 1.6).

### **Efectos de la disponibilidad de sustrato y supervivencia de las macroalgas en las áreas sin arrecifes**

La abundancia media de las valvas en el sedimento fue menor entre arrecifes (23,54 valvas.m<sup>-2</sup>, EE = 4,13) que en las áreas sin ellos (348,49 valvas.m<sup>-2</sup>, EE = 22,16;  $t_c = -16,42$ ,  $p < 0,05$ ). El 70% de las valvas en el sedimento sin arrecifes tenía algas verdes, en tanto no se encontró macroalgas en las valvas entre los arrecifes. En las valvas inicialmente desnudas que fueron trasplantadas hacia el sedimento de áreas con y sin arrecifes, se registró crecimiento de las macroalgas verdes en las valvas ubicadas en el sedimento sin arrecifes (porcentaje de cobertura medio = 17,9%; EE = 9,2). Para estas valvas, *P. subtilissima* tuvo una baja cobertura en el sedimento con arrecifes, sin diferencias con la distancia a los mismos ( $U = 133,5$ ;  $p > 0,05$ ; porcentaje de cobertura medio: “cerca” = 0,5; EE = 0,33; “lejos” = 1,94; EE = 0,92).

La supervivencia de las macroalgas en las valvas trasplantadas fue baja en las áreas con arrecifes, y alta en las área sin arrecifes ( $\chi^2 = 84,18$ ;  $p < 0,05$ ). El porcentaje de reducción del talo en los días 1 y 4 fue mayor en las áreas con arrecifes (día 1,  $t_{c76} = -7,9$ ;  $p < 0,05$ ; día 4,  $t_{c76} = -9,73$ ;  $p < 0,05$ ; Fig. 1.7). La cantidad de sedimento depositado en las áreas con arrecifes (197,53 g.m<sup>-2</sup>; EE = 19,15) fue mayor que en las áreas sin ellos (37,92 g.m<sup>-2</sup>; EE = 4,81;  $t_{c28} = -10,86$ ;  $p < 0,05$ ). En las exclusiones, la interacción entre tratamientos x áreas mostró que el porcentaje de talo remanente fue mayor en las exclusiones de las áreas con arrecifes, y en todos los tratamientos de las áreas sin arrecifes (ANOVA de 2 vías, datos transformados logarítmicamente; áreas x

exclusiones:  $F_{2,54} = 4,66$ ;  $p < 0,05$ ; áreas:  $F_{1,54} = 13,43$ ;  $p < 0,05$ ; exclusiones:  $F_{2,54} = 3,94$ ;  $p < 0,05$ ; Fig. 1.8).

## Discusión

En el período estudiado se encontró que los arrecifes de *F. enigmaticus* aumentaron directamente la biomasa de *P. subtilissima*, sobre todo en los meses cálidos; a su vez, contribuyeron de forma indirecta a la exclusión de las macroalgas verdes del sedimento ocupado por ellos. Las macroalgas verdes (*Cladophora* sp. y *E. intestinalis*) crecieron en las valvas de bivalvos del sedimento de áreas sin arrecifes, alcanzando su mayor biomasa en diferentes meses del año. En las áreas sin arrecifes, *P. subtilissima* presentó baja biomasa, creciendo sobre restos de arrecifes y ocasionalmente en las valvas. También se observó el desarrollo de macroalgas verdes en la superficie arrecifal en los meses de mayor abundancia.

Las características del sustrato pueden regular el desarrollo (ej. Bertness 1984, Fletcher y Callow 1992) y condición general (Piazzi et al. 2001) de las macroalgas. En este caso, el tipo de sustrato podría determinar la asociación entre *P. subtilissima* y la superficie arrecifal. Los mecanismos que conectan la alta heterogeneidad estructural de la superficie arrecifal con la distribución de *P. subtilissima* podrían involucrar, por ejemplo, características particulares de su reproducción sexual (Vadas et al. 1992), como las esporas no móviles que caracterizan a la clase Rhodophyta (Clayton 1992). Por ejemplo, la estructura tridimensional de los tubos de *F. enigmaticus*, reduciría la velocidad del agua (*sensu* Abelson y Denny 1997) y por lo tanto, podría incrementar las probabilidades de fertilización al retener las gametas masculinas alrededor de los talos femeninos (Brawley y Johnson 1992). También podrían incrementarse la abundancia de

esporas y de fragmentos de talo fértiles (*sensu* Fletcher y Callow 1992); y el asentamiento, adhesión y supervivencia de los propágulos, con mecanismos que incluyen la provisión de refugio de los consumidores, pero también de la desecación durante las mareas bajas (Vadas et al. 1992). En este capítulo no se investigaron mecanismos específicos, sin embargo, los resultados sugieren que los arrecifes proveen un sustrato favorable para *P. subtilissima*, aún cuando supone un incremento de los consumidores (ver macrofauna asociada a los arrecifes, Schwindt et al. 2001).

En términos generales, las macroalgas se encontraron ausentes del sedimento entre arrecifes y, en particular las macroalgas verdes, se encontraron en el sedimento sin arrecifes. Los resultados muestran que una menor disponibilidad de valvas en las áreas con arrecifes no explica este patrón, dado que las macroalgas no se desarrollaron ni sobrevivieron en estas áreas. Esto podría deberse a una mayor presión de consumo (por parte del cangrejo *C. angulatus* u otros potenciales consumidores macrofaunales o vertebrados; ver capítulo 3) en las áreas con arrecifes dado que la supervivencia de los talos fue mayor al excluir los cangrejos. Sin embargo, otros factores, como la tasa de sedimentación, también podrían afectar negativamente el crecimiento de las macroalgas cerca de los arrecifes, por mecanismos variables y afectando diferentes etapas a lo largo del ciclo de vida de las macroalgas. Por ejemplo, altas tasas de sedimentación podrían reducir la disponibilidad de sustrato, la adhesión de las esporas y la germinación (*sensu* Vadas et al. 1992); pero una vez asentadas, el sedimento podría cubrirlas o generar un daño mecánico en el talo (*sensu* Piazzini et al. 2001). Estos factores también podrían controlar las macroalgas en las áreas sin arrecifes. Allí, la reducción del talo en los experimentos fue menor que en el sedimento del área con arrecifes, pero también fue importante. Por lo tanto, dado que las macroalgas se encuentran frecuentemente en estas

áreas, estos resultados sugieren que estarían siendo controladas por otros factores. A su vez, las macroalgas verdes resultaron sensibles a la manipulación. Por lo tanto, teniendo en cuenta que el mayor porcentaje de reducción del talo ocurrió durante el primer día y que luego se mantuvo constante hacia el cuarto día, la reducción observada en los experimentos podría deberse a la manipulación experimental. Los resultados obtenidos sugieren que, en áreas con arrecifes, el consumo y la sedimentación limitarían el desarrollo de macroalgas.

Los cambios en la biomasa y distribución de macroalgas alterarían la contribución relativa de cada especie a la biomasa total de macroalgas en la laguna. La producción total del sistema estimada para un ambiente sin arrecifes fue menor a la estimada para la situación actual. Sin embargo, este cálculo debe ser considerado con cautela, dado que no es posible conocer como sería el estado actual de la laguna sin arrecifes (ej., disponibilidad de valvas u otros sustratos duros para el asentamiento de esporas, la concentración de nutrientes o turbidez de la columna de agua, actualmente reguladas por *F. enigmaticus* (Bruschetti et al. 2008), la abundancia de consumidores y la presión de consumo). Sin embargo, se encontraron diferencias sustanciales entre estas áreas que dan cuenta de que los arrecifes aportan un sustrato duro particular, modificando la distribución de las macroalgas sobre su superficie, y hacia las áreas circundantes (ver Fig. 1.9).

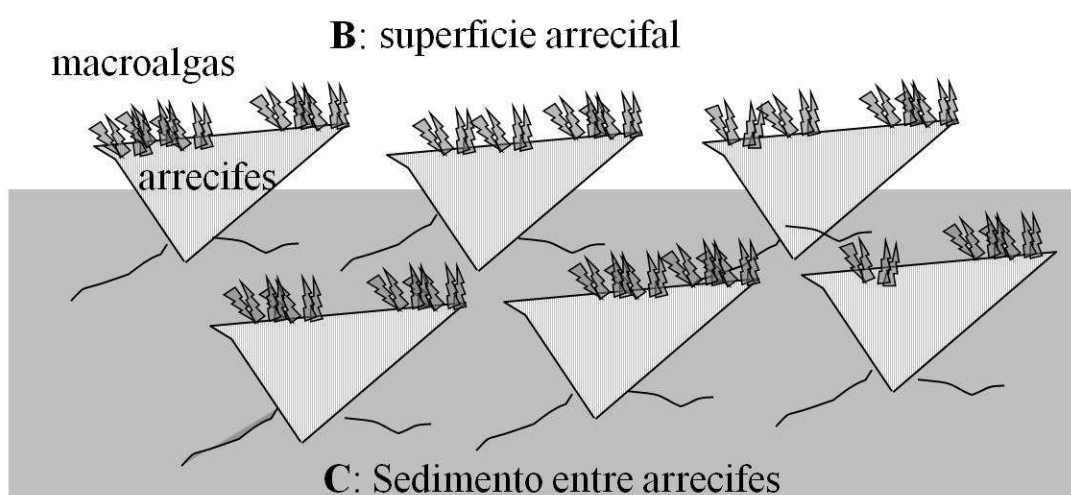
## Figuras

Área sin arrecifes



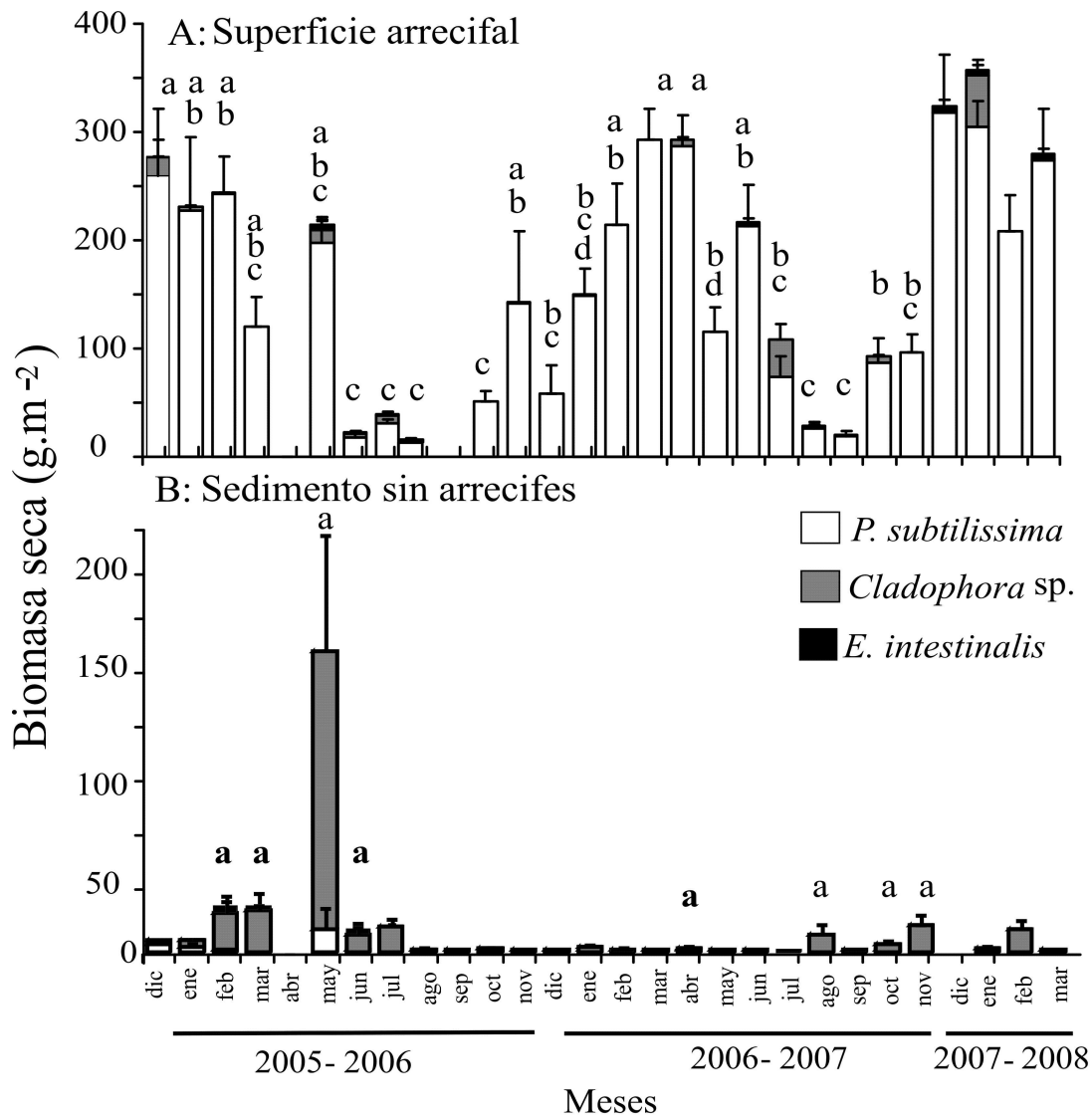
**A:** sedimento sin arrecifes

Área con arrecifes

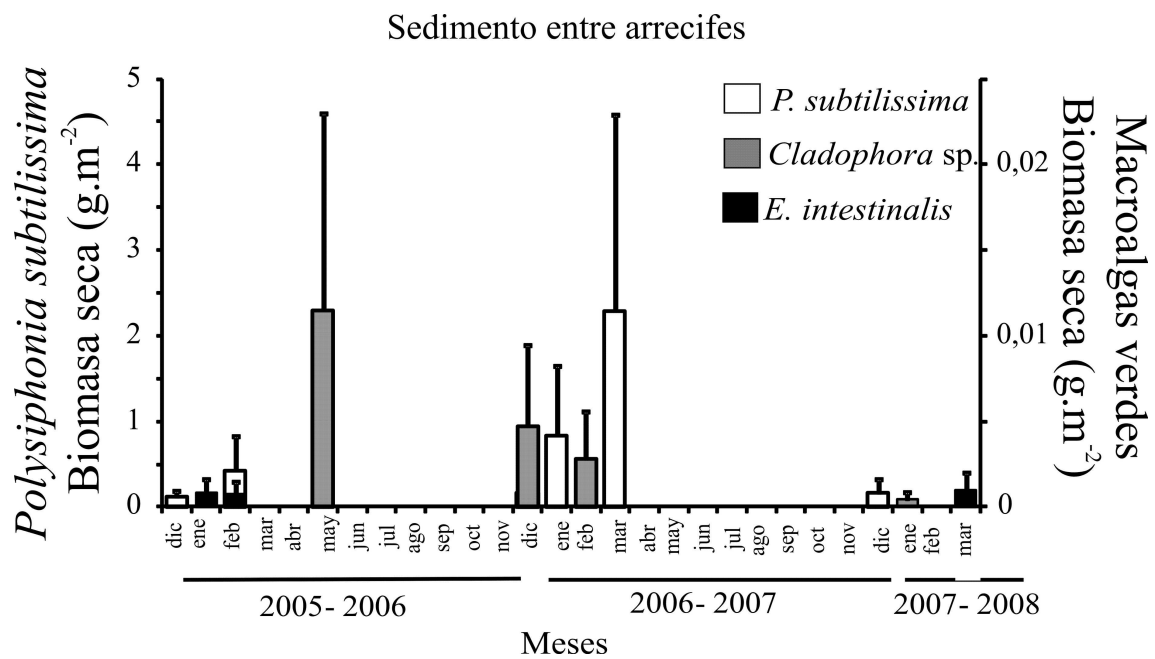


**Figura 1.1:** Esquema de las áreas sin arrecifes y con arrecifes. En el área sin arrecifes se esquematiza el sedimento (**A**) ocupado por valvas sobre las que pueden crecer las macroalgas; en el área con arrecifes se esquematiza la superficie arrecifal (**B**) en donde crecen las macroalgas y el sedimento (**C**) entre ellos.

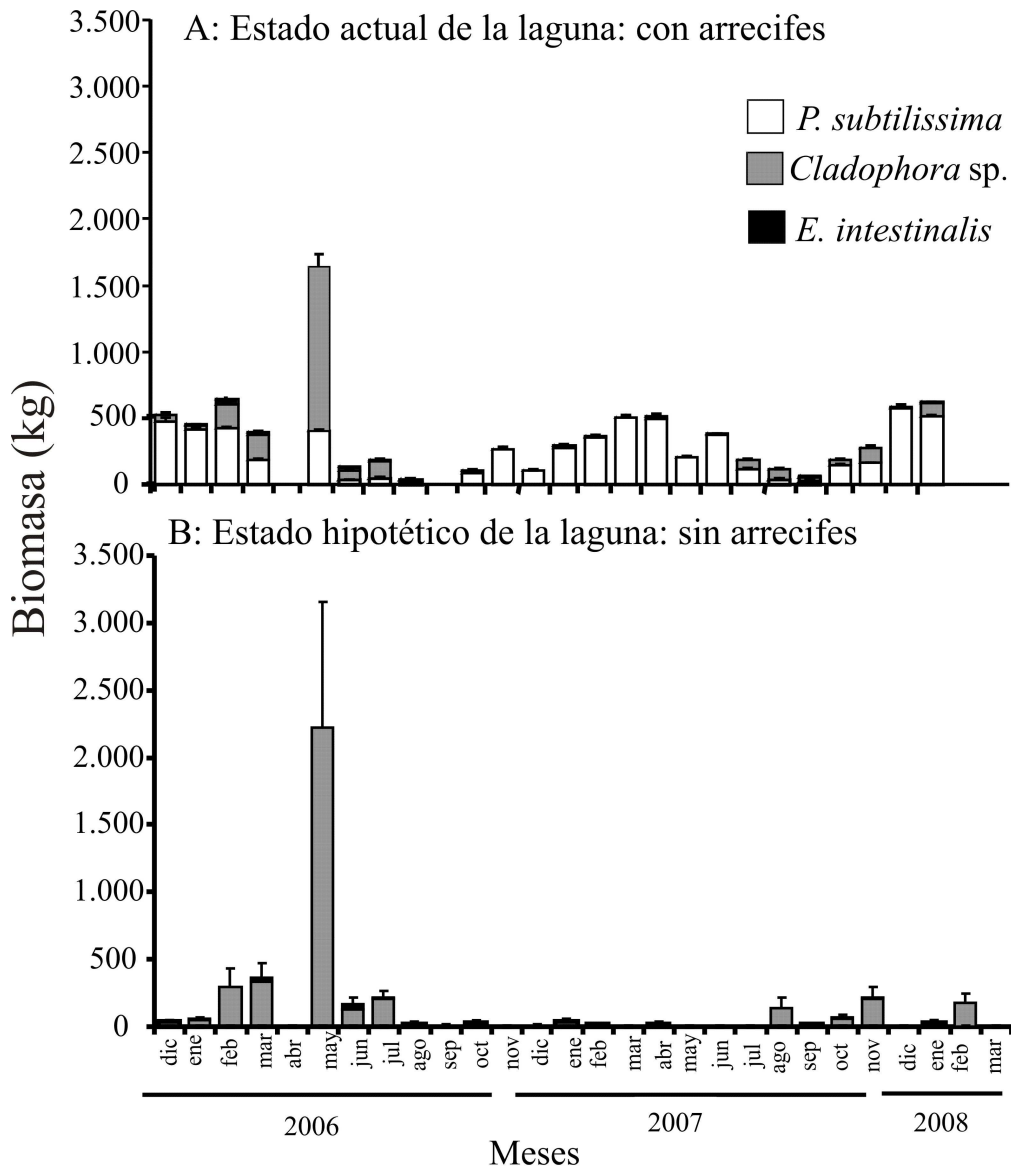




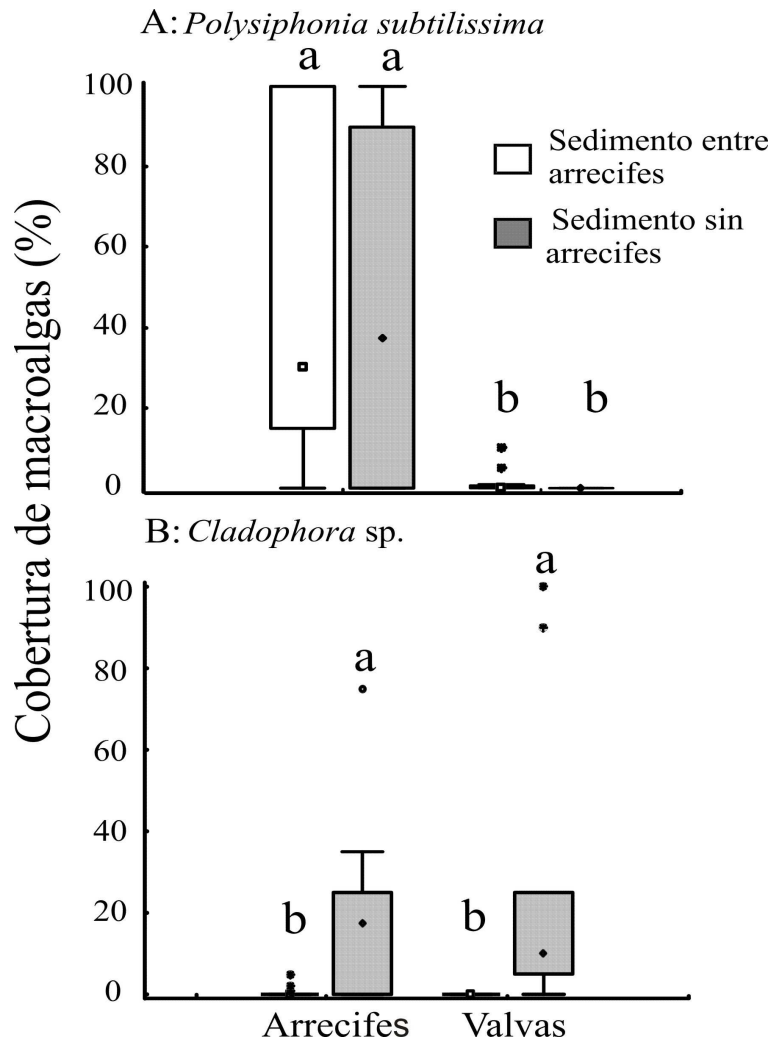
**Figura 1.2:** Biomasa media de *Polysiphonia subtilissima*, *Cladophora* sp. y *Enteromorpha intestinalis* sobre (A) la superficie arrecifal y (B) el sedimento sin arrecifes para el período muestreado (eje X). Aquí y en las Fig. 1.3 y 1.4, las columnas muestran la contribución mensual en biomasa de cada especie (series), detallando la media y el intervalo de confianza del 95%. Las letras iguales muestran los meses sin diferencias en la biomasa media anual (Tukey HSD,  $p < 0.05$ ) en (A) para *P. subtilissima*; en (B) para *Cladophora* sp. y *E. intestinalis* (letras en negrita).



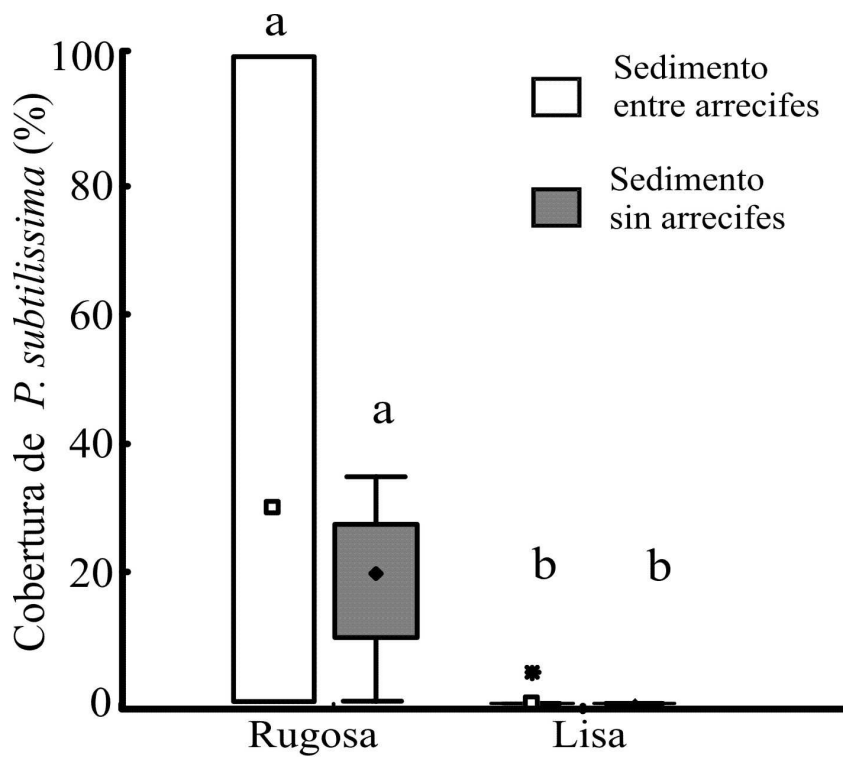
**Figura 1.3:** Biomasa media de *Polysiphonia subtilissima* (eje Y izquierdo), y de macroalgas verdes (*Cladophora* sp. y *Enteromorpha intestinalis*; eje Y derecho) en el sedimento de áreas con arrecifes para los años muestreados (eje X).



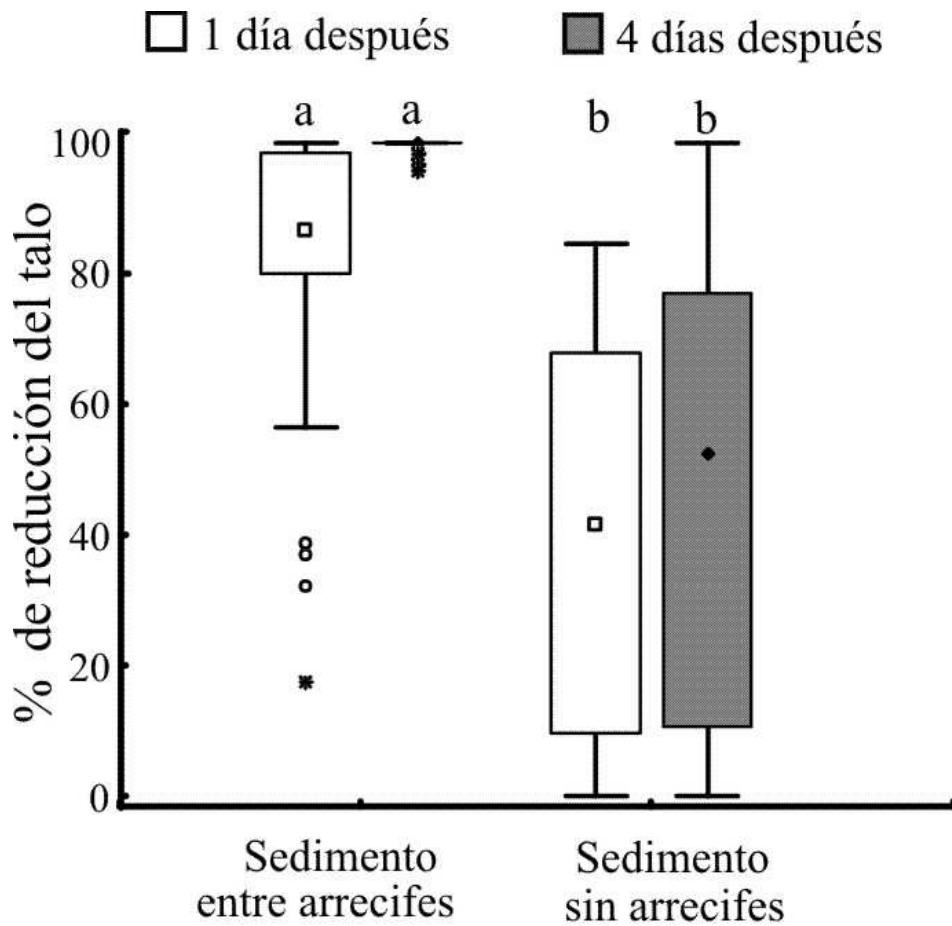
**Figura 1.4:** Biomasa media estimada mensualmente (eje X) para las áreas muestreadas (zona intermareal desde C.E.L.P.A. hasta Canal 7), de *Polysiphonia subtilissima*, *Cladophora* sp. y *Enteromorpha intestinalis* (series) para (A) el estado actual de la laguna y (B) el caso hipotético de no haber ocurrido la invasión de *Ficopomatus enigmaticus*.



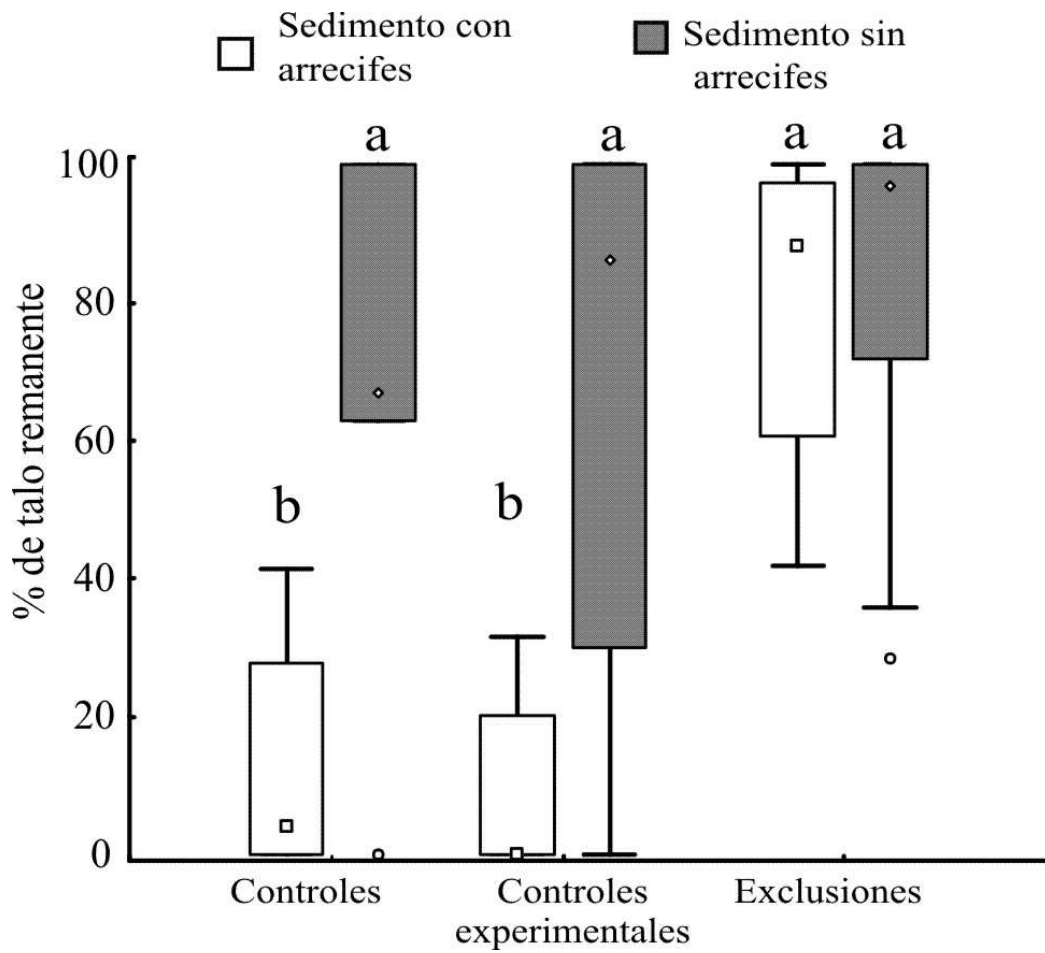
**Figura 1.5:** Abundancia de (A) *Polysiphonia subtilissima* y (B) de *Cladophora* sp. en la superficie arrecifal y en las valvas (eje X), en áreas con y sin arrecifes (series). De aquí en adelante, en los gráficos de caja de esta tesis, las marcas centrales indican las medianas; las cajas los percentiles de 75 y 25%; los corchetes los valores máximos y mínimos; los círculos los valores atípicos; los asteriscos los valores extremos; las letras muestran diferencias entre los tratamientos, siendo "a" la media más grande; no se utilizarán letras en caso de no encontrarse diferencias. En este caso, se muestran diferencias (ANOVAs de 2 vías,  $p < 0,05$ ) entre sustratos (A) y entre sitios (B).



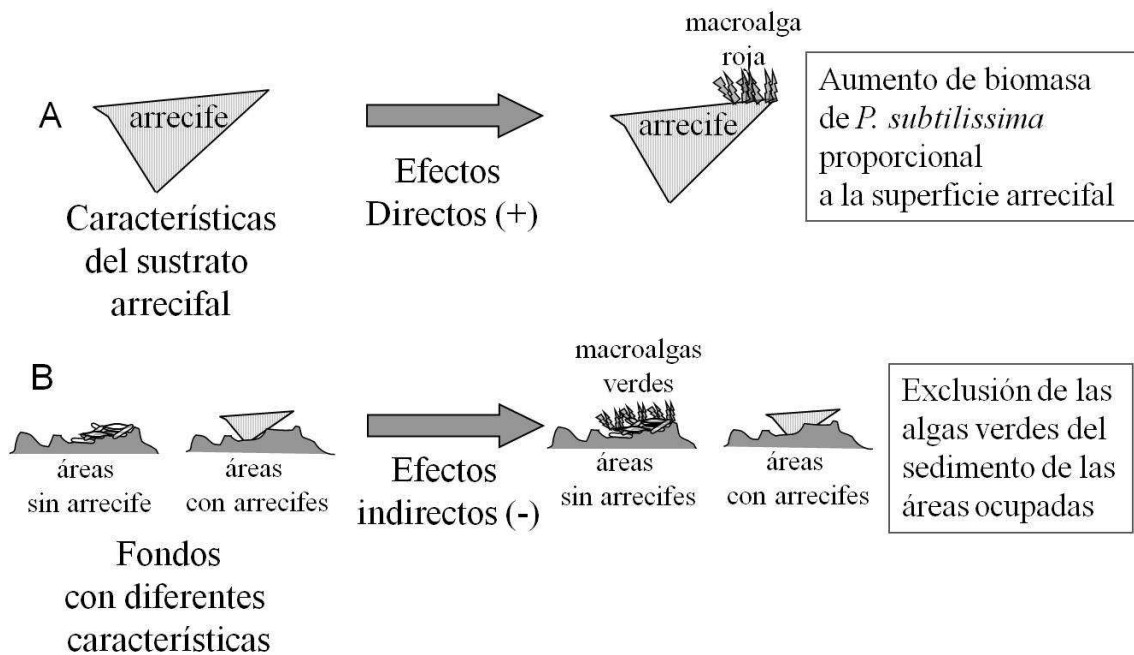
**Figura 1.6:** Porcentaje de cobertura para *Polysiphonia subtilissima* sobre la superficie arrecifal manipulada experimentalmente como rugosa y lisa (eje X). En este caso, se muestran las diferencias (ANOVA de 2 vías,  $p < 0,05$ ) entre los tipos de sustratos (series).



**Figura 1.7:** Porcentaje de reducción del talo de las macroalgas trasplantadas en el sedimento de áreas con arrecifes y sin arrecifes (eje X), pasados 1 y 4 días (series). En este caso, se muestran diferencias (test tc,  $p < 0,05$ ) entre áreas luego de 1 y 4 días.

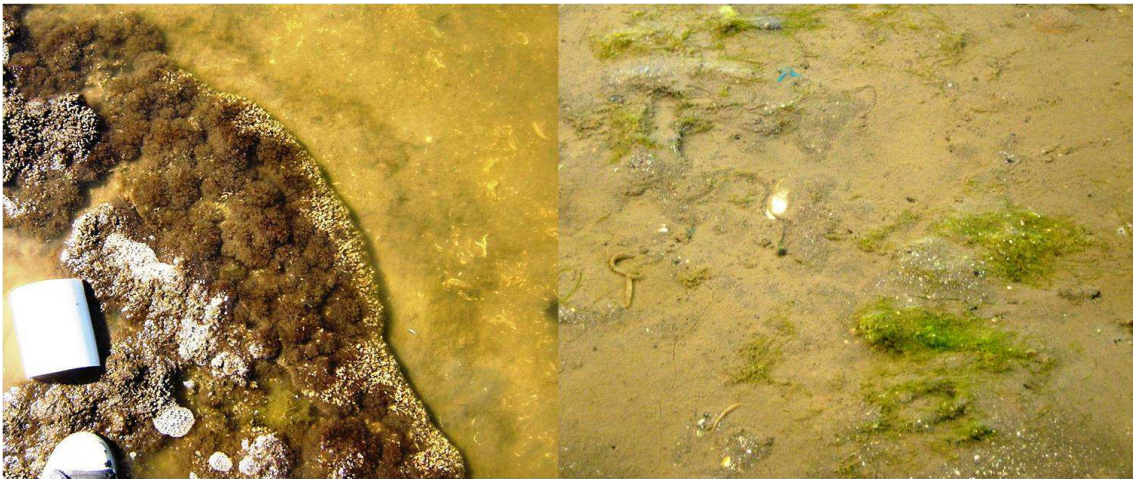


**Figura 1.8:** Porcentaje de talo remanente para las macroalgas, en condiciones o no de exclusión de consumidores (eje X), en áreas con y sin arrecifes (series). En este caso, se muestran diferencias (Tukey HSD, áreas x exclusiones,  $p < 0,05$ ) entre los tratamientos.



**Figura 1.9:** Principales interacciones encontradas por las que los arrecifes modifican el ensamble de macroalgas: **(A)** debido al aporte de sustrato, los arrecifes aumentan de forma directa la abundancia de *Polysiphonia subtilissima*; **(B)** los arrecifes excluyen las algas del sedimento de las áreas que ocupan mediante efectos indirectos (ej., mayor sedimentación y presión de consumo).

**Capítulo 2: Importancia relativa de los efectos de las macroalgas como ingenieros ecosistémicos en sustratos de diferente complejidad estructural**



## Resumen

Los arrecifes de *Ficopomatus enigmaticus* dan lugar a áreas de mayor (i.e. la superficie arrecifal) y menor (i.e. el sedimento de áreas sin arrecifes) complejidad estructural en la laguna costera. Dado que el talo macroalgal aumentaría la complejidad estructural de la superficie arrecifal en menor grado que en el sedimento sin arrecifes (en cantidad de superficie o espacios disponibles), se hipotetizó que las macroalgas tendrían un efecto de ingeniería ecosistémica menor o nulo sobre los arrecifes. Para evaluar esta hipótesis, se comparó la abundancia de las especies macrofaunales entre áreas con y sin macroalgas, en la superficie arrecifal y en el sedimento sin arrecifes, mediante muestreos y experimentos simultáneos que permitieron separar los efectos de ingeniería ecosistémica de las macroalgas (i.e., talo como hábitat) de otros efectos. Los resultados mostraron que las macroalgas actuaron como ingenieras ecosistémicas, y a través de otras fuerzas estructuradoras con igual frecuencia en ambos sustratos. La dirección de los efectos (positivo o negativo) y los mecanismos (ingeniería ecosistémica u otros) variaron con la talla de los organismos y su distribución vertical. Los resultados sugieren que el rol de las macroalgas no se modificó con la invasión de *F. enigmaticus*, dada la ocurrencia de diferentes vías de interacción.

## Introducción

Los ensambles de macroalgas pueden afectar la estructura de las comunidades por diferentes mecanismos: como ingenieras ecosistémicas, mediante sus efectos tróficos y sus efectos no tróficos. En particular, los efectos de ingeniería ecosistémica de las macroalgas se consideran autogénicos, es decir, que se deben al talo como estructura que modifica el ambiente (ver Jones et al. 1994). Por ejemplo, la presencia del talo macroalgal puede modificar la velocidad del agua o la humedad relativa del sustrato; Stewart y Carpenter 2003, Daleo et al. 2006). Por otra parte, los efectos tróficos de las macroalgas se refieren a las macroalgas como fuente de alimento de otras especies de la comunidad (ej., Bruno y O'Connor 2005, Alfaro et al. 2006). Finalmente, los efectos no tróficos refieren al intercambio de energía y materia del talo macroalgal con el ambiente, a partir del metabolismo, la producción de residuos o la muerte (i.e., procesos asimilatorios y disimilatorios; *sensu* Jones et al. 2006). Esto involucra procesos como la toma o liberación de nutrientes del talo macroalgal hacia el ambiente (ej., Savage y Elmgren 2004, Lomstein et al. 2006).

La intensidad y sentido (negativo o positivo) de los efectos de las macroalgas, sobre todo como ingenieras ecosistémicas, pueden depender del contexto ambiental (ej., entre un sustrato duro o blando: Thiel y Ulrich 2002). Otras variables ambientales (ej., la precipitación anual, Wright et al. 2006), las escalas espaciales (ej., dimensión de las áreas observadas, Wright et al. 2006) y determinados gradientes físicos (ej. estrés por desecación: Mullan Crain y Bertness 2005) también podrían ser importantes. Se ha propuesto que sus efectos como ingenieras ecosistémicas serán importantes cuando su presencia incremente la complejidad del hábitat (ver Wright et al. 2002). Por lo tanto, en una comunidad con áreas de diferente complejidad estructural, la importancia de las

macroalgas como factor estructurador comunitario podría ser mayor en el sustrato menos complejo.

En la laguna costera de Mar Chiquita, la invasión de *Ficopomatus enigmaticus* ha generado heterogeneidad ambiental dada la presencia de áreas con y sin arrecifes, en las que el sustrato duro lo constituye la superficie arrecifal o las valvas de bivalvos, respectivamente (Capítulo 1). Estructuralmente, dos de las macroalgas que allí se desarrollan, *Polysiphonia subtilissima* y *Cladophora* sp., y que son a su vez las más abundantes (Capítulo 1), resultarían equivalentes en su rol ecológico dado que comparten características anatómicas y morfológicas (i.e., grupo funcional de las algas filamentosas; ver hipótesis de grupos funcionales, Littler y Littler 1980, Littler y Arnold 1982, Steneck y Dethier 1994). Teniendo en cuenta que la complejidad estructural de la superficie arrecifal es mayor que la de las valvas (ver Capítulo 1), las macroalgas proveerían mayor estructura de hábitat sobre estas últimas (ver McKindsey y Bourget 2001).

Teniendo en cuenta que la coexistencia de áreas invadidas y no invadidas da cuenta del comportamiento de la comunidad en ausencia de los arrecifes (Capítulo 1), identificar diferencias en el rol de ingeniería ecosistémica de las macroalgas entre estas áreas, permitiría conocer el efecto de la invasión de *F. enigmaticus* sobre ciertos roles estructuradores de las especies afectadas. En particular, dado que la estructura del talo no aumentaría la complejidad de la superficie arrecifal en igual grado que sobre las valvas, se plantea la hipótesis de que las macroalgas, como ingenieras ecosistémicas, tendrán un efecto menor o nulo (en términos de frecuencia de especies afectadas) sobre la abundancia de la macrofauna en la superficie arrecifal. En este contexto, el objetivo

de este capítulo es poner a prueba esta hipótesis a través de muestreos y experimentos de campo.

## **Materiales y métodos**

### **Macrofauna asociada a las macroalgas de la superficie arrecifal y del sedimento de áreas sin arrecifes**

Teniendo en cuenta la equivalencia estructural de los talos de *P. subtilissima* y *Cladophora* sp., se estimó y comparó la abundancia (número de individuos.gr<sup>-1</sup> de macroalga) de las especies macrofaunales presentes en los talos macroalgales como una medida comparativa del rol de los talos como hábitat. Para esto, se recolectaron talos de ambas especies de macroalgas en los arrecifes (*P. subtilissima*) y en el sedimento sin arrecifes (*Cladophora* sp.) a lo largo de la zona intermareal y con un cilindro de PVC (diámetro = 10 cm; n = 20 por sustrato; marea baja: altura de la columna de agua ~ 0.5 cm; enero 2008). Las muestras se limpiaron, tamizaron (500 µm) y pesaron (peso seco en g; secadas en estufa por 3 días a 70 ° C). La fauna retenida se identificó hasta el máximo nivel taxonómico posible y se contó bajo lupa (3x y 20x - 40x). Los caracoles hidróbidos se clasificaron a nivel genérico dada la imposibilidad de separarlos en especies (dos en la laguna costera: *Heleobia australis* d'Orbigny 1835 y *Heleobia conexa* Gaillard 1974 (De Francesco e Isla 2004a) a partir de sus características morfológicas externas (De Francesco e Isla 2004b). La hipótesis nula de no diferencias en la densidad media de las especies macrofaunales entre los talos de *P. subtilissima* y *Cladophora* sp., se evaluó con test de t con aproximación para varianzas heterogéneas ("test tc ", Zar 1999).

## **Efectos de las macroalgas en la abundancia de la macrofauna sobre la superficie arrecifal**

El efecto de las macroalgas sobre la macrofauna en la superficie arrecifal se comparó, simultáneamente, mediante un muestreo y experimento con algas artificiales (de aquí en adelante "mimics"). Los tratamientos fueron los siguientes: áreas sin macroalgas, áreas con macroalgas y áreas con mimics (Fig. 2.1 A). La comparación de la abundancia de macrofauna (número de individuos.muestra<sup>-1</sup>) entre áreas con y sin macroalgas, permitió identificar si hubo efecto de las macroalgas; la comparación entre áreas con macroalgas y mimics, permitió discriminar entre efectos debidos a ingeniería ecosistémica (i.e., efectos debidos al talo como estructura; de aquí en adelante "autogénicos") de los no debidos a ingeniería ecosistémica (de aquí en adelante "no ingeniería"). Estos últimos incluyen los efectos tróficos (i.e., alimento) y no tróficos (i.e., procesos asimilatorios y disimilatorios). Los tratamientos (n = 10) fueron distribuidos aleatoriamente en las superficies arrecifales. Las áreas con (cobertura > 70%) y sin (cobertura < 5%) macroalgas fueron similares en tamaño a los parches naturales observables a simple vista (~ 30 x 30 cm; Fig. 2.2 A). El mimic se hizo con pelo artificial de algodón, de color rojizo oscuro, cortado en cuadrados (1 x 1 cm). El diámetro ( $\leq 1$  mm), largo ( $\leq 3$  cm) y agrupamiento de los pelos formaron una estructura similar a los talos de *P. subtilissima*. Los costados de los cuadrados de pelo se deflecaron para que tuvieran un movimiento similar a los talos y fueron sujetos a la superficie con estacas de madera (diámetro: 2 mm; longitud: 20 cm). El muestreo y experimento, que duró 15 días, se hizo en enero de 2009 cuando la abundancia de macroalgas es mayor. La macrofauna se muestreó con un cilindro de PVC (diámetro: 10 cm; altura: 5,5 cm) durante la marea baja (altura de la columna de agua ~ 0.5 cm) en el

centro de las unidades experimentales. Los posibles efectos en la distribución vertical de la macrofauna fueron considerados al separar el muestreo en dos niveles de profundidad (de aquí en adelante "capas") que permitieran comparar la abundancia de los individuos entre la superficie y el interior del sustrato: "superficie" (primeros 0,5 cm) y "fondo" (siguientes 5 cm; Fig. 2.1 A). Los posibles efectos en el uso de hábitat debidos a la tallas de los organismos (ver McKindsey y Bourget 2001) fueron considerados separándose la fauna en dos rangos de talla: "grande" (organismos retenidos en un tamiz de 1000  $\mu\text{m}$ ) y "chico" (organismos retenidos entre tamices de 1000 y 500  $\mu\text{m}$ ). Los poliquetos errantes chicos (nereidos o néftidos) se clasificaron como "poliquetos juveniles", y junto con los ostrácodos, sólo estuvieron representados en la talla chica debido a su tamaño. La hipótesis nula de no diferencias en la abundancia media entre tratamientos se puso a prueba mediante ANOVAs multifactoriales por especie (áreas x rango de talla x capas; Zar 1999). Aquellas especies ausentes en algunos tratamientos, fueron analizadas de acuerdo con los siguientes modelos de prueba de hipótesis: ANOVAs de 1 y 2 vías y test  $t_c$  (Zar 1999). Cuando no fue posible aplicar un modelo estadístico determinado, se comparó su presencia o ausencia entre tratamientos gráficamente (Quinn y Keough 2002). Cuando no se observaron diferencias en las abundancias medias, otras fuentes de variabilidad sobre los parámetros observados fueron discutidas en base a las pruebas de hipótesis de las varianzas (ver Fraterrigo y Rusak 2008), que fueron llevadas a cabo en el desarrollo de los ANOVAs (ver Capítulo 1), y que fueron informadas puntualmente para esos casos.

## **Efectos de las macroalgas en la abundancia de la macrofauna en el sedimento de áreas sin arrecifes**

Los efectos de las macroalgas en el sedimento sin arrecifes fueron evaluados con el muestreo y experimento descrito en la sección anterior. Sin embargo, dado que en el sedimento sin arrecifes las algas crecen sobre las valvas de bivalvos (Capítulo 1), y que las mismas también pueden afectar la distribución de la macrofauna sobre el sedimento (ver Gutiérrez et al. 2003), se consideraron los siguientes tratamientos: áreas desnudas, es decir sin valvas ni macroalgas (-valvas, - macroalgas), áreas con valvas, es decir con valvas sin macroalgas (+ valvas, - macroalgas), áreas con macroalgas, es decir con valvas y macroalgas (+ valvas, + macroalgas) y áreas con mimic, es decir con valvas y macroalgas artificiales (+ valvas, + mimic; Fig. 2 B). La comparación entre áreas desnudas y áreas con valvas permitió explorar los efectos de las valvas, en tanto los efectos de las macroalgas se exploraron mediante la comparación entre áreas con valvas y áreas con macroalgas. Los mecanismos de los efectos de las macroalgas se exploraron comparando las áreas con macroalgas y mimics, como fue descrito anteriormente. Las réplicas (n = 10) se asignaron aleatoriamente a 40 unidades experimentales desnudas inicialmente, similares en tamaño a los parches naturales observables a simple vista (~ 30 x 30 cm; Fig. 2.2 B, C, D y E) y en abundancia de valvas (ver Capítulo 1). Los mimics se crearon como fue descrito, pero el color en este caso fue acorde con *Cladophora* sp. y los cuadrados de pelo se pegaron con una bolita de masilla epoxy sobre valvas desnudas recolectadas al azar. El muestreo y el experimento, se llevaron a cabo en febrero de 2009, y su duración, la recolección de los datos y el análisis estadístico se realizó como fue descrito en la sección anterior, pero en este caso, el

factor "áreas" incluyó 4 niveles (áreas desnudas; +valvas, -macroalgas; +valva, +macroalgas; +valva, +mimic).

### **Efectos de las macroalgas sobre la abundancia de la macrofauna entre sustratos**

Para comparar la importancia de los efectos estructuradores de las macroalgas entre sustratos (superficie arrecifal y sedimento sin arrecifes) se desarrolló un esquema de clasificación de los efectos encontrados y se contrastó su ocurrencia. Se consideró el rango de talla y la capa de sustrato ocupado por una especie como un "caso" (ej. abundancia de la talla grande en la superficie para una especie en particular). Primero se clasificó el sentido de los efectos de la siguiente forma: (1) positivo (cuando un caso estuvo presente solamente, o con mayor abundancia, en las áreas con macroalgas); (2) negativo (cuando un caso estuvo presente solamente, o en mayor abundancia en las áreas sin macroalgas); (3) sin efecto (sin cambios de abundancia entre áreas). En el sedimento de áreas sin arrecifes, los efectos de las valvas se discriminaron con el mismo criterio pero comparando áreas desnudas con áreas con valvas. En segundo lugar, se clasificó el mecanismo de los efectos de la siguiente forma: (1) autogénico (cuando no hubo diferencias en la abundancia entre áreas con macroalgas y mimics); (2) no ingeniería (cuando la abundancia fue diferente entre áreas con macroalgas y mimics). Teniendo en cuenta que el talo artificial podría diferir constitutivamente del talo natural (ej. ser más resistente a la rotura), se consideró que hubo un efecto positivo de la estructura *per se* para una abundancia mayor en áreas con mimic respecto de áreas desnudas (o de áreas con valvas en el sedimento sin arrecifes), y negativo en caso contrario. Si no hubo diferencias, entonces se consideró que no hubo efecto. Las proporciones (1) de casos afectados y no afectados, (2) de efectos positivos y negativos,

y (3) de mecanismos autogénicos y de no ingeniería entre los sustratos se compararon con tablas de contingencias de 2 vías (test de Chi cuadrado: sustratos x ocurrencia, tipo o mecanismo de los efectos; Agresti 1990). También se compararon para cada sustrato, entre los rangos de talla y la capa vertical, mediante tablas de contingencia de 3 vías estratificadas por capa de sustrato (test de Chi-cuadrado: capa de sustrato x rango de talla x ocurrencia, tipo o mecanismo de los efectos; Agresti 1990). El efecto del tratamiento estratificado (capa de sustrato) se evaluó con un test de Cochran-Mantel-Haenszel (Agresti 1990). Finalmente, se estimó la proporción en que las valvas tuvieron efectos positivos, negativos o neutros, y se comparó gráficamente la dirección de estos efectos con el de las valvas.

## **Resultados**

### **Macrofauna asociada a las macroalgas de la superficie arrecifal y del sedimento de áreas sin arrecifes**

Las especies macrofaunales encontradas en las matas de *Polysiphonia subtilissima* sobre los arrecifes, y en *Cladophora* sp. en el sedimento sin arrecifes, se muestran en la Figura 2.3. No hubo diferencias en la densidad media para las especies presentes en ambos talos (Fig. 2.3). El cangrejo *Cyrtograpsus angulatus* y el poliqueto capitélido *Heteromastus similis* Southern 1921 se encontraron solamente en las matas de *P. subtilissima* (Fig. 2.3).

### **Efectos de las macroalgas en la abundancia de la macrofauna sobre la superficie arrecifal**

Las especies encontradas, sus abundancias y los resultados de las comparaciones, se detallan en la tabla 2.1 y en la figura 2.4. En la figura, los ceros indican la ausencia de

una especie para un tratamiento dado. De acuerdo con esto, las abundancias medias de las especies ausentes en ciertos tratamientos se analizaron usando ANOVAs de 1 y 2 vías, o test tc. Las diferencias encontradas se describen a continuación.

La abundancia de los individuos del anfípodo *Melita palmata* Montagu 1804 varió entre las áreas con el rango de tallas y la capa (ANOVA multifactorial, Tabla 1 A); en el fondo, la abundancia de la talla chica fue mayor que la talla grande (Tukey HSD, rango de tallas x capas,  $p < 0,05$ ; Fig. 2.4 A: letras sobre líneas); a su vez, esta abundancia fue mayor en las áreas con mimics de ambas capas, y menor en las áreas con macroalgas de la superficie (Tukey HSD, áreas x capas,  $p < 0,05$ ; Fig. 2.4 A). La abundancia de los individuos de los caracoles *Heleobia* spp. fue diferente entre áreas dependiendo de la capa (ANOVA multifactorial, Tabla 1 A): fue mayor en las áreas con macroalgas del fondo y menor en las áreas con mimics de la superficie (Tukey HSD, áreas x capas,  $p < 0,05$ ; Fig. 2.4 B). No hubo diferencias en la abundancia de los individuos de la talla chica del anfípodo *Corophium insidiosum* Crawford 1937 (ANOVA de 2 vías, Tabla 1 B (a); Fig. 2.4 C) cuya varianza fue menor en las áreas con macroalgas (Levene,  $p < 0,05$ ). La abundancia de los individuos de la talla grande del cangrejo *C. angulatus* fue diferente entre áreas y entre capas (ANOVA de 2 vías, Tabla 1 B (b)): entre áreas, la abundancia fue mayor sin macroalgas, y menor con ellas (Tukey HSD, áreas,  $p < 0,05$ ; Fig. 2.4 D); entre las capas, la abundancia fue mayor en el fondo (Fig. 2.4 D: letras sobre líneas). La abundancia de los individuos de los ostrácodos (Cypridae) fue diferente entre áreas (ANOVA de 2 vías, Tabla 1 B (c)), siendo mayor con macroalgas (Tukey HSD, áreas,  $p < 0,05$ ; Fig. 2.4 E). La abundancia de los individuos del poliqueto *Laeonereis acuta* Treadwell 1923, varió con la talla en la superficie (ANOVA de 2 vías, Tabla 1 B (d)), siendo la talla chica más abundante en las áreas con macroalgas (Tukey

HSD, rango de tallas x áreas,  $p < 0,05$ ; Fig. 2.4 F); en el fondo, no hubo diferencias (talla grande:  $tc_{11} = 2,77$ ;  $p < 0,05$ ; talla chica: ANOVA, 1 vía, Tabla 1 C (a); Fig. 2.4 G) y la varianza fue mayor en áreas con mimics en todos los casos (Levene,  $p < 0,05$ ). La abundancia de los individuos de la talla grande del cirripedio *Balanus improvisus* Darwin 1854 varió de acuerdo a la capa, que fue mayor en las superficies sin macroalgas ( $tc_{11} = -2,41$ ;  $p < 0,05$ ; Fig. 2.4 G), y no tuvo diferencias en el fondo (ANOVA de 1 vía, Tabla 1 C (b)), donde las varianzas fueron mayores en áreas sin macroalgas (Levene,  $p < 0,05$ ). En la superficie, la abundancia de los individuos del mejillín *Brachidontes rodriguezii* d'Orbigny 1846 fue mayor en las áreas con macroalgas (talla grande:  $tc_{11} = 2,72$ ;  $p < 0,05$ ; talla chica: ANOVA de 1 vía, Tabla 1 C (c); Tukey HSD,  $p < 0,05$ ; Fig. 2.4 H); en el fondo, no hubo diferencias para la talla grande (ANOVA de 1 vía, Tabla 1 C (d); Fig. 2.4 H), cuya varianza fue mayor en las áreas con mimics (Levene,  $p < 0,05$ ); los individuos de mejillines de talla chica en esta capa, fueron más abundantes en las áreas con macroalgas ( $tc_{11} = 2,77$ ;  $p < 0,05$ ; Fig. 2.4 H). La abundancia de los individuos de los poliquetos juveniles fue diferente entre áreas en la superficie (ANOVA de 1 vía, Tabla 1 C (e)), siendo mayor en áreas con macroalgas y mimics (Tukey HSD,  $p < 0,05$ ; Fig. 2.4 I); en el fondo, no hubo diferencia entre la abundancia (áreas con macroalgas vs mimics,  $tc_{17} = 1,56$ ;  $p < 0,05$ ; Fig. 2.4 I) o varianza (Levene,  $p > 0,05$ ). Los individuos de la talla chica de los poliquetos *Nephtys fluviatilis* Monro 1937 se encontraron en las áreas sin macroalgas de la superficie (abundancia media = 0,2 ind.muestra<sup>-1</sup>, EE = 0,13) y en las áreas con mimics del fondo (abundancia media = 0,11 ind.muestra<sup>-1</sup>, EE = 0,11).

## **Efectos de las macroalgas en la abundancia de la macrofauna en el sedimento de áreas sin arrecifes**

Las especies encontradas, sus abundancias y los resultados de las comparaciones, se detallan en la tabla 2.1 B y C y en la figura 2.5. Como fue descrito en la sección anterior, en la figura los ceros indican la ausencia de una especie para un tratamiento dado y acorde con esto, las abundancias medias se analizaron usando ANOVAs de 1 y 2 vías, o test tc. Las diferencias encontradas se describen a continuación.

La abundancia de los individuos de ostrácodos no fue diferente entre áreas o capas (ANOVA de 2 vías, Tabla 1 B (e); Fig 2.5 A), siendo mayor la varianza en las áreas con macroalgas de la superficie y en las áreas sin macroalgas del fondo (Levene,  $p < 0,05$ ). La abundancia de los individuos de la talla grande del poliqueto *L. acuta*, no varió entre áreas o capas (ANOVA de 2 vías, Tabla 1 B (f); Fig. 2.5 B) y la varianza fue mayor en las áreas con valvas en la superficie y en las áreas desnudas en el fondo (Levene,  $p < 0,05$ ). La abundancia de los individuos de *H. similis* fue diferente entre áreas: en el fondo (ANOVA de 2 vías, Tabla 1 B (g)) fue mayor en las áreas con valvas y menor en las áreas sin ellas (Tukey HSD, áreas,  $p < 0,05$ ; Fig. 2.5 C); en la superficie (ANOVA de 1 vía, Tabla 1 C (f)) fue mayor en las áreas con macroalgas y mimics y menor en las áreas sin macroalgas (Tukey HSD,  $p < 0,05$ ; Fig. 2.5 C). La abundancia de los individuos de la talla chica del anfípodo *M. palmata* varió entre áreas (ANOVA de 1 vía, Tabla 1 C, superficie: (g), fondo: (h)): en la superficie, fue mayor en áreas con mimics y menor en áreas con macroalgas y valvas (Tukey HSD,  $p < 0,05$ ; Fig. 2.5 D); en el fondo fue mayor en áreas con mimics y valvas y menor en áreas con macroalgas (Tukey HSD,  $p < 0,05$ ; Fig. 2.5 D). Los individuos de la talla chica de *C. insidiosum* estuvieron presente en áreas con valvas (abundancia media= 0,8 ind.muestra<sup>-1</sup>, EE =

0,8). La abundancia de los individuos de la talla chica del cangrejo *C. angulatus* no fue diferente entre áreas (ANOVA de 1 vía, Tabla 1 C, superficie: (i), fondo: (j); Fig. 2.5 E); en la superficie, la varianza fue mayor en áreas con valvas y menor en áreas con macroalgas; en el fondo, la varianza fue menor en las áreas con valvas (Levene,  $p < 0,05$ ). Los individuos de la talla chica de *B. rodriguezii* se encontraron en las áreas con macroalgas y mimics con igual abundancia ( $t_{c18} = 1,01$ ,  $p > 0,05$ ; Fig. 2.5 F) y varianzas (Levene,  $p > 0,05$ ). La abundancia de los individuos de la talla grande de *Heleobia* spp. varió entre áreas (superficie: ANOVA de 1 vía, Tabla 1 C (k)), siendo mayor con macroalgas (Tukey HSD,  $p < 0,05$ ; Fig. 2.5 G); la abundancia de los individuos de talla chica no mostraron diferencias en las abundancia media o varianza (ANOVA de 1 vía, Tabla 1 C (l); Levene,  $p > 0,05$ ; Fig. 2.5 G). La abundancia de los individuos de los poliquetos juveniles varió entre áreas (ANOVA de 1 vía, Tabla 1 C, superficie: (m), fondo: (n)): fue mayor con mimics en ambas capas y menor en áreas desnudas de la superficie y en áreas si macroalgas del fondo (Tukey HSD,  $p < 0,05$ ; Fig. 2.5 H). El poliqueto *N. fluviatilis* estuvo presente en la talla grande en la capa del fondo, y ausente de las áreas desnudas (datos presentados gráficamente; Fig. 2.5 I).

### **Efectos de las macroalgas sobre la abundancia de la macrofauna entre sustratos**

En la tabla 2.2 se muestran los resultados de la clasificación de los efectos de las macroalgas y valvas de acuerdo a las variaciones en abundancia encontradas. Las macroalgas tuvieron efectos positivos y negativos por mecanismos autogénicos y de no ingeniería, que variaron para las especies, con el rango de talla y la capa del sustrato (Tabla 2.2). Algunos casos no fueron afectados o no pudo determinarse el mecanismo (Tabla 2.2). La proporción de casos afectados y no afectados, la frecuencia de efectos

positivos y negativos, y de mecanismos autogénicos y de no ingeniería, fueron independientes del tipo de sustrato (Fig. 2.6). Sobre los arrecifes, la proporción de casos afectados y no afectados fue independiente del rango de talla y capa del sustrato (Fig. 2.7 A). Los efectos positivos y negativos fueron más frecuentes en las tallas chicas (Fig. 2.7 A). Los mecanismos autogénicos y de no ingeniería fueron independientes del rango de talla y capa del sustrato (Fig. 2.7 A). Sobre el sedimento sin arrecifes, la proporción de casos afectados y no afectados, de efectos positivos y negativos y de mecanismos autogénicos y de no ingeniería fueron independientes del rango de talla y capa del sustrato (Fig. 2.7 B). Las valvas tuvieron efectos positivos (47% de los casos), negativos (11,8% de los casos) o nulos (41,2% de los casos). Las frecuencias en que valvas y macroalgas tuvieron igual sentido en sus efectos fueron menores a 1, o nulas, para efectos positivos no debidos a ingeniería, o negativos autogénicos de las macroalgas (Fig. 2.8).

## Discusión

*P. subtilissima* y *Cladophora* sp. resultaron equivalentes como hábitats; ejercieron fuerzas estructuradoras en la superficie arrecifal y en el sedimento sin arrecifes en igual frecuencia; y el sentido de sus efectos (positivo y negativo) y los mecanismos (autogénicos y de no ingeniería) variaron con la talla y la distribución vertical de la macrofauna en cada área.

### **Efectos de las macroalgas en los arrecifes de *Ficopomatus enigmaticus***

Los efectos positivos autogénicos de las macroalgas se observaron mayormente en las tallas chicas (ej., anfípodos y poliquetos juveniles), mientras que los efectos autogénicos negativos se observaron en las grandes (ej. cirripedios, mejillines y

cangrejos). En particular, la talla chica del cirripedio *B. improvisus* y del cangrejo *C. angulatus* estuvieron ausentes. La ausencia de reclutamiento durante el experimento podría explicar este patrón, pero no pueden descartarse los efectos macroalgales que podrían inducir una disminución de la abundancia de los individuos de ciertas especies (ej., oclusión de los espacios entre tubos debidos a una sedimentación alta, como ocurre en arrecifes de bivalvos, ver Albrecht y Reise 1994; interferencia mecánica del filtrado, ver Hecky et al. 2004). La modificación del hábitat también podría afectar a las especies que se alimentan del sedimento, como *Heleobia* spp. (ver Canepuccia et al. 2007), disminuyendo su abundancia al restringir los espacios disponibles (ver Wallentinus y Nyberg 2007). Por lo tanto, independientemente de los recursos que afecten a cada especie en particular, y contrario a lo esperado, los efectos autogénicos de las macroalgas en la abundancia de las especies macrofaunales, sobre los arrecifes, fueron frecuentes; en particular para las tallas chicas.

Los efectos no debidos a ingeniería ecosistémica (i.e., actividad fisiológica del talo y aporte trófico) también estuvieron presentes. Por ejemplo, las algas filamentosas pueden, por inducción química, favorecer el asentamiento de los bivalvos (ej., Dobretsov y Wahl 2001, Yang et al. 2007) o inhibir el de los cirripedios (ej., Dobretsov et al. 2006). También, los efectos tróficos directos e indirectos podrían ser importantes y variar con la talla. Por ejemplo, el poliqueto *L. acuta* consume talos algales y sus epibiontes, en estadios juveniles (ver Hay et al. 1989). También, las especies filtradoras o que se alimentan del sedimento, como *B. rodriguezii* (ver Eckman y Duggins 1991), los ostrácodos (ver Gulati 1978) y los caracoles hidróbidos *Heleobia* spp. podrían acceder a mayores concentraciones de alimento atrapado en el talo o proveniente de los detritos macroalgales (ver Eckman y Duggins 1991). Por lo tanto, independientemente

de los mecanismos involucrados, los efectos de las macroalgas no debidos a ingeniería ecosistémica también fueron frecuentes en la superficie arrecifal.

Como regla general, la abundancias de las especies fueron fue afectada (positiva o negativamente por diferentes mecanismos), o no afectada, en diferente sentido y con diferentes mecanismos de acuerdo al rango de talla observado observado y su distribución vertical. Por ejemplo, en la capa del fondo, las macroalgas tuvieron efectos positivos autogénicos en especies que no respondieron a la presencia de las macroalgas en la superficie (ej., la talla grande de *L. acuta* y *Heleobia* spp.). Teniendo en cuenta que la macrofauna es susceptible de ser comida o deshidratada durante la marea baja, el refugio ofrecido por las macroalgas (ver Moreno 1995, Bertness et al. 1999) podría ser más importante en esta capa al ofrecer sombra y protección visual de los depredadores. Por lo tanto, los resultados sugieren que el sentido y mecanismo de los efectos de las macroalgas, dependerían de los requerimientos de las especies (ver Mckindsey y Bourget 2001), que puede variar en razón de su talla y de su distribución vertical.

#### **Efectos de las macroalgas en el sedimento de áreas sin arrecifes de *Ficopomatus enigmaticus***

En el sedimento sin arrecifes, los efectos positivos y negativos, autogénicos y no debidos a ingeniería ecosistémica fueron igualmente frecuentes entre los rangos de talla y capa de sedimento; las valvas, también modificaron la abundancia de las especies, en su caso, por mecanismos autogénicos (ver Gutiérrez et al. 2003) mayormente positivos. Cuando las macroalgas tuvieron efectos positivos por mecanismos autogénicos, razonablemente, las valvas tuvieron efectos similares. Por ejemplo, incrementaron la abundancia del anfípodo *M. palmata* (talla chica), de los poliquetos juveniles, *H. similis* y *N. fluviatilis*. En estos casos, macroalgas y valvas pudieron ofrecer refugio o afectar

las características del sedimento (ver Bolam et al. 2000, Kraufvelin et al. 2006). Sin embargo, para *B. rodriguezii*, prevaleció el efecto positivo autogénico de las macroalgas. Esto pudo deberse a la fuerte asociación que existe en el reclutamiento de *B. rodriguezii* y las algas filamentosas (ej., Moreno 1995). En otros casos, macroalgas y valvas no tuvieron efectos de igual sentido, o bien, hubo un efecto (positivo) de las macroalgas o de las valvas. Esto es razonable dado que las macroalgas presentan más mecanismos posibles de interacción (i.e., positivos, negativos; autogénicos, no debidos a ingeniería ecosistémica). Por ejemplo, *Heleobia* spp. fue afectada por las macroalgas por más de un mecanismo, y no fue afectada por las valvas. En otros casos, como el cangrejo *C. angulatus* y los ostrácodos, no hubo efecto de las macroalgas, pero si hubo de las valvas (positivo). Estos resultados sugieren que en la superficie del sedimento, la abundancia de la macrofauna estaría determinada, entre otros factores, por un balance entre los mecanismos por los que ejercen sus efectos las macroalgas y las valvas.

En la capa del fondo, las macroalgas y las valvas también tuvieron efectos positivos, negativos o neutros, en diferentes combinaciones. Los numerosos y variados resultados observados, concuerdan con que las generalizaciones de los efectos de las macroalgas en sedimentos blandos, son difíciles de realizar (ver Everett 1991). Esta dificultad sería aún mayor al considerar el resultado de los efectos conjuntos de las valvas y las macroalgas. Por ejemplo, un incremento en anoxia (debido a las valvas y las macroalgas) podría tener efectos negativos en especies poco resistentes, pero un aporte trófico (debido a las macroalgas) podría favorecer su abundancia. De esta forma, podrían ocurrir mecanismos particulares, como una migración activa de la macrofauna entre los diferentes parches (con valvas, con macroalgas, desnudos) para optimizar el uso de hábitat según diferentes costos y beneficios (ej., poliquetos depredadores como

*N. fluviatilis*, ver Everett 1991, Norkko 1998, Norkko et al. 2000). Por lo tanto, la gran variabilidad encontrada en la abundancia de la macrofauna, sugiere que las macroalgas y las valvas interactúan modificando el sedimento en la superficie y hacia las capas del fondo, con efectos netos difíciles de predecir.

### **Importancia relativa de las macroalgas como ingenieras ecosistémicas**

*P. subtilissima* y *Cladophora* sp., fueron equivalentes como hábitat, y ejercieron fuerzas estructuradoras en la superficie arrecifal y en el sedimento sin arrecifes, pero no se encontraron especies exclusivamente asociadas a las macroalgas (salvo algunos ejemplares de *B. rodriguezii* en el sedimento sin arrecifes). A su vez, contrariamente a lo esperado, los efectos de ingeniería ecosistémica de las macroalgas fueron igualmente frecuentes en áreas de mayor y menor complejidad estructural. La "hipótesis de heterogeneidad ambiental" de las invasiones biológicas (Melbourne et al. 2007) propone que los invasores que aumentan la heterogeneidad de hábitat (ej., *F. enigmaticus*), favorecen el desarrollo de múltiples mecanismos de interacción que minimizan los potenciales cambios. En este caso, la heterogeneidad de hábitat promovida por *F. enigmaticus*, favorecería la ocurrencia de múltiples mecanismos, por los cuales, las macroalgas ejercen efectos estructuradores en la comunidad.

A su vez, el potencial de las macroalgas para modificar la abundancia de las especies por más de un mecanismo, podría explicar la gran variabilidad asociada a sus efectos. Pero también, los resultados sugieren que los efectos de las macroalgas dependerían de ciertas características constitutivas del talo, como su estabilidad y perdurabilidad (ver factores claves de ingeniería ecosistémica, Jones et al. 1997). Por ejemplo, algunas especies positivamente afectadas por las macroalgas, fueron en algunos casos más abundantes en los talos artificiales (ej., el anfípodo *M. palmata* y los

poliquetos juveniles); y especies negativamente afectadas por la estructura del talo tuvieron abundancias menores en el talo artificial (ej., *Heleobia* spp.). Estos resultados sugieren que el talo artificial podría resultar un hábitat más homogéneo que el natural, amplificando los efectos esperados, dado que si bien el talo artificial imita algunas características estructurales (ej., Godoy y Coutinho 2002, Bouma et al. 2009), resultaría más resistente al daño mecánico. Los resultados sugieren que los efectos de las macroalgas como ingenieras ecosistémicas estarían asociados a las características constitutivas del talo.

En conclusión, la comparación entre áreas con y sin arrecifes permitió realizar una aproximación al rol estructurador de las macroalgas en condiciones de invasión y en un escenario previo (ver Capítulo 1), sugiriendo que la invasión de *F. enigmaticus* no modificó el rol estructurador (en términos de frecuencia de efectos) de las macroalgas como ingenieras ecosistémicas, y debidos a otras interacciones, en esta comunidad.

## Tablas

**Tabla 2.1** (*en página siguiente*): Resultados de las comparaciones para las abundancias medias, en los muestreos y experimentos simultáneos, en la superficie arrecifal y en el sedimento sin arrecifes. En **(A)** se muestran los resultados de los ANOVAs multifactoriales que comparan la abundancia media ente áreas x rango de talla x capa de sustrato, en la superficie arrecifal, para *Melita palmata* y *Heleobia* spp. En **(B)** se muestran los resultados de los ANOVAs de 2 vías, para las especies detalladas, en la superficie arrecifal (**a-d**) y en el sedimento sin arrecifes (**e-g**), comparando entre áreas y capas de sustrato o entre áreas y rangos de talla. En **(C)** se muestran los resultados de los ANOVAs de 1 vía, para las especies detalladas, en la superficie arrecifal (**a-e**) y en el sedimento sin arrecifes (**f-n**), discriminados por capa de sustrato y rango de talla. Las diferencias entre las medias ( $p < 0,05$ ) se muestran con el valor del estadístico en negrita. En **(B)** y **(C)**, cuando corresponde, se indican entre paréntesis y junto al nombre de las especies, las transformaciones realizadas a los datos: "ln" indica una transformación logarítmica; "rangos", indica una transformación por rangos; "raíz", indica raíz cuadrada; para la transformación de la potencia, se indica con "p" el valor utilizado.

(A) Fuente de variación	(ln) <i>Melita palmata</i>		$(p = 0,25)$ <i>Heleobia</i> spp.	
	Error: 104	gl	F	F
Áreas	2	10,73		4,54
Rango de tallas	1	42,09		1,76
Capas	1	1,46		10,12
Áreas x rango de tallas	2	1,22		2,32
Áreas x capas	2	<b>9,7</b>		<b>3,87</b>
Rango de tallas x capas	1	<b>9,6</b>		1,46
Áreas x rango de tallas x capas	2	1,08		1,21

(B) Especies	Sustrato	Fuente de variación										
		Áreas		Capas		rango de tallas		Áreas x Capas		Áreas x rango de tallas		Error
		gl	F	gl	F	gl	F	gl	F	gl	F	
(a) (ln) <i>Corophium insidiosum</i>	sup. arrecifal	2	1,96	1	0,34	nc	nc	2	0,99	nc	nc	52
(b) $(p = 0,25)$ <i>Cyrtograpsus angulatus</i>	sup. arrecifal	2	<b>3,91</b>	1	<b>4,72</b>	nc	nc	2	2,36	nc	nc	52
(c) (ln) ostrácodos	sup. arrecifal	2	<b>6,83</b>	1	3,67	nc	nc	2	2,99	nc	nc	52
(d) (ln) <i>Laeonereis acuta</i>	sup. arrecifal	2	20,30	nc	nc	1	8,52	nc	nc	2	<b>11,6</b>	52
(e) $(p = 0,25)$ ostrácodos	sed. sin arrecifes	3	0,37	1	0,01	nc	nc	3	0,33	nc	nc	72
(f) $(p = 0,25)$ <i>Heteromastus similis</i>	sed. sin arrecifes	3	<b>2,80</b>	nc	nc	1	2,1	nc	nc	3	0,62	72
(g) (raíz) <i>Laeonereis acuta</i>	sed. sin arrecifes	3	0,50	1	0,01	nc	nc	nc	0,62	nc	nc	72

(C) Especies	Sustrato	Capa	Rango de talla	Fuente de variación		
				Áreas	Error	
				gl	F	gl
(a) $(p = 0,25)$ <i>Laeonereis acuta</i>	sup. arrecifal	fondo	chico	2	0,96	26
(b) $(p = 0,33)$ <i>Balanus improvisus</i>	sup. arrecifal	fondo	grande	2	<b>3,31</b>	26
(c) (raíz) <i>Brachidontes rodriguezii</i>	sup. arrecifal	superficie	chico	2	<b>4,19</b>	26
(d) (raíz) <i>Brachidontes rodriguezii</i>	sup. arrecifal	fondo	grande	2	0,10	26
(e) (raíz) Poliquetos juveniles	sup. arrecifal	superficie	chico	2	<b>4,98</b>	26
(f) $(p = 0,20)$ <i>Heteromastus similis</i>	sed. sin arrecifes	superficie	grande	3	<b>5,18</b>	36
(g) (raíz) <i>Melita palmata</i>	sed. sin arrecifes	superficie	chico	3	<b>14,09</b>	36
(h) (rango) <i>Melita palmata</i>	sed. sin arrecifes	fondo	chico	3	<b>4,74</b>	36
(i) $(p = 0,33)$ <i>Cyrtograpsus angulatus</i>	sed. sin arrecifes	superficie	chico	2	0,09	26
(j) (raíz) <i>Cyrtograpsus angulatus</i>	sed. sin arrecifes	fondo	chico	2	2,60	26
(k) (raíz) <i>Heleobia</i> spp.	sed. sin arrecifes	superficie	grande	2	<b>4,98</b>	26
(l) <i>Heleobia</i> spp.	sed. sin arrecifes	superficie	chico	3	<b>1,20</b>	36
(m) (rango) Poliquetos juveniles	sed. sin arrecifes	superficie	chico	3	<b>24,77</b>	36
(n) (rango) Poliquetos juveniles	sed. sin arrecifes	fondo	chico	2	<b>3,36</b>	26

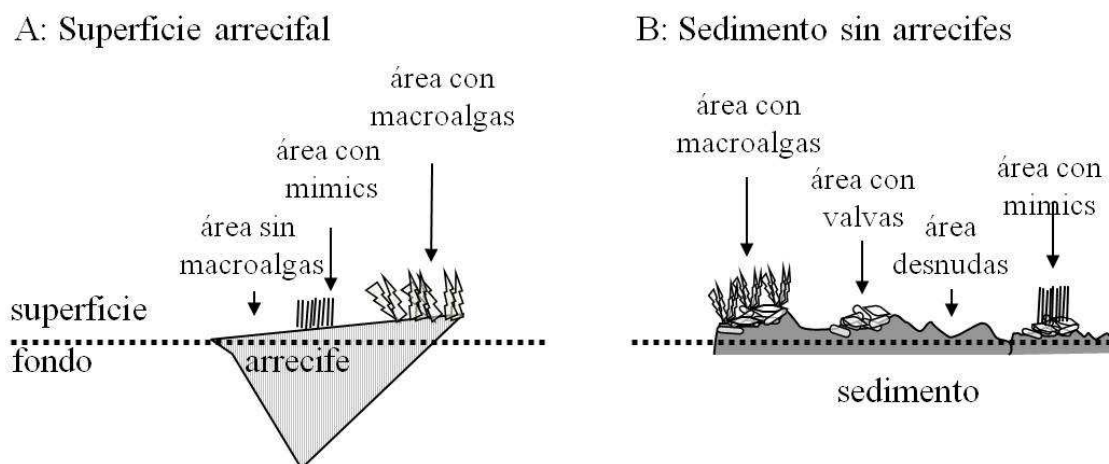
**Tabla 2.2** (*en página siguiente*): Clasificación de los efectos de las macroalgas en base a las variaciones en abundancia de la macrofauna entre áreas, discriminando por especie, el rango de tallas y la capa del sustrato en **(A)** la superficie arrecifal, **(B)** sedimento sin arrecifes. En **(C)** se muestran los efectos encontrados para las valvas en el sedimento sin arrecifes. También se muestran los casos no afectados y los rangos de talla que no corresponden a una categoría dada.

(A) Efectos en la superficie arrecifal	Superficie		Fondo	
	Grande	Chico	Grande	Chico
Positivo	Autogénico	<i>M. palmata</i> <i>C. insidiosum</i>	<i>M. palmata</i> poliquetos juveniles	<i>M. palmata</i> <i>B. rodriguezii</i> poliquetos juveniles <i>N. fluviatilis</i>
	No ingeniería	<i>B. rodriguezii</i> <i>Heleobia spp.</i>	<i>B. rodriguezii</i> <i>Heleobia spp.</i> <i>L. acuta</i> ostrácodos	<i>Heleobia spp.</i> <i>B. rodriguezii</i> <i>Heleobia spp.</i> ostrácodos
	No determinado			
Negativo	Autogénico	<i>C. angulatus</i> <i>B. improvisus</i> <i>B. rodriguezii</i> <i>Heleobia spp.</i>	<i>B. rodriguezii</i> <i>Heleobia spp.</i>	<i>C. angulatus</i> <i>Heleobia spp.</i>
	No ingeniería	<i>M. palmata</i> <i>C. insidiosum</i> <i>C. angulatus</i> <i>B. improvisus</i>		<i>C. angulatus</i> <i>M. palmata</i>
	No determinado		<i>N. fluviatilis</i>	<i>N. fluviatilis</i>
Sin efecto		<i>L. acuta</i>	<i>C. insidiosum</i>	<i>B. improvisus</i> <i>B. rodriguezii</i> <i>C. insidiosum</i> <i>L. acuta</i>

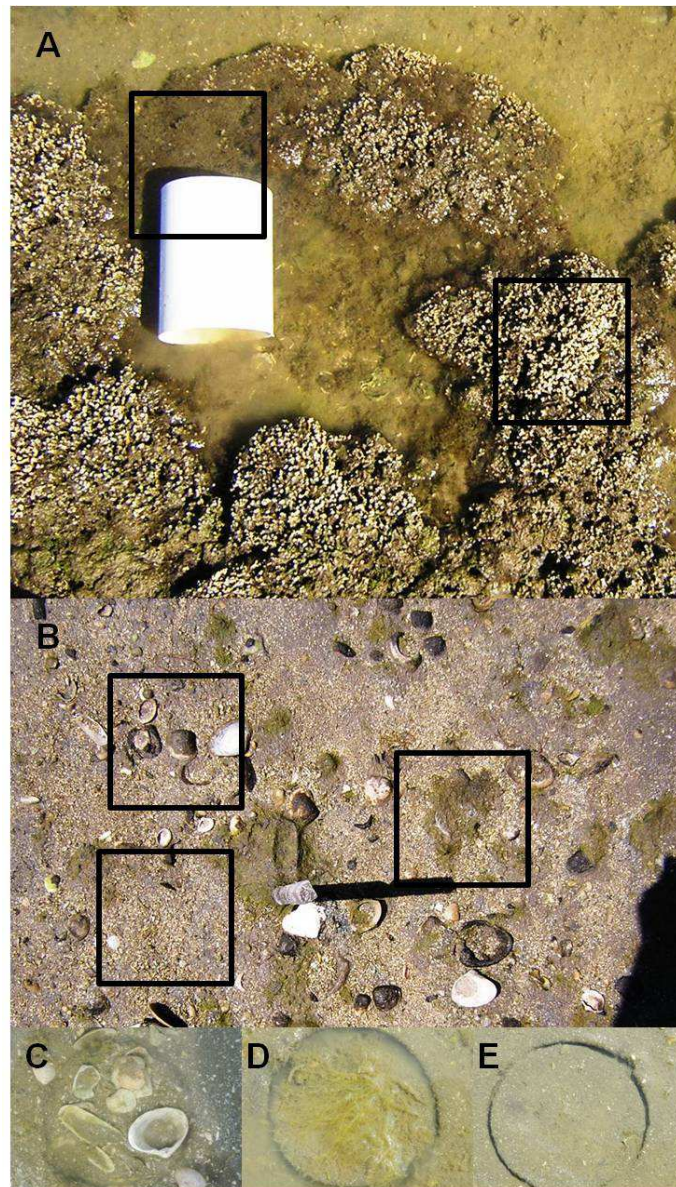
(B) Efectos en el sedimento sin arrecifes	Superficie		Fondo	
	Grande	Chico	Grande	Chico
Positivo	Autogénico	<i>H. similis</i>	<i>M. palmata</i> <i>B. rodriguezii</i> poliquetos juveniles	poliquetos juveniles
	No ingeniería	<i>Heleobia spp.</i>		
	No determinado			
Negativo	Autogénico	<i>Heleobia spp.</i>	<i>H. similis</i>	
	No ingeniería		poliquetos juveniles	<i>M. palmata</i> poliquetos juveniles
	No determinado			
Sin efecto	<i>L. acuta</i>	<i>C. angulatus</i> ostrácodos	<i>L. acuta</i> <i>N. fluviatilis</i>	<i>C. angulatus</i> ostrácodos

(C) Efectos de las valvas	Superficie		Fondo	
	Grande	Chico	Grande	Chico
Positivo	<i>H. similis</i>	<i>M. palmata</i> <i>C. angulatus</i> poliquetos juveniles	<i>H. similis</i> <i>N. fluviatilis</i>	<i>M. palmata</i> <i>C. angulatus</i>
Negativo			<i>L. acuta</i>	
Sin efecto	<i>Heleobia spp.</i> <i>L. acuta</i>	<i>B. rodriguezii</i> <i>Heleobia spp.</i> ostrácodos		poliquetos juveniles ostrácodos
No corresponde	ostrácodos poliquetos juveniles		ostrácodos poliquetos juveniles	

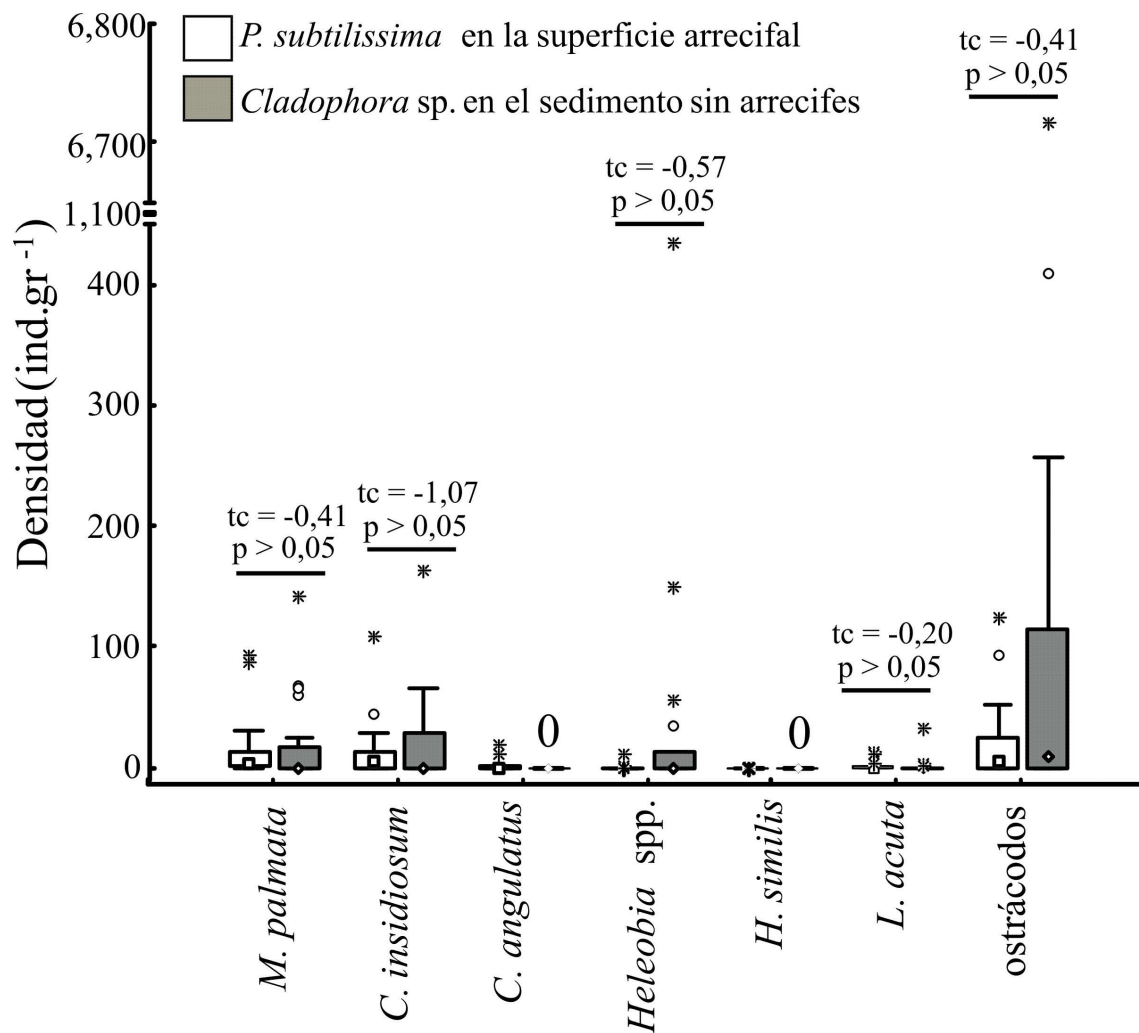
## Figuras



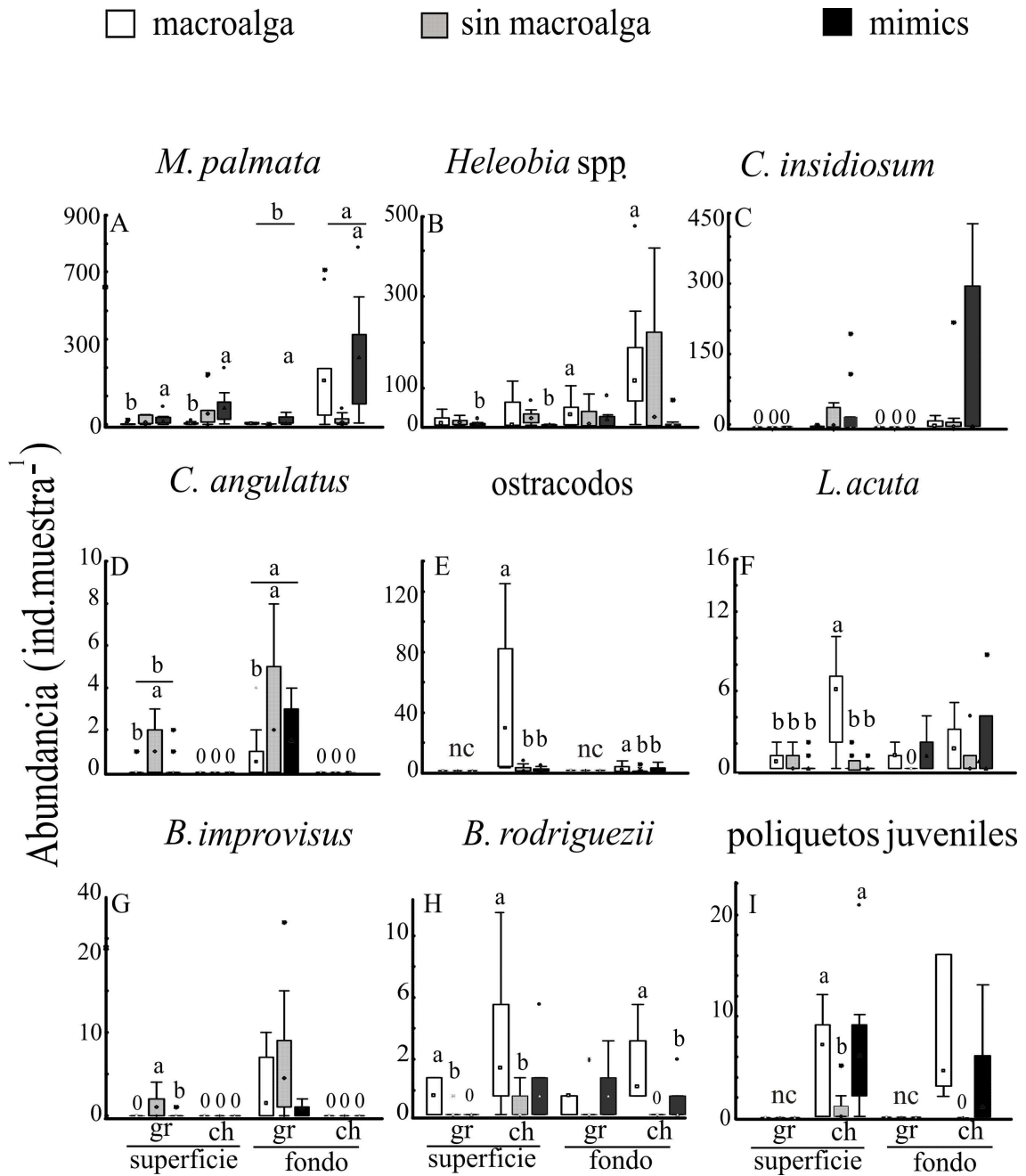
**Figura 2.1:** Esquemas del muestreo y experimento con algas artificiales en (A) los arrecifes y (B) en el sedimento sin arrecifes. Se esquematizan las capas (superficie y fondo) y los tratamientos en los arrecifes (áreas con macroalga, sin macroalga y con mimic), y en el sedimento (áreas con macroalgas: + valvas, + macroalgas; áreas con valvas: + valvas, - macroalgas; áreas desnudas: - valvas, - macroalgas; áreas con mimics: + valvas + mimic).



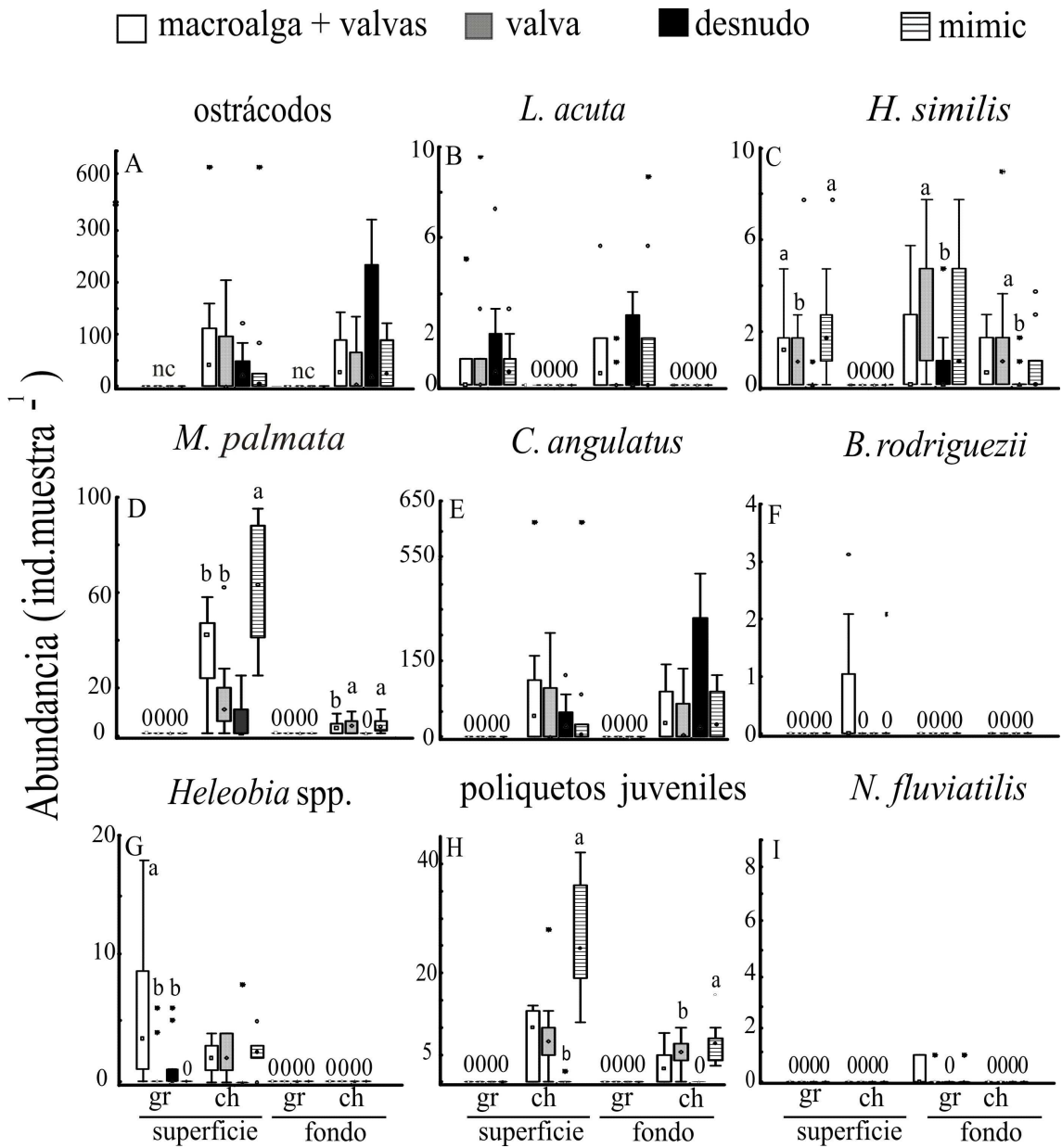
**Figura 2.2:** (A) Foto mostrando un parche con macroalgas y un parche sin macroalgas en la superficie arrecifal y (B) foto mostrando los parches desnudos, con valvas y con macroalgas en el sedimento sin arrecifes. En ambos esquemas el tamaño aproximado de los parches es de 30 cm por lado. En (C) se muestra el detalle de los parches con valvas, en (D) de los parches con macroalgas y en (E) los parches desnudos del sedimento.



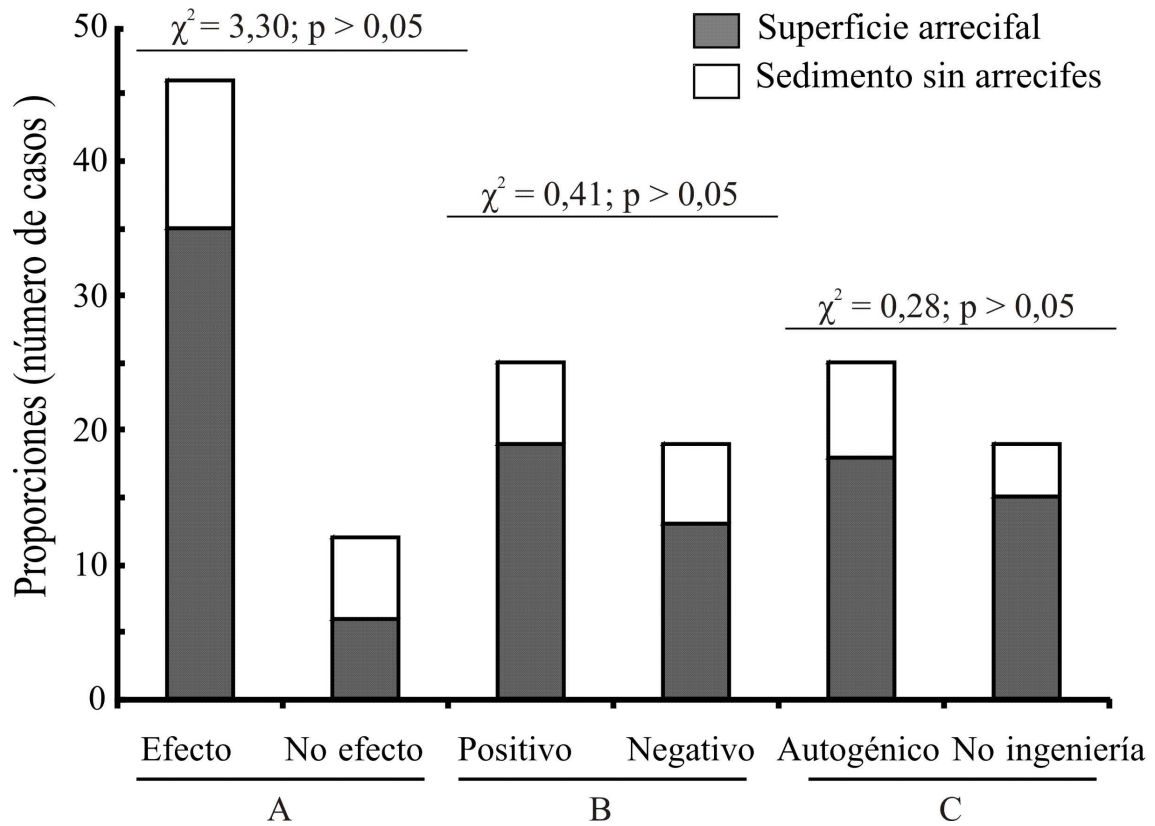
**Figura 2.3:** Abundancias medias de los taxones encontrados (*Melita palmata*, *Corophium insidiosum*, *Cyrtograpsus angulatus*, *Heleobia* spp., *Heteromastus similis*, *Laonereis acuta* y ostrácodos; eje x) en las matas de alga en la superficie arrecifal (*Polysiphonia subtilissima*) y en el sedimento de áreas sin arrecifes (*Cladophora* sp.; series). Se muestran los resultados de los test tc (gl = 39) comparando la densidad de cada especie entre ambos talos macroalgales.



**Figura 2.4:** Abundancias medias entre tratamientos (series), por especie, en el muestreo y experimento, en la superficie arrecifal, discriminadas por rangos de talla y capas (eje X; gr: grandes, ch: chicos). Las letras indican diferencias entre medias para los test detallados en Resultados, siendo "a" la mayor y "b" la menor. La sigla **nc** señala las categorías que no corresponde evaluar.



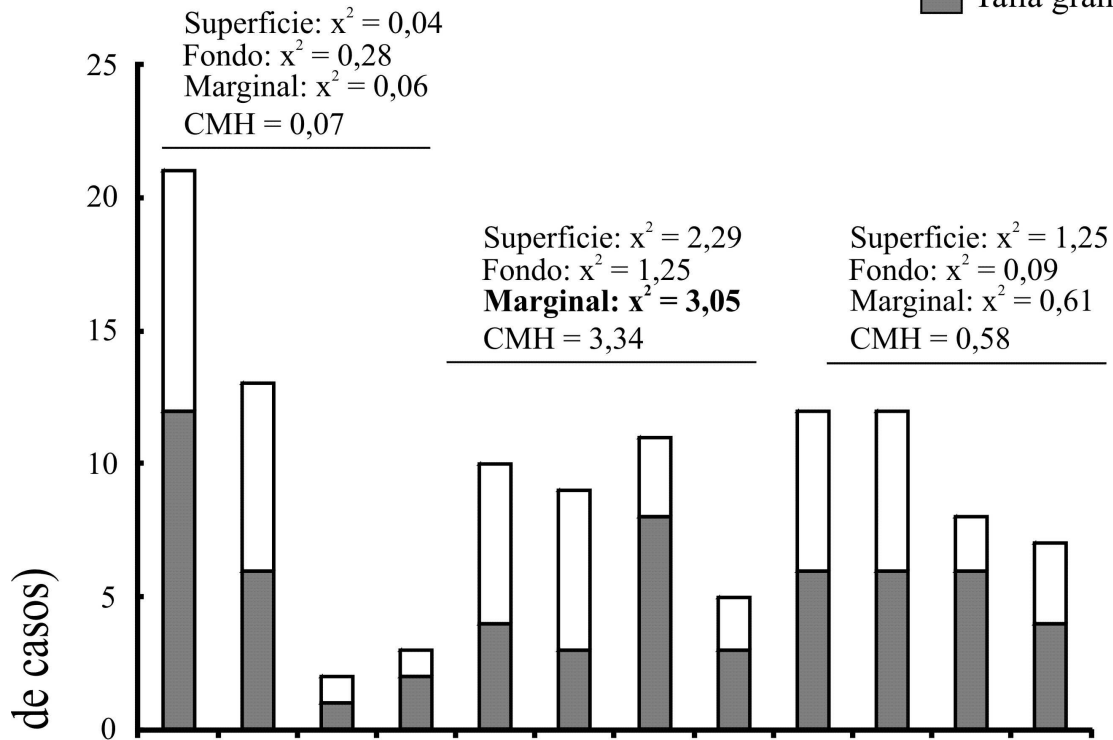
**Figura 2.5:** Abundancias medias entre tratamientos (series), por especie, en el muestreo y experimento, en el sedimento sin arrecifes, discriminadas por rangos de talla y capa de sustrato (eje X; gr: grandes, ch: chicos); las letras indican diferencias entre medias para los test detallados en Resultados, siendo "a" la mayor y "b" la menor; La sigla **nc** señala las categorías que no corresponde evaluar.



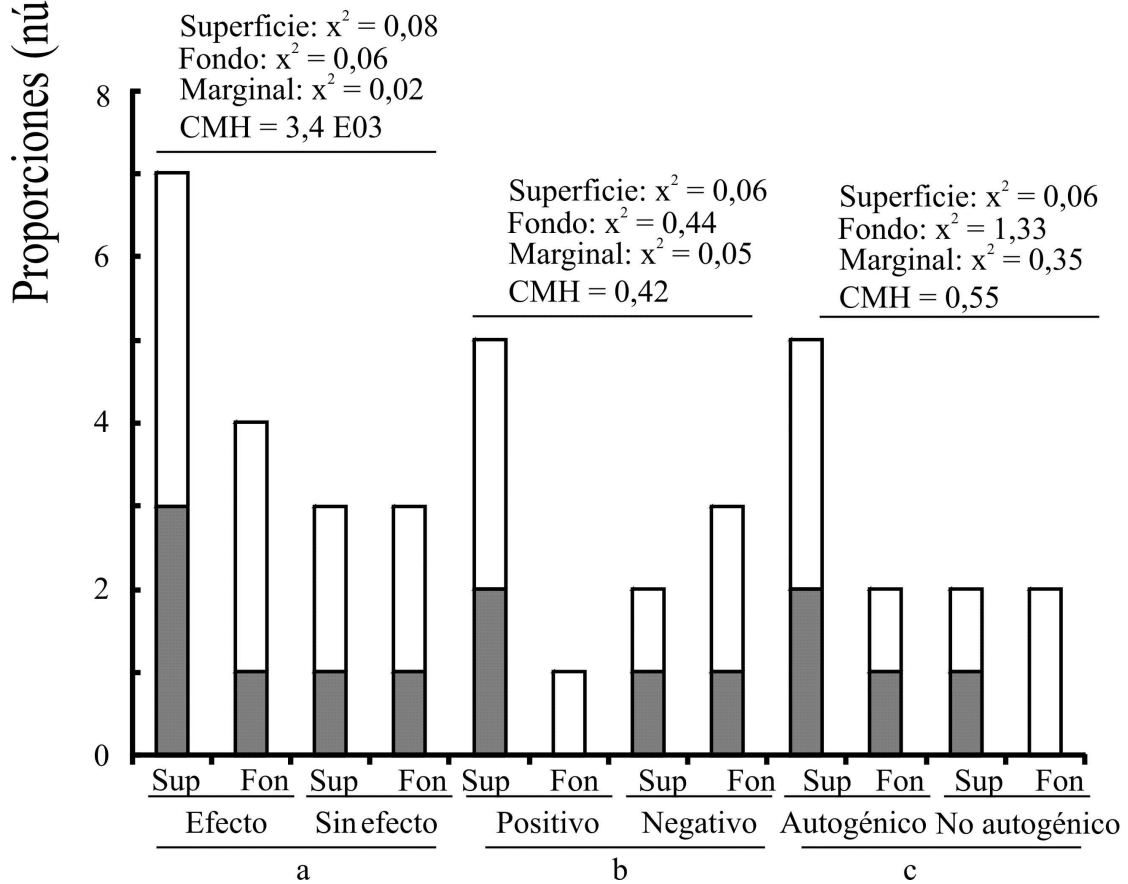
**Figure 2.6:** Clasificación (proporciones) de los efectos observados en el experimento y muestreo en la superficie arrecifal y en el sedimento sin arrecifes (series). Se muestran los resultados de los test de Chi-cuadrado ( $gl = 1$ ) que comparan las proporciones (**A**) de casos afectados y no afectados, (**B**) de efectos positivos y negativos y (**C**) de mecanismos autogénicos y de no ingeniería (eje X).

A: Superficie arrecifal

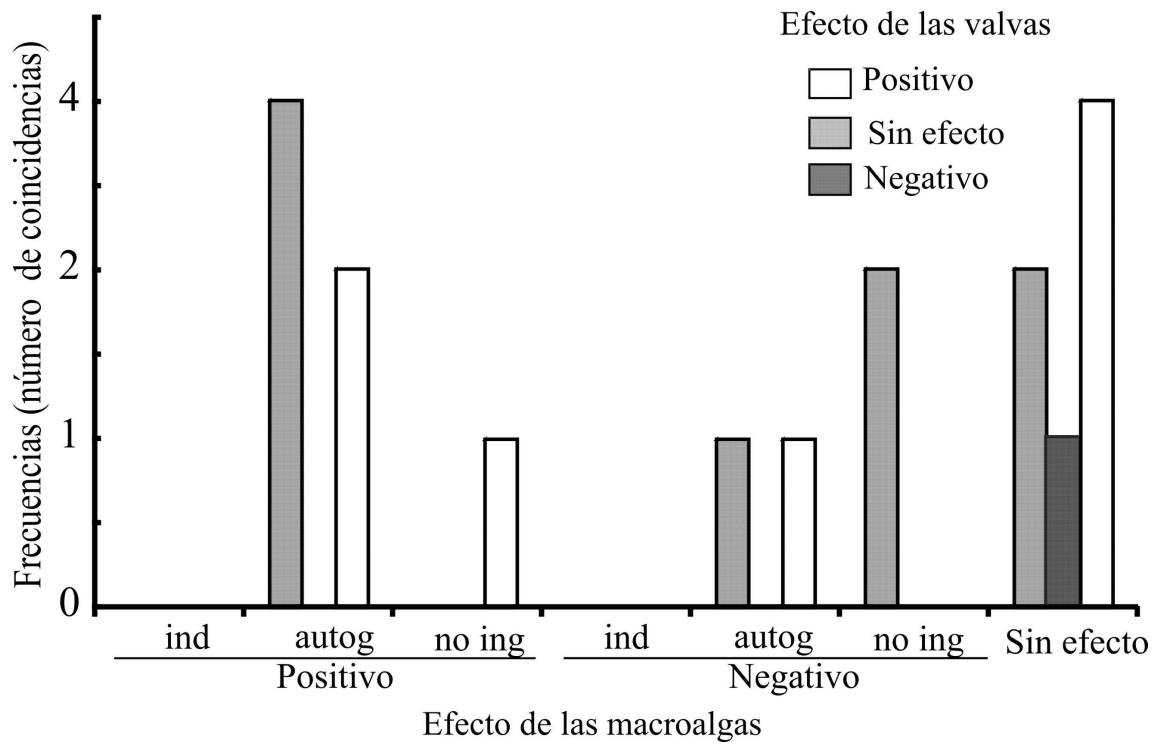
□ Talla chica  
 ■ Talla grande



B: Sedimento sin arrecifes



**Figure 2.7** (*en página anterior*): Proporciones de **(a)** casos afectados y no afectados, de **(b)** efectos positivos y negativos y de **(c)** mecanismos autogénicos y no autogénicos discriminados por rango de talla (series) y capas de sustrato (eje X) para **(A)** la superficie arrecifal y **(B)** el sedimento sin arrecifes. Se muestran los resultados de los test de Chi-cuadrado y de Cochran-Mantel-Haenszel (CMH) que comparan las proporciones **(a)**, **(b)** y **(c)** en cada caso (sobre las líneas;  $gl = 1$  en todos los casos). Las proporciones no independientes se muestran en negrita.



**Figura 2.8:** Proporción de efectos positivos y negativos, y de casos afectados y no afectados por las valvas (series), que coinciden con los efectos positivos y negativos (ind: indeterminados; autog: autogénicos; no ing: no ingeniería), y casos no afectados (sin efecto) de las macroalgas (eje X).

### **Capítulo 3: Efecto de los consumidores y de la concentración de nutrientes en el crecimiento de las poblaciones de macroalgas**



\*Este capítulo se encuentra en prensa en la revista *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* como: Bazterrica M.C., Alvarez M.F., Bruschetti, C.M. Hidalgo F. J., Fanjul, M.E., Iribarne, O. and Botto, F. Factors controlling macroalgae assemblages in a Southwest Atlantic coastal lagoon modified by an invading reef forming polychaete.

## Resumen

La magnitud de los cambios generados por *Ficopomatus enigmaticus* en la distribución y abundancia de las macroalgas en la laguna costera podrían estar mediados por los consumidores y la disponibilidad de nutrientes. Por lo tanto, en este capítulo, se evaluó su importancia relativa como factores reguladores del ensamble de macroalgas mediante muestreos y experimentos de campo. Experimentos de exclusión para consumidores grandes (aves, peces y cangrejos > 1 cm) mostraron que éstos afectaron positivamente el desarrollo de las macroalgas en el sedimento sin arrecifes, probablemente por mantener la disponibilidad de valvas para el asentamiento de las macroalgas; pero no tuvieron efecto sobre la superficie arrecifal. Experimentos de crecimiento de las macroalgas, con agregado de nutrientes y en condiciones de exclusión de los consumidores chicos (anfípodos, caracoles hidróbidos y cangrejos < 1 cm), mostraron que no hubo efecto de los nutrientes, en tanto los consumidores chicos afectaron positivamente el desarrollo de *Polysiphonia subtilissima* y negativamente el de *Cladophora* sp. (probablemente por consumo directo). Estas interacciones afectarían la abundancia de las macroalgas, el estado de las matas (ej. grado de daño del talo) y su distribución espacial (ej., distribución en parches), mediando los efectos de *F. enigmaticus* sobre el ensamble de macroalgas.

## Introducción

La estructura de los ensamblajes de macroalgas en ambientes de sedimento blando puede depender de la disponibilidad de sustrato (ej. Trancoso et al. 2005, Sousa-Dias y Melo 2008), pero también de otros factores. Por ejemplo, los invertebrados que se alimentan de macroalgas regulan los patrones locales de diversidad, abundancia y distribución de los ensamblajes, mediante el consumo (ej., Lubchenco y Gaines 1981, Silliman y Zieman 2001), o indirectamente mediante cambios físicos debidos a sus actividades de alimentación (Schratzberger y Warwick 1999, Nogaro et al. 2009). Al mismo tiempo, cambios en la concentración de nutrientes pueden afectar la productividad del sistema, por ejemplo, favoreciendo algunas especies de macroalgas o modificando la tasa a la que son consumidas (ver Burkepile y Hay 2006). De esta forma, la composición del ensamblaje de macroalgas puede ser afectada por los consumidores y los nutrientes en forma conjunta (ej., Horne et al. 1994, Menge 2000).

Los arrecifes de *Ficopomatus enigmaticus* afectan los ensamblajes de macroalgas mediante el aporte de sustrato para su desarrollo (aumentando principalmente la biomasa de *Polysiphonia subtilissima* en la superficie arrecifal), y mediante modificaciones del ambiente físico (excluyendo las macroalgas verdes hacia áreas no ocupadas, Capítulo 1). Sobre los arrecifes y en el sedimento de áreas sin ellos, es posible observar parches de áreas desnudas entre las macroalgas (ver Capítulo 2, Fig. 2.2). Este patrón sugiere que las macroalgas estarían controladas por otros factores, que en consecuencia, podrían mediar los efectos de *F. enigmaticus* en el ensamblaje macroalgal. Por ejemplo, en el sedimento de áreas ocupadas con arrecifes, las macroalgas son excluidas debido a un mayor consumo por cangrejos, y probablemente una mayor sedimentación (Capítulo 1). Por lo tanto, conocer la importancia relativa de

los factores que regulan los ensambles de macroalgas junto al organismo invasor, contribuye a la comprensión de los efectos de las invasiones biológicas, en particular, a través de procesos de ingeniería ecosistémica. En este contexto, el objetivo de este capítulo es evaluar la importancia relativa de los consumidores y nutrientes en la estructura del ensamble de macroalgas que crecen sobre los arrecifes y en las áreas sin ellos.

## **Materiales y métodos**

### **Los nutrientes y consumidores de la laguna costera Mar Chiquita**

Como fue descrito en el área de estudio, la laguna recibe un importante aporte de sedimento y agua dulce de los arroyos y canales artificiales que desembocan en ella (Fasano et al. 1982, Booman et al. 2012). Esto incluye el aporte de nutrientes debido a las actividades agrícolas y ganaderas del sistema terrestre adyacente (Marcovecchio et al. 2006, Orué et al. 2011), sin embargo no se ha descrito que la laguna se comporte como un sistema eutrófico.

Por otro lado, además de las especies macrofaunales que podrían estar alimentándose de macroalgas (los anfípodos *Melita palmata* y *Corophium insidiosum*, los caracoles hidróbidos *Heleobia* spp. y el cangrejo *Cyrtograpsus angulatus*; ver Capítulo 2 y Schwindt et al. 2001), se encuentran otras especies que podrían afectar las macroalgas, no sólo por su consumo, sino por el disturbio que ocasionan al alimentarse (ej., aves: Freudendahl et al. 2010, aves y peces: Thrush et al. 1991). En particular, las macroalgas que crecen en los arrecifes podrían verse afectadas por las aves que se alimentan (i.e., *Tringa melanoleuca* Gmelin 1789 y *Tringa flavipes* Gmelin 1789) o descansan (i.e., *Larus dominicanus* Lichtenstein 1823, *Larus maculipennis* Lichtenstein

1823, *Anas* spp., *Cygnus melanocoryphus* Molina 1782, *Himantopus melanurus* Vieillot 1817, *Vanellus chilensis* Molina 1782, *Milvago chimango* Vieillot 1816 y *Ciconia maguari* Gmelin 1789) en la superficie arrecifal (ver Bruschetti et al. 2009) y que se alimentan en el sedimento (ver Bruschetti et al. 2009). También los peces pueden remover el sedimento al alimentarse (ej., *Platanichthys platana* Regan 1917, *Jenynsia multidentata* Jenyns 1842, *Brevoortia aurea* Spix y Agassiz 1829, *Micropogonias furnieri* Desmarest 1823), en particular, *Paralichthys orbignyanus* Jenyns 1842 y *Oncopterus darwinii* Steindachner 1874 (ver Cousseau et al. 2001). Otras especies, como *Mugil platanus* Gunther 1880 y *Odontesthes argentinensis* Valenciennes 1835, además de disturbar el sedimento, pueden consumir las macroalgas (Acha 1990, Escalante 2001) y de esta forma afectarlas en los arrecifes. En particular, *Gobiosoma parri* Ginsburg 1933, ver Cousseau et al. 2001), pertenece a un género íntimamente relacionado con *F. enigmaticus*, que se alimenta entre sus tubos (Bianchi y Morri 1996). También, las tallas mayores del cangrejo *C. angulatus* modifican la estructura sedimentaria mediante la construcción de cuevas (ver Martinetto et al. 2011a), por lo que también podrían afectar a las macroalgas. En base a estas consideraciones, los efectos de los consumidores se evaluaron discriminando entre consumidores "grandes" y "chicos". Los consumidores grandes incluyeron las aves, los peces y los cangrejos > 1 cm de caparazón (de aquí en adelante "cangrejos grandes"); los consumidores "chicos", incluyeron aquellos asociados a las macroalgas, es decir anfípodos (*M. palmata* y *C. insidiosum*), caracoles hidróbidos *Heleobia* spp. y los cangrejos < 1 cm de caparazón (de aquí en adelante "cangrejos chicos").

## **Cobertura de macroalgas en la superficie arrecifal y en el sedimento de áreas sin arrecifes**

Para cuantificar la abundancia de parches de sustrato desnudo se estimó el porcentaje de espacio desnudo sobre las áreas donde crecen las macroalgas: superficie arrecifal y sedimento sin arrecifes. Esto se hizo a partir de cuadrados (arrecifes: 20 x 20 cm; sedimento sin arrecifes: 40 x 40 cm) dispuestos aleatoriamente, en los que se estimó el porcentaje de espacio desnudo (arrecifes: n = 15; sedimento sin arrecifes: n = 10) y de cobertura de las macroalgas (arrecifes: n = 15; sedimento sin arrecifes: n = 10) mediante el método de puntos al azar (100 puntos; ver Bazterrica et al. 2007) a partir de fotos digitales. El tamaño de los cuadrados fue elegido en función de las dimensiones de cada área. La hipótesis nula de no diferencias en el porcentaje de cobertura de macroalgas y espacios desnudos se comparó para cada superficie con un test de t con aproximación para varianzas heterogéneas (“test tc”, Zar 1999).

## **Efecto de consumidores grandes en los arrecifes de *F. enigmaticus* y en el sedimento.**

Para evaluar el efecto de los consumidores grandes se hicieron experimentos de exclusión con cajas en cada área: superficie arrecifal y sedimento sin arrecifes (diciembre 2006 - febrero 2007). El diseño incluyó 3 tratamientos (n = 10 réplicas por tratamiento): (1) exclusión total de los consumidores grandes; (2) exclusiones parciales, y (3) controles. Las cajas midieron 20 x 20 x 15 cm (largo x ancho x alto) en los arrecifes y 60 x 60 x 50 cm en el sedimento. Los tamaños de las cajas se decidieron de acuerdo a trabajos previos (ver Schwindt et al. 2001, Bruschetti et al. 2009, Martinetto et al. 2011a) y a las dimensiones de cada área. La red plástica con la que se construyeron las cajas fue la misma (tamaño de malla: 1 cm) asegurando un flujo de

agua y un grado de exclusión similar (ver Como et al. 2006). Las cajas fueron sujetadas al sustrato mediante estacas de madera en sus vértices. Las exclusiones parciales tenían dos lados opuestos abiertos, y actuaron como control experimental, permitiendo el paso de cangrejos y peces. Los controles fueron marcados mediante estacas en los vértices. Las unidades experimentales se colocaron en áreas inicialmente sin macroalgas. La cobertura de macroalgas se midió al final del experimento que duró 30 días, mediante el método de puntos al azar ya descrito. Los porcentajes de cobertura de macroalga fueron analizados mediante ANOVAs de 1 vía para cada especie de macroalga bajo la hipótesis nula de no diferencias en el porcentaje de cobertura media entre tratamientos. Cuando no se observaron diferencias en las abundancias medias, otras fuentes de variabilidad sobre los parámetros observados fueron consideradas en base a los resultados de las pruebas de hipótesis de las varianzas (ver Fraterrigo y Rusak 2008), que se llevaron a cabo en el desarrollo de los ANOVAs (ver Capítulo 1), y que fueron debidamente informadas en esos casos.

Dado que los resultados de los experimentos podrían verse afectados por los efectos indirectos de los consumidores (ej., cambios en la abundancia de la macrofauna entre unidades experimentales, ver Thrush et al. 1994) se estimó en cada unidad experimental la abundancia de macrofauna (anfípodos, *Heleobia* spp. y cangrejos chicos), que se recolectó con un cilindro de PVC (diámetro: 10 cm; largo: 5 cm) durante la marea baja (altura aproximada de la columna de agua ~ 0.5 cm) del centro de cada unidad experimental, incluyéndose al alga cuando estuvo presente. La muestra se tamizó (500  $\mu$ m), y los organismos retenidos fueron identificados y contados. La hipótesis nula de no diferencias en la abundancia de herbívoros entre tratamientos se evaluó con ANOVAs de 1 vía (Zar 1999).

También la disponibilidad de sustratos (ver Capítulo 1) pudo afectar el asentamiento de las macroalgas en el sedimento sin arrecifes. Por lo tanto se estimó el número de valvas (con alga y sin alga) en las unidades experimentales del experimento. Luego, se cuantificó la relación entre el número de valvas y la cobertura de macroalgas mediante una correlación entre ambas variables (test de Pearson; Zar 1999) y se evaluaron las posibles diferencias en la abundancia de valvas entre tratamientos poniéndose a prueba la hipótesis nula de no diferencias entre tratamientos mediante un ANOVA de 1 vía (Zar 1999). Finalmente, para relativizar el efecto de la abundancia de valvas en el porcentaje de cobertura de macroalgas se dividió la cobertura de macroalgas por el número de valvas en cada unidad experimental y se evaluó la hipótesis nula de no diferencias en el porcentaje de cobertura medio relativo al número de valvas mediante un ANOVA de 1 vía (Zar 1999).

**Efectos de los consumidores chicos y de los nutrientes en la biomasa de  
*Polysiphonia subtilissima* y *Cladophora* sp.**

Los efectos de los consumidores chicos y de los nutrientes se evaluaron a partir de los cambios en la biomasa de las macroalgas más abundantes, *P. subtilissima* y *Cladophora* sp., en un experimento de crecimiento con los siguientes tratamientos (n = 8 por tratamiento; durante febrero y marzo de 2009): (1) +consumidores, +nutrientes, (2) +consumidores, -nutrientes, (3) -consumidores, +nutrientes, (4) -consumidores -nutrientes. Las especies de macroalgas seleccionadas correspondieron a las más abundantes y conspicuas del ensamble macroalgal que caracteriza la laguna (ver Capítulo 1). La biomasa de macroalga se midió antes y después de un período de 15 días de incubación en cajas de acrílico transparentes (largo: 20 cm; ancho: 20 cm; alto: 15 cm; Fig. 3.1) en el campo. Para excluir los consumidores chicos, dos caras opuestas

de las cajas se matuvieron cubiertas con una red plástica (tamaño de malla: 1 mm; Fig. 3.1 A). La malla de la red de las cajas que no excluían consumidores midió 15 mm, permitiendo su entrada (Fig. 3.1 B). En todos los casos, la malla de red era transparente y de estructura extremadamente fina para evitar la sombra. Para los tratamientos de fertilización (+nutrientes) se manipularon las concentraciones de N y P mediante tubos perforados de PVC (longitud: 17 cm, perforaciones: 1 mm) colocados fijos en el centro de las cajas (Fig. 3.1 A y B) y rellenos con agar enriquecido (1M KNO<sub>3</sub>; 1M NH<sub>4</sub>Cl, y 1M KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>; ver Martinetto et al. 2011b). Los tratamientos sin fertilizantes (-nutrientes) llevaron los mismos tubos, pero rellenos con agar sin enriquecer. Las cajas se ataron a una línea flotante sujeta a estacas de madera, que ocupaba un área aproximada de 20 m<sup>2</sup> (distancia entre estacas: 1,5 m; Fig. 3.1 C), y se limpiaron diariamente para evitar el crecimiento de incrustaciones. El arreglo de las cajas permitía que flotaran libremente a no más de 0,4 m sobre el sedimento durante las mareas altas, y que descansaran sobre el mismo en la marea baja. Las macroalgas se recolectaron en los arrecifes (*P. subtilissima*) y en el sedimento de áreas sin ellos (*Cladophora* sp.) y se lavaron cuidadosamente con agua de la laguna, removiendo la macrofauna. Luego fueron pesadas (~ 10 g, peso húmedo, precisión: 0,01 g). Para evitar la pérdida de biomasa macroalgal, se mantuvo parte del sustrato al que estaban adheridas (arrecife o valva) y fueron se envolvieron con una red (elástica y transparente; malla: 20 mm; Fig. 3.1 A y B). La variación en biomasa se calculó como la biomasa final menos la biomasa inicial. Se puso a prueba la hipótesis de no diferencias en la biomasa entre tratamientos mediante un ANOVA de 2 vías por especies (Zar 1999).

El método de fertilización usado garantiza una difusión lenta y constante de nutrientes durante 15 días (volumen: 53,4 cm<sup>3</sup>; ver Teichberg et al. 2008). De todas

formas, se corroboró la difusión midiendo la concentración de amonio dentro y fuera de las cajas al final del experimento. Para esto, se tomaron muestras de agua que fueron filtradas en el campo (Whatman GF/F) y congeladas inmediatamente hasta su análisis. La concentración de amonio ( $\text{NH}_4^+$ ), medida con el método de azul de indofenol (Solórzano 1969), fue usada como referencia. Se comparó en primer lugar la concentración de amonio entre tratamientos mediante un ANOVA de 2 vías (Zar 1999). Luego, para establecer diferencias en la concentración de nutrientes entre los tratamientos y el agua de la laguna, se agruparon los tratamientos con y sin nutrientes y se puso a prueba la hipótesis de no diferencias en la concentración de amonio entre los tratamientos fertilizados, no fertilizados y en el agua de la laguna con un ANOVA de 1 vía (Zar 1999).

Finalmente, aunque el tamaño de malla de la red usada en las cajas de exclusión es efectivo en reducir el número de consumidores chicos (ver Martinetto et al. 2011b), se corroboró su efectividad cuantificando la abundancia de macrofauna en los tratamientos. Para esto, se recolectó y contó la macrofauna dentro de las cajas al final del experimento. Los datos se compararon bajo la hipótesis nula de no diferencias en la abundancia media de cada especie, entre los tratamientos, mediante ANOVAs de 2 vías (Zar 1999).

## **Resultados**

### **Cobertura de macroalgas en la superficie arrecifal y en el sedimento de áreas sin arrecifes**

En los arrecifes el porcentaje de sustrato cubierto por *P. subtilissima* (60,4%, EE = 4,8) fue mayor que el desnudo (44,3%, EE = 5,1;  $t_{c28} = 2,29$ ,  $p < 0,05$ ). En el sedimento

sin arrecifes no hubo diferencias (*Cladophora* sp. = 54,6, EE = 7,51; desnudo = 46,7%, EE = 5,9;  $t_{c19} = 0,68$ ,  $p > 0,05$ ).

### **Efecto de los consumidores grandes en los arrecifes de *F. enigmaticus* y en el sedimento.**

En la superficie arrecifal, los consumidores grandes no afectaron a *P. subtilissima* (ANOVA, 1 vía, datos log transformados,  $F_{2,27} = 0,03$ ;  $p > 0,05$ ; Fig. 3.2 A) y *Cladophora* sp. (ANOVA de 1 vía, datos transformados a rangos,  $F_{2,27} = 0,84$ ;  $p > 0,05$ ; Fig. 3.2 B), aunque la cobertura de ambas macroalgas fue más variable en las exclusiones parciales (Levene,  $p < 0,05$ ). En el sedimento de áreas sin arrecifes, la cobertura de *Cladophora* sp. fue menor en las exclusiones (ANOVA de 1 vía, datos log transformados,  $F_{2,27} = 37,41$ ;  $p < 0,05$ ; Tukey HSD,  $p < 0,05$ ; Fig. 3.2 C).

No hubo diferencias en la abundancia de la macrofauna entre los tratamientos del experimento de exclusión sobre la superficie arrecifal (ANOVAs de 1 vía; anfípodos:  $F_{2,27} = 1,81$ ;  $p > 0,05$ ; *Heleobia* spp.:  $F_{2,27} = 0,22$ ;  $p > 0,05$ ; *C. angulatus* chicos, datos transformados a rangos,  $F_{2,27} = 3,36$ ;  $p > 0,05$ ; Fig. 3.3). La varianza entre tratamientos no fue diferente para los anfípodos y *Heleobia* spp. (Levene,  $p > 0,05$ ), pero fue mayor en las exclusiones para *C. angulatus* (Levene,  $p < 0,05$ ). En el experimento de exclusión en el sedimento sin arrecifes, se encontraron sólo individuos de *Heleobia* spp., sin diferencia en su abundancia media (ANOVA, 1 vía,  $F_{2,27} = 3,26$ ;  $p > 0,05$ ) o varianza (Levene,  $p > 0,05$ ) entre tratamientos (Fig. 3.4 A). Hubo una correlación positiva entre el número de valvas y las macroalgas ( $r = 0,46$ ,  $n = 30$ ,  $p < 0,05$ ).

El número de valvas fue mayor en las exclusiones parciales que en las exclusiones totales (ANOVA de 1 vía,  $F_{2,27} = 6,51$ ;  $p < 0,05$ ; Tukey HSD,  $p < 0,05$ ; Fig. 3.4 B). El porcentaje de cobertura medio, relativo al número de valvas, fue menor en las

exclusiones (ANOVA de 1 vía, datos ln transformados,  $F_{2,27} = 9,28$ ;  $p < 0,05$ ; Tukey HSD,  $p < 0,05$ ; Fig. 3.2 D).

### **Efectos de los consumidores chicos y de los nutrientes en la biomasa de *Polysiphonia subtilissima* y *Cladophora* sp.**

Durante el experimento de crecimiento, la biomasa de *P. subtilissima* se incrementó en todos los tratamientos, pero más con consumidores (ANOVA de 2 vías, datos ln transformados; consumidores:  $F_{1,28} = 4,34$ ;  $p < 0,05$ ; nutrientes:  $F_{1,28} = 0,12$ ;  $p > 0,05$ ; consumidores x nutrientes:  $F_{1,28} = 0,71$ ;  $p > 0,05$ ; Fig. 3.5 A); la biomasa de *Cladophora* sp. disminuyó en todos los tratamientos, pero más con consumidores (ANOVA de 2 vías; consumidores:  $F_{1,28} = 5,48$ ;  $p < 0,05$ ; nutrientes:  $F_{1,28} = 0,37$ ;  $p > 0,05$ ; consumidores x nutrientes:  $F_{1,28} = 3,88$ ;  $p > 0,05$ ; Fig. 3.5 B).

En las cajas con *P. subtilissima*, la concentración de  $\text{NH}_4^+$  al final de experimento fue mayor en los tratamientos fertilizados (ANOVA, 2 vías, datos transformados a rangos; nutrientes:  $F_{1,28} = 7,67$ ;  $p < 0,05$ ; consumidores:  $F_{1,28} = 0,48$ ;  $p > 0,05$ ; nutrientes x consumidores:  $F_{1,28} = 0,04$ ;  $p > 0,05$ ; Fig. 3.6). Luego, la concentración de  $\text{NH}_4^+$  (tratamientos de consumidores agrupados en tratamientos de fertilización, ANOVA de 1 vía, datos log transformados,  $F_{2,37} = 3,50$ ;  $p < 0,05$ ; Tukey HSD,  $p < 0,05$ ) fue mayor en los tratamientos fertilizados (cc media=  $8,95 \mu\text{M}$ , EE = 1,42) que en los no fertilizados (cc media=  $6,17 \mu\text{M}$ , EE = 0,65) o fuera de las cajas (cc media =  $5,84 \mu\text{M}$ , EE = 0,56).

En las cajas de acrílico con *P. subtilissima*, la abundancia de los anfípodos (ANOVA de 2 vías, datos ln transformados; consumidores:  $F_{1,28} = 4,86$ ,  $p < 0,05$ ; nutrientes:  $F_{1,28} = 1,31$ ;  $p > 0,05$ ; consumidores x nutrientes:  $F_{1,28} = 0,06$ ;  $p > 0,05$ ) y de *C. angulatus* (ANOVA de 2 vías, datos transformados a rangos; consumidores:  $F_{1,28} = 25,46$ ;  $p < 0,05$ ; nutrientes:  $F_{1,28} = 0,04$ ;  $p > 0,05$ ; consumidores x nutrientes:  $F_{1,28} =$

1,94;  $p > 0,05$ ) fue menor en las exclusiones (Fig. 3.7 A y B). *Heleobia* spp. fue más abundante en los tratamientos fertilizados (ANOVA de 2 vías; consumidores:  $F_{1;28} = 0,36$ ;  $p > 0,05$ ; nutrientes:  $F_{1;28} = 6,67$ ;  $p < 0,05$ ; consumidores x nutrientes:  $F_{1;28} = 1,13$ ;  $p > 0,05$ ; Fig. 3.7 C). En el experimento con *Cladophora* sp., la abundancia de los anfípodos fue mayor en los tratamientos fertilizados (ANOVA de 2 vías, datos transformados a rangos; consumidores:  $F_{1;28} = 5,45$ ;  $p > 0,05$ ; nutrientes:  $F_{1;28} = 2,89$ ;  $p < 0,05$ ; consumidores x nutrientes:  $F_{1;28} = 0,22$ ;  $p > 0,05$ ; Fig. 3.7 D). La abundancia de *C. angulatus* fue menor en las exclusiones (ANOVA, 2 vías, datos transformados a rangos; consumidores:  $F_{1;28} = 68,71$ ;  $p < 0,05$ ; nutrientes:  $F_{1;28} = 0,07$ ;  $p > 0,05$ ; consumidores x nutrientes:  $F_{1;28} = 0,07$ ;  $p > 0,05$ ; Fig. 3.7 E) y no hubo diferencias en la abundancia de *Heleobia* spp. entre tratamientos (ANOVA de 2 vías; consumidores:  $F_{1;28} = 0,33$ ;  $p > 0,05$ ; nutrientes:  $F_{1;28} = 2,28$ ;  $p > 0,05$ ; consumidores x nutrientes:  $F_{1;28} = 1,28$ ;  $p > 0,05$  Fig. 3.7 F). La abundancia de *Heleobia* spp. fue más variable en los tratamientos “-consumidores+nutrientes” (Levene,  $p < 0,05$ ).

## Discusión

Durante este capítulo se observó que los consumidores grandes incrementaron la biomasa de las macroalgas en el sedimento sin arrecifes (*Cladophora* sp.), pero no afectaron las macroalgas sobre la superficie arrecifal (*P. subtilissima* y *Cladophora* sp.); los consumidores chicos, afectaron positivamente a *P. subtilissima* (principalmente anfípodos y cangrejos chicos) y negativamente a *Cladophora* sp. (principalmente cangrejos chicos); no hubo efecto del agregado de nutrientes.

Los consumidores chicos (macrofauna: anfípodos, caracoles y cangrejos menores a 1 cm) usualmente habitan en el talo macroalgal y allí se alimentan. Los consumidores

grandes (aves, peces y cangrejos mayores a 1 cm), en cambio las comen o dañan buscando el alimento dentro de los talos (Hay et al. 1989); en ambos casos, por consumo o disturbio, la actividad de alimentación puede afectar a las macroalgas (ej. Lodge et al. 1994, Bruno y O'Connor 2005). En este trabajo, las macroalgas en la superficie arrecifal no fueron afectadas por los consumidores grandes. Esto podría deberse, entre otras cosas, a que presentan bajas abundancias o eficiencia de consumo (ver Menge 1992). Por ejemplo, el pez *G. parri*, que podría disturbar las macroalgas cuando se alimenta entre los tubos de los arrecifes (Bianchi y Morri 1996), es poco abundante en la laguna (Bazterrica, obs. per.). A su vez, el crecimiento en biomasa de las macroalgas fue más variable cuando los consumidores grandes estuvieron presentes. Por lo tanto, otros factores, como variaciones en la abundancia macrofaunal por consumo (ej, Hamilton et al. 2006, Korpinen et al. 2007), o variaciones no controladas (ej., migraciones desde y hacia las cajas, ver Thrush et al. 1994), pudieron ser importantes. Por ejemplo, la abundancia de los cangrejos chicos no fue homogénea entre los tratamientos, sugiriendo que las cajas podrían afectar su movimiento (ej., las cajas podrían atraparlos u ofrecer protección y sombra adicional). Sin embargo, a pesar de estas fuentes de variabilidad, el desarrollo de las macroalgas sobre la superficie arrecifal no estaría sujeto a disturbios debidos a la actividad de los consumidores grandes como peces, aves y cangrejos grandes.

En el sedimento de áreas sin arrecifes, restringir el acceso de los grandes consumidores favoreció la formación de parches sin algas. La cobertura de algas verdes fue mayor en los tratamientos control, encontrándose que la abundancia de cangrejos (Bazterrica, obs. per.) y de valvas fue mayor en las exclusiones parciales. Esto sugiere un efecto indirecto de los cangrejos sobre las macroalgas, que podría estar mediado por

la disponibilidad de sustratos (i.e. valvas) dado que los cangrejos aumentan la disponibilidad de valvas superficiales al remover el sedimento (ver Schwindt et al. 2001). Las aves, y los peces también pudieron contribuir con este patrón (ej. aves: Freudendahl et al. 2010; peces: Thrush et al. 1991) ya que las aves (ver Bruschetti et al. 2009) y ciertos peces, especialmente *M. platanus*, *O. argentinensis*, *P. orbignyana* y *O. darwinii*, remueven el sedimento al comer (ver Cousseau et al. 2001). Pero también podrían consumir cangrejos, aunque no se ha encontrado efecto de las aves en la abundancia de la epifauna (ver Bruschetti et al. 2009). Acorde a esto, los resultados muestran que no hubo diferencias en la abundancia de la macrofauna debidas a los consumidores grandes, al menos para los caracoles *Heleobia* spp. (única presente). Por lo tanto, los consumidores de mayor talla, favorecerían el desarrollo de las macroalgas, probablemente al mantener cierta disponibilidad de valvas para su asentamiento.

No se observó un incremento en la biomasa de *P. subtilissima* y *Cladophora* sp. cuando fueron expuestas a concentraciones altas de P y N. Considerando que la fertilización fue efectiva, dado que la concentración de nutrientes fue mayor en estos tratamientos, la ausencia de efecto podría deberse a otros factores. Por ejemplo, a que las concentraciones logradas no alcanzaron el umbral para obtener una respuesta (ver Lapointe 1997). Pero también podría deberse al estado nutricional de las macroalgas que determinaría una respuesta fisiológica en base a la reserva de nutrientes del talo, Pedersen y Borum 1996, 1997). Finalmente, ciertas interacciones con los consumidores también podrían ser importantes. Por ejemplo, en el caso de *Cladophora* sp., los efectos positivos de los nutrientes pudieron ser contrastados por un consumo selectivo de los talos fertilizados (ver Worm et al. 2000), ya que se encontró un efecto negativo de los consumidores y una abundancia mayor de anfípodos y *Heleobia* spp. en los tratamientos

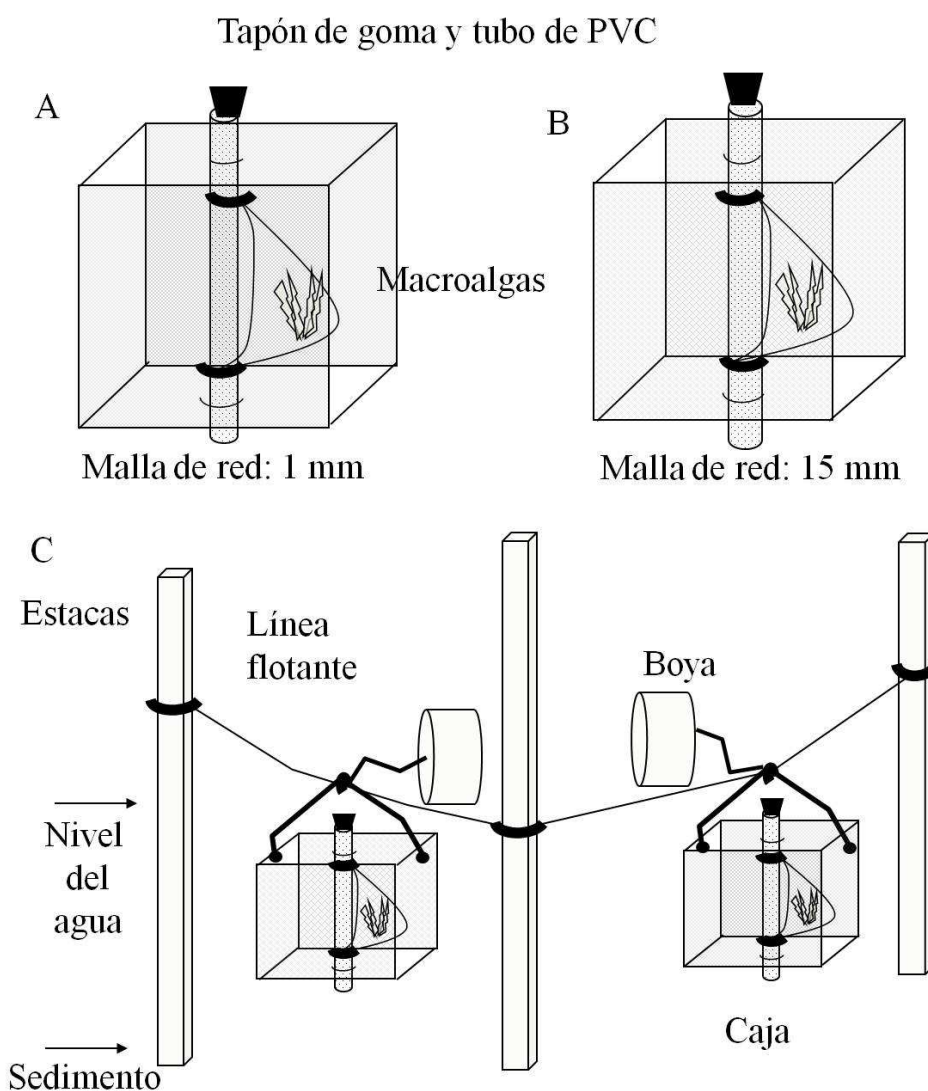
fertilizados. Para *P. subtilissima*, se encontró un efecto positivo de los consumidores en la biomasa, que fue más variable sin el agregado de nutrientes. A su vez, sin consumidores, y con nutrientes, el aumento en biomasa fue más homogéneo. La variabilidad observada sugiere que la biomasa de *P. subtilissima* podría ser afectada por los nutrientes y los consumidores. Por ejemplo, los herbívoros pueden estimular el crecimiento del alga al remover los epífitos (ej. Russo 1988, Kamermans et al. 2002), contrariamente a los nutrientes, que podrían estimular el crecimiento de los mismos (Vogt y Schramm 1991).

En resumen, los resultados de este capítulo muestran algunos mecanismos que controlan la distribución y abundancia de las macroalgas en los arrecifes y en el sedimento de áreas sin ellos. Mientras que los consumidores grandes no afectan el desarrollo de las macroalgas en los arrecifes (Fig. 3.7. A), los consumidores chicos (principalmente anfípodos y cangrejos) podrían mediar el efecto positivo de los arrecifes sobre *P. subtilissima* al favorecer su desarrollo (Fig. 3.7 B). Pero también podrían existir efectos negativos que contribuyan a la formación de parches desnudos. En este trabajo se evaluaron los efectos de los consumidores chicos en las plantas maduras, pero el consumo puede afectar otras etapas del desarrollo, como el reclutamiento y los primeros estadios (ej. Vadas et al. 1992, Diaz-Pulido y McCook 2003); por ejemplo, especies como *Heleobia* spp. (ver Canepuccia et al. 2007), podrían consumir o dañar los propágulos algales durante el forrajeo. Otros mecanismos (ej. desprendimiento de los extremos de los tubos de poliquetos cubiertos con densas matas de *P. subtilissima*; Bazterrica, obs. per.) también podrían ser importantes. Pero, en los arrecifes, la proporción de áreas desnudas es menor que la proporción de las áreas cubiertas por macroalgas, por lo tanto, resultan una superficie apropiada para el

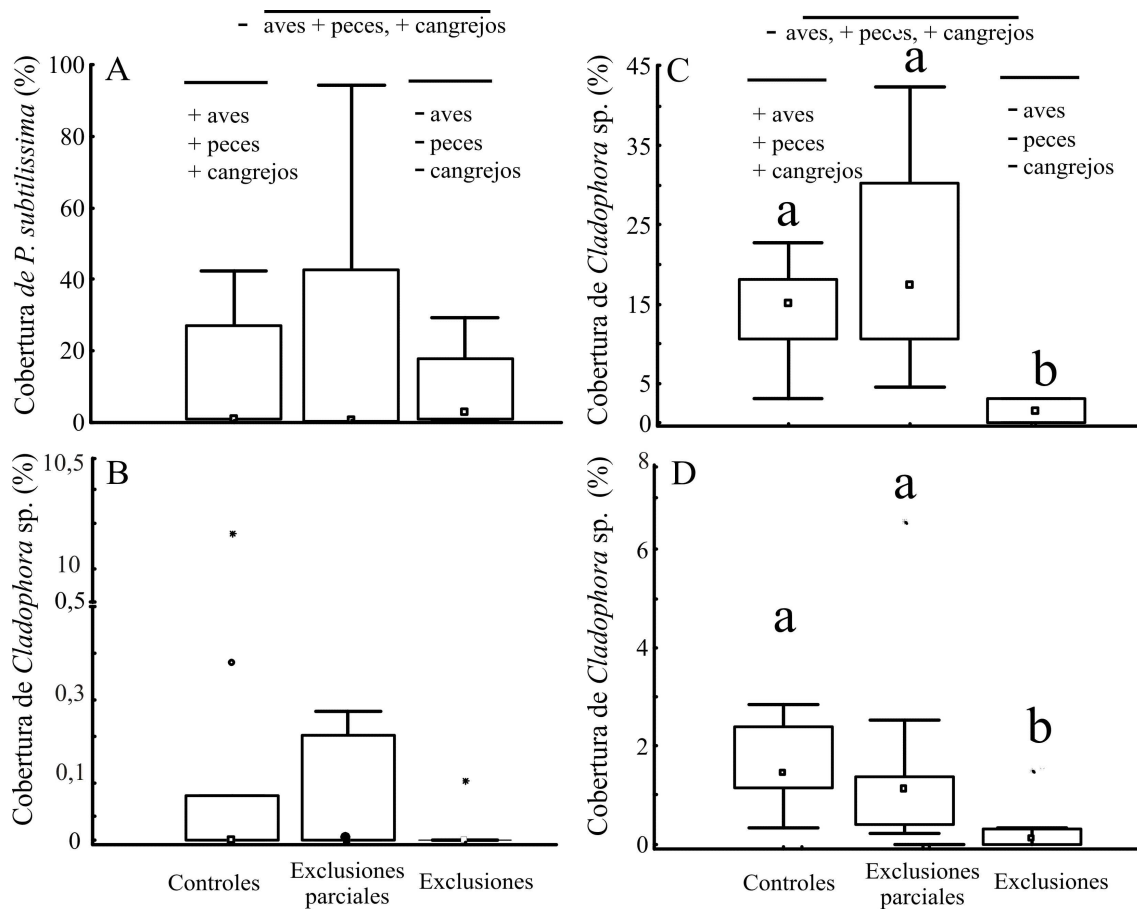
desarrollo de *P. subtilissima*. En el sedimento sin arrecifes, los consumidores chicos podrían tener efectos negativos al consumirlas (Fig. 3.7 C). En estas áreas, los consumidores grandes contribuirían a mantener la abundancia de valvas donde las algas crecen favoreciendo su abundancia (Fig. 3.7 D, E).

Estas interacciones determinarían la abundancia de las macroalgas, el estado de las matas (ej, grado de epibiosis), y la heterogeneidad espacial (ej. parches de algas con y sin macroalgas). Interacciones similares se observaron en el sedimento entre arrecifes, en donde el consumo contribuye con la exclusión de las macroalgas verdes del sedimento entre arrecifes (Capítulo 1). Por lo tanto, los resultados sugieren que los efectos de este organismo invasor estarían mediados por otras fuerzas que estructuran la comunidad, y muestran que la dirección y balance de estos efectos variaron en su interacción con el invasor (ej. los efectos negativos de la consumidores chicos en el sedimento sin arrecifes pero positivos en la superficie arrecifal).

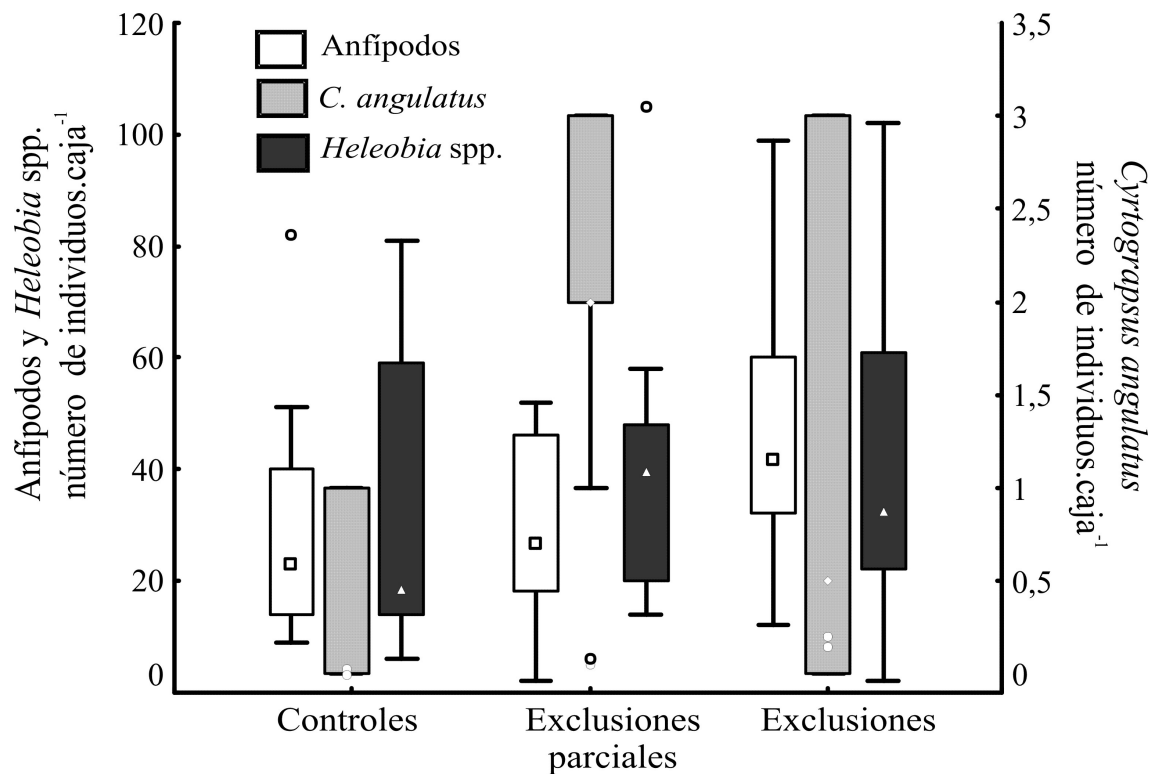
## Figuras



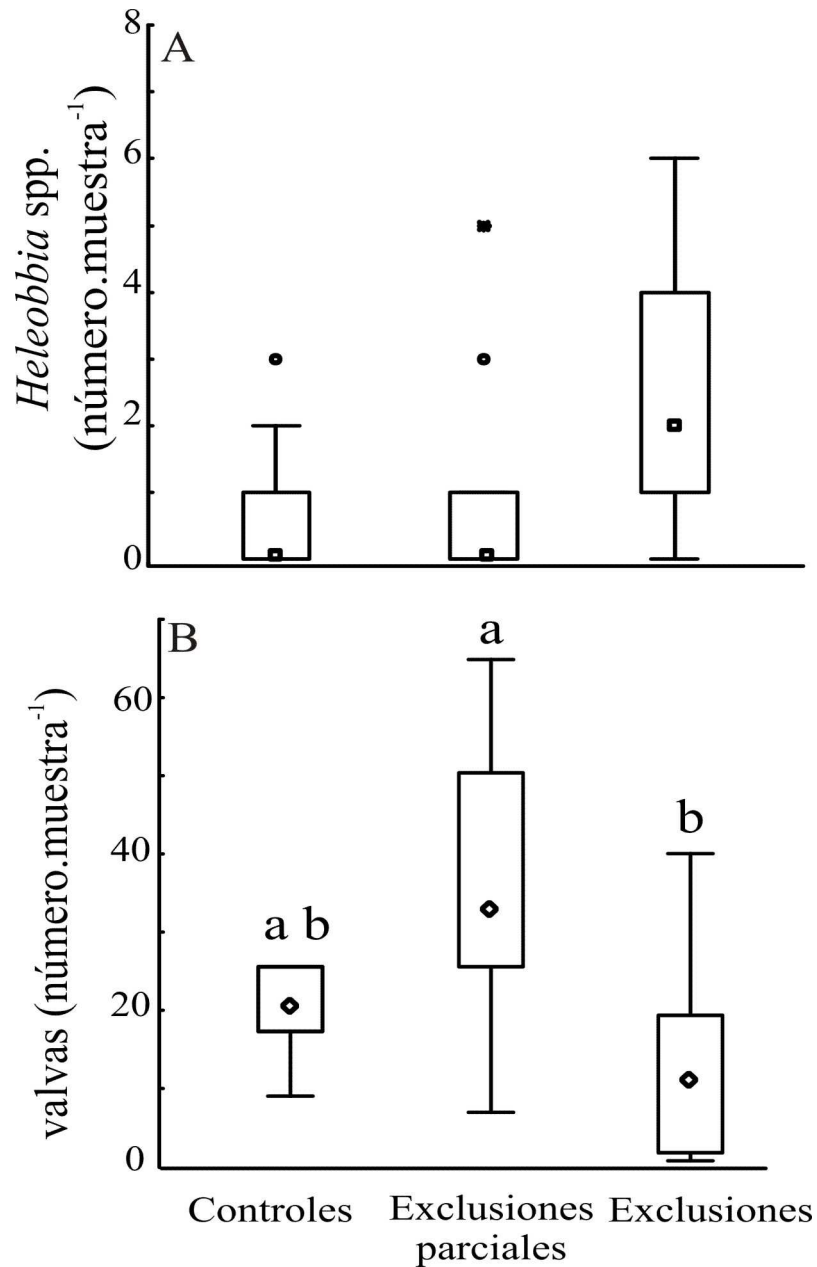
**Figura 3.1:** Esquema de las cajas de acrílico (20 x 20 x 15 cm, largo x ancho x alto) usadas en los experimentos de exclusión de macrofauna y agregado de nutrientes. La sombra es sólo ilustrativa. En (A) se muestran las cajas sin consumidores y en (B) las cajas con consumidores. En ambas se muestra la ubicación del tubo de PVC. En (C) se esquematiza el montaje de las cajas a la línea flotante.



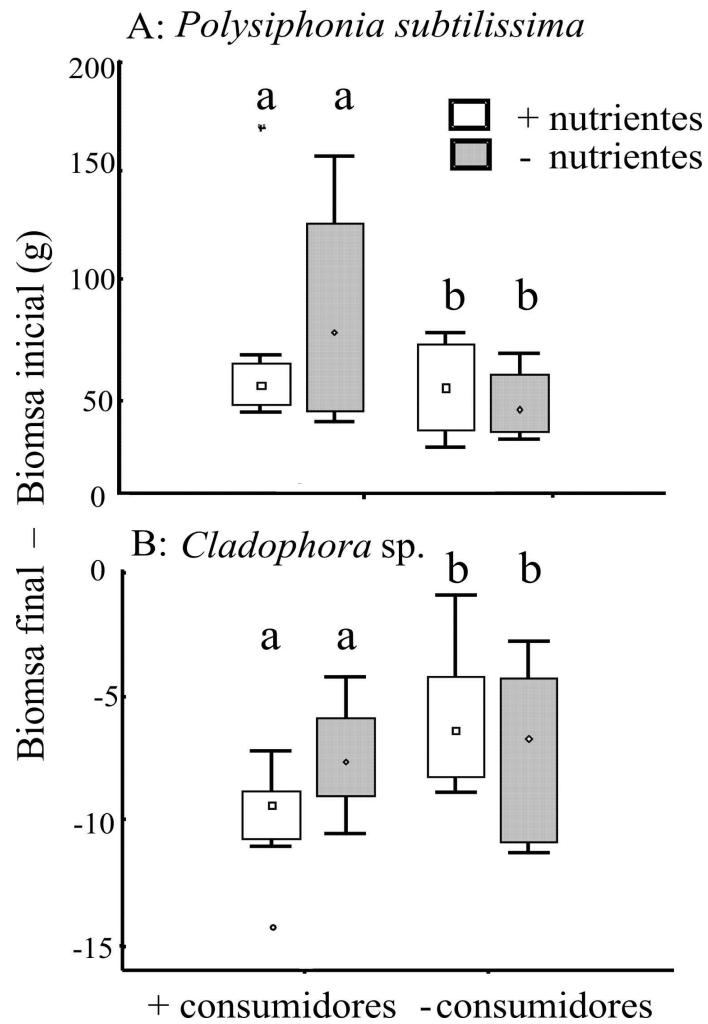
**Figura 3.2:** Porcentaje de cobertura de (A) *Polysiphonia subtilissima* y (B) *Cladophora* sp. en la superficie arrecifal; y de (C) *Cladophora* sp. en el sedimento sin arrecifes, en los experimentos de exclusión de consumidores grandes (eje X). En (D) se muestran el porcentaje de cobertura de *Cladophora* sp. relativo al número de valvas. Las letras muestran diferencias (en este caso: Tukey HSD,  $p < 0,05$ ) entre los tratamientos, siendo "a" la media más grande; no se utilizarán letras en caso de no encontrarse diferencias. Se muestran los grupos de consumidores excluidos en cada tratamiento.



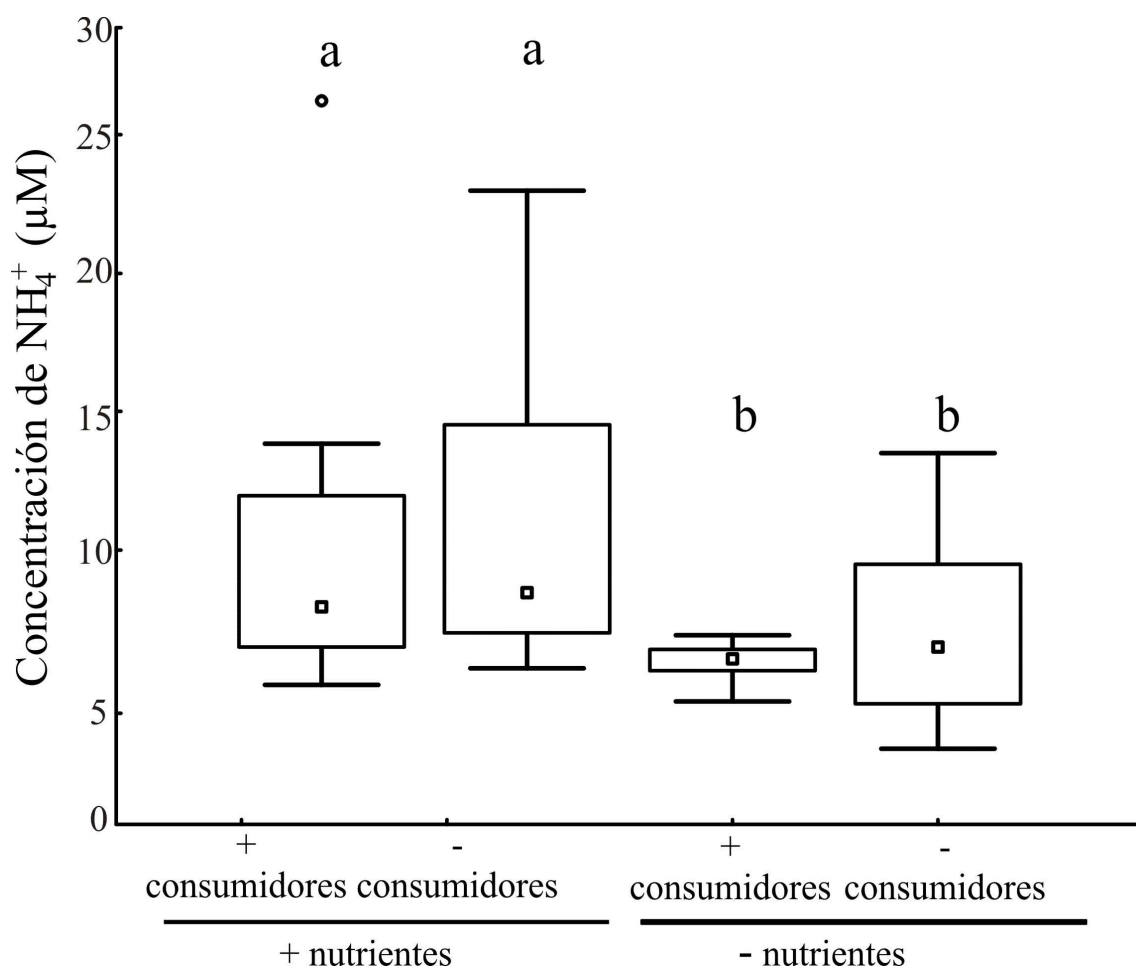
**Figura 3.3:** Abundancia media de anfípodos, del caracol *Heleobia* spp. y del cangrejo *Cyrtograpsus angulatus* chico (series) en los tratamientos de exclusiones y control (eje x) en las superficies arrecifales para el experimento de los consumidores grandes. La abundancia de anfípodos y *Heleobia* spp. están referidas al eje de la izquierda. La abundancia de *C. angulatus* está referida al eje de la derecha.



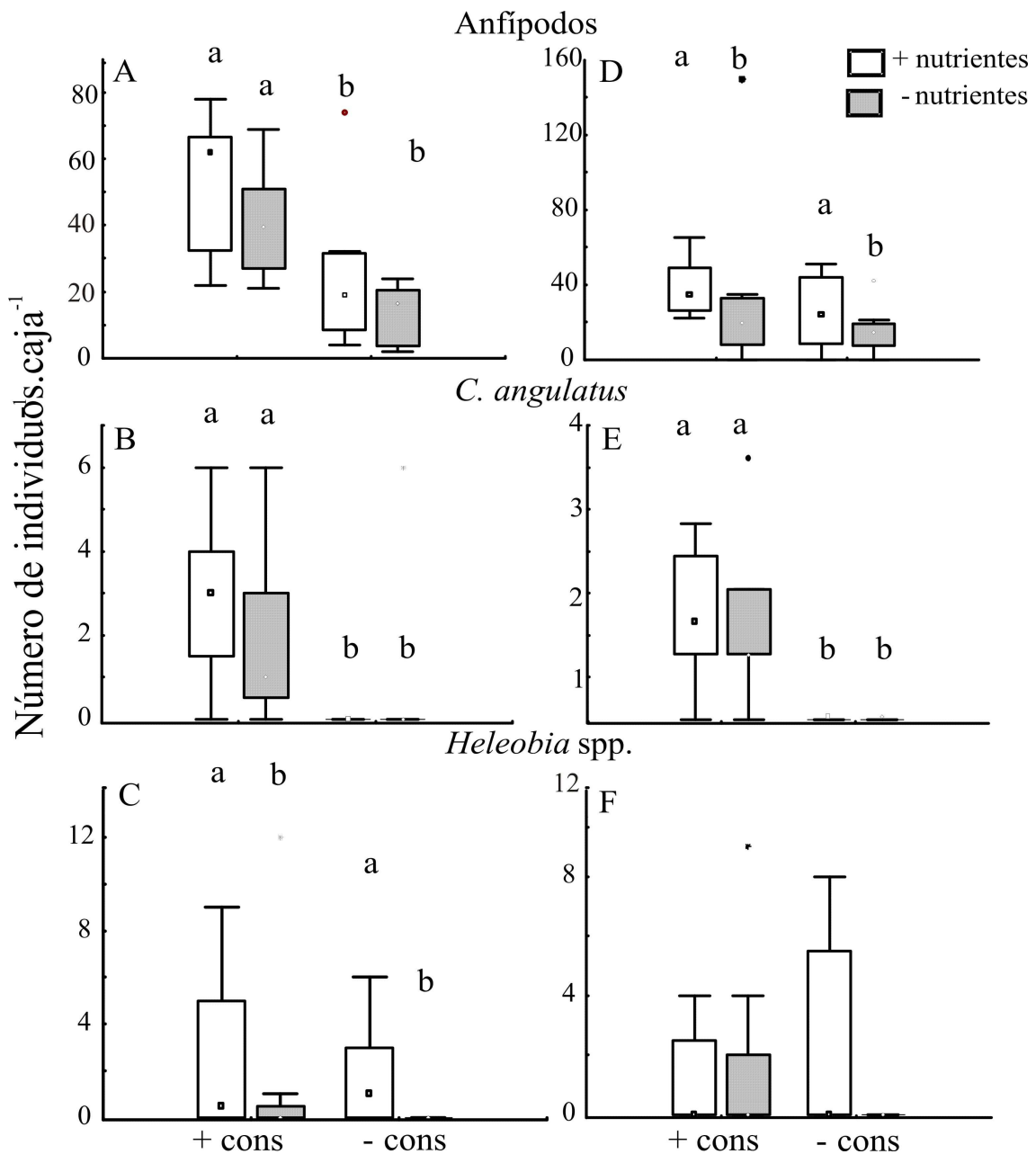
**Figura 3.4:** Abundancia media de (A) el caracol *Helicobbia* spp. y (B) valvas, en los tratamientos de exclusión y controles (eje X) en el sedimento de áreas sin arrecifes para los consumidores grandes. En (B) se muestran las diferencias (Tukey HSD,  $p < 0,05$ ) entre tratamientos.



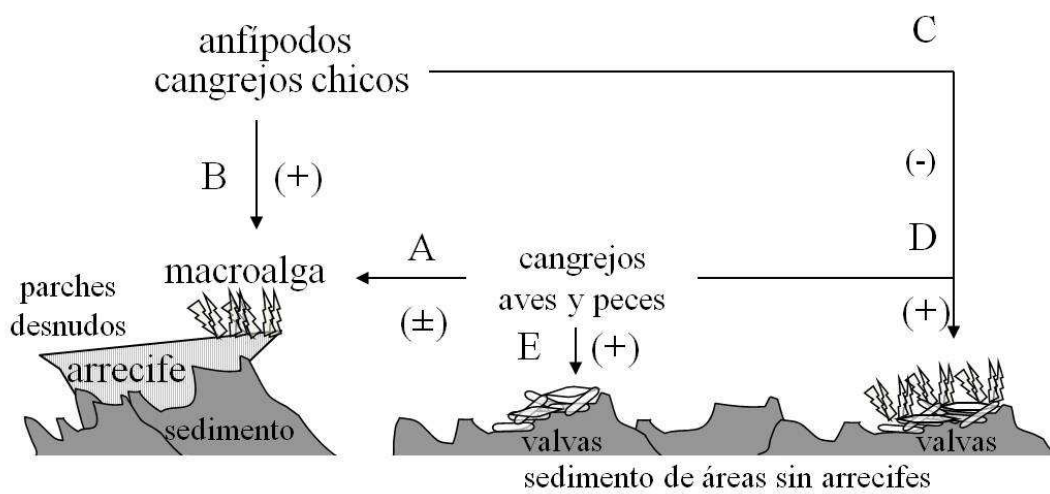
**Figura 3.5:** Variaciones en la biomasa de (A) *Polysiphonia subtilissima* y (B) *Cladophora* sp. dentro de las cajas de acrílico en los tratamientos de exclusión (eje X), con o sin fertilizante (series). Se estimó la variación como la diferencia entre la biomasa final y la inicial, por lo tanto valores positivos indican un aumento de biomasa, y los valores negativos muestran una disminución. En este caso, en (A) y (B) se muestran las diferencias (ANOVAs de 2 vías,  $p < 0,05$ ) entre los tratamientos con y sin consumidores.



**Figura 3.6:** Concentración media de amonio ( $\text{NH}_4^+$ ) dentro de las cajas de acrílico en el experimento con *Polysiphonia subtilissima* (último día). En este caso, se muestran las diferencias (ANOVA de 2 vías,  $p < 0,05$ ) entre los tratamientos de fertilización.



**Figura 3.7:** Abundancia media de anfípodos, del cangrejo *Cyrtograpsus angulatus* y del caracol *Heleobia* spp. dentro de las cajas de acrílico en el experimento con *Polysiphonia subtilissima* (A, B y C, respectivamente), y dentro del experimento con *Cladophora* sp. (D, E y F, respectivamente) para los tratamientos de consumidores (eje X) y fertilización (series). Se muestran las diferencias (ANOVAs de 2 vías,  $p < 0,05$ ) entre los tratamientos de consumidores (A, B y E) y nutrientes (C y D).



**Figura 3.8:** Esquema de los efectos discutidos en este capítulo: en la superficie arrecifal, para los consumidores grandes (**A**) y para los consumidores macrofaunales (**B**); y sobre el sedimento de áreas sin arrecifes, para los consumidores chicos (**C**) y los consumidores grandes (**D** y **E**). Las flechas indican el sentido del efecto: (+) positivo, (-) negativo, (±) neutro.

**Capítulo 4. Efecto de las macroalgas sobre la dinámica de crecimiento de *Ficopomatus enigmaticus*.**



## Resumen

Las macroalgas pueden afectar el reclutamiento de *Ficopomatus enigmaticus*, por ejemplo, compitiendo por nuevos sustratos u ofreciendo refugio adicional a partir del talo; también pueden afectar el desarrollo de los individuos adultos al crecer sobre los arrecifes, por ejemplo, disminuyendo la desecación en las mareas bajas o interfiriendo mecánicamente el filtrado. De esta forma, la presencia de las macroalgas podrían afectar el desarrollo de los arrecifes, y por ende, las interacciones entre ambos grupos. Para investigar estas posibles vías de interacción se evaluó (1) la competencia entre las macroalgas y *F. enigmaticus* en la colonización de nuevos sustratos; y (2) el reclutamiento, (3) la elongación de los tubos y (4) el estado de condición de los individuos de *F. enigmaticus*, en presencia y ausencia de macroalgas. Los muestreos y experimentos mostraron que no hubo competencia durante el reclutamiento sobre nuevos sustratos, pero que las macroalgas tuvieron efectos positivos en el reclutamiento de *F. enigmaticus* en la superficie arrecifal, promoviendo un alargamiento del tubo y un aumento del estado de condición de los poliquetos. Los resultados sugieren que las macroalgas favorecen el desarrollo de los arrecifes en un proceso de retroalimentación de ingeniería ecosistémica.

## Introducción

Las macroalgas pueden afectar la estructura de las comunidades por diferentes mecanismos (ej., como ingenieras ecosistémicas, mediante procesos de asimilación y disimilación, por aportes tróficos; ver Capítulo 2). En la laguna costera de Mar Chiquita, las macroalgas afectan la abundancia macrofaunal sobre la superficie arrecifal, y en el sedimento de las áreas sin arrecifes (Capítulo 2). Por lo tanto, las macroalgas también podrían afectar el desarrollo de *Ficopomatus enigmaticus*.

Las macroalgas y *F. enigmaticus* podrían interactuar durante el reclutamiento al competir por el sustrato (ej., valvas del sedimento; ver capítulo 1 y Schwindt e Iribarne 2000). Pero también, cuando crecen sobre los arrecifes, mediante un posible efecto de retroalimentación (i.e., causa y efecto de los cambios estructurales inducidos por el ingeniero ecosistémico en su propio desempeño, Jones et al. 1997). Por ejemplo, las macroalgas podrían favorecer o interferir el reclutamiento de *F. enigmaticus* en las áreas que ocupan (ej., macroalgas como ingenieras ecosistémicas, ver Capítulo 2). También podrían afectar positiva o negativamente a los individuos de *F. enigmaticus*, cambiando su forma corporal y su resistencia hidrodinámica al ser usados como sustrato (ver Wahl 1989); o modificando su balance energético (ej., positivamente: mediante cambios en las condiciones hidrodinámicas y en la concentración de alimento, ver Rabaut et al. 2007; negativamente: por interferencia del filtrado, ver Dittman y Robles 1991).

En particular, los tubos de *F. enigmaticus* exhiben diferentes morfologías de acuerdo a las condiciones ambientales (Bianchi y Morri 2001, Schwindt et al. 2004a), a ciertos procesos fisiológicos (ej., pueden crecer menos durante la gametogénesis o en períodos de asentamiento larvario; Obenat y Pezzani 1994, Bianchi y Morri 1996), y a

las interacciones con otros organismos (ej., competencia con otros organismos sésiles, Straughan 1972). También, la biomasa de las partes blandas puede variar (ej., incrementarse en condiciones apropiadas de temperatura y concentración de nutrientes, Schwindt et al. 2004b). Por lo tanto, los efectos de las macroalgas sobre *F. enigmaticus* podrían reflejarse en la colonización de nuevos sustratos, en el reclutamiento en áreas con y sin macroalgas, y también en la morfología de los tubos secretados (ver Bianchi y Morri 2001) y el estado de condición de los poliquetos (ver cambios en biomasa; Schwindt et al. 2004b).

Considerando que la colonización de nuevos sustratos es una vía por la cual los arrecifes aumentan su abundancia en la laguna (Schwindt e Iribarne 2000); que el agregado de nuevos individuos a la superficie arrecifal es un mecanismo por el cual los arrecifes aumentan su tamaño (Bianchi y Morri 1996); y que los cambios en la forma de los tubos y biomasa de los poliquetos pueden afectar otros procesos que dependen de la forma y estado corporal, como la fertilidad y la producción de gametas (ej., Dittman y Robles 1991, Charles et al. 2003), las macroalgas, al modificar estos parámetros, podrían afectar el desarrollo de los arrecifes. En este contexto, el objetivo de este capítulo fue determinar la importancia de los efectos de las macroalgas en el reclutamiento y crecimiento de *F. enigmaticus*. Para esto, se investigó la competencia entre las macroalgas y *F. enigmaticus* en la colonización de nuevos sustratos; y los efectos de las macroalgas sobre *F. enigmaticus*, comparando el reclutamiento, la elongación de los tubos y el estado de condición, en presencia y ausencia de macroalgas.

## Materiales y métodos

### Competencia entre *Ficopomatus enigmaticus* y las macroalgas en el reclutamiento sobre sustratos duros

Una forma de evaluar la competencia durante el reclutamiento entre las macroalgas y *F. enigmaticus* es comparar sus abundancias medias durante la colonización de nuevos sustratos (de aquí en adelante “núcleos”). Para esto, se monitoreó este proceso en valvas del caracol *Adelomelon brasiliense* Lamarck 1811 inicialmente desnudas (principal núcleo seleccionado por *F. enigmaticus*, Schwindt e Iribarne 2000). Las valvas ( $n = 30$ ; largo entre el ápice y el canal sifonal variable entre 8 a 14 cm; Fig. 4.1 A) fueron recolectadas desde C.E.L.P.A. hacia la boca de la laguna (Fig. 1 C). En el campo, se cepillaron, numeraron y dispusieron sobre el sedimento, atadas individualmente a estacas de madera (altura: 2 m), con un hilo de nylon (longitud: 1 m) adherido al ápice de las valvas con una pequeña bolita de masilla epoxy. Las estacas de madera se enterraron en el sedimento (profundidad: 1 m) en una línea intermareal paralela a la costa (~ 6 m; profundidad media en marea baja = 0,93 m, EE = 0,10, medida durante 11 días en enero de 2008) ubicada entre la costa y el límite de un área con arrecifes en San Gabriel (Fig. 1 B). El experimento comenzó en octubre de 2007, y en diciembre de 2007 y enero, febrero, abril, junio, agosto y octubre de 2008, se estimó visualmente la abundancia de *F. enigmaticus* (número de reclutas) y macroalga (% de cobertura). Teniendo en cuenta que el reclutamiento puede ocurrir en diferentes zonas de las valvas, se discriminó entre la parte interna y externa (Fig. 4.1 A). Se comparó el uso de las valvas por ambas especies poniendo a prueba la hipótesis nula de no diferencias en su abundancia media de cada grupo, a lo largo de los meses y en cada cara de la valva con ANOVAs de medidas repetidas ( $n = 10$ ; Zar 1999). El supuesto de

esfericidad se evaluó con el test de Mauchley; en caso de no cumplirse, se llevó a cabo un ajuste de Greenhouse–Geisser Epsilon (GGE) sobre los grados de libertad (ver Crowder y Hand 1999).

Durante el desarrollo del experimento se observó el reclutamiento del cirripedio *Balanus improvisus* y la presencia del cangrejo *Cyrtograpsus angulatus* dentro de las valvas. Ambas especies podrían afectar los resultados, por ejemplo, por competencia (ej., cirripedios, ver Anderson 1999) o por consumo y disturbios (ej., cangrejos, ver Botto e Iribarne 1999). Por lo tanto, se evaluó la relación entre la cobertura de macroalgas y la abundancia de cirripedios (estimada como el número de individuos.valva<sup>-1</sup>) en la cara externa de las valvas, y entre *F. enigmaticus* y la presencia de cangrejos (número de cangrejos.valva<sup>-1</sup>) en el lado interno, mediante correlaciones de Spearman (Zar 1999).

### **Efectos de las macroalgas en el reclutamiento de *Ficopomatus enigmaticus***

El efecto de las macroalgas en el reclutamiento de *F. enigmaticus*, se evaluó sobre los núcleos de la laguna y sobre la superficie arrecifal. Sobre los núcleos, se cuantificó la abundancia de las macroalgas (% de cobertura.núcleo<sup>-1</sup>) y de *F. enigmaticus* (número de tubos.núcleo<sup>-1</sup>) en diferentes núcleos recolectados al azar de cuadrados aleatorios (25 x 25 cm; n = 100; enero 2008). De cada cuadrado se recolectó un núcleo de cada tipo presente: valvas de *Mactra isabelleana*, de *Tagelus plebeius*, de *A. brasiliana* y "otros" (i.e., trozos de plásticos, vidrios, etc; ver Schwindt e Iribarne 2000). Para las valvas, se estimó la posición de recolección: "convexa", con el lado interno de la valva, o manto, hacia el sedimento (Fig. 4.1 A, B y C); "cóncava", con el lado externo de la valva hacia el sedimento (Fig. 4.1 A, B y C) y "sagital" (valva semienterrada o vertical). La abundancia de macroalgas y de *F. enigmaticus* se estimó discriminando entre lado

interno o externo de la valva (ver Fig. 4.1 A, B y C). Por lo tanto, las macroalgas y *F. enigmaticus* se encontraron en las siguientes posiciones: (1) convexa-externa (valvas en posición convexa, con los organismos hacia el sol), (2) convexa-interna (valvas en posición convexa, con los organismos hacia el sedimento), (3) cóncava-externa (valvas en posición cóncava, con los organismos hacia el sol) y (4) cóncava-interna (valvas en posición cóncava, con los organismos hacia el sedimento). El desarrollo de las macroalgas y *F. enigmaticus* en los diferentes tipos de núcleos, se comparó poniendo a prueba la hipótesis nula de no diferencias en la abundancia de ambos grupos entre núcleos mediante ANOVAs de 1 vía (Zar 1999). Su distribución en las valvas se comparó, evaluando la hipótesis nula de no diferencias en la abundancia para las posiciones definidas, mediante ANOVAs de 2 vías (factores: posición y lado de la valva; Zar 1999). Dado que la posición sagital sólo se consideró para las valvas de *M. isabelleana* y *T. plebeius*, se observó gráficamente la presencia o ausencia de macroalgas y *F. enigmaticus*. Cuando no se observaron diferencias en las abundancias medias, otras fuentes de variabilidad sobre los parámetros observados fueron consideradas en base a los resultados de las pruebas de hipótesis de las varianzas (ver Fraterrigo y Rusak 2008), que se llevaron a cabo en el desarrollo de los ANOVAs (ver Capítulo 1), y que fueron debidamente informadas en esos casos.

Sobre la superficie arrecifal, se comparó el reclutamiento de *F. enigmaticus* entre áreas con y sin macroalgas. Debido a la dificultad de identificar nuevos individuos en la matriz arrecifal, se realizaron trasplantes de segmentos de arrecife con tubos vacíos, estimándose la abundancia de reclutas mediante el conteo directo de tubos con individuos vivos. Los segmentos de arrecife se extrajeron con un tubo de PVC (diámetro: 5 cm; alto: 15 cm) del centro de áreas sin macroalgas de arrecifes

seleccionados al azar, y se dejaron fuera del agua una semana. Luego, fueron implantados en el centro de áreas con y sin macroalgas ( $n = 20$  por tratamiento) de arrecifes seleccionados al azar y al comienzo de la época de reclutamiento de *F. enigmaticus* (octubre 2009; Obenat y Pezzani 1994). Semanalmente, se controló la presencia de reclutas mediante la extracción de algunas réplicas que fueron debidamente reemplazadas por piezas en iguales condiciones. Se observaron reclutas en la primer semana de enero (2010). En ese momento, se recolectaron los segmentos y se cuantificaron los reclutas bajo lupa (3x y 20x - 40x). Se puso a prueba la hipótesis nula de no diferencias en la abundancia media de reclutas (número de individuos.unidad experimental<sup>-1</sup>) entre áreas con y sin macroalga mediante un test de t con aproximación para varianzas heterogéneas ("test tc ", Zar 1999).

### **Crecimiento y estado de condición de *Ficopomatus enigmaticus* en presencia o ausencia de macroalgas**

Los efectos de las macroalgas sobre *F. enigmaticus* pueden reflejarse en diferencias en el crecimiento individual de los tubos (ver Bianchi y Morri 2001, Schwindt et al. 2004b) en áreas con y sin macroalgas. Para evaluar la elongación de los tubos y el estado de condición de *F. enigmaticus* entre áreas con y sin macroalgas, se recolectaron al azar tubos de poliquetos de diferentes áreas con y sin macroalgas (un tubo por cada área). Las áreas fueron seleccionadas de 30 arrecifes diferentes (diámetro medio = 4,62 m, EE = 3,83; ~ 3 m de la costa; profundidad media durante la marea baja = 0,57 m, EE = 0,02, medido durante 20 días en diciembre de 2008) en dos estaciones: verano (diciembre de 2008) e invierno (julio 2009). El número de tubos medidos, que se corresponde con las áreas muestreadas ("verano":  $n_{\text{sin macroalga}} = 42$ ;  $n_{\text{con macroalga}} = 46$ ; "invierno":  $n_{\text{sin macroalga}} = 40$ ;  $n_{\text{con macroalga}} = 26$ ), difirió en función de la disponibilidad de

parches de macroalga (menor en invierno) y en la posibilidad de tomar adecuadamente las medidas que se detallan a continuación. Como medida de crecimiento se utilizó el incremento en el largo del tubo (0,01 mm) entre sucesivos anillos peristomiales (Straughan 1972); de aquí en adelante inter-anillo I, II y III (tomado de Schwindt et al. 2004b; Fig. 4.1 D. Las medidas se tomaron a partir de fotos digitales mediante el programa ImajeJ 1.34 S (<http://www.imagej.com>). Para el análisis se incorporó una cuarta medida: la distancia total (inter-anillo I + inter-anillo II + inter-anillo III; de aquí en adelante “largo total”; Fig. 4.1 C) dado que podría resultar más adecuada en términos comparativos porque el número de anillos peristomiales que se forman por período de crecimiento puede ser variable (Straughan 1972). El estado de condición (longitud.peso seco<sup>-1</sup>; precisión: longitud, 0,01 mm; peso seco, 0,0001 g) se estimó sobre los gusanos dentro de los tubos ( $n_{\text{con alga}}$  y  $n_{\text{sin alga}} = 20$ ). Los mismos se midieron mediante fotografías digitales como fue descrito y se secaron en estufa (3 días a 60 °C) para ser pesados. Se evaluó la hipótesis nula de no diferencias en el crecimiento medio y en el estado de condición de los individuos, entre áreas con y sin macroalgas, para cada estación, mediante test t (Zar 1999).

Para evaluar si las diferencias encontradas en el crecimiento de los tubos y en el estado de condición podrían deberse a las macroalgas, se realizaron trasplantes de poliquetos desde áreas sin macroalgas hacia áreas con macroalgas (verano: enero; invierno: agosto; 2009). En cada caso, se tomaron 24 segmentos de arrecifes con un cilindro de PVC como fue descrito. Los extremos de los tubos del segmento fueron marcados con pintura no tóxica, y se implantaron en el centro de 12 áreas con 100% de cobertura de macroalgas, y en 12 áreas sin macroalgas (controles). Las áreas con y sin macroalgas (ca. 40 cm<sup>2</sup>) fueron seleccionadas al azar de diferentes arrecifes. Al finalizar

el experimento (verano: 45 días; invierno: 35 días), se corroboró la supervivencia de los individuos trasplantados y se midió el incremento medio en largo de los tubos desde la marca inicial y su estado de condición ( $n = 4$  tubos por réplica). Se puso a prueba la hipótesis de que no hubo diferencias en el crecimiento medio y en el estado de condición de los poliquetos en áreas con y sin macroalgas, para cada estación, mediante test  $t_c$  (Zar 1999).

Finalmente, dado que el grado de agregación de los tubos puede afectar su longitud (la longitud de los tubos es inversamente proporcional al grado de agregación; ver Straughan 1972), se comparó el número de tubos observables a simple vista en áreas con y sin macroalgas (con 1 cm de agua). Se consideró que un número menor de tubos visibles en las condiciones de medición indican un menor grado de agregación. El muestreo se hizo por conteo directo de los poliquetos, en cuadrados de 25 x 25 cm ( $n_{\text{con alga}}$  y  $n_{\text{sin alga}} = 20$ ) seleccionados al azar sobre la superficie de diferentes arrecifes en febrero de 2009. Se evaluó la hipótesis nula de no diferencias en el grado de agregación de los tubos entre áreas con y sin macroalgas mediante un test  $t_c$  (Zar 1999).

## **Resultados**

### **Competencia entre *Ficopomatus enigmaticus* y las macroalgas en el reclutamiento sobre sustratos duros**

La cobertura media de macroalgas (principalmente *Polysiphonia subtilissima* y algas verdes en baja abundancia) en los caracoles trasplantados varió con los meses y el lado de la valva (Tabla 4.1): fue más abundante en diciembre (2007) y octubre (2008), en el lado externo de las valvas (Tukey HSD, meses x lado de la valva,  $p < 0,05$ ; Fig.

4.2 A); el número medio de tubos de *F. enigmaticus* varió con el lado de la valva (Tabla 4.1): fue mayor en el lado interno (Fig. 4.2 B).

No hubo correlación entre la abundancia de las macroalgas y el número de *B. improvisus* (lado externo de la valva,  $p= 0,33$ ;  $P > 0,05$ ) ni entre el número medio de cangrejos y de tubos de *F. enigmaticus* (lado interno de la valva,  $p= 0,31$ ;  $p > 0,05$ ).

### **Efectos de las macroalgas en el reclutamiento de *Ficopomatus enigmaticus***

Hubo diferencias en la abundancia de macroalgas (principalmente *Cladophora* sp.) y *F. enigmaticus* entre núcleos (ANOVA de 1 vía, macroalgas: datos transformados con potencia = 0,17;  $F_{3;169} = 12,6$ ;  $p < 0,05$ ; *F. enigmaticus*: datos transformados a rangos,  $F_{3;169} = 7,67$ ;  $p < 0,05$ ): las macroalgas fueron más abundantes en las valvas de *T. plebeius* y *M. isabelleana* (Tukey HSD,  $p < 0,05$ ; Fig. 4.3) y *F. enigmaticus* fue más abundante en las valvas de *A. brasiliiana* (Tukey HSD,  $p < 0,05$ ; Fig. 4.3). Las macroalgas y *F. enigmaticus* tuvieron diferente distribución en las valvas (ANOVAs de 2 vías, Tabla 4.2): en las valvas de *T. plebeius*, las macroalgas fueron más abundantes en la posición en el sedimento convexa (Fig. 4.4 A), en tanto *F. enigmaticus* fue más abundante en la posición cóncava-interna (Tukey HSD, posiciones x lados de la valva; Fig. 4.4 A); en las valvas de *M. isabelleana*, las macroalgas fueron más abundantes en la posición convexa-externa (Tukey HSD, posiciones x lados de la valva; Fig. 4.4 B), en tanto *F. enigmaticus* estuvo prácticamente ausente, sin diferencias en la abundancia media, y con mayor variabilidad en la posición convexa-interna (Levene,  $p < 0,05$ ); en la posición sagital de las valvas de *T. plebeius* se encontraron macroalgas (Fig. 4.4 A y B); en las valvas de *A. brasiliiana* las macroalgas fueron más abundantes en la posición convexa-externa (Tukey HSD, posiciones x lados de la valva; Fig. 4.4 C) y *F.*

*enigmaticus* en la posición cóncava-interna (Tukey HSD, posiciones x lados de las valvas; Fig. 4.4 C).

El reclutamiento de *F. enigmaticus* en la superficie arrecifal fue mayor en los segmentos trasplantados hacia áreas con macroalgas ( $tc_{31} = 2,83$ ;  $p < 0,05$ ; número medio de reclutas: con macroalgas= 3,17; EE = 0,71; sin macroalgas = 0,73; EE = 0,47).

### **Crecimiento y estado de condición de *Ficopomatus enigmaticus* en presencia o ausencia de macroalgas**

En verano, la longitud de los inter-anillos I y III, y el largo total, fue mayor en áreas con macroalgas, sin diferencias para el inter-anillo II (Tabla 4.3 A; Fig. 4.3 A), cuya longitud fue más variable en áreas sin macroalgas (Levene,  $p < 0,05$ ). En invierno, el inter-anillo I tuvo una longitud mayor en áreas con macroalgas (Tabla 4.3 B; Fig. 4.5 B), en tanto no hubo diferencias en la longitud media ni en la varianza de los inter-anillos II y III y largo total (Tabla 4.5 B, Levene,  $p > 0,05$ ; Fig. 4.5 B). El estado de condición medio fue mayor en las áreas con macroalgas en verano ( $tc_{11} = 7,14$ ;  $p < 0,05$ ; Fig. 4.6 A); sin diferencias en el estado de condición medio o varianza en invierno ( $tc_{32} = -0,12$ ;  $p > 0,05$ ; Levene,  $p > 0,05$ ; Fig. 4.6 B).

Los poliquetos trasplantados mostraron mayor crecimiento en áreas con algas en verano (Tabla 4.3 A; Fig. 4.5 A); sin diferencias en el crecimiento o varianza en invierno (Tabla 4.3 B, Levene  $p > 0,05$ ; Fig. 4.5 B). No hubo diferencias en el estado de condición en ninguna estación (verano:  $tc_{22} = 0,40$ ;  $p > 0,05$ ; invierno:  $tc_{15} = -1,49$ ;  $p > 0,05$ ; Fig. 4.6 B), siendo más variable en áreas con macroalgas (ambas estaciones; Levene,  $p < 0,05$ ).

La abundancia media de tubos visibles fue mayor en áreas sin macroalgas ( $t_{c24} = 8,59$ ;  $p < 0,05$ ; abundancia media de tubos: sin macroalga = 3,59; EE = 1,39; con macroalga = 0,76; EE = 0,51).

## Discusión

No se encontró interacción entre *F. enigmaticus* y las macroalgas en el reclutamiento sobre sustratos desnudos, pero en áreas previamente ocupadas por macroalgas (valvas y superficie arrecifal) el reclutamiento de *F. enigmaticus* fue mayor. En los arrecifes, el largo de los tubos y el estado de condición de los individuos de *F. enigmaticus* fue mayor en áreas con macroalgas.

Las macroalgas y los poliquetos serpúlidos pueden ser buenos competidores por el sustrato disponible (Paine y Suchanek 1983, Kupriyanova et al. 2001), sin embargo, en este trabajo se encontró que entre las macroalgas y *F. enigmaticus*, esta interacción no sería importante. Esto podría deberse a que las macroalgas crecen principalmente en la cara externa de las valvas de bivalvos (*M. isabelleana* y *T. plebeius*) en tanto *F. enigmaticus* recluta en la zona interna del caracol *A. brasiliiana*. Este patrón fue observado para *F. enigmaticus*, sugiriéndose que podría deberse al refugio de los consumidores (i.e. *C. angulatus*; Schwindt e Iribarne 2000). En este trabajo no se encontró relación entre la abundancia del cangrejo *C. angulatus* y el número de reclutas de *F. enigmaticus* dentro de las valvas, sin embargo, no se llevaron a cabo exclusiones que permitan concluir al respecto. No obstante, en baja frecuencia, *F. enigmaticus* colonizó la cara externa de las valvas de bivalvos cuando tuvieron macroalgas. Por lo tanto, las macroalgas podrían modificar ciertos parámetros que faciliten su reclutamiento (ej. limitar la intensidad de luz, ver Straughan 1972). Los resultados

muestran que no hay competencia entre las macroalgas y *F. enigmaticus* por nuevos sustratos, y sugieren que los efectos de las macroalgas en el reclutamiento de *F. enigmaticus* sobre los mismos no resulta significativo.

En la superficie arrecifal, las macroalgas favorecieron el reclutamiento de *F. enigmaticus* y promovieron una mayor longitud de los tubos y estado de condición, sobre todo en verano. En general, el conocimiento sobre los efectos de las macroalgas como epibiontes de arrecifes de poliquetos es escaso y se ha observado que pueden dañar la estructura de los tubos (ver Dubois et al. 2006). Sin embargo, en este caso, los tubos rígidos serían resistentes a la epibiosis (ver Wahl 1989) y las macroalgas podrían contribuir a estabilizar los arrecifes (sugerido para epibiosis de hidrozooos, briozoos y algas, Bianchi y Morri 1996) aun cuando limitaran su crecimiento (sugerido para epibiosis de briozoos, hongos, esponjas y algas, Schwindt et al. 2004a). Al mismo tiempo, dado que *F. enigmaticus* es un organismo filtrador, las macroalgas podrían limitar el crecimiento individual al obstruir el orificio del órgano alimentador y limitar la captura de alimento (ej. Denley y Underwood 1979, Dittman y Robles 1991) u otros procesos como la liberación de gametas (Wahl 2008). Dada la plasticidad morfológica que caracteriza a *F. enigmaticus* (Nishi y Nishihira 1997), la elongación de los tubos en presencia de macroalgas podría ser una respuesta para minimizar este efecto. También hubo un incremento en el estado de condición, que podría deberse a las macroalgas como trampa de alimento (ver Wahl 1989) o a una mayor disponibilidad de alimento por individuo (ver Petraitis 1995) dado que el número observable a simple vista de poliquetos alimentándose en las áreas con macroalgas es menor. A su vez, el menor grado de agregación pudo promover el alargamiento de los tubos, dado que la longitud de los tubos es inversamente proporcional a la densidad poblacional (Straughan 1972).

Estos efectos no fueron tan evidentes en invierno (la elongación de los tubos sólo ocurrió para el inter-anillo I y no hubo cambio del estado de condición), probablemente porque las algas son menos abundantes y pueden estar ausentes (Capítulo 1). Los resultados sugieren que los efectos de las macroalgas sobre *F. enigmaticus* en la superficie arrecifal resultan más importantes que en la colonización de nuevos sustratos.

Las interacciones descritas entre las macroalgas y *F. enigmaticus* ocurrieron principalmente a partir de cambios debidos a los efectos de ingeniería ecosistémica de *F. enigmaticus* (i.e. las estructuras arrecifales y el aumento de la biomasa de algas sobre su superficie) por lo que pueden ser consideradas mecanismos de retroalimentación (ver Jones et al. 2010). En resumen, se observó que la retroalimentación sobre *F. enigmaticus* debida a las macroalgas como epibiontes podría favorecer el crecimiento de los arrecifes (i.e. elongación de los tubos individuales, mejor estado de condición, asentamiento de nuevas generaciones; Fig. 4.7), en los meses en que están presentes y que coinciden con el reclutamiento de *F. enigmaticus*. Pero estos cambios también podrían tener efectos negativos, por ejemplo, al disminuir la frecuencia de tubos que se alimentan sin obstrucción (Fig. 4.7). Teniendo en cuenta las aparentes limitaciones en el establecimiento de nuevos arrecifes (ej. falta de disponibilidad de núcleos, Schwindt e Iribarne 2000) y la falta de evidencia sobre otros mecanismos de control (ej. bajo consumo por peces debido a su baja abundancia, Cousseau et al. 2001; falta de evidencia de consumo por cangrejos en las valvas de *A. brasiliiana*, este capítulo), podrían resultar significativos los factores que controlen el crecimiento de los arrecifes sobre los individuos establecidos (en este caso los arrecifes; ver Petraitis 1995, McQuaid y Lindsay 2000). En este sentido, el efecto relativo de las macroalgas como

ingenieras ecosistémicas, podría contribuir al mantenimiento de los arrecifes en el sistema.

## Tablas

**Tabla 4.1:** Resultados de los test (ANOVA de medidas repetidas) que comparan las abundancias medias de (A) las macroalgas y (B) *Ficopomatus enigmaticus* en las valvas de *Adelomelon brasiliiana* a lo largo de los meses muestreados y en función de cada lado de la valva. La sigla **nc** indica pruebas que no corresponde evaluar. De aquí en adelante, las diferencias entre medias se muestran con el valor del estadístico en negrita ( $p < 0,05$ ).

Abundancias	Tests para las medias		Ajuste univariado para medidas repetidas	
	F	gl	$\epsilon$	gl
<b>A) Macroalga (% de cobertura)</b>				
Meses	<b>9,97</b>	7;72	<b>0,58</b>	2,3;42,2
Lados de la valva	<b>48,64</b>	1;72	nc	nc
Meses* Lados de la valva	<b>9,21</b>	4;72	<b>0,58</b>	2,3;42,2
<b>B) <i>F. enigmaticus</i> (N° de tubos.valva<sup>-1</sup>)</b>				
Meses	<b>2,5</b>	4;72	0,71	2,8;51,4
Lados de la valva	<b>6,16</b>	1;72	nc	nc
Meses * Lados de la valva	2,18	4;72	0,71	2,8;51,4

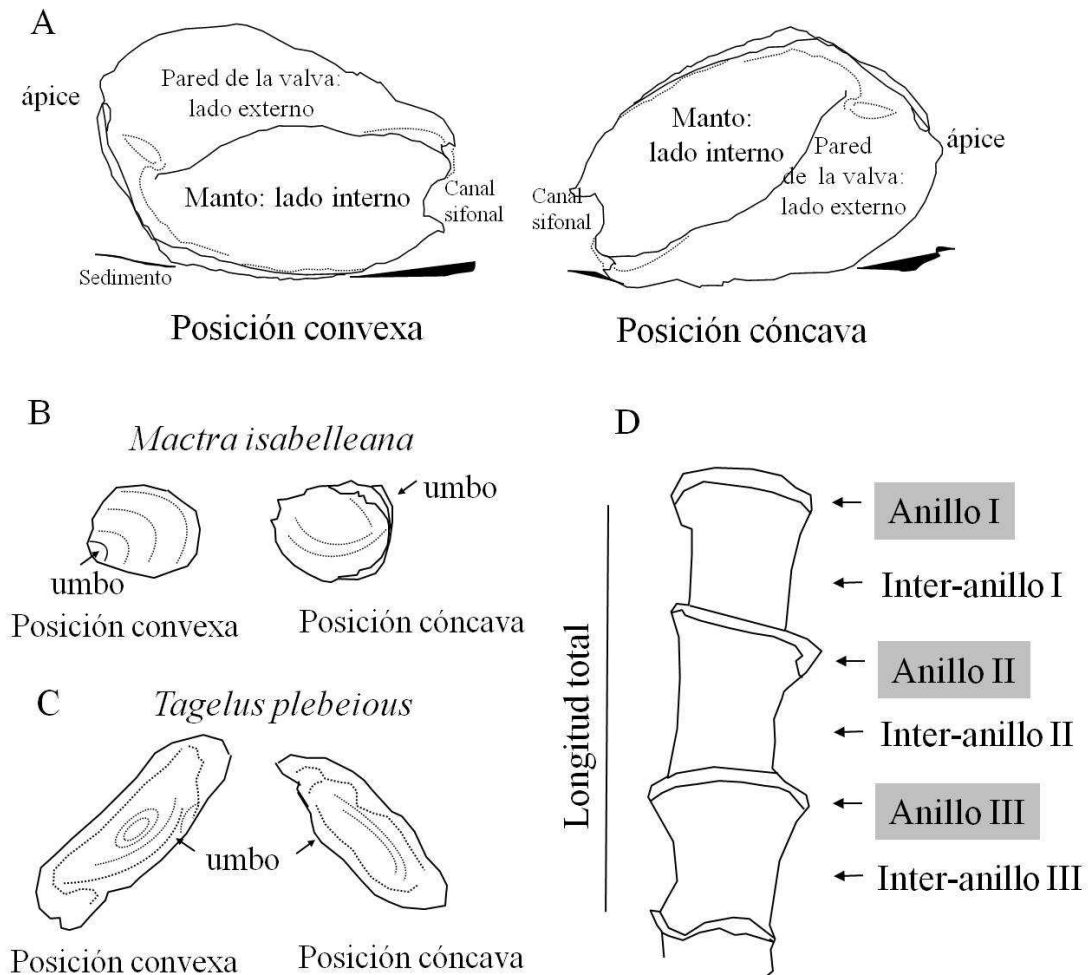
**Tabla 4.2:** Resultado de los ANOVAs de 2 vías (datos transformados a rangos) para las medias comparando diferencias en la abundancia media de las macroalgas (**A**, **C** y **E**) y *Ficopomatus enigmaticus* (**B**, **D** y **F**), teniendo en cuenta la posición de las valvas y de los organismos en las valvas de *Tagelus plebeius*, *Mactra isabelleana* y *Adelomelon brasiliana*.

Abundancias	Tests para las medias	
	F	gl
<b>(A)</b> Macroalga en <i>T. plebeius</i>		
Posición en el sedimento	<b>20,45</b>	1;27
Lados de la valva	4,04	1;27
Posición en el sedimento * Lados de la valva	4,04	1;27
<b>(B)</b> <i>F. enigmaticus</i> en <i>T. plebeius</i>		
Posición en el sedimento	<b>33,91</b>	1;27
Lados de la valva	<b>42,51</b>	1;27
Posición en el sedimento* Lados de la valva	<b>33,91</b>	1;27
<b>(C)</b> Macroalga en <i>M. isabelleana</i>		
Posición en el sedimento	<b>11,84</b>	1;63
Lados de la valva	<b>5,9</b>	1;63
Posición en el sedimento * Lados de la valva	<b>5,9</b>	1;63
<b>(D)</b> <i>F. enigmaticus</i> en <i>M. isabelleana</i>		
Posición en el sedimento	1,07	1;63
Lados de la valva	0,03	1;63
Posición en el sedimento * Lados de la valva	0,03	1;63
<b>(E)</b> Macroalga en <i>A. brasiliana</i>		
Posición en el sedimento	<b>41,69</b>	1;25
Lados de la valva	<b>14,47</b>	1;25
Posición en el sedimento * Lados de la valva	<b>14,47</b>	1;25
<b>(F)</b> <i>F. enigmaticus</i> en <i>A. brasiliana</i>		
Posición en el sedimento	<b>14,14</b>	1;25
Lados de la valva	<b>12,58</b>	1;15
Posición en el sedimento* Lados de la valva	<b>3,65</b>	1;15

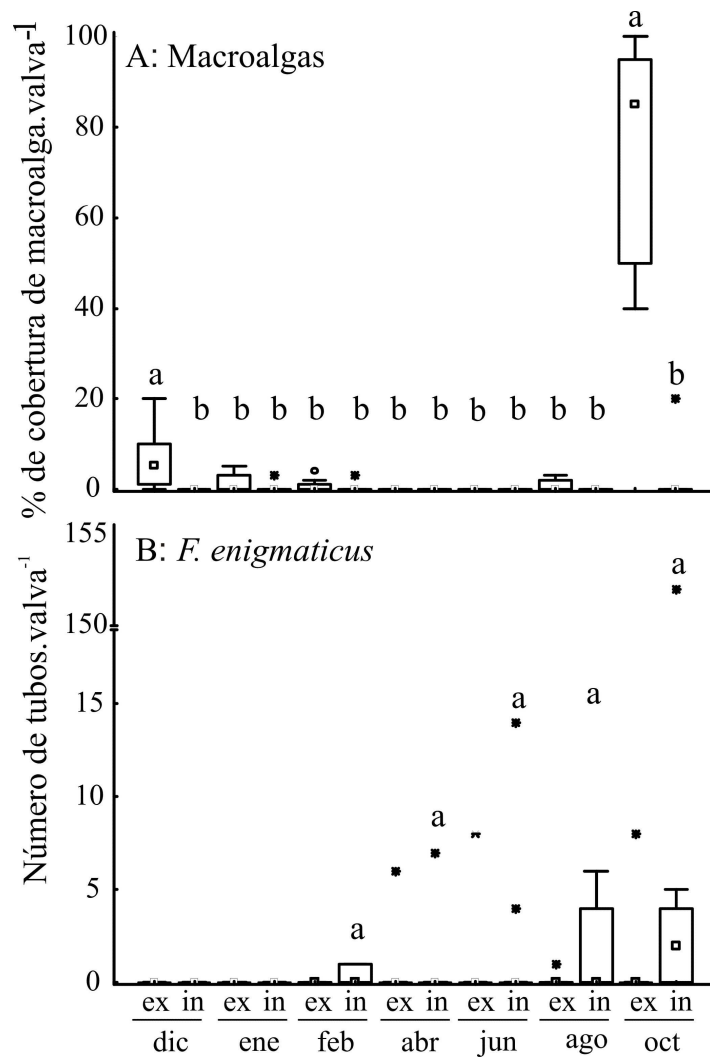
**Tabla 4.3:** Resultados de los test tc para las medias que comparan las longitudes de los inter-anillos I, II, III, y el largo total, de los tubos entre áreas con y sin macroalgas en (A) verano y (B) invierno, para los muestreos y el experimento.

<b>Longitud</b>	<b>(A) Verano</b>		<b>(B) Invierno</b>	
	tc	gl	tc	gl
Inter-anillo I	<b>2,33</b>	86	<b>3,23</b>	35
Inter-anillo II	-0,69	49	1,57	64
Inter-anillo III	<b>3,13</b>	70	-1,55	56
Largo total	<b>1,92</b>	51	0,4	64
Elongación del tubo en el experimento	<b>2,35</b>	19	1,23	22

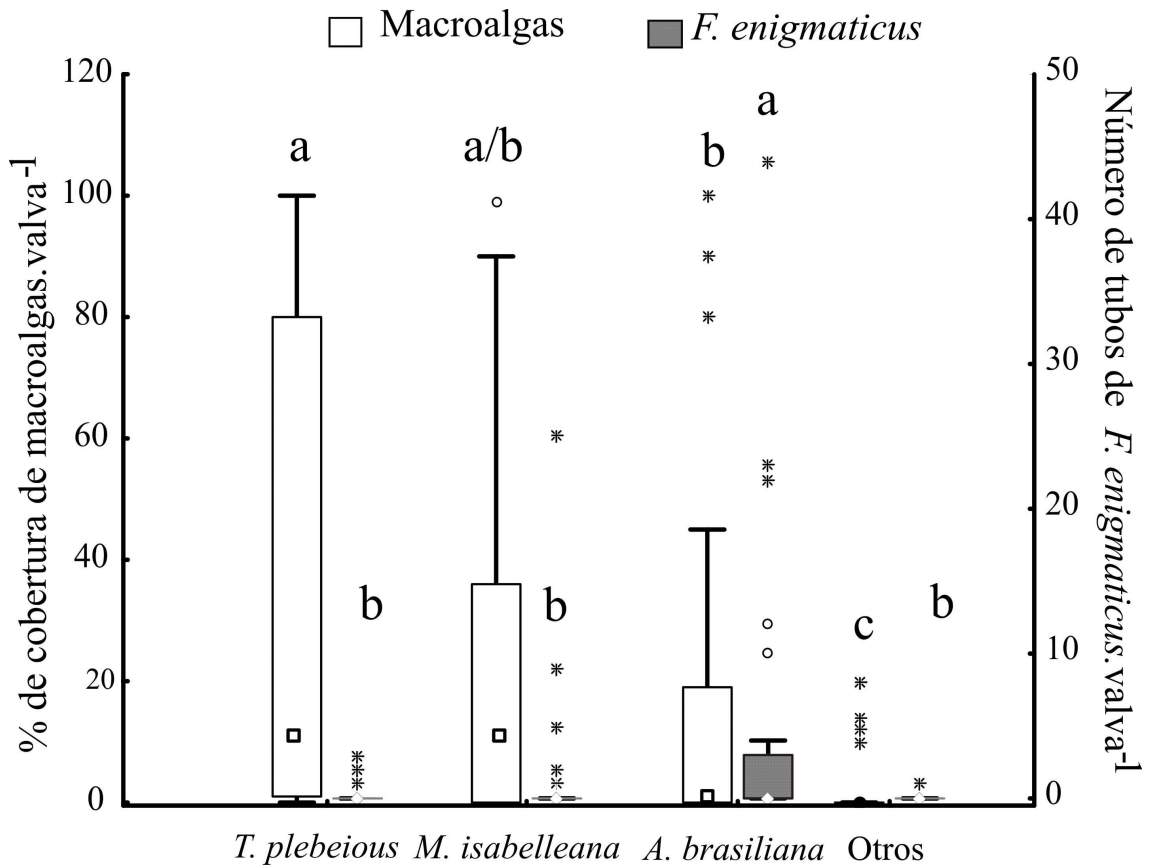
## Figuras



**Figura 4.1:** Esquema de la valvas de (A) *Adelomelon brasiliana*, (B) *Mactra isabelleana* y (C) *Tagelus plebeius*; se detallan algunas estructuras de las valvas y sus lados, así como las posiciones respecto del sedimento. En (D) se muestra un esquema de un tubo de poliqueto y las medidas tomadas para describir el crecimiento del mismo.

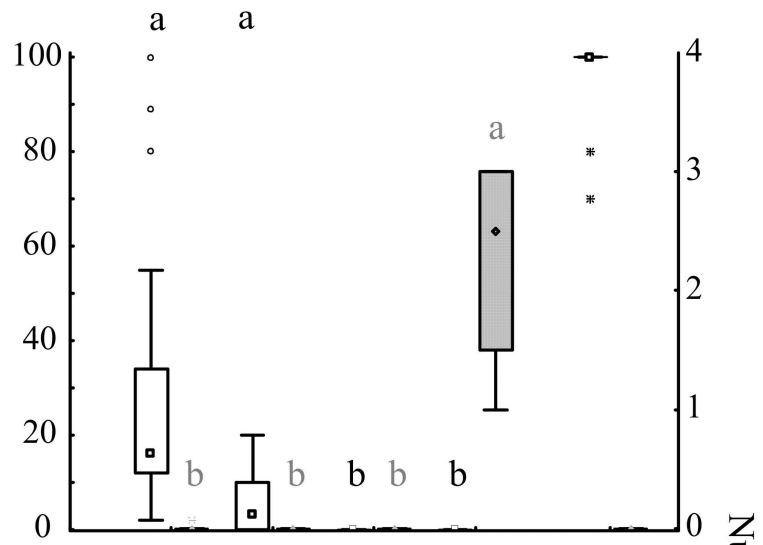


**Figura 4.2:** (A) Porcentaje de cobertura medio de macroalgas y (B) abundancia media de tubos de *Ficopomatus enigmaticus* en las valvas de *Adelomelon brasiliana* discriminadas por meses y lado de la valva (eje X; ex: externo; in: interno). Las letras muestran diferencias entre los tratamientos, siendo "a" la media más grande; no se utilizarán letras en caso de no encontrarse diferencias. En este caso, en (A) se muestran las diferencias (Tukey HSD,  $p < 0,05$ ) entre los meses y lado de la valva; y en (B) entre los lados de la valva (ANOVA medidas repetidas,  $p < 0,05$ ).

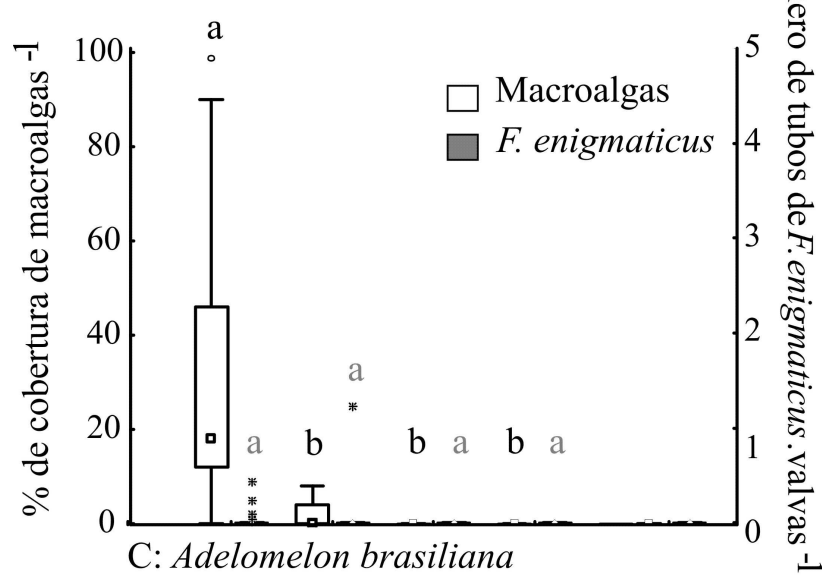


**Figura 4.3:** Abundancia de macroalgas (eje izquierda) y *Ficopomatus enigmaticus* (eje derecha) en los núcleos recolectados al azar. En este caso, las letras muestran las diferencias (Tukey HSD,  $p < 0,05$ ) entre los tipos de núcleo para cada grupo (series: macroalgas y *F. enigmaticus*). El total de cada tipo de núcleos recolectado es el siguiente: *Tagelus plebeius* = 40, *Mactra isabelleana* = 75, *Adelomelon brasiliana* = 29, otros núcleos = 33.

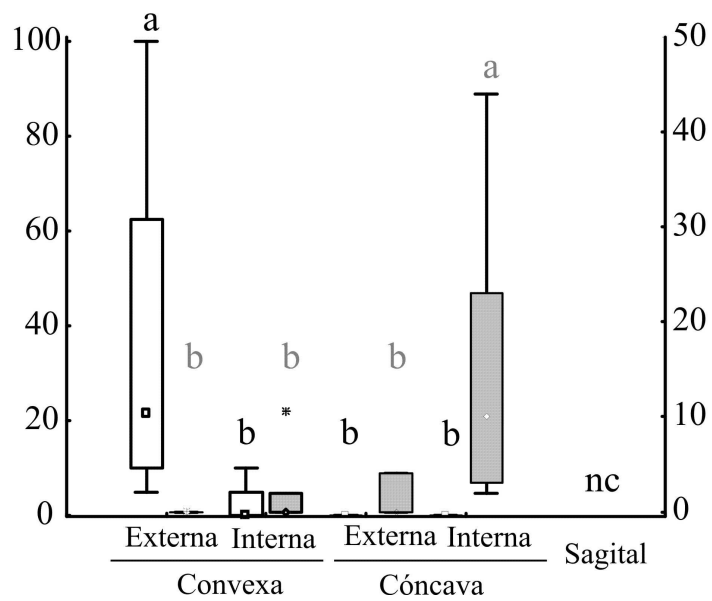
A: *Tagelus plebeius*



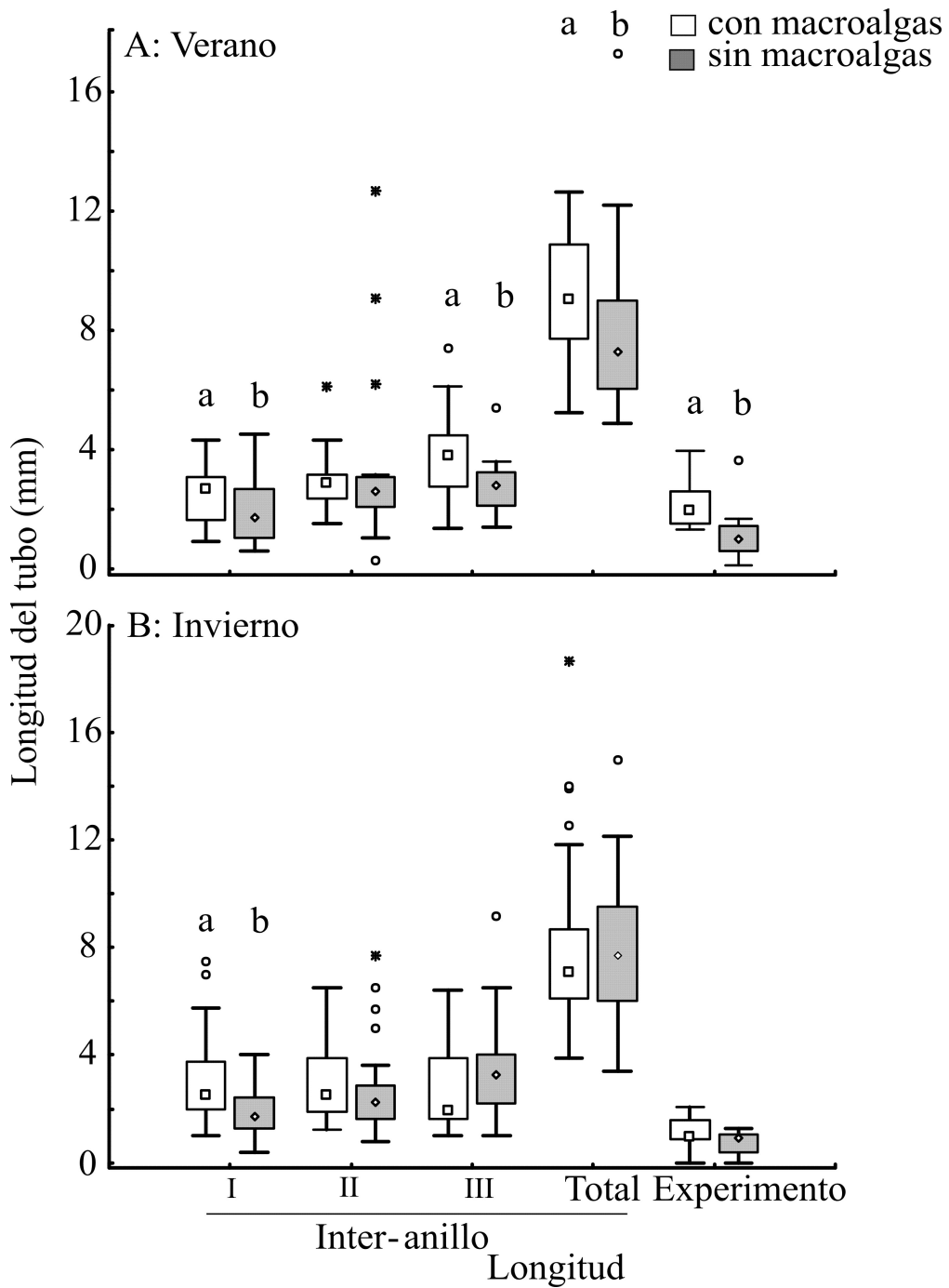
B: *Mactra isabelleana*



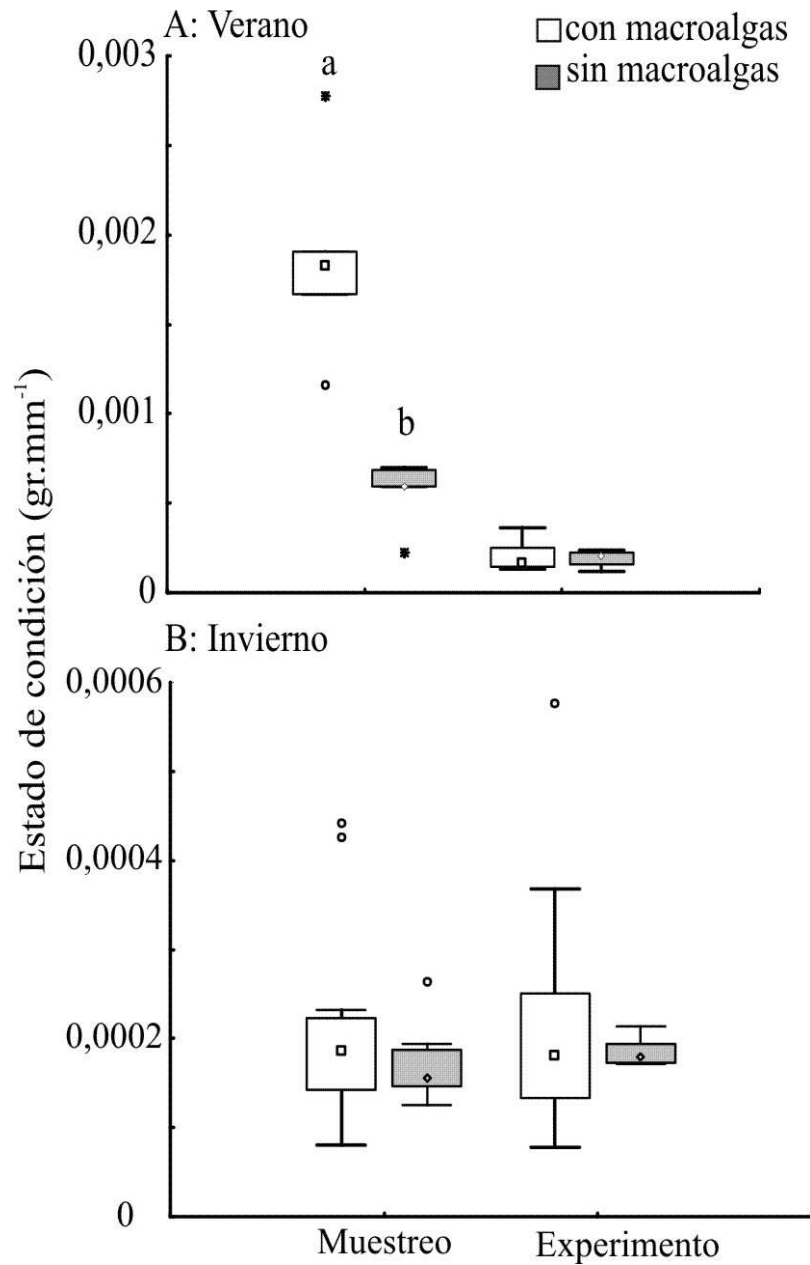
C: *Adelomelon brasiliana*



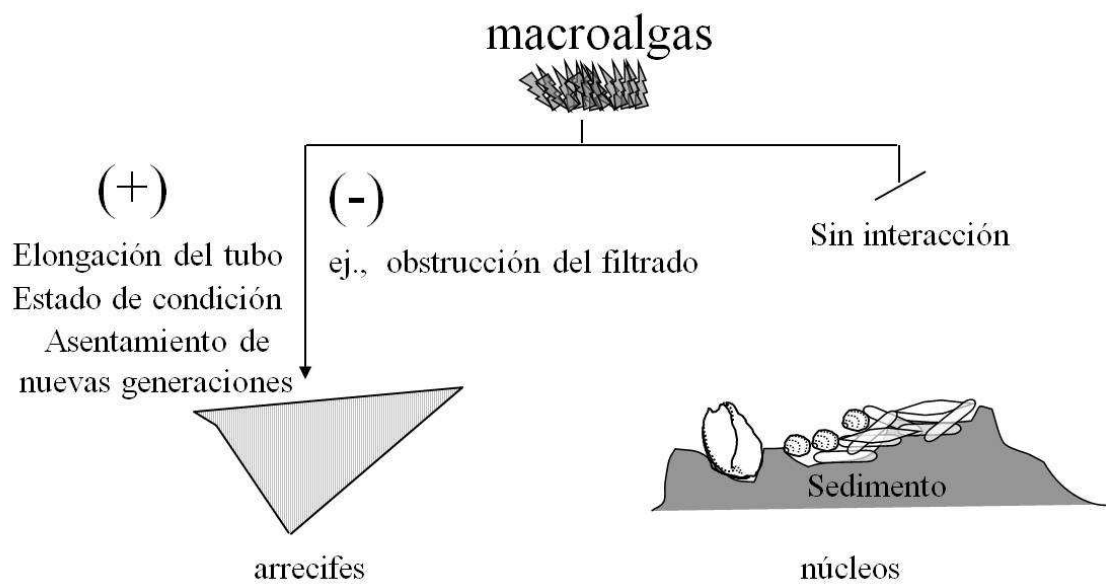
**Figura 4.4** (*página anterior*): Abundancia de macroalgas (eje Y izquierdo) y *Ficopomatus enigmaticus* (eje Y derecho) de (A) *Tagelus plebeius*, (B) *Maetra isabelleana* y (C) *Adelomelon brasiliana*, teniendo en cuenta el lado y forma en que las valvas fueron encontradas en el campo y la posición de los organismos (eje x). En este caso, en negro se muestran las diferencias para las macroalgas, y en gris para *F. enigmaticus* para los test indicados en los Resultados. La sigla **nc** señala las categorías que no corresponde evaluar.



**Figura 4.5:** Longitudes medias para las distancias inter-anillos y total del tubo entre áreas con y sin macroalgas en la superficie arrecifal, en los muestreos y en los experimentos en (A) verano e (B) invierno. Se muestran las diferencias (test tc) para cada longitud evaluada (eje X) en áreas con y sin macroalgas (series).



**Figura 4.6:** Estado de condición de los poliquetos en áreas con y sin macroalgas en la superficie arrecifal durante los muestreos descriptivos y los experimentos de trasplante en (A) verano e (B) invierno. En este caso, se muestra en (A) la diferencia (test tc) entre áreas con y sin macroalgas (series), para el muestreo (eje X).



**Figura 4.7:** Esquema de los efectos encontrados, y posibles consecuencias de los cambios ocurridos en los tubos, en relación a las macroalgas como epibiontes teniendo en cuenta su rol como ingenieras ecosistémicas, tanto en el crecimiento individual como en el reclutamiento.

## **Discusión general**

Las invasiones biológicas por ingenieros ecosistémicos son valoradas como casos de estudio que permiten evaluar los efectos de los cambios en el hábitat en las comunidades (Crooks 2009). Los temas abarcados incluyen la detección de los efectos de ingeniería ecosistémica del organismo invasor para ponderar sus efectos netos (Vitousek 1990, 1996). Estos estudios usualmente se basan en los efectos de sus estructuras físicas como nuevo hábitat (ej., tunicados: Castilla et al. 2004, moluscos bivalvos: Crooks 1998) o en sus efectos sobre el ambiente (ej., erosión del sustrato: Bertness 1984; estructura del hábitat: Lambrinos y Bando 2008). El contexto ambiental, los organismos afectados y la escala observada, son factores de interés que afectan la respuesta del ensamble de especies a la presencia del ingeniero ecosistémico invasor (ver Crooks 2002, Wright et al. 2006, Crooks 2009). En esta tesis, se investigó el estudio de los efectos de un ingeniero ecosistémico invasor, incorporando posibles cambios en el rol estructurador de las especies estudiadas como otra posible vía de cambio por la cual, un organismo invasor podría afectar ciertos procesos ecosistémicos; por ejemplo, el flujo de energía a través la cadena trófica.

Específicamente, se estudiaron los efectos de ingeniera ecosistémica de un organismo invasor formador de arrecifes, sobre los ensamblajes macroalgales. Se observó que los arrecifes de *Ficopomatus enigmaticus* modificaron la distribución y biomasa del ensamble de macroalgas, con un efecto neto que dependió de mecanismos directos e indirectos (Capítulo 1; Esquema 1 A y B); que las macroalgas afectaron los ensamblajes macrofaunales, en ausencia y presencia del invasor (Capítulo 2; Esquema 1 C); que los efectos de ingeniería ecosistémica de las macroalgas afectaron al invasor mismo (Capítulo 4; Esquema 1 D); y que otras fuerzas estructuradoras, como el consumo modularon estas interacciones (Capítulo 1 y 3; Esquema 1 C).

Este ingeniero ecosistémico invasor promueve la heterogeneidad espacial de la laguna costera al determinar áreas con arrecifes (con parches de sustrato duro entre sedimento desnudo) y sin arrecifes (sedimento con valvas de bivalvos; ver Capítulo 1). En este trabajo, las áreas libres de arrecifes fueron utilizadas como una aproximación para entender el comportamiento de los ensamblajes de macroalgas en la ausencia de los arrecifes (ver Capítulo 1 y 2); y el sedimento entre arrecifes, como una aproximación para entender sus efectos indirectos (ver Capítulo 1). Sin embargo, no es posible establecer el estado de la laguna en ausencia de los arrecifes (i.e, sin invasión, ver Capítulo 1). De forma similar, el rol de las macroalgas se comparó en base a la similitud estructural de las especies más abundantes (mismo grupo funcional, ver Capítulo 2). Esto permitió comparar su rol como hábitat (Capítulo 2); pero su aporte trófico podría diferir; por ejemplo, el cambio de algas verdes por algas rojas puede significar una disminución en la calidad del alimento (Montgomery y Gerking 1980). Los efectos de los consumidores sobre las macroalgas *Polysiphonia subtilissima* y *Cladophora* sp. (ver Capítulo 3) dieron cuenta de que las interacciones tróficas para ambas especies fueron diferentes. Sobre la base de estas consideraciones, los resultados aportan evidencias sobre algunas generalizaciones. En particular, sobre el estatus de las invasiones biológicas por ingenieros ecosistémicos como proceso de cambio, y modelo de estudio, del funcionamiento de las comunidades naturales.

Establecer los efectos de un organismo invasor (positivo, negativo o neutro, ver Ruiz et al. 1997) en el funcionamiento ecosistémico, contribuye a evaluar el estatus de las invasiones biológicas dentro de los procesos de cambio de las comunidades naturales acelerados por el hombre (Ruiz et al. 1997, Preisler et al. 2009). Los ingenieros ecosistémicos invasores suelen operar mediante efectos positivos, aumentando por

ejemplo, la biodiversidad asociada a sus estructuras (Jones et al. 1997, Crooks 1998, 2002). Sin embargo, no siempre estas interacciones son consideradas beneficiosas para la comunidad. Por ejemplo, cuando resultan en la facilitación de otros invasores (ej. Heiman et al. 2008), o modifican recursos que afectan negativamente a ciertas especies (ej., degradan el hábitat, ver Crooks 2002). La invasión de *F. enigmaticus* en la laguna costera de Mar Chiquita muestra diferentes perspectivas. Por ejemplo, los efectos directos e indirectos de los arrecifes en la macrofauna (Schwindt et al. 2001) y los cambios en la sedimentación (Schwindt et al. 2004a) afectan la integridad de la comunidad, e incluso las actividades recreacionales y deportivas (Schwindt e Iribarne 1998). Sin embargo, tienen efectos positivos como superficie para alimentación y descanso para las aves costeras (Bruschetti et al. 2009), o en el reclutamiento de *Cyrtograpsus angulatus* (Méndez Casariego et al. 2004). A nivel ecosistémico, su actividad como organismo filtrador disminuye la productividad primaria por consumo (Bruschetti et al. 2008), pero contribuye a mantener clara la columna de agua (Bruschetti et al. 2008) y a facilitar el acoplamiento de los procesos bentónico-pelágicos (Bruschetti et al. 2011). Efectos similares se han observado para esta especie en otros ambientes (Davies et al. 1989, Fornós, et al. 1997). En este sistema en particular, dado que la laguna recibe un aporte de nutrientes significativo de los campos (Capítulo 3), esto podría determinar que la misma no se comporte como un sistema eutrófico (ver Bruschetti et al. 2008). En este contexto, los efectos sobre los ensambles de macroalgas contribuirían a mantener la productividad del sistema (como aporte en biomasa de macroalgas; Capítulo 1), tal que los arrecifes ejercerían un control comunitario desde los niveles tróficos inferiores.

La predicción de los cambios en el funcionamiento de las comunidades debido a procesos invasivos se constituyó como una oportunidad de poner a prueba numerosas hipótesis sobre los mecanismos que estructuran las comunidades y los ecosistemas (ej., Vitousek 1990, Hooper et al. 2005). En este contexto, las invasiones biológicas por ingenieros ecosistémicos, además de examinar los efectos de los cambios en el hábitat, permiten una comprensión integrada del rol de las especies en la estructuración de las comunidades (Crooks 2002). Este concepto, en general refiere al estudio de los efectos del organismo invasor (Vitousek 1990, Crooks 2002), pero los cambios en los roles de las especies afectadas también serían informativos. Por ejemplo, los arrecifes de la ostra invasora *Crassostrea gigas* (Thunberg 1793) en el mar de Wadden (Alemania), disminuyen la competencia entre los consumidores de tallas intermedias (en función del tamaño de refugio que brindan), y en consecuencia, promueven una comunidad formada por especies de niveles tróficos más altos que la caracterizada por los arrecifes nativos del mejillón *Mytilus edulis* (*F. edulis* L) (Markert et al. 2010). Una hipótesis que se desprende de esto, y que fue abordada centralmente en esta tesis, es que los cambios en la composición de los ensambles podrían afectar los roles estructuradores de las especies.

En este trabajo, la importancia relativa de las macroalgas (en términos de frecuencias de especies afectadas; Capítulo 2) no varió entre áreas invadidas y áreas no invadidas, probablemente debido a la capacidad de las macroalgas para ejercer distintos efectos estructuradores y a la heterogeneidad espacial promovida por los arrecifes (ver Capítulo 2). Por su parte, las interacciones entre las macroalgas y los consumidores fueron diferentes entre estas áreas, contribuyendo a aumentar la heterogeneidad del hábitat al promover una distribución en parches de las macroalgas (Capítulo 3); sin

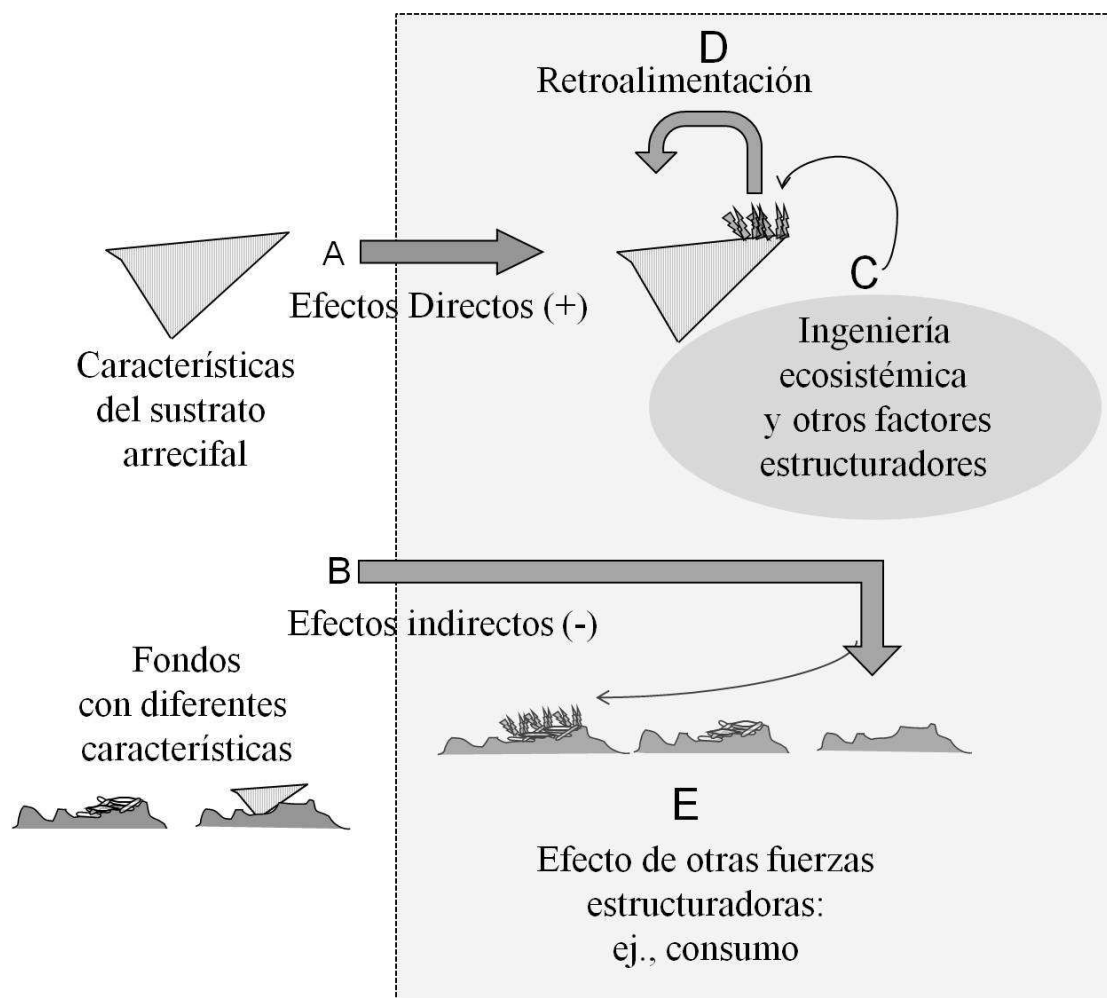
embargo, la importancia relativa del rol de las macroalgas en cada una de ellas es difícil de establecer. Por ejemplo, se considera que la abundancia de los arrecifes se encuentra en expansión en la laguna (Schwindt 2001, 2004b, Bruschetti et al. 2009). Por esto, una hipótesis planteada en este trabajo refirió a los efectos de las macroalgas en el desempeño de los arrecifes (Capítulo 4), dado que podría operar como una vía de control en un sistema donde los factores que limitan el desarrollo de *F. enigmaticus* no se encuentran bien establecidos y se suponen poco significativos (Capítulo 4). En este trabajo se encontró que las macroalgas favorecen ciertos parámetros poblacionales del poliqueto (Capítulo 4), sin embargo y aunque no fue evaluado en esta tesis, mis observaciones sugieren que la abundancia de arrecifes permanece relativamente constante. Por lo tanto, los resultados sugieren que las interacciones de las macroalgas estudiadas, variaron entre áreas invadidas, actuando de diferentes formas en cada una de ellas, pero sin modificar los efectos del organismo invasor.

Sin embargo, los arrecifes aumentan la biomasa de las macroalgas en general, y mayormente de *P. subtilissima* (Capítulo 1). Esta especie, presenta además un ciclo estacional con mayores valores de biomasa en los meses cálidos (Capítulo 1). Por lo tanto, de la misma forma que estos cambios representan un aumento en la productividad primaria de biomasa macroalgal (Capítulo 1), también podrían considerarse como un aumento en la disponibilidad de otros recursos aportados por las macroalgas, como por ejemplo, la disponibilidad del talo como hábitat. Por lo tanto, los arrecifes podrían estar sosteniendo de forma significativa a las macroalgas como factores estructuradores de esta comunidad a partir de los incrementos en biomasa que este promueve en el ecosistema.

En general, mis resultados concuerdan con ciertos trabajos en este sistema (Bruschetti et al. 2008, 2009, 2011) y en otros (Davies et al. 1989, Escapa et al. 2004), que proponen que los efectos de un organismo invasor pueden beneficiar ciertas funciones ecosistémicas. De esta forma, contribuyen con el desarrollo del marco general que propone incorporar la función que cumplen las especies invasoras en los ecosistemas como herramienta valorativa de sus efectos (Vitousek 1990, Chapin et al. 2000, Hooper et al. 2005). Teniendo en cuenta que estos modelos responden a invasiones por ingenieros ecosistémicos, el desarrollo de trabajos de investigación orientados a entender qué sucede con el rol de las especies de las comunidades invadidas, frente a los mismos y a otros escenarios (ej., ambientes con diferente estructura de hábitat, identificación de los efectos no debidos a ingeniería ecosistémica, invasores que no son ingenieros ecosistémicos), contribuirían a establecer la importancia de esta potencial vía de cambio de las especies invasoras.

Finalmente, los estudios sobre el proceso invasivo de *F. enigmaticus* tienen relevancia a nivel mundial (ver Heiman et al. 2008). Esta especie se encuentra en proceso de invasión en varios lugares del mundo (Norteamérica, Europa, África, Asia, Oceanía; ver Introducción General). En la región del Atlántico Suroccidental, la invasión ha sido detectada en ambientes similares a la laguna costera Mar Chiquita (En Uruguay: Laguna Garzón, Arroyo Valizas, Bahía de Montevideo, Arroyo Solís Grande, Laguna de Rocha, ver Borthagaray et al. 2006; en Argentina: Puerto de Quequén, Brankevich et al. 1988), y se ha propuesto que podría generar iguales efectos a los descritos, dada la similitud de los ambientes. Sin embargo, algunos resultados podrían variar en relación al grado de establecimiento (proporcional al tamaño y número de los arrecifes, Capítulo 1) y a las interacciones entre especies que ocurren en la comunidad

invadida (ej., debidas a potenciales cambios en los roles estructuradores, Capítulo 2, o modulando los efectos del invasor, Capítulo 3), incluyendo al organismo invasor (ej., mecanismos de retroalimentación, Capítulo 4). En esta tesis sólo se estudiaron los efectos de un ingeniero ecosistémico invasor sobre un grupo particular de organismos, pero los resultados sugieren que integrar las interacciones entre las especies y las posibles modificaciones en sus roles estructuradores al estudio de los procesos invasivos en general, contribuiría a obtener resultados con mayor marco predictivo que permitirían llevar a cabo el planeamiento de planes de manejo adecuados en el tratamiento de las especies invasoras.



**Esquema 1:** Principales interacciones encontradas en el desarrollo de esta tesis, teniendo en cuenta los cambios estructurales debidos al ingeniero ecosistémico invasor *F. enigmaticus* sobre el ensamble de macroalgas. Se encontró que los arrecifes (**A** y **B**) promovieron un cambio en la distribución y abundancia del ensamble de macroalgas, pero no afectaron el rol de las macroalgas como ingenieras ecosistémicas en áreas invadidas y no invadidas (**C**). Sin embargo, el rol de las macroalgas como ingenieras ecosistémicas, afectó positivamente el reclutamiento del organismo invasor, el crecimiento de sus tubos y su estado de condición (**D**); finalmente, estos cambios estarían mediados por otras interacciones de la comunidad, como el consumo.

## Bibliografía

- Abelson, A., Denny, M., 1997. Settlement of marine organisms in flow. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28, 317-339.
- Acha, E.M., 1990. Estudio anatómico-ecológico de la lisa (*Mugil liza*) durante su primer año de vida. *Frente Marítimo* 7, 37-43.
- Agresti, A., 1990. *Categorical Data Analysis*. John Wiley & Sons, Inc., New York, 710 pp.
- Albrecht, A., Reise, K., 1994. Effects of *Fucus vesiculosus* covering intertidal mussel beds in the Wadden Sea. *Helgoland Marine Research* 48, 243–256.
- Alfaro, A.C., Francois, T., Sergent, L., Duxbury, M., 2006. Identification of trophic interactions within an estuarine food web (northern New Zealand) using fatty acid biomarkers and stable isotopes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 70, 271-286.
- Allen, I.E., 1953. Distribution of marine invertebrates by ships. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 4, 307-316.
- Anderson, M.J., 1999. Distinguishing direct from indirect effects of grazers in intertidal estuarine assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 234, 199-218.
- Bazterrica, M.C., Silliman, B.R., Hidalgo, F., Crain, C., Bertness, M.D., 2007. Limpet grazing on physically stressful Patagonian rocky shores. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 353, 22-34.
- Bertness, M.D., 1984. Habitat and community modification by an introduced herbivorous snail. *Ecology* 65, 370-381.
- Bertness, M.D., Callaway, R., 1994. Positive interactions in communities. *TRENDS in Ecology and Evolution* 9, 191-193.
- Bertness, M.D., Leonard, G.H., Levine, J.M., Schmidt, P.R., Ingraham, V., 1999. Testing the relative contribution of positive and negative interactions in rocky intertidal communities. *Ecology* 80, 2711–2726.
- Bianchi, C.N., Morri, C., 1996. *Ficopomatus* “reefs” in the Po River Delta (Northern Adriatic): their constructional dynamics, biology, and influences on the brackish-water biota. *PSZN I: Marine Ecology* 17, 51–66.

- Bianchi, C.N., Morri, C., 2001. The battle is not to the strong: Serpulid reefs in the lagoon of Orbetello (Tuscany, Italy). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 53, 215-220.
- Bolam, S.G., Fernandes, T.F., Reada, P., Raffaelli, D., 2000. Effects of macroalgal mats on intertidal sandflats: an experimental study. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 249, 123-137.
- Booman, G. C., Calandroni, M., Laterra, P., Cabria, F., Iribarne, O., Vázquez, P., 2012. Areal changes of lentic water bodies within an agricultural basin of the Argentinean pampas. disentangling land management from climatic causes. *Environmental management*, DOI: 10.1007/s00267-012-9943-1.
- Born, W., Rauschmayer, F., Bräuer, I., 2005. Economic evaluation of biological invasions: a survey. *Ecological Economics* 55, 321-336.
- Borthagaray, A.I., Clemente, J.M., Boccardi, L., Brugnoli, E., Muniz, P., 2006. Potential impact of *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel) (Polychaeta: Serpulidae) invasion in Laguna de Rocha, Uruguay. *Pan-American Journal of Aquatic Science* 1, 57-65.
- Botto, F., Iribarne, O., 1999. Effect of the burrowing crab *Chasmagnathus granulata* (Dana) on the benthic community of a SW Atlantic coastal lagoon. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 241, 263-284.
- Bouma, T.J., Ortells, V., Ysebaert, T., 2009. Comparing biodiversity effects among ecosystem engineers of contrasting strength: macrofauna diversity in *Zostera noltii* and *Spartina anglica* vegetations. *Helgoland Marine Research* 63, 3-18.
- Brankevich, G., Bastida, R., Lemmi, C., 1988. A comparative study of biofouling settlements in different sections of Necochea power plant (Quequen port, Argentina). *Biofouling* 1, 113-115.
- Brawley, S.H., Johnson, L.E., 1992. Gametogenesis, gametes and zygotes: an ecological perspective on sexual reproduction in the algae. *British Phycological Journal* 27, 233-252.
- Bruno, J.F., O'Connor, M.I., 2005. Cascading effects of predator diversity and omnivory in a marine food web. *Ecology Letters* 8, 1048–1056.
- Bruschetti, C.M., Bazterrica, C., Luppi, T.A., Iribarne, O.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* 357, 76-83.
- Bruschetti, M., Luppi, T., Fanjul, E., Rosenthal, A., Iribarne, O., 2008. Grazing effect of the invasive reef-forming polychaete *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel) on phytoplankton biomass in a SW Atlantic coastal lagoon. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 354, 212-219.
- Bruschetti, M., Bazterrica, C., Fanjul, E., Luppi, T., Iribarne, O., 2011. Effect of biodeposition of an invasive polychaete on organic matter content and productivity of the sediment in a coastal lagoon. *Journal of Sea Research* 66, 20-28.
- Burkepile, D.E., Hay, M.E., 2006. Herbivore vs. nutrient control of marine primary producers: context-dependent effects. *Ecology* 87, 1328-3139.
- Canepuccia, A.D., Escapa, M., Daleo, P., Alberti, J., Botto, F., Iribarne, O.O., 2007. Positive interactions of the smooth cordgrass *Spartina alterniflora* on the mud snail *Heleobia australis*, in South Western Atlantic salt marshes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 353, 180-190.
- Carlton, J.T., 1987. Patterns of transoceanic marine biological invasions in the Pacific ocean. *Bulletin of Marine Science* 41, 452-265.
- Castilla, J., Lagos, N., Cerda, M., 2004. Marine ecosystem engineering by the alien ascidian *Pyura praeputialis* on a mid-intertidal rocky shore. *Marine Ecology Progress Series* 268, 119–130.
- Chapin, F. S. III, Zavaleta, E. S., Eviner, V. T., Naylor, R. L., Vitousek, P. M., Reynolds, H. L., Hooper, D. U., Lavorel, S., Sala, O. E., Hobbie, S. E., Mack, M. C., Díaz, S., 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405, 234–42.
- Charles, F., Jordana, E., Amouroux, J.-M., Grémare, A., Desmalades, M., Zudaire, L., 2003. Reproduction, recruitment and larval metamorphosis in the serpulid polychaete *Ditrupa arietina* (O.F. Müller). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 57, 435-443.
- Clarke, K.R., Warwick, R.M., 2001. *Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation*, Plymouth, U.K, 172 pp.
- Clayton, M.N., 1992. Propagules of marine macroalgae: structure and development. *European Journal of Phycology* 27, 219 - 232.

- Cohen, A.N., Carlton, J.T., 1995. Nonindigenous aquatic species in a United States estuary: a case study of the biological invasions of the San Francisco Bay and Delta. Report for the US Fish and Wildlife Service and Connecticut Sea Grant Program, pp. 251.
- Como, S., Rossi, F., Lardicci, C., 2006. Caging experiment: relationship between mesh size and artifacts. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 335, 157–166.
- Conover, W.J., 1999. *Practical nonparametric statistics*. John Wiley & Sons, New York, 597 pp.
- 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 biosfera Mar Chiquita: características físicas, biológicas y ecológicas*. Editorial Martín, Mar del Plata, Argentina, 187-203.
- Crooks, J.A., 1998. Habitat alteration and community-level effects of an exotic mussel, *Musculista senhousia*. *Marine Ecology Progress Series* 162, 137–152.
- Crooks, J.A., 2002. Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers. *Oikos* 97, 153-166.
- Crooks, J. A., 2009. The role of exotic marine ecosystem engineers. En: Rilov, G. y Crooks, J. A. (eds), *Biological invasions in marine ecosystems. Ecological, Management and Geographic Perspectives*. Springer, Verlag Berlin Heidelberg, pp. 642.
- Crooks, J. A., Khim, H. S., 1999. Architectural vs. biological effects of a habitat-altering, exotic mussel, *Musculista senhousia*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 240, 53–75.
- Crowder, M.J., Hand, D.J., 1999. *Analysis of repeated measures*. Chapman y Hall, New York, 257 pp.
- Daleo, P., Escapa, M., Alberti, J., Iribarne, O., 2006. Negative effects of an autogenic ecosystem engineer: interactions between coralline turf and an ephemeral green alga. *Marine Ecology Progress Series* 315, 67–73.
- Davies, B.R., Stuart, V., De Villiers, M., 1989. The filtration activity of a serpulid polychaete population (*Ficopomatus enigmaticus* Fauvel) and its effects on water quality in a coastal marina. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 29, 613–620.
- De Francesco, C. G., Isla, F. I., 2004a. Reproductive period and growth of the freshwater snail *Heleobia parchappi* (d'Orbigny, 1835) (Gastropoda: Rissoidea) in a shallow brackish habitat (Buenos Aires Province, Argentina). *Malacologia* 45, 443–450.

- De Francesco, C. G., Isla, F. I., 2004b. The life cycle and growth of *Heleobia australis* (D'Orbigny, 1835) and *H. conexa* (Gaillard, 1974) (Gastropoda: Rissoidea) in Mar Chiquita coastal lagoon (Argentina). *Journal of Molluscan Studies* 70, 173–178.
- Denley, E.J., Underwood, A.J., 1979. Experiments on factors influencing settlement, survival, and growth of two species of barnacles in New South Wales. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 36, 269-293.
- Diaz-Pulido, G., McCook, L., 2003. Relative roles of herbivory and nutrients in the recruitment of two coral reef seaweeds. *Ecology* 84, 2026-2033.
- Dittman, D., Robles, C., 1991. Effect of algal epiphytes on the mussel *Mytilus californianus*. *Ecology* 72, 286–296.
- Dobretsov, S., Wahl, M., 2001. Recruitment preferences of blue mussel spat (*Mytilus edulis*) for different substrata and microhabitats in the White Sea (Russia). *Hydrobiologia* 445, 27-35.
- Dobretsov, S., Dahms, H.-U., Qian, P.Y., 2006. Inhibition of biofouling by marine microorganisms and their metabolites. *Biofouling* 22, 43-54.
- Duarte, C.M., Cebrian, J., 1996. The fate of marine autotrophic production. *Limnology and Oceanography* 41, 1758-1766.
- Dubois, S., Commito, J. A., Olivier, F., Retière, C., 2006. Effects of epibionts on *Sabellaria alveolata* (L.) biogenic reefs and their associated fauna in the Bay of Mont Saint-Michel. *Environmental Studies* 68, 635–646.
- Eckman, J., Duggins, D., 1991. Life and death beneath macrophyte canopies: effects of understory kelps on growth rates and survival of marine, benthic suspension feeders. *Oecologia* 87, 473–487.
- Elton, C.S., 1958. *The ecology of invasions by animals and plants*, Methuen, London, 196 pp.
- Escalante, A., 2001. Alimentación de Juveniles y Adultos del "Pejerrey" *Odontesthes bonariensis* (Teleostei, Atherinopsidae). En: Iribarne, O. (Ed.), *Reserva de biosfera Mar Chiquita: características físicas, biológicas y ecológicas*. Editorial Martín, Mar del Plata, Argentina, 207-212.
- Escapa, M., Isacch, J. P., Daleo, P., Alberti, J., Iribarne, O., Borges, M., Dos Santos, E. P., Gagliardini, D. A., Lasta, M., 2004. The distribution and ecological effects of the

- introduced Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) in Northern Patagonia. *Journal of Shellfish Research* 23, 765–772.
- Everett, R.A., 1991. Intertidal distribution of infauna in a central California lagoon: the role of seasonal blooms of macroalgae. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 150, 223-247.
- Fasano, J., Hernandez, M., Isla, F., Schnack, E., 1982. Aspectos evolutivos y ambientales de la laguna Mar Chiquita (Provincia de Buenos Aires, Argentina). *Oceanologica Acta N.SP* 285, 292.
- Fletcher, R.L., Callow, M.E., 1992. The settlement, attachment and establishment of marine algal spores. *European Journal of Phycology* 27, 303-329.
- Fornós, J.J., Forteza, V., Martínez-Taberner, A., 1997. Modern polychaete reefs in Western Mediterranean lagoons: *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel) in the Albufera of Menorca, Balearic Islands. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 128, 175-186.
- Fraterrigo, J.M., Rusak, J.A., 2008. Disturbance-driven changes in the variability of ecological patterns and processes. *Ecology Letters* 11, 756–770.
- Freudentahl, A. S. L., Nielsen, M. M., Jensen, T., Jensen, K. T., 2010. The introduced clam *Ensis americanus* in the Wadden Sea: field experiment on impact of bird predation and tidal level on survival and growth. *Helgoland Marine Research* 64, 93–100.
- Godoy, E.A.S., Coutinho, R., 2002. Can artificial beds of plastic mimics compensate for absence of natural beds of *Sargassum furcatum*? *Journal of Marine Science* 59, 111-115.
- Grosholz, E.D., Ruiz, G.M., 2004. Spread and potential impact of the recently introduced European green crab, *Carcinus maenas*, in central California. *Marine Biology* 122, 239-247.
- Gulati, R.D., 1978. The ecology of common planktonic crustacea of the freshwaters in the Netherlands. *Hydrobiologia* 59, 101-112.
- Gutiérrez, J.L., Jones, C.G., Strayer, D.L., Iribarne, O.O., 2003. Mollusks as ecosystem engineers: the role of shell production in aquatic habitats. *Oikos* 101, 70-90.
- Hadwen, W.L., Arthington, A.H., 2007. Food webs of two intermittently open estuaries receiving 15N-enriched sewage effluent. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 71, 347-358.

- 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. *Hydrobiologia* 567, 285–306.
- Hay, M.E., Pawlik, J.R., Duffy, J.E., Fenical, W., 1989. Seaweed-herbivore-predator interactions: host-plant specialization reduces predation on small herbivores. *Oecologia* 75, 246-252.
- Hecky, R.E., Smith, R.E.H., Barton, D.R., Guildford, S.J., Taylor, W.D., Charlton, M.N., Howell, E.T., 2004. The near shore phosphorus shunt: a consequence of ecosystem engineering by dreissenids in the Laurentian Great Lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 61, 1285-1293.
- Heiman, K.W., Micheli, F., 2010. Non-native ecosystem engineer alters estuarine communities. *Integrative and Comparative Biology* 50, 226–36.
- Heiman, K., Vidargas, N., Micheli, F., 2008. Non-native habitat as home for non-native species: comparison of communities associated with invasive tubeworm and native oyster reefs. *Aquatic Biology* 2, 47–56.
- Hidalgo, F.J., Baron, P.J., Orensanz, J.M.L., 2005. A prediction come true: the green crab invades the Patagonian coast. *Biological Invasions* 7, 547-552.
- Hooper, D.U., Chapin III, F.S., Ewel, J.J.R., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J., Wardle, D.A., 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75, 3-35.
- Horne, A., McClelland, J.W., Valiela, I., 1994. The growth and consumption of macroalgae in estuaries: the role of invertebrate grazers along a nutrient gradient in Waquoit Bay, Massachusetts. *Biological Bulletin* 187, 279-280.
- Hulme, P.E., 2009. Trade, transport and trouble: managing invasive species pathways in an era of globalization. *Journal of Applied Ecology* 46, 10-18.

- Hulme, P.E., Pysek, P., Nentwig, W., Vilà, M., 2009. Will threat of biological invasions unite the European Union? *Science* 324, 40-41.
- Iribarne, O., 2001. Reserva de biosfera Mar Chiquita: Características físicas, biológicas y ecológicas. Editorial San Martín, Mar del Plata, Argentina, 320 pp.
- 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., Gaido, E.S., 2001. Evolución geológica de la laguna Mar chiquita. En: Iribarne, O. (Ed.), Reserva de Biosfera Mar Chiquita. Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata, 19-30.
- Jones, C. G., Gutiérrez, J. L., Groffman, P. M., Shachak, M., 2006. Linking ecosystem engineers to soil processes: a framework using the Jenny state Factor Equation. *European Journal of Soil Biology* 42, S39–S53.
- 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.
- Jones, C.G., Gutiérrez, J.L., Byers, J.E., Crooks, J.A., Lambrinos, J.G., Talley, T.S., 2010. A framework for understanding physical ecosystem engineering by organisms. *Oikos* 119, 1862-1869.
- Kamer, K., Fong, P., Kennison, R.L., Schiff, K., 2004. The relative importance of sediment and water column supplies of nutrients to the growth and tissue nutrient content of the green macroalga *Enteromorpha intestinalis* along an estuarine resource gradient. *Aquatic Ecology* 38, 45-56.
- Kamermans, P., Malta, E.-J., Verschuure, J.M., Schrijvers, L., Lentz, L.F., Lien, A.T.A., 2002. Effect of grazing by isopods and amphipods on growth of *Ulva* spp. (Chlorophyta). *Aquatic Ecology* 36, 425-433.
- Kazanci, N., Oguzkurt, D., Girgin, S., Dugel, M., 2003. Distribution of benthic macroinvertebrates in relation to physico-chemical properties in the Koycegiz-Dalyan estuarine channel system (Mediterranean Sea, Turkey). *Indian Journal of Marine Science* 32, 141-146.

- Korpinen, S., Jormalainen, V., Honkanen, T., 2007. Bottom – up and cascading top – down control of macroalgae along a depth gradient. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 343, 52–63.
- Kraufvelin, P., Salovius, S., Christie, H., Moy, F.E., Karez, R., Pedersen, M.F., 2006. Eutrophication-induced changes in benthic algae affect the behavior and fitness of the marine amphipod *Gammarus locusta*. *Aquatic Botany* 84, 199-209.
- Kupriyanova, E., Nishi, H.A., Hove, T., Rzhavsky, A.V., 2001. Life-history patterns in serpulimorph polychaetes: ecological and evolutionary perspectives. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 39, 1–101.
- Lambrinos, J.G., Bando, J., 2008. Habitat modification inhibits conspecific seedling recruitment in populations of an invasive ecosystem engineer. *Biological Invasions* 10, 729–741.
- Lapointe, B.E., 1997. Nutrient thresholds for bottom-up control of macroalgal blooms on coral reefs in Jamaica and Southeast Florida. *Limnology and Oceanography* 42, 1119-1131.
- Littler, M.M., Littler, D.S., 1980. The evolution of thallus form and survival strategies in benthic marine macroalgae: field and laboratory test of a functional form model. *American Naturalist* 116, 25-44.
- Littler, M.M., Arnold, K.E., 1982. Primary productivity of marine macroalgal functional-form groups from southwestern North America. *Journal of Phycology* 18, 307-311.
- Lodge, D.M., Kershner, M.W., Aloï, J.E., Covich, A.P., 1994. Effects on an omnivorous crayfish (*Orconectes rusticus*) on a freshwater littoral food web. *Ecology* 75, 1265-1281.
- Lomstein, V., Guldberg, L.B., Neubauer, A.T.A., Hansen, J., Donnelly, A., Herbert, R.A., Viaroli, P., Giordani, G., Azzoni, R., de Wit, R., Finster, K., 2006. Benthic decomposition of *Ulva lactuca*: a controlled laboratory experiment. *Aquatic Botany* 85, 271-281.
- Lotze, H.K., Lenihan, H.S., Bourque, B.J., Bradbury, R.H., Cooke, R.G., Kay, M.C., Kidwell, S.M., Kirby, M.X., Peterson, C.H., Jackson, J.B.C., 2006. Depletion, degradation, and recovery potential of estuaries and coastal seas. *Science* 312, 1806-1809.
- Lubchenco, J., 1982. Effects of grazers and algal competitors on fucoid colonization in tide pools. *Journal of Phycology* 18, 544-580.

- Lubchenco, J., Gaines, S., 1981. A unified approach to marine plant-animal interactions: I. Populations and communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12, 405-436.
- Marcovecchio, J., Freije, H., Marco, S., Gavio, A., Ferrer, L., Andrade, S., Beltrame, O., Lasteasuain, R., 2006. Seasonality of hydrographic variables in a coastal lagoon: Mar Chiquita, Argentina. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 16, 335-347.
- Markert, A., Wehrmann, A., Kröncke, I., 2010. Recently established *Crassostrea*-reefs versus native *Mytilus*-beds: differences in ecosystem engineering affects the macrofaunal communities (Wadden Sea of Lower Saxony, southern German Bight). *Biological Invasions* 12, 15-32.
- Martinetto, P., Palomo, G., Bruschetti, M., Iribarne, O., 2011a. 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* 91, 1385–1393.
- Martinetto, P., Teichberg, M., Valiela, I., Montemayor, D., Iribarne, O., 2011b. Top-down and bottom-up regulation in a high nutrient–high herbivory coastal ecosystem. *Marine Ecology Progress Series* 432, 69-82.
- McCook, L.J., Jompa, J., Diaz-Pulido, G., 2001. Competition between corals and algae on coral reefs: a review of evidence and mechanism. *Coral Reefs* 19, 400-417.
- Mckindsey, C.W., Bourget, E., 2001. Diversity of a northern rocky intertidal community: The influence of body size and succession. *Ecology* 82, 3462-3478.
- McQuaid, C.D., Lindsay, T.L., 2000. Effect of wave exposure on growth and mortality rates of the mussel *Perna perna*: bottom-up regulation of intertidal populations. *Marine Ecology Progress Series* 206, 147–154.
- Melbourne, B.A., Cornell, V., Davies, K.F., J., C., Elmendorf, D., Freestone, A.L., J., R., Susan, H., Hastings, A., Holland, M., Holyoak, M., Lambrinos, J., Moore, K., Yokomizo, H., 2007. Invasion in a heterogeneous world: resistance, coexistence or hostile takeover? *Ecology Letters* 10, 77-94.
- Méndez Casariego, A., Schwindt, E., Iribarne, O.O., 2004. Evidence of habitat structure-generated bottleneck in the recruitment process of the SW Atlantic crab *Cyrtograpsus angulatus*. *Marine Biology* 145, 259-264.

- Menge, B., 1992. Community regulation: under what conditions are bottom-up factors important on rocky shores? *Ecology* 73, 755-765.
- Menge, B., 2000. Top-down and bottom-up community regulation in marine rocky intertidal habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 250, 257–289.
- Montgomery, W.L., Gerking, S.D., 1980. Marine macroalgae as foods for fishes: an evaluation of potential food quality. *Environmental Biology of Fishes* 5, 143-153.
- Moreno, C.A., 1995. Macroalgae as a refuge from predation for recruits of the mussel *Choromytilus chorus* (Molina, 1782) in Southern Chile. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 191, 181-193.
- Mörk, 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* 84, 331-336.
- Mullan Crain, C., Bertness, M. D., 2005. Community impacts of a tussock sedge: is ecosystem engineering important in benign habitats ? *Ecology* 86, 2695–2704.
- Muniz, P., Clemente, J., Brugnoli, E., 2005. Benthic invasive pests in Uruguay: A new problem or an old one recently perceived? *Marine Pollution Bulletin* 50, 993-1018.
- Nishi, E., Nishihira, M., 1997. Spacing pattern of two serpulid polychaetes, *Pomatoleios kraussi* and *Hydroides elegans* revealed by the nearest-neighbor distance method. *Natural History Research* 4, 101–111.
- Nogaro, G., Mermillod-Blondin, F., Valett, M. H., François-Carcaillet, F., Gaudet, J. P., Lafont, M., Gibert, J., 2009. Ecosystem engineering at the sediment-water interface: bioturbation and consumer-substrate interaction. *Oecologia* 161, 125–38.
- Norkko, A., 1998. The impact of loose-lying algal mats and predation by the brown shrimp *Crangon crangon* (L.) on infaunal prey dispersal and survival. *Journal of Experimental Biology and Ecology* 221, 99-116.
- Norkko, J., Bonsdorff, E., Norkko, A., 2000. Drifting algal mats as an alternative habitat for benthic invertebrates: Species specific responses to a transient resource. *Journal of Experimental Biology and Ecology* 248, 79-104.
- Obenat, S.M., Pezzani, S.E., 1994. Life cycle and population structure of the polychaete *Ficopomatus enigmaticus* (Serpulide) in Mar Chiquita coastal lagoon, Argentina. *Estuaries* 17, 263-270.

- Orensanz, J.M., Estivariz, M.C., 1971. Los anélidos poliquetos de aguas salobres de la Provincia de Buenos Aires. *Revista del Museo La Plata, Universidad Nacional de La Plata* 11, 95-112.
- Orúe, M., Booman, G., Laterra, P., 2011. Uso de la tierra, configuración del paisaje y el filtrado de sedimentos y nutrientes por humedales y vegetación ribereña. En, Laterra, P., Jobbágy, E., y Paruelo, J. (Eds), *Valoración de servicios ecosistémicos: Conceptos, herramientas y aplicaciones para el ordenamiento territorial*. INTA ediciones, Buenos Aires, pp. 237–254.
- Paine, R.T., Suchanek, T.H., 1983. Convergence of ecological processes between independently evolved competitive dominants: a tunicate-mussel comparison. *Evolution* 37, 821-831.
- Pedersen, M., Borum, J., 1996. Nutrient control of algal growth in estuarine waters. Nutrient limitation and the importance of nitrogen requirements and nitrogen storage among phytoplankton and species of macroalgae. *Marine Ecology Progress Series* 142, 261-272.
- Pedersen, F.M., Borum, J., 1997. Nutrient control of estuarine macroalgae: growth strategy and the balance between nitrogen requirements and uptake. *Marine Ecology Progress Series* 161 155-163.
- Petraitis, P.S., 1995. The role of growth in maintaining spatial dominance by mussels (*Mytilus edulis*). *Ecology* 76, 1337-1346.
- Piazzzi, L., Ceccherelli, G., Cinelli, F., 2001. Threat to macroalgal diversity: effects of the introduced green alga *Caulerpa racemosa* in the Mediterranean. *Marine Ecology Progress Series* 210, 149-159.
- Preisler, R.K., Wasson, K., Wolff, W.J., Tyrrell, M.C., 2009. Invasions of estuaries vs the adjacent open coast: a global perspective. In: Rilov, G., Crooks, J.A. (Eds.), *Biological Invasions in Marine Ecosystems. Ecological, Management, and Geographic Perspectives*. Springer, Verlag Berlin Heidelberg, 587-617.
- Quinn, G.P., Keough, M.J., 2002. *Experimental design and data analysis for biologists*. Press Syndicate of the University of Cambridge, United Kingdom, 527 pp.

- Rabaut, M., Guilini, K., Hoey, G.V., 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.
- Read, G.B., Gordon, D.P., 1991. Adventive occurrence of the fouling serpulid *Ficopomatus enigmaticus* (Polychaeta) in New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 25, 269-274.
- Riera, P., Hubas, C., 2003. Trophic ecology of nematodes from various microhabitats of the Roscoff Aber Bay (France): importance of stranded macroalgae evidenced through  $\delta^{13}C$  and  $\delta^{15}N$ . *Marine Ecology Progress Series* 260, 151-159.
- Ruiz, G.M., Carlton, J.T., Grosholz, E.D., Hines, A.H., 1997. Global invasions of marine and estuarine habitats by non-indigenous species: mechanisms, extent, and consequences. *American Zoologist* 37, 621-632.
- Russo, A.R., 1988. Detritus and epibiota on artificial substrata: the possible role of food in structuring Hawaiian epiphytal amphipod communities. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie* 73, 319-325.
- Sakai, A. K., Allendorf, F. W., Holt, J. S., Lodge, M., Molofsky, J., With, K. A., Cabin, R. J., Cohen, J. E., Norman, C., Mccauley, D. E., Neil, P. O., Parker, M., Thompson, J. N., Weller, S. G., 2001. The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32, 305-332.
- Savage, C., Elmgren, R., 2004. Macroalgal (*Fucus vesiculosus*)  $\delta^{15}N$  values trace decrease in sewage influence. *Ecological Applications* 14, 517-526.
- Schratzberger, M., Warwick, R.M., 1999. Impact of predation and sediment disturbance by *Carcinus maenas* (L.) on free-living nematode community structure. *Marine Ecology Progress Series* 235, 255-271.
- Schwindt, E., Iribarne, O. O., 1998. Reef of *Ficopomatus enigmaticus* (Polychaeta; Serpulidae) in the Mar Chiquita coastal lagoon, Argentina. *Bolletino Societat D'Historia Natural de Les Balears* 41, 35-40.
- Schwindt, E., Iribarne, O., 2000. Settlement sites, survival and effects on benthos of an introduced reef-building polychaete in a SW Atlantic coastal lagoon. *Bulletin of Marine Science* 67, 73-82.

- Schwindt, E., Bortolus, A., Iribarne, O.O., 2001. Invasion of a reef-builder polychaete: direct and indirect impacts on native benthic community structure. *Biological Invasions* 3, 137-149.
- Schwindt, E., De Francesco, C.G., Iribarne, O.O., 2004a. Individual and reef growth of the invasive reef-building polychaete *Ficopomatus enigmaticus* in a south-western Atlantic coastal lagoon. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 84, 987-993.
- Schwindt, E., Iribarne, O.O., Isla, F.I., 2004b. Physical effects of an invading reef-building polychaete on an Argentinean estuarine environment. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 59, 109-120.
- Silliman, B. R., Zieman, J. C., 2001. Top-down control of *Spartina alterniflora* production by periwinkle grazing in a Virginia salt marsh. *Ecology* 82, 2830–2845.
- Solórzano, L., 1969. Determination of ammonia in natural waters by the phenolhypochlorite method. *Limnology & Oceanography* 14, 799-801.
- Sousa-Dias, A., Melo, R.A., 2008. Long-term abundance patterns of macroalgae in relation to environmental variables in the Tagus Estuary (Portugal). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 76, 21-28.
- Steneck, R.S., Dethier, M.N., 1994. A functional group approach to the structure of algal-dominated communities. *Oikos* 69, 476-498.
- Stewart, H.L., Carpenter, R.C., 2003. The effects of morphology and water flow on photosynthesis of marine macroalgae. *Ecology* 84, 2999-3012.
- Straughan, D., 1972. Ecological studies of *Mercierella enigmatica* (Anellida: Polychaeta) in the Brisbane River. *Journal of Animal Ecology* 41, 93-136.
- Teichberg, M., Fox, S.E., Aguila, C., Olsen, Y.S., Valiela, I., 2008. Macroalgal response to experimental nutrient enrichment in shallow coastal waters: Growth, internal nutrient pools, and isotopic signatures. *Marine Ecology Progress Series* 368, 117-126.
- Ten Hove, H.A., Weerdenburg, J.C.A.B.B., 1978. A generic revision of the brackish-water serpulid *Ficopomatus* Southern 1921 (Polychaeta: Serpulidae), including *Mercierella* Fauvel 1923, *Sphaeropomatus* Treadwell 1934, *Mercierellopsis* Rioja 1945 and *Neopomatus* Pillai 1960. *Biological Bulletin* 154, 96-120.

- Thiel, M., Ulrich, W., 2002. Hard rock versus soft bottom: The fauna associated with intertidal mussels beds on hard bottoms along the coast of Chile, and considerations on the functional role of mussels beds. *Helgoland Marine Research* 56, 21-30.
- Thorp, C.H., 1994. Population variation in *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel) (Polychaeta, Serpulidae) in a brackish water millpond at Emsworth, West Sussex, U.K. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* 162, 585-591.
- Thrush, S.F., Pridmore, R.D., Hewitt, J.E., Cummings, V.J., 1991. Impact of ray feeding disturbances on sandflat macrobenthos: do communities dominated by polychaetes or shellfish respond differently? *Marine Ecology Progress Series* 69, 245-252.
- Thrush, S.F., Pridmore, R.D., Hewitt, J.E., Cummings, V.J., 1994. The importance of predators on a sandflat: interplay between seasonal changes in prey densities and predator effects. *Marine Ecology Progress Series* 107, 211-222.
- Trancoso, A.R., Saraiva, S., Fernandes, L., Pina, P., Leitão, P., Nevesa, R., 2005. Modelling macroalgae using a 3D hydrodynamic-ecological model in a shallow, temperate estuary. *Ecological Modelling* 187, 232-246.
- Troost, K., 2010. Causes and effects of a highly successful marine invasion: Case-study of the introduced Pacific oyster *Crassostrea gigas* in continental NW European estuaries. *Journal of Sea Research* 64, 145–165.
- Vadas, R.L., Johnson, S., Norton, T.A., 1992. Recruitment and mortality of early post-settlement stages of benthic algae. *European Journal of Phycology* 27, 331-335.
- Vázquez-Luis, M., Sanchez-Jerez, P., Bayle-Sempere, J.T., 2010. Effects of *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea* on prey availability: an experimental approach to predation of amphipods by *Thalassoma pavo* (Labridae). *Hydrobiologia* 654, 147-154.
- Vitousek, P. M., 1990. Biological invasions and ecosystem processes: towards an integration of population biology and ecosystem studies. *Oikos* 57, 7–83.
- Vitousek, P. M., D'Antonio, C. M., Loope, L. L., Westbrooks, R., 1996. Biological Invasions as Global Environmental Change. *American Scientist* 84, 468–478.
- Vogt, H., Schramm, W., 1991. Conspicuous decline of *Fucus* in Kiel Bay (Western Baltic): what are the causes ?'. *Marine Ecology Progress Series* 69, 189–194.
- Wahl, M., 1989. Marine epibiosis. I. Fouling and antifouling: some basic aspects. *Marine Ecology Progress Series* 58, 175-189.

- Wahl, M., 2008. Ecological lever and interface ecology: epibiosis modulates the interactions between host and environment. *Biofouling* 24, 427-438.
- Wallentinus, I., Nyberg, C.D., 2007. Introduced marine organisms as habitat modifiers. *Marine Pollution Bulletin* 55, 223-332.
- Wasson, K., Zabinc, C.J., Bedinger, L., Diaz, M.C., Pearse, J.S., 2001. Biological invasions of estuaries without international shipping: The importance of intraregional transport. *Biological Conservation* 102, 143-153.
- Worm, B., Lotze, H.K., Sommer, U., 2000. Coastal food web structure, carbon storage, and nitrogen retention regulated by consumer pressure and nutrient loading. *Limnology and Oceanography* 45, 339-349.
- Wright, J.P., Jones, C.G., Flecker, A.S., 2002. An ecosystem engineer, the beaver, increases species richness at the landscape scale. *Oecologia* 132, 96-101.
- Wright, J.P., Jones, C.G., Boeken, B., Shachak, M., 2006. Predictability of ecosystem engineering effects on species richness across environmental variability and spatial scales. *Journal of Ecology* 94, 815-824.
- Yang, J.-L., Satuito, C.G., Bao, W.-Y., Kitamura, H., 2007. Larval settlement and metamorphosis of the mussel *Mytilus galloprovincialis* on different macroalgae. *Marine Biology* 152, 1121-1132.
- Zar, J.H., 1999. *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey, USA.