

**EFFECTO DE CARACTERISTICAS FISICAS DEL AMBIENTE E  
INTERACCIONES BIOLÓGICAS EN LOS PATRONES DE  
DISTRIBUCIÓN E HISTORIA DE VIDA DE LA ALMEJA NAVAJA  
*TAGELUS PLEBEIUS***

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

Autor: Lic. Mariana del Sol Addino

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

Tabla de contenidos .....	2
Introducción General .....	4
Área de Estudio .....	13
Capítulo I: Efecto de la salinidad sobre el crecimiento de <i>Tagelus plebeius</i> .....	17
Resumen.....	18
Introducción .....	19
Materiales y Métodos .....	21
Resultados .....	27
Discusión .....	29
Tablas y Figuras .....	36
Capítulo II: Relación entre <i>Spartina alterniflora</i> y densidad y crecimiento de la almeja <i>Tagelus plebeius</i> .....	55
Resumen .....	56
Introducción .....	57
Materiales y Métodos .....	60
Resultados .....	68
Discusión .....	70
Tablas y figuras .....	77
Capítulo III: Efectos del cangrejo <i>Cyrtograpsus angulatus</i> sobre la tasa de filtrado y el crecimiento de <i>Tagelus plebeius</i> .....	89
Resumen .....	90
Introducción .....	91
Materiales y Métodos .....	93
Resultados .....	99

Discusión .....	100
Tablas y figuras .....	106
Capítulo IV: Efecto del parasitismo sobre los comportamientos de enterramiento y escape de <i>Tagelus plebeius</i> .....	115
Resumen .....	116
Introducción .....	117
Materiales y Métodos .....	119
Resultados .....	123
Discusión .....	124
Figuras .....	129
Discusión general .....	134
Bibliografía citada .....	141

## INTRODUCCIÓN GENERAL

Todos los organismos necesitan recursos para llevar a cabo diferentes funciones tales como crecimiento, reproducción, supervivencia y mantenimiento. Estos recursos suelen ser limitados y por ello deben ser dispuestos estratégicamente en cada función, es decir los recursos invertidos en una función no pueden invertirse en otra (Roff 1992, Flatt y Heyland 2011). Entonces los valores y combinaciones de dichas funciones, conocidas como rasgos de historia de vida, son determinados por factores internos del organismo dependiendo de la disponibilidad de los recursos. Los rasgos de historia de vida representan propiedades demográficas cuantitativas de los organismos que están directamente relacionadas a los dos componentes principales de la eficacia biológica, y ellos son la supervivencia y la reproducción (Stearns 1992). Los principales rasgos de la historia de vida son: talla de nacimiento, patrón de crecimiento, edad y talla de madurez, número, talla y proporción de sexos de la descendencia, inversión reproductiva específica a cierta edad y/o talla, mortalidad edad o talla/específica y longevidad (Roff 1992, Stearns 1992). En contraste con estos rasgos de historia de vida clásicos, se considera que los rasgos morfológicos, fisiológicos o de comportamiento contribuyen a la eficacia biológica sólo indirectamente. Sin embargo, esta distinción es algo arbitraria. Por ejemplo, la relación entre tamaño del cuerpo y parámetros de historia de vida ha sido bien reconocida (ver Calder 1996). En cuanto al desarrollo, el tamaño final del cuerpo y de los órganos es regulado por mecanismos que controlan la tasa y la duración del crecimiento, dos parámetros primarios de la historia de vida. En muchos niveles, entonces, los mecanismos genéticos, de desarrollo y fisiológicos que regulan el tamaño del cuerpo y los órganos consecuentemente tienen un impacto sobre otros rasgos de historia de vida, y viceversa (Stearns 1992, Roff 1992).

La expresión de los rasgos de historia de vida está altamente supeditada al ambiente, por ello su investigación pone particular énfasis en el concepto de plasticidad fenotípica, es decir, la habilidad de un único genotipo para producir diferentes fenotipos a través de los diferentes ambientes (Roff 1992, Stearns 1992). El éxito de un fenotipo depende tanto de los otros fenotipos presentes en la población como de las condiciones ambientales (Stearns 1992). En cuanto a su efecto sobre los rasgos de historia de vida, la variabilidad ambiental puede ser dividida en dos categorías: estacional y no estacional (Roff 1992). Cuando la variabilidad es estacional, el ambiente varía temporalmente de manera predecible, con un período favorable para el crecimiento y la reproducción, y un período desfavorable. En cambio, cuando la variabilidad no es estacional, los ambientes varían en forma espacial y/o temporal y el cambio puede o no ser predecible. Los ambientes más variables son aquellos que constituyen áreas de transición.

Los estuarios constituyen un área de transición entre el ambiente terrestre y marino (Adam 1990). Aquí también la variabilidad puede ser estacional o no estacional y depende de diversos factores. Sus condiciones físicas (temperatura, luz, flujo de agua) como químicas (salinidad, oxígeno) varían permanentemente como consecuencia de las fluctuaciones de las mareas y el aporte diferencial de los cuerpos de agua dulce, que a su vez dependen de las condiciones climáticas (Molles 2002). A pesar de que estos ambientes pueden ser fisiológicamente estresantes para muchos organismos por los cambios diarios que se producen en las condiciones abióticas (Por ej. salinidad: Kanaya y Kikuchi 2008, disponibilidad de oxígeno: Breitburg et al. 1997), estas áreas se caracterizan por su alta productividad (Jordan et al. 1991) y por constituir áreas de refugio y cría para especies tanto acuáticas (Demers et al. 2000) como terrestres, entre ellas varias especies de aves, y una gran cantidad de invertebrados bentónicos como

poliquetos, gasterópodos y bivalvos en las planicies de marea (Molles 2002). Así es que globalmente se puede atribuir a las comunidades bentónicas intermareales de los estuarios dos características que las hacen funcionalmente relevantes: son sitios de regeneración de nutrientes y de la mayor parte de la producción secundaria que es utilizada por depredadores como peces, cangrejos y aves entre otros (Little 2000). Estas áreas de transición, son por ende escenarios donde ocurren importantes procesos ecológicos (Mann 2000) que involucran las interacciones entre organismos.

Las interacciones entre organismos (Por ej. competencia: Connell 1961, depredación: Paine 1966, mutualismo: Boucher et al. 1982, parasitismo: Smith 1994, ingenieros de ecosistemas: Jones et al. 1994) no solo determinan la distribución y abundancia de las especies sino que también tienen efectos sobre las características de historia de vida. Estos efectos pueden ser a través de la modificación del ambiente, como en el caso de los ingenieros de ecosistemas que son organismos que directa o indirectamente modulan la disponibilidad de recursos para otras especies (Jones et al. 1994). Las actividades de estos ingenieros pueden proveer refugio a otros organismos o incrementar la exposición a factores físicos y bióticos, los cuales afectan rasgos relacionados con la reproducción, movilidad, selección para el apareamiento o habilidad competitiva (Grime 1977). Es por esto que recientemente se ha puesto particular énfasis en demostrar cómo los ingenieros de ecosistemas incrementan la interacción entre ecología y evolución (ver Hastings et al. 2007). Particularmente en intermareales de fondos blandos, la presencia de vegetación (Hindell et al. 2000) u otros organismos que generen estructuras epibentónicas (Por ej. valvas de bivalvos, arrecifes de poliquetos tubícolas; Gutiérrez et al. 2003, Schwindt et al. 2004) actuando como ingenieros de ecosistemas tienen un efecto importante sobre la distribución y el desarrollo de las especies. Por otro lado, también los efectos de las interacciones pueden ser directos

como en el caso de la depredación que afecta directamente la tasa de mortalidad (Sellers y Stanley 1984, McPeck y Peckarsky 1998). A su vez esta interacción puede estar afectada por otras interacciones tróficas como el parasitismo. En la mayoría de los casos, los ciclos de vida de los parásitos se completan en distintos hospedadores, por lo que se superpone con las cadenas tróficas naturales (Bush et al. 2001). A su vez, muchos parásitos tienen la habilidad de modificar el comportamiento del animal parasitado para facilitar su transmisión al siguiente hospedador (Moore 2002), y así la interacción entre parásito y hospedador estaría afectando rasgos de historia de vida de este último (Por ej. tasa de mortalidad: Agnew et al. 2000). Finalmente, el resultado de las interacciones depende a su vez del contexto ambiental y es muy variable en escalas espacio-temporales (Berlow 1997, Leibold et al. 2004). En este sentido, dada la variabilidad física antes mencionada y la gran variedad de organismos que los habitan, los intermareales estuariales son particularmente interesantes para el estudio de estas interacciones y los efectos asociados.

Los bivalvos son integrantes muy importantes de las comunidades bentónicas estuariales no solo porque suelen representar la mayor proporción de la biomasa en los sedimentos de fondos blandos (Dame 1996) y por su importancia comercial (ver Gosling 2003), sino también por constituir alimento para ciertas especies de vertebrados (Por ej. Leguerrier et al. 2003) y por las funciones que cumplen como modificadores de hábitat (Por ej. facilitan el acople bento-pelágico, Norkko et al. 2006; contrarrestan la eutrofización, Strayer et al. 1999, Newell 2004; modifican el intercambio del agua intersticial en los sedimentos, Forster y Zettler 2004). Estas funciones se ven a su vez afectadas por el contexto ambiental que determina el desarrollo de sus poblaciones. Por ejemplo, los bivalvos sedentarios estuariales son capaces de soportar el amplio rango de condiciones ambientales comunes a estos

ambientes (Gosling 2003), aunque ciertos rasgos de historia de vida se ven fuertemente influenciados por estas fluctuaciones (Dame 1996, Saxby 2002). La temperatura, salinidad, disponibilidad de alimento, la velocidad del flujo de agua o las características del sedimento han demostrado variados efectos sobre algunos rasgos como la tasa de crecimiento (Lenihan et al. 1996), la mortalidad (Shriver et al. 2002) y/o el esfuerzo reproductivo (Azouzi et al. 2002). Además, estas modificaciones en los rasgos de historia de vida frente a los cambios en las condiciones ambientales quedan registradas en las valvas a través del tiempo, por lo que son ampliamente utilizados en la reconstrucción de paleoambientes como indicadores de cambios en condiciones abióticas (Klein et al. 1996, Cerrato 2000, Schöne et al. 2003, Barnes 2005, Wanamaker et al. 2011). Es así que los bivalvos participan en numerosos procesos ecológicos constituyendo interesantes objetos de estudio sobre las interacciones biológicas y la funcionalidad de las comunidades.

Entre los bivalvos que habitan las planicies de marea de los estuarios y las marismas del Atlántico Sud-Occidental (ASO) se encuentra la almeja navaja *Tagelus plebeius* (Lightfoot, 1786). Esta es una especie filtradora eurihalina cuya distribución se extiende a lo largo de la costa atlántica americana desde Massachussets (42° N, Leal 2002) hasta el Norte de la Patagonia argentina (41° S, Scarabino 1977), dentro de un rango de salinidades que abarca desde condiciones marinas (30 - 40 UPS, por ej. Elias 1985) a salobres (16 -5 UPS, por ej. Abrahão et al. 2010). Es un componente importante de la infauna que vive enterrada en cuevas permanentes de hasta 70 cm de profundidad (Holland y Dean 1977) con sedimentos cohesivos limo-arenosos. Las características físicas del sedimento afectan la construcción y estabilidad de las cuevas y los tubos de los sifones (Holland y Dean 1977). Mediante análisis de isótopos estables, se ha mostrado que en el ASO el fitoplancton y las microalgas bentónicas

resuspendidas constituyen su fuente de alimento (Botto et al. 2005). A su vez estas almejas representan el principal ítem presa del ostrero americano (*Haematopus palliatus*, Bachmann y Martínez 1999), siendo éste su único depredador (Mariano-Jelicich et al. 2008, Martinetto et al. 2005). De hecho la depredación por ostreros puede ser la explicación a la existencia de extensos bancos de valvas fósiles en posición de vida (Iribarne et al. 1998). Éstos son de particular interés para estudios paleoambientales del ASO (desde el sur de Uruguay hasta el norte de la Patagonia argentina) ya que están ampliamente distribuidos en depósitos del Neógeno y Cuaternario (Aguirre y Whatley 1995, Aguirre y Fucks 2004, Martínez y Del Río 2005). Además, estas valvas fósiles tienen importantes implicancias para el bentos ya que incrementan la diversidad y abundancia de organismos dentro de ellas al mismo tiempo que modifican las características físicas del sedimento (Gutiérrez e Iribarne 1999) actuando como eficientes ingenieros de ecosistemas (Gutiérrez et al. 2003). También las depresiones en la superficie del sedimento que rodean a los orificios de los sifones de la población actual están asociadas con la actividad de forrajeo de cangrejos (*Neohelice granulata*, antes *Chasmagnatus granulata*), actuando de esta manera como estructuras claves en el funcionamiento del hábitat (Gutiérrez e Iribarne 2004). Al mismo tiempo la actividad de *N. granulata* afecta negativamente tanto el crecimiento valvar como el estado de condición de las almejas (Lomovasky et al. 2006). En la costas del ASO esta almeja es extraída de manera artesanal (Argentina: Gutiérrez et al. 2004, Uruguay: Menafrá et al. 2006) o a escala comercial para consumo (Brasil: Santos et al. 2007, Sande et al. 2010), conllevando el proceso de extracción ciertas modificaciones sobre la infauna coexistente (Por ej. densidad de poliquetos, Gutiérrez et al. 2004) o incluso resultados negativos para el hábitat en general (Menafrá et al. 2006). Así, dado su importante rol en diferentes procesos ecológicos y por ende en el

funcionamiento del hábitat, *T. plebeius* constituye un excelente objeto de estudio de aspectos ecológicos en las planicies intermareales de los estuarios.

En este contexto se plantea como objetivo general de la presente tesis evaluar la distribución espacial y expresión de rasgos de historia de vida de la almeja navaja *Tagelus plebeius* en relación a los efectos de variables abióticas y de las interacciones biológicas. Para ello esta tesis se divide en 4 capítulos con objetivos particulares, tal como se detalla a continuación:

1) Como se mencionó previamente, las características físicas del ambiente son de gran importancia para la expresión de los rasgos de vida de los organismos. La distribución actual de *T. plebeius* muestra que las características físicas de los sitios que habita son diversas, sobre todo debido al aporte diferencial de agua dulce tanto entre estuarios (Isaach et al. 2006) como dentro del gradiente de salinidad de cada estuario (Por ej. laguna costera de Mar Chiquita, Reta et al. 2001), por lo que el objetivo del Capítulo I es evaluar los efectos de la salinidad sobre la tasa de crecimiento valvar y el estado de condición del tejido somático de esta almeja. Dado que es una especie estuarial, la hipótesis de trabajo es que los sitios con salinidades intermedias serán los más beneficiosos para el desarrollo de esta almeja.

2) Las plantas de marisma representan un ejemplo bien conocido de ingeniería de ecosistemas (Por ej. Bos et al. 2007, Bouma et al. 2007, Peralta et al. 2008). En particular *Spartina* spp. tiene la capacidad de generar cambios en las características del flujo de agua (Leonard y Luther 1995) con consecuencias en la concentración de sólidos en suspensión (Leonard y Croft 2006) y en las características físicas del sedimento (Leonard y Luther 1995, Yang et al. 2008). Se sabe que estas variables abióticas afectan tanto el crecimiento como al asentamiento y la mantención de las cuevas de *T. plebeius* (Por ej. Gutiérrez e Iribarne 2004, Abrahão et al. 2010) y por

ende su densidad. Entonces el objetivo del Capítulo II es analizar la densidad de almejas en áreas localizadas a igual nivel intermareal, pero con y sin cobertura de *Spartina alterniflora*, y evaluar el efecto de esta última sobre el crecimiento de *T. plebeius*. La hipótesis planteada es que las almejas presentan menor densidad, crecimiento valvar e índice de condición en el área vegetada donde el contenido de limo y arcilla en el sedimento es menor implicando un mayor gasto energético en la construcción y mantención de las cuevas, y/o la disponibilidad de alimento es menor.

3) La actividad de los organismos de la macrofauna bentónica genera cambios en diversos factores físicos (Rosenberg 2001, Reise 2002). El alcance de estos cambios dependerá de los grupos funcionales presentes en la comunidad, definidos éstos en base a sus efectos sobre las características bióticas y abióticas del hábitat (Gerino et al. 2003). Por ejemplo, la presencia de organismos móviles sobre el sedimento generará efectos sobre los organismos sésiles, debido a los cambios físicos que los primeros generan (Posey 1987). Entonces el objetivo del Capítulo III de esta tesis es evaluar los efectos de la coexistencia de *T. plebeius* (un organismo sésil) con el cangrejo *Cyrtograpsus angulatus* (un organismo móvil) sobre el comportamiento de filtrado y el crecimiento de la almeja. La hipótesis que se plantea es que los cangrejos aumentan la concentración de partículas en la interfase agua-sedimento afectando la actividad de filtrado de las almejas.

4) En muchos casos la mortalidad por depredación puede ser afectada por la presencia de parásitos en una población (Moore 2002). Esto puede relacionarse con adaptaciones de los parásitos para modificar el comportamiento de sus hospedadores intermediarios, los cuales derivan en una mayor mortalidad (Por ej. Moore 1995, Johnson et al. 2006). Las poblaciones de *T. plebeius* del ASO presentan altas prevalencias de parasitismo por metacercarias de gimnofálidos (Lomovasky et al. 2005,

Vazquez et al. 2006). Como se dijo previamente *T. plebeius* constituye la principal fuente de alimentación del ostrero americano *Haematopus palliatus* y como ocurre en otros casos (Laukner 1983) se estima que éste es el hospedador definitivo de los parásitos presentes en estas almejas. De hecho en la laguna costera de Mar Chiquita se ha reportado una mayor mortalidad, por depredación de ostreros, de almejas más parasitadas (Addino 2007). Entonces, el objetivo del Capítulo IV es analizar si ciertos comportamientos de enterramiento y escape de *T. plebeius* son afectados por la presencia de parásitos de manera que pudieran desencadenar en una mayor mortalidad por depredación en las almejas más parasitadas. La hipótesis planteada es que las almejas más parasitadas presentan una reacción más lenta y menor velocidad de escape frente a la amenaza de un ostrero.

## ÁREA DE ESTUDIO

Este estudio se llevó a cabo en tres estuarios de la provincia de Buenos Aires, Argentina (Fig.1): Bahía Samborombón (en su extremo sur, en el pueblo San Clemente del Tuyú, 36° 19'S, 56° 43'O), Laguna Costera de Mar Chiquita (37°40'S, 57°23'O) y Bahía Blanca (38° 47'S, 62° 20'O).

Parte de los muestreos realizados en el Capítulo I se realizaron en las planicies de marea del extremo sur de la Bahía Samborombón (San Clemente del Tuyú ; Fig. 1). El área está afectada por un régimen de mareas semidiurno con una amplitud máxima de 1,4 m durante las mareas de sicigias y una amplitud de marea mínima de 0,5 m durante las mareas de cuadratura. La salinidad promedio del agua del estuario es de 25,9 UPS y las precipitaciones medias anuales son de 950 mm. La Bahía Samborombón tiene una línea de costa de 180 km de longitud y se extiende hacia el interior hasta 30 km. La red de drenaje de la cuenca se caracteriza por tres ríos principales: Salado, Samborombón y Ajó. Numerosas lagunas y depresiones de formas variables se interconectan por cursos colectores tributarios del Río Salado y con algunos arroyos menores. Además, existen numerosos canales artificiales que han alterado el patrón de drenaje y caudal de los ríos principales. El aporte de sedimentos a la bahía proviene de cuatro fuentes: Río de La Plata al norte, la deriva litoral al sur, ríos y canales del oeste, y sedimentos clásticos aportados por deflación de la planicie pampeana, así como del retrabajo *in situ* de los sedimentos del Cuaternario sometidos a erosión (Bertola 1994). Desde la costa hacia el interior se distinguen diferentes sectores: aguas con y sin sedimentos, planicies mareales, marismas y llanura pampeana (Bertola et al. 1998).

En la laguna costera de Mar Chiquita (Fig. 2) se realizó la mayor parte de los muestreos y experimentos de esta tesis, particularmente los correspondientes a los Capítulos I, III y IV. Se trata de un cuerpo de agua salobre (46 km<sup>2</sup>) permanentemente

conectado con el mar (Isla 1997) con un amplio rango de salinidad (2 a 35 UPS; Spivak et al. 1994). Recibe además sedimento y agua dulce provenientes de los arroyos y los canales artificiales de una cuenca tributaria de 10000 km<sup>2</sup> (ver Fasano et al. 1982). El aporte de sedimento en suspensión en el agua de los arroyos y canales tributarios de la laguna suele ser mayor en época de lluvias (Isla 1997). Sumado a esto, la influencia de la marea hacia el interior de la laguna (Isla y Gaido 2001) genera un marcado gradiente desde condiciones marinas cerca de la desembocadura de la laguna hacia agua salobre (con mezcla de agua marina y continental) en la cabecera de la misma (Reta et al. 2001). El canal mide aproximadamente 6 km de largo, 200 m de ancho y tiene una profundidad que varía entre 1,5 y 2 m (Fasano et al. 1982, Reta et al. 2001). Es afectado por bajas amplitudes de marea ( $\leq 1$  m, Isla 1997), en donde la variación en profundidad (entre 0,1 m y 0,5 m) está controlada principalmente por los vientos y las lluvias (Islas y Gaido 2001). Para el Capítulo I, las observaciones y experiencias fueron hechas a lo largo de todo el gradiente de salinidad de la laguna, entre la desembocadura al mar (referido como Boca de aquí en adelante) y el recreo de pesca San Gabriel (37°41'S, 57°25'O), aproximadamente a 6 km de la Boca (Iribarne 2001). En particular para los Capítulos III y IV, las observaciones y los experimentos se llevaron a cabo en la zona del canal de entrada a la laguna, aproximadamente equidistante de la Boca y San Gabriel, referida de aquí en adelante como CELPA (por alusión a la base militar y el puente emplazados en dicho sitio de la reserva; Fig. 2).

Otra parte de los muestreos correspondientes al Capítulo I, así como los muestreos y experimentos correspondientes al Capítulo II; se llevaron a cabo en las planicies de marea del Estuario de Bahía Blanca en el pueblo de Villa del Mar (38° 47'S, 62° 20'O, Fig. 1). En este estuario se realizaron experimentos y muestreos tanto en la planicie de marea como en la zona vegetada de *Spartina alterniflora* (marisma baja). El estuario de

Bahía Blanca está afectado por un régimen de meso-mareas semidiurno (Perillo et al. 1999). El agua del estuario tiene 41,7 UPS de salinidad promedio. La amplitud mareal promedio va desde 2,2 a 3,5 m y las mareas de sicigia van desde 3 a 4 m, con las amplitudes mareales mayores cerca de la cabecera del estuario (Perillo et al. 2004). Tiene precipitaciones promedio anuales de 645 mm. El estuario ocupa un área total de 2.300 km<sup>2</sup>, de los cuales 410 km<sup>2</sup> corresponden a islas y 1.150 km<sup>2</sup> corresponden a planicies de marea (Perillo y Piccolo 1999). Está formado por una serie de canales de marea orientados en dirección noroeste-sureste y separados por extensas planicies de marea, marismas e islas.



Figura 1. Ubicación geográfica de los tres estuarios estudiados en esta tesis. Los círculos indican la ubicación de los estuarios y los asteriscos dentro de las imágenes satelitales indican la ubicación de las planicies de marea y/o marismas donde se llevaron a cabo los muestreos. Las imágenes satelitales fueron proporcionadas por el Dr. Juan Pablo Isacch (Isacch et al. 2006).

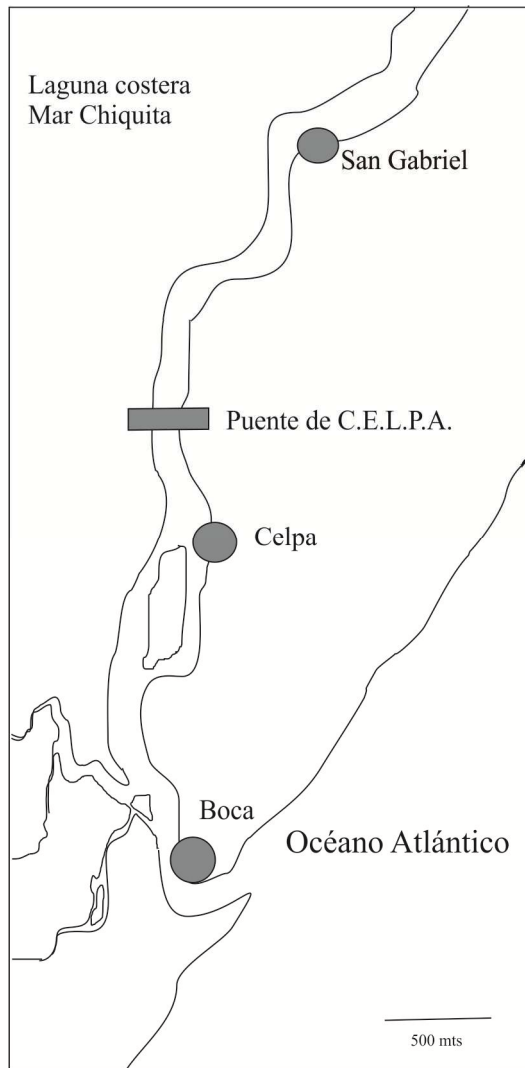


Figura 2. Mapa de la laguna costera de Mar Chiquita. Los círculos son las zonas donde se llevaron a cabo los muestreos y experimentos del Capítulo 1.

# Capítulo I

Efecto de la salinidad sobre el crecimiento de

*Tagelus plebeius*

## RESUMEN

La salinidad es considerada un factor clave afectando las características de historia de vida de los bivalvos. La mayoría de los bivalvos responden rápidamente a los cambios de salinidad aislándose del medio, pero aún así se sabe que esta variable tiene diferentes efectos sobre las características fisiológicas y morfológicas. Estas repuestas de los bivalvos hacia cambios en las condiciones ambientales quedan registradas en las valvas a manera de, por ejemplo, cambios en la tasa de crecimiento. La almeja navaja *Tagelus plebeius* habita distintos sitios entre los cuales la salinidad varía ampliamente. Por ello, el objetivo de este Capítulo fue evaluar, mediante muestreos y experimentos *in situ*, si el crecimiento de *T. plebeius* varía en respuesta a los cambios en la salinidad. La tasa de crecimiento (k) y el índice de condición (IC) mostraron valores mayores asociados a la salinidad intermedia, como es esperable para un bivalvo estuarial. Paralelamente, el trasplante de almejas mostró que, aunque la tasa de crecimiento valvar responde diferencialmente a los cambios de salinidad dependiendo del sitio de origen de los individuos, en general el aumento de esta variable sería favorable para el crecimiento de las almejas, lo cual coincide con el patrón general reportado en la literatura. Sin embargo, las almejas provenientes del sitio de salinidad intermedia se vieron afectadas negativamente tanto por el aumento como por la disminución de esta variable y esto concuerda con los resultados de los muestreos poblacionales, tanto en los diferentes estuarios como dentro de la laguna de Mar Chiquita. Entonces, se puede concluir que las condiciones de salinidad intermedia, en comparación con condiciones más dulceacuícolas o marinas, son más favorables para el desempeño de *T. plebeius*.

## INTRODUCCIÓN

Como se dijo previamente (ver Introducción general) muchas variables ambientales afectan la fisiología de los bivalvos (Por ej. Saxby 2002), sobre todo en los estuarios donde las fluctuaciones de dichas variables pueden ser en el corto plazo debido a cambios en las mareas, los vientos y/o las fuertes lluvias (Molles 2002). Entre ellas, la salinidad constituye un factor clave (Kinne 1966) afectando las características de comportamiento (Por ej. Nakamura et al. 2005) y fisiológicas (Por ej. Chaparro et al. 2008) de las poblaciones de bivalvos estuariales. Los bivalvos pueden responder rápidamente a los cambios en la salinidad cerrando sus valvas y aislándose así del ambiente externo, lo cual reduce la tasa de cambio en volumen y permite la regulación osmótica intracelular (Hawkins y Bayne 1992, Nakamura et al. 2005). Sin embargo, se sabe que los cambios en salinidad tienen diferentes efectos sobre las características de historia de vida de varias especies de bivalvos, tales como la química valvar en mejillones (Por ej. *Mytilus trossulus*, Squirrel Cove, Canadá; Klein et al. 1996), mortalidad en vieiras (Por ej. *Argopecten irradians*, Caloosahatchee estuary, USA; Barnes 2005), crecimiento valvar en ostras (Por ej. *Crassostrea gigas*, British Columbia, Canadá; Brown 1988), o actividad de enterramiento y crecimiento en almejas (Por ej. *Macra veneriformis*, *Ruditapes philippinarum* y *Meretrix lusoria*, Shirakawa, Japón; Nakamura et al. 2005). Además, características valvares como tamaño, forma y ornamentación (Por ej. *Rangia cuneata* y *Polymesoda caroliniana*; Barnes 2005) pueden variar de acuerdo a la salinidad.

Las respuestas hacia cambios en las condiciones ambientales quedan registradas en las valvas de los bivalvos a través del tiempo debido a que las variables físicas imperantes generan cambios en la depositación o disponibilidad del carbonato de calcio necesario para la construcción de las valvas (Dame 1996). Las condiciones bajo las

cuales han crecido se reflejan en las valvas a manera de, por ejemplo, cambios en la composición de isótopos estables de oxígeno (Por ej. Shöne et al. 2003), de elementos traza (Por ej. Klein et al. 1996) o variabilidad en la tasa de crecimiento (Por ej. Cerrato 2000). La almeja navaja *Tagelus plebeius* presenta una periodicidad anual de formación de anillos internos de crecimiento visibles en el corte transversal de las valvas (Lomovasky et al. 2005) que permiten determinar la edad y desarrollar las correspondientes curvas de crecimiento. Usualmente estas curvas son ajustadas para esta especie con el modelo de Von Bertalanffy (Isla y Rivero D'Andrea 1993, Abrahão et al. 2010) aún partiendo de diferentes tipos de datos como la distribución de frecuencia de talla (Por ej. Abrahão et al. 2010) o los anillos externos de las valvas (Isla y Rivero D'Andrea 1993); aunque este último método no sería del todo apropiado ya que se ha visto que las líneas en el exterior de las valvas no coinciden con las líneas translúcidas y opacas, que en conjunto representan un año (ver Jones et al. 1990), visibles en el interior de las mismas (ver Lomovasky et al. 2005). Por ello en este Capítulo se construyeron las curvas de crecimiento a partir de la lectura de los anillos internos (siguiendo a Lomovasky et al. 2011), para luego evaluar si las diferencias de salinidad están asociadas con diferencias en el crecimiento.

La distribución actual de estas almejas muestra que entre los diferentes sitios que habita la salinidad varía ampliamente, sobre todo debido al aporte diferencial de agua dulce, tanto entre estuarios (Isaach et al. 2006) como dentro del gradiente de salinidad de cada estuario (Por ej. laguna costera de Mar Chiquita; Reta et al. 2001). Dentro de la laguna costera de Mar Chiquita (ver Área de estudio) tanto el aporte de agua dulce proveniente de los arroyos y los canales artificiales de su cuenca tributaria (Fasano et al. 1982) como la influencia de la marea (Isla y Gaido 2001) generan un marcado gradiente de salinidad desde la Boca hacia el interior del canal (Reta et al. 2001). En este contexto

el objetivo de este Capítulo es evaluar, mediante muestreos y experimentos *in situ*, si el crecimiento de *T. plebeius*, así como su estado de condición, varía en respuesta a cambios en la salinidad. El estado de condición o índice de condición es una medida del peso del tejido somático en relación al volumen valvar. Dado que es el tejido somático el que lleva adelante toda la actividad fisiológica, incluida la reproducción, esta variable estaría relacionada también con la eficacia biológica de las almejas (Dame 1996). Para este objetivo, ambos aspectos del crecimiento serán comparados entre tres estuarios de la provincia de Buenos Aires con diferente aporte de agua dulce (Bahía Samborombón-San Clemente del Tuyú, Mar Chiquita y Bahía Blanca; ver Área de estudio) y también dentro del gradiente de salinidad reportado para la laguna costera de Mar Chiquita. Dado que las almejas estuariales tienen tanto una salinidad óptima como un crítica para el crecimiento (Newell 1991) y que *T. plebeius* está restringida a los estuarios (Holland y Dean 1977), la hipótesis que se plantea es que el crecimiento valvar y/o el índice de condición de *T. plebeius* son mayores en áreas caracterizadas por agua mixohalina (estuarina) que en áreas con agua de salinidad extrema (cercana a marina o dulceacuícola).

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

Los muestreos y experimentos de campo se llevaron a cabo entre diciembre de 2008 y mayo de 2011. Para este Capítulo se trabajó en las planicies de marea sin vegetación, en el nivel medio del intermareal en los 3 estuarios mencionados en la introducción precedente. Además en Mar Chiquita se definieron 3 sitios de trabajo a lo largo del gradiente de salinidad (ver Área de estudio) denominados, en orden ascendente de salinidad: San Gabriel (de aquí en adelante SG), CELPA (de aquí en adelante C) y Boca (de aquí en adelante B). Para las comparaciones a escala regional, es decir entre

estuarios, se eligió CELPA como representativo de Mar Chiquita ya que se encuentra equidistante entre San Gabriel (mayor influencia de agua dulce) y la desembocadura (mayor influencia marina). De esta manera se compara un punto con aporte predominante de agua dulce (Bahía Samborombon-San Clemente del Tuyú), uno con aporte variable de agua dulce y marina (Mar Chiquita-CELP) y otro con aporte casi nulo de agua dulce (Bahía Blanca-Villa del Mar, Fig. 1). Así mismo para la comparación a escala local se utilizó el mismo criterio en cuanto al aporte de agua dulce, comparando entre sí los tres sitios dentro del gradiente de salinidad de Mar Chiquita (Fig. 2).

#### Comparación de características físicas entre estuarios y entre sitios dentro de la laguna de Mar Chiquita.

De manera de corroborar el patrón de salinidad entre estuarios durante el desarrollo de este Capítulo, se registró la salinidad en los 3 estuarios tomando muestras de agua durante los períodos de primavera/verano entre los años 2008 y 2011. En cada período se tomaron muestras de manera mensual o bimensual dependiendo de las restricciones logísticas, logrando un total de entre 12 y 15 muestras por estuario. Del mismo modo, para los 3 sitios dentro de la laguna de Mar Chiquita (SG, C y B) se tomaron muestras durante los períodos de primavera/verano entre los años 2009 y 2011, logrando un total de 14 muestras por sitio. En todos los casos las muestras fueron tomadas durante la marea creciente, en recipientes plásticos de 3 ml y la salinidad de cada muestra fue medida con un refractómetro de mano.

Por otro lado, entre noviembre de 2010 y mayo de 2011 paralelamente al experimento de transplante que se detalla más abajo, se registró mensualmente el contenido de clorofila *a in vivo* ( $Cl_a$ ,  $\mu\text{g l}^{-1}$ ), de material particulado total (MPT) y de materia orgánica particulada (MOP) en la columna de agua en los 3 sitios dentro de la

laguna de Mar Chiquita. Para la medición de  $Cl_a$  se tomaron muestras de 3 ml de agua y ésta fue medida inmediatamente después de la extracción de las muestras con un fluorómetro de campo (Turner Design, Model 8000-01, rango de detección:  $Cl_a = 0,05-300 \mu g l^{-1}$ ; siguiendo a Bruschetti et al. 2008). De manera de medir MPT y MOP, se tomaron muestras de agua en cada sitio con botellas plásticas de 500 ml. Las muestras fueron llevadas al laboratorio donde fueron filtradas con filtros de fibra de vidrio GF/C Whatman de 4,7 cm de diámetro y 0,45  $\mu m$  de malla previamente pesados. Dependiendo de la carga de sedimento de cada muestra el volumen filtrado varió entre 200 y 500 ml. Cada filtro junto con el material retenido fue secado a 80° C hasta peso constante (precisión  $\pm 0,01 g$ ) y el MPT fue expresado como  $g l^{-1}$ . El peso seco libre de cenizas fue determinado mediante un segundo pesaje luego de la ignición de los filtros con la muestra correspondiente a 450° C durante 8 horas. La MOP fue determinada por diferencia entre el primer y el segundo pesaje de los filtros con sus muestras y expresada también como  $g l^{-1}$ .

La hipótesis nula de no diferencia en salinidad media entre estuarios fue evaluada mediante análisis de Kruskal-Wallis ya que no se cumplía con el supuesto de homocedasticidad aún transformado los datos. Las hipótesis nulas de igual salinidad,  $Cl_a$ , MPT y MOP media entre sitios dentro de la laguna de Mar Chiquita fueron evaluadas en cada caso mediante ANOVA (Zar 1999). Previo a este último análisis, para cada variable, y de aquí en adelante el cumplimiento de los supuestos correspondientes fue evaluado previo a cada análisis estadístico. En el caso de no cumplimiento se aplicaron transformaciones monotónicas o tests no-paramétricos si las transformaciones no lograran el cumplimiento de los supuestos (Zar 1999).

Comparación de relaciones morfométricas, curvas de crecimiento e índice de condición de *Tagelus plebeius* entre estuarios y entre sitios dentro de la laguna de Mar Chiquita.

Con el propósito de comparar las relaciones morfométricas, curvas de crecimiento e índice de condición (de aquí en adelante IC) de *Tagelus plebeius* entre estuarios y entre sitios dentro de la laguna de Mar Chiquita, sendos muestreos aleatorios de almejas fueron realizados entre octubre de 2007 y enero de 2008. Doscientas cincuenta y cinco almejas fueron extraídas para la comparación entre los 3 estuarios: 62 en Bahía Samborombon (San Clemente del Tuyú), 74 en Mar Chiquita (CELPA) y 119 en Bahía Blanca (Villa del Mar). Por otro lado, dentro de la laguna de Mar Chiquita también se extrajeron 57 almejas en SG y 61 en B. Todos los individuos fueron llevados al laboratorio donde fueron medidos en largo valvar (de aquí en adelante L, correspondiente al eje antero-posterior  $\pm 0,01$  mm) y alto valvar (de aquí en adelante A, correspondiente al eje umbo-margen ventral). La relación entre ambas variables se evaluó mediante modelos de regresión simple y luego fue comparada entre estuarios (rango de A: 13,06-23,15) y entre sitios dentro de Mar Chiquita (rango de A: 13,08-23,15 mm) mediante ANCOVA usando el A como covariable. En ambos casos, previo a este último análisis se evaluó la igualdad de pendientes entre las rectas (relación L-A) a comparar (Zar 1999). Para este análisis estadístico y los que siguen en este Capítulo, se utilizó suma de cuadrados Tipo III para datos no balanceados (Zar 1999).

Para la determinación de edad de los individuos extraídos se utilizaron los anillos internos de crecimiento (Richardson 2001). Cada valva izquierda fue embebida en resina poliéster y cortada con una sierra diamantada a través del eje mayor de crecimiento en A. La mitad posterior fue pulida con una pulidora eléctrica usando diferentes tamaños de lija (400, 600, 1000, 2500 y 4000, siguiendo a Lomovasky et al. 2011) y posteriormente acidificada durante 14 minutos usando 0,5 % de solución DE-

CAL. La lectura de las bandas internas de crecimiento, identificadas como líneas translúcidas y opacas (Jones et al. 1990), se realizó bajo lupa binocular. Los datos de talla (L, mm) y número de líneas translúcidas (años) de las almejas fueron usados en el ajuste de las curvas de crecimiento para cada set de datos como talla-edad. Para identificar el modelo de crecimiento que mejor ajusta los datos, se intentó comparar entre tres modelos: Von Bertalanffy (1938), Logístico (Ricker 1975) y Gompertz (1825) (m1, m2 y m3 respectivamente, ver Tabla I.1). Sin embargo el último de ellos no permitió el ajuste de los datos, por lo que solo se pudo comparar estadísticamente entre m1 y m2. El criterio de información de Akaike (AIC, Akaike 1973) fue utilizado para establecer el desempeño de cada modelo. El modelo con el menor valor de AIC sería el que mejor representa el patrón de crecimiento de los sets de datos. Además se calculó el peso de Akaike (Franklin et al. 2001), el cual se interpreta como el peso de la evidencia a favor de un determinado modelo. El modelo Logístico fue el que mejor ajustó los datos, excepto en el caso de C (Tablas I.2 y I.3). Aún así el modelo Logístico fue el elegido ya que en ese caso (C) las diferencias entre los pesos de Akaike son muy pequeñas, y de esta manera se pudieron realizar las comparaciones subsiguientes.

Los parámetros  $k$ ,  $L_{\infty}$  y  $t_0$  del modelo Logístico fueron comparados entre estuarios y sitios dentro de Mar Chiquita de a pares (San Clemente vs. Mar Chiquita, San Clemente vs. Bahía Blanca, Mar Chiquita vs. Bahía Blanca y SG vs. C, SG vs. B, C vs. B) mediante relaciones de máxima verosimilitud (Cerrato 1990, Fiori y Morsán 2004).

El IC de cada almeja fue calculado usando el peso seco del tejido blando ( $T_b$ , secado a 80° C hasta peso constante) y el L de la valva mediante la siguiente ecuación (según Clausen y Riisgård 1996):

$$IC = T_b \cdot L^{-b}$$

donde el superíndice “b” es la pendiente de la curva de regresión entre L y Tb. Las hipótesis nulas de falta de diferencia en el IC medio entre estuarios y entre sitios dentro de Mar Chiquita fueron evaluadas mediante ANOVA, seguido de Tukey HSD en el caso de hallar diferencias (Zar 1999).

### Crecimiento valvar de *Tagelus plebeius* luego de transplantar las almejas dentro del gradiente de salinidad.

Para evaluar el crecimiento de las almejas en sitios con diferente salinidad un experimento de trasplante fue realizado durante la temporada de crecimiento, desde noviembre de 2010 a mayo de 2011. Ciento veinte almejas fueron extraídas en cada sitio dentro de la laguna de Mar Chiquita, medidas en L y marcadas con un número plástico adherido a la superficie del periostraco con pegamento sintético (cianoacrilato; ver Fig. I.1) para ser identificadas al final del período experimental. Cuarenta almejas fueron transplantadas desde cada sitio a cada uno de los otros, es decir desde SG hacia C y B (SG-C, SG-B); desde C hacia SG y B (C-SG, C-B); y desde B hacia SG y C (B-SG, B-C). Las 40 almejas restantes de cada sitio fueron colocadas nuevamente en el sitio de origen correspondiendo al control de trasplante (SG-SG, C-C y B-B). Al final del experimento, se recuperaron 23 almejas en SG-C, 17 en SG-B, 27 en SG-SG, 31 en C-SG, 17 en C-B, 35 en C-C, 23 en B-SG, 36 en B-C y 6 en B-B. En total 216 almejas fueron recuperadas y llevadas al laboratorio donde fueron medidas nuevamente en L. Dado que los trasplantes entre los distintos sitios fueron llevados a cabo en distintas fechas debido a las limitaciones logísticas, se calculó una tasa absoluta de crecimiento (TAC, crecimiento por unidad de tiempo ( $\text{mm día}^{-1}$ ) según Gardner y Thompson (2001):

$$\text{TAC} = (L_{\text{fin}} - L_{\text{ini}}) \cdot t^{-1}$$

donde  $L_{fin}$  es el L al final del período experimental,  $L_{ini}$  es el largo al inicio del experimento y  $t$  es el tiempo transcurrido entre el principio y el final del experimento en días. La relación entre TAC y  $L_{ini}$  fue evaluada mediante modelos de regresión simple para cada grupo de almejas transplantado y luego comparada entre sitios de destino, para cada sitio de origen, mediante ANCOVA usando el  $L_{ini}$  como covariable. Los rangos de L utilizados fueron de 37,28 a 48,55 mm para las almejas provenientes de SG; 26,12 a 50,41 mm para las almejas de C y 24,65 a 46,03 mm para las almejas de B. Previo a este último análisis se evaluó la igualdad de pendientes entre las rectas (relación TAC -  $L_i$ ) de los sitios a comparar (Zar 1999).

## RESULTADOS

### Comparación de características físicas entre estuarios y entre sitios dentro de la laguna de Mar Chiquita.

En la comparación de la salinidad entre estuarios se encontró una mayor varianza en Mar Chiquita que en los otros estuarios (test de Levene;  $F = 12,17$ ;  $p < 0,001$ ); mientras que la mediana fue mayor en Bahía Blanca ( $gl = 39$ ;  $H = 26,76$ ;  $p < 0,001$ ) que en San Clemente y Mar Chiquita, sin presentar estas últimas diferencias entre sí (Fig. I.2). La salinidad dentro de la laguna de Mar Chiquita no mostró diferencias entre sitios ( $gl = 42$ ;  $F = 1,99$ ;  $p = 0,15$ ), aunque se observa una tendencia de aumento de salinidad desde SG hacia B (Fig. I.3).

En cuanto a la  $Cl_a$  no se encontraron diferencias entre sitios ( $gl = 18$ ;  $F = 0,37$ ;  $p = 0,68$ ; Fig. I.4). Así mismo no se encontraron diferencias entre sitios tanto para MPT ( $gl = 18$ ;  $F = 0,95$ ;  $p = 0,40$ ; Fig. I.5) como para MOP ( $gl = 18$ ;  $F = 0,48$ ;  $p = 0,63$ ; Fig. I.6).

Comparación de relaciones morfométricas, curvas de crecimiento e índice de condición de *Tagelus plebeius* entre estuarios y entre sitios dentro de la laguna de Mar Chiquita.

Se encontraron relaciones lineales entre L y A para todos los sitios estudiados (Tabla I.4). Al comparar las pendientes de las rectas L-A entre estuarios se encontraron diferencias (gl = 2; F = 3,19; p = 0,04) presentando San Clemente una mayor pendiente que los otros dos estuarios (Fig. I.7). Por su parte las pendientes dentro de Mar Chiquita no mostraron diferencias (gl = 2; F = 1,76; p = 0,17) pero sí sus ordenadas al origen (gl = 2; F = 5,22; p = 0,006) siendo mayor en C que en los otros dos sitios (Fig. I.8) aunque para un valor medio ajustado de la covariable A se ve una disminución en L desde SG a B. Los parámetros de crecimiento del modelo Logístico (Tabla I.5, Fig. I.9 y I.10) mostraron diferencias entre estuarios, siendo k mayor y  $L_{\infty}$  menor en Mar Chiquita que en los otros dos estuarios y  $t_0$  menor en Bahía Blanca que en los otros dos estuarios. Así mismo, estos parámetros también mostraron diferencias entre sitios dentro de Mar Chiquita, siendo k mayor y  $L_{\infty}$  menor en C que en los otros dos sitios; mientras que el  $t_0$  solo mostró diferencias entre SG y C siendo menor en este último (Tabla I.6).

El IC medio también mostró diferencias entre estuarios (gl = 225, F = 152, p < 0,0001) siendo mayor en Mar Chiquita, intermedio en San Clemente y menor en Bahía Blanca (Tukey HSD, p < 0,05; Fig. I.11). También entre sitios dentro de Mar Chiquita el IC mostró diferencias (gl = 159, F = 148, p < 0,0001) siendo mayor en C, intermedio en B y menor en SG (Tukey HSD, p < 0,05; Fig. I.12).

Crecimiento valvar de *Tagelus plebeius* luego de transplantar las almejas dentro del gradiente de salinidad.

La TAC mostró relaciones lineales con el  $L_{ini}$  para todos los grupos de almejas transplantados (Tabla I.7). Tanto para las almejas provenientes de SG como de B la comparación de pendientes TAC -  $L_{ini}$  no mostró diferencias entre sitios de destino (SG:

gl = 47; F = 2,18; p = 0,12; B: gl = 46; F = 3,14; p = 0,053). Sí se encontraron diferencias en las ordenadas al origen (SG: gl = 49; F = 5,12; p = 0,009; B: gl = 48; F = 5,64; p = 0,006) siendo este valor mayor en SG-B que en SG-C (ambos iguales a SG-SG) y mayor en B-B que en B-C y B-SG, respectivamente. Sin embargo para las almejas provenientes de C las rectas mostraron pendientes diferentes entre sitios de destino (gl = 69; F = 3,54; p = 0,03) encontrándose una pendiente negativa menor para C-C, es decir la TAC disminuye más lentamente con el aumento del  $L_{ini}$  en el control de transplante.

## DISCUSIÓN

La salinidad mostró concordancia con el patrón diferencial de aporte de agua dulce reportado previamente en la literatura, tanto a escala regional (entre estuarios) como local (dentro del gradiente de la Laguna Costera Mar Chiquita). Por otra parte, tanto la  $Cl_a$  como el MPT y la MOP no mostraron diferencias entre sitios dentro de Mar Chiquita. Los parámetros de crecimiento del modelo Logístico mostraron que la tasa de crecimiento (k) es mayor y el  $L_{\infty}$  menor en el sitio de salinidad intermedia en ambas comparaciones, es decir, regional y local. Por su parte el  $t_0$  fue menor en Bahía Blanca que en los otros dos estuarios, mientras que dentro de Mar Chiquita solo mostró diferencias entre SG y C siendo menor en este último sitio. Paralelamente el IC medio también fue mayor en el sitio de salinidad intermedia en ambas comparaciones. Estos resultados indicarían que tanto a escala regional como local estas almejas se ven favorecidas por la ocurrencia de salinidades intermedias. Por su parte, el experimento de transplante mostró en algunos casos un efecto positivo del aumento de salinidad o un efecto negativo de la disminución de esta variable, esto dependió del origen de las almejas transplantadas.

Los patrones de salinidad encontrados tanto a escala regional como local apoyan el criterio utilizado en este capítulo para la elección de los sitios de trabajo. La importancia de estas mediciones radica en que a pesar de la variabilidad que pueden mostrar estos sitios, el criterio de elección fue válido durante el desarrollo de los muestreos y experimentos aquí realizados. Si bien la salinidad presentó diferencias entre estuarios siendo mayor en Bahía Blanca, la gran variabilidad encontrada en Mar Chiquita probablemente sea la causante de que no se hayan encontrado diferencias entre éste y San Clemente del Tuyú, aunque este último estuario alcance valores en general menores. En cuanto a la comparación entre sitios dentro de Mar Chiquita también se ve una tendencia hacia valores menores en SG, intermedios en C y mayores en B, lo cual coincide como se dijo antes con el gradiente de salinidad reportado para esta laguna (Reta et al. 2001). Por su parte, la  $Cl_a$  no mostró diferencias entre sitios, como tampoco lo hicieron el MPT ni la MOP. En el caso de la  $Cl_a$  se puede ver una tendencia hacia valores menores asociados a la mayor salinidad lo cual coincide con un trabajo anterior desarrollado en esta laguna (Bruschetti et al. 2008), pero esto no explicaría las diferencias en las características de las almejas detalladas más abajo. Por ellos, estos resultados indicarían que las variables ambientales relacionadas con la disponibilidad de alimento estarían jugando un rol menos importante en relación a las diferencias encontradas entre las almejas de los distintos sitios que la salinidad. Esto coincide con otros estudios que evalúan el efecto de variables ambientales sobre las funciones fisiológicas y/o crecimiento de bivalvos (Por ej. *Mytilus edulis*, *M. trossolus*, Gardner y Thompson 2001; *Argopecten irradians*, Shriver et al. 2002; *Austrovenus stutchburyi*, Marsden 2004) ya que también encuentran que dentro de los gradientes ambientales típicos de los estuarios, la salinidad es uno de los principales factores que difiere entre sitios y genera diferentes respuestas en los individuos. Aun así sería interesante medir

otras variables ambientales relacionadas sobre todo con el flujo de agua ya que pueden también tener un efecto importante sobre los individuos filtradores.

La relación L-A muestra que las almejas son más alargadas en San Clemente que en los otros dos estuarios, mientras que dentro de Mar Chiquita se ve una disminución desde SG hacia B. Es decir que para un mismo alto valvar las almejas son proporcionalmente más largas en el sitio de menor salinidad, en ambas comparaciones, y se acortarían conforme la salinidad aumenta indicando una influencia de la salinidad sobre la morfología de las mismas. Aún así, hay que tener en cuenta que las características físicas del sedimento también pueden tener un efecto sobre la morfología valvar. No obstante, estos resultados coinciden con lo reportado para las almejas *Rangia cuneata* y *Polymesoda caroliniana* en el estuario del Río Caloosahatchee (26°30'N, 82°10'O, Florida, USA) cuyas características valvares, como morfología y ornamentación, se ven afectadas por los cambios de salinidad (Barnes 2005). Por otra parte, ambas comparaciones de parámetros de crecimiento del modelo Logístico, es decir entre estuarios y entre sitios dentro de Mar Chiquita, coinciden mostrando una mayor tasa de crecimiento ( $k$ ) y un menor largo asintótico ( $L_{\infty}$ ) asociados con la ocurrencia de valores de salinidad intermedia. Un mayor  $k$  asociado a un menor  $L_{\infty}$  resulta lógico dado que estos dos parámetros están inversamente relacionados (Pauly 1979). Por su parte el  $t_0$  no mostró un patrón claro, ya que fue menor en el estuario más salino (Bahía Blanca) y menor también en el sitio de salinidad intermedia aunque no mostró diferencias entre los sitios de salinidad extrema dentro de Mar Chiquita (SG y B). Si bien los datos de  $k$  y  $L_{\infty}$  indicarían que las almejas alcanzan tallas máximas menores asociadas a la salinidad intermedia, también puede significar una transición más temprana y repentina entre crecimiento y reproducción (Thompson 1979). Es decir, un cese más temprano en el crecimiento podría resultar en una mayor disposición de

energía en la reproducción a más temprana edad y por ende un mejor desempeño relacionado a la salinidad intermedia. De todas las curvas de crecimiento desarrolladas aquí, la combinación de valores de los parámetros encontrados en C ( $k = 1,51$ ;  $L_{\infty} = 60,06$  mm) es la que más se asemeja a los reportados para esta especie por Abrahão et al. (2010;  $k = 1,73$ ;  $L_{\infty} = 67,01$  mm) en las playas de Ensenada ( $23^{\circ}43'S$ ,  $45^{\circ}25'O$ , Brasil). Aún así, los parámetros de todas las curvas de crecimiento desarrolladas en este Capítulo presentaron valores siempre menores a los reportados por Abrahão et al. (2010). Esto puede deberse a que en las playas de Ensenada hay una descarga de agua de desechos urbanos lo cual aumenta la concentración de materia orgánica en la columna de agua (Abrahão et al. 2010) y esto puede tener efectos positivos sobre el crecimiento de los filtradores (Por ej. Nakaoka 1992, Rebelo et al. 2005). Por otro lado, el método de construcción de la curva de crecimiento en el mencionado trabajo se basa en distribuciones de frecuencia de talla de muestreos poblacionales (Abrahão et al. 2010) mientras que el utilizado en este Capítulo se basa en datos talla-edad y esto también podría generar las diferencias observadas.

Por otra parte, el tejido somático es el que lleva adelante toda la actividad fisiológica de los individuos (Dame 1996) y por ello es importante tener en cuenta el índice de condición para la mejor interpretación de los resultados. Este parámetro mostró un mejor estado de los individuos asociado también a la salinidad intermedia. Resultados similares (es decir, ventaja del sitio de salinidad intermedia dentro de un gradiente de salinidad) fueron reportados para la almeja estuarial *Austrovenus stutchburyi* en el estuario de Avon-Heathcote (Nueva Zelanda; Marsden 2004) donde las condiciones ambientales son similares a las registradas en este Capítulo. Entonces, ambos resultados en conjunto, es decir crecimiento valvar y estado somático individual, indicarían que las

condiciones más favorables para *Tagelus plebeius* son las de salinidad intermedia, tal como se planteó en la hipótesis de trabajo formulada en este Capítulo.

Se sabe que los efectos de la salinidad sobre características fisiológicas de bivalvos como tasa de filtrado (Por ej. Nakamura et al. 2005), tasa de ingesta, eficiencia de absorción, producción de fecas (Por ej. Gardner y Thompson 2001) y/o tasa de crecimiento (Por ej. Almada-Villela 1984, Gardner y Thompson 2001, Nakamura et al. 2005) son diferentes dependiendo del origen de los individuos manipulados. Esto ocurre tanto bajo experimentos de laboratorio como en experimentos de campo. Es decir que para una misma especie las características físicas de los sitios de donde proviene tendrían importancia directa sobre cómo responde a los cambios en dichas características. Los resultados en cuanto al crecimiento valvar obtenidos del experimento de trasplante realizado en este Capítulo adhieren a esto, ya que las almejas de diferentes sitios de origen respondieron diferencialmente en un mismo sitio de destino. Las almejas provenientes del sitio de menor salinidad (SG) se vieron favorecidas al ser transplantadas al sitio de mayor salinidad (B), lo cual coincide con estudios previos en otros bivalvos como por ejemplo *Austrovenus stutchburyi* (Avon-Heathcote, Nueva Zelanda; Marsden 2004) y *Mercenaria mercenaria* (Charleston Harbour, USA; Ringwood y Keppler 2002). Por su parte, las almejas provenientes tanto del sitio de mayor salinidad (B) como de aquel de salinidad intermedia (C) se mostraron menos tolerantes a los cambios en esta variable ya que sus tasas de crecimiento fueron mayores en los controles de trasplante, es decir en sus sitios de origen. Entonces para *Tagelus plebeius* también las condiciones naturales de su sitio de origen determinarían las respuestas a las condiciones experimentales a las que son expuestas las almejas.

Más allá de estas diferencias relacionadas al sitio de origen de los individuos manipulados, diferentes estudios coinciden en que la disminución de salinidad es más

perjudicial para los bivalvos que las altas salinidades (Por ej. *Crassostrea gigas* (Brown 1988), *Choromytilus chorus* (Navarro 1988), *Argopecten irradians* (Shriver et al. 2002), *Macra veneriformis*, *Ruditapes philippinarum* y *Meretrix lusoria* (Nakamura et al. 2005). Esto podría deberse a que ante una reducción en la salinidad las valvas se cierran como fue encontrado por ejemplo para *Choromytilus chorus* (a 18 UPS, Navarro 1988) y se interrumpe la actividad de filtrado como se ha visto también en *C. chorus* y *Mytilus chilensis* (a 12 UPS, Jaramillo et al. 1992) o en *Macra veneriformis*, *Ruditapes philippinarum* y *Meretrix lusoria* (a 12 UPS, Nakamura et al. 2005), con el consecuente menor crecimiento (*sensu* Navarro 1988, Nakamura et al. 2005). En este sentido los resultados obtenidos con *Tagelus plebeius* son parcialmente coincidentes ya que tanto las almejas provenientes de SG como las de B presentaron mayor crecimiento en B, el sitio de salinidad más alta. Por lo tanto es probable que los mecanismos descritos anteriormente jueguen un rol importante determinado las diferencias encontradas. En concordancia con esto, otro trabajo encontró un efecto positivo del aumento de la salinidad sobre el crecimiento valvar de la vieira *Argopecten irradians*, correspondiendo estos resultados a la comparación entre diferentes estuarios dentro de Cabo Cod y Bahía Buzzards (Massachusetts, Shriver et al. 2002). Lo interesante de este último trabajo es que, a diferencia de los citados previamente, éste reportó que otras variables relacionadas sobre todo con la disponibilidad y calidad del alimento, no permitían explicar las variaciones en crecimiento como sí lo hizo la salinidad (Shriver et al. 2002). Paralelamente, las almejas provenientes de C, el sitio de salinidad intermedia, se vieron perjudicadas por la exposición a ambos extremos de salinidad (alta (B) y baja (SG)). Entonces, varias conclusiones pueden sacarse de estos resultados: 1) en concordancia con los trabajos antes citados, algunos grupos de almejas fueron favorecidas con el aumento de salinidad o perjudicadas por la disminución en esta variable; 2) a pesar de

esto, las almejas provenientes del sitio de salinidad intermedia (C) mostraron que ambos extremos de salinidad serían perjudiciales para su crecimiento valvar y 3) esto último coincide con los resultados de los muestreos poblacionales tanto entre estuarios como dentro del gradiente de la laguna de Mar Chiquita, ya que como se dijo antes la salinidad intermedia sería más favorable para *T. plebeius* en términos tanto de su tasa de crecimiento (mayor  $k$ ) como de su estado de condición (mayor IC).

Los resultados encontrados en este Capítulo muestran, así como los trabajos anteriormente citados aquí, que las variaciones de la salinidad están asociadas a las variaciones en los rasgos de historia de vida, ya que tanto la geometría como el crecimiento valvar y estado de condición de *Tagelus plebeius* mostraron diferencias dentro de los gradientes de salinidad tanto estuariales como dentro de la laguna costera de Mar Chiquita. Las comparaciones de los parámetros poblacionales, que muestran una ventaja en relación a la salinidad intermedia, no coincidieron totalmente con los resultados del experimento de trasplante, ya que no todos los grupos de almejas transplantados tuvieron una mayor tasa de crecimiento asociada a la salinidad intermedia. Sin embargo, es importante destacar que los primeros corresponden al ciclo de vida completo de los individuos hasta el momento de su extracción mientras que el experimento representaría un único periodo corto de crecimiento que puede como tal diferir del patrón general. Sumado a esto, los resultados concernientes al estado individual de las almejas (IC) permitirían concluir que respecto de la salinidad, tal como fue planteado en la hipótesis de trabajo de este Capítulo, las condiciones más favorables para el desempeño de *T. plebeius* estarían asociadas a la ocurrencia de salinidades intermedias.

## TABLAS Y FIGURAS

Tabla I.1: Modelos comparados para el ajuste de los datos talla-edad.  $L_{\infty}$ : largo asintótico.  $k$ : tasa de crecimiento.  $t_0$ : edad de los individuos cuando su largo es 0.  $t$ : edad en años.  $L_t$ : largo para la edad  $t$ .

Modelo	Ecuación	Nombre
m1	$L_t = L_{\infty} * (1 - e^{-k*(t-t_0)})$	Von Bertalanffy
m2	$L_t = L_{\infty} / (1 + e^{-k*(t-t_0)})$	Logístico
m3	$L_t = L_{\infty} * \exp(-e^{-k*(t-t_0)})$	Gompertz

Tabla I.2: Comparación de modelos de crecimiento entre estuarios con el Criterio de Información de Akaike (AIC).  $W_{AIC}$ : peso de Akaike.

Estuario	Modelo	AIC	$W_{AIC}$
San Clemente	m1	3,237	48
	m2	3,110	<b>51</b>
Mar Chiquita	m1	1,204	46
	m2	0,912	<b>54</b>
Bahía Blanca	m1	0,878	31
	m2	-0,801	<b>69</b>

Tabla I.3: Comparación de modelos de crecimiento entre sitios dentro de Mar Chiquita con el Criterio de Información de Akaike (AIC).  $W_{AIC}$ : peso de Akaike.

Sitio	Modelo	AIC	$W_{AIC}$
SG	m1	2,533	26
	m2	0,437	<b>74</b>
C	m1	0,912	<b>55</b>
	m2	1,298	45
B	m1	3,303	12
	m2	-0,641	<b>88</b>

Tabla I.4: Relación largo-alto para las almejas en cada estuario y sitio dentro de Mar Chiquita. SG = San Gabriel. C = Celpa. B = Boca. a: ordenada al origen de la recta. b: pendiente de la recta..

Estuario	Sitio	gl	F	p	r2	a	b
San Clemente	-	59	507	< 0,001	0,89	-3,53	3,21
	SG	55	316	< 0,001	0,92	-0,23	3,03
Mar Chiquita	C	72	588	< 0,001	0,94	5,89	2,70
	B	58	337	< 0,001	0,92	-6,63	3,29
Bahía Blanca	-	116	903	< 0,001	0,89	2,65	2,72

Tabla I.5: Edades máximas (E. máx.) y parámetros de crecimiento del modelo Logístico en cada estuario y sitio dentro de Mar Chiquita. SG = San Gabriel. C = Celpa. B = Boca. (): Intervalo de confianza del 95 %.

Estuario	Sitio	E. máx.	$L_{\infty}$	K	$t_0$	$L_{m\acute{a}x.}$
San Clemente	-	13	70,66 (56,32-84,98)	0,52 (-13,81-14,84)	3,01 (-11,32-17,33)	79.12
	SG	17	73,76 (52,26-95,26)	0,36 (-21,14-21,86)	5,19 (-11,32-17,33)	78.40
Mar Chiquita	C	14	60.06 (52,21-67,08)	1,51 (-5,92-8,94)	3,74 (-3,69-11,17)	69.71
	B	14	71,17 (18,78-123,56)	0,25 (-52,14-52,64)	4,41 (-47,98-56,80)	68.41
Bahía Blanca	-	11	69,33 (16,52-118,09)	0,29 (-50,49-51,08)	0,41 (-50,37-51,19)	70.22

Tabla I.6: Comparación de los parámetros de crecimiento del modelo Logístico entre estuarios y sitios (SG = San Gabriel. C = CELPA. B = Boca) dentro de la laguna de Mar Chiquita, mediante análisis de máxima verosimilitud.

Estuarios/sitios comparados	Parámetros comparados					
	$L^{\infty}_1 = L^{\infty}_2$		$k_1 = k_2$		$t_{01} = t_{02}$	
	$X^2$	valor-p	$X^2$	valor-p	$X^2$	valor-p
San Clemente-Mar Chiquita	20,75	< <b>0.001</b>	8,29	< <b>0,01</b>	3,04	0,08
San Clemente-Bahía Blanca	0,19	0,66	1,67	0,19	9,89	< <b>0,01</b>
Mar Chiquita-Bahía Blanca	3,92	<b>0,047</b>	11,68	< <b>0,001</b>	14,73	< <b>0,001</b>
SG-C	21,18	< <b>0.001</b>	12,69	< <b>0.001</b>	3,84	<b>0,049</b>
SG-B	0,16	0,68	1,17	0,28	0,78	0,38
C-B	11,36	< <b>0.001</b>	17,06	< <b>0.001</b>	1,89	0,17

Tabla I.7: Regresiones entre Tasa Absoluta de Crecimiento (TAC) y largo inicial del trasplante ( $L_{ini}$ ) para todos los grupos de almejas transplantados. a: ordenada al origen. b: pendiente. \*: Diferencias entre “a” para ese sitio de origen. Los valores resaltados indican diferencias entre “b” para ese sitio de origen.

Sitio de origen	Sitio de destino	F	valor-p	R <sup>2</sup>	a	b
San Gabriel	San Gabriel	74	< 0,001	0,75	0,17	-0,0031
	CELPA	16	< 0,001	0,44	0,14	-0,0026
	Boca	9	< 0,01	0,37	0,24 *	-0,0046
CELPA	San Gabriel	119	< 0,001	0,80	0,28	<b>-0,0053</b>
	CELPA	74	< 0,001	0,50	0,17	<b>-0,0032</b>
	Boca	21	< 0,001	0,54	0,21	<b>-0,0045</b>
Boca	San Gabriel	65	< 0,001	0,59	0,16	-0,0024
	CELPA	157	< 0,001	0,70	0,23	-0,0046
	Boca	12	0,03	0,46	0,28 *	-0,0055



Figura I.1: Fotografía del método de marcado utilizado para recapturar y medir el crecimiento valvar de las almejas luego de experimentos de transplante.

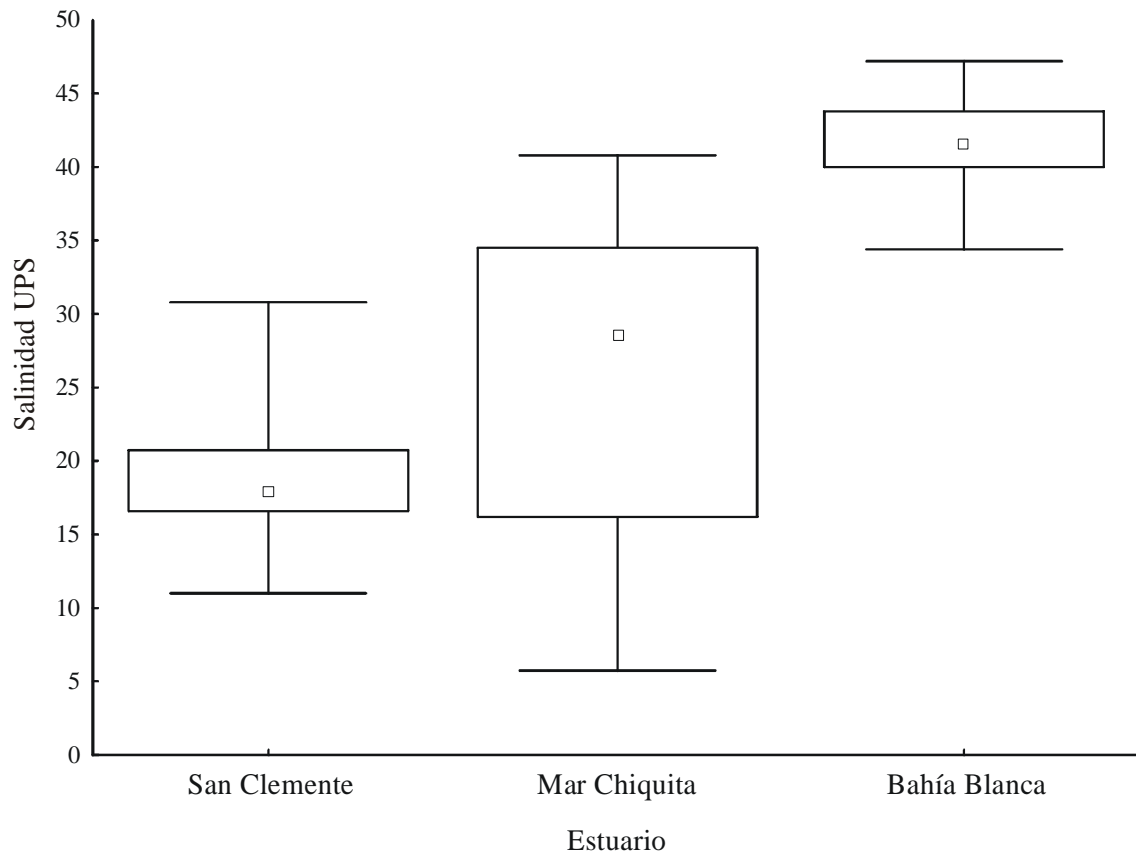


Figura I.2: Comparación de salinidad entre estuarios. El punto medio muestra la mediana, los límites de las cajas muestran los percentiles de 25 y 75 % y las barras indican los valores máximo y mínimo.

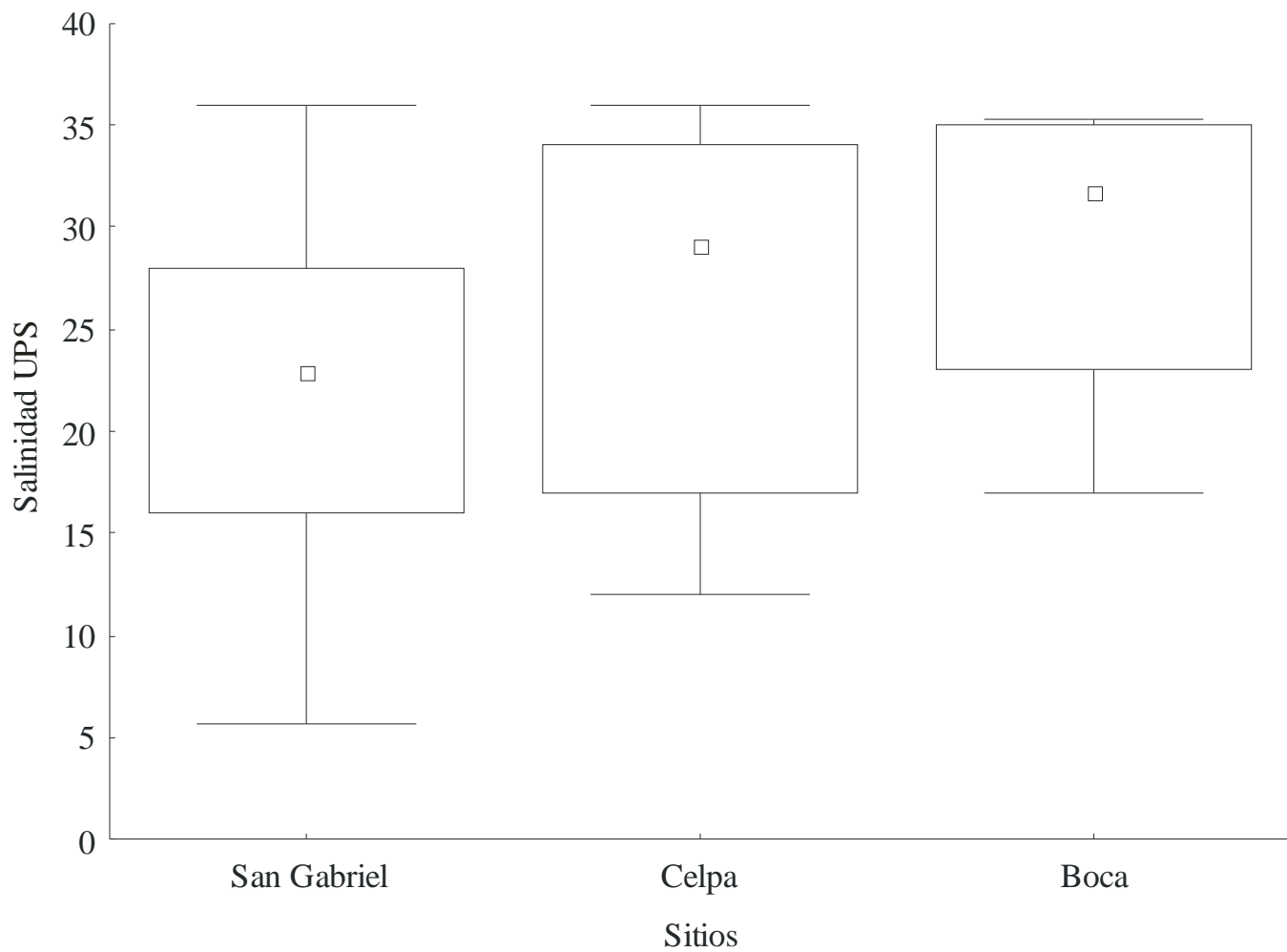


Figura I.3: Comparación de salinidad entre sitios dentro de la laguna de Mar Chiquita.

El punto medio muestra la mediana, los límites de las cajas muestran los percentiles de 25 y 75 % y las barras indican los valores máximo y mínimo.

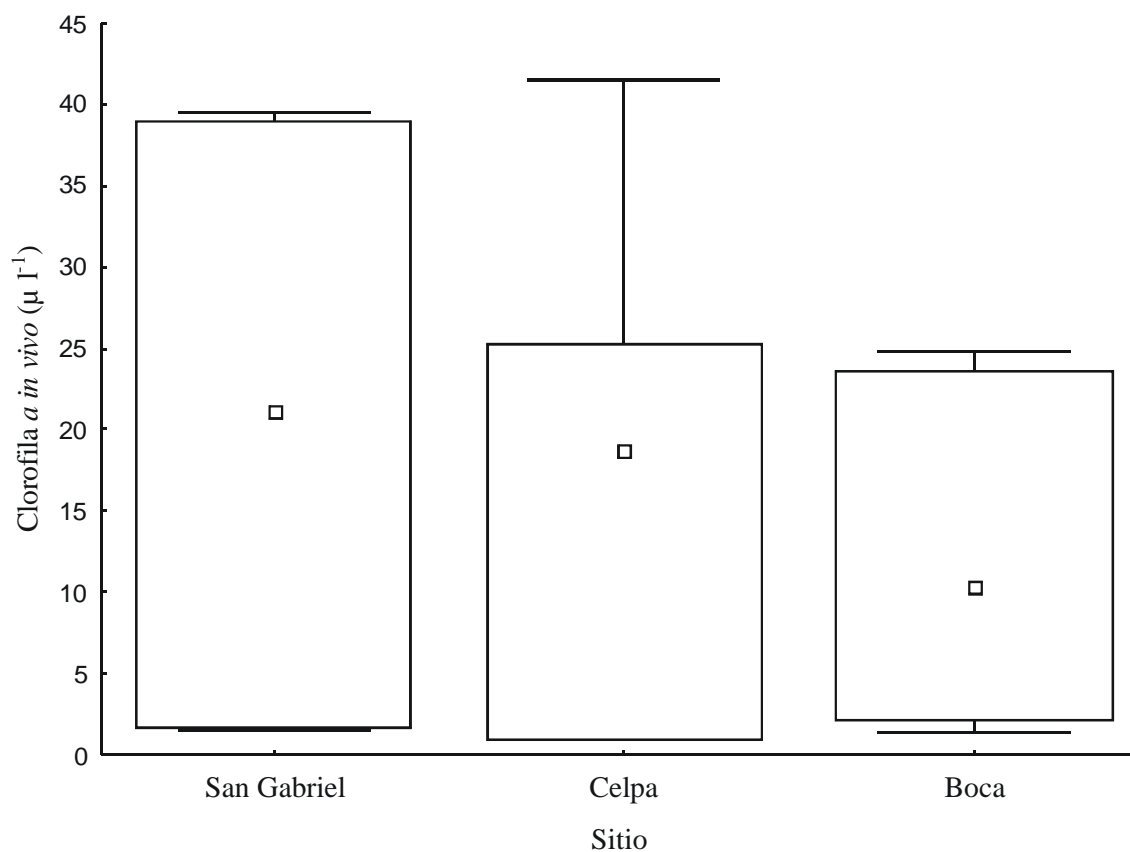


Figura I.4: Concentración de clorofila *a* en los tres sitios dentro de la laguna de Mar Chiquita. El punto medio muestra la mediana, los límites de las cajas muestran los percentiles de 25 y 75 % y las barras indican los valores máximo y mínimo.

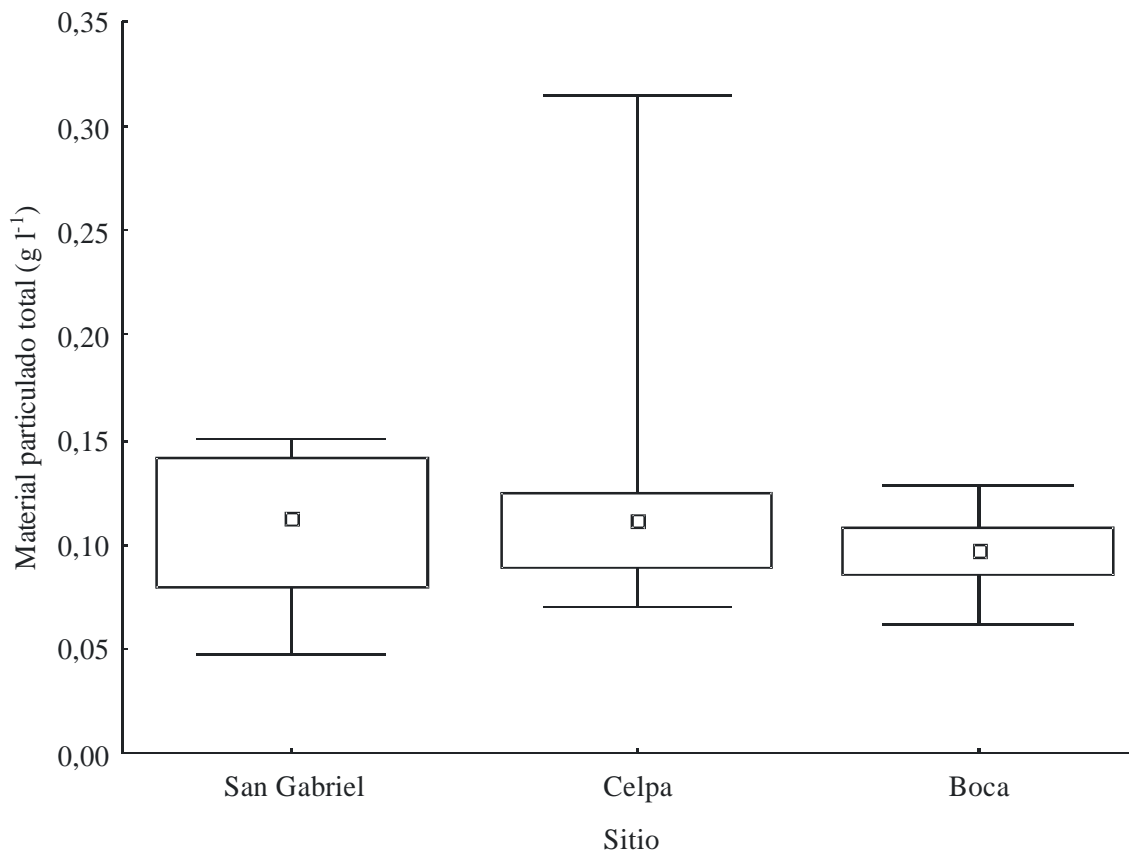


Figura I.5: Material particulado total en la columna de agua en los diferentes sitios dentro de la laguna de Mar Chiquita. El punto medio muestra la mediana, los límites de las cajas muestran los percentiles de 25 y 75 % y las barras indican los valores máximo y mínimo.

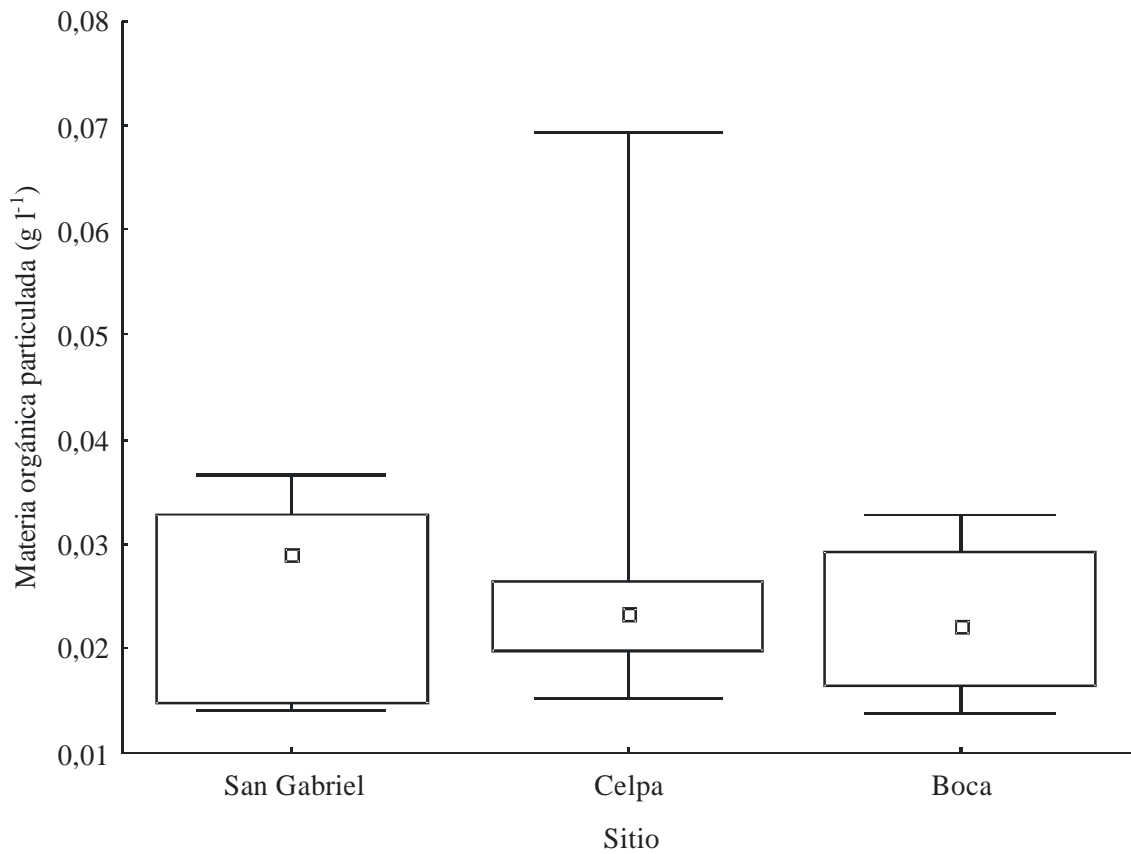


Figura I.6: Materia orgánica particulada en la columna de agua en los diferentes sitios dentro de la laguna de Mar Chiquita. El punto medio muestra la mediana, los límites de las cajas muestran los percentiles de 25 y 75 % y las barras indican los valores máximo y mínimo.

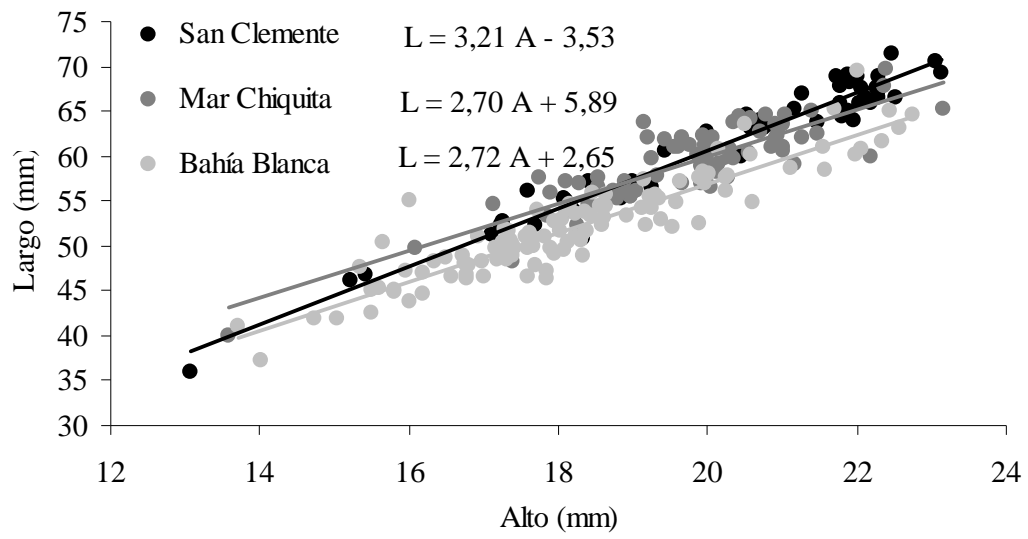


Figura I.7: Relaciones lineales entre largo y alto de las almejas para cada estuario.

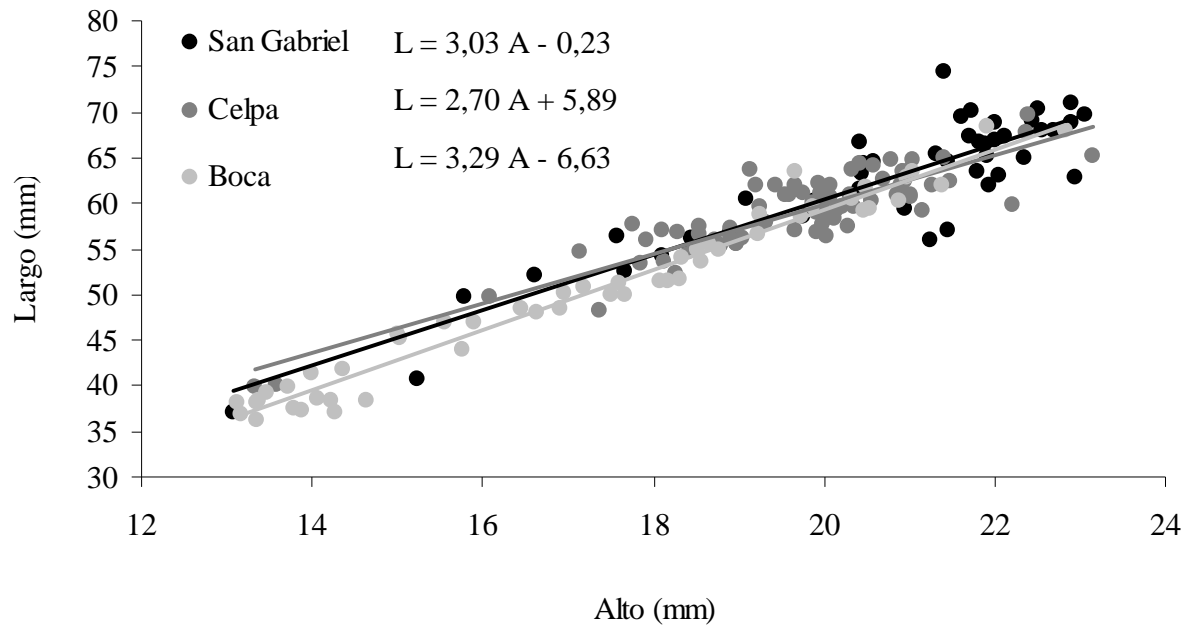


Figura I.8: Relaciones lineales entre largo y alto de las almejas para cada sitio de muestreo dentro de la laguna de Mar Chiquita.

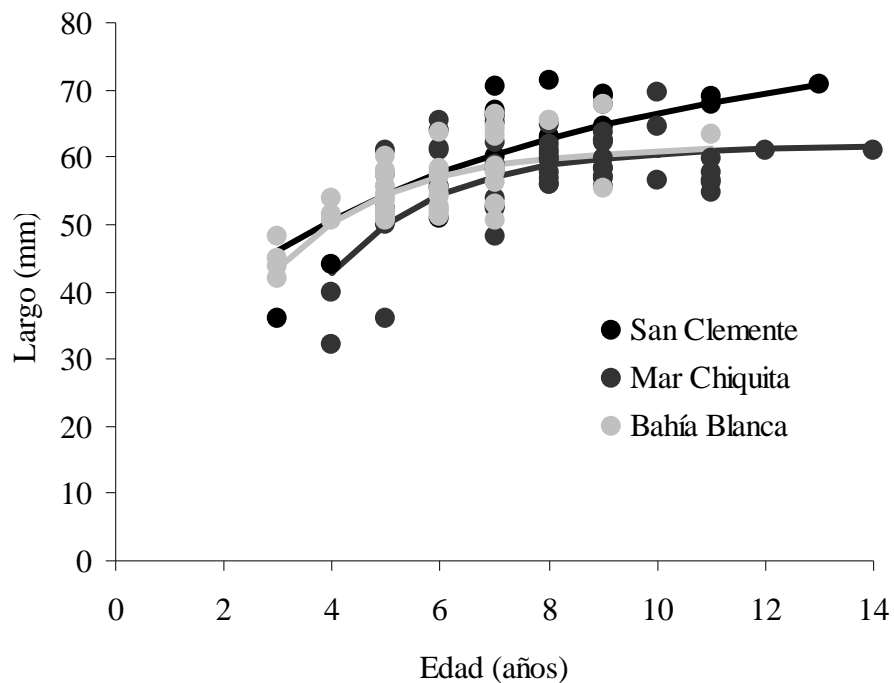


Figura I.9: Relaciones talla (L) – edad para los tres estuarios. Las líneas indican las curvas de crecimiento predichas por el modelo Logístico para cada set de datos.

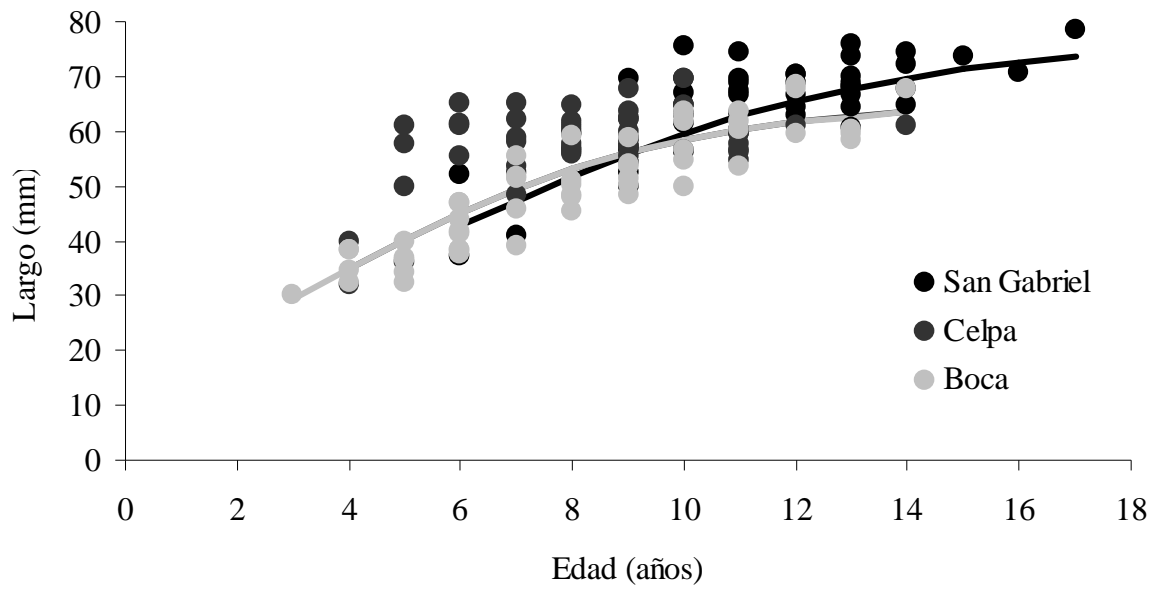


Figura I.10: Relaciones talla (L) – edad para los tres sitios dentro de Mar Chiquita. Las líneas indican las curvas de crecimiento predichas por el modelo Logístico para cada set de datos.

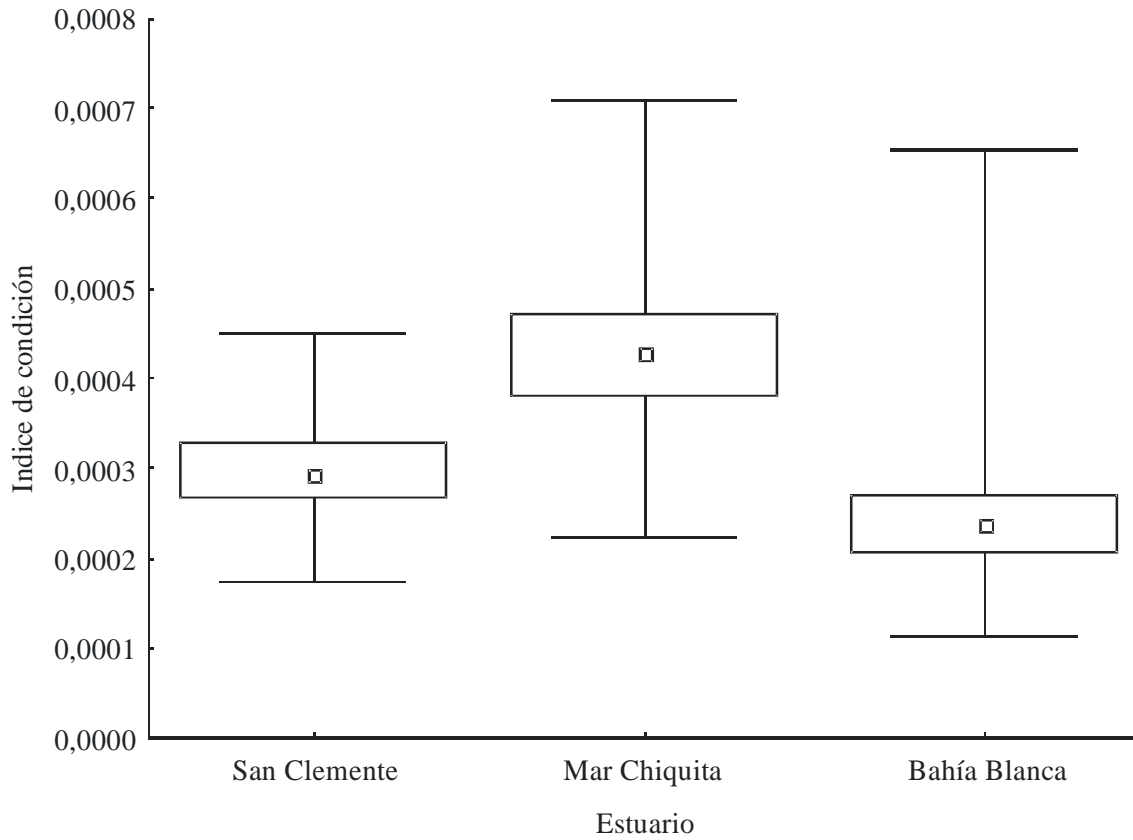


Figura I.11: Índice de condición de las almejas en el muestreo poblacional de los tres estuarios. El punto medio muestra la mediana, los límites de las cajas muestran los percentiles de 25 y 75 % y las barras indican los valores máximo y mínimo.

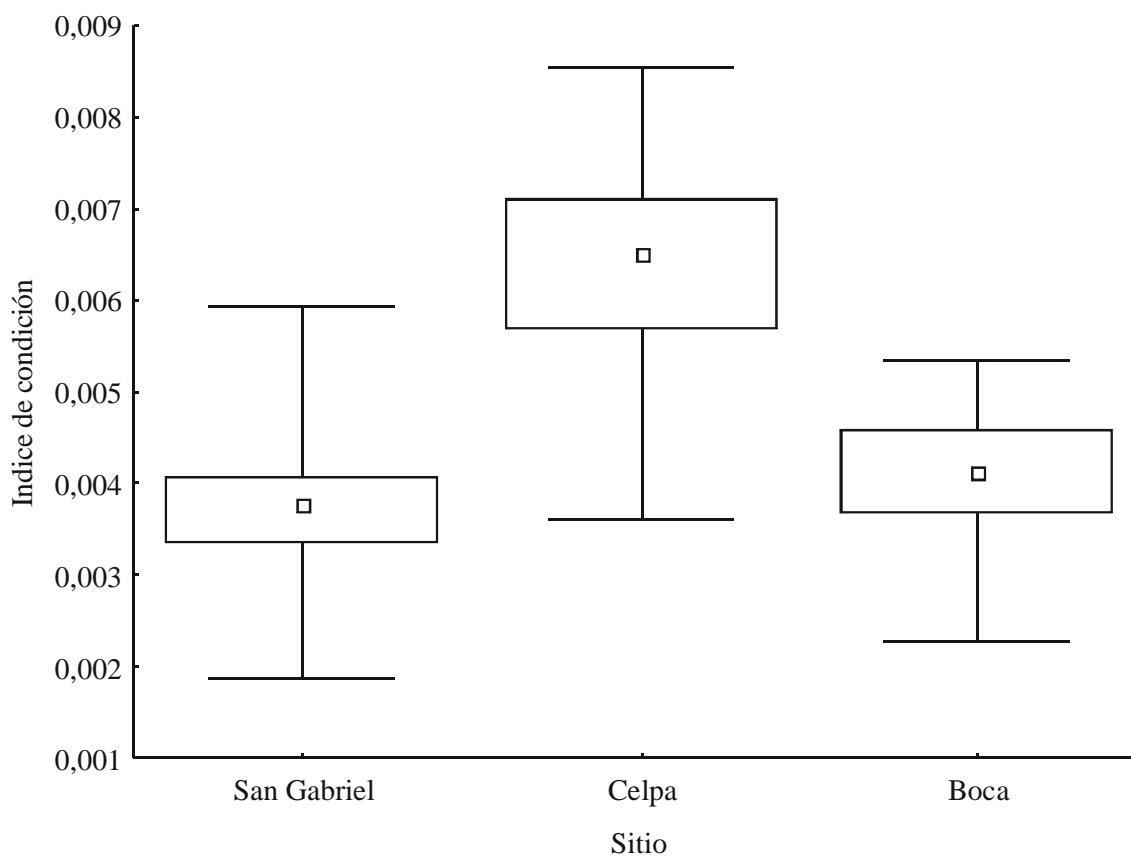


Figura I.12: Índice de condición de las almejas en el muestreo poblacional de los tres sitios dentro de la laguna de Mar Chiquita. El punto medio muestra la mediana, los límites de las cajas muestran los percentiles de 25 y 75 % y las barras indican los valores máximo y mínimo.

## Capítulo II

Relación entre *Spartina alterniflora* y densidad y  
crecimiento de la almeja *Tagelus plebeius*

## RESUMEN

Los organismos que generan estructuras epibentónicas como las plantas de marisma, a través de sus efectos como ingenieros de ecosistemas pueden jugar roles claves en el funcionamiento del hábitat. Se sabe que las especies intermareales de plantas del género *Spartina* modifican las características del flujo de agua y del sedimento afectando a los organismos infaunales con los que coexisten. La almeja navaja *Tagelus plebeius* habita el amplio rango de planicies de marea (P) y marismas de *Spartina* (M) de la costa atlántica americana. A través de muestreos y experimentos de campo llevados a cabo en el estuario de Bahía Blanca, en este Capítulo se evaluaron los efectos de *Spartina alterniflora* como ingeniero de ecosistemas (debidos a cambios en las características del sedimento y la columna de agua) sobre el índice de condición (IC) y crecimiento valvar de *T. plebeius*. Las comparaciones de los parámetros del sedimento indicaron que éste es más fácilmente erosionable en M que en P, mientras que en esta última el sedimento es más cohesivo. Sumado a esto, la disponibilidad de alimento para las almejas (es decir, la materia orgánica particulada total en la columna de agua) mostró mayores valores en P. Los muestreos poblacionales mostraron mayor IC de las almejas y menor relación largo-alto en M, que en P. Un experimento de trasplante mostró una tendencia hacia valores mayores de IC en M mientras un mayor crecimiento valvar se encontró en P y esto, sumado a lo anterior, representaría un desacople entre el crecimiento somático y valvar con una influencia positiva de *S. alterniflora* sobre el IC de las almejas. Los resultados de otros dos experimentos de campo donde se manipuló la presencia de la planta, tanto aérea como subterránea, sugieren que el mayor IC en M no sería debido a los cambios estructurales generados por la presencia de la planta en sí, aunque una hipotética mejor calidad del alimento (en lugar de cantidad de alimento) dentro de M podría estar implicada.

## INTRODUCCIÓN

Las estructuras creadas por los ingenieros de ecosistemas son diversas en dimensión y composición, y sus propiedades físicas están funcionalmente relacionadas a sus efectos. Estos efectos pueden ser más útilmente considerados como la modificación de las condiciones abióticas (Jones et al. 2010). De esta manera, un cambio abiótico y la consecuente respuesta de los organismos del entorno, es el resultado de una estructura interactuando con la energía cinética y los materiales dentro del medio (Gutiérrez e Iribarne 2004, Jones et al. 2010). Los ingenieros de ecosistemas que modifican por ejemplo, las corrientes, los sólidos en suspensión o los sedimentos, suelen tener un importante efecto sobre otros organismos ya que estos elementos integran recursos claves (Por ej. espacio, nutrientes, presas) para el desarrollo de ciertas especies dentro de un hábitat particular (Jones et al. 1997).

En el caso del ambiente bentónico de fondos blandos, la ingeniería de ecosistemas puede al menos igualar en importancia a las interacciones tróficas, estando ambas ligadas y afectadas por el ambiente físico (Reise 2002). Este es el caso de los organismos que producen estructuras epibentónicas tanto animales (Por ej. poliquetos tubícolas, Schwindt et al. 2004) como vegetales (Por ej. plantas de marisma, Bouma et al. 2007). Entre las plantas de marisma, *Spartina alterniflora* es bien conocida por generar cambios tanto en las características del flujo de agua (Por ej. Leonard y Luther 1995) como de los sedimentos (Por ej. Leonard y Luther 1995, Yang et al. 2008). Estos cambios abióticos generan modificaciones en las características bióticas del bentos en las marismas (Por ej. Rader 1984, Neira et al. 2005). Aunque existen intentos de generalizar el efecto de *Spartina* spp. sobre las características físicas (Reise 2002) y bióticas (Bertness et al. 2000) del hábitat, estos efectos dependen en gran medida de la morfología (Van Hulzen et al. 2007) y la distribución local de las plantas (Leonard y

Luther 1995). Por otra parte las características locales del flujo de agua son también relevantes y generan diferentes patrones de cambio en el sedimento cuando dicho flujo interactúa con las plantas (Bouma et al. 2007). De hecho, puede encontrarse tanto erosión como sedimentación dependiendo de la densidad de plantas y de las características del flujo de agua (Bouma et al. 2007). Además, la fauna bentónica ha presentado tanto respuestas positivas como negativas a la presencia de las plantas (Whaley y Minello 2002, Neira et al. 2005). Entonces, es una combinación de factores la que determinará el efecto de la presencia de las plantas sobre el medio abiótico y sus consecuencias sobre los organismos, haciendo de esta manera que los resultados de los efectos de la ingeniería de ecosistemas sean dependientes del contexto.

Aquellas variables potencialmente modificadas por *Spartina alterniflora*, como las características del sedimento (Por ej. Vincent et al. 1994, Azouzi et al. 2002), las condiciones hidrológicas (Por ej. Grizzle y Morin 1989, Saxby 2002, Steffani y Branch 2003) y consecuentemente la disponibilidad de alimento en suspensión (Por ej. Nakaoka 1992, Rebelo et al. 2005), afectan la distribución y el crecimiento de los bivalvos bentónicos. Por otro lado, sus densidades pueden ser diferentes en los intermareales vegetados y desnudos, como ocurre en la Bahía de Paranaguá (sur de Brasil 25°15'S, 48°40'O), un estuario de relativamente alta energía donde la densidad de los distintos bivalvos aumenta (Por ej. *Anomalocardia brasiliensis*) o disminuye (Por ej. *Lucina pectinata*) en relación a la presencia de vegetación (da Cunha Lana y Guiss 1991). Además, se ha probado experimentalmente que *Spartina alterniflora* afecta tanto positivamente (Por ej. *Mercenaria mercenaria*, Irlandi y Peterson 1991) como negativamente (Por ej. *Macoma petalum*, Brusati y Grosholz 2007) el crecimiento de bivalvos bentónicos estuariales. En ambos casos el efecto es debido a interacciones indirectas mediadas por distintos cambios en las características físicas generados por la

presencia de las plantas. De manera que los efectos de las plantas, como ingenieras de ecosistemas, sobre los bivalvos son también dependientes del contexto y, por lo descrito anteriormente, son frecuentemente especie-específicos.

La almeja navaja *Tagelus plebeius* vive enterrada en cuevas permanentes tanto en planicies de marea no vegetadas (Holland y Dean 1977) como en marismas de *Spartina* spp. (Teal 1962) con sedimentos cohesivos limo-arenosos. Las paredes de la cueva están compuestas por sedimentos con las mismas características del sedimento circundante y no están delineadas por mucus pero son claramente distinguibles debido a su naturaleza compacta (Gutiérrez e Iribarne 2004). Ha sido sugerido que para mantener su cueva como una estructura permanente *T. plebeius* ejerce presión contra las paredes de la misma mediante la apertura de las valvas y los movimientos verticales, ya que el sedimento superficial colapsa constantemente dentro de la cueva y además esto se ve afectado por el transporte superficial de sedimento por las mareas (Gutierrez e Iribarne 2004). El limo y la arcilla incrementarían la estabilidad de las cuevas y los tubos de los sifones, por lo que un mayor contenido de ambos en el sedimento implicaría un menor gasto de energía en el mantenimiento de las cuevas. De hecho, se han encontrado altas densidades de almejas en áreas caracterizadas por un mayor contenido de limo, arcilla y materia orgánica (Gutiérrez e Iribarne 1998), como así también se ha reportado que aquellas zonas de sedimentos con un alto contenido de arena y bajo contenido de limo y arcilla no son habitadas por estas almejas (Holland y Dean 1977). Por esto, cambios en el sedimento debido a la presencia de *Spartina* spp. en el intermareal podrían ser de gran importancia para el asentamiento y/o mantenimiento de las cuevas de estas almejas y por ende tener efectos sobre la disponibilidad o localización de energía para el crecimiento de las mismas.

Por otra parte, las microalgas bentónicas (una de sus principales fuentes de alimentación, Botto et al. 2005) suelen ser más abundantes dentro de las marismas (Janousek 2009) y su resuspensión constituye un importante aporte al material en suspensión en la columna de agua (De Jonge y Beuselom 2003) y por ende a la disponibilidad de alimento para los organismos filtradores. Tal como en otros filtradores (ver Dame 1996) una mayor disponibilidad de alimento en la columna de agua (es decir, contenido de materia orgánica) ha mostrado una asociación positiva con el crecimiento de estas almejas (Abrahão et al. 2010). Sin embargo, como se dijo antes el alcance y la dirección de los efectos de las plantas de marisma son dependientes del contexto y particulares de cada sitio por lo que el resultado final puede ser positivo o negativo. Entonces, los cambios en cantidad y/o composición del material en suspensión generados por la presencia de las plantas de marisma también pueden ser relevantes para la disponibilidad o localización de energía de estas almejas.

En este contexto, dado que la presencia de *Spartina alterniflora* en el intermareal genera cambios en las características del sedimento y de la columna de agua, la hipótesis que se planteó es que las almejas presentan menor densidad, crecimiento valvar e índice de condición en el área vegetada donde el contenido de limo y arcilla del sedimento es menor implicando un mayor gasto energético en la construcción y mantención de las cuevas, y/o la disponibilidad de alimento es menor.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

Los muestreos y experimentos de este Capítulo fueron desarrollados entre octubre de 2007 y julio de 2010 en la sección media exterior del canal principal del estuario de Bahía Blanca (ver Área de estudio). En este sitio la planicie de marea cubre

aproximadamente 6 km<sup>2</sup>, donde la marisma de *Spartina alterniflora* forma una franja de alrededor de 150 m de ancho (Pratolongo et al. 2009).

#### Características del hábitat en la planicie de marea y la marisma.

Para evaluar las características físicas de las plantas, 15 cuadrados de 40 cm de lado, separados 10 m unos de otros, fueron seleccionados al azar dentro de la marisma (de aquí en adelante M) y el número de tallos en cada uno de ellos fue contado (densidad de tallos, N° m<sup>-2</sup>). Adicionalmente, se tomó al azar y se midió (precisión ± 0,1 cm) la altura total de un tallo dentro de cada cuadrado para la estimación de la altura media de los mismos.

Para comparar la distribución del tamaño de grano del sedimento entre la planicie de marea (de aquí en adelante P) y M, cinco cilindros de sedimento (5 cm de diámetro y 20 cm de profundidad) fueron extraídos al azar en cada sitio. Las muestras de sedimento fueron tamizadas en húmedo a través de 6 tamices de alambre: 2; 1; 0,5; 0,25; 0,125; 0,063 mm; también la fracción < 0,063 mm fue preservada. El material retenido en cada tamiz fue secado a 80° C hasta peso constante (precisión ± 0,01 g). El porcentaje de arena (fracción < 1 y > 0,063 mm) y de limo y arcilla (fracción < 0,063 mm) fue determinado para cada muestra. La hipótesis nula de falta de diferencia en el porcentaje medio de arena, así como de limo y arcilla entre sitios (P y M) fue evaluada con un test de t corregido ( $t_c$ , aproximación de Welch, Zar 1999).

De manera de evaluar si el contenido de agua (% de agua en el sedimento), el contenido de materia orgánica del sedimento (MO) y la densidad (g m<sup>-3</sup>) son diferentes entre P y M, 10 muestras de 20 cm<sup>3</sup> de sedimento fueron tomadas al azar en cada sitio. El sedimento fue pesado en húmedo y luego secado a 80° C hasta peso constante, la diferencia entre el primer y el segundo pesaje fue usada para estimar el porcentaje de

agua en la muestra (contenido de agua). Luego fue incinerado en mufla a 450° C durante 8 horas y pesado nuevamente (precisión  $\pm 0,01$  g). La diferencia entre el peso seco y el peso seco libre de cenizas fue usada para estimar MO de cada muestra. Adicionalmente, el peso seco de sedimento fue dividido por el volumen de la muestra ( $20 \text{ cm}^3$ ) para estimar la densidad. Las hipótesis nulas de no diferencia en contenido medio de agua, MO media y densidad media entre P y M fueron evaluadas mediante test de  $t_c$  (Zar 1999).

Por su parte la penetrabilidad y la torsión del sedimento fueron comparadas entre P y M. Para ello se realizaron 15 mediciones en cada sitio de la fuerza necesaria para penetrar el sedimento con un penetrómetro de campo (precisión  $\pm 0,01 \text{ kg cm}^{-2}$ ) y 10 mediciones de la fuerza de torsión necesaria para cortar el sedimento con un torsiómetro (precisión  $0,01 \text{ kg cm}^{-2}$ ). Todas las muestras fueron distribuidas al azar y separadas como mínimo 10 m una de otra. Las hipótesis nulas de falta de diferencia en la penetrabilidad media y en la torsión media entre sitios fueron evaluadas mediante test de  $t_c$  (Zar 1999).

Para evaluar si la cantidad de sedimento que se transporta como carga de fondo difiere entre P y M, 10 trampas de sedimento plásticas, tubulares fueron emplazadas en cada sitio (siguiendo a Emerson y Grant 1991). Las mismas consistieron en un tubo de PVC (3 cm de diámetro, 40 cm de largo) insertado en el sedimento de manera que el extremo abierto quedara nivelado con la superficie del mismo, con otro tubo de PVC más pequeño (2,5 cm de diámetro, 40 cm de largo) introducido dentro del primero para coleccionar el sedimento transportado en la superficie bentónica. Todas las trampas fueron emplazadas durante la marea baja y llenadas con agua limpia para evitar el llenado repentino por la corriente de marea (ver Emerson y Grant 1991, Botto et al. 2006). El sedimento retenido en las trampas fue coleccionado luego de un ciclo de marea (es decir 12

horas) y el muestreo fue repetido mensualmente entre marzo y junio de 2010. El sedimento contenido en las trampas fue secado a 80° C hasta peso constante (precisión  $\pm$  0,01 g). Para cada fecha de muestreo, la hipótesis nula de no diferencia en la masa media de sedimento transportado entre sitios fue evaluada mediante test de  $t_c$  (Zar 1999).

Por otra parte, el contenido de materia orgánica particulada en la columna de agua (de aquí en adelante MOP, expresada como  $g\ l^{-1}$ ) fue comparado entre P y M. Para ello, 10 muestras de agua fueron tomadas en cada sitio inmediatamente después de que estos eran inundados por la marea y procesadas como se explicó en el Capítulo I para medir esta misma variable. Dado que estas son áreas muy dinámicas (ver Pratalongo et al. 2010) este muestreo fue repetido aproximadamente de manera mensual entre julio y noviembre de 2009 y entre marzo y mayo 2010. Para cada fecha de muestreo, la hipótesis nula de no diferencia en la MOP media entre sitios fue evaluada mediante test de  $t_c$  (Zar 1999).

#### Comparación de características poblacionales de *Tagelus plebeius* entre P y M.

De manera de comparar la densidad de las almejas entre P y M, nueve unidades de muestreo de 40 cm de lado y 70 cm de profundidad (máxima profundidad registrada para *Tagelus plebeius*, Abrahão et al. 2010) separadas como mínimo 10 m unas de otras fueron excavadas en cada sitio y todas las almejas presentes en ellas fueron contadas. La densidad de almejas fue expresada como almejas  $m^{-2}$ . La hipótesis nula de falta de diferencia en la densidad media de almejas entre P y M fue evaluada mediante un test de  $t_c$  (Zar 1999).

Para comparar las relaciones morfométricas y el índice de condición (IC) de las almejas entre P y M, un muestreo aleatorio de almejas (de aquí en adelante referido

como 1º muestreo) fue llevado a cabo en ambos sitios al mismo tiempo. Ciento diecinueve almejas fueron extraídas al azar en P y 126 en M entre septiembre y octubre de 2007. Todos los individuos fueron medidos en largo valvar (L) y alto valvar (A). La distribución de frecuencia de tallas (L) fue comparada entre sitios con un test de Kolmogorov-Smirnov (Zar 1999). La relación entre A y L de las almejas fue evaluada usando un modelo de regresión lineal simple, y luego comparada entre P y M mediante análisis de ANCOVA con el A como covariable. Previo a este último análisis se evaluó la igualdad de pendientes entre las rectas (relación A-L) de ambos sitios (Zar 1999).

El IC de cada almeja fue calculado como se explicó en el Capítulo I. La hipótesis nula de falta de diferencia en el IC medio entre sitios fue evaluada mediante test de  $t_c$  (Zar 1999). Dado que el IC mostró diferencias entre sitios en el 1º muestreo (ver Resultados), tres muestreos adicionales (de aquí en adelante referidos como 2º, 3º y 4º muestreo) fueron llevados a cabo entre julio de 2009 y marzo de 2010 de manera de evaluar si las citadas diferencias se mantenían a través del tiempo. En cada muestreo adicional se extrajeron aproximadamente 30 almejas de cada sitio que fueron llevadas al laboratorio donde fueron medidas y el IC fue calculado. La hipótesis nula de no diferencia en el IC medio entre sitios, para cada muestreo, fue evaluada mediante test de  $t_c$  (Zar 1999).

#### Experimentos de campo evaluando el efecto de *Spartina alterniflora* sobre el crecimiento valvar e IC de *Tagelus plebeius*

Para determinar si *Spartina alterniflora* afecta el crecimiento de las almejas, se realizó un experimento de transplante desde P hacia M. Como se mencionó en la Introducción general, *Tagelus plebeius* constituye una de las principales fuentes de alimentación del ostrero americano (*Haematopus palliatus*, Bachmann y Martínez

1999) y por otro lado se ve afectada negativamente por el cangrejo cavador *Neohelice granulata* (Lomovasky et al. 2006); por lo que de manera de proteger las almejas de la depredación por parte de los ostreros y del ataque de los cangrejos, en este experimento se usaron cajas cuadradas de cerramiento plástico (50 cm de lado, 1 cm de malla). Diez cajas fueron establecidas al azar en M constituyendo el tratamiento “transplante” y otras 10 en P correspondiendo al tratamiento “control de transplante”. Ochenta almejas fueron extraídas de la planicie, medidas en L y marcadas con un número plástico (ver Capítulo I, Fig. I.1) para luego ser identificadas. Cuatro de estas almejas de entre 45,16 y 50,87 mm de L fueron colocadas en hoyos hechos en el sedimento dentro de cada caja correspondiente a los tratamientos “transplante” y “control de transplante”. Debido a la imposibilidad de realizar controles de artefacto ya que no podría evitarse la depredación de almejas dentro de ellos, previo a la finalización del experimento se realizaron muestreos dentro y fuera de las cajas abarcando las características físicas del hábitat previamente evaluadas en la comparación entre sitios. Las muestras tanto de sedimento como de la columna de agua fueron tomadas y procesadas como se explicó antes. Luego, las hipótesis nulas de falta de diferencia en el porcentaje medio de arena así como de limo y arcilla, MO media y MOP media entre dentro y fuera de las cajas fueron evaluadas separadamente para cada tratamiento (“transplante” y “control de transplante”) mediante  $t_c$  (Zar 1999). Al final del experimento, transcurridos 13 meses, 6 cajas de tratamiento “transplante” y 4 cajas del tratamiento “control de transplante” fueron recuperadas sumando un total de 19 almejas las cuales fueron llevadas al laboratorio. El L final y el IC, calculado como se describió previamente, fueron determinados para cada almeja. El incremento en L de cada almeja fue calculado y su relación con el L inicial fue evaluada mediante modelos de regresión simple. Estas dos variables (ver Resultados) no mostraron relación por lo que el incremento medio pudo

ser usado en los análisis estadísticos subsiguientes. Dado que se recuperó un número no balanceado de cajas y almejas, se corroboró que no existían diferencias entre réplicas (cajas, ver Tabla II.1) dentro de cada tratamiento (“transplante” y “control de transplante”) mediante análisis de ANOVA y luego se agruparon los datos dentro de cada tratamiento. Entonces, las hipótesis nulas de no diferencia en el IC medio, así como en el incremento valvar medio entre los tratamientos “transplante” y “control de transplante” fueron evaluadas mediante test de  $t_c$  (Zar 1999).

Para discriminar el efecto de las raíces y la parte aérea de las plantas, dos experimentos de campo adicionales fueron llevados a cabo. El primer experimento (de aquí en adelante *Experimento 1*) fue diseñado para evaluar el efecto de la parte aérea de la planta. El mismo consistió en 18 unidades experimentales (UE) de 100 m<sup>2</sup> que fueron delimitadas en la marisma y estuvo constituido por 3 tratamientos. En 6 UE todos los tallos de *Spartina alterniflora* (parte aérea) fueron removidos constituyendo el tratamiento “podado”. En otras 6 UE sólo se caminó sobre ellas para ser usadas como “control de podado”, ya que al extraer los tallos también se genera disturbio al caminar sobre la superficie del sedimento lo cual puede tener un efecto *per se* sobre las almejas y por ende es necesario diferenciar ambos disturbios. Las 6 UE restantes no fueron modificadas de manera de ser utilizadas como “control natural”. Nueve meses más tarde, 5 almejas de entre 48,18 y 67,02 mm de L fueron extraídas del centro de cada UE, llevadas al laboratorio y el IC fue calculado como se describió anteriormente.

El segundo experimento (de aquí en adelante *Experimento 2*) fue diseñado para evaluar el efecto de las raíces de *Spartina alterniflora*. Un total de 20 UE de 1 m<sup>2</sup>, constituyendo 4 tratamientos, fueron localizadas al azar en la marisma, en los primeros 5 m contiguos al límite planicie-marisma en dirección a tierra. En 5 UE todas las plantas (con el sedimento asociado) fueron completamente removidas con una pala. Los

cuadrados resultantes fueron llenándose naturalmente de sedimento y un mes más tarde, cuando estuvieron totalmente llenos, imitaciones de los tallos de *S. alterniflora* fueron puestas sobre cada cuadrado constituyendo el tratamiento “imitación”. Las imitaciones consistieron en pasto plástico flexible de alrededor de 20 cm de alto y aproximadamente 0,5 cm de diámetro, es decir imitando la estructura de un tallo de *Spartina* en esta marisma. Estas imitaciones fueron adheridas, respetando la densidad natural de tallos, con masilla epoxi (su uso e inocuidad han sido ampliamente probados, por ej. Bazterrica et al. 2007) a una malla de cerramiento plástico sujeta al sedimento mediante estacas. De esta manera no hubo material vegetal subterráneo en este tratamiento. En otras 5 UE se generó disturbio enterrando una pala 30 cm dentro del sedimento y moviéndola de lado a lado. Este disturbio fue hecho cada 5 cm dentro de cada UE pero las plantas fueron dejadas en su lugar de manera de constituir el tratamiento “control de remoción”. En otras 5 UE solo la malla de cerramiento plástico se sujetó al sedimento como “control de las imitaciones” y finalmente las restantes 5 UE fueron dejadas intactas y usadas como “control natural”. Ochenta almejas de entre 44,08 y 68,68 mm de L fueron extraídas de la marisma, marcadas como se explicó en el experimento de transplante, y 4 de ellas fueron dispuestas en cada UE. Cinco meses más tarde todas las almejas que sobrevivieron en el experimento fueron recuperadas y llevadas al laboratorio donde el IC fue calculado como se explicó antes.

Para ambos, *Experimento 1* y *2*, la hipótesis nula de falta de diferencia en el IC medio de las almejas entre tratamientos (factor fijo) y UE (factor aleatorio, anidado en los tratamientos) fue evaluada usando un modelo de ANOVA anidado siguiendo a Underwood (1997).

## RESULTADOS

### Características del hábitat en la planicie de marea y la marisma

La densidad media de tallos en la marisma fue de 267 tallos  $m^{-2}$  (Desvío estándar = 114), con una altura media de 17,52 (5,99) cm. Se encontró mayor porcentaje de arena en M y mayor porcentaje de limo y arcilla en P. También la MO y el contenido de agua mostraron diferencias entre sitios siendo mayor en P mientras que la densidad del sedimento fue mayor en la M. La fuerza necesaria para penetrar el sedimento así como la torsión indicaron que el sedimento es más fácilmente penetrable en P. La masa de sedimento transportado mostró diferencias entre sitios en tres de las cuatro fechas de muestreo siendo siempre mayor en M que en P (Fig. II.1). La MOP media mostró diferencias en cuatro de las seis fechas de muestreo, de las cuales la mayoría (3 de ellas) mostraron mayores valores en P que en M (Fig. II.2). Los resultados estadísticos para todas las comparaciones de las características antes descriptas están resumidos en la Tabla II.2.

### Comparación de características poblacionales de *Tagelus plebeius* entre P y M.

La densidad media de almejas fue mayor en P que en M (densidad media (DE): P = 10 (5,3); M = 4 (4,4) almejas  $m^{-2}$ ,  $gl = 16$ ;  $t_c = 2,59$ ;  $p = 0,02$ ). La distribución de frecuencias de talla no mostró diferencias entre sitios ( $D_{max} = 0,127$ ;  $p = 0,14$ ; Fig. II.3). El L y el A de las almejas mostraron relaciones lineales en ambos sitios ( $gl = 116$  y  $121$ ;  $F = 903$  y  $1101$ ;  $p < 0,0001$ ; P y M respectivamente). La comparación de pendientes no mostró diferencias entre sitios ( $gl = 237$ ;  $F = 1,49$ ;  $p = 0,22$ ), siendo el valor del intercepto mayor para P que para M (intercepto: P = 1,33; M = 0,21;  $gl = 238$ ;  $F = 14,37$ ;  $p < 0,001$ ; Fig. II.4) indicando que para un mismo alto las valvas son más

largas en P. El IC fue en todos los muestreos mayor en M que en P (Tabla II.3, Fig. II.5).

#### Experimentos de campo evaluando el efecto de *Spartina alterniflora* sobre el crecimiento valvar e IC de *Tagelus plebeius*

La comparación de características físicas (porcentaje de arena, limo y arcilla, MO y MOP) entre el interior y el exterior de las cajas del experimento de transplante en el tratamiento “transplante” mostró que no existe un efecto de la caja en ninguna de las variables analizadas (Tabla II.4). Por su parte, en el tratamiento “control de transplante” solo se encontró un efecto del artefacto sobre los porcentajes de arena y de limo y arcilla que fue más bajo y más alto respectivamente dentro de las cajas (Tabla II.4). No se encontró relación entre el L inicial y el incremento en L valvar de las almejas en ambos tratamientos ( $gl = 8$  y  $7$ ;  $F = 2,11$  y  $0,13$ ;  $p = 0,18$  y  $0,73$ ; para “transplante” y “control de transplante”, respectivamente). El incremento medio en L valvar fue menor en el “transplante” que en el “control de transplante” (“transplante” =  $2,80$  ( $1,75$ ) mm, “control de transplante” =  $4,69$  ( $1,16$ );  $gl = 17$ ;  $t_c = 2,74$ ;  $p = 0,0139$ ; Fig. II.6). El IC de las almejas no mostró diferencias entre tratamientos (IC medio (DE):  $0,0063$  ( $0,001$ );  $gl = 17$ ;  $t_c = -0,49$ ;  $p = 0,63$ ). Sin embargo, el poder estadístico de este análisis es solo del 7 % ( $t = 2,11$ ; Power analysis =  $0,076$ ) por lo que toma relevancia la tendencia hacia valores mayores en M (Fig. II.7) apoyando el patrón encontrado en los muestreos.

El IC medio no mostró diferencias entre tratamientos ni entre UE tanto en el *Experimento 1* (IC medio (SD):  $0,00395$  ( $0,0021$ )) como en el *Experimento 2* ( $0,00407$  ( $0,0028$ )). Los datos estadísticos para ambos experimentos están resumidos en la Tabla II.5.

## DISCUSIÓN

En cuanto a las características físicas del sedimento se encontró mayor porcentaje de arena, mayor densidad y transporte superficial de sedimento en las áreas cubiertas por *Spartina alterniflora* (M). Sin embargo, un mayor porcentaje de limo y arcilla, de MO y mayor contenido de agua fueron encontrados en la planicie de marea no vegetada (P), donde las fuerzas necesarias tanto para penetrar como para cortar el sedimento indicaron que éste es más cohesivo. La disponibilidad de alimento (es decir, MOP inmediatamente después de la inundación) fue en general mayor sobre P. La almeja navaja *Tagelus plebeius* mostró una menor densidad poblacional, mayor índice de condición (IC) y menor relación L-A valvar en M que en P. Todos los muestreos indicarían entonces un efecto positivo de *S. alterniflora* sobre el IC de las almejas y la tendencia hacia valores mayores de IC en las almejas trasplantadas a la M apoya esta relación. Por su parte, los otros dos experimentos de campo donde se manipuló la presencia de la estructura aérea y subterránea de las plantas, sugirieron que este efecto sobre el IC de las almejas no se explica como un resultado de los cambios estructurales directos generados por la presencia de las plantas. Con respecto al crecimiento en L valvar se evidenció un efecto del cambio de ambiente en el experimento de transplante mostrando valores menores dentro de la M, lo cual coincide con la menor relación L-A encontrada en este sitio.

El hecho de que haya una mayor proporción de limo y arcilla, de MO y contenido de agua en el sedimento en P; así como una mayor proporción de arena, densidad y transporte de sedimento en M, indicaría que al menos superficialmente el sedimento es más erodable (Grabowsky et al. 2011) en M que en P. Esto es porque el limo, la arcilla y la MO aumentan el umbral de erosión, es decir la energía necesaria para iniciar la erosión. Mientras que la arena, la cual está típicamente asociada a una mayor densidad,

tiene un menor umbral de erosión (*sensu* Grabowsky et al. 2011) lo que a menudo resulta en una correlación positiva entre densidad y erosión (Por ej. Gerbersdorf et al. 2005). Además, los sedimentos con menos del 2 % de MO, como es el caso de M, son generalmente considerados como erodables (Morgan 2005). En general se le atribuye a las plantas de marisma el efecto de favorecer la sedimentación, sobre todo de partículas de pequeño tamaño como son el limo y la arcilla (Reise 2002). Aunque la combinación de características del sedimento descrita más arriba contradice dicha generalización, concuerda con un estudio previo llevado a cabo en la misma área de estudio (Pratolongo et al. 2010). En ese trabajo se mostró que las plantas de esta marisma no atenuaron la velocidad de la corriente ni las olas y por ello no ocurrió deposición de sedimento dentro de la marisma sino que hubo una pequeña erosión (Pratolongo et al. 2010). La forma cilíndrica de los tallos puede contribuir a la producción de remolinos a pequeña escala, y consecuentemente una mayor turbulencia (Nowell y Jumars 1984). Estos remolinos durante su formación pueden llevar a la erosión del sedimento cuando la densidad de tallos es baja (Nowell y Jumars 1984, Leonard y Luther 1995, Bouma et al. 2009). Por ejemplo, en experimentos de flujo bajo condiciones de laboratorio, con velocidad de corriente similar a la reportada para este sitio de estudio ( $35 \text{ cm s}^{-1}$ , ver Cuadrado et al. 2003), densidades de *Spartina* entre 200 y 800 tallos  $\text{m}^{-2}$  generan erosión del sedimento, mientras que densidades mayores a 1500 tallos  $\text{m}^{-2}$  producen sedimentación (Bouma et al. 2009). Entonces, la distribución de grano del sedimento (y su contenido de agua, densidad y MO asociados) junto con el transporte superficial de sedimento encontrados en M podrían ser explicados por la baja densidad de tallos (267 tallos  $\text{m}^{-2}$ , ver Resultados) de *Spartina alterniflora* observada en esta área de estudio.

Los sedimentos fácilmente erodables están relacionados a una baja densidad poblacional de los bivalvos sésiles (Dame 1996). De hecho, hay menores densidades de

*Tagelus plebeius* en sedimentos con mayor contenido de arena tanto en estuarios de Norteamérica (Holland y Dean 1977) como de Sudamérica (Gutiérrez e Iribarne 1998). En concordancia con ello, la densidad de almejas fue menos de la mitad en M que en P en esta área de estudio. El umbral de erosión superficial del sedimento y por ende la cantidad de sedimento transportado sobre la superficie del mismo pueden estar relacionados a la densidad poblacional de los bivalvos bentónicos debido a que una mayor erosión y transporte pueden generar 1) condiciones desfavorables para el asentamiento de las larvas o 2) resuspensión (Williams y Heck 2001) y enterramiento de las larvas que habían logrado asentarse (Dame 1996). Por ejemplo, en la almeja *Mya arenaria* los reclutas recién asentados son transportados a lo largo de la superficie del sedimento junto con el sedimento transportado, lo cual está relacionado con una menor densidad de almejas (Emerson y Grant 1991). Entonces, el mayor transporte de sedimento encontrado en M (este Capítulo) podría causar la menor densidad de almejas encontrada en este sitio, al menos si las nuevas almejas asentadas se localizan cerca de la superficie del sedimento como lo sugiere la presencia de reclutas en los orificios de los sifones de las almejas adultas (B. Lomovasky, comunicación personal) y la correlación existente entre talla de las almejas y la profundidad de enterramiento (Iribarne et al. 1998).

Las relaciones morfométricas de las almejas mostraron que éstas son proporcionalmente más largas en P, mientras que un mayor IC de las mismas fue encontrado en M indicando un mejor crecimiento somático en este sitio. Este patrón, que además es consistente temporalmente, indica que la presencia de las plantas afecta el crecimiento de las almejas. Además, esta relación y el consecuente desacople del crecimiento valvar y somático entre sitios de muestreo fue parcialmente confirmado en el experimento de transplante donde se encontró una tendencia hacia valores de IC

mayores en la M y un mayor crecimiento valvar en P. Si bien este experimento no contó con un tratamiento específico para el control del artefacto utilizado (cajas), la medición de las características físicas dentro y fuera de dichas cajas permitió la interpretación de los resultados con cierta certidumbre. Como era esperable (ver Nowell y Jumars 1984) solo se notó un efecto parcial de las cajas en la planicie de marea, donde el sedimento tuvo un mayor contenido de limo y arcilla dentro de ellas aunque tanto la MO como la MOP no fueron afectadas. Además, no se encontraron efectos del artefacto sobre las características físicas en la marisma, lo cual permitió atribuir las diferencias encontradas en el crecimiento de las almejas a la presencia de *Spartina alterniflora*. Las almejas que se mantuvieron en P (control de transplante) mostraron un mayor crecimiento valvar que aquellas habitando M durante un año. Estas diferencias en crecimiento junto con las encontradas para la relación L-A en el muestreo poblacional pueden estar también relacionadas con las diferencias en el sedimento, ya que las valvas más alargadas son típicas de los bivalvos habitando sedimentos más cohesivos (Eagar 1978, Abrahão et al. 2010), como es el caso en P, dado que facilitan el enterramiento (Stanley 1970). Además, esto coincide con resultados previos para la almeja *Mya arenaria* donde se ha demostrado experimentalmente que el crecimiento en largo valvar es más rápido en sedimentos más finos que en sedimentos gruesos (Newell y Hidu 1982). Entonces, en este contexto los efectos de ingeniería ecosistémica sobre el sedimento generados por *S. alterniflora* estarían influenciando el crecimiento valvar de *Tagelus plebeius*.

Por otra parte el IC de las almejas fue consistente en los muestreos poblacionales siendo siempre más alto en M y mostró una tendencia hacia valores mayores también en M en el experimento de transplante. Las variaciones en el IC son frecuentemente asociadas con la disponibilidad de alimento, es decir a mayor disponibilidad de alimento mejor estado del tejido somático (Por ej. Rebelo et al. 2005). Sin embargo, en esta área

de estudio se encontró en general una mayor disponibilidad de alimento (es decir MOP) en P que en M, con cierta variabilidad mensual al igual que en otros estuarios de la región (Por ej. Martinetto et al. 2007). Entonces, esto estaría indicando que la cantidad de alimento por sí sola no explica las diferencias entre almejas de ambos hábitats. No obstante, la calidad del alimento en cuanto a su composición, es decir si es detrito muerto o fitoplancton/microfitobentos resuspendido, probablemente este implicada. Las diferencias en la calidad del alimento (en lugar de la cantidad) alteran el potencial reproductivo, la mortalidad y el IC de los bivalvos (Por ej. Grizzle y Morin 1989, Marsden 2004) y esto aplica especialmente a los filtradores dado que usan tanto fitoplancton/microfitobentos fresco como materia orgánica particulada (substrato muerto) para su nutrición (Dame 1996). En general existe una correlación positiva entre la concentración de clorofila *a* y el IC de los bivalvos, mientras que se adjudicó un muy pequeño valor nutricional para la materia orgánica muerta (Por ej. Rheault y Rice 1996, Petersen et al. 1997, Marsden 2004). En cuanto a *Tagelus plebeius* el fitoplancton y las microalgas bentónicas resuspendidas en la columna de agua constituyen su fuente de alimentación (Botto et al. 2005). Por otro lado, se sabe que la biomasa de microalgas bentónicas puede alcanzar mayores valores dentro de los parches vegetados independientemente de las características físicas del sedimento (Janousek 2009) y que el aporte de éstas al material en suspensión en la columna de agua puede ser muy importante (Por ej. alrededor de 30% en el estuario Ems; 53°20'N 7°6'E, Holanda; De Jonge y Beuselom 2003). Entonces, se podría plantear la hipótesis de que una mayor biomasa de dichas microalgas en M, es decir mejor calidad del alimento para estas almejas, puede ser la causa de un mejor IC de los individuos en este sitio comparado con P adyacente.

El hecho de que ni las raíces ni la parte aérea de *Spartina alterniflora* mostraron un efecto sobre el IC de las almejas excluye otras explicaciones al patrón inverso de crecimiento entre P y M que involucren los cambios estructurales potencialmente generados por la presencia de las plantas (ver Introducción). No obstante, se ha encontrado una mayor erosión superficial del sedimento en el área vegetada (Pratolongo et al. 2010) que resultaría en una menor densidad de almejas en M (este estudio) tal como fue planteado en la hipótesis de trabajo. Sin embargo, al contrario de dicha hipótesis, el IC no se vio afectado negativamente indicando que el mantenimiento de las cuevas no implica un mayor gasto energético en este sitio, a pesar de las características físicas del sedimento, o que éste se encuentra subsidiado por la hipotética mejor calidad del alimento propuesta anteriormente en esta discusión. En general, los trabajos que estudian el efecto de la vegetación sobre el crecimiento de los bivalvos lo hacen considerando el crecimiento somático (Por ej. Bologna y Heck 1999) o bien, y más frecuentemente, el crecimiento valvar (Por ej. Peterson et al. 1984, Irlandi y Peterson 1991, Brusati and Grosholz 2007). Ambas variables son interpretadas indistintamente como indicadores de la eficacia biológica (= fitness) de la especie estudiada interpretando que un mayor crecimiento, ya sea valvar o somático, indica una mejor capacidad reproductiva (Irlandi y Peterson 1991, Bologna y Heck 1999). Dado que se encontraron ventajas diferenciales para cada tipo de tejido, es decir tejido somático y valvar, entre las áreas vegetadas y desnudas, sería difícil adjudicar si el efecto de la vegetación sobre *Tagelus plebeius* es positivo o negativo. Sin embargo, teniendo en cuenta que en los filtradores el tejido somático es el que lleva adelante toda la actividad fisiológica incluyendo la reproducción (Dame 1996), el mayor IC de las almejas en M puede ser interpretado como un resultado de mejores condiciones abióticas para el mantenimiento del tejido somático de las almejas en este sitio y por ende una mejor

eficacia biológica. Por el contrario en P los individuos parecen tener la necesidad de destinar una mayor parte de sus reservas energéticas para la elongación de la valva. En la almeja *Anadara trapezia* se han encontrado, mediante muestreos y experimentos, cambios en la localización de recursos debido a la presencia de vegetación (Wright y Gribben 2008). Estos resultados son comparables ya que *Anadara trapezia* también es un filtrador estuarial que habita planicies intermareales y el sub-mareal en Australia (Wright y Gribben 2008). Así, una localización diferencial del presupuesto energético de las almejas estaría siendo determinada por condiciones físicas del hábitat, las cuales en este caso son modificadas por la presencia de *S. alterniflora*.

En conclusión, el efecto de *Spartina alterniflora* como ingeniero ecosistémico genera cambios en las condiciones físicas del sedimento que a su vez generarían una menor densidad de almejas en la marisma y diferencias en su morfometría entre hábitats. Adicionalmente, el mayor IC de las almejas en la marisma no sería consecuencia de los cambios estructurales generados por la presencia en sí de los tallos o las raíces de las plantas; no obstante, una mejor calidad del alimento en la columna de agua dentro de la marisma podría ser la causa de un mejor crecimiento somático de las almejas en ese sitio.

## TABLAS Y FIGURAS

Tabla II.1: Comparación del incremento valvar e índice de condición (IC) entre réplicas dentro de cada tratamiento del experimento de transplante.

Tratamiento		gl	F	valor-p
Control	Incremento valvar	5	0,64	0,56
	IC	5	0,39	0,70
Transplante	Incremento valvar	4	1,99	0,23
	IC	4	0,01	0,95

Tabla II.2: Comparación de características físicas del sedimento y materia orgánica particulada media (MOP) entre sitios en las diferentes fechas de muestreo. (): desvío estándar.

Variable	Fecha de muestreo	Planicie	Marisma	gl	valor-t <sub>c</sub>	valor-p
Arena (%)		66,3 (3,9)	80,7 (7,3)	8	-3,9	<b>0,005</b>
Limo y arcilla (%)		30,8 (4,4)	18,0 (7,1)	8	3,4	<b>0,009</b>
MO (%)		2,94 (1,71)	1,38 (0,33)	9,69	-2,81	<b>0,012</b>
Contenido de agua (%)		38,2 (6,21)	24,7 (1,46)	9,99	6,71	<b>&lt; 0,001</b>
Densidad (gr cm <sup>-3</sup> )		0,98 (0,16)	1,38 (0,08)	13,06	-7,15	<b>&lt; 0,001</b>
Penetrabilidad (kg cm <sup>-2</sup> )		0,16 (0,06)	1,15 (0,32)	14,9	-11,58	<b>&lt; 0,001</b>
Torsión (kg cm <sup>-2</sup> )		0,17 (0,06)	0,41 (0,13)	12,69	-5,21	<b>&lt; 0,001</b>
Transporte de sedimento (g)	marzo 10	2,0 (0,7)	6,9 (4,3)	9,5	3,53	<b>0,006</b>
	abril 10	4,5 (3,3)	19,5 (19,3)	9,5	2,43	<b>0,037</b>
	mayo 10	8,4 (5,9)	14,8 (16,5)	11,3	1,15	0,270
	junio 10	0,9 (0,7)	7,3 (8,5)	9,1	2,41	<b>0,039</b>
MOP (g l <sup>-1</sup> )	julio 09	0,143 (0,015)	0,187 (0,022)	18	5,25	<b>&lt; 0,001</b>
	agosto 09	0,047 (0,018)	0,048 (0,021)	18	0,05	0,963
	noviembre 09	0,056 (0,006)	0,045 (0,009)	18	-3,27	<b>0,004</b>
	marzo 10	0,215 (0,026)	0,127 (0,027)	18	-7,37	<b>&lt; 0,001</b>
	abril 10	0,052 (0,002)	0,043 (0,001)	18	-16,42	<b>&lt; 0,001</b>
	mayo 10	0,111 (0,016)	0,102 (0,007)	18	-1,57	0,133

Tabla II.3: Comparación de IC medio entre planicie (P) y marisma (M) en los muestreos poblacionales. ( ): desvío estándar.

Muestreo	Sitio	IC medio	gl	valor-t <sub>c</sub>	valor-p
1°	M	0,00403 (0,00082)	231	4,4	< <b>0,001</b>
	P	0,00379 (0,00093)			
2°	M	0,00385 (0,00073)	61	4,07	< <b>0,001</b>
	P	0,00310 (0,00072)			
3°	M	0,00461 (0,00093)	63	2,22	<b>0,029</b>
	P	0,00406 (0,00105)			
4°	M	0,00413 (0,00053)	57	4,79	< <b>0,001</b>
	P	0,00342 (0,00061)			

Tabla II.4: Comparación de variables físicas entre dentro y fuera de las cajas (efecto del artefacto) del experimento de transplante.

Fuente de variación	Planicie			Marisma		
	gl	valor-t <sub>c</sub>	valor-p	gl	valor-t <sub>c</sub>	valor-p
% arena	4,3	4,14	<b>0,012</b>	8	-0,25	0,810
% limo y arcilla	4,4	-4,23	<b>0,011</b>	8	0,18	0,863
% MO	16	-1,26	0,226	17	-0,44	0,664
MOP	7,0	2,07	0,077	17	1,86	0,080

Tabla II.5: Efecto de la parte aérea y las raíces de *Spartina alterniflora* sobre el IC de *Tagelus plebeius*. Los resultados del Experimento 1 y 2 son mostrados. Los valores corresponden al análisis de ANOVA anidado. UE = unidades experimentales.

Fuente de variación	Experimento 1			Experimento 2		
	gl	F	valor-p	gl	F	valor-p
Tratamiento	2	1,38	0,3	3	0,61	0,6
UE (Tratamiento)	15	0,88	0,6	16	1,05	0,4
Error	72			60		

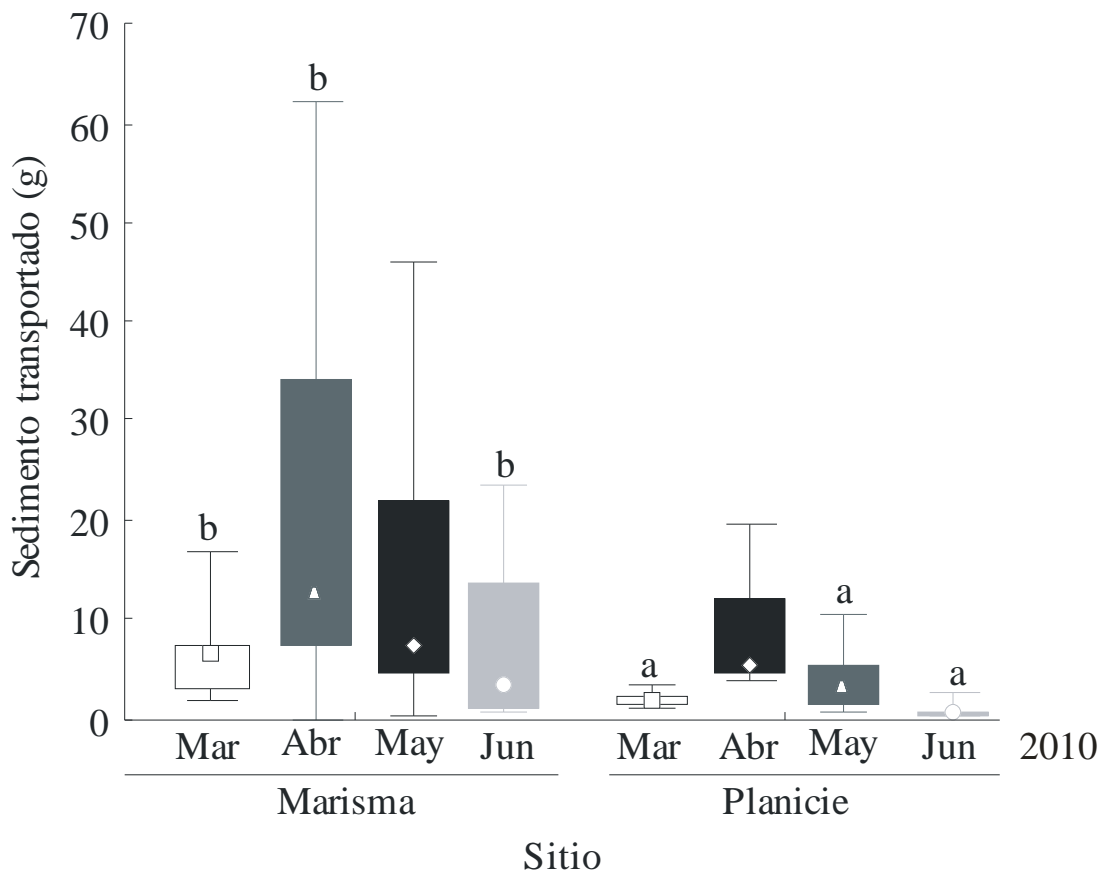


Figura II.1: Masa de sedimento transportado en planicie y marisma en cada fecha de muestreo. El punto medio muestra la mediana, los límites de las cajas muestran los percentiles de 25 y 75 % y las barras indican los valores máximo y mínimo. Letras diferentes indican diferencias significativas entre planicie y marisma en esa fecha en particular en orden ascendente.

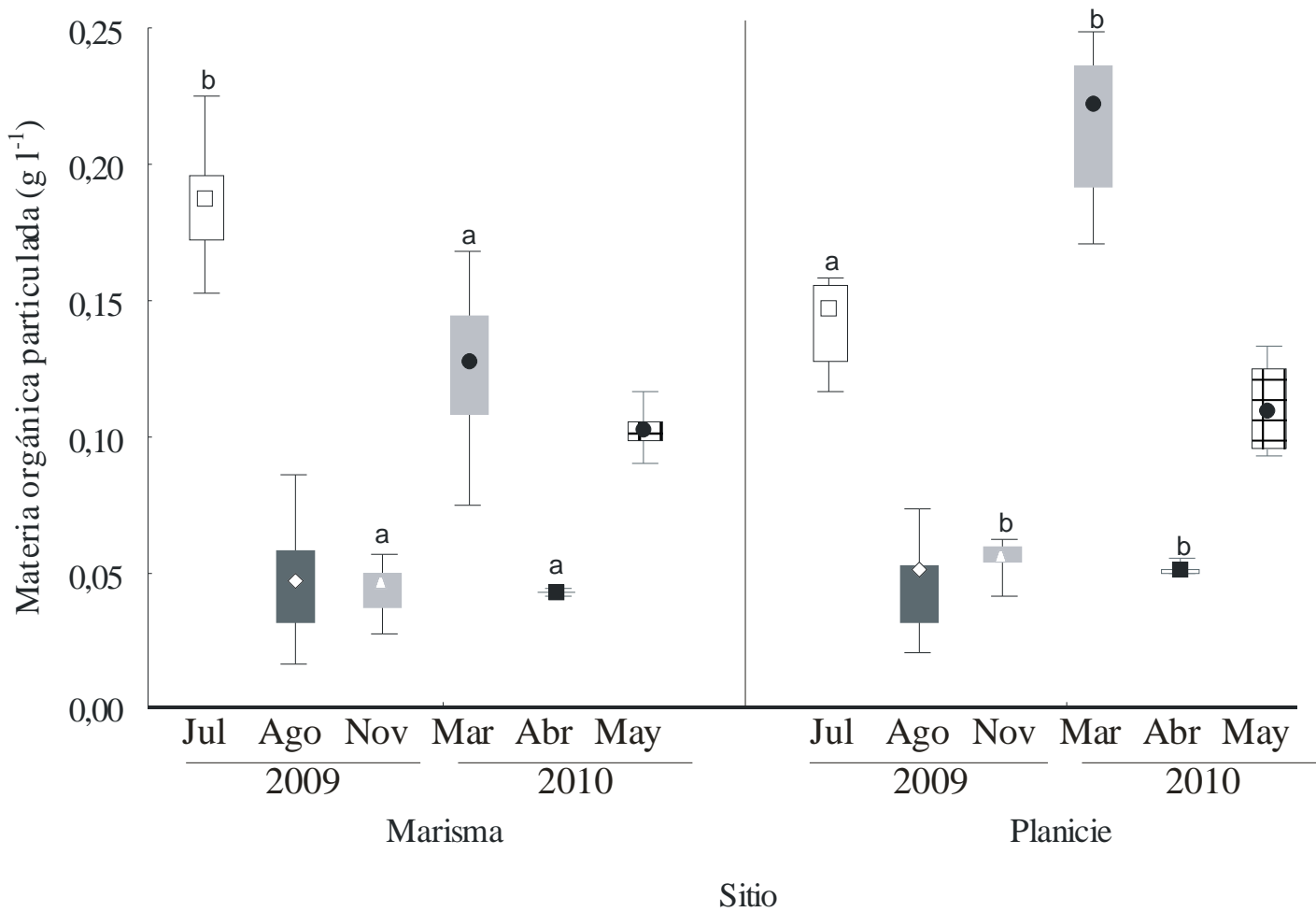


Figura II.2: MOP en planicie y marisma en las diferentes fechas de muestreo. El punto medio muestra la mediana, los límites de las cajas muestran los percentiles de 25 y 75 % y las barras indican los valores máximo y mínimo. Letras diferentes indican diferencias significativas entre planicie y marisma en esa fecha en particular en orden ascendente.

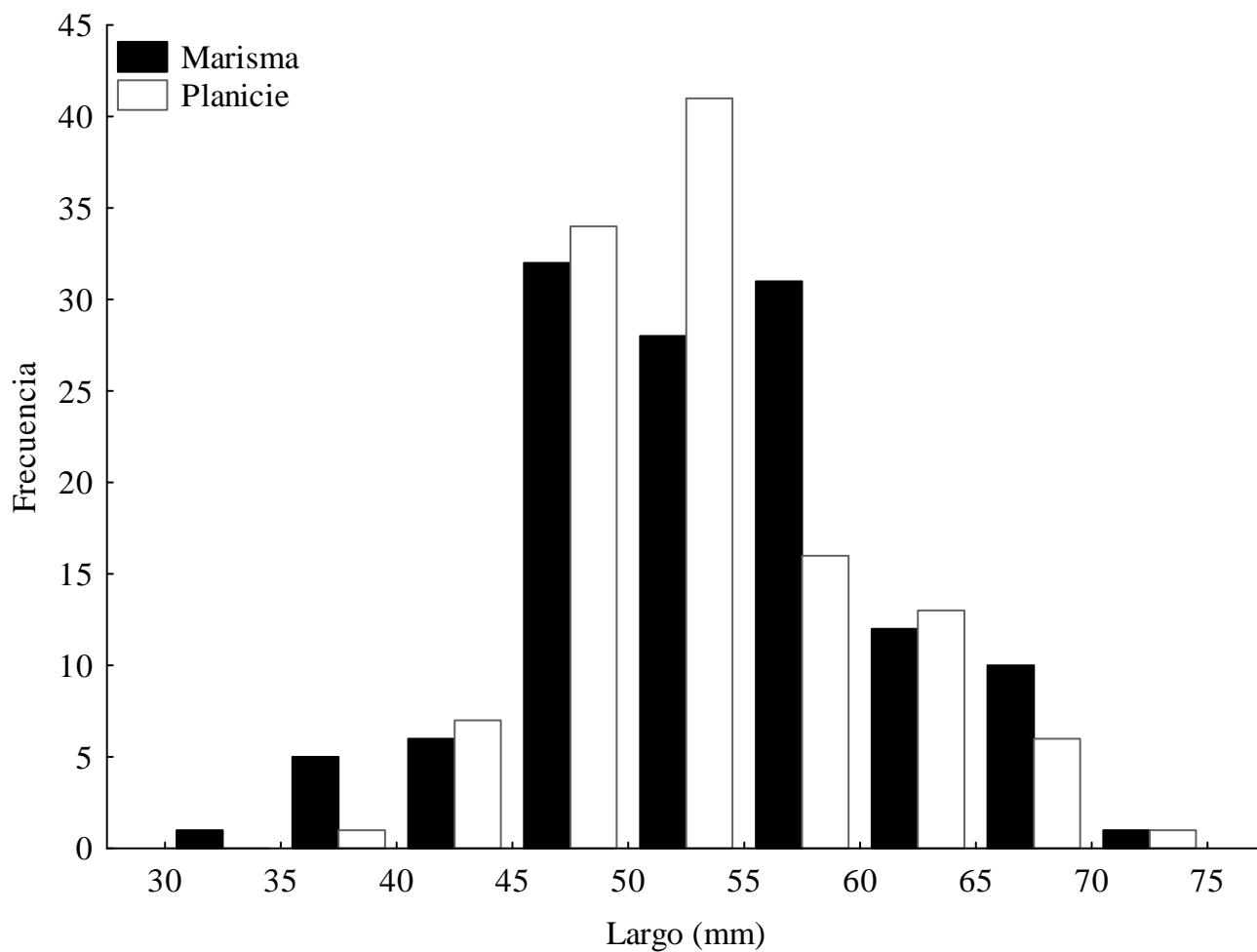


Figura II.3: Distribución de frecuencias de talla para almejas de planicie (barras blancas) y marisma (barras negras).

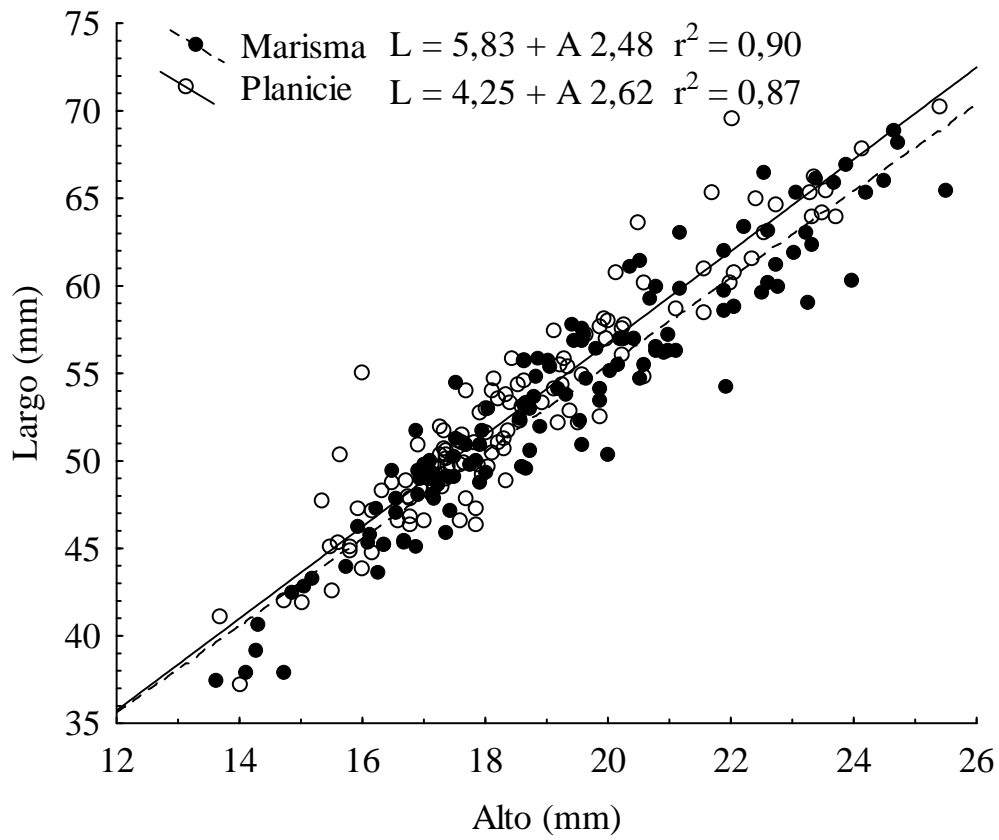


Figura II.4: Relaciones lineales entre alto y largo en planicie (círculos blancos) y marisma (círculos negros).

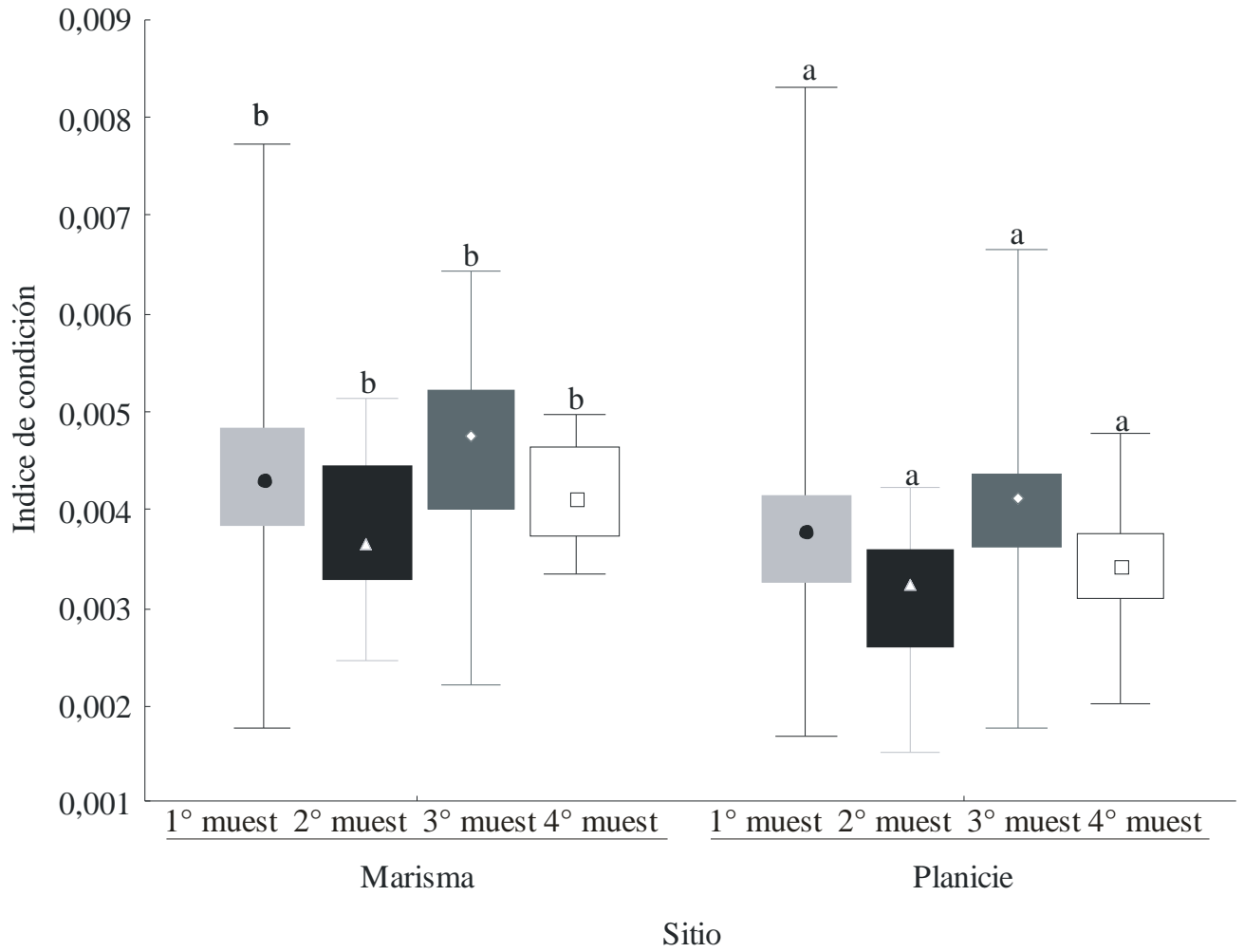


Figura II.5: Índice de condición de las almejas en los cuatro muestreos poblacionales.

El punto medio muestra la mediana, los límites de las cajas muestran los percentiles de 25 y 75 % y las barras indican los valores máximo y mínimo. Letras diferentes indican diferencias entre planicie y marisma para ese muestreo en particular en orden ascendente.

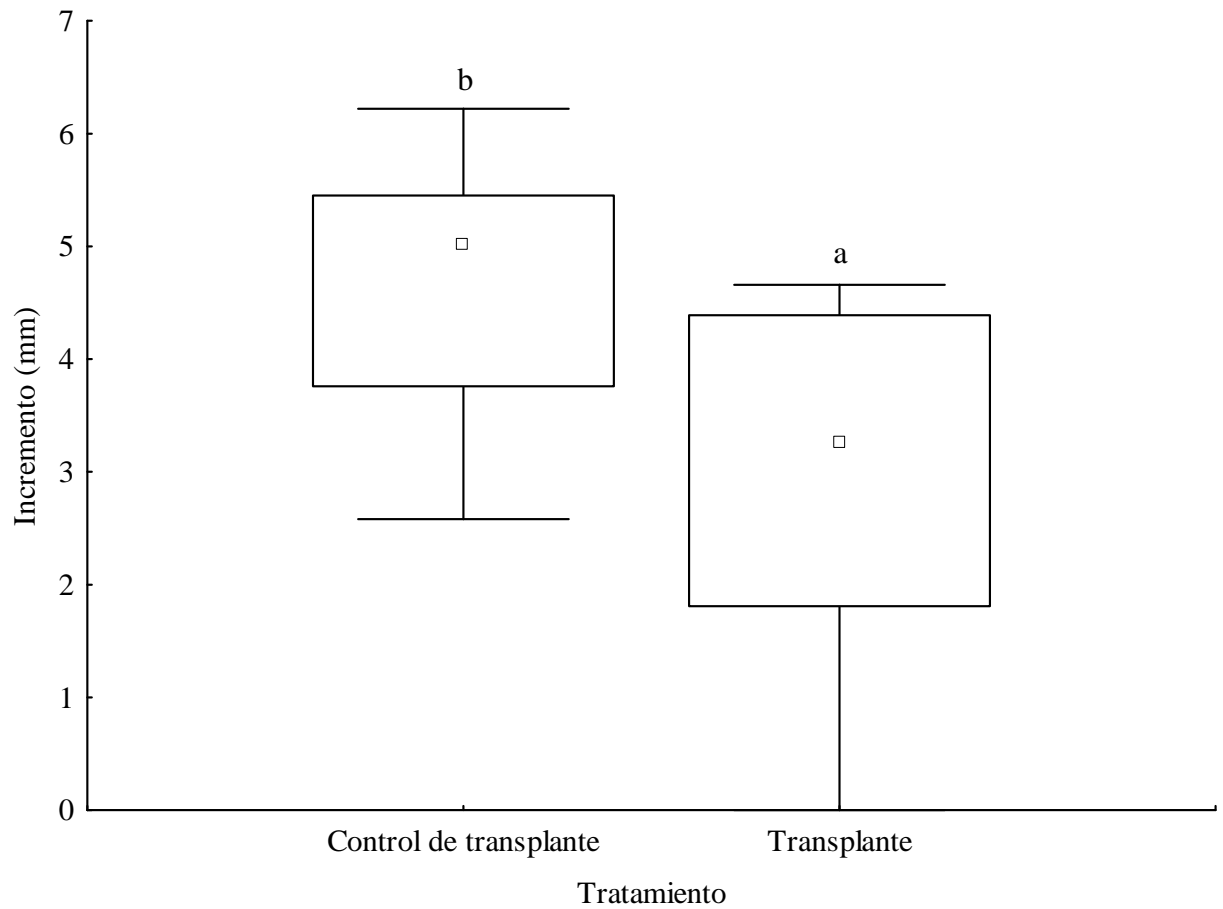


Figura II.6: Incremento valvar de las almejas en el experimento de trasplante. El punto medio muestra la mediana, los límites de las cajas muestran los percentiles de 25 y 75 % y las barras indican los valores máximo y mínimo. Letras diferentes indican diferencias entre tratamientos en orden ascendente.

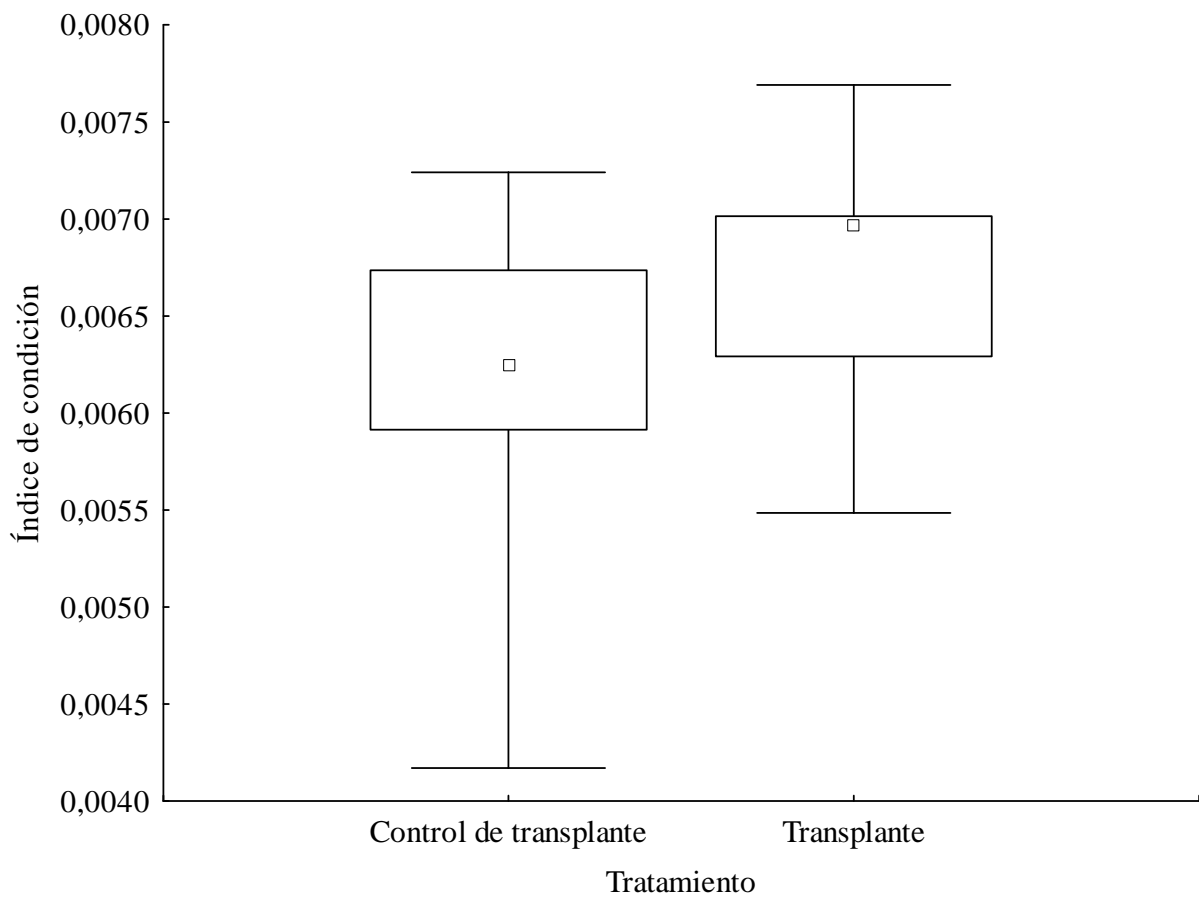


Figura II.7: Índice de condición de las almejas en el experimento de trasplante. El punto medio muestra la mediana, los límites de las cajas muestran los percentiles de 25 y 75 % y las barras indican los valores máximo y mínimo.

## Capítulo III

Efectos del cangrejo *Cyrtograpsus angulatus* sobre  
la tasa de filtrado y el crecimiento de *Tagelus*  
*plebeius*

## RESUMEN

Mediante distintas actividades, como alimentación y desplazamiento, la macrofauna modifica las características tanto de la superficie del sedimento como de la interfase agua-sedimento. La magnitud y la dirección de estos cambios dependerán de los grupos funcionales presentes y tendrán diferentes implicancias para otros organismos coexistentes en la comunidad. Por ejemplo, las modificaciones en la interfase agua-sedimento debidas a la actividad de la macrofauna bentónica tendrán un efecto sobre los organismos filtradores ya que estos toman su alimento de dicha interfase, y este efecto puede ser positivo o negativo. En las planicies intermareales, la almeja navaja *Tagelus plebeius* coexiste con el cangrejo *Cyrtograpsus angulatus*. Este es un consumidor bentónico muy móvil y por ello es esperable que pueda afectar las características de la interfase agua-sedimento teniendo efectos sobre las almejas. Entonces, en este Capítulo se evaluó, mediante experimentos *in situ*, 1) si *C. angulatus* modifica la concentración de partículas en la interfase agua-sedimento y por ende la tasa de filtrado (TF) de *T. plebeius* y 2) si la presencia del cangrejo *per se* afecta el crecimiento de las almejas. En un primer experimento de inclusión/exclusión de cangrejos se encontró que la presencia de éstos aumenta tanto la turbidez como la concentración de clorofila *a* (es decir, el alimento para las almejas) en la interfase agua-sedimento, lo cual concuerda con lo reportado en la literatura para los consumidores bentónicos. A su vez, la TF respondió positivamente a estos aumentos, lo cual indicaría que *C. angulatus* no tiene un efecto negativo sobre la TF de *T. plebeius*. Por otro lado, un segundo experimento mostró que la presencia del cangrejo *per se* no tiene efectos sobre el crecimiento ni el IC de las almejas. Entonces, se puede concluir que, al contrario del resultado que generalmente se propone para este tipo de interacción, los cangrejos no tienen efecto negativo sobre *T. plebeius*.

## INTRODUCCIÓN

El ensamble de especies y sus interacciones en las comunidades bentónicas se ven frecuentemente modificados por la movilidad de otros organismos y las transformaciones biogénicas del hábitat (Por ej. Reise 2002). Mediante la alimentación, la excreción, el enterramiento y la construcción de tubos y montículos en el sedimento, la macrofauna influencia el transporte de partículas (Palomo e Iribarne 2000, Rosenberg 2001), altera la composición y la estabilidad del sedimento (Reise 2002), y el flujo de partículas (Boudreau 1997) y solutos (Fanjul et al. 2011) entre el sedimento y la capa de agua por encima de él (interfase agua-sedimento). La medida en que los organismos generan estos efectos puede depender de los grupos funcionales presentes (Michaud et al. 2006). Los grupos funcionales quedan definidos por características compartidas de los organismos que los componen, por ejemplo diferentes modos tróficos, ítems alimenticios, distinta movilidad o morfología funcional (Gerino et al. 2003). Entonces, estas características particulares junto con el tamaño del cuerpo y la frecuencia de disturbio (Posey 1987), derivarán en distintas intensidades de los cambios generados.

En el pasado, los grupos funcionales del bentos, es decir organismos bentónicos agrupados según características similares, han sido definidos en base a cómo los organismos explotan su ambiente (Woodin y Jackson 1979). Sin embargo la inclusión de un organismo en un grupo funcional debe tener en cuenta sus efectos tanto sobre las propiedades abióticas como bióticas del hábitat (Gerino et al. 2003). Por ejemplo, en los sedimentos de fondos blandos los bioturbadores pueden ser divididos en varios grupos funcionales dependiendo del efecto que generan en el sedimento, el cual varía desde el movimiento aleatorio de partículas superficiales hasta extensas galerías subterráneas excavadas dentro del sedimento (Francois et al. 2002). Estos diferentes efectos sobre el medio físico tienen diferentes implicancias para otros organismos coexistentes (Por ej.

Mermillod-Blondin y Rosenberg 2006). Por ejemplo, se espera que la interrupción del sedimento debida a las actividades de la macrofauna, como alimentación o enterramiento, tenga efectos negativos sobre los organismos infaunales filtradores (Wilson 1991). Además, esto depende de diversos factores como las características del sedimento y/o las características poblacionales de las especies implicadas (Posey 1987, Snelgrove y Butman 1994). Por lo que los resultados de estas interacciones indirectas en los ambientes de fondos blandos no son fácilmente predecibles.

Los cambios en las características físicas de la interfase agua-sedimento, ya sean originados por procesos físicos (Por ej. por tormentas, Cranford et al. 1998) o biológicos (Por ej. por consumidores bentónicos, Boudreau et al. 2001), afectan la actividad de filtrado de los organismos bentónicos filtradores (e.g. Grizzle y Morin 1989, Pillay et al. 2007) ya que éstos toman su alimento de dicha interfase (Herman et al. 1999). La tasa de filtrado de los bivalvos por ejemplo, puede responder de manera positiva al aumento en la concentración del seston (Jørgensen 1996). Paralelamente, los cambios en la tasa de filtrado están asociados a cambios en el crecimiento de los bivalvos de manera que una mayor tasa de filtrado puede generar un aumento en el crecimiento (Por ej. Hawkins et al. 1996, Clausen y Riisgård 1996), aunque puede existir un umbral en el cual ambas variables alcanzan un máximo independientemente de que la concentración de partículas siga aumentando (Por ej. Clausen y Riisgård 1996). Además, una concentración extremadamente alta del seston puede generar atascamiento en el aparato de filtrado con consecuencias negativas tanto sobre el crecimiento como sobre la supervivencia (Jørgensen 1996, Ellis et al. 2002). Entonces, los cambios físicos generados por la actividad biológica pueden derivar en interacciones inter-específicas y el consecuente cambio en el desarrollo de las especies.

En las planicies intermareales la almeja navaja *Tagelus plebeius* coexiste con el cangrejo *Cyrtograpsus angulatus*, el cual es un consumidor bentónico (Botto et al. 2005) común en las costas del Atlántico sur-oeste y en las zonas estuariales (Boschi 2000). En la Laguna costera de Mar Chiquita (ver Área de estudio) este cangrejo puede ser encontrado a lo largo de toda su extensión incluyendo áreas dulceacuícolas, salobres y marinas, predominantemente en los niveles bajos del intermareal y el submareal adyacente (Spivak et al. 1994). Los juveniles encuentran refugio bajo las rocas y otro tipo de estructuras, mientras que los cangrejos más grandes permanecen enterrados superficialmente en los hábitats barrosos (Spivak y Politis 1989, Spivak 1997, Schwindt e Iribarne 2000). Esta es una especie muy móvil cuya distribución espacial muestra gran variabilidad a pequeña escala relacionada principalmente a las migraciones siguiendo las mareas (Spivak 1986, Spivak et al. 1996). Tiene la capacidad de modificar características físicas del sedimento como el contenido de agua y la distribución del tamaño de grano cuando construye cuevas (Martinetto et al. 2011). Además, es probable que por sus hábitos alimenticios, desplazamiento y enterramiento superficial sobre la superficie bentónica (Spivak y Politis 1989, Spivak 1997, Schwindt e Iribarne 2000) estos cangrejos puedan generar disrupción y resuspensión del sedimento superficial actuando como biodifusores y modificando así la interfase agua-sedimento.

En este contexto, el objetivo de este Capítulo fue evaluar 1) si el cangrejo *Cyrtograpsus angulatus* modifica la concentración de partículas en la interfase agua-sedimento y por ende, la actividad de filtrado de la almeja navaja *Tagelus plebeius* y 2) si la presencia de cangrejos *per se* afecta el crecimiento valvar y somático de las almejas.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

Los muestreos y experimentos de campo fueron realizados dentro de la laguna costera de Mar Chiquita, en el sitio denominado CELPA (ver Área de estudio, Fig. 2) en

el nivel bajo del intermareal (0,40 m por encima del nivel medio de la marea baja, según Lomovasky et al. 2005).

#### Desplazamiento de *Cyrtograpsus angulatus* en la planicie de marea

De manera de registrar la frecuencia con la cual los cangrejos cruzan sobre un punto fijo, que podría ser la localización de los orificios de los sifones de las almejas en la planicie de marea, se llevaron a cabo observaciones directas del desplazamiento de los cangrejos en la primavera de 2009. Dado que estos cangrejos presentan migraciones siguiendo las mareas, estos muestreos fueron hechos en cada uno de los tres momentos diferentes del ciclo de marea definidos como: marea alta estable, creciente y bajante. En total se realizaron 58 observaciones en cada momento del ciclo. Las observaciones consistieron en 58 puntos fijos que fueron seleccionados al azar en la planicie de marea, en un área de aproximadamente 500 mts., y marcados con una estaca de alambre. Diez minutos de observación fueron llevados a cabo y el número de cangrejos que cruzaban a través de un diámetro de 10 cm alrededor de cada estaca fue registrado. Este número fue luego extrapolado a 1 h y expresado como: cangrejos  $h^{-1}$ . La hipótesis nula de no diferencia en el promedio de cangrejos  $h^{-1}$  cruzando alrededor del punto fijo entre momentos del ciclo de marea fue evaluada mediante ANOVA. Estos datos fueron transformados aplicando raíz cuadrada para cumplir con los supuestos del análisis (Zar 1999).

#### Efecto de *Cyrtograpsus angulatus* sobre el material en suspensión y la actividad de filtrado de *Tagelus plebeius*.

De manera de evaluar si *C. angulatus* cambia la cantidad de partículas en la interfase agua-sedimento así como la disponibilidad de alimento para las almejas, y si

esto tiene un efecto sobre la tasa de filtrado (TF) de *T. plebeius*, se realizó un experimento de campo de inclusión/exclusión de cangrejos y almejas. Treinta y dos cilindros plásticos fueron dispuestos en la planicie de marea donde eran inundados con cada marea alta. Los cilindros medían 20 cm de alto, 18 cm de diámetro y fueron enterrados 10 cm dentro del sedimento para evitar el intercambio de agua mientras se tomaban las muestras durante la marea bajante. De esta manera 10 cm sobresalían de la superficie del sedimento, con lo cual el volumen dentro de los contenedores delimitado por las paredes del cilindro y la superficie del sedimento fue de 2,5 l. Dieciséis de ellos fueron ubicados sobre 1 almeja que estaba previamente enterrada en ese lugar, ya que los orificios de los sifones eran visibles en la superficie del sedimento. Los otros 16 contenedores fueron ubicados sobre el sedimento sin almeja. Después de 7 días de aclimatación 25 contenedores pudieron ser usados, 14 de ellos con almeja y 11 sin almeja. Las muestras de la interfase agua-sedimento fueron tomadas de la siguiente manera: apenas la marea bajó lo suficiente como para que los contenedores quedaran descubiertos pero llenos de agua (tiempo 0) se tomó la primera muestra sumergiendo cuidadosamente un tubo plástico de 3 ml de capacidad. Inmediatamente después 1 cangrejo fue agregado dentro de cada uno de 14 contenedores, 7 de ellos contenían una almeja y los otros 7 sin almeja. Así, quedaron establecidos 4 tratamientos: solo almeja (A, N = 7), almeja + cangrejo (AC, N = 7), solo cangrejo (Can, N = 7) y control (sin almeja ni cangrejo, Control, N = 4). De allí en adelante una muestra de 3 ml de agua fue tomada en cada contenedor cada 10 minutos en un período total de 40 minutos (5 muestras de cada contenedor en total). La turbidez (expresada en Unidades Nefelométricas de Turbidez: NTU) fue la medida utilizada como representativa de la cantidad de partículas en suspensión (Ellis et al. 2002) y también se registró la concentración de clorofila *a in vivo* ( $Cl_a$ ,  $\mu g l^{-1}$ ). Ambas variables fueron medidas en el

campo con un fluorómetro de mano (Aquafluor handheld Fluorometer: Turner Design, modelo 8000-01; rango de detección: Turbidez = 0,5 – 150 NTU,  $Cl_a = 0,05-300 \mu g l^{-1}$ ) siguiendo a Bruschetti et al. (2008), inmediatamente después de la extracción de las muestras de agua. Al final del experimento, de manera de constatar el uso de almejas de talla similar en los análisis de TF, las almejas fueron recuperadas y medidas en largo valvar (L) para comparar esta variable entre almejas de ambos tratamientos mediante test de  $t_c$  (Zar 1999). También la relación entre L y TF fue evaluada mediante análisis de regresión simple (Zar 1999).

Para evaluar el efecto de los cangrejos sobre el material en suspensión, se comparó la turbidez y  $Cl_a$  media entre los tratamientos Can y control al principio (tiempo 0) y al final del experimento (a 40 minutos del comienzo) mediante test de  $t_c$  (Zar 1999).

La TF de las almejas fue calculada con el método indirecto (siguiendo a Cohen 1984) el cual mide el decaimiento exponencial de la concentración de partículas en el tiempo (ver Riisgård 2001):

$$TF = V_i \cdot (\ln(Tur_b/Tur_a) - \ln(Tur'_a/Tur'_b))/t \quad (\text{ecuación 1})$$

donde  $V_i$  es el volumen de agua en los contenedores (l),  $Tur_a$  y  $Tur_b$  representan la turbidez antes y después, respectivamente en un intervalo de tiempo (es decir, 0 – 10, 10 – 20, 20 – 30 y 30 – 40 minutos), y  $t$  es el tiempo (min.) transcurrido entre medidas.

$Tur'_a$  y  $Tur'_b$  representan la turbidez antes y después, respectivamente en un intervalo de tiempo, en los contenedores sin filtrador (sin almeja, tratamientos Can y control).

Estas últimas medidas se incluyen en la ecuación 1 de manera de ajustar la TF descartando el efecto de decantación natural en ausencia del filtrador. Para estimar la TF en el tratamiento A se utilizó la tasa de decantación en los contenedores del tratamiento control, mientras que para la estimación de TF en el tratamiento AC se utilizó la decantación en los contenedores del tratamiento Can. Dado que las almejas pueden

resuspender material incrementando la turbidez (ver Fig. III 2) en los contenedores, sobre todo por la eyección de fecas y/o pseudofecas (ver Graf y Rosenberg 1997), es posible hallar valores negativos de la TF; ya que este método se basa en el decaimiento de la concentración de partículas y por ello el incremento de la turbidez (resuspensión) en lugar de una reducción desde una medición a la siguiente implica que el resultado de la ecuación sea negativo (Por ej. Fabricius et al. 1998, Grizzle et al. 2008).

Paralelamente, en los contenedores sin filtrador ocurre decantación natural constante de partículas siendo esta una de las principales limitaciones del método (ver Riisgård 2001) y también puede llevar a valores negativos ya que esta decantación está incluida como sustrayendo en la ecuación 1. La TF calculada se expresó en  $l\ h^{-1}$ .

Dado que el L de las almejas no fue diferente entre los tratamientos A y AC y que tampoco hubo relación entre L y TF (ver Resultados), entonces la hipótesis nula de no diferencia en la TF media de las almejas entre ambos tratamientos (ausencia y presencia de cangrejos) en cada intervalo de tiempo fue evaluada mediante test de  $t_c$  (Zar 1999).

#### Efecto de *Cyrtograpsus angulatus* sobre el crecimiento valvar e índice de condición de *Tagelus plebeius*.

Para evaluar el efecto de *C. angulatus* sobre el crecimiento valvar y el IC de *T. plebeius*, un segundo experimento de campo de inclusión/exclusión de cangrejos fue desarrollado entre septiembre de 2009 y mayo de 2011. Las 20 cajas de exclusión utilizadas en este experimento fueron iguales a las utilizadas para el experimento de transplante en el Capítulo II y fueron ubicadas en la planicie de marea en el nivel bajo del intermareal. Ciento veinte almejas fueron extraídas del intermareal con una pala, medidas en L y A y marcadas con un número plástico como se detalló en los Capítulos I y II. Seis de estas almejas de entre 54,00 y 66,35 mm de L fueron puestas dentro de cada caja en un hoyo hecho en el sedimento para que puedan construir una nueva cueva

(respetando la densidad natural en el área: 36 almejas  $m^{-2}$  (Addino 2007)). En 10 de las cajas se agregaron cangrejos (3 machos y 2 hembras respetando la proporción natural de sexos y la densidad reportadas por Spivak et al. (1996), tratamiento “inclusión”). Las 10 cajas restantes correspondieron al tratamiento “exclusión”. La densidad de cangrejos se revisó quincenalmente y en el caso de que se hubieran muerto cangrejos, éstos fueron reemplazados respetando siempre la proporción de sexos.

Al finalizar el experimento todas las cajas excepto 1 del tratamiento “exclusión” fueron recuperadas consiguiendo un total de 50 almejas (aproximadamente 3 por caja) que fueron medidas en L y A. Los incrementos en L y en A y el IC de las almejas fueron calculados como se explicó en el Capítulo I. Se evaluó la relación entre L inicial e incremento en L de las almejas mediante modelos de regresión simple (Zar 1999). Dado que no hubo relación lineal entre ambas variables (ver Resultados), el incremento medio en L pudo ser utilizado en los análisis estadísticos. También se evaluó la relación entre A inicial e incremento en A y aunque solo se encontró relación entre ambas variables en el tratamiento “exclusión”, se realizó una comparación de pendientes entre tratamientos (Zar 1999).

Dado que se recuperó un número no balanceado de almejas dentro de cada caja se evaluó si existían diferencias en IC e incrementos medios entre réplicas (cajas) dentro de cada tratamiento mediante análisis de ANOVA y, como éstas no fueron encontradas (ver Tabla III.1), los datos dentro de cada tratamiento fueron agrupados. De esta manera las hipótesis nulas de no diferencia en 1) el incremento en L valvar medio y 2) el IC medio entre tratamientos fueron evaluadas mediante test de  $t_c$  (2 análisis en total, Zar 1999).

## **RESULTADOS**

### Desplazamiento de *Cyrtograpsus angulatus* en la planicie de marea

El número de cangrejos cruzando alrededor de un punto fijo mostró diferencias entre momentos del ciclo de marea, siendo mayor durante la creciente ( $gl = 171$ ;  $F = 82,2$ ;  $p < 0,001$ ; promedio de cangrejos  $h^{-1}$  (DE): estable = 2,5 (3,4); subiendo = 18,7 (12,2); bajando = 2,9 (4,2); Fig. III.1). Si se extrapolan estos 10 minutos de observación al tiempo total en el cual la marea está creciendo, alrededor de 5 horas en nuestro sitio de estudio, unos 95 cangrejos estarían cruzando sobre los orificios de los sifones de una almeja (un punto fijo) en este período de tiempo.

### Efecto de *Cyrtograpsus angulatus* sobre el material en suspensión y la actividad de filtrado de *Tagelus plebeius*.

El L medio de las almejas no fue diferente entre los tratamientos A y AC ( $gl = 10$ ;  $t_c = 1,62$ ;  $p = 0,14$ ; L medio (DE): 50,13 (10,98)). No hubo relación entre el L y la TF de las almejas en ningún tratamiento ( $gl = 4$ ;  $F = 1,54$  y  $0,11$ ;  $p = 0,28$  y  $0,75$ ; para A y AC respectivamente). La turbidez así como la  $Cl_a$  no mostró diferencias entre Can y control a tiempo 0 (turbidez media (DE): Can = 13,8 (8,2); control = 7,7 (9,8) NTU;  $Cl_a$  media (DE): Can = 2,7 (0,9); control = 1,9 (0,9)  $\mu g l^{-1}$ ) pero sí fue diferente entre tratamientos en la última medición, transcurridos 40 minutos (turbidez media (DE): Can = 20,4 (9,8); control = 5,4 (3,8) NTU, Fig. III.2;  $Cl_a$  media (DE): Can = 4,2 (1,2); control = 2,0 (0,38)  $\mu g l^{-1}$ , Fig. III.3). Por otro lado, la TF también mostró diferencias entre los tratamientos A y AC en el último intervalo de tiempo (TF media (DE): A = -3,00 (3,7); AC = 2,81 (2,7)  $l h^{-1}$ , Fig. III.4). Los datos estadísticos de las comparaciones de turbidez,  $Cl_a$  y TF están resumidos en la Tabla III.2.

Efecto de *Cyrtograpsus angulatus* sobre el crecimiento valvar e índice de condición de *Tagelus plebeius*.

No hubo relación entre el L inicial y el incremento en L de las almejas en ningún tratamiento (gl = 15 y 29; F = 0,3 y 0,93; p = 0,59 y 0,35; para inclusión y exclusión, respectivamente). El incremento en A mostró una relación lineal negativa con el A inicial solo en el tratamiento “exclusión” (gl = 15 y 29; F = 0,03 y 12,9; p = 0,86 y 0,0014; para inclusión y exclusión, respectivamente), por ende la comparación de pendientes mostró diferencias entre tratamientos (gl = 43; t = 23,67; p < 0,023) siendo mayor en el tratamiento “exclusión” (Fig. III.5).

El incremento valvar medio en L no fue diferente entre tratamientos (incremento en L: gl = 41,99;  $t_c = -1,46$ ; p = 0,15; Fig. III.6). Sin embargo, tanto el incremento valvar en L como en A mostraron menor varianza en el tratamiento “inclusión” (test de Levene, gl = 43; F = 2,68 y 6,44; p = 0,043 y 0,015; para incremento en L y A respectivamente). Asimismo, el IC medio no mostró diferencias entre tratamientos (gl = 44;  $t_c = -0,91$ ; p = 0,37; Fig. III.7).

## DISCUSIÓN

*Cyrtograpsus angulatus* mostró un mayor desplazamiento en el intermareal durante la marea creciente. Los experimentos mostraron que tanto la turbidez, como la  $Cl_a$  y la TF de *Tagelus plebeius* aumentaron debido a la presencia de los cangrejos luego de 40 minutos bajo condiciones experimentales. Tanto el IC medio de las almejas como el incremento valvar medio en largo no fueron afectados por la presencia de los cangrejos. Sin embargo, el incremento en alto fue afectado negativamente en las almejas más

pequeñas. Es decir, a valores menores del alto inicial el crecimiento en alto alcanza valores menores en la inclusión de cangrejos. Por otra parte la varianza de ambos incrementos valvares fue menor en la inclusión de cangrejos.

La interfase agua-sedimento es fuertemente modificada por bioturbación (François et al. 1997, Mermillod-Blondin y Rosenberg 2006) con diferentes resultados según los diferentes hábitos de los consumidores (Nogaro et al. 2009). Ellos pueden modificar también la resuspensión generada por la turbulencia del agua (Davis 1993, Cadeé 2001) y ambos procesos generan diferentes efectos sobre los organismos filtradores coexistentes cuya alimentación depende de la resuspensión y mezcla en la interfase agua-sedimento (Herman et al. 1999). Aunque *Cyrtograpsus angulatus* tiene la capacidad de construir cuevas ocupando extensas áreas (Iribarne et al. 2003) e incluso se ha probado que tiene efectos sobre el sedimento similares al bien conocido ~~(jaja!)~~ bioturbador *Neohelice granulata* (Martinetto et al. 2011), se sabe que estos efectos son producidos cuando no compite con este último (ver Iribarne et al. 2003, Martinetto et al. 2011). En el caso de la laguna de Mar Chiquita, dado que *Cyrtograpsus angulatus* coexiste con *Neohelice granulata*, aún en las áreas donde la densidad de esta última especie es baja (ver Botto e Iribarne 1999, Botto e Iribarne 2000, Martinetto et al. 2005, Alvarez et al. 2013), no construye cuevas y por ende no es comúnmente considerado un bioturbador. No obstante, es un consumidor bentónico (Botto et al. 2005) que muestra una intensa actividad a lo largo del intermareal durante la marea creciente (cerca de 95 cangrejos cruzando por un punto fijo durante las 5 horas de marea creciente) e incrementa la cantidad de partículas en suspensión en la interfase agua-sedimento así como la concentración de  $Cl_a$  (este estudio). Este aumento simultáneo de ambas variables concuerda con un estudio previo en esta laguna que encontró correlación positiva entre turbidez y  $Cl_a$  al hacer las mediciones con el mismo procedimiento

(Bruschetti et al. 2008). Entonces, los resultados encontrados coinciden con el patrón general de resuspensión atribuido a los organismos móviles bentónicos que son consumidores de depósitos (Murray et al. 2002). Además, el microfitobentos resuspendido constituye una fuente importante de alimento para *Tagelus plebeius* en este estuario (Botto et al. 2005), lo que coincide con lo encontrado previamente en otros bivalvos filtradores estuariales (Por ej. *Cerastoderma edule*, *Tapes decussatus* y *Mytilus galloprovincialis*, Page y Lastra 2003). Así, la mayor concentración de  $Cl_a$  sería interpretada como un aporte importante de microfitobentos a la columna de agua a través de la resuspensión biológica debida a la actividad de *C. angulatus* y podría considerarse un efecto positivo de esta especie móvil sobre los recursos de *T. plebeius*. De hecho, paralelo al aumento en la concentración de partículas y de alimento (es decir de  $Cl_a$ ), la TF de las almejas fue mayor cuando los cangrejos estuvieron presentes. Además, dado que los cangrejos aumentan la turbidez sería más probable encontrar valores negativos de la TF en el tratamiento con inclusión de cangrejos, ya que como se explicó anteriormente los valores negativos se deben a un aumento en turbidez en lugar de una reducción desde una medición a la siguiente (ver Materiales y Métodos, ecuación 1); sin embargo se encuentra lo opuesto. Esta respuesta positiva de la TF de las almejas al aumento en el material en suspensión y la  $Cl_a$  coincide con lo encontrado para otros bivalvos como vieiras (*Placopecten magellanicus*, Cranford et al. 1998), ostras (*Pinctada margaritifera*, Pouvreau et al. 2000) y mejillones (*Mytilus edulis*, Newell et al. 2001). Esto adhiere a la hipótesis de que la actividad de filtrado es un proceso automatizado que no está sujeto a regulación fisiológica (Por ej. por necesidades nutricionales) sino que está determinado por la capacidad física del aparato de filtrado y la concentración de alimento prevaleciente en el ambiente (Hawkins et al. 1996, Jørgensen 1996). Así como hay evidencias de que la eficiencia de absorción de los

filtradores mejora cuando la calidad del seston disminuye (Por ej. Hawkins et al. 1996), también hay evidencias de que esto puede tener un costo debido a la producción de pseudofecas y por ende un impacto negativo (Bayne et al. 1987, Ellis et al. 2002). De todos modos, la literatura es extensa y los resultados son mayormente especie-específicos. Así, el hecho de desconocer los costos (Por ej. producción de pseudofecas) asociados a la respuesta positiva de la TF expuesta más arriba, dificultaría concluir si este efecto es realmente positivo. Aún así, lo que sí es seguro es que no hay un efecto negativo del tipo del atascamiento en el aparato de filtrado, ya que la TF aumenta. Entonces, el efecto de *C. angulatus* sobre la interfase agua-sedimento estaría estimulando la obtención de seston (es decir la TF) de *T. plebeius* a través del aumento de la concentración del mismo bajo condiciones experimentales, aunque resta saber si este efecto puede verse como netamente positivo.

Los cambios en la tasa de filtrado de los bivalvos pueden tener efectos sobre el crecimiento de los mismos (Clausen y Riisgård 1996, Hawkins et al. 1996). En base a los resultados expuestos en el párrafo anterior se esperaría un mayor crecimiento de *Tagelus plebeius* en presencia de los cangrejos ya que la TF así como la disponibilidad de alimento aumenta en ese contexto. Sin embargo, el segundo experimento de inclusión/exclusión de *Cyrtograpsus angulatus* no mostró ningún efecto de la inclusión de cangrejos sobre el IC medio de las almejas ni sobre el incremento valvar medio. Esto puede deberse a que las cajas en este diseño experimental permitían el intercambio constante de agua con el medio donde los cangrejos circulan permanentemente, de manera tal que la disponibilidad de alimento es la misma en ambos tratamientos a pesar de la inclusión de cangrejos dentro de las cajas. Entonces, cualquier diferencia entre tratamientos en las variables medidas en las almejas en este experimento no está relacionada a los cambios en la interfase agua-sedimento, sino a la presencia del

cangrejo como potencial amenaza. En este sentido, experimentos de campo similares con la almeja *Mercenaria mercenaria* mostraron que la presencia de potenciales depredadores lleva a una disminución en el crecimiento aún cuando no están en contacto directo con las almejas (Nakaoka 2000). El hecho de que no haya contacto directo entre ellos implica que el efecto está mediado por cambios en el comportamiento de las almejas (por ejemplo comportamiento de escape), y el consecuente gasto energético asociado (Nakaoka 2000). Aunque *C. angulatus* no constituye un depredador natural para *T. plebeius*, de todos modos puede generar un gasto energético adicional asociado a un cambio de comportamiento cuando los cangrejos se mueven por encima de los orificios de los sifones de las almejas. De hecho, se encontró que ambos incrementos, en L y en A, alcanzan valores máximos menores en el tratamiento de inclusión de cangrejos. Sin embargo, más allá de las tallas máximas menores, la distribución de frecuencias de ambos incrementos no mostró diferencias entre tratamientos y eso sumado a la comparación de incremento medio indicaría que en promedio este efecto es despreciable en el caso de *T. plebeius*.

La capacidad de filtrado esta adaptada evolutivamente a la concentración natural de alimento que prevalece en la naturaleza de manera de maximizar el uso de los recursos, lo cual le permite a los bivalvos explotar casi completamente su potencial de crecimiento y/o reproducción (Jørgensen 1996). En este Capítulo se encontró que, aunque aumentan la concentración de partículas en suspensión, los cangrejos no tienen un efecto negativo sobre las almejas tal como un atascamiento en el aparato de filtrado, ya que la TF es mayor cuando ellos están presentes. De hecho, teniendo en cuenta la concentración de  $Cl_a$ , los cangrejos harían un aporte importante a los recursos de las almejas aunque esto se vio bajo condiciones experimentales en sistemas cerrados, lo cual dificulta la extensión de este resultado a la laguna como un todo. Tampoco se

encontró un efecto negativo sobre el crecimiento valvar de las almejas ni sobre su índice de condición. Entonces, se puede concluir que, al contrario del resultado que generalmente se propone para este tipo de interacción (ver Introducción), los cangrejos no tienen ningún efecto negativo sobre *T. plebeius*.

## TABLAS Y FIGURAS

Tabla III.1: Comparación del índice de condición (IC) e incremento valvar entre réplicas dentro de cada tratamiento del segundo experimento de inclusión/exclusión de cangrejos.

Tratamiento	Variable	gl	F	valor-p
Inclusión (C)	IC	2	0,25	0,79
	Incremento valvar	2	1,19	0,42
Exclusión (NC)	IC	11	2,92	0,06
	Incremento valvar	11	0,49	0,8

Tabla III.2: Datos estadísticos para la comparación de turbidez y clorofila *a* ( $Cl_a$ ) entre los tratamientos C y N, y TF entre los tratamientos A y AC; en el primer experimento de inclusión/exclusión de cangrejos.

Variable	Tiempo (min.)	gl	valor- $t_c$	valor-p
Turbidez (NTU)	0	8	1,08	0,31
	40	8	2,88	0,02*
$Cl_a$ ( $\mu\text{g l}^{-1}$ )	0	8	1,19	0,27
	40	8	3,79	0,005*
Tasa de Filtrado ( $\text{l h}^{-1}$ )	0 - 10	12	1,28	0,23
	10 - 20	12	-0,13	0,89
	20 - 30	12	0,65	0,53
	30 - 40	12	-3,33	0,006*

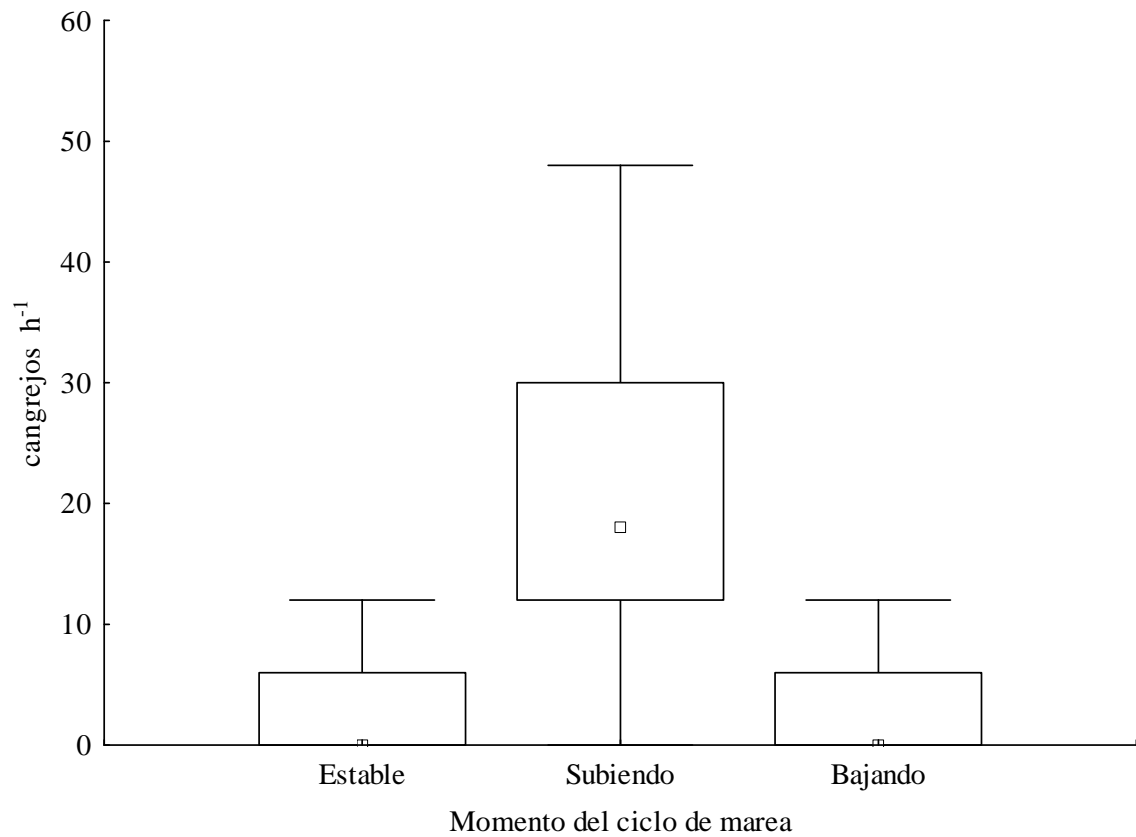


Figura III.1: Numero de cangrejos cruzando en un área de 10 cm de diámetro alrededor de la localización potencial de una almeja (un punto fijo), en los diferentes momentos del ciclo de marea. El punto medio muestra la mediana, los límites de las cajas muestran los percentiles de 25 y 75 % y las barras indican los valores máximo y mínimo.

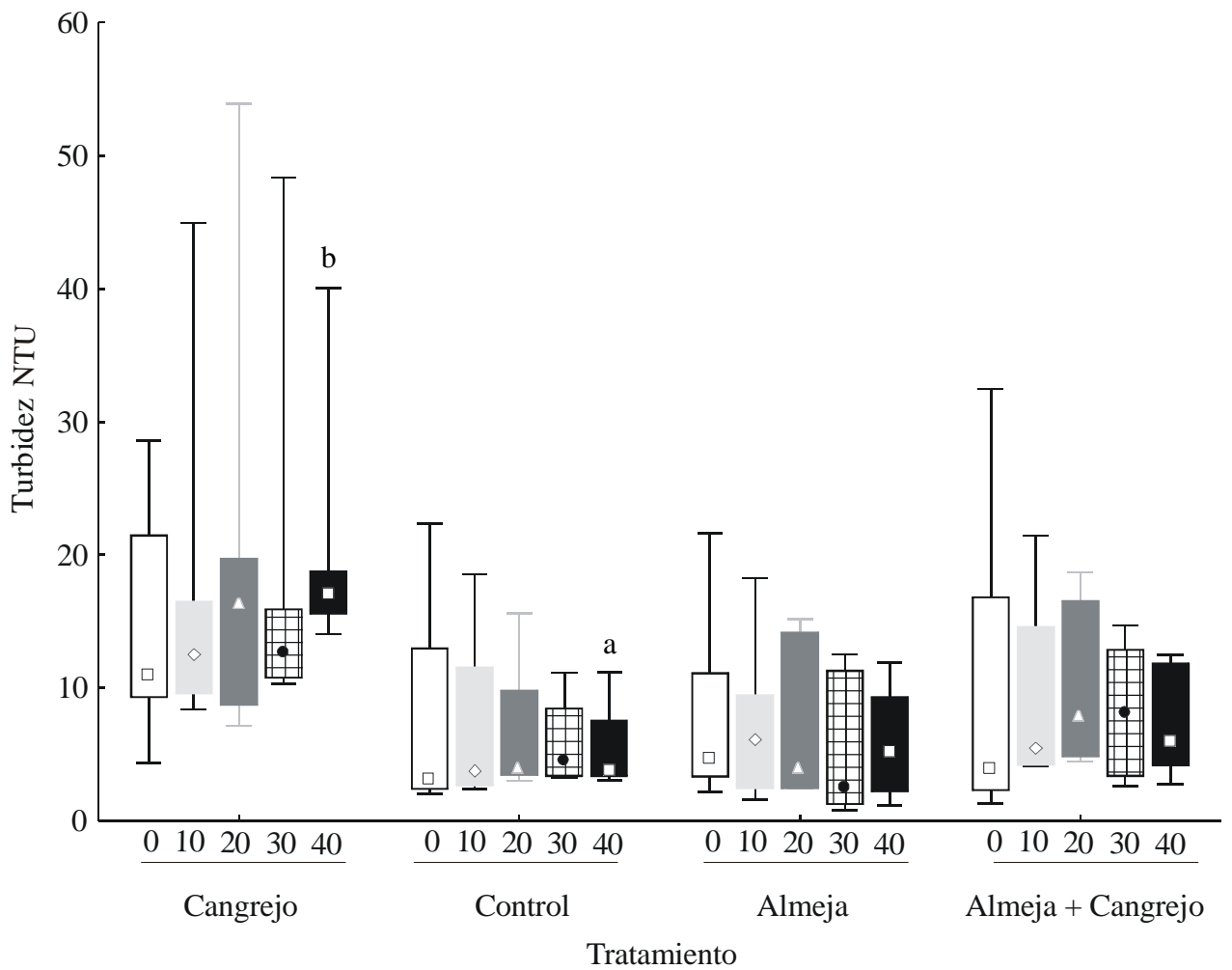


Figura III.2: Turbidez en los diferentes tiempos de medición en cada uno de los tratamientos del primer experimento de inclusión/exclusión de cangrejos y almejas. El punto medio muestra la mediana, los límites de las cajas muestran los percentiles de 25 y 75 % y las barras indican los valores máximo y mínimo. Letras diferentes indican diferencias en la comparación de medias para esa medición en particular en orden ascendente.

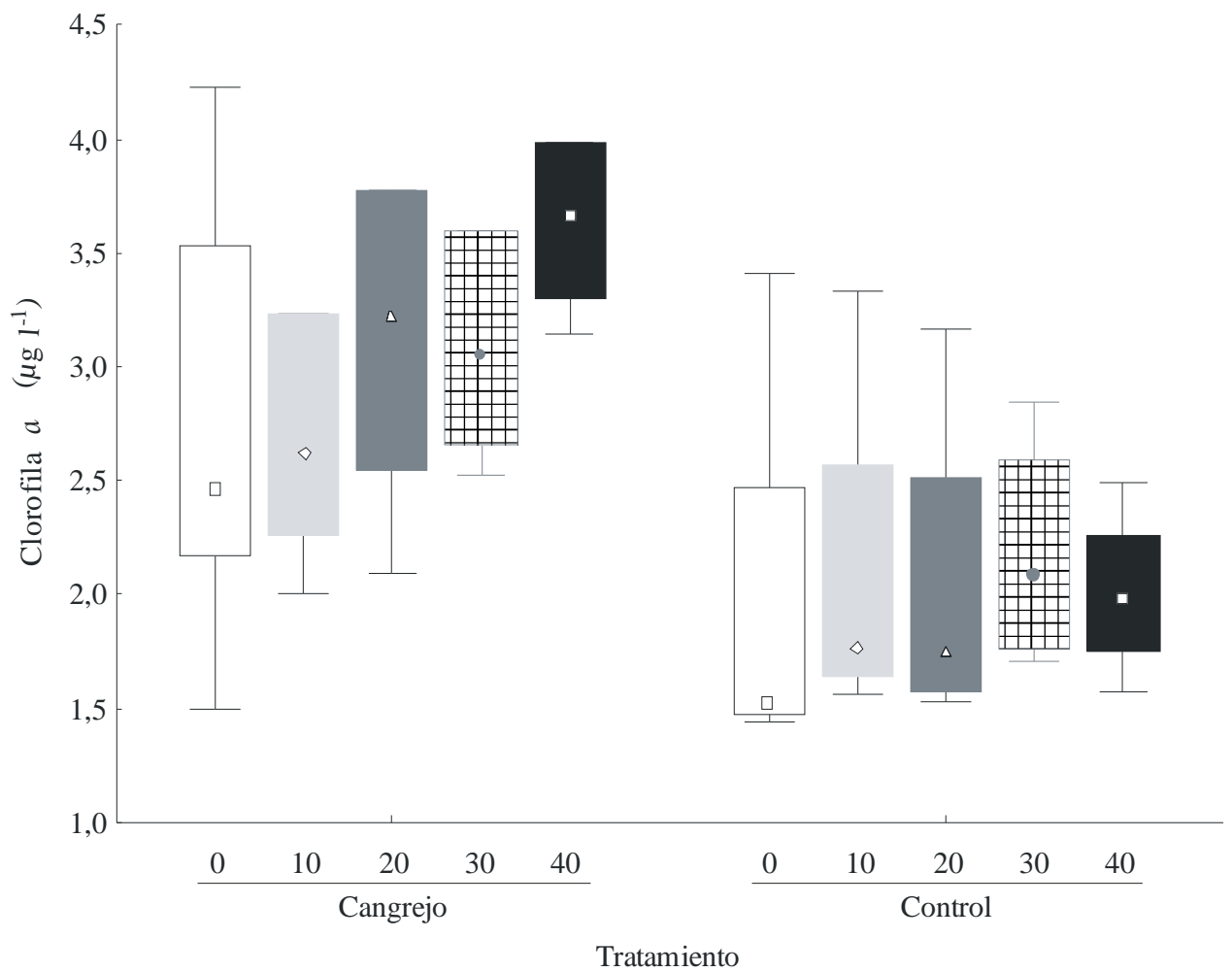


Figura III.3: Clorofila *a* en los diferentes tiempos de medición en los tratamientos con cangrejo y control (sin cangrejo ni almeja) del primer experimento de inclusión y exclusión de cangrejos y almejas. El punto medio muestra la mediana, los límites de las cajas muestran los percentiles de 25 y 75 % y las barras indican los valores máximo y mínimo. Letras diferentes indican diferencias en la comparación de medias para esa medición en particular en orden ascendente.

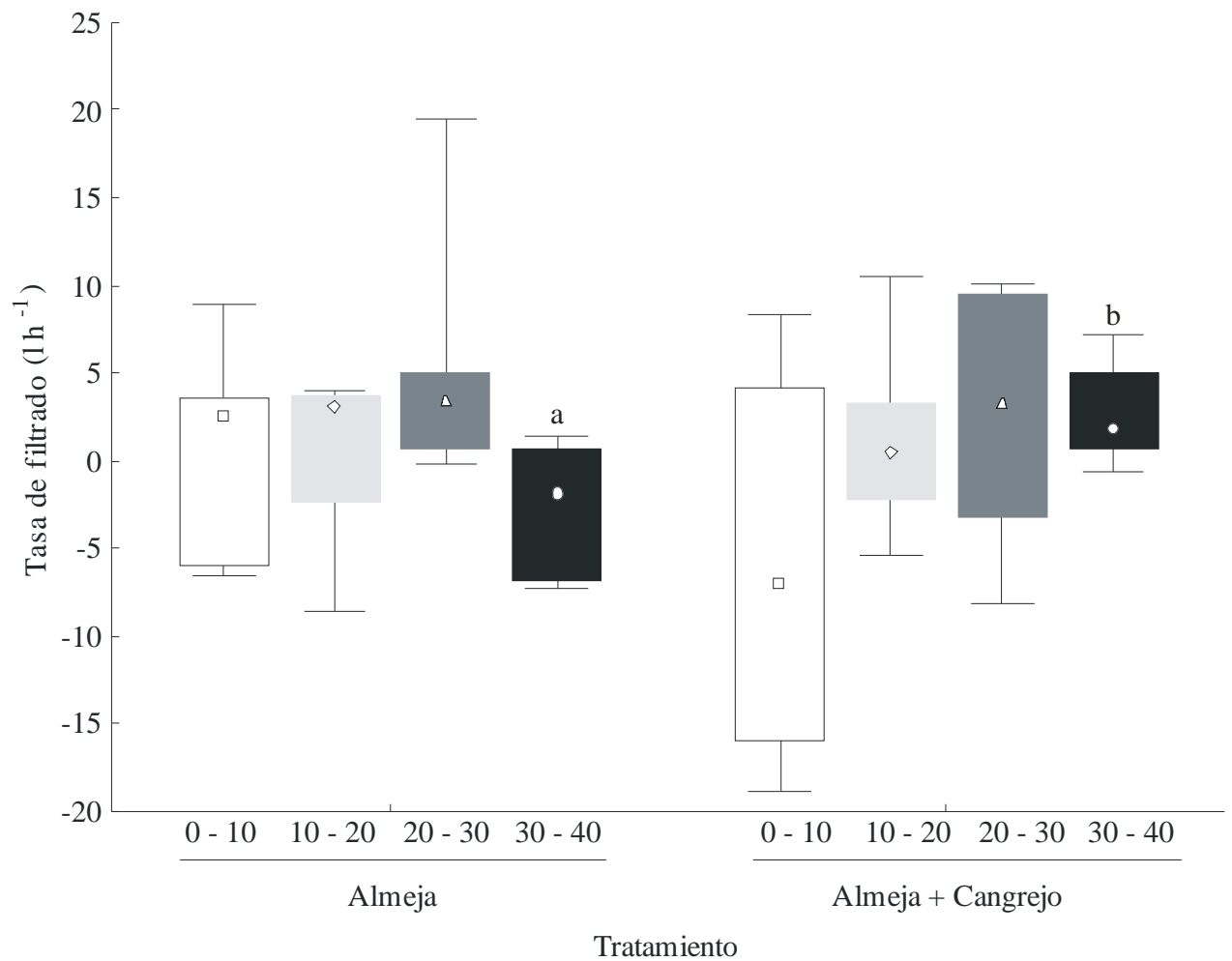


Figura III.4: Tasa de filtrado en los diferentes intervalos de tiempo para los tratamientos “Almeja” y “Almeja + Cangrejo”. Intervalo de tiempo: 0 - 10 min., 10 – 20 min., 20 - 30 min. y 30 – 40 min. Aquellos intervalos de tiempo que mostraron diferencias entre tratamientos están indicados con letras diferentes en orden ascendente. El punto medio muestra la mediana, los límites de las cajas muestran los percentiles de 25 y 75 % y las barras indican los valores máximo y mínimo.



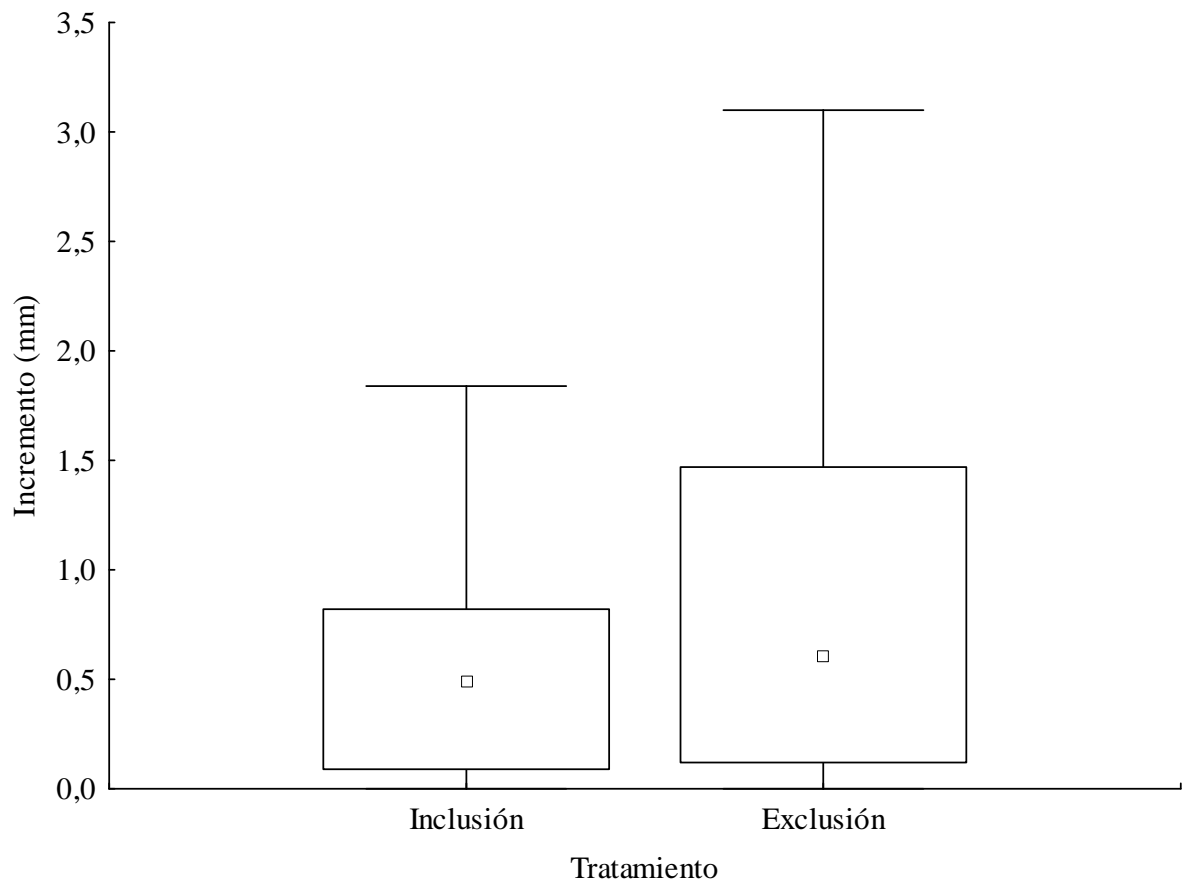


Figura III.6: Incremento en largo valvar en el segundo experimento de inclusión/exclusión de cangrejos. El punto medio muestra la mediana, los límites de las cajas muestran los percentiles de 25 y 75 % y las barras indican los valores máximo y mínimo.

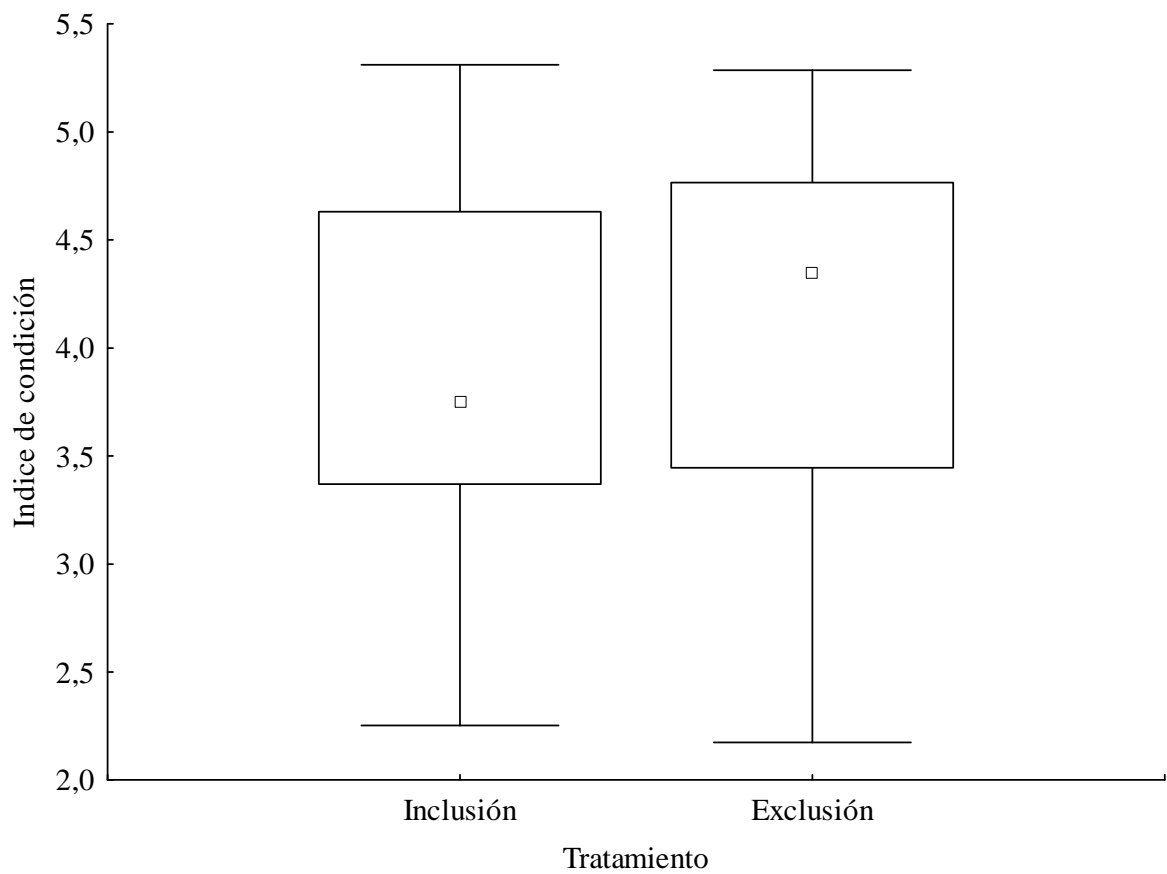


Figura III.7: Índice de condición de las almejas en el segundo experimento de inclusión/exclusión de cangrejos. El punto medio muestra la mediana, los límites de las cajas muestran los percentiles de 25 y 75 % y las barras indican los valores máximo y mínimo.

## Capítulo IV

Efecto del parasitismo sobre los comportamientos de enterramiento y escape de *Tagelus plebeius*.

## RESUMEN

El ciclo de vida de los parásitos generalmente se completa en distintos hospedadores, por lo que se superpone a las redes tróficas naturales. La familia Gymnophallidae (Clase: Trematoda; Subclase: Digenea) incluye parásitos digeneos cuyos estadios larvales se encuentran en bivalvos y pueden afectar la mortalidad de éstos, debida a depredación por su hospedador final, mediante la modificación de los comportamientos de enterramiento. Dado que se sabe que los individuos de *Tagelus plebeius* con mayor intensidad parasitaria sufren una mayor depredación por parte del ostrero *Haematopus palliatus*, en este Capítulo se evaluó si la intensidad parasitaria genera algún efecto en (a) la capacidad de enterramiento y (b) comportamiento de escape de la almeja que podría estar aumentando la exposición a los depredadores. Los resultados de los experimentos de campo mostraron que los comportamientos de enterramiento y escape de las almejas no serían afectados por la intensidad parasitaria, ya que no hubo diferencias en ninguna de las variables medidas entre diferentes categorías de intensidad parasitaria. Por lo que los mecanismos más comúnmente sugeridos en este tipo de interacciones no serían los responsables del aumento de la mortalidad de almejas por depredación en este caso. Debido a que los ostreros detectan visualmente la ubicación de las almejas, es probable que usen como indicador de su presencia la actividad filtradora a través de los orificios de sus sifones, visibles sobre la superficie del sedimento. Por ello, un posible mecanismo que explique la mayor depredación de las almejas más parasitadas podría ser una actividad de filtración mayor debido a la demanda de energía que supone la presencia de parásitos.

## INTRODUCCIÓN

El parasitismo es una asociación íntima y continua entre dos individuos de diferente especie que implica cierto grado de dependencia metabólica (Smith 1994). En la mayoría de los casos, los ciclos de vida de los parásitos se completan en distintos hospedadores, por lo que se superpone con las cadenas tróficas naturales (Bush 2001). Los trematodes digeneos (Clase: Trematoda; Subclase: Digenea) pueden usar a los bivalvos tanto como hospedadores intermediarios como definitivos (Lauckner 1983). La familia Gymnophallidae incluye digeneos cuyos estadios larvales (es decir, esporocistos y metacercarias) se encuentran en bivalvos costeros (Lauckner 1983). Las metacercarias de gimnofálidos pueden causar diferentes patologías como abertura de las valvas, asimetría valvar, castración y/o perlas (Ching 1995). También existen evidencias de que estos parásitos pueden producir efectos negativos en las reservas de energía del hospedador (Edelaar et al. 2003). Además de los efectos patológicos, los gimnofálidos pueden generar algunos cambios en el comportamiento de enterramiento del hospedador, como ocurre con los cambios de orientación de las almejas *Venerupis aurea* infectadas (Bartoli 1978) o el comportamiento de arrastre sobre el sedimento de la almeja *Macoma balthica* (Swennen 1969). Estos cambios en el comportamiento pueden aumentar la exposición de los bivalvos hacia sus depredadores, lo cual tendría consecuencias en la mortalidad de estos hospedadores intermedios (Zwarts y Wanink 1989).

En la laguna costera de Mar Chiquita la almeja navaja *Tagelus plebeius* presenta una prevalencia de 100 % de metacercarias de la familia Gymnophallidae (Vázquez et al. 2006) que causan ciertas alteraciones calcáreas en el interior de la valva (Lomovasky et al. 2005, Vázquez et al. 2006) aumentando su peso valvar (Addino 2007). Si bien Vázquez et al. (2006) encontraron una correlación positiva entre la talla de las almejas y

la intensidad parasitaria en la laguna costera de Mar Chiquita, otro trabajo encontró que no había una relación lineal entre ambas variables (Addino 2007). Este mismo trabajo mostró que la intensidad parasitaria es diferente en los distintos niveles del intermareal, siendo menor en el nivel más alto, y que la profundidad de enterramiento de las almejas puede variar también con el nivel del intermareal aunque no se encontró efecto del parasitismo sobre dicha variable (Addino 2007). Sin embargo, este trabajo evaluó los cambios en profundidad de enterramiento en almejas más y menos parasitadas utilizando almejas que fueron transplantadas hacia el área de estudio desde diferentes sitios y la profundidad de enterramiento fue medida en diferentes condiciones de humedad del sedimento y luego promediada. Ambas fuentes de variabilidad (sitios de origen, humedad) pueden haber tenido efectos sobre la profundidad, por lo que el efecto del parasitismo sobre la profundidad de enterramiento podría haber quedado enmascarado por estas variables.

Para la mayoría de los gimnofálidos, las aves marinas representan los hospedadores definitivos (Lauckner 1983). En el ASO, el hospedador definitivo de los gimnofálidos presentes en *Tagelus plebeius* probablemente sea el ostrero americano *Haematopus palliatus*, ya que como se dijo previamente (ver Introducción general) se alimenta principalmente de este bivalvo (rango de tallas depredada: 29,77-74,64 mm; Bachmann y Martínez 1999) y que es su único depredador (Iribarne et al. 1998, Mariano-Jelicich et al. 2008, Martinetto et al. 2005). De hecho, se ha mostrado experimentalmente que la tasa de mortalidad por depredación es mayor para las almejas más parasitadas en la laguna de Mar Chiquita (Addino 2007), aunque hasta el momento no se han podido determinar cuáles son los mecanismos que causan este patrón. Cuando los ostreros están en busca de *T. plebeius* realizan picoteos superficiales y sondeos profundos para capturarlas, determinando visualmente en donde picar (Bachmann y Martínez 1999).

Probablemente usan la actividad de filtrado de las almejas a través de los orificios de los sifones como un indicador de su presencia. Como es de esperarse en los ambientes bentónicos, el riesgo de depredación por consumidores epibentónicos es mayor para las especies que habitan más cerca de la superficie (Zwarts y Wanink 1989). También, dentro de una especie los individuos que habitan a mayor profundidad tendrán menor riesgo de ser capturados por los depredadores superficiales (Richardson 1985). Sin embargo, aunque *T. plebeius* excava cuevas profundas y puede moverse verticalmente, se alimenta cerca de la superficie del sedimento (Holland y Dean 1977) dentro del rango de alcance del pico de los ostreros (Iribarne et al. 1998, Addino 2007) por lo que ciertos cambios en los comportamientos de escape ante la amenaza del depredador, debidos al parasitismo, podrían estar relacionados con su mortalidad.

Dada la alta prevalencia (100%, Lomovasky et al. 2005, Vázquez et al. 2006, Addino 2007) de metacercarias de gimnofálidos en *Tagelus plebeius* en la laguna costera de Mar Chiquita y sabiendo que las almejas con mayor intensidad parasitaria tienen una mayor tasa de mortalidad debida a depredación por el ostrero *Haematopus palliatus* (Addino 2007), en este Capítulo se plantean las hipótesis de que este efecto está mediado por (a) un enterramiento más superficial y/o (b) un mayor tiempo de reacción y/o (c) una menor velocidad de enterramiento ante la presencia de los ostreros en las almejas más parasitadas.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

Los experimentos de campo de este Capítulo fueron realizados en el área de CELPA ya que allí fue llevado a cabo el trabajo previo de Addino (2007). Éstos tuvieron lugar durante el invierno de 2007 y veranos de 2008 y 2009.

Efecto de la intensidad parasitaria sobre la profundidad de enterramiento de *Tagelus plebeius*

Para determinar el efecto de la intensidad parasitaria (de aquí en adelante I) sobre la profundidad de enterramiento de las almejas se realizó un experimento de campo en dos series de 1 mes cada una, utilizando almejas provenientes de 3 niveles del intermareal: Alto = 0,75 m; Medio = 0,55 m por encima del nivel medio de la marea baja (siguiendo a Lomovasky et al. 2005) y Bajo (descrito en el Capítulo III); para asegurar un mayor rango de I (ver Addino 2007). Los datos de las dos series de experimentos se presentan juntos. Para evitar el efecto propio de la altura de la marea, la profundidad de enterramiento se midió siempre con el sedimento cubierto por agua. Doscientos veinticinco almejas de entre 32,93 mm y 65,64 mm de L fueron extraídas y, luego de medirlas, se pegó con pegamento sintético (cianoacrilato) un hilo de nylon (0,30 mm de grosor y 1 m de largo) a la superficie del periostraco. Cada almeja se colocó inmediatamente en un hoyo de 4 cm de diámetro y 30 cm de profundidad hecho en el sedimento para poder facilitar la construcción de una nueva cueva. Para poder identificar posteriormente a las almejas manipuladas se colocaron estacas de alambre a 10 cm de su posición. Luego de 7 días (tiempo suficiente como para que las almejas hubieran construido una nueva cueva), se calculó la profundidad de enterramiento a partir de la cantidad de hilo que sobresalía sobre la superficie del sedimento (siguiendo a Addino 2007; Fig. IV. 1). Con este procedimiento se pretendió minimizar el posible efecto del estrés generado por métodos de excavación sobre la profundidad de enterramiento. Cabe destacar que una importante limitación del método es que frecuentemente el hilo de nylon se despegó durante la primera medición o inmediatamente luego, con lo cual esa almeja queda descartada de las mediciones. La profundidad de enterramiento de cada almeja fue medida en 3 días y el promedio de

estas 3 medidas fue utilizado en el análisis estadístico. Al finalizar el experimento, las almejas que sobrevivieron y mantuvieron el nylon pegado ( $n = 86$ , las dos series) fueron recuperadas y se determinó la I de cada una de ellas. Para ello, se contó el número de metacercarias presentes en cada almeja usando una lupa binocular (20x, siguiendo a Bush et al. 1997). Luego, los individuos fueron clasificados según su I en tres categorías: baja (B)  $< 300$ ; media (M): 300 a 900 y alta (A)  $> 900$  metacercarias por almeja (según Addino 2007).

La relación entre L y profundidad de enterramiento se evaluó mediante modelos de regresión simple para cada nivel del intermareal. A su vez, la hipótesis nula de no diferencias en L medio entre niveles del intermareal se analizó con una prueba de Kruskal–Wallis ya que no se cumplía con el supuesto de homocedasticidad. Dado que no se encontró relación entre L y profundidad de enterramiento, ni diferencias en el L entre niveles del intermareal (ver Resultados), la hipótesis nula de falta de diferencia en la profundidad de enterramiento media entre los distintos niveles del intermareal se evaluó mediante ANOVA (Zar 1999). Debido a que no se encontraron diferencias en la profundidad entre los distintos niveles del intermareal (ver Resultados), esta variable no se tomó en cuenta de aquí en adelante. Entonces, la hipótesis nula de no diferencia en profundidad de enterramiento media entre las 3 categorías de I (A, M y B definidas más arriba) también se evaluó mediante ANOVA (Zar 1999).

#### Efecto de la intensidad parasitaria sobre el tiempo de reacción y la velocidad de enterramiento de las almejas ante la presencia del depredador

Para evaluar el efecto de la I sobre el tiempo de reacción de las almejas ante la presencia de su depredador, se realizó un experimento de campo en el nivel medio del intermareal. Para este experimento se utilizaron 83 almejas de entre 46,91 y 71,12 mm

de L, que fueron manipuladas y dispuestas en el intermareal con el mismo procedimiento utilizado en el experimento descrito en la sección precedente. La profundidad de enterramiento de cada almeja se midió como fue explicado en la sección anterior y los movimientos de las almejas se registraron a partir del movimiento del fragmento de hilo de nylon, adherido al periostraco, que sobresalía sobre la superficie del sedimento. También aquí las mediciones comenzaron 7 días después de emplazar las almejas. El disturbio generado por un ostrero cuando está buscando su presa (de acuerdo a Bachmann y Martínez 1999) fue simulado utilizando una estaca de 8 cm similar al pico de los ostreros. Con un cronómetro (precisión 0,01 seg.) se registró el tiempo que transcurrió entre el comienzo del disturbio y el comienzo del movimiento de la almeja (tiempo de reacción). Luego del experimento se recuperaron 81 almejas a las que se les determinó la I como se explicó anteriormente.

De las 81 almejas recuperadas, 31 habían reaccionado al disturbio y éstas fueron las utilizadas para los siguientes análisis. La relación entre el tiempo de reacción y la profundidad de enterramiento inicial de las almejas fue evaluada mediante modelos de regresión simple para las almejas de las categorías A y M de I (definidas anteriormente) ya que ninguna almeja pertenecía a la categoría L. También se evaluó con los mismos modelos si existía una relación entre el tiempo de reacción y L de las almejas. A su vez, se evaluó si existían diferencias en el L de las almejas entre las categorías A y M de I con un test de  $t_c$  (Zar 1999). Dado que no se encontró relación entre el tiempo de reacción y el L de las almejas (ver Resultados), el tiempo de reacción medio entre almejas de distintas categorías de I (A y M) se comparó mediante un test de  $t_c$  (Zar 1999). Además, se comparó la I media entre las almejas que reaccionaron ante el disturbio ( $n = 31$ ) y las que no respondieron ( $n = 50$ ) mediante test de  $t_c$  (Zar, 1999).

Para medir la velocidad de enterramiento de las almejas se utilizaron las mismas almejas con las que se midió el tiempo de reacción. Para esto se registró la profundidad de enterramiento luego del disturbio (ver más arriba) y a su vez se midió con el mismo cronómetro el tiempo (precisión 0,01 seg.) durante el cual la almeja se movió, es decir el tiempo que transcurrió entre el comienzo del movimiento vertical hacia abajo y el fin de dicho movimiento. La velocidad de enterramiento de cada almeja se calculó entonces de esta manera:

$$V = \frac{\text{profundidad final de enterramiento} - \text{profundidad inicial de enterramiento (cm)}}{\text{tiempo entre el comienzo y el final del movimiento (seg)}}$$

La relación entre L y velocidad de enterramiento fue evaluada mediante modelos de regresión simple. Como no se encontró relación entre estas variables (ver Resultados), la hipótesis nula de falta de diferencia en la velocidad de enterramiento media entre las almejas de las distintas categorías de I (A y M) se evaluó mediante test de  $t_c$ .

## RESULTADOS

### Efecto de la intensidad parasitaria sobre la profundidad de enterramiento de *Tagelus plebeius*

No se encontraron relaciones lineales entre L y profundidad de enterramiento para ninguno de los niveles del intermareal (gl = 28, 36, y 20; p = 0,52; 0,15 y 0,67; Alto, Medio y Bajo respectivamente). No hubo diferencias en el L medio entre los niveles del intermareal (n = 86; H = 3,47; p = 0,18). Tampoco se encontraron diferencias para la profundidad de enterramiento media de las almejas entre los tres niveles del intermareal (gl = 85; F = 2,42; p = 0,09) ni para la profundidad de enterramiento media de las almejas entre las distintas categorías de I (gl = 85; F = 1,89; p = 0,16; Fig. IV.2).

### Efecto de la intensidad parasitaria sobre el tiempo de reacción y la velocidad de enterramiento ante la presencia del depredador

La profundidad de enterramiento inicial no mostró relaciones lineales con el tiempo de reacción en ninguna de las dos categorías de I (gl = 19 y 7; F = 0,03 y 0,06; p = 0,86 y 0,81; para A y M, respectivamente). Tampoco hubo relación entre el L de las almejas y el tiempo de reacción (gl = 19 y 7, F = 1,02 y 1,45; p = 0,32 y 0,27; A y M respectivamente). No se encontraron diferencias para el L de las almejas entre las distintas categorías de I (gl = 27;  $t_c = 2,02$ ; p = 0,054). El tiempo de reacción medio no mostró diferencias para las almejas de ambas categorías de I (gl = 28;  $t_c = -0,98$ ; p = 0,34; Fig. IV.3).

El L de las almejas no mostró relaciones lineales con la velocidad de enterramiento en ninguna de las dos categorías de I (gl = 19 y 7; F = 0,04 y 0,2; p = 0,72 y 0,66; A y M respectivamente). No hubo diferencias en la velocidad de enterramiento media entre las dos categorías de I (gl = 28;  $t_c = -0,72$ ; p = 0,48; Fig. IV.4). La I media no mostró diferencias entre las almejas que respondieron ante el disturbio y las que no respondieron (gl = 56,06;  $t_c = 1,69$ ; p = 0,09; Fig. IV.5).

## **DISCUSIÓN**

Ni la profundidad de enterramiento ni las velocidades de reacción o de enterramiento de *Tagelus plebeius*, ante un estrés similar al ataque de un ostrero, se vieron afectadas por la intensidad parasitaria. Esto estaría indicando que estas características de enterramiento no son las responsables del aumento en la depredación reportado previamente para almejas más parasitadas.

En taxa como hormigas y copéodos (Por ej. Moore 1995, Johnson et al. 2006), una mayor mortalidad asociada al mayor parasitismo ha podido ser relacionada con un comportamiento anormal en la presa (Por ej. disminución en la capacidad de volar en hormigas) y/o diferentes características corporales (Por ej. colores raros en el cuerpo) en los individuos parasitados en comparación con los no parasitados. Asimismo, para ciertos parásitos trematodes también existen evidencias de que generen algunos cambios en el enterramiento de bivalvos que conllevan a un mayor consumo por aves, como es el caso del berberecho *Austrovenus stutchburyi* infectado por un parásito de la familia Echinostomatidae (Thomas y Poulin 1998). En todos los casos, el aumento en la infección por parásitos tiene como resultado una mayor probabilidad de completar el ciclo de vida del parásito, ya que incrementa su pasaje al hospedador siguiente mediante la mortalidad por depredación del hospedador intermedio. Por su parte, las adaptaciones de parásitos de la familia Gymnophallidae en bivalvos para facilitar su transmisión a los hospedadores definitivos, han sido avaladas indirectamente en base a observaciones de ciertos comportamientos de enterramiento inusuales atribuidos a la presencia de parásitos (Swennen 1969, Bartoli 1978). Sin embargo, estos estudios no han tenido en cuenta que los individuos no parasitados también presentan estos comportamientos (Mouritsen 1997). Por lo tanto, al menos para los gimnofálidos, la evidencia directa de que estos comportamientos son generados por el parasitismo es cuestionable. De hecho, no se encontró ningún cambio de comportamiento en cuanto a la capacidad de enterramiento de *Tagelus plebeius* relacionado al parasitismo que pueda explicar el mayor consumo reportado previamente (Addino 2007) para las almejas más parasitadas.

La profundidad de enterramiento ha mostrado distintos tipos de relaciones con la talla de los individuos y para distintas especies de bivalvos. Por ejemplo, una correlación negativa entre estas variables fue primeramente descripta para *Macoma*

*balthica* en el Mar de Frisia (Hulscher, 1973), y posteriormente se encontraron relaciones positivas en el mismo sitio para *M. balthica*, *Scrobicularia plana*, *Mya arenaria* y *Cerastoderma edule* (Zwarts y Wanink, 1993). En este Capítulo, no se encontró una relación entre el tamaño y la profundidad de enterramiento en *Tagelus plebeius*. Por otra parte, Addino (2007) reportó que existían diferencias en la profundidad de enterramiento entre niveles del intermareal, sin embargo en este Capítulo no se encontraron dichas diferencias. Dado que el método de medición fue el mismo, estas diferencias pueden deberse al hecho de que las almejas utilizadas en el trabajo previamente citado provenían de diferentes zonas de la laguna (Addino 2007). Sin embargo, también puede inferirse que la profundidad de enterramiento es muy variable y depende de otros factores no tenidos en cuenta en ninguno de los trabajos realizados con esta almeja. La profundidad de enterramiento puede ser una variable determinante para la accesibilidad de los ostreros a su presa, ya que una captura eficiente depende de que la presa se encuentre dentro del rango de alcance del pico del ave (ver Zwarts y Wanink 1993). Sin embargo, la profundidad de enterramiento media de *T. plebeius* no mostró diferencias entre individuos con distintas intensidades parasitarias, siendo estos resultados similares a los encontrados para *M. balthica* (Hulscher 1973). Por lo tanto, la mayor mortalidad por depredación en las almejas con más parásitos no estaría mediada directamente por cambios en la profundidad de enterramiento.

A su vez, existen evidencias en otros taxa (Por ej. cucarachas) que muestran que los comportamientos de escape ante los depredadores son distintos (anormales) en los individuos parasitados que en los no parasitados, facilitando la transmisión de parásitos hacia el depredador que es también el hospedador definitivo (Por ej. Libersat y Moore 2000, Seppälä et al. 2004). Sin embargo, el comportamiento de escape inferido a partir

del tiempo de reacción y la velocidad de enterramiento ante la simulación de la presencia del depredador, no mostró diferencias entre *Tagelus plebeius* con distintos niveles de intensidad parasitaria. Además, la comparación de la intensidad parasitaria entre aquellas almejas que respondieron al estímulo simulando al depredador y las que no respondieron no mostró diferencias. Por lo tanto, los resultados sugieren que el tiempo de reacción y la velocidad de enterramiento no serían los mecanismos que resultan en una mayor depredación de las almejas más parasitadas.

El efecto negativo que generan los parásitos gimnofálidos sobre la energía almacenada en el hospedador (Edelaar et al. 2003) podría resultar en una mayor actividad de alimentación en el bivalvo parasitado. Generalmente, la actividad de filtración de *Tagelus plebeius* se visualiza en el campo tanto como corrientes de agua en los orificios de los sifones inhalante y exhalante (Holland y Dean 1977) como por la expulsión de chorros de agua a través de dichos orificios (Obs. Pers.), lo cual podría ser detectado por los ostreros que están buscando almejas, ya que determinan visualmente en donde picar (Bachmann y Martínez, 1999). En este contexto, si los parásitos aumentan la demanda energética del hospedador y con ello la actividad filtradora, ésta sería probablemente la clave en el mecanismo que resulta en la mayor depredación de las almejas más parasitadas. Es decir, una mayor circulación de agua a través de los sifones podría aumentar la visibilidad de las almejas ante los ostreros. Por otro lado, existe el caso de *M. balthica* donde los individuos más parasitados tienen un mayor peso corporal (Zwarts 1991). Entonces, aún si no existe tal efecto negativo sobre la energía almacenada en el hospedador, o si el efecto es a la inversa como en el caso de *M. balthica*, igualmente las almejas requieren una mayor alimentación ya que necesitan más energía para poder sustentar o incrementar su peso corporal. En estos casos, los parásitos serían los responsables de la mayor mortalidad por depredación de las almejas

al aumentar la exposición de estos hospedadores a su depredador. Sin embargo, se necesitan estudios futuros que pongan a prueba esta hipótesis.

En conclusión, a pesar de la conocida mayor mortalidad de las almejas más parasitadas, ni los comportamientos de enterramiento ni los de escape parecen ser responsables de esta mayor mortalidad. Por ello se propone que un aumento en la tasa de filtración podría ser el mecanismo involucrado generando este patrón de depredación.

## FIGURAS



Figura IV.1 Fotografía del diseño para medir profundidad de enterramiento de *Tagelus plebeius*.

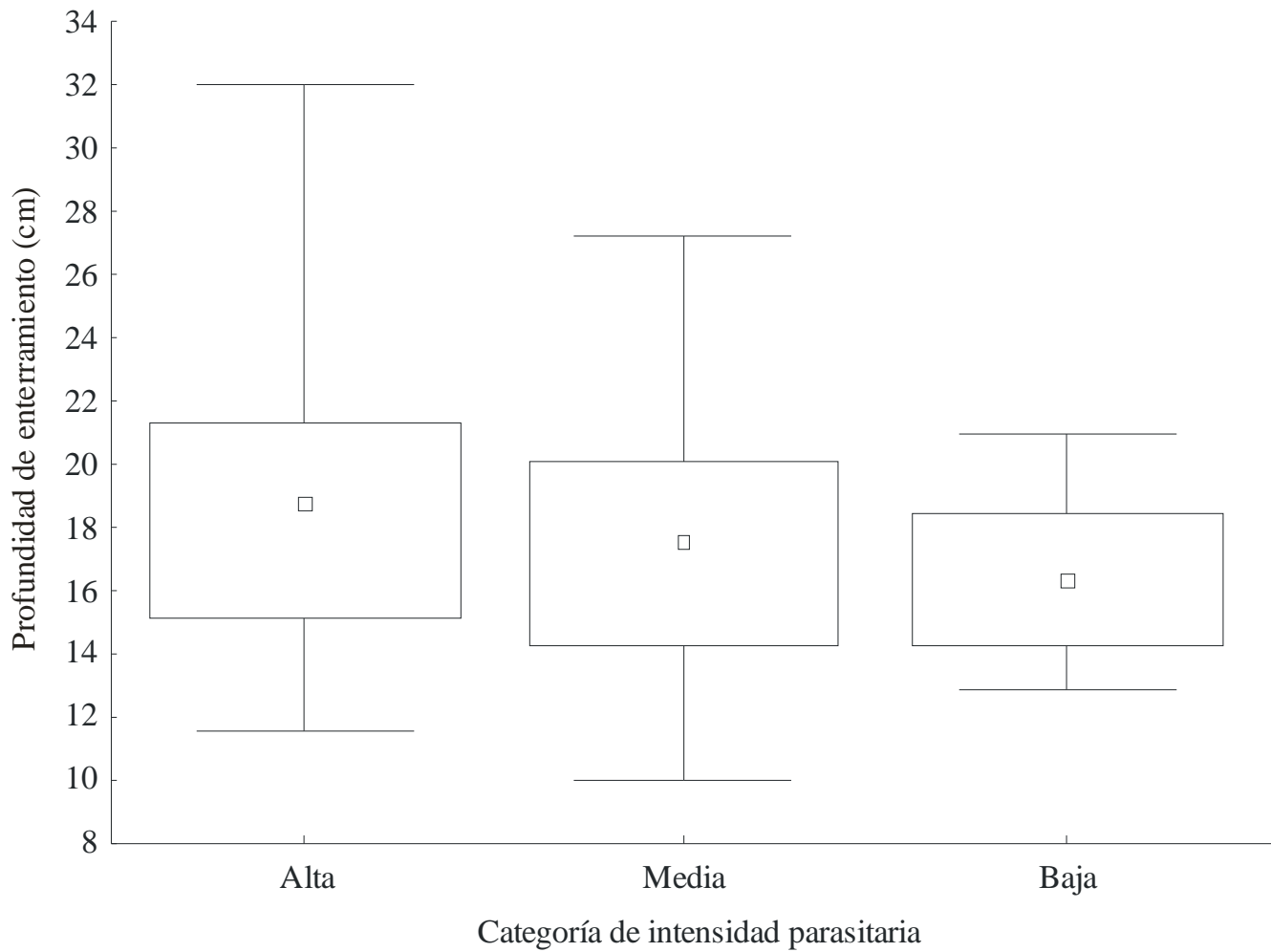


Figura IV.2: Profundidad de enterramiento de las almejas de las tres categorías de intensidad parasitaria. El punto medio muestra la mediana, los límites de las cajas muestran los percentiles de 25 y 75 % y las barras indican los valores máximo y mínimo.

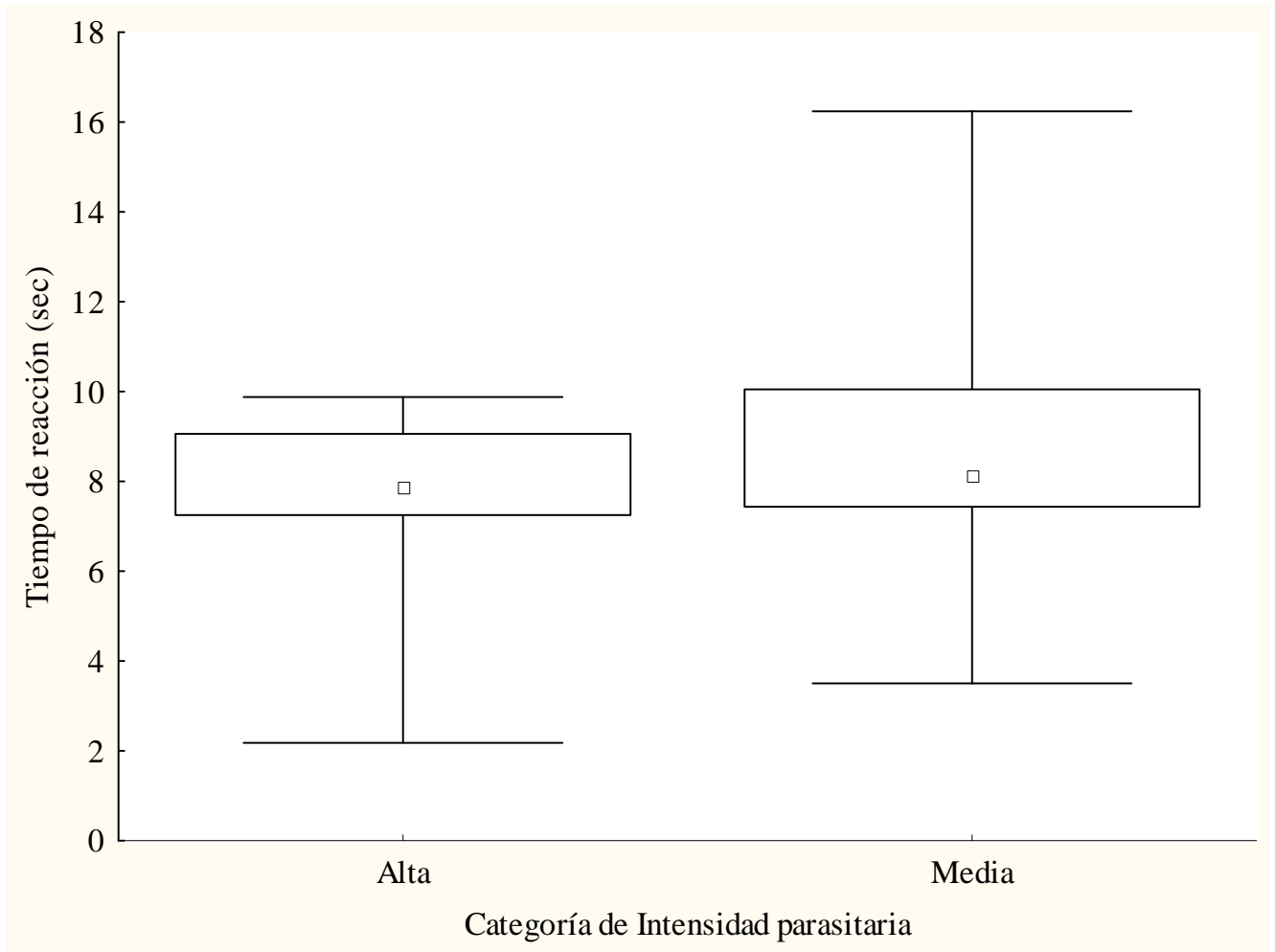


Figura IV.3: Tiempo de reacción de las almejas de las distintas categorías de intensidad parasitaria. El punto medio muestra la mediana, los límites de las cajas muestran los percentiles de 25 y 75 % y las barras indican los valores máximo y mínimo.

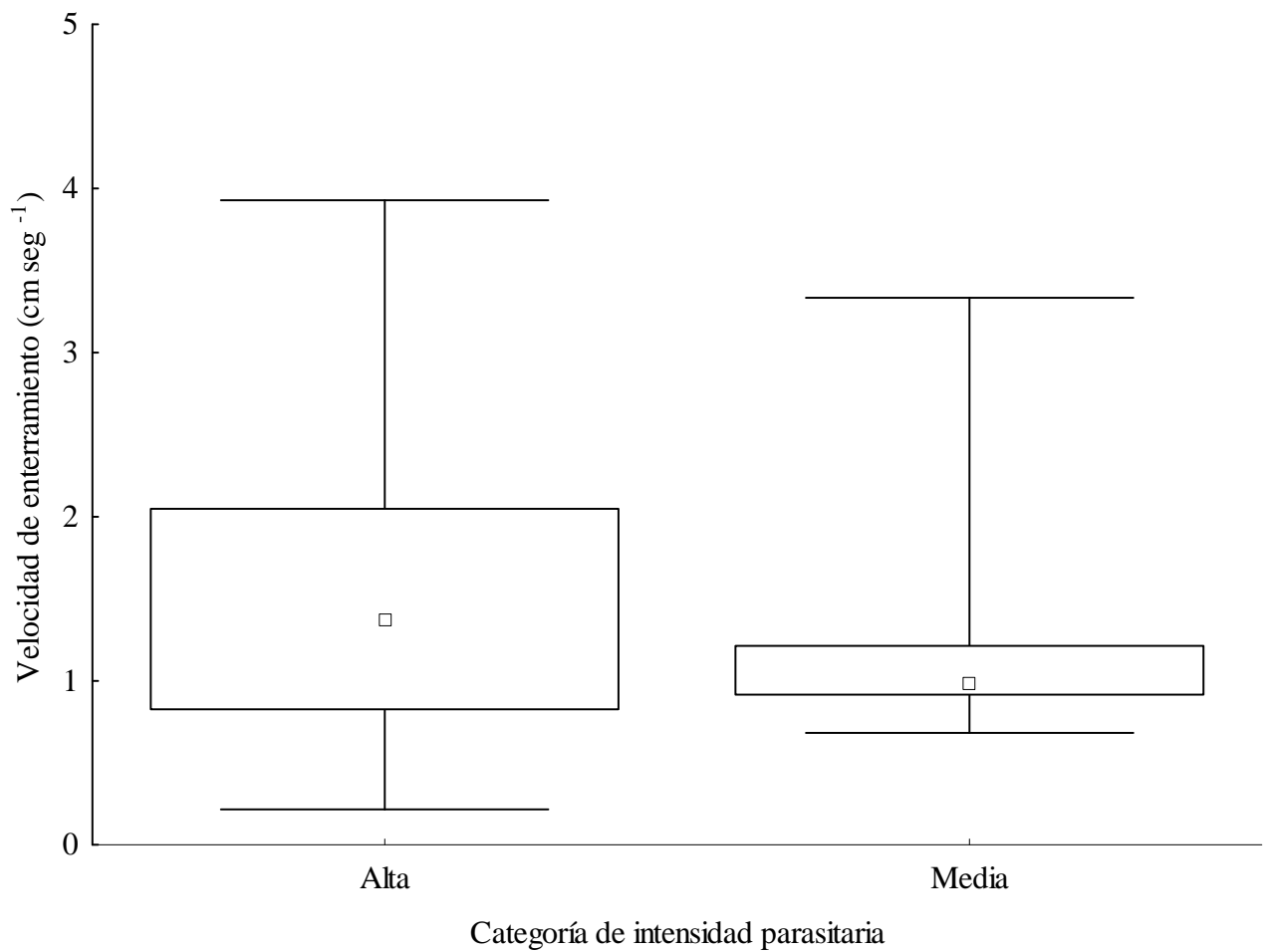


Figura IV.4: Velocidad de enterramiento de las almejas de las distintas categorías de intensidad parasitaria. El punto medio muestra la mediana, los límites de las cajas muestran los percentiles de 25 y 75 % y las barras indican los valores máximo y mínimo.

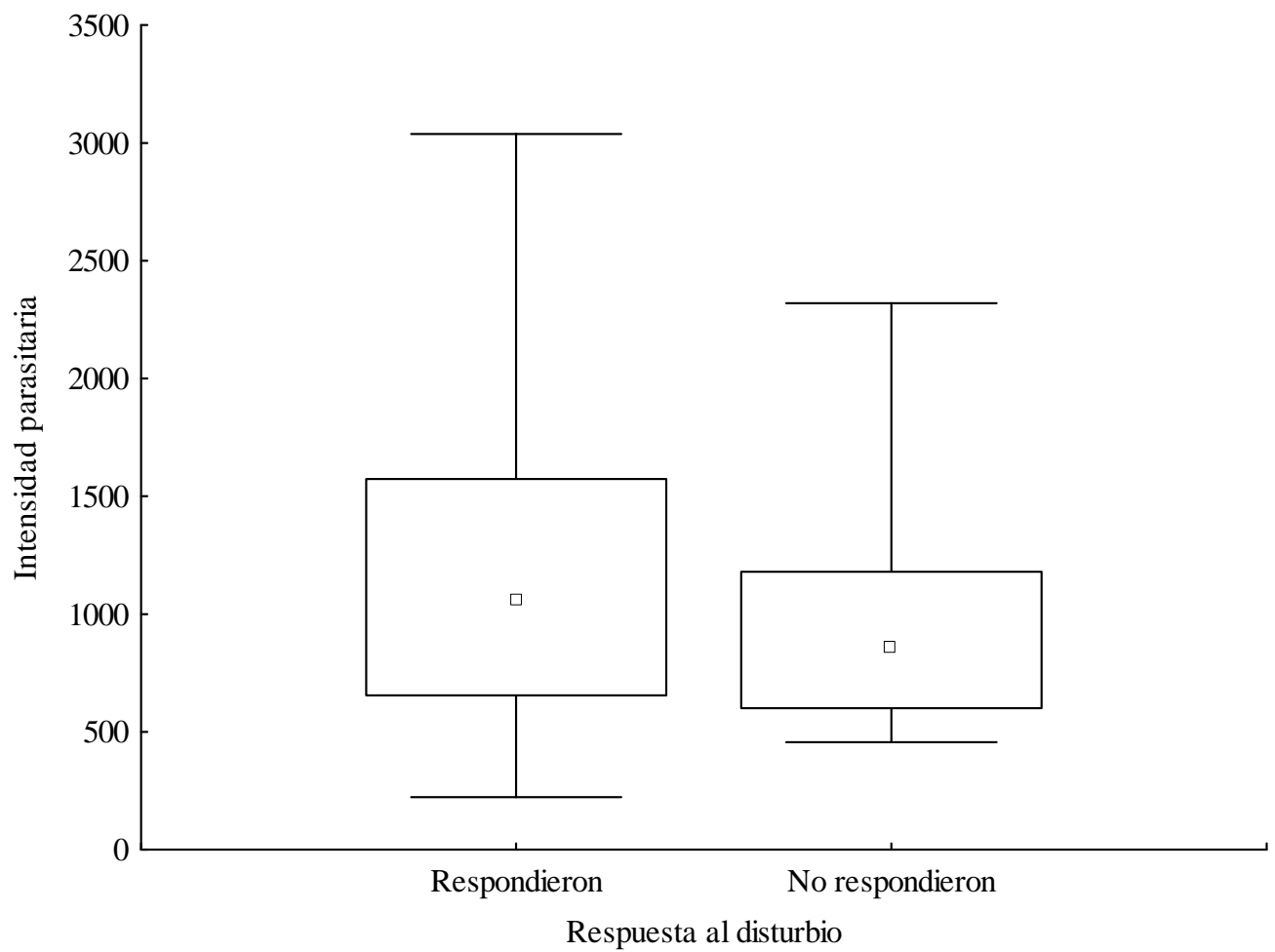


Figura IV.5: Intensidad parasitaria de las almejas que respondieron y las que no al disturbio similar al de los ostreros alimentándose. El punto medio muestra la mediana, los límites de las cajas muestran los percentiles de 25 y 75 % y las barras indican los valores máximo y mínimo.

## Discusión general

Históricamente se ha considerado que los procesos ecológicos y evolutivos ocupan escalas temporales bien diferentes, sin embargo en las últimas décadas varios estudios han demostrado que la escala temporal de dichos procesos frecuentemente se superpone para muchas de las preguntas planteadas por los ecólogos ya sea en relación a la fisiología de los individuos, la ecología de poblaciones o incluso de todo un ecosistema (Thompson 1998, DeWitt y Langerhans 2003, McGill et al. 2006). Por ejemplo, se ha demostrado que las interacciones entre especies coevolucionan a escala de decenas de años (Thompson 1998, Van der Putten et al. 2001) siendo una de las principales fuentes de adaptación y variación de las especies (Rico-Gray 2001). Asimismo, algunos rasgos de historia de vida son muy sensibles a los cambios en el ambiente, tanto físico (variables abióticas) como biológico (interacciones entre especies; ver Stearns 1992), y la respuesta a estos cambios en el corto plazo constituye objeto de estudio en el campo de la ecología. La expresión diferencial de estos rasgos funcionales generará diferencias fenotípicas entre individuos de una misma población o entre poblaciones, las cuales derivarán en un mejor o peor desempeño de los individuos, ya que son las variaciones fenotípicas las que están sujetas a selección natural (Stearns 1992, Pelletier et al. 2007). Es por ello que el estudio de la respuesta de los organismos ante las variaciones ambientales, ya sea en el tiempo como en el espacio, constituye un primer paso para entender el desarrollo de las especies en su entorno natural.

En particular, la importancia de las variaciones en las propiedades abióticas del ambiente determinando cambios en la expresión de los rasgos de historia de vida ha sido ampliamente demostrada (Por ej. Sellers y Stanley 1984, Gosling 2003). Estas variaciones pueden ser a largo plazo o en períodos cortos de tiempo, como ocurre por ejemplo en los estuarios donde las fluctuaciones se dan en cuestión de horas debido a la influencia de la marea o las condiciones climáticas (Molles 2002). Los organismos

típicos de los estuarios como *Tagelus plebeius* soportan dichas variaciones, sin embargo en el Capítulo I se ha encontrado que, tanto a escala local como regional, las condiciones extremas de salinidad están asociadas a un menor crecimiento valvar e índice de condición (IC). Esto concuerda con trabajos anteriores que han señalado a la salinidad como un factor abiótico clave (Kinne 1966) que afecta tanto las características fisiológicas (Por ej. Chaparro et al. 2008) como de comportamiento (Por ej. Nakamura et al. 2005) de los bivalvos. Además esto puede ser relevante a largo plazo si se tiene en cuenta que los cambios en el nivel del mar están siendo más rápidos en las últimas décadas y que esto tiene impactos directos sobre los ecosistemas cercanos a la costa (Nicholls y Cazenave 2010). Una de las consecuencias más relevantes es el aumento de la salinidad en el interior de los estuarios (Day and Templet 1989, Reid and Trexler 1992) lo cual puede resultar en cambios en la zonación salina (Beukema 2002, Hunt and Doering 2005) con potenciales efectos negativos en la ecología de estos sistemas.

Por otra parte, además de las variaciones por causas abióticas, las características físicas del hábitat pueden también ser modificadas por la presencia de otros organismos, como ocurre en el caso de los ingenieros de ecosistemas (Jones et al. 1994). Por ello los efectos de estas interacciones entre especies también se verán reflejados en cambios en los rasgos de historia de vida (Hastings et al. 2007). En este sentido, los resultados del Capítulo II aportan evidencia de esos efectos ya que *T. plebeius* presentó valvas con diferente morfología, es decir más alargadas, y con mayor crecimiento valvar en áreas intermareales no vegetadas que en áreas ocupadas por *Spartina alterniflora*, donde el sedimento es menos cohesivo. Paralelamente, es probable que estas mismas diferencias en el sedimento generen una menor densidad de almejas en la marisma (Capítulo II) ya que el sedimento menos cohesivo resulta desfavorable para el reclutamiento, como se ha

visto en otros bivalvos (Por ej. *Mya arenaria*, Emerson y Grant 1991). En este punto entonces habría otro rasgo de historia de vida, es decir el reclutamiento, que estaría modificado por los efectos de la ingeniería ecosistémica; y en última instancia esto tendrá un impacto sobre el crecimiento poblacional (Pelletier et al. 2007) y por ende la producción secundaria del hábitat.

A diferencia de los efectos de la salinidad, los efectos de la ingeniería ecosistémica mostraron un patrón inverso entre el crecimiento valvar y el IC (Capítulo II). El tejido somático tiene una gran importancia funcional para los bivalvos en general y en particular para *Tagelus plebeius* dado que no tiene gónadas definidas sino que las gametas se desarrollan en distintas partes del cuerpo (Cledón et al. 2004). Por lo tanto un mayor IC de las almejas podría ser interpretado como una mejor eficacia biológica (Por ej. Bologna y Heck 1999). Entonces hasta aquí, como es de esperarse para una especie típica de estuarios, se encontraron condiciones abióticas más favorables en los sitios de salinidad intermedia que en los de salinidad extrema, tanto cercana a dulceacuícola como marina. No obstante, al menos en el estuario de salinidad más alta (Bahía Blanca, Capítulo II), la presencia de un ingeniero de ecosistemas como *S. alterniflora* en el intermareal contrarrestaría de alguna manera el efecto de la salinidad ya que dentro de la marisma el IC de las almejas es mayor. Las plantas de marisma constituyen ejemplos bien conocidos de ingeniería ecosistémica (Por ej. Bouma et al. 2007) y *S. alterniflora* es uno de los casos típicos (Por ej. Leonard y Luther 1995, Neira et al. 2005, Bouma et al. 2007, Yang et al. 2008). Sin embargo, el aporte principal de estos resultados en conjunto radica en que, más allá del origen de las variaciones ambientales, éstas llevan a la aparición de distintos fenotipos relacionados directamente con un determinado contexto ambiental.

Por su parte la interacción con un organismo móvil como el cangrejo *Cyrtograpsus angulatus* no mostró efectos sobre el crecimiento valvar ni sobre el índice de condición de las almejas, salvo una ligera disminución del incremento en alto para las almejas de tallas menores. No obstante, pudo verse un efecto positivo de la disponibilidad de alimento sobre la tasa de filtrado de las almejas (Capítulo III), aunque este resultado corresponde a un experimento controlado en recipientes cerrados y por ende es difícil de extrapolar a la laguna como un todo. Sin embargo, nos demuestra la potencialidad de un organismo móvil, consumidor bentónico, de afectar la disponibilidad de recursos que pueden ser eventualmente aprovechados por un organismo sésil filtrador. En muchos casos se ha visto y, por ende se ha intentado generalizar, que este tipo de interacción tiene efectos negativos (Por ej. Wilson 1991) no solo sobre la actividad de filtrado sino también sobre el crecimiento y la supervivencia del organismo sésil (Por ej. Murphy 1985, Ellis et al. 2002). Sin embargo, otros autores reconocen que el resultado final dependerá tanto de las características físicas del hábitat como de las características poblacionales de las especies implicadas (Posey 1987, Snelgrove y Butman 1994). En este sentido, la falta de efecto sobre el crecimiento así como la respuesta positiva de la actividad de filtrado de *Tagelus plebeius* (Capítulo III) aporta evidencia a favor de esto último. En contraposición con los rasgos de historia de vida clásicos, se considera que los aspectos fisiológicos, como la tasa de filtrado, contribuyen a la eficacia biológica solo indirectamente. Sin embargo, se sabe que la capacidad de filtrado está adaptada evolutivamente a la concentración de alimento que prevalece en la naturaleza de manera de maximizar el uso de los recursos (Jørgensen 1996). Esto permite a los bivalvos explotar casi completamente su potencial de crecimiento y/o reproducción (Jørgensen 1996) con lo cual la relación con la eficacia biológica sería bastante directa. Por lo tanto, los resultados del Capítulo III suman evidencia de cómo una interacción entre

especies, que como tal modifica el ambiente biótico, tiene la potencialidad de modificar la expresión de un rasgo de historia de vida.

En el mismo sentido, los aspectos de comportamiento han sido poco tenidos en cuenta por la biología evolutiva, aunque algunos rasgos de comportamiento como la agresividad o la reacción frente a depredadores han mostrado tener efectos directos sobre la eficacia biológica (Réale et al. 2007). En el caso de los organismos infaunales la reacción frente a los depredadores tiene que ver con el comportamiento de enterramiento (Zwarts y Wanink 1989) el cual puede estar afectado, entre otras cosas, por interacciones entre especies como por ejemplo el parasitismo (Hulscher 1982, Mouritsen 2004). Sin embargo *Tagelus plebeius* no es afectada en este sentido, ya que ni su profundidad de enterramiento ni su velocidad de escape y tiempo de reacción mostraron un efecto del parasitismo (Capítulo IV). No obstante, se sabe que la mortalidad de las almejas sí está afectada por la intensidad parasitaria (Addino 2007) por lo que deben existir otros mecanismos, ya sean fisiológicos o de comportamiento relacionados con esta interacción, que resulten en la mayor depredación de almejas.

En conclusión, tomando como objeto de estudio a la almeja navaja *Tagelus plebeius*, esta tesis evalúa cómo tanto la variación ambiental abiótica (Capítulo I) como la generada de manera biótica afectan rasgos morfológicos (Capítulo II) o fisiológicos (Capítulo III) y cómo también una interacción directa entre especies podría afectar el comportamiento (Capítulo IV). Dado que es la variación fenotípica la que está expuesta a la selección natural, cuanto mayor sea esta variación entonces mayores serán las posibilidades de una especie de adaptarse a los cambios ambientales. El análisis cuantitativo de los rasgos funcionales, en este caso en relación a las interacciones abióticas y bióticas, permitiría inferir si por efecto de la selección natural se generan respuestas adaptativas en algún rasgo en particular. Sin embargo, estas diferencias

cuantitativas podrían ser explicadas también por diferencias genotípicas. Entonces, sería interesante a futuro incluir análisis genéticos para lograr una inferencia más precisa. No obstante, los resultados aquí encontrados pueden ser relevantes en el contexto actual de cambios ambientales a nivel global ya que se sabe que los estuarios pueden ser muy susceptibles a ellos (Rahmstorf 2007, Nicholls y Cazenave 2010) y que *T. plebeius* está restringida a estos ambientes. Por lo tanto, el hecho de que *T. plebeius* haya mostrado respuestas diferenciales para algunos rasgos funcionales en los diferentes contextos ambientales evaluados, implicaría una ventaja para la persistencia de esta especie ante posibles cambios a futuro.

## BIBLIOGRAFÍA CITADA

- Abrahão, J.R., Cardoso, R.S., Yokoyama, L.Q., Amaral, A.C.Z., 2010. Population biology and secondary production of the stout razor clam *Tagelus plebeius* (Bivalvia, Solecurtidae) on a sandflat in southeastern Brazil. *Zoologia* 27: 54-64.
- Adam, P., 1990. Saltmarsh ecology. Cambridge University Press, Great Britain
- Addino, M., 2007. Efecto del parasitismo por metacercarias de la familia Gymnophallidae (Digenea) sobre la profundidad de enterramiento de la almeja navaja *Tagelus plebeius* y sus consecuencias sobre la depredación por parte del ostrero *Haematopus palliatus*. Tesis de grado. Universidad Nacional de Mar del Plata. Argentina.
- Agnew, P., Koella, J., Michalakis, Y., 2000. Host life history responses to parasitism. *Microbes and infection* 2:891-896.
- Aguirre, M.L., Fucks, E., 2004. Moluscos y paleoambientes del cuaternario marino en el sur de Entre Ríos y litoral bonaerense. En Aceñolaza, F., Ed. Temas de la Biodiversidad del Litoral Fluvial Argentino. INSUGEO, Miscelanea 12: 55-70.
- Aguirre, M.L., Whatley, R.C., 1995. Late Quaternary marginal marine deposits and palaeoenvironments from northeastern Buenos Aires province, Argentina: a review. *Quaternary Science Reviews* 14: 223-254.
- Akaike, H., 1973. Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. In: Petrov, B.N. y Csaki, F., editors. Second International Symposium on Information Theory. Budapest: Akademiai Kiado, pp. 267-281.
- Almada-Villela, P.C., 1984. The effects of reduced salinity on the shell growth of small *Mytilus edulis*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 64: 171-182.

- Alvarez, M.F., 2013. Heterogeneidad espacial y fuerzas de interacción en tramas tróficas de ambientes estuariales costeros. Tesis para optar por el título de doctor. Universidad Nacional de Mar del Plata. Argentina.
- Azouzi, L., Bourget, E., Borcard, D., 2002. Spatial variation in the intertidal bivalve *Macoma balthica*: biotic variables in relation to density and abiotic factors. Marine Ecology Progress Series 234: 159-170.
- Bachmann, S., Martínez, M.M., 1999. Feeding tactics of the American Oystercatcher (*Haematopus palliatus*) on Mar Chiquita coastal lagoon, Argentina. Ornitología Neotropical 442: 81-84.
- Barnes, T., 2005. Caloosahatchee estuary conceptual ecological model. Wetlands 25: 884-897.
- Bartoli, P., 1978. Modification de la croissance et du comportement de *Venerupis aurea* parasité par *Gymnophallus fossarum*. P. Bartoli, 1965 (Trematoda, Digenea). Haliotis 7: 23-28.
- Bayne, B.L., Hawkins, A.J.S., Navarro, E., 1987. Feeding and digestion by the mussel *Mytilus edulis* L. (Bivalvia : Mollusca) in mixtures of silt and algal cells at low concentrations. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 111: 1-22.
- Bazterrica, M.C., Silliman, B., Hidalgo, F.J., Crain, C., Bertness, M., 2007. Limpet grazing on a physically stressful Patagonian rocky shore. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 353: 22-34.
- Berlow, E.L., 1997. From canalization to contingency: historic effects in a rocky intertidal successional rocky intertidal community. Ecological Monographs 67: 435-460.
- Bertness, M.D., Gaines, S.D., Hay, M.E., 2000. Marine community ecology. Sinauer Associates, Sunderland, MA, United States. 337 pp.

- Beukema, J., 2002. Expected changes in the benthic fauna of Wadden Sea tidal flats as a result of sea-level rise or bottom subsidence. *Journal of Sea Research* 47: 25-39.
- Bologna, P.A.X., Heck, K.L., 1999. Differential predation and growth rates of bay scallops within a seagrass habitat. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 239: 299-314.
- Bos, A., Bouma, T., de Kort, G., van Katwijk, M., 2007. Ecosystem engineering by annual intertidal seagrass beds: sediment accretion and modification. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 74: 344-348.
- Boschi, E.E., 2000. Species of decapod crustaceans and their distribution in the American marine biogeographic provinces. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero (Argentina)* 13: 1-136.
- Botto, F., Iribarne, O., 1999. Effect of the burrowing crab *Chasmagnathus granulata* (Dana) on the benthic community of a SW Atlantic coastal lagoon. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 241: 263-284.
- Botto, F., Iribarne, O., 2000. Contrasting effects of two burrowing crabs (*Chasmagnathus granulata* and *Uca uruguayensis*) on sediment composition and transport in estuarine environments. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 51: 141-151.
- Botto, F., Iribarne, O., Gutierrez, J., Bava, J., Gagliardini, A., Valiela, I., 2006. Ecological importance of passive deposition of organic matter into burrows of the SW Atlantic crab *Chasmagnathus granulatus*. *Marine Ecology Progress Series* 312: 201-210.
- Botto, F., Valiela, I., Iribarne, O., Martinetto, P., Alberti, J., 2005. Impact of burrowing crabs on C and N sources, control, and transformations in sediments and food webs of SW Atlantic estuaries. *Marine Ecology Progress Series* 293: 155-164.

- Boucher, D., James, S., Keeler, K.H., 1982. The ecology of mutualism. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 315-347.
- Boudreau, B.P., 1997. A one-dimensional model for bed-boundary layer particle exchange. *Journal of Marine Systems* 11: 279-303.
- Boudreau, B., Choi, J., Meysman, F., François-Carcaillet, F., 2001. Diffusion in a lattice-automaton model of bioturbation by small deposit feeders. *Journal of Marine Research* 59: 749-768.
- Bouma, T., Friedrichs, M., van Wesenbeeck, B.K., Temmerman, S., Graf, G., Herman, P., 2009. Density-dependent linkage of scale-dependent feedbacks: a flume study on the intertidal macrophyte *Spartina anglica*. *Oikos* 118: 260-268.
- Bouma, T., Vanduren, L., Temmerman, S., Claverie, T., Blancogarcia, A., Ysebaert, T., Herman, P., 2007. Spatial flow and sedimentation patterns within patches of epibenthic structures: combining field, flume and modelling experiments. *Continental Shelf Research* 27: 1020-1045.
- Breitburg, D.L., Loher, T., Pacey, C.A., Gerstein, A., 1997. Varying effects of low dissolved oxygen on trophic interactions in an estuarine food web. *Ecological Monographs* 67: 489-507.
- Brown, J. R., 1988. Multivariate analyses of the role of environmental factors in seasonal and site-related growth variation in the Pacific oyster *Crassostrea gigas*. *Marine Ecology Progress Series* 45: 225-236.
- Brusati, E.D., Grosholz E.D., 2007. Effect of native and invasive cordgrass on *Macoma petalum* density, growth and isotopic signatures. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 71: 517-522.
- 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.
- Bush, A.O., Lafferty, K.D., Lotz, J.M., Shostak, A.W., 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *Journal of Parasitology* 83: 575-583.
- Bush, A.O., Fernández, J.C., Esch, G.W., Seed, J.R., 2001. Parasitism: The diversity and ecology of animal parasites. Cambridge University Press, United Kingdom. 566 pp.
- Cadée, G.C., 2001. Sediment dynamics by bioturbating organisms. *Ecological Studies* 151:127-148.
- Calder, W., 1996, Size, function and life history. Dover Publications Inc., New York, USA.
- Cerrato, R., 2000. What fish biologists should know about bivalve shells. *Fisheries Research* 46: 39-49.
- Cerrato R.M., 1990. Interpretable statistical test for growth comparisons using parameters in the von Bertalanffy equation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47: 1416-1426.
- Chaparro, O.R., Montiel, Y.A., Segura, C.J., Cubillos, V.M., Thompson, R.J., Navarro, J.M., 2008. The effect of salinity on clearance rate in the suspension-feeding estuarine gastropod *Crepipatella dilatata* under natural and controlled conditions. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 76: 861-868.
- Ching, H., 1995. Evaluation of characters of the digenean family Gymnophallidae Morozov, 1955. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 52: 78-83.

- Clausen, I., Riisgård, H., 1996. Growth, filtration and respiration in the mussel *Mytilus edulis*: no evidence for physiological regulation of the filter-pump to nutritional needs. *Marine Ecology Progress Series* 141: 37-45.
- Cledón, M., Peralta Brichtova, A.C., Gutiérrez, J.L., Penchaszadeh, P.E., 2004. Reproductive cycle of the stout razor clam, *Tagelus plebeius* (Lightfoot, 1786), in the Mar Chiquita coastal lagoon, Argentina. *Journal of Shellfish Research* 23: 443-446.
- Cohen, R.R.H., Dresler, P.V., Phillips, E.J.P., Cory, R.L., 1984. The effect of the Asiatic clam, *Corbicula fluminea*, on phytoplankton of the Potomac River, Maryland. *Limnology and Oceanography* 29: 170-180.
- Connell, J.H., 1961. Effects of competition, predation by *Thais lapillus*, and other factors on natural populations of the barnacle *Balanus balanoides*. *Ecological Monographs* 31: 61-104.
- Cranford, P.J., Emerson, C.W., Hargrave, B.T., Milligan, T.G., 1998. In situ feeding and absorption responses of sea scallops *Placopecten magellanicus* (Gmelin) to storm-induced changes in the quantity and composition of the seston. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 219: 45-70.
- Cuadrado, D.G., Gómez, E.A., Ginsberg, S.S., 2003. Large transverse bedforms in a mesotidal estuary. *Revista de la Asociación Argentina de Sedimentología* 10: 163-172.
- da Cunha Lana, P., Guiss, C., 1991. Influence of *Spartina alterniflora* on structure and temporal variability of macrobenthic associations in a tidal flat of Paranaguá Bay (southeastern Brazil). *Marine Ecology Progress Series* 73: 231-244.
- Dame, R.F., 1996. *Ecology of marine bivalves: An ecosystem approach*. CRC Press. Boca Raton, FL, USA.

- Davis, R., 1993. The role of bioturbation in sediment resuspension and its interaction with physical shearing. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 171: 187-200.
- Day J., Templet, P.H., 1989. Consequences of sea level rise: Implications from the Mississippi delta. *Coastal Management* 17: 241-257.
- De Jonge, V.N., Van Beuselom, J.E.E., 2003. Contribution of resuspended microphytobenthos to total phytoplankton in the EMS estuary and its possible role for grazers. *Netherlands Journal of Sea Research* 30: 91-105.
- Demers, E., Brandt, S.B., Barry, K.L., Jech, J.M., 2000. Spatially explicit models of growth rate potential: linking estuarine fish production to the biological and physical environment. En: Hobbie, J.E. (ed.), *Estuarine Science: a synthetic approach to research and practice*. Island Press, USA.
- DeWitt, T.J., Langerhans, R.B., 2003. Multiple prey traits, multiple predators: keys to understanding complex community dynamics. *Journal of Sea Research* 49: 143-155.
- Eagar, R.M.C., 1978. Shape and function of the shell: A comparison of some living and fossil bivalve molluscs. *Biological Review* 53: 169-210.
- Edelaar, P., Drent, J., de Goeij, P., 2003. A double test of the parasite manipulation hypothesis in a burrowing bivalve. *Oecologia* 134: 66-71.
- Elías, R., 1985. Macrobentos del estuario de la Bahía Blanca (Argentina) I. Mesolitoral *Spheniscus* 1: 1-33.
- Ellis, J., Cummings, V., Hewitt, J., Thrush, S., Norkko, A., 2002. Determining effects of suspended sediment on condition of a suspension feeding bivalve (*Atrina zelandica*): results of a survey, a laboratory experiment and a field transplant experiment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 267: 147-174.

- Emerson, C.W., Grant, J., 1991. The control of soft-shell clam (*Mya arenaria*) recruitment on intertidal sandflats by bedload sediment transport. *Limnology and Oceanography* 36: 1288-1300.
- Fabricius, K., Yahel, G., Genin, A., 1998. In situ depletion of phytoplankton by an azooxanthellate soft coral. *Limnology and Oceanography* 43: 354-356.
- Fanjul, E., Bazterrica, M.C., Escapa, M., Grela, M.A., Iribarne, O., 2011. Impact of crab bioturbation on benthic flux and nitrogen dynamics of Southwest Atlantic intertidal marshes and mudflats. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 92: 629-638.
- Fasano, J.L., Hernández, M.A., Isla, F.I., Schnack, J.E., 1982. Aspectos ambientales y evolutivos de la laguna Mar Chiquita (provincia de Buenos Aires, Argentina). *Oceanologica Acta* (special publication): 285-292.
- Fiori, S.M., Morsán, E.M., 2004. Age and individual growth of *Mesodesma mactroides* (Bivalvia) in the southernmost range of its distribution. *Journal of Marine Science* 61: 1253-1259.
- Flatt, T., Heyland, A., 2011. Mechanisms of life history evolution. The genetics and physiology of life history traits and trade-offs. Oxford University Press, New York, USA.
- Forster, S., Zettler, M., 2004. The capacity of the filter-feeding bivalve *Mya arenaria* L. to affect water transport in sandy beds. *Marine Biology* 144: 1183-1189.
- François, F., Gerino, M., Stora, G., Durbec, J., Poggiale, J., 2002. Functional approach to sediment reworking by gallery-forming macrobenthic organisms: modeling and application with the polychaete *Nereis diversicolor*. *Marine Ecology Progress Series* 229: 127-136.

- François, F., Poggiale, J., Durbec, J., Stora, G., 1997. A new approach for the modelling of sediment reworking induced by a macrobenthic community. *Acta Biotheoretica* 45: 295-319.
- Franklin AB, Shenk TM, Anderson DR, Burnham KP. 2001. Statistical model selection: an alternative to null hypothesis testing. In: Shenk, T.M.y Franklin, A.B., editors. *Modeling in natural resource management: Development, interpretation and application*. Washington, DC: Island Press, pp. 75-90.
- Gardner, J.P.A., Thompson, R.J., 2001. The effects of coastal and estuarine conditions on the physiology and survivorship of the mussels *Mytilus edulis*, *M. trossulus* and their hybrids. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 265: 119-140.
- Gerbersdorf, S.U., Jancke, T., Westrich, B., 2005. Physico-chemical and biological sediment properties determining erosion resistance of contaminated riverine sediments - Temporal and vertical pattern at the Lauffen reservoir/River Neckar, Germany. *Limnologica* 35: 132-144.
- Gerino, M., Stora, G., François-Carcaillet, F., Gilbert, F., Poggiale, J.C., Mermillod-Blondin, F., Desrosiers, G., Vervier, P., 2003. Macro-invertebrate functional groups in freshwater and marine sediments: a common mechanistic classification. *Vie et Millieu-Life and Environment* 53: 221–231.
- Gompertz, B., 1825. On the nature of the function expressive of the law of human mortality and on a new mode of determining the value of life contingencies. *Philosophical Transactions or the Royal Society London* 115: 515-585.
- Gosling E., 2003. *Bivalve Molluscs. Biology, ecology and culture*. Blackwell Publishing Ltd., Oxford, UK.
- Grabowsky, R.C., Droppo, I.G., Wharton, G., 2011. Erodibility of cohesive sediment: the importance of sediment properties. *Earth Science Reviews* 105: 101-120.

- Graf, G., Rosenberg R., 1997. Bioresuspension and biodeposition: a review. *Journal of Marine Systems* 11: 269-278.
- Grime, J.P., 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* 111: 1169-1194.
- Grizzle, R.E., Morin, P.J., 1989. Effect of tidal currents, seston, and bottom sediments on growth of *Mercenaria mercenaria*: results of a field experiment. *Marine Biology* 102: 85-93.
- Grizzle, R.E., Greene, J.K., Coen, L.D., 2008. Seston removal by natural and constructed intertidal eastern oyster (*Crassostrea virginica*) reefs: A comparison with previous laboratory studies, and the value of in situ methods. *Estuaries and Coasts* 31: 1208-1220.
- Gutiérrez, J., Iribarne, O.O., 1998. The occurrence of juveniles of the grapsid crab *Chasmagnathus granulata* in siphon holes of the stout razor clam *Tagelus plebeius*. *Journal of Shellfish Research* 17: 925-929.
- Gutiérrez, J., Iribarne, O.O., 1999. Role of Holocene beds of the stout razor clam *Tagelus plebeius* in structuring present benthic communities. *Marine Ecology Progress Series* 185: 213-228.
- Gutiérrez, J., Iribarne, O.O., 2004. Conditional responses of organisms to habitat structure: an example from intertidal mudflats. *Oecologia* 139: 572-582.
- Gutiérrez, J., Jones, C., Strayer, D., Iribarne, O., 2003. Mollusks as ecosystem engineers: the role of shell production in aquatic habitats. *Oikos* 101: 79-90.
- Gutiérrez, J., Palomo, M.G., Iribarne, O.O., 2004. Environmental heterogeneity and species responses to fishing disturbance: are the effects of clam harvesting spatially consistent?. *Fisheries Research* 67: 55-70.

- Hastings, A., Byers, J.E., Crooks, J.A., Cuddington, K., Jones, C.G., Lambrinos, J.G., Talley, T.S., Wilson, W.G., 2007. Ecosystem engineering in space and time. *Ecology Letters* 10: 153-164.
- Hawkins, A.J., Smith, R.F., Bayne, B.L., Héral, M., 1996. Novel observations underlying the fast growth of suspension-feeding shellfish in turbid environments: *Mytilus edulis*. *Marine Ecology Progress Series* 131: 179-190.
- Hawkins, A.J.S., Bayne, B.L., 1992. Physiological interrelations and the regulation of production. En Gosling, E., Ed. *The mussel Mytilus: Ecology, Physiology, Genetics and Culture*, Elsevier, Amsterdam, Holanda.
- Herman, P., Middelburg, J., Van de Koppel, J., Heip, C., 1999. Ecology of estuarine macrobenthos. *Advances in Ecological Research* 29: 195-240.
- Hindell, J., Jenkins, G., Keough, M., 2000. Evaluating the impact of predation by fish on the assemblage structure of fishes associated with seagrass (*Heterozostera tasmanica*) (Martens ex Ascherson) den Hartog, and unvegetated sand habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 255: 153-174.
- Holland, A.F., Dean, J.M., 1977. The biology of the stout razor clam *Tagelus plebeius*: I. Animal-sediment relationships, feeding mechanism, and community biology. *Chesapeake Science* 18: 58-66.
- Hulscher, J.B., 1973. Burying-depth and trematode infection in *Macoma balthica*. *Netherlands Journal of Sea Research* 6: 141-156.
- Hulscher, J.B., 1982. The oystercatcher *Haematopus ostralegus* as a predator of the bivalve *Macoma balthica* in the Dutch Wadden Sea. *Ardea* 70: 89-152.
- Hunt, M. J., P. H. Doering, 2005. Significance of considering multiple environmental variables when using habitat as an indicator of estuarine condition. pp 211-227. In S. A. Bortone (ed.) *Estuarine Indicators*. CRC Press, Boca Raton, FL, USA.

- Iribarne, O., Martinetto, P., Schwindt, E., Botto, F., Bortolus, A., García Borboroglu, P., 2003. Evidences of habitat displacement between two common soft-bottom SW Atlantic intertidal crabs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 296: 167-182.
- Iribarne, O., Valero, J., Martinez, M.M., Lucifora, L., Bachmann, S., 1998. Shorebird predation may explain the origin of Holocene beds of stout razor clams in life position. *Marine Ecology Progress Series* 167: 301-306.
- Iribarne, O., 2001. Reserva de biósfera Mar Chiquita: Características físicas, biológicas y ecológicas. Editorial Martín. Mar del Plata, Argentina, 320 pp.
- Irandi, E.A., Peterson, C.H., 1991. Modification of animal habitat by large plants: mechanisms by which seagrasses influence clam growth. *Oecología* 87: 307-318.
- Isacch, J.P., Costa, C.S.B., Rodriguez-Gallego, L., Conde, D., Escapa, M., Gagliardini, D.A., Iribarne, O.O., 2006. Distribution of saltmarsh plant communities associated with environmental factors along a latitudinal gradient on the south-west Atlantic coast. *Journal of Biogeography* 5: 888-900.
- Isla F.I., 1997. Seasonal behavior of Mar Chiquita tidal inlet in relation to adjacent beaches, Argentina. *Journal of Coastal Research* 13: 1221-1232.
- Isla, F.I., Gaido, E.S., 2001. Evolución geológica de la laguna Mar Chiquita. En: Iribarne O., Ed. Reserva de biósfera Mar Chiquita: Características físicas, biológicas y ecológicas. Editorial Martín. Mar del Plata, Argentina.
- Isla, F.I., Rivero D'Andrea, I., 1993. Procesos retrotafonomicos en secuencias de aguas someras. *Pesquisas* 20: 90-95.
- Janousek, C.N., 2009. Taxonomic composition and diversity of microphytobenthos in southern California marine wetland habitats. *Wetlands* 29: 163-175.

- Jaramillo, E., Bertran, C., Bravo, A., 1992. Mussel biodeposition in an estuary in southern Chile. *Marine Ecology Progress Series* 82: 85-94.
- Johnson, P.T.J., Stanton, D.E., Preu, E.R., Forshay, K.J., Carpenter, S.R., 2006. Dining on disease: How interactions between infection and environment affect predation risk. *Ecology* 87: 1973-1980.
- Jones, C.G., Lawton, J.H., Shachak, M., 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69: 373-386.
- 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.
- Jones, C.G., Lawton, J.H., Shachak, M., 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology* 78: 1946-1957.
- Jones D.S., Quitmyer I.R., Arnold W.S., Marelli D.C., 1990. Annual shell banding, age, and growth rate of hard clams (*Mercenaria spp.*) from Florida. *Journal of Shellfish Research* 9: 215-225.
- Jordan, T.E., Correl, D.L., Miklas, J., Weller, D.E., 1991. Nutrients and chlorophyll at the interface of a watershed and an estuary. *Limnology and Oceanography* 36: 251-267.
- Jørgensen, C., 1996. Bivalve filter feeding revisited. *Marine Ecology Progress Series* 142: 287-302.
- Kanaya, G., Kikuchi, E., 2008. Spatial changes in a macrozoobenthic community along environmental gradients in a shallow brackish lagoon facing Sendai Bay, Japan. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 78: 674-684.
- Kinne, O., 1966. Physiological aspects of animal life in estuaries with special reference to salinity. *Netherlands Journal of Sea Research* 3: 222-244.

- Klein, R., Lohmann, K.C., Thayer, C.W., 1996. Sr/Ca and  $C^{13}/C^{12}$  ratios in skeletal calcite of *Mytilus trossulus*: Covariation with metabolic rate, salinity, and carbon isotopic composition of seawater. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 60: 4207-4221.
- Lauckner, G., 1983. Diseases of Mollusca: Bivalvia. En: Kinne, O., Eds., Diseases of Marine Animals, Vol 2: Introduction, Bivalvia to Scaphopoda, Biologische Anstalt Helgoland, Hamburg, Germany.
- Leal, J.H., 2002. Bivalvia. En: Carpenter, K.E., Ed. The living marine resources of the Western Central Atlantic. I: Introduction, Mollusks, Crustaceans, Hagfishes, Sharks, Batoid Fishes and Chimaeras. FAO Identification Guide for Fishery Purposes. FAO, Roma, Italia.
- Leguerrier D, Niquil N, Boileau N, Rzeznik, J., Suriau, P., Moine, O., Bacher, C., 2003. Numerical analysis of the food web of an intertidal mudflat ecosystem on the Atlantic coast of France. *Marine Ecology Progress Series* 246:17-37.
- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J., Hoopes, M., Holt, R.D., Shurin, J.B., Law, D.T, Loreau, M., Gonzalez, A., 2004. The metacommunity concept: a framework for multi- scale community ecology. *Ecology Letters* 7: 601-613.
- Lenihan, H., Peterson, C., Allen, J., 1996. Does flow speed also have a direct effect on growth of active suspension-feeders: An experimental test on oysters. *Limnology and Oceanography* 41: 1359-1366.
- Leonard, L.A., Luther M., 1995. Flow hydrodynamics in tidal marsh canopies. *Limnology and Oceanography* 40: 1474-1484.

- Leonard, L.A., Croft, A.L., 2006. The effect of standing biomass on flow velocity and turbulence in *Spartina alterniflora* canopies. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 69: 325-336.
- Libersat, F., Moore, J., 2000. The parasite *Moniliformis moniliformis* alters the escape response of its cockroach host *Periplaneta americana*. *Journal of Insect Behavior* 13: 103-110.
- Little, C., 2000. *The biology of soft shores and estuaries*. Oxford University Press, USA.
- Lomovasky, B.J., Baldoni, A., Ribeiro, P., Alvarez, G., Lasta, M., Campodónico, S., Iribarne, O., 2011. Exploring the causes of differences in growth ratio of the Patagonian scallop *Zygochlamys patagonica* along its commercial bed distribution in the SW Atlantic. *Journal of Sea Research* 66: 162-171.
- Lomovasky, B.B., Gutiérrez, J.L., Iribarne, O., 2005. Identifying repaired shell damage and abnormal calcification in the stout razor clam *Tagelus plebeius* as a tool to investigate its ecological interactions. *Journal of Sea Research* 54: 163-175.
- Lomovasky, B.J., Mendez Casariego, A., Brey, T., Iribarne, O., 2006. The effect of the SW Atlantic burrowing crab *Chasmagnathus granulatus* on the intertidal razor clam *Tagelus plebeius*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 337: 19-29.
- Mann, K.H., 2000. *Ecology of coastal waters. With implications for management*. Blackwell Science, USA.
- Mariano-Jelicich, F., Botto, F., Martinetto, P., Iribarne, O., Favero, M., 2008. Trophic segregation between sexes in the Black Skimmer revealed through the analysis of stable isotopes. *Marine Biology* 155: 443–450.

- Marsden, I., 2004. Effects of reduced salinity and seston availability on growth of the New Zealand little-neck clam *Austrovenus stutchburyi*. *Marine Ecology Progress Series* 266: 157-171.
- Martinetto, P., Iribarne, O., Palomo, G., 2005. Effect of fish predation on intertidal benthic fauna is modified by crab bioturbation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 318: 71–84.
- Martinetto, P., Palomo, G., Bruschetti, M., Iribarne, O., 2011. Similar effects on sediment structure and infaunal community of two competitive intertidal soft-bottom burrowing crab species. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 91: 1-9.
- Martinetto, P., Ribeiro, P., Iribarne, O., 2007. Changes in distribution and abundance of juvenile fishes in intertidal soft sediment areas dominated by the burrowing crab *Chasmagnathus granulatus*. *Marine and Freshwater Research* 58: 194-203.
- Martínez, S., Del Río, C., 2005. Las ingresiones marinas del Neógeno en el sur de Entre Ríos (Argentina) y Litoral Oeste de Uruguay y su contenido malacológico. *Miscelánea* 14: 13-26.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E., Westoby, M., 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 178-185.
- McPeck, M.A., Peckarsky, B.L., 1998. Life history and the strengths of species interactions: combining mortality, growth and fecundity effects. *Ecology* 79:867-879.
- Menafrá, R., Rodríguez-Gallego, L., Scarabino, F., Conde, D., 2006. Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya. *Vida Silvestre Uruguay*, Montevideo.

- Mermillod-Blondin, F., Rosenberg, R., 2006. Ecosystem engineering: the impact of bioturbation on biogeochemical processes in marine and freshwater benthic habitats. *Aquatic Sciences* 68: 434-442.
- Michaud, E., Desrosiers, G., Mermillod-Blondin, F., Sundby, B., Stora, G., 2006. The functional group approach to bioturbation: II. The effects of the *Macoma balthica* community on fluxes of nutrients and dissolved organic carbon across the sediment–water interface. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 337: 178-189.
- Molles, M.C., 2002. Ecology. Concepts and applications. McGraw-Hill Companies Inc., New York, USA.
- Moore, J., 1995. The behavior of parasitized animals. *Bioscience* 45: 89-96.
- Moore, J., 2002. Parasites and the behaviour of animals. Oxford University Press, UK.
- Morgan, R.P.C., 2005. Soil erosion and conservation. Blackwell, Oxford, UK.
- Mouritsen, K.N., 1997. Crawling behaviour in the bivalve *Macoma balthica*: the parasite-manipulation hypothesis revisited. *Oikos* 79: 513-520.
- Mouritsen, K.N., 2004. Intertidal facilitation and indirect effects: causes and consequences of crawling in the New Zealand cockle. *Marine Ecology Progress Series* 271: 207–220.
- Murphy, R.C., 1985. Factors affecting the distribution of the introduced bivalve, *Mercenaria mercenaria*, in a California lagoon- The importance of bioturbation. *Journal of Marine Research* 43: 673-692.
- Murray, J.M., Meadows, A., Meadows, P.S., 2002. Biogeomorphological implications of microscale interactions between sediment geotechnics and marine benthos: a review. *Geomorphology* 47: 15-30.
- Nakamura, Y., Hashizume, K., Koyama, K., Tamaki, A., 2005. Effects of salinity on sand burrowing activity, feeding and growth of the clams *Macoma veneriformis*,

- Ruditapes philippinarum* and *Meretrix lusoria*. Journal of Shellfish Research 24: 1053-1059.
- Nakaoka, M., 1992. Spatial and seasonal variation in growth rate and secondary production of *Yoldia notabilis* in Otsuchi Bay, Japan, with reference to the influence of food supply from the water column. Marine Ecology Progress Series 88: 215-223.
- Nakaoka, M., 2000. Nonlethal effects of predators on prey populations: predator-mediated change in bivalve growth. Ecology 81: 1031-1045.
- Navarro, J.M., 1988. The effects of salinity on the physiological ecology of *Choromytilus chorus* (Molina, 1782) (Bivalvia: Mytilidae). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 122: 19-33.
- Neira, C., Levin, L., Grosholz, E., 2005. Benthic macrofaunal communities of three sites in San Francisco Bay invaded by hybrid *Spartina*, with comparison to uninvaded habitats. Marine Ecology Progress Series 292: 111-126.
- Newell, C.R., 1991. The soft shell clam *Mya arenaria* (Linnaeus) in North America. En: Menzel W., Ed. Estuarine and marine mollusk culture. CRC Press, Boca Raton, FL, USA.
- Newell, R., 2004. Ecosystem influences of natural and cultivated populations of suspension-feeding bivalve molluscs: a review. Journal of Shellfish Research.23: 51-61.
- Newell, C.R., Hidu, H., 1982. The effects of sediment type on growth rate and shell allometry in the soft shelled clam *Mya arenaria* L. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 65: 285–295.
- Newell, C.R., Wildish, D.J., MacDonald, B.A., 2001. The effects of velocity and seston concentration on the exhalant siphon area, valve gape and filtration rate of the

- mussel *Mytilus edulis*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 262: 91-111.
- Nicholls, R.J., Cazenave, A., 2010. Sea-level rise and its impact on coastal zones. *Science* 328: 1517-1520.
- 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: 125-138.
- Norkko J, Thrush, S.F., Wells, R.M., 2006. Indicators of short-term growth in bivalves : Detecting environmental change across ecological scales. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 337:38 - 48.
- Nowell, A.R.M., Jumars, P.A., 1984. Flow environments of aquatic benthos. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 303-328.
- Page, H.M., Lastra, M., 2003. Diet of intertidal bivalves in the Ria de Arosa (NW Spain): evidence from stable C and N isotope analysis. *Marine Biology* 143: 519-532.
- Paine, R.T., 1966. Food web complexity and species diversity. *The American Naturalist* 100:65-75.
- Palomo, G., Iribarne, O., 2000. Sediment bioturbation by polychaete feeding may promote sediment stability. *Bulletin of Marine Science* 67: 249-257.
- Pauly, D., 1979. Gill size and temperature as governing factors in fish growth: a generalization of von Bertalanffy's growth formula. *Berlin Institute Meereskunde* 63: 1-156.
- Pelletier, F., Clutton-Brock, T., Pemberton, J., Tuljapurkar, S., Coulson, T., 2007. The evolutionary demography of ecological change: Linking trait variation and population growth. *Science* 315: 1571-1574.

- Peralta, G., van Duren, L.A., Morris, E.P., Bouma, T.J., 2008. Consequences of shoot density and stiffness for ecosystem engineering by benthic macrophytes in flow dominated areas: a hydrodynamic flume study. *Marine Ecology Progress Series* 368: 103-115.
- Perillo, G.M.E., Piccolo, M.C., 1999. Geomorphologic and physical characteristics of the Bahía Blanca estuary, Argentina. In: Perillo, G.M.E., Piccolo, M.C., Pino Quivira, M., Eds., *Estuaries of South America: their geomorphology and dynamics*. Environmental Science Series. Springer, Berlín, Germany.
- Perillo, G.M.E., Piccolo, C.M., Palma, E.D., Pérez, D.E., Pierini, J.O., 2004. Oceanografía física, en: M.C. Piccolo y M. Hoffmeyer (Eds). *Ecosistema del estuario de Bahía Blanca*. Instituto Argentino de Oceanografía, Bahía Blanca, pp. 69–78.
- Perillo, G.M.E, Piccolo, M.C., Pino-Quivira M., 1999. *Estuaries of South America: their geomorphology and dynamics*. Berlin (Germany): Springer-Verlag.
- Petersen, J. K., Schou, O., Thor, P., 1997. In situ growth of the ascidian *Ciona intestinalis* (L.) and the blue mussel *Mytilus edulis* in an eelgrass meadow. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 218: 1-11.
- Peterson, C.H., Summerson, H.C., Duncan, P.B., 1984. The influence of seagrass cover on population structure and individual growth rate of a suspension-feeding bivalve, *Mercenaria mercenaria*. *Journal of Marine Research* 42: 123-138.
- Piccolo, M.C, Perillo, G.M.E., 1999. The Argentina estuaries: A review. En: Perillo, G.M.E., Piccolo, M.C. y Pino Quivira, M., Eds., *Estuaries of South America: their geomorphology and dynamics*. Environmental Science Series, Springer-Verlag, Berlín, Germany.

- Pillay, D., Branch, G., Forbes, A., 2007. The influence of bioturbation by the sandprawn *Callianassa kraussi* on feeding and survival of the bivalve *Eumarcia paupercula* and the gastropod *Nassarius kraussianus*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 344: 1-9.
- Posey, M., 1987. Influence of relative mobilities on the composition of benthic communities. *Marine Ecology Progress Series* 39: 99-104.
- Pouvreau, S., Bodoy, A., Buestel, D., 2000. In situ suspension feeding behaviour of the pearl oyster, *Pinctada margaritifera*: combined effects of body size and weather-related seston composition. *Aquaculture* 181: 91-113.
- Pratolongo, P.D., Perillo, G.M.E., Piccolo, M.C., 2010. Combined effects of waves and plants on a mud deposition event at a mudflat-saltmarsh edge in the Bahía Blanca estuary. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 87: 207-212.
- Pratolongo, P., Kirby, J., Plater, A., Brinson, M., 2009. Temperate coastal wetlands: morphology, sediment processes, and plant communities. En: Perillo, G.M.E., Wolanski, E., Cahoon, D.R., Brinson, M.M., Eds., *Coastal wetlands: an integrated ecosystem approach*. Elsevier, Amsterdam, Alemania.
- Rader, D.N., 1984. Salt-marsh benthic invertebrates: small-scale patterns of distribution and abundance. *Estuaries* 7: 413-420.
- Rahmstorf, S., 2007. A semi-empirical approach to projecting future sea-level rise. *Science* 315: 368-370.
- Réale, D., Reader, S.M., Sol, D., McDougall, P.T., Dingemanse, N.J., 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews* 82: 291-318.
- Rebelo, M.F., Amaral, M.C.R., Pfeiffer, W.C., 2005. Oyster condition index in *Crassostrea rhizophorae* (Guilding, 1828) from a heavy-metal polluted coastal lagoon. *Brazilian Journal of Biology* 65: 345-351.

- Reid, W.V., Trexler, M.C., 1992. Responding to potential impacts of climate change on United States coastal biodiversity. *Coastal Management* 20:117–142.
- Reise, K., 2002. Sediment mediated species interactions in coastal waters. *Journal of Sea Research* 48: 127-141.
- Reta, R., Martos, P., Perillo G.M.E., Piccolo, C., Ferrante, A., 2001. Características hidrográficas del estuario de la laguna Mar Chiquita. En: Iribarne O., Ed. Reserva de biósfera Mar Chiquita: Características físicas, biológicas y ecológicas. Editorial Martín. Mar del Plata, Argentina.
- Rheault, R.B., Rice, M.A., 1996. Food-limited growth and condition index in the eastern oyster, *Crassostrea virginica* (Gmelin 1791), and the bay scallop, *Argopecten irradians irradians* (Lamarck 1819). *Journal of Shellfish Research* 15: 271–283.
- Richardson, H., 1985. Availability of buried littleneck clams (*Venerupis japonica*) to Northwestern Crow (*Corvus caurinus*). *Journal of Animal Ecology* 54: 443-457.
- Richardson, C.A., 2001. Molluscs as archives of environmental change. *Oceanography and Marine Biology* 39: 103-164.
- Ricker, WE., 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada* 191: 1-382.
- Rico-Gray, V., 2001. Interspecific interactions. *Encyclopedia of life science*, Macmillan Publishers Ltd., Nature Publishing Group.
- Riisgård, H., 2001. On measurement of filtration rate in bivalves- the stony road to reliable data: review and interpretation. *Marine Ecology Progress Series* 211: 275-291.
- Ringwood, A.H., Keppler, C.J., 2002. Water quality variation and clam growth: Is pH really a non-issue in estuaries? *Estuaries* 25: 901-907.

- Roff, D.A., 1992. The evolution of life histories. Theory and Analysis. Chapman & Hall, Inc., New York, USA.
- Rosenberg, R., 2001. Marine benthic faunal successional stages and related sedimentary activity. *Scientia Marina* 65: 107-119.
- Sande, D., Melo, T.A., Oliveira, G.S.A., Barreto, L., Talbot, T., Boehs, G., Andrioli, J.L., 2010. Prospecção de moluscos bivalves no estudo da poluição dos rios Cachoeira e Santana em Ilhéus , Bahia , Brasil. *Brazilian Journal of Veterinary Research and Animal Sciences* 47:190-196.
- Santos, J.J.B., Boehs, G., Ceuta, L.O., 2007. Ocorrência de *Nematopsis* sp. (Apicomplexa: Eugregarinida) no molusco *Tagelus plebeius* (Bivalvia: Psammobiidae) da região estuarina do Rio Cachoeira, Ilhéus (BA). *Anais do VIII Congresso de Ecologia do Brasil*.
- Saxby, S.A., 2002. A review of food availability, sea water characteristics and bivalve growth performance at coastal culture sites in temperate and warm temperate regions of the world. Fisheries Research Report, Nº 132, Department of Fisheries, Western Australia.
- Scarabino, V., 1977. Moluscos del Golfo San Matías (Provincia de Río Negro, República Argentina). Inventario y claves para su identificación. *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica de Uruguay* 4: 177-285.
- Schöne, B.R., Tanabe, K., Dettman, D.I., Sato, S., 2003. Environmental controls on shell growth rates and  $\delta^{18}\text{O}$  of the shallow-marine bivalve mollusk *Phacosoma japonicum* in Japan. *Marine Biology* 142: 473-485.
- Schwindt, E., Iribarne, O., 2000. Settlement sites, survival and effects on benthos on a SW Atlantic coastal lagoon of an introduced reef building polychaete. *Bulletin of Marine Science* 67: 73–82.

- Schwindt, E., Iribarne, O., Isla, F.I., 2004. Physical effects of an invading reef-building polychaete on an Argentinean estuarine environment. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 59: 109-120
- Sellers, M.A., Stanley, J.G., 1984. Species profiles: life histories and environmental requirements of coastal fishes and invertebrates (North Atlantic)- American oyster. U.S. Fish Wildlife Service. U.S. Army Corps of Engineers, TR EL-82-4.
- Seppälä, O., Karvonen, A., Valtonen, E.T., 2004. Parasite-induced change in host behaviour and susceptibility to predation in an eye fluke-fish interaction. *Animal Behaviour* 68: 257-263.
- Shriver, A.C., Carmichael, R.H., Valiela, I., 2002. Growth, condition, reproductive potential, and mortality of bay scallops, *Argopecten irradians*, in response to eutrophic-driven changes in food resources. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 279: 21-40.
- Smith, J.D., 1994. *Introduction to Animal Parasitology*. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- Snelgrove, P.V.R., Butman, C.A., 1994. Animal-sediment relationships revisited: cause versus effect. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 32: 111-177.
- Spivak, E., 1986. Estudio sobre la muda y el crecimiento de *Cyrtograpsus angulatus*. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Buenos Aires, Argentina.
- Spivak, E., 1997. The Crustacea Decapoda in the southwestern Atlantic (25–55°S): distribution and life cycles. *Investigaciones Marinas de Valparaiso* 25: 69-91.
- Spivak, E., Anger, K., Bas, C., Luppi, T., Ismael, D., 1996. Size structure, sex ratio and breeding season in two intertidal grapsid crab species from Mar Chiquita lagoon, Argentina. *Nerítica* 10: 7-26.

- Spivak, E., Anger, K., Luppi, T., Bas, C., Ismael, D., 1994. Distribution and habitat preferences of two grapsid crab species in Mar Chiquita Lagoon (Province of Buenos Aires, Argentina). *Helgolander Meeresuntersuchungen* 48: 59-78.
- Spivak, E., Politis, A., 1989. High incidence of limb autotomy in a crab population from a coastal lagoon in the province of Buenos Aires, Argentina. *Canadian Journal of Zoology* 67: 1976-1985.
- Stanley, S.M., 1970. Relation of shell form to life habits in the Bivalvia. *Geological Society of America Memoir* 125: 1-296.
- Stearns, S.C., 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press, New York, USA.
- Steffani, C., Branch, G., 2003. Growth rate, condition, and shell shape of *Mytilus galloprovincialis*: responses to wave exposure. *Marine Ecology Progress Series* 246: 197-209.
- Strayer, D.L., Caraco, N.F., Cole, J.J., Findlay, S., Pace, M.L., 1999. Transformation of freshwater ecosystems by bivalves: A case study of zebra mussels in the Hudson River. *BioScience* 49:19-27.
- Swennen, C., 1969. Crawling-tracks of the trematode infected *Macoma balthica* (L.). *Netherlands Journal of Sea Research* 4: 376-379.
- Teal, J.M., 1962. Energy flow in the salt marsh ecosystem of Georgia. *Ecology* 43: 614-624.
- Thomas, F., Poulin, R., 1998. Manipulation of a mollusc by a trophically transmitted parasite: convergent evolution or phylogenetic inheritance? *Parasitology* 116: 431-436.
- Thompson, J.N., 1998. Rapid evolution as an ecological process. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 329-332.

- Thompson, R.J., 1979, Fecundity and reproductive effort in the blue mussel (*Mytilus edulis*), the sea urchin (*Strongylocentrotus droebachiensis*), and the snow crab (*Chionoecetes opilio*) from populations in Nova Scotia and Newfoundland. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 36: 955-964.
- Underwood, A.J., 1997. *Experiments in ecology: their logical design and interpretation using analysis of variance*. Cambridge University Press, UK.
- Van der Putten, W.H., Vet, L.E.M., Harvey, J.A., Wäckers, F.L., 2001. Linking above- and belowground multitrophic interactions of plants, herbivores, pathogens, and their antagonists. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 547-554.
- van Hulzen, J.B., van Soelen, J., Bouma, T.J., 2007. Morphological variation and habitat modification are strongly correlated for the autogenic ecosystem engineer *Spartina anglica* (common cordgrass). *Estuaries and Coasts* 30: 3-11.
- Vázquez, N., Ituarte, C., Navone, G., Cremonese, F., 2006. Parasites of the stout razor clam *Tagelus plebeius* (Psammobiidae) from the Southwestern Atlantic Ocean. *Journal of Shellfish Research* 25: 877-886.
- Vincent, B., Danielle, J., Harvey, M., 1994. Spatial variation in growth of the bivalve *Macoma balthica* (L.) on a tidal flat: effects of environmental factors and intraspecific competition. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 181: 223-238.
- Von Bertalanffy, L., 1938. A quantitative theory of organic growth. *Human Biology* 10: 181-213.
- Wanamaker, A.D., Hetzinger, S., Halfar, H., 2011. Reconstructing mid to high-latitude marine climate and ocean variability using bivalves, coralline algae, and marine sediment cores from the Northern Hemisphere. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 302: 1-9.

- Whaley, S.D., Minello, T.J., 2002. The distribution of benthic infauna of a Texas saltmarsh in relation to the marsh edge. *Wetlands* 22: 753-766.
- Williams, S.L., Heck, K.L., 2001. Seagrass community ecology. En: Bertness, M.D., Gaines, S.D., Hay, M.E., Eds., 2000. *Marine Community Ecology*, Sinauer Associates, Inc., Sunderland, USA.
- Wilson, W.H., 1991. Competition and predation in marine soft-sediment communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 221-241.
- Woodin, S.A., Jackson, J.B.C., 1979. Interphyletic competition among marine benthos. *American Zoologist* 19: 1029-1043.
- Wright, J.T., Gribben, P.E., 2008. Predicting the impact of an invasive seaweed on the fitness of native fauna. *Journal of Applied Ecology* 45: 1540-1549
- Yang, S.L., Li, H., Ysebaert, T., Bouma, T.J., Zhang, W.X., Wang, Y.Y., Li, P., Li, M., Ding, P.X., 2008. Spatial and temporal variations in sediment grain size in tidal wetlands, Yangtze Delta: on the role of physical and biotic controls. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 77: 657-671.
- Zar, J.H., 1999. *Biostatistical analysis*. 4th edition. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, NJ, USA.
- Zwarts, L., 1991. Seasonal variation in body weight of the bivalves *Macoma balthica*, *Scrobicularia plana*, *Mya arenaria* and *Cerastoderma edule* in the Dutch Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research* 28: 231–245.
- Zwarts, L., Wanink, J., 1989. Siphon size and burying depth in deposit- and suspension-feeding benthic bivalves. *Marine Biology* 100: 227 – 240.
- Zwarts, L., Wanink, J., 1993. How the food supply harvestable by waders in the Wadden Sea depends on the variation in energy density, body weight, biomass,

burying depth and behaviour of tidal-flat invertebrates. *Netherlands Journal of Sea Research* 31: 441-476.