



I I M Y C

Universidad Nacional de Mar del Plata
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales
Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras
(IIMyC, UNMDP-CONICET)

***ESTRUCTURA, FUNCIONES Y PRINCIPALES REGULADORES DEL ENSAMBLE
MICROFITOBENTÓNICO EN MARISMAS Y PLANICIES DE MAREA DEL
ATLÁNTICO SUD-OCCIDENTAL***



Trabajo de tesis presentado por:

Lic. Micaela Giorgini

Para optar por el título de:

Doctora en Ciencias (área Biología)

Director: Dr. Oscar Iribarne
Co-director: Dr. Mauricio Escapa

Contenidos

Tabla de contenidos	2
Estructura de la Tesis	3
Introducción general.....	4
CAPITULO 1: Caracterización estructural y funcional del microfitobentos en sitios con diferentes contextos físico-biológicos de la costa del Atlántico Sud-occidental ...	17
1. Introducción	18
2. Materiales y métodos.....	23
3. Resultados	30
4. Discusión	46
5. Conclusión	55
6. Figuras	57
7. Tablas	71
CAPITULO 2: Efectos individuales y combinados de macrofauna estuarial con diferentes modos de bioturbación sobre el microfitobentos.....	78
1. Introducción.....	79
2. Materiales y métodos	85
3. Resultados.....	91
4. Discusión.....	95
5. Conclusión	102
6. Figuras.....	103
7. Tablas	113
CAPITULO 3: Estructuras biogénicas como mosaicos de diversidad microfitobentónica en las planicies de marea.....	122
1. Introducción	123
2. Materiales y métodos.....	129
3. Resultados.....	134
4. Discusión	137
5. Conclusión	145
6. Figuras	147
7. Tablas	160
CAPITULO 4: Discriminando los efectos de bioturbación y herbivoría por <i>Neohelice granulata</i> sobre el microfitobentos	163
1. Introducción	164
2. Materiales y métodos	168
3. Resultados	171
4. Discusión	172
5. Conclusión	178
6. Figuras	180
7. Tablas	185
Discusión general	189
Bibliografía	203

Estructura de la Tesis

El trabajo original desarrollado en esta Tesis ha sido organizado en distintos Capítulos que poseen el formato general de un artículo científico, incluyendo introducción, materiales y métodos, resultados, discusión, figuras y tablas. Dentro de cada Capítulo se detallan las áreas de estudio específicas en las que se realizaron los muestreos y/o experimentos para cada caso. La siguiente Introducción presenta el marco teórico general que contiene a la tesis, y resume además la estructura y contenido de cada capítulo. La literatura citada durante la Tesis se encuentra en una única sección final.

Introducción general

Cuando se describe a un sistema intermareal de fondos blandos, en muchas ocasiones se recurre a dividir al sistema en zonas y ejemplificar cada una con una característica distintiva. De esta forma se distingue una zona alta, caracterizada por una diversidad de plantas vasculares relativamente importante que no están frecuentemente bajo la influencia de la marea (solo en mareas de sicigias o producto de vientos muy fuertes); una zona de intermedia, con presencia de pocas especies de plantas vasculares capaces de tolerar los cambios de salinidad generados por las inundaciones periódicas y una zona baja, de sedimento “desnudo” o “sin vegetación”, sometida a un mayor estrés ambiental que las otras zonas a causa de períodos intercalados de inundación y emersión diarios. El uso de esos adjetivos para caracterizar a la zona baja es engañoso e incorrecto, ya que un conjunto diverso de organismos procariotas y eucariotas dominan no solo el sedimento en la zona baja, sino también en las marismas. Estos organismos en conjunto se denominan “microfitobentos” (MFB) y conforman un “jardín secreto” (*sensu* MacIntyre et al. 1996 y Miller et al. 1996) en el sedimento supuestamente desnudo, responsable de cubrirlo con los característicos parches verdes y amarronados. Aunque su por su diminuto tamaño parezca insignificante, la importancia del rol ecológico del MFB hoy es innegable.

El MFB puede encontrarse en aquellos sedimentos y sustratos que reciben radiación suficiente para fotosintetizar, esto incluye playas arenosas, intermareales someros de fondos blandos, intermareales rocosos y también pueden extenderse a zonas submareales (MacIntyre et al. 1996, Underwood 2001). Sin embargo, los distintos entornos ambientales que caracterizan esos sustratos influyen de formas variadas en el MFB. En las zonas submareales la penetración de luz en la columna de agua disminuye con el aumento de la concentración de partículas (Meyercordt and Meyer-Reil 1999),

causando que la producción primaria bentónica tienda a ser baja (Cibic et al. 2007). Las playas arenosas presentan bajas concentraciones de nutrientes, y debido a los intersticios que existen entre las partículas de sedimento y a la alta energía que los caracteriza (Maria et al. 2011), el MFB es resuspendido con facilidad. Todas estas características contribuyen a que la biomasa del MFB en playas arenosas sea baja (McLachland y Brown 2006). Los intermareales rocosos son ambientes de una enorme variabilidad ambiental, donde eventos extremos como períodos prolongados de desecación y altas temperaturas, tormentas y acreción de sedimento pueden impactar severamente a la biomasa del MFB (Dal Bello et al. 2017). Además se caracterizan por una gran variedad y abundancia de herbívoros que se alimentan del MFB (Thompson et al. 2000, Sanz-Lázaro et al. 2015), y dado que el sustrato de estos ambientes es duro, la capacidad de ciertos grupos de migrar verticalmente en él para protegerse de la herbivoría se encuentra limitada. Contrariamente, los intermareales someros de fondos blandos son ambientes más calmos en términos hidrodinámicos, generalmente presentan alto contenido de materia orgánica en el sedimento y los gradientes químicos que ocurren en pequeñas escalas ofrecen una diversidad de nichos que permite el desarrollo de una mayor diversidad de especies de microorganismos (Paterson y Hagerthey 2001). En este contexto, a pesar de su tamaño microscópico y su restringida distribución en la superficie del sedimento (1-2 mm superficiales) debido a la baja penetración de la luz, son capaces de fotosintetizar activamente (Guarini et al. 2000); así el MFB constituye uno de los principales productores primarios en los sistemas intermareales de fondos blandos. Desde la década del '50 se evaluaron y desarrollaron diversos métodos para estimar la producción primaria microfitobentónica, los cuales incluyeron estimaciones a partir del balance entre producción y consumo de oxígeno, asimilación de isótopos marcados y más recientemente la medición de fluorescencia emitida por la clorofila. Las primeras investigaciones al respecto se realizaron utilizando botellas de vidrio

seccionadas a la mitad para realizar incubaciones de la interfase sedimento-agua en luz y oscuridad (Pomeroy 1959). Esta metodología se utiliza en la actualidad, aunque con ciertas modificaciones que han mejorado su eficacia (ej. Stutes et al. 2006, Lohrer et al. 2010). Otra técnica utilizada durante la década del '80 se basó en el método de ^{14}C , utilizada por Colijn y de Jonge (1984) para estimar la producción primaria anual. A partir de la década del 90 comenzaron a implementarse instrumentos más sofisticados, como los microsensores de oxígeno, que permitieron una mayor resolución temporal y espacial; si bien sus primeros usos se publicaron en la década del 80 (Revsbech y Jorgensen 1983), se hicieron más comunes en los años siguientes (ej. Glud et al. 1992, Kühl et al. 1996). Más adelante surgieron métodos alternativos como la estimación por la asimilación de ^{15}N , y técnicas de fluorescencia, hasta otros más populares durante el comienzo del siglo XXI como PAM (Modulación por amplitud de pulsos) el cual permite estimar la producción primaria sin alterar la matriz sedimentaria (ej. Serodio et al. 2001 y 2005). Los resultados de estos estudios demostraron que en muchos sistemas intermareales, el MFB puede aportar hasta el 50% de la producción primaria total del sistema (Blackford 2002, Perisinotto et al. 2002, Underwood et al. 2005). Este dato cobra relevancia teniendo en cuenta que en unos pocos milímetros superficiales, su biomasa puede ser mayor a la del fitoplancton en la columna de agua, e incluso alcanzar tasas de producción primaria iguales o mayores (Underwood & Kromkamp 1999).

La producción primaria constituye un ejemplo de las funciones ecosistémicas provistas por el MFB, ya que además estabiliza el sedimento (de Brouwer et al. 2002), interviene en los ciclos biogeoquímicos que ocurren en él, particularmente en los ciclos del nitrógeno (i.e. fijación de nitrógeno, desnitrificación, nitrificación, Sundback et al. 2004), y es un importante sustento de las tramas tróficas de los sistemas intermareales (Miller et al. 1996). Muchas de las primeras investigaciones realizadas para establecer relaciones entre la estructura (i.e. caracterización de la biomasa, abundancia y

composición))del MFB y las funciones ecosistémicas, infirieron su estructura a partir de la estimación de biomasa, equivalente a la concentración de clorofila *a* (Blanchard et al. 1996). Estimar la concentración de clorofila *a* ha sido una aproximación muy utilizada debido a que está presente en todos los organismos fotoautótrofos (Kelly et al. 2001), y por ello resulta muy útil en términos comparativos; sin embargo, ofrecer conclusiones a nivel general a partir de este único aspecto del MFB puede generar información incompleta. Como se mencionó anteriormente, el MFB agrupa organismos procariotas y eucariotas, dentro de los cuales existen grupos taxonómicos con rasgos funcionales particulares. Los trabajos en los que se tomó en cuenta la composición del MFB ya sea por recuento bajo microscopio o por identificación de pigmentos accesorios utilizando HPLC (cromatografía líquida de alta eficacia) lograron analizar con más detalle las relaciones entre los grupos taxonómicos y las funciones ecosistémicas en las que intervienen. En este contexto es que cobran importancia las características de los principales componentes taxonómicos del MFB para entender la relación de cada uno con determinadas funciones ecosistémicas.

Los organismos procariotas están representados por las cianobacterias, que incluyen géneros de formas filamentosas (ej., *Lyngbia*, *Leptolyngbia*, *Oscillatoria*) y cocoides (ej., *Myxosarcina*, *Chroococcus*). Aunque todas las especies son fotoautótrofas, algunas de ellas tienen la capacidad de fijar nitrógeno mediante la enzima nitrogenasa. Este rasgo le confiere a la comunidad la capacidad de fijar nitrógeno atmosférico, otra función ecosistémica relevante para los sedimentos intermareales. De esta forma, las comunidades dominadas por cianobacterias aumentan la fijación de nitrógeno en su entorno y también la oxidación de sulfuros (ej., Janousek 2009). Suelen ser uno de los componentes más abundantes en la comunidad, aspecto que varía de acuerdo a ciertas características abióticas. Una de ellas es el tipo de sedimento; se ha visto que las cianobacterias son más favorecidas en sedimentos arenosos (i.e. mayores a 250 μm) que

en los constituidos por limos y arcillas (i.e. menores a 60 μm) probablemente debido a que los granos finos no son favorables para el desplazamiento de las cianobacterias, limitando su capacidad de migración a una posición óptima en el gradiente de luz (Stal 2003). Otras características que favorecen la dominancia de cianobacterias sobre otros grupos son los factores abióticos extremos, como la desecación, pH bajos y radiaciones altas (García-Pichel & Bernap 1996). La movilidad de este grupo a través del sedimento es reducida, especialmente en las formas filamentosas (Armitage & Fong 2004). Cuando se encuentran en altas densidades, forman “matas microbianas”, las cuales consisten en organismos distribuidos verticalmente de forma ordenada de acuerdo a gradientes químicos en el sedimento. Esta estructura le confiere al sedimento una alta resistencia frente a la erosión (Stal 2010), aunque también es muy susceptible a la acción de organismos herbívoros, quienes no solo rompen la matriz formada por las cianobacterias, sino que también evitan que puedan volver a establecerse en dicha organización (Barth 2003). Si bien las tasas fotosintéticas de este grupo no son muy altas (Glud et al. 1992), su presencia en ambientes de condiciones extremas donde pocos organismos pueden desarrollarse resulta de una gran importancia ecológica .

El grupo de eucariotas está compuesto principalmente por diatomeas (Bacillariophyceae), clorofitas (Chlorophyta) y euglenas (Euglenophyta) y en algunos casos se han registrado dinoflagelados (Dinophyceae). Las diatomeas son dominantes en la mayoría de los sistemas intermareales (Underwood & Paterson 2003), principalmente en aquellos de sedimento fino-intermedio. Este grupo es muy diverso en cuanto su metabolismo y modo de vida. En relación al metabolismo, si bien todas las especies son autótrofas, algunas tienen la capacidad de ser heterótrofas facultativas cuando las condiciones para fotosintetizar no son óptimas (Hellebust y Lewin 1977). Cuando el MFB es dominado por diatomeas presenta altas tasas de consumo de nitrógeno inorgánico (i.e. amonio y nitrato) y de producción de oxígeno (Nilsson y Sundbäck 1996). Además,

algunas especies de diatomeas tienen la capacidad de fijar nitrógeno (ej., *Rhopalodia* sp) por haber desarrollado una simbiosis con cianobacterias (Precht et al. 2004). Un aspecto importante en este grupo es su movilidad. Round (1965) propuso clasificar a las diatomeas en dos grandes grupos: episámicas, aquellas que se adhieren a la superficie de los granos de sedimento y tienen una movilidad muy reducida; y epipélicas, aquellas que viven “libres”, es decir, no adheridas a los granos de sedimento y pueden desplazarse verticalmente. Cada uno de estos grupos se relaciona con un tipo de sedimento que favorece su desarrollo. Las diatomeas episámicas dominan en los sedimentos arenosos. En estos ambientes, la movilidad reducida no constituye una desventaja, ya que debido a los espacios que se generan entre los granos de arena gruesos, la luz penetra a mayor profundidad, no siendo necesario que las diatomeas se desplacen a zonas más superficiales para fotosintetizar (Brotas y Serodio 1995). Por otro lado, las diatomeas epipélicas prevalecen en los sedimentos de grano fino. Estos ambientes presentan una característica que podría ser limitante para organismos fotosintéticos: la luz no penetra más allá de las 200-300 micras de profundidad (Jesus et al. 2009), pero no es un impedimento para las diatomeas epipélicas, las cuales tienen la capacidad de migrar verticalmente a través del sedimento (Consalvey et al. 2004), pudiendo posicionarse en las capas más superficiales, y alternando con otras células para evitar la fotoinhibición por exceso de exposición a la radiación solar (Serodio 2004). Este mecanismo de migración vertical está dado por la extrusión de polisacáridos extracelulares (EPS), que impulsan el movimiento de las células (Decho 1990). Los EPS cuentan con la particularidad de aglutinar los granos de sedimento en una matriz, manteniéndolos unidos y reduciendo así la erodabilidad (de Brouwer et al. 2002), desempeñando así su función de estabilizadoras del sedimento. Los EPS no solo aglutinan sedimento, sino también células, esta aproximación en el espacio facilita la conexión entre ellas, y junto con los metabolitos que secretan al exterior, forman un micronicho

que además las protege de las condiciones ambientales extremas (Stal 2010). Todas estas condiciones son las que permiten la formación de un biofilm, es decir la asociación mediada por los EPS entre las células y las partículas del sedimento, en una película que cubre la superficie del sedimento (Decho 2000), el cual presenta una dinámica asociada al movimiento de las mareas, en el que su mayor estado de desarrollo es durante la marea baja, y comienza a disgregarse con la migración de células dentro del sedimento al subir la marea (Herlory et al. 2004). Las euglenas y clorofitas conforman los grupos restantes que representan a los organismos eucariotas del MFB. Dado que no son un componente muy abundante en el MFB, no se conoce mucho sobre su ecología en sistemas intermareales de fondos blandos. Las euglenas son organismos unicelulares con la capacidad de habitar tanto en el ambiente bentónico como pelágico. Se las ha registrado en abundancias altas en ambientes de baja salinidad y concentraciones altas de nutrientes, conformando el biofilm en conjunto con diatomeas (Paterson et al. 2003), y en ambientes afectados por contaminación antrópica (Kim y Boo 2001). Las clorofitas son aun menos frecuentes que las euglenas, debido a su baja tolerancia a salinidades altas e incluso intermedias, con lo cual en los ambientes estuariales suelen registrarse momentáneamente luego de intensos períodos de lluvias. Debido a su baja prevalencia en estos sistemas existe muy poca información sobre las características ecológicas de este grupo.

Con el conocimiento de las características intrínsecas de cada grupo, hubo un gran avance en la comprensión de las relaciones entre la composición del MFB, el entorno biótico y abiótico y las funciones ecosistémicas. Así, se lograron identificar relaciones particulares entre la estabilización del sedimento y la composición microfitobentónica por medio de la producción de EPS de cada grupo taxonómico (de Winder et al. 1999), se investigó la estratificación vertical del MFB en ambientes contrastantes y se relacionó este patrón con la producción primaria (Yallop et al. 1994) y mediante la comparación

de la composición y biomasa del MFB y del fitoplancton, se estudió el grado de resuspensión del MFB y su aporte a las tramas tróficas (Lee et al. 2009). También se lograron establecer relaciones más detalladas sobre el flujo de nutrientes entre los ambientes bentónicos y pelágicos, demostrando que, independientemente del grupo taxonómico dominante, el MFB en altas abundancias limita el flujo de nutrientes hacia el ambiente pelágico. Las interacciones entre los distintos grupos y su entorno pueden variar en diferentes escalas (Morrisey et al., 1992), con lo cual el análisis de patrones espaciales y temporales es importante para entender la variabilidad de estas interacciones.

La biomasa del MFB y su composición presenta variabilidad a distintas escalas espaciales, por lo que su distribución es parcheada (Underwood 2001, Brito et al. 2009). Dicha variabilidad se registró en parches horizontales de extensiones muy variables (desde m^2 a km^2 , Janousek 2005) y en el caso del MFB que forma matas microbianas, la variabilidad ocurre en escalas verticales muy pequeñas (i.e. mm, Blanchard 1990). Muchos trabajos han investigado cuáles son los factores que determinan la distribución parcheada del MFB, y si bien se han propuesto algunas como la textura y el relieve del sedimento (Jumars & Nowell, 1984), el gradiente de nutrientes, el contenido de agua y la salinidad (Brotas et al. 1995), en general coinciden en que no hay un único factor, sino una combinación de factores físicos y biológicos que determinan la variabilidad en la distribución espacial de la comunidad (Orvain et al. 2012). Además, el MFB muestra variabilidad a diferentes escalas temporales (Underwood 2001). En particular, la biomasa puede presentar variaciones en períodos cortos de tiempo (ej. durante un ciclo completo de emersión, Herlory et al. 2004) y en períodos más largos, como los que incluyen los cambios de estaciones en climas templados. En este sentido, la escala estacional es una de las más estudiadas, y los patrones hallados son diferentes en cada sitio de estudio. Por ejemplo, en el estuario Western Scheldt, Holanda, los valores

máximos de biomasa se registraron en primavera y verano (de Jong & de Jonge 1995) mientras que en las costas del mar de Ariake, Japón, el máximo fue registrado en invierno (Koh et al. 2007). Y en oposición a los anteriores, en el estuario Tagus, Portugal, no se halló un patrón claro (Brotas et al. 1995). Estas fluctuaciones temporales se han demostrado también en algunos grupos taxonómicos, donde a pesar de la dominancia general de las diatomeas, las cianobacterias alcanzan abundancias altas durante el verano (Yallop et al. 1994, Hillebrand y Kahlert 2002). En vista de la enorme variabilidad que ocurre en estos sistemas, es de esperarse que los diversos factores que la generan (ej., concentración superficial de nutrientes, incidencia de luz, hidrodinámica, temperatura) además interactuar entre ellos, también lo hagan con los componentes bióticos del sistema.

La bioturbación y la herbivoría son dos factores biológicos reconocidos por su gran impacto sobre el MFB (Admiraal 1984, Needham et al. 2011). La bioturbación se define como toda actividad biológica que involucra el transporte de sedimento afectando directa o indirectamente a la matriz sedimentaria, incluyendo la remoción de sedimento y ventilación de cuevas (Kristensen et al. 2012). Existen distintos tipos de bioturbadores (ej., mezcladores superficiales, regeneradores, transportadores verticales), que generan distintos cambios físicos y químicos en la matriz sedimentaria. En este sentido, el MFB puede ser afectado por la bioturbación de diversas formas. Por ejemplo, los mezcladores superficiales (ej., caracoles hidróbidos, estrellas y pepinos de mar) pueden impactar en la estructura del MFB (i.e. biomasa, abundancia) pero no modifican su producción primaria (MacTavish et al. 2012, Li et al. 2013). La bioturbación por especies infaunales (ej., bivalvos, poliquetos) puede afectar negativamente al MFB por reducir el límite de erosión y así facilitar su resuspensión, pero al mismo tiempo estimular la producción primaria por el incremento de las tasas de remineralización de materia orgánica (Sandwell et al. 2009). Por otro lado, el MFB constituye el alimento de muchos

organismos, por lo que su biomasa y abundancia es fuertemente regulada por herbivoría (Pratt et al. 2014). De todas formas, el efecto negativo de la herbivoría en muchas ocasiones puede ser contrarrestado con efectos positivos causados por bioturbación. En este sentido, si bien algunos estudios demostraron que los organismos detritívoros pueden reducir la abundancia del MFB por herbivoría, otros mostraron que la remoción de sedimento generada mientras se alimentan tienen efectos positivos en el MFB (ej., Armitage et al. 2009, Sandwell et al 2009). Esto denota la complejidad de las interacciones que ocurren y como pueden generar efectos diferentes en el MFB.

Las modificaciones generadas por los organismos bioturbadores en el entorno, por impactar de forma crucial en otras especies, pueden contextualizarse en el marco teórico de la ingeniería ecosistémica (Jones et al. 1994). El impacto de dichas modificaciones comúnmente se estudia a escalas intermedias (i.e. 1-10 m² ej., Needham et al. 2011, Fanjul et al. 2008), pero muchas especies que componen la macrofauna bentónica también modifican el ambiente mediante procesos de pequeña escala (Passarelli et al. 2014), los cuales afectan el funcionamiento ecosistémico cuando ocurren sobre grandes extensiones areales (Hall et al. 1993). Estos efectos a pequeña escala se relacionan con las alteraciones generadas por la creación de estructuras biogénicas producto de la actividad bioturbadora de la macrofauna, como los tubos contruidos por poliquetos, cuevas de crustáceos y montículos depositados en la superficie durante el mantenimiento de dichas estructuras, que individualmente pueden generar variaciones en el entorno, y en conjunto proveen complejidad al hábitat, aumentando la heterogeneidad ambiental (Zajac et al. 2004, Friedrichs et al. 2009). En este sentido, algunos estudios dirigidos al efecto particular de estructuras biogénicas sobre la diversidad de los sistemas intermareales de fondos blandos resaltan el rol de dichas estructuras como sitios de mantenimiento de la diversidad local (Zühlke et al. 1998, Bouma et al. 2009). Esto se demostró para algunas especies que componen la

macrofauna (ej. Widdicombe et al. 2004, Zajac 2004), también para la meiofauna (ej. Peachey y Bell 1997, Alvarez et al. 2015) pero su efecto sobre el MFB permanece muy poco explorado (pero ver Passarelli et al. 2012, Chennu et al. 2015).

Las costas del Atlántico Sud-occidental (ASO) poseen grandes extensiones de ambientes intermareales, los cuales se caracterizan por presentar diferencias en su granulometría, contenido de materia orgánica y amplitudes de marea (ej., Isacch et al. 2006, Luppi et al. 2013, Alberti et al. 2015). Diversas especies pertenecientes a la macrofauna habitan dichas costas, ejerciendo distintos tipos de bioturbación que impactan en el entorno ambiental y en otras especies por diversas vías, aportando además complejidad en el hábitat mediante la construcción de distintas estructuras biogénicas. Aunque se cuenta con abundante información de la ecología de la macrofauna, el conocimiento actual sobre la comunidad microfítobentónica es limitado y además solo se la ha estudiado en las planicies de marea, con lo cual las características del MFB en las marismas del ASO son desconocidas. Los estudios realizados permitieron conocer que el MFB de estos sistemas está conformado por diatomeas y cianobacterias principalmente (Mar Chiquita: Álvarez et al. 2013, Giorgini et al. 2019; Bahía Blanca: Pan et al. 2013; costa del Río de la Plata: Gómez et al. 2009). En la zona alta de las planicies de marea, la abundancia del MFB es afectada por la herbivoría del caracol *Heleobia australis*, particularmente por el consumo de cianobacterias (Álvarez et al. 2013). En la zona baja de la planicie, el cangrejo *Neohelice granulata* también disminuye la abundancia de cianobacterias filamentosas, pero al mismo tiempo aumenta la abundancia de diatomeas (Giorgini et al. 2019). Además, a través de su actividad bioturbadora, aumenta al doble la producción primaria del MFB, en comparación con parches no bioturbados (Giorgini et al. 2019). También se ha demostrado que, en estas zonas de la planicie, el aumento de nutrientes afecta la diversidad del MFB, así como también algunas etapas del ciclo de nutrientes en el cual

actúa como mediador (ej., disminuye la fijación de nitrógeno y aumenta la desnitrificación; Alberti et al. 2017).

En este contexto, el objetivo general de esta tesis fue estudiar la estructura y función del MFB en distintos contextos físico-biológicos, incluyendo distintas escalas espaciales y temporales y evaluar el efecto de diferentes reguladores de la comunidad microfitobentónica en intermareales fangosos del ASO. Particularmente, los trabajos de campo se desarrollaron en planicies de marea y en marismas dominadas por las plantas vasculares *Sporobolus densiflorus* (*Spartina densiflora*) y *Sporobolus alterniflorus* (*Spartina alterniflora*), y por macrofauna bentónica con distintos modos de bioturbación. Este objetivo es abordado en cuatro objetivos particulares desarrollados en los capítulos de esta tesis. En el Capítulo 1, se caracterizó al MFB de la costa de la provincia de Buenos Aires en términos estructurales y funcionales mediante muestreos realizados en cuatro ambientes intermareales con distintas características físico-biológicas. Se utilizó un diseño muestral extensivo que abarcó los gradientes existentes entre planicies de marea, marismas de *S. alterniflorus* y marismas de *S. densiflorus* que permitió realizar comparaciones a escala regional y local. Además, se exploraron las relaciones comúnmente evaluadas entre el MFB y el entorno ambiental. La recopilación de todos estos datos permitió realizar una descripción de patrones de la estructura y función del MFB para estos ambientes. En el Capítulo 2, a través de un muestreo estacional de dos años de duración, se describió la variabilidad de la estructura del MFB en planicies de marea para esa escala temporal y se estudiaron las relaciones de los patrones hallados con la dinámica temporal de la intensidad de bioturbación. Además, mediante experimentos realizados en el campo se evaluó el efecto de distintos modos de bioturbación en la estructura y función del MFB a escala intermedia (i.e. 0,25 m²) en dos estaciones climáticas contrastantes. Teniendo en cuenta los resultados hallados en el Capítulo 2, en el Capítulo 3 se utilizó una escala de trabajo más pequeña (estructura

biogénica, 0,5-5 cm de diámetro) y se estudió si la heterogeneidad ambiental aportada por las estructuras biogénicas asociadas a la actividad de bioturbadores afecta la estructura y función del MFB, se caracterizó también la dinámica temporal de esas estructuras, para entender si la variabilidad que aportan al MFB se modifica en el tiempo. En el Capítulo 4 mediante experimentos realizados en el campo, utilizando nuevamente una escala de estructura biogénica, se evaluó si los efectos de la actividad del cangrejo *N. granulata* (macroinvertebrado que bioturba el sedimento a una escala mayor que los otros bioturbadores del sistema) sobre la estructura y función del MFB son producto de la remoción generada por su actividad bioturbadora o si además se alimenta de él, ejerciendo presión de herbivoría sobre la comunidad microfitobentónica. Todos los resultados fueron discutidos de forma integrada en una sección final (Discusión general), donde además de contextualizar las características del MFB de la costa del ASO en información previa de otros sistemas similares, se discutieron los alcances y limitaciones de las metodologías implementadas y el aporte del conocimiento generado en esta Tesis sobre el funcionamiento ecosistémico de los sistemas intermareales del ASO.

CAPITULO 1

Caracterización estructural y funcional del microfitorobentos en sitios con diferentes contextos físico-biológicos de la costa del Atlántico Sud-occidental



1. Introducción

Los sistemas intermareales son zonas de transición entre la tierra y el mar. Esta característica les confiere propiedades de comunidades marinas y terrestres, además de propiedades emergentes (Bertness 1999). La complejidad de hábitat es un factor relevante para la estructuración de una comunidad (Rahbek y Graves 2001), dado que la heterogeneidad del ambiente genera diferentes microhábitats y nichos permitiendo que distintas especies coexistan (Pianka 1988). Si bien por la complejidad que presentan los sistemas intermareales podrían presentar una elevada biodiversidad (Huston 1979), el estrés ambiental generado por la incidencia de las mareas hace que pocas especies estén adaptadas a dichas condiciones (Raffaelli y Hawkins 1996). En este contexto, ciertos grupos de especies resultan de vital importancia para el mantenimiento de los procesos que estructuran y sostienen el funcionamiento ecológico de estos ambientes (Forster et al. 2006). Por ejemplo, la elevada tasa de producción primaria es una de las características más sobresalientes que presentan los sistemas intermareales de fondos blandos (Charpy-Robaud y Sournia 1990). Las plantas vasculares que conforman las marismas aportan buena parte de esa producción (Pedersen et al. 2004), la cual es metabolizada mayormente por la vía detritívora (Cebrian 1999), pero a nivel microscópico otros grupos de organismos denominados en su conjunto “microfitobentos” también presentan altas tasas de producción primaria, la cual es consumida principalmente por herbívoros (Cebrian 1999). Dicha comunidad habita en la superficie del sedimento (i.e. 1-2 mm), y puede alcanzar similares tasas de producción primaria a las que el fitoplancton registra en la columna de agua (Underwood y Kromkamp 1999), siendo de esta forma un grupo de especies con un rol clave en el funcionamiento de los sistemas intermareales.

Como lo indica el término, microfitobentos (MFB) refiere a organismos microscópicos -no necesariamente relacionados filogenéticamente- que habitan los

sistemas costeros (siempre y cuando reciban luz). El MFB incluye diversos organismos con diferentes tamaños, características morfológicas y ecológicas (Hubas et al. 2018). Los grupos más conspicuos y de mayor abundancia son las diatomeas y las cianobacterias, aunque algunos autores ocasionalmente incluyen a los dinoflagelados, euglénidos y otros protistas (Paterson y Hagerthey 2001, Giere 2009). Los primeros trabajos sobre el MFB se realizaron en sistemas europeos y se basaron inicialmente en descripciones taxonómicas y patrones de distribución espacial (ver revisión Park et al. 2014). El siguiente paso en las investigaciones fue incluir diversas escalas e identificar qué factores determinan esos patrones de distribución. A partir de esas investigaciones, se comprobó que el MFB puede formar biofilms de transición (i.e. su viabilidad está limitada a la bajamar) característicos en sistemas de sedimentos finos, sujetos a cambios en la intensidad de luz y a los ciclos de marea (Paterson et al. 2003) y biofilms permanentes (i.e. matas microbianas) típicos en sedimentos de arenas gruesas (Yallop et al. 1994). Estos últimos presentan una alta variabilidad en escalas verticales muy pequeñas (mm, Blanchard 1990). También se probó que el MFB presenta variabilidad en parches horizontales de distintos tamaños (de m^2 a km^2 , Janousek 2005), y son múltiples los factores bióticos y abióticos que determinan los patrones espaciales en cada nivel de escala (Saburova et al. 1995).

Las comparaciones realizadas a gran escala consistieron principalmente en identificar diversos sitios en sistemas intermareales con características ambientales contrastantes y comparar la comunidad microfitobentónica. En general los sitios estudiados difirieron en su granulometría (ej. sedimentos finos vs sedimentos gruesos, Barranguet et al. 1998), en el tiempo en que el sedimento permaneció descubierto (i.e. duración de la bajamar, Saburova et al. 1995) y en pocas ocasiones en la presencia/ausencia de plantas vasculares (i.e. comparación del MFB de planicies de marea y marismas, Zong y Horton 1998). Los resultados de estas comparaciones a gran

escala mostraron que los factores que regulan la distribución del MFB fueron principalmente abióticos, como la distribución granulométrica, el tiempo de inundación, la exposición al oleaje y la incidencia de la luz.

También se realizaron varias investigaciones a nivel local, comparando las características del MFB a lo largo de una zona particular del intermareal mediante transectas (ej. Staats et al. 2001, Ribeiro et al. 2013), seleccionando estaciones de muestreo con características contrastantes dentro de un mismo estuario (ej. Brotas et al. 1995, Jesus et al. 2009) y a lo largo de gradientes de salinidad (Forster et al. 2006). Nuevamente, en estas comparaciones se determinó la importancia de factores abióticos (ej. composición granulométrica, salinidad), en la regulación de la estructura del MFB y además se propuso que la concentración de nutrientes (i.e. amonio, nitrato y fosfato) también debe considerarse como un factor determinante para esta comunidad. Las relaciones que se han reportado entre la biomasa del MFB y los nutrientes son muy variadas, ya que en algunos sitios los nutrientes fueron limitantes (ej., Underwood 2001, Lever y Valiela 2005) y en otros no (ej., De Jong et al. 1994, Barranguet et al. 1998), lo cual pone de relevancia la necesidad de estudiar esta relación en cada sitio. Sin embargo, a escala local se notó que ciertos factores bióticos son también importantes para explicar la distribución espacial del MFB. En este sentido, la interacción entre el MFB y organismos macroinvertebrados ha sido intensamente estudiada (ej. Webb y Eyre 2004, Dyson et al. 2007). Dicha interacción puede ser directa, donde los macroinvertebrados afectan al MFB por alimentarse de él o indirecta, en la que la macrofauna afecta al MFB a través de la bioturbación. En relación a la primera, se ha demostrado que la herbivoría puede determinar la estructura del MFB a la escala a la que un individuo se alimenta (Hillebrand et al. 2008), ya sea a través de la modificación de la biomasa y abundancia total del MFB (Armitage et al. 2009, Alvarez et al. 2013) o de la composición microfitobentónica cuando los herbívoros son especialistas (Cognie et

al. 2001). En cuanto a la bioturbación, algunos trabajos demostraron que modifica la tasa de producción primaria (Lohrer et al. 2004, Sandwell et al. 2009). Uno de los mecanismos por el cual esto ocurre es la modificación de la disponibilidad de los nutrientes esenciales antes mencionados (Needham et al. 2011) ya que, a través de la remoción y transporte de sedimento, los bioturbadores pueden poner a disposición del MFB nutrientes que de otra forma serían poco accesibles. También se encontró que la bioturbación modifica la composición del MFB (Giorgini et al. 2019) y en algunos casos esto puede impactar en la relación biomasa-producción primaria, generando que no sea positiva como podría esperarse (ej. Lohrer et al. 2004, Needham et al. 2011). Sin embargo, tanto la herbivoría como la bioturbación son procesos sujetos al contexto ambiental (Michaud et al. 2005), con lo cual su efecto en la distribución en la estructura del MFB varía de acuerdo al sitio de estudio.

Finalmente, algunas investigaciones combinaron más de una escala mostrando de forma más precisa las relaciones entre el MFB - macrofauna - entorno sedimentario (ej. Underwood y Barnett 2006, Pratt et al. 2015). Así, se logró un mejor entendimiento de la distribución espacial del MFB, y además de ello, han mostrado la importancia de enfocar los esfuerzos de muestreo incluyendo la mayor variabilidad posible. La costa del Atlántico Sud-occidental (ASO, sur de Brasil al norte de la Patagonia Argentina) presenta grandes extensiones de sistemas intermareales. Estudios realizados en distintos sitios ubicados en dichos sistemas intermareales mostraron distribuciones particulares del MFB. En Mar Chiquita (Bs.As., Argentina), las planicies de marea estuvieron dominadas por diatomeas (68% del total de taxa hallados) y su estructura fue determinada por una interacción entre el cangrejo cavador *Neohelice granulata* y el caracol hidróbido *Heleobia australis* (Álvarez et al. 2013). En las zonas altas de las planicies de marea de Bahía Blanca (Bs.As., Argentina), las cianobacterias filamentosas presentaron mayor biomasa (estimada como biovolumen) que las diatomeas epipélicas, y se identificó a la

distribución granulométrica y a la intensidad de la radiación solar como factores estructurantes del MFB (Pan et al. 2013). En la costa del Río de la Plata, las cianobacterias y las diatomeas fueron los grupos dominantes, y su distribución estuvo determinada por la conductividad, turbidez y concentración de nutrientes (Gómez et al. 2009). Si bien estos estudios aportaron valiosa información sobre la distribución espacial del MFB y sobre cómo el entorno biótico y abiótico influye en la misma, hasta el momento no se han realizado estudios en la costa del ASO incluyendo distintas escalas. Los intermareales del ASO ocupan un amplio rango latitudinal en el que dichos ambientes presentan diferencias en el clima y en las amplitudes de marea, además de diferente granulometría, contenido de materia orgánica y nutrientes (Alberti et al. 2014). Por lo tanto, debido a los gradientes que presentan y la falta de estudios multiescala en la región, representa una gran oportunidad para estudiar las características y funciones del MFB de forma integrada.

En este contexto, el objetivo general de este capítulo es caracterizar al MFB en términos de estructura y funciones en distintos ambientes intermareales del ASO a escalas diferentes. Para ello se plantearon los siguientes objetivos particulares: 1) caracterizar el entorno ambiental y la estructura y funciones del MFB a escala regional (i.e. en planicies de marea, marismas de *Sporobolus alterniflorus* y *Sporobolus densiflorus*); 2) caracterizar el entorno ambiental y la estructura y funciones del MFB a escala local (i.e. en Bahía Samborombón, Mar Chiquita, Bahía Blanca y Bahía Anegada); 3) Analizar relaciones entre la estructura y funciones del MFB y variables ambientales en ambas escalas.

2. Materiales y métodos

2.1. Sitio de estudio

Se realizaron muestreos dirigidos en ambientes intermareales de Bahía Anegada (40°31'S, 62° 18' O), Bahía Blanca (38°43'S, 62°19'O), Mar Chiquita (37°43' S, 57° 25' O) y Bahía Samborombón (36° 19' S, 56° 46' O) abarcando áreas que incluyeron un gradiente intermareal representativo de cada sitio (Fig. 1). Estos sitios se ubican sobre la costa del Atlántico Sud-Occidental (ASO) de la provincia de Buenos Aires, y en particular, Bahía Anegada, Bahía Blanca y Bahía Samborombón juntos representan el 84% de las marismas distribuidas desde el sur de Brasil al norte de la Patagonia (Isacch et al. 2006). El gradiente latitudinal en el que se desarrollan incluye diferencias en características geomorfológicas, lluvias anuales, disponibilidad de nutrientes y productividad primaria entre otros, con lo cual cada ambiente ofrece un contexto ambiental y biológico diferente. Bahía Anegada se caracteriza por una amplitud media de marea de 1,6 m y salinidad media anual de 37,9 ppt y sedimentos de grano grueso, principalmente canto rodado (Daleo e Iribarne 2009, Montemayor et al. 2014). Presenta ambientes intermareales conformados por una zona de marisma alta dominada por *Sporobolus densiflorus*, una zona de marisma baja dominada por *Sporobolus alterniflorus* (Isacch et al. 2006). El estuario de Bahía Blanca se caracteriza por presentar marismas altas dominadas por *S. densiflorus* y marismas bajas dominadas por *S. alterniflorus* (Bortolus, 2006; Isacch et al. 2006). La amplitud media de marea de este estuario de aguas someras es de 2,44 m y presenta condiciones hipersalinas (17,3 - 41,9 ppm, Freije y Marcovecchio, 2004) y su composición granulométrica está dominada granos finos, principalmente limos y arcillas (Montemayor et al. 2014). Los dos sitios anteriores están ubicados al sur de la provincia, una zona caracterizada por precipitaciones anuales menores a 650 mm año⁻¹, la presencia de extensas bahías (Isacch et al. 2006) y la dominancia de *S. alterniflorus* en las marismas. Bahía Samborombón

presenta la misma zonación intermareal que los sitios anteriores. Registra una amplitud media de marea 0,75 m, salinidad media anual de 25,7 ppt (Isacch et al. 2006) y el sedimento presenta una composición de arenas finas, limos y arcillas (Montemayor et al. 2014). Por su parte, los ambientes intermareales de Mar Chiquita se encuentran en los márgenes de la laguna, pero difieren de los previamente descritos en que no presentan marismas de *S. alterniflorus*. Presenta un régimen de marea micromareal (amplitud < 1 m), salinidades que varían en un rango de 0,5 a 34 (Reta et al. 2001) y el sedimento se compone de arenas finas, limos y arcillas. Las marismas están dominadas por *S. densiflorus* (Isacch et al. 2006). En este sitio, además, se identificaron zonas de transición a una altura intermedia del intermareal, caracterizadas por parches de sedimento desnudo y parches de *S. densiflorus* (Alberti et al. 2011). Bahía Samborombón y Mar Chiquita se encuentran ubicados al norte de la provincia de Buenos Aires, se caracterizan por poseer aguas salobres, presentan un régimen anual de lluvia más alto que los del sur (920 a 1200 mm año⁻¹) y constituyen regiones estuariales con amplias cuencas continentales (Isacch et al. 2006).

Se utilizó un diseño de muestreo que pudiese ser reproducido en todos los sitios, el cual consistió en una grilla de puntos conformada por 5 transectas separadas por 2 m de distancia, perpendiculares a la costa/canales de marea. La grilla abarcó desde la zona más baja (i.e. planicies) hasta la zona más alta (i.e. marisma alta), de esta forma asegurando la inclusión de los gradientes físico-químicos y biológicos que ocurren de una zona a otra. Se identificaron 32 puntos en Bahía Samborombón (Fig. 2A), 25 en Mar Chiquita (Fig. 2B), 32 en Bahía Blanca (Fig. 2C) y 30 en Bahía Anegada (Fig. 2D; la variación en el número de puntos fue proporcional a la extensión del área muestreada). De esta forma, los puntos de muestreo estuvieron repartidos entre las 3 zonas: planicies de marea, marismas de *S. densiflorus* y marismas de *S. alterniflorus* (excepto en Mar Chiquita, como se mencionó previamente) (Fig. 3A).

2.2 Métodos

Los muestreos se realizaron entre los meses de marzo y mayo de 2016. En cada punto de muestreo se cuantificó la intensidad de bioturbación (i.e. intensidad de desplazamiento vertical de partículas) por medio del cálculo del coeficiente de bioturbación (Db) siguiendo el método de trazadores no-reactivos (Wheatcroft 1992). Para ello se removieron los primeros 0,5 cm superficiales de sedimento de un área de 10 cm de lado y se agregaron 40 g de microesferas de vidrio sólidas (tamaño 20 a 70 μm , el cual constituye un tamaño de grano bien representado en todos los sitios de estudio y por lo tanto es transportado normalmente por la macrofauna bioturbadora), de manera que cubrieran por completo el área delimitada (Fig. 3B). Luego de un mes, se colectó una muestra del centro del área muestral (cilindros de 4,5 cm diámetro y 15 cm profundidad, siguiendo a Fanjul et al. 2007). En el laboratorio, cada cilindro fue cortado para obtener muestras a diferentes profundidades (se separaron los 5 mm superficiales y luego se dividió la muestra en intervalos de 1 cm). De cada sección obtenida se tomó una submuestra central de 1,25 cm diámetro. A cada sección se le agregaron 15 ml de agua y se tomó una alícuota de 100 μl durante agitación constante para luego contabilizar el número de microesferas bajo microscopio óptico. El coeficiente de bioturbación difusiva (Db) se estimó a partir de la comparación entre los perfiles observados de distribución del trazador en profundidad con los perfiles teóricos de un modelo difusivo aplicando ecuaciones diferenciales utilizando el entorno estadístico R.

Además, en esa misma ocasión de muestreo se tomaron muestras en cada punto para analizar las características físico-químicas del sedimento (2,5 cm diámetro y 3 cm profundidad). Se determinó el porcentaje de humedad estimando la diferencia entre peso húmedo y seco (secado a 60°C hasta peso constante), el contenido de materia orgánica (MO; como peso seco libre de cenizas; incineración a 550°C durante 5 hs, previo secado a 60°C por 48 hs), salinidad por refractometría y distribución

granulométrica por tamizado en húmedo, distinguiendo las fracciones de 500-250-125-62 y <62 μm (Carver 1971). Cada fracción fue colectada, secada y pesada para estimar la proporción de cada fracción de tamaño de grano. Para determinar la concentración de nutrientes en el sedimento se colectaron muestras de 1 g de sedimento (0,5 cm de diámetro x 1 cm de profundidad). Estas muestras fueron transportadas al laboratorio donde se realizaron extracciones utilizando KCl (1M, extracción durante 2 horas). Luego de centrifugar por 5 minutos (3500 g) se colectó el sobrenadante y se conservó a -20°C para su posterior análisis mediante colorimetría utilizando un espectrofotómetro NanoDrop (Epoch2, Applied Biosciences, error de precisión de lectura 1%, SD = 0,01). La concentración NH_4^+ se midió por el método azul-indofenol (Solórzano 1969). También se midió la concentración de NO_3^- y NO_2^- siguiendo a García-Robledo et al. (2014) y la concentración de PO_4^{2-} según Strickland y Parsons (1968) modificado por Presley (1971). Finalmente, se registraron *in situ* el pH superficial (i.e. 1 cm) utilizando un sensor de mano (FC200, Hanna Instruments, precisión = 0,01); y la resistencia a la torsión (i.e. la cantidad de fuerza de torsión requerida para quebrar el centímetro superior del sedimento, kg cm^{-2}) y la penetrabilidad del sedimento (calculada como la inversa de la presión $-\text{N cm}^{-2}$ - necesaria para introducir un pistón en el sedimento hasta una profundidad estándar $-2\text{cm}-$), utilizando respectivamente torsiómetro (precisión = 0,5 kg cm^{-2}) y penetrómetro portátiles (precisión = 0,5 N cm^{-2}).

Para caracterizar al ensamble microfitobentónico, se tomaron muestras de sedimento (1 cm diámetro y 1 cm profundidad), se fijaron en solución de agua destilada, alcohol y formalina (6:3:1, Prescott 1951) y se tiñeron con rosa de Bengala para identificar los organismos vivos al momento del muestreo. La identificación y conteo se realizó bajo microscopio óptico a un aumento de 40X, utilizando una cámara de recuento Neubauer-*improved* (Marienfeld; profundidad 0,1 mm, área 0,0025 mm^2). Se registraron taxa correspondientes al grupo de las diatomeas, cianobacterias, clorofitas y

euglenofitas. En particular, para cada sitio se identificaron especies diferentes de diatomeas < 40 micras de longitud, las cuales fueron contabilizadas juntas y agrupadas. De la misma forma, el grupo de cianobacterias filamentosas incluyó más de una especie. A partir de esos datos se calculó la abundancia total del MFB, expresada como el número de individuos cm^{-2} de sedimento y la abundancia relativa de cada taxa. Además, se colectaron muestras de sedimento superficial para determinar el contenido de clorofila *a*, como estimador de la biomasa. El tamaño de muestra fue de 1,25 cm diámetro y 1 cm profundidad, basado en trabajos previos realizados en estos sitios (ej. Álvarez et al. 2013, Pan et al. 2013). Dichas muestras fueron mantenidas en oscuridad y conservadas a $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$. La extracción de clorofila se realizó con acetona 90% por 24 h a $-4\text{ }^{\circ}\text{C}$ en oscuridad y se cuantificó su concentración mediante espectrofotometría (Lorenzen 1967).

Como estimador de la capacidad funcional de esta comunidad se caracterizó la producción primaria bruta (GPP). Para ello, en cada sitio se seleccionaron aleatoriamente 5 puntos de la grilla por zona, en los que se dispusieron cámaras bentónicas de acrílico transparente de un volumen de 180 ml que encerraban un área de sedimento superficial de $54,1\text{ cm}^2$. Las mismas fueron colocadas de a pares; a una se le interrumpió el paso de la luz, envolviéndola por completo con aluminio (oscura) y la otra permaneció iluminada (clara) (Fig. 3C). Se realizaron incubaciones de la interfase agua-sedimento en simultáneo en ambas cámaras durante la marea alta ocurrida entre las 11 am y 14 pm (tiempo de incubación 90 min). Al inicio de la incubación se tomaron muestras de agua para medir la concentración inicial de nutrientes, las cuales fueron filtradas (filtros Whatman GF/F) y conservadas a $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ hasta su análisis. También se midió *in situ* la concentración inicial de oxígeno utilizando un oxímetro portátil ($\text{mg O}_2\text{ lt}^{-1}$, Hach sension 6, precisión = 0,01). Una vez completo el tiempo de incubación se tomaron nuevamente muestras de agua para medir la concentración final de nutrientes

en las cámaras claras y se midió la concentración de oxígeno en cámaras claras y oscuras. Con los datos de la concentración de oxígeno se calculó la producción primaria neta (NPP, cámara clara) y la respiración (R, cámara oscura) y a partir del balance entre los dos se estimó GPP como $GPP = NPP - R$ (Bender et al. 1987, Stutes et al. 2006). Los datos de concentración inicial y final de nutrientes se utilizaron para estimar el flujo de los mismos. Las concentraciones de NH_4^+ , NO_3^- , NO_2^- y PO_4^{2-} fueron estimadas siguiendo los protocolos antes mencionados y los flujos se calcularon a partir de la diferencia de concentración de cada soluto entre el tiempo final e inicial, referido al volumen de la cámara, al área de sedimento incubada y al tiempo de incubación (Fanjul et al. 2011).

2.3 Análisis de datos

2.3.1. Análisis a escala regional

Para comparar el entorno ambiental de cada zona entre sitios se realizó un ANOVA de una vía (Zar 1999) para cada variable físico-química registrada. De la misma forma se evaluó si la estructura y funciones del MFB (i.e. clorofila *a*, abundancia total, GPP y flujos de nutrientes) de cada zona presentaron diferencias entre sitios. Previamente se evaluaron los supuestos de distribución normal y homogeneidad de varianzas de los residuales de cada modelo. En caso de no cumplir con alguno de ellos se realizaron transformaciones hasta cumplir con estos supuestos. En los casos donde no se cumplieron aún utilizando transformaciones, se utilizó el test no paramétrico Kruskal-Wallis (Conover 1999). En el caso en el que el supuesto de normalidad se cumplió, pero no así la homocedasticidad, se realizó un ANOVA con corrección de Welch para varianzas desiguales. Para evaluar si la composición (i.e. identidad y abundancia total de cada taxa) del MFB presentó diferencias en cada zona entre sitios, se realizó un PERMANOVA basado en el índice de disimilitud Bray-Curtis, aplicando 9999 permutaciones (Anderson 2001). Para cada comparación se comprobó previamente que se cumpliera el supuesto

de homogeneidad de dispersión de datos. Finalmente, se realizaron correlaciones de Pearson para cada zona con el fin de evaluar la relación entre la biomasa y abundancia MFB, entre la abundancia MFB y GPP y entre la biomasa MFB y GPP.

2.3.2. Análisis a escala local

Dado que se conoce que el MFB puede presentar variaciones en parches de diversas extensiones (Janousek 2005), en primer lugar, se realizaron gráficos de nivel donde en cada punto de la grilla se representó la concentración de clorofila *a*, abundancia total, y funciones (ej. GPP, flujos de NH_4^+ , NO_3^- , NO_2^- , PO_4^{2-}), para ver cómo cada variable estuvo distribuida en el espacio. Utilizando ANOVA de una vía se evaluó si las variables mencionadas difirieron entre zonas para cada sitio. Previamente se evaluaron los supuestos de distribución normal y homogeneidad de varianzas de los residuales de cada modelo. En caso de no cumplir con alguno de ellos se realizaron transformaciones hasta cumplir con estos supuestos. En los casos donde no se cumplieron aún luego de transformar, se utilizó el test no paramétrico Kruskal-Wallis (Conover 1999). Con el fin de evaluar la relación entre la biomasa total del MFB y la concentración de los nutrientes medidos, se realizaron correlaciones de Pearson. Para comparar la composición del MFB entre zonas se utilizó PERMANOVA. Para todas las comparaciones se evaluó el supuesto de homogeneidad de dispersión de datos previamente. Finalmente, utilizando correlaciones de Pearson se evaluó si existieron relaciones entre las abundancias relativas de los grupos dominantes y las concentraciones de nutrientes y la abundancia total del MFB y el flujo de NH_4^+ .

3. Resultados

3.1. Caracterización físico química de los sitios de estudio a escala regional

3.1.1. Planicies de marea

Las planicies de marea de los sitios estudiados presentaron diferencias en varios aspectos. En relación a la composición granulométrica, en Bahía Samborombón la fracción $> 125 \mu$ correspondiente a arenas finas fue la de mayor proporción, seguida por arenas intermedias ($> 250 \mu$) y en menor proporción por limos y arcillas ($<62 \mu$) y las fracciones restantes ($>500 \mu$ y $>62 \mu$) alcanzaron proporciones muy bajas. En Mar Chiquita también dominaron las arenas finas, pero en porcentajes levemente más altos a las arenas muy finas, a los cuales siguieron las arcillas y limos, mientras que las fracciones restantes presentaron proporciones menores y similares entre sí. En Bahía Blanca el sedimento estuvo dominado por limos y arcillas, las arenas finas y muy finas presentaron proporciones más bajas y similares entre sí, y lo mismo se registró para las fracciones restantes. En Bahía Anegada nuevamente dominaron las arenas finas, seguidas por arenas muy finas y arenas gruesas (principalmente canto rodado) y un bajo porcentaje de las fracciones restantes (Tabla 1). El porcentaje de humedad en Bahía Samborombón fue el doble que en los otros sitios (valores promedio: 40% y 20% ver Tabla 2 para ésta y las siguientes comparaciones). En Bahía Blanca se halló el valor promedio más alto de salinidad (26,91), seguido por Mar Chiquita y Bahía Anegada (15,64 y 11,17 respectivamente) y en Bahía Samborombón se halló el más bajo (4,99). En relación al contenido de MO, con un porcentaje promedio de 4,47% Bahía Blanca alcanzó el valor más alto, Mar Chiquita y Bahía Samborombón mostraron un menor contenido (3,68 % y 3,40 %) y las planicies de Bahía Anegada fueron las que registraron el valor promedio más bajo (2,22%). Bahía Anegada y Bahía Blanca presentaron un pH promedio ligeramente mayor al neutro (7,78 y 7,54 respectivamente), en Mar Chiquita fue menor al neutro (6,47) y en Bahía Samborombón se registró el valor más ácido (6,07). Al

analizar las variables referidas a la física del sedimento, se halló que la planicie de marea de Bahía Anegada registró una resistencia a la penetrabilidad intermedia a los otros sitios, donde Mar Chiquita fue el de mayor resistencia, y Bahía Samborombón y Bahía Blanca los de menor resistencia. Mar Chiquita presentó el valor promedio más alto de resistencia a la torsión, y no se hallaron diferencias entre el resto de los sitios. Al comparar la intensidad de bioturbación, solo se hallaron diferencias entre Bahía Anegada y Mar Chiquita, la cual fue muy baja. Es importante destacar que Bahía Blanca presentó una variabilidad muy alta en esta variable en comparación con los otros sitios. En relación a la concentración superficial de nutrientes, el NH_4^+ fue más bajo en Mar Chiquita con un valor promedio de $0,11 \mu\text{M}$, y no se hallaron diferencias entre el resto de los sitios (valor promedio= $0,19 \mu\text{M}$). La $[\text{NO}_2^-]$ fue cercana a cero en todas las planicies, aunque se detectaron diferencias; particularmente Bahía Anegada presentó valores intermedios a todos los sitios, Bahía Samborombón fue el sitio de mayor concentración y Bahía Blanca y Mar Chiquita los de menor (sin diferencias entre ellos). La $[\text{NO}_3^-]$ fue similar y más alta en Bahía Blanca y Mar Chiquita que en Bahía Samborombón y Bahía Anegada. Finalmente, en cuanto a la $[\text{PO}_4^{2-}]$, fue similar y muy baja en todas las planicies.

3.1.2. Marismas de *S. alterniflorus*

En Bahía Samborombón el sedimento estuvo conformado mayormente por arenas finas, en menor proporción por arenas intermedias y las fracciones restantes en conjunto no alcanzaron más de 15% de proporción. En Bahía Blanca los limos y arcillas fueron la fracción más numerosa, las arenas finas y muy finas se encontraron en una proporción menor y similar entre sí y las arenas intermedias y gruesas fueron las menos representadas. En Bahía Anegada las arenas finas fueron el componente mayoritario del sedimento, y el resto de las fracciones presentó proporciones muy bajas y similares

entre sí (Tabla 1). En Bahía Blanca se registró el valor más bajo de humedad con un valor promedio de 14,28%, y no se hallaron diferencias entre Bahía Samborombón y Bahía Anegada, donde se registraron valores promedios de 24,45% y 23,24% respectivamente (ver Tabla 2 para ésta y todas las comparaciones que se detallan a continuación). La salinidad fue diferente en todos los sitios, siendo Bahía Blanca el sitio que presentó el valor promedio más alto (29,98), Bahía Anegada el intermedio (15,61) y Bahía Samborombón el más bajo (8,75). Con un valor promedio de 7,78%, Bahía Blanca presentó el mayor contenido de MO; Bahía Anegada y Bahía Samborombón no presentaron diferencias entre sí y el valor promedio de cada sitio fue 3 veces menor que en Bahía Blanca. En cuanto al pH, Bahía Anegada presentó un valor promedio de 7,30, mientras que en Bahía Samborombón y Bahía Blanca los valores promedio fueron 6,63 y 6,73 respectivamente. Al comparar las variables referidas a la física del sedimento se halló que Bahía Samborombón y Bahía Anegada presentaron una mayor resistencia a la penetrabilidad y la torsión que Bahía Blanca, las cuales presentaron valores muy bajos. En cuanto a intensidad de bioturbación, se halló que el valor promedio más alto correspondió a Bahía Blanca, mientras que Bahía Samborombón y Bahía Anegada presentaron valores similares. En cuanto a los nutrientes superficiales, la marisma *de S. alterniflorus* de Bahía Blanca registró el doble de concentración que Bahía Anegada y Bahía Samborombón para todas las formas de nitrógeno estimadas excepto para el NO_2^- , el cual fue similar y muy bajo en todos los sitios.

3.1.3. Marismas de *S. densiflorus*

En Bahía Samborombón el sedimento estuvo conformado principalmente por arenas finas ($> 125 \mu$), en menor proporción por arenas intermedias ($> 62 \mu\text{m}$) y las fracciones restantes estuvieron poco representadas. En Mar Chiquita las arenas finas y muy finas presentaron proporciones similares que en conjunto sumaron más de 75% y las

fracciones restantes presentaron proporciones similares. En Bahía Blanca los limos y arcillas dominaron la composición del sedimento, seguidos por arenas muy finas y finas en proporciones similares y una proporción muy baja de las fracciones restantes. En Bahía Anegada las arenas finas fueron el principal componente del sedimento y las fracciones restantes mostraron proporciones bajas y similares entre sí (Tabla 1). El porcentaje de humedad fue similar en todos los sitios, el cual promediado correspondió a un 21% (Tabla 2, ver tabla para ésta y todas las comparaciones que se detallan a continuación). La salinidad registrada en Bahía Blanca, que alcanzó un valor promedio de 22,75 fue dos veces mayor a la registrada en Bahía Anegada y Mar Chiquita y 4 veces mayor a la correspondiente en Samborombón. Bahía Blanca alcanzó el valor promedio más alto de contenido de MO con un 6,83%; Mar Chiquita y Bahía Samborombón presentaron valores promedio correspondientes a la mitad de dicho valor y en Bahía Anegada el valor promedio fue 3 veces menor al primero. En cuanto al pH superficial, Bahía Blanca y Bahía Samborombón presentaron un valor promedio de 7,4 y Mar Chiquita y Bahía Anegada registraron pH similares (6,39 y 6,81) y menores a los dos primeros. En relación a las características físicas del sedimento, se halló que Bahía Anegada, Mar Chiquita y Bahía Samborombón presentaron una resistencia a la penetrabilidad similar y mayor a la de Bahía Blanca, la cual fue muy baja. En cuanto a la resistencia a la torsión, en Bahía Samborombón y Mar Chiquita se hallaron valores promedio similares y mayores a los correspondientes a Bahía Anegada y Bahía Blanca, los cuales no presentaron diferencias. Al comparar la intensidad de bioturbación, Bahía Anegada y Bahía Blanca presentaron valores similares y mayores a los de Mar Chiquita y Bahía Samborombón. En cuanto a los nutrientes superficiales, la $[\text{NH}_4^+]$ en Bahía Anegada y Bahía Samborombón presentó valores promedio intermedios al correspondiente al más alto registrado en Bahía Blanca y al más bajo registrado en Mar Chiquita. En cuanto a la $[\text{NO}_2^-]$, los valores promedios fueron muy bajos en general, pero se hallaron diferencias, donde Bahía

Blanca presentó un valor promedio intermedio a los de Bahía Anegada y Bahía Samborombón que fueron los mayores y al de Mar Chiquita que fue el menor. La $[\text{NO}_3^-]$ en Mar Chiquita y Bahía Blanca presentó valores similares (2,64 y 2,39 μM), los cuales duplicaron a los registrados en Bahía Samborombón y Bahía Anegada. Finalmente, la $[\text{PO}_4^{2-}]$ en Mar Chiquita y Bahía Samborombón presentó valores promedio intermedios al más alto registrado en Bahía Blanca y al más bajo registrado en Bahía Anegada.

3.2. Estructura y función del ensamble microfitobentónico a escala regional.

3.2.1. Planicies de marea

La concentración de clorofila *a* alcanzó el valor promedio más alto en la planicie de marea de Bahía Anegada con 10,05 $\mu\text{g cm}^{-2}$; Mar Chiquita presentó una concentración menor a la mitad que en Bahía Anegada, Bahía Blanca alcanzó una décima parte de la concentración de clorofila *a* más alta y Bahía Samborombón por su parte presentó un valor de 6,01 $\mu\text{g cm}^{-2}$, intermedio a Bahía Anegada y Mar Chiquita (ver Tabla 3 para ésta y todas las comparaciones que se detallan a continuación). La abundancia total del MFB en cambio, alcanzó el valor promedio más alto en Bahía Samborombón y Bahía Blanca, el más bajo se registró en Mar Chiquita y Bahía Anegada fue el sitio que presentó valores intermedios a los anteriores. Cada sitio presentó una composición particular (Fig. 4, PERMANOVA: $F_{3,32} = 23,50$, $p < 0,001$). Los grupos dominantes fueron los mismos para todos los sitios, pero la identidad taxonómica para la agrupación de diatomeas < 40 micras (D40) fue distinta en cada sitio. Las diatomeas centrales y las cianobacterias cocoides estuvieron presentes en todas las planicies. *Martyana* sp, *Diatomea* sp₂, solo se registraron para las planicies de Bahía Anegada y Bahía Samborombón; *Tryblionella compressa* solo en Bahía Samborombón y Bahía Blanca; *Schroederia setigera* (clorofita) en Bahía Anegada y Bahía Blanca; *Rhopalodia* sp en Bahía Anegada y Mar Chiquita; *Euglena* sp en todos los sitios excepto Bahía Samborombón y *Martyana martii* en Bahía

Anegada, Bahía Samborombón y Bahía Blanca. Los taxa exclusivos de un solo sitio fueron *Diatomea* sp₃ en Bahía Blanca y *Tabellaria flocculosa* en Bahía Samborombón. En cuanto a la abundancia relativa de los grupos dominantes, en las planicies de Bahía Anegada D40 presentó 73% de abundancia relativa, y cianobacterias filamentosas (CF) 16%; en Bahía Blanca 71% y 4.5%; Mar Chiquita 56% y 36% y Bahía Samborombón 40% y 20%. A pesar de las diferencias en estructura y composición descriptas, la GPP fue igual para todos los sitios. En cuanto al flujo de nutrientes, si bien no se hallaron diferencias entre sitios para el NH_4^+ y NO_2 , para el primero la dirección neta fue del sedimento hacia la columna de agua (de aquí en adelante “flujo positivo”) en todos los sitios excepto en Bahía Samborombón y para el segundo, todos positivos excepto en Bahía Anegada. En cambio, el flujo de NO_3^- más alto presentó una dirección de la columna de agua hacia el sedimento (de aquí en adelante “flujo negativo”) y se registró en Bahía Blanca, y fue un orden de magnitud mayor que en Mar Chiquita, donde además fue positivo, que en Bahía Anegada, que también fue negativo y dos órdenes de magnitud mayor que en Bahía Samborombón, además de presentar la dirección opuesta. Finalmente, el flujo de PO_4^{2-} fue positivo en todos los sitios, pero 8 veces mayor en Bahía Blanca que en los sitios restantes.

3.2.2. Marismas de *S. alterniflorus*

La concentración de clorofila *a* fue más alta en Bahía Anegada, con un valor promedio de $12,20 \mu\text{g cm}^{-2}$ y más baja en Bahía Blanca, cuyo valor promedio fue $1,73 \mu\text{g cm}^{-2}$; Bahía Samborombón presentó valores intermedios a los anteriores (Tabla 3, ver tabla para ésta y todas las comparaciones que se detallan a continuación). La abundancia total del MFB no mantuvo una relación con la concentración de clorofila *a*, siendo más alta en Bahía Samborombón que en los otros dos sitios, entre los que los no se hallaron diferencias. La composición del MFB fue diferente entre los tres sitios (Fig.

4; PERMANOVA: $F_{2,32} = 40,96$, $p < 0,001$). Los grupos dominantes fueron los mismos para todos los sitios, pero la identidad taxonómica para la agrupación D40 fue diferente en cada sitio. Las diatomeas centrales, las cianobacterias cocoides y *S. setigera* estuvieron presentes en todos los sitios. Bahía Anegada y Bahía Samborombón además presentaron otras 7 diatomeas en común (*Nitzschia* sp₂, *Diatomea* sp₂, *Tabellaria flocculosa*, *Nitzschia* sp₁, *Diatomea* sp₃ y *M. martii*). Finalmente, solo en la marisma de Bahía Anegada se registró a *Rhopalodia* sp y *Euglena* sp; y solo en Bahía Blanca *Diatomea* sp₃ y *Gyrosigma* spp₂. En cuanto a la abundancia relativa de los grupos dominantes, en Bahía Anegada la abundancia de D40 es levemente mayor a la de CF (40% y 34% respectivamente). En Bahía Blanca la relación es inversa, CF alcanzó 56% y D40 26%. Bahía Samborombón presentó abundancias relativas levemente más altas para cianobacterias que para diatomeas (37% y 34% respectivamente). La GPP no presentó diferencias entre sitios. En relación al flujo de nutrientes se halló que el correspondiente al NH_4^+ fue similar entre sitios, aunque si hubo diferencias en su dirección, siendo negativo en Bahía Samborombón y positivo en Bahía Blanca y Bahía Anegada. El flujo de NO_2^- también fue similar entre sitios, y solo fue negativo en Bahía Anegada. El flujo de NO_3^- más alto se registró en Bahía Blanca, siendo un orden de magnitud mayor que en Bahía Samborombón y dos órdenes de magnitud mayor que en Bahía Anegada; su dirección fue negativa en los tres sitios. Finalmente, el flujo de PO_4^{2-} fue positivo y similar en los tres sitios.

3.2.3. Marismas de *S. densiflorus*

La mayor concentración de clorofila *a* se registró en Bahía Anegada, con un valor promedio de $7,57 \mu\text{g cm}^{-2}$, Mar Chiquita y Bahía Samborombón presentaron valores promedio similares ($3,63 \mu\text{g cm}^{-2}$ y $2,64 \mu\text{g cm}^{-2}$) y el valor promedio más bajo fue de $1,23 \mu\text{g cm}^{-2}$, correspondiente a Bahía Blanca (Tabla 3, ver tabla para ésta y todas las

comparaciones que se detallan a continuación). La abundancia total del MFB registró los valores más altos en Mar Chiquita, Bahía Anegada y Bahía Samborombón, los cuales fueron un orden de magnitud mayores a la correspondiente en Bahía Blanca. En cuanto a la composición del MFB, en cada sitio fue diferente (Fig. 4; PERMANOVA: $F_{3,41} = 40,08$, $p < 0,001$). Los grupos dominantes fueron los mismos para todos los sitios, pero la identidad taxonómica para la agrupación de D40 fue diferente en cada sitio. Las diatomeas centrales y las cianobacterias cocoides estuvieron presentes en todos los sitios. *Rhopalodia* sp y *Euglena* sp se registraron solo en Bahía Anegada y Bahía Samborombón; *Martyana* sp. en Bahía Anegada y Bahía Samborombón; *Nitzschia* sp₁ en Bahía Samborombón y Mar Chiquita; *Nitzschia* sp₂ en Bahía Samborombón y Bahía Blanca; *S. setigera* en Bahía Anegada, Mar Chiquita y Bahía Blanca. Los taxa exclusivos de un solo sitio fueron *T. compressa*, *Diatomea* sp₃ y *Gyrosigma* spp₂ en Bahía Blanca; *Tabellaria flocculosa*, *Diatomea* sp₂ y *Martyana martii* en Bahía Anegada y *Nitzschia* sp₂ en Bahía Samborombón. En cuanto a la abundancia relativa de los grupos dominantes, en las marismas de *S. densiflorus* de Bahía Anegada las D40 presentaron 61% y las CF 28%; Bahía Blanca 39% y 43%; Mar Chiquita 20% y 69% y Bahía Samborombón 25% y 39%. La GPP fue la misma entre sitios entre sitios. En cuanto al flujo de nutrientes, el de NH_4^+ fue igual entre sitios y solo fue positivo en Bahía Samborombón. El flujo de NO_2^- también fue similar entre sitios, pero fue positivo en todos los sitios excepto en Bahía Anegada. En cuanto al flujo de NO_3^- , se hallaron diferencias entre Bahía Blanca y Mar Chiquita, siendo dos órdenes de magnitud mayor y negativo en el primero. Bahía Anegada y Bahía Samborombón presentaron valores promedio negativos e intermedios a los anteriores. El flujo de PO_4^{2-} fue similar entre sitios, aunque solo fue positivo en Bahía Samborombón y Bahía Anegada.

3.3. Relaciones entre atributos estructurales del MFB a escala regional

No se hallaron relaciones entre la biomasa del MFB y la abundancia del MFB (Fig. 6A), entre la abundancia del MFB y GPP (Fig. 6B) ni entre la biomasa y GPP (Fig. 6C).

3.4. Caracterización físico-química de cada sitio (escala local).

3.4.1. Bahía Samborombón

El sedimento estuvo mayormente conformado por la fracción > 125 micras (proporción mayor al 50% en las tres zonas) y en menor proporción (20%) por la fracción > 250 micras, las cuales representan arenas finas e intermedias respectivamente. El resto de las fracciones no alcanzó el 10% de proporción (excepto por la fracción <62 en la planicie de marea, la cual sumó un 15%, Tabla 1). En relación a la caracterización físico-química del sedimento, los resultados mostraron que la planicie de marea es la zona de mayor porcentaje de humedad del sedimento con un valor promedio de 42%, el cual corresponde al doble del registrado en las marismas (Tabla 4, ver tabla para ésta y todas las comparaciones que se detallan a continuación). Por su parte, la salinidad más alta se registró en la marisma de *S. alterniflorus* con un valor promedio de 8, casi el doble que en la planicie y la marisma de *S. densiflorus*. El contenido de MO las diferencias se hallaron entre las marismas fue mayor en la marisma de *S. densiflorus* que en la de *S. alterniflorus* y la planicie presentó un valor promedio intermedio a las marismas de 3,4%. Finalmente, el pH varió a lo largo de las tres zonas, siendo ácido en la planicie de marea, cercano al neutro en la marisma de *S. alterniflorus* y levemente mayor al neutro en la marisma de *S. densiflorus*. Respecto de las características físicas del sedimento, no se hallaron diferencias la resistencia a la penetrabilidad fue la misma entre zonas en la, pero la resistencia a la torsión, fue más baja en la planicie de marea, intermedia en la marisma de *S. alterniflorus* y más alta en la marisma de *S. densiflorus*. La intensidad de bioturbación presentó los mismos valores promedio, no se hallaron

diferencias entre zonas. Finalmente, la concentración superficial de nutrientes fue la misma entre zonas para este sitio.

3.4.2. Mar Chiquita

Mar Chiquita fue el sitio que presentó menos variabilidad entre zonas. En relación a la granulometría, entre el 70% y 80% correspondió a las fracciones >125 micras y >62 micras, correspondientes a arenas finas y muy finas. Entre un 10% y 20% estuvo representado por la fracción <62 micras, y las fracciones correspondiente a arenas más gruesas (250 y 500 micras) sumaron menos del 10% (Tabla 1). En relación a la caracterización físico-química del sedimento, el porcentaje de humedad, el contenido de MO y el pH fueron iguales para todas las zonas (Tabla 4, ver tabla para ésta y todas las comparaciones que se detallan a continuación). En cambio, la salinidad con un valor promedio de 19,52 fue mayor en la zona de transición que en la planicie de marea y la marisma de *S. densiflorus*. En cuanto a las características físicas del sedimento, la resistencia a la penetrabilidad fue mayor en la marisma de *S. densiflorus* que en la planicie de marea, mientras que la zona de transición presentó valores intermedios a las anteriores. En cambio, la resistencia a la torsión presentó el mismo valor promedio entre zonas. Respecto a la intensidad de bioturbación, el valor promedio de las tres zonas fue igual y muy bajo. Al comparar la concentración superficial de nutrientes en el sedimento, se hallaron valores promedio similares entre las tres zonas para todos los nutrientes excepto para la $[\text{NO}_2^-]$, cuyo valor más alto se registró en la marisma de *S. densiflorus*.

3.4.3. Bahía Blanca

La composición del sedimento en Bahía Blanca estuvo dominada (50-60%) por limos y arcillas en las tres zonas (aunque su proporción fue mayor en las marismas que en la

planicie de marea). Las fracciones > 62 y > 125 micras presentaron una proporción de 10% aproximadamente cada una, y las fracciones restantes correspondientes a las arenas gruesas (250 y 500 μ) conformaron el 10% restante (Tabla 1). Las variables referidas a la físico-química del sedimento presentaron una alta variabilidad entre zonas (Tabla 4, ver tabla para ésta y todas las comparaciones que se detallan a continuación). El porcentaje de humedad del sedimento fue más bajo en las marismas de *S. alterniflorus* que en la planicie de marea y la marisma de *S. densiflorus* (valor promedio 14% y 21% respectivamente). La salinidad fue más alta en la marisma de *S. alterniflorus* con un valor promedio de 29, que en la de *S. densiflorus* con 22; mientras que en la planicie de marea se registró un valor promedio intermedio a las marismas. Respecto al contenido de MO, con un valor promedio de 7,8% la concentración más alta se registró en la marisma de *S. alterniflorus*, seguida por la marisma de *S. densiflorus* con un 6,8% y por la planicie de marea con un 4,46%. El pH fue ácido en la marisma de *S. alterniflorus*, cercano al neutro en la marisma de *S. densiflorus* y ligeramente alcalino en la planicie de marea. La resistencia a la penetrabilidad y torsión presentaron valores similares y bajos en todas las zonas, indicando una muy baja dureza del sedimento y la intensidad de bioturbación también fue similar entre zonas. Al comparar la concentración de nutrientes superficiales, se halló que la $[\text{NH}_4^+]$ y $[\text{NO}_2^-]$ fue menor en la planicie de marea, presentando valores promedio de 173,96 μM y 3,09 μM respectivamente, mientras que en las marismas esos valores se duplicaron. La $[\text{NO}_3^-]$ fue más baja en la marisma de *S. densiflorus* que en la de *S. alterniflorus*, alcanzando valores de 2400 μM y 3676,5 μM respectivamente y la planicie de marea presentó valores intermedios. Finalmente, la $[\text{PO}_4^{2-}]$ promedio fue más alta en la marisma de *S. alterniflorus*, el valor más bajo se registró en la planicie de marea y la marisma de *S. densiflorus* presentó valores intermedios para este nutriente.

3.4.4. Bahía Anegada

El sedimento estuvo compuesto mayormente por arenas finas, con una proporción de 73% en marismas y 62% en la planicie de marea. La segunda fracción más representada fue la correspondiente a arenas muy finas, la cual disminuyó su proporción gradualmente hacia la zona alta (marisma de *S. densiflorus*) de 17% a 9%. La planicie de marea presentó casi un 10% de fracción > 500 micras, principalmente debido a la presencia de canto rodado, pero en las marismas solo alcanzó el 3%. Las fracciones > 250 y < 62 micras conformaron el 10% restante en todas las zonas (Tabla 1). El análisis de las características físico-químicas del sedimento mostró que el porcentaje de humedad del sedimento y la salinidad fueron mayores en la marisma de *S. alterniflorus* (valor promedio 23,23% y 15,63 respectivamente), y menores en la planicie de marea (18,77% y 11,17 respectivamente), mientras que la marisma de *S. densiflorus* presentó un valor promedio intermedio para ambas variables (Tabla 4, ver tabla para ésta y todas las comparaciones que se detallan a continuación). El contenido de MO fue similar entre zonas y en relación al pH, en la planicie de marea y en la marisma de *S. alterniflorus* fue cercano al neutro, mientras que en la marisma de *S. densiflorus* fue ligeramente ácido. La resistencia a la penetrabilidad fue más baja en la planicie de marea y aumentó hacia la marisma de *S. densiflorus*, más lejana al canal de marea. En cambio, la resistencia a la torsión fue similar entre zonas, al igual que la intensidad de bioturbación. En relación a la concentración superficial de nutrientes en el sedimento, fue similar para todos los solutos excepto para la $[PO_4^{2-}]$, donde la concentración promedio más alta se encontró en la planicie de marea, la más baja en la marisma de *S. densiflorus* e intermedia en la marisma de *S. alterniflorus*.

3.5. Estructura y función del ensamblaje microfitobentónico en cada sitio.

3.5.1. Bahía Samborombón

La clorofila *a* varió en un rango de 1,11- 22,23 $\mu\text{g cm}^{-2}$. Al comparar la concentración entre zonas, se halló que la marisma de *S. alterniflorus* registró un valor promedio más alto (7,57 $\mu\text{g cm}^{-2}$) que la de *S. densiflorus* mientras que la planicie de marea presentó un valor promedio intermedio a los de las marismas (Fig. 7A). En cuanto a la abundancia total del MFB, el valor más alto se registró en la marisma de *S. alterniflorus*, (6,33 x 10⁶ ind cm^{-2}), y disminuyó en la planicie de marea y marisma de *S. densiflorus* (Fig. 7B). Al comparar la composición del MFB, se halló que cada zona presentó una composición diferente (Fig. 4; PERMANOVA: $F_{2,27} = 6,90$, $p < 0,001$). La planicie de marea presentó la mayor abundancia relativa de D40 y la marisma de *S. alterniflorus* la mayor de CF. Las cianobacterias cocoides se hallaron en mayor número en las marismas de *S. densiflorus*. En ésta última, tres taxa de diatomeas estuvieron ausentes. *S. setigera* solo se encontró en la marisma de *S. alterniflorus*, la que además presentó la menor abundancia relativa de diatomeas centrales (Fig. 5A). El metabolismo bentónico presentó un rango de -0.2 - 0.6 $\mu\text{g C d}^{-1} \text{ m}^{-1}$. La distribución de valores en cada zona fue variable, donde en algunos puntos de una misma zona el consumo de oxígeno fue mayor que la producción primaria (puntos con valores negativos) y en otros la producción primaria predominó ante el consumo (valores positivos), al comparar los valores entre zonas se halló que de forma similar la producción de oxígeno predominó en todas las zonas (Fig. 7C). El flujo de NH_4^+ fue el mismo entre zonas, y la dirección promedio del flujo en cada zona fue negativo (Fig. 7D). El flujo de NO_2^- fue positivo y similar entre todas las zonas (Fig. 7E). En cuanto al flujo de NO_3^- , fue negativo en todas las zonas, pero el menor en la planicie de marea (Fig. 7F). El promedio del flujo de PO_4^{2-} fue similar y positivo en todas las zonas (Fig. 7G).

3.5.2. Mar Chiquita

En Mar Chiquita, la clorofila *a* presentó un rango de 1,92 - 9,60 $\mu\text{g cm}^{-2}$. Su distribución a lo largo del intermareal resultó más homogénea que en los otros sitios y fue similar entre zonas (Fig. 8A). La abundancia total del MFB presentó un rango de 5×10^5 - 3.5×10^6 ind cm^{-2} . El valor más bajo se halló en la planicie de marea, intermedio en la zona de transición y más alto en la marisma de *S. densiflorus* (Fig. 8B). La composición del MFB difirió entre la planicie de marea y la marisma de *S. densiflorus* (Fig. 4; PERMANOVA: $F_{2,27} = 3,29$, $p < 0,01$). La planicie de marea presentó mayor abundancia relativa de D40 que la marisma y la zona de transición, pero menor abundancia relativa de CF. *S. setigera* y *Nitzschia* sp₁ estuvieron ausentes en la planicie de marea. La marisma de *S. densiflorus* presentó la mayor abundancia relativa de *Euglena* sp., y *T. compressa* solo se halló en la zona de transición (Fig. 5B). El metabolismo bentónico varió entre -0,5 - 1,5 $\mu\text{g C d}^{-1} \text{ m}^{-1}$ indicando que hubo puntos de muestreo donde el consumo de oxígeno fue mayor que su producción y viceversa; la comparación de dichos valores mostró que el promedio de valores fue similar y positivo en todas las zonas (Fig. 8C). En cuanto a los flujos de nutrientes, NH_4^+ y PO_4^{2-} fueron similares entre zonas pero positivos en la planicie de marea y zona de transición y negativos en la marisma de *S. densiflorus* (Figs. 8D y 8G). El flujo de NO_2^- fue positivo e igual entre zonas (Fig. 8E), y el flujo de NO_3^- nitrato también fue positivo pero más alto en la zona de transición que en la marisma de *S. densiflorus* e intermedio en la planicie de marea (Fig. 8F).

3.5.3. Bahía Blanca

Bahía Blanca presentó el rango más bajo de clorofila *a* (0,6 - 4,6 $\mu\text{g cm}^{-2}$), y el valor promedio no difirió entre zonas (Fig. 9A). En cuanto a la abundancia total del MFB, la planicie de marea y la marisma de *S. alterniflorus* presentaron 2×10^6 ind cm^{-2} ,

mientras que en la marisma de *S. densiflorus* se registró la mitad de dicha abundancia (Fig. 8B). Respecto a la composición del MFB, todas las zonas mostraron diferencias (Fig. 4; PERMANOVA: $F_{2,27} = 6,23$, $p < 0,001$). La planicie de marea presentó mayor abundancia relativa de D40 que las marismas y *T. compressa*, pero menor abundancia relativa de cianobacterias (filamentosas y cocoides) y diatomeas centrales. La presencia de *Nitzschia* sp₁ y *Euglena* spp. fue exclusiva de la planicie de marea. Las marismas presentaron las mayores abundancias de CF y carecieron de la presencia *Euglena* sp. y *Martyana martyi* (Fig. 5C). La distribución de valores de metabolismo bentónico fue muy variable en cada zona, pero su valor promedio fue positivo y similar (Fig. 9C). En cuanto al flujo de nutrientes, la planicie de marea presentó un flujo de NH_4^+ positivo y mayor al de la marisma de *S. densiflorus*, el cuál además fue negativo, mientras que en la marisma de *S. alterniflorus* se registró un flujo positivo y con un valor promedio intermedio a las otras dos zonas (Fig. 9D). El flujo de NO_2^- fue positivo y muy bajo en todas las zonas, mientras que el flujo de NO_3^- fue negativo y similar en las tres zonas (Figs. 9E y 9F). El flujo de PO_4^{2-} fue positivo y mayor en la planicie de marea que en la marisma de *S. densiflorus*, donde además fue negativo, mientras que la marisma de *S. alterniflorus* presentó un valor positivo e intermedio a las otras zonas (Fig. 9G).

3.5.4. Bahía Anegada

La concentración de clorofila a presentó valores entre 2,52 -21,66 $\mu\text{g cm}^{-2}$ y su distribución fue muy variable a lo largo del área intermareal muestreada, donde el rango de valores estuvo representado en todas las zonas y su valor promedio fue similar entre zonas (Fig. 10A). En cuanto a la abundancia total del MFB, este sitio presentó un rango de $1 \times 10^6 - 4 \times 10^6$ ind cm^{-2} , el cual estuvo representado de forma equitativa entre las zonas (Fig. 10B). La composición MFB difirió entre la marisma de *S. alterniflorus* y la planicie de marea (Fig. 4; PERMANOVA: $F_{2,31} = 2,50$, $p < 0,05$). Las tres zonas presentaron

los mismos taxa, excepto *Gyrosigma* spp₁, que solo se encontró en la marisma de *S. alterniflorus*. Además, esta última zona registró la mayor abundancia relativa de cianobacterias (filamentosas y cocoides) y de *Rhopalodia* sp. La abundancia relativa de D40 fue mayor en la planicie que en las marismas (Fig. 5D). El metabolismo bentónico presentó un amplio rango de valores (-0.2 - 0.8 $\mu\text{g C d}^{-1} \text{ m}^{-1}$), pero fue positivo y similar entre zonas (Fig. 10C). El flujo de todos los nutrientes *analizados fue similar entre zonas, pero* presentaron diferentes direcciones. Los flujos de NH_4^+ y PO_4^{2-} fueron positivos en todas las zonas, el flujo de NO_2^- presentó el sentido inverso y el flujo de NO_3^- sólo fue negativo en la marisma de *S. densiflorus* (Figs. 10D-G).

3.6. Relaciones entre atributos estructurales del MFB y variables ambientales a escala local.

No se hallaron relaciones entre la biomasa del MFB y la concentración de ninguno de los nutrientes estudiados, excepto en Mar Chiquita donde fue positiva la correlación entre $[\text{PO}_4^{2-}]$ y biomasa del MFB, aunque solo explica el 13% de la variabilidad (Fig. 11). En cuanto a las correlaciones entre la abundancia relativa de las D40 y los nutrientes, se encontró que la relación fue positiva en Bahía Samborombón con la $[\text{NH}_4^+]$, explicando un 14% de la variabilidad y negativa en Bahía Blanca con $[\text{NH}_4^+]$ y $[\text{NO}_2^-]$, las cuales explicaron un 30% y 15% de la variabilidad respectivamente. En el resto de los sitios no se hallaron relaciones (Fig. 12). La abundancia relativa de CF mostró una relación negativa con la $[\text{NH}_4^+]$ en Bahía Samborombón y positiva con el mismo soluto en Bahía Blanca, las cuales explicaron 24% y 36% de la variabilidad respectivamente. En el resto de los sitios no se registraron relaciones (Fig. 13). No se hallaron relaciones entre la abundancia total del MFB y el flujo de NH_4^+ (Fig. 14).

4. Discusión

La distribución espacial del MFB es afectada por diversos factores (ej. posición en el intermareal, características del sedimento, concentración de nutrientes, bioturbación) que operan a diferentes escalas, creando patrones espaciales particulares (Saburova et al. 1995). Dependiendo de la escala, algunos factores serán más relevantes que otros. Como se señaló en la Introducción de este capítulo, los cuatro sitios de estudio seleccionados presentan características diferentes en amplitudes de mareas, regímenes de lluvias y elevación del terreno y los datos aquí reportados mostraron rangos diferentes en salinidad, contenido de MO, distribución granulométrica, y dureza del sedimento (i.e. resistencia a la torsión y penetrabilidad). A escala regional, no se hallaron relaciones entre la biomasa y abundancia del MFB, las cuales fueron muy variables en todos los sitios. De forma opuesta, la GPP presentó valores similares entre sitios, pero tampoco mostró una relación con los parámetros anteriores. La composición del MFB a grandes rasgos fue similar, pero el análisis detallado de los grupos taxonómicos mostró diferencias, lo cual probablemente estuvo relacionado con la distribución granulométrica característica de cada sitio. A escala local se halló que las planicies estuvieron dominadas por las D40, mientras que las marismas presentaron abundancias altas de CF. El análisis detallado de la composición mostró diferencias entre zonas, aunque la variabilidad registrada fue menor que la hallada a escala regional. La concentración de nutrientes no fue limitante para la biomasa en términos generales, ni para la abundancia relativa de los grupos dominantes. Finalmente, los flujos de nutrientes no mostraron relación con la abundancia total del MFB. A continuación se analizaron posibles relaciones que podrían estar modulando la estructura, composición y funciones del MFB a escala regional y local, y se compararon las características del MFB registradas en los sitios de estudio con los correspondientes en otros sistemas intermareales del mundo.

4.1 Características del MFB a escala regional

Al igual que en la costa del ASO, en varios lugares del mundo los ambientes intermareales de fondos blandos se encuentran separados por decenas de kilómetros (ej. Reino Unido, Francia, Costa este de Estados Unidos, Argentina). La creciente heterogeneidad del entorno ambiental en estas grandes escalas permite a los distintos grupos taxonómicos que conforman el MFB dispersarse en el espacio de acuerdo a sus requerimientos físicos y químicos (Saburova et al. 1995). En este sentido, la distribución granulométrica (Orvain et al. 2012), el tiempo que el sedimento permanece expuesto (i.e. duración de la bajamar, Parterson y Underwood 1990), el oleaje y su efecto en la resuspensión de sedimento (de Jonge y van Beusekom 1995) y la temperatura del aire (Jonge et al. 2012), son factores que se han identificado como principales estructurantes del MFB a gran escala. En estos contextos diferentes se ha demostrado que la relación entre las características que definen la estructura del MFB (ej. biomasa-abundancia) no sigue siempre un mismo patrón.

Como primer paso para caracterizar la estructura del MFB en muchos trabajos se describen las relaciones entre la biomasa, abundancia total y producción primaria (ej. Colijn y de Jonge 1984, Barranguet et al. 1998). La concentración de clorofila a en sedimentos es frecuentemente utilizada como un estimador de biomasa microfitobentónica (Blanchard et al. 1996). Este atributo es afectado por diversos factores (ej. resuspensión y transporte, herbivoría; Thornton et al. 2002) por lo que se espera que su relación con la producción primaria y con la abundancia total sea variable. En este capítulo, para todos los sitios se hallaron los mismos valores medios de GPP, pero la concentración de clorofila a presentó valores medios diferentes entre sitios, que van desde $2 \mu\text{g cm}^{-2}$ en Bahía Blanca hasta $10 \mu\text{g cm}^{-2}$ en Bahía Anegada. En cuanto a la abundancia total del MFB, tampoco se halló una relación positiva con la clorofila a en ningún sitio. Una de las hipótesis más aceptadas para explicar este tipo de resultados es

la producción diferencial de clorofila por los diferentes taxa (Falkowski y Kiefer 1985). Esta hipótesis postula que cambios en la composición y abundancia del MFB pueden generar comunidades con diversas tasas de producción de clorofila *a*, alterando también su relación con la tasa de producción primaria. La ausencia de una relación positiva (i.e. concentraciones altas de clorofila *a* se relacionan con valores altos de GPP y abundancia total) coincide con lo anteriormente reportado por Giorgini et al (2019) en experimentos realizados en planicies de marea de Mar Chiquita, y con los trabajos de Lohrer et al. (2004) y Needham et al. (2011), donde un incremento en la producción primaria no fue acompañado por un aumento de la clorofila *a*. Entonces, la evidencia sugiere que, al menos en estos sitios de estudio, las relaciones de la clorofila *a* con la producción primaria y con la abundancia total no son directas, y hay factores relacionados con la composición del MFB que pueden modificarlas.

La composición del MFB puede ser determinada por el tamaño de grano (Paterson y Hagerthey 2001, Ubertini et al. 2015). Cuando se realiza una descripción de la composición, una de las clasificaciones para diatomeas que se utiliza es aquella que distingue dos grupos de acuerdo a su estructura y su relación con el tamaño de grano: diatomeas epipélicas, las cuales tienen la capacidad de migrar en la columna de sedimento y se ven favorecidas en ambientes de sedimentos finos; y diatomeas episámicas, aquellas que se adhieren al sustrato, por lo que sus movimientos son limitados y en particular los sedimentos dominados por arenas gruesas favorecen su proliferación (ej. Round 1965, Admiraal 1984). En los sitios de estudio en los que se desarrolló este trabajo, la composición microfitobentónica, y en particular la de las diatomeas, estuvo dominada por formas epipélicas. Esto era esperable ya que, si bien hay variabilidad en la distribución granulométrica de los cuatro sitios comparados, ninguno de ellos podría considerarse como un intermareal arenoso, dado que las fracciones >250 y >500 micras correspondientes a arenas gruesas representaron menos

del 10% en todos los sitios. La única excepción fue Bahía Samborombón, donde la fracción > 250 micras alcanzó el 20%. Ante esta condición se observó la presencia de taxa episámicos (*Martyana* sp, *Martyana martii*) pero su abundancia fue menor que la de los taxa epipélicos. De esta forma, un aspecto de la composición granulométrica como es la predominancia de sedimentos finos y muy finos, podría ser uno de los determinantes de la dominancia de diatomeas epipélicas a escala regional. Esto ha sido propuesto también en varios trabajos donde se ha observado el mismo patrón de dominancia de diatomeas epipélicas en ambientes caracterizados por sedimentos muy finos (ej. Guarini et al. 1998, Staats et al. 2001).

Al analizar la composición de las planicies, a grandes rasgos se halló que en los cuatro sitios las D40 fueron el grupo taxonómico dominante y por su parte, las marismas coincidieron en presentar abundancias altas de CF. Esto indica que, a este nivel de detalle, la composición del MFB presentó una baja variabilidad. Sin embargo, el análisis detallado de la composición del MFB entre sitios mostró distintos arreglos taxonómicos para cada uno. Estas diferencias en composición probablemente se deban a la granulometría de cada sitio (Du et al. 2009) que, si bien a grandes rasgos determina la dominancia entre dos grandes grupos de diatomeas, de forma particular influye en especies de diatomeas epipélicas particulares. Por ejemplo, se ha visto que el género *Gyrosigma* se encuentra relacionado positivamente con los sedimentos muy finos (Du et al. 2009), el cual aquí fue identificado en Bahía Blanca, donde predominaron los limos y arcillas. Si bien géneros como *Navicula* y *Nitzschia* son los que dominaron la comunidad de diatomeas (al igual que en otros sistemas costeros, ej. Thornton et al. 2002, Haubois et al. 2005), dentro de estos géneros algunas especies suelen encontrarse relacionadas con factores ambientales que son influenciados por la composición granulométrica (ej. concentración de nutrientes, contenido de agua). Por ejemplo, a *Navicula salinarum* se la ha relacionado con concentraciones altas de nutrientes (Underwood y Provot 2000), y

aquí se la ha encontrado en Bahía Blanca. De esta forma, estas observaciones muestran que la composición granulométrica podría actuar a distintos niveles de la composición del MFB como su principal fuerza estructurante.

La biomasa del MFB es uno de los principales atributos utilizados para caracterizar a esta comunidad (Blanchard 1990). Los valores promedio más altos de clorofila *a* hallados aquí se registraron en Bahía Samborombón y Bahía Anegada, seguidos por los de Mar de Chiquita y oscilaron entre 2,64 $\mu\text{g cm}^{-2}$ y 12,20 $\mu\text{g cm}^{-2}$. En comparación con lo reportado en sistemas similares de otros sitios en el mundo, estos valores son menores a los reportados para el sur de California (Armitage y Fong 2004), similares a los reportados en intermareales de la Bahía Marennes-Oleron en Francia (Blanchard et al. 2001) y mayores a los registrados en el estuario Tagus de Portugal (Cartaxana et al. 2006). Sin embargo, Bahía Blanca presentó una biomasa MFB marcadamente menor que en el resto de los sitios. Como se mencionó anteriormente, la resuspensión es uno de los factores que afecta la biomasa del MFB y el grado de resuspensión está determinado en parte por la proporción de sedimento fino que conforma el sedimento (Barranguet et al. 1997). Bahía Blanca es el sitio que presentó mayor proporción de la fracción < 62 micras, lo cual podría indicar que la resuspensión en este sitio es potencialmente alta. Sumado a ello, el estuario de Bahía Blanca se encuentra en un estado erosivo general, en el que el transporte de sedimentos desde las planicies y marismas es alto y el aporte de sedimentos al sistema es muy bajo (Perillo 1995). Además, se conoce que la bioturbación por macrofauna puede contribuir a esta pérdida de biomasa MFB (Rakotomalala et al. 2015). En particular, en Bahía Blanca la intensidad de bioturbación es más alta que en otros sitios para todas las zonas. En relación a esto, mediante experimentos previos realizados en este sitio, se ha demostrado que los montículos de sedimento generados por la bioturbación del cangrejo cavador *Neohelice granulata* (macroinvertebrado que se encuentra en altas densidades) son más fácilmente removidos por las corrientes de agua

(Escapa et al. 2008). Relaciones similares fueron reportadas por Orvain et al. (2014) en la Bahía Marennes-Oléron, cuya composición granulométrica está dominada por limos y arcillas, al igual que en Bahía Blanca, y el efecto de la bioturbación por el caracol hidróbido *Peringia ulvae* facilita la resuspensión de sedimento y clorofila *a*. De esta forma, el efecto de las corrientes mareales en la resuspensión de sedimento, ante una composición granulométrica dominada por sedimentos muy finos podría ser un factor que modula la biomasa MFB y, en este contexto particular, el proceso de bioturbación podría facilitar su resuspensión.

4.2. Características del MFB a nivel local.

Varios factores pueden estructurar al MFB, y la relevancia de los mismos varía de acuerdo a la escala de análisis utilizada. Dado que las zonas intermareales de un mismo sitio están sometidas a similares períodos de lluvias e intensidad de viento, y su composición granulométrica presentó diferencias mínimas, adquieren relevancia factores como la concentración local de nutrientes, los gradientes de salinidad entre zonas y otros procesos como la competencia intraespecífica y la bioturbación por macrofauna.

Las D40 dominaron en todas las planicies de marea (aunque la identidad de especies pueda variar entre sitios), y las CF presentaron una alta abundancia en las marismas. Las marismas son zonas más protegidas del oleaje y del viento que las planicies de marea, debido principalmente a la presencia de plantas vasculares que atenúan los efectos del oleaje funcionando como barreras (Duarte et al. 2013), mientras que las planicies de marea son sometidas frecuentemente a eventos de resuspensión del sedimento superficial. Las diatomeas epipélicas que dominaron en las planicies pueden realizar movimientos de desplazamiento vertical a través del sedimento, lo cual les permite posicionarse en zonas más profundas (Consalvey et al. 2004), y así evitar ser

resuspendidas junto con el sedimento que se remueve por efecto del viento y del oleaje. Por el contrario, si bien las cianobacterias filamentosas presentan cierta movilidad, es muy reducida y más aún cuando los tricomas se entrelazan formando matas densas. Esta condición hace que sean resuspendidas más fácilmente (Armitage y Fong 2004), disminuyendo su viabilidad en zonas más dinámicas como lo son las planicies de marea. A pesar de estas diferencias entre planicies y marismas, la composición del MFB a escala local presentó menor variabilidad que a escala regional, e incluso hubo zonas de un mismo sitio que presentaron la misma composición (zona de transición y marisma de *S. densiflorus* en Mar Chiquita y marismas en Bahía Anegada). Esto probablemente se deba a que las zonas de un mismo sitio presentan un rango de variabilidad ambiental que algunas especies toleraran, permitiéndoles distribuirse en todas las zonas, ya sea con abundancias similares o diferentes.

Asimismo, la biomasa del MFB presentó una baja variabilidad entre zonas, mientras que la abundancia fue mucho más variable. Estas diferencias y similitudes en la estructura del MFB podrían estar determinadas por diversos factores, de los cuales la concentración de nutrientes en la superficie del sedimento constituye un ejemplo (Zong y Horton 1999, Paterson y Hagerthey 2001). La evidencia actual muestra que las relaciones entre la abundancia y/o biomasa del MFB y la concentración de nutrientes no se pueden generalizar, y son inherentes al sitio de estudio, donde el contexto biológico y ambiental contribuyen a determinar estas posibles relaciones (Jonge et al. 2012). Para entender si el MFB está limitado por nutrientes suelen determinarse las correlaciones entre la biomasa total y la concentración de nutrientes, si esas correlaciones son positivas puede hipotetizarse que los nutrientes son limitantes (Underwood et al. 1998). En los sitios aquí estudiados dichas correlaciones no fueron verificadas, con lo cual la biomasa del MFB de la zona costera bonaerense no se encuentra limitada por nutrientes. Estos resultados coinciden con los reportados para otros sistemas intermareales como el

estuario Colne en Gran Bretaña (Underwood et al. 1998), donde la biomasa es casi 3 veces mayor que en los sitios aquí estudiados, las $[\text{NH}_4^+]$ y $[\text{NO}_2^-]$ son similares, pero la $[\text{NO}_3^-]$ es aproximadamente 3 veces menor; y el estuario Tagus (Jesus et al. 2009) donde la biomasa es similar pero la concentración de nutrientes es 2 órdenes de magnitud menor.

Si bien las relaciones entre los nutrientes y el MFB pueden ser abordadas en términos generales (i.e. sin discriminar los grupos taxonómicos que lo conforman), la comprensión de los procesos que estructuran al MFB es mejor alcanzada si se identifican los taxa que lo componen (Yallop et al. 1994). En este sentido se han identificado relaciones de nutrientes con grupos específicos que conforman el MFB (ej. Underwood et al. 1998). Se considera, por ejemplo, que las cianobacterias se ven favorecidas en ambientes con bajo contenido de nutrientes, y pueden ser perjudicadas en un entorno opuesto, donde otros grupos con tasas de crecimiento más rápidas son los dominantes (Stal 2010). En los sitios analizados aquí, las CF presentaron abundancias altas en las marismas, pero la concentración de nutrientes no difirió entre las zonas de un mismo sitio y en este sentido la mayoría de las correlaciones entre su abundancia relativa y la concentración de los nutrientes estudiados no fue significativa. Las excepciones fueron Bahía Samborombón donde se halló una correlación negativa con la $[\text{NH}_4^+]$ y en Bahía Blanca donde hubo una correlación positiva con dicho nutriente, pero probablemente indiquen competencia con D40 ya que en esos mismos sitios se registraron las correlaciones opuestas para este último grupo. Las cianobacterias también alcanzan abundancias altas en marismas de otros lugares del mundo (ej. Península de Yucatán, Rejmánková et al. 2004; Sur de California, Janousek et al. 2007) y se cree que se debe a su alta tolerancia a niveles altos de desecación, así como también a condiciones hipersalinas (Stal 2010) y altas temperaturas (Sullivan y Currin 2000). En el caso de las diatomeas, se ha observado que presentan una alta tasa de crecimiento y ante el

aumento de nutrientes en el sistema, pueden aumentar su abundancia (Sundbäck y Snoeijs 1991). Sin embargo, en trabajos donde se estudió la composición del MFB a lo largo de un gradiente de nutrientes en sitios con una alta concentración de nutrientes, se halló que algunos grupos de diatomeas se ven afectados negativamente por las $[\text{NH}_4^+]$ y $[\text{NO}_3^-]$ cuando superan un determinado umbral (Underwood y Provot 2000). En la misma línea que lo ocurrido con las CF, las D40 no presentaron relaciones entre su abundancia relativa y la concentración de nutrientes, excepto en Bahía Blanca, donde las altas $[\text{NH}_4^+]$ y $[\text{NO}_2^-]$ se correlacionaron de forma negativa con la abundancia relativa de D40, reforzando el posible efecto nocivo de los nutrientes en altas concentraciones mencionado anteriormente. De esta forma, a través de un análisis general (i.e. relación biomasa total-nutrientes) y otro más particular involucrando grupos taxonómicos, se comprobó que la biomasa y abundancia del MFB no se encuentran estructuradas por los nutrientes estudiados.

El MFB tiene una gran influencia en la dinámica de flujos de nutrientes de ambientes intermareales (Sundbäck y McGlathery 2005 y referencias allí), y de acuerdo a su composición y estructura, pueden alterarlos significativamente. El NH_4^+ es un soluto de gran importancia para el MFB por ser el nutriente que se asimila con mayor eficacia (Ni Longphurt et al. 2009). El MFB, junto a otros factores (ej. tamaño de grano, actividad de macrofauna), puede regular el flujo de NH_4^+ a través de la asimilación del mismo (Sundbäck et al. 2000), y la magnitud de dicho proceso está relacionada con la abundancia total del MFB. En este sentido, se considera que una alta abundancia de MFB asimila cantidades altas de NH_4^+ , lo cual disminuye su flujo hacia la columna de agua (Brito et al. 2011). En este trabajo no se hallaron relaciones entre la abundancia total del MFB y el flujo de NH_4^+ en ningún sitio. En cuanto al flujo de NO_3^- , si bien es otro soluto que el MFB puede utilizar para su metabolismo, se ha demostrado que en presencia de NH_4^+ , este último es preferido (Lomas y Glibert 1999) con lo cual el MFB

podría no tener influencia en el flujo de NO_3^- ante la disponibilidad de NH_4^+ . De todas formas, es importante resaltar que el efecto de la bioturbación puede afectar los flujos de NH_4^+ y NO_3^- tanto en planicies de marea como en marismas (Fanjul et al. 2011), además de que las plantas vasculares de las marismas también utilizan dichos nutrientes (Welsh 2000), lo cual podría modificar sus flujos independientemente de la abundancia del MFB. En relación al flujo de PO_4^{2-} , algunos trabajos han demostrado que las cianobacterias utilizan este soluto para su metabolismo, adquiriendo tasas de crecimiento más rápidas (Pinckney et al. 1995, Armitage et al. 2006). En este contexto, se esperaría que en las zonas donde CF presentó abundancias relativas altas, el flujo de PO_4^{2-} sea alto pero negativo. Sin embargo, el flujo de PO_4^{2-} en dichas zonas fue bajo. Esto podría deberse a que, en presencia de oxígeno, el ión fosfato es adsorbido por las partículas de arcillas con carga positiva que conforman el sedimento, generando un precipitado insoluble (Alongi et al. 1992). El resultado final es que su concentración en la columna de agua disminuye, dificultando así su estimación utilizando cámaras bentónicas. Además, la bioturbación probablemente favorezca este proceso ya que inyecta oxígeno en capas profundas del sedimento (Daleo et al. 2007).

5. Conclusión

Los resultados obtenidos en este capítulo mostraron que, al igual que en muchos otros ambientes intermareales, el MFB de la costa de la provincia de Buenos Aires está conformado mayormente por diatomeas y en menor proporción por cianobacterias. Cuando se consideró la composición detallada del MFB (i.e. abundancia de cada taxa identificado) se demostró que la variabilidad en este atributo es mayor a escala regional que a escala local. La biomasa (i.e. concentración de clorofila *a*) presentó valores intermedios a los reportados para otros sistemas costeros similares y las relaciones comúnmente evaluadas entre este atributo y la abundancia total y la producción

primaria no fueron corroboradas para los sitios aquí estudiados. Esto indica que dichas relaciones probablemente estén influenciadas por otros factores, como la propia composición. También se mostró que los nutrientes no son un factor limitante en esta zona de estudio, lo cual fue comprobado tanto a nivel de la biomasa general, como a nivel particular (i.e. utilizando la abundancia relativa de los grupos taxonómicos dominantes). Finalmente, en relación a la capacidad funcional del MFB, la producción primaria no presentó variabilidad entre escalas, mientras que los flujos de nutrientes fueron mucho más variables, probablemente porque otros organismos como los bioturbadores y las plantas vasculares de las marismas también influyen en su magnitud y dirección.

6. Figuras

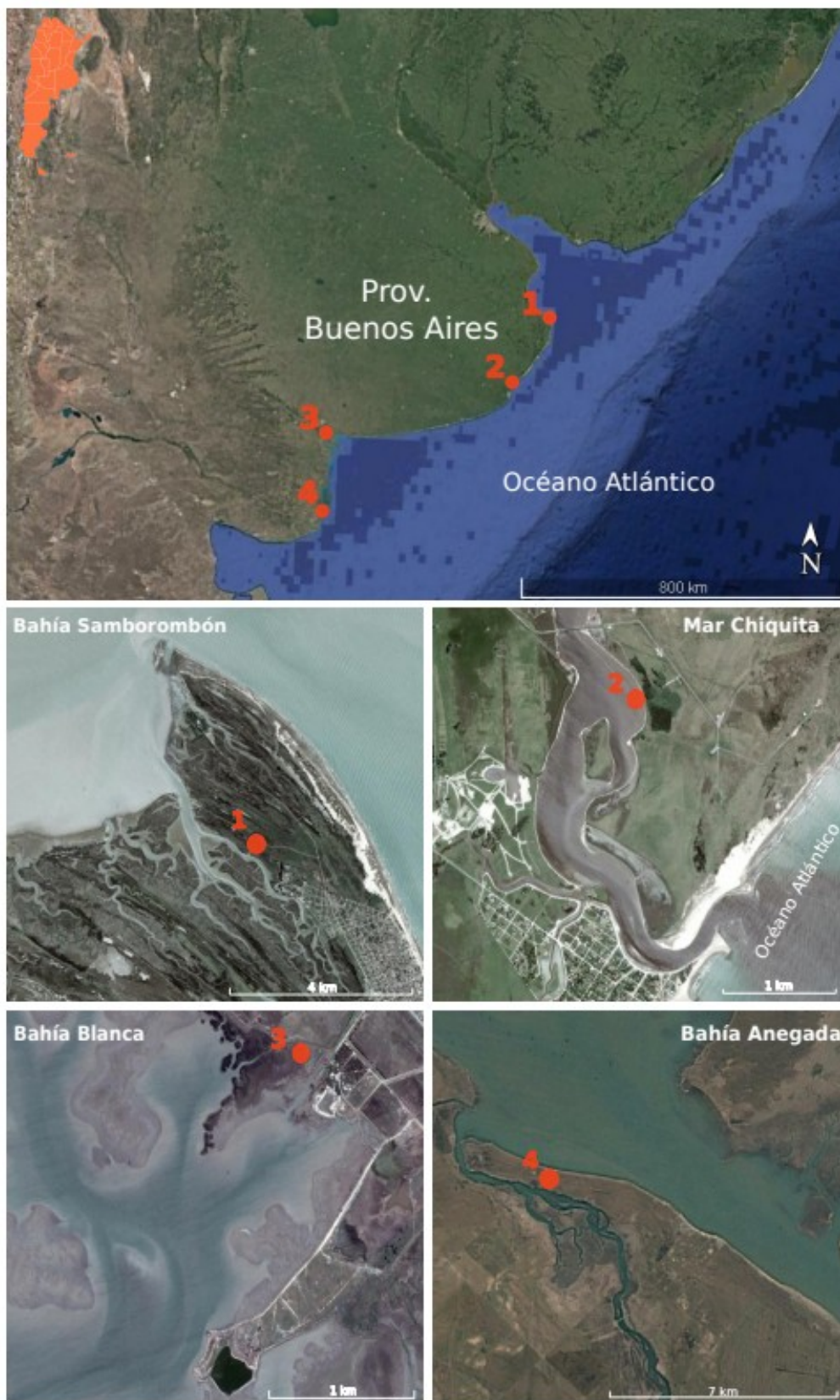


Figura 1. Ubicación geográfica de los sitios de estudio.

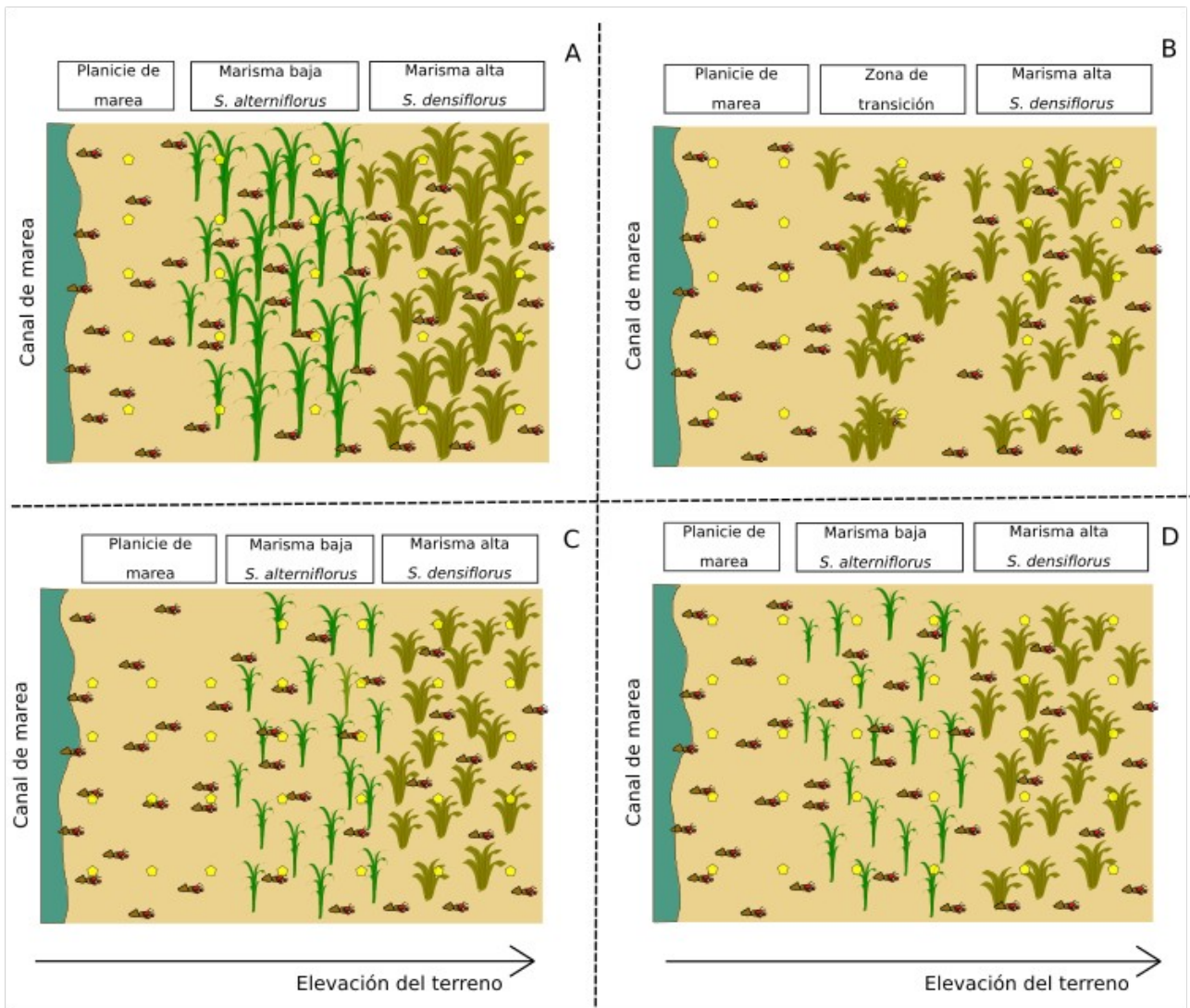


Figura 2. Esquema de la grilla de muestreo implementada en A) Bahía Samborombón, B) Mar Chiquita, C) Bahía Blanca, D) Bahía Anegada. En cada sitio se realizaron cinco transectas equidistantes que abarcaron desde la zona baja (planicie de marea) hasta la zona alta (marisma de *S. densiflorus*). Los símbolos amarillos indican los puntos de muestreo que constituyeron las transectas.

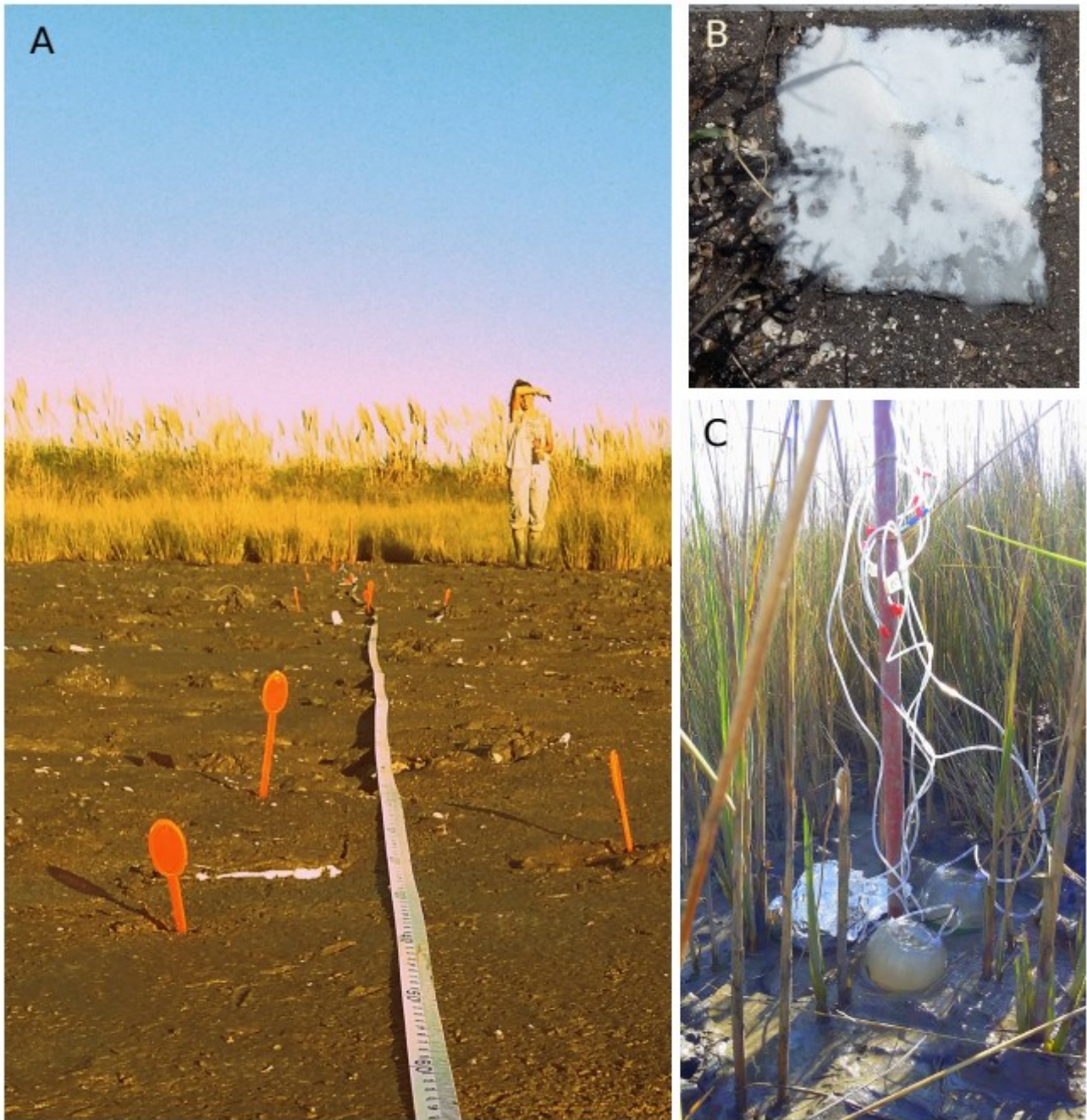


Figura 3. A) Grilla de muestreo basado en transectas, donde se distribuyeron puntos de muestreo (estacas naranjas) desde la zona baja de planicies de marea a la zona alta de marismas de *S. densiflorus*. B) Microesferas de vidrio esparcidas en la superficie del sedimento para estimar la intensidad de bioturbación. C) Cámaras bentónicas durante la incubación de la superficie sedimento-agua para estimar GPP y flujos de nutrientes.

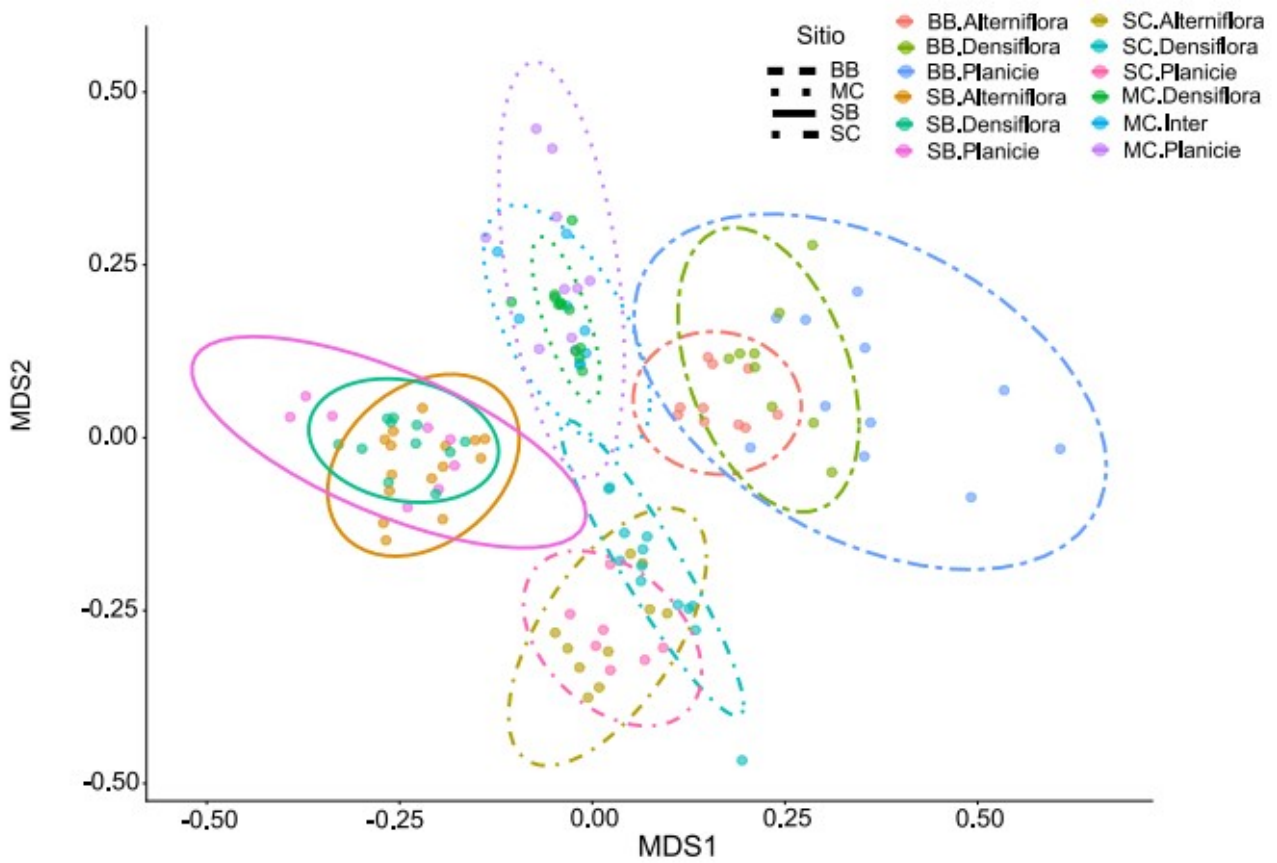


Figura 4. NMDS basado en la abundancia de cada taxa identificado en cada zona de cada sitio. La líneas representan las elipses de confianza de 0,95.

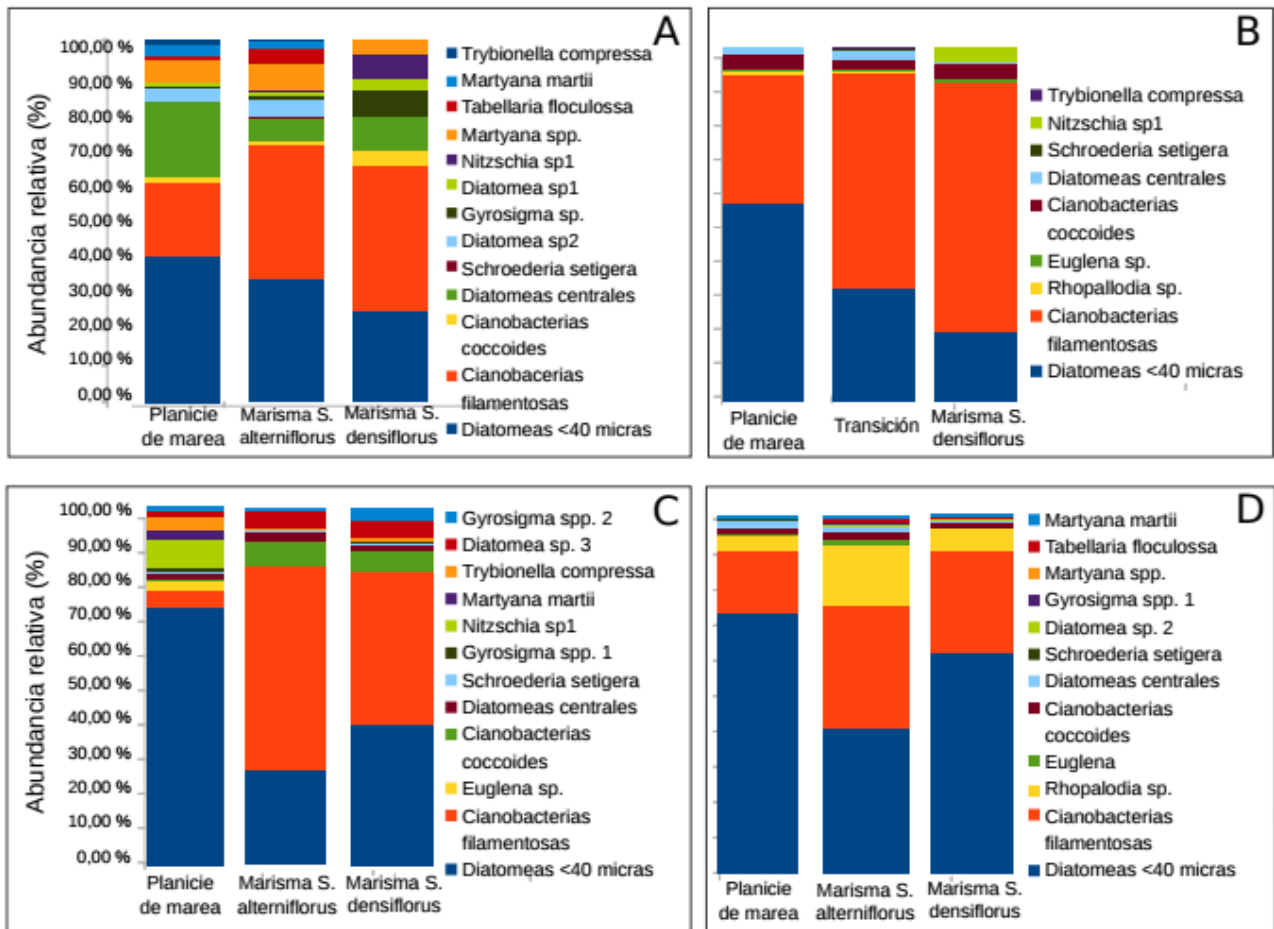


Figura 5. Abundancia relativa de los taxa identificados en cada zona de A) Bahía Samborombón, B) Mar Chiquita, C) Bahía Blanca, D) Bahía Anegada. En A) Diatomeas < 40 μ m incluye especies pennadas del género *Nitzschia* y *Navicula*, además de *Cymbella* sp, *Frustulia* sp. y *Stauroneis* sp. En B) Diatomeas < 40 μ m incluye especies pennadas del género *Nitzschia*, además de *Navicula criptocephala*, *Epithemia* sp y *Eunotia* sp. En C) Diatomeas < 40 μ m incluye especies pennadas pertenecientes al género *Navicula* y *Nitzschia*, además de *Navicula salinarum*, *Cymbella* sp y *Surirella* sp. En D) Diatomeas < 40 μ m incluye especies pennadas pertenecientes al género *Nitzschia* y *Navicula*, además de *Eunotia* sp y *Pinnularia* sp. Para todos los sitios, Diatomeas centrales incluye *Cyclotella meneghineana*, *Thalassiosira decipiens* y *Actinopterychus splendens*. Cianobacterias coccoides incluye *Chroochoccus* sp. *Myxosarcina* sp. y *Chroochoccal* spp. Cianobacterias filamentosas incluye *Oscillatoria formosa*, *Oscillarotia* sp., *Lyngbia aestuari*, *Leptolyngia* sp., *Anabaena* sp., *Lyngbia* sp.

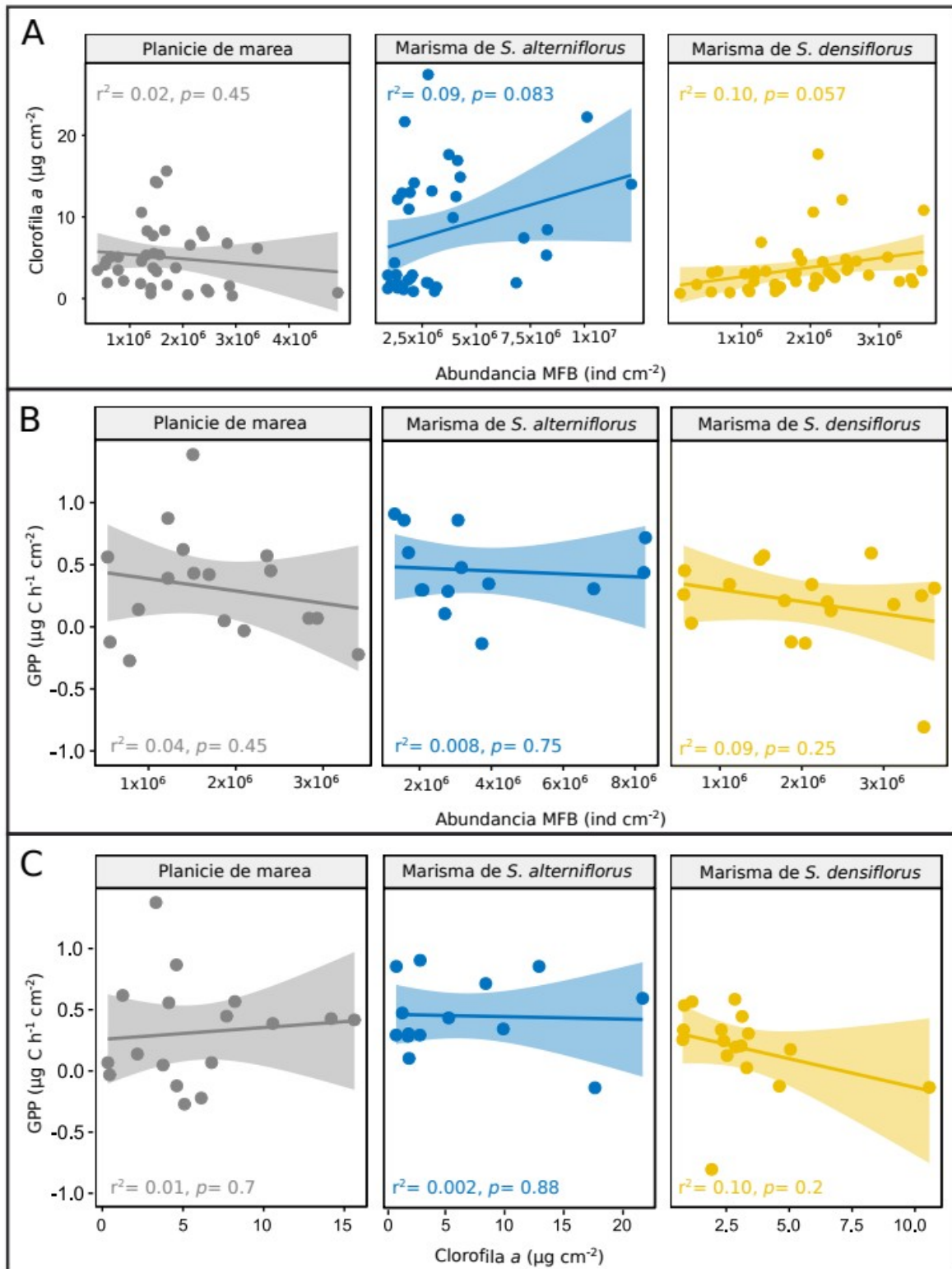


Figura 6. Correlaciones a escala regional entre A) Biomasa y abundancia total del MFB, B) GPP y abundancia total y C) GPP y biomasa del MFB en cada zona.

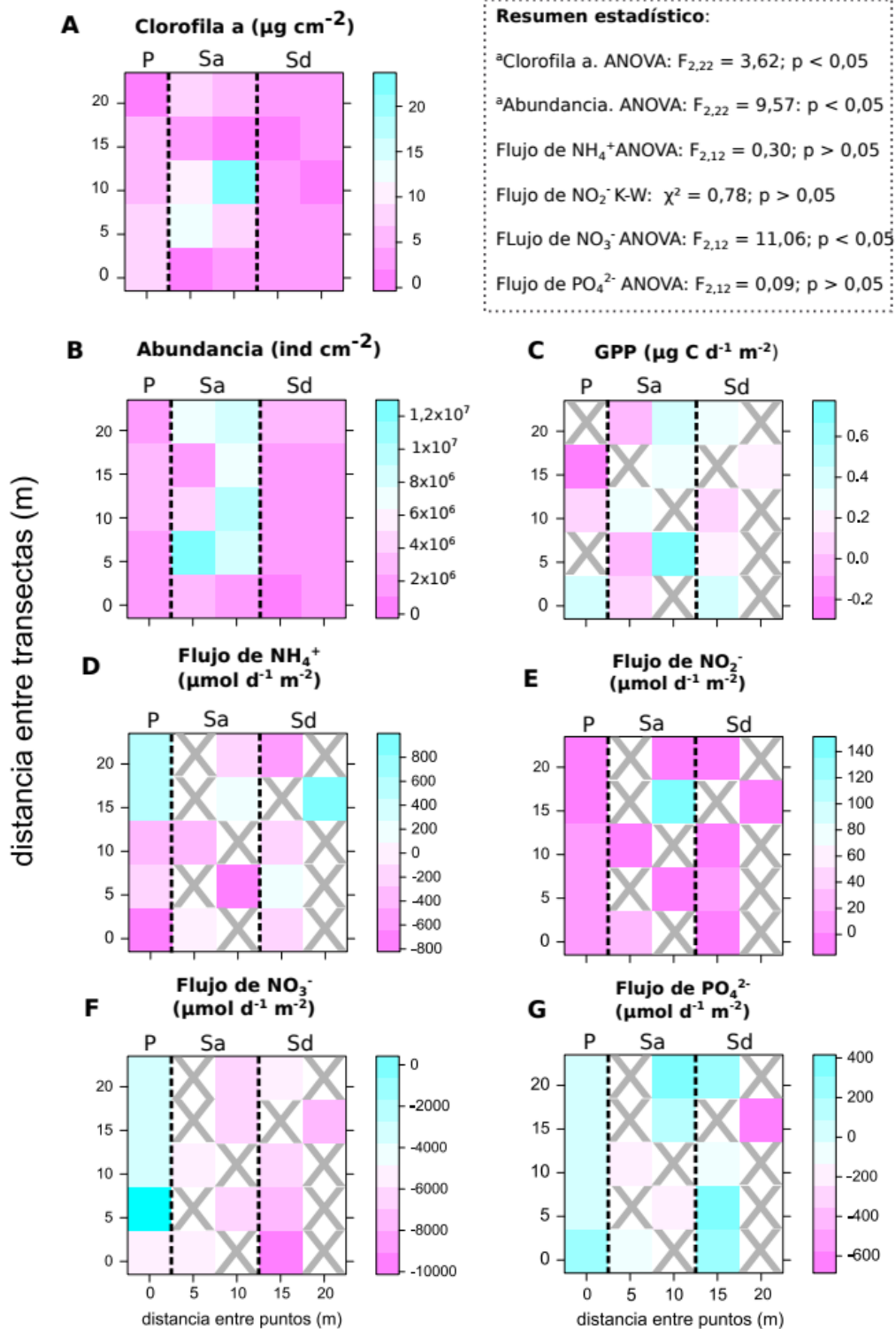


Figura 7. Mapas de nivel representado la estructura y funciones del MFB en Bahía Samborombón en cada punto de las transectas muestreadas a lo largo del intermareal. De aquí en adelante las “X” indican puntos de muestreo para los que no se registró el valor de la variable correspondiente. P: Planicie de marea, Sa: marisma de *S. alterniflorus*, Sd: marisma de *S. densiflorus*.

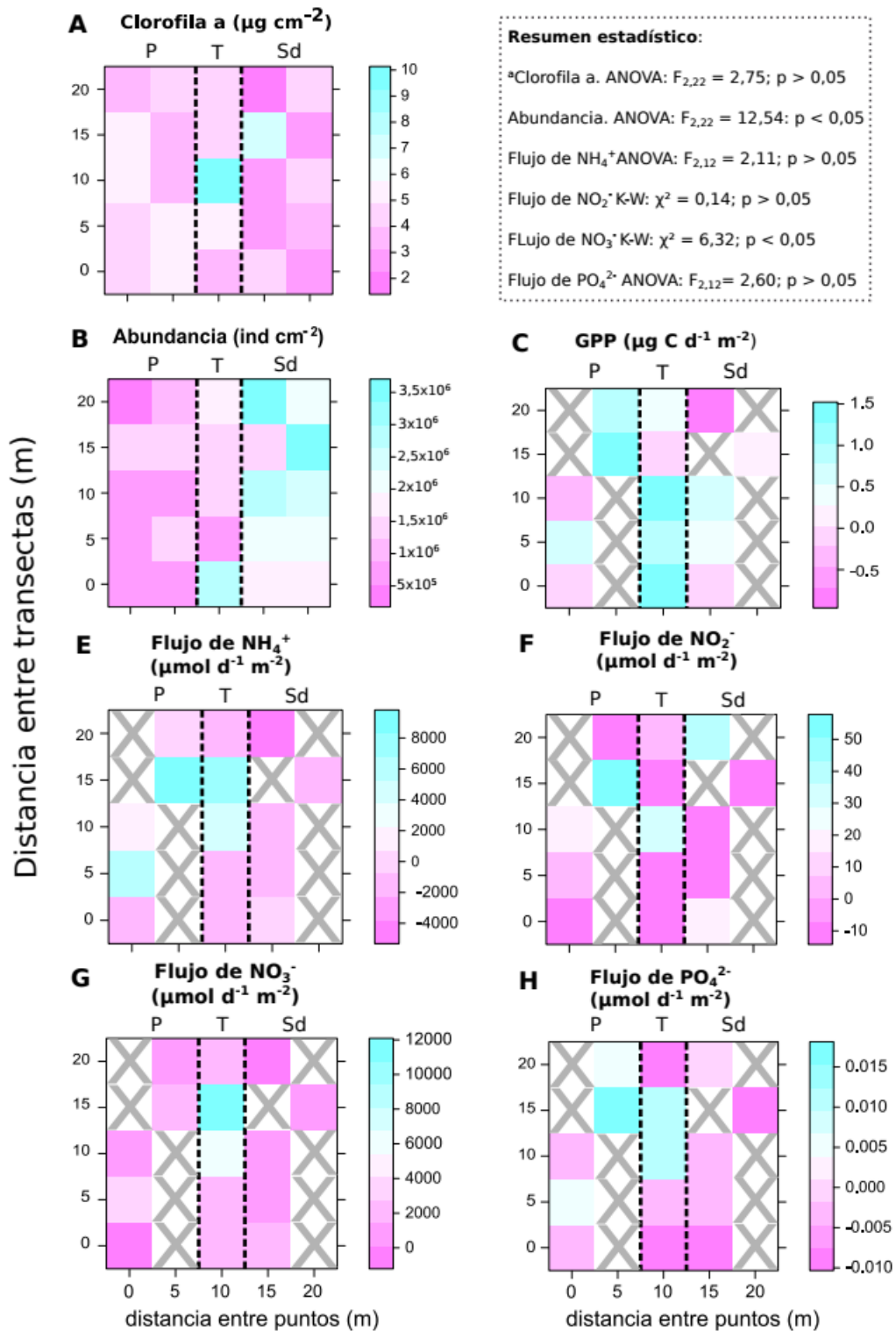


Figura 8. Mapas de nivel representado la estructura y funciones del MFB en Mar Chiquita en cada punto de las transectas muestreadas a lo largo del intermareal. P: Planicie de marea, T: zona de transición, Sd: marisma de *S. densiflorus*.

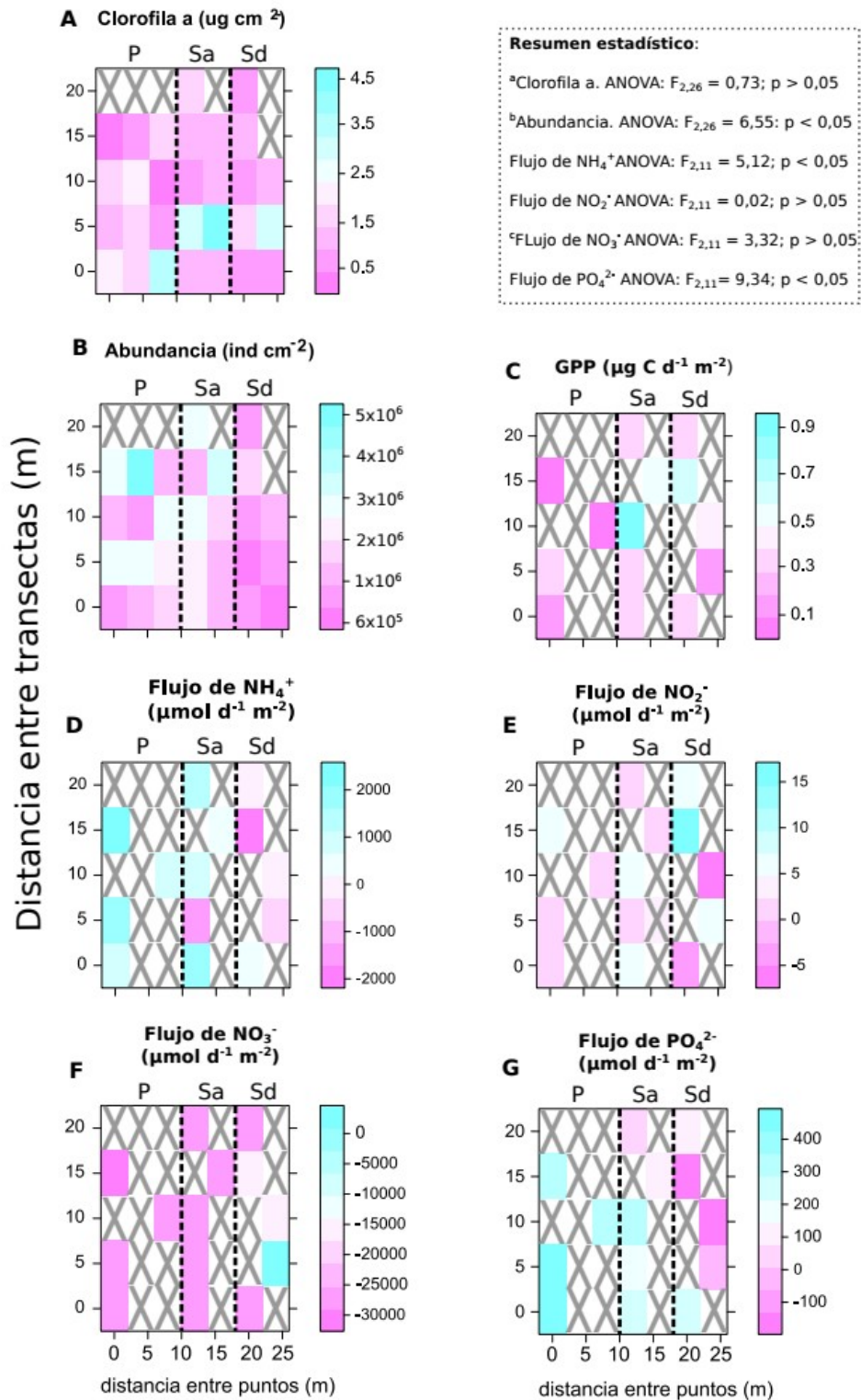


Figura 9. Mapas de nivel representado la estructura y funciones del MFB en Bahía Blanca en cada punto de las transectas muestreadas a lo largo del intermareal. P: Planicie de marea, Sa: marisma de *S. alterniflorus*, Sd: marisma de *S. densiflorus*.

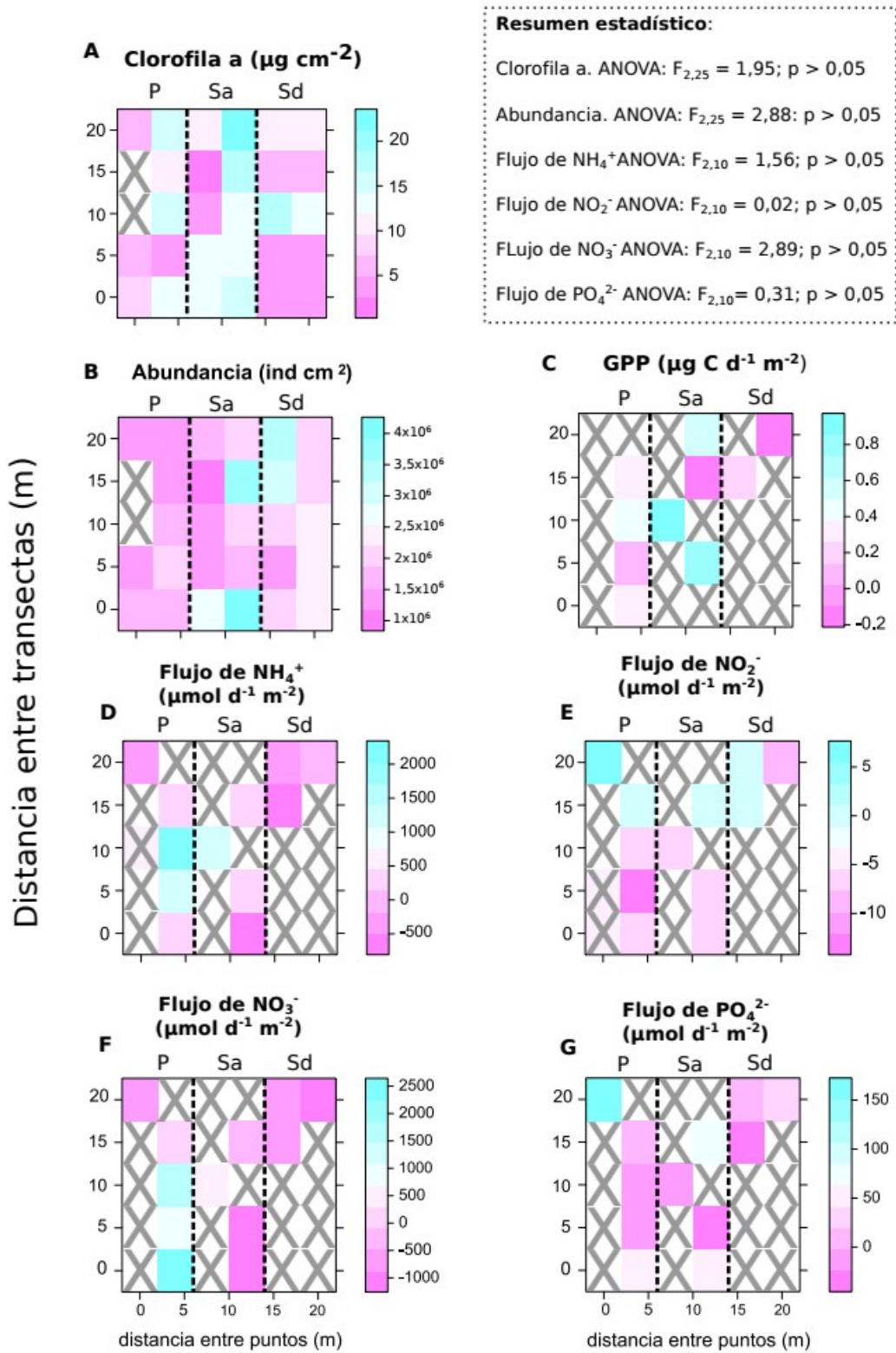


Figura 10. Mapas de nivel representado la estructura y funciones del MFB en Bahía Anegada en cada punto de las transectas muestreadas a lo largo del intermareal. P: Planicie de marea, Sa: marisma de *S. alterniflorus*, Sd: marisma de *S. densiflorus*.

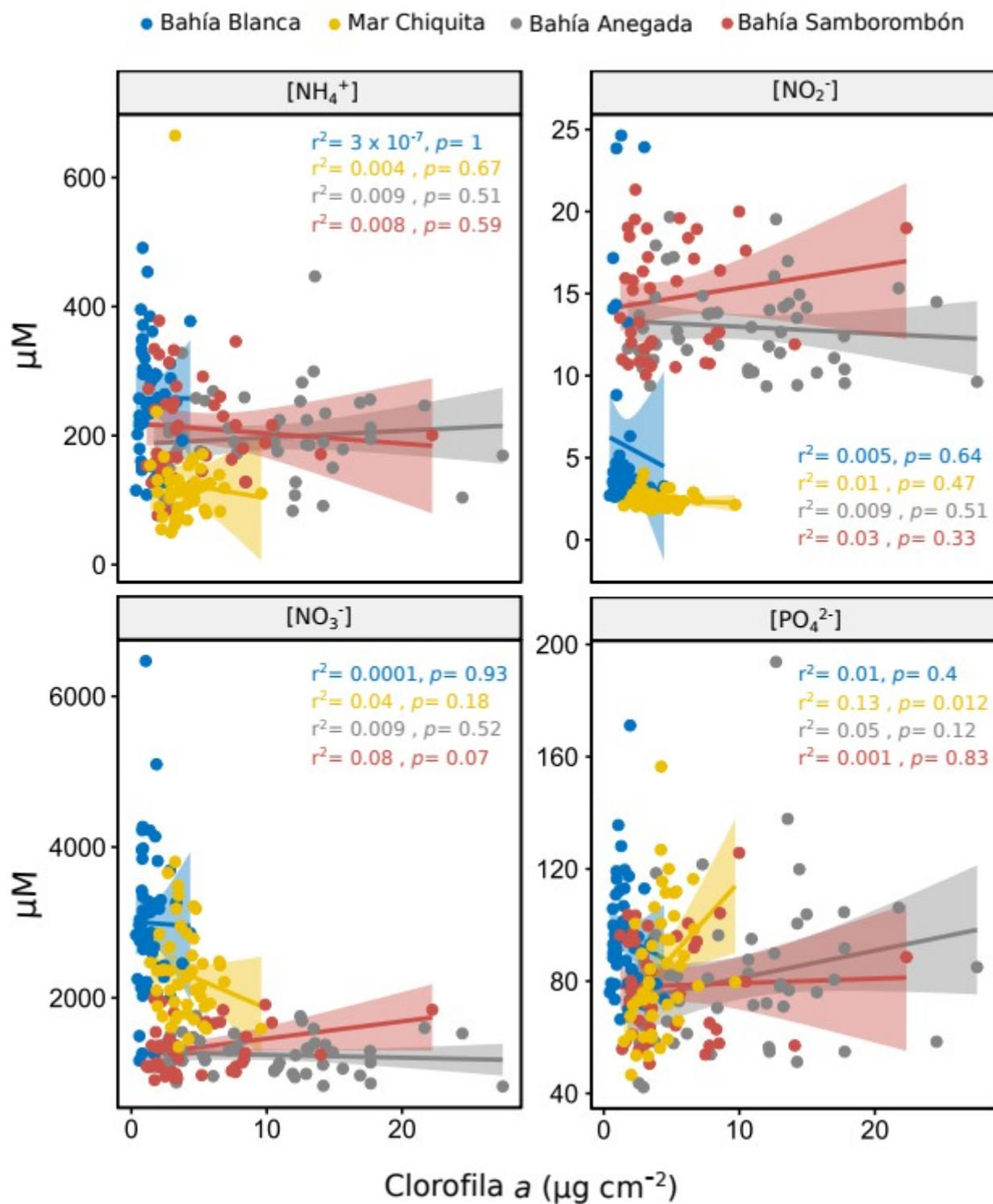


Figura 11. Correlaciones entre la clorofila del MFB y la concentración de NH_4^+ , NO_2^- , NO_3^- y PO_4^{2-} en cada sitio.

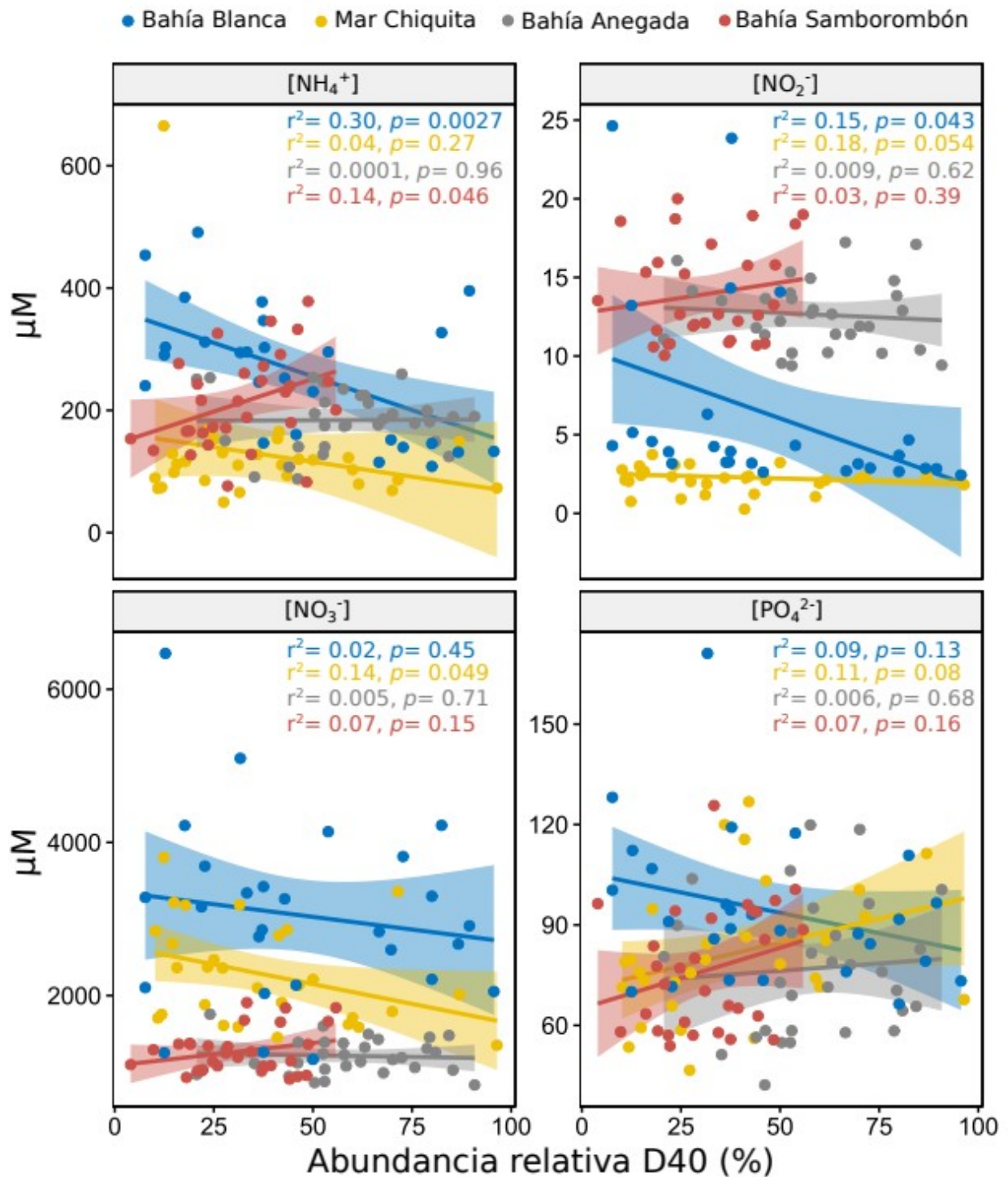


Figura 12. Correlaciones entre la abundancia relativa de diatomeas < 40 μm y la concentración de NH₄⁺, NO₂⁻, NO₃⁻ y PO₄²⁻ en cada sitio.

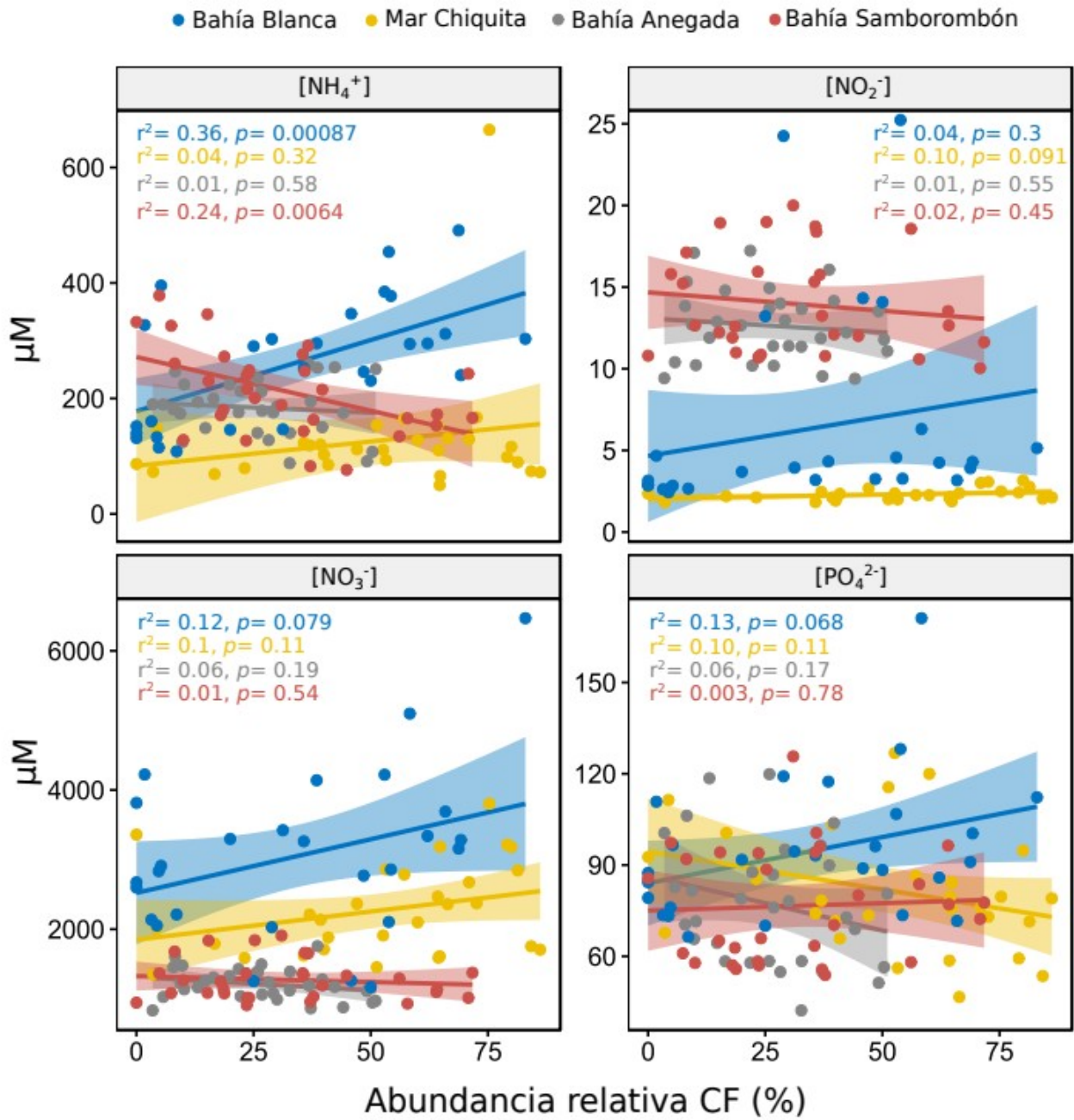


Figura 13. Correlaciones entre la abundancia relativa de cianobacterias filamentosas y la concentración de NH_4^+ , NO_2^- , NO_3^- y PO_4^{2-} en cada sitio.

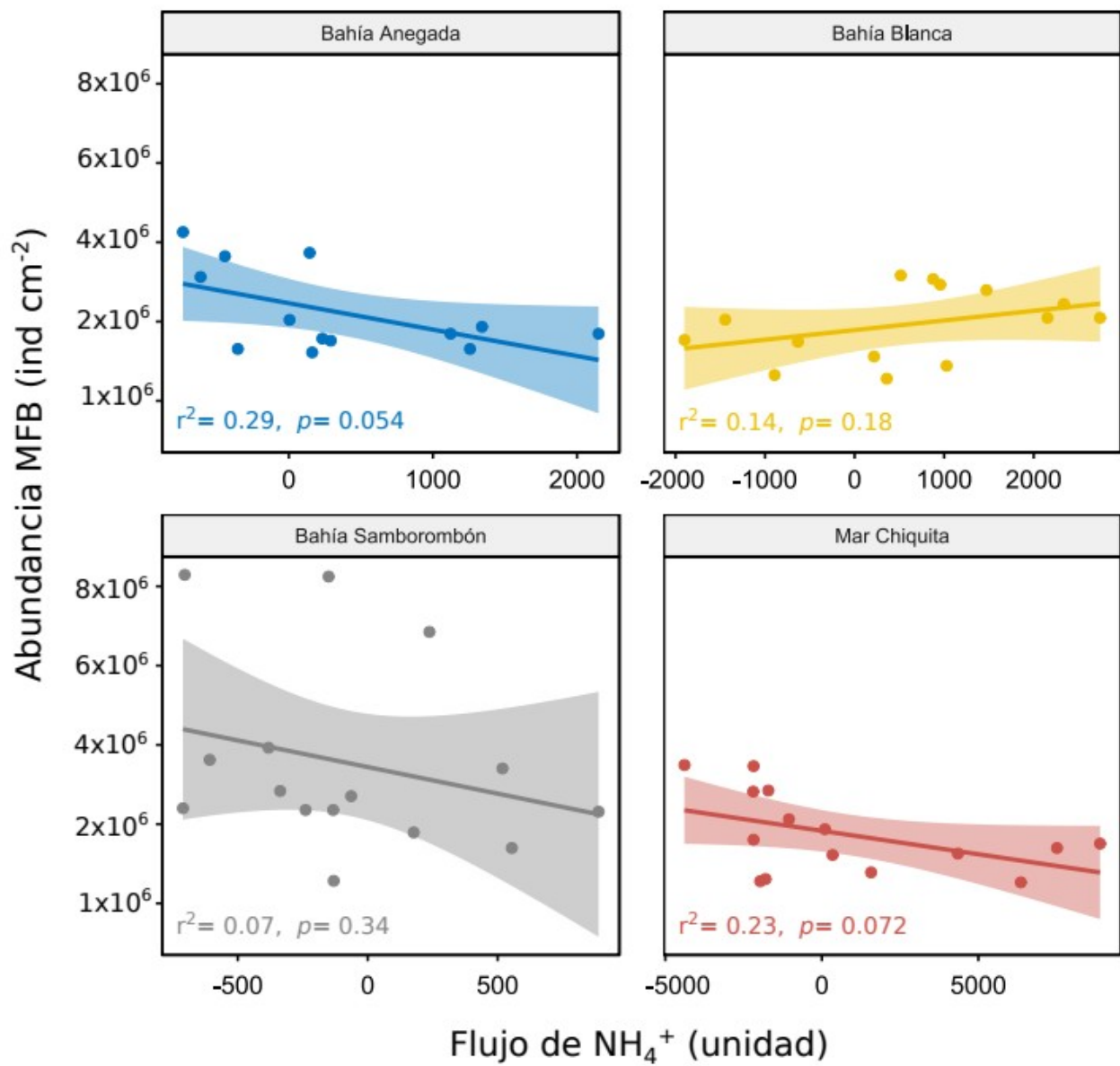


Figura 14. Correlaciones entre la abundancia total del MFB y el flujo de NH₄⁺ en cada sitio.

7. Tablas

Tabla 1. Caracterización de la distribución granulométrica en cada zona de cada sitio. Fracción > 500 μ = arenas gruesas; > 250 μ = arenas intermedias; > 125 μ = arenas finas; > 62 μ = arenas muy finas; < 62 μ = limos y arcillas. Los valores corresponden a la media y (desvío estándar).

	> 500 μ	250-500 μ	125-200 μ	62-125 μ	< 62 μ
Planicie Bahía Samborombón	2,29 (0,03)	20,36 (0,08)	54,93 (0,08)	6,47 (0,04)	15,96 (0,09)
Marisma <i>S. alterniflorus</i> Bahía Samborombón	1,88 (0,02)	20,35 (0,10)	64,29 (0,07)	5,82 (0,03)	7,65 (0,05)
Marisma <i>S. densiflorus</i> Bahía Samborombón	3,65 (0,03)	25,98 (0,12)	56,12 (0,07)	5,10 (0,02)	9,15 (0,05)
Planicie Mar Chiquita	4,21 (0,01)	7,82 (0,05)	39,14 (0,1)	29,34 (0,1)	19,50 (0,07)
Zona transición Mar Chiquita	5,89 (0,01)	6,56 (0,04)	42,33 (0,12)	29,61 (0,11)	15,61 (0,04)
Marisma <i>S. densiflorus</i> Mar Chiquita	4,61 (0,02)	5,16 (0,03)	42,64 (0,1)	35,88 (0,11)	11,71 (0,04)
Planicie Bahía Blanca	3,67 (0,06)	7,94 (0,07)	13,77 (0,08)	10,48 (0,03)	46,22 (0,13)
Marisma <i>S. alterniflorus</i> Bahía Blanca	2,41 (0,02)	5,35 (0,04)	9,79 (0,05)	9,13 (0,02)	58,23 (0,11)
Marisma <i>S. densiflorus</i> Bahía Blanca	1,00 (0,01)	6,51 (0,06)	11,97 (0,05)	9,02 (0,03)	61,91 (0,15)
Planicie Bahía Anegada	9,70 (0,09)	4,13 (0,03)	62,44 (0,08)	17,74 (0,05)	6,00 (0,02)
Marisma <i>S. alterniflorus</i> Bahía Anegada	3,90 (0,03)	4,04 (0,03)	73,88 (0,06)	12,99 (0,04)	5,18 (0,03)
Marisma <i>S. densiflorus</i> Bahía Anegada	3,73 (0,02)	8,95 (0,04)	73,99 (0,04)	9,06 (0,03)	4,28 (0,03)

Tabla 2. Resumen de los test estadísticos realizados a escala regional para comparar los valores medios y (desvío estándar) de las variables ambientales registradas. K-W = test de Kruskal - Wallis.

	Humedad (%)	Salinidad	MO (%)	pH	Penetrab. (N cm ⁻²)	Torsión (kg cm ⁻²)	Db (m ² año ⁻¹)	[NH ₄ ⁺] μM	[NO ₂ ⁻] μM	[NO ₃ ⁻] μM	[PO ₄ ²⁻] μM
Planicie											
Bahía Samborombón	42,37 (4,76)	4,99 (1,53)	3,40 (1,53)	6,07 (0,12)	0,00 (0,00)	0,36 (0,42)	0,29 (0,22)	229,19 (34,64)	14,33 (4,02)	1347,88 (374,73)	74,08 (21,55)
Mar Chiquita	20,82 (1,56)	15,64 (3,69)	3,68 (0,20)	6,43 (0,22)	3,00 (0,55)	3,93 (1,75)	0,00 (0,00)	107,52 (32,71)	2,11 (0,24)	2165,80 (702,29)	90,37 (18,70)
Bahía Blanca	20,09 (3,75)	26,91 (4,19)	4,47 (0,32)	7,78 (0,12)	0,15 (0,29)	0,81 (0,60)	24,77 (52,34)	169,05 (60,67)	3,06 (0,62)	2798,50 (686,54)	83,40 (12,46)
Bahía Anegada	18,77 (3,97)	11,17 (3,14)	2,22 (0,29)	7,54 (0,08)	1,01 (0,52)	0,65 (0,14)	20,57 (21,46)	200,17 (30,35)	11,91 (1,89)	1166,90 (197,92)	93,26 (18,80)
Test estadístico	ANOVA: F _{3,31} = 59,42	ANOVA: F _{3,31} = 57,41	ANOVA: F _{3,31} = 90,99	ANOVA: F _{3,26} = 216,26	K-W: x ² = 27,11	K-W: x ² = 20,92	K-W: x ² = 13,13	ANOVA: F _{3,31} = 13,35 ^a	K-W: x ² = 25,75	ANOVA: F _{3,31} = 19,55 ^b	ANOVA: F _{3,31} = 1,68 ^a
Marisma S. alterniflorus											
Bahía Samborombón	24,45 (8,67)	8,75 (2,13)	2,78 (0,41)	6,63 (0,40)	1,26 (1,15)	2,45 (1,50)	0,06 (0,07)	161,78 (61,71)	14,67 (3,41)	1371,90 (326,60)	78,60 (23,34)
Bahía Blanca	14,68 (3,95)	29,98 (4,11)	7,78 (0,34)	6,73 (0,15)	0,06 (0,17)	0,22 (0,26)	41,01 (27,54)	329,33 (64,13)	8,83 (8,79)	3676,50 (1424,80)	107,65 (30,81)
Bahía Anegada	23,24 (3,35)	15,61 (4,18)	2,38 (0,31)	7,30 (0,13)	1,83 (0,47)	1,94 (1,21)	10,67 (17,93)	180,71 (55,30)	12,82 (1,64)	1257,53 (188,11)	79,55 (20,21)
Test estadístico	ANOVA: F _{2,26} = 12,39 ^c	ANOVA: F _{2,26} = 85,84	ANOVA: F _{2,26} = 600,53	ANOVA: F _{2,20} = 11,47 ^d	K-W: x ² = 15,11	ANOVA: F _{2,23} = 17,72 ^c	ANOVA: F _{2,19} = 13,00 ^c	ANOVA: F _{2,26} = 21,31	ANOVA: F _{2,26} = 3,35 ^b	ANOVA: F _{2,26} = 22,36	ANOVA: F _{2,26} = 4,65

Marisma <i>S. densiflorus</i>											
Bahía Samborombón	23,02 (3,53)	5,25 (1,17)	3,81 (0,75)	7,42 (0,30)	2,64 (0,88)	4,34 (0,55)	0,20 (0,32)	219,78 (86,89)	13,52 (2,76)	1194,61 (183,88)	75,67 (14,71)
Mar Chiquita	19,81 (2,27)	10,34 (7,80)	3,54 (0,31)	6,39 (0,31)	3,65 (0,67)	3,88 (1,62)	0,01 (0,03)	177,41 (29,93)	2,69 (0,40)	2650,16 (479,59)	74,60 (19,19)
Bahía Blanca	23,42 (6,02)	22,75 (2,97)	6,83 (0,52)	7,41 (0,15)	0,13 (0,23)	0,78 (0,98)	100,35 (136,90)	299,97 (107,81)	7,34 (5,43)	2400,80 (992,11)	89,83 (8,58)
Bahía Anegada	20,59 (2,57)	11,71 (3,23)	2,21 (0,40)	7,57 (4,95)	2,59 (0,65)	1,95 (1,08)	111,00 (218,01)	176,04 (43,44)	12,89 (2,85)	1158,31 (231,66)	67,61 (13,91)
Test estadístico	ANOVA: F _{3,34} = 2,13	ANOVA: F _{3,34} = 34,92 ^b	ANOVA: F _{3,34} = 122,11	ANOVA: F _{3,26} = 32,44	ANOVA: F _{3,31} = 79,57 ^b	ANOVA: F _{3,28} = 19,89	K-W: x ² = 13,48	K-W: x ² = 13,33	K-W: x ² = 21,48	ANOVA: F _{3,34} = 21,55 ^a	ANOVA: F _{3,34} = 4,32

Transformaciones aplicadas: a. $\sqrt[4]{x}$, b. \sqrt{x} , c. $\log_{10}(x) + 1$, d. x^4 .

Tabla 3. Resumen de los test estadísticos realizados a escala regional para comparar los valores medios y (desvío estándar) de las variables utilizadas para caracterizar la estructura y función del ensamblaje microfitobentónico. K-W = test de Kruskal - Wallis. ANOVA W = ANOVA con corrección de Welch para varianzas desiguales.

	Clorofila <i>a</i> ($\mu\text{g cm}^{-2}$)	Abundancia (ind cm^{-2})	GPP ($\mu\text{g C d}^{-1} \text{cm}^{-2}$)	Flujo de NH_4^+ ($\mu\text{mol d}^{-1} \text{cm}^{-2}$)	Flujo de NO_2^- ($\mu\text{mol d}^{-1} \text{m}^{-2}$)	Flujo de NO_3^- ($\mu\text{mol d}^{-1} \text{m}^{-2}$)	Flujo de PO_4^{2-} ($\mu\text{mol d}^{-1} \text{m}^{-2}$)
Planicie							
Bahía Samborombón	6,01 (2,78)	247x10 ⁴ (73x10 ⁴)	0,29 (0,36)	-21,66 (550,21)	3,23 (6,19)	-3079,74 (1899,73)	68,83 (75,84)
Mar Chiquita	4,47 (0,83)	94x10 ⁴ (44x10 ⁴)	0,47 (0,69)	3037,52 (4464,57)	11,47 (25,97)	1284,84 (1362,14)	59,26 (110,36)
Bahía Blanca	1,41 (0,97)	208x10 ⁴ (117x10 ⁴)	0,12 (0,15)	1765,67 (908,76)	1,67 (3,34)	-27874,01 (3097,90)	400,81 (83,30)
Bahía Anegada	10,05 (4,39)	150x10 ⁴ (22x10 ⁴)	0,31 (0,18)	717,85 (1009,89)	-3,60 (7,19)	943,89 (1288,89)	39,11 (75,50)
Test estadístico	ANOVA: F _{3,31} = 25,72 ^a	ANOVA W: F _{3,12,9} = 7,25	ANOVA: F _{3,14} = 0,52	ANOVA W: F _{3,7,47} = 3,98	K-W: x ² = 2,34	ANOVA: F _{3,15} = 214,93	ANOVA: F _{3,15} = 16,40
Marisma							
<i>S. alterniflorus</i>							
Bahía Samborombón	7,57 (6,55)	633x10 ⁴ (357x10 ⁴)	0,38 (0,22)	-212,47 (353,10)	32,52 (61,43)	-5753,64 (511,25)	0,50 (208,49)
Bahía Blanca	1,73 (1,16)	203x10 ⁴ (82x10 ⁴)	0,44 (0,24)	714,68 (1357,80)	2,37 (3,25)	-27003,68 (905,65)	189,96 (102,93)
Bahía Anegada	12,20 (6,06)	219x10 ⁴ (109x10 ⁴)	0,55 (0,48)	404,32 (812,21)	-3,87 (3,55)	-104,39 (911,95)	13,97 (51,90)

Test estadístico	ANOVA: $F_{2,26} = 9,28$	ANOVA: $F_{2,26} = 11,57^b$	ANOVA: $F_{2,11} = 0,33$	ANOVA: $F_{2,12} = 1,27$	K-W: $\chi^2 = 6,46$	ANOVA: $F_{2,12} = 1577,2$	ANOVA: $F_{2,12} = 2,95$
Marisma							
<i>S. densiflorus</i>							
Bahía Samborombón	2,64 (0,83)	194×10^4 (85×10^4)	0,25 (0,12)	17,43 (561,98)	1,57 (3,51)	-7296,06 (1517,51)	28,39 (391,68)
Mar Chiquita	3,63 (1,53)	237×10^4 (71×10^4)	0,04 (0,54)	-1847,82 (1659,54)	6,61 (22,61)	840,70 (771,10)	-95,65 (63,00)
Bahía Blanca	1,23 (0,91)	82×10^4 (51×10^4)	0,34 (0,22)	-570,29 (916,75)	3,05 (9,28)	-15852,53 (14647,93)	-15,94 (202,93)
Bahía Anegada	7,57 (4,95)	236×10^4 (69×10^4)	0,02 (0,22)	-350,58 (319,09)	-2,98 (5,16)	-735,61 (215,42)	9,49 (36,09)
Test estadístico	ANOVA: $F_{3,34} = 16,41^b$	ANOVA: $F_{3,34} = 8,90$	ANOVA: $F_{3,13} = 0,87$	ANOVA: $F_{3,14} = 2,83$	K-W: $\chi^2 = 1,49$	K-W: $\chi^2 = 9,31$	K-W: $\chi^2 = 2,49$
Transformaciones aplicadas: a. \sqrt{x} , b. $\sqrt[4]{x}$.							

Tabla 4. Resumen de los test estadísticos realizados a escala local para comparar los valores medios y (desvío estándar) de las variables ambientales registradas. K-W = test de Kruskal - Wallis.

	Humedad (%)	Salinidad	MO (%)	pH	Penetrab. (N cm ⁻²)	Torsión (Kg cm ⁻²)	Db (m ² año ⁻¹)	[NH ₄ ⁺] μM	[NO ₂ ⁻] μM	[NO ₃ ⁻] μM	[PO ₄ ²⁻] μM
<i>Bahía Samborombón</i>											
Planicie	42,37 (4,76)	4,99 (1,53)	3,40 (0,42)	6,07 (0,12)	0,00 (0,00)	0,36 (0,42)	0,29 (0,22)	229,19 (34,64)	14,33 (4,02)	1347,88 (364,73)	74,08 (21,55)
Marisma <i>S. alterniflorus</i>	24,45 (8,67)	8,75 (2,13)	2,78 (0,41)	6,63 (0,40)	1,26 (1,15)	2,45 (1,50)	0,06 (0,07)	161,78 (61,71)	14,67 (3,41)	1371,90 (326,60)	78,60 (23,34)
Marisma <i>S. densiflorus</i>	23,02 (3,53)	5,25 (1,17)	3,81 (0,75)	7,42 (0,30)	2,64 (0,88)	4,34 (0,55)	0,20 (0,32)	219,78 (86,89)	13,52 (2,76)	1194,61 (183,88)	75,67 (14,71)
Test estadístico	K-W: χ ² = 9,78	ANOVA: F _{2,22} = 13,60	ANOVA: F _{2,22} = 8,01	ANOVA: : F _{2,22} = 32,32	K-W: χ ² = 14,62	ANOVA: F _{2,22} = 25,41	ANOVA: F _{2,17} = 2,67 ^b	ANOVA: F _{2,22} = 2,33	K-W: χ ² = 0,92	ANOVA: F _{2,22} = 1,04	ANOVA: F _{2,22} = 0,10
<i>Mar Chiquita</i>											
Planicie	20,82 (1,56)	15,64 (3,69)	3,68 (0,20)	6,43 (0,22)	3,00 (0,55)	3,93 (1,75)	0,00 (0,00)	107,52 (32,71)	2,11 (0,24)	2165,80 (702,29)	90,37 (18,70)
Zona transición	21,88 (1,58)	19,52 (7,93)	3,72 (0,48)	6,45 (0,23)	3,15 (0,38)	4,50 (1,46)	0,00 (0,00)	97,81 (21,83)	2,17 (0,13)	2027,64 (503,46)	80,13 (24,34)
Marisma <i>S. densiflorus</i>	19,81 (2,28)	10,34 (4,85)	3,54 (0,29)	6,39 (0,30)	3,65 (0,66)	3,88 (1,48)	0,01 (0,03)	177,41 (173,54)	2,69 (0,39)	2650,16 (594,33)	74,60 (19,09)
Test estadístico	ANOVA: F _{2,22} = 2,07	ANOVA: F _{2,22} = 5,85	ANOVA: F _{2,22} = 0,77	ANOVA: : F _{2,22} = 0,07	ANOVA: F _{2,22} = 3,40	ANOVA: F _{2,22} = 0,29	K-W: χ ² = 3,91	K-W: χ ² = 4,15	ANOVA: F _{2,22} = 10,48 ^a	ANOVA: F _{2,22} = 2,23	ANOVA: F _{2,22} = 1,58
<i>Bahía Blanca</i>											
Planicie	20,09 (3,75)	26,91 (4,19)	4,47 (0,32)	7,78 (0,12)	0,15 (0,29)	0,81 (0,60)	24,77 (52,34)	169,05 (60,67)	3,06 (0,62)	2798,50 (686,54)	83,40 (12,46)
Marisma	14,68	29,98 (4,11)	7,78 (0,34)	6,73	0,06	0,22	41,01	329, 33	8,83	3676,50	107,65

<i>S. alterniflorus</i>	(3,95)			(0,15)	(0,17)	(0,26)	(27,54)	(64,13)	(8,79)	(1424,80)	(30,81)
Marisma	23,42	22,75 (2,97)	6,83 (0,52)	7,41	0,13	0,78	100,35	299,97	7,34	2400,80	89,83
<i>S. densiflorus</i>	(6,02)			(0,15)	(0,23)	(0,98)	(136,90)	(107,81)	(5,43)	(992,11)	(8,58)
Test estadístico	ANOVA: F _{2,26} = 8,18	ANOVA: F _{2,26} = 7,40	ANOVA: F _{2,26} = 192,27	ANOVA : F _{2,26} = 158,88	ANOVA: F _{2,26} = 0,66 ^a	ANOVA: F _{2,26} = 3,20 ^a	ANOVA: F _{2,20} = 3,68 ^a	ANOVA: F _{2,26} = 12,98	K-W: χ ² = 12,45	ANOVA: F _{2,26} = 3,41	ANOVA: F _{2,26} = 3,91

Bahía Anegada

Planicie	18,77 (3,97)	11,17 (3,14)	2,22 (0,29)	7,54 (0,08)	1,01 (0,52)	0,65 (0,14)	20,57 (21,46)	200,17 (30,35)	11,91 (1,89)	1166,90 (197,92)	93,26 (18,80)
Marisma	23,24	15,61 (4,18)	2,38 (0,31)	7,30	1,83	1,94	10,67	180,71	12,82	1257,53	79,55
<i>S. alterniflorus</i>	(3,35)			(0,13)	(0,47)	(1,21)	(17,93)	(55,30)	(1,64)	(188,11)	(20,21)
Marisma	20,59	11,71 (3,23)	2,21 (0,40)	6,81	2,59	1,95	111,00	176,04	12,89	1158,31	67,61
<i>S. densiflorus</i>	(2,57)			(0,18)	(0,65)	(1,08)	(218,01)	(43,44)	(2,85)	(231,66)	(13,91)
Test estadístico	ANOVA: F _{2,25} = 4,23	ANOVA: F _{2,25} = 4,35	ANOVA: F _{2,25} = 0,78	ANOVA : F _{2,6} = 19,43	ANOVA: F _{2,17} = 12,25	ANOVA: F _{2,13} = 6,58 ^c	K-W: χ ² = 1,22	ANOVA: F _{2,25} = 0,69	ANOVA: F _{2,25} = 0,52	ANOVA: F _{2,25} = 0,68	ANOVA: F _{2,25} = 4,69

Transformaciones aplicadas: a. $\log_{10}(x)+1$, b. \sqrt{x} , c. $\sqrt[4]{x}$.

CAPÍTULO 2

Efectos individuales y combinados de macrofauna estuarial con diferentes modos de bioturbación sobre el microfitobentos



1. Introducción

El microfitobentos (MFB) es un componente vital para el funcionamiento de los ambientes intermareales. Aproximadamente el 50% de la producción primaria de estos sistemas es aportada por el MFB (ej., Bahía Massachusetts, Estados Unidos; Cahoon et al. 1993; Hokkaido, Japón; McMinn et al. 2005). El MFB interviene en varias funciones claves de los ambientes intermareales además de la producción primaria, como la estabilización del sedimento y el ciclado de nutrientes (Middelburg et al. 2000). A través de la secreción de sustancias poliméricas extracelulares, el MFB incrementa la estabilidad y cohesión del sedimento, dada su capacidad de aglutinar las partículas que lo conforman (Brouwer et al. 2002, Underwood et al. 2005). También cumple un rol importante en la biogeoquímica del sedimento por medio de la modulación de procesos como la denitrificación, nitrificación y fijación de nitrógeno (Sundbäck et al. 2004). Dada la influencia del MFB en estas funciones ecosistémicas claves, es importante conocer cuáles son los factores que lo controlan.

El acceso a la luz y la disponibilidad de nutrientes inorgánicos se encuentran entre los principales factores que regulan la biomasa y productividad MFB (Paterson y Hagerthey 2001, Underwood 2001). Durante la marea baja, el MFB queda expuesto completamente a la luz, por lo cual este período constituye el momento de mayor captación de luz. El grado de intensidad de luz está determinado por el clima y la estación climática; y la incidencia, por la elevación del terreno y la fase de marea (Jonge et al. 2012). Estos factores, entre otros, son responsables de la variabilidad que el MFB presenta a distintas escalas temporales (ej. diarias, estacionales, Jesus et al. 2005, Brito et al. 2009). En este sentido, varios estudios realizados sobre la dinámica estacional de la biomasa del MFB (estimada a partir de la concentración de clorofila *a*) han mostrado diversos patrones correspondientes a distintos lugares del mundo, en los que algunos coinciden en picos de biomasa en primavera-verano (Underwood y

Kromkamp 1999, Montani et al. 2003), picos en invierno (Koh et al. 2007) y otros en los que no hay diferencias entre las estaciones (Brotas et al. 1995). Esto muestra que, además de la variabilidad estacional, el MFB presenta diversos patrones de acuerdo al sitio que habite. Los principales factores que se han relacionado con estas variaciones estacionales son la intensidad de luz, la temperatura, el viento y períodos de lluvia, pero no por sí solos (i.e. no independientemente) sino interactuando entre sí. De esta forma, se puede decir que el MFB se encuentra determinado por interacciones complejas entre variables ambientales (Orvain et al. 2012). En relación a la influencia de los nutrientes sobre el MFB, si bien no hay una regla general, el tipo de sedimento determina gran parte de dicha relación. Sedimentos de grano fino usualmente presentan un contenido alto de materia orgánica (MO) y concentraciones altas de nutrientes en el agua de poro, mientras que sedimentos de grano grueso suelen ser mayormente oligotróficos, por lo cual se espera que el MFB que habita estos sistemas sea limitado por nutrientes (Underwood 2001). Si bien esta es una afirmación válida, no se han logrado establecer relaciones generales entre nutrientes inorgánicos y MFB. De hecho, una de las afirmaciones más aceptadas es la relación positiva entre la concentración de NH_4^+ y la producción primaria microfitobentónica (Lohrer et al. 2004, 2010), la cual ha sido probada experimentalmente en ambientes de sedimentos finos, donde no se esperaría una limitación por nutrientes. También existen trabajos realizados en distintos sitios (ej. De Jong et al. 1994; Barranguet et al. 1998) en los que se halló que la concentración local de nutrientes no es limitante para el MFB. La evidencia muestra entonces que la relación entre el MFB y los nutrientes no puede generalizarse a todos los sistemas, constituyendo así una relación fuertemente dependiente del contexto. Además de factores ambientales, algunos factores biológicos como la herbivoría modifican la producción primaria y la abundancia del MFB (Hill et al. 1992, Miller et al. 1996), así como también la bioturbación por macrofauna bentónica (Admiraal 1984, Needham et

al. 2011). Este último constituye un factor biológico que puede modular procesos claves a nivel local (ej. remineralización de materia orgánica, Fanjul et al. 2015, erosión del sedimento, Escapa et al. 2015) siendo así un factor importante para el funcionamiento ecosistémico.

Las características de los ambientes intermareales de fondos blandos están determinadas en gran parte por la macrofauna bentónica residente (Herman et al. 1999, Ysebaert y Herman 2002, Alberti et al. 2015). A través de su desplazamiento, el tipo de metabolismo, excreciones y la creación de estructuras biogénicas por bioturbación, modifican las características físicas y químicas del sedimento. Particularmente, la bioturbación es todo proceso que implica el transporte de sedimento por un organismo, el cual de forma directa o indirecta afecta la matriz sedimentaria (Kristensen et al. 2012). Este proceso influye en la dinámica de las funciones ecosistémicas de los sistemas intermareales (Teal et al. 2013) y en particular en aquellas mediadas por el microfitobentos, a través de la modificación de su estructura (i.e. abundancia, diversidad, composición). Dependiendo de algunas características como el tipo de bioirrigación (i.e. activa o pasiva), escala espacial en la que bioturban el sedimento y tipo de transporte, se han generado clasificaciones para los distintos modos de bioturbación. Es así que distintos modos de bioturbación generan efectos diferentes en la estructura MFB. En este sentido, los biodifusores superficiales (i.e. disturbio de la superficie del sedimento a través de la locomoción y alimentación) como los caracoles hidróbidos disminuyen la abundancia total del MFB facilitando la erosión del sedimento (Orvain et al. 2004; Álvarez et al. 2013). La bioturbación generada por poliquetos muchas veces suele ser especie-específica, dando como resultado efectos diferentes. Por ejemplo, *Laeonereis culveri* (= *Laeonereis acuta*) y *Neanthes succinea* presentan el mismo modo de bioturbación, pero *L. culveri* disminuye la concentración de clorofila *a* mientras *N. succinea* no la modifica (Álvarez et al. 2018). Estas modificaciones en la

estructura del MFB pueden impactar en las funciones ecosistémicas que median (Thrush et al. 2017), aunque también la bioturbación puede modificar el flujo de esas funciones por vías indirectas. Por ejemplo, la bioturbación regenerativa por erizos y por cangrejos cavadores aumenta la producción primaria a través de la liberación de NH_4^+ desde capas profundas del sedimento a más superficiales (Lohrer et al. 2004, Needham et al. 2011). Así, la bioturbación puede generar una variedad de efectos que dependen, entre otros factores, de la frecuencia de disturbio, de la densidad y tamaño de los individuos (Posey 1987) y de la diversidad de especies (Widdicombe y Austen 1999).

Debido a la diversidad de hábitats que ofrecen, los ambientes intermareales de fondos blandos alojan una gran variedad de organismos bioturbadores y por ello es posible que en un mismo sistema coexista más de un tipo de bioturbador. Sin embargo, esta condición puede ser poco evidente a simple vista, porque en general las especies dominantes, ya sea en biomasa, abundancia o nivel de actividad, imponen sus efectos sobre los del resto, dominando así el paisaje mediante su actividad bioturbadora (Hale et al. 2014). Aún así, predecir cuál será el impacto sobre las funciones ecosistémicas es complejo, ya que no hay un método estandarizado para calcular los efectos netos de varios tipos simultáneos de bioturbación. Se ha demostrado, por ejemplo, que el efecto de una comunidad conformada por al menos tres bioturbadores distintos sobre los ciclos biogeoquímicos no es simplemente la suma de cada uno de ellos (Waldbusser et al 2004). De hecho, algunos trabajos han demostrado que cuando coexiste más de un tipo de bioturbador, el efecto de uno de ellos puede predominar sobre los demás (Mermillod-Blondin et al 2005; Wrede et al 2017). Además, es importante resaltar que los cambios antes mencionados en los factores ambientales que ocurren entre estaciones también influyen en el comportamiento, crecimiento y reproducción de la macrofauna bentónica (Jonge et al. 2012). De esta forma, la interacción entre los factores físicos, químicos y

biológicos antes mencionados constituye una compleja red de controles, generando patrones MFB multicausales.

Las planicies de marea de Mar Chiquita se encuentran habitadas por una amplia variedad de organismos. Entre ellos, se destaca la presencia de tres macroinvertebrados que se encuentran en altas densidades: el cangrejo cavador *Neohelice granulata*, el poliqueto nereido *Laeonereis culveri* y la almeja navaja *Tagelus plebeius*. Una característica que hace particular a este sistema es que las tres especies presentan distintos modos de bioturbación (*sensu* Kristensen 2012). *N. granulata* es un bioturbador regenerativo; mediante la construcción y mantenimiento de cuevas produce el transporte de grandes cantidades de sedimento y altera el funcionamiento geoquímico (Fanjul et al. 2007, 2011) generando cambios en la granulometría (Escapa et al. 2007), en el contenido de MO (Escapa et al. 2004, Fanjul et al. 2015) y nutrientes inorgánicos (Fanjul et al. 2007, 2011). *L. culveri* es un bioturbador del tipo transportador descendente que construye dos tipos de cueva en el sedimento: vertical con una única conexión con el exterior o con forma de U con dos conexiones con el exterior (Palomo et al. 2004). Su actividad produce mezcla del sedimento profundo al construir sus cuevas y genera montículos de sedimento (hasta 10 mm de alto y 3 mm de ancho) que contienen más cantidad de MO que los sedimentos adyacentes (Palomo y Iribarne 2000). Además realiza una bioirrigación activa de las cuevas. *T. plebeius* transporta sedimento verticalmente y también desestabiliza la superficie por la acción de los sifones. Esta almeja habita en cuevas permanentes de hasta 0.7 m de profundidad. Debido al colapso de sedimento superficial dentro de las cuevas, *T. plebeius* realiza un mantenimiento constante de la cueva ejerciendo presión contra las paredes mediante movimientos verticales y abertura de las valvas (Gutiérrez y Iribarne 2004). A través de dichas actividades modifica el flujo de nutrientes (Nicholaus y Zeng 2014) y mediante sus excreciones aumenta el contenido de MO en los biodepósitos generados por la acción de

los sifones (Álvarez et al. 2015). Estos tres bioturbadores presentan interacciones entre ellos y algunas de ellas han sido estudiadas. Cuando *L. culveri* habita los parches dominados por *N. granulata* (i.e. cangrejales) presenta mejor condición corporal, debido a una mayor tasa de alimentación que aquellos individuos que no habitan en cangrejales. Esto podría deberse a que el sedimento en los cangrejales presenta mayor contenido de MO (Palomo et al. 2004). En el caso de *T. plebeius* cuando habita en cangrejales, el tamaño de las valvas y la tasa de crecimiento se ven afectadas negativamente. Esto podría deberse a un efecto indirecto de la actividad bioturbadora de *N. granulata* por afectar la alimentación de *T. plebeius*, forzándola a invertir mayor energía en movimientos de escape y en reconstruir sus cuevas (Lomovasky et al. 2006). Dado que la interacción entre estos organismos genera cambios a nivel comportamental y morfológico, podría esperarse que los efectos individuales de cada tipo de bioturbador sobre su entorno y en particular sobre el MFB, se modifique al combinarse con otro bioturbador.

El MFB de los ambientes intermareales de Mar Chiquita está conformado mayormente por diatomeas y cianobacterias (Álvarez et al. 2013, Alberti et al. 2017, Giorgini et al. 2019). Mediante experimentos realizados en el campo se ha demostrado que la bioturbación regenerativa ejercida por *N. granulata* modifica la composición del MFB, particularmente a través de la disminución de la abundancia de cianobacterias filamentosas al mismo tiempo que aumenta la producción primaria MFB (Giorgini et al. 2019). En relación a *L. culveri*, los resultados experimentales muestran que este poliqueto disminuye la biomasa MFB durante su alimentación (Alvarez et al. 2018). La almeja *T. plebeius* si bien se alimenta de MFB resuspendido durante la marea alta (Botto et al. 2005), los biodepósitos (pequeñas depresiones) que genera en el sedimento por medio de la acción de los sifones, crean un microhábitat particular en el que la biomasa MFB corresponde al doble que en zonas sin biodepósitos (Álvarez et al. 2015). Si bien

estos estudios han demostrado que los distintos modos de bioturbación modifican algún aspecto del MFB, todos lo han hecho de forma individual, con lo cual aún permanecen sin estudiarse los efectos combinados de los mismos sobre el MFB.

En este contexto, el objetivo general de este capítulo es evaluar los efectos individuales y combinados de la actividad de tres tipos de bioturbadores sobre la estructura y función del microfitobentos (MFB). Basado en los conocimientos previos sobre la escala a la que el cangrejo *N. granulata* bioturba el sedimento (i.e. cantidad de sedimento que remueve y número de cuevas por m²) y el impacto que genera sobre la matriz sedimentaria (ej. modificación del contenido de MO y flujo de nutrientes), se espera que los efectos de este modo de bioturbación sobre el MFB dominen sobre los ejercidos por *L. culveri* y *T. plebeius*.

2. Materiales y métodos

2.1 Dinámica estacional del ensamblaje microfitobentónico y de la intensidad de bioturbación en planicies de marea de Mar Chiquita.

Con el fin de evaluar si la estructura y composición del MFB presenta diferencias entre las estaciones climáticas, se realizó un muestreo en las planicies de marea de CELPA (Mar Chiquita) que abarcó desde la primavera de 2016 hasta el invierno de 2018. Estacionalmente se distribuyeron quince puntos al azar en la zona baja de la planicie de marea, en los que se esparcieron microesferas de vidrio en una superficie de sedimento de 0.1 m², para luego calcular el Db (siguiendo la metodología descrita en el Cap. 1, sección 2. Materiales y métodos). Transcurrido un mes, de cada uno de los 15 puntos identificados, se colectó un cilindro de sedimento de 4 cm de diámetro y 15 cm de profundidad en el que luego se contabilizaron el número de microesferas de vidrio (ver metodología en Cap. 1). Además, se registró el número de estructuras biogénicas (i.e. cuevas de cangrejos, montículos de poliquetos y biodepósitos de almejas) en cuadrantes

de 0.25 m² adyacentes a cada punto de muestreo. Finalmente, para analizar la estructura y composición del MFB, se tomaron muestras de sedimento de 1 cm diámetro x 1 cm profundidad en cada punto. El conteo e identificación de taxa se realizó bajo microscopio óptico (aumento 40x) utilizando una cámara de recuento Neubauer-*improved* (Marienfeld; profundidad 0,1 mm, área 0,0025 mm²). A partir de los datos obtenidos se calcularon los índices descriptores de diversidad (riqueza, abundancia total, diversidad y equitatividad; De Laender et al. 2016) y abundancia relativa (AR) de los taxa identificados.

Análisis estadístico

Para evaluar si la intensidad de bioturbación no difiere entre estaciones, al igual que el número de cada tipo de estructura biogénica se utilizó ANOVA (Zar 1999). Las diferencias en la composición del MFB entre temporadas (i.e. cada estación por año; ya que las diferencias entre años para una misma estación no cumplieron con el supuesto de homogeneidad de varianzas del test) se evaluaron utilizando Permanova, basado en el índice de disimilitud Bray-Curtis, aplicando 9999 permutaciones (Anderson 2001). Finalmente, para evaluar si la estructura del MFB (i.e. riqueza, diversidad, abundancia total, equitatividad) no difiere entre estaciones se utilizó ANOVA. En cada ocasión que se utilizó este test, previamente se evaluaron los supuestos de normalidad y homocedasticidad. En los casos donde no se cumplieron, se utilizó el test no paramétrico Kruskal-Wallis (Conover 1999). La posible relación entre la intensidad de bioturbación y la abundancia de los grupos MFB dominantes se evaluó mediante correlación de Pearson.

2.2 Efecto de distintos modos de bioturbación sobre la estructura y función del MFB.

Debido a que el MFB presentó variabilidad en términos de composición y estructura a lo largo de todo el período muestreado (ver Resultados), se realizó un experimento de campo para evaluar el efecto de distintos modos de bioturbación sobre

el MFB en invierno y verano, dos estaciones climáticas con condiciones ambientales distintas, en las que además el número de estructuras biogénicas registrado también presentó diferencias (ver Resultados). Para ello, se manipuló la presencia de los diferentes bioturbadores mediante exclusiones/inclusiones en las planicies de marea de CELPA (Mar Chiquita).

Inicialmente se realizó una defaunación del sedimento en unidades experimentales de 2 m de largo x 1 m de ancho donde luego se instalaron las cajas experimentales (n = 15). Para ello, se delimitaron áreas en la zona baja de la planicie de marea, las cuales fueron recubiertas por completo con un material que al contacto con la superficie impide la dinámica normal entre los organismos y la misma. Para seleccionar el material a utilizar y el tamaño de parche adecuado, se realizó una prueba previa en la que se evaluó el efecto de defaunado de una tela de malla fina y de un nylon de 100 micrones, en dos tamaños diferentes de parches: 2 m x 1 m y 1 m x 1m, enterradas 0,5 m. Durante el proceso se controló repetidamente el estado de los materiales, la mortalidad de organismos dentro de cada parche, y la acumulación de MO. Previo a colocar los materiales, se tomaron muestras de sedimento para estudiar la composición y abundancia inicial del MFB, con el fin de evaluar luego, si al retirar los materiales el MFB recuperaba su estado inicial. Los parches chicos de nylon fueron descartados luego de 15 días debido a que fueron removidos más fácilmente por la acción del viento y las mareas en comparación con los parches grandes del mismo material. Al cabo de 45 días, se logró la defaunación de los parches de mayor tamaño, y se seleccionó la malla fina como mejor material que el nylon, ya que este último acumuló una cantidad mayor de MO en descomposición. Respecto al tamaño, la defaunación fue más eficaz en áreas más grandes, como se mencionó anteriormente. A continuación se retiraron todos los materiales para permitir la recuperación del MFB. Luego de 15 días se tomaron muestras de sedimento y se halló que en los parches que fueron defaunados con la tela de malla

fina, el MFB recuperó su estado inicial. De esta forma, se procedió con la defaunación definitiva, la cual consistió en 15 parches de 2 m x 1 m ubicados en la zona baja de la planicie de marea, cubiertos por tela de malla fina, enterrada lateralmente 0,5 m (Fig. 1A). Una vez cumplido el período de 45 días, se retiraron las telas y se procedió a la colocación de las cajas de exclusión inmediatamente, para evitar la entrada de cangrejos (Fig. 1B). Estas fueron construidas con malla plástica de 1 cm de abertura, y de un tamaño de 2 m x 1 m de lado y 0,6 m de altura. A su vez, con secciones del mismo material, cada caja se subdividió en 8 unidades de 0,5 m de lado y se agregó una tapa de la misma malla a cada caja, para evitar la entrada/salida de cangrejos, conformando así 15 unidades experimentales (de aquí en adelante “bloques”) consistentes en 8 tratamientos cada una, los cuales fueron distribuidos en la zona baja de la planicie (Fig. 1C). Dado que todos los bloques se construyeron con los mismos materiales, la posible disminución de la incidencia de luz sobre las unidades experimentales así como también en la dinámica de flujos, fue igual en todas las unidades experimentales. Para que el MFB recuperara su condición inicial, se dejó un período de estabilización del sedimento de entre 3 a 4 semanas previo a la inclusión de los bioturbadores. Los tratamientos fueron asignados al azar en las unidades experimentales y consistieron en todas las combinaciones posibles de los tres bioturbadores y un control sin bioturbación: (1) poliquetos = P; (2) almejas = A; (3) cangrejos = C; (4) almejas + poliquetos = AP; (5) poliquetos + cangrejos = PC; (6) almejas + cangrejos = AC; (7) almejas + poliquetos + cangrejos = APC; (8) control sin bioturbadores = CONTROL. En cada tratamiento se incluyeron bioturbadores de acuerdo a la densidad natural estimada en muestreos previos (5 cangrejos, 30 poliquetos y 7 almejas), los cuales fueron monitoreados frecuentemente para garantizar que estén bioturbando activamente.

El experimento se dejó correr 40 días, y a continuación se colectaron muestras de sedimento para la estimación de parámetros físico-químicos en cada tratamiento. Para

ello se tomaron 3 cilindros de sedimento de 2,5 cm de diámetro y 3 cm de profundidad. Estas muestras fueron homogeneizadas y divididas en submuestras para estimar el porcentaje de humedad, salinidad y contenido de MO (ver metodología en Cap. 1). Además se colectaron muestras de 0,5 cm de diámetro x 1 cm de profundidad (aproximadamente un 1 gr de sedimento) para calcular la concentración superficial de nutrientes (NH_4^+ , NO_3^- , NO_2^- y PO_4^{2-} . Ver metodología en Cap. 1).

Para estimar la biomasa del MFB, se colectaron muestras de sedimento de 1 cm de diámetro y 1 cm de profundidad en cada tratamiento. La biomasa fue estimada a través de la concentración de clorofila *a*, cuya extracción y cuantificación se realizó siguiendo a Lorenzen (1967). Para analizar la composición y estructura del MFB, en cada tratamiento se colectó un segundo set de muestras de sedimento de 1 cm de diámetro y 1 cm de profundidad, las cuales fueron conservadas inmediatamente en solución de agua destilada:alcohol:formol (6:3:1; Prescott, 1962). Su identificación y cuantificación se realizó bajo microscopio óptico (aumento 40x) utilizando una cámara de recuento Neubauer-*improved*.

Finalmente, mediante el uso de cámaras bentónicas, en cada tratamiento se estimó la producción primaria bruta (GPP) y el flujo de NH_4^+ , NO_3^- , NO_2^- y PO_4^{2-} (Fig. 1D) según la metodología descrita en el Cap. 1 .

Tanto las mediciones como las muestras de sedimento de cada unidad experimental (excepto de los controles) fueron tomadas evitando las estructuras biogénicas particularmente (i.e. mesoescala = 0,25 m²), con el fin de no incluir posibles efectos puntuales de menor escala en las variables registradas.

Análisis estadístico

La influencia de la estación y los distintos tipos de bioturbación sobre las características físico-químicas del sedimento se evaluó mediante un análisis de

componentes principales (PCA, Joliffe 2002). Las variables involucradas en el análisis fueron previamente centradas y estandarizadas. El efecto de la estación y de los tratamientos sobre la composición del MFB se evaluó utilizando Permanova, basado en el índice de disimilitud de Bray-Curtis, aplicando 9999 permutaciones (Anderson 2001) considerando en este análisis el efecto de bloque. Finalmente, el efecto de los tratamientos sobre la producción primaria bruta (GPP), la abundancia, riqueza y biomasa (estimada como concentración de Clorofila *a*) del MFB se evaluó utilizando modelos lineales mixtos (GLMM, Zuur et al. 2009). Se definió “Bloque” como factor aleatorio, con el fin de tener en cuenta, en caso que existiera, la variabilidad natural en el gradiente de planicie en el que fue emplazado el experimento. Estructura global de los modelos evaluados:

1. $GPP \sim Estacion * Cangrejo * Almeja * Poliqueto + \sim 1 | Bloque$
2. $Abundancia\ EMFB \sim Estacion * Cangrejo * Almeja * Poliqueto + \sim 1 | Bloque$
3. $Riqueza\ EMFB \sim Estacion * Cangrejo * Almeja * Poliqueto + \sim 1 | Bloque$
4. $[Clorofila\ a] \sim Estacion * Cangrejo * Almeja * Poliqueto + \sim 1 | Bloque$

Todos los modelos cumplieron los supuestos de normalidad y homocedasticidad de varianzas. El efecto de bloque fue significativo en los modelos 1,3 y 4, por lo tanto, fueron analizados utilizando la función lme (Paquete nlme, R). En el modelo 2 el efecto de bloque no fue significativo, por lo que se eliminó el efecto aleatorio y se procedió a analizarlo mediante la función gls. Se generaron todos los modelos posibles utilizando la función dredge (paquete MuMIn) y se seleccionó el más parsimonioso aplicando el criterio de información de Akaike (AIC, estimador de la calidad relativa de un modelo estadístico). Debido a que el peso (“Weigth”, AIC normalizado) del mejor modelo seleccionado para cada variable respuesta no superó el valor de 0,5 recomendado para considerar que el modelo tiene un buen sustento estadístico (ver resultados en Tabla 6) se procedió a estimar la importancia relativa de cada variable explicativa (RI) a través

del promediado de modelos (Burnham y Anderson 2004), utilizando la función `model.avg`, paquete `MuMIn`, R. Se consideró a una variable fuertemente explicatoria cuando RI fue cercano o mayor a 0,90, moderada para valores de RI entre 0,90-0,60 y débil cuando los valores fueron menores a 0,60. Para comparar los efectos entre los distintos tratamientos cuando fue necesario se realizó un test posthoc (test de Tukey).

3. Resultados

3.1 Dinámica estacional del ensamble microfitobentónico y de la intensidad de bioturbación en planicies de marea de Mar Chiquita.

Al analizar la abundancia total del MFB, se encontró que los valores más altos se registraron en verano y primavera de 2017 e invierno 2018, en particular se observó una caída muy marcada de la abundancia del MFB de la primavera 2017 al verano 2018, seguido de un crecimiento gradual durante las estaciones siguientes. En 2017 los valores de la abundancia total se mantuvieron más parejos, aunque cabe resaltar que la primavera 2017 presentó mucha varianza (Tabla 1; Figura 2A). Debido a que se observó gran variabilidad entre los índices descriptores de diversidad al agrupar estaciones de distintos años, se procedió a repetir el análisis por temporadas. De esta forma, se halló que, en relación al número de taxa identificados, los valores más altos se registraron en invierno de 2018 y verano de 2017 (8 y 6 taxas respectivamente) mientras que el más bajo en otoño de 2017 (4 taxa en total). El resto de las temporadas presentó valores intermedios. Particularmente, la media de 2017 fue menor que la de 2018 (Tabla 1; Figura 2B). Para el índice de diversidad de Simpson también se encontró un patrón diferente entre años, donde los valores medios del año 2017 fueron menores a los del año 2018, y en 2017 desciende de verano a primavera, mientras que en 2018 asciende en ese orden (Tabla 1; Figura 2C). En el caso de la equitatividad se observa nuevamente que los valores medios de 2017 son menores a los de 2018, y ambos coinciden en un

ascenso de verano a otoño, presentando los valores más altos en esta última estación y un descenso en primavera 2017 e invierno 2018 (Tabla 1; Figura 2D). En relación a la composición del MFB, se halló que no solo difiere entre estaciones, sino también entre temporadas ($F_{6,91} = 24,85$; $p < 0,001$). En las estaciones correspondientes al año 2017, la dominancia de las diatomeas $< 40 \mu\text{m}$ (D40) corresponde aproximadamente a un 65% de la abundancia relativa (AR) y las cianobacterias filamentosas (el segundo grupo más abundante) alcanzan un 20%. Las diferencias entre las estaciones de 2017 están dadas principalmente por cambios en la identidad de especies en el 10% restante del ensamble (Ver Figura 3). En las estaciones del año 2018 hay un marcado aumento de la AR de las cianobacterias en comparación con 2017, generando un porcentaje equitativo entre este grupo y las D40 (40% aproximadamente cada grupo), excepto en el verano, donde las cianobacterias filamentosas alcanzaron un 50% contra un 30% de las D40. La primavera de 2016 coincide con el patrón observado en 2017.

La intensidad de bioturbación presentó los valores más altos en primavera, y no se hallaron diferencias entre el resto de las estaciones (Tabla 2), aunque cabe destacar que la primavera fue más variable, en oposición con el invierno; y el Db en verano mostró una varianza intermedia a los dos anteriores (Figura 4). El número de estructuras biogénicas generadas por las almejas presentó los valores más altos en verano, intermedios en primavera y otoño, y los más bajos en invierno (Tabla 1; Figura 5A). El número de montículos de poliquetos fue mayor en verano que en el resto de las estaciones (Tabla 2; Figura 5B). En el caso de las cuevas de cangrejo, la mayor cantidad se registró en otoño y no hubo diferencias entre el resto de las estaciones (Tabla 2; Figura 5C).

Finalmente, no se encontró una relación entre la intensidad de bioturbación y la abundancia de D40, mientras que se halló una correlación negativa para la abundancia

de cianobacterias filamentosas, aunque explicó solo un 11% de la varibilidad ($r^2 = 0,11$; $p = 0,03$).

3.2. Efecto de distintos modos de bioturbación sobre la estructura y función del MFB.

El análisis de componentes principales explicó el 56% de la varianza y mostró que son las estaciones las que presentan mayor influencia sobre las características ambientales. La combinación de distintos tipos de bioturbadores parece no modificar el entorno físico químico de forma particular en ninguna de las dos estaciones. CP1 explicó el 41,9% de la varianza y presentó una correlación positiva con la salinidad, flujo de NO_2^- , flujo de NO_3^- , y en menor medida con la humedad y $[\text{NO}_3^-]$. De forma opuesta, pero paralelamente, el contenido de MO, $[\text{NH}_4^+]$ y flujo de PO_4^{2-} presentan una correlación negativa (Tabla 4). CP1 separó las muestras correspondientes a una estación de la otra. El ambiente sedimentario correspondiente al verano estuvo caracterizado por valores altos de salinidad, y flujos positivos (i.e. del sedimento hacia la columna de agua) de NO_2^- y NO_3^- y valores menores de contenido de MO, $[\text{NH}_4^+]$ y flujo de PO_4^{2-} , en comparación con las características sedimentarias correspondientes al invierno (Figura 5). CP2 explicó el 14,32% de la varianza, con todas las variables correlacionadas positivamente excepto por el flujo de NO_3^- y la salinidad. Las variables de mayor significancia fueron el flujo de NH_4^+ , $[\text{NO}_3^-]$ y contenido de MO, sin embargo no parecen generar un patrón significativo en la distribución de los puntos en el espacio.

En relación a la composición del MFB, no se hallaron diferencias entre tratamientos en ninguna de las dos estaciones (experimento verano: $F_{7,73} = 0,71$; $p > 0,05$; experimento invierno: $F_{7,73} = 1,65$ $p > 0,05$), pero al comparar cada tratamiento con su par de la otra estación, se encontró que todos difieren de una estación a otra (Permanova, $p < 0,001$ en todos los casos). En el experimento de verano se identificaron en total 17 taxa (11 diatomeas, 4 cianobacterias y 2 clorofitas; Tabla 5). Las D40

constituyeron entre en el 70% - 80% de la abundancia de cada tratamiento. Las cianobacterias filamentosas no superaron el 11%. El porcentaje restante se repartió entre cianobacterias cocoides, diatomeas pennadas > 40 µm (ej. *Entomoneis alata*, *Rhopalodia* sp) y diatomeas centrales (ej. *Melossira moliniformis*). En particular *Martyana* sp. no se registró en el Control; Diatomea sp₁ no se registró en A, AC y Control; Diatomea sp₂ no se registró en AC y APC y *Nitzschia reversa* solo estuvo ausente en C. En la versión de invierno del experimento se identificaron en total 7 taxa, las cuales se encontraron presentes en todos los tratamientos. Las D40 dominaron en todos los tratamientos con abundancias relativas entre 60 y 80%. Las cianobacterias filamentosas fueron el segundo grupo más abundante, aunque no superaron el 15% en la mayoría de los tratamientos, excepto en A, donde alcanzaron el 20%. Por el contrario, no llegaron al 10% en el tratamiento C.

En relación a los parámetros estructurales, se halló que para la abundancia total del MFB no hubo interacción entre factores. Solo dependió de la presencia de *N. granulata*, el cual generó un aumento de la abundancia total; y de la estación, presentando mayores valores en invierno que en verano (Figura 6, Tabla 7). El número de taxa que compone el MFB tampoco fue afectado por interacciones entre factores. De esta forma se halló que es menor en presencia de *L. culveri* y es mayor en invierno que en verano (Figura 7, Tabla 7). La biomasa del MFB fue afectada por la interacción entre los factores cangrejos y estación. Particularmente, la biomasa fue menor en presencia de *N. granulata* en verano (Figura 8, Tabla 7). La GPP estuvo determinada por la interacción cangrejos-estación, donde GPP presentó los valores más altos en presencia de cangrejos durante el invierno, y no hubo diferencias en los tres tratamientos restantes (Figura 9, Tabla 7).

4. Discusión

A través del muestreo estacional de dos años de duración, se halló que la estructura del MFB presentó variabilidad no solo entre las estaciones de un mismo año, sino también entre las de distintos años. Durante el primer año hubo una marcada dominancia de las D40, mientras que al inicio del verano del año 2018, las CF duplicaron su abundancia relativa, mientras que las D40 sufrieron una reducción. La intensidad de bioturbación no mostró una relación con la abundancia relativa de las D40, mientras que sí se registró una relación negativa con las CF. Los resultados de los experimentos mostraron que la bioturbación generada por *Tagelus plebeius* a mesoescala no modificó al MFB en ninguna de las estaciones estudiadas, *Laeonereis culveri* impactó de forma negativa la riqueza del MFB, independientemente de la estación, y la bioturbación de *Neohelice granulata* generó un aumento en la abundancia MFB, la cual fue mayor en invierno que en verano, independientemente del impacto de *N. granulata*, y además disminuyó la biomasa MFB en verano y aumentó la GPP en invierno.

Dinámica estacional del ensamble microfítobentónico y de la intensidad de bioturbación en planicies de marea de Mar Chiquita.

El microfítobentos habita ambientes que se caracterizan por amplios gradientes físicos y químicos. Al analizar la dinámica temporal del MFB a escala estacional, se encontró una variabilidad muy alta tanto interanual como estacional. Particularmente, se detectaron ciertos patrones en la estructura del MFB comparando 2017 y 2018, donde la abundancia total del MFB presentó valores medios mayores en 2017 que en 2018, mientras que la equitatividad, diversidad, y riqueza el patrón opuesto. Además, al analizar la composición del MFB con más detalle, se observó que las cianobacterias filamentosas presentaron mayor abundancia relativa en 2018 que en 2017, y particularmente en el verano de 2018 su abundancia relativa superó la de las D40. Como

se mencionó en la introducción de este capítulo, son varios los factores que pueden afectar la estructura y composición del MFB. En particular, durante el período en que se realizó este muestreo, el sitio de estudio sufrió inundaciones extraordinarias (total acumulado de lluvia en 2017: 1420 mm y en 2018: 921 mm; Servicio Meteorológico Nacional, Estación meteorológica Mar del Plata). La lluvia puede generar disrupciones en el sedimento, particularmente durante la marea baja (Paterson et al. 2000). El impacto estará determinado por la duración/intensidad del evento de lluvia y por el estado del sedimento previo a la lluvia (i.e. capacidad de soportar el disturbio, una propiedad influenciada por los niveles de actividad biológica; Pilditch et al. 2008). Se ha demostrado experimentalmente que una lluvia intensa de 5 minutos puede romper la matriz sedimentaria favoreciendo el transporte del sedimento removido por escorrentía (Tolhurst et al. 2008). Además, la presencia de un biofilm no disminuye el efecto de dicho disturbio, ya que el último afecta negativamente a la biomasa del MFB (Tolhurst et al. 2008) y la disminución de la salinidad en el agua de poro disuelve parcialmente los EPS, disminuyendo su capacidad de aglutinar el sedimento (Tolhurst et al. 2006). Dado que los eventos de lluvia durante 2017 llegaron a acumular el doble del total que en 2018, es esperable que los efectos de desestabilización sobre el sedimento y el MFB se hayan acumulado en el tiempo, reduciendo progresivamente la capacidad de recuperación del MFB. A su vez, el incremento de las lluvias genera un aumento en el tiempo de residencia del agua que podría alterar los stocks de nutrientes del sedimento. Se ha demostrado que la $[\text{NH}_4^+]$ disminuye considerablemente en las capas superficiales del sedimento durante la marea alta, sugiriendo un efecto de dilución (Ní Longphuirt et al. 2009). Si bien estos cambios en las $[\text{NH}_4^+]$ se observan en la dinámica normal de un intermareal, la prolongación del tiempo de inundación ocurrida durante el período analizado pudo haber disminuido significativamente la $[\text{NH}_4^+]$. Dado que este nutriente es preferentemente asimilado por sobre otros (ej. nitrato) por el MFB (Lomas y Glibert

1999) con un menor requerimiento de energía, existe la posibilidad de que una menor disponibilidad de este nutriente haya generado cambios en la estructura y composición del MFB (ej. Underwood 1997, Sullivan 1999). En este sentido, los distintos grupos que lo conforman presentan diversas estrategias comportamentales, con lo que cada grupo pudo haber sido afectado de forma diferencial por estos eventos. Las diatomeas epipélicas tienen la capacidad de migrar verticalmente en el sedimento, ubicándose en zonas más profundas donde las condiciones abióticas circundantes podrían ser más favorables que en la superficie (Barranguet et al. 1998). En cambio, las cianobacterias filamentosas (el segundo grupo dominante del sistema) presentan una movilidad reducida (Armitage y Fong 2004), con lo cual pueden haber sido más perjudicadas que las diatomeas en estas condiciones. Por estos mismos motivos, la resuspensión sería un problema mucho menor para las diatomeas que para las cianobacterias, sugiriendo otro posible mecanismo por el cual la abundancia de cianobacterias filamentosas durante 2017 se mantuvo en bajos valores en relación a las D40. Al año siguiente el patrón cambió, mostrando un salto en la AR de cianobacterias filamentosas, pero una disminución en la AR de D40. Este mismo patrón de cambio de dominancias ha sido reportado en otros trabajos como una sucesión temporal (Brotas y Plante-Cuny 1998; Jesus et al. 2009) que podría deberse a un cambio abrupto de las condiciones ambientales que llevó a un entorno más extremo (i.e. aumento de la temperatura e intensidad de luz), conduciendo a una dominancia de cianobacterias (Van der Grinten et al. 2005). En relación al aumento de la equitatividad, diversidad y riqueza, la reducción en la abundancia del grupo dominante (i.e. D40) probablemente haya posibilitado el crecimiento de los grupos menos representados, por acceder a recursos antes acaparados por el grupo dominante.

Al estudiar si existe una relación entre la abundancia de los grupos MFB dominantes y la intensidad de bioturbación, no se halló una relación con las D40 pero si

se halló una relación negativa con las cianobacterias filamentosas, lo cual permite hipotetizar que la bioturbación afecta negativamente a dicho grupo. Las cianobacterias filamentosas que se caracterizan por presentar largos tricomas, forman entramados densos en la capa superficial del sedimento, generando las llamadas matas microbianas (Stal 2010). La relación negativa hallada podría ser debido a la ruptura de dichas matas a causa de la desestabilización sedimentaria que genera la bioturbación. El entramado de cianobacterias se rompe, y el grado de disturbio generado en la superficie impide que vuelva a formarse (Barth 2003). Para las D40 la desestabilización generada por la bioturbación probablemente no sea un impedimento para su desarrollo ya que su ya mencionada capacidad de migrar verticalmente en el sedimento les permite tolerar los cambios en la matriz sedimentaria (Consalvey et al. 2004). Dado que los valores más altos de intensidad de bioturbación se registraron durante la primavera, es posible que la baja AR de cianobacterias filamentosas de dicha estación haya sido generada por los efectos negativos de la remoción del sedimento, en combinación con los posibles efectos de las lluvias e inundaciones antes mencionados. De esta forma, la intensidad de bioturbación puede constituir otro factor que moldea la estructura del MFB estacionalmente.

Efecto de distintos modos de bioturbación sobre la estructura y función del MFB .

A partir de la década del '90 se ha estudiado intensamente la relación entre la biodiversidad y el funcionamiento de los ecosistemas en diversos ambientes y con distintas comunidades (ej. Loreau et al. 1998, Solan et al. 2004, Braeckman et al. 2010), bajo la hipótesis que sostiene que una alta riqueza de especies representa una mayor diversidad funcional ecosistémica (teoría BEF, Tilman et al. 2012). A lo largo de los años la temática ha sido profundizada, analizando la relación entre funciones ecosistémicas y no sólo riqueza de especies, sino también riqueza de rasgos funcionales (i.e. las

características de un organismo que se consideran pertinentes para su respuesta al medio ambiente y/o sus efectos sobre el funcionamiento de los ecosistemas), los cuales se ha demostrado que son igual de importantes que la riqueza específica (Diaz y Cabido 2001). En este contexto, el modo de bioturbación es considerado un rasgo funcional (Mermillod-Blondin et al. 2005). Así como los rasgos funcionales son determinantes, la interacción entre las especies (o los rasgos funcionales) presentes en la comunidad puede generar diversos efectos, los cuales no siempre son lineales (i.e. simplemente la suma/resta de ellos; Mermillod-Blondin et al. 2005). En las planicies de marea de fondos blandos dominadas por las tres especies estudiadas en este capítulo, un ensamble diverso de bioturbadores no generó modificaciones del funcionamiento ecosistémico (i.e. los tratamientos de bioturbadores combinados no afectaron de forma diferencial la producción primaria ni el flujo de nutrientes). Por el contrario, fue el efecto individual de cada tipo de bioturbación el que afectó el funcionamiento.

En particular, la bioturbación regenerativa ejercida por *Neohelice granulata* generó un impacto significativo en varios atributos del MFB y el transporte descendente generado por *Laeonereis culveri* alteró solo un aspecto de la estructura del MFB. *N. granulata* presenta un modo de bioturbación que remueve el sedimento a una escala mayor que los otros dos modos estudiados. Debido al mantenimiento de las cuevas que construyen, estos bioturbadores pueden remover hasta $2,4 \text{ kg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ de sedimento en las marismas y hasta $6 \text{ kg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ en las planicies de marea (Iribarne et al. 1997, Botto y Iribarne 2000). Esta continua remoción de sedimento altera el contenido de nutrientes (Fanjul et al. 2011) y aumenta la concentración de oxígeno (Daleo et al. 2007) en el sedimento. Además, aumenta la concentración de MO ya que sus cuevas funcionan como trampas de detritos (Botto et al. 2006), alterando también el contenido de agua. De esta forma, la escala a la que *N. granulata* bioturba el sedimento podría enmascarar los efectos a menor escala que tienen los otros dos modos de bioturbación con los que fue

combinado en este trabajo. En este sentido, el efecto negativo del transporte descendente generado por *L. culveri* sobre la riqueza MFB sólo se evidencia cuando no está combinado con otros modos de bioturbación. Cuando *L. culveri* no habita en zonas dominadas por *N. granulata*, su actividad de forrajeo se extiende más allá de la cueva que construye, desplazándose por la superficie en busca de alimento. En cambio, en zonas con cangrejos, *L. culveri* construye cuevas con una única abertura al exterior, y se alimenta sin salir por completo de la misma (Palomo et al. 2004). De esta forma, es posible que en presencia de cangrejos, el efecto de la selección que *L. culveri* realiza durante su alimentación sea menos significativo que en su ausencia, donde se alimenta en superficies mayores, y así el impacto sobre la riqueza del MFB resulta más extensivo. En este contexto, *N. granulata* podría ser considerada una especie clave que ejerce un modo de bioturbación cuyos efectos predominan en la matriz sedimentaria sobre los generados por otros bioturbadores cuando estos coexisten. Estos resultados concuerdan con otros realizados en sistemas similares (ej. Mermillod-Blondin et al. 2005, Wrede et al. 2017), donde el comportamiento de un rasgo funcional o especie domina sobre otras, siendo de esta forma claves para el funcionamiento ecosistémico.

Al realizar un análisis particular del impacto de la bioturbación sobre el MFB se observó que la bioturbación regenerativa ejercida por *N. granulata* aumentó la abundancia total del MFB y en interacción con la estación, disminuyó la biomasa y aumentó la GPP. La abundancia total es afectada positivamente por la bioturbación regenerativa probablemente dado por un aumento de la abundancia de D40. Este grupo de diatomeas se encuentra representando principalmente por diatomeas epipélicas, las cuales gracias a su capacidad de migrar verticalmente en el sedimento pueden lidiar con el enterramiento producto de la bioturbación regenerativa, con lo cual no sería un impedimento para el desarrollo de estos taxa. Además, el aumento de la $[\text{NH}_4^+]$ superficial generado por el transporte de sedimento profundo cargado en nutrientes a la

superficie podría también favorecer la proliferación de estas taxa. A su vez, el aumento en la abundancia MFB probablemente esté relacionado con el efecto positivo de *N. granulata* sobre GPP, por una relación directa donde el aumento en el número de individuos trae aparejado un aumento en GPP. A este aspecto se suma que los valores más altos de GPP se registraron en invierno, donde se hallaron las $[\text{NH}_4^+]$ más altas, nutriente que está relacionado positivamente con GPP (Lohrer et al. 2004). La biomasa, por el contrario, se vio negativamente afectada por la bioturbación regenerativa, pero sólo en verano. Estos resultados opuestos entre biomasa y abundancia podrían explicarse por la producción diferencial de clorofila entre especies (Falkowski & Kiefer 1985). Dado que no todas las taxa producen la misma cantidad de clorofila, un impacto en la abundancia MFB que resulta no significativo, sí podría serlo sobre la biomasa (estimada como clorofila *a*) si la bioturbación regenerativa afectara particularmente a taxa que producen mayor cantidad de clorofila.

Es importante mencionar la influencia del entorno ambiental en los atributos del MFB. Los resultados del experimento mostraron que la actividad de los bioturbadores no modificó el entorno sedimentario, pero sí se comprobó que de una estación a otra dichas condiciones presentan diferencias, y el conjunto de valores que caracteriza a la estación determina junto con la bioturbación las diferencias halladas en el MFB. Por las características que se registraron del MFB, parece ser que el invierno presentó una combinación de características ambientales que propició un entorno más favorable para el MFB (i.e. mayor abundancia, riqueza y producción primaria), además de una composición particular, diferente a la del verano. Por ejemplo, la abundancia del MFB en invierno fue mayor que en verano, mientras que el flujo de NH_4^+ fue menor en invierno que en verano. Dado que el MFB actúa como un filtro entre el sedimento y la columna de agua (Sündback et al. 2000), podría ocurrir que el mayor flujo de NH_4^+ en verano esté dado por un menor efecto de filtro por parte de un MFB poco abundante (ej.

Marinelli & Williams 2003; Brito et al. 2011). Contrariamente, la mayor abundancia MFB en invierno disminuye el flujo de NH_4^+ hacia la columna de agua por medio de una mayor asimilación. A su vez, esta combinación de condiciones promueve tasas altas de producción primaria (ej. Lohrer et al. 2004) como las que se registraron aquí en presencia de cangrejos, los cuales como se mencionó anteriormente, favorecen el aumento de nutrientes en el sedimento superficial. Estos resultados indican un patrón opuesto al reportado para otros sitios, si bien no se realizaron las mismas mediciones. Ni Longphurt y colaboradores (2009) hallaron que el MFB presenta una tasa de asimilación de NH_4^+ más alta en verano que en invierno, y lo relacionaron con una baja tasa de remineralización de MO causada por las bajas temperaturas de la estación, además de una baja concentración de MO. En nuestro sitio de estudio las concentraciones de MO y NH_4^+ en el sedimento son más altas en invierno que en verano, lo cual podría ser más relevante que las bajas temperaturas de la estación, contrarrestando su posible efecto negativo.

5. Conclusión

El MFB presenta una alta variación estacional en términos de composición y abundancia, y en particular se observó que la estructura del MFB presentó una abundancia, riqueza y productividad mayor en invierno. En cuanto a los modos de bioturbación, los efectos de la bioturbación regenerativa ejercida por *N. granulata* sobre el MFB prevalece sobre los ejercidos por *L. culveri* y *T. plebeius*, probablemente debido a que remueve el sedimento a una escala mayor que los otros.

6. Figuras



Figura 1. A) Proceso de defaunación en unidades experimentales, B) Remoción de la tela de malla fina luego de 45 días de defaunación, C) Bloques experimentales distribuidos en la planicie de marea, D) Presentación de cámaras bentónicas en cada tratamiento.

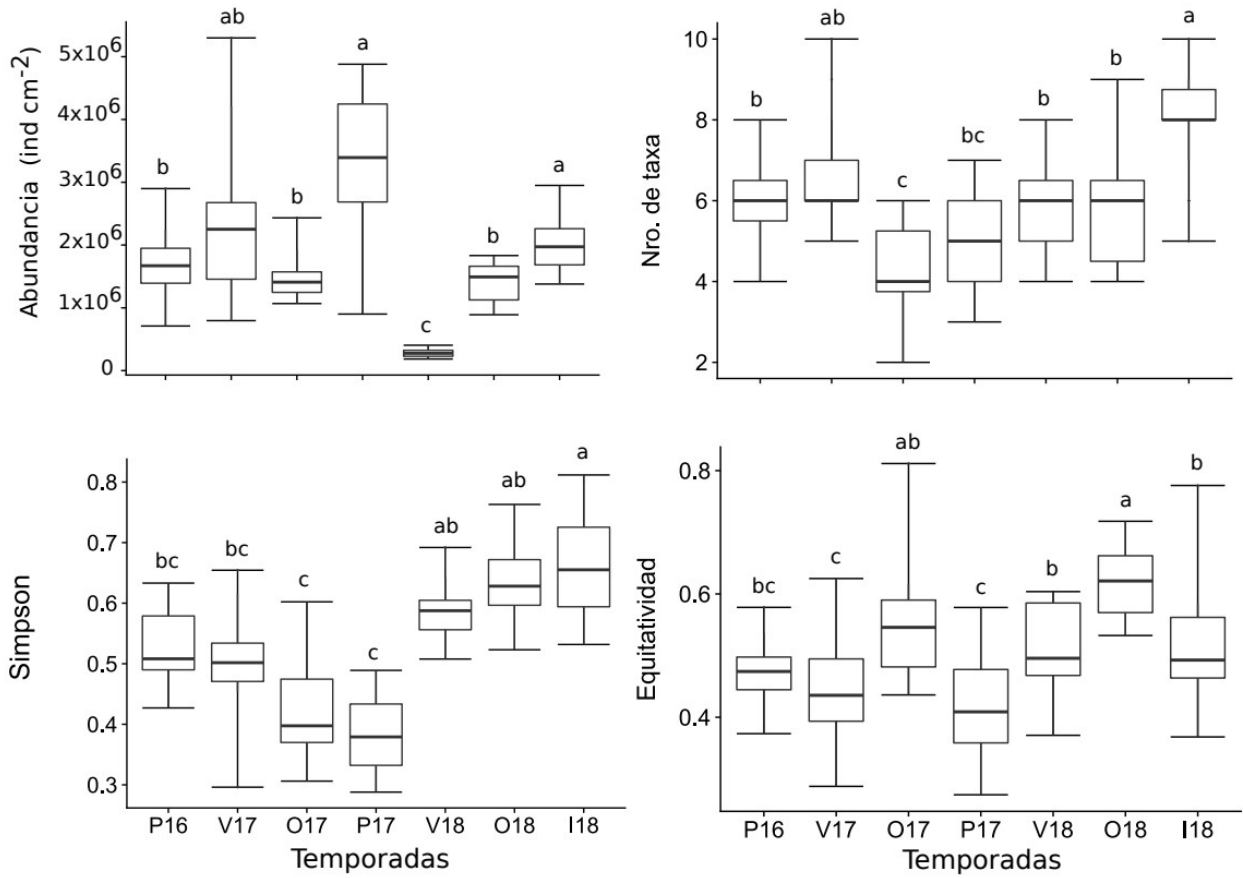


Figura 2. Estructura del MFB a lo largo de las temporadas estudiadas. **A)** Abundancia total , **B)** riqueza, **C)** índice de diversidad de Simpson y **D)** equitatividad.

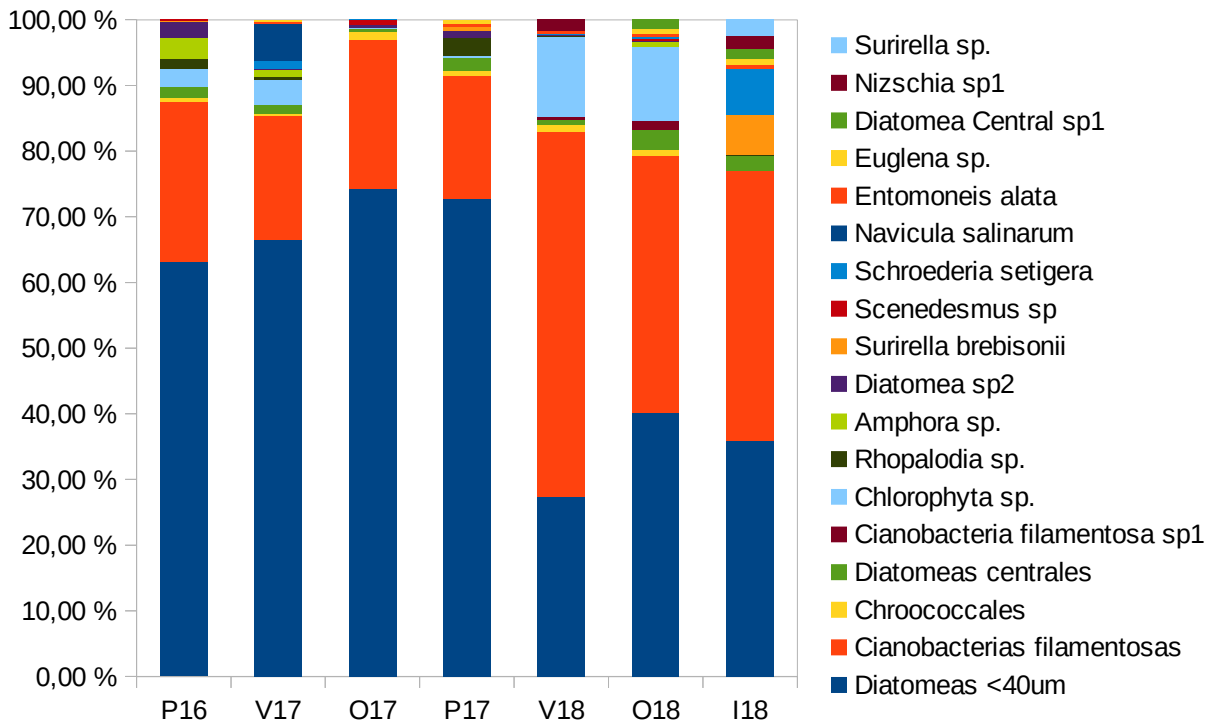


Figura 3. Abundancia relativa de cada taxa microfitobentónico en cada temporada. Diatomeas centrales incluye a *Coscinodiscus* sp., *Cyclotella meneghineana* y *Thalassiosira decipiens*. Cianobacterias filamentosas incluye a *Lyngbia aestuarii*, *Oscillatoria formosa*, *Leiblenia epiphytica* y *Oscillatoria* sp. Diatomeas < 40 µm incluye especies pennadas pertenecientes al género *Nitzschia*, *Cymbella* sp., *Eunotia* sp., *Navicula criptocephala*, *Martyana martyi* y *Navicula* spp.

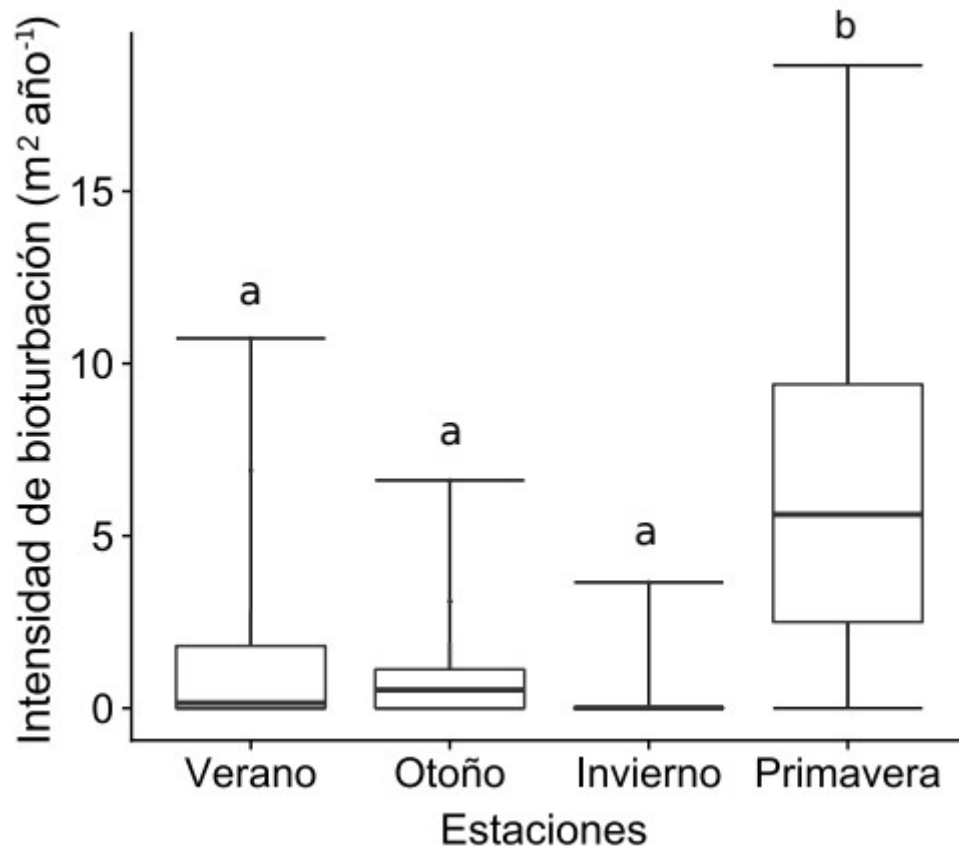


Figura 4. Intensidad de bioturbación (Db) en las cuatro estaciones. De aquí en adelante las cajas representan los cuartiles 25 y 75 y la línea dentro de las cajas corresponde a la mediana. Las barras representan los valores mínimos y máximos. Distintas letras indican diferencias entre estaciones (Test de Tukey, $p < 0,05$).

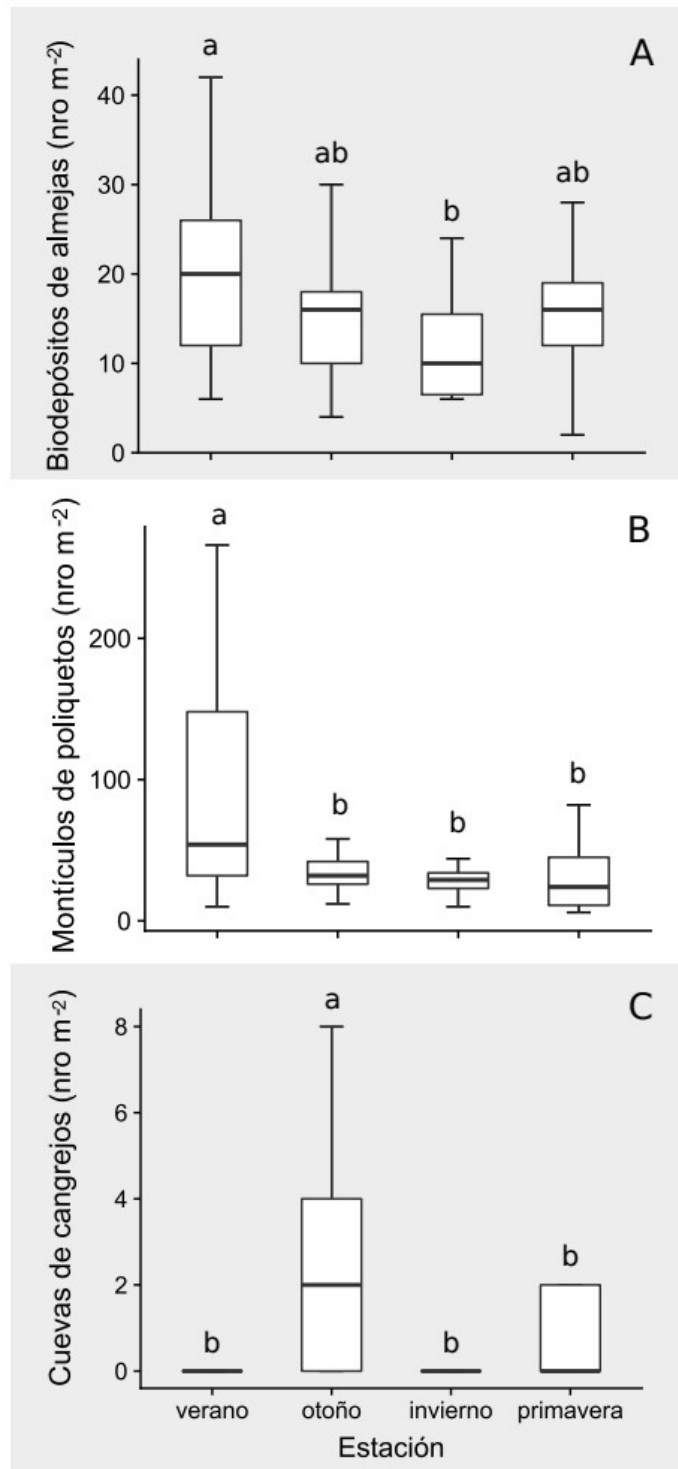


Figura 5. Número de estructuras biogénicas construidas por **A)** almejas, **B)** poliquetos y **C)** cangrejos en las cuatro estaciones.

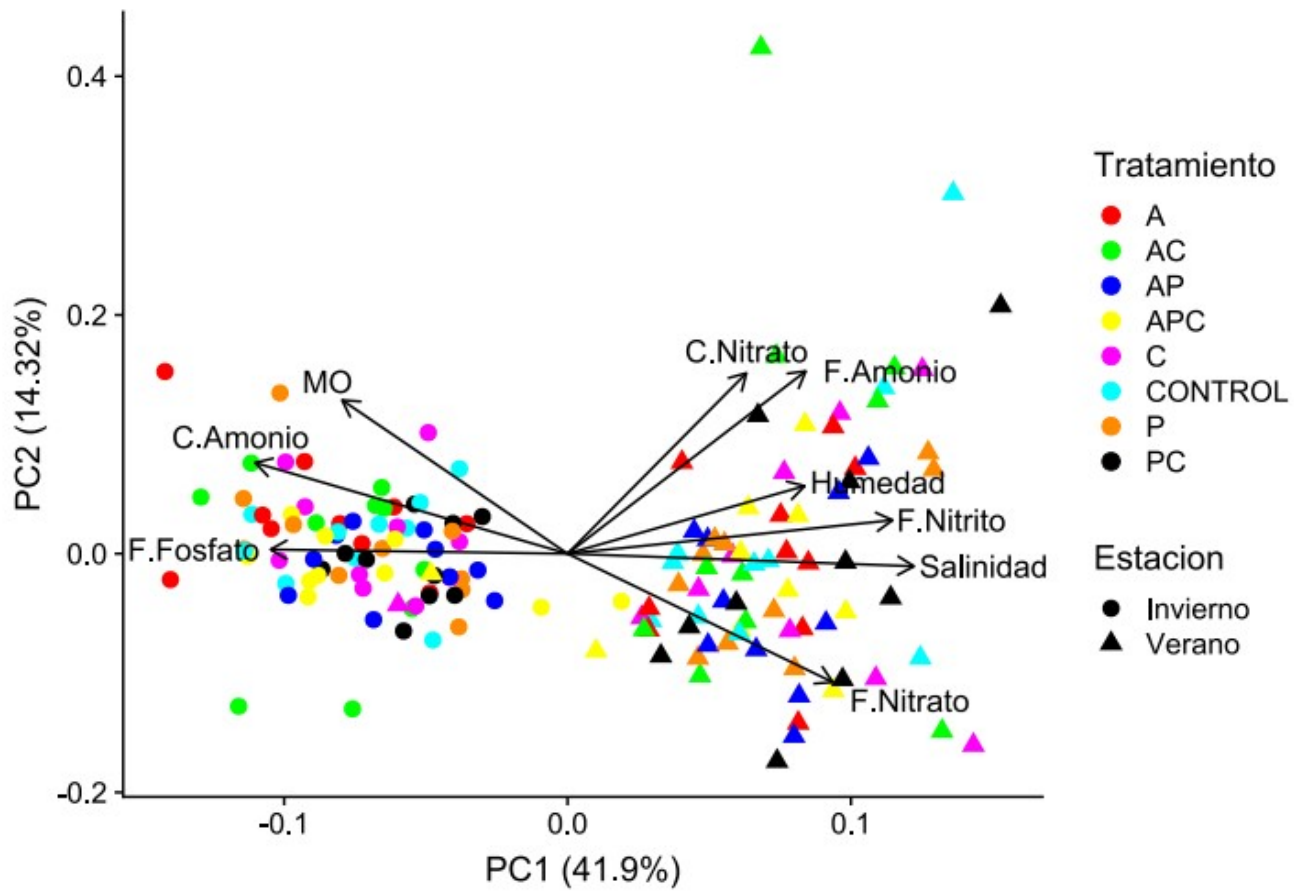


Figura 6. Biplot correspondiente al análisis de componentes principales. La dirección de las flechas representa la contribución de cada variable ambiental a la ubicación en el espacio de cada punto.

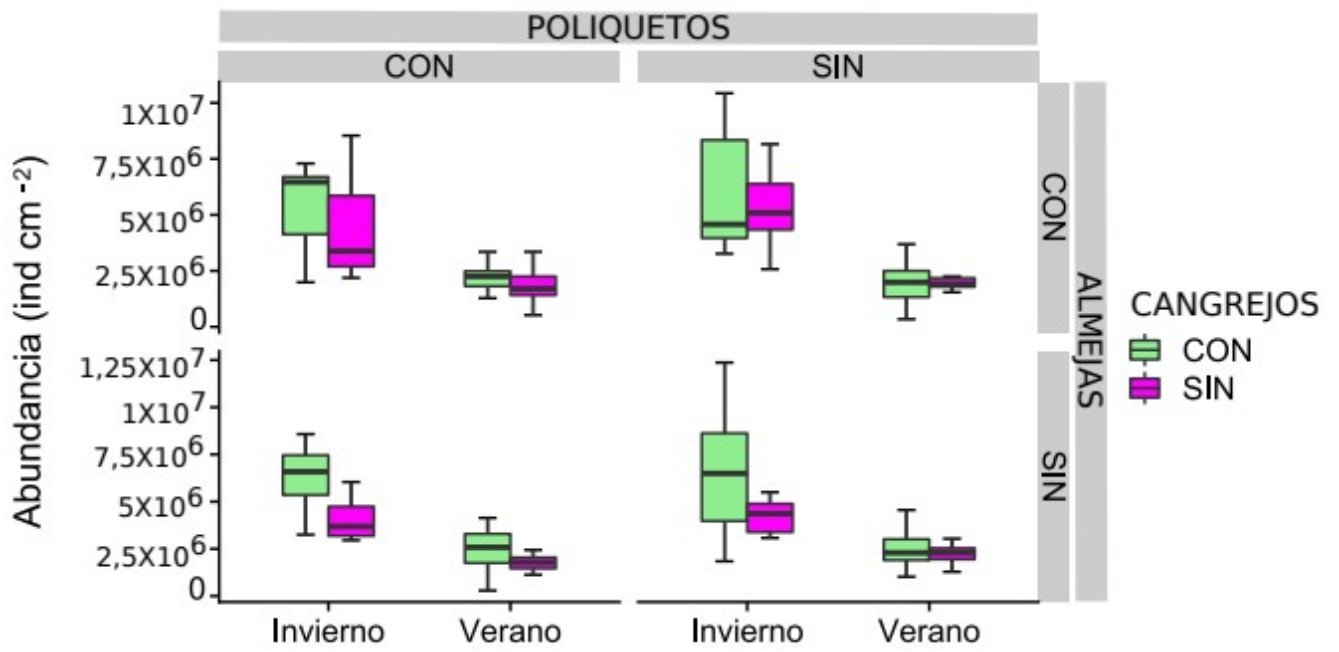


Figura 7. Abundancia total del MFB (ind cm⁻²) correspondiente a las dos estaciones estudiadas por tratamiento.

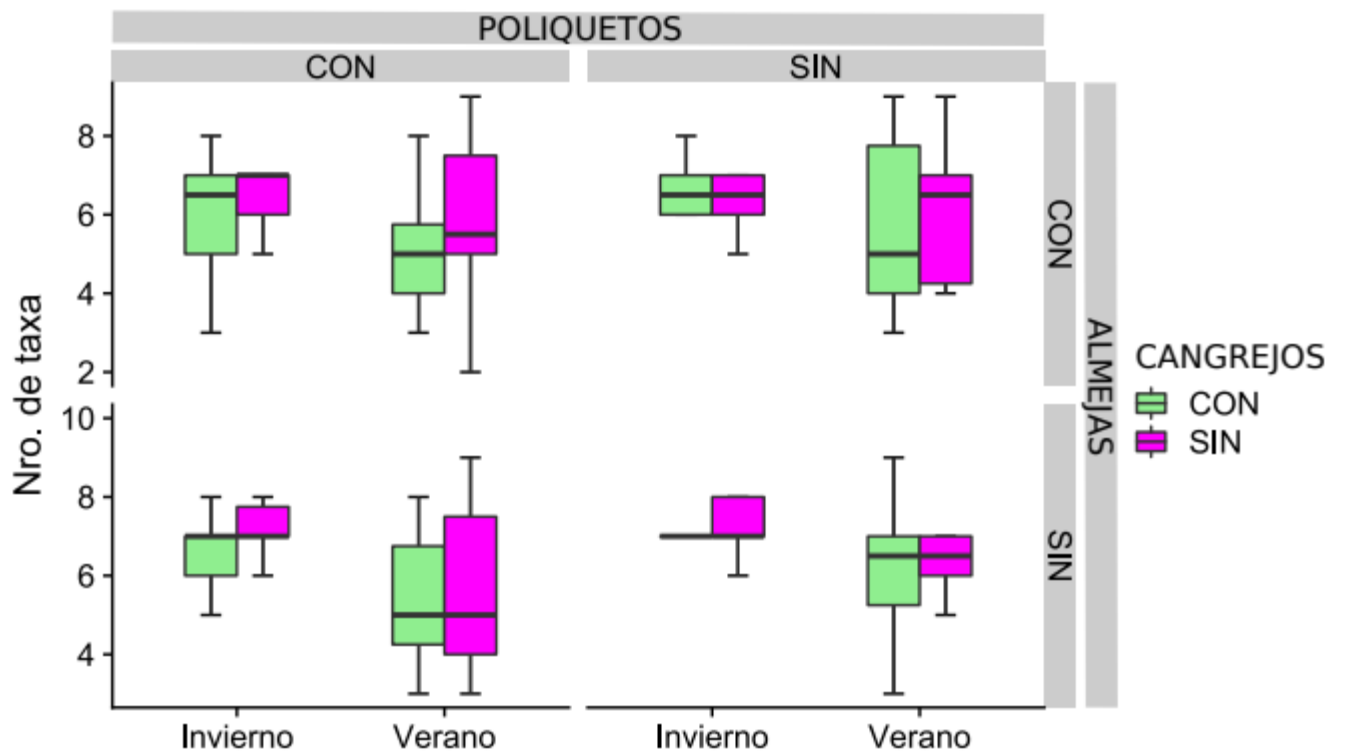


Figura 8. Número de taxa identificados correspondiente a las dos estaciones estudiadas por tratamientos.

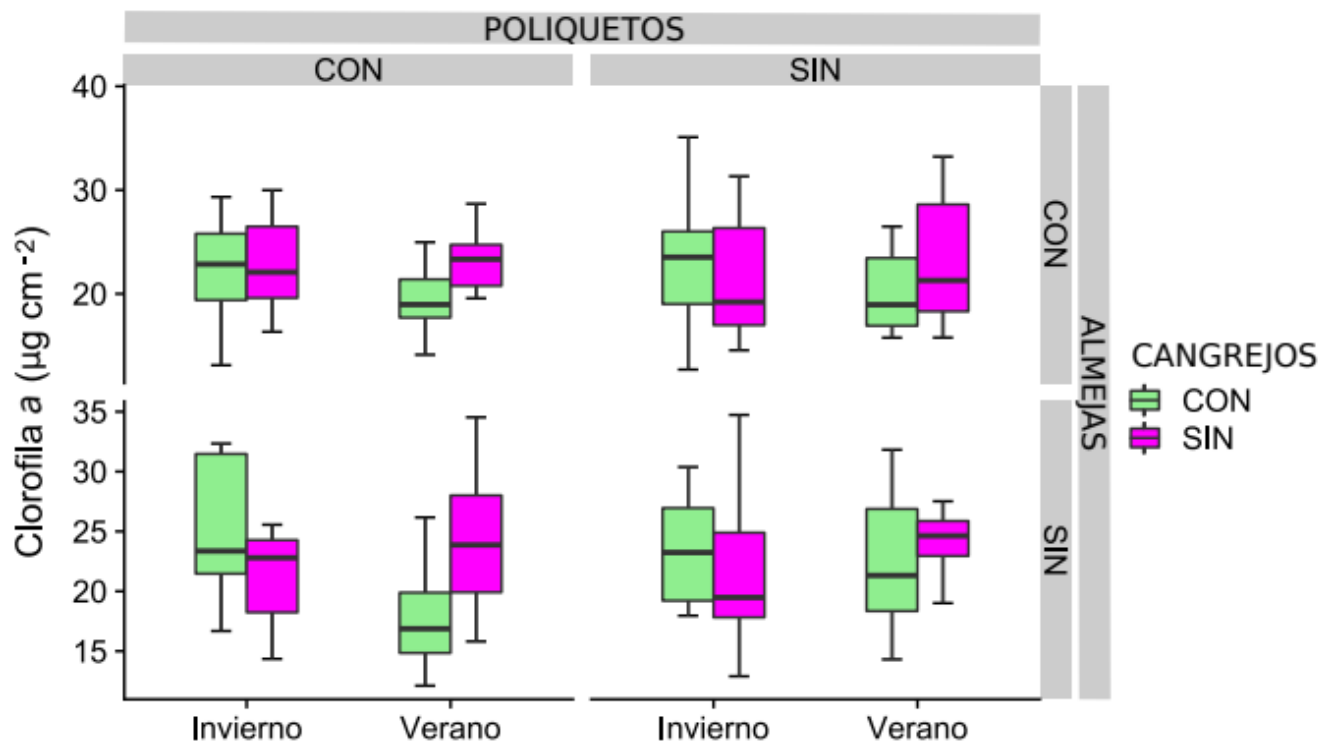


Figura 9. Concentración de clorofila a ($\mu\text{g cm}^{-2}$) correspondiente a las dos estaciones estudiadas por tratamientos.

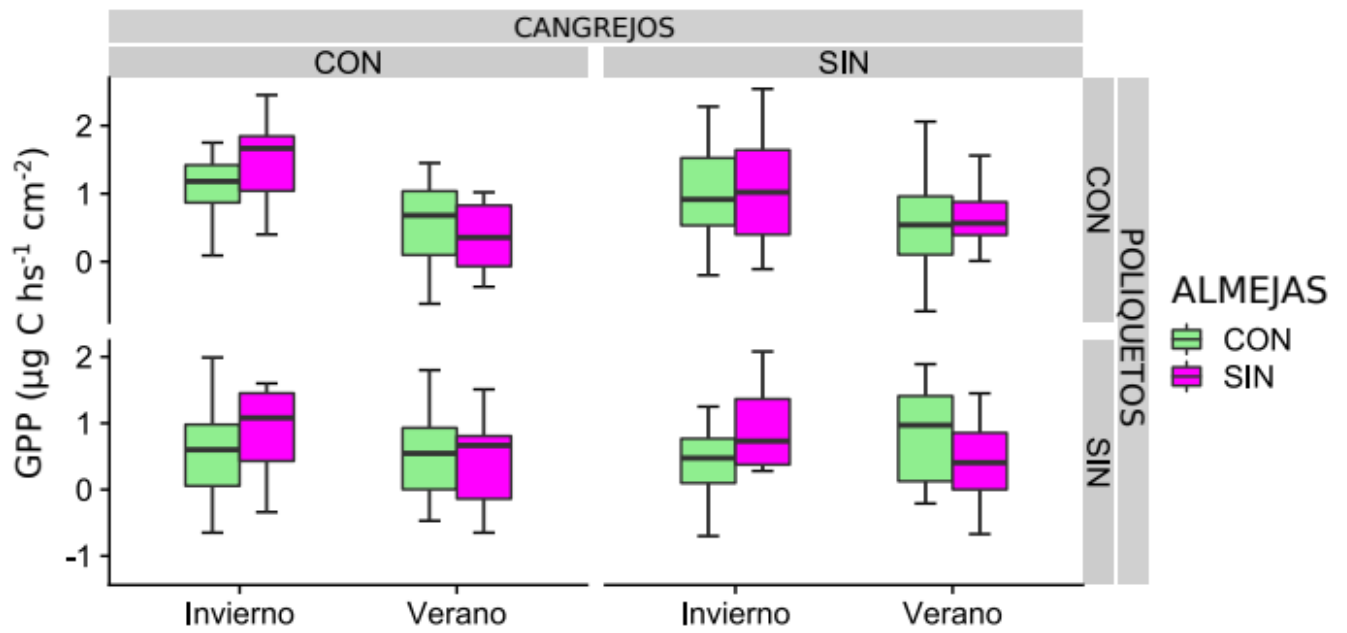


Figura 10. Producción primaria bruta (GPP; $\mu\text{g C hs}^{-1} \text{cm}^{-2}$) correspondiente a las dos estaciones estudiadas por tratamiento.

7. Tablas

Tabla 1. Resumen de tests estadísticos entre estaciones para Db (intensidad de bioturbación) y número de estructuras biogénicas generadas por almejas, poliquetos y cangrejos. ^a indica transformación con raíz cuarta. ^b indica transformación con raíz cuadrada. * indica $p < 0,05$.

<i>Variable</i>	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>Test</i>
Db (m ⁻² año)	3	5,05*	ANOVA
Biodepósitos de almejas ^a (num m ⁻²)	3	2,99*	ANOVA
Montículos de poliquetos ^b (num m ⁻²)	3	18,01*	Kruskal-Wallis
Cuevas de cangrejos (num m ⁻²)	3	30,77*	Kruskal-Wallis

Tabla 2. Resumen estadístico de ANOVA entre temporadas para abundancia, riqueza índice de diversidad de Simpson y equitatividad del MFB. * indica $p < 0,05$.

<i>Variable</i>	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>Test</i>
Abundancia	6	56,68*	Kruskal-Wallis
Riqueza	6	11,63*	ANOVA
Div. Simpson	6	62,56*	Kruskal-Wallis
Equitatividad	6	9,98*	ANOVA

Tabla 3. Variables ambientales registradas en verano e invierno. Los valores corresponden a media (desvío estándar).

Variable	A	AC	AP	APC	C	P	PC	Control
<i>Invierno</i>								
Humedad (%)	21,51 (1,21)	20,23 (5,04)	21,44 (2,44)	21,17 (3,13)	22,71 (3,42)	22,22 (2,89)	20,91 (2,64)	20,93 (2,81)
Salinidad	5,64 (1,93)	5,43 (1,97)	5,83 (1,56)	6,31 (1,97)	5,75 (1,61)	5,99 (1,46)	6,58 (1,74)	6,03 (1,43)
MO (%)	2,2 (0,33)	2,07 (0,56)	2,02 (0,18)	2,10 (0,26)	2,15 (0,30)	2,09 (0,28)	2,02 (0,20)	2,14 (0,20)
[NH ₄ ⁺] (μmol gr ⁻¹)	0,61 (0,14)	0,52 (0,16)	0,47 (0,11)	0,46 (0,17)	0,50 (0,15)	0,58 (0,18)	0,50 (0,1)	0,55 (0,12)
[NO ₃ ⁻] (μmol gr ⁻¹)	0,36 (0,10)	0,32 (0,08)	0,32 (0,06)	0,31 (0,07)	0,33 (0,08)	0,30 (0,04)	0,34 (0,07)	0,33 (0,10)
[NO ₂ ⁻] (μmol gr ⁻¹)	0,004 (0,001)	0,003 (0,0005)	0,003 (0,0004)	0,003 (0,0008)	0,004 (0,0009)	0,004 (0,0009)	0,004 (0,0006)	0,009 (0,01)
[PO ₄ ²⁻] (μmol gr ⁻¹)	0,16 (0,05)	0,13 (0,03)	0,13 (0,03)	0,13 (0,03)	0,15 (0,04)	0,14 (0,02)	0,14 (0,03)	0,16 (0,04)
Flujo NH ₄ ⁺ (μmol día ⁻¹ m ⁻²)	1584 (2304)	1008 (1152)	1296 (2592)	2016 (3168)	288 (1008)	1872 (2592)	0 (720)	2160 (5616)
Flujo NO ₃ ⁻ (μmol día ⁻¹ m ⁻²)	-288 (432)	-72 (576)	0 (1152)	720 (2448)	-115,2 (432)	0 (1440)	-57,6 (864)	-28,8 (576)
Flujo NO ₂ ⁻ (μmol día ⁻¹ m ⁻²)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)
Flujo PO ₄ ²⁻ (μmol día ⁻¹ m ⁻²)	144 (432)	144 (288)	0 (144)	288 (432)	0 (144)	0 (144)	0 (0)	0 (144)
<i>Verano</i>								
Humedad (%)	24,68 (3,96)	24,03 (2,54)	24,18 (3,17)	24,09 (3,22)	23,46 (2,45)	25,33 (3,18)	25,12 (3,23)	26,30 (3,43)
Salinidad	8,83 (0,68)	9,37 (0,99)	9,72 (1,11)	9,75 (1,88)	8,59 (3,27)	9,43 (1,84)	9,31 (0,71)	9,41 (1,27)
MO (%)	1,78 (0,11)	1,79 (0,35)	1,77 (0,08)	1,77 (0,11)	1,66 (0,09)	1,68 (0,07)	1,71 (0,11)	1,83 (0,27)
[NH ₄ ⁺] (μmol gr ⁻¹)	0,35 (0,11)	0,33 (0,12)	0,29 (0,14)	0,33 (0,09)	0,30 (0,07)	0,32 (0,08)	0,28 (0,08)	0,27 (0,07)
[NO ₃ ⁻] (μmol gr ⁻¹)	0,45 (0,10)	0,73 (0,69)	0,44 (0,07)	0,44 (0,07)	0,57 (0,36)	0,45 (0,09)	0,56 (0,32)	0,48 (0,13)
[NO ₂ ⁻] (μmol gr ⁻¹)	0,004 (0,0005)	0,003 (0,0004)	0,004 (0,0005)	0,003 (0,0004)	0,004 (0,0007)	0,003 (0,0005)	0,003 (0,002)	0,004 (0,0004)
[PO ₄ ²⁻] (μmol gr ⁻¹)	0,15 (0,03)	0,14 (0,04)	0,14 (0,02)	0,14 (0,03)	0,13 (0,01)	0,14 (0,03)	0,13 (0,02)	0,14 (0,04)

Flujo NH_4^+ ($\mu\text{mol día}^{-1}\text{m}^{-2}$)	35136 (45216)	49536 (66816)	33840 (44352)	27504 (34704)	36432 (43200)	39024 (51696)	41184 (51552)	45072 (70272)
Flujo NO_3^- ($\mu\text{mol día}^{-1}\text{m}^{-2}$)	3024 (2448)	2592 (3312)	4464 (4032)	2592 (1728)	3168 (4032)	3024 (2448)	4464 (3312)	2304 (2448)
Flujo NO_2^- ($\mu\text{mol día}^{-1}\text{m}^{-2}$)	432 (144)	288 (288)	144 (144)	288 (144)	288 (144)	288 (144)	288 (144)	288 (144)
Flujo PO_4^{2-} ($\mu\text{mol día}^{-1}\text{m}^{-2}$)	-288 (0)	-288 (144)	-288 (0)	0,00 (288)	-288 (0)	-288 (144)	-288 (0)	-288 (0)

Tabla 4. Autovalores de las variables ambientales incluidas en el análisis de componentes principales.

Variable	CP1	CP2
Humedad	0.28	0.19
Salinidad	0.42	-0.03
MO	-0.27	0.44
[NH ₄ ⁺]	-0.37	0.26
[NO ₃ ⁻]	0.21	0.52
Flujo [NH ₄ ⁺]	0.28	0.52
Flujo [NO ₃ ⁻]	0.32	-0.37
Flujo [NO ₂ ⁻]	0.39	0.09
Flujo [PO ₄ ²⁻]	-0.36	0.01

Tabla 5. Abundancia de taxa microfítobentónicos hallados en los distintos tratamientos de los experimentos invierno y verano. (*) Cianobacterias filamentosas incluye *Leibleinia epiphytica*, *Lyngbya aestuarii*, *Lyngbya sp.*, y *Oscillatoria sp.*, (**) Diatomeas < 40 micras incluye *Amphora sp.*, *Cymbella sp.*, *Navicula sp.*, y *Eunotia sp.* (***) Diatomeas centrales Incluye *Cyclotella meneghineana*, *Actinoptychus splendens* y *Thalassiosira decipiens*. Los valores corresponden a la media (ind x 10⁴ cm⁻² de sedimento) y (desvío estándar).

	Verano							
	A	AC	AP	C	CTRL	P	PC	APC
Diatomeas pennadas < 40 µm (**)	151,06 (59,62)	189,81 (102,05)	138,49 (72,71)	204,20 (98,03)	165,98 (44,34)	155,24 (46,12)	154,72 (74,18)	198,44 (85,06)
Cianobacterias filamentosas (*)	13,87 (10,10)	24,61 (21,09)	16,49 (7,90)	21,21 (13,21)	19,37 (12,16)	16,23 (10,01)	23,56 (20,65)	22,25 (13,36)
<i>Nitzschia longissima</i>	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)
Cianobacterias cocoides	6,54 (10,41)	2,36 (2,88)	1,57 (2,21)	2,61 (3,49)	11,78 (22,69)	12,82 (25,21)	2,09 (4,23)	2,35 (2,60)
<i>Schroederia setigera</i>	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)
<i>Surirella brevisonii</i>	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)
Diatomeas centrales (***)	0,26 (0,82)	0,26 (0,82)	1,83 (2,15)	1,31 (1,37)	1,83 (2,15)	1,57 (2,52)	0,26 (0,82)	1,31 (1,37)
Diatomea sp ₁	0,26 (0,82)	0,26 (0,82)	1,57 (3,53)	0,52 (1,65)	1,31 (2,82)	0,78 (1,76)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)
<i>Oscillatoria formosa</i>	15,71 (1,83)	0,79 (1,26)	3,66 (5,11)	1,04 (1,35)	1,57 (3,53)	0,52 (1,10)	1,31 (1,85)	0,26 (0,82)
<i>Rhopallodia sp.</i>	1,04 (1,83)	1,04 (2,21)	2,09 (3,66)	1,57 (2,52)	3,14 (3,21)	2,61 (3,02)	1,31 (2,22)	1,04 (1,83)
<i>Ulothrix sp.</i>	0,52 (1,65)	0,52 (1,10)	1,57 (3,31)	1,83 (2,77)	2,09 (3,66)	1,04 (2,52)	0,26 (0,82)	0,78 (2,48)
<i>Entomoneis alata</i>	1,31 (2,22)	1,57 (1,83)	1,04 (1,83)	2,87 (5,01)	1,04 (1,83)	0,78 (1,26)	2,87 (4,17)	0,52 (1,10)
Diatomea sp ₂	0,26 (0,82)	1,04 (2,21)	1,83 (4,94)	2,09 (2,40)	0,52 (1,65)	1,57 (2,52)	1,57 (3,53)	1,04 (1,83)
<i>Leptolyngbia sp.</i>	0,78 (1,26)	2,35 (3,79)	0,78 (2,48)	0,26 (0,82)	1,31 (2,22)	0,26 (0,82)	1,31 (1,85)	0,26 (0,82)
<i>Chlorophyta sp.</i>	2,35 (5,31)	0,26 (0,82)	1,31 (2,22)	0,52 (1,65)	2,87 (7,34)	0,00 (0,00)	0,78 (2,48)	0,26 (0,82)

<i>Martyana martyi</i>	0,78 (1,76)	8,63 (18,71)	1,83 (5,79)	3,66 (11,59)	0,00 (0,00)	0,78 (2,48)	5,49 (11,60)	1,83 (5,79)
Diatomea sp ₃	4,18 (4,13)	5,75 (8,35)	4,45 (5,79)	2,87 (4,17)	1,83 (1,76)	6,02 (9,32)	2,35 (3,36)	1,57 (1,83)
<i>Amphora</i> sp.	0,26 (0,82)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	0,52 (1,65)	0,00 (0,00)	0,26 (0,82)	0,26 (0,82)	0,52 (1,65)
Diatomea sp ₅	0,78 (1,76)	0,00 (0,00)	2,87 (9,10)	1,57 (2,81)	6,28 (9,65)	3,66 (5,94)	2,61 (7,40)	0,00 (0,00)
<i>Nitzschia reversa</i>	2,61 (8,27)	0,78 (1,76)	0,26 (0,82)	0,00 (0,00)	0,26 (0,82)	0,78 (1,76)	1,04 (1,83)	0,78 (1,76)

Invierno

Diatomeas pennadas < 40 µm (**)	243,39 (101,72)	497,79 (193,03)	298,43 (203,86)	522,23 (316,55)	316,62 (240,75)	375,97 (162,04)	451,05 (264,36)	394,97 (193,34)
Cianobacterias filamentosas (*)	86,51 (35,20)	72,60 (22,29)	59,13 (30,07)	53,79 (27,27)	68,79 (42,57)	67,04 (30,05)	67,35 (36,18)	64,57 (45,36)
<i>Nitzschia longissima</i>	24,86 (17,35)	21,18 (12,88)	24,55 (10,71)	25,27 (16,37)	35,94 (23,93)	27,55 (22,56)	37,55 (35,94)	19,16 (11,81)
Chroococcal spp.	5,75 (2,68)	5,95 (6,41)	6,92 (5,28)	4,37 (5,18)	4,44 (3,58)	10,31 (10,83)	7,22 (4,82)	6,31 (4,26)
<i>Schroederia setigera</i>	10,92 (8,99)	7,88 (9,15)	8,86 (5,48)	8,71 (8,35)	14,11 (11,75)	5,14 (6,61)	9,05 (8,22)	3,89 (5,71)
<i>Surirella brevisonii</i>	17,82 (12,38)	12,81 (14,27)	20,61 (16,28)	17,19 (13,37)	22,56 (12,77)	19,48 (8,34)	21,65 (16,07)	15,91 (14,48)
Diatomeas centrales (***)	9,64 (6,92)	9,46 (6,12)	9,44 (7,24)	13,46 (7,10)	12,19 (7,28)	15,62 (8,91)	9,02 (7,76)	5,83 (4,13)
Diatomea sp ₁	3,64 (5,15)	1,32 (2,26)	0,00 (0,00)	1,16 (1,96)	2,86 (3,95)	0,00 (0,00)	0,62 (1,98)	1,71 (3,73)

Tabla 6. Selección del modelo mixto para las variables utilizadas para caracterizar la estructura y función del MFB (se muestra sólo el primer y segundo mejor modelo, aquellos que incluyen sólo una variable explicatoria y el modelo nulo). AICc = criterio de información de Akaike, Delta = diferencia de Akaike entre modelos, W = peso normalizado del Akaike. C = cangrejo, A = almeja, P = poliqueto, E = estación.

Variable respuesta	Modelo	Número de parámetros	AICc	Delta	W
Biomasa	C+E+C*E	3	978,53	0,00	0,25
	C+E+P+C*E	4	980,43	1,91	0,10
	C	1	988,40	9,88	0,00
	E	1	989,07	10,54	0,00
	P	1	989,54	11,07	0,00
	A	1	989,84	11,32	0,00
	Nulo	0	989,59	9,21	0,00
Riqueza	P+E	2	588,85	0,00	0,11
	C+A+P+E	4	590,54	1,69	0,05
	C	1	594,20	5,35	0,00
	A	1	593,85	5,00	0,00
	P	1	592,20	3,35	0,00
	E	1	591,65	2,8	0,01
	Nulo	0	594,34	5,49	0,00
Abundancia	C+E	2	916,58	0,00	0,11
	C+E+P	3	917,76	1,18	0,03
	C	1	1021,15	104,57	0,00
	A	1	1024,97	107,49	0,00
	P	1	1024,61	108,03	0,00
	E	1	922,06	2,20	0,02
	Nulo	0	1023,01	106,43	0,00
GPP	C+E+C*E	3	339,67	0,00	0,17
	C+E+P+C*E+P*E	5	343,21	3,84	0,05
	C	1	344,85	5,18	0,01
	E	1	346,15	6,48	0,00
	A	1	349,56	9,89	0,00
	P	1	349,98	10,32	0,00
	Nulo	0	347,91	8,25	0,00

Tabla 7. Importancia relativa de las variables explicatorias (RI) provenientes del promediado de modelos realizado para cada variable respuesta (se muestran sólo los primeros cinco valores). Las variables explicatorias en *itálica* son las que mejor explican la variable respuesta.

Variable respuesta	Variables explicatorias	RI
Biomasa	<i>Cangrejo</i>	0,99
	<i>Estación</i>	0,99
	<i>Cangrejo*Estación</i>	0,98
	Almeja	0,57
	Poliqueto	0,46
Riqueza	<i>Estación</i>	0,90
	<i>Poliqueto</i>	0,87
	Almeja	0,60
	Cangrejo	0,59
	<i>Estación*Poliqueto</i>	0,26
Abundancia	<i>Estación</i>	1
	<i>Cangrejo</i>	0,98
	Almeja	0,60
	Poliqueto	0,58
	<i>Cangrejo*Estación</i>	0,50
GPP	<i>Cangrejo</i>	0,98
	<i>Estación</i>	0,98
	<i>Cangrejo*Estación</i>	0,82
	Almeja	0,59
	Poliqueto	0,58

CAPÍTULO 3

Estructuras biogénicas como mosaicos de diversidad microfitobentónica en las planicies de marea



1. Introducción

Los ambientes bentónicos presentan una microtopografía caracterizada por pequeñas estructuras de origen físico y/o biológico (Heezen & Hollister 1971). Las estructuras de origen físico son producto de eventos de depositación y erosión, como por ejemplo ondulitas generadas por el oleaje (Lonsdale et al. 1972). Aquellas generadas por seres vivos pueden formarse a partir de restos de estructuras o tejidos, como los fondos de mejillones o almejas (van Duren et al. 2006); o pueden corresponder a estructuras sedimentarias creadas durante su actividad o crecimiento (ej. cuevas, fosas, tubos, huellas y depresiones generadas durante la alimentación) y suelen ser denominadas como “estructuras biogénicas” (Rhoads y Boyer 1982). Los invertebrados bentónicos son conocidos por disturbar la superficie del sedimento ya sea por medio de la creación de estructuras físicas que sobresalen notoriamente o de pequeñas depresiones en la superficie (Friedrichs et al. 2009). Debido a que modifican el hábitat circundante y la disponibilidad de recursos para otros organismos, frecuentemente son clasificados como ingenieros ecosistémicos (Jones et al. 1994). Las formas y tamaños de las estructuras biogénicas producidas son muy variadas, dependiendo no solo del modo de movimiento, tipo de alimentación, modo de vida y tamaño del organismo que las construye, sino también de las condiciones ambientales circundantes (ej., influencia del oleaje, intensidad del viento) y la composición granulométrica (Kristensen y Kostka 2005). Las estructuras biogénicas pueden distinguirse entre aquellas que sobresalen de la superficie, como montículos, valvas abandonadas semienterradas, y acúmulos de heces; a las que, de forma opuesta, generan depresiones en la superficie sedimentaria a causa de actividades de alimentación (ej., crustáceos que remueven las capas superficiales del sedimento y almejas que por la acción de los sifones crean pequeñas depresiones) y finalmente, las que se consideran estructuras “abiertas” como los tubos de poliquetos y cuevas de crustáceos. Algunas estructuras persisten períodos cortos de tiempo, mientras

que otras pueden permanecer por períodos largos. En ambientes de fondos blandos tienen un efecto importante en la físico-química del sedimento y en la dinámica de flujo sobre la superficie, por lo que constituyen un factor importante en la dinámica física y ecológica de fondos intermareales (Mermillod-Blondin et al. 2003).

La interacción de estas estructuras con el flujo del fondo puede resultar en el atrapamiento de sedimento o en su resuspensión (ej. Escapa et al. 2008), lo cual depende no solo de la forma, y tamaño de la estructura biogénica, sino también de la velocidad del flujo y la composición granulométrica. En este sentido, las estructuras biogénicas compuestas por sedimentos finos suelen ser más persistentes (Grabowski et al. 2011), aunque flujos veloces y turbulentos pueden generar su colapso (Volkenborn et al. 2007). Además, el efecto del flujo sobre la estabilidad del sedimento (y por ende de la persistencia de las estructuras) cambia de acuerdo a la densidad de estructuras presentes. A bajas densidades, cada estructura genera su propio campo de interacción de flujo; a densidades intermedias, las estructuras generan un flujo turbulento y en altas densidades la turbulencia se traslada por encima de las estructuras (Friedrichs et al. 2009). De esta forma, cuando la densidad de estructuras es baja predomina la erosión en el fondo; en cambio, cuando se registran altas densidades se favorece la depositación de partículas (Passarelli et al. 2014). La presencia de estructuras biogénicas también modifica características del entorno ambiental, las depresiones formadas durante actividades tróficas aumentan el contenido de agua en el sedimento (Alvarez et al. 2015), cuevas construidas por crustáceos aumentan la concentración de oxígeno en profundidad (Daleo et al. 2007) y modifican la disponibilidad de nutrientes inorgánicos (Fanjul et al. 2007) y acúmulos de heces en la superficie generados por especies infaunales (ej. poliquetos) aumentan el contenido de materia orgánica (Chennu et al. 2015). Estas modificaciones del flujo del fondo y del entorno ambiental sumado a que algunos tipos de estructuras biogénicas (ej. cuevas y tubos) incrementan la interfase

sedimento-agua/aire (Kristensen 2008), promueven microambientes que aumentan el potencial de colonización biológica (Shimanaga et al. 2012).

Debido a las modificaciones que generan en la matriz sedimentaria y el aumento en la heterogeneidad del hábitat, las estructuras biogénicas impactan de forma variable a los organismos que habitan en estos ambientes (Passarelli et al. 2014). En este sentido, la presencia de estructuras biogénicas puede llevar a un aumento localizado en la población de macroinvertebrados (Widdicombe et al. 2004), ya sea facilitando el asentamiento de reclutas (Gallagher et al. 1983) o aumentando las fuentes de presas (Volkenborn et al. 2009). En cuanto a la meiofauna (animales acuáticos móviles de tamaño microscópico que habitan sedimentos blandos de ambientes marinos y de agua dulce, Giere 2009), se ha demostrado que las cuevas y pellets generados por cangrejos del género *Uca* promueven ensambles de meiofauna más abundantes y diversos que los sedimentos sin estructuras biogénicas (Citadin et al, 2016). Además, los biodepósitos creados por las almejas funcionan sitios de asentamiento para algunas especies de copépodos, ostrácodos y nematodos (Alvarez et al. 2015). En comparación con la macro y meiofauna, la influencia de las estructuras biogénicas sobre los microorganismos permanece poco estudiada (pero ver Papaspyrou et al. 2005, Passarelli et al. 2012). Los microorganismos responden rápidamente a cambios en la dinámica hidro-sedimentaria dado que presentan tasas rápidas de recambio (Eckman 1983, 1985). Las paredes de estructuras biogénicas abiertas (i.e. cuevas, tubos y galerías) constituyen sitios de intercambio de solutos entre la matriz sedimentaria y los organismos y/o el agua retenida dentro de las estructuras (Dufour et al. 2005), con lo cual se consideran microambientes claves para los procesos biogeoquímicos mediados por microorganismos. En este sentido, cuando las estructuras biogénicas son irrigadas, se estimula el flujo de nutrientes en el sedimento, promoviendo el crecimiento de microorganismos (Stief et al. 2004) y la mineralización de materia orgánica (Aller 1994). Este enriquecimiento del

entorno favorece tanto a bacterias bentónicas como al microfitobentos (Passarelli et al. 2012)

Así como los cambios introducidos en el ambiente por las estructuras biogénicas impactan de forma variable a la macro y meiofauna, también lo hacen en el microfitobentos (MFB). Por ejemplo, el poliqueto *Arenicola marina*, construye cuevas en forma de J y genera además otras dos estructuras biogénicas: una depresión en la superficie en forma de embudo a través de la cual se alimenta y un montículo formado por los desechos eliminados (Reise 2002). Además, por medio de la bioturbación y bioirrigación del sedimento modifica la granulometría del entorno, disminuye el contenido de materia orgánica, aumenta la permeabilidad del sedimento y transporta oxígeno y otros solutos desde la superficie hacia el sedimento profundo (Volkenborn et al. 2007). En este contexto, la biomasa del MFB que habita en los montículos fecales y embudos de alimentación es baja, probablemente producto de la herbivoría y de la resuspensión por la inestabilidad del sedimento que conforma dichas estructuras (Volkenborn et al. 2007, Chennu et al. 2015); mientras que en parches adyacentes a estas estructuras la biomasa del MFB es alta, debido al aumento del flujo de nutrientes generado por advección (Chennu et al. 2015). Otro ejemplo corresponde a las estructuras generadas por el cangrejo violinista *Uca uruguayensis*. Esta especie, además de construir cuevas de hasta 0,25 m de profundidad, genera dos tipos de bolitas de sedimento que deposita en la superficie, cuyo origen difiere: uno corresponde a material no digerido y otra al material removido de la cueva durante su construcción y/o mantenimiento (Botto e Iribarne 2000). Las zonas de la planicie de marea dominadas por estas estructuras presentan, durante la bajamar, mayor contenido de agua y materia orgánica que zonas sin cuevas, además de menor dureza y permeabilidad (Botto e Iribarne 2000). A pesar de las diferencias en el origen de cada estructura descrita, la biomasa del MFB es similar en los sedimentos de la cueva, en las bolitas formadas

durante la excavación y de las superficies sin estructuras biogénicas; mientras que la biomasa en las bolitas de sedimento no digerido es más de dos veces mayor que en las estructuras anteriores (Citadin et al. 2016). Dicho aumento se atribuyó al método de flotación que utiliza *U. uruguayensis* para separar el alimento dentro del aparato bucal (Citadin et al. 2016). Estos ejemplos muestran que los efectos de cada estructura biogénica sobre el MFB son diversos y predecirlos no es sencillo dado que el impacto en el MFB es producto de la combinación de varios factores (Pasarelli et al. 2012b).

Los intermareales de las costas del ASO cuentan con representantes de los tres grandes grupos de la macrofauna típica de los sedimentos blandos: poliquetos, bivalvos y crustáceos (Kristensen y Kostka 2005). Particularmente, las planicies de la Laguna Costera de Mar Chiquita presentan estructuras biogénicas correspondientes al poliqueto nereido *Laeonereis culveri* (= *Laeonereis acuta*), a la almeja navaja *Tagelus plebeius* y al cangrejo cavador *Neohelice granulata*. El poliqueto *L. culverii* alcanza densidades que pueden variar de 500 individuos m⁻² (Palomo et al. 2003) a 7400 individuos m⁻² (Botto y Iribarne 1999) dependiendo del sitio, estación y año. Construye dos tipos de cueva: vertical con una única conexión con el exterior o con forma de U con dos conexiones con el exterior. La bioturbación por *L. culveri* genera pequeños montículos de sedimento (hasta 10 mm de alto y 3 mm de diámetro) los cuales contienen más cantidad de materia orgánica y sedimentos más gruesos que los parches adyacentes sin bioturbación y su presencia disminuye el transporte de sedimento (Palomo e Iribarne 2000). Al momento, no se conoce si el montículo genera cambios en el MFB, pero los resultados del Capítulo 2 mostraron un efecto solo en la riqueza aunque fue analizado a una escala espacial mayor. La almeja navaja *Tagelus plebeius* presenta densidades medias de 61,18 individuos m⁻² en la zona baja del intermareal, 23,54 en la zona intermedia y 27,14 en la zona alta (Lomovasky et al. 2016). *T. plebeius* construye cuevas profundas en el sedimento (hasta 70 cm) que mediante su construcción y mantenimiento generan

depresiones someras alrededor de las aberturas de los sifones inhalante y exhalante. Estas estructuras persisten y son remodeladas luego de la pleamar. Allí es donde las heces son depositadas generando aumentos localizados en el contenido de materia orgánica (Gutiérrez e Iribarne 2004) y también modifica la distribución de otros organismos (ej. juveniles de *N. granulata*, Gutiérrez e Iribarne 1998; copépodos y nematodos, Álvarez et al. 2015). Poco se conoce sobre el impacto de estas depresiones sobre el MFB, excepto que la biomasa es el doble de la de parches sin depresiones, probablemente debido al alto contenido de materia orgánica que acumulan (Alvarez et al. 2015). El cangrejo *N. granulata* se encuentra en altas densidades, construye cuevas semi-permanentes cuya densidad puede ser muy variable, la cual varía desde 6,55 cuevas m^{-2} (Alvarez et al. 2013b) hasta 32,2 cuevas m^{-2} (Iribarne et al. 2005) y remueve hasta 5,9 $kg\ m^{-2}\ d^{-1}$ de sedimento (Iribarne et al. 1997). Las cuevas pueden alcanzar un diámetro de 0,14 m y presentan una profundidad de hasta 0,4 m (Iribarne et al. 1997), acumulan detritos (Botto et al. 2005) y aumentan la concentración de oxígeno en el sedimento (Giorgini et al. 2019). El sedimento removido durante su construcción y mantenimiento es depositado al lado de la cueva, generando un montículo que puede alcanzar hasta 5 cm de altura y 10 cm de diámetro. Esta estructura presenta una composición granulométrica más fina que el sedimento circundante y persiste varios ciclos de marea, aunque puede erosionarse gradualmente, expandiendo su diámetro (Botto e Iribarne 2000). La actividad de *N. granulata* evaluada a una escala entre 0,25 y 0,36 m^{-2} modifica la composición, biomasa y producción primaria del MFB (Giorgini et al. 2019, resultados del Cap. 2 de esta tesis) pero aún no se conoce si las cuevas y montículos en particular modifican al MFB de forma diferencial.

En este contexto el objetivo general de este capítulo fue evaluar si la heterogeneidad ambiental que aportan las estructuras biogénicas construidas por *N. granulata*, *T. plebeius* y *L. culveri* genera variabilidad en la estructura y función del

MFB. También se caracterizó la dinámica temporal (diaria, semanal y estacional) de estas estructuras, con el fin de conocer su persistencia y en base a ello generar información sobre la variabilidad del MFB en el tiempo.

2. Materiales y métodos

Se realizó un muestreo en las planicies de marea de la laguna costera de Mar Chiquita en 4 días no consecutivos del mes de abril de 2018. Los muestreos se realizaron a una altura mayor del nivel promedio de la bajamar, y en dicha porción de la planicie de marea se identificaron tres zonas de acuerdo a la especie dominante: una zona baja dominada por la presencia de cuevas de cangrejos, una intermedia dominada por biodepósitos de almejas y una alta por montículos de poliquetos (Tabla 1). En cada zona se seleccionaron 10 conjuntos muestrales de “estructura biogénica-parche adyacente sin estructuras biogénicas”. Dado que el microfitobentos presenta heterogeneidad en parches de variados tamaños (Blanchard, 1990), las muestras correspondientes al parche sin estructuras biogénicas fueron tomadas cercanas a la estructura muestreada para minimizar la posible variación entre zonas del MFB. Los montículos y cuevas de cangrejos se identificaron como estructuras biogénicas diferentes, con lo cual cada conjunto de muestras consistió en una cueva, su montículo y el parche adyacente sin estructuras biogénicas; para el caso de las almejas se muestreó en el biodepósito y su correspondiente parche sin estructura biogénica y para los poliquetos se tomaron muestras en montículos y en parches adyacentes sin estructuras biogénicas.

En cada caso se colectaron muestras de sedimento para estimar la biomasa del MFB a través de la concentración de clorofila *a* y estimar su estado de degradación caracterizando la concentración de feopigmentos (siguiendo a Lorenzen 1967) y para analizar la composición del MFB ($n_{tot} = 70$ para cada variable). En el conjunto muestral

de la zona dominada por cangrejos, las muestras de sedimento fueron tomadas del montículo depositado al lado de la entrada de la cueva y de la pared de la cueva (1 cm de diámetro x 1 cm de profundidad, para todas las variables). Para la toma de muestras de la pared de la cueva, se procedió al vaciado de la misma utilizando una jeringa y la muestra de sedimento se tomó de la pared (Fig. 1A). En la zona dominada por almejas las muestras de sedimento se tomaron en el centro del biodepósito formado por la almeja (Fig. 1B). Dado que el poliqueto *L. culveri* genera montículos que poseen mayor elevación que base, en la zona dominada por las estructuras construidas por esta especie se procedió a tomar el montículo completo en lugar de cilindros, y evitar así incluir un área de sedimento no bioturbada (Fig. 1C). Para calcular el área de la muestra se tomaron las medidas de cada montículo (base y altura, precisión: 0,01 mm). Las muestras de sedimento correspondientes a condiciones sin estructuras fueron tomadas en parches adyacentes a la estructura biogénica seleccionada.

Finalmente, en cada estructura biogénica y parche sin bioturbación se estimó la producción primaria neta (PPN) a través del cálculo del flujo difusivo de oxígeno entre el sedimento y el agua superficial siguiendo a Kühl et al. (1996) y Hancke y Glud (2004). Para ello se caracterizaron los perfiles de concentración de oxígeno en profundidad en cada estructura biogénica y su respectivo parche sin bioturbación en condiciones de luz utilizando microsensors de oxígeno tipo Clark (50 μm tip, respuesta rápida, Unisense, precisión: 0,005 cm; Fig. 2). El microsensor fue montado en un micromanipulador (MM2, Unisense AS) que permite una alta resolución espacial y temporal, y los datos adquiridos fueron transmitidos en tiempo real a una computadora portátil. La punta del microsensor se posicionó en la superficie del sedimento, y se registró la concentración de oxígeno cada 200 μm hasta la profundidad en la que fue equivalente a cero. El flujo difusivo de oxígeno (J) se calculó aplicando la primera Ley de difusión de Fick, representado por la siguiente ecuación diferencial:

$$J = D_e dC(z)/dz$$

donde D_e equivale al coeficiente de difusión efectivo del oxígeno y dC/dz representa gradiente de concentración. La difusión de oxígeno del sedimento hacia la superficie ocurre a través de una delgada capa de agua que se “adhiera” a la superficie, conocida como DBL (difusive boundary layer, Revsbech y Jorgensen 1986), la cual constituye una barrera de difusión que puede limitar el intercambio de moléculas disueltas entre el sedimento y la superficie. En este sentido, la difusión del oxígeno depende del grosor de la DBL (Kühl et al. 1996). Por ello, para calcular PPN (flujo difusivo de oxígeno hacia la superficie a través del DBL) se calculó el grosor del DBL a partir de la porción lineal en la concentración de oxígeno para cada perfil (McMinn et al. 2010) y el coeficiente de difusión efectivo en el sedimento como:

$$D_s = D_o / (1 - 2 \ln \phi^2)$$

donde D_o equivale al flujo molecular de oxígeno (tomado de Fanjul et al. 2007) y ϕ corresponde a la porosidad del sedimento, la cual se obtuvo para cada estructura biogénica a partir de la diferencia entre el peso húmedo y seco de un cilindro de sedimento de volumen conocido (siguiendo a Furukawa et al. 2004).

Además, se estudió la dinámica temporal de las estructuras biogénicas de enero a diciembre de 2018 a través de conteos y se realizaron comparaciones en tres escalas temporales: en el mismo día (antes y después de la pleamar), una vez por semana durante 5 semanas y 3 veces por estación climática. Para realizar este muestreo, en cada altura del intermareal se distribuyeron al azar 10 cuadrantes de 0,3 m x 0,3 m, los cuales fueron numerados, para seguir la dinámica de cada uno en el tiempo. El conteo de estructuras se realizó mediante fotografías digitales (Cámara digital Reflex Nikon D3300, 24,2 megapíxeles). Se construyó un soporte de hierro de 0,6 m de alto y 0,8 m de ancho, cuyo apoyo sobre el sedimento consistió en barras del mismo material de 0,5 m de largo (Fig. 3). El punto de apoyo del soporte fue marcado para cada cuadrante

utilizando estacas, con el fin de garantizar que las fotos fuesen tomadas siempre en la misma posición, además de que se utilizó la misma distancia focal en todas las ocasiones (21 mm). Para cada fotografía, una vez colocado el soporte, se niveló la cámara utilizando un nivel portátil. El conteo de estructuras se realizó de forma manual, cuantificando las estructuras biogénicas dentro del cuadrante. La alta resolución de las fotografías permitió distinguir fácilmente las estructuras biogénicas.

2.1 Análisis de datos

Las diferencias en la concentración de clorofila a , de feopigmentos, en la abundancia total y PPN entre la estructura biogénica y su parche adyacente no bioturbado, y entre parches sin estructuras biogénicas, se analizaron aplicando modelos lineales mixtos (GLMM, Zuur et al. 2009) y se seleccionó el modelo de mejor ajuste mediante simplificación por prueba de hipótesis, donde se definió “día de muestreo” como factor aleatorio, con el fin de incluir la variabilidad entre días de muestreo en los casos que fuera significativa (función lme, paquete nlme, R). Estructura global de los modelos evaluados:

1. [Clorofila a] ~ Estructura + ~ 1 | Día de muestreo
2. [Feopigmentos] ~ Estructura + ~ 1 | Día de muestreo
3. Abundancia total MFB ~ Estructura + ~ 1 | Día de muestreo
4. PPN ~ Estructura + ~ 1 | Día de muestreo

Los modelos fueron evaluados para cada tipo de estructura biogénica (i.e. cangrejos, almejas y poliquetos). Dado que el factor aleatorio no fue significativo en ninguno de los modelos (indicando que hubo una baja variabilidad entre los días de muestreo), se procedió a evaluar las diferencias mediante un modelo lineal generalizado (función gls, R). Para cada modelo se corroboró que se cumplieran los supuestos de normalidad de los

residuos y homocedasticidad. En el caso particular del modelo 4 para las estructuras biogénicas generadas por cangrejos, no se logró cumplir el supuesto de normalidad, inclusive luego de intentar transformaciones de los datos. Teniendo en cuenta que el ANOVA con un alto número de réplicas es robusto al incumplimiento de este supuesto (Underwood 1997) y que la serie de datos usada satisface esa premisa, se realizó de todas maneras un ANOVA de una vía. Para evaluar si la composición del MFB difirió entre cada estructura biogénica y su correspondiente parche no bioturbado, se realizó un PERMANOVA basado en el índice de disimilitud de Bray-Curtis, aplicando 9999 permutaciones (Anderson 2001) considerando en este análisis la posible variabilidad natural en los distintos días de muestreo. También mediante PERMANOVA se evaluó si efectivamente el MFB en condición no bioturbada presenta diferencias en su composición entre las zonas de la planicie dominadas por las distintas especies.

Para comparar la densidad de estructuras en distintas escalas temporales se utilizaron nuevamente modelos lineales mixtos, fijando como factor aleatorio la identidad del cuadrante. Estructura global de los modelos evaluados:

$$\text{Densidad de estructuras} \sim \text{Tiempo} + \sim 1 | \text{Plot}$$

donde el factor fijo Tiempo correspondió a “antes” y “después” de la pleamar para la comparación diaria, a los días “1”, “7”, “14”, “22” y “32” para la comparación semanal, y a “verano”, “otoño”, “invierno” y “primavera” en la comparación estacional. Los modelos fueron evaluados de forma individual para las estructuras generadas por cada especie. En el caso de los modelos de comparación diaria para las estructuras biogénicas generadas por cangrejos, su densidad fue exactamente igual antes y después de la pleamar en todas las réplicas, con lo cual no hay test estadístico aplicable dado que no hubo variación. Para la comparación semanal y estacional de este mismo tipo de estructura, nuevamente no se logró cumplir el supuesto de normalidad, inclusive luego

de intentar transformaciones de los datos. Dado que presentaron homocedasticidad, basado en lo previamente explicado, se realizó un ANOVA de una vía. En la comparación estacional, se decidió además no incluir los datos de invierno y primavera, debido a que las densidades registradas correspondieron a cero. Si bien la densidad de cuevas suele ser baja en invierno, no se registró un aumento durante la primavera debido a que ocurrió un desplazamiento de las estructuras a zonas más bajas del intermareal.

3. Resultados

3.1. Estructura y función del MFB en estructuras biogénicas generadas por distintos bioturbadores.

La biomasa y abundancia total del MFB en la zona dominada por cangrejos fue dos veces más alta en los parches sin estructuras biogénicas (SEC)(valores promedio: $7,04 \mu\text{g cm}^{-2}$ y $200 \times 10^4 \text{ ind cm}^{-2}$ respectivamente) que en la cueva (CC) y el montículo (MC), y similar en los últimos dos (Figs. 4A y 4B, Tabla 2). La concentración de feopigmentos fue la misma en SEC, CC y MC (valor promediado: $1,15 \mu\text{g cm}^{-2}$; Fig. 4C, Tabla 2). Se halló que la composición del MFB fue similar en CC y MC, pero ambas diferentes de SEC (PERMANOVA: $F_{2,27} = 5,18$, $p < 0,05$; Fig. 5A). La abundancia relativa de D40 fue de 55% en CC; 46% en MC y 38% en SBC. Para *Leiblenia epiphytica*, la cianobacteria filamentosa dominante, la abundancia relativa más alta se registró en MC y SEC (39 y 37% respectivamente) mientras que en CC fue del 22%. En CC no se registró a *Euglena* sp y en SBC a *Rhopalodia* sp. (Fig. 5B). En cuanto a la PPN, MC y SEC presentaron valores similares, alcanzando un valor promedio de $6,73 \times 10^{-5} \mu\text{g C hs}^{-1} \text{ cm}^{-2}$) mientras que en CC los valores registrados fueron similares a los de MC y SEC pero negativos ($-5 \times 10^{-4} \mu\text{g C hs}^{-1} \text{ cm}^{-2}$), indicando que no hubo PPN ($F_{2,23} = 1,37$, $p > 0,05$; Fig. 4D).

La biomasa del MFB en el biodepósito de almejas (A), con un valor promedio de $8,12 \mu\text{g cm}^{-2}$, fue aproximadamente el doble a la de su parche adyacente sin estructuras

biogénicas (SEA), al igual que la concentración de feopigmentos ($1,31 \mu\text{g cm}^{-2}$ y $0,70 \mu\text{g cm}^{-2}$ respectivamente; Figs. 6A y 6C, Tabla 2). Sin embargo, la abundancia total fue similar entre las dos condiciones (valor promediado: $256 \times 10^4 \text{ ind cm}^{-2}$; Fig. 6B, tabla 2), al igual que la composición (PERMANOVA: $F_{1,20} = 1,65$; $p > 0,05$; Fig. 7A). La abundancia relativa de D40 alcanzó un 42 % en A y un 35 % en SBA y *L. epiphytica* 39 % y 48 % en A y SBA respectivamente. *Schroederia nitzchioides* presentó 12 % de abundancia relativa en las dos condiciones y las diatomeas centrales, cianobacterias cocoides y *Euglena* sp no superaron el 3% (Fig. 7B). En cuanto a la PPN, no se hallaron diferencias entre A y SBA, alcanzando un valor promedio de $6,11 \mu\text{g C hs}^{-1} \text{ cm}^{-2}$ (Fig. 6D, Tabla 2).

En el montículo de poliquetos (MP) el valor promedio de la biomasa del MFB y de la concentración de feopigmentos fue de $8,34 \mu\text{g cm}^{-2}$ y $6,92 \mu\text{g cm}^{-2}$ respectivamente, valores 2 y 5 veces mayores a los hallados en el parche adyacente sin estructuras (SEP); mientras que la abundancia total SEP fue 1 orden de magnitud mayor que en MP (Figs. 8A, 8B, 8C, Tabla 2). La composición del MFB difirió entre las dos condiciones (PERMANOVA: $F_{1,18} = 24,64$; $p < 0,005$; Fig. 9A). La abundancia relativa de D40 en MP fue de 64% mientras que en SEP fue del 40%. En este último, *L. epiphytica* presentó el 39% de abundancia relativa, mientras que en MP mucho menor, alrededor de 5%. Las cianobacterias cocoides, *Euglena* sp, *Rhopalodia* sp, y *Entomoneis alata* presentaron abundancias relativas bajas, pero en MP sus valores corresponden al doble de SEP (Fig. 9B). Con un promedio de $3,64 \times 10^{-5} \mu\text{g C hs}^{-1} \text{ cm}^{-2}$, la PPN no presentó diferencias entre MP y SEP (Fig. 8D, Tabla 2).

Respecto a la variabilidad del MFB en los parches sin estructuras biogénicas entre las zonas delimitadas en la planicie, no se hallaron diferencias en la abundancia, concentración de feopigmentos y PPN (Figs. 10B, 10C, 10D, Tabla 2), pero sí en la biomasa y composición. En particular, la biomasa en SEP fue menor a la de SEC, mientras que la correspondiente a SEA presentó valores intermedios a los anteriores

(Fig. 10A, Tabla 2); y la composición fue diferente en las tres zonas (PERMANOVA: $F_{2,28} = 19,30$; $p < 0,001$; Fig. 11). La abundancia relativa de D40 fue similar en las tres zonas, presentando entre 35 y 40% aunque las especies que componen dicha agrupación en la zona dominada por poliquetos (SEP) no son las mismas que las de la zona dominada por almejas y la dominada por cangrejos (SEA y SEC), las cuales si coincidieron. En relación a *L. epiphytica*, el mayor porcentaje se registró en SEP, con un 48%, mientras que en SEA y SEC fue del 38%. SEC presentó mayor abundancia de diatomeas centrales y *Schroederia nitzchioides*, pero no se registró a *Rhopalodia* sp. SEA presentó las menores abundancias relativas de cianobacterias cocoides y *Euglena* sp mientras que SEP presentó los valores más altos de *Schroederia setigera* y *E. alata*.

3.2. Dinámica temporal de las estructuras formadas por distintos bioturbadores.

En relación a las estructuras formadas por cangrejos, su densidad no cambió luego de la pleamar (Fig. 12A). A escala semanal, la densidad de estructuras cambió cada semana ($F_{4,45} = 4,81$; $p < 0,05$), donde se observó en primer lugar un colapso de la quinta parte de las cuevas luego de 7 días, seguido de un período donde continuó el colapso al mismo tiempo que se generaron nuevas estructuras. A los 22 días, el número de estructuras disminuyó notablemente (1 estructura m^{-2}) y a los 32 días se registró una nueva generación de estructuras en conjunto con el colapso de estructuras previas (Fig. 12B). A escala estacional, la densidad de estructuras fue mayor en verano que en otoño ($F_{1,38} = 5,95$; $p < 0,05$; Fig. 12C).

La densidad biodepósitos de almejas disminuyó luego de la pleamar (Fig. 12D, Tabla 3). En cuanto a la dinámica semanal, durante los primeros 14 días no se registraron cambios en su densidad, alcanzando en promedio 60 biodepósitos m^{-2} y en el día 22 se observó una disminución a la mitad, indicando el colapso de las estructuras. Diez días después de este descenso, ocurrió un leve aumento en la densidad de

biodepósitos, indicando la generación de nuevas estructuras (Fig. 12E, Tabla 3). Durante verano y otoño la densidad de estructuras fue la misma y se observó una disminución progresiva a partir del invierno que continuó hacia la primavera (Fig. 12F, Tabla 3).

La densidad de montículos de poliquetos no cambió luego de la pleamar (Fig. 12G, Tabla 3). Al estudiar su dinámica semanal se halló un promedio de 424 montículos m^{-2} durante los primeros 7 días, y en el día 14 se observó un colapso de casi la mitad de las estructuras. Al día 22, la densidad de montículos alcanzó más del doble de lo registrado en el día 14, indicando la generación de nuevas estructuras, y se mantuvo durante los 10 días posteriores (Fig. 12H, Tabla 3). En verano y otoño la densidad de montículos fue similar, luego disminuyó en invierno y volvió a aumentar en primavera, alcanzando valores similares a los registrados en otoño (Fig. 12I, Tabla 3).

4. Discusión

Los organismos bentónicos que generan estructuras biogénicas afectan a otras especies con las que coexisten principalmente a través de la heterogeneidad aportada por la estructura en sí, complejizando el hábitat y modificando la hidrodinámica del fondo (Calaway 2003, Passarelli et al. 2012). Los resultados aquí hallados mostraron que las estructuras biogénicas generadas por *Neohelice granulata*, *Tagelus plebeius* y *Laeonereis culveri* presentan dinámicas temporales diferentes e introducen heterogeneidad en el ambiente impactando de forma diferencial en el MFB. Las cuevas y montículos de *N. granulata* fueron las que más cambios generaron en el MFB, modificando su biomasa, abundancia total, composición y PPN, aunque fueron las menos persistentes en el tiempo. Los biodepósitos de *T. plebeius*, por el contrario, solo generaron cambios en la biomasa del MFB y fueron las estructuras de mayor persistencia a escala semanal. Los montículos de *L. culveri* presentaron condiciones intermedias a las anteriores, dado que modificaron la biomasa, abundancia y composición del MFB y su

duración en el tiempo fue mayor a la de las estructuras generadas por *N. granulata* y menor a las correspondientes a *T. plebeius*, aunque es importante resaltar que fueron las que menos cambios sufrieron a lo largo del año. A continuación se discuten las posibles relaciones entre la heterogeneidad ambiental generada por cada estructura biogénica y la estructura y producción primaria del MFB.

Estructuras biogénicas generadas por N. granulata.

Como se mencionó en la introducción, la bioturbación por *N. granulata* transporta grandes cantidades de sedimento por día y modifica significativamente el entorno sedimentario. Estos cambios ocurren con una dinámica relativamente rápida en el tiempo, dado que están ligados a la generación y colapso de las estructuras biogénicas, que como se mostró en los resultados, ocurren de una semana a la otra. Los montículos en general son estructuras inestables (Reise 2002). Aquellos construidos por *N. granulata*, al ser estructuras que sobresalen de la superficie sumado a que se ubican en la zona baja de la planicie intermareal, están más expuestos al flujo del fondo, por lo que el sedimento puede ser removido más fácilmente por efecto de la marea (ej. Escapa et al. 2008). Esto además ha sido evidenciado al estudiar la dinámica diaria de las estructuras, donde si bien los montículos persistieron luego de la pleamar, se observó que estaban erosionados (menor altura y mayor diámetro por el transporte de sedimento). En este contexto de inestabilidad es que se registró una menor biomasa y abundancia respecto de los parches sin estructuras. La resuspensión de la biomasa MFB a causa de erosión y transporte ha sido documentada en ambientes bioturbados (ej. Orvain et al. 2012) y particularmente en estructuras biogénicas como los depósitos fecales de *Arenicola marina* (Chennu et al. 2015).

En cuanto a la abundancia, su disminución estuvo dada principalmente por una reducción del 50% en D40 y del 70% en *Leibleinia epiphytica*, la cianobacteria

filamentosa dominante. Las causas de la reducción de ambos grupos probablemente sean similares, y relacionadas a lo antes mencionado sobre la erosión del sedimento del montículo y el enterramiento generado durante su construcción. Las cianobacterias filamentosas son susceptibles a estos factores dado que tienen una capacidad limitada de desplazarse (Armitage y Fong 2004), siendo fácilmente enterradas y/o transportadas. Este resultado concuerda con los hallados en un experimento previo en Mar Chiquita (Giorgini et al. 2019) en el que a una escala de plot donde las muestras se tomaron en parches sin estructuras biogénicas, se halló también una disminución de la abundancia de cianobacterias filamentosas. En el caso de las D40, el efecto en su abundancia también se mantuvo en las dos escalas estudiadas, dado que parches sin la presencia de estructuras biogénicas coinciden en abundancias altas de D40, y los resultados de este capítulo además muestran que su abundancia en el montículo es menor. Esta diferencia en la abundancia de D40 entre el montículo y el parche sin estructuras puede darse de dos formas: (1) disminución en la abundancia de D40 en el montículo debido a la erosión y transporte del sedimento; (2) aumento en los parches sin estructuras por la dispersión del sedimento del montículo a medida que se erosiona (Botto e Iribarne 2000), el cual por presentar un alto contenido de NH_4^+ (Miguez A, datos no publicados) puede generar un efecto de “fertilización” en los parches circundantes. Así, el aumento en la abundancia de D40 es posible dada la ausencia de los efectos negativos de erosión y enterramiento que ocurren en el montículo. En cuanto a la PPN, los resultados de este capítulo mostraron que el MFB en los montículos alcanzó la misma capacidad productiva que el MFB en los parches sin estructuras. El sedimento del montículo rico en NH_4^+ probablemente posibilite que el MFB que lo habita alcance tasas altas de PPN. En este sentido, como se ha mencionado en los capítulos anteriores, la inyección de NH_4^+ por bioturbación se encuentra relacionada positivamente con el aumento de producción primaria (ej., Lohrer et al. 2004, Sandwell et al. 2009).

Las cuevas construidas por crustáceos son estructuras que amplían la interfase sedimento-agua a una profundidad considerable en el sedimento (Reise 2002). Dependiendo de las especies y el ecosistema involucrado, la superficie puede ser ampliada en más de 400% (Fanjul et al. 2007). Estas estructuras transportan partículas, metabolitos disueltos y oxígeno a capas más profundas del sedimento, a través de una ventilación activa o pasiva de la misma. Las cuevas de *N. granulata* entrapan detritos (Botto e Iribarne 2000), alteran el contenido de materia orgánica y modifican el contenido de nutrientes (Fanjul et al. 2007) y aumentan la concentración de oxígeno en el sedimento (Giorgini et al. 2019). Si bien bajo estas condiciones se esperarían efectos positivos sobre el MFB, las condiciones físicas del sedimento podrían explicar los bajos niveles de biomasa y abundancia MFB halladas. Las cuevas permanecen inundadas la mayor parte del día, incluso durante la marea baja, y el movimiento del cangrejo a través de ella resuspende el sedimento generando turbidez y disminuyendo el paso de luz (observaciones personales). Otros trabajos han estudiado la biomasa del MFB en la cueva de otras especies de crustáceos, con resultados diferentes a los presentados aquí, siendo más alta en la cueva del camarón *Pestarella tyrrhena* que en la superficie del sedimento (Papasprou et al. 2005) y similar entre las cuevas de *Uca uruguayensis* y la superficie (Citadin et al. 2016). Estas diferencias quizás residan en las características de la cueva de cada especie: *P. tyrrhena* secreta un mucus que estabiliza las paredes de la cueva (Dworschak 1998) y las cuevas de *U. uruguayensis* si bien aumentan el contenido de agua en el sedimento, durante la marea alta permanecen cerradas (Botto e Iribarne 2000). Las condiciones en las cuevas de estas dos especies ofrecen un entorno sedimentario relativamente estable para el MFB. Por el contrario, las cuevas de *N. granulata* no cuentan con ningún tipo de cementación, con lo cual el sedimento de las paredes está más suelto, facilitando la resuspensión antes mencionada e impidiendo la consolidación de un sustrato estable y además, durante la marea alta permanecen

abiertas, ocurriendo una depositación constante de sedimento en su interior (Botto e Iribarne 2000). De esta forma, el MFB que habita en la cueva está constantemente sometido a un enterramiento y resuspensión, que sumado a la turbidez que esto genera, da como resultado un efecto negativo en el MFB.

En cuanto a la PPN, los perfiles mostraron un decaimiento progresivo de la concentración de oxígeno en el sedimento, indicando que su consumo fue mayor que su producción. En el contexto antes mencionado sobre un entorno de resuspensión y turbidez en el ambiente de la cueva, el paso de luz es restringido, por lo tanto es esperable que el MFB que habita allí consuma más oxígeno del que produce. Algunas especies (ej., Diatomeas centrales del género *Melosira* y *Cyclotella* y algunas diatomeas pennadas del género *Nitzschia*) pueden sobrevivir bajo estas condiciones debido a que tienen la característica de ser heterótrofas facultativas (Hellebust y Lewin 1977). Además, muchos trabajos han mostrado que las paredes de cuevas construidas por bioturbadores presentan una mayor abundancia de bacterias bentónicas que la superficie del sedimento (ej. cuevas del camarón *Upogebia major*, Kinoshita et al. 2003 y *P. tyrrhena*, Papaspyrou et al. 2005). En las cuevas de *N. granulata* se registró una mayor abundancia de bacterias nitrificadoras que en la superficie (Miguez A, datos no publicados). La competencia entre bacterias nitrificadoras y MFB es bien conocida (Nils et al. 2003, Risgaard-Petersen et al. 2004) y si bien la mayoría de los trabajos muestran que el MFB inhibe la nitrificación por competencia, dicha interacción no ha sido evaluada en cuevas. En este sentido, las condiciones en la cueva de *N. granulata* probablemente favorezcan a las bacterias por sobre el MFB, dando como resultado un menor desarrollo de este último, disminuyendo su capacidad funcional.

Estos resultados en conjunto con los del Capítulo 2 (aumento de la abundancia y producción primaria y disminución de la biomasa microfitobentónica a una mesoescala, en parches sin estructuras biogénicas), mostraron que la heterogeneidad generada por la

bioturbación de *N. granulata* produce cambios tanto en el MFB que habita el sedimento circundante como en el de las propias estructuras biogénicas, y son además diferentes. Particularmente, tanto la cueva como el montículo construidos cambian la estructura y función del MFB, aunque a través de distintos mecanismos. Esta variabilidad se mantiene por períodos cortos en el tiempo debido al rápido colapso de las cuevas, aunque nuevas estructuras son construidas constantemente, principalmente durante las estaciones cálidas.

Estructuras biogénicas generadas por T. plebeius.

A través de sus modos de bioturbación y la excreción de heces y pseudoheces, los organismos bentónicos modifican las características del sedimento, en particular el contenido de materia orgánica y la biomasa del MFB (Graf y Rosenberg 1997). En este sentido, las cuevas y depresiones en el sedimento acumulan restos de materia orgánica particulada (ver revisión Reise 2002), generando un microambiente en el cual el MFB prolifera. Los biodepósitos generados por *T. plebeius* concentran MO y presentan mayor contenido de agua que el sedimento circundante sin bioturbación (Gutiérrez e Iribarne 2004, Álvarez et al. 2015), y probablemente, como sucede en los biodepósitos generados por otras especies de bivalvos, ocurre una estimulación del ciclado y flujo de nutrientes (Newell et al. 2002), generando así un microambiente que posibilita el aumento de la biomasa microfitobentónica aquí registrado.

Estas mismas condiciones (i.e. contenido alto de MO y agua), sumadas a la disponibilidad de MFB como alimento, hacen que los biodepósitos de *T. plebeius* también constituyan un ambiente favorable para la meiofauna (ej., copépodos, ostrácodos y nematodos, Alvarez et al. 2015). Dado que el contenido de feopigmentos se ha considerado un indicador de herbivoría (Brotas y Plante-Cuny 1998, Cartaxana et al. 2006), la alta concentración hallada en los biodepósitos podría ser indicio de una mayor

presión de herbivoría que en el parche sin estructuras. Estas evidencias sugieren un posible impacto de la meiofauna sobre la abundancia microfitobentónica, la cual además explicaría por qué el aumento en la biomasa no fue acompañado por un aumento en la abundancia. Sin embargo, *T. plebeius* también se alimenta de fitoplancton (Botto et al. 2005) por lo que no puede descartarse que esos feopigmentos hayan provenido de desechos generados a partir del fitoplancton filtrado por la almeja durante la pleamar. En cuanto a la PPN, si bien podría esperarse una relación lineal con la biomasa del MFB, como se ha mostrado en el Capítulo 1, el MFB de la costa de Buenos Aires no presenta una correlación entre dichos parámetros, siendo probablemente otros como la composición los que podrían influir de forma más directa en la capacidad productiva del MFB. En este contexto, a pesar del cambio en la biomasa, el hecho de que la composición no se haya modificado respecto de los parches sin bioturbación podría explicar los valores similares de PPN.

El análisis de estos resultados en conjunto con los obtenidos en el Capítulo 2, donde las muestras en las unidades experimentales se colectaron en parches sin estructuras, permiten concluir que los efectos de la bioturbación de *T. plebeius* sobre el MFB se restringen al biodepósito, es decir, no modifican al MFB del sedimento a su alrededor. Además, la variabilidad que generan estas estructuras en la biomasa del MFB es duradera en el tiempo. Si bien los resultados del análisis de la dinámica diaria mostraron una disminución en el número de estructuras luego de la pleamar, esto probablemente se deba a que al momento de tomar las fotos para esta comparación en particular, las estructuras aún estaban colmatadas de sedimento transportado durante la pleamar. *T. plebeius* remodela el biodepósito luego de la inmersión a través del movimiento de los sifones y la abertura de valvas (Gutierrez e Iribarne 2004), con lo cual este proceso puede llevar un tiempo más prolongado. Además, el análisis semanal de la

dinámica de estas estructuras mostró que las mismas persisten de 14 a 22 días, y mantienen altas densidades, al menos durante la primera mitad del año.

Estructuras biogénicas generadas por L. culveri.

En los montículos de poliquetos la abundancia del MFB fue 1 orden de magnitud menor que en los parches sin bioturbación y fue principalmente evidenciado en la disminución de la abundancia de *Leiblenia epiphytica*. Esta reducción en la abundancia sumada a la alta concentración de feopigmentos registrada en los montículos, podría indicar que existe presión de herbivoría sobre *L. epiphytica*. Si bien se cree que las cianobacterias son seleccionadas negativamente como alimento por poseer metabolitos tóxicos (O'Neil 1999), esto aplica principalmente para especies que poseen estructuras que contienen la enzima fijadora de nitrógeno, nitrogenasa (llamados heterocistos), las cuales no fueron halladas en este sitio. Los montículos pueden constituir ambientes favorables para el crecimiento de las diatomeas, al igual que lo son los tubos construidos por los poliquetos *Lanice conchilega* y *Melinna cristata* (Passarelli et al. 2012). Los montículos generados por *L. culveri* presentan mayor contenido de MO que los parches sin estructuras (Palomo e Iribarne 2000), condición que puede ser capitalizada por las diatomeas a través de altas tasas de crecimiento (Sundbäck y Snoeijs 1991). Este factor, sumado a la disminución de abundancia de cianobacterias filamentosas, podría relajar la competencia entre los dos grupos, permitiendo que las diatomeas dominen el montículo.

La biomasa del MFB probablemente fue más alta en los montículos debido a que estas estructuras biogénicas le otorgan estabilidad al sedimento, disminuyendo así la resuspensión del MFB. Dicha estabilidad ha sido propuesta en trabajos previos y se atribuye a que los montículos compuestos por partículas de sedimentos gruesos están aglutinados por grandes cantidades de mucus secretados por *L. culveri* (Palomo e Iribarne 2000, Gutierrez et al. 2011). Además, otros factores pueden contribuir a dicha

estabilidad: por un lado, las D40 están formadas principalmente por especies epipélicas, las cuales secretan grandes cantidades de EPS (Underwood y Paterson 2003). Estos exopolímeros no solo proveen al MFB un microambiente de protección frente a la desecación (Steele et al. 2014), sino que también aglutinan las partículas de sedimento, confiriéndole una mayor estabilización. Esto ha sido documentado en tubos artificiales de poliquetos, en los que una alta abundancia de diatomeas se correlacionó positivamente con un alto contenido de EPS y una mayor estabilidad del sedimento (Passarelli et al. 2012). En cuanto al efecto de los montículos como estructura tridimensional, como se mencionó anteriormente, los montículos en general son inestables ante las condiciones ambientales, pero altas densidades como las de este sitio de estudio generarían que el flujo del fondo se traslade por encima de las mismas, promoviendo de esta forma una mayor estabilidad del sedimento (Paterson y Black 1999, Friedrichs et al. 2009).

Los resultados de este capítulo en conjunto con los correspondientes al Capítulo 2 mostraron que los cambios aquí descritos en la estructura del MFB son exclusivos del montículo, por lo cual la presencia de esta estructura biogénica a lo largo del año constituye una fuente de variabilidad estructural constante para el MFB, con ciertas variaciones entre estaciones.

5. Conclusión.

Las planicies de marea constituyen una colección de parches con diferentes estados estructurales y funcionales del MFB debido a la presencia de distintos tipos de estructuras biogénicas que aumentan la heterogeneidad ambiental de forma variable. A su vez, dicha variabilidad es mayor que la existente entre los parches sin estructuras biogénicas en las distintas zonas de la planicie de marea. En este contexto, las estructuras biogénicas cumplen un rol importante en el mantenimiento de la diversidad

local, que además es dinámica en el tiempo dadas las variaciones de la densidad de estructuras a lo largo del año.

6. Figuras

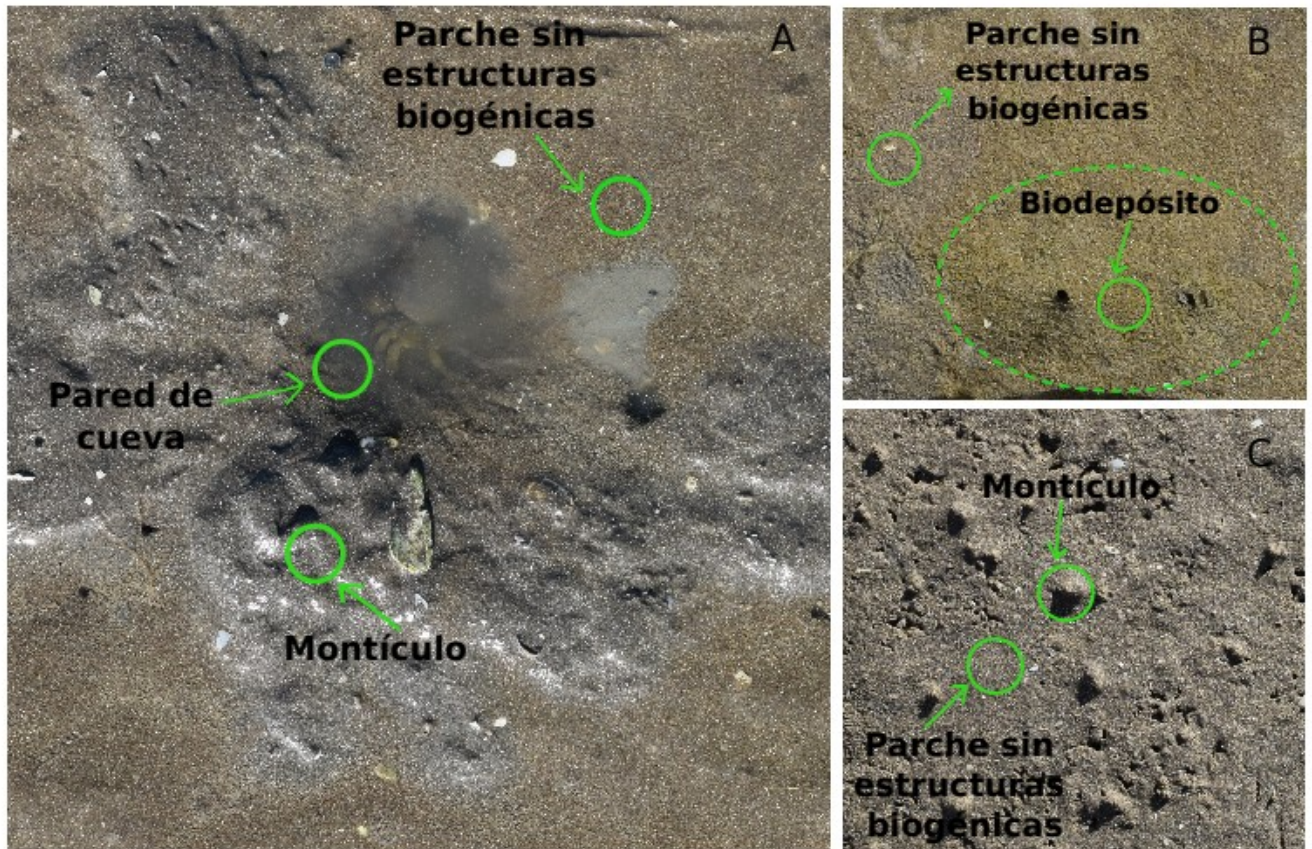


Figura 1. Conjunto muestral “estructura biogénica + parche sin estructuras biogénicas”
Los círculos indican dónde se colectaron las muestras y se realizaron las mediciones para cada tipo de estructura. (A) Pared de cueva, montículo y parche sin estructuras generados por *Neohelice granulata*, (B) Biodepósito y parche sin estructuras de *Tagelus plebeius*. La elipse indica la totalidad de la estructura, (C) montículo y parche sin estructuras generados por *Laeonereis culveri*.

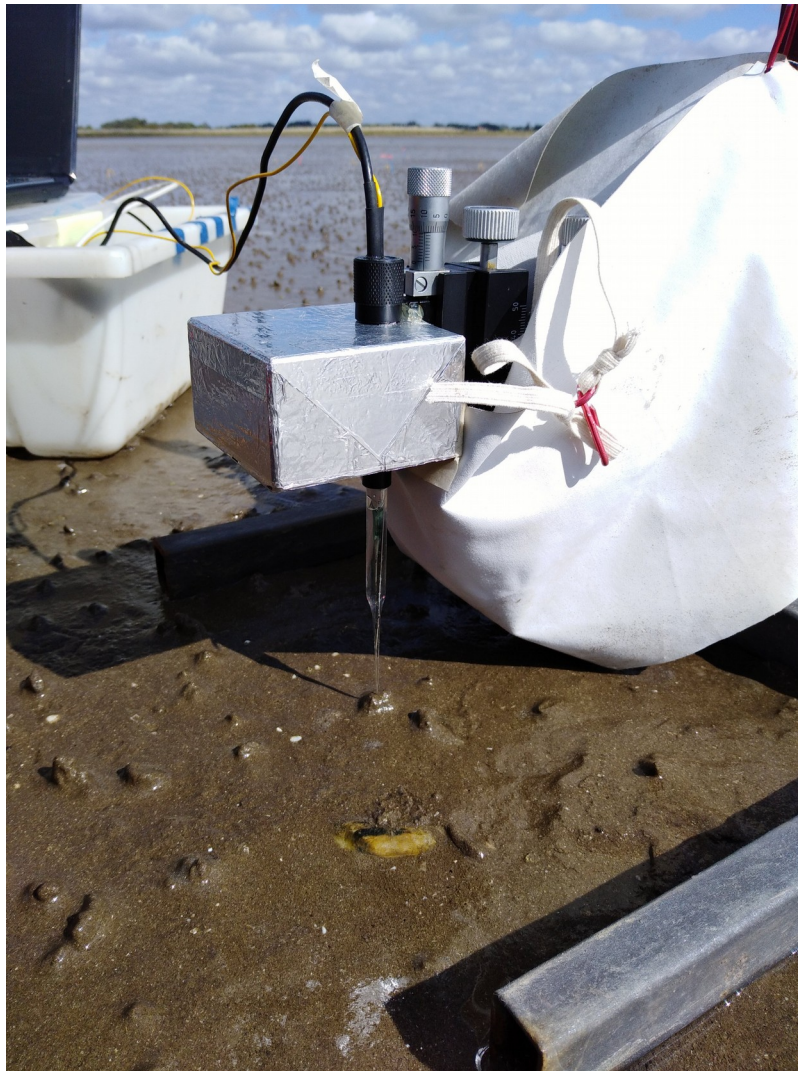


Figura 2. Microsensor de oxígeno utilizado para la estimación de la PPN. La punta del microsensor se posicionó en la superficie de cada estructura biogénica (en este caso el montículo de *L. culveri*) y se registró la concentración de oxígeno hasta que su valor equivalió a cero.

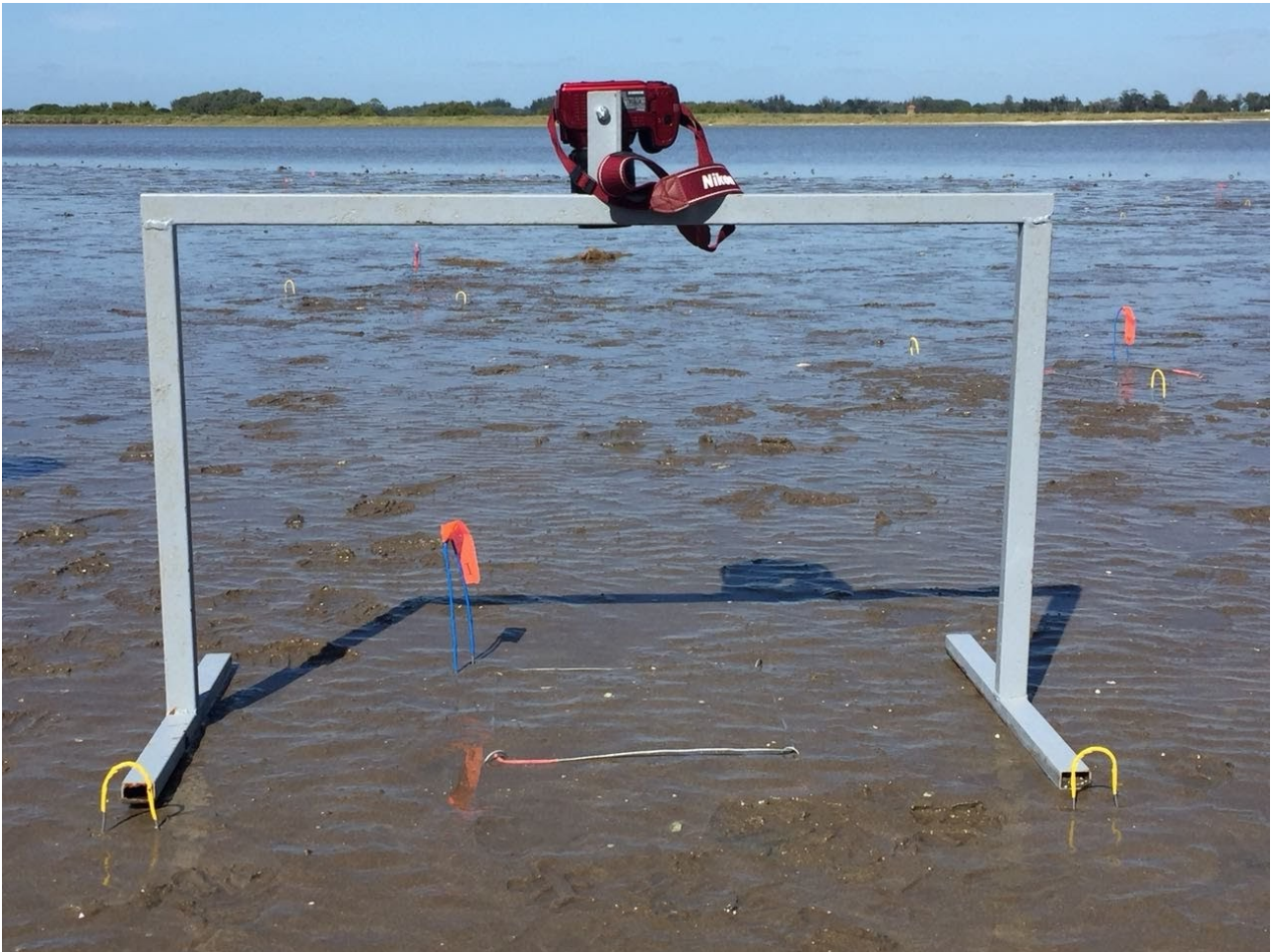


Figura 3. Soporte utilizado para tomar las fotografías. Las estacas amarillas indicaron el punto de apoyo del soporte. Se utilizaron además estacas de color azul, verde y rojo para señalar la zona a la que pertenecía cada cuadrante, la cual se determinó de acuerdo a la estructura biogénica dominante (azul = montículos de poliqueto, verde = biodepósitos de almejas, rojo = cuevas + montículos de cangrejos) y en las banderas de color naranja se indicó el número de cada cuadrante.

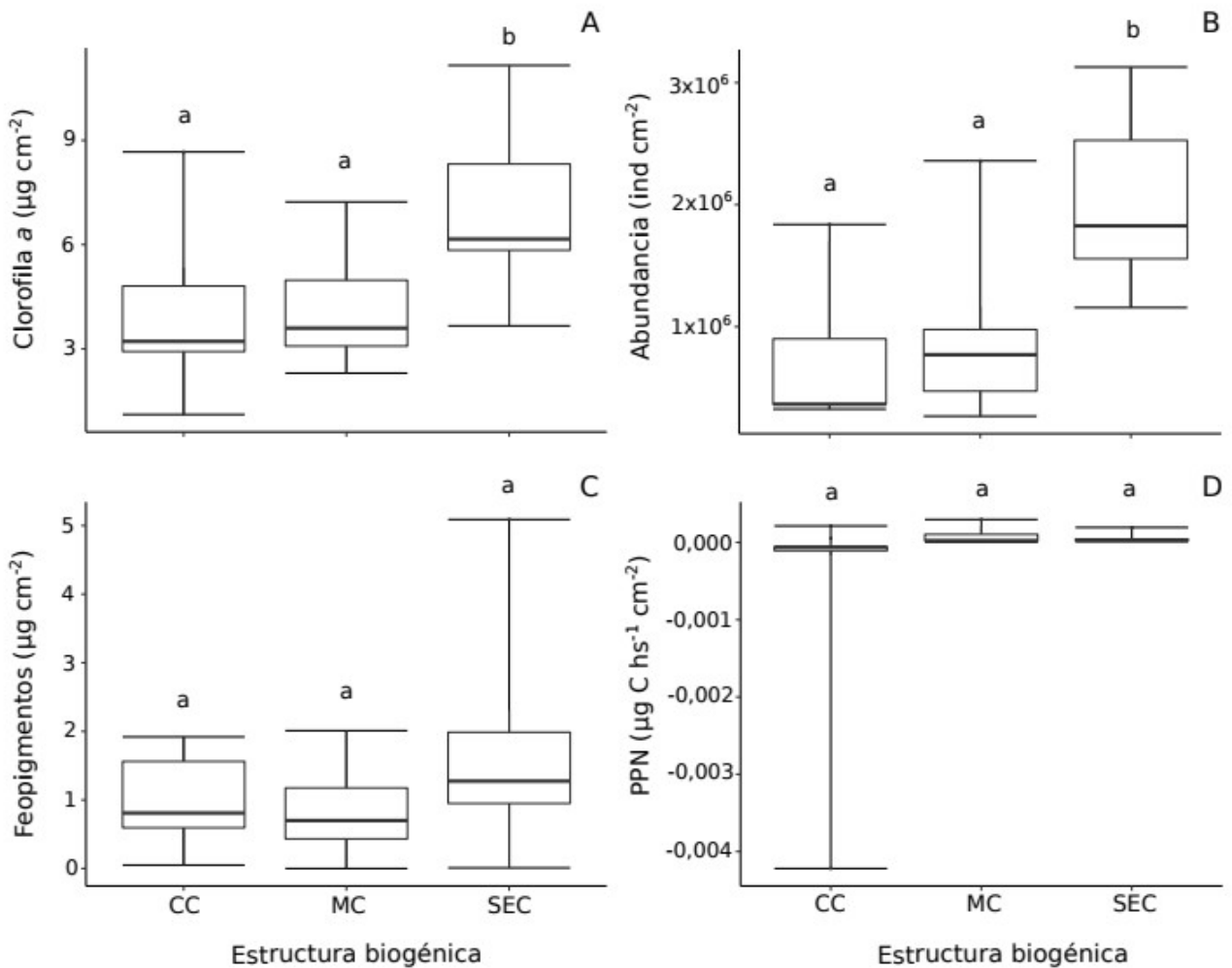


Figura 4. Caracterización del MFB en las estructuras biogénica generadas por *N. granulata*. **A)** Concentración de clorofila (estimador de biomasa MFB), **B)** Abundancia MFB **C)** concentración de feopigmentos, **D)** producción primaria neta en cuevas (CC), montículos (MC) y parches sin estructuras biogénicas (SEC). De aquí en adelante, las barras representan los valores máximos y mínimos, los límites de las cajas representan los cuartiles 25 y 75 y la línea dentro de la caja equivale a la mediana. Letras distintas indican $p < 0,05$.

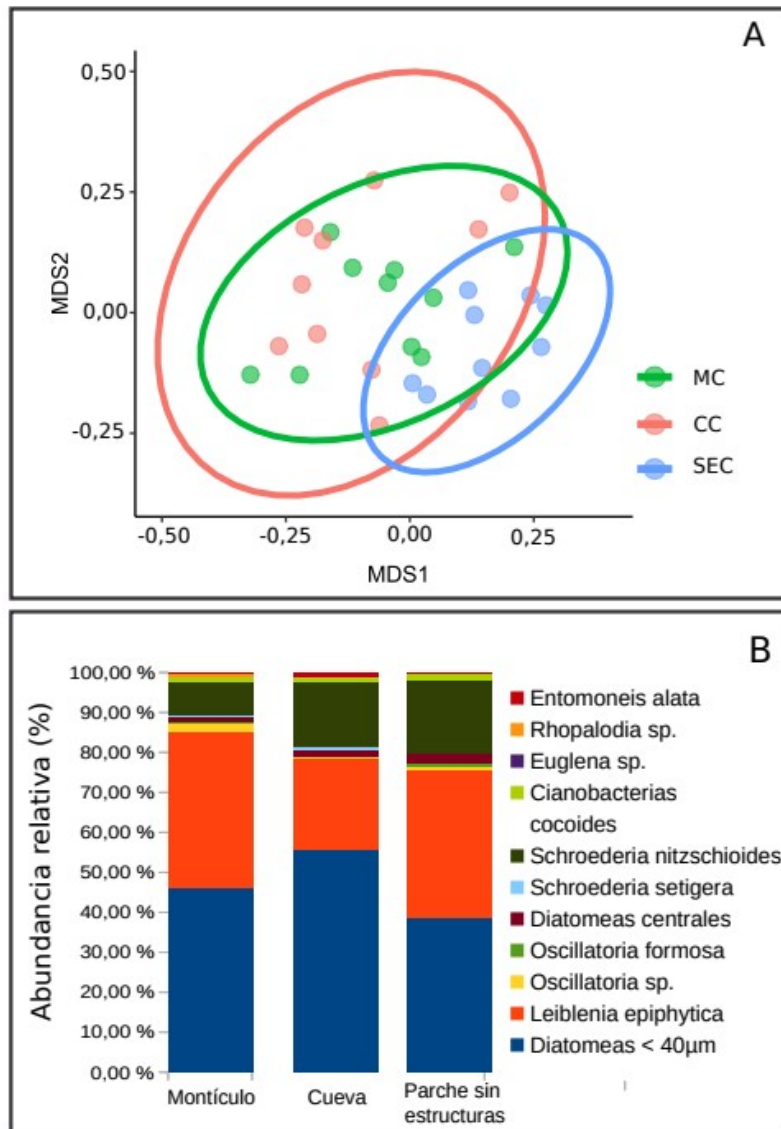


Figura 5. A) NMDS basado en la abundancia total de cada taxa identificado en las estructuras biogénicas generadas por *N. granulata*. De aquí en adelante, las elipses representan el intervalo de confianza de 0,95. B) Abundancia relativa de los taxa identificados en cada estructura biogénica. Diatomeas < 40 µm incluye especies pennadas del género *Nitzschia*, *Navicula criptocephala*, *Cymbella* sp y *Surirella* sp. Diatomeas centrales incluye *Cyclotella meneghineana*, *Thalassiosira decipiens* y *Actinoptychus splendens*. *Cianobacterias cocoides* incluye *Chroochoccus* sp. y *Chroochoccal spp.*

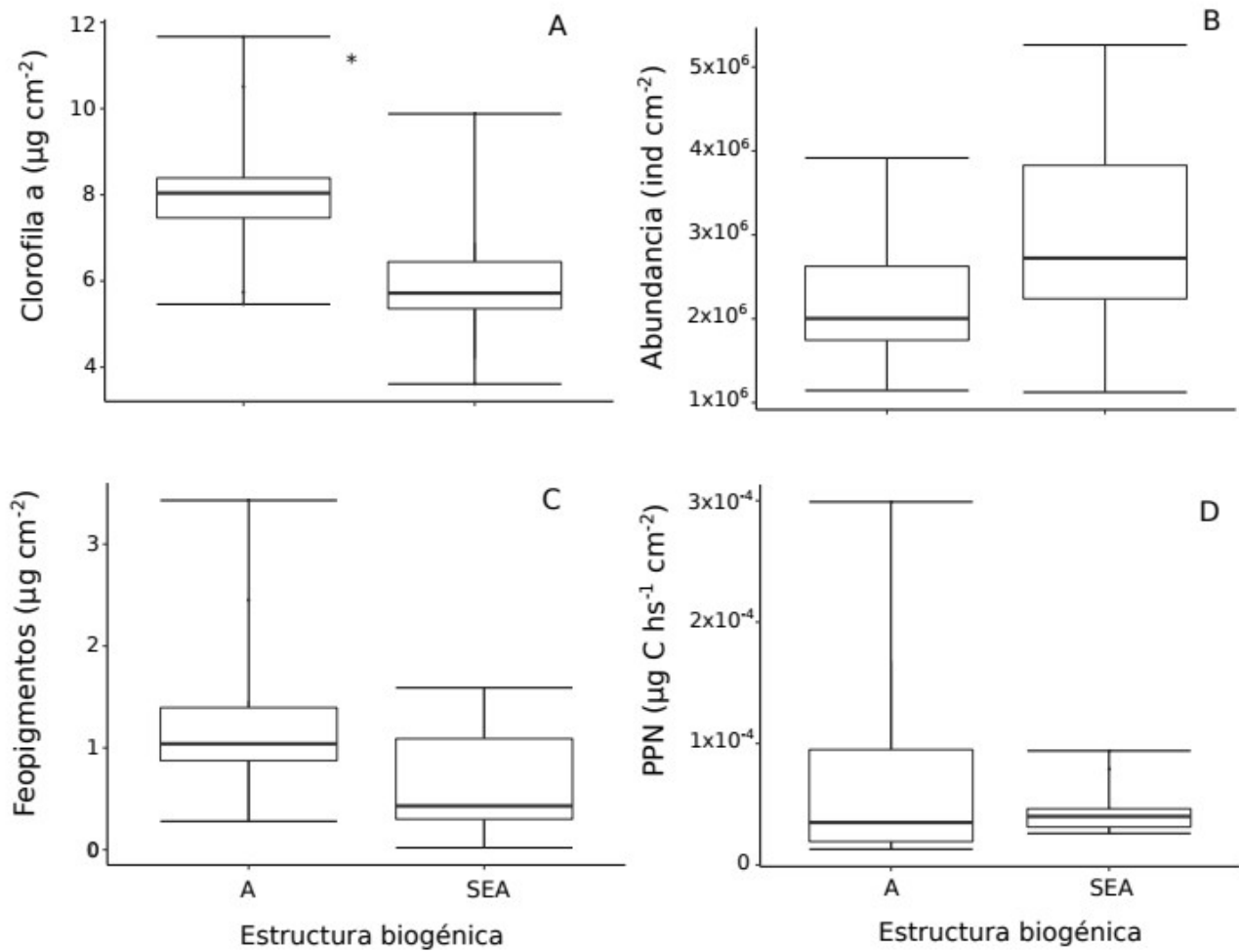


Figura 6. Caracterización del MFB en las estructuras biogénica generadas por *T. plebeius*. **A)** Concentración de clorofila, **B)** Abundancia MFB **C)** concentración de feopigmentos, **D)** producción primaria neta en biodepósitos de almejas (A) y parches sin estructuras biogénicas (SEA). Los asteriscos indican $p < 0,05$.

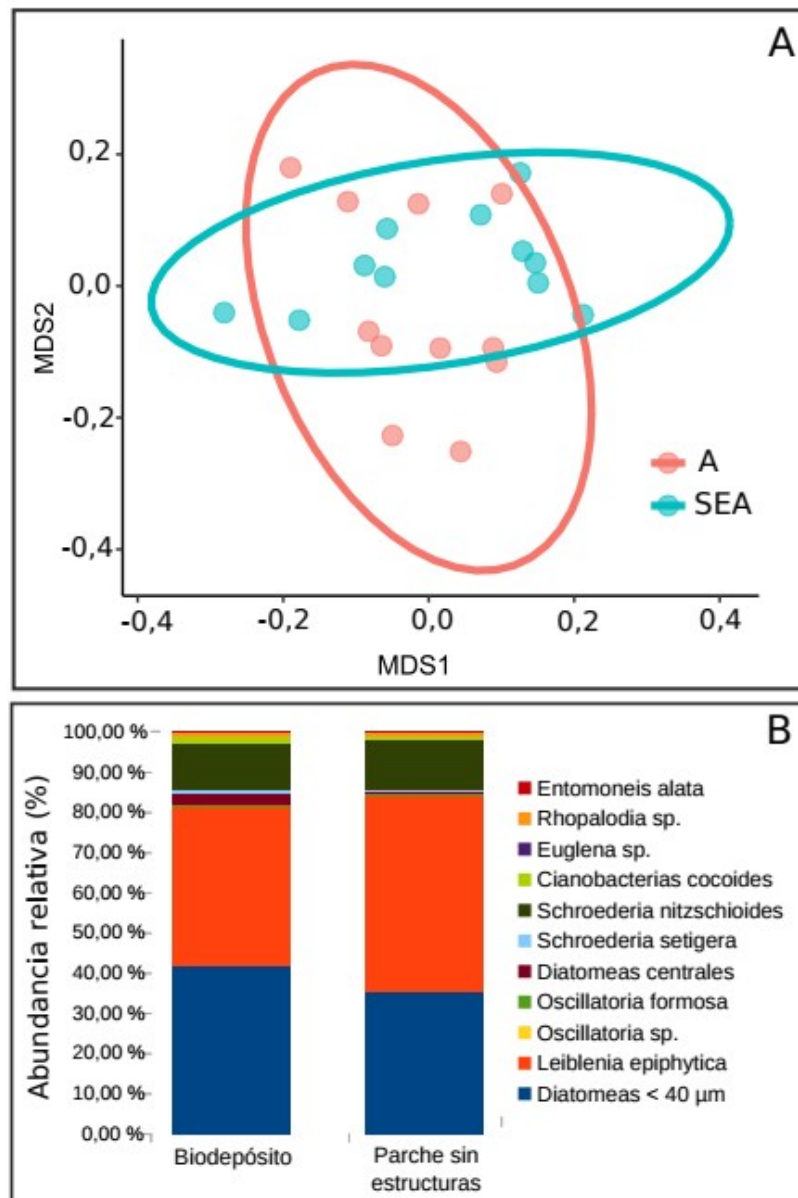


Figura 7. A) NMDS basado en la abundancia total de cada taxa identificado en las estructuras biogénicas generadas por *T. plebeius*. B) Abundancia relativa de los taxa identificados en cada estructura biogénica. Diatomeas < 40 μm incluye especies pennadas del género *Nitzschia*, *Navicula criptocephala*, *Cymbella* sp y *Surirella* sp. Diatomeas centrales incluye *Cyclotella meneghineana*, *Thalassiosira decipiens* y *Actinoptychus splendens*. *Cianobacterias coccoides* incluye *Chroochoccus* sp. y *Chroochoccal* spp.

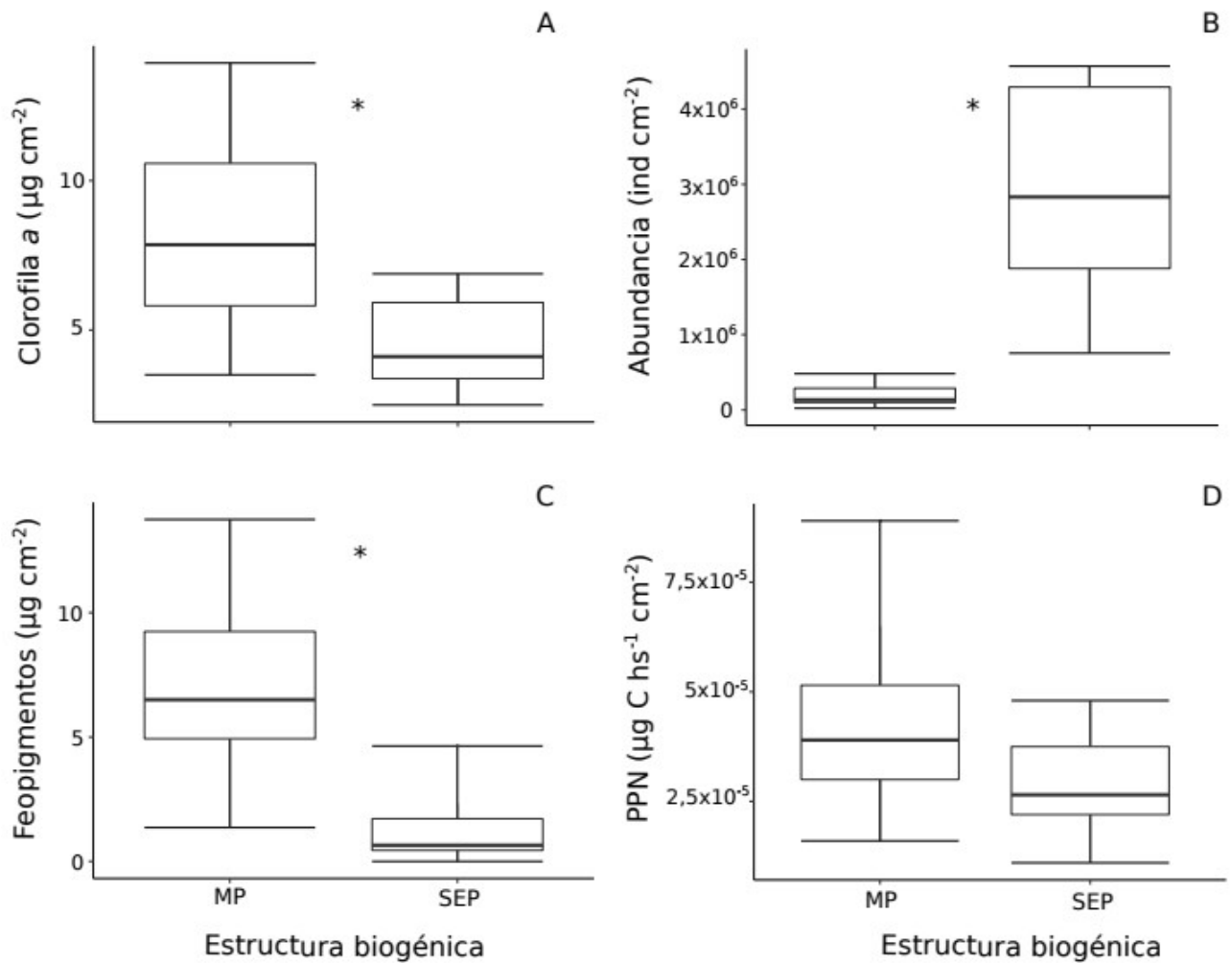


Figura 8. Caracterización del MFB en las estructuras biogénica generadas por *L. culveri*. **A)** Concentración de clorofila, **B)** Abundancia MFB **C)** concentración de feopigmentos, **D)** producción primaria neta en montículos (MP) y parches sin estructuras biogénicas (SEP). Los asteriscos indican $p < 0,05$.

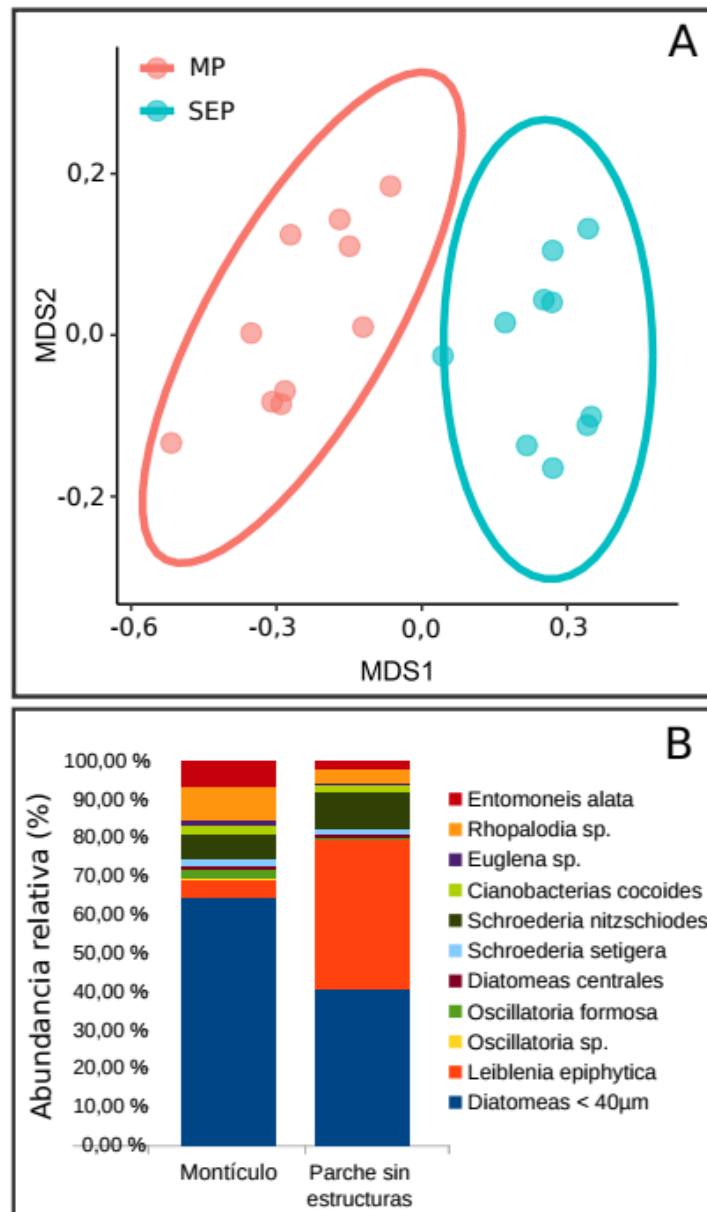


Figura 9. A) NMDS basado en la abundancia total de cada taxa identificado en las estructuras biogénicas generadas por *L. culveri*. B) Abundancia relativa de los taxa identificados en cada estructura biogénica. Diatomeas < 40 µm incluye especies pennadas del género *Nitzschia*, *Navicula criptocephala*, *Cymbella* sp., *Amphora* sp., *Eunotia* sp. y *Surirella* sp. Diatomeas centrales incluye *Cyclotella meneghineana*, *Thalassiosira decipiens* y *Actinoptychus splendens*. *Cianobacterias cocoides* incluye *Chroochoccus* sp. y *Chroochoccal* spp.

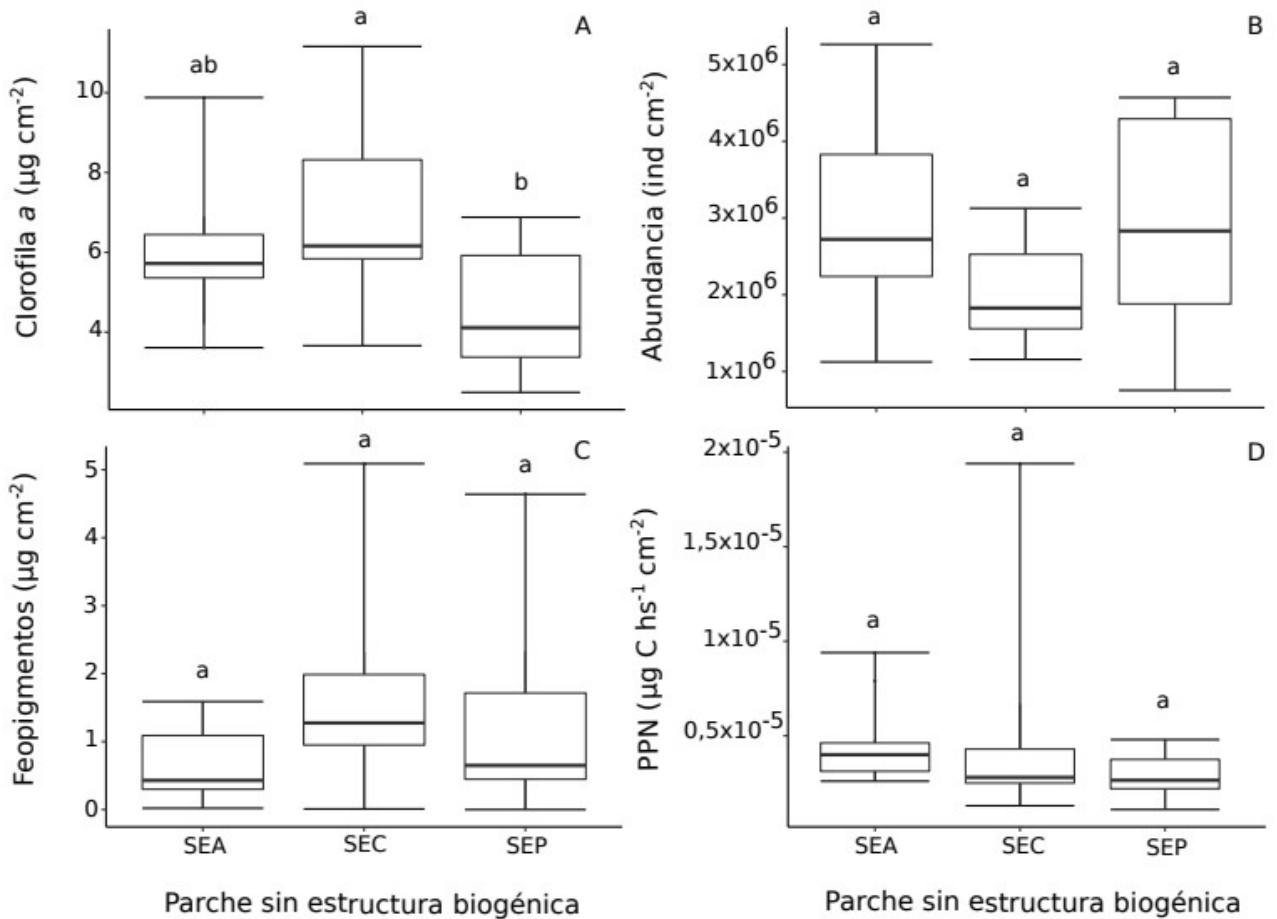


Figura 10. Caracterización del MFB en los parches sin estructuras de las zonas de la planicie dominadas por cada especie. **A)** Concentración de clorofila, **B)** Abundancia MFB **C)** concentración de feopigmentos, **D)** producción primaria neta en parches sin estructuras biogénicas de la zona dominada por cangrejos (SEC), en la zona dominada por almejas (SEA) y en la zona dominada por poliquetos (SEP). Letras distintas indican $p < 0,05$.

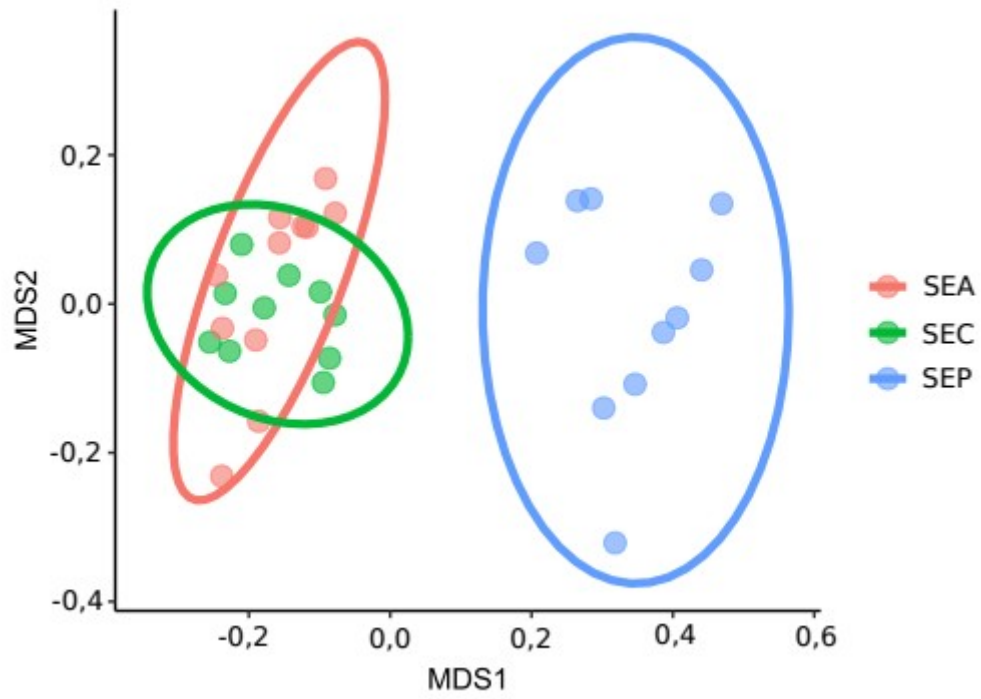


Figura 11. NMDS basado en la abundancia total de cada taxa identificado en los parches sin estructuras biogénicas.

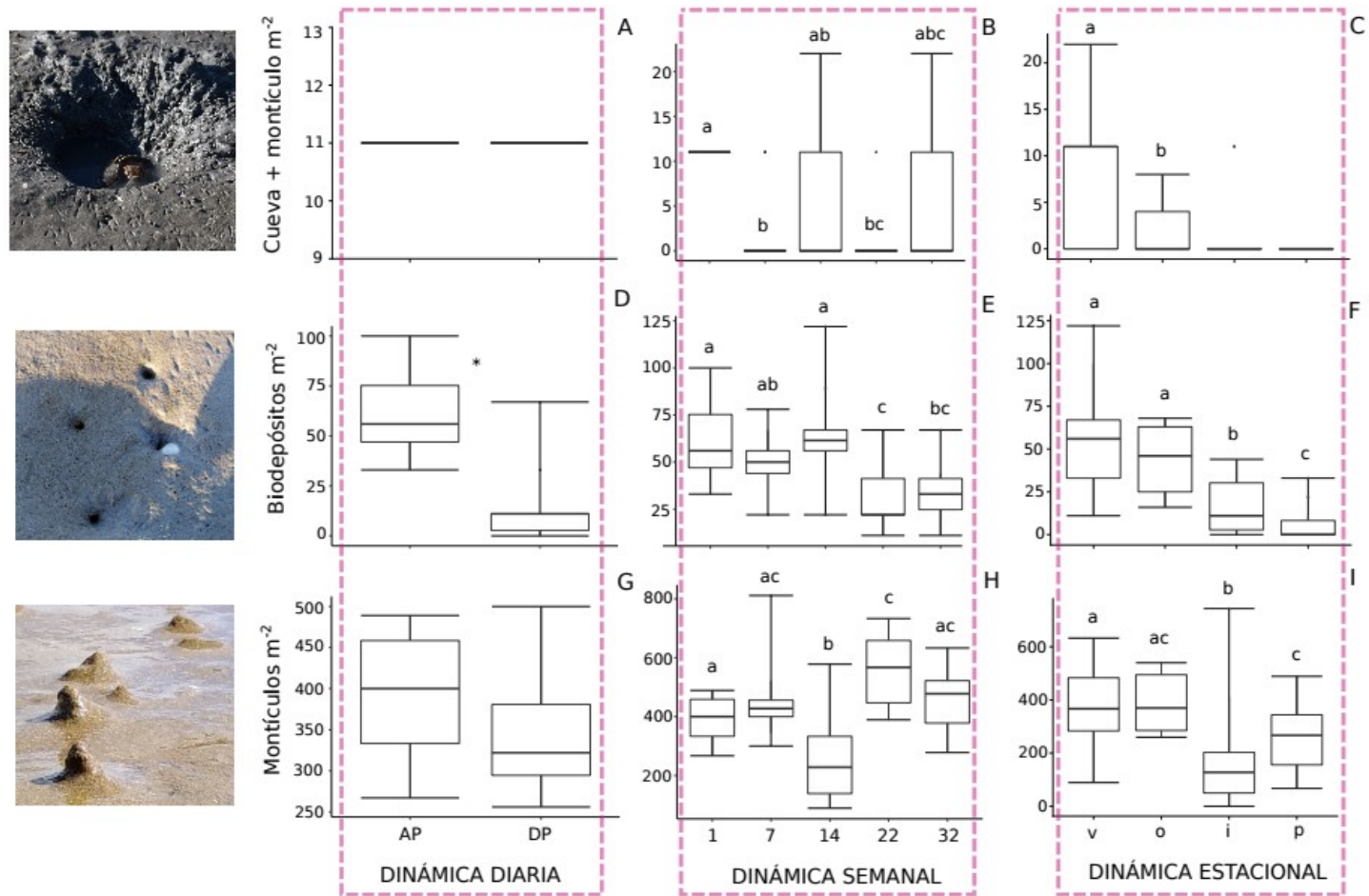


Figura 12. Densidad de estructuras biogénicas en distintas escalas temporales. La dinámica diaria corresponde a la comparación diaria: antes y después de la pleamar (AP y DP respectivamente), la dinámica semanal a la comparación entre los días 1, 7, 14, 22 y 32 y la dinámica estacional a la comparación entre verano (v), otoño (o), invierno (i) y primavera (p). Estructuras biogénicas generadas por: (A-C) *N. granulata*; (D-F) *T. plebeius*; (G-I) *L. culveri*

7. Tablas

Tabla 1. Densidad de estructuras biogénicas en cada zona delimitada en la planicie. Los valores corresponden a la media y (desvío estándar).

<i>Zonas delimitadas en la planicie</i>	<i>Cueva+montículo cangrejo (num m⁻²)</i>	<i>Biodepósito almejas (num m⁻²)</i>	<i>Montículos poliquetos (num m⁻²)</i>
<i>Baja</i>	11,11 (0,00)	17,78 (15,00)	175,56 (50,46)
<i>Media</i>	0,00 (0,00)	62,22 (21,08)	122,22 (57,38)
<i>Alta</i>	1,11 (3,51)	0,00 (0,00)	394,44 (77,38)

Tabla 2. Resumen estadístico de la evaluación de los modelos utilizados para

Bioturbadores	Modelo	Estadístico	Valor p
Cangrejos	Abundancia~Estructura	$F_{2,27} = 12,0410$	<0,0001
	[Clorofila <i>a</i>]~Estructura	$F_{2,27} = 6,8149$	0,0040
	[Feopigmentos]~Estructura	$F_{2,27} = 1,4961$	0,2420
Almejas	Abundancia~Estructura	$F_{1,20} = 2,8554$	0,1066
	[Clorofila <i>a</i>]~Estructura	$F_{1,20} = 9,5584$	0,0058
	[Feopigmentos]~Estructura	$F_{1,20} = 3,9539$	0,0460
	^a PPN~Estructura	$F_{1,18} = 0,9817$	0,3349
Poliquetos	Abundancia~Estructura	$F_{1,18} = 72,4410$	<0,0001
	[Clorofila <i>a</i>]~Estructura	$F_{1,18} = 8,6664$	0,0087
	[Feopigmentos]~Estructura	$F_{1,18} = 21,7029$	<0,0001
	PPN~Estructura	$F_{1,14} = 2,5159$	0,1350
Parches sin estructuras	Abundancia~Zona	$F_{2,28} = 2,3684$	0,1121
	[Clorofila <i>a</i>]~Zona	$F_{2,28} = 4,1079$	0,0273
	[Feopigmentos]~Zona	$F_{2,28} = 1,6035$	0,2191
	PPN~Zona	$F_{2,24} = 0,8134$	0,4552

Transformaciones: a. $(\log x)+1$

Tabla 3. Resumen estadístico de la evaluación de los modelos utilizados para

Bioturbadores	Modelo	Estadístico	Valor p
Almejas	Densidad~Día	$F_{1,18} = 25,9678$	<0,0001
	Densidad~Semana	$F_{4,36} = 10,2008$	<0,0001
	Densidad~Estación	$F_{3,87} = 69,8087$	<0,0001
Poliquetos	Densidad~Día	$F_{1,18} = 2,6362$	0,1218
	Densidad~Semana	$F_{4,36} = 10,7712$	<0,0001
	Densidad~Estación	$F_{3,96} = 15,3906$	<0,0001

CAPÍTULO 4

Discriminando los efectos de bioturbación y herbivoría por
Neohelice granulata sobre el microfitobentos



1. Introducción

El microfitobentos (MFB) y la macrofauna son dos componentes importantes para el funcionamiento de los intermareales someros de fondos blandos, ya que ambos desempeñan funciones ecosistémicas clave y además sostienen interacciones entre sí. En este sentido, como ya se ha mencionado en capítulos previos, la bioturbación por macrofauna modifica el entorno ambiental de forma variable, dependiendo del modo e intensidad de bioturbación y de las características del entorno ambiental (Kristensen et al. 2012). Al generar cambios en la permeabilidad del sedimento, contenido de agua y materia orgánica, desestabilización de gradientes químicos, y modificaciones en la tasa de remineralización de materia orgánica y el flujo de nutrientes inorgánicos, la bioturbación impacta al MFB de forma indirecta (ej., Armitage y Fong 2006, Needham et al. 2011). Además, la macrofauna también afecta directamente a otras especies dado que mucho de estos organismos pueden ser predadores (ej., el cangrejo *Neohelice granulata*, Méndez Casariego et al. 2009 y el camarón *Litopenaeus setiferus*, Beseres y Feller 2007) o herbívoros (ej., el caracol hidróbido *Hydrobia ulvae*, Austen et al. 1999 y el erizo *Echinochardium* sp. , Lohrer et al. 2004).

La herbivoría sobre el MFB implica un proceso en el que su biomasa es ingerida e incorporada a la biomasa de los herbívoros (Liess y Hillebrand 2004). Cuando la presión de herbivoría es alta, este proceso puede afectar negativamente la biomasa y abundancia microfitobentónica (Miller et al. 1996) y cambiar su composición (Skov et al. 2010). Estos cambios en la estructura del MFB pueden ocurrir en distintas magnitudes y por distintas vías, de acuerdo al comportamiento y tipo de alimentación de los herbívoros (Hagerthey et al. 2002). Por ejemplo, en la zona litoral del Mar Báltico el isópodo *Idothea chelipes* distribuye su presión de herbivoría de manera relativamente uniforme en el espacio, generando una disminución leve en la biomasa del MFB, mientras que el gasterópodo *Littorina littorea* crea una pronunciada heterogeneidad

espacial al moverse lentamente sobre el biofilm, afectando notoriamente al MFB dentro del camino por el cual se desplaza (Sommer 1999). Sin embargo, la herbivoría puede generar efectos indirectos, los cuales en ciertas condiciones contrarrestan los efectos negativos (Liess y Hillebrand 2004). Por ejemplo, cuando un herbívoro se alimenta de la especie dominante, la reducción en su abundancia puede permitir el desarrollo de las especies subordinadas, aumentando la equitatividad, mientras que si se alimenta de especies menos frecuentes, reforzará la abundancia de la dominante, pudiendo eliminar por completo a las primeras, disminuyendo la equitatividad y riqueza de la comunidad (Liess y Hillebrand 2004). También puede ocurrir una selección por taxa de rápida división, lo cual disminuye la biomasa de la comunidad pero incrementa su productividad (Hill et al. 1992). Estos cambios ocurren principalmente mediante un proceso de “preferencia pasiva”, donde los herbívoros ingieren a las especies que están en mayor disponibilidad (Hillebrand et al. 2000). Esto se debe a que no es común que exista una selección activa por parte de la macrofauna sobre el MFB, basado en la desproporcionada relación de tamaño que impide que los primeros puedan diferenciar especies. Si bien aquí se han presentado los efectos de la bioturbación y la herbivoría por separado, en muchas ocasiones, no pueden analizarse independientemente, dado que gran parte de los bioturbadores también ejercen presión de herbivoría sobre el MFB (ej. caracóles híbridos como *Heleobia australis*, Alvarez et al. 2013; poliquetos como *Arenicola marina*, Chennu et al. 2015), lo cual hace que la interacción entre el MFB y la macrofauna bentónica no sea sencilla de predecir.

Muchos trabajos han abordado el efecto dual de bioturbación y herbivoría de algunas especies de macrofauna, ya sea evaluando aspectos de la estructura del MFB (i.e. biomasa, abundancia, composición) o funciones ecosistémicas en la que interviene (ej., estabilización del sedimento, producción primaria). Por ejemplo, *Hediste diversicolor* es un poliqueto bioturbador que aumenta la oxigenación del sedimento y

estimula el reciclado de nutrientes a través de un incremento en sus flujos (Scaps 2002, Braeckman et al. 2010), produce mucus para facilitar la construcción de sus cuevas y además se alimenta de microorganismos (Risgaard y Larsen 2010). Si bien resultados experimentales en planicies de marea (archipiélago Chausey, Francia) mostraron que *H. diversicolor* consume MFB, la liberación de nutrientes y el aumento en la disponibilidad de materia orgánica estimula la proliferación de diatomeas aumentando la concentración de eps, lo cual genera un aumento en la estabilidad del sedimento (Passarelli et al. 2012b). De un modo similar, en ambientes de fondos blandos los erizos del género *Echinocardium* por medio de la remoción superficial del sedimento alteran los procesos biogeoquímicos, oxigenan el sedimento y aportan nutrientes inorgánicos mediante sus excreciones (Long et al. 1995) pero al mismo tiempo se alimentan del MFB, reduciendo la producción de oxígeno en la superficie del sedimento. El efecto neto de todas estas modificaciones resulta en un aumento de la producción primaria mediada por un incremento en el flujo de amonio, pero sin impactar en la biomasa del MFB (Lohrer et al. 2004). Si bien estos ejemplos muestran efectivamente la compleja interacción de los dos procesos, es importante resaltar que las dos especies citadas corresponden a grupos que se alimentan principalmente de MFB, pero poco se conoce sobre el efecto de la interacción bioturbación-herbivoría en el MFB para especies generalistas.

El cangrejo cavador *Neohelice granulata* es uno de los macroinvertebrados más abundantes de los intermareales de fondos blandos del Atlántico Sud-occidental (Iribarne et al. 1997). Esta especie es un ingeniero ecosistémico alogénico (*sensu* Jones et al. 1994), dado que modifica las propiedades químicas y físicas del entorno sedimentario, de esta forma afectando la disponibilidad de recursos para otras especies. Como se ha mencionado en los capítulos 2 y 3, *N. granulata* remueve grandes cantidades de sedimento durante el mantenimiento de sus cuevas, lo cual altera el contenido de

agua en el sedimento (Bortolus e Iribarne 1999), el contenido de materia orgánica y la disponibilidad de nutrientes inorgánicos (Fanjul et al. 2007, 2011). *N. granulata* es activo durante todo el año, aunque el pico de actividad se registra desde el comienzo de la primavera hasta el final del otoño y tiene la capacidad de excavar sustratos a lo largo de un amplio gradiente ambiental, lo cual incluye condiciones hipersalinas a salobres y sedimentos muy finos a gruesos (Luppi et al. 2013). *N. granulata* habita tanto en marismas como en planicies de marea, y sus hábitos tróficos difieren en cada ambiente. En las marismas es herbívoro, y su principal alimento es *Sporobolus (Spartina) spp.* En cambio, cuando habita planicies de marea, *N. granulata* es detritívoro, es decir que obtiene materia orgánica particulada del sedimento (Botto et al. 2005, Alberti et al. 2011). En el capítulo 3 de esta tesis, mediante muestreos dirigidos a las estructuras biogénicas se halló que tanto en montículos como en cuevas construidos por *N. granulata*, el MFB presenta distinta estructura y función respecto de parches sin estructuras. Dado que esta especie se alimenta en los alrededores de la cueva, incluyendo en el montículo que genera al construir la cueva, no es posible determinar si los cambios que el cangrejo genera sobre el MFB se deben sólo a la bioturbación o si también hay efectos generados por la herbivoría. De esta forma, discriminar el efecto de estos dos procesos sobre el MFB constituyó el objetivo de este capítulo. Para ello se realizó un experimento en el campo en el que separó el forrajeo del cangrejo del efecto de enterramiento generado por bioturbación, impidiendo el acceso de los mismos a los montículos depositados al lado de la entrada de la cueva. Debido a que el cangrejo no tiene la capacidad de seleccionar alimentos a la escala microscópica que caracteriza al MFB, se espera que el forrajeo no afecte la composición del MFB, aunque sí podría impactar en su abundancia.

2. Materiales y métodos

Para responder al objetivo de este capítulo se realizó un experimento de campo a la escala de estructura biogénica en parches intensamente bioturbados (“cangrejales”) de las planicies de marea de Mar Chiquita (Fig. 1). Los cangrejales se establecen en distintas áreas a lo largo de las planicies de marea y su extensión y estabilidad temporal son variables (Botto & Iribarne 1999, Iribarne et al. 2005). Esta característica dinámica de los cangrejales se debe parcialmente a que *N. granulata* presenta altas tasas de desplazamiento entre parches en períodos cortos (Luppi et al. 2013), además de una baja fidelidad al sitio (Nuñez et al. 2018). Mediante su actividad bioturbadora, *N. granulata* genera distintos tipos de heterogeneidad en el sedimento, por medio de la construcción de cuevas y formación de montículos. Además, las pisadas generadas al desplazarse hacia zonas cercanas de la entrada de la cueva crean parches de superficies rugosas donde también puede ocurrir enterramiento. El experimento consistió de cuatro tratamientos, los cuales fueron distribuidos al azar en el cangrejal a una altura mayor a la del nivel promedio de la bajamar, de modo que todos estuvieron expuestos de la misma forma a los gradientes ambientales presentes en la planicie de marea (Fig. 2A): a) Enterramiento (E): se dispusieron cajas de malla metálica (10 cm de lado, 15 cm de altura, abertura de malla 1 cm, enterradas al menos 8 cm) cercanas a cuevas, las cuales permitieron la depositación de sedimentos desde las cuevas vecinas hacia la superficie de la caja, pero impidieron el forrajeo por cangrejos dentro de la caja (Fig. 2B) b) Tratamiento Enterramiento-Herbivoría (EH): se dispusieron cajas similares a (a) pero solo con dos paredes, en parches de la planicie con signos de actividad evidente de cangrejos (i.e. montículos y pisadas). Dado que las cajas estaban abiertas, se permitió el libre acceso de cangrejos, incluyendo el forrajeo sobre el sedimento (Fig. 2C); c) Tratamiento Sin enterramiento-Sin herbivoría (NENH): se instalaron cajas completamente cerradas en parches sin estructuras biogénicas, alejadas de cuevas para

evitar la depositación de sedimento dentro de la caja y excluir la posible herbivoría por cangrejos (Fig. 2D); y d) Control de Caja (C): utilizando estacas se delimitaron cuadrados con las mismas dimensiones que las cajas, donde no se excluyó ni la bioturbación ni la herbivoría (Fig. 1E). El muestreo se realizó en 4 días no consecutivos de los meses de diciembre y febrero. Se dispusieron juegos completos de los cuatro tratamientos y se dejó correr el experimento por un período de 14 días. Al coleccionar las muestras y realizar las mediciones correspondientes finalizado este período, se redistribuyeron los juegos de tratamientos en nuevas ubicaciones, que fueron luego coleccionados pasados otros 14 días. Se procedió con esta metodología hasta completar 10 réplicas de cada tratamiento.

Para la caracterización físico-química, en cada tratamiento se coleccionaron muestras de sedimento (2 cm de diámetro y 1 cm de profundidad) para medir salinidad, humedad y contenido de materia orgánica (MO) (ver metodología en el Cap. 1). Además se midió *in situ* pH superficial empleando un electrodo de vidrio para sedimentos (FC200, Hanna Instruments, precisión: 0,01), que se introdujo en la superficie del sedimento durante unos segundos hasta la estabilización del valor.

Se coleccionaron muestras de sedimento (1 cm diámetro x 1 cm profundidad) para estimar la biomasa del MFB a través de la concentración de clorofila *a* en el sedimento (Ver metodología en Cap. 1) y se cuantificaron los feopigmentos siguiendo a Lorenzen (1967), como un indicador de herbivoría (Cartaxana et al. 2003). Para estudiar la composición del MFB se coleccionó otro juego de muestras (1 cm diámetro x 1cm profundidad) para realizar la identificación y conteo de taxa bajo microscopio óptico (40X). A partir de estos datos se calculó la abundancia total del MFB y la abundancia relativa de cada grupo taxonómico.

Como función ecosistémica mediada por el MFB, se estimó la productividad primaria bruta (GPP, n= 7) por el método de intervalos de luz y oscuridad (light-dark shift method) siguiendo la metodología propuesta por Revsbech y Jørgensen (1983). El

método se basa en la medición de la concentración de oxígeno en estado estacionario durante un período de luz (donde ocurren fotosíntesis y respiración), y la medición de su decaimiento durante los primeros segundos en oscuridad (cuando la actividad fotosintética es cero y la tasa de respiración no cambia respecto de la que ocurre en condiciones de luz; Revsbech y Jorgensen 1986). Para esta medición se empleó un microsensor de O₂ tipo Clark (50 µm diámetro, Unisense AS, precisión = 0,005 cm) montado en un micromanipulador (Unisense AS) y se midió la concentración de O₂ en intervalos de 100 µm de profundidad hasta que su valor fue equivalente a cero. Para cada medición (i.e., cada profundidad), el período de oscuridad se generó colocando una cubierta rígida completamente opaca sobre el sensor + manipulador en forma repentina mientras se adquirían continuamente los datos de concentración de oxígeno en una computadora. La GPP total se estimó integrando los valores obtenidos para cada profundidad (Glud *et al.* 1992).

2.1. Análisis de datos.

Las diferencias en el entorno ambiental (i.e. pH, MO, salinidad y humedad) y la estructura y función del MFB (i.e., concentración de clorofila *a* y de feopigmentos, en abundancia total y GPP) entre tratamientos, se analizaron aplicando modelos lineales mixtos (GLMM, Zuur *et al.* 2009), donde se definió “día de muestreo” como factor aleatorio, con el fin de incluir la variabilidad entre días de muestreo en los casos que fuera significativa (función `lme`, paquete `nlme`, R).

Variable ~ Tratamiento + ~ 1 | Día de muestreo

Dado que el efecto aleatorio no fue significativo para ninguna de las variables analizadas, se procedió a analizar el modelo como un modelo lineal generalizado (función `gls`, R). Todos los modelos cumplieron los supuestos de normalidad y homocedasticidad de varianzas, aplicando transformaciones cuando fue necesario. Para

evaluar si las variables ambientales (independientemente de los tratamientos) influyeron en la estructura y función del MFB, se plantearon y analizaron los siguientes modelos globales aplicando GLMM:

1. Abundancia ~ pH + MO + Salinidad + Humedad + ~ 1 | Dia de muestreo
2. Clorofila a ~ pH + MO + Salinidad + Humedad + ~ 1 | Dia de muestreo
3. Feopigmentos ~ pH + MO + Salinidad + Humedad + ~ 1 | Dia de muestreo
4. GPP ~ pH + MO + Salinidad + Humedad + ~ 1 | Dia de muestreo

El análisis se realizó como se describió previamente, y dado que el efecto aleatorio no fue significativo en ninguno de los modelos, se analizaron como modelos lineales generalizados (gls). Para evaluar si la composición del MFB difirió entre tratamientos se realizó un PERMANOVA basado en el índice de disimilitud de Bray-Curtis, aplicando 9999 permutaciones (Anderson 2001) considerando en este análisis la posible variabilidad natural en los distintos días de muestreo.

3. Resultados

Las características físico-químicas del sedimento no mostraron diferencia entre tratamientos. La humedad alcanzó un valor promedio de 20% (Fig.3A, Tabla 1) y el contenido de MO y salinidad 3,38 % y 30,5 respectivamente (Figs. 3B y 3C, Tabla 1). El pH presentó valores cercanos al neutro en todos los tratamientos (promedio entre tratamientos= 7,13; Fig. 3D, Tabla 1). En cuanto a la posible influencia del entorno ambiental sobre la estructura y función del MFB, la concentración de feopigmentos mostró dependencia con la humedad a través de una relación negativa. No se hallaron relaciones entre la abundancia total, clorofila a y GPP con las variables ambientales registradas (Tabla 2).

Respecto al MFB, la biomasa (estimada como clorofila a) fue similar entre tratamientos (promedio entre tratamientos = 4,20 $\mu\text{g cm}^{-2}$; fig. 4A, Tabla 3), mientras

que con un valor de $1,74 \mu\text{g cm}^{-2}$ la concentración de feopigmentos en NENH correspondió al doble de E, EH y C, entre los cuales no se hallaron diferencias (Fig. 4B, Tabla 3). La abundancia total fue similar entre los tratamientos, alcanzando un valor de $410834 \text{ individuos cm}^{-2}$ de sedimento (Fig. 4C, Tabla 3). De forma similar, la composición no varió entre tratamientos (PERMANOVA: $F_{3,36} = 1,22$; $p > 0,05$; Fig. 5). Se registraron 15 taxa en total, de los cuales 10 pertenecen a diatomeas, 3 a cianobacterias, 1 a euglenas y 1 a clorofitas. La abundancia relativa de los taxa dominantes presentó variaciones mínimas entre los distintos tratamientos. Las diatomeas $< 40 \mu\text{m}$ representaron el 67% de la abundancia total en EH, 63.5% en C, 59% en E y 51% en NENH. Las cianobacterias filamentosas (CF) en cambio, presentaron una abundancia relativa de 33% en el tratamiento NENH, 24% en C y E y 19% en EH (Tabla 4). En cuanto a la GPP, el valor más alto se halló en el tratamiento E, cuyo valor promedio de $447,71 \text{ mmol O}_2 \text{ d}^{-1} \text{ m}^{-2}$ fue equivalente al doble del registrado en el resto de los tratamientos (Fig. 4D, Tabla 3).

4. Discusión

Los resultados de este capítulo mostraron que la actividad de forrajeo de *Neohelice granulata* no afectó la estructura (i.e. biomasa, abundancia y composición) del MFB (tratamiento EH). A su vez, la remoción de sedimento generada en el montículo (E) tampoco modificó la estructura del MFB respecto de parches sin estructuras biogénicas (NENH). Además se halló que las estructuras biogénicas estudiadas no modificaron el entorno físico-químico del sedimento dentro del cangrejal. Finalmente, en términos funcionales, se encontró que la producción primaria registrada en el tratamiento E fue más alta que en los demás. Dado que la herbivoría de *N. granulata* no modificó la estructura del MFB, el incremento en la producción primaria que ocurrió en los montículos podría deberse a un mecanismo distinto de los estudiados, como por ejemplo un efecto de disturbio intermedio. A continuación se discuten estos resultados

en relación a los efectos de la bioturbación de *N. granulata* en el entorno sedimentario y a su comportamiento de forrajeo.

Muchos trabajos, comparando áreas habitadas y no habitadas por cangrejos, han mostrado que la actividad bioturbadora de *N. granulata* modifica las características físicas y químicas del sedimento a grandes escalas, a través de las (ej., Botto e Iribarne 2000, Fanjul et al. 2007). Debido a la característica dinámica de los cangrejos mencionada previamente en la sección 2, el efecto localizado de la bioturbación de *N. granulata* se traslada a escalas mayores, haciendo del cangrejal un área homogénea a distintas profundidades, en términos de sus características ambientales (Botto et al. 2000, Escapa et al. 2004). En este sentido, los cangrejos modulan el entorno físico-químico, impactando positivamente a algunas especies infaunales (ej., poliquetos) debido a que el efecto de la mezcla de sedimento disminuye el gradiente ambiental respecto del que ocurre en los parches sin cangrejos. Estos cambios implican el aumento del contenido de agua en las capas superficiales, incluso durante la bajamar y la distribución de materia orgánica de forma homogénea a lo largo de la columna de sedimento (Escapa et al. 2004). Teniendo esto en cuenta, el hecho de que las condiciones ambientales hayan sido similares entre los tratamientos podría indicar que la homogeneización del sedimento ocurre también en sentido horizontal. Como consecuencia de esto, los cambios que pudiesen introducir las estructuras biogénicas a pequeña escala en el entorno ambiental no son significativos en el contexto de un cangrejal con una alta densidad de cuevas, donde incluso en los parches sin estructuras biogénicas las características del sedimento son modificadas por la remoción del sedimento circundante. Esto sumado a que ninguna de las variables registradas se relacionó con la abundancia, biomasa y producción primaria del MFB, indica que el entorno ambiental a pequeña escala no fue determinante para el MFB.

La estructura del MFB no difirió entre parches sin estructuras biogénicas (tratamiento NENH), montículos sin herbivoría (E) y montículos con herbivoría (EH). En primer lugar, teniendo en cuenta que en el capítulo 3 se halló que en los montículos la estructura del MFB difiere de los parches sin bioturbación, los resultados de este experimento podrían indicar que los efectos de las estructuras biogénicas influyeron en el MFB del sedimento circundante, generando un cangrejal homogéneo en cuanto a la estructura del MFB, lo cual se encuentra en línea con lo mencionado anteriormente sobre la “dispersión” del efecto de mezclado de la bioturbación de *N. granulata* tanto en sentido vertical como horizontal. La elevada densidad de estructuras biogénicas (i.e. alta intensidad de bioturbación) en el sitio en que se realizó el experimento (densidad promedio: 96 cuevas m⁻², SD = 33,60 observación personal) probablemente haya facilitado dicho efecto. En este sentido, cuando el nivel de disturbios es muy elevado, los distintos estados de sucesión que ocurren en un área determinada se balancean (Whittaker & Levin 1977). Así, si el disturbio es constante en el tiempo y se propaga de forma homogénea, el sitio afectado mostrará el mismo estado sucesional y esos cambios se trasladarán a una escala mayor (Hall et al. 1993).

En segundo lugar, el resultado de estructuras microfitobentónicas similares entre los tratamientos E y EH podrían indicar que *N. granulata* no se alimenta de MFB, pero esto sería contradictorio con lo reportado en estudios del contenido estomacal de esta especie, donde se hallaron diatomeas en altas densidades (Lancia et al. 2014). *N. granulata* es una especie generalista/omnívora, que de acuerdo al ambiente que habita se alimenta de plantas, de otros animales (ej., peces pequeños, otros crustáceos) y particularmente en la planicie de marea se alimenta de la materia orgánica que obtiene del sedimento. En esta zona particular, el análisis de contenido estomacal mostró que *N. granulata* ejerce una selección positiva por aquellos alimentos de mayor aporte energético (crustáceos y foraminíferos), y si bien las diatomeas se hallaron en altas

densidades, los análisis indican que no hay una selección activa por este grupo (Lancia et al. 2014). La ingesta de diatomeas es el resultado de la combinación del modo de alimentación de esta especie y el tamaño del MFB: *N. granulata* recoge sedimento utilizando una o ambas quelas alternativamente a modo de cucharas y lo lleva a la boca sin ningún tratamiento previo, donde inevitablemente ingiere MFB debido a su tamaño microscópico y a las altas abundancias en las que se encuentra en las planicies de marea. Además, *N. granulata* carece de estructuras especializadas para la selección de alimentos en el sedimento, a diferencia de muchas especies de ocípodos semiterrestres (ej. *Uca uruguayensis*, Spivak 1997). Entonces, teniendo en cuenta estas evidencias, los resultados de este capítulo muestran que dado que el consumo que ejerce *N. granulata* sobre el MFB no es selectivo, la herbivoría de los cangrejos probablemente impacta de forma similar en la abundancia de los distintos grupos taxonómicos, sin alterar la composición del MFB. Estos resultados coinciden con los reportados para el caracol *Hydrobia ulvae* en el estuario Westerschelde (Holanda), otra especie generalista (Hagerthey et al. 2002), aunque no con los correspondientes a la especie de hidróbido local, *Heleobia australis*, el cual en altas densidades modifica la composición del MFB, afectando particularmente la abundancia de las cianobacterias filamentosas (Alvarez et al. 2013).

Tampoco se registraron efectos negativos en la abundancia total del MFB, que se hubiesen esperado ante una fuerte presión de herbivoría. Esto podría deberse a que cuando *N. granulata* habita en planicies de marea, dedica tiempos cortos a alimentarse, lo cual se traduce en una baja presión de herbivoría sobre el MFB. El tiempo de alimentación de esta especie en planicies de marea se encuentra determinado en gran parte por el contexto ambiental (Bas et al. 2013). En este sentido, además de que sólo realiza esta actividad durante la marea baja, en sitios donde el sedimento se seca rápidamente luego de la bajamar (ej. Bahía Blanca y San Antonio), la ingesta de

sedimento se dificulta dado que para ello debe contar con cierto contenido de agua (Bas et al. 2013). Además, el forrajeo no está garantizado a diario, debido a que ante ciertas condiciones climáticas, la marea puede bajar poco, evitando que el sedimento se descubra. La suma de estas condiciones hace que el tiempo de alimentación sea acotado y por ello su presión de herbivoría sobre el MFB sea baja. Los valores similares en la concentración de feopigmentos hallados en los tratamientos que incluyeron estructuras biogénicas (i.e. E, EH y C) refuerzan la idea de que la herbivoría por *N. granulata* no afecta significativamente al MFB. Relaciones similares entre el comportamiento del herbívoro y el impacto en el MFB se han descrito en intermareales rocosos, donde especies que se alimentan durante más tiempo y en superficies mayores afectan más fuertemente la biomasa del MFB que herbívoros menos activos (Sanz-Lázaro et al. 2015). En relación al efecto de otros representantes de la macrofauna local, la presión de herbivoría que ejerce *H. australis* en altas densidades impacta negativamente sobre la abundancia del MFB (Alvarez et al. 2013, Alberti et al. 2017), probablemente debido a que los caracoles hidróbidos invierten tiempos largos de alimentación en parches ricos en clorofila *a*, ejerciendo así una alta presión de herbivoría sobre el MFB (Forbes y Lopez 1986). De esta forma, las bajas intensidades de herbivoría ejercidas por *N. granulata* sobre una comunidad con una tasa de recambio muy rápida (Paterson y Hagerthey 2001), sea probablemente una de las razones por la que la abundancia total del MFB tampoco fue afectada por el forrajeo del cangrejo. Sumado a esto, los efectos positivos de la bioturbación (ej., aumento en la disponibilidad de nutrientes y materia orgánica) podrían ser más fuertes que los efectos negativos de la herbivoría, contrarrestando entonces las modificaciones que pudieran generar en la comunidad microfitobentónica.

N. granulata construye montículos al lado de la entrada de las cuevas depositando sedimento que transporta desde capas más profundas y en las planicies de marea con un contenido relativamente alto de materia orgánica, realiza su actividad de forrajeo en

parches cercanos a la cueva (Luppi et al. 2013), lo que incluye el propio montículo. Al desplazarse sobre el montículo, las pisadas aumentan el disturbio sobre dicha estructura, sumado a que el comportamiento de forrajeo antes descrito también disturba la superficie del sedimento. De esta forma, el MFB en el tratamiento E si bien está sometido a enterramiento, ocurre en menor intensidad y frecuencia que en el tratamiento EH. Dado que la estructura del MFB fue similar entre estos dos tratamientos, las diferencias halladas en la producción primaria pueden estar relacionadas con las diferencias en la intensidad de bioturbación superficial aquí expuestas. Así, si bien en ambas condiciones el MFB dispone de una mayor cantidad de amonio que proviene del sedimento profundo (Miguez A, datos no publicados), una continua remoción generada por las actividades bioturbadoras y tróficas podrían generar un ambiente demasiado inestable que no permite que el MFB fotosintetice de forma más eficaz (alguna cita que muestre que al MFB le va mal ante intensidades altas de disturbio). En cambio, en el tratamiento E donde la las pisadas y el disturbio por forrajeo fueron menos frecuentes, el entorno es más estable, y allí probablemente el MFB realice sus movimientos de desplazamiento eficientemente, alcanzando altas tasas de producción primaria. Este efecto podría enmarcarse en el contexto de la “hipótesis de disturbio intermedio”, la cual postula que la diversidad y abundancia de los organismos es más alta ante disturbios de intensidad y frecuencia intermedia (Connell 1978). Si bien el marco de esta teoría especifica particularmente efectos en la diversidad y abundancia, también puede esperarse la misma lógica en las funciones ecosistémicas mediadas por los individuos afectados por dichos disturbios. Esta cuestión permanece poco estudiada, sin embargo se ha demostrado que en sistemas intermareales el efecto de un disturbio físico a intensidades y frecuencias particulares no solo impacta tanto a la diversidad de la meiofauna como a la función ecosistémica referida a la dinámica de Carbono mediada por ese grupo, sino que además cada uno

alcanza sus valores máximos ante distintas intensidades de disturbio (Lee et al. 2011). También existe evidencia de que el MFB presenta estados estructurales y funcionales particulares ante disturbios intermedios. Por ejemplo, en ambientes de sedimentos no-cohesivos, los cuales suelen caracterizarse por su alta energía, las diatomeas episámicas son menos diversas y abundantes en comparación con ambientes similares donde el disturbio es menos intenso y frecuente (Paterson y Hagerthey 2001). En experimentos realizados en planicies de marea se observó que ante densidades intermedias de organismos bioturbadores y herbívoros (*Neohelice granulata* y *Heleobia australis*) la abundancia y diversidad del MFB son más altas que ante densidades mayores de dichas especies (i.e. mayor intensidad de disturbio, Alvarez et al. 2013). Resultados similares fueron reportados para la bioturbación y herbivoría ejercidas por *Echinocardium* sp. en distintas densidades sobre la producción primaria microfitobentónica (Lohrer et al. 2004). A la vista de estas evidencias, es posible que los resultados aquí hallados respondan a un efecto de disturbio intermedio, donde a una menor intensidad de remoción la tasa de producción primaria microfitobentónica es mayor.

5. Conclusión

El cangrejo bioturbador *N. granulata* es una especie generalista, que a diferencia de otros bioturbadores de alimentación selectiva, no genera un efecto dual sobre el MFB. En este sentido, si bien ejerce presión de herbivoría sobre dicha comunidad, no modifica su estructura. Por otro lado, la remoción de sedimento que realiza durante su actividad bioturbadora incrementa la producción primaria MFB cuando ocurre a intensidades intermedias a las que ocurren naturalmente en este sitio de estudio. Este resultado en particular muestra también que además del efecto positivo de la bioturbación sobre la producción primaria por medio del aumento de la disponibilidad de nutrientes (ej., Lohrer et al, 2004 y Sandwell et al. 2009), factores como la estabilidad

del entorno permiten alcanzar una mayor eficiencia fotosintética y por lo tanto son también importantes para el aumento de dicha función ecosistémica.

6. Figuras



Figura 1. Cangrejal en el que se realizó el experimento, ubicado en la zona intermedia de la planicie de marea.



Figura 2. A) Distribución al azar de los tratamientos en el cangrejal. Detalle del tratamiento: B) “Enterramiento”, donde se observa cómo se aisló el sedimento removido desde las cuevas circundantes, C) “Enterramiento+herbivoría” donde los cangrejos accedieron libremente a los montículos y cuevas, D) “Sin enterramiento-sin herbivoría”, donde se logró obtener parches sin estructuras biogénicas.

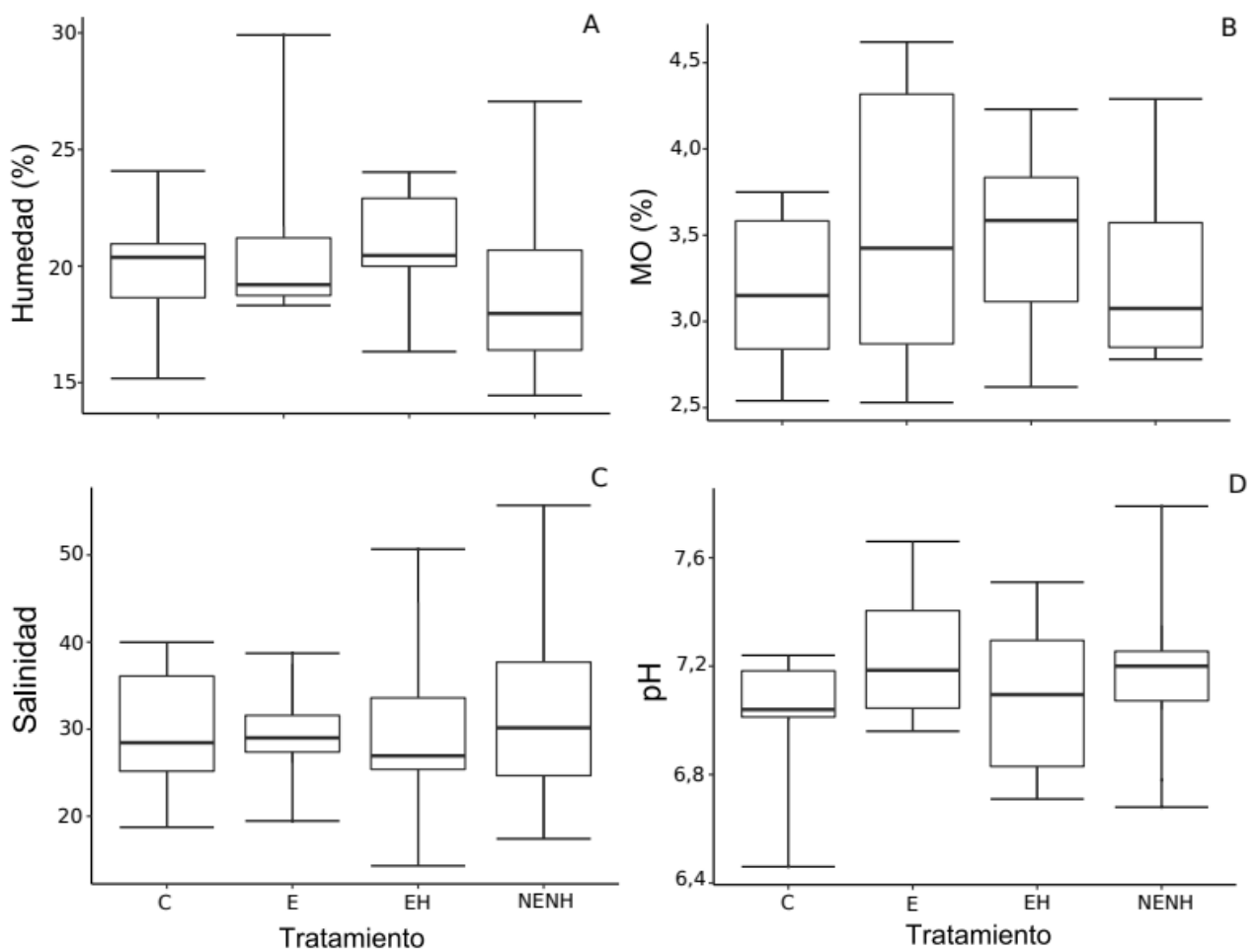


Figura 3. Variables ambientales registradas en el experimento. **A)** Humedad, **B)** contenido de MO, **C)** salinidad intersticial y **D)** pH superficial. De aquí en adelante, los límites de las cajas representan los cuartiles de 25 y 75, la línea dentro de la caja equivale a la mediana y las barras a los valores máximos y mínimos. (C) Control de caja, (E) Enterramiento, (EH) Enterramiento+Herbivoría y (NENH) Sin enterramiento - Sin herbivoría.

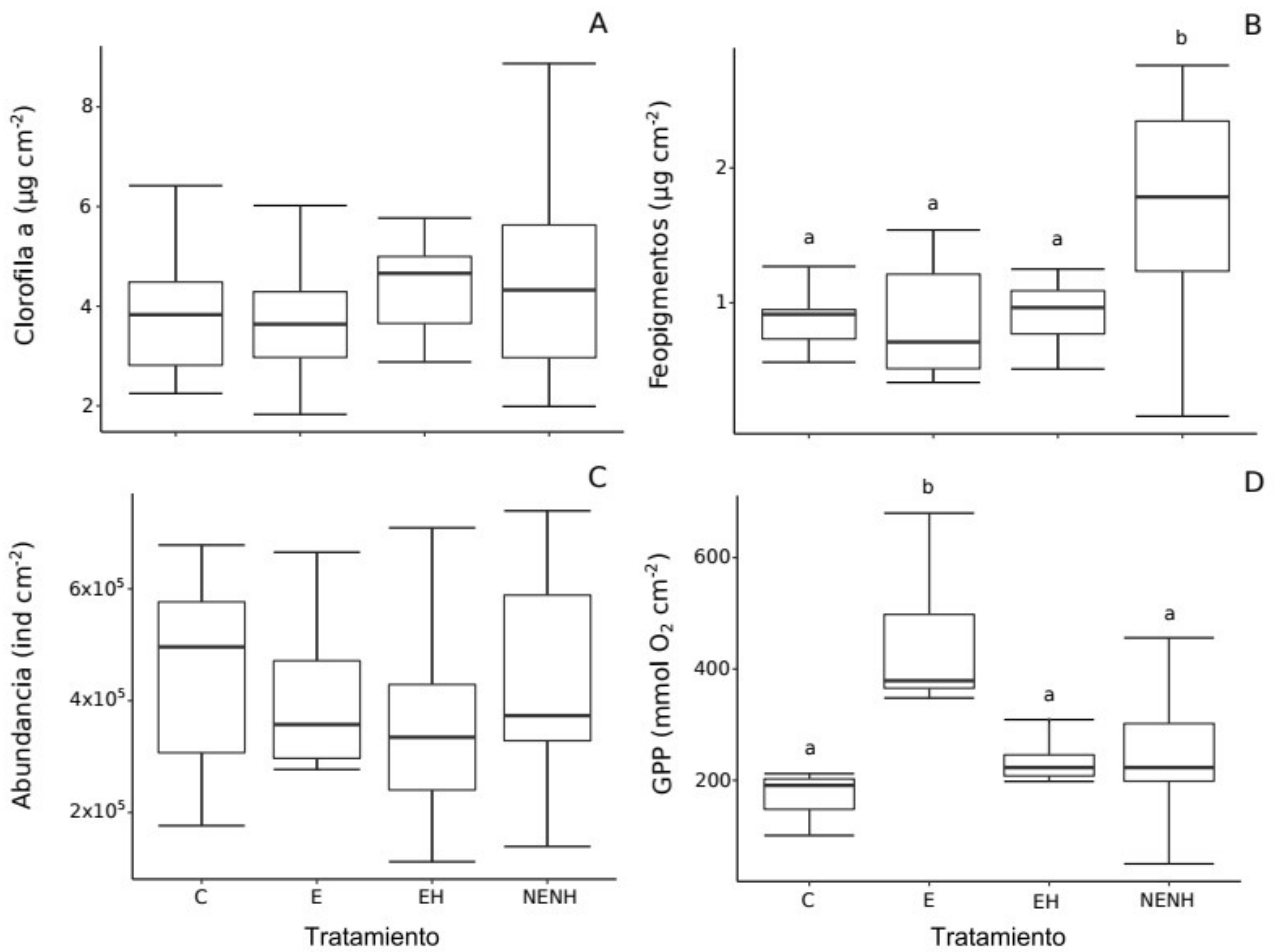


Figura 4. Estructura y función del microfitobentos en cada tratamiento. **A)** Concentración de clorofila a, **B)** concentración de feopigmentos, **C)** abundancia total y **D)** producción primaria bruta. Letras diferentes indican $p < 0,05$.

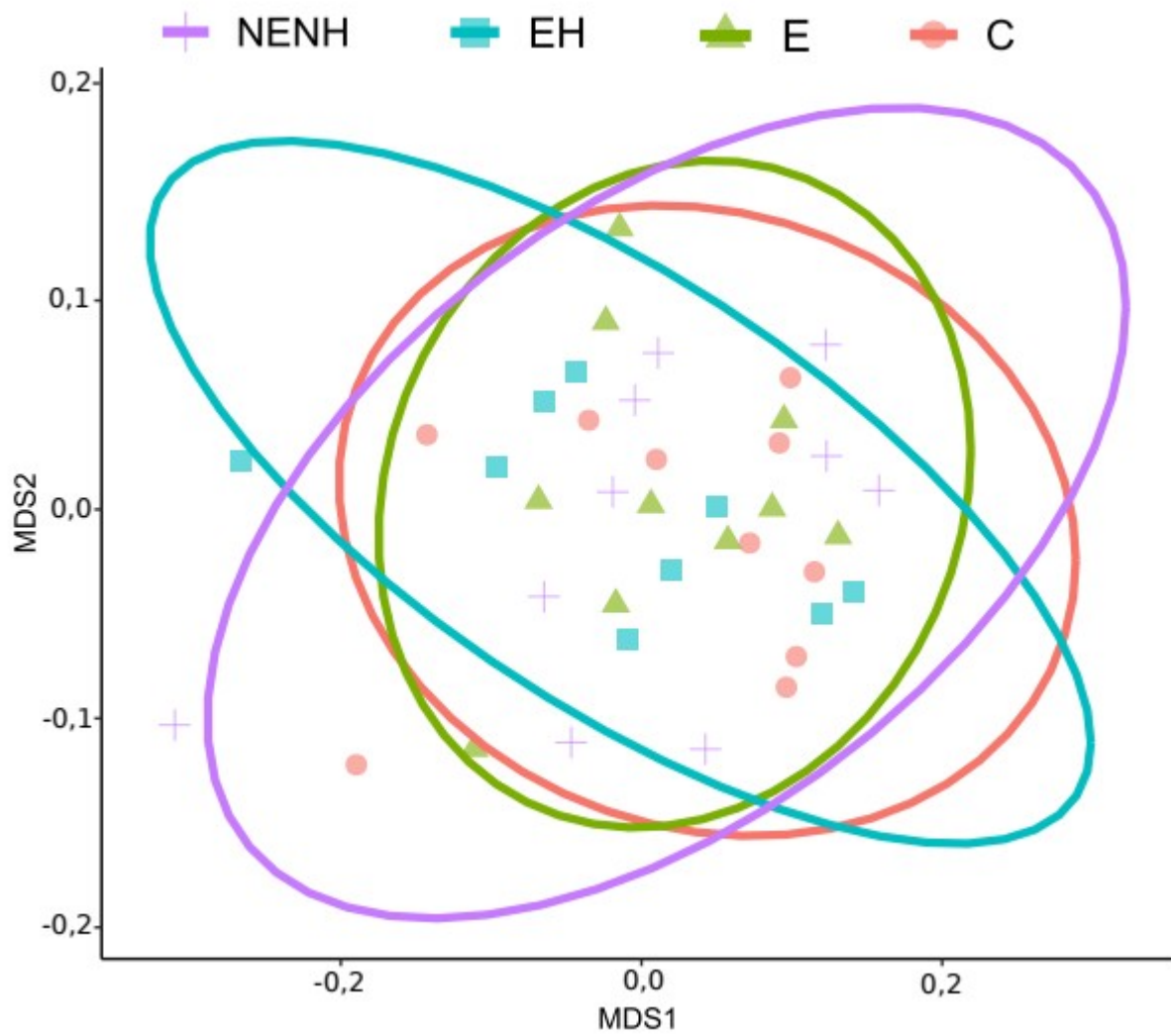


Figura 5. NDMS basado en la abundancia total de cada taxa identificado en cada tratamiento. Las elipses representan los intervalos de confianza de 0,95. Estrés = 0,15

7. Tablas

Tabla 1. Resumen estadístico de los modelos mixtos utilizados para evaluar el efecto de los tratamientos en las variables ambientales registradas.

Modelo	Estadístico	Valor p
Salinidad~Tratamiento	$F_{3,33} = 0,25$	0,86
Humedad~Tratamiento	$F_{3,36} = 0,67$	0,58
MO~Tratamiento	$F_{3,36} = 0,86$	0,47
pH~Tratamiento	$F_{3,36} = 1,16$	0,34

Tabla 2. Resumen estadístico de los modelos mixtos utilizados para evaluar las posibles relaciones entre las variables ambientales y los parámetros microfitobentónicos. * indica diferencias significativas.

Modelo	Variable	Estadístico	Valor p
Abundancia~pH+MO+Humedad+Salinidad	pH	$F_{1,35} = 0,17$	0,67
	Salinidad	$F_{1,36} = 0,38$	0,54
	MO	$F_{1,37} = 2,19$	0,09
	Humedad	$F_{1,38} = 0,29$	0,59
[Clorofila <i>a</i>]~pH+MO+Humedad+Salinidad	MO	$F_{1,35} = 0,05$	0,83
	pH	$F_{1,36} = 0,95$	0,34
	Humedad	$F_{1,37} = 0,60$	0,44
	Salinidad	$F_{1,38} = 3,52$	0,07
[Feopigmentos]~pH+MO+Humedad+Salinidad	pH	$F_{1,35} = 0,32$	0,57
	MO	$F_{1,36} = 1,32$	0,26
	Salinidad	$F_{1,37} = 0,44$	0,51
	Humedad	$F_{1,38} = 5,24$	0,02*
GPP~pH+MO+Humedad+Salinidad	pH	$F_{1,24} = 0,34$	0,56
	Salinidad	$F_{1,25} = 0,51$	0,48
	Humedad	$F_{1,26} = 0,72$	0,40
	MO	$F_{1,27} = 1,96$	0,17

Tabla 3. Resumen estadístico de los modelos mixtos utilizados para evaluar el efecto de los tratamientos en los parámetros microfitobentónicos

Modelo	Estadístico	Valor p
[Clorofila <i>a</i>]-Tratamiento	$F_{3,36} = 0,93$	0,43
[Feopigmentos]-Tratamiento	$F_{3,36} = 7,52$	< 0,0001*
Abundancia-Tratamiento	$F_{3,36} = 0,45$	0,72
GPP-Tratamiento	$F_{3,25} = 11,87$	< 0,0001*

Tabla 4. Abundancia de taxa microfítobentónicos hallados en los distintos tratamientos.

(*) Incluye *Amphora* sp., *Cymbella* sp., *Navicula criptocephala*, *Navicula* sp., *Eunotia* sp., *Martyana martyi*, entre otras. (**) Incluye individuos pertenecientes a *Leiblenia epiphytica*, *Lyngbya aestuarii*, *Lyngbya* sp., *Oscillatoria formosa* y *Oscillatoria* sp., entre otras. (***) Incluye *Coscinodiscus* sp., *Cyclotella meneghineana*, *Actinoptychus splendens* y *Thalassiosira decipiens*, entre otras. Los valores corresponden a media (ind x 10⁴ cm⁻² de sedimento) y (desvío estándar).

Taxa identificados	Tratamiento			
	E	EH	C	NENH
Diatomeas pennadas < 40 µm (*)	24,25 (9,14)	25,01 (9,88)	28,86 (16,04)	22,16 (13,39)
Cianobacterias filamentosas (**)	10,22 (5,19)	7,36 (9,55)	10,73 (4,62)	15,53 (4,79)
<i>Rhopalodia</i> sp.	1,06 (1,07)	0,37 (0,32)	0,83 (0,20)	0,60 (1,07)
<i>Tryblionella compressa</i>	0,47 (0,21)	0,40 (0,17)	0,40 (0,27)	0,27 (0,23)
Chroococcal spp.	0,78 (0,28)	0,68 (0,23)	0,80 (0,39)	0,73 (0,50)
Diatomeas centrales (***)	0,45 (0,18)	0,30 (0,19)	0,26 (0,12)	0,27 (0,12)
<i>Craticula pampeana</i>	0,20 (0,20)	0,15 (0,24)	0,26 (0,09)	0,37 (0,17)
<i>Schroederia setigera</i>	0,07 (0,09)	0,12 (0,17)	0,14 (0,19)	0,13 (0,17)
<i>Euglena</i> sp.	1,40 (0,96)	0,86 (0,63)	0,66 (0,46)	1,03 (0,20)
<i>Entomoneis alata</i>	0,22 (0,1)	0,16 (0,12)	0,15 (0,11)	0,12 (0,30)
<i>Melossira moniliformis</i>	0,07 (0,09)	0,31 (0,24)	0,12 (0,13)	0,14 (0,15)
<i>Myxosarcina</i> sp.	0,21 (0,14)	0,22 (0,12)	0,25 (0,15)	0,23 (0,19)
<i>Surirella brebisonii</i>	0,09 (0,08)	0,09 (0,16)	0,10 (0,11)	0,14 (0,08)
<i>Nitzschia</i> sp. ₁ .	0,09 (0,08)	0,07 (1,28)	0,09 (0,14)	0,93 (0,07)
<i>Nitzschia filiformis</i>	0,67 (1,38)	0,17 (1,27)	0,62 (0,30)	0,97 (1,33)

Discusión general

Los sistemas intermareales de fondos blandos son sistemas valiosos dado que proveen servicios ecosistémicos como secuestro de Carbono, purificación del agua, protección de costas y control de la erosión costera, mantenimiento de pesquerías y también turismo, recreación y educación (Barbier et al. 2011). El microfitobentos (MFB) cumple un rol ecológico de vital importancia para los sistemas intermareales de fondos blandos (MacIntyre et al. 1996), ya que provee de las funciones ecosistémicas que regulan varios de los servicios ecosistémicos mencionados. Es importante entender los mecanismos que regulan funciones ecosistémicas claves, no solo por la propia generación de conocimiento, sino también para su preservación. En este contexto se han realizado muchos esfuerzos de investigación en diversos sistemas en el mundo para caracterizar la estructura y funciones del MFB y estudiar los factores que determinan dichos atributos. En esta Tesis se estudió a la comunidad microfitobentónica de ambientes intermareales de la costa del Atlántico Sud-occidental (ASO) desde el punto de vista estructural y funcional, ante distintos contextos físico biológicos. La metodología implicó estudios a distintas escalas espaciales (regional, local, mesoescala y estructura biogénica) y temporales (estacional) con el fin de proveer una descripción lo más completa posible, que incluya la variabilidad del MFB representada por más de un atributo estructural (i.e. abundancia, biomasa, composición) en todas las escalas utilizadas, al igual que las funciones ecosistémicas mediadas por esta comunidad. Por primera vez se realizó una caracterización detallada del MFB en las marismas de la costa del ASO, mostrando que en algunos sitios su abundancia es igual e incluso mayor que en las planicies de marea, y su producción primaria iguala a la de dicha zona, demostrando que la importancia del MFB no está solo limitada a las planicies de marea. Además de estudiar los patrones de distribución del MFB, se evaluó también el efecto de la macrofauna estuarial típica de la región como un componente de los sistemas

intermareales conocido por impactar en las funciones mediadas por el MFB (Tang y Kristensen 2007), lo cual también se evaluó teniendo en cuenta dos escalas espaciales diferentes (i.e. mesoescala y estructura biogénica).

Estructura y función del MFB en ambientes intermareales del ASO.

Muchos autores han estudiado la distribución de la biomasa microfitobentónica en relación a diversas variables ambientales, llegando a la conclusión de que los cambios pueden ocurrir en distintas escalas espaciales y temporales (Brotas et al. 1995, Guarini et al. 1998, Méléder et al. 2005). Por otro lado, son menos frecuentes los estudios que abordaron la descripción de la composición de especies y su abundancia (pero ver Ribeiro et al. 2003, donde se realizó un estudio taxonómico detallado en planicies de marea con distintas condiciones ambientales) o la descripción de patrones de distribución de los distintos grupos taxonómicos que conforman el MFB (pero ver Yallop et al. 1994, donde se estudió la distribución vertical a microescala de distintos grupos taxonómicos en dos contextos sedimentarios diferentes y Méléder et al. 2007, donde se describió de forma exhaustiva la dinámica estacional de la composición y abundancia del MFB en diversas estaciones a distintas alturas en el intermareal, además de establecerse relaciones entre cambios de composición y factores ambientales). Algo similar ocurre en relación a las funciones ecosistémicas mediadas por el MFB, donde tampoco son muchos los trabajos que han establecido relaciones entre éstas y la composición de especies, y en general tienen a la variabilidad de la biomasa como el único atributo del MFB explicando los patrones hallados. En esta Tesis, como se mencionó anteriormente, se analizaron tres descriptores de la estructura del MFB en todas las escalas de trabajo utilizadas y los resultados obtenidos ponen de manifiesto la importancia de estimar más de un atributo estructural para caracterizar al MFB.

En primer lugar, a escala regional se halló que la estructura del MFB (i.e. biomasa, abundancia y composición) presenta una gran variabilidad. En este sentido, las distintas planicies de marea estudiadas, así como las marismas de *Sporobolus densiflorus* y *Sporobolus alterniflorus*, presentan diferencias en sus características abióticas (ej., granulometría, salinidad, concentración de materia orgánica) que pueden determinar las diferencias halladas en el MFB. Como se explicó antes, si bien se han realizado estudios en esta escala en otros sistemas similares, las comparaciones que pueden hacerse entre los resultados de esta tesis y los reportados, se limitan a patrones de distribución de la biomasa y además provienen principalmente de estudios sólo en planicies de marea. Entonces, referido sólo a la biomasa, puede decirse que el rango de valores que incluye a los cuatro sitios estudiados presentó valores intermedios a los de otros sitios, siendo mayores que los reportados en estuario Tagus (Portugal, Cartaxana et al. 2006), similares a los de los ambientes intermareales de la Bahía Marennes-Oleron en Francia (Blanchard et al. 2001) y menores a los reportados para el sur de California (Armitage y Fong 2004). Sin embargo, estas comparaciones y las conclusiones que pudieran surgir de ellas, deben dejar en claro que solo se está haciendo referencia a un atributo de la estructura del MFB, dado que de lo contrario podría llevar a conclusiones limitadas e incluso erróneas (Cibic et al. 2007). En este sentido, afirmar que un sitio presenta un MFB “menos denso” respecto de otro, basándose únicamente en datos de biomasa no sería correcto, dado que la biomasa del MFB no siempre se correlaciona de forma lineal con la abundancia y la producción primaria (como se halló en la zona costera estudiada en esta Tesis, en la Bahía Otarawao; Lohrer et al. 2004 y en el Estuario Tairua, Needham et al. 2011, ambos en Nueva Zelanda). Así, la presencia de un grupo taxonómico que presenta bajo contenido de clorofila puede llevar a esta conclusión, pero su abundancia podría ser alta (Falkowski y Kiefer 1985). Algo similar puede darse con la producción primaria, donde un impacto negativo sobre grupos de rápida división puede disminuir la

biomasa de la comunidad pero incrementar su productividad (Hill et al. 1992). Si aquí solo se hubiese tenido en cuenta la biomasa, en la comparación a escala local, en Bahía Samborombón y Mar Chiquita no se hubiesen podido detectar diferencias entre marismas y planicies, siendo que la abundancia del MFB es mayor en las marismas. Y más aún, a pesar de estas diferencias, la producción primaria fue similar entre dichas zonas. Discrepancias similares entre valores de biomasa y abundancia también se han reportado en ambientes submareales de fondos blandos de Noruega (Cibic et al. 2007). Esto muestra que para un mejor entendimiento del funcionamiento del MFB de ambientes intermareales, el vínculo entre la biomasa, abundancia y composición de especies es esencial (Meléder et al. 2007).

La composición taxonómica permite alcanzar mayor precisión en la caracterización del MFB, así como también comprender su relación con las funciones ecosistémicas. A menos que la biomasa sea estimada por métodos que permitan discriminar entre grupos taxonómicos (ej., HPLC), los métodos tradicionales no aportan información sobre la composición de especies. En esta Tesis, la identificación bajo microscopio óptico a 40 X no siempre permitió diferenciar entre especies de diatomeas de un mismo género cuyo tamaño no supera 40 μm (ej., *Surirella* sp., *Navicula* sp.) y entre especies de géneros de cianobacterias filamentosas cuyas diferencias morfológicas son poco perceptibles bajo microscopio óptico (ej. *Oscillatoria* sp y *Leptolyngbya* sp.). Para lograr una identificación más fina, muchos investigadores combinan las observaciones bajo microscopio óptico con microscopía electrónica (ej. Meléder et al. 2007, Du et al. 2009). Esto permitiría construir relaciones aún más específicas entre taxa y su entorno ambiental, pero es importante mencionar que la combinación de estas metodologías requiere de más tiempo del que ya conlleva el conteo e identificación solo por microscopía óptica, además del requerimiento de contar con el equipamiento correspondiente. De todas formas, la metodología implementada en esta tesis se

encuentra reportada en varios trabajos (ej., Oppenheim 1991, Busse y Snoeijs 2002) y permitió la identificación de una gran diversidad de taxa y la detección de diferencias en la composición del MFB en los distintos sitios y zonas estudiadas. En este sentido, retomando la importancia de estimar más de un parámetro estructural del MFB, el estudio de la composición taxonómica al igual que la estimación de la abundancia, permitió mostrar que la biomasa por sí sola puede ser poco informativa. Así, el análisis de la composición realizado a escala local demostró que en sitios donde la biomasa no presentó diferencias entre zonas, la composición fue diferente, y como sucede a escala regional, la producción primaria no presentó diferencias. Este resultado también permitió obtener información sobre la relación entre la composición y la producción primaria, indicando que independiente de la composición, se alcanzan valores similares de productividad.

En toda la región se identificaron 39 taxa (teniendo en cuenta a las especies diferenciadas en los grupos “diatomeas pennadas < 40 micras”, “cianobacterias filamentosas”, “cianobacterias cocoides” y “diatomeas centrales”). La riqueza es mayor a escala regional que local, y esto probablemente se deba a los distintos entornos ambientales que ofrece cada sitio. A su vez, dentro de cada sitio, las condiciones ambientales son más homogéneas, con lo cual la riqueza entre las zonas de un mismo sitio es similar. Ante este contexto de diferencias y similitudes de condiciones ambientales, hay taxa que están presentes en todos los sitios, pero hay otros presentes solo en sitios particulares. Las diatomeas constituyeron el grupo más abundante en las planicies de marea estudiadas, lo cual coincide con lo reportado en otros sitios similares (ej., Thornton et al. 2002, Haubois et al. 2005). Debido a que este grupo taxonómico es muy diverso tanto morfológicamente como fisiológicamente (Round et al. 2007), la variabilidad ambiental que se registró a escala regional probablemente no representa un impedimento para que las diatomeas se encuentren en abundancias altas. Por ejemplo,

los géneros *Navícula* y *Nitzschia* que fueron identificados en todos los sitios y zonas, además de presentar muchas especies, pueden hallarse en ambientes con diferentes características: alta salinidad (Peletier 1996), alta concentración de nutrientes (Underwood y Provot 2000), ambientes macromareales con un alto grado de resuspensión de sedimento (Meléder et al. 2007) y ambientes micromareales de baja energía (Giorigni et al. 2019). Sin embargo, otros géneros sí se encuentran relacionados a condiciones particulares, como *Gyrosigma* sp. para la cual se ha reportado una relación positiva con sedimentos muy finos (Du et al. 2009), lo cual coincide con las condiciones de Bahía Blanca donde fue registrada y *Tabellaria flocculosa*, que prolifera en ambientes de bajas salinidades (Cibic et al. 2007), como la registrada en Bahía Samborombón, donde fue identificada. Casos como estos son los que contribuyen a diferenciar la composición entre los sitios estudiados.

Por su parte, las cianobacterias filamentosas mostraron abundancias mucho más altas en las marismas que en las planicies de marea. Si bien se conoce poco sobre las características del MFB en zonas intermareales de marismas, en otros trabajos también se observó un desarrollo importante de biofilms de cianobacterias en dichas zonas (ej., Sullivan y Currin 2000, Janousek et al. 2007). Como se mencionó en la Introducción general, este grupo de organismos procariotas puede tolerar prolongados períodos de sequía, temperaturas altas y condiciones hipersalinas (Stal 2010). Dado que la zona de marisma suele ocupar las alturas media y alta en el intermareal, el sedimento no es diariamente alcanzado por las mareas, estando sometido así a condiciones de desecación y aumento de salinidad. De esta forma, las condiciones ambientales de las marismas favorecen el crecimiento de las cianobacterias filamentosas por sobre las diatomeas. Una importante diversidad de especies de cianobacterias filamentosas conforman este grupo; entre los más frecuentemente reportados se encuentran las Oscillatoriales, que incluyen a los géneros *Oscillatoria* y *Lyngbya*, los cuales se han registrado en ambientes

caracterizados por bajas concentraciones de fósforo y nitrógeno (Armitage et al. 2006), en marismas restauradas (Janousek 2011) y en entornos de alto contenido de materia orgánica (Sivakumar et al. 2012), lo cual demuestra su capacidad de adaptación a diversas condiciones y probablemente por ello hayan sido registrados en todos los sitios estudiados. Además, algunos géneros poseen la capacidad de fijar nitrógeno (ej., *Anabaena*, *Nostoc*, *Calothrix*, Sullivan y Currin 2000), y si bien aquí se registró la presencia de *Anabaena* sp., solo fue ocasional y en muy bajas abundancias. Dado que estos géneros proliferan en ambientes de baja concentración nutrientes (Findlay et al. 1994), su baja representatividad refuerza que en los sistemas intermareales de la costa del ASO el MFB no se encuentra limitado por nutrientes. Las clorofitas y euglenas estuvieron pobremente representadas en los sistemas estudiados, probablemente debido a su baja tolerancia a salinidades altas e incluso intermedias, como las registradas en Bahía Samborombón.

En relación a la dinámica temporal de la estructura del MFB en planicies de marea, la variabilidad fue muy marcada tanto a escala interanual como estacional. Esto indica que si bien las condiciones ambientales presentes en las distintas estaciones aportan variabilidad al MFB (evidenciado por las diferencias halladas entre las estaciones de un mismo año), existen además otros factores ambientales que también modifican la estructura del MFB y que no necesariamente se repiten inequívocamente para una misma estación a lo largo de los años. Un factor mencionado en esta Tesis fue el efecto del aumento de lluvias y sus consecuencias: cambios en la salinidad, aumento del tiempo de permanencia del agua, perturbación de la superficie sedimentaria. En otros sistemas similares donde también se han hallado variaciones estacionales e interanuales en la biomasa del MFB, se han relacionado esas fluctuaciones con factores como la temperatura del aire (Jonge et al. 2012), el paso de un huracán (Piehler et al. 1998) y en trabajos donde se estudió la composición de especies, se halló que la proporción de

limos-arcillas y arenas finas cambia de una estación a otra, afectando la composición del MFB de forma variable (Meléder et al. 2007).

Muchos de los taxa identificados persistieron a lo largo de todas las estaciones (ej, diatomeas pennadas < 40 μm , cianobacterias filamentosas, diatomeas centrales, *Chroococcal* sp. y *Rhopalodia* sp.), aunque otros estuvieron presentes en estaciones particulares, como *Surirella brevisonii* hallada solo en invierno y *Schroederia setigera*, ausente solo en primavera. Al analizar los cambios en la composición del MFB de una estación a otra, se observó que de verano a otoño en los dos años estudiados, el cambio de especies fue más gradual que el ocurrido entre otras estaciones. En este sentido, en 2017 y 2018 se hallaron 7 y 9 taxa en común respectivamente, y las diferencias residieron en sus abundancias. Esto podría indicar que el otoño representa una transición entre verano e invierno, lo cual ha sido reportado también en el estuario Loire (Francia, Meléder et al. 2007), donde se observó una disminución gradual de especies epipélicas de verano a otoño y de otoño a invierno. En vista de estos resultados y teniendo en cuenta lo previamente mencionado sobre la influencia de factores ambientales particulares en la dinámica estacional del MFB, un monitoreo ambiental de mayor precisión en conjunto con los datos obtenidos de intensidad de bioturbación y número de estructuras biogénicas, podrían contribuir a entender mejor la dinámica de la composición microfitobentónica.

Interacción entre la macrofauna bioturbadora típica de planicies de marea del ASO y el MFB.

En este trabajo de Tesis se investigó también la interacción entre la macrofauna bioturbadora y el MFB. La bioturbación y su influencia en el MFB ha sido ampliamente estudiada, teniendo en cuenta distintos tipos bioturbación y distintos contextos ambientales (ej., Armitage y Fong 2006, Mermillod-Blondin y Rosenberg 2006). Los

distintos modos de bioturbación afectan de forma variable a la biogeoquímica del sedimento (Marinelli et al. 2002), en parte debido a la actividad de cada bioturbador en sí, y en parte debido al entorno sedimentario (Mermillod-Blondin et al. 2004). En relación a esto, el efecto de cada organismo en su entorno ambiental se encuentra relacionado con su tamaño corporal, el grado de remoción de sedimento que ejerce, el nivel de actividad diario y su comportamiento trófico (Waldbusser et al. 2004). Por ejemplo, los bivalvos presentan movimientos limitados en la columna de sedimento, pudiendo desplazarse verticalmente en la cueva que habitan siguiendo los ciclos de la marea. Debido a la acción filtradora de los sifones, pueden disturbar la superficie del sedimento, aunque su efecto generalmente se limita a los primeros 2 cm (Mermillod-Blondin et al. 2005). La eliminación de desechos en la superficie genera un aporte de MO que puede alterar los flujos de nutrientes mediante un efecto indirecto en la comunidad de microorganismos (Newell et al. 2002). Los poliquetos por su parte, pueden mezclar sedimento hasta profundidades de 9 cm; además, modifican la superficie del sedimento al ventilar sus cuevas, y algunas especies generan nuevas estructuras como embudos y acúmulos fecales durante su alimentación y a través de la eliminación de desechos (Mermillod-Blondin et al. 2005). Organismos de mayor tamaño y de mayor movilidad que los anteriores como los erizos y los camarones, remueven una mayor cantidad de sedimento, y a una tasa diaria mayor que poliquetos y bivalvos (ej., Howe et al. 2004, Wrede et al. 2017). Dados los distintos grados en los que cada bioturbador modifica su entorno, el impacto que generan en el MFB puede ser variable.

Teniendo en cuenta toda la información previamente detallada, para abordar los efectos de los bioturbadores macroinvertebrados locales que se encuentran en mayor densidad en las planicies de marea (i.e. el cangrejo cavador *Neohelice granulata*, el poliqueto nereido *Laeonereis culveri* y la almeja navaja *Tagelus plebeius*), los experimentos y muestreos se realizaron a escala intermedia y a escala de la estructura

biogénica que cada bioturbador genera. Este abordaje de dos escalas permitió detectar que el efecto de algunos modos de bioturbación sobre el MFB ocurre en escalas pequeñas y otros tanto en escalas intermedias como pequeñas. En primer lugar, a escala intermedia (Capítulo 2) se observó que los efectos de la bioturbación de *N. granulata* sobre el MFB prevalecieron por sobre los otros tipos de bioturbación. Resultados similares se han reportado para otras combinaciones de bioturbadores (ej. Waldbusser et al. 2004 y Wrede et al. 2017) y dicha prevalencia de uno sobre otros probablemente se debe al tipo de bioturbación y a que el rango de acción del bioturbador de mayor tamaño y actividad incluye y supera el de los otros tipos. En el mismo experimento se observó que en los tratamientos donde se evaluó la bioturbación de poliquetos y almejas de forma individual, no se registraron efectos sobre el MFB. Sin embargo, en el muestreo dirigido a las estructuras biogénicas (Capítulo 3) se halló que la estructura del MFB fue diferente respecto de parches sin estructuras, lo cual permitió entender que la bioturbación de *L. culveri* y *T. plebeius* no se propaga horizontalmente en el sedimento, sino que se restringe a las estructuras biogénicas que construyen. Por su parte, la bioturbación de *N. granulata* afecta la estructura y función del MFB en las dos escalas analizadas. De esta forma, el análisis de los resultados de los Capítulos 2 y 3 en conjunto, mostraron la importancia de incluir distintas escalas de estudio que tengan en cuenta el rango de acción de los organismos cuya actividad se busca evaluar y de esta forma poder detectar los límites del alcance de sus efectos.

Otra cuestión a la que se pretendió entender con mayor detalle, estuvo relacionada nuevamente con la interacción macrofauna-MFB. Como se mencionó en la Introducción del capítulo 4, muchos macroinvertebrados bioturbadores también se alimentan del MFB. Dado que los Capítulos 2 y 3 mostraron que *N. granulata* modificó la estructura y función del MFB en las dos escalas estudiadas y que dichas modificaciones responden a una dinámica relativamente corta (basado en la persistencia de las cuevas y

montículos que construye), se consideró importante evaluar si estos cambios se debían solo a bioturbación o si además *N. granulata* ejerce presión de herbivoría sobre el MFB. Los resultados detallados aquí, mostraron que *N. granulata* al alimentarse no modifica la estructura ni la producción primaria microfitobentónica, debido a que si bien ingiere MFB, no lo selecciona activamente (Lancia et al. 2014). Esto refuerza la importancia del proceso de bioturbación como modulador del MFB y a *N. granulata* como un ingeniero ecosistémico clave para la comunidad microfitobentónica de la costa de la provincia de Buenos Aires.

Importancia de N. granulata en el funcionamiento ecosistémico de los ambientes intermareales del ASO.

La figura del cangrejo cavador *N. granulata* como modulador clave de la comunidad microfitobentónica es un aspecto que merece atención, teniendo en cuenta la gran cantidad de trabajos que han resaltado la importancia del rol ecológico de esta especie en diversos procesos y sobre otras comunidades de los ambientes intermareales del Atlántico Sud-occidental (ver revisión Alberti et al. 2015). En este sentido, se ha demostrado que los efectos de *N. granulata* en distintas comunidades ocurren tanto por la vía trófica como por ingeniería ecosistémica, aunque la fuerza de cada tipo de interacción varía de acuerdo a la comunidad estudiada. Por ejemplo, para la comunidad de plantas de marismas se demostró que a través de la herbivoría *N. granulata* modifica la sucesión secundaria posterior a un disturbio, alterando la facilitación de *Sarcocornia perennis* como especie pionera (Alberti et al. 2008). También por herbivoría y en conjunto con condiciones físicas estresantes, *N. granulata* controla la distribución de *S. densiflorus* en la zona baja del intermareal (Alberti et al. 2010). Pero su actividad bioturbadora también modula a la comunidad de plantas; el aumento de la concentración de oxígeno en el sedimento generado por la bioturbación de *N. granulata*

incrementa la proporción de raíces de *S. densiflorus* infectadas por micorrizas, lo cual aumenta su biomasa (Daleo et al. 2007). Dado que este hongo no forma asociaciones con *S. alterniflorus*, su presencia puede afectar los patrones de zonación de estas especies en las marismas de ASO. Por su parte, la comunidad que habita en el sedimento (i.e. infauna) es modulada principalmente por ingeniería ecosistémica; mediante la modificación del contenido de agua y materia orgánica en el sedimento, *N. granulata* altera la densidad de la meiofauna (nematodos, ostrácodos, poliquetos y copépodos), así como también su migración vertical en el sedimento impactando en su abundancia a distintas profundidades (Escapa et al. 2004) y además modifica la interacción de los poliquetos con el MFB (Alvarez et al. 2018). También por ingeniería ecosistémica, *N. granulata* afecta a las aves costeras en estos ambientes, de forma directa por medio de una disminución de hábitat disponible para forrajeo, ya que en general las aves evitan los cangrejales para alimentarse (Botto et al. 2000) y cuando los utilizan, no se alimentan en las cuevas de *N. granulata* ni en sus cercanías (Iribarne et al. 2005); y de forma indirecta, modificando la disponibilidad de poliquetos (su principal presa) debido a que el sedimento en los cangrejales presenta una baja dureza que les permite enterrarse a mayores profundidades (Escapa et al. 2004). En relación al MFB, los resultados de esta Tesis mostraron que es fuertemente modulado por *N. granulata*, pero a diferencia de la otra comunidad de productoras primarias de este sistema (i.e. las plantas de marismas) ocurre solo por ingeniería ecosistémica (i.e. a través de su actividad bioturbadora). Al construir la cueva, *N. granulata* transporta sedimento de capas más profundas hacia la superficie, formando un montículo. Este transporte de sedimento genera un efecto de enterramiento sobre el MFB de las superficies adyacentes, que puede impactar de forma diferencial a grupos con distinta capacidad de movimiento, alterando la composición del MFB. Las cianobacterias filamentosas son más susceptibles dado que tienen una capacidad limitada de desplazarse (Armitage y Fong

2004), siendo fácilmente enterradas y/o transportadas por la remoción superficial de sedimento. Por su parte, las diatomeas pennadas < 40 μm , el grupo más numeroso en las planicies de marea, están representadas principalmente por diatomeas epipélicas, las cuales gracias a su capacidad de migrar verticalmente en el sedimento (Consalvey et al. 2004) pueden lidiar con el enterramiento producto de la bioturbación regenerativa. Además, el sedimento profundo que luego es depositado formando los montículos, presenta mayor $[\text{NH}_4^+]$ que el sedimento superficial adyacente (Miguez A, datos no publicados). Dado que los montículos son estructuras que sobresalen de la superficie, tienden a ser erosionados (Escapa et al. 2008) y cuando esto ocurre, dicho sedimento cargado con NH_4^+ se dispersa sobre las superficies adyacentes, pudiendo generar un efecto de “fertilización” en los parches circundantes. El conjunto de estas condiciones probablemente sean la causa del aumento de la abundancia del MFB ante la bioturbación de *N. granulata*, y también del aumento de GPP a través de la ya conocida relación positiva entre la disponibilidad de NH_4^+ y GPP (Lohrer et al. 2004). Además, cuando la bioturbación ocurre en altas intensidades, los cambios físicos y químicos generados en el sedimento se dispersan no solo verticalmente (ej., Botto e Iribarne 2000, Escapa et al. 2004) sino también horizontalmente. Así, los efectos de la bioturbación regenerativa de *N. granulata* no se restringen solo a la estructura biogénica que construye, sino que se expanden homogeneizando las condiciones ambientales en los cangrejales. Esto demuestra que la presencia de *N. granulata* no es trivial para la comunidad microfitobentónica del ASO, así como tampoco lo es para las plantas de las marismas, la infauna y las aves migratorias. Su presencia permite que el MFB alcance abundancias y tasas de producción primarias más altas, aportando también variabilidad a dicha comunidad a través de la heterogeneidad que introduce por medio de las estructuras biogénicas que construye.

A modo de cierre, este trabajo de Tesis presenta la primera caracterización estructural y funcional del MFB de planicies de marea y marismas del Atlántico Sudoccidental. A pesar de no haber contado con estudios de microscopía electrónica para la identificación taxonómica, el nivel de detalle alcanzado fue alto, permitiendo detectar diferencias en la composición del MFB tanto a escala regional como local. La producción primaria de la región presenta valores intermedios a los reportados en sistemas similares, siendo mayores por ejemplo a los correspondientes a Bahía Weeks, Alabama (Estados Unidos, Stutes et al. 2006) y menores a los de Bahía Otarawao (Nueva Zelanda, Lohrer et al. 2004). También se realizó la primera descripción de la dinámica temporal del MFB a escala estacional en planicies de marea del ASO, la cual mostró que su abundancia y composición presentan una variabilidad muy alta tanto interanual como estacional. Dada la posible influencia de eventos climáticos intensos en dicha dinámica, en futuras investigaciones sería importante realizar un monitoreo de los mismos para estudiar los cambios que generan estos disturbios y además incluir la estimación estacional de la producción primaria. Finalmente, se mostró que los distintos modos de bioturbación de la macrofauna típica de las costas del ASO impactan de forma diferencial en el MFB, tanto a nivel de su estructura y función, como a la escala espacial y temporal en que lo hacen.

Particularmente la bioturbación ejercida por *N. granulata* (macroinvertebrado clave para el funcionamiento ecosistémico de los intermareales del ASO) es la de mayor impacto en la comunidad microfitobentónica. Dado que el MFB además de aportar buena parte de la producción primaria en estos sistemas, también provee estabilidad al sedimento y es un componente clave en el sustento de las tramas tróficas (Middelburg et al. 2000), la interacción entre el ingeniero ecosistémico *N. granulata* y el MFB propone una interesante línea de investigación para evaluar el flujo de los servicios ecosistémicos en estos ambientes ante el contexto de cambio climático actual.

Bibliografía

- Admiraal W (1984) The ecology of estuarine sediment-inhabiting diatoms. *Progress in Phycological Research* 3:269-322.
- Alberti J, Cebrian J, Alvarez F, Escapa M, Esquius KS, Fanjul E, Sparks EL, Mortazavi B, Iribarne O (2017) Nutrient and herbivore alterations cause uncoupled changes in producer diversity, biomass and ecosystem function, but not in overall multifunctionality. *Sci Rep* 7:1-9.
- Alberti J, Cebrian J, Casariego AM, Canepuccia A, Escapa M, Iribarne O (2011) Effects of nutrient enrichment and crab herbivory on a SW Atlantic salt marsh productivity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 405:99-104.
- Alberti J, Daleo P, Fanjul E, Escapa M, Botto F, Iribarne O (2015) Can a Single Species Challenge Paradigms of Salt Marsh Functioning? *Estuaries and Coasts* 38:1178-1188.
- Alberti J, Escapa M, Iribarne O, Silliman B, Bertness M (2008) Crab Herbivory Regulates Plant Facilitative and Competitive Processes in Argentinean Marshes. *Ecology* 89:155-164.
- Alberti J, Méndez Casariego A, Daleo P, Fanjul E, Silliman B, Bertness M, Iribarne O (2010) Abiotic stress mediates top-down and bottom-up control in a Southwestern Atlantic salt marsh. *Oecologia* 163:181-191.
- Aller RC (1994) Bioturbation and remineralization of sedimentary organic matter: effects of redox oscillation. *Chemical Geology* 114:331-345.
- Alongi DM (1992) Bathymetric patterns of deep-sea benthic communities from bathyal to abyssal depths in the western South Pacific (Solomon and Coral Seas). *Deep sea research part A. Oceanographic research papers.* 39: 549-565
- Alvarez MF, Addino M, Iribarne O, Botto F (2015) Combined engineering effects of clams and crabs on infaunal assemblages and food availability in intertidal systems. *Marine Ecology Progress Series* 540:57-71.
- Alvarez MF, Bazterrica MC, Fanjul E, Addino MS, Valiñas MS, Iribarne OO, Botto F (2018) Effects of two estuarine intertidal polychaetes on infaunal assemblages and organic matter under contrasting crab bioturbation activity. *Journal of Sea Research* 139:33-40.
- Alvarez MF, Esquius KS, Addino M, Alberti J, Iribarne O, Botto F (2013a) Cascading top-down effects on estuarine intertidal meiofaunal and algal assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 440:216-224.

- Alvarez MF, Montemayor DI, Bazterrica MC, Addino M, Fanjul E, Iribarne O, Botto F (2013b) Interaction strength varies in relation to tidal gradient and spatial heterogeneity in an intertidal Southwest Atlantic estuarine food web. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 449:154-164.
- Anderson MJ (2001) A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral ecology* 26:32-46.
- Armitage AR, Fong P (2006) Predation and physical disturbance by crabs reduce the relative impacts of nutrients in a tidal mudflat. *Marine Ecology Progress Series* 313:205-213.
- Armitage AR, Fong P (2004) Upward cascading effects of nutrients: shifts in a benthic microalgal community and a negative herbivore response. *Oecologia* 139:560-567.
- Armitage AR, Frankovich TA, Fourqurean JW (2006) Variable responses within epiphytic and benthic microalgal communities to nutrient enrichment. *Hydrobiologia* 569:423-435.
- Armitage AR, Gonzalez VL, Fong P (2009) Decoupling of nutrient and grazer impacts on a benthic estuarine diatom assemblage. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 84:375-382.
- Austen I, Andersen TJ, Edelvang K (1999) The Influence of Benthic Diatoms and Invertebrates on the Erodibility of an Intertidal Mudflat, the Danish Wadden Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 49:99-111.
- Barbier EB, Hacker SD, Kennedy C, Koch EW, Stier AC, Silliman BR (2011) The value of estuarine and coastal ecosystem services. *Ecological Monographs* 81:169-193.
- Barranguet C, Herman PMJ, Sinke JJ (1997) Microphytobenthos biomass and community composition studied by pigment biomarkers: importance and fate in the carbon cycle of a tidal flat. *Journal of Sea Research* 38:59-70.
- Barranguet C, Kromkamp JC, Peene J (1998) Factors controlling primary production and photosynthetic characteristics of intertidal microphytobenthos. *Marine Ecology Progress Series* 173.
- Barth H-J (2003) The influence of cyanobacteria on oil polluted intertidal soils at the Saudi Arabian Gulf shores. *Marine Pollution Bulletin* 46:1245-1252.
- Bas C, Lancia JP, Luppi T, Méndez-Casariago A, Kittlein M, Spivak E (2013) Influence of tidal regime, diurnal phase, habitat and season on feeding of an intertidal crab. *Marine Ecology* 35:319-331.

- Bello MD, Rindi L, Benedetti-Cecchi L (2017) Legacy effects and memory loss: how contingencies moderate the response of rocky intertidal biofilms to present and past extreme events. *Global Change Biology* 23:3259-3268.
- Bender M, Grande K, Johnson K, Marra J, Williams PJLeB, Sieburth J, Pilson M, Langdon C, Hitchcock G, Orchardo J, Hunt C, Donaghay P, Heinemann K (1987) A comparison of four methods for determining planktonic community production¹. *Limnol Oceanogr* 32:1085-1098.
- Bertness MD (1999) *The Ecology of Atlantic Shorelines*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA, USA.
- Beseres JJ, Feller RJ (2007) Importance of predation by white shrimp *Litopenaeus setiferus* on estuarine subtidal macrobenthos. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 344:193-205.
- Blackford JC (2002) The Influence of Microphytobenthos on the Northern Adriatic Ecosystem: A Modelling Study. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 55:109-123.
- Blanchard G (1990) Overlapping microscale dispersion patterns of meiofauna and microphytobenthos. *Marine Ecology Progress Series* 68:101-111.
- Blanchard GF, Guarini J-M, Orvain F, Sauriau P-G (2001) Dynamic behaviour of benthic microalgal biomass in intertidal mudflats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 264:85-100.
- Blanchard Gf, Guarini Jm, Richard P, Gros Ph, Mornet F (1996) Quantifying the short-term temperature effect on light-saturated photosynthesis of intertidal microphytobenthos. *Marine Ecology Progress Series* 134:309-313.
- Bortolus A (2006) The austral cordgrass *Spartina densiflora* Brong.: its taxonomy, biogeography and natural history. *Journal of Biogeography* 33:158-168.
- Bortolus A, Iribarne O (1999) Effects of the SW Atlantic burrowing crab *Chasmagnathus granulata* on a *Spartina* salt marsh. *Marine Ecology Progress Series* 178:79-88.
- 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 (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, 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, Palomo G, Iribarne O, Martinez MM (2000) The effect of Southwestern Atlantic burrowing crabs on habitat use and foraging activity of migratory shorebirds. Estuaries 23:208-215.
- Botto F, Valiela I, Iribarne O, Martinetto P, Alberti J (2005) Impact of burrowing crabs on C and N sources, control, and transformations in sediments and food webs of SW Atlantic estuaries. Marine Ecology Progress Series 293:155-164.
- Bouma TJ, Olenin S, Reise K, Ysebaert T (2009) Ecosystem engineering and biodiversity in coastal sediments: posing hypotheses. Helgol Mar Res 63:95-106.
- Braeckman U, Provoost P, Gribsholt B, Gansbeke DV, Middelburg JJ, Soetaert K, Vincx M, Vanaverbeke J (2010) Role of macrofauna functional traits and density in biogeochemical fluxes and bioturbation. Marine Ecology Progress Series 399:173-186.
- Brito A, Newton A, Tett P, Fernandes T (2009) Development of an optimal methodology for the extraction of microphytobenthic chlorophyll. Journal of International Environmental Application and Science:42-54.
- Brito AC, Newton A, Fernandes TF, Tett P (2011) The role of microphytobenthos on shallow coastal lagoons: a modelling approach. Biogeochemistry 106:207-228.
- Brotas V, Cabrita T, Portugal A, Serôdio J, Catarino F (1995) Spatio-temporal distribution of the microphytobenthic biomass in intertidal flats of Tagus Estuary (Portugal). En: Space Partition within Aquatic Ecosystems. Developments in Hydrobiology, Balvay G (ed) Springer Netherlands, p 93-104
- Brotas V, Plante-Cuny MR (1998) Spatial and temporal patterns of microphytobenthic taxa of estuarine tidal flats in the Tagus Estuary (Portugal) using pigment analysis by HPLC. Marine Ecology Progress Series 171:43-57.
- Brotas V, Serôdio J (1995) A mathematical model for the vertical distribution of chlorophylla in estuarine intertidal sediments. Netherlands Journal of Aquatic Ecology 29:315-321.
- Brouwer JFCD, Wolfstein K, Stal LJ (2002) Physical characterization and diel dynamics of different fractions of extracellular polysaccharides in an axenic culture of a benthic diatom. European Journal of Phycology 37:37-44.
- Burnham KP, Anderson DR (2004) Multimodel Inference: Understanding AIC and BIC in Model Selection. Sociological Methods & Research 33:261-304.

- Busse S, Snoeijs P (2002) Gradient responses of diatom communities in the Bothnian Bay, northern Baltic Sea. *Nova Hedwigia*. 74: 501-525
- Cahoon LB, Beretich GR, Thomas, CJ, McDonald, AM (1993) Benthic microalgal production at Stellwagen Bank, Massachusetts Bay, USA. *Marine Ecology Progress Series*. 102: 179-185.
- Callaway R (2003) Long-term effects of imitation polychaete tubes on benthic fauna: they anchor *Mytilus edulis* (L.) banks. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 283:115-132.
- Cartaxana P, Jesus B, Brotas V (2003) Pheophorbide and pheophytin a-like pigments as useful markers for intertidal microphytobenthos grazing by *Hydrobia ulvae*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 58:293-297.
- Cartaxana P, Mendes CR, van Leeuwe MA, Brotas V (2006) Comparative study on microphytobenthic pigments of muddy and sandy intertidal sediments of the Tagus estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 66:225-230.
- Carver RE (1971) *Procedures in sedimentary petrology*. John Wiley & Sons Incorporated.
- Cebrian J (1999) Patterns in the Fate of Production in Plant Communities. *The American Naturalist* 154:449-468.
- Charpy-Roubaud C, Sournia A (1990) The comparative estimation of phytoplanktonic, microphytobenthic and macrophytobenthic primary production in the oceans. *Marine Microbial Food Webs* 4:31-57.
- Chenu A, Volkenborn N, Beer D de, Wetthey DS, Woodin SA, Polerecky L (2015) Effects of Bioadvection by *Arenicola marina* on Microphytobenthos in Permeable Sediments. *PLOS ONE* 10:e0134236.
- Cibic T, Blasutto O, Hancke K, Johnsen G (2007) Microphytobenthic species composition, pigment concentration, and primary production in sublittoral sediments of the Trondheimsfjord (Norway)¹. *Journal of Phycology* 43:1126-1137.
- Citadin M, Costa TM, Netto SA (2016) The response of meiofauna and microphytobenthos to engineering effects of fiddler crabs on a subtropical intertidal sandflat: Fiddler Crab Engineering Effects on Meiofauna. *Austral Ecology* 41:572-579.
- Cognie B, Barillé L, Rincé Y (2001) Selective feeding of the oyster *Crassostrea gigas* fed on a natural microphytobenthos assemblage. *Estuaries* 24:126-134.
- Colijn F, de Jonge V (1984) Primary production of microphytobenthos in the Ems-Dollard Estuary. *Marine Ecology Progress Series* 14:185-196.

- Connell JH (1978) Diversity in tropical rain forests and coralreefs. *Science* 199:1302-1310.
- Conover WJ (1999) *Practical nonparametric statistics*, 3rd edn. John Wiley & Sons, New York, NY.
- Consalvey M, Paterson DM, Underwood GJ (2004) The ups and downs of life in a benthic biofilm: migration of benthic diatoms. *Diatom Research* 19:181-202.
- Daleo P, Fanjul E, Casariego AM, Silliman BR, Bertness MD, Iribarne O (2007) Ecosystem engineers activate mycorrhizal mutualism in salt marshes. *Ecology Letters* 10:902-908.
- Daleo P, Iribarne O (2009) Beyond competition: the stress-gradient hypothesis tested in plant-herbivore interactions. *Ecology* 90:2368-2374.
- De Laender F, Rohr JR, Ashauer R, Baird DJ, Berger U, Eisenhauer N, Grimm V, Hommen U, Maltby L, Melià CJ, Pomati F, Roessink I, Radchuk V, Van den Brink PJ (2016) Reintroducing Environmental Change Drivers in Biodiversity-Ecosystem Functioning Research. *Trends in Ecology & Evolution* 31:905-915.
- Decho AW (1990) Microbial exopolymer secretions in ocean environments: their role(s) in food webs and marine processes. *Oceanography and Marine Biology, An Annual Review*. 28: 73-153.
- Decho AW (2000) Microbial biofilms in intertidal systems: an overview. *Continental Shelf Research* 20:1257-1273.
- Díaz S, Cabido M (2001) Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* 16:646-655.
- Du G, Son M, Yun M, An S, Chung IK (2009) Microphytobenthic biomass and species composition in intertidal flats of the Nakdong River estuary, Korea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 82:663-672.
- Duarte CM, Losada IJ, Hendriks IE, Mazarrasa I, Marbà N (2013) The role of coastal plant communities for climate change mitigation and adaptation. *Nature Climate Change* 3:961-968.
- Dufour SC, Desrosiers G, Long B, Lajeunesse P, Gagnoud M, Labrie J, Archambault P, Stora G (2005) A new method for three-dimensional visualization and quantification of biogenic structures in aquatic sediments using axial tomodesitometry. *Limnology and Oceanography: Methods* 3:372-380.
- van Duren LA, Herman PMJ, Sandee AJJ, Heip CHR (2006) Effects of mussel filtering activity on boundary layer structure. *Journal of Sea Research* 55:3-14.

- Dworschak PC (1998) The role of tegumental glands in burrow construction by two Mediterranean callinassid shrimp. *Senckenbergiana maritima* 28:143-149.
- Dyson KE, Bulling MT, Solan M, Hernandez-Milian G, Raffaelli DG, White PCL, Paterson DM (2007) Influence of macrofaunal assemblages and environmental heterogeneity on microphytobenthic production in experimental systems. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274:2547-2554.
- Eckman JE (1985) Flow disruption by an animal-tube mimic affects sediment bacterial colonization. *Journal of Marine Research*. 43: 419-435
- Eckman JE (1983) Hydrodynamic processes affecting benthic recruitment¹. *Limnology and Oceanography* 28:241-257.
- Escapa M, Iribarne O, Navarro D (2004) Effects of the intertidal burrowing crab *Chasmagnathus granulatus* on infaunal zonation patterns, tidal behavior, and risk of mortality. *Estuaries* 27:120-131.
- Escapa M, Minkoff DR, Perillo GME, Iribarne O (2007) Direct and indirect effects of burrowing crab *Chasmagnathus granulatus* activities on erosion of southwest Atlantic Sarcocornia-dominated marshes. *Limnology and Oceanography* 52:2340-2349.
- Escapa M, Perillo GME, Iribarne O (2015) Biogeomorphically driven salt pan formation in Sarcocornia-dominated salt-marshes. *Geomorphology* 228:147-157.
- Escapa M, Perillo GME, Iribarne O (2008) Sediment dynamics modulated by burrowing crab activities in contrasting SW Atlantic intertidal habitats. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 80:365-373.
- Falkowski P, Kiefer DA (1985) Chlorophyll a fluorescence in phytoplankton: relationship to photosynthesis and biomass. *Journal of Plankton Research* 7:715-73
- Fanjul E, Bazterrica MC, Escapa M, Grela MA, Iribarne O (2011) Impact of crab bioturbation on benthic flux and nitrogen dynamics of Southwest Atlantic intertidal marshes and mudflats. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 92:629-638.
- Fanjul E, Escapa M, Montemayor D, Addino M, María Fernanda Alvarez, Grela MA, Iribarne O (2015) Effect of crab bioturbation on organic matter processing in South West Atlantic intertidal sediments. *Journal of Sea Research* 95:206-216.
- Fanjul E, Grela MA, Canepuccia A, Iribarne O (2008) The Southwest Atlantic intertidal burrowing crab *Neohelice granulata* modifies nutrient loads of phreatic waters entering coastal area. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 79:300-306.

- Fanjul E, Grela MA, Iribarne O (2007) Effects of the dominant SW Atlantic intertidal burrowing crab *Chasmagnathus granulatus* on sediment chemistry and nutrient distribution. *Marine Ecology Progress Series* 341:177-190.
- Findlay DL, Hecky RE, Hendzel LL, Stainton MP, Regehr GW (1994) Relationship Between N₂-Fixation and Heterocyst Abundance and its Relevance to the Nitrogen Budget of Lake 227. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 51:2254-2266.
- Forbes V, Lopez G (1986) Changes in feeding and crawling rates of *Hydrobia truncata* (Prosobranchia: Hydrobiidae) in response to sedimentary chlorophyll-a and recently egested sediment. *Marine Ecology Progress Series* 33:287-294.
- Forster RM, Créach V, Sabbe K, Vyverman W, Stal LJ (2006) Biodiversity-ecosystem function relationship in microphytobenthic diatoms of the Westerschelde estuary. *Marine Ecology Progress Series* 311.
- Freije RH, Marcovecchio J (2004) Oceanografía química. En: Piccolo MC, Hoffmeyer YM (Eds.) Ecosistema del estuario de Bahía Blanca. Instituto Argentino de Oceanografía, Bahía Blanca, pp. 69-78
- Friedrichs M, Leipe T, Peine F, Graf G (2009) Impact of macrozoobenthic structures on near-bed sediment fluxes. *Journal of Marine Systems* 75:336-347.
- Furukawa Y, Smith AC, Kostka JE, Watkins J, Alexander CR (2004) Quantification of macrobenthic effects on diagenesis using a multicomponent inverse model in salt marsh sediments. *Limnology and Oceanography* 49:2058-2072.
- Gallagher ED, Jumars PA, Trueblood DD (1983) Facilitation of Soft-Bottom Benthic Succession By Tube Builders. *Ecology* 64:1200-1216.
- Garcia-Pichel F, Belnap J (1996) Microenvironments and Microscale Productivity of Cyanobacterial Desert Crusts¹. *Journal of Phycology* 32:774-782.
- García-Robledo E, Corzo A, Papaspyrou S (2014) A fast and direct spectrophotometric method for the sequential determination of nitrate and nitrite at low concentrations in small volumes. *Marine Chemistry* 162:30-36.
- Giere O (ed) (2009) Introduction to Meiobenthology. En: *Meiobenthology: The Microscopic Motile Fauna of Aquatic Sediments*. Springer, Berlin, Heidelberg, p 1-6
- Giorgini M, Miguez A, Esquius KS, Astarloa CD de, Iribarne O, Fanjul E, Escapa M (2019) Regenerative bioturbation by intertidal burrowing crabs modifies microphytobenthic composition and enhances primary production in SW Atlantic mudflats. *Marine Ecology Progress Series* 632:43-57.

- Glud RN, Ramsing NB, Revsbech NP (1992) Photosynthesis and Photosynthesis-Coupled Respiration in Natural Biofilms Quantified with Oxygen Microsensors¹. *Journal of Phycology* 28:51-60.
- Gómez N, Licursi M, Cochero J (2009) Seasonal and spatial distribution of the microbenthic communities of the Rio de la Plata estuary (Argentina) and possible environmental controls. *Marine Pollution Bulletin* 58:878-887.
- Grabowski RC, Droppo IG, 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.
- van der Grinten E, Janssen APHM, de Mutsert K, Barranguet C, Admiraal W (2005) Temperature- and Light-Dependent Performance of the Cyanobacterium *Leptolyngbya foveolarum* and the Diatom *Nitzschia perminuta* in Mixed Biofilms. *Hydrobiologia* 548:267-278.
- Guarini J-M, Blanchard GF, Bacher C, Gros P, Riera P, Richard P, Gouleau D, Galois R, Prou J, Sauriau P-G (1998) Dynamics of spatial patterns of microphytobenthic biomass: inferences from a geostatistical analysis of two comprehensive surveys in Marennes-Oléron Bay (France). *Marine Ecology Progress Series* 166:131-141.
- Guarini J-M, Blanchard GF, Gros P, Gouleau D, Bacher C (2000) Dynamic model of the short-term variability of microphytobenthic biomass on temperate intertidal mudflats. *Marine Ecology Progress Series* 195:291-303.
- Gutiérrez JL, Iribarne OO (2004) Conditional responses of organisms to habitat structure: an example from intertidal mudflats. *Oecologia* 139:572-582.
- Gutiérrez JL, Jones CG, Byers JE, Arkema KK, Berkenbusch K, Commito JA, Duarte CM, Hacker SD, Lambrinos JG, Hendriks IE, Hogarth PJ, Palomo MG, Wild C (2011) Physical Ecosystem Engineers and the Functioning of Estuaries and Coasts. En: *Treatise on Estuarine and Coastal Science*. Elsevier, p 53-81
- Hagerthey SE, Defew EC, Paterson DM (2002) Influence of *Corophium volutator* and *Hydrobia ulvae* on intertidal benthic diatom assemblages under different nutrient and temperature regimes. *Marine Ecology Progress Series* 245:47-59.
- Hale R, Mavrogordato MN, Tolhurst TJ, Solan M (2014) Characterizations of how species mediate ecosystem properties require more comprehensive functional effect descriptors. *Scientific Reports* 4:6463.

- Hall SJ, Robertson MR, Basford DJ, Fryer R (1993) Pit-Digging by the Crab Cancer pagurus: A Test for Long-Term, Large-Scale Effects on Infaunal Community Structure. *Journal of Animal Ecology* 62:59-66.
- Hancke K, Glud RN (2004) Temperature effects on respiration and photosynthesis in three diatom-dominated benthic communities. *Aquatic Microbial Ecology* 37:265-281.
- Haubois A-G, Sylvestre F, Guarini J-M, Richard P, Blanchard GF (2005) Spatio-temporal structure of the epipellic diatom assemblage from an intertidal mudflat in Marennes-Oléron Bay, France. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 64:385-394.
- Heezen BC, Hollister CD (1971) *The face of the deep*. Oxford University Press, New York, 659 pp
- Hellebust JA, Lewin J (1977) Heterotrophic nutrition. In Werner, D. [Ed.] *The Biology of Diatoms*. Botanical Monographs. Vol. 13. Blackwell, Oxford, UK, pp. 169-97.
- Herlory O, Guarini J-M, Richard P, Blanchard G (2004) Microstructure of microphytobenthic biofilm and its spatio-temporal dynamics in an intertidal mudflat (Aiguillon Bay, France). *Marine Ecology Progress Series* 282:33-44.
- Herman PMJ, Middelburg JJ, Van De Koppel J, Heip CHR (1999) Ecology of Estuarine Macrobenthos. En: *Advances in Ecological Research*. Elsevier, p 195-240
- Hill WR, Boston HL, Steinman AD (1992) Grazers and Nutrients Simultaneously Limit Lotic Primary Productivity. *Can J Fish Aquat Sci* 49:504-512.
- Hillebrand H, Bennett Danuta M., Cadotte Marc W. (2008) Consequences of dominance: a review of evenness effects on local and regional ecosystem processes. *Ecology* 89:1510-1520.
- Hillebrand H, Kahlert M (2002) Effect of grazing and water column nutrient supply on biomass and nutrient content of sediment microalgae. *Aquatic Botany* 72:143-159.
- Hillebrand H, Worm B, Lotze HK (2000) Marine microbenthic community structure regulated by nitrogen loading and grazing pressure. *Marine Ecology Progress Series* 204:27-38.
- Howe RL, Rees AP, Widdicombe S (2004) The impact of two species of bioturbating shrimp (*Callinassa subterranea* and *Upogebia deltaura*) on sediment denitrification. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 84:629-632.

- Hubas C, Passarelli C, Paterson DM (2018) Microphytobenthic Biofilms: Composition and Interactions. En: Mudflat Ecology. Aquatic Ecology Series, Beninger PG (ed) Springer International Publishing, Cham, p 63-90
- Huston M (1979) A General Hypothesis of Species Diversity. *The American Naturalist* 113:81-101.
- Iribarne O, Bortolus A, Botto F (1997) Between-habitat differences in burrow characteristics and trophic modes in the southwestern Atlantic burrowing crab *Chasmagnathus granulata*. *Marine Ecology Progress Series* 155:137-145.
- Iribarne O, Bruschetti M, Escapa M, Bava J, Botto F, Gutierrez J, Palomo G, Delhey K, Petracci P, Gagliardini A (2005) Small- and large-scale effect of the SW Atlantic burrowing crab *Chasmagnathus granulatus* on habitat use by migratory shorebirds. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 315:87-101.
- Isacch JP, Costa CSB, Rodriguez-Gallego L, Conde D, Escapa M, Gagliardini DA, Iribarne OO (2006) Distribution of saltmarsh plant communities associated with environmental factors along a latitudinal gradient on the south-west Atlantic coast. *Journal of Biogeography* 33:888-900.
- Jahnke RA, Nelson JR, Marinelli RL, Eckman JE (2000) Benthic flux of biogenic elements on the Southeastern US continental shelf: influence of pore water advective transport and benthic microalgae. *Continental Shelf Research* 20:109-127.
- Janousek CN (2005) Functional Diversity and Composition of Microalgae and Photosynthetic Bacteria in Marine Wetlands: Spatial Variation, Succession, and Influence on Productivity.
- Janousek CN (2009) Taxonomic composition and diversity of microphytobenthos in southern California marine wetland habitats. *Wetlands* 29:163-175.
- Janousek CN, Currin CA, Levin LA (2007) Succession of microphytobenthos in a restored coastal wetland. *Estuaries and Coasts* 30:265-276.
- Jesus B, Brotas V, Marani M, Paterson DM (2005) Spatial dynamics of microphytobenthos determined by PAM fluorescence. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 65:30-42.
- Jesus B, Brotas V, Ribeiro L, Mendes CR, Cartaxana P, Paterson DM (2009) Adaptations of microphytobenthos assemblages to sediment type and tidal position. *Continental Shelf Research* 29:1624-1634.
- Jolliffe IT (ed) (2002) Principal Components in Regression Analysis. En: Principal Component Analysis. Springer Series in Statistics, Springer, New York, NY, p 167-198

- Jones CG, Lawton JH, Shachak M (1994) Organisms as Ecosystem Engineers. En: Ecosystem Management: Selected Readings. Samson FB, Knopf FL (eds) Springer, New York, NY, p 130-147
- de Jong DJ, de Jonge VN (1995) Dynamics and distribution of microphytobenthic chlorophyll-a in the Western Scheldt estuary (SW Netherlands). *Hydrobiologia* 311:21-30.
- de Jong DJ, Nienhuis PH, Kater BJ (1994) Microphytobenthos in the Oosterschelde estuary (The Netherlands), 1981-1990; consequences of a changed tidal regime. En: *The Oosterschelde Estuary (The Netherlands): a Case-Study of a Changing Ecosystem*. Developments in Hydrobiology, Nienhuis PH, Smaal AC (eds) Springer Netherlands, Dordrecht, p 183-195
- Jonge VN de, Beusekom JEE van (1995) Wind- and tide-induced resuspension of sediment and microphytobenthos from tidal flats in the Ems estuary. *Limnology and Oceanography* 40:776-778.
- Jonge VN de, Boer WF de, Jong DJ de, Brauer VS (2012) Long-term mean annual microphytobenthos chlorophyll a variation correlates with air temperature. *Marine Ecology Progress Series* 468:43-56.
- Jumars PA, Nowell ARM (1984) Fluid and Sediment Dynamic Effects on Marine Benthic Community Structure. *Integr Comp Biol* 24:45-55.
- Kelly JA, Honeywill C, Paterson DM (2001) Microscale analysis of chlorophyll-a in cohesive, intertidal sediments: the implications of microphytobenthos distribution. *Journal of the Marine Biological Association of the UK* 81:151-162.
- Kim J-T, Boo S-M (2001) The Relationships of Green Euglenoids to Environmental Variables in Jeonjucheon, Korea. *Korean Journal of Ecology and Environment* 34:81-89.
- Kinoshita K, Wada M, Kogure K, Furota T (2003) Mud shrimp burrows as dynamic traps and processors of tidal-flat materials. *Marine Ecology Progress Series* 247:159-164.
- Koh C-H, Khim JS, Araki H, Yamanishi H, Koga K (2007) Within-day and seasonal patterns of microphytobenthos biomass determined by co-measurement of sediment and water column chlorophylls in the intertidal mudflat of Nanaura, Saga, Ariake Sea, Japan. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 72:42-52.
- Kristensen E (2008) Mangrove crabs as ecosystem engineers; with emphasis on sediment processes. *Journal of Sea Research* 59:30-43.

- Kristensen E, Kostka JE (2005) Macrofaunal burrows and irrigation in marine sediment: Microbiological and biogeochemical interactions. En: Coastal and Estuarine Studies. Kristensen E, Haese RR, Kostka JE (eds) American Geophysical Union, Washington, D. C., p 125-157
- Kristensen E, Penha-Lopes G, Delefosse M, Valdemarsen TB, Quintana CO, Banta GT (2012) What is bioturbation? The need for a precise definition for fauna in aquatic sciences. *Marine Ecology - Progress Series* 446:285-302.
- Kühl M, Glud RN, Ploug H, Ramsing NB (1996) Microenvironmental Control of Photosynthesis and Photosynthesis-Coupled Respiration in an Epilithic Cyanobacterial Biofilm¹. *Journal of Phycology* 32:799-812.
- Lancia JP, Bas C, Spivak E (2014) Food manipulation and selection in the omnivorous grapsoid crab *Neohelice granulata* (Decapoda: Varunidae). *Scientia Marina* 78:529-536.
- Lee K-M, Lee SY, Connolly RM (2011) Short-term response of estuarine sandflat trophodynamics to pulse anthropogenic physical disturbance: Support for the Intermediate Disturbance Hypothesis. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 92:639-648.
- Lee Y-W, Choi E-J, Kim Y-S, Kang C-K (2009) Seasonal Variations of Microphytobenthos in Sediments of the Estuarine Muddy Sandflat of Gwangyang Bay: HPLC Pigment Analysis. *The Sea* 14:48-55.
- Lever MA, Valiela I (2005) Response of microphytobenthic biomass to experimental nutrient enrichment and grazer exclusion at different land-derived nitrogen loads. *Marine Ecology Progress Series* 294:117-129.
- Li B, Keesing JK, Lourey M, McLaughlin J (2013) Feeding and bioturbation effects of the sand dollar *Peronella lesueuri* (L. Agassiz, 1841) (Echinodermata) on microphytobenthos and sediment fluxes. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology* 46:431-446.
- Liess A, Hillebrand H (2004) Invited review: Direct and indirect effects in herbivore-periphyton interactions. *Archiv fur Hydrobiologie* 159: 433-453
- Lohrer AM, Halliday NJ, Thrush SF, Hewitt JE, Rodil IF (2010) Ecosystem functioning in a disturbance-recovery context: Contribution of macrofauna to primary production and nutrient release on intertidal sandflats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 390:6-13.

- Lohrer AM, Thrush SF, Gibbs MM (2004) Bioturbators enhance ecosystem function through complex biogeochemical interactions. *Nature* 431:1092-1095.
- Lomas MW, Glibert PM (1999) Interactions between NH_4 and NO_3^- uptake and assimilation: comparison of diatoms and dinoflagellates at several growth temperatures. *Marine Biology* 133:541-551.
- Lomovasky BJ, Brey T, Klügel A, Iribarne O (2016) Distribution pattern, density and growth of the stout razor clam *Tagelus plebeius* in a South-west Atlantic estuarine system. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 98:485-494.
- Lomovasky BJ, Casariego AM, 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.
- Long B, Poiner I, Wassenberg T (1995) Distribution, biomass and community structure of megabenthos of the Gulf of Carpentaria, Australia. *Marine Ecology Progress Series* 129:127-139.
- Lonsdale P, Normark WR, Newman WA (1972) Sedimentation and Erosion on Horizon Guyot. *GSA Bulletin* 83:289-316.
- Loreau M (1998) Biodiversity and ecosystem functioning: A mechanistic model. *PNAS* 95:5632-5636.
- Lorenzen CJ (1967) Determination of chlorophyll and phaeo-pigments: spectrophotometric equations. *Limnology and oceanography* 12:343-346.
- Luppi T, Bas C, Casariego AM, Albano M, Lancia J, Kittlein M, Rosenthal A, Farías N, Spivak E, Iribarne O (2013) The influence of habitat, season and tidal regime in the activity of the intertidal crab *Neohelice* (= *Chasmagnathus*) *granulata*. *Helgoland Marine Research* 67:1.
- MacIntyre HL, Geider RJ, Miller DC (1996) Microphytobenthos: The ecological role of the “secret garden” of unvegetated, shallow-water marine habitats. I. Distribution, abundance and primary production. *Estuaries* 19:186-201.
- MacTavish T, Stenton-Dozey J, Vopel K, Savage C (2012) Deposit-Feeding Sea Cucumbers Enhance Mineralization and Nutrient Cycling in Organically-Enriched Coastal Sediments. *PLOS ONE* 7:e50031.
- Maria TF, De Troch M, Vanaverbeke J, Esteves AM, Vanreusel A (2011) Use of benthic vs planktonic organic matter by sandy-beach organisms: A food tracing experiment

- with ¹³C labelled diatoms. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 407:309-314.
- Marinelli RL, Lovell CR, Wakeham SG, Ringelberg DB, White DC (2002) Experimental investigation of the control of bacterial community composition in macrofaunal burrows. *Marine Ecology Progress Series* 235:1-13.
- Marinelli RL, Williams T (2003) Evidence for density-dependent effects of infauna on sediment biogeochemistry and benthic-pelagic coupling in nearshore systems. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 57:179-192.
- McLachlan A, Brown A (2006) *The Ecology of Sandy Shores*, segunda edición, Elsevier, USA.
- McMinn A, Hirawake T, Hamaoka T, Hattori H, Fukuchi M (2005) Contribution of benthic microalgae to ice covered coastal ecosystems in northern Hokkaido, Japan. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 85:283-289.
- McMinn A, Pankowskii A, Ashworth C, Bhagooli R, Ralph P, Ryan K (2010) In situ net primary productivity and photosynthesis of Antarctic sea ice algal, phytoplankton and benthic algal communities. *Mar Biol* 157:1345-1356.
- Méléder V, Barillé L, Rincé Y, Morançais M, Rosa P, Gaudin P (2005) Spatio-temporal changes in microphytobenthos structure analysed by pigment composition in a macrotidal flat (Bourgneuf Bay, France). *Marine Ecology Progress Series* 297:83-99.
- Méléder V, Rincé Y, Barillé L, Gaudin P, Rosa P (2007) Spatiotemporal changes in microphytobenthos assemblages in a macrotidal flat (Bourgneuf Bay, France)1. *Journal of Phycology* 43:1177-1190.
- Méndez Casariego A, Alberti J, Luppi T, Iribarne O (2009) Stage-dependent interactions between intertidal crabs: from facilitation to predation. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 89:781-788.
- Mermillod-Blondin F, François-Carcaillet F, Rosenberg R (2005) Biodiversity of benthic invertebrates and organic matter processing in shallow marine sediments: an experimental study. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 315:187-209.
- Mermillod-Blondin F, Gaudet J-P, Gérino M, Desrosiers G, Châtelliers MC des (2003) Influence of macroinvertebrates on physico-chemical and microbial processes in hyporheic sediments. *Hydrological Processes* 17:779-794.

- 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.
- Mermillod-Blondin F, Rosenberg R, François-Carcaillet F, Norling K, Mauclaire L (2004) Influence of bioturbation by three benthic infaunal species on microbial communities and biogeochemical processes in marine sediment. *Aquatic Microbial Ecology* 36:271-284.
- Meyercordt J, Meyer-Reil L-A (1999) Primary production of benthic microalgae in two shallow coastal lagoons of different trophic status in the southern Baltic Sea. *Marine Ecology Progress Series* 178:179-191.
- Michaud E, Desrosiers G, Mermillod-Blondin F, Sundby B, Stora G (2005) The functional group approach to bioturbation: The effects of biodiffusers and gallery-diffusers of the *Macoma balthica* community on sediment oxygen uptake. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 326:77-88.
- Middelburg JJ, Barranguet C, Boschker HTS, Herman PMJ, Moens T, Heip CHR (2000) The fate of intertidal microphytobenthos carbon: An in situ ¹³C-labeling study. *Limnol Oceanogr* 45:1224-1234.
- Miguez A (2020) Rol de la bioturbación en la estructura y función de los ensambles de bacterias bentónicas del Atlántico Sud-Occidental. Tesis doctoral. Universidad Nacional de Mar del Plata.
- Miller DC, Geider RJ, MacIntyre HL (1996) Microphytobenthos: The ecological role of the “secret garden” of unvegetated, shallow-water marine habitats. II. role in sediment stability and shallow-water food webs. *Estuaries* 19:202-212.
- Montani S, Magni P, Abe N (2003) Seasonal and interannual patterns of intertidal microphytobenthos in combination with laboratory and areal production estimates. *Marine Ecology Progress Series* 249:79-91.
- Montemayor DI, Canepuccia AD, Pascual J, Iribarne OO (2014) Aboveground Biomass Patterns of Dominant *Spartina* Species and Their Relationship with Selected Abiotic Variables in Argentinean SW Atlantic Marshes. *Estuaries and Coasts* 37:411-420.
- Morrisey DJ, Underwood AJ, Howitt L, Stark JS (1992) Temporal variation in soft-sediment benthos. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 164:233-245.

- Needham HR, Pilditch CA, Lohrer AM, Thrush SF (2011) Context-Specific Bioturbation Mediates Changes to Ecosystem Functioning. *Ecosystems* 14:1096-1109.
- Newell RIE, Cornwell JC, Owens MS (2002) Influence of simulated bivalve biodeposition and microphytobenthos on sediment nitrogen dynamics: A laboratory study. *Limnology and Oceanography* 47:1367-1379.
- Ni Longphuir S, Lim J, Leynaert A, Clauquin P, Choy E, Kang C, An S (2009) Dissolved inorganic nitrogen uptake by intertidal microphytobenthos: nutrient concentrations, light availability and migration. *Mar Ecol Prog Ser* 379:33-44.
- Nicholaus R, Zheng Z (2014) The effects of bioturbation by the Venus clam *Cyclina sinensis* on the fluxes of nutrients across the sediment-water interface in aquaculture ponds. *Aquacult Int* 22:913-924.
- Nils R-P (2003) Coupled nitrification-denitrification in autotrophic and heterotrophic estuarine sediments: on the influence of benthic microalgae. *Limnology and Oceanography* 48:93-105.
- Nilsson C, Sundbäck K (1996) Amino acid uptake in natural microphytobenthic assemblages studied by microautoradiography. *Hydrobiologia* 332:119-129.
- Nuñez JD, Ribeiro PD, Ocampo EH, Luppi TA (2018) *Neohelice granulata* burrow fidelity behaviour related to landscape heterogeneity. *Helgoland Marine Research* 72:17.
- O'Neil JM (1999) Grazer interactions with nitrogen-fixing marine cyanobacteria: adaptation for N-acquisition? *Bulletin de l' Institut océanographique, Monaco*, n.º spécial 19, 293-317
- Oppenheim DR (1991) Seasonal Changes in Epipellic Diatoms Along an Intertidal Shore, Berrow Flats, Somerset. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 71:579-596.
- Orvain F, Guizien K, Lefebvre S, Bréret M, Dupuy C (2014) Relevance of macrozoobenthic grazers to understand the dynamic behaviour of sediment erodibility and microphytobenthos resuspension in sunny summer conditions. *Journal of Sea Research* 92:46-55.
- Orvain F, Lefebvre S, Montepini J, Sébire M, Gangnery A, Sylvand B (2012) Spatial and temporal interaction between sediment and microphytobenthos in a temperate estuarine macro-intertidal bay. *Marine Ecology Progress Series* 458:53-68.
- Orvain F, Sauriau P-G, Sygut A, Joassard L, Le Hir P (2004) Interacting effects of *Hydrobia ulvae* bioturbation and microphytobenthos on the erodibility of mudflat sediments. *Marine ecology progress series* 278:205-223.

- Palomo G, Iribarne O (2000) Sediment bioturbation by polychaete feeding may promote sediment stability. *Bulletin of Marine Science* 67:249-257.
- Palomo G, Botto F, Navarro D, Escapa M, Iribarne O (2003) Does the presence of the SW Atlantic burrowing crab *Chasmagnathus granulatus* Dana affect predator- prey interactions between shorebirds and polychaetes? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 290: 211-228
- Palomo G, Martinetto P, Iribarne O (2004) Changes in the feeding behavior of the deposit-feeding polychaete *Laeonereis acuta* on soft sediments inhabited by burrowing crabs. *Marine Biology* 145:657-667.
- Pan J, Bournod CN, Cuadrado DG, Vitale A, Piccolo MC (2013) Interaction between Estuarine Microphytobenthos and Physical Forcings: The Role of Atmospheric and Sedimentary Factors. *International Journal of Geosciences* 04:352.
- Papaspyrou S, Gregersen T, Cox RP, Thessalou-Legaki M, Kristensen E (2005) Sediment properties and bacterial community in burrows of the ghost shrimp *Pestarella tyrrhena* (Decapoda: Thalassinidea). *Aquatic Microbial Ecology* 38:181-190.
- Park J, Kwon B-O, Kim M, Hong S, Ryu J, Song SJ, Khim JS (2014) Microphytobenthos of Korean tidal flats: A review and analysis on floral distribution and tidal dynamics. *Ocean & Coastal Management* 102:471-482.
- Passarelli C, Hubas C, Nicolas Segui A, Grange J, Meziane T (2012a) Surface adhesion of microphytobenthic biofilms is enhanced under *Hediste diversicolor* (O.F. Müller) trophic pressure. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 438:52-60.
- Passarelli C, Olivier F, Paterson D, Hubas C (2012b) Impacts of biogenic structures on benthic assemblages: microbes, meiofauna, macrofauna and related ecosystem functions. *Marine Ecology Progress Series* 465:85-97.
- Passarelli C, Olivier F, Paterson DM, Meziane T, Hubas C (2014) Organisms as cooperative ecosystem engineers in intertidal flats. *Journal of Sea Research* 92:92-101.
- Paterson DM, Underwood GJC (1990) The mudflat ecosystem an; epipellic diatoms. *Proceedings of the Bristol Naturalists Society*. 50: 74-82.
- Paterson DM, Black KS (1999) Water flow, sediment dynamics and benthic biology. *Advances in Ecological Research* 29, 155-193
- Paterson DM, Tolhurst TJ, Kelly JA, Honeywill C, de Deckere EMGT, Huet V, Shayler SA, Black KS, de Brouwer J, Davidson I (2000) Variations in sediment stability and sediment properties across the Skeffling mudflat, Humber estuary, UK. *Continental Shelf Research* 20, 1373-1396

- Paterson DM, Hagerthey SE (2001) Microphytobenthos in contrasting coastal ecosystems: biology and dynamics. En: Ecological comparisons of sedimentary shores. Springer, p 105-125
- Paterson DM, Perkins R, Consalvey M, Underwood GJ (2003) Ecosystem function, cell micro-cycling and the structure of transient biofilms. En: Fossil and Recent Biofilms. Springer, p 47-63
- Peachey RL, Bell SS (1997) The effects of mucous tubes on the distribution, behavior and recruitment of seagrass meiofauna. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 209:279-291.
- Pedersen MF, Nielsen SL, Banta GT (2004) Interaction between vegetation and nutrient dynamics in coastal marine ecosystems: an introduction. En: Nielsen SL, Banta GT, Pedersen MF (Eds.) *Estuarine Nutrient Cycling: The influence of primary producers: the fate of nutrients and biomass*. Springer, Dordrecht. p. 1-15
- Peletier H (1996) Long-term changes in intertidal estuarine diatom assemblages related to reduced input of organic waste. *Marine Ecology Progress Series* 137:265-271.
- Perillo GME (1995) Chapter 2 Definitions and Geomorphologic Classifications of Estuaries. En: *Developments in Sedimentology. Geomorphology and Sedimentology of Estuaries*, Perillo GME (ed) Elsevier, p 17-47
- Perissinotto R, Nozais C, Kibirige I (2002) Spatio-temporal Dynamics of Phytoplankton and Microphytobenthos in a South African Temporarily-open Estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 55:47-58.
- Pianka ER (1988) *Evolutionary Ecology*. Harper and Row, New York
- Piehler MF, Currin CA, Cassanova R, Paerl HW (1998) Development and N₂-Fixing Activity of the Benthic Microbial Community in Transplanted *Spartina alterniflora* Marshes in North Carolina. *Restoration Ecology* 6:290-296.
- Pilditch CA, Widdows J, Kuhn NJ, Pope ND, Brinsley MD (2008) Effects of low tide rainfall on the erodibility of intertidal cohesive sediments. *Continental Shelf Research* 28:1854-1865.
- Pinckney J, Hw P, M F (1995) Impacts of seasonality and nutrients on microbial mat community structure and function. *Marine Ecology Progress Series* 123:207-216.
- Pomeroy LR (1959) Algal Productivity in Salt Marshes of Georgia¹. *Limnology and Oceanography* 4:386-397.
- Posey M (1987) Influence of relative mobilities on the composition of benthic communities. *Mar Ecol Prog Ser* 39:99-104.

- Pratt DR, Lohrer AM, Thrush SF, Hewitt JE, Townsend M, Cartner K, Pilditch CA, Harris RJ, van Colen C, Rodil IF (2015) Detecting Subtle Shifts in Ecosystem Functioning in a Dynamic Estuarine Environment. *PLoS ONE* 10:e0133914.
- Pratt DR, Pilditch CA, Lohrer AM, Thrush SF, Kraan C (2014) Spatial Distributions of Grazing Activity and Microphytobenthos Reveal Scale-Dependent Relationships Across a Sedimentary Gradient. *Estuaries and Coasts* 38:722-734.
- Prechtel J, Kneip C, Lockhart P, Wenderoth K, Maier U-G (2004) Intracellular Spheroid Bodies of *Rhopalodia gibba* Have Nitrogen-Fixing Apparatus of Cyanobacterial Origin. *Mol Biol Evol* 21:1477-1481.
- Prescott GW (1951) *Algae Of The Western Great Lakes Area*. W.M.C.Brown Co Publications; Iowa.
- Presley BJ (1971) Determination of selected minor and major inorganic constituents, p. 1749-1752. En: Initial reports of the Deep-Sea Drilling Project, v. 7. U.S. GPO.
- Rahbek C, Graves GR (2001) Multiscale assessment of patterns of avian species richness. *PNAS* 98:4534-4539.
- Raffaelli D, Hawkins S (1996). *Intertidal Ecology*. Chapman and Hall, London, 356 pp.
- Rakotomalala C, Grangeré K, Ubertini M, Forêt M, Orvain F (2015) Modelling the effect of *Cerastoderma edule* bioturbation on microphytobenthos resuspension towards the planktonic food web of estuarine ecosystem. *Ecological Modelling* 316:155-167.
- Reise K (2002) Sediment mediated species interactions in coastal waters. *Journal of Sea Research* 48:127-141.
- Rejmánková E, Komárek J, Komárková J (2004) Cyanobacteria – a neglected component of biodiversity: patterns of species diversity in inland marshes of northern Belize (Central America). *Diversity and Distributions* 10:189-199.
- Revsbech NP, Jørgensen BB (1986) Microelectrodes: Their Use in Microbial Ecology. En: *Advances in Microbial Ecology*. *Advances in Microbial Ecology*, Marshall KC (ed) Springer US, Boston, MA, p 293-352
- Revsbech NP, Jørgensen BB (1983) Photosynthesis of benthic microflora measured with high spatial resolution by the oxygen microprofile method: Capabilities and limitations of the method. *Limnol Oceanogr* 28:749-756.
- Rhoads DC, Boyer LF (1982) The Effects of Marine Benthos on Physical Properties of Sediments. En: *Animal-Sediment Relations: The Biogenic Alteration of Sediments*. *Topics in Geobiology*, McCall PL, Tevesz MJS (eds) Springer US, Boston, MA, p 3-52

- Ribeiro L, Brotas V, Mascarell G, Couté A (2003) Taxonomic survey of the microphytobenthic communities of two Tagus estuary mudflats. *Acta Oecologica* 24:S117-S123.
- Ribeiro L, Brotas V, Rincé Y, Jesus B (2013) Structure and diversity of intertidal benthic diatom assemblages in contrasting shores: a case study from the Tagus estuary1. *Journal of Phycology* 49:258-270.
- Riisgård HU, Larsen PS (2010) Particle capture mechanisms in suspension-feeding invertebrates. *Marine Ecology Progress Series* 418:255-293.
- Risgaard-Petersen N, Nicolaisen MH, Revsbech NP, Lomstein BA (2004) Competition between Ammonia-Oxidizing Bacteria and Benthic Microalgae. *Applied and Environmental Microbiology* 70:5528-5537.
- Round FE (1965) The epipsammon; a relatively unknown freshwater algal association. *British Phycological Bulletin* 2:456-462.
- Round FE, Crawford RM, Mann DG (2007) *Diatoms: biology and morphology of the genera*. Cambridge University Press. Cambridge, United Kingdom.
- Saburova M (1995) Spatial structure of an intertidal sandflat microphytobenthic community as related to different spatial scales. *Marine Ecology Progress Series* 129:229-239.
- Sandwell DR, Pilditch CA, Lohrer AM (2009) Density dependent effects of an infaunal suspension-feeding bivalve (*Austrovenus stutchburyi*) on sandflat nutrient fluxes and microphytobenthic productivity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 373:16-25.
- Sanz-Lázaro C, Rindi L, Maggi E, Bello MD, Benedetti-Cecchi L (2015) Effects of grazer diversity on marine microphytobenthic biofilm: a 'tug of war' between complementarity and competition. *Marine Ecology Progress Series* 540:145-155.
- Scaps P (2002) A review of the biology, ecology and potential use of the common ragworm *Hediste diversicolor* (O.F. Müller) (Annelida: Polychaeta). *Hydrobiologia* 470:203-218.
- Serôdio J (2004) Analysis of variable chlorophyll fluorescence in microphytobenthos assemblages: implications of the use of depth-integrated measurements. *Aquatic Microbial Ecology* 36:137-152.

- Serôdio J, Silva JM da, Catarino F (2001) Use of in vivo chlorophyll a fluorescence to quantify short-term variations in the productive biomass of intertidal microphytobenthos. *Marine Ecology Progress Series* 218:45-61.
- Serôdio J, Vieira S, Cruz S, Barroso F (2005) Short-term variability in the photosynthetic activity of microphytobenthos as detected by measuring rapid light curves using variable fluorescence. *Marine Biology* 146:903-914.
- Shimanaga M, Masuda T, Henmi Y. (2012) Fine Scale Meiofaunal Distribution Around Burrows of Ocypodoids (decapoda, Ocypodoidea) in Tidal Flat Sediments. *Crustaceana*. 85, 953-974
- Sivakumar N. (2012) Cyanobacterial abundance and diversity in coastal wetlands of Kanyakumari District, Tamil Nadu (India). *African Journal of Microbiology Research* 6.
- Skov MW, Volkelt-Igoe M, Hawkins SJ, Jesus B, Thompson RC, Doncaster CP (2010) Past and present grazing boosts the photo-autotrophic biomass of biofilms. *Marine Ecology Progress Series* 401:101-111.
- Solan M, Wigham BD, Hudson IR, Kennedy R, Coulon CH, Norling K, Nilsson HC, Rosenberg R (2004) In situ quantification of bioturbation using time lapse fluorescent sediment profile imaging (f SPI), luminophore tracers and model simulation. *Marine Ecology Progress Series* 271:1-12.
- Solórzano L (1969) Determination of Ammonia in Natural Waters by the Phenolhypochlorite Method 1 1 This Research Was Fully Supported by U.s. Atomic Energy Commission Contract No. Ats (11-1) Gen 10, P.a. 20. *Limnology and Oceanography* 14:799-801.
- Sommer U (1999) The impact of herbivore type and grazing pressure on benthic microalgal diversity. *Ecology Letters* 2:65-69.
- Staats N, de Deckere EMGT, de Winder B, Stal LJ (2001) Spatial patterns of benthic diatoms, carbohydrates and mud on a tidal flat in the Ems-Dollard estuary. *Hydrobiologia* 448:107-115.
- Stal LJ (2010) Microphytobenthos as a biogeomorphological force in intertidal sediment stabilization. *Ecological Engineering* 36:236-245.
- Stal LJ (2003) Microphytobenthos, their Extracellular Polymeric Substances, and the Morphogenesis of Intertidal Sediments. *Geomicrobiology Journal* 20:463-478.
- Steele DJ, Franklin DJ, Underwood GJC (2014) Protection of cells from salinity stress by extracellular polymeric substances in diatom biofilms. *Biofouling* 30:987-998.

- Stief P, Altmann D, Beer D de, Bieg R, Kureck A (2004) Microbial activities in the burrow environment of the potamal mayfly *Ephoron virgo*. *Freshwater Biology* 49:1152-1163.
- Strickland JDH, Parsons TR (1968) *A Practical Handbook of Seawater Analysis*. Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada, 167.
- Stutes AL, Cebrian J, Corcoran AA (2006) Effects of nutrient enrichment and shading on sediment primary production and metabolism in eutrophic estuaries. *Marine Ecology Progress Series* 312:29-43.
- Sullivan MJ. 1999. Applied diatom studies in estuarine and shallow coastal environments. In : *The Diatoms: applications for the environmental and Earth sciences* (Stoermer, E.F. and Smol, JP editors). 334-351. Cambridge University Press. Cambridge, United Kingdom.
- Sullivan MJ, Currin CA (2000) Community structure and functional dynamics of benthic microalgae in salt marshes. En: *Concepts and Controversies in Tidal marsh ecology*. Springer, p 81-106
- Sundbäck K, Linares F, Larson F, Wulff A, Engelsen A (2004) Benthic nitrogen fluxes along a depth gradient in a microtidal fjord: The role of denitrification and microphytobenthos. *Limnology and Oceanography* 49:1095-1107.
- Sundbäck K, McGlathery K (2005) Interactions between benthic macroalgal and microalgal mats. En: *Coastal and Estuarine Studies*. Kristensen E, Haese RR, Kostka JE (eds) American Geophysical Union, Washington, D. C., p 7-29
- Sundbäck K, Miles A, Göransson E (2000) Nitrogen fluxes, denitrification and the role of microphytobenthos in microtidal shallow-water sediments: an annual study. *Marine Ecology Progress Series* 200:59-76.
- Sundbäck K, Snoeijs P (1991) Effects of Nutrient Enrichment on Microalgal Community Composition in a Coastal Shallow-water Sediment System: An Experimental Study. *Botanica Marina* 34:341-358.
- Tang M, Kristensen E (2007) Impact of microphytobenthos and macroinfauna on temporal variation of benthic metabolism in shallow coastal sediments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 349:99-112.
- Teal LR, Parker ER, Solan M (2013) Coupling bioturbation activity to metal (Fe and Mn) profiles in situ. *Biogeosciences* 10:2365-2378.
- Thompson RC, Roberts MF, Norton TA, Hawkins SJ (2000) Feast or famine for intertidal grazing molluscs: a mis-match between seasonal variations in grazing intensity

- and the abundance of microbial resources. En: *Island, Ocean and Deep-Sea Biology. Developments in Hydrobiology*, Jones MB, Azevedo JMN, Neto AI, Costa AC, Martins AMF (eds) Springer Netherlands, Dordrecht, p 357-367
- Thornton DCO, Dong LF, Underwood GJC, Nedwell DB (2002) Factors affecting microphytobenthic biomass, species composition and production in the Colne Estuary (UK). *Aquatic Microbial Ecology* 27:285-300.
- Thrush SF, Hewitt JE, Kraan C, Lohrer AM, Pilditch CA, Douglas E (2017) Changes in the location of biodiversity-ecosystem function hot spots across the seafloor landscape with increasing sediment nutrient loading. *Proc R Soc B* 284:20162861.
- Tilman D, Reich PB, Isbell F (2012) Biodiversity impacts ecosystem productivity as much as resources, disturbance, or herbivory. *PNAS* 109:10394-10397.
- Tolhurst TJ, Defew EC, de Brouwer JFC, Wolfstein K, Stal LJ, Paterson DM (2006) Small-scale temporal and spatial variability in the erosion threshold and properties of cohesive intertidal sediments. *Continental Shelf Research* 26:351-362.
- Tolhurst TJ, Watts CW, Vardy S, Saunders JE, Consalvey MC, Paterson DM (2008) The effects of simulated rain on the erosion threshold and biogeochemical properties of intertidal sediments. *Continental Shelf Research* 28:1217-1230.
- Ubertini M, Lefebvre S, Rakotomalala C, Orvain F (2015) Impact of sediment grain-size and biofilm age on epipelagic microphytobenthos resuspension. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 467:52-64.
- Underwood AJ (1997) *Experiments in Ecology: Their Logical Design and Interpretation Using Analysis of Variance*. Cambridge University Press. Cambridge, United Kingdom.
- Underwood G, Provot L (2000) Determining the environmental preferences of four estuarine epipelagic diatom taxa: growth across a range of salinity, nitrate and ammonium conditions. *European Journal of Phycology* 35:173-182.
- Underwood GJC (1997) Microalgal Colonization in a Saltmarsh Restoration Scheme. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 44:471-481.
- Underwood GJC, Phillips J, Saunders K (1998) Distribution of estuarine benthic diatom species along salinity and nutrient gradients. *European Journal of Phycology* 33:173-183.
- Underwood GJC (2001) Microphytobenthos. En: *Encyclopedia of Ocean Sciences*. Elsevier, p 1770-1777

- Underwood GJC, Paterson DM (2003) The importance of extracellular carbohydrate production by marine epipelagic diatoms. En: *Advances in Botanical Research*. Academic Press, p 183-240
- Underwood GJC, Perkins RG, Consalvey MC, Hanlon ARM, Oxborough K, Baker NR, Paterson DM (2005) Patterns in microphytobenthic primary productivity: Species-specific variation in migratory rhythms and photosynthetic efficiency in mixed-species biofilms. *Limnology and Oceanography* 50:755-767.
- Underwood GJC, Barnett M. (2006) What determines species composition in microphytobenthic biofilms?. En: Kromkamp JC, de Brouwer JFC, Blanchard GF, Forster RM Créach V. (Eds.) *Functioning of microphytobenthos in estuaries*. Royal Netherlands Academy of Arts and Sciences. Amsterdam, the Netherlands.
- Volkenborn N, Hedtkamp SIC, van Beusekom JEE, Reise K (2007) Effects of bioturbation and bioirrigation by lugworms (*Arenicola marina*) on physical and chemical sediment properties and implications for intertidal habitat succession. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 74:331-343.
- Volkenborn N, Robertson DM, Reise K (2009) Sediment destabilizing and stabilizing bio-engineers on tidal flats: cascading effects of experimental exclusion. *Helgoland Marine Research* 63:27-35.
- Waldbusser GG, Marinelli RL, Whitlatch RB, Visscher PT (2004) The effects of infaunal biodiversity on biogeochemistry of coastal marine sediments. *Limnology and Oceanography* 49:1482-1492.
- Webb AP, Eyre BD (2004) Effect of natural populations of burrowing thalassinidean shrimp on sediment irrigation, benthic metabolism, nutrient fluxes and denitrification. *Marine Ecology Progress Series* 268:205-220.
- Welsh DT (2000) Nitrogen fixation in seagrass meadows: regulation, plant-bacteria interactions and significance to primary productivity. *Ecology Letters* 3:58-71.
- Wheatcroft RA (1992) Experimental tests for particle size-dependent bioturbation in the deep ocean.
- Whittaker RH, Levin SA (1977) The role of mosaic phenomena in natural communities. *Theoretical Population Biology* 12:117-139.
- Widdicombe S, Austen MC (1999) Mesocosm investigation into the effects of bioturbation on the diversity and structure of a subtidal macrobenthic community. *Marine Ecology Progress Series* 189:181-193.

- Widdicombe S, Austen MC, Kendall MA, Olsgard F, Schaanning MT, Dashfield SL, Needham HR (2004) Importance of bioturbators for biodiversity maintenance: indirect effects of fishing disturbance. *Marine Ecology Progress Series* 275:1-10.
- de Winder B, Staats N, Stal LJ, Paterson DM (1999) Carbohydrate secretion by phototrophic communities in tidal sediments. *Journal of Sea Research* 42:131-146.
- Wrede A, Dannheim J, Gutow L, Brey T (2017) Who really matters: Influence of German Bight key bioturbators on biogeochemical cycling and sediment turnover. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 488:92-101.
- Yallop ML, de Winder B, Paterson DM, Stal LJ (1994) Comparative structure, primary production and biogenic stabilization of cohesive and non-cohesive marine sediments inhabited by microphytobenthos. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 39:565-582.
- Ysebaert T, Herman PMJ (2002) Spatial and temporal variation in benthic macrofauna and relationships with environmental variables in an estuarine, intertidal soft-sediment environment. *Marine Ecology Progress Series* 244:105-124.
- Zajac RN (2004) Macrofaunal responses to pit-mound patch dynamics in an intertidal mudflat: local versus patch-type effects. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 313:297-315.
- Zar JH (1999) *Biostatistical analysis*, 4th edn. Prentice Hall, Englewood Cliffs, NJ
- Zong Y, Horton BP (1998) Diatom Zones Across Intertidal Flats and Coastal Saltmarshes in Britain. *Diatom Research* 13:375-394.
- Zong Y, Horton BP (1999) Diatom-based tidal-level transfer functions as an aid in reconstructing Quaternary history of sea-level movements in the UK. *Journal of Quaternary Science* 14:153-167.
- Zühlke R, Blome D, van Bernem KH, Dittmann S (1998) Effects of the tube-building polychaete *Lanice conchilega* (Pallas) on benthic macrofauna and nematodes in an intertidal sandflat. *Senckenbergiana maritima* 29:131.
- Zuur AF (ed) (2009) *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer, New York, NY.