Biblioteca Digital
F C E N - U B A

BIBLIOTECA CENTRAL LUIS F LELOIR
BIBLIOTECA CENTRAL LELOIR
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES UBA

Tesis Doctoral

# Plantas vasculares como agentes modificadores de ecosistemas en la costa patagónica

Sueiro, María Cruz

2012

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:
Sueiro, María Cruz. (2012). Plantas vasculares como agentes modificadores de ecosistemas en la costa patagónica. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:
Sueiro, María Cruz. "Plantas vasculares como agentes modificadores de ecosistemas en la costa patagónica". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2012.

EXACTAS UBA
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

UBA
Universidad de Buenos Aires

**Dirección:** Biblioteca Central Dr. Luis F. Leloir, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Intendente Güiraldes 2160 - C1428EGA - Tel. (++54 +11) 4789-9293

**Contacto:** digital@bl.fcen.uba.ar

UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

# Plantas vasculares como agentes modificadores de ecosistemas en la costa Patagónica

**T**esis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el área de Ciencias Biológicas

**Lic. María Cruz Sueiro**

Director de Tesis: Dr. Alejandro Bortolus (GEAC-CENPAT)
Director Asistente: Dra. Evangelina Schwindt (GEAC-CENPAT)
Consejero de Estudios: Dr. Daniel Roccatagliata (UBA)

Buenos Aires, 2012

# Plantas vasculares como agentes modificadores de ecosistemas en la costa Patagónica

**Resumen.** En las costas de Patagonia, aquellos ambientes costeros que poseen la fisonomía típica de un intermareal rocoso pero están dominados por el tipo de plantas vasculares que dominan y caracterizan las marismas de sustratos blandos se han designado recientemente como *marismas rocosas*. *Spartina densiflora,* la especie vegetal dominante en la mayoria de las marismas rocosas relevadas, es considerada un organismo bioingeniero gracias a su capacidad de modificar, mantener, y/o crear hábitats. En este trabajo se describen las variables físicas y biológicas en areas donde esta especie vegetal se halla presente y se estudian cuales son los efectos que ejerce sobre la estructuración de los ensambles de macroinvertebrados asociados. Se encontró que la presencia de esta halofita amortigua las condiciones físicas estresantes de los ambientes intermareales y que los ensambles de macorinveretabrados asociados a su presencia difieren en su distribución y abundancia con respecto a los sitios vecinos sin vegetación. La realización de experimentos manipulando la presencia de *S. densiflora*, mediante transplantes de plantas vivas así como de estructuras artificiales que imitan su arquitectura, permitió evidenciar el efecto positivo que ejercen esta halófita sobre la abundancia y riqueza de los macroinvertebrados presentes en las marismas rocosas estudiadas. Se encontró además que tal efecto es llevado a cabo principalmente por la estructura física que proveen las plantas, independientemente de sus propiedades biológicas y ecológicas. Los resultados que presento en esta Tesis muestran que este efecto actúa no solo sobre las especies nativas, sino que también favorece la presencia de una especie invasora de crustáceo. Estos resultados aportan información novedosa y destacan la importancia del rol que desempeña la

bioingeniera *Spartina densiflora* en la estructuración de las comunidades de invertebrados en marismas rocosas de Patagonia. La Tesis expone y discute diversos mecanismos por medio de los cuales la estructura fisica y complejidad ambiental generada por organismos bioingenieros pueden condicionar la composición faunística en tiempo y espacio.

**Palabras calve**: bioingeniería, *Spartina densiflora*, marismas rocosas, Patagonia, comunidades, invertebrados.

# Vascular plants as modifying agents of coastal Patagonian ecosistems

On Patagonian coasts, those environments which have the typical appearance of a rocky intertidal but are dominated by the type of vascular plants that dominate and characterize soft substratum salt marshes were recently designated as rocky salt marshes. *Spartina densiflora*, the dominant plant species in the rocky salt marshes surveyed, is considered a bioengineer due to its ability to modify, maintain, and / or create habitats. This study describes the physical and biological variables that are associated with the presence of this plant species and evaluates its effects on the structure of the associated macroinvertebrate assemblages. It was found that the presence of *S. densiflora* buffered of the stressful physical variables of intertidal environments and that their associated macroinvertebrate assamblages differ in their distribution and abundance from those found on unvegetated patches. Through manipulative experiments that included transplants of live plants and plastic structures simulating the architecture of *S. densiflora,* it was found that this halophyte has a positive effect on the abundance and richness of macroinvertebrate assemblages and that its physical structure was the major factor influencing the assemblages. This positive effect acted not only on local invertebrate species, but also favors the presence of a non native species of crustacean. These results provide novel information and highlight the central role played by the bioengineer *Spartina densiflora* in structuring invertebrate communities in Patagonian rocky salt marshes.

**Key words**: bioingineering, *Spartina densiflora*, rocky salt marshes, Patagonia, communities, invertebrates.

Quiero expresar mi más profundo agradecimiento a las siguientes instituciones y personas que hicieron posible este trabajo de Tesis:

Al Consejo Nacional de Investigacones Científicas y Técnicas (CONICET) por subsidiar la formación de muchos que, como yo, emprenden el camino de la investigación.

Al Centro Nacional Patagónico (CENPAT) que me dio un lugar para desarrollar íntegramente mi trabajo de Tesis.

A mis directores Alejandro y Evangelina que no solo me guiaron comprometida y dedicadamente durante estos cinco años, sino que también me abrieron las puertas de su casa.

A mi consejero de estudio, el Dr. Daniel Roccatagliata, por su buena predisposición al momento de la elección de cursos de postgrado.

A mis compañeritas del Grupo de Ecologia en Ambientes Costeros: Yani, Vero, Pitu y Paula, por la colaboración tanto en las campañas como en la discusión de muchos experimentos y resultados.

A Bocha, Hormiga, Fabian, Nestor, Pocholo y el Bebo por haber colaborado de un modo u otro en las campañas.

A Juan J. Lopez Gappa, Gloria Alonso, María Emilia Diez, Brenda Dotti y Daniel Roccatagliata por su ayuda en la determinación del material taxonómico.

A Vicky, Tito Yani, Paula, Vero, Pitu, Juli y Malu por haber leído alguna vez los esbozos de algún trabajo o capítulo que sirvieron de base a esta presentación.

A los amigos de Madryn que sin duda hicieron que todo tenga otro color: Paula, Vicky, Andre, Vero, Yani, Magda, Gaston, Tito, Alejo, Moro, Pedrito.

A los afectos que respaldan y sostienen todo lo que hago y soy: mamá, papá, euge, facu, antonita, rafa, abu, juli, malu y sol.

Al amor de mi vida Marianito y a lo más lindo que tenemos juntos: nuestro Facundito del alma.

*A los que contemplan, aman y respetan las infinitas formas en las que se presenta la naturaleza.*

**ÍNDICE DE CONTENIDOS**

**1. INTRODUCCIÓN A LA LECTURA DE LA TESIS ..... 3**
**2. INTRODUCCIÓN GENERAL ..... 7**
**2.2. Objetivos ..... 11**
**3. CAPITULO I: MARISMAS ROCOSAS DE LA PATAGONIA ..... 13**
**3.1. Resumen ..... 13**
**3.2. Introducción ..... 14**
**3.3. Materiales y Métodos ..... 18**
**3.3.2. Variables abióticas. ..... 19**
**3.3.3. Variables bióticas ..... 21**
**3.3.4. Análisis estadísticos ..... 22**
**3.4. Resultados ..... 23**
**3.5. Discusión ..... 29**
**3.6. Tablas ..... 33**
**4. CAPITULO II: PLANTAS VASCULARES, BIVALVOS, CIRRIPEDIOS Y SUS ENSAMBLES DE MACROINVERTEBRADOS ASOCIADOS ..... 36**
**4.1. Resumen ..... 36**
**4.2. Introducción ..... 37**
**4.3. Materiales y Métodos ..... 40**
**4.3.1. Sitio de estudio. ..... 40**
**4.3.2. Diseño de muestreo. ..... 42**
**4.3.3. Análisis estadísticos ..... 42**
**4.4. Resultados ..... 44**
**4.5. Discusión ..... 48**
**4.6. Tablas ..... 51**
**5. CAPÍTULO III: EL ROL DE LA ESTRUCTURA FÍSICA DE *SPARTINA DENSIFLORA* SOBRE LOS ENSAMBLES DE MACROINVERTEBRADOS ..... 58**
**5.1. Resumen ..... 58**
**5.2. Introducción ..... 60**
**5.3. Materiales y Métodos ..... 63**
**5.3.1. Sitio de estudio. ..... 63**
**5.3.2. Diseño experimental ..... 64**

**5.3.2.2. Efecto de la estructura física *Spartina densiflora* en ensambles de macroinvertebrados (Experimento 2). ..... 65**
**5.3.2.3. Comparación de los ensambles de macroinvertebrados entre dos hábitats artificiales contrastantes (Experimento 3). ..... 66**
**5.3.3. Análisis de muestras y análisis estadísticos. ..... 67**
**5.4. Resultados ..... 69**
**5.4.1. Efecto de *Spartina densiflora* en ensambles de macroinvertebrados..... 69**
**5.4.2. Efecto de la estructura física *Spartina densiflora* en ensambles de macroinvertebrados ..... 71**
**5.4.3. Comparación de los ensambles de macroinvertebrados entre dos hábitats artificiales contrastantes ..... 74**
**5.5. Discusión ..... 76**
**5.6. Tablas..... 80**
**5.7. Anexo..... 85**
**6. CAPÍTULO IV: *SPARTINA DENSIFLORA:* UNA BIOINGENIERA NATIVA FACILITA LA INVASIÓN DE UN BIOINGENIERO NO NATIVO..... 87**
**6.1. Resumen..... 87**
**6.2. Introducción ..... 88**
**6.3. Materiales y Métodos ..... 91**
**6.3.1. Sitio de estudio. ..... 91**
**6.3.2. Diseño experimental. ..... 91**
**6.3.3. Análisis de muestras. ..... 92**
**6.3.4. Análisis estadísticos ..... 92**
**6.4. Resultados..... 94**
**6.5. Discusión ..... 98**
**7. SÍNTESIS Y CONCLUSIONES GENERALES ..... 101**
**8. BIBLIOGRAFÍA ..... 106**
**8.1. Literatura citada ..... 106**
**8.2. Literatura consultada para identificación taxonómica..... 124**

## 1. INTRODUCCIÓN A LA LECTURA DE LA TESIS

Esta Tesis de doctorado comienza con una Introducción General integrada a un breve resumen que describe el contexto teórico que da el marco general al estudio, a los objetivos que se han abordado y a los principales métodos utilizados. Luego, la Tesis se divide en cuatro Capítulos, cada uno de los cuales tiene el formato general de una publicación científica con introducción, materiales y métodos, resultados y discusión. El sistema de estudio en el que se han realizado todos los muestreos y experimentos es el mismo y posee características particulares que, por una cuestión práctica y para facilitar la lectura se describe una sola vez y en el primer Capítulo. Sin embargo, en los siguientes Capítulos se menciona la ubicación del sitio de estudio y en los casos necesarios se agregan descripciones específicas necesarias para aclarar el razonamiento que conlleva a plantear los objetivos propuestos. Estos Capítulos además, vinculan el contexto teórico general bajo el cual se desarrolla la Tesis, la ingeniería de ecosistemas, con otros marcos teóricos relacionados y de importancia ecológica. Como ejemplos de tales marcos teóricos se puede mencionar la complejidad del hábitat, las propiedades bióticas y abióticas de los hábitats formados por organismos y las invasiones biológicas. El orden en el que se presentan dichos Capítulos representa el modo en el que las preguntas que motivaron esta Tesis fueron reflexionadas o derivadas de resultados obtenidos durante el proceso de investigación. En este sentido, la secuencia de preguntas que subyacen a los objetivos abordados son: (i) ¿Cuáles son los ensambles de fauna asociados con la halofita dominante de las marismas rocosas, *Spartina densiflora*?, (ii) Teniendo en cuenta que en las marismas rocosas junto con *S. densiflora* dominan otros organismos bioingenieros ¿cómo varían estos ensambles en presencia de ellos?, (iii) Dado que estos bioingenieros difieren en la complejidad de hábitat que proporcionan ¿existe una relación entre la distinta complejidad de hábitat aportada por ellos

y la fauna asociada? (iv) Considerando que el hábitat proporcionado por *S. densiflora* es creado por un organismo vivo ¿cuál es el efecto relativo de sus propiedades físicas en relación a sus propiedades biológicas sobre la fauna asociada?, y (v) ¿puede esta halofita nativa favorecer la invasión de una especie no nativa?

Las preguntas mencionadas dieron origen a los objetivos que aborda cada Capítulo y de los cuales a continuación se presenta un detalle resumido.

En el **Capítulo I** el lector encontrará una descripción general de las Marismas Rocosas, ambiente donde se desarrollaron todos los estudios de la presente Tesis. Se describen detalles de las variables abióticas y bióticas asociadas con la halófita nativa *Spartina densiflora* Brong., que es la especie vegetal dominante de las marismas consideradas. Se muestran los principales resultados fruto de muestreos realizados durante los primeros dos años de estudio. En ese periodo se relevaron distintas marismas rocosas distribuidas a lo largo del Golfo Nuevo (Chubut), donde hasta el momento se han encontrado la mayor cantidad de marismas rocosas de la Patagonia. Los patrones hallados de distribución y abundancia relativa de invertebrados, mostraron que los parches que no estaban dominados por *S. densiflora*, lo estaban por densos colchones de bivalvos mitílidos nativos o por monocapas de una especie de cirripedio introducida. Estos ultimos son conocidos bioingenieros autogénicos que, al igual que *S. densiflora*, proporcionan hábitat para una gran cantidad de organismos. Esta observación condujo a la exploración de los objetivos que se describen en el Capítulo II.

Considerando que la franja media-alta de las marismas rocosas se encuentra dominanda por *Spartina densiflora*, bivalvos mitílidos y cirripedios que proporcionan complejidades de hábitat diferentes, en el **Capítulo II** se procura resolver los siguientes objetivos (i) evaluar cuán diferente es un ensamble de macroinvertebrados cuando el hábitat es proporcionado por bioingenieros que difieren en su complejidad; y (ii) determinar si existe una relación positiva entre

el aumento en la complejidad de hábitat y la riqueza taxonómica, la diversidad y la densidad total de individuos en los ensambles.

El **Capítulo III** consiste en tres experimentos manipulativos de campo. El primer experimento fue planteado con el objeto de resolver cuál es el efecto de *Spartina densiflora* sobre los ensambles de macroinvertebrados. Los resultados de este experimento fueron utilizados luego como base para el siguiente experimento que, tuvo como objetivo resolver cuánto del efecto de *S. densiflora* sobre los ensambles de macroinvertebrados se debe a su estructura física, independientemente de sus propiedades biológicas. Luego de observar que la estructura física cumple un rol principal sobre la distribución y abundancia de los organismos, se planteó un tercer experimento que tuvo por objetivo evaluar si los ensambles de macroinvertebrados responden de manera diferente frente a dos arquitecturas de hábitat contrastantes. Esto se basa en la arquitectura contrastante de los pastos del género *Spartina* y los arbustos del género *Sarcocornia*, que son dos de las especies más comunes en marismas de Sudamerica y el mundo.

Teniendo en cuenta que *Spartina densiflora* es un especie nativa de las costas de América del Sur, costas que a su vez han sido invadidas por el cirripedio *Balanus glandula* Darwin 1854, en el **Capítulo IV**, se plantean los siguientes objetivos: determinar si una especie bioingeniera nativa como *S. densiflora* es capaz de facilitar la invasión de *B. glandula* y en caso afirmativo, determinar cuánto de esta facilitación se debe únicamente a la estructura física de la planta. Para abordar dichos objetivos, del mismo modo que en el Capitulo III, se llevaron a cabo experimentos de campo manipulando la presencia de ejemplares de *Spartina densiflora* vivos y artificiales.

Finalmente se presenta una **Síntesis y Conclusiones Generales**, donde se destacan los hallazgos más relevantes que aporta la Tesis y se mencionan potenciales líneas de trabajo que podrían ser ejecutadas en futuros estudios para resolver los enigmas que fueron surgiendo.

Todas las muestras biológicas obtenidas durante este estudio fueron enteramente procesadas y conservadas en las instalaciones del Centro Nacional Patagónico (CENPAT-CONICET). Es preciso notar que, a lo largo del desarrollo de esta Tesis, un parte importante del trabajo fue destinado a la identificación taxonómica de los ejemplares de invertebrados hallados. Conocido el hecho que la correcta identificación de las especies es un pilar fundamental de este y todos los trabajos ecológicos (Bortolus 2008), es correcto y necesario mencionar que para la identificación taxonómica se contó con la desinteresada y generosa colaboración de distintos expertos en los grupos de invertebrados hallados: Dra. G. Alonso (Anfípodos-MACN); Lic. M.E. Diez (Poliquetos-CENPAT); Dra. B. Dotti (Isópodos-FCEyN); Dr. D. Rocatagliatta (Tanaidaceos- FCEyN). Un voucher de cada ejemplar recolectado fue depositado en la Colección de Invertebrados del CENPAT (www.cenpat.edu.ar). Así mismo, en el presente manuscrito el lector encontrará en la sección de BIBLIOGRAFÍA bajo la subsección: *Literatura consultada para la identificación taxonómica*, los trabajos consultados para la identificación de las especies halladas.

# 2. INTRODUCCIÓN GENERAL

## 2.1. La ingeniería de ecosistemas

Desde fines del siglo XIX, ecólogos y naturalistas han observado que muchos organismos son capaces de modificar el ambiente físico con consecuencias sobre otros organismos (Buchman et al. 2007). Mucho antes del advenimiento de la ecología moderna, Darwin (1842) advirtió que los atolones son formados por colonias de corales, Darwin (1881) y Shaler (1892) observaron que los suelos son estructurados por las lombrices de tierra y otros invertebrados, y Morgan (1868) descubrió que la geomorfología de los arroyos, cauces y valles puede ser drásticamente alterada por las represas construidas por castores (Buchman et al. 2007). Sin embargo, la idea de que la modificación física introducida por los organismos es una clase de interacción ecológica general y fundamental no se incorporó formalmente sino hasta 1994 cuando los biólogos Clive Jones, John Lawton y Moshe Shachak propusieron el concepto de *ingeniería de ecosistemas* (o *bioingeniería*) (Buchman et al. 2007). Estos autores definieron como ingenieros de ecosistemas (o bioingenieros) a aquellos "organismos que directa o indirectamente, modulan la disponibilidad de recursos para otras especies al causar cambios en el estado físico de materia biótica o abiótica. Al hacerlo, modifican, mantienen y/o crean hábitats" (Jones et al. 1994, 1997a). En su definición, excluyeron explícitamente las interacciones tróficas y distinguieron entre bioingenieros autogénicos, cuando los organismos en si mismos forman parte del hábitat alterado (ej. árboles en un bosque), y los alogénicos, cuando los organismos transforman la materia (biótica o abiótica) desde un estado físico a otro a través de una actividad que realizan (ej. la creación de diques por parte de castores, Jones et al. 1994, 1997a). A partir de este trabajo inicial la noción de la ingeniería de ecosistemas ha prosperado y han sido escritos numerosos artículos enmarcados en dicho concepto (Wright y Jones 2006).

A pesar de su rápido progreso, el concepto de *ingenieria de ecosistemas* ha generado serias controversias, algunas relacionadas con la semántica (ver Power 1997, Jones et al. 1997b) y otras relacionadas con la ubicuidad de la interacción tal como fue definida por Jones y colaboradores (1994, 1997a), ya que es un proceso en el que virtualmente todos los organismos de la naturaleza participan. Dada esta ubicuidad, algunos autores han argumentado que si todos los organismos son bioingenieros, el concepto no puede ser considerado de utilidad (Reichman y Seabloom 2002a, 2002b). En respuesta, otros autores han argumentado que la ubicuidad de la bioingeniería es justamente lo que hace de ella una forma general e importante de interacción ecológica digna de ser investigada (Wilby 2002). No obstante, ser capaces de identificar cuándo y dónde las especies tendrán grandes efectos sobre la comunidad y los procesos ecosistémicos asociados es y ha sido un desafío permanente para la ecología e involucra a todas las interacciones ecológicas (incluidas las tradicionalmente consideradas como la competencia, la depredación y la herbívora hasta las actualmente reconocidas interacciones positivas y la bioingeniería) (Jones et al. 1997a, Wilby 2002). Esta identificación ha demostrado ser una valiosa herramienta que ha mejorado enormemente la comprensión de la dinámica y organización de muchas comunidades (Paine 1980).

En este sentido, Crain y Bertness (2006) han propuesto que en aquellos ambientes con condiciones físicas extremas, como los ambientes intermareales, los organismos bioingenieros que aminoren el estrés físico serán esenciales para el funcionamiento del ecosistema. Los ambientes intermareales quedan definidos por el área comprendida entre las líneas de máxima y mínima marea (Boschi y Cousseau 2004). Ésta zona es cubierta por el agua de mar, al menos en parte, durante las mareas altas y queda expuesta al aire durante las mareas bajas. Debido al suministro de agua intermitente impuesto por la entrada y salida de las mareas, este tipo de ambientes se caracteriza por una alta variabilidad en las condiciones físicas, convirtiéndolos entonces en hábitats estresantes para muchos

organismos tanto marinos como terrestres. La exposición al aire, por ejemplo, representa problemas de desecación y temperaturas extremas para los organismos marinos de cuerpo blando que allí habitan. El impacto del oleaje es también una dificultad a la que deben enfrentarse aquellos organismos que no poseen estructuras que les permitan anclarse al sustrato (Bertness 1999). Las plantas vasculares se ven afectadas negativamente por verse forzadas a pasar gran parte del día bajo el agua turbia y salada o por tener sus raíces hundidas en sedimentos anóxicos altamente reducidos por el anegamiento constante (Bortolus 2010, Idaszkin y Bortolus 2011). Debido a las variables físicas extremas presentes en estos ambientes, los bioingenieros cumplen un rol esencial en la estructuración de sus comunidades, ya que son capaces de generar hábitats propicios para la vida de ciertos organismos que de otra manera serían incapaces de tolerar la zona intermareal. Por ejemplo, se ha registrado que moluscos bivalvos, poliquetos tubícolas y algas coralinas generan estructuras que son utilizadas como refugio por otros organismos, muchas veces incrementando la biodiversidad local (Schwindt et al. 2001, Callaway 2006, Daleo et al. 2006, Gutiérrez et al. 2006, Kochman et al. 2008).

Las plantas vasculares que dominan ciertos ambientes intermareales, como los manglares y las marismas, también son ejemplos de organismos bioingenieros ampliamente aceptados en la literatura científica (Adam 1990). Estas macrófitas amortiguan las condiciones estresantes del ambiente como la deshidratación extrema (Bortolus et al. 2002, 2004), aportan refugio con sus abundantes estructuras aéreas y subterráneas (Bertness 1984, Lana y Guiss 1992, Bortolus e Iribarne 1999), modifican el flujo de las corrientes que regulan el asentamiento y la supervivencia de larvas de organismos marinos (Leonard y Lutter 1995), aceleran la tasa de depositación de sedimentos, larvas y semillas (Zipperer 1996, Bortolus et al. 2004) y alteran variables como el contenido de agua y oxigenación del sustrato que afectan la zonación vertical de numerosos organismos bentónicos (Howes et al. 1986, Netto y Lana 1997). Este conjunto de

efectos crea hábitats con condiciones físicas diferentes a las preexistentes. Entre las especies más conocidas de plantas vasculares que dominan intermareales se encuentran los pastos del género *Spartina* y los arbustos carnosos del género *Sarcocornia* y *Salicornia*. Distintas especies de estos géneros se hallaron directamente relacionadas con la abundancia y distribución de la fauna bentónica en marismas del mundo entero (ej. EEUU: Bertness 1999; Brasil: Lana y Guiss 1991; Tasmania: Hedge y Kriwoken, 2000; Argentina: Bortolus et al. 2002, 2006).

En Argentina, hay al menos tres especies del género *Spartina* y una de *Sarcocornia* típicamente dominando marismas con sustratos barrosos y/o arenosos y también intermareales con sustratos de cantos rodados y planicies de abrasión costera (Bortolus et al. 2009, 2010). Si bien es cierto que existen trabajos previos que registran la presencia de plantas vasculares creciendo en diversos tipos de intermareales de fondos rocosos (Bruno 2000, Bruno y Kennedy 2000, Hacker et al. 2001, Bruno 2002, Hacker y Dethier 2006, Goldenheim et al. 2008), no había hasta el momento una denominación para agrupar este tipo de ambientes. En una clasificación reciente surgió la denominación de Marisma Rocosa para reunir a aquellas que se han desarrollado a partir de la colonización de sustratos rocosos por halofitas (Bortolus et al. 2009). Aunque existe una importante producción de trabajos sobre las interacciones generadas o mediadas por *Spartina* y *Sarcocornia* en marismas barrosas, actualmente no se conocen estudios experimentales sobre marismas rocosas, sobre la estructura de sus comunidades bentónicas, o sobre cuán esenciales son las halofitas para su integridad en términos ecológicos y geomorfológicos. Observaciones preliminares sugieren que estas plantas estarían estrechamente relacionadas con el asentamiento y supervivencia de invertebrados sésiles y móviles en varias localidades de la costa patagónica. Así, estas plantas podrían estar incrementando la biodiversidad de invertebrados al aportar sustrato, refugio e incluso nutrientes. Dado que todos estos cambios podrían favorecer también el asentamiento de especies exóticas, es evidente

la necesidad de avanzar en el conocimiento de estos sistemas costeros y sobre todo en regiones que, como la costa patagónica, son relativamente desconocidas tanto por los ecólogos de comunidades como por aquellos que participan en su conservación y manejo (ver Bortolus y Schwindt 2007).

## 2.2. Objetivos

El objetivo general de esta tesis es comprender las modificaciones originadas y/o moduladas por las plantas vasculares que dominan y caracterizan los ambientes intermareales de la Patagonia, y evaluar sus efectos sobre los ensambles faunísticos asociados. Para ello se tuvieron en cuenta los siguientes objetivos específicos:

- Describir a) las principales variables físicas (Capítulo I) y b) los ensambles de macroinvertebrados asociados a la presencia de las plantas vasculares que caracterizan las marismas rocosas patagónicas (Capítulo I y II).
- Evaluar experimentalmente a) el efecto que tienen las plantas (Capítulo III) y b) los efectos de la estructura física, independientemente de las propiedades biológicas que estas plantas tienen, sobre esos ensambles de macroinvertebrados (Capítulo III y IV).
- Determinar si los efectos originados y/o modulados por las plantas sobre los ensambles de macroinvertebrados son especie-especificos. (Capítulo III).

En todos los objetivos se considera como *ensamble* al conjunto de animales que pueden o no interactuar, directa o indirectamente, y que coinciden en el espacio y el tiempo (Jaksic 1981, Jaksic y Marone 2007).

# Capítulo I

## Marismas Rocosas de la Patagonia

# 3. CAPITULO I: MARISMAS ROCOSAS DE LA PATAGONIA

**3.1. Resumen.** Recientemente, en las costas de Patagonia, se han designado como marismas rocosas aquellos ambientes costeros que poseen la fisonomía típica de un intermareal rocoso pero están dominados por el mismo tipo de plantas vasculares que dominan y caracterizan las marismas de sustratos blandos: *Spartina* spp. y *Sarcocornia perennis*. El objetivo de este Capítulo es proporcionar una caracterización general de las marismas rocosas y describir las variables abióticas y bióticas asociadas con la especie bioingeniera vegetal dominante de las marismas consideradas: *Spartina densiflora*. Los resultados muestran que la zona vegetada de las marismas rocosas forma una banda paralela a la línea de costa donde las plantas suelen disponerse en parches distribuidos de forma agregada. En estos sitios se observa una zonación vertical constituida por bandas dominadas por distintos organismos, y es en el nivel medio-superior donde los parches de *Spartina densiflora* alcanzan su máxima densidad y dominan junto a bivalvos mitílidos nativos y a una especie de cirripedio introducida. La presencia de parches de *S. densiflora* está asociada con condiciones de erosión, desecación y temperatura menores que en los parches donde está ausente. En las muestras de macroinvertebrados se encontraron en total 22 taxa de los cuales los artrópodos presentaron la mayor riqueza taxonómica, mientras que los más abundantes fueron los bivalvos mitílidos. Los ensambles de macroinvertebrados se caracterizaron por poseer, comparativamente pocas especies comunes y un número comparativamente elevado de especies raras. Los resultados que se exponen muestran que los parches de *Spartina densiflora* están asociados con parámetros microambientales que difieren de los parches adyacentes no vegetados, y en ellos se desarrollan ensambles de macroinvertebrados con características propias, poniendo de manifiesto el carácter bioingeniero de esta planta.

## 3.2. Introducción

Las marismas costeras son ecosistemas vegetados por hierbas, pastos o arbustos bajos, bordeando cuerpos de agua salinos, los cuales, aunque están expuestos al aire la mayor parte del tiempo, son afectados por inundaciones periódicas como resultado de las fluctuaciones en el nivel del cuerpo de agua adyacente (Adam 1993). Estos ecosistemas ocupan una interfase entre la tierra y el mar por lo que su flora y fauna tienen características tanto marinas como terrestres (Keddy 2000). Sin embargo, los organismos esenciales para reconocer una marisma son las plantas vasculares que son de origen terrestre, y la característica ambiental que distingue a las marismas costeras de un hábitat terrestre es la inmersión por efecto de las mareas (Adam 1993). Las plantas que dominen este tipo de ecosistemas deberán resistir las altas concentraciones de salinidad en el sustrato, la anoxia edáfica y la inmersión prolongada (Adam 1993). El escaso número de especies capaces de tolerar dichas condiciones determina que las marismas presenten una vegetación poco diversa dominada por pocos géneros de halófitas suculentas (ej. *Sarcocornia* y *Arthrocnemum*) o por gramíneas tolerantes a la sal (*Spartina*) (Chapman 1960).

Las marismas se encuentran en zonas templadas y frias (a altas latitudes), mientras que en las zonas tropicales y subtropicales (a bajas latitudes) son sustituidas por los manglares, un tipo de ambiente que, a diferencia de las marismas, está caracterizado por árboles tolerantes a la sal (Mitsch y Gosselink 2000). Las marismas de fondos blandos se hallan entre los ecosistemas mas estudiados del mundo y se desarrollan en zonas costeras donde el lento movimiento de las aguas conduce a una acumulación de sedimento. A medida que el sedimento se eleva, es progresivamente colonizado por halófitas que fijan los sedimentos gracias a su potente sistema radicular, favoreciendo los fenómenos de acreción y disminuyendo la energía de las corrientes de marea (Nieva 1996). Sin embargo, las especies típicas de marismas pueden también establecerse exitosamente en

ambientes costeros más expuestos a la energía del oleaje como por ejemplo en playas de canto rodado (Bruno y Kennedy 2000) o, como han observado recientemente Bortolus et al. (2009) en las costas Patagónicas, pueden encontrarse dominando distintos tipos de intermareales rocosos. Estas últimas se han denominado marismas rocosas.

Las marismas rocosas de la Patagonia se desarrollan sobre diferentes tipos de roca o fragmentos de roca, en ausencia casi total de suelos lodosos (Bortolus 2010). Frecuentemente se desarrollan en plataformas de abrasión costera ubicadas en lugares moderadamente expuestos a la acción del oleaje donde el sustrato es roca sedimentaria (Bortolus et al. 2009, 2010). En este tipo de marismas, las grietas y las pozas suelen estar llenas de raíces y rizomas de plantas del género *Spartina* (Fig. 1). Asímismo, las marismas rocosas pueden desarrollarse en playas de canto rodado que se ubican en ensenadas relativamente protegidas de las olas y el viento, donde la vegetación crece entre una mezcla de bloques de roca volcánica, cantos rodados, gravas, arena, y barro (Bortolus et al. 2009). Las marismas rocosas suelen estar dominadas por pastizales monoespecíficos de los espartillos *Spartina densiflora* o *Spartina alterniflora* Loisel., a excepción de algunos casos donde se observan, además, ejemplares de los arbustos carnosos *Sarcocornia perennis* (Miller) A. J. Scott (conocidos con los nombres vulgares de picle de mar o planta del vidrio) ocupando el nivel superior junto a especimenes ocasionales del guaycurú *Limonium brasiliense* (Boiss.) (Bortolus et al. 2009).

**Figura 1**. Ejemplares de *Spartina densiflora* creciendo en grietas formadas en el sustrato de las marismas rocosas.

En el caso de las marismas rocosas dominadas por *Spartina densiflora*, éstas presentan un ecotipo de tamaño pequeño (el ecotipo Patagónico; Bortolus 2006, Fortuné et al. 2008, Bortolus et al. 2009). Se ha propuesto que un menor tamaño podría aumentar su resistencia mecánica a las olas y al viento característicos de estos ambientes (Bortolus 2006). *Spartina densiflora* es una especie perenne perteneciente a la familia Poaceae originaria de la costa Este de Sudamérica, capaz de colonizar sitios con un amplio espectro de condiciones ambientales (Mobberley 1956, Bortolus 2006). Actualmente junto con *Spartina alterniflora* y *Spartina anglica* C.E. Hubbard es una de las tres especies de más amplia distribución geográfica del género y ha sido reportada invadiendo Norte América, Europa y África (Costa y Davy 1992, Nieva 1996, Bortolus 2006). *Spartina* es identificada como una bioingeniera clave dentro de las marismas (Neira et al. 2007) capaz de afectar a las comunidades a través de la provisión de hábitat para otros organismos y las

modificaciones que introduce en el ambiente. Su condición de bioingeniera, junto a su alta capacidad colonizadora y los numerosos registros que la indican como una invasora exitosa destacan la importancia de avanzar en el estudio de esta especie en los ambientes donde se desarrolla.

El **objetivo** de este Capítulo es profundizar en el conocimiento que se tiene actualmente de las marismas rocosas de Patagonia, teniendo en cuenta las variables abióticas y bióticas asociadas con la especie bioingeniera vegetal dominante de las marismas consideradas: *Spartina densiflora*.

## 3.3. Materiales y Métodos

**3.3.1. Sitio de estudio.** Los datos presentados en este Capítulo fueron obtenidos en tres marismas rocosas de Patagonia Central, ubicadas a orillas del Golfo Nuevo: Marisma Rocosa Casino (42°36´ S, 64°50´ O, de aquí en adelante Casino), Marisma Rocosa Cerro Avanzado (42°50´ S, 64°51´ O, de aquí en adelante Cerro) y Marisma Rocosa Ambrosetti (42°50´ S, 64°50´ O, de aquí en adelante Ambrosetti) (Fig. 2). El clima de la región posee bajas precipitaciones (precipitación anual media: 217,7 mm/año) y la temperatura media anual es de 13,6 °C, con una media mensual que varía entre 6,6 °C en el mes julio y 20,8 °C en el mes de enero (Frumento y Contrera 2011). Durante todo el año la región sufre fuertes vientos, principalmente provenientes del sector oeste y sudoeste, con una velocidad media anual de 16,0 km/h, y variaciones muy pequeñas de 18,2 km/h en diciembre y 14,4 km/h en mayo, aunque existen registros de máximos que alcanzan los 125 Km/h (Frumento y Contrera 2011). El régimen de mareas del Golfo Nuevo es semidiurno, con una amplitud media de 4 m (Servicio de Hidrografía Naval 2010).

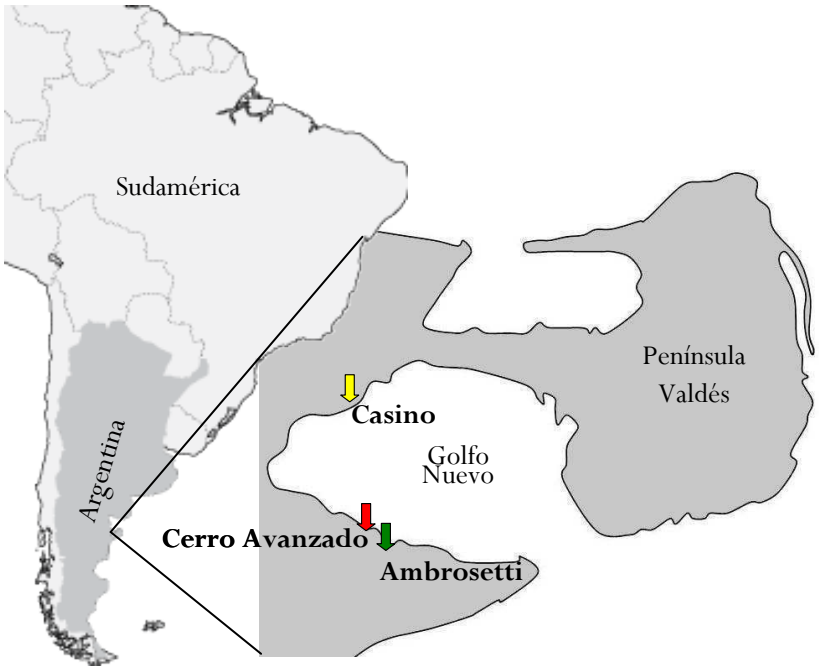


**Figura 2.** Mapa mostrando la ubicación de las marismas muestreadas.

**3.3.2. Variables abióticas.** Con el objeto de completar la caracterización existente de las marismas rocosas (Bortolus et al. 2009), se registró la extensión que ocupan las áreas vegetadas utilizando un Sistema de Posicionamiento Global (GPS), la altura a la que se ubican las plantas con respecto al cero hidrográfico de la marea Argentina utilizando un nivel óptico (Kern GK1-CA) y se recolectaron, además, datos comparativos de las condiciones físicas clave (Murray et al. 2002) que podrían verse alteradas por la presencia de la vegetación. Las mismas fueron:

-Granulometría. A fin de determinar la distribución de tamaño de grano de los sitios vegetados y sin vegetar, se obtuvieron muestras de sedimento en sitios con (5 X 5 X 5 cm, ~ 150 g cada una, n=3) y sin vegetación (5 X 5 X 5 cm, ~ 150 g cada una, n=3) elegidos al azar. En el laboratorio, las muestras fueron, tratadas con agua oxigenada para eliminar la materia orgánica, posteriormente secadas y homogeneizadas (Carver 1971). Luego se tomaron submuestras de peso conocido y se separaron a través de una batería de tamices de tamaño de malla decreciente para establecer la proporción de las distintas fracciones. Las fracciones consideradas fueron, gravas (tamaño de malla: 2000 µ), arenas muy gruesas (1000 µ), arenas medias (500 µ), arenas finas (250 µ), arenas muy finas (125 µ), limos (62 µ) y arcillas (<2 µ) (Gray 1981).

-Erosión por olas. Esta variable fue estimada siguiendo la metodología de Doty (1971), a través de la pérdida de masa sufrida por semi esferas de yeso colocadas entre la vegetación y por fuera de ella. Las semi esferas fueron confeccionadas con una preparación de partes iguales de yeso Paris y agua colocada en moldes plásticos de 4 cm de diámetro y 2,3 cm de profundidad hasta que fraguó. Luego, las semiesferas fueron desmoldadas y se dejaron secar hasta obtener peso constante. Una vez que alcanzaron peso constante, cada semi esfera fue adherida con pegamento Power mix a una placa de fibra de vidrio (10 x 10 cm) y se registró el peso inicial ($P_i$). Las placas con las semi esferas fueron fijadas con clavos espiralados dentro de parches vegetados (n = 10) y en parches aledaños sin vegetación (n =

10) seleccionados al azar (Fig. 3), donde permanecieron durante 72 hs. Después de retirarlas, se secaron nuevamente hasta obtener peso constante y se registró el peso final ($P_f$). Con estos datos se calculó la perdida de masa como $\Delta P = P_f - P_i$.

**Figura 3**. Fotografía de semi esferas de yeso colocadas al inicio de la medición dentro de un parche vegetado (izquierda) y en un sitio aledaño sin vegetar (derecha).

Tasa de desecación. Para estimar las diferencias en la tasa desecación entre parches vegetados y sin vegetación, se colocaron esponjas comerciales de material sintetico inerte (5 x 5 x 2 cm, Fig. 4) saturadas en agua de mar pesadas ($P_i$) en sitios con (n = 7) y sin vegetación (n = 7) elegidos al azar (ver Bortolus et al. 2002, Bertness et al. 2006). Las esponjas fueron colocadas a la misma altura de la marisma cuando el agua descubrió el sitio y retiradas poco antes que quede cubierto nuvamente (aproximadamente 4 hs). Luego de retirarlas se determinó su peso ($P_f$). Con estos datos se calculó la pérdida de agua como $\Delta P = P_f\ P_i$.

**Figura 4**. Fotografía de esponjas colocadas al inicio de la medición dentro de un parche vegetado (izquierda) y en un sitio aledaño sin vegetar (derecha).

Temperatura aérea superficial. Se registró la temperatura aérea superficial utilizando un termómetro de mercurio ubicado a 0,5 cm sobre el nivel del sustrato en sitios vegetados (n = 10) y sin vegetar (n = 10) elegidos al azar. Los registros se realizaron durante una marea baja en el mes de Febrero (verano) en el cual la temperatura aérea media fue de 21,5 °C (Dato tomado de la Estación Meteorológica del Centro Nacional Patagónico – CONICET).

**3.3.3. Variables bióticas.**

Macroinvertebrados. Con el fin de describir los ensambles de macroinvertebrados en las marismas rocosas se obtuvieron muestras (20 x 20 x 5 cm) estacionales a lo largo de un año de parches vegetados por *Spartina densiflora* y parches aledaños sin vegetar. Para ello se delimitó una transecta paralela a la línea de costa en la cual se dispusieron al azar 10 cuadrados en sitios vegetados y 10 en sitios sin vegetar abarcando todo el largo de la banda vegetada. Las muestras fueron colocadas en bolsas plásticas y luego en heladera hasta su posterior procesamiento. En el laboratorio se separó el material vegetal del resto de la muestra, el cual fue usado para estimar biomasa vegetal aérea y subterránea (ver mas abajo en la sección de Vegetación). El resto de la muestra fue tamizada (tamaño de malla 0,05 mm) y los organismos retenidos fueron fijados en formol (10 %) y luego preservados en etanol (70 %). Los organismos preservados fueron contabilizados e identificados bajo lupa hasta el menor nivel taxonómico posible. Luego de contabilizarlos se los separó teniendo en cuenta sus porcentajes totales de abundancia como: Raro ($0\% < P \leq 1\%$) Escaso ($1\% < P \leq 10\%$) Abundante ($10\% < P \leq 50\%$) Muy abundante ($50\% < P \leq 100\%$). El porcentaje total (P) se calculó como $P = (ni \times 100)/n$, donde ni: abundancia del taxa i. n: es el número total de individuos.

Vegetación. De las muestras obtenidas en parches vegetados por *Spartina densiflora* se separó la fracción vegetal, la cual a su vez fue dividida en porción aérea y subterránea. Ambas porciones fueron secadas en estufa a 70˚C hasta obtener un peso constante. Luego, las

fracciones fueron pesadas a fin de estimar la biomasa aérea y subterránea como gramos de peso seco por área. En el campo, se registraron, además, datos de cobertura vegetal, altura de hojas y espesor de raíces en parches de *S. densiflora* tomados al azar dentro de la marisma.

**3.3.4. Análisis estadísticos.** Las variables abióticas erosión por olas, tasa de desecación y temperatura aérea superficial fueron analizadas mediante un test de ANOVA de una vía fija. Los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza se evaluaron con las pruebas de Kolmogorov-Smirnov y Levene respectivamente.

**3.4. Resultados**

Las marismas rocosas se desarrollan sobre plataformas que se originaron como producto de la constante abrasión marina en rocas sedimentarias friables pertenecientes a depósitos marinos de la Formación Gaiman de edad Oligoceno. La zona vegetada, generalmente, forma una banda paralela a la línea de costa con un área de 10.269 ± 1.128 $m^2$ (media ± desvío estándar). En estas bandas las plantas suelen disponerse en parches aproximadamente circulares los cuales se distribuyen de forma agregada. Los perfiles topográficos indican que la distancia vertical y horizontal, con respecto al punto de cero hidrográfico (i.e., en marea baja con valor de cero), a la que se desarrollan las plantas corresponde a los 3,10 m y 30 m respectivamente (Fig. 5) con una pendiente total prácticamente nula de 2,5°. En estos sitios las plantas quedan completamente sumergidas durante aproximadamente cuatro horas durante cada marea alta. En las costas rocosas estudiadas se observa una zonación vertical, constituida por bandas dominadas por distintos organismos. Típicamente, el nivel inferior (aproximadamente entre los 1 y 2,5 m con respecto al cero hidrográfico) está dominado por el alga roja *Corallina officinalis,* la cual es reemplazada, en el nivel medio (~ 2,50 a 3 m), por los mejillines nativos *Brachidontes rodriguezii* y *Brachidontes purpuratus,* que pasan a ser los organismos dominantes de este nivel. Al aumentar la altura y la distancia a la línea de marea cero, comienzan a observarse los primeros parches de *Spartina densiflora*, los cuales alcanzan su máxima densidad en el nivel medio-superior (~ 3 a 3,30 m) donde suelen dominar junto a los mencionados mejillines y a la especie de cirripedio intermareal introducida *Balanus glandula*. Los parches de *S. densiflora,* independientemente del nivel en el que se ubiquen, tienen invariablemente sus raíces y rizomas cubiertas por *B. rodriguezii* y *B. purpuratus*. Finalmente, en el nivel superior (~ 3,30 a 4 m) se comienza a observar una disminución en la cantidad de parches de *S. densiflora* y los sitios sin vegetación están dominados por *B.*

*glandula* o bien son áreas de suelo desnudo. Las marismas muestreadas para este estudio estuvieron vegetadas por stands monoespecíficos de *S. densiflora* a excepción de Cerro donde se hallaron ejemplares aislados (en espacio y tiempo) de *Sarcocornia perennis* en el borde superior del intermareal.

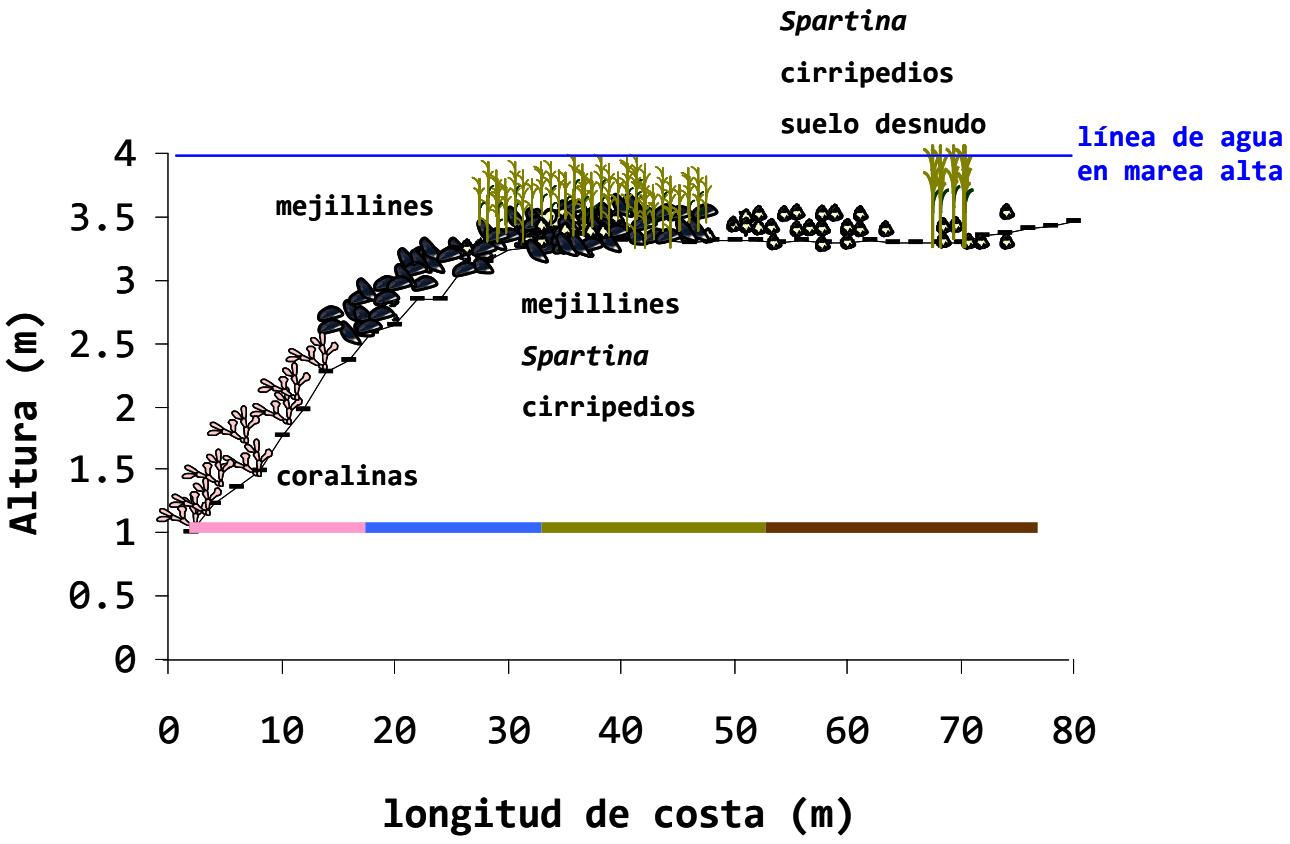


**Figura 5**. Perfil topográfico de la costa que incluye una marisma rocosa, indicando de modo esquemático la altura y la distancia a la costa con respecto al cero hidrográfico argentino a la cual se desarrollan las bandas definidas por los distintos organismos dominantes. Los colores de las líneas horizontales demarcan los distintos niveles y específicamente la ubicación de la marisma rocosa. Con rosa: nivel inferior; azul: nivel medio; verde: nivel medio-superior marisma rocosa; marrón: nivel superior.

Entre las variables estudiadas se observó que el sedimento, tanto el que se encuentra entre la vegetación como por fuera de ella, está representado por todos los tamaños de grano considerados. Sin embargo, entre la vegetación la fracción predominante son las arenas muy finas (44%) seguidas de las gravas, arenas finas y limos todas ellas mostrando valores que van entre el 10 y 15% (Fig. 6). Por otro lado, fuera de los parches vegetados las gravas constituyen un 59 % del total y el resto de las fracciones no superan el 10% (Fig. 6).

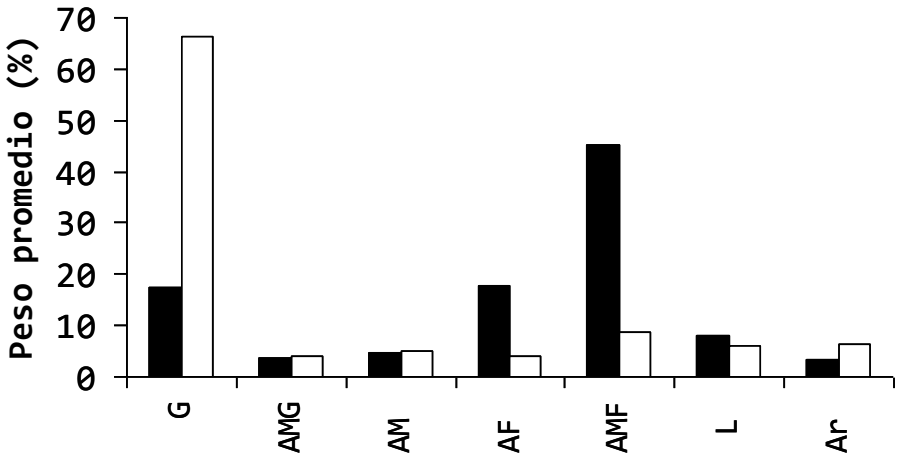


**Figura 6**. Histograma de barras indicando el porcentaje de las fracciones de sedimento halladas en sitios con vegetación (barras negras) y sitios sin vegetación (barras blancas). G: gravas; AMG: arenas muy gruesas; AM: arenas medias; AF: arenas finas; AMF: arenas muy finas; L: limos; Ar: arcillas.

En cuanto a la pérdida de masa sufrida por las semi esferas de yeso colocadas dentro y fuera de los parches vegetados, se encontró que dentro de parches vegetados la pérdida de peso ($\Delta P = 8,5 \pm 0,8$) fue significativamente menor que cuando fueron ubicadas fuera de ellos ($\Delta P = 9,5 \pm 0,6$) (ANOVA; $F_{1,\ 18} = 12,8$; $p = 0,002$), indicando que dentro de los parches la erosión por olas sería menor. Así mismo, cuando se estimó la tasa de desecación, colocando esponjas saturadas en agua de mar dentro y fuera de la vegetación, se observó que la pérdida de agua sufrida por las esponjas ubicadas entre los parches vegetados ($\Delta P = 4,7 \pm 1,5$) fue significativamente menor que en aquellas ubicadas fuera de los mismos ($\Delta P = 8,4 \pm 3,2$) (ANOVA; $F_{1,\ 12} = 7,4$; $p = 0,018$). Análogamente, la temperatura aérea superficial difirió significativamente entre parches (ANOVA; $F_{1,\ 18} = 59,2$; $p < 0,001$) siendo menor entre la vegetación, con un valor medio de 25,5 (SD ± 1,4°C), mientras que fuera de ella el valor medio fue de 30,2 (SD ± 1,2°C).

En las muestras de macroinvertebrados obtenidas entre y fuera de la vegetación se encontró un total de 22 taxa de las cuales dos especies fueron exóticas, cinco criptogénicas y siete nativas (Tabla I) (siguiendo a Orensanz et al. 2002). El total de individuos hallados fue de 240.537 pertenecientes a cinco Phyla, y de éstos,

los artrópodos fueron los que presentaron mayor riqueza taxonómica, con 10 taxa. En cambio, los más abundantes fueron los moluscos bivalvos representando el 45 % del total de individuos hallados. Tanto en sitios vegetados como en los sitios sin vegetar los bivalvos, específicamente *Brachidontes rodriguezii* y *Brachidontes purpuratus,* fueron los organismos de mayor abundancia en todas las estaciones (Tabla II). Su abundancia promedio fue de 133 (SD ± 51) individuos·100 $cm^2$ en sitios vegetados y de 160 (SD ± 42) individuos·100 $cm^2$ en sitios sin vegetar. Otras taxa que mostraron alta abundancia fueron el tanaidaceo *Tanais dulongii,* el cirripedio introducido *Balanus glandula* y el isópodo *Pseudosphaeroma* sp. (Tabla II). Aunque los anfípodos, en general, fueron raros se observó que durante las estaciones cálidas en los sitios vegetados la especie criptogénica *Orchestia gammarella* puede alcanzar porcentajes de abundancia elevados. Del mismo modo, si bien la mayoría de los poliquetos fueron raros, estando incluso en algunos momentos ausentes, en ciertos sitios sin vegetar se destacó B*occardia polybranchia* que alcanzó abundancias considerables (media ± SD, 55 ± 34 individuos·100 $cm^2$).

Todas las muestras vegetales fueron de la única especie que domina las marismas consideradas en este Capítulo: *Spartina densiflora*. Esta especie mostró una biomasa total anual promedio de 22,5 g de peso seco·100 $cm^2$, con un promedio de 3,2 y 19,2 g de peso seco·100 $cm^2$ de biomasa aérea y subterránea respectivamente. Durante el verano y el otoño se observaron los promedios más altos de biomasa aérea y los mínimos fueron en invierno y primavera (Fig. 7). Por su parte, los mayores valores de biomasa subterránea se obtuvieron en otoño y primavera y los valores más bajos se observaron en invierno y verano (Fig. 7). En promedio, la altura de las hojas de *S. densiflora* en estos sistemas fue de 27 cm (SD ± 6), encontrándose máximos de 41 cm y mínimos de 15 cm. En relación a la cobertura, la misma promedió un 40 % (SD ± 25), pudiendo alcanzar el 100% en algunos parches, mientras que en otros no superó el 5%. Por su parte, el imbricado sistema radicular que forma esta especie, el

cual incluye raíces adventicias y rizomas, penetra los poros intersticiales de la roca sedimentaria proporcionando a las plantas una fuerte sujeción al sustrato. El espesor de este sistema radicular es variable, encontrándose un promedio de 8 cm de espesor (SD ± 2), pudiendo haber máximos de 20 cm y mínimos de 2 cm (Fig. 8). En este sentido se observó que, a lo largo de la zona vegetada de las marismas estudiadas, las plantas suelen presentar raíces más profundas a medida que aumenta la distancia con la línea asociada al nivel de marea cero.

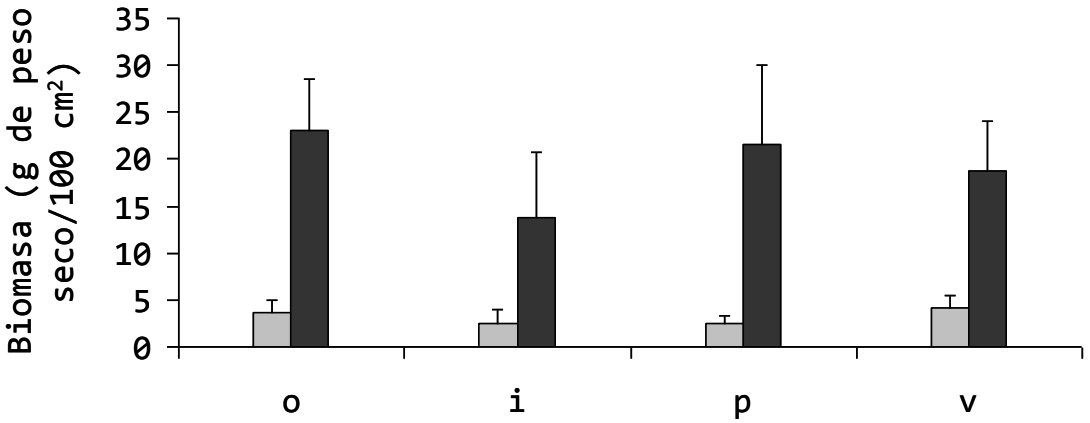


**Figura 7**. Valores medios y desvío estándar de biomasa vegetal aérea (barra gris) y subterránea (barra negra) para cada una de las estaciones muestreadas. i: invierno; o: otoño; p: primavera; v: verano.

**Figura 8**. Fotografías de distintos ejemplares de *Spartina densiflora* mostrando valores extremos de espesor de raíces. En la parte superior raíces de 2 cm de espesor provenientes del nivel inferior de la banda vegetada, y en la parte inferior raíces de 20 cm de espesor provenientes de la parte superior de la banda vegetada. Fotos: A. Bortolus.

### 3.5. Discusión

Las marismas rocosas de Patagonia consideradas en este estudio se desarrollan sobre plataformas de abrasión costera (comúnmente denominadas “restingas”) ubicadas en lugares moderadamente expuestos a la acción del oleaje donde el sustrato es roca sedimentaria friable (Bortolus et al. 2009; Sueiro obs. pers.). En estos ambientes, que aparentan ser intermedios entre un intermareal rocoso y una tradicional marisma de sustrato blando, las plantas empiezan a observarse a 30 m de distancia de la línea de marea baja y 3,10 m de altura con respecto al nivel del cero hidrográfico. Al igual que en la mayoría de los intermareales (Connell 1961, Paine 1966, Dayton 1971, Adam 1993, Bertness 1999), en estas marismas se evidencia una zonación vertical que puede observarse como bandas paralelas a la línea de costa y dominadas por distintos organismos. En particular, la banda vegetada ubicada en el nivel medio-superior suele estar co dominada por la halófita *Spartina densiflora,* los mejillines nativos *Brachidontes rodriguezii* y *Brachidontes purpuratus* y el cirripedio introducido *Balanus glandula*. *S. densiflora* constituye una de la especies vegetales nativas más comunes de las marismas de Argentina (Bortolus 2006, Isacch et al. 2006, Bortolus 2010), así como *B. rodriguezii* y *B. purpuratus* representan a las especies más conspicuas de bivalvos de los intermareales rocosos de Sudamérica (Alvarado y Castilla 1996, Adami et al. 2004, Borthagaray y Carranza 2007).

En las marismas rocosas, Spartina densiflora se dispone en forma de parches alargados, de tamaño variable, y asociados a variables abióticas y bióticas que difieren de las que se dan por fuera de las áreas vegetadas del intermareal. Entre las hojas y tallos de estas plantas se encontró que la fracción predominante de sedimento posee un tamaño de grano menor que la fracción predominante fuera de los parches. Esta diferencia puede estar determinada por la presencia de las estructuras aéreas de la vegetación, las cuales son capaces de disminuir el flujo de agua y

reducir la turbulencia, permitiendo la depositación, estabilización y retención de partículas en suspension (Christiansen et al. 2000). Asímismo, dentro de los parches vegetados tanto la erosión por olas, la tasa de desecación, como la temperatura aérea superficial son menores con respecto a los valores observados de estas variables fuera de los mismos, lo cual indicaría que la vegetación estaría amortiguando las variables físicas estresantes de estos ambientes (efecto "buffer"). Si bien se ha documentado que la generación de hábitat por organismos bioingenieros es un proceso importante en la estructuración de comunidades tanto en ambientes acuáticos como terrestres (Jones et al. 1994, 1997a), parece ser más común en ambientes con alto estrés físico (Bertness y Leonard 1997), ya que la sola presencia de las especies que crean hábitats, modifica numerosos parámetros ambientales reduciendo, en muchos casos, el estrés físico a niveles tolerables para otras especies (Bruno y Kennedy 2000, Bortolus et al. 2002).

Los ensambles de macroinvertebrados de las marismas rocosas mostraron estar constituidos por una o dos especies dominantes, unas pocas con abundancias medias y la mayoría con baja abundancia. Este patrón de abundancia es un hecho muy característico de las comunidades en general (Krebs 1986). La mayor riqueza taxonómica fue observada dentro del Phylum Arthropoda, mientras que los organismos más abundantes dentro y fuera de los parches vegetados fueron los bivalvos *Brachidontes rodriguezii* y *Brachidontes purpuratus*. Particularmente, se observó una fuerte asociación entre *Spartina densiflora* y los mencionados bivalvos, los cuales se fijan a los tallos y raíces de las plantas a través de los filamentos segregados por la glándula del biso. Trabajos anteriores han indicado que el éxito de algunas especies de plantas intermareales puede estar limitado por los disturbios físicos (como por ejemplo, los fuertes vientos, el oleaje, etc.) que erosionan y rompen la capa de raíces, impidiendo su crecimiento y colonización (Redfield 1972). En consecuencia, ha sido sugerido que este tipo de asociación entre plantas y bivalvos podría estar relacionada a la

posibilidad de evitar estos problemas, ya que los fuertes filamentos de los bivalvos obligan a las raíces a permanecer unidas y pueden desempeñar un papel importante en la sujeción de las plantas al sustrato (Bertness 1984, Bos y van Katwijk 2007). Asimismo, se ha encontrado que esta relación planta-bivalvo representaría un mutualismo facultativo, en la cual los bivalvos (además de reforzar la sujeción de la vegetación al sustrato) favorecen la producción primaria de la vegetación al aumentar los nutrientes disponibles a través de la depositación de materia fecal (Jordan y Valiela 1982, Bertness 1984). Por su parte, las plantas aumentan el crecimiento y la supervivencia del mejillín a través de la producción de desechos disponibles como alimento y del aporte de sus estructuras que sirven de refugio ante depredadores (Stiven y Kuenzler 1979). En algunos casos, se observó que, dentro de la franja vegetada, los sitios sin vegetar pueden estar dominados tanto por *Brachidontes* spp. como por *Balanus glandula*. En dichas franjas, los bivalvos se disponen en varias capas de individuos formando estructuras tridimensionales (Castilla et al. 1989, Prado y Castilla 2006), mientras que los cirripedios forman una única capa donde los individuos se encuentran fuertemente cementados al sustrato. Esto da lugar a un interesante escenario ecológico donde, en un mismo nivel intermareal, se encuentran parches de tres conocidos bioingenieros. Estos, además de denotar diferencias biológicas y ecológicas, difieren tanto en la cantidad como en el tipo de elementos estructurales que proporcionan al ambiente, generando un gradiente de complejidad de hábitat, lo cual podría reflejarse en la riqueza, diversidad, abundancia y composición de los ensambles de macroinvertebrados asociados a ellos.

El patrón de abundancia de biomasa aérea observado para *Spartina densiflora* en este trabajo coincide con lo registrado por diversos estudios en los que los valores máximos anuales de biomasa aérea se producen a finales de verano y durante el otoño, al finalizar la floración (Nieva 1996, González Trilla et al. 2010). En efecto, las fanerógamas, en general, alcanzan su biomasa máxima

durante la estación de floración y maduración de los frutos, para a continuación declinar hasta el período de aparición de nuevas hojas según el ciclo anual de crecimiento (Crawley 1989). Por su parte, la menor abundancia de biomasa subterránea observada durante las estaciones de invierno y verano podría deberse a una inhibición del crecimiento por bajas y altas temperaturas respectivamente (Eissenstat y Yanai 1997, Lambers et al. 1998). La biomasa subterránea excedió sustancialmente la biomasa aérea, lo cual suele ser una característica común en marismas y en un amplio rango de ecosistemas (Nieva 1996, Eissenstat y Yanai 1997). El mantenimiento de una tupida red de estructuras vegetales subterráneas ayudaría a prevenir los procesos erosivos en marismas de fondos blandos pero también contribuyen a la fijación de *Spartina* al sustrato en ambientes con alto grado de exposición como los son las marismas rocosas.

Los resultados obtenidos en este Capítulo describen un ambiente novedoso donde se conjugan características propias de los intermareales rocosos y características propias de las marismas clásicas de sustratos blandos, dando como resultado las denominadas marismas rocosas, con sus particularidades. En ellas la presencia de una especie bioingeniera vegetal dominante, *Spartina densiflora*, aporta condiciones microambientales y biológicas particulares que difieren de los sitios sin vegetar. Esto da como resultado un aumento en la heterogenedidad y complejidad del ambiente a escala de paisaje, lo que a su vez tiene potenciales consecuencias sobre la biodiversidad local.

## 3.6. Tablas

**Tabla I**. Lista taxonómica de los organismos hallados considerando todas las muestras vegetadas y sin vegetar. Las letras entre paréntesis indican, (E): especie exótica; (C): especie criptogénica; (N): especie nativa.

**Phylum Cnidaria**
Clase Anthozoa
Actiniaria

**Phylum Arthropoda**
Clase Cirripedia
**Orden Sessilia**
*Balanus glandula* Darwin, 1854 (E)
Clase Crustacea
**Orden Amphipoda**
*Orchestia gammarella* (Pallas, 1766) (C)
*Ampithoe valida* Smith, 1873 (C)
*Melita palmata* (Montagu, 1804) (C)
*Monocorophium insidiosum* (Crawford, 1937) (E)
**Orden Tanaidacea**
*Tanais dulongii* (Audouin, 1826) (C)
**Orden Isopoda**
*Exosphaeroma* sp.
*Pseudosphaeroma* sp.
*Idotea* sp.
**Orden Decapoda**
*Cyrtograpsus altimanus* Rathbun, 1914 (N)

**Phylum Annelida**
Clase Polychaeta
*Eulalia* sp.
*Boccardia polybranchia* (Haswell, 1885) (C)
*Scoletoma tetraura* (Schmarda, 1861) (N)
Orbiniidae
Syllidae
Capitellidae

**Phylum Mollusca**
Clase Bivalvia
*Brachidontes rodriguezii* (d'Orbigny, 1846) (N)
*Brachidontes purpuratus* (Lamarck, 1819) (N)
*Lasaea* sp.
*Mytilus* sp.
Clase Gastropoda
*Siphonaria lessoni* Blainville, 1824 (N)
*Trophon geversianus* (Pallas, 1774) (N)
**Phylum Nemertea**

**Tabla II**. Clasificación de los taxa según sus porcentajes totales de abundancia, distinguidos por marisma, estación y muestras según fueran vegetadas o sin vegetar. r: raro (0% < P < 1%); e: escaso (1% < P < 10%); a: abundante (10% < P < 50%); ma: muy abundante (50% < P < 100%). o: otoño; i: invierno; p: primavera; v: verano.

| | **Ambrosetti** | | | | | | | | **Casino** | | | | | | | | **Cerro** | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | **vegetado** | | | | **sin vegetación** | | | | **vegetado** | | | | **sin vegetación** | | | | **vegetado** | | | | **sin vegetación** | | | |
| **Taxa** | **o** | **i** | **p** | **v** | **o** | **i** | **p** | **v** | **o** | **i** | **p** | **v** | **o** | **i** | **p** | **v** | **o** | **i** | **p** | **v** | **o** | **i** | **p** | **v** |
| Anémona | e | e | r | e | r | r | | r | e | e | e | e | r | e | e | e | r | r | r | e | | r | | |
| *Balanus glandula* | a | r | a | a | a | r | r | r | r | e | e | e | e | e | r | e | e | e | a | e | a | a | a | a |
| *Orchestia gammarella* | e | e | e | e | r | r | r | r | r | r | r | e | | | | | r | r | r | e | | r | r | r |
| *Ampithoe valida* | | | | | | | | | | | r | | | | | | r | | | | r | r | | |
| *Melita palmata* | | r | | | e | r | | e | | r | r | r | r | r | r | r | r | r | r | r | | r | | |
| *Monocorophium insidiosum* | r | r | r | | r | r | r | e | r | r | | r | r | r | r | r | r | r | r | r | r | r | r | r |
| *Tanais dulongii* | e | e | e | r | a | a | e | e | a | a | a | a | a | a | a | a | a | a | a | e | e | a | e | e |
| *Exosphaeroma* sp. | | r | | | | e | | | | r | e | r | | r | e | r | e | r | | r | e | | | |
| *Pseudosphaeroma* sp. | e | e | e | e | r | e | r | e | e | e | a | a | e | e | e | e | e | e | a | e | e | a | e | a |
| *Idotea* sp. | | | | | | | | | | r | | | | | | | | | r | | | | | |
| *Cyrtograpsus altimanus* | e | r | r | r | e | r | r | r | e | r | r | r | e | r | r | r | r | e | r | r | r | r | | r |
| *Eulalia* sp. | r | r | r | r | r | r | r | r | r | r | r | r | e | r | r | r | r | r | r | r | r | r | r | r |
| *Boccardia polybranchia* | r | r | r | r | r | e | r | e | r | r | r | r | e | e | e | a | r | r | e | r | a | a | a | a |
| *Scoletoma tetraura* | | | | | | | | | r | r | | r | | | | | r | | r | r | | | | |
| Orbiniidae | | r | | | | | | | r | e | e | r | | r | e | | r | r | r | r | r | r | | r |
| Syllidae | | | | | r | r | | r | r | | r | r | r | r | | r | r | r | r | r | | r | r | r |
| Capitellidae | | r | | r | | r | | r | r | r | r | r | r | r | e | r | | | | | | | | |
| *Brachidontes* spp. | ma | ma | ma | ma | ma | ma | ma | ma | ma | a | a | a | ma | ma | a | ma | ma | ma | ma | ma | a | a | a | a |
| *Lasaea* sp. | r | r | r | r | | r | | r | | r | r | r | r | r | r | | | r | r | r | r | r | r | r |
| *Mytilus* sp. | r | r | r | e | r | r | r | r | e | r | r | r | r | r | r | r | e | e | r | r | r | r | | |
| *Siphonaria lessoni* | e | e | e | e | e | e | e | e | e | e | e | e | e | e | e | e | e | e | e | e | e | e | e | e |
| *Trophon geversianus* | | | | | | | | | | | | | | | | | | r | | | | | | |
| Nemertino | r | r | r | r | r | r | r | e | r | e | r | e | e | r | e | r | | e | r | e | r | r | r | r |

# Capítulo II

## Plantas vasculares, bivalvos, cirripedios y sus ensambles de macroinvertebrados asociados *

*Parte de este capítulo fue publicado como: Sueiro MC, Bortolus A, Schwindt E (2011) Habitat complexity and community composition: Relationships between different ecosystem engineers and the associated macroinvertebrate assemblages. Helgoland Marine Research 65:467–477.

# 4. CAPITULO II: PLANTAS VASCULARES, BIVALVOS, CIRRIPEDIOS Y SUS ENSAMBLES DE MACROINVERTEBRADOS ASOCIADOS

**4.1. Resumen.** Numerosas especies bioingenieras que habitan ambientes intermareales han sido reportadas como estrucuradoras de diferentes tipos de comunidades. La magnitud de esta influencia a menudo depende de la complejidad del hábitat generada/ofrecida por los bioingenieros. En general, es aceptado que un aumento en la complejidad del hábitat se traducirá en un aumento en la biodiversidad y / o la abundancia de la fauna asociada. Las marismas rocosas, distribuidas a lo largo de la costa Patagónica, pueden estar dominadas por pastos del género *Spartina,* bivalvos mitílidos y una especie introducida de cirripedio. Cada uno de ellos proporciona un hábitat con distinta complejidad estructural, por lo cual este sistema permite plantearse los siguientes objetivos: (i) determinar cuán diferente es un ensamble de macroinvertebrados cuando es dominado por diferentes bioingenieros, y (ii) determinar si existe una relación positiva entre el aumento en la complejidad de hábitat y la riqueza taxonómica, la diversidad y la densidad total de individuos en los ensambles. Para abordar dichos objetivos se compararon tres escenarios ecológicos con complejidades de hábitat decreciente: *Spartina*-mitílidos, mitílidos, y cirripedios. Se encontraron en total 22 taxa, principalmente crustáceos y poliquetos. La mayoría de los taxa estuvieron presentes en los tres habitats, sin embargo las densidades relativas de algunos de ellos fueron marcadamente diferentes entre ellos. Si bien se encontró que la riqueza taxonómica y la diversidad se relacionaron positivamente con la complejidad del hábitat y que la densidad total mostró una tendencia opuesta, estas relaciones no se extendieron a todos los niveles de complejidad considerados, ya que entre los hábitats de máxima e intermedia complejidad no hubo diferencias en ninguno de los parámetros comunitarios evaluados.

## 4.2. Introducción

En la actualidad, el concepto de bioingeniería es ampliamente reconocido y aceptado por ecólogos de todo el mundo, y hace referencia a la modificación, mantenimiento, o creación de hábitats mediada por organismos denominados bioingenieros (Jones et al. 1997a). Los organismos bioingenieros pueden así alterar la complejidad del ambiente en que viven, afectando a las comunidades asociadas (Jones et al. 1994, 1997a, Crooks 2002). Según McCoy y Bell (1991) la complejidad es una variable del ambiente que queda determinada por la abundancia absoluta de los distintos componentes estructurales del hábitat y es considerada determinante de la diversidad biológica. Por lo tanto, la magnitud de la influencia de los diferentes bioingenieros sobre la comunidad asociados, a menudo, depende de la complejidad de hábitat que éstos introduzcan en el ambiente y la forma en que dicha complejidad module las fuerzas ambientales y/o los procesos biológicos que dan forma dichas comunidad (Gutiérrez y Iribarne 2004, Hastings et al. 2007, Bouma et al. 2009).

Muchas especies bioingenieras autogénicas o "formadoras de hábitat" presentes en ambientes costeros son capaces de afectar a la biota asociada mediante el aumento en la complejidad del hábitat a través de sus propias estructuras físicas (McKinnon et al. 2009, Christie et al. 2007). Tal aumento en la complejidad se da como consecuencia del suministro de espacio habitable con el aporte de sus diferentes componentes estructurales y/o mediante la generación de cambios cuantitativos en la cantidad de espacio habitable. Por ejemplo, los bancos de bivalvos, los organismos formadores de arrecifes y muchas especies de plantas forman estructuras muy compactas e imbricadas por encima y por debajo del sustrato en ambientes de fondos blandos. De esta manera aumentan la disponibilidad de superficie dura para el asentamiento de larvas y el suministro de nuevos refugios contra los depredadores y las condiciones físicas desfavorables (Schwindt et al. 2001, Callaway

2006, Levin et al. 2006, Commito et al. 2008, Jackson et al. 2008, Buschbaum et al. 2009, Maggi et al. 2009).

En general, un aumento en la complejidad del hábitat aumenta la diversidad y/o la abundancia de la fauna asociada (Crooks 2002, Bouma et al. 2009). Esta es una idea intuitivamente aceptada incluso fuera del ambiente académico científico, dando fundamento por ejemplo al hundimiento de barcos, autos y neumáticos para enriquecer la diversidad en parques de buceo recreativo (Fig. 1). La hipótesis subyacente es que una mayor complejidad estructural proporcionará más recursos, hábitats y nichos que serán ocupados por una mayor cantidad de especies (Connor y McCoy 2001). Sin embargo, la intuición no siempre se ve acompañada por los resultados de investigaciones científicas publicadas. Los trabajos compilados en la Tabla I (pág. 54), muestran que la dirección del efecto ejercido por distintos bioingenieros generando diferente complejidad de hábitat puede ser difícil de predecir.

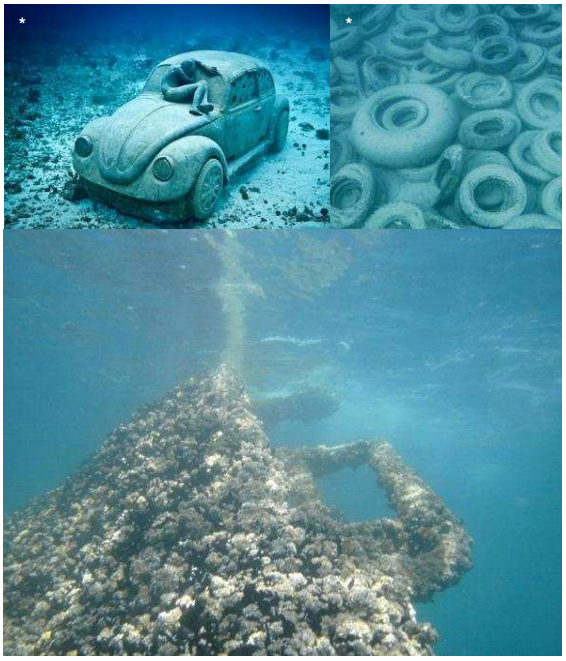

**Figura 1.** Distintos objetos sumergidos a fin de aumentar la biodiversidad de especies marinas. Parte superior: réplica de un auto hecha en concreto sumergido en el Museo Submarino de Cancún (México) y algunos de los millones de neumáticos arrojados en aguas de Fort Lauderdale (EEUU). Parte inferior: buque Folias hundido en las aguas de Puerto Madryn (Argentina; Foto: G. Trobbiani).

*Foto en parte superior tomadas de http://www.elmundo.es/america/2011/08/04/mexico/1312476692.html y http://www.xatakaciencia.com/medio-ambiente/buceando-entre-neumaticos-o-entre-bolas-negras

En algunas marismas rocosas de la Patagonia (ver Capitulo I) se pueden encontrar conviviendo y caracterizando la zona intermareal media-superior tres conocidos bioingenieros: pastos del género *Spartina* (siempre asociados a matrices de bivalvos mitílidos

cubriendo sus raíces), bivalvos mitílidos (*Brachidontes* spp.) y una especie introducida de cirripedio (*Balanus glandula*). Estos organismos han sido reportados alterando la temperatura, la penetración de la luz, la fuerza del oleaje, la sedimentación y la disponibilidad de alimentos, variables que a su vez afectan la abundancia y distribución de la fauna de invertebrados asociados (por ejemplo, pastos: Capehart y Hackney 1989, Netto y Lana 1999, Hedge y Kriwokwen 2000, Bortolus et al. 2002; bivalvos: Thiel y Ullrich 2002, Adami et al. 2004, Prado y Castilla 2006; cirripedios: Bros 1980, Barnes 2000, Harley 2006). Sin embargo, las diferencias en la cantidad de estructura de estas tres especies bioingenieras ofrecen tres escenarios naturales contrastantes con una complejidad de hábitat decreciente (de mayor a menor: *Spartina*-mitílido, mitílido, y cirripedio) que permite plantearse los siguientes **objetivos**: (i) determinar cuán diferente son los ensambles de macroinvertebrados cuando están asociados a diferentes bioingenieros; (ii) determinar si existe una relación positiva entre el aumento en la complejidad de hábitat y la riqueza taxonómica, la diversidad y la densidad total de individuos en los ensambles.

## 4.3. Materiales y Métodos

**4.3.1. Sitio de estudio.** Los estudios de campo del presente Capítulo se llevaron a cabo en las marismas rocosas distribuidas a lo largo de la costa del Golfo Nuevo en la Patagonia Argentina (42°50´ S, 64°50´ O) (Fig. 2). En estos ambientes (para una mayor descripción ver Cap. I) el nivel intermareal medio-superior está habitado por el pasto *Spartina densiflora,* los bivalvos mitílidos nativos *Brachidontes purpuratus* y *Brachidontes rodriguezii* y por la única especie de diente de perro intermareal de la región, el cirripedio introducido *Balanus glandula*. En este sistema *S. densiflora* posee una matriz muy compacta y densa de raíces y rizomas (biomasa media ± SD; 19,2 ± 7,5 g·100 $cm^{-2}$; Cap. I), que a su vez está cubierta por una densa capa de mitílidos (densidad media ± SD; 133 ± 51 ind·100 $cm^{-2}$; Cap. I) por debajo de un canopeo de altura promedio de 27 cm (biomasa media ± SD; de 3,2 ± 1,4 g·100 $cm^{-2}$; Cap. I) (Bortolus et al. 2009; Fig. 2). Son estos hábitats conformados por esta asociación de *S. densiflora* y mitílidos los que proporcionan la mayor cantidad de espacio disponible y microhábitats con sus diferentes componentes estructurales, generando así el hábitat más complejo. El siguiente nivel de complejidad lo proporcionan los mitílidos. En este caso, los mitílidos son el único componente estructural que forma arreglos tridimensionales con sus múltiples capas de individuos, proporcionando un nivel intermedio de espacio disponible y microhábitats (densidad media ± SD; 160 ± 42 ind·100 $cm^{-2}$; Cap. I, Fig. 2) (Adami et al. 2004, Bertness et al. 2006, Prado y Castilla 2006). Por último, el nivel más simple en complejidad de hábitat es generado por las capas simples (menos de 1 cm de altura) formadas por los cirripedios (densidad media ± SD; 146 ± 59 ind·100 $cm^{-2}$) sin mitílidos ni pastos (Schwindt 2007, Savoya y Schwindt 2009; Fig. 2). El cirripedio *Balanus glandula,* único componente estructural de estos hábitats, se encuentra fuertemente cementado al sustrato y previene la formación de comunidades sub-superficiales de invertebrados que a menudo se encuentran por debajo de las matrices

de mitílidos los que se unen al sustrato a través de los filamentos del biso.

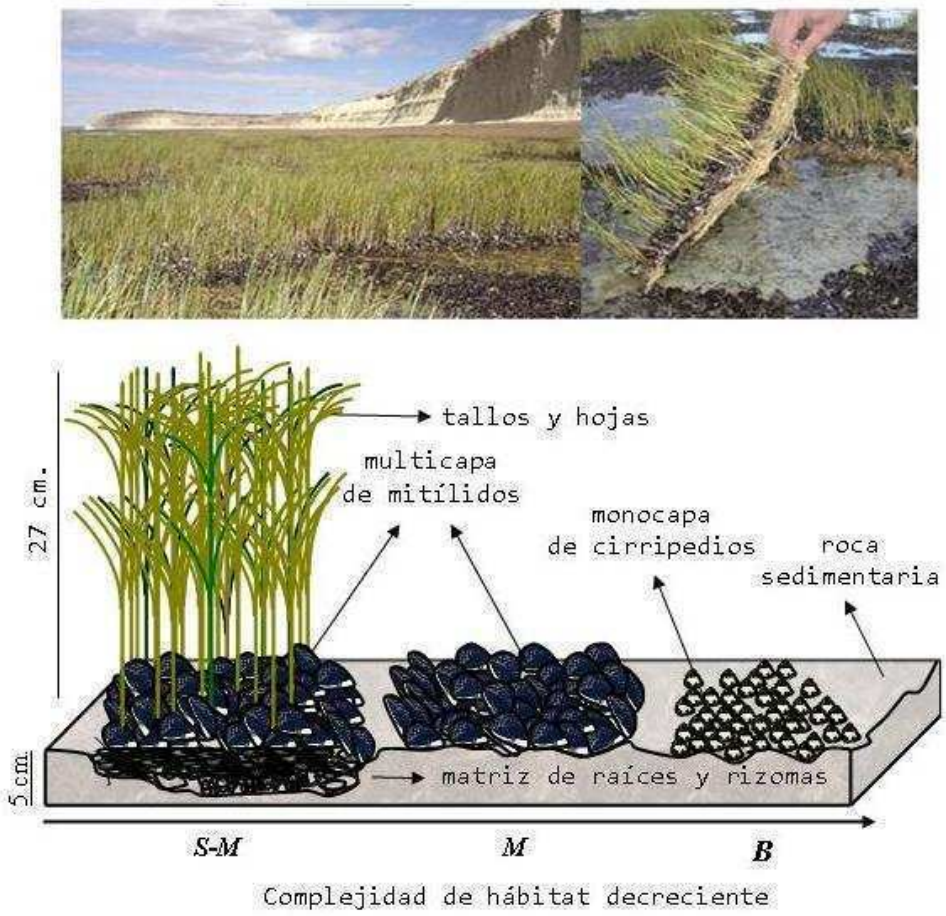


**Figura 2.** Parte superior: fisonomía de un paisaje típico de marisma rocosa, con detalle de un parche generado por la bioingeniera *Spartina densiflora*. Parte inferior: representación esquemática de los bioingenieros estudiados que habitan las marismas rocosas. Parche de *Spartina*-mitílidos (SM), parche de mitílidos (M), y parche de cirripedios (B). (Fotos: A. Bortolus).

**4.3.2. Diseño de muestreo.** Para estudiar los ensambles de macrofauna asociados a cada bioingeniero, se obtuvieron al azar de la banda vegetada, muestras de 20 x 20 cm durante el período 2007-2009 y se ubicaron en las siguientes categorías: (1) hábitats de *Spartina*-mitílidos (n = 10, en adelante SM), (2) hábitats de mitílidos (n = 10, en lo sucesivo M) y (3) hábitats de cirripedios (n = 10, en adelante B). En el campo, las muestras fueron colocadas cuidadosamente en bolsas plásticas y transportadas en heladeras con hielo. En el laboratorio, las estructuras vegetales aéreas y subterráneas de las muestras SM fueron separadas a mano bajo lupa, el resto fue lavado a través de un tamiz con malla de 0,5 mm. Este procedimiento también fue realizado para el resto de las muestras (M y B). Las fracciones retenidas en el tamiz fueron fijadas en formol al 10% durante 48 horas y luego preservadas en etanol al 70%. Los organismos retenidos en el tamiz (con exclusión de los mitílidos y cirripedios cuando formaron el hábitat muestreado) fueron contados e identificados hasta el nivel taxonómico más bajo que fue posible. Varios ejemplares de cada especie recolectada fueron depositados en la colección de invertebrados del CENPAT (www.cenpat.edu.ar).

**4.3.3. Análisis estadísticos.** Para examinar los ensambles de macroinvertebrados asociados a cada bioingeniero se utilizaron análisis multivariados realizados mediante el programa Primer (Clarke y Warwick 1994). La matriz de datos de las especies de macroinvertebrados fue transformada a la raíz cuarta a fin de disminuir el peso de las especies dominantes. Para explorar las similitudes y diferencias entre los ensambles se utilizaron escalamientos multidimensionales no métricos (MDS), mientras que la existencia de diferencias entre la composición de los ensambles se evaluaron utilizando análisis de similitud (ANOSIM). Por último, a fin de determinar cuáles son los taxa que más contribuyeron a las diferencias entre los hábitats se realizó un análisis de porcentaje de similitud (SIMPER). Además, la riqueza taxonómica, la diversidad (índice de Shannon *H*) y la densidad total (ind · 100 $cm^{-2}$) de los hábitats se compararon dentro de cada temporada mediante ANOVAs de

una vía fija o utilizando el test no paramétrico de Kruskal-Wallis cuando las varianzas fueron heterogéneas y no pudieron ser estabilizadas tras diferentes transformaciones. Las diferencias significativas entre los valores medios fueron evaluadas con un test *a posteriori* de Tukey después del ANOVA o con comparaciones múltiples de rangos medios, después de la prueba de Kruskal-Wallis (Zar 1999).

## 4.4. Resultados

Considerando los tres hábitats generados por cada uno de los bioingenieros conjuntamente se encontró un total de 103.287 macroinvertebrados pertenecientes a 22 taxa, siendo los más frecuentes crustáceos y poliquetos (Tabla II). De los 22 taxa, 11 de ellos aparecieron en más de la mitad de las muestras de SM y M, mientras que solo 5 taxa estuvieron en más de la mitad de las muestras de B (Tabla II). Observando la Tabla II, se advierte que las especies más abundantes y de alta ocurrencia mostraron una distribución diferencial entre los hábitats: el tanaidaceo criptogénico *Tanais dulongii* fue más abundante en M (Kruskal-Wallis: H = 70,2, p <0,01, test post-hoc, M> SM > B), mientras que el isópodo *Pseudosphaeroma* sp., el poliqueto *Boccardia polybranchia* y la lapa *Siphonaria lessoni* lo fueron en los hábitats B (Kruskal-Wallis: H = 61,3, p <0,01, test post-hoc: B> SM = M; H = 75,2, p <0,01, test post-hoc: B> M > SM; H = 40,1, p <0,01, test post-hoc, B > M > SM, respectivamente). De los taxa totales identificados, un 70% fueron comunes a los tres hábitats y sólo el isópodo *Idotea* sp., el gasterópodo *Trophon geversianus* y el poliqueto lumbrinerido *Scoletoma tetraura*, se encontraron exclusivamente en SM pero en densidades muy bajas y en una sola muestra, excepto *S. tetraura* que apreció en 7 muestras (≤ 0,01 ind.100 $cm^{-2}$, Tabla II). Sin embargo, el anfípodo *Orchestia gammarella* se encontró en densidades apreciables y en más de la mitad de las muestras exclusivamente en SM (Kruskal-Wallis, H = 23,2, p <0,01, test post-hoc, SM> M = B, Tabla II).

En los gráficos de ordenamiento, en cada una de las estaciones, se pueden distinguir dos grupos con un nivel de estrés potencialmente útil, uno de ellos conteniendo los hábitats SM y M y otro grupo con los hábitats B (Fig. 3). Asimismo, los resultados del análisis de similitud (ANOSIM) indican que la composición de los ensambles de macroinvertebrados asociados a los hábitats B se diferencia significativamente de SM y M en todas las estaciones

excepto en el invierno, cuando la composición de M y B muestra un leve grado de solapamiento. Por otro lado, la composición de macroinvertebrados de los hábitats SM y M no se diferenció significativamente en ninguna de las estaciones (Fig. 3).

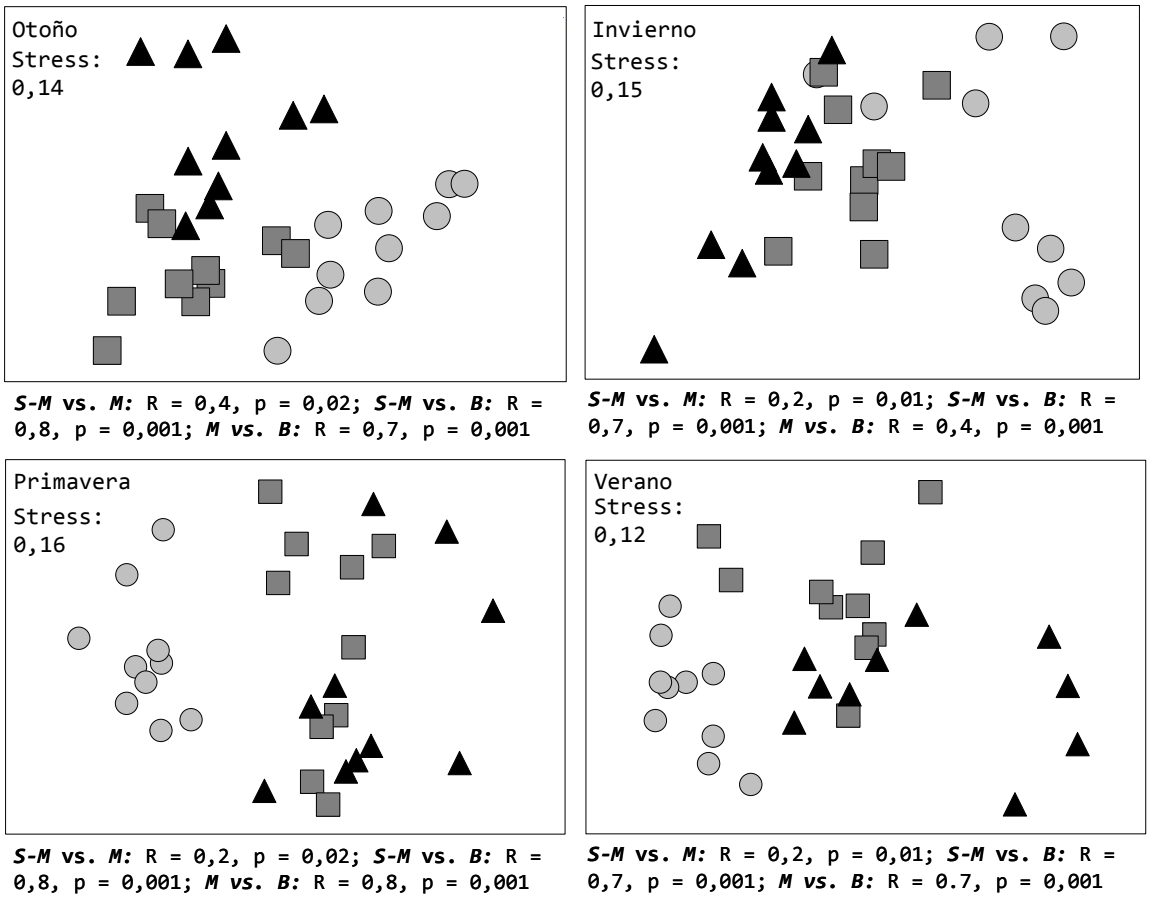


**Figura 3.** Resultados del análisis MDS y de las comparaciones de a pares con la prueba de ANOSIM comparando los ensambles de macroinvertebrados asociados con los hábitats de *Spartina*-mitílidos (triángulo negro), hábitats de mitílidos (cuadrado gris oscuro), y hábitats de cirripedios (círculo gris claro) en cada temporada.

La mayoría de los taxa estuvieron presentes en los tres hábitats indicando que las diferencias observadas en la composición de los ensambles estuvieron dadas esencialmente por una distribución diferencial de los individuos. Los taxa que más contribuyeron a tales diferencias a lo largo de todas las estaciones fueron el poliqueto *Boccardia polybranchia* y los crustáceos *Pseudosphaeroma* sp. y *Tanais dulongii* (Tabla III). En general, abundancias altas de *B. polybranchia* y *Pseudosphaeroma* sp. fueron características de los hábitats B, mientras que altas densidades de *T. dulongii* fueron característicos de los hábitats M (Tabla III).

La riqueza taxonómica, la diversidad y la densidad total difirieron significativamente entre los hábitats (Fig. 4, Tabla IV). En general, se observó un patrón en el que los hábitats SM y M fueron más ricos y diversos que los hábitats B (Tabla IV). Esta mayor riqueza mostrada por SM y M fue el resultado de la presencia de algunas especies raras (≤ 1 ind·100 $cm^{-2}$) en estos hábitats (ver Tabla II). Por otro lado, el hábitat B mostró una densidad total significativamente mayor a lo largo de todas las estaciones (Tabla IV); estas mayores densidades resultaron principalmente por la alta densidad de una única especie, el poliqueto *Boccardia polybranchia*.

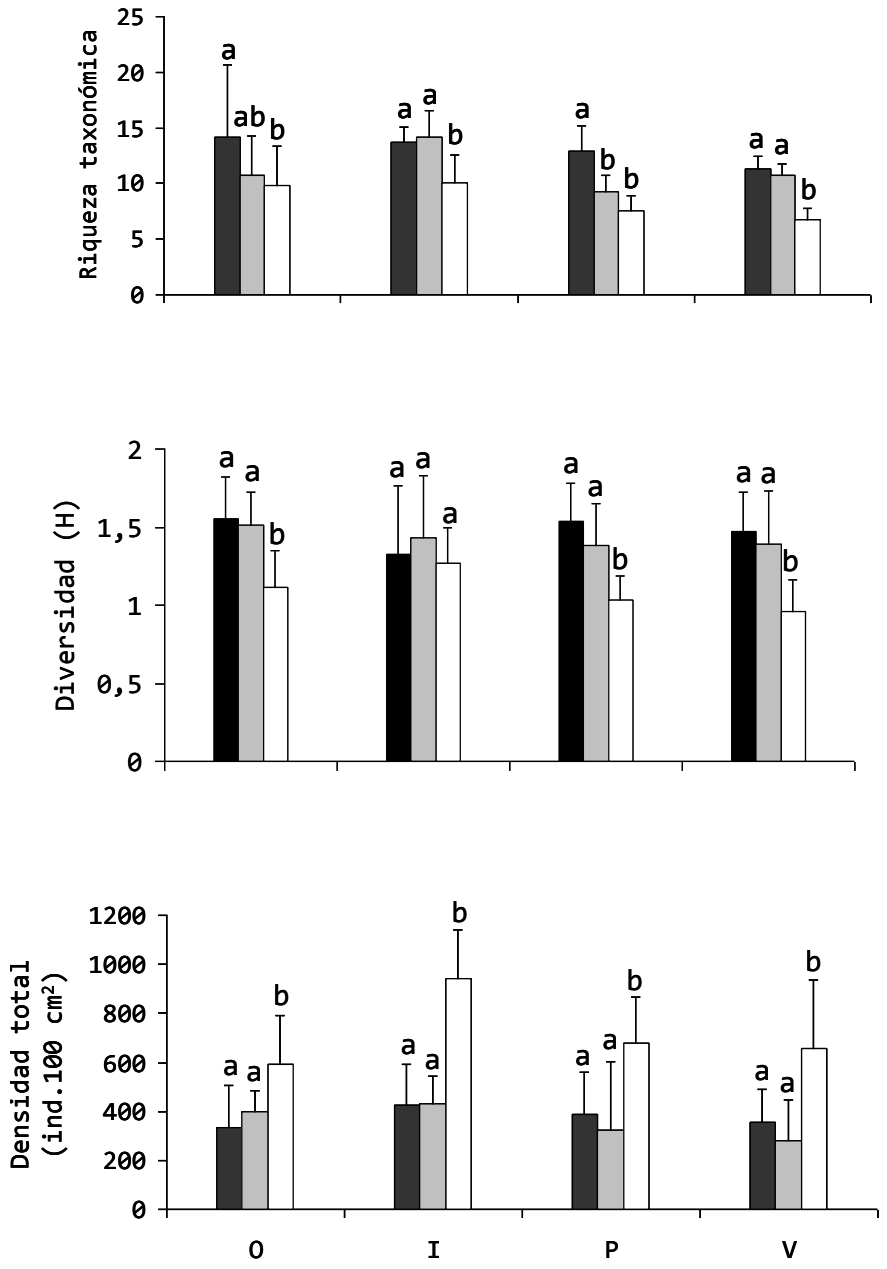


**Figura 4.** Valores medios y desvíos estándar de los distintos parámetros comunitarios evaluados en cada estación (O: otoño; I: invierno; P: primavera; V: verano) en los hábitats SM (barras negras), M (barras grises) y B (barras blancas). Distintas letras indican diferencias significativas.

## 4.5. Discusión

La distribución y abundancia de los ensambles de macroinvertebrados en las marismas rocosas estudiadas fue variable entre áreas dominadas por distintos bioingenieros. A pesar de que la mayoría de los taxa estuvieron presentes en los tres hábitats, las densidades relativas de algunas de las especies fueron marcadamente diferentes entre ellos. Por otra parte, mientras que la riqueza taxonómica y la diversidad fueron mayores en los hábitats de mayor complejidad, la densidad total mostró una tendencia opuesta.

El hábitat proporcionado por SM se caracterizó por la presencia de altas abundancias del anfípodo *Orchestia gammarella,* probablemente una especie introducida (ver Orensanz et al. 2002). Si bien esta especie estuvo presente en los hábitats M y B, no se observó en más de 10 muestras y cuando estuvo presente mostró muy bajas densidades (≤ 1 ind·100 $cm^{-2}$). Varias especies de anfípodos han sido reportadas como un componente característico de las comunidades de marismas de fondos blandos asociadas a la vegetación (Laffaille et al. 2001, Agnew et al. 2003, Cattrijsse y Hampel 2006, Idaszkin 2006, Bortolus et al. 2009). Esta asociación encontrada entre SM y *O. gammarella* sugiere que *Spartina densiflora* ofrece un hábitat particular, que da lugar a la adición neta de nuevas especies a la comunidad de invertebrados que caracterizan a las costas rocosas locales (Adami et al. 2004). Esto además implica un evento ecológico importante, ya que los anfípodos son capaces de modular variables de los ecosistemas, tales como la producción primaria al alimentarse de detritos vegetales (Agnew et al. 2003, Dias y Hassall 2005). Estos crustáceos pueden, además, ser considerados una importante conexión entre los ecosistemas semi-terrestres y marinos, ya que se han identificado como una fuente de alimento para peces costeros (Laffaille et al. 2001, Ludlam et al. 2003, Cattrijsse y Hampel 2006) y nemertinos (McDermott y Roe 1985). Por su lado, los hábitats proporcionados por los mitílidos mostraron altas densidades del tanaidaceo *Tanais dulongii*. Esta especie habita tubos que construye

con granos de arena, lodo y detritos y ha sido reportada con frecuencia viviendo entre mitílidos, donde el material para la construcción de sus tubos es continuamente importado (Johnson y Attramadal 1982, Holdich y Jones 1983, Adami et al. 2004). El hábitat creado por el cirripedio introducido *Balanus glandula*, presentó la mayor densidad del poliqueto espionido *Boccardia polybranchia*, una especie criptogénica común en los intermareales de la zona. Los espionidos pertenecen a una de las familias (Spionidae) más abundante de poliquetos y son capaces de habitar cualquier tipo de sustrato en aguas poco profundas (Fauchald y Jumars 1979). En este estudio se lo encontró en cuevas o en tubos de sedimento y detritos entre las placas de los cirripedios donde probablemente encuentran protección contra la depredación y/o condiciones ambientales extremas como son el estrés por calor, la deshidratación y el impacto de las olas.

A pesar de las diferencias en la abudancia de algunos taxa, la composición de los ensambles encontrados en SM y M no se diferenció en ninguna de las estaciones. Otros autores (Lewis 1984, Cottet et al. 2007, Kelaher et al. 2007) han reportado la ocurrencia de una composición de especies similar en hábitats de diferente complejidad y una hipótesis parsimoniosa que explica este patrón se refiere a la potencial redundancia en la provisión de hábitat de los bioingenieros (Walker 1992, Yachi y Loreau 1999). Las relaciones que se pueden establecer entre una comunidad y la complejidad del hábitat son variables (ver Tabla I). En el presente estudio se encontró que de los hábitats creados por los tres bioingenieros estudiados, la riqueza y diversidad de especies fueron significativamente mayores en los más complejos. Estos resultados apoyan la hipótesis de que estructuras más complejas y tamaños más grandes aumentan la disponibilidad de superficie utilizable y por lo tanto de recursos, lo que a su vez aumenta el número de nichos posibles para explotar (Connor y Mccoy 1979, Thompson et al. 1996, Connor y Mccoy 2001). Por su parte, los mayores valores de densidad total se encontraron asociados con el hábitat de menor complejidad,

que estuvo proporcionado por los cirripedios. Algunos autores de los trabajos recopilados en la Tabla I (ej. Kelaher 2003, Brusati y Grosholz 2006) proponen la hipótesis de que aquellos hábitats extremadamente complejos podrían en realidad excluir algunos organismos, lo que implica que la densidad máxima estaría dada en un nivel intermedio de complejidad de hábitat. Sin embargo, las máximas densidades halladas en el hábitat B estuvieron originadas por las altas densidades de una única especie, el poliqueto *Boccardia polybranchia*, sugiriendo que en lugar de tratarse de una relación negativa entre la complejidad y la densidad a nivel comunidad, podría estar indicando un efecto positivo del hábitat proporcionado por este cirripedio sobre *B. polybranchia*. Por otra parte, entre los hábitat de máxima e intermedia complejidad (SM y M, respectivamente) no hubieron diferencias en ninguno de los parámetros comunitarios evaluados, lo que podría estar indicando que en la escala estudiada en esta tesis, una vez que un cierto nivel de complejidad es alcanzado, cualquier incremento posterior no alteraría significativamente ninguno de los parámetros considerados. Alternativamente, la asociación encontrada entre los ensambles y los bioingenieros puede estar condicionada por la calidad del recurso que proporcionen los bioingenieros, las interacciones ecológicas entre las especies bioingenieras y los organismos asociados y además por los requisitos fisiológicos de las distintas especies y su eficiencia para reajustar su distribución espacial local en el corto plazo (Keddy 1992).

Brevemente, estos resultados muestran que en la escala de parche, la distribución y abundancia de las especies presentes en marismas rocosas difiere entre los hábitats generados por SM, M y B y que existe una relación entre la variación de la complejidad de estos hábitats y los parámetros comunitarios evaluados. Sin embargo, para determinar si es esta variación en la complejidad la (o una de las) variable(s) que explica la estructura de los ensambles asociados, es necesario la realización de experimentos manipulativos (ver Síntesis y Conclusiones Generales).

## 4.6. Tablas

**Tabla I.** Ejemplos[†] de estudios que muestran la relación entre distintas complejidades de hábitat generadas por organismos bioingenieros y la riqueza (R), densidad (De) y diversidad (Di) de las comunidades asociadas. En los casos que la complejidad del hábitat no fue medida, se clasificó como más o menos complejo teniendo en cuenta la densidad y / o la diversidad de sus elementos estructurales. La relación con los parámetros comunitarios se indican en términos de positiva (+), negativa (-) o neutra (0) y nc = no evaluado en el estudio.

| Bioingenieros | | Sistema estudiado | R | De | Di | Fuente |
|---|---|---|---|---|---|---|
| **Más complejo** | **Menos complejo** | | | | | |
| pasto marino (Halophila ovalis y Zostera capricorni) | alga (Caulerpa taxifolia) | intermareal de fondo blando macrofauna | + | 0 | nc | McKinnon et al. 2009 |
| Fucus vesiculosus | percebe | intermareal rocoso macrofauna | + | - | nc | Thompson et al. 1996 |
| alga artificial rugosa y gruesa | alga artificial lisa | submareal macrofauna | + | + | nc | Christie et al. 2007 |
| alga artificial filamentosa | alga artificial foliosa | submareal macrofauna | + | + | nc | Edgar y Klumpp 2003 |
| macrófita (Najas microcarpa, Utricularia foliosa, Egeria najas, Cabomba furcata y Eichhornia azurea) | macrófita (Nymphaea amazonum) | laguna de inundación macrofauna | + | + | nc | Thomaz et al. 2008 |
| algas (Cystoseira barbatula, Cystoseira spinosa, Sargassum vulgare, Halopteris scoparia) | algas (Dictyota fasciola y Dictyota dichotoma) | submareal ensambles de moluscos | + | + | + | Chemello y Milazzo 2002 |
| algas (Ceramium nodulosum y Cladophora rupestris) | algas (Corallina officinalis y Chondrus crispus) | pozas rocosas ensambles de ostrácodos | + | + | + | Hull 1997 |
| briozoo (Watersipora subtorquata) | ascidia (Ascidia ceratodes) y mejillón (Mytilus galloprovincialis) | submareal epifauna móvil | + | 0 | + | Sellheim et al. 2010 |
| halófita (Phragmites australis) | halófita (Spartina alterniflora) | marisma salobre macrofauna | + | + | nc | Angradi et al. 2001 |
| alga (Codium fragile spp. tomentosoides) | algas (Laminaria longicruris y Laminaria digitata) | rocoso submareal ensambles epifaunales | + | 0 | + | Schmidt y Scheibling 2006 |
| monocapa de mejillones (Perumytilus purpuratus) | multicapas de mejillones (P. purpuratus) | intermareal rocoso macrofauna | 0 | 0 | nc | Prado y Castilla 2006 |

[†] Los trabajos citados en la Tabla provienen de una compilacion realizada por la autora a lo largo de su estudio de Tesis. Para la selección de ejemplos se consideraron aquellos trabajos que incluyeran comparaciones de alguno de los parámetros comunitarios de interés, entre comunidades asociadas a bioingenieros mostrando diferente complejidad.

| | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| briozoo (W. subtorquata) | ascidia (A. ceratodes) y mejillón l (M. galloprovincialis) | submareal epifauna sésil | 0 | 0 | 0 | Sellheim et al. 2010 |
| ostra (Crassostrea gigas) | mejillón (Mytilus edulis) | intermareal de fondo blando macrofauna a | 0 | - | nc | Kochmann et al. 2008 |
| macrófita (Thalassia testudinum) | macrófita (Halodule wrightii) | submareal crustáceos macrobentónicos | 0 | 0 | nc | Lewis 1984 |
| alga (Macrocystis pyrifera) | alga (Undaria pinnatifida) | submareal macrofauna | + | + | + | Raffo et al. 2009 |
| halófita híbrida(S. alterniflora x Spartina foliosa) | halófita (S. foliosa) | marisma macrofauna | 0 | - | 0 | Brusati y Grosholz 2006 |
| mejillones (M. galloprovincialis) | alga (Corallina) | diques invertebrados y algas | 0 | - | nc | Chapman et al. 2005 |
| mejillones (P. purpuratus) | algas (C. officinalis var. chilenis, Gelidium chilense y Gastroclonium cylindricum) | intermareal rocoso ensambles de moluscos | 0 | 0 | nc | Kelaher et al. 2007 |
| halófita (Spartina anglica) | pasto marino (Zostera noltii) | marisma macrofauna | 0 | + | - | Bouma et al. 2009 |
| halófita (S. anglica) | pasto marino (Z. noltii) | laguna costera macrofauna | 0 | 0 | nc | Cottet et al. 2007 |
| matriz de C. officinalis más densa | matriz de C. officinalis menos densa | intermareal rocoso ensambles de gasterópodos | - | - | nc | Kelaher 2003 |
| algas (Cladophora rupestris y Laminaria digitata) | alga (Fucus serratus) | intermareal rocoso macrofauna | nc | + | + | Hooper y Davenport 2006 |
| alga (Sargassum globulariaefolium) | alga (Hormosira banksii) | intermareal rocoso ensambles de anfípodos | nc | 0 | nc | Schreider et al. 2003 |
| poliqueto tubícula (Ficopomatus enigmaticus) | ostra (Ostrea conchaphila) | intermareal de fondo blando macrofauna | nc | + | nc | Heiman et al. 2008 |

**Tabla II.** Densidad media ± desvío estándar de los taxa de macroinvertebrados (ind·100cm$^{-2}$) sobre los datos reunidos durante las cuatro temporadas de muestreo. Entre paréntesis número de muestras en las cuales cada taxón fue encontrado en cada uno de los hábitats. Hábitat *Spartina*-mitílidos (***SM***), hábitat mitílidos (***M***), y hábitat cirripedios (***B***).

| | SM | M | B |
|---|---|---|---|
| **Crustacea** | | | |
| Orchestia gammarella | 7 ± 11 (25) | 0,2 ± 0,7 (9) | 0,04 ± 0,11 (5) |
| Ampithoe valida | 0,01 ± 0,06 (1) | 0 | 0,1 ± 0,4 (4) |
| Melita palmata | 0,1 ± 0,5 (10) | 2 ± 5 (17) | 0,1 ± 0,8 (1) |
| Monocorophium insidiosum | 0,2 ± 0,3 (12) | 1 ± 3 (22) | 2 ± 5 (14) |
| Tanais dulongii | 29 ± 27 (39) | 44 ± 27 (40) | 20 ± 24 (40) |
| Exosphaeroma sp. | 2 ± 6 (7) | 2 ± 4 (11) | 1 ± 4 (5) |
| Pseudosphaeroma sp. | 14 ± 12 (40) | 6 ± 10 (30) | 28 ± 32 (39) |
| Idotea sp. | 0,01 ± 0,03 (1) | 0 | 0 |
| Cyrtograpsus altimanus | 2 ± 2 (31) | 2 ± 2 (28) | 0,3 ± 0,9 (9) |
| **Polychaeta** | | | |
| Eulalia sp. | 1 ± 1 (36) | 1 ± 1 (37) | 0,4 ± 0,5 (20) |
| Boccardia polybranchia | 1 ± 2 (24) | 9 ± 16 (35) | 55 ± 34 (40) |
| Scoletoma tetraura | 0,04 ± 0,10 (7) | 0 | 0 |
| Syllidae | 0,3 ± 0,6 (13) | 0,1 ± 0,3 (11) | 1 ± 1 (20) |
| Capitellidae | 0,1 ± 0,4 (12) | 1,6 ± 2,5 (22) | 0 |
| Orbiniidae | 0,8 ± 1,4 (21) | 1,3 ± 3,2 (9) | 0,2 ± 0,5 (6) |
| **Bivalvia** | | | |
| Lasaea sp. | 0,2 ± 0,4 (16) | 0,1 ± 0,3 (9) | 1 ± 2 (10) |
| Mytilus sp. | 2 ± 2 (35) | 1 ± 1 (27) | 0,2 ± 0,5 (9) |
| **Gastropoda** | | | |
| Siphonaria lessoni | 6 ± 4 (40) | 11 ± 5 (40) | 14 ± 6 (40) |
| Trophon geversianus | 0,01 ± 0,02 (1) | 0 | 0 |
| **Nemertea** | 2 ± 3 (38) | 2 ± 2 (36) | 1 ± 2 (18) |
| **Actinaria** | 4 ± 5 (32) | 2 ± 4 (25) | 0,01 ± 0,04 (1) |
| **Ofiuroidea** | 0,01 ± 0,03 (1) | 0,01 ± 0,03 (1) | 0 |
| **Riqueza taxonómica total** | **22** | **18** | **17** |

**Tabla III.** Resultados del análisis de SIMPER mostrando las especies que más contribuyeron a la disimilitud entre los hábitats generados por los distintos bioingenieros en cada una de las estaciones. Las listas se truncaron cuando el porcentaje acumulado alcanzó el 50 %. Hábitat *Spartina*-mitílidos (***SM)***, hábitat mitílidos (***M***), y hábitat cirripedios (***B***).

| | Taxa | Densidad Promedio | Densidad Promedio | Contrib. % | Acum. % |
|---|---|---|---|---|---|
| **Otoño** | | **SM** | **M** | | |
| Grupos SM y M Disimilitud promedio: 59,6 | Tanais dulongii | 16,6 | 36,2 | 32,1 | 32,1 |
| | Pseudosphaeroma sp. | 16,1 | 1,3 | 20,3 | 52,4 |
| | | **SM** | **B** | | |
| Grupos SM y B Disimilitud promedio: 70,2 | Boccardia polybranchia | 0,1 | 55,4 | 45,7 | 45,7 |
| | Pseudosphaeroma sp. | 16,1 | 1,3 | 16,1 | 61,8 |
| | | **M** | **B** | | |
| Grupos M y B Disimilitud promedio: 63,5 | Boccardia polybranchia | 4,7 | 53,4 | 43,9 | 43,9 |
| | Tanais dulongii | 36,2 | 16,4 | 21,0 | 64,9 |
| **Invierno** | | **SM** | **M** | | |
| Grupos SM y M Disimilitud promedio: 43,0 | Tanais dulongii | 52,7 | 56,3 | 50,5 | 50,5 |
| | | **SM** | **B** | | |
| Grupos SM y B Disimilitud promedio: 66,7 | Tanais dulongii | 52,7 | 38,7 | 27,1 | 27,1 |
| | Pseudosphaeroma sp. | 7,6 | 48,2 | 27,0 | 54,1 |
| | | **M** | **B** | | |
| Grupos M y B Disimilitud promedio: 56,3 | Pseudosphaeroma sp. | 11,1 | 48,2 | 30,7 | 30,7 |
| | Tanais dulongii | 56,3 | 38,7 | 27,7 | 58,4 |
| **Primavera** | | **SM** | **M** | | |
| Grupos SM y M Disimilitud promedio: 56,8 | Tanais dulongii | 24,8 | 35,3 | 41,1 | 41,1 |
| | Pseudosphaeroma sp. | 16,2 | 8,1 | 22,9 | 64,0 |
| | | **SM** | **B** | | |
| Grupos SM y B Disimilitud promedio: 73,9 | Boccardia polybranchia | 1,3 | 76,0 | 55,5 | 55,5 |
| | | **M** | **B** | | |
| Grupos M y B Disimilitud promedio: 56,3 | Boccardia polybranchia | 1,8 | 76,0 | 59,3 | 59,3 |
| **Verano** | | **SM** | **M** | | |

| | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| Grupos SM y M | Tanais dulongii | 21,3 | 31,4 | 31,1 | 31,1 |
| Disimilitud | Pseudosphaeroma sp. | 16,5 | 6,7 | 18,9 | 50,0 |
| promedio: 58,0 | | | | | |
| Grupos SM y B | | **SM** | **B** | | |
| Disimilitud | Boccardia polybranchia | 1,8 | 51,0 | 40,7 | 40,7 |
| promedio: 69,8 | Pseudosphaeroma sp. | 16,5 | 35,0 | 22,7 | 63,4 |
| Grupos M y B | | **M** | **B** | | |
| Disimilitud | Boccardia polybranchia | 13,1 | 51,0 | 41,2 | 41,2 |
| promedio: 63,5 | Pseudosphaeroma sp. | 6,7 | 35,0 | 29,3 | 70,5 |

**Tabla IV.** Resultados del ANOVA y los tests de Tukey comparando los parámetros comunitarios entre los hábitats generados por cada uno de los tres bioingenieros (Bi) en cada estación. Hábitat *Spartina*-mitílidos (***SM)***, hábitat mitílidos (***M***), y hábitat cirripedios (***B***).

| | | **Diversidad** | | | **Riqueza taxonómica** | | | **Densidad Total** | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| **Estaciones** | **Factor** | $F_{2,27}$ | **P** | **test Tukey** | $F_{2,27}$ | **P** | **test Tukey** | $F_{2,27}$ | **P** | **test Tukey** |
| Otoño | Bi | 10,4 | <0,01 | **B < M = SM** | 3,5 | 0,17 | **B < SM; B = M; SM = M** | 8,9 | <0,01 | **B > M = SM** |
| Invierno | Bi | 0,5 | 0,6 | | 7,1 | <0,01 | **B < M = SM** | 33,6 | <0,01 | **B > M = SM** |
| Primavera | Bi | 12,9 | <0,01 | **B < M = SM** | 5,9 | <0,01 | **B = M < SM** | 7,5 | <0,01 | **B > M = SM** |
| Verano | Bi | 10,2 | <0,01 | **B < M = SM** | 44,1 | <0,01 | **B < M = SM** | 9,4 | <0,01 | **B > M = SM** |

# Capítulo III

# El rol de la estructura física de *Spartina densiflora* sobre los ensambles de macroinvertebrados*

*Parte de este capítulo fue publicado como: Sueiro MC, Bortolus A, Schwindt E (2012) The role of the physical structure of *Spartina densiflora* Brong. in structuring macroinvertebrate assemblages. Aquatic Ecology, 46:25-36.

# 5. CAPÍTULO III: EL ROL DE LA ESTRUCTURA FÍSICA DE *SPARTINA DENSIFLORA* SOBRE LOS ENSAMBLES DE MACROINVERTEBRADOS

**5.1. Resumen**. A través de la realización de experimentos de campo se evaluó cuales son los efectos ejercidos por las plantas vasculares sobre los ensambles de macroinvertebrados en marismas rocosas. Los resultados mostraron que la presencia de transplantes de *Spartina densiflora* tiene un efecto positivo sobre la abundancia y riqueza de especies de macroinvertebrados. Para determinar si el efecto encontrado está determinado por la estructura física que proporcionan las plantas independientemente de sus propiedades biológicas y ecológicas, se realizó un segundo experimento, para el cual se utilizaron plantas artificiales confeccionadas con material plástico inerte, simulando la arquitectura de *S. densiflora*. Los resultados mostraron que las plantas artificiales tienen un efecto equivalente al que ejercieron las plantas vivas transplantadas del primer experimento, sugiriendo que la estructura física de *Spartina* tiene un papel ecológico preponderante en la formación de los ensambles de macroinvertebrados asociados. Por último, se realizó un tercer experimento a fin de evaluar si los ensambles de macroinvertebrados responden de manera diferente frente a dos arquitecturas de hábitat artificiales contrastantes, como son los pastos del género *Spartina* y los arbustos del género *Sarcocornia*, los dos grupos funcionales de plantas vasculares intermareales más comunes del mundo. En este caso se encontró que ambas estructuras ejercen el mismo efecto sobre los ensambles de macroinvertebrados, los cuales no fueron estadística ni biológicamente distinguibles. Por tanto, si bien se encontró que la estructura física de las plantas es un factor de primer orden en la formación de los ensambles de fauna, el contraste de las arquitecturas evaluadas no es suficiente para generar respuestas diferenciales en tales ensambles. Esto sugiere la existencia de redundancia en la provisión

de hábitat de estos dos grupos funcionales en estos ambientes costeros.

## 5.2. Introducción

Los bioingenieros que habitan las costas, tales como los mejillones, los poliquetos formadores de tubos y las plantas juegan un rol determinante en la estructuración de las comunidades al modificar el ambiente abiótico y biótico (Jones et al. 1997, Bouma et al. 2009). Debido a que son capaces de proveer recursos (alimento o espacio para vivir), aminorar parámetros físicos estresantes y además aumentar la complejidad del hábitat, generalmente se los asocia con comunidades diversas y abundantes (Crain y Bertness 2006, Bouma et al. 2009). En efecto, tan solo la adición de la propia estructura física de una especie bioingeniera puede causar modificaciones críticas en el ambiente. Por ejemplo, las estructuras prominentes, tales como tubos, hojas y valvas, pueden aumentar la acreción del suelo, favoreciendo la deposición y estabilización del sedimento (Terrados y Duarte 1999, Schwindt et al. 2004, Bos et al. 2007, Bouma et al. 2007). Al mismo tiempo, estas estructuras pueden ser utilizadas como superficie para la fijación de larvas (Ambrosio e Irlandi 1992, Barnes 2000, Callaway 2003), protección ante la desecación y la acción de las olas (Gosselin y Chia 1995, Hammond y Griffiths 2004), y refugio ante depredadores (Minello y Zimmerman 1983, Gribben y Wright 2006, Canion y Heck 2009, Henninger et al. 2009). Por lo tanto, estas estructuras físicas influyen en la composición de las comunidades asociadas, e incluso su presencia puede ser una condición previa necesaria para el desarrollo de tales comunidades (Schwindt et al. 2001). Sin embargo, además de la estructura física proporcionada por estos bioingenieros, también hay propiedades biológicas o propiedades y procesos ecológicos intrínsecamente vinculados a estos “hábitats vivos” que pueden tener fuertes efectos sobre la fauna asociada. Por ejemplo, las plantas vasculares acuáticas pueden alterar la concentración de oxígeno mediante la fotosíntesis, afectando así su condición como hábitat para algunos invertebrados (Caraco et al. 2006). Muchas especies exudan productos químicos que pueden atraer o repeler otros

organismos (Wahl 1989, Pawlik 1992, Duffy y Hay 1994). Por otra parte, los organismos que forman el hábitat pueden representar en sí mismos una fuente de alimento (Henninger et al. 2009) o añadir detritos y materia orgánica al ambiente aumentando la disponibilidad local de recursos alimentarios (Bertness 1984, Lee et al. 2001). Todo esto sugiere que los efectos ejercidos por un bioingeniero sobre la fauna asociada pueden ser tanto de origen biótico a través de su actividad biológica, abiótico a través de su estructura física, o de ambos.

En las marismas rocosas Patagónicas (para una mayor descripción ver Cap. I) la presencia del pasto *Spartina densiflora* está asociada a ensambles de macroinvertebrados diversos que incluyen organismos sésiles, como mitílidos, anémonas y cirripedios, que encuentran sustrato de fijación en las plantas, y a organismos móviles, tales como anfípodos, isópodos y poliquetos (Bortolus 2006, Sueiro et al. 2011), los cuales habitan entre los numerosos espacios que se generan entre las estructuras aéreas y subterráneas de la vegetación. La estructura física de *S. densiflora* puede aumentar la velocidad de sedimentación, reducir la temperatura superficial, el estrés por desecación y proporcionar refugio entre sus densos brotes, hojas, raíces y rizomas (Bortolus et al. 2002, 2004). Además, *S. densiflora* es un importante recurso alimentario utilizado por invertebrados bentónicos (Bortolus e Iribarne 1999, Silliman y Bortolus 2003, Bortolus et al. 2004) y es una fuente de detritos y materia orgánica para el ambiente (Vera et al. 2009). Por lo tanto, dos mecanismos diferentes pueden influir en los patrones de distribución y abundancia de las especies de macrofauna asociadas con los parches de *S. densiflora*: aquellos generados por sus propiedades biológicas y aquellos causados o mediados por su estructura física.

Teniendo en cuenta lo expuesto, los **objetivos** de este Capítulo fueron: (1) determinar experimentalmente el efecto de *Spartina densiflora* sobre los ensambles de macroinvertebrados sésiles y móviles que habitan las marismas rocosas, (2) determinar

experimentalmente cuánto de este efecto es causado por la estructura física suministrada por las plantas y (3) determinar experimentalmente si dos arquitecturas vegetales contrastantes ejercen un efecto diferencial sobre los ensambles de macroinvertebrados. Los organismos sésiles y móviles se consideraron por separado, ya que existen trabajos previos que han propuesto que los atributos físicos y biológicos del hábitat pueden afectar a estos grupos de manera diferente (ver Palomo et al. 2007, Sellheim et al. 2010).

## 5.3. Materiales y Métodos

**5.3.1. Sitio de estudio.** Se realizaron tres experimentos en la Marisma Rocosa Ambrosetti (42°50´ S, 64°50´ O, de aquí en adelante Ambrosetti, Fig. 1.). Dada la ubicación de Ambrosetti, su acceso en vehículos que no sean de doble tracción es dificultoso. Esto hace de este sitio un lugar adecuado para la realización de experimentos sin temor al vandalismo o intervención de visitantes.

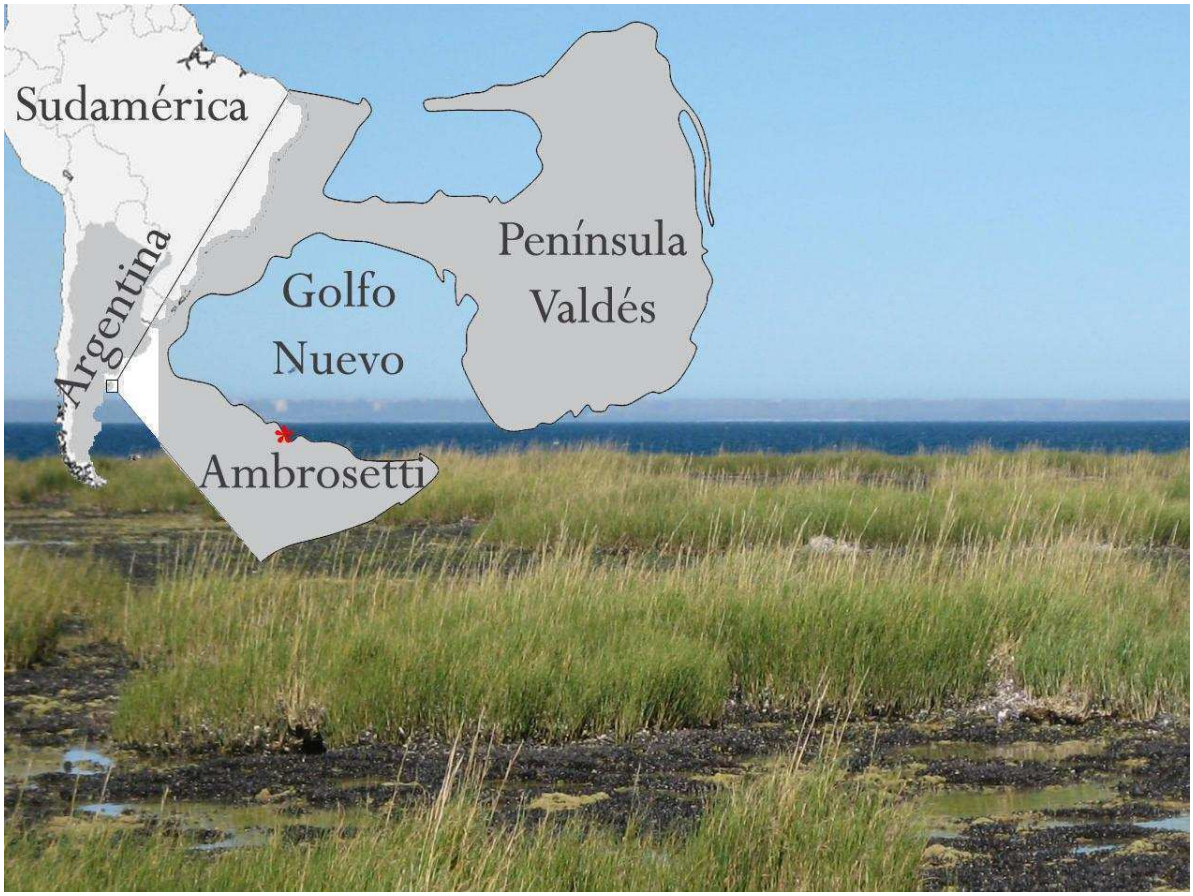


**Figura 1.** Mapa mostrando la ubicación del sitio experimental y vista general de la marisma rocosa Ambrosetti.

### 5.3.2. Diseño experimental

**5.3.2.1. Efecto de *Spartina densiflora* sobre ensambles de macroinvertebrados (Experimento 1).** Para evaluar el efecto de *Spartina densiflora* sobre los ensambles de macroinvertebrados se realizó un experimento de transplantes y remoción de fauna. Para eso se defaunaron diez parches de *S. densiflora* (25 x 25 cm) elegidos al azar dentro del sitio de estudio. Para el defaunado se realizó una primera remoción de fauna a mano y luego se sometió a los parches a un baño de agua dulce por ~ 24 horas. Cada parche fue cuidadosamente revisado al final de tales procedimientos y los restos de animales muertos que quedaron en ellos fueron retirados manualmente. Se ha encontrado que el uso de baños de agua dulce para el defaunado de plantas tiene un 100% de efectividad y no ejerce efectos secundarios sobre las mismas (Virnstein y Curran 1986). Luego de este procedimiento todos los parches fueron transplantados a la marisma. Los mismos fueron ubicados al azar dentro del nivel medio-superior en la franja vegetada, dentro en cuadrados de 25 x 25 cm previamente defaunados mediante el raspado de la superficie con espátulas. Los transplantes fueron fijados al sustrato con estacas y se los identificó con chapas numeradas (de aquí en adelante, *Spartina* transplantada, Fig. 2A). Como tratamiento control se establecieron al azar diez cuadrados de 25 x 25 cm dentro del nivel medio-superior de la franja vegetada, en parcelas previamente defaunadas mediante el raspado de la superficie con espátulas de metal (Fig. 2B). Cada *Spartina* transplantada fue examinada mensualmente, para su mantenimiento y relevamiento a lo largo de todo el experimento durante un año (diciembre 2007 - diciembre 2008). Después de este período, todos los parches fueron removidos y colocados en bolsas plásticas las cuales fueron transportadas al laboratorio para su procesamiento (véase en esta misma sección Análisis de muestras y análisis estadísticos). Asímismo, se obtuvieron diez muestras de *S. densiflora* (25 x 25 cm cada una; de aquí en adelante, *Spartina* natural, Fig. 2C) elegidas al azar dentro del nivel medio-superior

de la franja vegetada a fin de cuantificar y comparar la similitud entre el grupo experimental (sin contingencias históricas) y el natural (con las contingencias históricas).

**Figura 2**. Fotografía de los tratamientos colocados en la marisma al inicio del experimento 1. (A) *Spartina* transplantada, (B) tratamiento control y (C) *Spartina* natural antes de su remoción.

**5.3.2.2. Efecto de la estructura física *Spartina densiflora* en ensambles de macroinvertebrados (Experimento 2).** Los resultados del experimento anterior indicaron diferencias en la abundancia, riqueza y composición de los ensambles de macroinvertebrados entre los tratamientos de transplantes y los controles (ver Resultados). Para evaluar cuánto de este efecto es causado por la estructura física, proporcionada por las plantas, se realizó un segundo experimento de campo en la misma marisma dentro del mismo nivel medio-superior de la franja vegetada. El experimento incluyó un tratamiento con modelos inertes de plástico (n = 10) imitando la arquitectura de *S. densiflora* (de aquí en adelante, *Spartina* artificial). Cada *Spartina* artificial fue construida sobre dos mallas plásticas de 25 x 25 cm (tamaño de malla = 2 x 2 cm). Cada malla fue entretejida con cable plástico de 0,5 cm de diámetro, y luego ambas fueron superpuestas y unidas para simular la matriz gruesa y compacta de raíces y rizomas de *S. densiflora*. Luego, se unieron a las mallas 40 precintos de plástico asemejando la arquitectura de las hojas de *S. densiflora* (30 cm de altura, 0,5 cm de ancho). Las cantidades y dimensiones fueron elegidas a fin de recrear la fisonomía de las estructuras aéreas y subterráneas de *S. densiflora* en términos de cobertura y densidad (Bortolus 2006). Las réplicas de *Spartina* artificial fueron entonces fijadas con estacas en parches de sustrato previamente

defaunado (25 x 25 m) elegidos al azar (Fig. 3A). Nuevamente como tratamiento control se designaron al azar diez parches (25 x 25 cm cada uno) de sustrato que se defaunaron limpiando la superficie con espátulas (Fig. 3B). Después de doce meses (diciembre de 2008 hasta diciembre de 2009), todas las réplicas de *Spartina* artificial y todo el material que se encontró en los parches control fueron removidos del campo y transportadas al laboratorio para su posterior análisis. Al igual que en el experimento anterior, diez parches naturales de *S. densiflora* elegidos al azar (25 x 25 cm cada uno, *Spartina* natural, Fig. 3C) fueron removidos y transportados al laboratorio con el fin de comparar los escenarios naturales y experimentales.

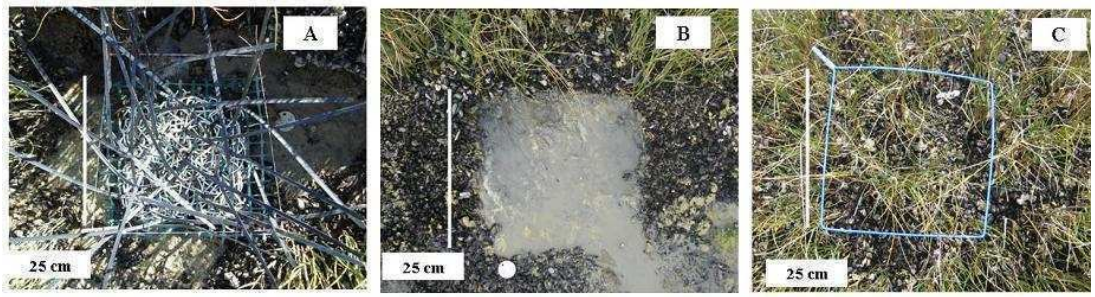


**Figura 3**. Fotografía de los tratamientos colocados en la marisma al inicio del experimento 2. (A) Parche de *Spartina* artificial y (B) tratamiento control y (C) fotografía de parche *Spartina*-natural.

**5.3.2.3. Comparación de los ensambles de macroinvertebrados entre dos hábitats artificiales contrastantes (Experimento 3).** Los resultados del experimento 2 mostraron que los ensambles de macroinvertebrados son fuertemente influenciados por la estructura física de las plantas (ver Resultados). Por eso se procedió a realizar el tercer experimento con el objetivo de evaluar si los ensambles de macroinvertebrados responden de manera diferente frente a arquitecturas de hábitat artificiales contrastantes, como son los pastos del género *Spartina* y los arbustos del género *Sarcocornia*. El contraste de hábitat creado para este experimento fue extremo y realista, ya que los grupos funcionales seleccionados (pasto vs. arbusto) se encuentran comúnmente en las marismas y ambientes costeros de todo el mundo (Chapman 1960, Adam 1990). Las *Spartina* artificiales (Fig. 4A) se construyeron según se detalla en el

experimento 2, pero también se utilizaron modelos inertes de plástico (n = 10) para imitar la arquitectura de *Sarcocornia perennis* (de aquí en adelante, *Sarcocornia* artificial). Cada *Sarcocornia* artificial fue construida sobre una malla plástica de 25 x 25 cm (tamaño de malla = 2 x 2 cm). Sobre esta malla, se entrecruzaron 50 piezas (20 cm de largo) de cables trenzados de plástico (diámetro total aproximado: 0,5 cm, Fig. 4B) recreando la fisonomía carnosa, robusta y tupida de las especies de *Sarcocornia*. Al igual que en los otros experimentos, las réplicas de *Spartina* y *Sarcocornia* artificiales fueron ubicadas al azar en la franja vegetada del nivel medio-superior de la marisma y fijadas con estacas en cuadrados de 25 x 25 cm previamente defaunados. Como tratamiento control se establecieron al azar diez parches (25 x 25 cm cada uno, Fig. 4C) de sustrato, en la franja vegetada del nivel medio-superior, que se defaunaron limpiando la superficie con espátulas. Después de doce meses (diciembre-2009 a diciembre-2010), todos los tratamientos y el material acumulado en los controles fueron removidos y transportados al laboratorio para su posterior análisis.

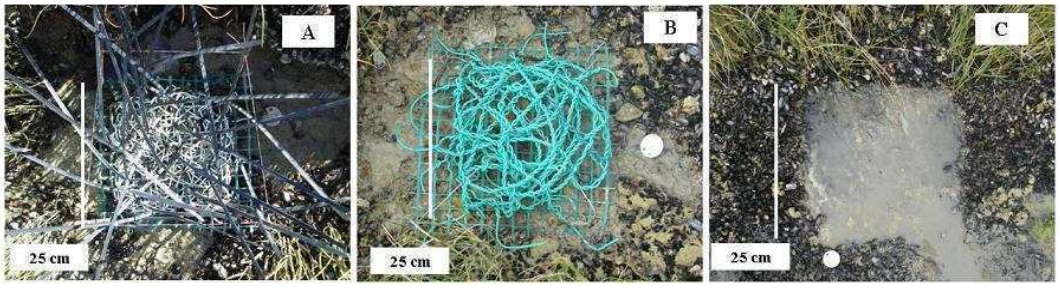


**Figura 4**. Fotografía de los tratamientos colocados en la marisma al inicio del experimento 3. (A) Parche de *Spartina* artificial, (B) parche de *Sarcocornia* artificial y (C) tratamiento control.

**5.3.3. Análisis de muestras y análisis estadísticos.** Todo el material acumulado, luego de un año, en cada uno de los tratamientos de cada experimento fue tamizado a través de una malla de 0,5 mm. Los organismos retenidos fueron fijados (formol al 10% durante 48 horas) y luego preservados (en etanol al 70%) para su posterior conteo e identificación. La determinación se realizó hasta el nivel

taxonómico más bajo posible con la ayuda de taxónomos expertos y luego, los organismos fueron designados como sésiles o móviles según su movilidad. Finalmente, varios ejemplares de cada especie recolectada fueron depositados en la colección de invertebrados CENPAT (www.cenpat.edu.ar).

Las similitudes y diferencias entre los ensambles fueron representadas gráficamente utilizando escalamientos multidimensionales no métricos (MDS; Clarke y Warwick 1994). Luego, la existencia de diferencias en la composición de los ensambles de macroinvertebrados entre los tratamientos de cada uno de los experimentos fue examinada mediante análisis de varianza multivariado con base en permutaciones (PERMANOVA, Anderson 2001, McArdle y Anderson 2001) utilizando el índice de disimilitud de Bray-Curtis calculado a partir de los datos transformados a la raíz cuadrada. Cada análisis incluyó un factor fijo con tres niveles. La significancia de las pseudo F se determinó a partir de 9999 permutaciones. Además, se utilizaron análisis de porcentaje de similitud (SIMPER, Clarke y Warwick 1994) para identificar los taxa que más contribuyen a las diferencias entre tratamientos en cada uno de los experimentos.

Por otra parte, para cada experimento se exploró la existencia de un efecto de tratamiento en la abundancia total (número total de individuos por parche) y la riqueza taxonómica (número de taxa por parche) utilizando análisis de la varianza (ANOVAs). Los supuestos de homogeneidad de varianza y normalidad fueron evaluados con los test Kolmogorov-Smirnov y Levene, respectivamente. Las diferencias significativas entre los valores medios fueron evaluadas con un test *a posteriori* de Tukey. Cuando las varianzas fueron heterogéneas y no pudieron ser estabilizadas después de diversas transformaciones, el test no paramétrico de Kruskal-Wallis fue utilizado y los resultados significativos fueron analizados con comparaciones múltiples de rangos medios (Zar 1999).

## 5.4. Resultados

En total, se identificaron 20 taxa, el 80% de los cuales fueron organismos móviles y el 20% sésiles. Los taxa móviles incluyeron detritívoros, (en su mayoría crustáceos), depredadores (poliquetos y nemertinos) y ramoneadores (representados por una única especie, la lapa *Siphonaria lessoni*). Los taxa sésiles estuvieron representados por tres especies filtradoras (bivalvos y un crustáceo) y una anémona de mar depredadora. La lista taxonómica con las abundancias promedio de los organismos encontrados para cada tratamiento se encuentra reunida en la Tabla I.

**5.4.1. Efecto de *Spartina densiflora* en ensambles de macroinvertebrados.** Al final del experimento, todos los transplantes de *Spartina densiflora* estuvieron colonizados por fauna y visualmente indistinguibles de los parches vegetados aledaños, mientras que, los controles permanecieron con una escasa cobertura de fauna (Anexo Fig. A1). La inspección visual de los gráficos multivariados indicó que los ensambles de organismos móviles son disímiles entre tratamientos, mientras que los ensambles de organismos sésiles muestran un leve grado de superposición entre las *Spartina* transplantadas y naturales, no así entre éstas y los controles (Fig. 5).

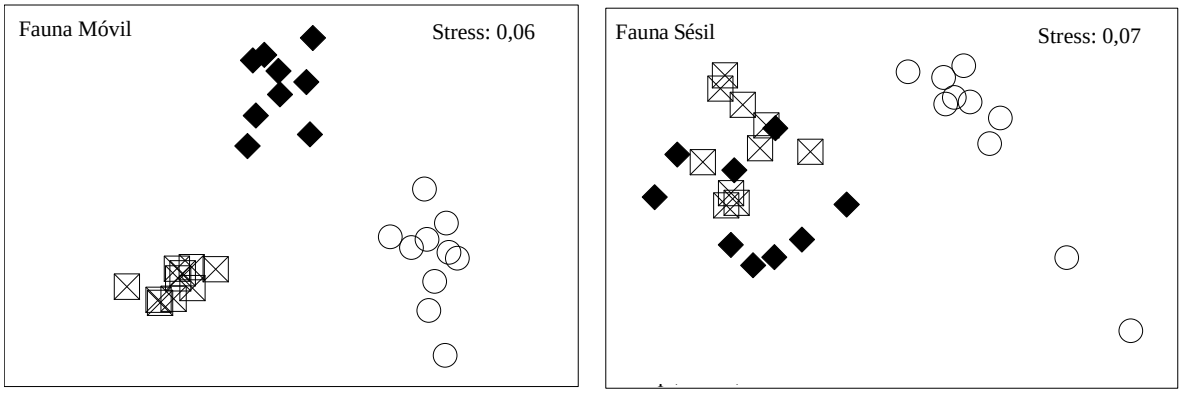


**Figura 5.** Gráficos MDS comparando los ensambles móviles y sésiles en transplantes de *Spartina* (diamantes negros), controles (círculos blancos) y *Spartina* naturales (cuadrados cruzados).

Las observaciones mencionadas en el párrafo previo coincidieron con los resultados arrojados por el análisis de varianza multivariado (PERMANOVA), donde se encontró que los ensambles móviles difieren significativamente entre tratamientos, mientras que los ensambles sésiles mostraron diferencias solo entre los controles y las *Spartina* transplantadas y naturales (Tabla II). Los análisis de SIMPER mostraron que los taxa móviles que más contribuyeron a las diferencias entre los transplantes de *Spartina* y el resto de los tratamientos fueron los detritívoros *Melita palmata, Monocorophium insidiosum, Tanais dulongii* y *Cyrtograpsus altimanus*, todos ellos con abundancias mayores en los tratamientos de transplantes. Por su parte, entre los taxa sésiles, fueron los mitílidos *Brachidontes rodriguezii* y *Brachidontes purpuratus* los organismos que mas contribuyeron a la diferenciación entre los controles y *Spartina* transplantadas y naturales, en ambos casos presentando menor abundancia en los tratamientos control.

Cuando se evaluó la abundancia total y riqueza taxonómica, se halló que ambas variables fueron significativamente superiores en los transplantes de *Spartina* con respecto a los valores hallados en los controles, tanto para taxa móviles como sésiles (Tabla IV, Fig. 6). Cuando se compararon estas mismas variables entre las *Spartina* transplantadas y las naturales no se encontraron diferencias estadísticas ni en la abundancia ni en la riqueza de los organismos sésiles (Tabla IV, Fig. 6). Sin embargo si hubieron diferencias en la abundancia y riqueza de la fauna móvil, siendo ambas mayores en los transplantes de *Spartina* (Tabla IV, Fig. 6). Dicha diferencia estaría dada por la completa ausencia de los detritívoros *Melita palmata* y *Monocorophium insidiosum* y algunos poliquetos, de escasa abundancia, en *Spartina* naturales (Tabla I).

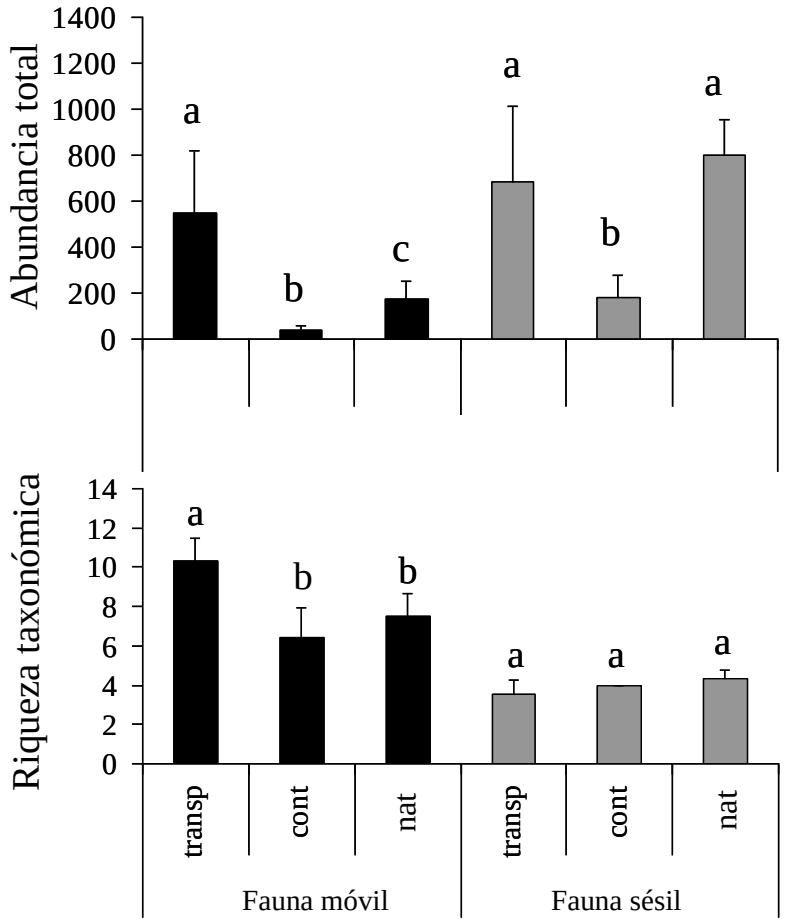


**Figura 6**. Valores medios y desvíos estándar de la abundancia total y la riqueza taxonómica en transplantes de *Spartina* (transp), controles (cont) y *Spartina* naturales (nat). Letras diferentes indican diferencias significativas (Test de Tukey o comparaciones múltiples de los rangos medios, $p < 0.05$).

**5.4.2. Efecto de la estructura física *Spartina densiflora* en ensambles de macroinvertebrados.** Al cabo de un año, se encontró que las plantas artificiales construidas para simular la arquitectura de *Spartina densiflora* habían sido colonizadas quedando aproximadamente el 100% de sus raíces cubiertas por los organismos mas conspicuos, los mitílidos *Brachidontes rodriguezii* y *Brachidontes purpuratus* (Anexo Fig. A1) adquiriendo de este modo, un aspecto idéntico al que muestran las plantas naturales.

La inspección de los gráficos de MDS junto con los resultados del PERMANOVA mostraron que la composición de los ensambles de

macroinvertebrados móviles fue significativamente diferente entre los tratamientos, mientras que, los ensambles de fauna sésil solo se diferenciaron entre los controles y las *Spartina* tanto artificiales como naturales, pero no hubieron diferencias entre estas últimas (Tabla II, Fig. 7).

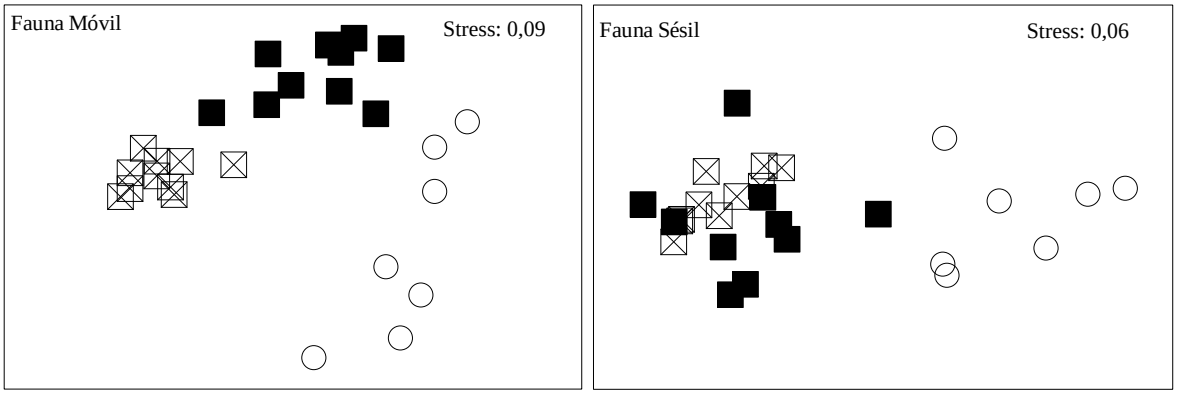


**Figura 7.** Gráficos MDS comparando los ensambles móviles y sésiles en *Spartina* artificiales (cuadrados negros), controles (círculos blancos) y *Spartina* naturales (cuadrados cruzados).

Siguiendo los resultados del SIMPER, los taxa móviles que más contribuyeron a las diferencias entre *Spartina* artificiales y controles fueron *Cyrtograpsus altimanus, Tanais dulongii* y *Orchestia gammarella*, todos ellos con abundancias superiores en las plantas artificiales. Entre las *Spartina* artificiales y las naturales quienes aportaron la mayor diferencia fueron el isópodo *Pseudosphaeroma* sp. y *O. gammarella*, nuevamente ambos con mayor abundancia en las *Spartina* artificiales. Finalmente entre *Spartina* naturales y los controles, *Pseudosphaeroma* sp., con una abundancia menor en los controles, fue la especie que más aportó a la diferencia entre estos tratamientos.

La abundancia total de organismos móviles y sésiles fue significativamente mayor en las plantas artificiales que en los controles (Tabla IV, Fig. 8). El mismo patrón se observó para la riqueza taxonómica, con excepción de los organismos sésiles que no mostraron diferencias significativas entre dichos tratamientos (Tabla IV, Fig. 8). La abundancia de invertebrados sésiles y móviles y la riqueza de organismos sésiles no difirieron entre las *Spartina*

artificiales y las naturales, pero si se hallaron diferencias en la riqueza de los taxa móviles, encontrándose los valores más altos en las plantas artificiales (Tabla IV, Fig. 8). Al igual que en el experimento anterior, la diferencia en estos valores de riqueza taxonómica, fue causada principalmente por la ausencia de los anfípodos *M. palmata* y *M. insidiosum* así como por la ausencia de algunos poliquetos raros en las plantas naturales (Tabla I). Los resultados de este experimento sugieren que, la estructura física de *S. densiflora* ejerce un fuerte efecto sobre la abundancia, riqueza y composición de macroinvertebrados bentónicos en las marismas rocosas.

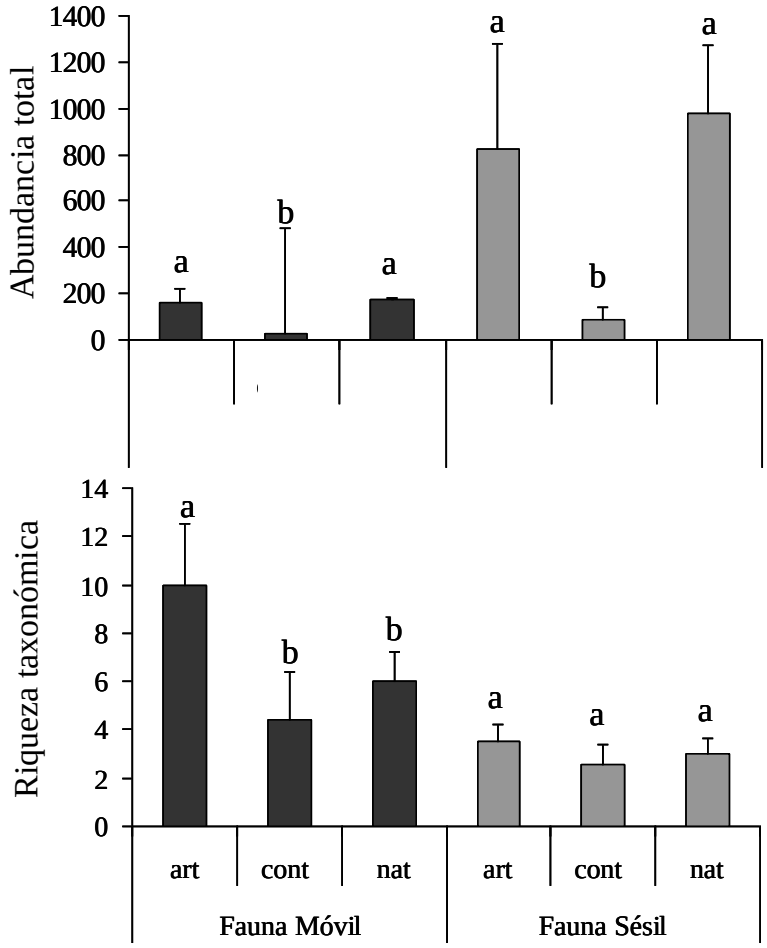


**Figura 8.** Valores medios y desvíos estándar de la abundancia total y la riqueza taxonómica en *Spartina* artificiales (art), controles (cont) y *Spartina* naturales (nat). Letras diferentes indican diferencias significativas (Test de Tukey o comparaciones múltiples de los rangos medios, $p < 0.05$).

**5.4.3. Comparación de los ensambles de macroinvertebrados entre dos hábitats artificiales contrastantes**. Al final del experimento se observó que los tratamientos con plantas artificiales construidas para simular dos arquitecturas contrastantes (i.e., *Spartina* y *Sarcocornia*), habían sido colonizadas quedando con una cobertura de fauna del 100% (Anexo Fig. A1).

Los gráficos MDS en conjunto con los resultados arrojados por el PERMAOVA indicaron que la composición de los ensambles móviles y sésiles no difiere significativamente entre los tratamientos de *Spartina* y *Sarcocornia* artificiales, mientras que si difiere cada uno de estos tratamientos con los controles (Tabla II, Fig. 9). Los organismos móviles que aportaron la mayor contribución para estas diferencias fueron *Cyrtograpsus altimanus, Orchestia gammarella, Monocorophium insidiosum* y el poliqueto *Eulalia* sp. Por otra parte, los mitílidos *Brachidontes rodriguezii* y *Brachidontes purpuratus* y el cirripedio introducido *Balanus glandula* fueron los organismos sésiles que más aportaron en las diferencias entre los controles y las plantas artificiales.

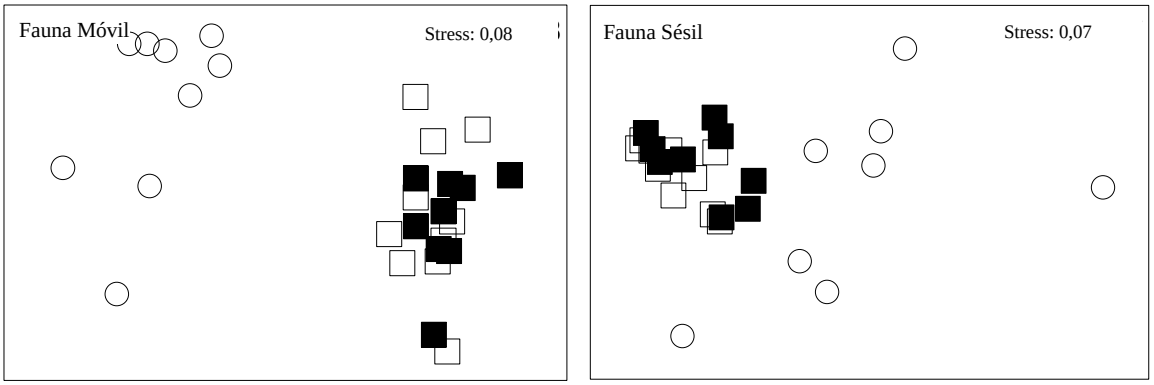


**Figura 9.** Gráficos MDS comparando los ensambles móviles y sésiles en *Spartina* artificiales (cuadrados negros), *Sacocornia* artificiales (cuadrados blancos) y controles (círculos blancos).

En cuanto a la abundancia total y la riqueza de los ensambles sésiles y móviles, ninguna de estas variables mostró diferencias significativas entre las *Spartina* y *Sarcocornia* artificiales, pero si mostraron ser (ambos tratamientos), significativamente más abundantes y ricos que los controles (Tabla IV, Fig. 10).

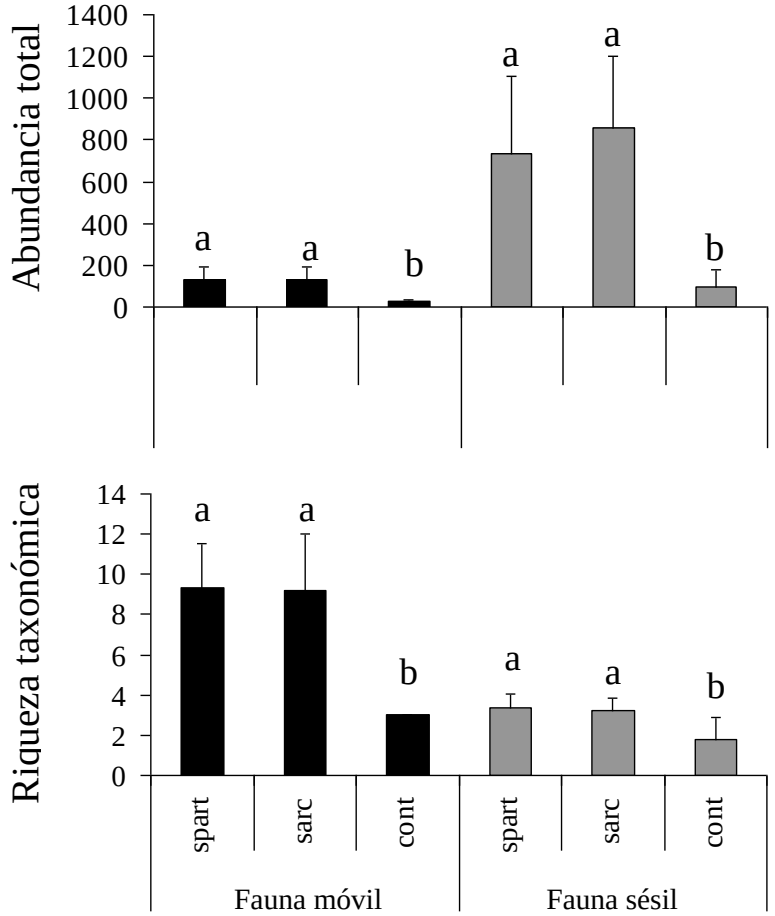


**Figura 10**. Valores medios y desvíos estándar de la abundancia total y la riqueza taxonómica en *Spartina* artificiales (spart), *Sarcocornia* artificiales (sarc) y controles (cont). Letras diferentes indican diferencias significativas (Test de Tukey o comparaciones múltiples de los rangos medios, $p < 0.05$).

## 5.5. Discusión

Los resultados del presente Capítulo muestran que un pasto como *Spartina densiflora* no sólo es capaz de afectar y estructurar comunidades en ambientes de fondos blandos, como ha sido ampliamente registrado (Bertness 1984, Bortolus e Iribarne 1999, Netto y Lana 1999), sino que también puede hacerlo sobre las comunidades de macroinvertebrados de fondos rocosos. Además, el uso experimental de plantas artificiales mostró que el efecto sobre la fauna es causado principalmente por su estructura física. El hecho de que en el breve período de un año la estructura de los ensambles de macroinvertebrados móviles y sésiles respondiera de modo similar tanto a los transplantes como a las *Spartina* artificiales, sugiere que las características químicas y biológicas de las plantas no son propiedades indispensables en la configuración ecológica de estos ensambles.

La estructura física de una gran variedad de organismos puede tener una influencia importante en las comunidades asociadas (por ejemplo, algas coralinas: Kelaher 2002; bivalvos: Crooks y Khim 1999; Palomo et al. 2007; tubos de poliquetos: Callaway 2003) y los mecanismos por los cuales tales estructuras físicas pueden ser determinantes para las comunidades son diversos. Por ejemplo, en ambientes intermareales, la temperatura y la deshidratación son dos variables importantes que afectan la distribución y abundancia de la fauna (Tománek y Helmuth 2002, Harley y Helmuth 2003). Las plantas pueden atenuar estas condiciones estresantes proporcionando refugio con sus estructuras aéreas y subterráneas (Bortolus et al. 2002, Canepuccia et al. 2007) y a su vez reducir la presión de depredación (Ambrosio e Irlandi 1992, Bortolus et al. 2002). Además, las estructuras prominentes como pastos y arbustos generan protección contra el impacto de las olas, reduciendo al mínimo la eliminación de fauna (Bouma et al. 2007). Esta reducción de la energía hidrodinámica puede aumentar la acumulación de materiales orgánicos que son a su vez utilizados por los filtradores y detritívoros

(Bouma et al. 2009). Por lo tanto, el tipo de estructura suministrado por las plantas es probable que afecte de modo positivo e indirecto la abundancia de consumidores primarios y sus depredadores (Bolonia y Heck 1999, Boström y Mattila 1999, Edgar 1999).

Un resultado interesante fue que incluso los organismos sésiles fueron capaces de trasladarse a través de la marisma. Las especies dominantes que se encontraron entre los tallos de *Spartina* (ya sea transplantada o artificial) y las hojas de *Sarcocornia* fueron adultos de los mitílidos *Brachidontes purpuratus* y *Brachidontes rodriguezii*, y solo una pequeña cantidad (<1%) fueron nuevos reclutas. Este patrón parece ser el resultado de la dispersión local de pequeños grupos de mitílidos luego de ser removidos del sustrato por acción de las olas, una alteración común en los ambientes intermareales (Witman y Suchanek 1984, Hunt y Scheibling 2001). Estos pequeños grupos de mitílidos adultos fueron capaces de colonizar los parches experimentales rápidamente después de la colocación de los mismos, y una vez allí fijarse con sus filamentos a las estructuras de las plantas. Por lo tanto, aunque no fueron capaces de controlar la trayectoria, el producto final fue una colonización masiva que hizo a las parcelas vegetadas experimentales (artificial o natural) indistinguible de su entorno sólo unas semanas después de comenzados los experimentos. Este proceso no sólo minimizaría la muerte o la pérdida de individuos maduros fértiles de la población local, sino que también optimizaría la colonización del sustrato, incluso en períodos en que las larvas no se estén dispersando o cuando las condiciones no favorecen su supervivencia.

El uso del tratamiento control en ambos experimentos, además de ser esencial para asegurar que la respuesta observada en la fauna se debe a la manipulación de la presencia de las plantas, contribuyó a resaltar un resultado interesante sobre las tasas de colonización. En el plazo de un año, la fauna móvil y sésil alcanzaron abundancias de varios ordenes de magnitud más elevados en las plantas transplantadas y artificiales, que en el tratamiento control. Estos

resultados destacan el carácter dinámico de las comunidades en marismas rocosas y el rol clave que los pastos como *Spartina* tienen sobre tales comunidades. Además, dado que este tipo de marismas, a menudo, sufren disturbios físicos como la acción de las olas, las tormentas y los fuertes vientos que pueden dañar o incluso eliminar parches completos de *Spartina*, estos resultados sugieren que la presencia de estos pastos puede aumentar drásticamente la tasa de recuperación de macroinvertebrados.

Cuando se compararon las plantas transplantadas y las artificiales con las *Spartina* naturales no se encontraron diferencias en los ensambles de organismos sésiles. Esto indica que el proceso sucesional completo, incluyendo la colonización y el desarrollo de estos ensambles tal como se los encuentra en los parches de vegetación natural puede darse al cabo de un año. Por otro lado, cuando se hizo esta misma comparación pero considerando los ensambles móviles, se encontró una mayor abundancia en los transplantes en comparación a las *Spartina* naturales. Este resultado pudo haber sido reforzado por el hecho de que a diferencia de los transplantes, que formaron unidades pequeñas y discretas, las *Spartina* naturales fueron obtenidas de grandes parches continuos. Se ha registrado que pequeños parches aislados de hábitat pueden aumentar la densidad local (Virnstein y Curran, 1986) ya que los individuos suelen agregarse cuando la disponibilidad de espacio es limitada. Esta diferencia en la abundancia de los organismos no se observó entre *Spartina* artificiales y naturales, probablemente porque los parches artificiales fueron ubicados adyacentes a los grandes parches continuos de vegetación, a fin de hacerlos menos conspicuos y evitar posibles manipulaciones externas no esperadas, destrucciones o *demonic intrusion* (*sensu* Hulbert 1984). Sin embargo, y en términos experimentales, la similitud general de los ensambles entre las *Spartina* naturales y las *Spartina* transplantadas y artificiales, indica que las unidades experimentales utilizadas fueron apropiadas para evaluar los efectos de las plantas en cada uno de estos grupos de invertebrados.

Otro resultado interesante fue la ausencia de diferencias entre los ensambles de macroinvertebrados que se desarrollaron en los parches de *Spartina* y *Sarcocornia* artificiales. Aunque *Spartina* y *Sarcocornia* representan a los grupos funcionales más diferentes y extremos de las arquitecturas presentes en las marismas Patagónicas, mostraron ser redundantes en la provisión de hábitat en estos sistemas costeros. Este mismo tipo de redundancia en la provisión de hábitat ha sido observado anteriormente en ambientes intermareales (por ejemplo, Kelaher et al. 2007, Sueiro et al. 2011).

En resumen, este estudio muestra que la estructura física, proporcionada por los organismos bioingenieros formadores de hábitat en las costas rocosas es capaz de determinar la distribución y abundancia de los ensambles de macroinvertebrados intermarelaes en tan solo un año.

## 5.6. Tablas

**Tabla I.** Abundancia promedio y desvío estándar de los macroinvertebrados hallados en los tratamientos de los experimentos 1 (E1), 2 (E2) y 3 (E3). Los tratamientos se indican como, *Spartina*-transplantada: transp, control: cont, *Spartina* natural: nat, *Spartina*-artificial: art (Exp 2) y spart (Exp 3), *Sarcocornia*-artificial: sarc. Los hábitos alimenticios (HA) de cada taxa se indican como: filtradores (F), detritívoros (DET), depredadores (P) y ramoneadores (R).

| | | Abundancia Promedio; Desvío Estándar | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | **HA** | | **E1** | | | **E2** | | | **E3** | |
| **Taxa Móviles** | | **transp** | **cont** | **nat** | **art** | **cont** | **nat** | **spart** | **sarc** | **cont** |
| Ampithoe valida | **DET** | 0 | 2; 3 | 0 | 1; 1 | 1; 2 | 0 | 0,3; 0,7 | 0,6; 1,3 | 2 ;3 |
| Boccardia polybranchia. | **DET** | 25; 25 | 0,1; 0,3 | 0,4; 0,7 | 1; 2 | 0,1; 0,4 | 0 | 0,1; 0,3 | 0,4; 0,5 | 0,1; 0,3 |
| Cyrtograpsus altimanus | **DET** | 82; 25 | 4; 3 | 2; 2 | 26; 10 | 1; 1 | 4; 3 | 34; 10 | 33; 11 | 0,2; 0,7 |
| Melita palmata | **DET** | 146; 145 | 4; 5 | 0 | 14; 14 | 1; 2 | 0 | 8; 6 | 10; 13 | 0,1; 0,3 |
| Monocorophium insidiosum | **DET** | 87; 79 | 10; 7 | 0 | 23; 31 | 3; 4 | 0 | 29; 46 | 26; 46 | 2; 3 |
| Orbiniidae | **DET** | 1; 4 | 0 | 0 | 0,3; 1 | 0 | 0,1; 0,3 | 0 | 0,5; 1,3 | 0 |
| Orchestia gammarella | **DET** | 26; 31 | 0 | 68; 74 | 24; 18 | 0,1; 0,4 | 54; 19 | 7; 5 | 5; 9 | 0 |
| Pseudosphaeroma sp. | **DET** | 6; 10 | 0 | 48; 30 | 3; 6 | 0,1; 0,4 | 101; 54; | 0,6; 0,9 | 0,3; 0,5 | 0 |
| Scoletoma tetraura | **DET** | 1; 2 | 0 | 0,1; 0,3 | 1; 1 | 0 | 0,1; 0,3 | 0,6; 1,3 | 0,7; 1,1 | 0 |
| Tanais dulongii | **DET** | 103; 75 | 8; 7 | 5; 4 | 34; 29 | 10; 13 | 2; 3 | 11; 14 | 13; 25 | 0,1; 0,3 |
| **Abundancia de DET** | | 477; 392 | 28; 25 | 124; 111 | 127; 112 | 16; 23 | 161; 80 | 92; 66 | 90; 71 | 4; 6 |
| Eulalia sp. | **P** | 4; 2 | 0,2; 0,4 | 6; 2 | 5; 4 | 1; 1 | 4; 3 | 4; 3 | 6; 3 | 0,1; 0,3 |
| Nemertea | **P** | 7; 8 | 1; 1 | 3; 2 | 0,1; 0,3 | 0,1; 0,4 | 0,3; 0,5 | 0,3; 0,7 | 0 | 0 |
| Neolineus sp. | **P** | 1; 2 | 0 | 0,1; 0,3 | 1; 1 | 0 | 0 | 0,4; 0,5 | 0,8; 0,8 | 0 |
| Polynoidae | **P** | 0 | 0,1; 0,2 | 0 | 1; 2 | 0 | 0 | 0,8; 0,9 | 0,6; 0,9 | 0,1; 0,3 |
| Syllidae | **P** | 2; 3 | 0,3; 1 | 0,1; 0,3 | 1; 1 | 0 | 0 | 0 | 0,2; 0,6 | 0 |
| **Abundancia de P** | | 15; 19 | 2; 3 | 10; 5 | 9; 9 | 1; 1 | 4; 4 | 10; 6 | 11; 5 | 0,7; 1,7 |

| | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Siphonaria lessoni | **R** | 57; 32 | 8; 5 | 15; 6 | 29; 16 | 13; 5 | 12; 6 | 29; 13 | 29; 11 | 20; 9 |
| **Abundancia de G** | | 57; 32 | 8; 5 | 15; 6 | 29; 16 | 13; 5 | 12; 6 | 29; 13 | 29; 11 | 20; 9 |
| **Abundancia de taxa móviles** | | 548; 443 | 38; 33 | 148; 122 | 164; 137 | 31; 30 | 178; 89 | 127; 67 | 127; 67 | 24; 7 |
| **Taxa Sésiles** | | | | | | | | | | |
| Balanus glandula | **F** | 80; 61 | 133; 79 | 187; 125 | 257; 193 | 19; 27 | 274; 191 | 281; 162 | 414; 154 | 55; 82 |
| Mitílidos (Brachidontes rodrigezii y Brachidontes purpuratus) | **F** | 592; 312 | 48; 23 | 587; 106 | 558; 380 | 70; 42 | 699; 129 | 440; 259 | 426; 232 | 40; 51 |
| Mytilus sp. | **F** | 8; 6 | 1; 1 | 11; 8 | 8; 7 | 1; 1 | 7; 7 | 7; 9 | 12; 11 | 1; 1 |
| **Abundancia de F** | | 680; 380 | 182; 103 | 785; 240 | 823; 580 | 90; 70 | 980; 328 | 728; 375 | 852; 341 | 96; 82 |
| Anémona | **P** | 3; 3 | 0,4; 1 | 13; 12 | 1; 1 | 0,1; 0,4 | 1; 1 | 4; 4 | 3; 5 | 0,4; 1,3 |
| **Abundancia de taxa sésiles** | | 683; 383 | 182; 104 | 798; 252 | 824; 581 | 90; 70 | 981; 329 | 732; 375 | 855; 344 | 96; 82 |

**Tabla II.** Resultados de los análisis de PERMANOVA evaluando los efectos de los tratamientos sobre la estructura de los ensambles de macroinvertebrados móviles y sésiles para los experimentos 1 (E1), 2 (E2) y 3 (E3) y pruebas de pares para los casos en que el análisis mostró diferencias significativas (Pseudo *F* ≤ 0,05). Los tratamientos se indican como, *Spartina*-transplantada: transp, control: cont, *Spartina* natural: nat, *Spartina*-artificial: art (E2) y spart (E3), *Sarcocornia*-artificial: sarc.

| | | **Ensamble móvil** | | **Ensamble sésil** | |
|---|---|---|---|---|---|
| **E 1** | **gl** | **Pseudo *F*** | ***P*(perm)** | **Pseudo *F*** | ***P* (perm)** |
| Tratamiento | 2 | 43,2 | 0,0001 | 18,9 | 0,0001 |
| Total | 26 | | | | |
| **Pruebas de a pares** | | | | | |
| **Grupos** | | ***t*** | ***P*(perm)** | ***t*** | ***P*(perm)** |
| transp, cont | | 5,9 | 0,0001 | 4,5 | 0,0001 |
| transp, nat | | 6,6 | 0,0001 | 1,3 | 0,1701 |
| nat, cont | | 7,3 | 0,0001 | 5,1 | 0,0001 |
| **E 2** | **gl** | **Pseudo *F*** | ***P*(perm)** | **Pseudo *F*** | ***P*** |
| Tratamiento | 2 | 16,4 | 0,0001 | 23,0 | 0,0001 |
| Total | 20 | | | | |
| **Pruebas de a pares** | | | | | |
| **Grupos** | | ***t*** | ***P*(perm)** | ***t*** | ***P*(perm)** |
| art, cont | | 3,1 | 0,0004 | 5 | 0,0004 |
| art, nat | | 4,9 | 0,0003 | 0,5 | 0,8059 |
| nat, cont | | 4,5 | 0,0012 | 5,3 | 0,0012 |
| **E 3** | **gl** | **Pseudo *F*** | ***P*(perm)** | **Pseudo *F*** | ***P*** |
| Tratamiento | 2 | 21,7 | 0,0001 | 6,6 | 0,0002 |
| Total | 26 | | | | |
| **Pruebas de a pares** | | | | | |
| **Grupos** | | ***t*** | ***P*(perm)** | ***t*** | ***P*(perm)** |
| spart, sarc | | 0,8 | 0,6571 | 1,1 | 0,3419 |
| spart, cont | | 6,1 | 0,0001 | 2,6 | 0,0008 |
| sarc, cont | | 5,2 | 0,0001 | 2,8 | 0,0009 |

**Tabla III.** Resultados del análisis de SIMPER mostrando los taxa que más contribuyeron a la disimilitud entre aquellos pares de tratamientos que mostraron diferencias significativas (p ≤ 0,05) en los análisis de PERMANOVA para los experimentos 1 (E1), 2 (E2) y 3 (E3). Los tratamientos se indican como, *Spartina* transplantada: transp, control: cont, *Spartina* natural: nat, *Spartina* artificial: art (Exp 2) y spart (Exp 3), *Sarcocornia* artificial: sarc. Las listas de taxa se truncaron cuando el porcentaje acumulado alcanzó el 50 %.

| | **Taxa móviles** | **Contrib. %** | **Taxa sésiles** | **Contrib. %** |
|---|---|---|---|---|
| **E1** | | | | |
| transp vs cont | Melita palmata | 18,9 | Mitílidos | 68,1 |
| | Cyrtograpsus altimanus | 16,7 | | |
| | Tanais dulongii | 15 | | |
| transp vs nat | Melita palmata | 19,1 | | |
| | Monocorophium | 15,4 | | |
| | insidiosum | 14,9 | | |
| | Cyrtograpsus altimanus | 14,4 | | |
| | Tanais dulongii | | | |
| nat vs cont | Orchestia gammarella | 35,7 | Mitílidos | 67,8 |
| | Pseudosphaeroma sp. | 23,5 | | |
| **E2** | | | | |
| art vs cont | Cyrtograpsus altimanus | 22,1 | Mitílidos | 55,2 |
| | Tanais dulongii | 16,2 | | |
| | Orchestia gammarella | 15,5 | | |
| art vs nat | Pseudosphaeroma sp. | 41,4 | | |
| | Orchestia gammarella | 14,4 | | |
| nat vs cont | Pseudosphaeroma sp. | 55,9 | Mitílidos | 56,5 |
| **E3** | | | | |
| spart vs cont | Cyrtograpsus altimanus | 28,5 | Mitílidos | 55,5 |
| | Monocorophium | 17,8 | | |
| | insidiosum | 13,1 | | |
| | Orchestia gammarella | | | |
| sarc vs cont | | | | |
| | Cyrtograpsus altimanus | 30,6 | Mitílidos | 47,3 |
| | Monocorophium | 16,4 | Balanus | 45,9 |
| | insidiosum | 12,6 | glandula | |
| | Eulalia sp. | | | |

**Tabla IV.** Resultados del ANOVA de una vía o del test Kruskal-Wallis que evalúan el efecto de los tratamientos sobre la abundancia y la riqueza taxonómica de los ensambles encontrados en los experimentos 1 (E1), 2 (E2) y 3 (E3) según su tipo de movilidad.

| | | | **Móviles** | | **Sésiles** | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | **gl** | **F o H** | **P** | **F o H** | **P** |
| **E1** | Abundancia total | 26 | 75.1 | < 0.01 | 19.5 [a] | < 0.01 |
| | Riqueza taxonómica | 26 | 23.4 | < 0.01 | 8.9 [a] | < 0.01 |
| **E2** | Abundancia total | 24 | 47.6 | < 0.01 | 60. 3 | < 0.01 |
| | Riqueza taxonómica | 24 | 18.3 | < 0.01 | 3.6 | < 0.05 |
| **E3** | Abundancia total | 25 | 10.6 | < 0.01 | 18.2[a] | < 0.01 |
| | Riqueza taxonómica | 25 | 43.1 | < 0.01 | 9.9 | < 0.01 |

[a]H-valor.

## 5.7. Anexo

**Figura A1.** Fotografía de los cuatro tratamientos de la secuencia de experimentos realizados, luego de un año, momento en el cual fueron removidos. En la esquina superior izquierda se observa un transplante de *Spartina* con un 100 % de cobertura de mitílidos. Luego, a su derecha se observa un tratamiento control con escasa cobertura de organismos visibles al ojo desnudo. En la parte inferior, a la izquierda ejemplar de *Spartina* artificial y a la derecha ejemplar de *Sarcocornia* artificial, ambos con una cobertura del 100% de mitílidos.

# Capítulo IV

## *Spartina densiflora*: Una bioingeniera nativa facilita la invasión de un bioingeniero no-nativo*

*Este capítulo esta bajo revisión en la revista Hydrobiologia como: Sueiro MC., Bortolus A., Schwindt E., Mendez, MM. A native ecosystem engineer facilitates the invasion of a non-native ecosystem engineer.

# 6. CAPÍTULO IV: *SPARTINA DENSIFLORA:* UNA BIOINGENIERA NATIVA FACILITA LA INVASIÓN DE UN BIOINGENIERO NO NATIVO

**6.1. Resumen.** El impacto positivo que tienen algunas especies nativas sobre la supervivencia, persistencia y/o distribución de especies invasoras está recibiendo una creciente atención. Los bioingenieros están entre los organismos más utilizados como modelo para estudiar este tipo de problema ecológico. El pasto *Spartina densiflora* es una especie bioingeniera nativa de los ambientes costeros de América del Sur, donde fue descripta recientemente colonizando intermareales rocosos que, a su vez han sido invadidos exitosamente por el cirripedio *Balanus glandula*. En el presente Capítulo se han llevado a cabo experimentos de campo involucrando plantas transplantadas y artificiales con el fin de responder las siguientes preguntas: ¿una especie bioingeniera nativa, como *S. densiflora,* es capaz de facilitar la invasión de *B. glandula* en marismas rocosas?, en caso afirmativo, ¿cuánto de esta facilitación se debe a su estructura física? Se encontró que dentro de las parcelas con vegetación, tanto transplantada como artificial, la densidad de cirripedios fue significativamente mayor que en las parcelas control sin estructura vegetal. La mayor parte de dichos cirripedios fueron observados reclutados, no directamente en las estructuras vegetales, sino en distintos sustratos como mitílidos, gravas y pequeñas valvas. Estos resultados sugieren que la estructura física de *S. densiflora* ejerce un efecto positivo indirecto sobre el cirripedio invasor, facilitando la retención pasiva del sustrato donde *B. glandula* se asienta.

## 6.2. Introducción

El fenómeno de las invasiones biológicas hace referencia al proceso, o conjunto de procesos, involucrados en determinar: (i) el transporte de organismos a través de la actividad humana (intencional o accidentalmente) hacia áreas por fuera del rango potencial de distribución de dichos organismos de acuerdo con sus mecanismos de dispersión natural y las barreras biogeográficas; y (ii) el destino de dichos organismos en sus nuevos rangos, incluyendo su capacidad para sobrevivir, reproducirse, dispersar, propagar, proliferar, interactuar con la biota residente y ejercer influencias en y sobre muchos aspectos de los ecosistemas invadidos (Richardson et al. 2011). Luego de más de cinco décadas de investigaciones referentes a las invasiones biológicas, actualmente existe literatura que abarca una gran variedad de estudios en los que se evaluan los impactos directos de las especies no nativas sobre la biota nativa. Estos impactos incluyen cambios en los procesos ecosistémicos (Hoffmeister et al. 2005), pérdida de la biodiversidad (Clavero y García-Berthou 2005), aumento de plagas y enfermedades (Prenter et al. 2004) o alteraciones en la estructura de las comunidades a través de interacciones negativas y positivas (Grosholz et al. 2000, Rodríguez 2006). Sin embargo, el impacto positivo que las especies nativas pueden tener sobre la supervivencia, la persistencia y/o el rango de expansión de la especies invasoras ha recibido una relativamente menor, pero creciente, atención (por ejemplo: Maron y Connor 1996, Badano et al. 2007, Cushman et al. 2011). En particular se espera que en ambientes con condiciones físicas desfavorables, aquellos organismos nativos capaces de amortiguar las principales variables de estrés físico faciliten indirectamente la colonización y supervivencia de otros organismos (Michalet et al. 2006, Cavieres y Badano 2009), incluyendo las especies invasoras (Maron y Connor 1996, Cavieres et al. 2005, Badano et al. 2007). En este sentido, los bioingenieros representan uno de los ejemplos más conocidos de este tipo de

organismos, ya que pueden crear hábitats adecuados para diversos organismos a través de la alteración no trófica de los materiales bióticos y abióticos (Crain y Bertness 2006, Wright y Jones 2006). De hecho, se ha especulado y / o concluido que los ambientes estresantes habitados por bioingenieros se encuentran entre los más susceptibles a las invasiones biológicas (véase Badano et al. 2007).

*Spartina densiflora,* es una especie bioingeniera nativa de América del Sur que invadió las costas de España, Africa, y que es especialmente agresiva en la costa oeste de EEUU y Canada (Bortolus 2006). Esta especie se encuentra bien establecida en sustratos blandos, así como en una variedad de costas rocosas a lo largo de las costas del Pacífico y del Atlántico en América, y también en otras regiones (Bortolus 2006, Bortolus et al. 2009). Como bioingeniera autogénica (*sensu* Jones et al. 1997) *S. densiflora* puede modificar al ambiente abiótico a través de su estructura física. Por ejemplo, es capaz de incrementar la tasa de sedimentación, reducir la temperatura superficial del suelo y la tasa de desecación, y puede además proporcionar superficie para la fijación y espacio para ser habitado por muchos invertebrados (Bortolus et al. 2002, Sueiro et al. 2010). En las marismas rocosas de Patagonia estas halófitas crean un hábitat intermareal complejo en el que viven varias especies de invertebrados como el cirripedio invasor *Balanus glandula* (Schwindt et al. 2009, Sueiro et al. 2010). Este cirripedio es nativo de las costas rocosas del Pacífico de América del Norte, y se introdujo en Argentina hace más de 40 años, momento a partir del cual ha extendido su distribución más de 17 grados de latitud hacia el sur hasta Tierra del Fuego (Schwindt 2007). *Balanus glandula* se ha establecido a lo largo de la mayor parte de la costa de Argentina y se ha registrado colonizando una gran variedad de tipos de hábitats (Schwindt et al. 2009, Mendez et al. 2010), donde a menudo domina, en términos de cobertura relativa junto a los bivalvos nativos y *S. densiflora* (Sueiro et al. 2011).

Investigaciones recientemente realizadas en marismas rocosas de Patagonia (ver Cap. III) sugieren que la estructura física de

*Spartina* tiene un papel ecológico muy importante en la formación de los ensambles de macroinvertebrados asociados, independientemente de las propiedades biológicas y ecológicas de las plantas (Sueiro et al. 2010). También existen antecedentes que reportan la invasión del cirripedio *Balanus glandula* en marismas patagonicas de fondo blando dominadas por especies de *Spartina* (Schwindt et al. 2009). El **objetivo** de este Capítulo es responder las siguientes preguntas específicas: ¿una especie bioingeniera nativa como *Spartina densiflora* es capaz de facilitar la invasión del cirripedio *B. glandula* en marismas rocosas?, en caso afirmativo, ¿cuánto de esta facilitación se debe a la estructura física de la planta?

## 6.3. Materiales y Métodos

**6.3.1. Sitio de estudio.** El trabajo experimental se llevó a cabo en la marisma rocosa Ambrosetti (42 º 50'S, 64 º 50'O, Patagonia, Argentina, Fig. 1) la cual posee las características propias de este tipo de ambiente (para un mayor detalle ver Cap I).

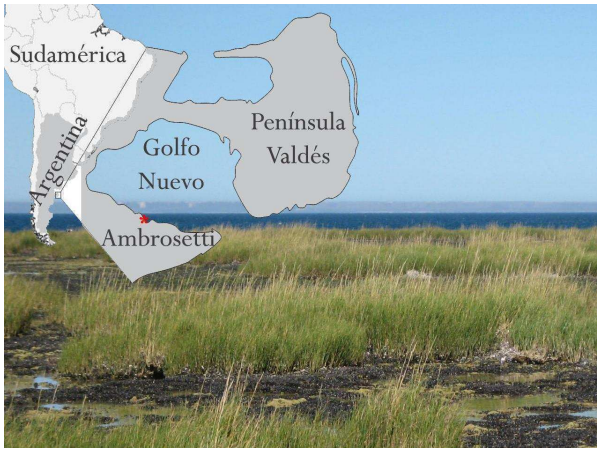


**Figura 1.** Mapa mostrando la ubicación del sitio experimental y vista general de la marisma rocosa Ambrosetti.

**6.3.2. Diseño experimental.** Para abordar los objetivos se realizó un experimento en el campo manipulando la presencia de la especie bioingeniera nativa. Para ello se establecieron de modo aleatorio, dentro del nivel medio-superior de la franja vegetada, los siguientes tratamientos: (1) transplantes de *S. densiflora* defaunados (de aquí en más, *Spartina*-transplantada), (2) plantas artificiales simulando la arquitectura *S. densiflora* (de aquí en más, *Spartina*-artificial) y (3) áreas control. Una descripción completa de la preparación de cada uno de estos tratamientos se detalla en el Capítulo III (en Materiales y Métodos sección 5.3.2, pág. 64-67). Todos los tratamientos contaron con 10 réplicas, que fueron dejadas en el sitio experimental durante un año. Al cabo de dicho período, tanto las réplicas de *Spartina* transplantadas y artificiales como todo el material que se encontró en las parcelas control fue removido del campo y transportado al laboratorio para su posterior análisis. Además, se seleccionaron al azar diez muestras de *S. densiflora* (25 x 25 cm cada uno; de aquí en más *Spartina*-natural) que fueron removidas de la marisma con el fin de

cuantificar y comparar la similitud entre el grupo experimental (sin contingencias históricas) y el escenario natural (con contingencias históricas).

**6.3.3. Análisis de muestras.** En el laboratorio, de cada tratamiento se registraron la densidad, la distribución de frecuencias de tallas y la proporción de cirripedios adheridos en los diferentes tipos de sustrato identificados. Para el cálculo de densidad (indiv·parcela) se contó el número de cirripedios por parcela bajo un microscopio estereoscópico (80x). El tamaño de los cirripedios (n = 200 para cada tratamiento con plantas, y n = 184 para las parcelas control) se obtuvo con un calibre digital (precisión de ± 0,01), midiendo la longitud del orificio a lo largo de las placas carinal y rostral (Fig. 2). Los ejemplares medidos fueron elegidos al azar de diferentes réplicas para cada tratamiento. Con el fin de estimar la proporción de cirripedios (núm. de individuos en sustrato / núm. total de individuos) adheridos a los diferentes sustratos, en primer lugar se identificó el tipo de sustrato primario donde los cirripedios estaban asentados y a continuación se contó el número de individuos en cada sustrato.

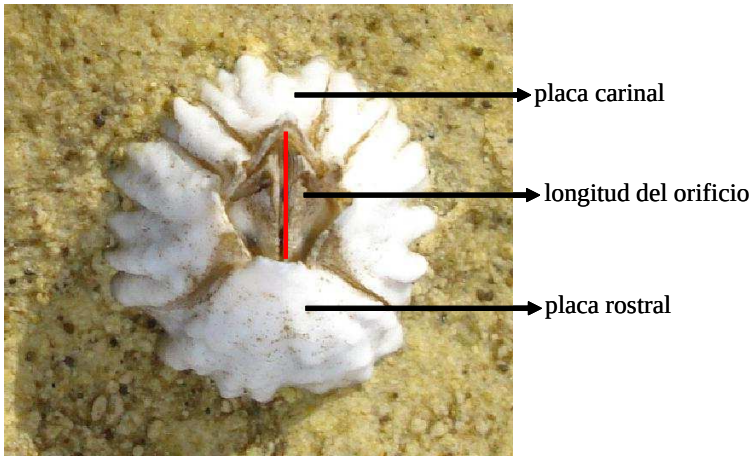


**Figura 2.** Ejemplar del cirripedio invasor *Balanus glandula*, indicando la ubicación de la línea que se utiliza para medir la talla. (Foto: A. Bortolus).

**6.3.4. Análisis estadísticos.** Para evaluar diferencias entre tratamientos en cuanto a la densidad total y el tamaño medio de los cirripedios se realizaron un ANOVA para cada variable de manera

independiente. Los supuestos de homogeneidad de varianzas y normalidad fueron evaluados con los test Kolmogorov-Smirnov y Levene, respectivamente. Las diferencias significativas entre los valores medios fueron evaluadas con un test *a posteriori* de HSD desbalanceado. Cuando las varianzas fueron heterogéneas y no pudieron ser estabilizadas después de diversas transformaciones, el test no paramétrico de Kruskal-Wallis fue utilizado y los resultados significativos fueron analizados con comparaciones múltiples de rangos medios (Zar 1999).

## 6.4. Resultados

Al finalizar el experimento, todos los tratamientos fueron colonizados por el cirripedio *Balanus glandula*, en su gran mayoría, dispuesto de forma agregada formando estructuras tridimensionales microarrecifales similares a las halladas en marismas de fondos blandos en la Peninsula Valdes (Fig. 3).

**Figura 3.** Fotografía de estructuras tridimensionales formadas por cirripedios asentados en bivalvos mitílidos, encontrados entre las estructuras de las plantas de los tratamientos (Foto: MC Sueiro).

La densidad máxima fue hallada en las parcelas de *Spartina*-natural (652 individuos), mientras que la mínima se halló en los tratamientos control sin *Spartina* (2 individuos). Entre las densidades medias de las parcelas con *Spartina* transplantada, artificial y natural no se observaron diferencias significativas (test HSD, P <0,001, Fig. 4A), mientras que estos tratamientos mostraron una densidad media significativamente mayor en relación a las parcelas control (transformación ln [x + 1], F = 23,78, gl = 32, P <0,001, Fig. 4A). Al cabo de un año, los tratamientos con *Spartina* artificial y transplantada mostraron densidades de cirripedios con 12 y 7 órdenes de magnitud más elevados que los controles.

El tamaño medio de los cirripedios fue de 2,5 ± 1,3 mm (media ± desvío estándar) con un mínimo de 0,37 mm (en tratamiento control) y un máximo de 6,86 mm (en tratamiento *Spartina* artificial). Las parcelas con *Spartina* artificial y transplantada mostraron tamaños

de cirripedios mayores que las *Spartina* natural y los tratamientos control (H = 32,08, gl = 3, n = 783, P <0.01, Fig. 4B). La distribución de frecuencias de tallas de *B. glandula* en las *Spartina* naturales estuvo representada por individuos de pequeño y mediano tamaño, en tanto que los tratamientos con *Spartina* artificial y transplantada se caracterizaron por individuos principalmente de tamaño medio (Fig. 5). Finalmente, los tratamientos control mostraron una distribución claramente dominada por individuos pequeños (Fig. 5).

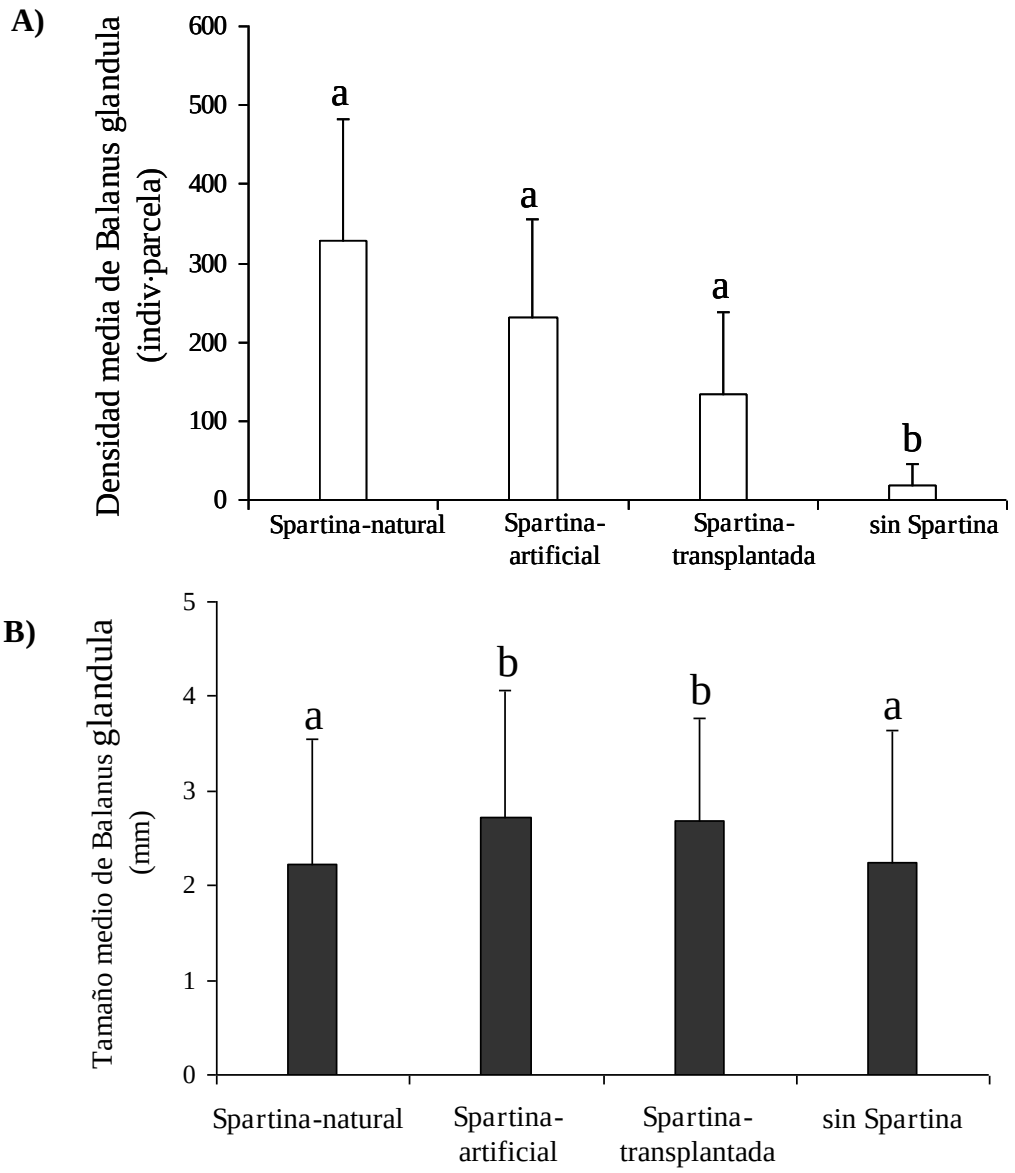


**Figura 4**. (A) Densidad total media (± desvío estándar), y (B) tamaño medio (± desvío estándar) de *Balanus glandula* encontrados en los diferentes tratamientos. Diferentes letras sobre las barras indican diferencias significativas entre tratamientos (tes HSD o comparaciones múltiples de rangos medios P <0,05).

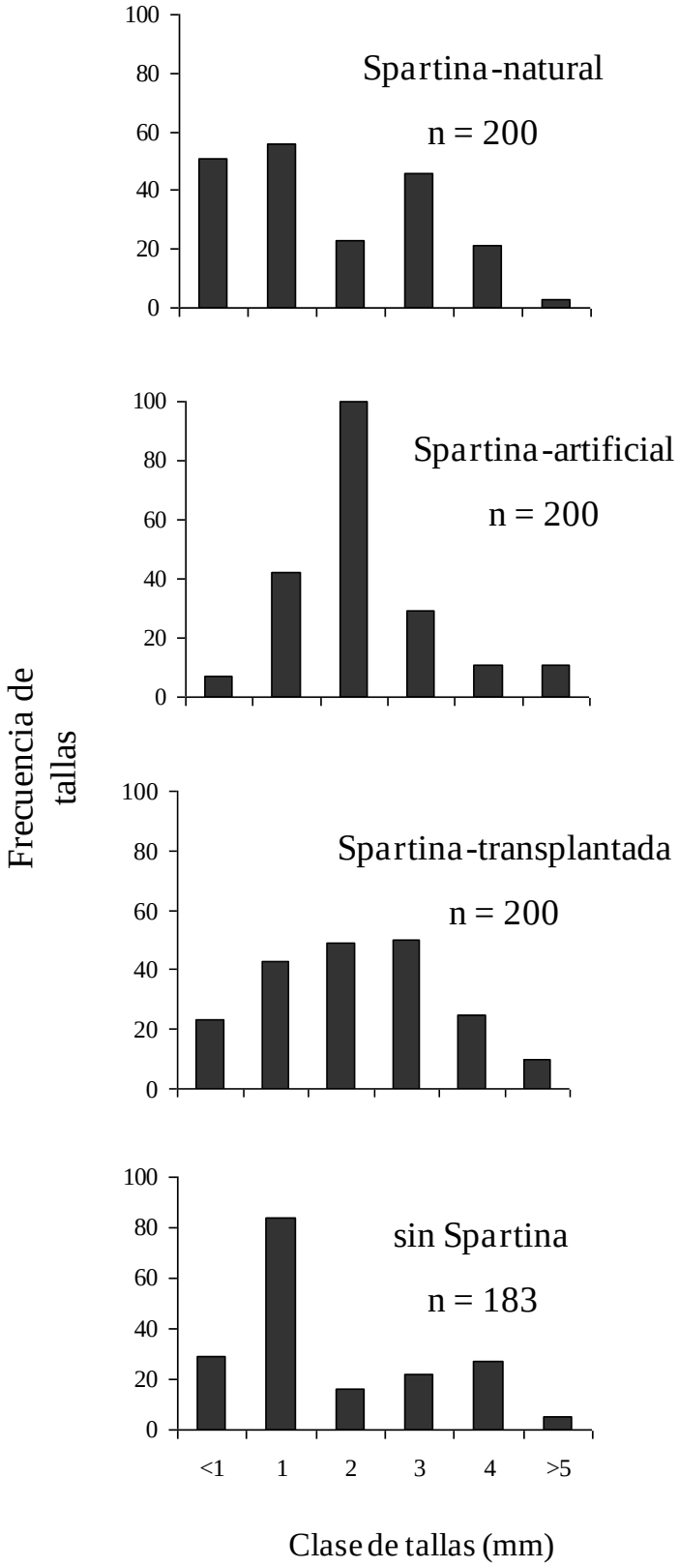


**Figura 5.** Distribuciones de frecuencias de talla de cirripedios por tamaño de clase (en mm), encontradas en los tratamientos.

Como tipos de sustrato utilizados por *Balanus glandula* para el reclutamiento se registraron: mitílidos vivos, valvas de bivalvos, gravas y suelo desnudo (que en el caso de las marismas rocosas es roca sedimentaria friable). Todos los sustratos, excepto el suelo desnudo, que sólo estuvo presente en los tratamientos sin *Spartina*, fueron comunes a todos los tratamientos. En las parcelas con *Spartina* (ya sea natural, artificial y/o transplantada) un alto porcentaje de cirripedios se encontró en sustratos no vegetales (98%) y sólo una pequeña cantidad de cirripedios (2%) fue hallada en las raíces de *Spartina* transplantadas (Fig. 6). El mayor reclutamiento se observó sobre los mitílidos, seguido por las valvas en el caso de *Spartina* artificial y natural y por las raíces en el tratamiento de *Spartina* transplantada. A su vez, una gran proporción de cirripedios en los parcelas sin *Spartina* se encontró en el suelo desnudo (Fig. 6).

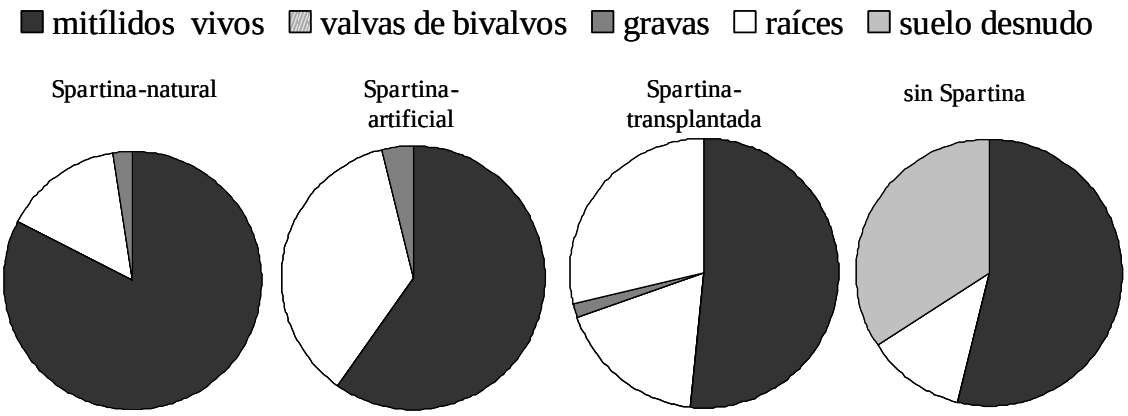


**Figura 6**. Tipos de sustrato utilizados por *Balanus glandula* para su reclutamiento en los tratamientos con *Spartina*-natural (n = 2694), *Spartina*-artificial (n = 1911), *Spartina*-transplantada (n = 780) y sin *Spartina* (n = 169).

## 6.5. Discusión

Entender los mecanismos que facilitan la invasión de organismos no nativos es un tema prioritario para los científicos (Carlton 1999). Dado que las posibilidades de erradicar una especie invasora una vez establecida son considerablemente bajas, la manera más adecuada de hacer frente a esta problemática es a través de la elaboración de predicciones ecológicas que ayuden a prevenir y evitar nuevas invasiones, así como para controlar las existentes (Carlton y Ruiz 2003). Cuanto mejor se conocen los procesos ecológicos subyacentes a una invasión, aumentan las posibilidades de elaborar predicciones sobre dónde y cuándo es probable que ocurra una nueva invasión o vuelva a ocurrir a nivel local o mundial. En este Capítulo se estudió el papel de un bioingeniero común (el pasto austral *Spartina densiflora*) como facilitador de la invasión de un invertebrado marino intermareal (*Balanus glandula*) mediante la discriminación de la importancia relativa de la estructura física del bioingeniero y de sus propiedades biológicas en este proceso. Los resultados muestran que la presencia de la estructura física de la bioingeniera nativa *S. densiflora* tiene un impacto positivo significativo sobre la especie invasora *B. glandula*.

La abundancia de *Balanus glandula* fue notoria y significativamente mayor en los tratamientos con *Spartina* que en los tratamientos control sin vegetación. La ausencia de diferencias entre los tratamientos (*Spartina* natural, transplantada y artificial) sugiere que la naturaleza de este efecto positivo está esencialmente determinado por la estructura física de la planta, independientemente de sus propiedades biológicas. La estructura de muchas especies vegetales intermareales, incluyendo pastos marinos, algas y pastos halófitos, como *Spartina densiflora*, ha sido reportada como eficaz en su capacidad para entrampar, retener y estabilizar tanto partículas inertes (orgánicas e inorgánicas) como organismos vivos (Bos et al. 2007), y para proveer superficie de anclaje y adhesión segura para otros individuos (Tweedley et al.

2008). Las modificaciones hechas en las condiciones abióticas de ambientes estresantes facilitan la colonización, persistencia y/o supervivencia de especies no nativas, e indirectamente generan sitios clave (*"hot spots")* para el éxito de especies invasoras (Badano et al. 2007, Bulleri et al. 2008). En el presente estudio se observó que al cabo de pocos meses las parcelas experimentales con estructuras vegetales (transplantadas y artificiales) eran similares a los alrededores vegetados. En dichas parcelas se observaron altas densidades de bivalvos mitílidos adultos anclados entre las estructuras aéreas de las plantas, cubriendo el 100% de las raíces. Muchos de estos mitílidos, a su vez, se encontraron cubiertos por cirripedios que en su gran mayoría eran individuos de más de un año (siguiendo los parámetros de Savoya y Schwindt 2010). Este resultado evidencia que las estructuras vegetales actúan como un filtro donde quedan retenidos aquellos mitílidos que fueron removidos del sustrato por la acción del oleaje (ver descripción de este fenómeno en Witman y Suchanek 1984, Hunt y Scheibling 2001). Además, la densidad de cirripedios en estas parcelas con estructuras vegetales se incrementó por la presencia de varios individuos unidos a otros sustratos como gravas y valvas que habrían sido objeto del mismo fenómeno de retención mencionado para los mitílidos. Estas observaciones indican que el mecanismo principal por el cual las plantas favorecen al cirripedio no nativo *Balanus glandula* es indirecto e involucra el entrampamiento y retención de sus sustratos de asentamiento. Además, considerando las tallas de cirripedio halladas con más frecuencia entre las parcelas vegetadas, se evidencia que las plantas serían capaces de reducir al mínimo la muerte y/o pérdida neta de individuos maduros (en edad fértil y reproductiva) de las áreas invadidas.

En resumen, a través de la manipulación de la presencia de ejemplares vivos y artificiales del pasto nativo *Spartina densiflora*, se pudo observar que esta bioingeniera es capaz de recuperar y proveer sitios seguros para el anclaje de bivalvos mitílidos nativos, así como para un gran número de otras especies

nativas asociadas (Bouma et al 2009; Sueiro et al. 2012). Ahora bien, del mismo modo en que esto favorece a la fauna nativa, favorece a su vez la invasión de organismos no nativos como el cirripedio *Balanus glandula*. Además este pasto bioingeniero ayuda a evitar una muerte segura a los cirripedios después que el sustrato sobre el que originalmente se habían asentado sea removido por las olas y dispersado a lo largo de la costa. Esta cadena de interacciones tiende a promover la expansión de las invasiones más exitosas a lo largo de toda la costa, con posibles consecuencias para la conservación de la biodiversidad nativa.

# 7. SÍNTESIS Y CONCLUSIONES GENERALES

El presente trabajo tuvo como objetivo general comprender las modificaciones originadas y/o moduladas por las plantas vasculares que dominan y caracterizan las marismas rocosas de la Patagonia, y evaluar sus efectos sobre los ensambles faunísticos asociados. Los objetivos particulares que se plantearon fueron: (i) describir las principales variables físicas asociadas a la presencia de plantas vasculares; (ii) describir los ensambles de macroinvertebrados asociados a la presencia de plantas vasculares; (iii) evaluar el efecto que tienen las plantas sobre los ensambles de macroinvertebrados, (iv) evaluar los efectos de la estructura física, independientemente de las propiedades biológicas que estas plantas tienen, sobre los ensambles de macroinvertebrados; y (v) determinar si las efectos originados y/o modulados por las plantas sobre los ensambles de macroinvertebrados son especie-específicos.

En el transcurso de esta Tesis, a través de observaciones y la realización de muestreos y experimentos, se lograron cumplir satisfactoriamente los objetivos planteados. Muchos de los resultados obtenidos originaron nuevos interrogantes, algunos de los cuales fueron abordados en este mismo estudio mientras que otros dieron origen a nuevos proyectos y líneas de trabajo en el Grupo de Ecología en Ambientes Costeros (GEAC). A continuación se presenta una síntesis y conclusiones generales de los resultados obtenidos más relevantes respecto de los objetivos planteados y un párrafo final sobre la relevancia del estudio y las posibles líneas futuras que quedan planteadas de los resultados expuestos.

La especie vegetal que dominó y caracterizó las marismas rocosas patagónicas relevadas en este estudio fue la halófita *Spartina densiflora*. La máxima densidad de parches de esta especie se observó en el nivel medio-superior de la franja intermareal. Dentro de estos parches se registró una amortiguación en las variables físicas estresantes características de los intermareales

(erosión por olas, tasa de desecación, temperatura, etc), dando como resultado un aumento en la complejidad y heterogeneidad espacial a escala de paisaje (Capítulo I). Los ensambles de macroinvertebrados asociados a estos parches mostraron una distribución y abundancia diferente de los sitios sin vegetación (Capítulo II). En particular, los parches de *Spartina densiflora* se encontraron asociados a los bivalvos *Brachidontes* spp., los cuales se fijaron a la parte baja de sus tallos y a la parte superficial de sus raíces hasta cubrir el 100% del sustrato disponible (Capítulo I y II). En un futuro, sería interesante determinar si dicha asociación está relacionada, por ejemplo, a la sujeción al sustrato que ejercerían los bivalvos sobre *Spartina* mediante la fijación de las raíces y tallos de la planta con sus filamentos bisales. Asimismo, se podría evaluar si los bivalvos encuentran entre las estructuras vegetales protección ante depredadores.

A diferencia de las marismas de fondos blandos donde en general los sitios sin vegetación son porciones de barro desnudo y el único sustrato duro disponible habitualmente lo constituyen las plantas, los sitios sin vegetación en marismas rocosas estuvieron dominados por bivalvos o por cirripedios (Capítulo II). Cada uno de estos bioingenieros formó parches de sustratos alternativos disponibles para varios invertebrados marinos. La diferencia en la estructura de estos bioingenieros derivó en diferencias en la complejidad de hábitat que proveen. En ese sentido, *S. densiflora* y los bivalvos asociados a ella proporcionaron el hábitat más complejo, seguido por los bivalvos en ausencia de *S. densiflora* y finalmente los cirripedios. Comparando los ensambles de macroinvertebrados entre los tres tipos de bioingenieros se encontró que los ensambles difieren entre si a causa de una abundancia desigual de los organismos presentes (Capítulo II). Se encontró además que existe una relación positiva entre la complejidad de hábitat que proporcionan los bioingenieros y la riqueza y diversidad de macroinvertebrados (Capítulo II). Estos resultados apoyan la hipótesis de que una mayor complejidad estructural proporcionaría

más recursos, hábitats y nichos que serían ocupados por una mayor cantidad de especies (Connor y McCoy 2001). Por otra parte, se encontró que la densidad total de organismos es mayor en el hábitat de menor complejidad (Capítulo II), estas altas densidades estuvieron originadas por la elevada abundancia de una única especie, el poliqueto *Boccardia polybranchia*, sugiriendo que en lugar de tratarse de una relación negativa entre la complejidad y la densidad a nivel comunidad, podría estar indicando un efecto positivo del hábitat proporcionado por este cirripedio sobre *B. polybranchia*.

La presencia de *Spartina densiflora* tuvo un efecto positivo sobre la abundancia y riqueza de los macroinvertebrados presentes en marismas rocosas (Capítulo III). Este efecto positivo fue originado principalmente por la estructura física que proporcionan las plantas, independientemente de sus propiedades biológicas (Capítulo III). Al cabo de solo un año, en los parches de *S. densiflora* inicialmente sin organismos se desarrollaron ensambles de fauna similares a aquellos que se observaron en parches naturales sin manipular. El efecto positivo que ejerce la estructura física de las plantas se observó tanto en organismos sésiles como móviles (Capítulo III). Quedaría pendiente ahondar en las causas precisas y los posibles mecanismos a través de los cuales los organismos móviles y sésiles se ven beneficiados por la presencia de la estructura vegetal. En ese sentido entre las hipótesis más plausibles a ser evaluadas mediante experimentos se pueden mencionar: (i) la estructura física de las plantas provee protección ante depredadores y/o (ii) ante las condiciones desfavorables del ambiente para los organismos sésiles y móviles que habitan marismas rocosas; (iii) los organismos sésiles que son removidos de los parches sin vegetación debido a ocasionales disturbios físicos, son retenidos y entrampados por las estructuras vegetales.

En menos de un año, en los parches de vegetación transplantados se alcanzó una cobertura de bivalvos similar a la que se observó en parches naturales (Capítulo III y IV). Muchos de estos bivalvos, a

su vez, portaron en sus valvas al cirripedio no nativo *Balanus glandula* (Capítulo IV). Esto implica que la estructura física de *Spartina densiflora* no solo ejerció efectos directos positivos sobre organismos nativos sésiles como lo son los bivalvos mencionados, sino que además ejerció un efecto indirecto positivo sobre la presencia y abundancia de una especie no nativa de nuestras costas. Este hallazgo apoya la hipótesis de que la amortiguación en las condiciones abióticas que realizan los bioingenieros puede hacer más susceptible a las invasiones biológicas a aquellos ambientes con alto estrés físico, como son los intermareales (Badano et al. 2007).

El efecto positivo que ejerció la estructura física de *Spartina densiflora* no varió con el diseño de la vegetación. De este modo, se observó que la arquitectura de los grupos funcionales más diferentes y extremos de vegetación presentes en marismas son redundantes en la provisión de hábitat en marismas rocosas Patagónicas (Capítulo III).

Finalmente, el estudio de las interacciones negativas y positivas entre organismos como fuerzas estructuradoras de las comunidades intermareales lleva muchos años de desarrollo en ecología (por ejemplo, Dayton 1971, Menge 1976, Underwood y Jernakoff 1981, Castilla y Paine 1987, Bertness y Callaway 1994, Callaway 1995, Menge 1995, Hacker et al. 1997, Bertness et al. 1999, Schwindt et al. 2001, Stachowicz 2001, Bortolus et al. 2002). Sin embargo, entre las interacciones consideradas, solo hace unas décadas se ha hecho énfasis en el estudio del rol que desempeñan plantas y animales en la estructuración de las comunidades intermareales a través de la bioingeniería (Jones et al. 1994, 1997a, Fogel et al. 2004, Bouma et al. 2009, Badano et al. 2010). En Argentina, y en Patagonia en particular, recientemente se han comenzado a desarrollar estudios descriptivos y aproximaciones experimentales a fin de establecer y comprender los patrones y procesos que dan forma a las comunidades intermareales (Gutierrez e Iribarne 2004, Palomo et al. 2007, Bortolus et al. 2009, Mendez et al. 2009, Idaszkin et al. 2010, Savoya y Schwindt 2010). En ese sentido, los resultados expuestos a lo largo de esta Tesis aportan

información novedosa sobre el rol que desempeña la bioingeniera *Spartina densiflora* en la estructuración de las comunidades de invertebrados en marismas rocosas de Patagonia.

En función de todo lo expuesto en esta sección, se pueden proponer las siguientes ideas como líneas de trabajo a completar y desarrollar en el futuro:

* Evaluar si los patrones y procesos encontrados en esta tesis se repiten a escala regional y en otros sistemas intermareales.
* Estudiar los procesos de sucesión que determinan que en intermareales rocosos puedan colonizar y desarrollarse exitosamente especies vegetales halófitas típicas de marismas de fondos blandos.
* Determinar los mecanismos a través de los cuales *Spartina densiflora* influencia a los ensambles de invertebrados.
* Evaluar los efectos y los mecanismos a través de los cuales *Spartina densiflora* influye sobre distintos grupos funcionales (taxonómicos, alimenticios, etc).
* Evaluar los efectos y los mecanismos a través de los cuales *Spartina densiflora* influye sobre las poblaciones de las distintas especies que se observan.
* Evaluar la importancia relativa de otras interacciones (competencia, depredación, herbivoría, etc) sobre los organismos a distintas escalas (población, comunidad).

# 8. BIBLIOGRAFÍA

## 8.1. Literatura citada

**A**

Adam P (1993) Saltmarsh ecology. Cambridge Studies in Ecology. Cambridge University Press. New York, Unites State of America.

Adami ML, Tablado A, López Gappa J (2004) Spatial and temporal variability in intertidal assemblages dominated by the mussel *Brachidontes rodriguezii* (d'Orbigny, 1846). Hydrobiologia 520:49-59.

Agnew AM, Shull DH, Buschbaum R (2003) Growth of a salt marsh invertebrate on several species of marsh grass detritus. Biological Bulletin 205:238-239

Alvarado JL, Castilla JC (1996) Tridimensional matrices of mussels *Perumytilus purpuratus* on intertidal platforms with varying wave forces in central Chile. Mar Ecol Prog Ser 133: 135-141.

Anderson MJ (2001) A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. Austral Ecology 26: 32-46.

Angradi TR, Hagan SM, Able KW (2001) Vegetation type and the intertidal macroinvertebrate fauna of a brackish marsh: *Phragmites* vs. *Spartina*. Wetlands 21:75-92.

**B**

Badano EI, Villarroel E, Bustamante RO, Marquet PA, Cavieres LA (2007) Ecosystem engineering facilitates invasions by exotic plants in high-Andean ecosystems. Journal of Ecology 95: 682–688.

Barnes M (2000) The use of intertidal barnacle shells. Oceanography and Marine Biology: an Annual Review 38:157-187.

Bertness MD (1984) Ribbed mussels and *Spartina alterniflora* production in a New England salt marsh. Ecology 65: 1794-1807.

Bertness MD (1999) The ecology of Atlantic shorelines. Sinauer Associates, Inc., Sunderland Massachussets.

Bertness MD, Crain CM, Silliman BR, Bazterrica MC, Reyna MV, Hidalgo F, Farina JK (2006) The community structure of Western Atlantic Patagonian rocky shores. Ecological Monographs 76:439-460.

Bertness MD, Leonard GH (1997) The role of positive interactions in communities: lessons form intertidal habitats. Ecology 78: 1976-1989.

Borthagaray AI, Carranza A (2007) Mussels as ecosystem engineers: their contribution to species richness in rocky littoral community. Acta Oecologica 31:243-250.

Bortolus A (2006) The austral cordgrass *Spartina densiflora* Brong.: its taxonomy, biogeography and natural history. Journal of Biogeography 33:158-168.

Bortolus A (2008) Error cascades in the biological sciences: the unwanted consequences of using bad taxonomy in ecology. Ambio 37: 114-118.

Bortolus A (2010) Marismas Patagónicas: las últimas de Sudamérica. Ciencia Hoy 19: 10-15.

Bortolus A, Laterra P, Iribarne O (2004) Crab-mediated phenotypic changes in *Spartina densiflora* Brong. Estuarine, Coastal and Shelf Science 59: 97-107.

Bortolus A, Iribarne O (1999) The effect of the Southwestern Atlantic burrowing crab *Chasmagnathus granulata* on a *Spartina* salt-marsh. Marine Ecology Progress Series 178:79-88.

Bortolus A, Schwindt E (2007) What would have Darwin written now? Biodiversity and Conservation 16: 337-345.

Bortolus A, Schwindt E, Bouza PJ, Idaszkin YL (2009) A Characterization of Patagonian salt marsh. Wetlands 29:772-780.

Bortolus A, Schwindt E, Iribarne O (2002) Positive plant-animal interaction in the high marsh of an Argentinean coastal lagoon. Ecology 83:733-742.

Bos AR, Bouma TJ, de Kort GLJ, van Katwijk MM (2007) Ecosystem engineering by annual intertidal seagrass beds: sediment accretion and modification. Estuarine, Coastal and Shelf Science 74: 344-348.

Bos AR, van Katwijk MM (2007) Planting density, hydrodynamic exposure and mussel beds affect survival of transplanted intertidal eelgrass. Marine Ecology Progress Series 336:121–129.

Boschi EE, Cousseau MB (2004) La vida entre mareas: vegetales y animales de las costas de Mar del Plata, Argentina. Boschi EE, Cousseau MB (eds). INIDEP, Mar del Plata 383 p.

Bouma TJ, Olenin S, Reise K, Ysebaert T (2009) Ecosystem engineering and biodiversity in coastal sediments: posing hypotheses. Helgoland Marine Research 63:95-106

Bros WE (1980) Effects of removing or adding structure (barnacle shells) on recruitment to a fouling community in Tampa Bay, Florida. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 105:275-296.

Bruno JF (2000) Facilitation of cobble beach plant communities through habitat modification by *Spartina alterniflora*. Ecology 81:1179–1192.

Bruno JF (2002) Causes of landscape-scale rarity in cobble beach plant communities. Ecology 83:2304–2314.

Bruno JF, Kennedy CW (2000) Patch-size dependent habitat modification and facilitation on New England cobble beaches by *Spartina alterniflora*. Oecologia 122:98–108.

Brusati ED, Grosholz ED (2006) Native and introduced ecosystem engineers produce contrasting effects on estuarine infaunal communities. Biological Invasions 8:683-695.

Buchman N, Cuddington K, Lambrinos J (2007) A historical perspective on ecosystem engineering. En: Cuddington K, Byers J, Wilson W, Hastings A, (eds). Ecosystem engineers: Plants to protists. Burlington (MA): Academic Press. p. 25–46.

Bulleri F, Bruno JF, Benedetti-Cecchi L (2008) Beyond competition: incorporating positive interactions between species to predict ecosystem invasibility. Plos Biology 6: 1136-1140.

Buschbaum C, Dittmann S, Hong J-S, Hwang I-S, Strasser M, Thiel M, Valdivia N, Yoon S-P, Reise K (2009) Mytilid mussels: global

habitat engineers in coastal sediments. Helgoland Marine Research 63:47-58.

**C**

Callaway R (2006) Tube worms promote community change. Marine Ecology Progress Series 308:49-60.

Capehart AA, Hackney C (1989) The potential role of roots and rhizomes in structuring salt marsh benthic communities. Estuaries 12:119-122.

Carlton JT (1999) A journal of biological invasions. Biological Invasions 1:1.

Carlton JT, Ruiz GM (2003) The magnitude and consequences of bioinvasions in marine ecosystems: implications for conservation biology. In: Norse EA, Crowder LB (eds) Marine conservation biology: the science of maintaining the sea's biodiversity. Island Press, Washington, DC, pp 123–148

Carver RE (1971) Procedures in Sedimentary Petrology. Wiley Interscience.

Castilla JC, Lagos NA, Cerda M (2004) Marine ecosystem engineering by the alien ascidian *Pyura praeputialis* on a mid-intertidal rocky shore. Marine Ecology Progress Series 268:119–130

Castilla JC, Luxoro C, Navarrete SA (1989) Galleries of the crabs *Acanthocyclus* under intertidal mussel beds: their effect on the use of primary substratum. Revista Chilena de Historia Natural 62:199-204.

Castilla JC, Paine RT (1987) Predation and community organization in Eastern Pacific, temperate zone, rocky intertidal shores. Revista Chilena de Historia Natural 60: 131-151.

Cattrijsse A, Hampel H (2006) European intertidal marshes: a review of their habitat functioning and value of aquatic organisms. Marine Ecology Progress Series 324:293-307.

Cavieres LA, Badano EI (2009) Do facilitative interactions increase species richness at the entire community level? Journal of Ecology 97: 1181–1191.

Cavieres LA, Quiroz CL, Molina-Montenegro MA, Muñoz AA, Pauchard A (2005) Nurse effect of the native cushion plant *Azorella monantha* on the invasive non-native *Taraxacum officinale* in the high-Andes of central Chile. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 7: 217-226.

Chapman VJ (1960). Salt Marshes and Salt Deserts of the World. Interscience Pub. Inc., New York, NY, USA.

Chapman MG, People J, Blockley D (2005) Intertidal assemblages associated with natural coralline turf and invasive mussel beds. Biodiversity and Conservation 14:1761-1776.

Chemello R, Milazzo M (2002) Effect of algal architecture on associated fauna: some evidence from phytal mollusks. Marine Biology 140:981-990

Christiansen T, Wiberg PL, Milligan TG (2000) Flow and sediment transport on a tidal salt marsh surface. Estuarine, Coastal and Shelf Science 50: 315–331

Christie H, Jørgensen NM, Norderhaug KN (2007) Bushy or smooth, high or low; importance of habitat architecture and vertical position for distribution of fauna on kelp. Journal of Sea Research 58:98-208.

Clarke KR, Warwick RM (1994) Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. Natural Environment Research Council, Plymouth.

Clavero M, García-Berthou E (2005) Invasive species are a leading cause of animal extinctions. Trends in Ecology and Evolution 20: 110-111.

Commito JA, Como C, Grupe BM, Dowa WE (2008) Species diversity in the soft-bottom intertidal zone: biogenic structure, sediment, and macrofauna across mussel bed spatial scales. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 366:70-81.

Connor EF, Mccoy ED (2001) Species-area relationships, In: S. Levin (ed). Encyclopedia of Biodiversity. Acad. Press, London, 397-411.

Connor EF, Mccoy ED (1979) The statistics and biology of the species-area relationship. American Naturalist 113: 791-833.

Connell JH (1961) The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. Ecology 42: 710-723.

Costa CSB, Davy AJ (1992) Coastal plant communities of Latin America (ed. by U. Seeliger), pp. 179–212. Academic Press, Inc., New York.

Cottet M, de Montaudouin X, Blanchet H, Lebleu P (2007) *Spartina anglica* eradication experiment and in situ monitoring assess structuring strength of habitat complexity on marine macrofauna at high tidal level. Estuarine, Coastal and Shelf Science 71:629-640.

Crain CM, Bertness MD (2006) Ecosystem engineers across environmental gradients: implications for conservation and management. BioScience 56:211-218.

Crawley MJ (1986) Plant Ecology. Blackwell Scient. Publ., 496 pp.

Crooks JA (2002) Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers. Oikos 97:153-166.

Cushman JH, Lortie CJ, Christian CE (2011) Native herbivores and plant facilitation mediate the performance and distribution of an invasive exotic grass. Journal of Ecology 99: 524-531.

**D**

Daleo P, Escapa M, Alberti J, Iribarne O (2006) Negative effects of an autogenic ecosystem engineer: interactions between coralline turf and an ephemeral green alga. Marine Ecology Progress Series 315: 67–73.

Darwin C (1842) The structure and distribution of coral reefs. London: Smith Elder and Co.

Darwin C (1881) The formation of vegetable mould, through the action of worms, with observations on their habits. London: John Murray. p. 326.

Dayton PK (1971) Competition, disturbance, and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. Ecological Monographs 41: 351-389.

Dias N, Hassall M (2005) Food, feeding and growth rates of peracarid macro-decomposers in a Ria Formosa salt marsh, southern Portugal. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 325:84-94.

Doty MS (1971) Measurement of water movement in reference to benthic algal growth. Botanica Marina 14: 32-35

**E**

Eissenstat DM, Yanai R (1997) Ecology of Root Lifespan. Advances in Ecological Research 27: 1-62.

Edgar GJ, Klumpp DW (2003) Consistencies over regional scales in assemblages of mobile epifauna associated with natural and artificial plants of different shape. Aquatic Botany 75:275–291.ç

**F**

Fauchald C, Jumars PA (1979) The diet of worms: a study of Polychaete feeding guilds. Oceanography and Marine Biology: An Annual Review 17:193-284.

Fortuné PM, Schierenbeck K, Ayres D, Bortolus A, Catrice O, Brown S, Ainouche M (2008) The enigmatic invasive *Spartina densiflora*: A history of hybridizations in a polyploidy context. Molecular Ecology 17:4304-4316.

Frumento O, Contrera E (2011) La estación meteorológica del CENPAT. 30 años de observaciones. Abril 1982 – Abril 2011. Laboratorio de Climatología – Centro Nacional Patagónico – CONICET Puerto Madryn. CENPAT Abierto, Puerto Madryn Argentina.

**G**

Goldenheim WM, Irving AD, Bertness MD (2008) Switching from negative to positive density-dependence among populations of a cobble beach plant. Oecologia 158:473–483.

González Trilla G, De Marco S, Marcovecchio J, Vicari R, Kandus P (2010) Net primary productivity of *Spartina densiflora* Brong in an SW Atlantic coastal salt marsh. Estuaries and Coasts 33:953–962.

Gray J. S. (1981). The ecology of marine sediments. An introduction to the structure and function of benthic communities. Cambridge University Press, Cambridge, London.

Grosholz ED, Ruiz GM, Dean CA, Shirley KA, Maron JL, Connors PG (2000) The impact of a nonindigenous marine predator in a California Bay. Ecology 81: 1206-1224.

Gutiérrez JL, Iribarne OO (2004) Conditional responses of organisms to habitat structure: an example from intertidal mudflats. Oecologia 139:572-582.

**H**

Hacker SD, Dethier MN (2006) Community modification by a grass invader has differing impacts for marine habitats. Oikos 113: 279-286.

Hacker SD, Heimer D, Hellquist CE, Reeder TG, Reeves B, Riordan TJ, Dethier MN (2001) A marine plant (*Spartina anglica*) invades widely varying habitats: potential mechanisms of invasion and control. Biological Invasions 3: 211–217.

Harley CDG (2006) Effects of physical ecosystem engineering and herbivory on intertidal community structure. Marine Ecology Progress Series 317:29-39.

Hastings A, James E, Byers J, Crooks A, Cuddington K, Jones CG, Lambrinos JG, Talley TS, Wilson WG (2007) Ecosystem engineering in space and time. Ecology Letters 10:153-164.

Hedge P and Kriwokwen LK (2000) Evidence for effects of *Spartina anglica* invasion on benthic macrofauna in little swanport estuary, Tasmania. Austral Ecology 25:150-159.

Heiman KW, Vidargas N, Micheli F (2008) Non-native habitat as home for non-native species: comparison of communities associated with invasive tubeworm and native oyster reefs. Aquatic Biology 2:47–56.

Hoffmeister TS, Vet LEM, Biere A, Holsinger K, Filser J (2005) Ecological and evolutionary consequences of biological invasion and habitat fragmentation. Ecosystems 8: 657-667.

Holdich DM, Jones JA (1983) Tanaids. Keys and notes for the identification of the species (Synopsis of the British fauna, New series; No 27). Cambridge University Press, 98pp.

Hooper GJ, Davenport J (2006) Epifaunal composition and fractal dimensions of intertidal marine macroalgae in relation to emersion. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 86:1297-1304.

Howes BL, Dacey JWH, Goehringer DD (1986) Factors controlling the growth form of *Spartina alterniflora*: feedbacks between aboveground production, sediment oxidation, nitrogen and salinity. Journal of Ecology 74:881-898.

Hulbert ST (1984) Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. Ecological Monographs 54: 187-211.

Hull SL (1997) Seasonal changes in diversity and abundance of ostracods on four species of intertidal algae with differing structural complexity. Marine Ecology Progress Series 161:71-82.

**I**

Idaszkin YL (2006) Relaciones entre la dominancia botánica y la riqueza específica, abundancia y distribución espacial de macro-

invertebrados marinos en marismas de Península Valdés, Chubut. Licenciatura Thesis, Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, Argentina.

Idaszkin YL, Bortolus A, Bouza P (2011) Ecological processes shaping Central Patagonian salt marsh landscapes. Austral Ecology 36:59-67.

Isacch JP, Costa CSB, Rodríguez-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.

**J**

Jackson AC, Chapman MG, Underwood AJ (2008) Ecological interactions in the provision of habitat by urban development: whelks and engineering by oysters on artificial seawalls. Austral Ecology 33:307-316.

Jaksic FM (1981) Abuse and misuse of the term 'guild' in ecological studies. Oikos 37:397-400.

Jaksic FM, Marone L (2007) Introducción. Capítulo 1 en Ecología de Comunidades, 2ª edición (Jaksic FM y Marone L) Edición Universidad Católica de Chile, Santiago, 336 pp.

Johnson SB, Attramadal YG (1982) A functional-morphological model of *Tanais cavolini* Milne-Edwards (Crustacea, Tanaidacea) adapted to a tubicolous life-strategy. Srasia 67: 29-42.

Jones CG, Lawton JH, Shachak M (1994) Organisms as ecosystem engineers. Oikos 69:373–86.

Jones CG, Lawton JH, Shachak M (1997a) Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. Ecology 78:1946–57.

Jones CG, Lawton JH, Shachak M (1997b) Ecosystem engineering by organisms: Why semantics matters. Trends in Ecology and Evolution 12:275–276.

Jordan TE, Valiela I (1982) A nitrogen budget of the ribbed mussel, *Geukensia demissa*, and its significance in nitrogen flow in a New England Salt Marsh. Limnology and Oceanography 27: 75-90.

**K**

Keddy PA (1992) Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. Journal of Vegetation Science 3: 157-164.

Keddy PA (2000) Wetland ecology. Cambridge Studies in Ecology, United Kingdom.

Kelaher BP (2003) Changes in habitat complexity negatively affect diverse gastropod assemblages in coralline algal turf. Oecologia 135:431-441.

Kelaher BP, Castilla JC, Prado L (2007) Is there redundancy in bioengineering for molluscan assemblages on the rocky shores of central Chile? Revista Chilena de Historia Natural 80:173-186.

Kochmann J, Buschbaum C, Volkenborn N, Reise K (2008) Shift from native mussels to alien oysters: differential effects of ecosystem engineers. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 364:1-10.

Krebs CJ (1986) Ecología. Análsis experimental de la distribución y abundancia. Pirámide SA (ed), Madrid, España.

**L**

Laffaille P, Lefeuvre JC, Schricke MT, Feunteun E (2001) Feeding ecology of 0-group sea bass, *Dicentrarchus labrax*, in salt marsh of Mont Michel Bay (France). Estuaries 24:116-125.

Lambers H, Chapin III FS, Pons TL (1998) Plant Physiological Ecology. Springer-Verlag, Nueva York.

Lana PC, Guiss C (1991) Influence of *Spartina alterniflora* on structure and temporal variability of macrobenthic associations

in a tidal flat of Paranagua Bay (southeastern Brazil). Marine Ecology Progress Series 73: 231-244.

Lana PC, Guiss C (1992) Macrofauna - plant-biomass interactions in a euhaline salt marsh in Paranagua Bay (SE Brazil). Marine Ecology Progress Series 80: 57-64.

Leonard LA, Luther ME (1995) Flow hydrodynamics in tidal marsh canopies. Limnology and Oceanography 40: 1474-1484.

Levin LA, Neira C, Grosholz E (2006) Invasive cordgrass modifies wetland trophic function. Ecology 87:419-432.

Lewis FG (1984) Distribution of macrobenthic crustaceans associated with Thalassia, Halodule and bare sand substrata. Marine Ecology Progress Series 19:101-113.

Ludlam JP, Shull DH, Buschbaum R (2002) Effects of haying on salt marsh surface invertebrates. The Biological Bulletin 203:250-251.

**M**

Maggi E, Bertocci I, Vaselli S, Benedetti-Cecchi L (2009) Effects of changes in number, identity and abundance of habitat-forming species on assemblages of rocky seashores. Marine Ecology Progress Series 381:39-49.

Maron JL, Connors PG (1996) A native nitrogen-fixing shrub facilitates weed invasion. Oecologia 105: 302-312.

McArdle BH, Anderson MJ (2001) Fitting multivariate models to community data: a comment on distance-based redundancy analysis. Ecology 82: 290-297.

McCoy ED, Bell SS (1991). Habitat structure: the evolution and diversification of a complex topic. En: Bell, SS, McCoy, ED, Mushinsky, HR (Eds.). Habitat structure: The physical arrangement of objects in space. Chapman and Hall, New York, pp. 3-27.

McDermott JC, Roe P (1985) Food, feeding behavior and feeding ecology of Nemerteans. American Zoologist 25:113-125.

McKinnon GJ, Gribben PE, Davis AR, Jolley DF, Wright JT (2009) Differences in soft-sediment macrobenthic assemblages invaded by

*Caulerpa taxifolia* compared to uninvaded habitats. Marine Ecology Progress Series 380:59-71.

Mendez MM, Schwindt E, Bortolus A (2010) Ensambles de fauna en marismas de Patagonia: rol del cirripedio invasor *Balanus glandula* como especie bioingeniera. IV Reunión Binacional de Ecología, Buenos Aires, Argentina.

Michalet R, Brooker RW, Cavieres LA, Kikvidze Z, Lortie CJ, Pugnaire FI, Valiente-Banuet A, Callaway RM (2006) Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities? Ecology Letters 9: 767–773.

Mitsch WJ, Gosselink JG (2000) Wetlands. John Wiley & Sons, New York, Unites State of America.

Mobberley DG (1956) Taxonomy and distribution of the genus *Spartina*. Iowa State College Journal of Science 30: 471–574.

Morgan LH (1868) The American beaver and his works. New York: Burt Franklin.

Murray SN, Ambrose RF, Dethier MN (2002) Methods for performing monitoring, impact, and ecological studies on rocky shores. MMS Cooperative Agreement No. 14-35-0001-30761. U.S. Department of the Interior, Minerals Management Service, Pacific OCS Region. Camarillo, California 217 pp.

**N**

Neira C, Levin LA, Grosholz ED, Mendoza G (2007) Influence of invasive *Spartina* growth stages on associated macrofaunal communities. Biological Invasions 9:975–993

Netto SA, Lana PC (1997) Intertidal zonation of benthic macrofauna in a subtropical salt marsh and nearby unvegetated flat (SE, Brazil). Hydrobiologia 353: 171–180

Netto SA, Lana PL (1999) The role of above- and below-ground components of *Spartina alterniflora* (Loisel) and detritus biomass in structuring macrobenthic associations of Paranaguá Bay (SE, Brazil). Hydrobiologia 400:167-177.

Nieva FJJ (1996) Aspectos ecológicos de *Spartina densiflora* Brong. Tesis Doctoral, Universidad de Sevilla, España.

**O**

Orensanz JL, Schwindt E, Pastorino G, Bortolus A, Casas G, Darrigran G, Elías R, López Gappa JJ, Obenat S, Pascual M, Penchaszadeh P, Piriz ML, Scarabino F, Spivak ED, Vallarino EA (2002) No longer the pristine confines of the world ocean: a survey of exotic marine species in the southwestern Atlantic. Biological Invasions 4: 115–143.

**P**

Paine RT (1966) Food web complexity and species diversity. The American Naturalist 100: 65-75.

Paine RT (1980) Food webs: linkage, interaction strength and community infrastructure. Journal of Animal Ecology 49:667–685.

Palomo MG, People J, Chapman MG, Underwood AJ (2007) Separating the effects of physical and biological aspects of mussel beds on their associated assemblages. Marine Ecology Progress Series 344: 131-142.

Power ME (1997) Ecosystem engineering by organisms: Why semantics matters reply from M. Power. Trends in Ecology and Evolution 12:275–276.

Prado L, Castilla JC (2006) The bioengineer *Perumytilus purpuratus* (Mollusca: Bivalvia) in central Chile: biodiversity, habitat structural complexity and environmental heterogeneity. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 86:417-421.

Prenter J, MacNeil C, Dick JTZ, Dunn AM (2004) Roles of parasites in animal invasions. Trends in Ecology and Evolution 19: 385-390.

**R**

Raffo MP, Eyras MC, Iribarne OO (2009) The invasion of *Undaria pinnatifida* to a *Macrocystis pyrifera* kelp in Patagonia (Argentina, south-west Atlantic). Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 89:1571-1580.

Redfield AC (1972) Development of a New England salt marsh. Ecological Monographs 42:201-237.

Reichman OJ, Seabloom EW (2002a) Ecosystem engineering: a trivialized concept? Response from Reichmann and Seabloom. Trends in Ecology and Evolution 17:308.

Reichman OJ, Seabloom EW (2002b) The role of pocket gophers as subterranean ecosystem engineers. Trends in Ecology and Evolution 17:44–49.

Richardson DM, Pyšek P, Carlton JT (2011) A Compendium of essential concepts and terminology in invasion ecology. En Richardson DM. (Ed.) Fifty years of invasion ecology: the legacy of Charles Elton. Blackwell Publishing Ltd, Oxford pp. 409–420.

Rodriguez LF (2006) Can invasive species facilitate native species? Evidence of how, when, and why these impacts occur. Biological Invasions 8: 927–939

**S**

Savoya V (2006) Influencia del tipo de sustrato en los parámetros de historia de vida de la especie introducida *Balanus glandula* en intermareales rocosos de Golfo Nuevo, Chubut. Licenciatura Thesis, Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, Argentina.

Savoya V, Schwindt E (2010) Effect of the substratum in the recruitment and survival of the introduced barnacle *Balanus glandula* (Darwin 1854) in Patagonia, Argentina. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 382:125-130.

Schmidt AL, Scheibling RE (2006) A comparison of epifauna and epiphytes on native kelps (*Laminaria* species) and an invasive

alga (*Codium fragile* spp. *tormentosoides*) in Nova Scotia, Canada. Botanica Marina 49:315-330.

Schreider MJ, Glasby TN, Underwood AJ (2003) Effects of height on the shore and complexity of habitat on abundances of amphipods on rocky shores in New South Wales, Australia. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 293:57-71.

Schwindt E (2007) The invasion of the acorn barnacle *Balanus glandula* in the south-western Atlantic 40 years later. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 87:1219-1225

Schwindt E, Bortolus A, Idaszkin YL, Savoya V, Mendez MM (2009) Salt marsh colonization by a rocky shore invader: *Balanus glandula* Darwin (1854) spreads along the Patagonian coast. Biological Invasions 11:1259-1265.

Schwindt E, Bortolus A, Iribarne OO (2001) Invasion of a reef-builder polychaete: direct and indirect impacts on the native benthic community structure. Biological Invasions 3:137-149.

Sellheim K, Stachowicz JJ, Coates RC (2010) Effects of a nonnative habitat-forming species on mobile and sessile epifaunal communities. Marine Ecology Progress Series 398:69-80

Servicio de Hidrografía Naval (2010) Tabla de mareas. Armada Argentina, Buenos Aires

Shaler NS (1892) The origin and nature of soils. Washington (DC): Government Printing Office.

Stiven AE, Kuenzler EJ (1979) The response of two salt marsh molluscs, *Littorina irrorata* and *Geukensia demissa*, to field manipulations of density and *Spartina* litter. Ecological Monographs 49: 151-171.

Sueiro MC, Bortolus A, Schwindt E (2012) The role of the physical structure of *Spartina densiflora* Brong. in structuring macroinvertebrate assemblages. Aquatic Ecology 46: 25-36.

Sueiro MC, Bortolus A, Schwindt E (2011) Habitat complexity and community composition: Relationships between different ecosystem

engineers and the associated macroinvertebrate assemblages. Helgoland Marine Research 65: 467-477.

Sueiro MC, Bortolus A, Schwindt E (2010) ¿Es biológico o estructural el efecto de *Spartina densiflora* sobre los ensambles de macroinvertebrados marinos? IV Reunión Binacional de Ecología, Buenos Aires, Argentina.

**T**

Thiel M, Ullrich N (2002) Hard rock versus soft bottom: the fauna associated with intertidal mussel beds on hard bottoms along the coast of Chile, and considerations on the functional role of mussel beds. Helgoland Marine Research 56:21-30.

Thomaz SM, Dibble ED, Evangelista LR, Higuti J, Bini LM (2008) Influence of aquatic macrophyte habitat complexity on invertebrate abundance and richness in tropical lagoons. Freshwater Biology 53:358-367.

Thompson RC, Wilson BJ, Tobin ML, Hill AS, Hawkins SJ (1996) Biologically generated habitat provision and diversity of rocky shore organisms at a hierarchy of spatial scales. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 202:73-84.

Tweedley JR, Jackson EL, Attrill MJ (2008) *Zostera marina* seagrass beds enhance the attachment of the invasive alga *Sargassum muticum* in soft sediments. Marine Ecology Progress Series 354: 305–309.

**U**

Underwood AJ, Jernakoff P (1981) Effects of interactions between algae and grazing gastropods on the structure of a low-shore intertidal algal community. Oecologia 48: 221-233.

**W**

Walker B (1992) Biodiversity and ecological redundancy. Conservation Biology 6: 18-23.

Wilby A (2002) Ecosystem engineering: A trivialized concept? Trends in Ecology and Evolution 17:307.

Wright J, Jones C (2006) The concept of organisms as ecosystem engineers ten years on: Progress, limitations, and challenges. BioScience 56:203–209.

**Y**

Yachi S, Loreau M (1999) Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 96: 1463-1468.

**Z**

Zar JH (1999) Biostatistical analysis. Prentice Hall, New Jersey.

Zipperer VT (1996) Ecological effects of the introduced cordgrass, *Spartina alterniflora*, on the benthic community structure of Willapa Bay, Washington. Tesis M.S., University of Washington, Seattle, Washington.

## 8.2. Literatura consultada para identificación taxonómica

**A**

Alonso de Pina GM (1997) Records of intertidal amphipods from the Southwest Atlantic, with the description of a new species of *Elasmopus*. Journal of Crustacean Biology, 17: 745-757.

**B**

Barnard JL (1972) The marine fauna of New Zealand: Algae-living littoral Gammaridea (Crustacea Amphipoda). New Zeland Oceanographic Institute, 62: 1-215.

Barnard JL, Karaman SS (1991) The families and genera of marine Gammaridean Amphipoda (except marine Gammaroids). Records of the Australian Museum, 13:1-866.

Boschi EE, Fischbach CE, Iorio MI (1992) Catálogo ilustrado de los crustaceos estomatópodos y decápodos marinos de Argentina. Frente Marítimo, 10: 7-94.

Bousfield EL (1973) Shallow-water Gammaridean Amphipoda of New England. Comstook Publishing Association. Cornell University Press, Ithaca, New York, 312 pp.

Bousfield EL (1982) The amphipod Superfamily Talitroidea in the Northeastern Pacific Region. I Family Talitridae: systematic and distributional ecology. National Museum of Canada (Ottawa). Publications in Biology Oceanography, 11: 1-73.

**C**

Conlan KE, Bousfield EL (1982) The Amphipod Superfamily Corophioidea in the Northeastern Pacific Region. Family Ampithoidae: systematics and distributional ecology. National Museum of Natural Sciences (Ottawa). Publications in Biological Oceanography 10: 41-75.

**F**

Fauchald K (1977) The Polychaete Worms. Definitions and keys to the Orders, Families and Genera. Serial Publications of the Natural History Museum of Los Angeles County, 28: 1-188.

Forcelli DO (2000) Moluscos Magallánicos. Vázquez Mazzini Editores. Buenos Aires, Argentina, 200 pp.

**H**

Harrison K, Ellis JP (1991) The genera of the Sphaeromatidae (Crustacea: Isopoda) a key and distribution list. Invertebrate Taxonomy, 5: 915-952.

Holdich DM, Jones JA (1983) Tanaids. Key and notes for the identification of the species. Synopses of the British Fauna Cambridge University Press, Cambridge, 27: 1-98.

**L**

Lopez Gappa JJ, Alonso de Pina GM, Landoni N (2006) Biodiversity of benthic Amphipoda (Crustacea: Peracarida) in the Southwest Atlantic between 35ºS and 56ºS. Zootaxa 1342: 1–66

**S**

Spivak ED, L'Hoste SG (1976) Presencia de cuatro especies de *Balanus* en la costa de la Provincia de Buenos Aires. Distribución y aspectos ecológicos. Author's edition, Mar del Plata (Argentina), 17 pp.