



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR

Tesis de Doctor en Biología

**Efecto bioturbador del cangrejo *Neohelice granulata*
sobre la distribución y transporte de sedimento
en ambientes intermareales próximos
al límite sur de su distribución geográfica:
Un estudio poblacional comparado**

Licenciada Sabrina Angeletti

BAHÍA BLANCA

ARGENTINA

2017

PREFACIO

Esta Tesis se presenta como parte de los requisitos para optar por el grado Académico de Doctor en Biología de la Universidad Nacional del Sur y no ha sido presentada previamente para la obtención de otro título en esta Universidad u otra. La misma contiene los resultados obtenidos en investigaciones llevadas a cabo en el Laboratorio de Zoología de Invertebrados II dependiente del Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia perteneciente a la Universidad Nacional del Sur y al Instituto de Ciencias Biológicas y Biomédicas del Sur (INBIOSUR), dependiente del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), durante el periodo comprendido entre abril de 2012 y noviembre de 2016, bajo la dirección de las Doctoras Patricia M. Cervellini (UNS- INBIOSUR) y Paula D. Pratolongo, investigadora adjunta de CONICET (UNS- IADO- CONICET).

Licenciada Sabrina Angeletti



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR

Secretaría General de Posgrado y Educación Continua

La presente Tesis ha sido aprobada el/...../....., mereciendo la calificación
de (.....).

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar a la Dra. Patricia Cervellini, directora de Tesis y de Beca Doctoral de CONICET, por el acompañamiento durante todos estos años desde lo académico y lo afectivo. Siempre apoyándome de manera positiva a seguir adelante cumpliendo objetivos y brindándome generosamente sus consejos.

A la Dra. Paula Pratolongo y el Dr. Jorge Pierini, respectivamente, por haber participado activamente en mi formación, enriqueciendo la Tesis desde su puntos de vista y las temáticas de trabajo (Capítulo I-IV: Paula Pratolongo y Capítulo V: Jorge Pierini).

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas por otorgarme la beca para realizar mi trabajo.

A la Universidad Nacional del Sur, mi casa de estudios, y al Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia por permitirme inscribir como alumna de la carrera de Doctor en Biología.

A la Dirección del Instituto de Ciencias Biológicas y Biomédicas del Sur por brindarme lugar de trabajo y los medios necesarios para poder llevar a cabo mi Tesis.

A la Dra. Adriana Ferrero, por abrirme las puertas del Laboratorio de Zoología de Invertebrados II y hacer de él mi lugar físico de trabajo. También a mis compañeros de laboratorio, todos ellos, por los momentos compartidos en éstos 5 años.

Al Laboratorio de Ecología del Dr. Pablo Martín por haberme prestado en tantas oportunidades su estufa y al Laboratorio de Zoología de Invertebrados I del Dr. Néstor Cazzaniga por permitirme usar su mufla y su plancha caliente para llevar a cabo mis experimentos.

A la Dirección del Instituto Argentino de Oceanografía, por permitirme el uso del analizador de partículas Mastersizer para realizar los estudios granulométrico de las muestras de sedimento.

A la Dra. Leticia Lescano del Laboratorio de Rayos X del Departamento de Geología (INGEOSUR-CONICET-UNS) por todo el asesoramiento y el trabajo compartido entre tantas muestras de sedimentos.

A las amigas que me dio la vida, por estar presente de tantas formas diferentes y por brindarme un apoyo incondicional en cada etapa de mi vida. Gracias a aquellas valientes que me acompañaron al barro a muestrear!

A mis papás y mis hermanas por ser mi hogar, mi absoluto círculo de confianza en el que me aceptan tal cuál soy y comparten conmigo mis tristezas y mis alegrías. Porque desde muy chica, todos los viajes familiares me hicieron valorar la belleza de la naturaleza y forjaron mi vocación. No sería nada sin ustedes!!! Un gracias especial a mi abuelo por ser tan sabio y compartir sus secretos de la vida.

Por último pero no menos, a Fabi, por ser mi mejor amigo, mi familia y mi amor. Por su incondicionalidad en estos 12 años y por su infinito sostén. Sigamos descubriendo el mundo de la mano...

RESUMEN

El cangrejo cavador *Neohelice granulata* es considerado una de las especies más abundantes de los intermareales estuariales del Atlántico sudoccidental y dada su gran actividad cavadora tiene un rol ecológico clave en los estuarios como ingeniero ecosistémico. En esta tesis se aborda el estudio de la actividad bioturbadora de *Neohelice granulata* en dos intermareales típicos del sector medio e interno del Estuario de Bahía Blanca, Villa del Mar (38°51'25"S; 62°06'59"O) y Puerto Cuatros (38°44'50"S; 62°23'5"O), respectivamente. Se describieron dos microhábitat definidos *a priori* en cada intermareal: en Villa del Mar, una marisma en una zona de mayor elevación (VdM1) y una marisma en una zona de menor elevación (VdM2). En Puerto Cuatros, una marisma (PC1) y una planicie de marea (PC2).

A partir de los resultados obtenidos, se concluye que *Neohelice granulata* habita en ambientes diferentes, desde el punto de vista ecológico e hidrodinámico, tales como marismas y planicies de marea. En PC2 se halló una mayor densidad de cuevas totales en otoño, relacionado con el fenómeno de muda, y una mayor densidad de cuevas activas en verano, relacionado con la migración reproductiva. La cobertura vegetal presentó una distribución espacial parcial, existiendo amplias zonas desnudas entre la vegetación; fue superior en VdM1, como así también el número de especies vegetales presentes. Los sedimentos removidos por los cangrejos presentaron mayor contenido de agua y mayor penetrabilidad que los sedimentos control. La granulometría mostró diferencias entre Villa del Mar y Puerto Cuatros, no así entre los sedimentos removidos y control. La composición mineralógica no varió entre los cuatro microhábitat como así tampoco entre los sedimentos removidos y control, sí se modificó la proporción de los minerales presentes en los sedimentos. Se registró una mayor densidad de montículos biogénicos nuevos en PC2, conformando el microhábitat más dinámico y con mayores índices de bioturbación. Los moldes obtenidos a partir de las cuevas de la especie, presentaron forma tubular. En líneas generales podemos concluir que, las cuevas de VdM1 presentaron entradas anchas y túneles profundos y las de VdM2 entradas anchas con túneles poco profundos. Las cuevas de PC1 exhibieron entradas estrechas y túneles profundos y las de PC2 entradas muy estrechas y túneles más superficiales. En las marismas se hallaron

cámaras dentro de los túneles, posiblemente utilizada para propósitos reproductivos. PC2 presentó mayor cantidad de sedimento removido, atrapado y erosionado por unidad de superficie; como consecuencia de la alta densidad poblacional y de la movilidad que presentan los sedimentos cohesivos. A través de las simulaciones del MOHID, se demostró que el sedimento que se encuentra más biodisponible en los intermareales de Puerto Cuatrero se mantuvo por más tiempo en la columna de agua, que los sedimentos provenientes de Villa del Mar. Este mayor tiempo de residencia en el área estaría dado por las características geomorfológicas e hidrodinámicas de la zona interna del estuario, donde coexisten numerosos canales de marea y ocurren fenómenos de “retención” antes de ingresar al Canal Principal.

ABSTRACT

The burrowing crab *Neohelice granulata* is considered one of the most abundant species of intertidal estuaries in the Southwestern Atlantic and because of its great digging activity has a key ecological role in estuaries as an ecosystem engineer. This Thesis will study the bioturbation activity of *Neohelice granulata* in two typical intertidal areas of the middle and inner sector of the Bahía Blanca estuary, Villa del Mar (38°51'25"S, 62°06'59"O) and Puerto Cuatros (38°44'50"S, 62°23'5"O), respectively. Two microhabitats were defined and described first in each intertidal: in Villa del Mar, a marsh in a higher elevation zone (VdM1) and a marsh in a lower elevation zone (VdM2). In Puerto Cuatros, a marsh (PC1) and a mudflat (PC2).

From the obtained results, we concluded that *Neohelice granulata* live in different environments, from the ecological and hydrodynamic point of view, such as marshes and tidal flats. In PC2 a higher density of total burrows was found in autumn, related to the moulting phenomenon, and a higher density of active burrows was found in summer, related to reproductive migration. Vegetation cover showed a partial spatial distribution, existing large bare areas between vegetation; was higher in VdM1, as well as the number of species present. Sediments removed by crabs presented higher water content and greater penetrability than the control sediments. Granulometry showed differences between Villa del Mar and Puerto Cuatros, but didn't show differences between removed and control sediments. The mineralogical composition didn't vary between the four microhabitats as well as between removed and control sediments, although the proportions of the minerals showed in sediments were different. A higher density of new biogenic mounds was recorded in PC2, making the microhabitat more dynamic and with higher rates of bioturbation. The casts obtained from the burrows, presented tubular forms. In general terms we can conclude that, burrows in VdM1 presented wide entrances and deep tunnels and those burrows in VdM2 presented wide entrances with shallow tunnels. In PC1, burrows showed narrow entrances and deep tunnels and those in PC2 exhibited very narrow entrances and more superficial tunnels. In the marshes, cameras were found inside the tunnels, possibly for reproductive purposes. PC2 showed higher amount of sediment removed, ensnared and eroded per unit area; as a consequence of the high

population density and the mobility of cohesive sediments. Through the MOHID simulations, it established that sediments, which is more bioavailable in the intertidal of Puerto Cuatrerros, was maintained in the water column longer than sediments from Villa del Mar. This longer residence time in the area could be because of the geomorphological and hydrodynamic characteristics of the internal area of the estuary, where numerous tidal channels coexist and phenomena of "retention" happens before entering into the Main Channel.

ÍNDICE

PREFACIO	I
AGRADECIMIENTOS.....	II
RESUMEN.....	III
ABSTRACT	IV
CAPÍTULO I: Introducción general	
1.1. Introducción.....	2
La bioturbación	
Planicies de marea y marismas	
El cangrejo cavador <i>Neohelice granulata</i>	
1.2. Área de estudio.....	8
Estuario de Bahía Blanca	
Villa del Mar	
Puerto Cuatros	
1.3. Descripción del contenido de la Tesis	16
CAPÍTULO II: Caracterización de los microhábitat seleccionados por <i>Neohelice granulata</i> en los intermareales de Villa del Mar y Puerto Cuatros	
2.1. Introducción	19
2.2. Materiales y métodos	23
Trabajo de campo	
Trabajo de laboratorio	
Análisis estadístico	
2.3. Resultados	29
Perfiles topográficos de las áreas de estudio	
Densidades de cuevas de <i>Neohelice granulata</i>	
Análisis de la cobertura vegetal	
Propiedades físicas de los sedimentos	
2.4. Discusión	43
CAPÍTULO III: Análisis biosedimentológico de los intermareales de Villa del Mar y Puerto Cuatros	
3.1. Introducción.....	51
3.2. Materiales y métodos	55
Trabajo de campo	
Trabajo de laboratorio y análisis de datos	
3.3. Resultados	59
Características generales de los sedimentos superficiales	
Tamaño de partículas (textura)	
Composición mineralógica	
3.4. Discusión	81

CAPÍTULO IV: Actividad cavadora y arquitectura de las cuevas de <i>Neohelice granulata</i>	
4.1. Introducción.....	89
4.2. Materiales y métodos	93
Trabajo de campo	
Trabajo de laboratorio	
Análisis estadístico	
4.3. Resultados	97
Cuevas muestreadas a campo	
Análisis morfométrico de los moldes	
4.4. Discusión	104
CAPÍTULO V: Aporte de sedimento en suspensión por bioturbación del cangrejo cavador <i>Neohelice granulata</i> en marismas y planicie de marea.	
5.1. Introducción.....	113
5.2. Materiales y métodos	117
Trabajo de campo	
Trabajo de laboratorio	
Análisis estadístico	
Modelo numérico	
5.3. Resultados	128
Ensayos experimentales a campo	
Modelado numérico	
5.4. Discusión	139
CAPÍTULO VI: Consideraciones finales	
6.1. Síntesis de los resultados más relevantes	146
6.2. Alcances y limitaciones	150
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	151
ANEXOS.....	172

CAPÍTULO I

Introducción general

1.1. INTRODUCCIÓN

La bioturbación

La actividad biológica puede tener considerables efectos en la estructura de sedimentos tanto terrestres como marinos. Su importancia la plasmó por primera vez Charles Darwin en 1881, que dedicó su último libro científico al tema: *“On the Formation of Vegetable Mounds through the Action of Worms with Observations on their Habits”*. El contenido de este libro se centraba en las alteraciones en el sedimento provocadas por la actividad de organismos cavadores, en especial por lombrices, un proceso que más tarde fue denominado “bioturbación” (Richter, 1952). Darwin fue el primero en darse cuenta de que la actividad biológica a escala local, llevada a cabo por pequeños invertebrados, podría tener consecuencias a escala de paisaje, debido a su influencia sobre procesos que modelan la geomorfología. En las últimas décadas la bioturbación ha sido redescubierta como un factor importante en la evolución de la superficie terrestre, a través de su influencia en la formación del suelo, la erosión y estabilidad de horizontes (Dietrich y Perron, 2006; Kristensen *et al.*, 2012). Sin embargo, numerosos estudios de una variedad de disciplinas, incluyendo la ecología, edafología, hidrología, geomorfología e incluso la arqueología, citan el libro de Darwin como la referencia original.

Los organismos bioturbadores afectan la mayor parte de la superficie de la Tierra y perturban en forma notablemente similar tanto a los sedimentos terrestres, como a los que ocupan fondos oceánicos, lagos y ríos. Estos modifican la microtopografía de los fondos a través de la producción de pellets, la formación y mantenimiento de diferentes tipos de construcciones, tales como montículos y cuevas (Nowell *et al.*, 1981; Herman *et al.*, 1999; Braeckman *et al.*, 2011). La rugosidad biológicamente inducida modifica la hidrodinámica por encima de la capa de sedimento, que a su vez afecta a la erosión y la resuspensión (Boudreau y Jørgensen, 2001). Incluso en los sistemas costeros, que tradicionalmente son vistos como modelados únicamente por las fuerzas físicas de las corrientes y las olas, los ingenieros hidráulicos han reconocido que la bioturbación es un componente crucial en los modelos de dinámica sedimentaria (Murray *et al.*, 2002; Paarlberg *et al.*, 2005). En la

moderna teoría ecológica, la bioturbación se reconoce como un ejemplo arquetípico de "ingeniería ecosistémica", capaz de modificar gradientes geoquímicos y redistribuir recursos alimenticios, virus, bacterias, variedad de estadíos larvales y huevos. Desde una perspectiva evolutiva, se ha demostrado que la bioturbación tuvo un papel clave en la evolución de la vida de metazoos al final de la era precámbrica (Meysman *et al.*, 2006).

Los organismos bentónicos tienen relación directa con el sustrato y se han descrito interacciones en los ambientes de fondo que generan tanto estabilización como desestabilización de los sedimentos. Ciertas microalgas bentónicas excretan sustancias poliméricas extracelulares y construyen una matriz orgánica que aglutina a los granos de sedimento formando los llamados biofilms, reconocidos por su función estabilizadora (Frankel y Mead, 1973; DeFlaun y Mayer, 1983; Decho, 2000; Cuadrado *et al.*, 2011). Los macroinvertebrados bentónicos, en cambio, puede promover la desestabilización de sedimentos cohesivos, en particular las especies de hábitos cavadores. Además de provocar disturbio físico, los organismos cavadores pueden cambiar las características del sedimento afectando la porosidad, la permeabilidad, la resistencia a la erosión y la movilidad del mismo (Posey, 1987; Widdows *et al.*, 1998; Botto e Iribarne, 2000; Escapa *et al.*, 2008). De este modo, tanto los organismos bio estabilizadores como los bio desestabilizadores influyen en las propiedades de los sedimentos intermareales, afectando significativamente la geomorfología (Nowell *et al.*, 1981; Widdows *et al.*, 2000; Murray *et al.*, 2002).

Planicies de marea y marismas

Las zonas intermareales son ecosistemas con características propias, que no se reducen a actuar como simples zonas de transición entre ecosistemas marinos y terrestres. Se trata de ambientes altamente dinámicos que suelen responder rápidamente a cambios en las condiciones ambientales (Adam, 2002). Los ambientes intermareales soportan condiciones subaéreas y subacuáticas, relacionadas al ascenso y descenso de las mareas y usualmente son considerados como entornos estresantes y desafiantes para la biota, desde el punto de vista físico (Kaiser *et al.*, 2005). Las

planicies de marea y las marismas son típicos ejemplos de ambientes intermareales que se distribuyen a lo largo de las costas del mundo.

Las planicies de marea son áreas que se caracterizan por la acumulación de sedimento de grano fino en sus pendientes suaves y por la ausencia de vegetación. En esencia, son la estructura básica sobre la cual la mayoría de los humedales costeros se establecen (Wolanski *et al.*, 2009). En estos ambientes las corrientes de marea pueden ser fuertes, lo que resulta en una alta movilidad de los materiales de fondo, facilitado también por la disipación de la energía de las olas (Gao, 2009). La mayoría de las planicies se encuentran en ambientes mesomareales (amplitud de marea mayor a 2 m) y macromareales (amplitudes de marea superiores a 4 m). Esta característica, junto con la escasa pendiente, favorece la presencia de extensas superficies expuestas durante la bajamar (Perillo *et al.*, 1987). En ausencia de plantas vasculares, la productividad primaria de este sistema está dada por el aporte de las microalgas bentónicas, como las diatomeas y las cianobacterias (Underwood *et al.*, 1998; Thornton *et al.*, 2002; Underwood, 2005).

Las marismas se definen como áreas vegetadas en costas protegidas de climas templados, las cuales se desarrollan entre el nivel medio de mareas altas ordinarias y el nivel medio de mareas altas extraordinarias (Chapman, 1960). En bajamar tienen una mayor exposición aérea que las planicies, permitiendo la formación de poblaciones vegetales (Benedetti, 1997; Melo, 2004; Bortolus, 2010). Esta vegetación herbácea emergente se encuentra adaptada a condiciones saturadas del suelo y en el caso de marismas asociadas a ambientes salinos, la vegetación dominante está representada por especies halófilas (Mitsch y Gosselink, 2007).

Las planicies de marea y marismas estuariales son hábitat de una gran variedad de invertebrados bentónicos, sujetos a procesos abióticos y bióticos que activamente los moldean y definen sus funciones. La fauna de marismas y planicies de marea incluye muchos organismos que se alimentan por filtración, trituración y de depósito. Estos modifican el tamaño de las partículas y la química del suelo (Rhoads y Boyer, 1982; Levinton, 1989; Cadée, 2001; Méndez Casariego *et al.*, 2011a).

El cangrejo cavador *Neohelice granulata*

Debido a su gran actividad cavadora, el cangrejo *Neohelice granulata* (Dana, 1851) (= *Chasmagnathus granulata*) es considerado un organismo bioturbador en planicies de marea y marismas, endémico de la región templada-cálida del Atlántico sudoccidental. Es una especie semiterrestre de estuarios tropicales y subtropicales de América del Sur. Se distribuye desde el Golfo San José (42°25'S, 64°36'W), norte de la Patagonia Argentina, a través de Uruguay hasta Río de Janeiro, Brasil (22°57'S, 52°32'W) (Spivak, 2010). El cangrejo cavador construye cuevas elaboradas y estables en el intermareal durante las mareas bajas, otorgando una especial fisonomía a las regiones donde se encuentra, denominadas “cangrejales” en Argentina y Uruguay, y “carangueijais” en Brasil (Spivak, 1997).

Esta especie tiene hábitos alimentarios variados, se lo considera omnívoro ya que se alimenta tanto de algas y restos vegetales como de poliquetos y pequeños moluscos. No obstante es alimentador de depósito, es decir, ingiere sedimentos con una mezcla de materia orgánica e inorgánica. Estudios sobre contenido estomacal mostraron restos de plantas en cangrejos que habitaban las marismas y sedimentos (con poliquetos, diatomeas, ostrácodos y nematodos) en cangrejos que habitaban planicies de marea, indicando de esta manera que los cangrejos son mayormente alimentadores de depósito en planicies de marea y herbívoros en áreas vegetadas (Iribarne *et al.*, 1997; Botto *et al.*, 2005; Méndez Casariego *et al.*, 2011b). Puede ingerir en la superficie y eliminar las heces en profundidad o viceversa, produciendo así una importante mezcla vertical de sedimentos y generando importantes consecuencias en el procesamiento de la materia orgánica y los flujos de nutrientes (Reise, 2002; Alberti *et al.*, 2011).

Neohelice granulata tiene un rol ecológico clave en los estuarios como ingeniero ecosistémico. Este concepto se refiere a que realiza modificaciones en el ambiente físico que afecta fuertemente otros organismos, ya que su ausencia o presencia tiene un desproporcionado impacto sobre el ecosistema (Coleman y Williams, 2002; Kristensen, 2008). Este rol influye en la química de los sedimentos, ya que sus cuevas mejoran tanto el drenaje como la aireación (Escapa *et al.*, 2007; Fanjul

et al., 2008) y actúan como trampas para materia orgánica y posibles contaminantes (Botto *et al.*, 2006). Existen numerosos trabajos en los que se documentan los efectos de *N. granulata* sobre la productividad de *Spartina densiflora* (Alberti *et al.*, 2008; Daleo e Iribarne, 2009), la actividad de otros invertebrados bentónicos (cangrejos como *Cyrtograptus angulatus* y *Uca uruguayensis*, la navaja *Plebeius tagelus* y los poliquetos *Laeonereis acuta* y *Laeonereis culveri*) (Botto e Iribarne, 1999; Palomo *et al.*, 2003; Escapa *et al.*, 2004; Rosa y Bemvenuti, 2005; Lomovasky *et al.*, 2006; Molina, 2012), la distribución y la abundancia de peces juveniles (Martinetto *et al.*, 2005), el uso del hábitat y la migración de las aves playeras (Palomo *et al.*, 2003; Iribarne *et al.*, 2005; Botto *et al.*, 2008) y hasta la alimentación de roedores (Canepuccia *et al.*, 2008). *Neohelice granulata* se ha convertido en la actualidad en una de las especies de cangrejos más estudiadas a nivel mundial, después de *Carcinus maenas*, *Callinectes sapidus*, *Scylla serrata*, *Cancer pagurus* y *Cancer magister*, y puede ser considerado como un modelo de animal emergente para investigaciones relacionadas con la bioquímica, fisiología y ecología (Spivak, 2010).

En cuanto a la controversia de la sistemática de esta especie, se puede mencionar brevemente que Rathbun (1918) redescubre la especie bajo el nombre *Chasmagnathus granulata*, el cual fue utilizado durante la mayor parte del siglo XX, a pesar del desacuerdo de la comunidad científica en el género masculino de los nombres específicos. Sin embargo, el nombre *Chasmagnathus granulatus* también ha sido utilizado por algunos autores (Lozada *et al.*, 1988). En el año 2006, Sakai, Turkay y Yang han revisado y reclasificado todas las especies anteriormente atribuidas a los géneros *Helice* y *Chasmagnathus*. Estos autores redefinieron ambos géneros y los restringieron para las especies de los mares del este de Asia e introdujeron un nuevo género para las especies de Sudamérica (*Neohelice*), Nueva Zelanda (*Austrohelice*) y el Indo-Pacífico tropical y subtropical (*Pseudohelice*). Por consiguiente, la especie actualmente se denomina *Neohelice granulata* (Dana, 1851), perteneciente a la superfamilia Grapsoidea, familia Varunidae (Schubart *et al.*, 2002).

En el estuario de Bahía Blanca las poblaciones de esta especie ocupan extensas áreas litorales sobre ambos márgenes del Canal Principal y de los canales secundarios en la zona interna como en la externa. La especie ocupa tanto marismas, dominadas

por las plantas halófilas *Spartina densiflora*, *Spartina alterniflora* y *Sarcocornia perennis*, como planicies de marea no vegetadas, conformadas por sedimentos limo-arcillosos (Minkoff *et al.*, 2006). *Neohelice granulata* ocupa una posición trófica de alto valor ecológico, ya que es depredado por la gaviota cangrejera (*Larus atlanticus*) y por peces de interés comercial como la corvina (*Micropogonias furnieri*) (Perillo e Iribarne, 2003; Petracci *et al.*, 2008).

Dentro de la riqueza natural con que cuenta este estuario, existen diversas especies declaradas como “emblemáticas” por el municipio de Bahía Blanca según la ordenanza Nro. 12.671, sancionada por el Honorable Concejo Deliberante el 20 de mayo de 2004. Se considera emblemática a las especies que cobijan a otras, con lo cual al conservar su hábitat se conserva la diversidad de géneros que habitan en él. En dicha ordenanza se citan al cangrejo cavador (*Neohelice granulata*), la gaviota de olrog o cangrejera (*Larus atlanticus*), el delfín del plata o franciscana (*Pontoporia blainvilliei*), los tiburones escalandrún (*Carcharias taurus*) y bacota (*Carcharynus brachiurus*) y los chorlos y playeros migradores. El objetivo de esta ordenanza fue reconocer a las especies y a través de ellas poder educar ambientalmente a la comunidad y fomentar la identidad local.

1.2. ÁREA DE ESTUDIO

Estuario de Bahía Blanca

Las inmensas planicies de marea fangosas y los parches de marismas que quedan al descubierto durante las bajamares, son la característica dominante del estuario de Bahía Blanca (Figura 1). El mismo se encuentra ubicado entre los 30°45' y 39°25' de latitud Sur y 61°45' y 62°25' de longitud Oeste, al sudoeste de la Provincia de Buenos Aires. El sistema completo cuenta con una superficie aproximada de 2300 km² y abarca tres partidos: Bahía Blanca, Coronel Rosales y Villarino (Melo, 2004). El clima de la región se puede considerar como templado de transición con temperaturas que oscilan entre los 14 y 20°C y la temperatura del agua se ajusta perfectamente con la temperatura promedio del aire (Capelli de Steffens y Campo de Ferreras, 2004; Freije y Marcovecchio, 2004). Los vientos son moderados, registrándose las mayores frecuencias en dirección N-NO y una velocidad media que varía entre los 9 y los 13 km/h. Las precipitaciones medias anuales son de aproximadamente 600 mm, se concentran en primavera-verano y decrecen en otoño, haciéndose mínimas en invierno (Capelli de Steffens y Campo de Ferreras, 2004).

El estuario se caracteriza por la presencia de numerosas islas e islotes menores los cuales están interconectados por un extenso sistema de canales de marea. Desde el punto de vista geomorfológico posee una configuración en triángulo con los canales mayores orientados en dirección NO-SE. Estos canales son denominados: Principal, Bermejo, Bahía Falsa, Bahía Verde y Brightman (Perillo y Piccolo, 1999; Cuadrado *et al.*, 2004a). Según su morfología superficial, Espósito (1986) lo dividió en tres sectores; exterior, medio e interior. El sistema tiene un régimen semidiurno y mesomareal (Perillo *et al.*, 2001). El aporte de agua dulce es despreciable frente al volumen incorporado en cada ciclo de mareas y lo proporciona principalmente el arroyo Sauce Chico, en la cabecera, y el arroyo Napostá Grande, en las cercanías del Puerto de Ingeniero White (Melo, 2003). El estuario está caracterizado por una costa baja formada por amplias planicies de marea y marismas (sector intermareal), islas y canales de diferentes dimensiones. Las planicies de marea actuales son los depósitos sedimentarios de un antiguo complejo deltaico que se encuentra en un estado

profundo de erosión, producto de las cargas sedimentarias escasas que aportan los ríos y arroyos que en él desaguan (Perillo y Piccolo, 1999). Las marismas se encuentran caracterizadas por tres especies vegetales *Spartina alterniflora*, *Spartina densiflora* y *Sarcocornia perennis*, que dominan distintos sectores de la zona intermareal (Isacch *et al.*, 2006). Estas especies son tolerantes a la inmersión parcial, a la anoxia e hipersalinización edáfica (Benedetti, 1997; Bortolus, 2010).

La principal vía de navegación es el Canal Principal, que conecta el sector interno con el sector externo del estuario. Tiene una longitud total de 60 km y un ancho que varía desde 200 m en la cabecera hasta 4 km en su boca. La amplitud de marea varía entre los 2,2 m en la boca y 4 m en la cabecera. La mayor parte del canal excede la profundidad mínima requerida para el paso de buques de gran calado (13,5 m= 45 pies), sin embargo existen zonas de menor profundidad que deben ser mantenidas con tareas de dragado. El Canal Principal es el único acceso a los puertos, motivo por el cual la mayoría de los estudios realizados en el estuario de Bahía Blanca están concentrados en éste sector (Cuadrado *et al.*, 2004a). Los valores de salinidad medidos fluctúan entre 31 y 36, se distribuyen en un gradiente que disminuye desde la cabecera hacia la boca, contrario a otros sistemas estuariales, y se comporta como verticalmente homogéneo (Freije *et al.*, 1980; Freije y Marcovecchio, 2004). Debido a la alta dinámica del sistema, las concentraciones de oxígeno disuelto son generalmente cercanas a los valores de saturación, factor que colabora con la oxidación y remineralización de la materia orgánica presente en el sistema (Freije y Marcovecchio, 2004). Este sistema estuarial presenta niveles de concentración de nutrientes sostenidamente altos durante la mayor parte del año y una elevada productividad, razón por la cual se lo considera como un ecosistema costero naturalmente eutrófico (Freije y Marcovecchio, 2004; Negrín, 2011). De esta forma puede asemejarse a una “trampa nutricia” que en parte es física y en parte biológica. La inmovilización de nutrientes durante las floraciones y su rápida remineralización en el ambiente bentónico, crean un sistema de “auto-enriquecimiento” (Elías, 1992). Esta tendencia natural hacia la eutrofización convierte al estuario en un área vulnerable a la contaminación, puesto que los contaminantes quedan “atrapados” al igual que los nutrientes (Kuenzler, 1961; Pomeroy *et al.*, 1965; 1969; MacTavish *et al.*, 2012).

Sobre la costa norte del Canal Principal se ubican varios puertos (Puerto Rosales, Puerto Belgrano, Puerto Ingeniero White, Puerto Galván y Puerto Cuatrerros), ciudades (Bahía Blanca, Punta Alta y General Daniel Cerri) e industrias (polo petroquímico, parque industrial con terminales de petróleo, planta de fertilizantes, complejos cerealeros, central termoeléctrica, etc.) que descargan sus efluentes en arroyos o directamente al estuario. Se ha estimado que ingresan alrededor de 100 m³/día de efluentes sin ningún tipo de tratamiento al área de estudio (Piccolo y Perillo, 1990; Perillo *et al.*, 2001). Esto provoca consecuencias en la biota del lugar, impactando en forma negativa sobre el equilibrio del ecosistema intermareal y pudiendo generar problemas de difícil solución y con importantes costos ambientales y económicos (Federici *et al.*, 2003; Marcovecchio y Freije, 2004; Marcovecchio *et al.*, 2008; Piccolo *et al.*, 2008).

La riqueza y la singularidad de ambientes que presenta el estuario de Bahía Blanca, lo posicionan como una de las áreas más importantes para la conservación de la biodiversidad marino-costera de nuestro país. Por esta razón fueron creadas en 1998 la Reserva Natural Provincial de Usos Múltiples Bahía Blanca, Bahía Falsa y Bahía Verde (Ley 12.101/98) y en 2011 la Reserva Natural Provincial Islote del puerto (Decreto 469/2011) y la Reserva Natural Municipal Costera Bahía Blanca (Decreto 469/2011). Estas Reservas están orientadas a la investigación, educación y experimentación para el uso racional y sostenido del ambiente y los recursos naturales.

En el desarrollo de esta Tesis se propone comparar dos intermareales típicos del sector medio e interno del Canal Principal de Bahía Blanca. Para el primer caso, se tomó como área de muestreo a la localidad de Villa del Mar (38°51'25''S; 62°06'59''O) y para el segundo caso a Puerto Cuatrerros (38°44'50''S; 62°23'5''O).

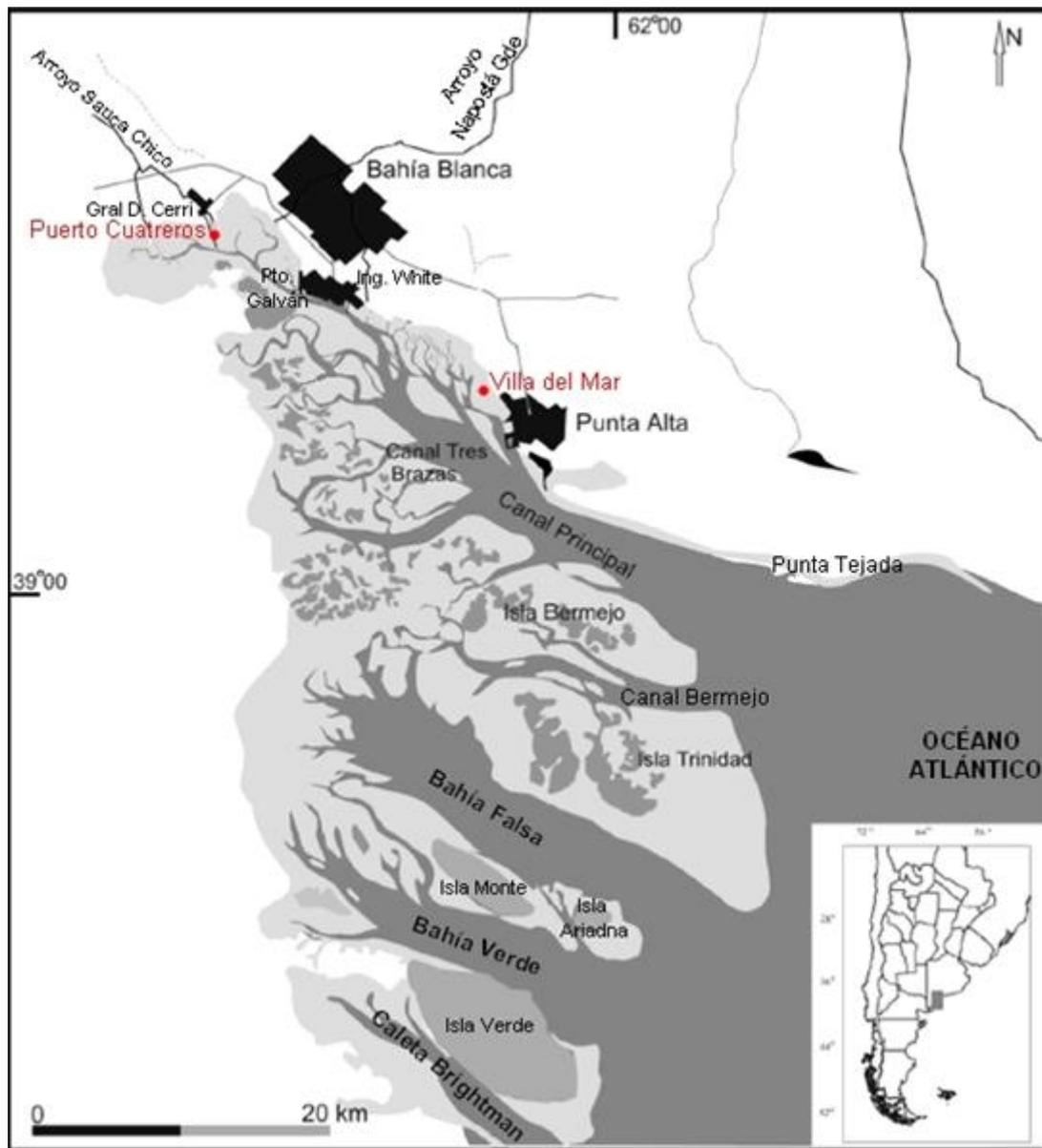


Figura 1. Estuario de Bahía Blanca

Villa del Mar

La localidad de Villa del Mar está recostada sobre el sector NO en la zona media del estuario de Bahía Blanca y pertenece al partido de Coronel Rosales (Figura 2). Se encuentra distante a 4 Km al NO de la ciudad de Punta Alta y a 26 km al SE de la ciudad de Bahía Blanca. El puerto más próximo es Puerto Rosales y se encuentra a unos 5 km de distancia. El mismo se halla la mayor parte del tiempo no operativo, ya que presenta una tasa de sedimentación excesivamente alta (Cuadrado *et al.*, 2004b). En este sector la amplitud de marea promedio es de $\sim 3,2$ m y las pleamares de sicigia pueden alcanzar 3,8 m (Perillo y Piccolo, 1991). Las olas provocadas por el viento constituyen la principal fuerza hidrodinámica, a pesar de su pequeño período (de 1 a 3 s), provocando altas tasas de resuspensión y turbidez durante condiciones de viento particulares (Pratolongo *et al.*, 2010). El sector medio y externo del Canal Principal presenta condiciones hidrodinámicas más cercanas a las del ambiente marino, con fluctuaciones acotadas en la temperatura y la salinidad razón por la cual fue elegida esta localidad para llevar a cabo éste estudio.

Villa del Mar constituye una villa marítima, lindante a una zona militar restringida y conformada principalmente por viviendas de fin de semana. En la costa se encuentran usualmente botes de pescadores artesanales y en la zona alta del intermareal existe un sendero interpretativo para realizar ecoturismo. Una característica distintiva de este sitio es la total ausencia de canales de marea, produciéndose el intercambio entre agua de mar y sedimento en toda la superficie de la marisma (Negrín, 2011). Sus marismas han sido objeto de estudio, principalmente desde el punto de vista de su rol en el ciclo biogeoquímico de metales pesados (Botté, 2005; Hempel *et al.*, 2008) y de nutrientes inorgánicos y materia orgánica (Negrín, 2011). Se han estudiado en el área la distribución de foraminíferos (Calvo-Marcilese y Pratolongo *et al.*, 2009), los patrones de biomasa del género *Spartina* (González Trilla *et al.*, 2009; González Trilla, 2010), los efectos del poliqueto *Laeoneris culveri* en la estabilización del sedimento (Molina, 2012), el crecimiento y ciclo de vida del caracol *Heleobia australis* (Carcedo y Fiori, 2012), entre otros.

Puerto Cuatrerros

Puerto Cuatrerros se encuentra localizado en la cabecera del Canal Principal, en cercanías de la localidad de General Cerri y pertenece al partido de Bahía Blanca (Figura 3). El puerto se halla distante a 18 Km de la ciudad de Bahía Blanca y forma parte del sector interno del estuario. En este sector, la amplitud de marea promedio es de ~ 3,5 m y las pleamares de sicigia pueden alcanzar los 4 m (Perillo y Piccolo, 1991). Este sitio tiene poca profundidad (7 m en promedio), elevada concentración de nutrientes y materia orgánica en la columna de agua y una gran biomasa fitoplanctónica. Debido a estas características, sus aguas presentan alta turbidez y están bien mezcladas (Piccolo y Perillo, 1990; Gayoso, 1998; Spetter, 2006; Freije y Marcovecchio, 2004; Botté, 2005; Del Blanco, 2007; Guinder *et al.*, 2009). Esta región está influenciada por brazos de agua provenientes del Sauce Chico y del arroyo Saladillo de García, que atraviesan grandes extensiones de campos agrícolas, además se encuentra alejado del sector industrializado y portuario de gran calado (Negrín, 2011). Es el sitio más representativo de la zona interna del estuario en cuanto a las condiciones hidrodinámicas y presenta las fluctuaciones más marcadas en la temperatura y la salinidad, razón por la cual fue seleccionado para éste estudio.

Puerto Cuatrerros es un puerto con fines de pesca y recreación, frecuentado por pescadores artesanales. A principios de 2016 se comenzó a construir un observatorio de aves en la zona costera, previendo un aumento de las actividades relacionadas con el ecoturismo para los próximos años. El área ha sido objeto de estudio, principalmente desde el punto de vista de los parámetros químicos (Ferrer *et al.*, 2000; Freije *et al.*, 2008) y de la productividad y calidad de sus aguas (Freije *et al.*, 1980; Gayoso, 1983; 1988; 1998; Popovich y Gayoso, 1999; Hoffmeyer y Torres, 2001; Pettigrosso, 2003; Cardelli *et al.*, 2006; Botté *et al.*, 2007; Barría de Cao y Piccolo, 2008; Popovich *et al.*, 2008; Guinder *et al.*, 2009; Hoffmeyer *et al.*, 2009; Menéndez, 2015). Como también estudios referidos a los sedimentos del Canal Principal y de sus planicies intermareales (Gelós y Spagnuolo, 1981; Gómez *et al.*, 1996; Beigt *et al.*, 2003; Delucchi *et al.*, 2007). Dichas investigaciones fueron llevadas a cabo principalmente por el Instituto Argentino de Oceanografía (IADO) y datan desde la década de 70 (Negrín, 2011).



Figura 2. Villa del Mar



Figura 3. Puerto Cuatros

1.3. DESCRIPCIÓN DEL CONTENIDO DE LA TESIS

Para el desarrollo de esta Tesis se trabajó sobre la hipótesis general que plantea que distintos microhábitats del intermareal determinan diferencias en la actividad biológica del cangrejo cavador *Neohelice granulata*, en la arquitectura de sus cuevas y en sus efectos sobre la distribución y transporte de los sedimentos. Se planteó además, que la componente biológica en los procesos de remoción de sedimentos es más importante en los ambientes sometidos a menor estrés desde el punto de vista hidrodinámico. El objetivo general de la Tesis fue evaluar los patrones temporales y espaciales de actividad del cangrejo cavador *Neohelice granulata* contrastando distintos microhábitats intermareales del sector interno y medio del Estuario de Bahía Blanca. Para una mejor lectura y entendimiento de este trabajo, la Tesis está estructurada de la siguiente manera:

En el **capítulo I** se expone el marco teórico considerado y una descripción del área de estudio que incluye al estuario de Bahía Blanca y los ambientes intermareales en los que se realizaron todas las tareas de campo. Los capítulos siguientes poseen el formato general de un artículo científico, incluyendo introducción, materiales y métodos, resultados, discusión, tablas y figuras.

En el **capítulo II** se caracterizan los microhábitat seleccionados por *Neohelice granulata* en los intermareales de Villa del Mar y Puerto Cuatros, evaluando la distribución y preferencia de hábitat de la especie, los patrones temporales y espaciales de las especies vegetales y las propiedades físicas de los sedimentos. En base a la información generada se evalúa si los sitios de estudio pueden considerarse como ambientes diferentes.

En el **capítulo III** se analizan los biosedimentos de los intermareales de Villa del Mar y Puerto Cuatros, comparando sedimentos superficiales removidos por *Neohelice granulata* y sedimentos no removidos (control), teniendo en cuenta un enfoque ambiental, granulométrico y mineralógico. Las características de estos sedimentos se relacionan con la hidrodinámica del área de estudio y con la preferencia de hábitat de la especie.

En el **capítulo IV** se describe la actividad cavadora de *Neohelice granulata* mediante registros de los montículos biogénicos y estudios morfométricos de la arquitectura de sus cuevas, en los gradientes de elevación del sector intermareal de Villa del Mar y Puerto Cuatrerros. Se comparan y discuten las metodologías empleadas en otros ambientes costeros.

En el **capítulo V** se investiga el aporte de sedimento en suspensión por bioturbación del cangrejo cavador *Neohelice granulata* en marismas y planicie de marea. A través de diversos experimentos a campo para obtener tasas de remoción, atrapado y erosión de sedimento, se determina el aporte de sedimento, debido a la actividad de la especie, a la columna de agua. Se implementa un modelo numérico calibrado y validado para evaluar cambios espaciales y temporales de la dispersión del sedimento bioturbado, debido a las corrientes de marea, los vientos y las olas.

Finalmente en el **capítulo VI**, se realiza una síntesis de los resultados más relevantes de esta Tesis y se discuten, a modo de consideraciones finales, posibles alcances y limitaciones de dichos resultados. La literatura citada se encuentra en una única sección final con el fin de evitar su repetición dentro de los capítulos. Los difractogramas de rayos X, analizados en el capítulo III, son incorporados en la sección Anexo.

CAPÍTULO II

Caracterización de los microhábitats
seleccionados por *Neohelice*
granulata en los intermareales de
Villa del Mar y Puerto Cuatrerros.

2.1. INTRODUCCIÓN

Los intermareales presentes en estuarios son ambientes físicamente estresantes. Los organismos sésiles o con poca movilidad, como plantas e infauna, deben lidiar en forma recurrente con el anegamiento por el agua de marea, lo cual genera suelos hipóxicos o anóxicos y alta salinidad. La modificación geográfica en el patrón espacial y la severidad de estos factores estresantes parecen ser los responsables de variaciones a gran escala de las comunidades intermareales. Los organismos se distribuyen “en un continuo” a lo largo de los gradientes ambientales. Las abundancias de los individuos serán mayores donde su hábitat sea más parecido al ideal y disminuirán a medida que las condiciones ambientales se aparten de ese “ideal” (Adam, 1993; Pennings y Bertness, 2001; Elías *et al.*, 2004).

El desarrollo de la vegetación de marismas está fuertemente ligado a la interacción entre la biota y las características topográficas y geomorfológicas de los ambientes intermareales. La elevación dentro de la franja intermareal determina características claves como el grado de anoxia de los sedimentos o la salinidad, lo que a su vez condiciona la presencia de distintas especies de plantas. Además, las interacciones entre los organismos también varían a lo largo de este gradiente generado por el estrés físico. Como resultado, la composición de especies cambia con la elevación determinando una zonación característica en bandas paralelas a la línea de costa, formando áreas de dominancia de distintas especies (Chapman, 1960; Adam, 1993; Levine *et al.*, 1998; Bertness, 1999; Silvestri *et al.*, 2005).

Pennings y Bertness (2001) postularon un modelo de zonación vegetal para las marismas del suroeste de la costa atlántica de Estados Unidos en el que se distingue los factores que controlan la zonación en la marisma alta y en la baja. En la marisma baja la presencia de determinadas especies depende de la tolerancia fisiológica, ya que este microhábitat tiene condiciones más estresantes. Al ser inundada más frecuentemente por el agua de mar, tiene mayor grado de anegamiento y por lo tanto una menor oxigenación del suelo. La salinidad de la marisma baja no es un factor relevante, ya que sus valores son comparativamente bajos debido a que la inundación regular previene la acumulación de sal y, por lo tanto, son más estables y cercanos a

los del agua de mar (Adam, 1993). En las marismas descritas por Pennings y Bertness (2001), la especie que ocupa esta zona es *Spartina alterniflora*, que sería desplazada de zonas más benignas por ser un competidor débil. En la marisma alta, al disminuir el estrés físico generado por las inundaciones, la presencia de distintas especies pasa a estar condicionada por la competencia interespecífica, observándose un aumento de la riqueza específica a medida que se incrementa la elevación. Sin embargo, a medida que aumenta la elevación dentro de la franja intermareal, muchos factores pueden contribuir a generar un mosaico complejo de condiciones. En ambientes de clima templado cálido o en condiciones de baja precipitación y escasos aportes continentales de agua dulce, la evaporación produce una gran acumulación de sales durante los prolongados periodos entre inundaciones, condicionando la presencia de plantas más tolerantes a la alta salinidad. Otros factores, como la depositación de resaca, también pueden influenciar el establecimiento de vegetación en la marisma alta (Pratolongo *et al.*, 2009; Negrín, 2011).

Las planicies de marea que se encuentran por debajo del límite inferior de la vegetación también se encuentran sujetas a procesos abióticos y bióticos que activamente los modelan y definen sus funciones. Aunque menos conspicuos que en el caso de la vegetación, los organismos de las planicies de marea (microalgas y fauna bentónica) también responden a los gradientes de estrés y presentan patrones de zonación. Al igual que las marismas, son áreas sometidas a modificaciones antrópicas, que alteran la influencia de los factores físicos sobre las comunidades biológicas. A pesar de que las planicies de marea no vegetadas han sido menos estudiadas que las marismas, el conocimiento de estos ambientes representa una herramienta valiosa a la hora de tomar decisiones ante posibles escenarios de cambio (Zapperi, 2015). Debido al dinamismo de las zonas intermareales, es necesario realizar estudios temporales para obtener una imagen completa de los patrones de zonación de las especies presentes y proporcionar las posibles relaciones espacio-temporales que se establezcan.

En Villa del Mar la franja intermareal se caracteriza por la presencia de marismas puras de *Spartina alterniflora*, en elevaciones por debajo a los límites de las pleamares ordinarias, y marismas mixtas de *Spartina densiflora* y *Sarcocornia perennis*

entre las pleamares ordinarias y las pleamares de sicigia (González Trilla, 2010). Por debajo del límite inferior de la vegetación hay planicies de marea y en algunos sectores se encuentran interrumpidas por afloramientos rocosos, como en el sector Este del humedal (Gómez *et al.*, 1996; 2010; Cuadrado *et al.*, 2004; Gelós *et al.*, 2004; Melo, 2004). En Puerto Cuatrerros el patrón de zonación de la franja intermareal presenta un solo tipo de marisma, donde *Sarcocornia perennis* es la única especie presente y crece en niveles cercanos a los de las pleamares ordinarias (Negrín *et al.*, 2013). Debajo de esta marisma pura se encuentra una extensa planicie de marea la cual se halla diferenciada en dos zonas visualmente distinguibles: una franja con una pendiente de terreno más pronunciada llamada vulgarmente “cangrejal”, ya que se encuentra una mayor densidad de cuevas de *Neohelice granulata*, y otra franja con pendiente más suave, en la que disminuye notablemente la densidad de cuevas de cangrejo y abundan pequeñas cuevas de poliquetos (Zapperi, 2015).

Los ambientes habitados por *Neohelice granulata* han sido estudiados en Laguna Dos Patos, Brasil (31°04'18"S, 51°28'35"W; D'Incao *et al.*, 1992; Rosa y Bemvenuti, 2005; Barutot *et al.*, 2011), en los humedales de Santa Lucía, Uruguay (34°47'S, 56°20'W; Merentiel Ferreyra, 2014), en Bahía de Samborombón, provincia de Buenos Aires (35°27'S, 56°45'W; Botto e Iribarne, 2000; César *et al.*, 2005; César y Armendáriz, 2007; Fanjul *et al.*, 2011), en la laguna costera Mar Chiquita, provincia de Buenos Aires (36°09'26"S, 60°34'11"W; Spivak *et al.*, 1994; Iribarne *et al.*, 1997; 2000; 2003; Botto e Iribarne, 1999; 2000; Bortolus *et al.*, 2002; 2004; Daleo *et al.*, 2003; Escapa *et al.*, 2004; Botto *et al.*, 2005; 2006; Gutiérrez *et al.*, 2006; Martinetto *et al.*, 2007; Fanjul *et al.*, 2007; 2008; Alberti *et al.*, 2010; 2011; Méndez Casariego *et al.*, 2011a; 2011b; Bas *et al.*, 2014; Luppi *et al.*, 2013; Bortolus e Iribarne, 1999; Iribarne, 2001) y en Bahía de San Antonio, provincia de Río Negro (40°44'51.43"S, 64°52'5.10"W; Bas *et al.*, 2005; 2014; Méndez Casariego *et al.*, 2011a; Luppi *et al.*, 2013).

Dentro de los temas abordados en este capítulo, para el estuario de Bahía Blanca contamos con los antecedentes de Perillo e Iribarne (2003) quienes estudiaron la estrecha relación que existe entre el cangrejo cavador y *Sarcocornia perennis* en la formación de canales de marea en el sector interno del estuario. Menone *et al.* (2004)

analizaron características físico-químicas de los sedimentos de las cuevas del cangrejo. Escapa (2007) y Escapa *et al.* (2007; 2008) han estudiado las marismas ubicadas en la zona de Almirante Brown, dentro del sector interno del estuario, analizando la densidad de cuevas de *Neohelice granulata*, la cobertura vegetal y diversas propiedades físicas del sedimento. González Trilla (2010) y González Trilla *et al.* (2009) estudiaron la producción primaria de *Spartina alterniflora* en marismas de Villa del Mar. Negrín (2011) trabajó en marismas de Villa del Mar y Puerto Cuatrerros, en particular sobre los ciclos biogeoquímicos de nutrientes y materia orgánica. Montemayor *et al.* (2011) caracterizaron marismas de *Spartina densiflora* y *Sarcocornia alterniflora* y analizaron el efecto de éstas en la producción de detritos. Pratolongo *et al.* (2013) estudiaron los cambios en la cobertura de las marismas de la zona interna del estuario de Bahía Blanca durante los últimos 40 años. Zapperi (2015) analizó el funcionamiento ecológico de las comunidades bentónicas de las planicies de marea de Villarino Viejo, dentro de la zona interna del estuario. A pesar de las diferentes líneas de investigación que se han realizado, el estuario de Bahía Blanca es un complejo ecosistema donde existen numerosos factores intervinientes en la dinámica del mismo, por lo que estudios locales y específicos son necesarios para incluir los diferentes hábitats de este singular ambiente.

En este contexto, la hipótesis sobre la que se trabajó en éste capítulo es que “*la distribución espacial de Neohelice granulata en los intermareales analizados está influenciada por diferentes factores físicos y biológicos y varía de acuerdo a las condiciones locales y temporales*”. Se abordó el objetivo general de analizar la distribución y preferencia de hábitat de *Neohelice granulata* en los intermareales de Villa del Mar y Puerto Cuatrerros, en relación a las propiedades del sedimento y las especies vegetales presentes, de modo de poder caracterizar estos microhábitats a lo largo de las estaciones del año.

2.2. MATERIALES Y MÉTODOS

Trabajo de campo

Se realizaron 21 muestreos, incluyendo una campaña exploratoria. Los muestreos se efectuaron estacionalmente desde la primavera de 2012 hasta la primavera de 2015. Se seleccionaron dos microhábitats visualmente identificables en el intermareal de Villa del Mar y dos en el de Puerto Cuatrerros; sobre la base de sus diferencias en las alturas relativas de las geoformas, las características del suelo, los componentes vegetales y las condiciones hidrodinámicas (Tabla 1). Los sitios seleccionados de Villa del Mar se encuentran distantes 110 m uno del otro (Figura 4), mientras que en Puerto Cuatrerros la distancia entre ambos sitios es de 45 m (Figura 5).

Área de estudio	Microhábitat	Denominación	Latitud	Longitud
Villa del Mar	Marisma alta	VdM1	38°51'1,59" S	62° 7'17,86" O
Villa del Mar	Marisma baja	VdM2	38°51'4,21" S	62° 7'21,49" O
Puerto Cuatrerros	Marisma	PC1	38°44'39,41" S	62°22'58,98" O
Puerto Cuatrerros	Planicie de marea	PC2	38°44'39,38" S	62°22'57,64" O

Tabla 1. Sitios de muestreo.



Figura 4. Microhábitats seleccionados en Villa del Mar: VdM1 y VdM2
(Fuente: Google Earth Versión 7.1.5.1557).



Figura 5. Microhábitats seleccionados en Puerto Cuatrerros: PC1 y PC2
(Fuente: Google Earth Versión 7.1.5.1557).

Se realizaron perfiles topográficos de la franja intermareal en las dos áreas de estudio, utilizando dos unidades DGPS Sokkia Radian IS. Una de las unidades se colocó en modo base sobre un punto trigonométrico y altimétrico de alta precisión ubicado en el predio del CCT-Bahía Blanca y la otra unidad se utilizó como rover. La posición horizontal y vertical en cada punto revelado fue determinada por post-procesamiento utilizando el paquete Spectrum Survey. Los valores de elevación se relevaron con respecto al del Datum WGS84 y luego se corrigieron considerando en nivel medio del mareógrafo de Ingeniero White, a fin de expresar los valores de elevación en metros por encima del nivel medio de las mareas.

Se realizaron relevamientos de campo con el propósito de determinar la distribución espacial de cuevas de *Neohelice granulata* en los diferentes microhábitats definidos. Los muestreos se efectuaron durante marea baja, cuando el área queda expuesta. Para llevar a cabo el objetivo propuesto, se trazaron transectas de 20 metros paralelas al submareal y sobre las mismas se arrojaron al azar cuadrantes con marco de metal de 0.25m^2 (10 réplicas) (Figura 6). En cada cuadrante se estimó la densidad de cuevas, se identificaron cuevas activas (por presencia de cangrejos, impresiones de pinzas o sedimentos recientemente removidos de tono más claro y de diferente textura) y se registró el porcentaje de las mismas en cada área (Figura 7). Los cuadrantes también se utilizaron para estimar el porcentaje de cobertura vegetal. Simultáneamente, como un método alternativo de conteo de cuevas y estimación de cobertura vegetal, se tomaron fotografías de cada cuadrante.

En cada microhábitat se recolectaron sedimentos superficiales bioturbados (removidos por la actividad de cangrejos) y sedimentos superficiales no bioturbados (tratamiento control), los cuales fueron guardados en recipientes plásticos acondicionados y congelados en freezer ($-18\text{ }^{\circ}\text{C}$) hasta su posterior análisis en el laboratorio. La penetrabilidad se midió, en una sola campaña sobre sedimentos removidos y control de los cuatro microhábitats, como la presión (N cm^{-2}) necesaria para comprimir el muelle de un pistón que es introducido en el sedimento hasta una profundidad estándar (Brown y McLachlan, 1990).



Figura 6. Cuadrantes de 0.25m² arrojados sobre los microhábitats. Arriba: VdM1 y VdM2. Abajo: PC1 y PC2 (de izquierda a derecha).



Figura 7. Detalle de una cueva no activa y de una cueva activa de *Neohelice granulata* (de izquierda a derecha).

Trabajo de laboratorio

Para la estimación de cobertura vegetal se utilizó el software *CobCal* Versión 1.0 del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA). El programa utiliza fotos digitales de la superficie muestral y, basándose en colorimetría, determina el porcentaje de cobertura de la vegetación presente. La precisión del software tiene errores de estimación inferiores al 5%.

Se determinó el contenido de agua y el contenido de materia orgánica de los sedimentos mediante el método gravimétrico. El contenido de agua fue calculado después de secar las muestras en estufa a 60°C durante 7 días hasta peso constante. El contenido de materia orgánica fue calculado por la técnica de pérdida de peso por ignición; calcinando las muestras secas en una mufla a temperatura constante de 500°C durante siete horas (Byers *et al.*, 1978). Los análisis se realizaron por triplicado expresándose los resultados como porcentaje (%) de contenido de agua y de materia orgánica, respectivamente. La densidad aparente (g cm^{-3}) pudo estimarse a partir del peso seco y el volumen de suelo muestreado.

Análisis estadístico

Con la totalidad de los datos obtenidos se llevaron a cabo análisis de estadística descriptiva. Para estudiar las densidades de cuevas totales y activas se analizó si existían diferencias entre sitios y entre estaciones del año usando los datos de todo el período de estudio. La hipótesis nula de ausencia de diferencias entre los sitios y estaciones fue evaluada con ANOVA de dos vías, considerando sitios y estaciones del año como factores fijos (Zar, 1999). Los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza se pusieron a prueba con los test de Shapiro Wilks ($p < 0,05$) y Bartlett ($p < 0,05$), respectivamente. En caso de que no se cumplieran los supuestos, los datos fueron transformados con $\log(x+1)$. Se trabajó con el test de Tukey ($p < 0,05$) para las comparaciones múltiples *post-hoc*.

Para el análisis de la cobertura vegetal de cada microhábitat se consideró la cobertura total de la vegetación, indistintamente de la especie. La hipótesis nula de ausencia de diferencias entre los sitios fue evaluada mediante análisis de varianza (ANOVA) de una vía y comparaciones múltiples *post-hoc* (test de Tukey) (Zar, 1996). Para analizar las variaciones estacionales en la cobertura se realizó análisis de varianza (ANOVA) de una vía (Zar, 1996) por especie dentro de cada uno de los sitios en los que estuvo presente, considerando como factor de variación la estación del año. En caso de hallarse diferencias significativas, se utilizó el test de Tukey ($p < 0,05$) para las comparaciones múltiples *post-hoc*. En todos los casos, se probaron previamente los supuestos de homocedasticidad y normalidad con los test de Bartlett ($p < 0,05$) y Shapiro Wilks ($p < 0,05$), respectivamente. En el caso de que no se cumpliera alguno de los supuestos los datos se transformaron con $\log(x+1)$.

Para estudiar las propiedades físicas de los sedimentos, se consideraron las siguientes variables: contenido de agua, contenido de materia orgánica, densidad aparente y penetrabilidad. Para cada variable, se analizó si existían diferencias entre los sitios y la condición de “control” o “removido por cangrejos” de los mismos, usando los datos de todo el período de estudio. La hipótesis nula de ausencia de diferencias entre los factores fue evaluada con ANOVA de dos vías, considerando sitios y condición del sedimento como factores fijos (Zar, 1999). Los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza se pusieron a prueba con los test de Shapiro Wilks ($p < 0,05$) y Bartlett ($p < 0,05$), respectivamente. En caso de que no se cumplieran los supuestos, los datos fueron transformados con $\log(x+1)$. Se trabajó con el test de Tukey ($p < 0,05$) para las comparaciones múltiples *post-hoc*. Se utilizó la versión libre del software estadístico INFOSTAT® para realizar todos los análisis mencionados y el software Grapher V 8.7 para efectuar los gráficos correspondientes.

2.3. RESULTADOS

Perfiles topográficos de las áreas de estudio

A partir de los relevamientos topográficos y de la información recabada en las áreas de estudio, se construyeron perfiles típicos de elevación para los intermareales de Villa del Mar y Puerto Cuatrerros. Estos perfiles abarcan a los distintos tipos de ambientes afectados por mareas que se pueden identificar en las áreas. Se consideraron las elevaciones de estos ambientes referidas al nivel medio del mareógrafo de Ingeniero White.

En el perfil confeccionado para el intermareal de Villa del Mar podemos observar que la marisma alta (dominada por las especies *Spartina densiflora* y *Sarcocornia perennis*) se encuentra a una elevación media aproximadamente similar al nivel de las pleamares medias (1,46 m) y por debajo del nivel de las pleamares máximas, que ascienden hasta los 2,1 metros. En la marisma baja predomina la especie *Spartina alterniflora* y está situada por debajo del nivel de las pleamares máximas y medias (Figura 8).

En el perfil confeccionado para el intermareal de Puerto Cuatrerros se puede observar que la marisma pura de *Sarcocornia perennis* se encuentra a una elevación media aproximadamente similar al nivel de las pleamares medias (1,78 m) y por debajo del nivel de las pleamares máximas, que ascienden hasta los 2,42 m. Por debajo del límite inferior de la marisma se extiende la planicie de marea no vegetada, en una elevación inferior al 1,25 de altura (Figura 9).

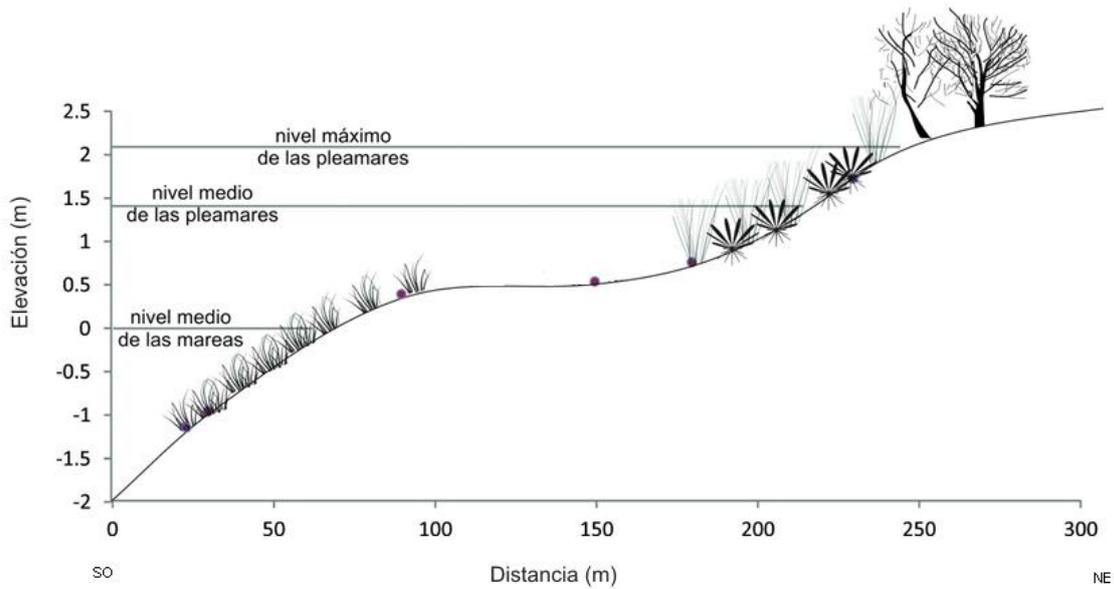


Figura 8. Perfil típico de elevación para los ambientes costeros de Villa del Mar. La orientación de la transecta es SO-NE, en el sentido que se indica en el eje X.

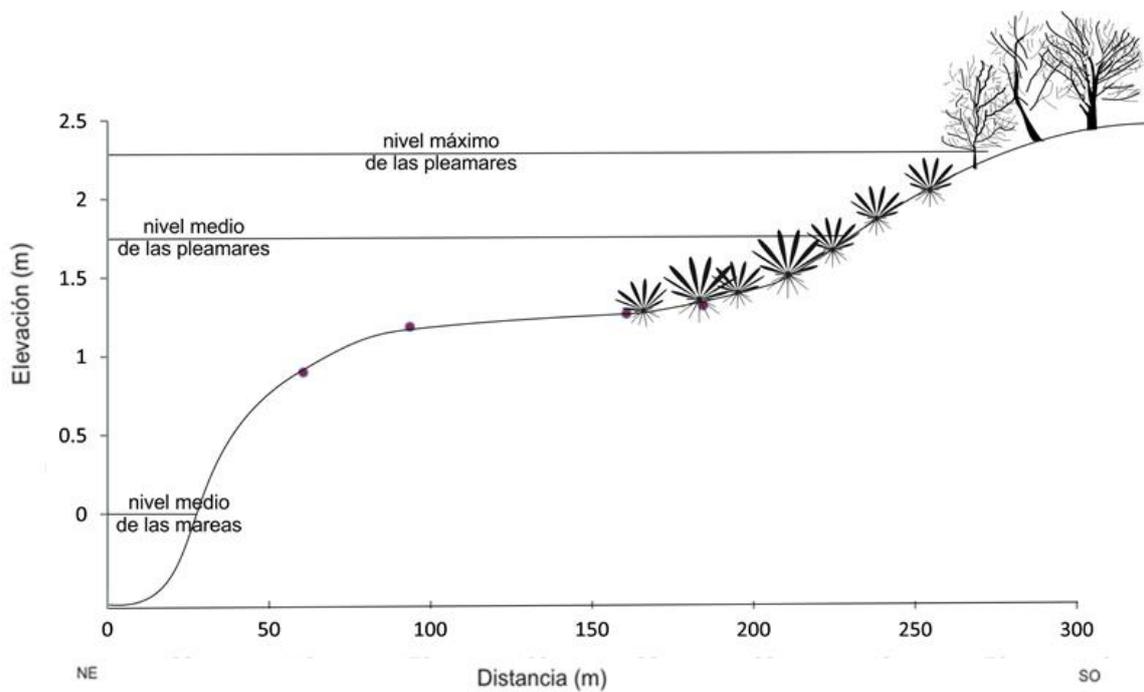


Figura 9. Perfil típico de elevación para los ambientes costeros de Puerto Cuatrerros. La orientación de la transecta es NE-SO, en el sentido que se indica en el eje X.

Densidades de cuevas de *Neohelice granulata*

a) Densidad de cuevas totales

La densidad total de cuevas mostró una interacción altamente significativa entre sitios y estaciones del año (Tabla 2). En líneas generales, los valores más altos se registraron en el microhábitat PC2, con valores significativamente mayores que en el resto de los sitios, especialmente en otoño e invierno. El valor máximo de cuevas (172 cuevas.m⁻²) se registró en éste sitio, en otoño de 2013. Comparando las variaciones dentro de cada sitio, las diferencias estacionales no fueron significativas en VdM1, PC1 y PC2, pero en VdM2 se registró un número menor de cuevas en invierno (Figura 10).

Variables	SC	gl	CM	F	P
Modelo	76,91	15	5,13	21,23	***
Microhábitats	63,65	3	21,22	87,83	***
Estaciones	3,37	3	1,12	4,65	**
Microhábitats*Estaciones	10,93	9	1,21	5,03	***
Error	83,10	344	0,24		

Tabla 2. Tabla de ANOVA de dos vías para los efectos de microhábitats y estaciones del año sobre la densidad total de cuevas. Valores p significativos: * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p < 0,001$. Valores p no significativos: *ns*.

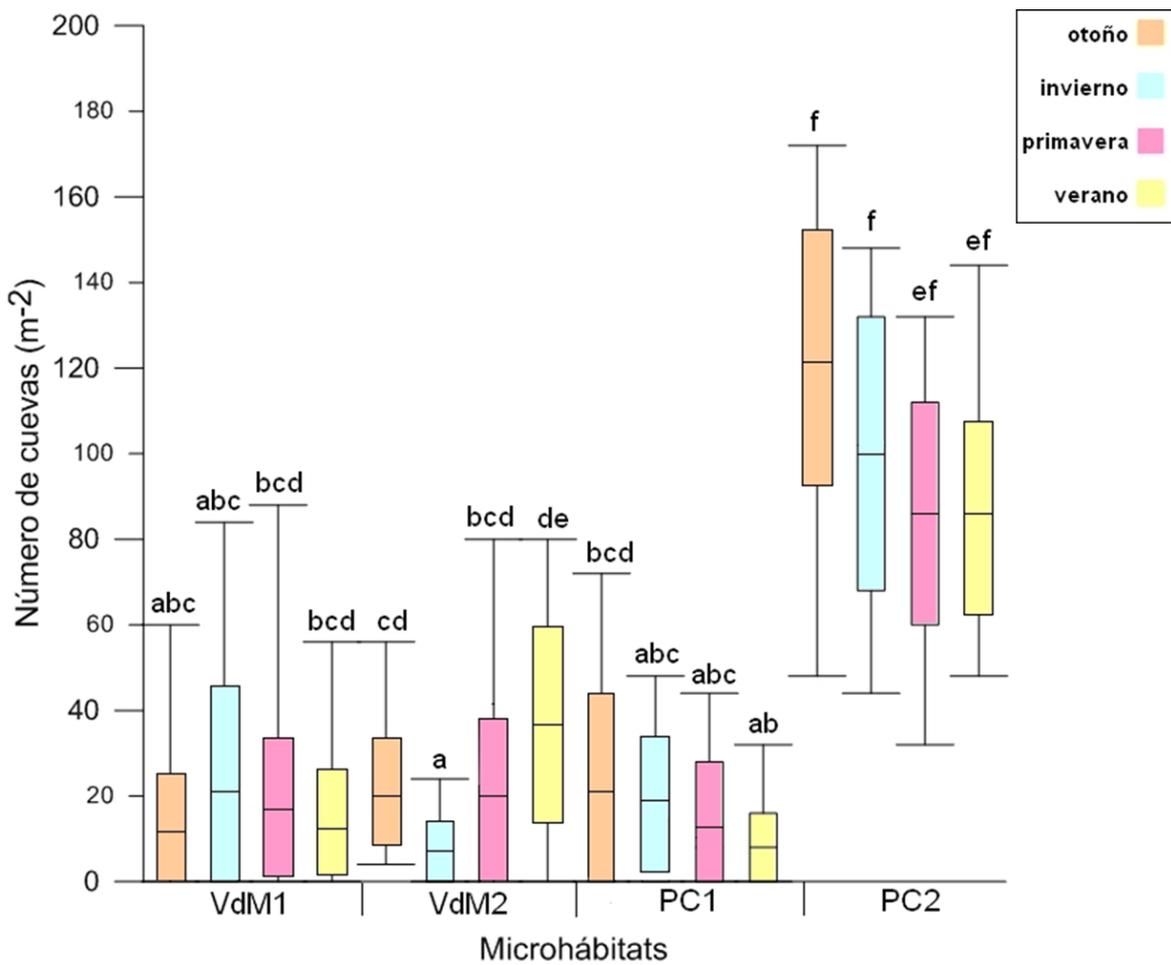


Figura 10. Box plot para la densidad total de cuevas de *Neohelice granulata* en los diferentes microhábitats y durante las estaciones del año. Se muestran los valores mínimos y máximos, la media \pm el desvío estándar. Prueba de Tukey (letras iguales indican que no hay diferencias significativas $\alpha = 0,05$).

b) Densidad de cuevas activas

Si se consideran únicamente las cuevas activas, el resultado es similar al anterior, con una interacción altamente significativa entre sitios y estaciones del año (Tabla 3). En este caso, PC2 también es el sitio que presenta el mayor número de cuevas, pero a diferencia del caso anterior, el valor significativamente mayor de cuevas activas se observó en verano. El número máximo de cuevas activas (144 cuevas.m⁻²) fue registrado en este sitio, en verano de 2014, donde la totalidad de las cuevas mostraron indicios de actividad. En primavera también el número de cuevas activas fue elevado en PC2 y significativamente más alto que los valores registrados en los otros sitios, a excepción de VdM2 en verano. Con respecto a las diferencias estacionales dentro de cada sitio, las únicas diferencias significativas se observaron en PC2, con valores significativamente mayores en primavera y verano y en VdM2, con valores significativamente mayores en verano (Figura 11).

Variables	SC	gl	CM	F	p
Modelo	137396,16	15	9159,74	43,85	***
Microhábitats	47218,14	3	15739,38	75,36	***
Estaciones	23639,81	3	7879,94	37,73	***
Microhábitats*Estaciones	45796,46	9	5088,50	24,36	***
Error	52425,05	251	208,86		

Tabla 3. Tabla de ANOVA de dos vías para el efecto de microhábitats y estaciones del año sobre la densidad de cuevas activas. Valores *p* significativos: **p*<0,05, ***p*<0,01, ****p*<0,001. Valores *p* no significativos: *ns*.

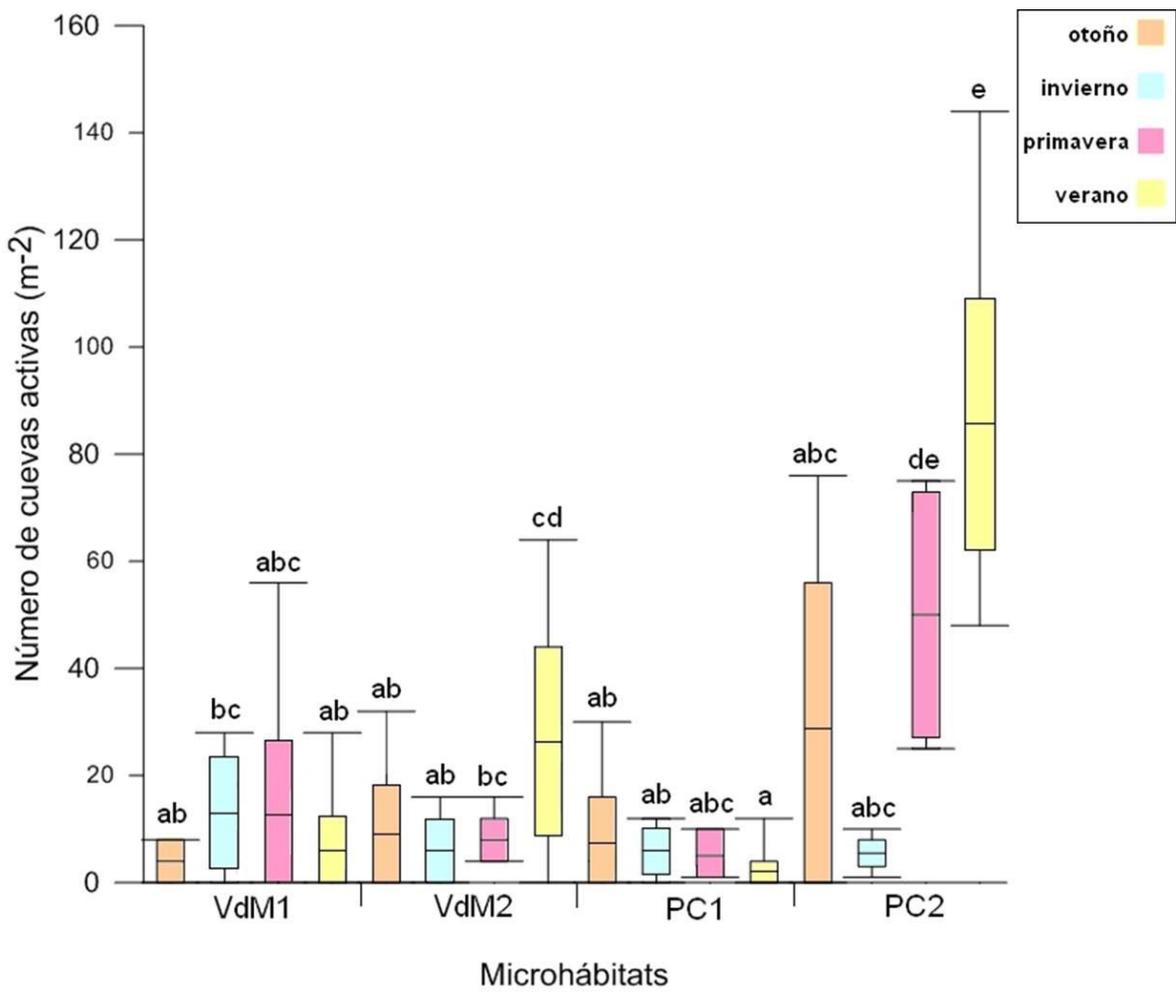


Figura 11. Box plot para la densidad de cuevas activas de *Neohelice granulata* en los diferentes microhábitats y durante las estaciones del año. Se muestran los valores mínimos y máximos, la media \pm el desvío estándar. Prueba de Tukey (letras iguales indican que no hay diferencias significativas $\alpha = 0,05$).

Análisis de la cobertura vegetal

En relación a la cobertura total de la vegetación, se encontraron diferencias altamente significativas entre los cuatro microhábitats ($F=152,17$; $p<0,0001$). La tendencia general fue que en los sitios bajos (PC2 y VdM2) la cobertura fue menor (con ausencia total de vegetación en PC2) y los sitios altos presentaron proporciones menores de suelo desnudo. Comparando los sitios altos, VdM1 presentó mayor cobertura (45%) y dos especies presentes (*Spartina densiflora* y *Sarcocornia perennis*) y PC1 menor cobertura (20%) y sólo una especie (*Sarcocornia perennis*) (Tabla 4).

	<i>Spartina densiflora</i> (%)	<i>Sarcocornia perennis</i> (%)	<i>Spartina alterniflora</i> (%)	Suelo desnudo (%)	Test de Tuckey
VdM1	17,02	27,97	–	55,01	d
VdM2	–	–	8,73	91,27	b
PC1	–	19,94	–	80,06	c
PC2	–	–	–	100	a

Tabla 4. Valores medios de cobertura vegetal (%) en cada microhábitat. Prueba de Tukey (letras iguales indican que no hay diferencias significativas $\alpha = 0,05$).

Los test ANOVA de una vía realizados para observar la variación estacional de la cobertura vegetal dentro cada microhábitat, revelaron que *Sarcocornia perennis* en VdM1 fue la única especie que presentó diferencias significativas, con valores mayores en verano. El resto de las especies no mostraron diferencias estacionales en su cobertura en ninguno de los sitios (Tabla 5 y Figura 12).

Microhábitat	Especie	F	p	Test de Tuckey	
VdM1	<i>Spartina densiflora</i>	2,19	ns	-	
				Otoño	a
	<i>Sarcocornia perennis</i>	2,89	*	Invierno	a
				Primavera	ab
				Verano	b
VdM2	<i>Spartina alterniflora</i>	1,62	ns	-	
PC1	<i>Sarcocornia perennis</i>	1,45	ns	-	

Tabla 5. Resumen de los resultados de los test ANOVA y prueba de Tukey correspondiente, para comparar la variación estacional de cada especie dentro de cada microhábitat. Valores p significativos: $*p < 0,05$. Valores p no significativos: ns . Prueba de Tukey (letras iguales indican que no hay diferencias significativas $\alpha = 0,05$).

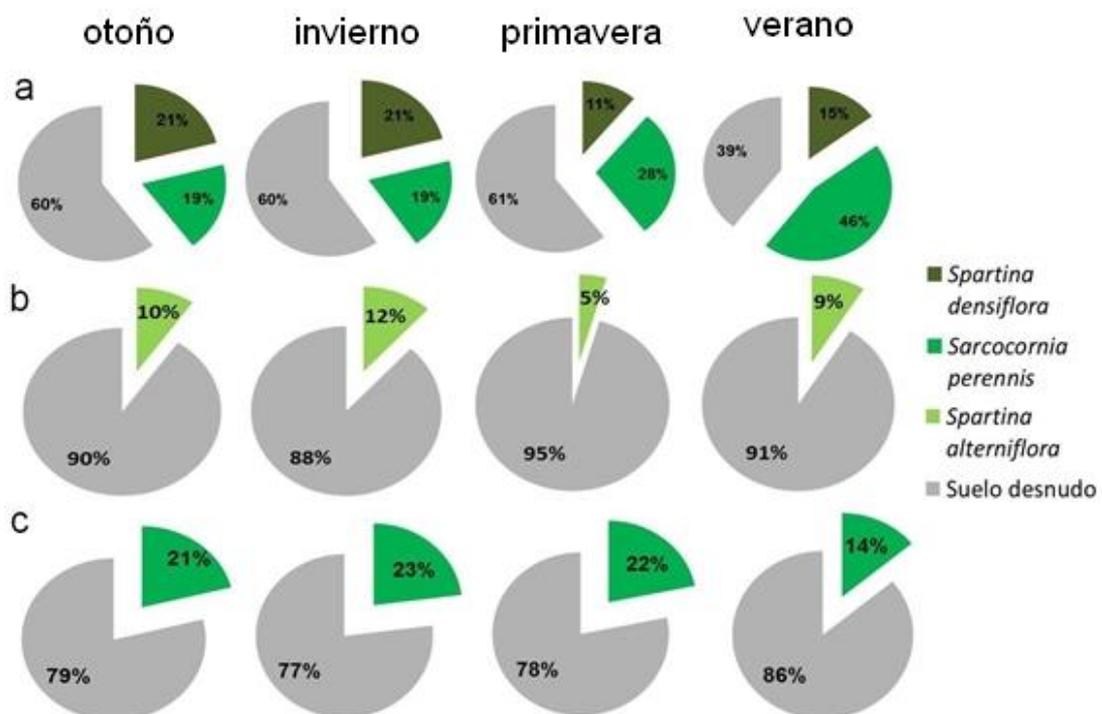


Figura 12. Porcentajes medios de cobertura vegetal en las estaciones del año. a. VdM1. b. VdM2 y c. PC1.

Propiedades físicas de los sedimentos

a) Contenido de agua

Al comparar el efecto de la acción de los cangrejos sobre el contenido de agua de los sedimentos se encontraron diferencias significativas entre los microhábitats y entre la condición de los sedimentos (control y removido). El efecto de la interacción resultó no significativo (Tabla 6). En PC2, los sedimentos presentaron mayor contenido de agua (48,49%) que en el resto de los sitios (29,34%, 33,37% y 37,27% en VdM1 VdM2 y PC1, respectivamente). En PC1, los sedimentos presentaron mayor contenido de agua que en VdM1 (37,27% y 29,34%, respectivamente). En relación al efecto de los cangrejos, los sedimentos removidos presentaron mayor contenido de agua que los sedimentos control (40,73% y 35,40%, respectivamente) (Figura 13).

Variables	SC	gl	CM	F	p
Modelo	0,49	7	0,07	7,54	***
Microhábitats	0,35	3	0,12	12,77	***
Condición del sedimento	0,07	1	0,07	7,26	**
Microhábitats*Condición	0,06	3	0,02	2,07	ns
Error	0,47	51	0,01		

Tabla 6. Tabla de ANOVA de dos vías para el efecto de microhábitats y la condición del sedimento (control o removido) sobre el contenido de agua. Valores p significativos:

* $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p < 0,001$. Valores p no significativos: *ns*.

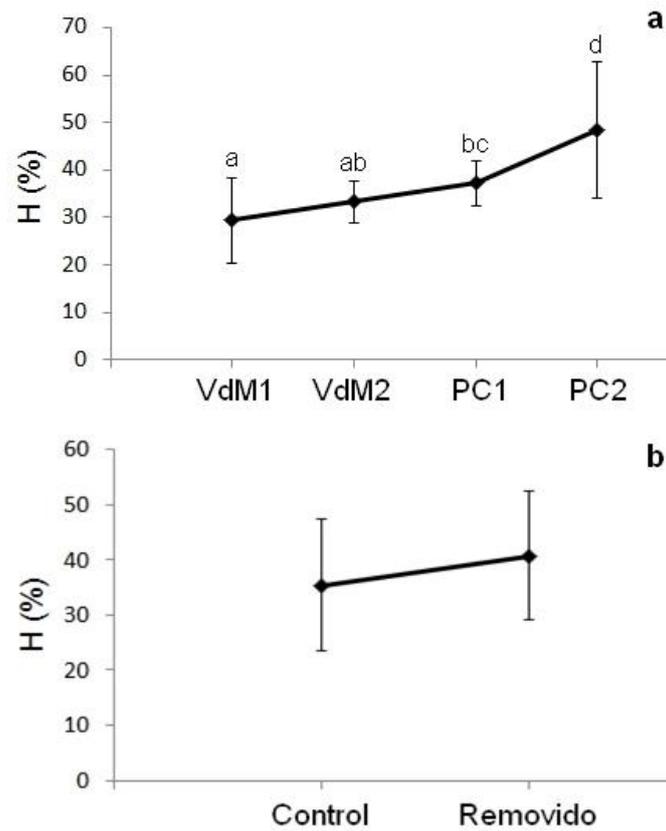


Figura 13. Contenido de agua (H%) de los sedimentos. **a.** En los microhábitats de Villa del Mar y Puerto Cuatrerros. **b.** En las distintas condiciones del sedimento. Se muestra la media \pm el desvío estándar. Prueba de Tukey (letras iguales indican que no hay diferencias significativas $\alpha = 0,05$).

b) Contenido de materia orgánica

El contenido de materia orgánica presentó una interacción significativa entre los microhábitats y la condición de los sedimentos (control y removido) (Tabla 7). Las diferencias significativas se observaron entre los microhábitats sin una tendencia clara. En el sitio PC1, tanto el sedimento control como removido (6,89% y 6,82% respectivamente), presentaron mayores contenidos de materia orgánica que VdM1 control y VdM2 removido (4,04% y 3,63%, respectivamente). Los sedimentos removidos en PC2 (7,26%) siguieron un patrón similar, con mayores contenidos de materia orgánica que VdM1 control y VdM2 removido (4,04% y 3,63%, respectivamente). En VdM1 los sedimentos removidos tuvieron mayores cantidades de

materia orgánica que los sedimentos control, pero la diferencia no fue significativa (Figura 14).

Variables	SC	gl	CM	F	p
Modelo	0,58	7	0,08	4,75	***
Microhábitats	0,41	3	0,14	7,81	***
Condición del sedimento	0,02	1	0,02	1,15	ns
Microhábitats*Condición	0,15	3	0,05	2,90	*
Error	0,88	50	0,02		

Tabla 7. Tabla de ANOVA de dos vías para el efecto de microhábitats y la condición del sedimento (control o removido) sobre el contenido de materia orgánica. Valores *p* significativos: **p*<0,05, ***p*<0,01, ****p*<0,001. Valores *p* no significativos: *ns*.

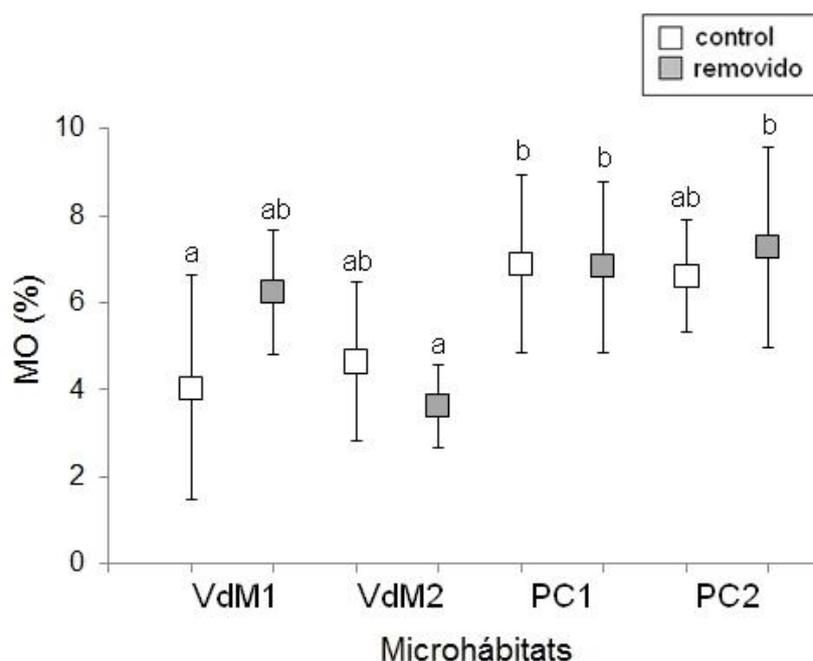


Figura 14. Contenido de materia orgánica (MO%) de sedimentos control y removidos en los microhábitats de Villa del Mar y Puerto Cuatrerros. Se muestra la media \pm el desvío estándar. Prueba de Tukey (letras iguales indican que no hay diferencias significativas $\alpha = 0,05$).

c) Densidad aparente

Al comparar la densidad aparente de los sedimentos se encontraron diferencias significativas entre los microhábitats. El efecto de la remoción por cangrejos, y la interacción de microhábitats y la condición del sedimento, resultaron no significativos (Tabla 8). En el sitio PC1, los sedimentos presentaron menor densidad aparente (0,72%) que en VdM1 y VdM2 (0,92% y 0,98%, respectivamente). También en PC2, los sedimentos presentaron menor densidad aparente que en VdM2 (0,74% y 0,98%, respectivamente). El resto de las diferencias resultaron no significativas (Figura 15).

Variables	SC	gl	CM	F	p
Modelo	0,05	7	0,01	3,07	**
Microhábitats	0,04	3	0,01	6,28	***
Condición del sedimento	0,00072	1	0,00072	0,31	ns
Microhábitats*Condición	0,01	3	0,0018	0,77	ns
Error	0,13	56	0,0023		

Tabla 8. Tabla de ANOVA de dos vías para el efecto de microhábitats y la condición del sedimento (control o removido) sobre la densidad aparente. Valores p significativos: * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p < 0,001$. Valores p no significativos: *ns*.

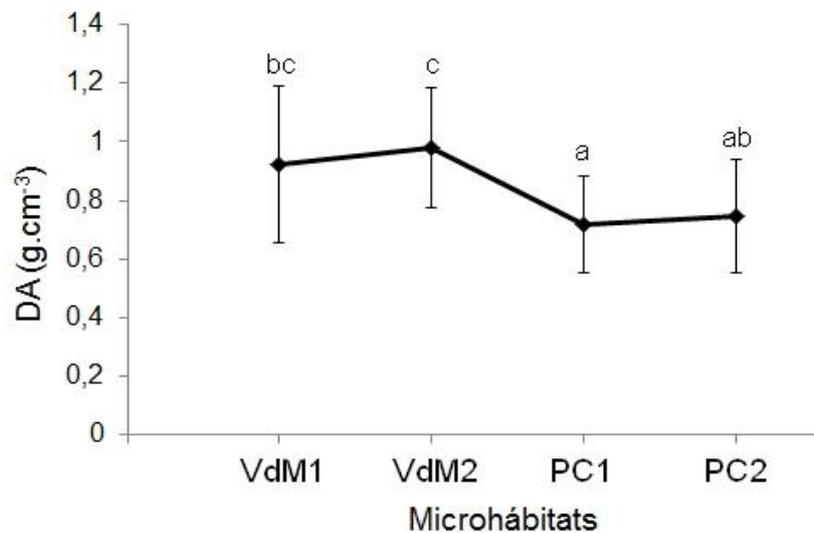


Figura 15. Densidad aparente (DA, g.cm⁻³) de los sedimentos en los microhábitats de Villa del Mar y Puerto Cuatrerros. Se muestra la media \pm el desvío estándar. Prueba de Tukey (letras iguales indican que no hay diferencias significativas $\alpha = 0,05$).

d) Penetrabilidad

Al comparar la penetrabilidad de los sedimentos se encontraron diferencias significativas entre los microhábitats y entre la condición de los sedimentos (control y removido). El efecto de la interacción de estos factores resultó no significativo (Tabla 9). Los sedimentos presentaron una mayor penetrabilidad (o una menor presión para penetrar el sustrato) en los sitios más bajos del intermareal VdM2 y PC2 (4,74 N.cm⁻² y 4,92 N.cm⁻², respectivamente) que en los sitios más altos del intermareal VdM1 y PC1 (13,68 N.cm⁻² y 11,18 N.cm⁻², respectivamente). En relación al efecto de los cangrejos, los sedimentos removidos presentaron mayor penetrabilidad que los sedimentos control (6,09 N.cm⁻² y 11,17 N.cm⁻², respectivamente) (Figura 16).

Variables	SC	gl	CM	F	p
Modelo	1,40	7	0,20	8,29	***
Microhábitats	0,87	3	0,29	12,12	***
Condición del sedimento	0,45	1	0,45	18,84	***
Microhábitats*Condición	0,07	3	0,02	0,95	ns
Error	0,38	16	0,02		

Tabla 9. Tabla de ANOVA de dos vías para el efecto de microhábitats y la condición del sedimento (control o removido) sobre la penetrabilidad. Valores p significativos:

* $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p < 0,001$. Valores p no significativos: *ns*.

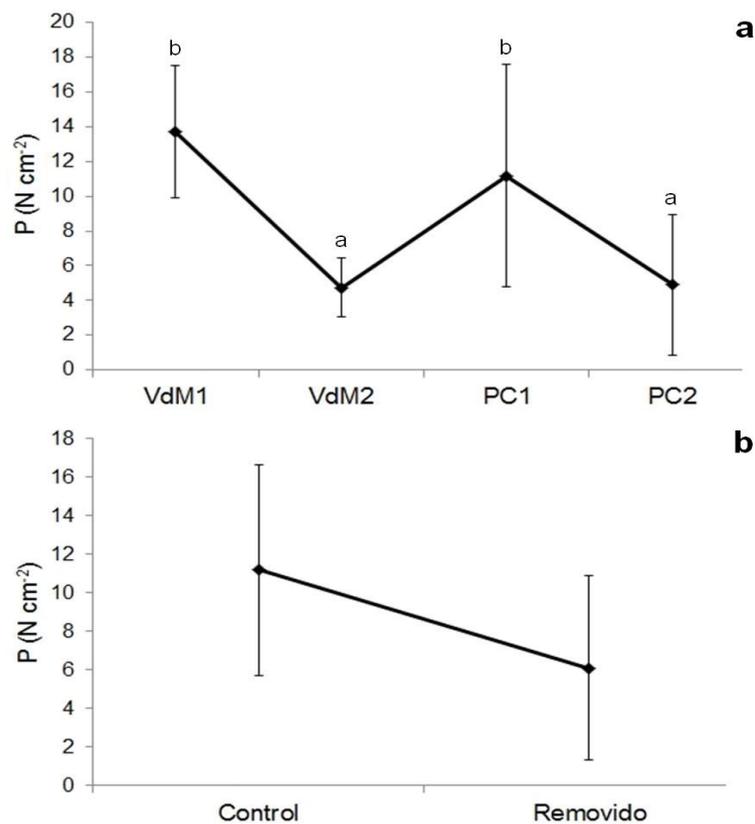


Figura 16. Penetrabilidad (P , $N \cdot cm^{-2}$) de los sedimentos. **a.** En los microhábitats de Villa del Mar y Puerto Cuatrerros. **b.** En las distintas condiciones del sedimento. Se muestra la media \pm el desvío estándar. Prueba de Tukey (letras iguales indican que no hay diferencias significativas $\alpha = 0,05$).

2.4. DISCUSIÓN

En estas inmensas áreas que quedan al descubierto dos veces al día durante la bajamar, habitan especies de flora y fauna muy características, que se han adaptado a condiciones ambientales extremas. Los patrones de zonación de estas especies están determinadas por propiedades ecológicas importantes, como la frecuencia y tiempo de inundación, la salinidad y la temperatura, entre otros, que dependen de los gradientes de elevación (Peterson, 1991). La exposición aérea resulta crítica en los meses de verano, cuando los ambientes están sujetos a altas temperaturas y elevadas tasas de evaporación durante el día. De esta manera los sitios más expuestos sufren desecación o desarrollan altas salinidades en el agua intersticial, generando un ambiente muy desfavorable para los organismos infaunales (Admiraal *et al.*, 1984; Peterson, 1991; Zapperi, 2015).

A partir de los resultados de la densidad de cuevas de *Neohelice granulata* en los dos intermareales estudiados se puede concluir que la especie vive en hábitats diferentes desde el punto de vista ecológico e hidrodinámico, tales como las marismas y las planicies de marea. En ambos hábitats coexisten adultos de los dos sexos, juveniles e indiferenciados (Observación personal). La densidad de cangrejos disminuye hacia la parte alta del intermareal, concordando nuestros resultados con lo que señala Bortolus e Iribarne (1999). Sin embargo la colonización de la marisma alta por *Neohelice granulata* es facilitada por la presencia de plantas. *Spartina densiflora* y *Sarcocornia perennis* son buenas colonizadoras de áreas intermareales altas y muy salinas. Estas generan una zona de sombreado haciendo que el sedimento se mantenga más húmedo, por lo tanto más blando y más propenso a ser excavado. Además amortiguan diversas variables ambientales estresantes, tales como desecación y altas temperaturas superficiales (Bortolus *et al.*, 2002).

Estimar las abundancias de cangrejos en los intermareales es una labor muy difícil en algunos hábitats estuarinos, como los analizados en esta Tesis, ya que la naturaleza del sustrato y el comportamiento cavador de los cangrejos puede entorpecer las tareas de muestreo. El método mundialmente más utilizado, consiste en contar cuevas abiertas para estimar la densidad poblacional de cangrejos. En

comparación con otros métodos, como trampas, marcación y recaptura, conteo visual en superficie, entre otros, se ha observado que éste es relativamente más confiable, rápido y no invasivo (Beer, 1959; Aspey, 1978; Macintosh, 1980; Warren, 1990; Genoni, 1991; Mouton y Felder, 1995; Dray y Paula, 1998; Nobbs y McGuinness, 1999; Skov y Hartnoll, 2001; Macia *et al.*, 2001; Flores *et al.*, 2005). Por esta razón fue la metodología que consideramos apropiada en este estudio como proxy a la densidad de cangrejos.

La densidad máxima de cuevas de *Neohelice granulata* registrada en este estudio fue de 172 cuevas.m⁻² en otoño en la planicie de marea de Puerto Cuatros (PC2). Por otro lado, en relación a las marismas analizadas, se encontró un máximo de 88 cuevas.m⁻² en primavera en la marisma alta de Villa del Mar (VdM1). Estos resultados son comparativamente mayores que los registrados por otros autores en otras áreas marismas del estuario de Bahía Blanca. Escapa *et al.* (2008) trabajando en la zona de Almirante Brown, dentro del sector interno del estuario de Bahía Blanca, registró un máximo de 75 cuevas.m⁻² en verano en zonas de marismas y de planicies de marea. Estos autores no hallaron diferencias significativas entre estos ambientes. En Maldonado, también en el sector interno del estuario de Bahía Blanca, Montemayor *et al.* (2011) encontraron un promedio 64,8 cuevas.m⁻² en marismas de *Spartina alterniflora* y 40,80 cuevas.m⁻² en marismas de *Spartina densiflora*. Considerando trabajos realizados en otros estuarios del Atlántico Sudoccidental, por ejemplo en Mar Chiquita, los cangrejos forman densos agregados en las planicies de marea, allí pueden alcanzar una densidad de hasta 100 cuevas.m⁻², cubriendo hasta la zona más baja del intermareal (Iribarne *et al.*, 1997) y en marismas las densidades máximas pueden alcanzar un promedio de 60 cuevas.m⁻² (Iribarne *et al.*, 1997; Bortolus *et al.*, 2002) y 96 cuevas.m⁻² (Bortolus e Iribarne, 1999). En los humedales de Santa Lucía, Uruguay, Merentiel Ferreyra (2014) encontró en zona de marismas un máximo de 95 cuevas.m⁻² en otoño.

En relación a la densidad de cuevas totales en los microhábitats, se encontraron diferencias significativas a lo largo del año. Como toda variación estacional, sería posible relacionarla con las oscilaciones de temperatura ambiente. Sin embargo, en este estudio, se han registrado densidades altas durante los meses de otoño. Luppi *et*

al. (2013) en experimentos realizados a campo revelaron que, *Neohelice granulata* se encuentra casi inactivo en la superficie del intermareal durante el otoño, independientemente de la variación diaria de las condiciones medioambientales. Dichos autores señalaron además que, durante esos meses las cuevas incrementan en número y sus entradas se encuentran cerradas con depósitos de barro. Dentro de estas cuevas permanecen los cangrejos y experimentan las mudas. Las cuevas son el mejor refugio para la especie en pre y post muda, de modo que puedan afrontar en ellas esa delicada etapa. En los dos microhábitats de Puerto Cuatrerros (PC1 y PC2) las densidades de cuevas alcanzaron sus valores más altos en el otoño, de hecho esa gran cantidad de cuevas observadas, no eran en su mayoría cuevas activas (En PC1, sólo un promedio de 35% lo eran y en PC2 un promedio de 40%). Por todo lo expuesto, podemos señalar que para Puerto Cuatrerros nuestros resultados son coincidentes con lo observado en Bahía Blanca y Mar Chiquita por Luppi y colaboradores. No obstante, en los microhábitats de Villa del Mar (VdM1 y VdM2) no se encontró con claridad esta tendencia en otoño.

Las densidades de cuevas totales y de cuevas activas a lo largo del año mostraron variaciones más amplias en las zonas bajas de los intermareales (VdM2 y PC2), por lo que podrían ser consideradas las zonas más dinámicas del intermareal. En estos sitios se encontraron las mayores densidades de cuevas activas, superiores aún en los meses de verano, en comparación con el resto del año. Esto podría interpretarse como una ventaja reproductiva para la especie, ya que establecerse en áreas cercanas a la línea de costa durante los meses estivales, les permitiría a las hembras ovígeras oxigenar mejor sus huevos y liberar las larvas más fácilmente. Este tipo de migración reproductiva fue propuesto por Anger *et al.* (1994). Por otro lado, las zonas más altas de éstos intermareales (VdM1 y PC1) constituyen microhábitats más estables en cuanto a la distribución de *Neohelice granulata*.

Con respecto a la vegetación, el porcentaje de cobertura es frecuentemente usado como medida de abundancia cuando la estimación de densidad de individuos resulta difícil por la ausencia de límites netos visibles entre ellos. Sin embargo, este método tiene la desventaja de que es factible de evaluación subjetiva. Una manera de poner límites a la subjetividad de las evaluaciones es el uso de softwares que calculen

los parámetros de cobertura. Debido a esto, se optó por utilizar el programa *CobCal* para el procesamiento de la variable. A partir de fotografías y la implementación del software pudimos observar que la cobertura vegetal fue parcial, existiendo amplias zonas desnudas entre la vegetación. En todos los microhábitats predominó el suelo desnudo, sin embargo el microhábitat VdM1 fue el que presentó mayor cobertura vegetal y más especies halófitas, siguiéndole PC1 y luego VdM2, mientras que PC2 no presentó cobertura vegetal. Nuestros resultados son coincidentes con lo descrito por Negrín (2011), quien observó que la marisma de *Sarcocornia perennis* en Puerto Cuatrerros tiene una mayor cobertura vegetal que la marisma de *Spartina alterniflora* en Villa del Mar. Además concluye que la primera tiene un mayor efecto sobre la dinámica de nutrientes y materia orgánica del sistema, debido principalmente a la mayor producción y a la mayor tasa de descomposición. Estos resultados podrían tener un impacto significativo sobre la dinámica biogeoquímica si se considera que actualmente se está observando una retracción de las marismas de *Sarcocornia perennis* en la zona interna del estuario de Bahía Blanca, mientras que las marismas de *Spartina alterniflora* se están expandiendo (Pratolongo *et al.*, 2013). Un trabajo reciente, describe a ésta última, como una especie invasora que está aumentando su abundancia en el límite sur de su distribución (Bortolus *et al.*, 2015; Piovan, 2016). Dada la íntima relación que existe entre *Neohelice granulata* y *Sarcocornia perennis* (Perillo e Iribarne, 2003; Escapa, 2007), podemos predecir que, una retracción de las marismas de esta especie podría disminuir la densidad del cangrejo cavador, o quizás reforzar la relación de este decápodo con otras especies halófitas presentes. Se necesitan más estudios a largo plazo para corroborar esta hipótesis.

La presencia de invertebrados herbívoros y bioturbadores, como *Neohelice granulata*, pueden ejercer un efecto significativo en la zonación de especies halófitas, rol aún tan determinante como lo son los factores abióticos (Bertness y Miller, 1984; Bertness, 1985; Iribarne *et al.*, 1997; Alberti *et al.*, 2014). Alberti *et al.* (2010) plantearon que el hábito herbívoro de *Neohelice granulata* en las marismas puede determinar el límite inferior de la distribución de *Spartina densiflora* y, que junto a su hábito bioturbador, también pueden retardar el emplazamiento de la forma sexual o asexual de la planta en zonas no vegetadas. Además, las cuevas del cangrejo cavador

pueden incrementar la circulación de nutrientes (Fanjul *et al.*, 2011) y promover la producción de *Spartina densiflora* a través del aumento de la oxigenación que facilita el crecimiento de un hongo que coloniza su raíz (Daleo *et al.*, 2007; Daleo e Iribarne, 2009). En cuanto al hábito herbívoro del cangrejo cavador, se ha comprobado que consume preferencialmente *Spartina densiflora* más que *Sarcocornia perennis* (Costa *et al.*, 2003), y el impacto de esta herbivoría es mayor durante el otoño y el invierno (Alberti *et al.*, 2008). En VdM1, microhábitat donde coexisten ambas especies, se encontró en el presente estudio una mayor cobertura de *Sarcocornia perennis* en los meses de verano. Siendo ésta la única especie vegetal analizada cuya cobertura fluctuó entre las estaciones de año.

Los valores de contenido de agua en sedimentos registrados para las áreas de estudio se encontraron en un rango que fluctuó de 16,23 a 41,39% en Villa del Mar y de 22,02 a 74,69% en Puerto Cuatros. Dentro de Puerto Cuatros se observaron diferencias en el contenido de agua de los sedimentos entre la marisma y planicies de marea. Esta observación estaría relacionada específicamente al tipo de ambiente analizado. La planicie de marea, al situarse más cerca del submareal, se mantiene usualmente saturada de agua. Dentro de Villa del Mar no se observaron diferencias en el contenido de agua de los sedimentos de ambas marismas. En todos los microhábitats analizados los sedimentos removidos por la actividad del cangrejo, presentaron un mayor porcentaje de agua que los sedimentos control, concordando con los estudios de Escapa *et al.* (2004) quienes encontraron que el sedimento excavado por *Neohelice granulata* presentaba mayor contenido de agua que el sedimento no removido.

Los sistemas estuarinos están sujetos, en general, a un gran aporte de materia orgánica particulada proveniente de los ríos y de la productividad primaria in situ (Dyer, 1973). Las propiedades de la materia orgánica del suelo son influenciadas por el clima, la topografía, el material parental, la vegetación y el tiempo (Jenny, 1961). Como resultado de estas características, la determinación de la materia orgánica del sedimento es una parte esencial de cualquier caracterización de un sitio, ya que su presencia o ausencia puede influir notablemente en cómo van a reaccionar los elementos químicos en el suelo. Los valores de materia orgánica registrados para las

áreas de estudio se encontraron en un rango que fluctuó de 1,46 a 8,06% en Villa del Mar y de 3,38 a 11,23% en Puerto Cuatrerros, valores que se consideran elevados para ambientes naturales (Spivak *et al.*, 1994). En nuestro estudio, las diferencias significativas se observaron entre los sitios, pero sin una tendencia clara. En Villa del Mar y Puerto Cuatrerros no se hallaron diferencias significativas entre el contenido de materia orgánica de los sedimentos control y removidos. Diversos autores (Takeda y Kurihara, 1987; Andersen y Kristensen, 1988; Bortolus e Iribarne, 1999; Burdige, 2006; Gutiérrez *et al.*, 2006; Fanjul *et al.*, 2015) han señalado que en zonas habitadas por cangrejos, el contenido de materia orgánica de los sedimentos se dispersa homogéneamente en la columna sedimentaria de los intermareales, debido a la remezcla generada por la especie. Es decir, la actividad de *Neohelice granulata* enviando sedimentos con gran cantidad de limo y arcilla a la superficie, recupera el material de los estratos inferiores y adyacentes, junto con nutrientes orgánicos asociados, quedando de esta forma disponible en el intermareal y en la columna de agua. En nuestro caso, la activa mezcla que produce el cangrejo tendría el efecto de homogeneizar los sedimentos, concordando con lo citado por dichos autores.

Los valores de densidad aparente registrados para las áreas de estudio se encontraron en un rango que va de 0,65 a 1,45% en Villa del Mar y de 0,47 a 1,24% en Puerto Cuatrerros. Los valores de densidad aparente fueron, en promedio, mayores en Villa del Mar que en Puerto Cuatrerros. Lo que indica que los sedimentos de Villa del Mar son más compactos. En cuanto a la penetrabilidad medida, podemos decir que la fuerza necesaria para penetrar en el sustrato decrece con la condición de suelos más blandos. Valores bajos indican sedimentos blandos mientras que valores altos indican sedimentos firmes. Los valores de penetrabilidad registrados para las áreas de estudio se encontraron en un rango que fue de 17,59 a 2,93 N.cm⁻² en Villa del Mar y de 18,85 a 1,46 N.cm⁻² en Puerto Cuatrerros. En líneas generales, los sedimentos intermareales del estuario de Bahía Blanca presentaron mayor penetrabilidad que los de otros intermareales tales como, Mar Chiquita y San Antonio Oeste (Bas *et al.*, 2014; Luppi *et al.*, 2013), propio de un ambiente costero de menor energía. Los sedimentos de los microhábitats más bajos (VdM2 y PC2) demostraron tener una penetrabilidad mayor que los sedimentos de VdM1 y PC1, posiblemente relacionado con que se encuentran

más tiempo sumergidos durante las correspondientes mareas altas. Con respecto a la condición de los sedimentos analizados, la penetrabilidad fue significativamente mayor en los sedimentos excavados por *Neohelice granulata* que en los sedimentos control. Esto concuerda con lo citado por Botto e Iribarne (2000) y Escapa *et al.* (2007), quienes afirman que la actividad bioturbadora de esta especie incrementa la penetrabilidad del sustrato. Esta tendencia se ha demostrado, también, mediante experimentos controlados de laboratorio, llevados a cabo por Escapa *et al.* (2007), donde la inclusión de cangrejos mostró que modificaban la penetrabilidad del sedimento presente. Luego de la actividad bioturbadora, la fuerza media requerida para penetrar los sedimentos se reducía a menos del 20% de la de los sedimentos de control.

A modo de conclusión podemos exponer que, desde el punto de vista de las variables consideradas en éste capítulo, las diferencias halladas en los perfiles topográficos, la densidad de cuevas de *Neohelice granulata*, la cobertura vegetal presente y las propiedades físicas del sedimento sustentan la idea de que los microhábitats considerados tienen características propias y funcionamiento ecológico diferenciado. No obstante, las propiedades físicas del sedimento también fueron diferentes entre los sitios de estudio considerados. Subrayando, de ésta forma, las desigualdades existentes entre la zona interna y media del estuario de Bahía Blanca.

CAPÍTULO III

Análisis biosedimentológico de los intermareales de Villa del Mar y Puerto Cuatrerros

Parte de los resultados expuestos en éste capítulo se encuentran publicados en:

ANGELETTI S., LESCANO L. y CERVellini P.M. (2014). Caracterización biosedimentológica y mineralógica de dos sectores intermareales del estuario de Bahía Blanca. *Geoacta*, Vol. 39 (2), pp.54-67.

3.1. INTRODUCCIÓN

La “biosedimentología” es una sub-disciplina a la que se le ha concedido creciente interés en estos últimos tiempos. Hace foco en la interacción entre procesos biológicos y sedimentológicos y en particular, analiza la contribución de los organismos a la formación y transporte de los sedimentos. En 1989 el *Bulletin de la Société Géologique de France* le dedicó un número monográfico y su autor, Philip, describió los ámbitos fundamentales de la biosedimentología, basándose en el concepto de que las actividades biológicas y geológicas están integradas, mediante interacciones complejas que ocurren entre sistemas bióticos y abióticos en un amplio rango de escalas espaciales y temporales. Existe una extensa gama de aproximaciones y objetos de investigación en biosedimentología que intentan establecer conexiones entre sistemas bióticos y geológicos, refiriéndose y definiendo un conjunto de procesos tales como biomineralización, bioerosión, bioconstrucción, bioacumulación, bioestabilización y bioturbación (Monty, 1985; McCall *et al.*, 1986). De esta forma se estudian las estructuras biosedimentarias y se procura entender su significado en el análisis sedimentario. Es un campo complejo, pero que en algunos casos puede resultar decisivo en la interpretación del sedimento (Reguant, 1991).

La geomorfología y el transporte de sedimentos en ambientes estuarinos son el resultado de la interacción de procesos físicos (tales como la acción del viento, la energía de las olas y las mareas, entre otros) con procesos biológicos. La actividad biológica tiene importantes efectos en la estructura de sedimentos terrestres y marinos. Además puede jugar un importante rol en la erosión de los intermareales. Los organismos infaunales o bentónicos tienen relación directa con el sustrato y mediante su actividad pueden remover grandes superficies de sedimentos y desestabilizar estos ambientes (Nowell *et al.*, 1981; Widdows *et al.*, 1998; 2000; Talley *et al.*, 2001; Murray *et al.*, 2002; Hughes y Paramor, 2004; van der Wal y Pye, 2004; Wolters *et al.*, 2005; Meysman *et al.*, 2006; Escapa *et al.*, 2007). En el estuario de Bahía Blanca la distribución de los organismos bentónicos está íntimamente relacionada con dos variables ambientales muy importantes, como el gradiente salino y las características de los sedimentos (Elías *et al.*, 2004).

Sobre la base de estudios previos realizados sobre el Canal Principal y canales secundarios del estuario de Bahía Blanca, se puede señalar que los sedimentos están constituidos por mezclas de tres tamaños de partículas: partículas *gruesas* (mayores de 2 mm) correspondientes a bloques, guijarros, grava y gravilla, partículas *medias* (entre 2 y 0,062 mm) correspondientes a arena gruesa, mediana y fina y partículas *finas* (menores de 0,062mm) correspondientes a limo y arcilla. Estas partículas se hallan en proporciones variables, las cuales dependen de las condiciones de la dinámica ácuea y de la morfología compleja del estuario (Gelós *et al.*, 2004). No obstante, estos autores señalan que las fracciones dominantes corresponden a arenas medianas a finas y a tamaños muy finos tales como limo y arcilla. La fracción gruesa se ha encontrado siempre subordinada y está constituida casi exclusivamente por bioclastos (restos de caparazones de organismos calcáreos) y escasos rodados líticos (cuarcitas, rodados patagónicos, entre otros) (Gelós y Spagnuolo, 1989).

En el estuario de Bahía Blanca, las corrientes de marea y los vientos predominantes interaccionan con los sedimentos dando como resultado una geomorfología compleja en permanente evolución. Las diversas unidades morfológicas que presenta este estuario permite la interconexión de las redes de drenaje continentales con las del ambiente marino. Dentro de ellas se incluyen a las planicies y canales de marea, marismas, salitrales, islas, playas de arena y un pequeño sector de acantilados. La mayoría de éstas son geoformas que presentan un estado permanente de erosión, producto de las cargas sedimentarias escasas que aportan los ríos y arroyos que desaguan en estuario y generan constantes cambios en su morfología (Melo, 2003).

La dinámica hídrica del estuario de Bahía Blanca está determinada principalmente por las corrientes de marea, caracterizadas por un movimiento de flujo y reflujo a lo largo de los canales, con predominio de las corrientes de reflujo. Este efecto dinámico se incrementa cuando las mareas adquieren su máxima magnitud de creciente y velocidad de corriente, por efecto de los vientos provenientes del sector SE, conocidas como “sudestadas”. La zona intermareal es considerada como la principal contribuyente de sedimentos a la columna de agua (Campuzano *et al.*, 2008).

Cuando los materiales son movilizados por erosión en los flancos de los canales, se produce una diferenciación en la modalidad del transporte y en la posterior depositación de los mismos. Los sedimentos más finos (limos y arcillas) que conforman los materiales cohesivos se transportan en suspensión dentro de la totalidad de la columna de agua, de allí el alto grado de turbidez del agua del estuario; mientras que las arenas son trasladadas por la acción de las corrientes de marea sobre el fondo de los canales (tracción, rolido, saltación) (Cuadrado *et al.*, 2004a; Gelós *et al.*, 2004). La depositación sedimentaria es un importante aspecto a tener en cuenta. En la zona media del Canal Principal, más precisamente donde se ubica Puerto Rosales (el puerto más externo del complejo portuario del estuario de Bahía Blanca) se han realizado estudios para determinar las causas de su continua y anormal tasa de sedimentación (Gómez *et al.*, 1994; 1998; Cuadrado *et al.*, 1996; 2000; 2004b; Melo *et al.*, 1997). Debido a su particular dinámica sedimentaria, incesantes tareas de dragado hubieran sido necesarias para impulsar su operatividad. Su valor potencial era alto pero demandaba costosas inversiones, por lo que nunca pudo concretarse como puerto comercial.

Asimismo los estudios realizados en la desembocadura del estuario de Bahía Blanca, demostraron que la circulación y el transporte de sedimentos son hacia el exterior, y no se observa el ingreso de materiales de plataforma (Aliotta y Perillo, 1987; Perillo y Cuadrado, 1990; 1991). El resultado es una continua exportación de sedimentos (Perillo y Sequeira, 1989) y las zonas donde se produce depositación están circunscriptas a condiciones hidrodinámicas muy particulares, por ejemplo en el Canal del Toro (Cuadrado, 1993; Piccolo y Perillo, 1997).

El cortejo mineralógico que compone el estuario fue denominado por primera vez por Etchichury y Remiro (1960; 1963) como “asociación pampeano-patagónica” y es la que compone todos los sedimentos a lo largo del litoral argentino y la plataforma continental adyacente (Gelós y Chaar, 1988). Estos autores determinaron que la fracción de minerales livianos generalmente es superior a la fracción de minerales pesados. La distribución relativa de las diferentes especies de cada fracción determina características que permiten definir rasgos asociados a la procedencia, ciclo de

sedimentación, agente de transporte y edad, como así también establecer la historia evolutiva del ambiente estudiado (Gelós *et al.*, 2004).

En el estuario de Bahía Blanca se realizaron trabajos sedimentológicos, mineralógicos, geomorfológicos, evolutivos y genéticos en sedimentos de fondo del Canal Principal de acceso a los puertos, Canal Bermejo y del conjunto de islas e islotes que conforman este complejo ambiente interconectado; entre los que se pueden citar a Losada y Chaar (1968), Calmels y Andreoli (1969), Calmels y Tafetani (1969), Gelós y Spagnuolo (1982, 1986, 1989), Gómez (1983, 1988), Lara *et al.*, (1985), Caló *et al.*, (1985), Espósito (1986a, 1986b), Aliotta y Perillo (1987), Gelós *et al.*, (1987), Espósito y Marcos (1988), Perillo (1989), Perillo y Sequeira (1989), Ginsberg y Perillo, (1990) Perillo y Cuadrado (1991), Gómez y Perillo (1992), Cuadrado (1993), Ginsberg (1993), Marcos (1985, 1999). Los estudios más detallados son los que se realizaron a lo largo del canal Principal, ya que en la costa norte del mismo, correspondiente al área continental, se asientan los centros urbanos vinculados a la navegación, la actividad portuaria, la industria petroquímica y el parque industrial. Sin embargo, hasta el momento no se han analizado los sedimentos intermareales de las áreas de estudio propuestas en esta Tesis, teniendo en cuenta un enfoque ambiental, textural y mineralógico.

En este contexto, la hipótesis sobre la que se trabajó en éste capítulo es que *“la distribución espacial del tamaño de partículas y las características mineralógicas de los sedimentos difieren en los intermareales analizados y esto condiciona la presencia de *Neohelice granulata*, mientras que, a su vez, esta especie modifica ciertas características de dichos sedimentos”*. Se abordó el objetivo general de evaluar la distribución del tamaño de partículas (textura) y la mineralogía de los sedimentos en los diferentes estratos de los intermareales, asociados a la presencia de la especie *Neohelice granulata*, comparando sedimentos bioturbados y sedimentos control.

3.2. MATERIALES Y MÉTODOS

Trabajo de campo

Los muestreos se realizaron estacionalmente durante el periodo comprendido entre los años 2013-2015. Se preseleccionaron dos microhábitats visualmente identificables en el intermareal de Villa del Mar (VdM1 y VdM2) y dos en el de Puerto Cuatrerros (PC1 y PC2) (descriptos previamente en el capítulo II).

En cada uno de los cuatro microhábitats se realizó una descripción visual en términos de forma y apariencia de los sedimentos superficiales recientemente removidos por los cangrejos (*r*, pertenecientes a cuevas activas) y sedimentos no bioturbados (*c*, tratamiento control), siguiendo a Strahler y Strahler (1994) y a Bortolus e Iribarne (1999). Luego del registro, se procedió a recolectar aproximadamente 5 cm de profundidad de estos sedimentos. Las muestras fueron guardadas en recipientes plásticos acondicionados y congelados en freezer (-18 °C) hasta su posterior análisis en el laboratorio.

Trabajo de laboratorio y análisis de datos

De las muestras de sedimentos destinadas al análisis granulométrico se excluyeron restos de tejido vegetal y conchillas grandes mediante el uso de pinzas metálicas. Las muestras se secaron en estufa a 60°C durante una semana hasta peso constante. Para eliminar la materia orgánica se utilizó peróxido de hidrógeno, a 130 volúmenes, en frío y posteriormente en plancha caliente (60°C) hasta que el burbujeo propio de la materia orgánica hubiera cesado. Esta metodología se empleó para evitar interferencias en la determinación del contenido de arcillas. Para la determinación de la granulometría se utilizó un analizador de partículas por difracción láser (Malvern Masterziser-2000) perteneciente al Instituto Argentino de Oceanografía (IADO-CONICET) (Figura 17). Los datos fueron analizados utilizando los softwares Mastersizer 2000 5.40 (Malvern Instrument Ltd., 2007) y Gradistat V 5.0 (Blott y Pye, 2001).

Para determinar la composición mineralógica de los sedimentos, las muestras se secaron en estufa a 60°C durante una semana hasta peso constante y posteriormente fueron molidas en mortero de ágata. Se realizó el análisis de difracción por rayos X (DRX) con un difractómetro Rigaku D-Max III - C con radiación de Cu K α y monocromador de grafito, con 35 Kv y 15 mA, para la determinación cualitativa de los minerales (Brown, 1963). También se trabajó con el método de grano suelto bajo lupa, utilizando un estereomicroscopio Olympus trinocular B2-UMA, con cámara de video Sony 151A incorporada, monitor de alta resolución, procesador de imágenes Image Pro Plus versión 3.1 y programas computarizados para el tratamiento de imágenes. Estas tareas fueron llevadas a cabo en el Laboratorio de Rayos X del Departamento de Geología (INGEOSUR-CONICET-UNS) (Figura 18).



Figura 17. Análisis granulométrico e instrumental empleado **a)** Muestras secas **b)** Agregado de peróxido de hidrógeno en frío **c)** Agregado de peróxido de hidrógeno en plancha caliente **d)** y **e)** Analizador de partículas por difracción láser Malvern Masterziser 2000.

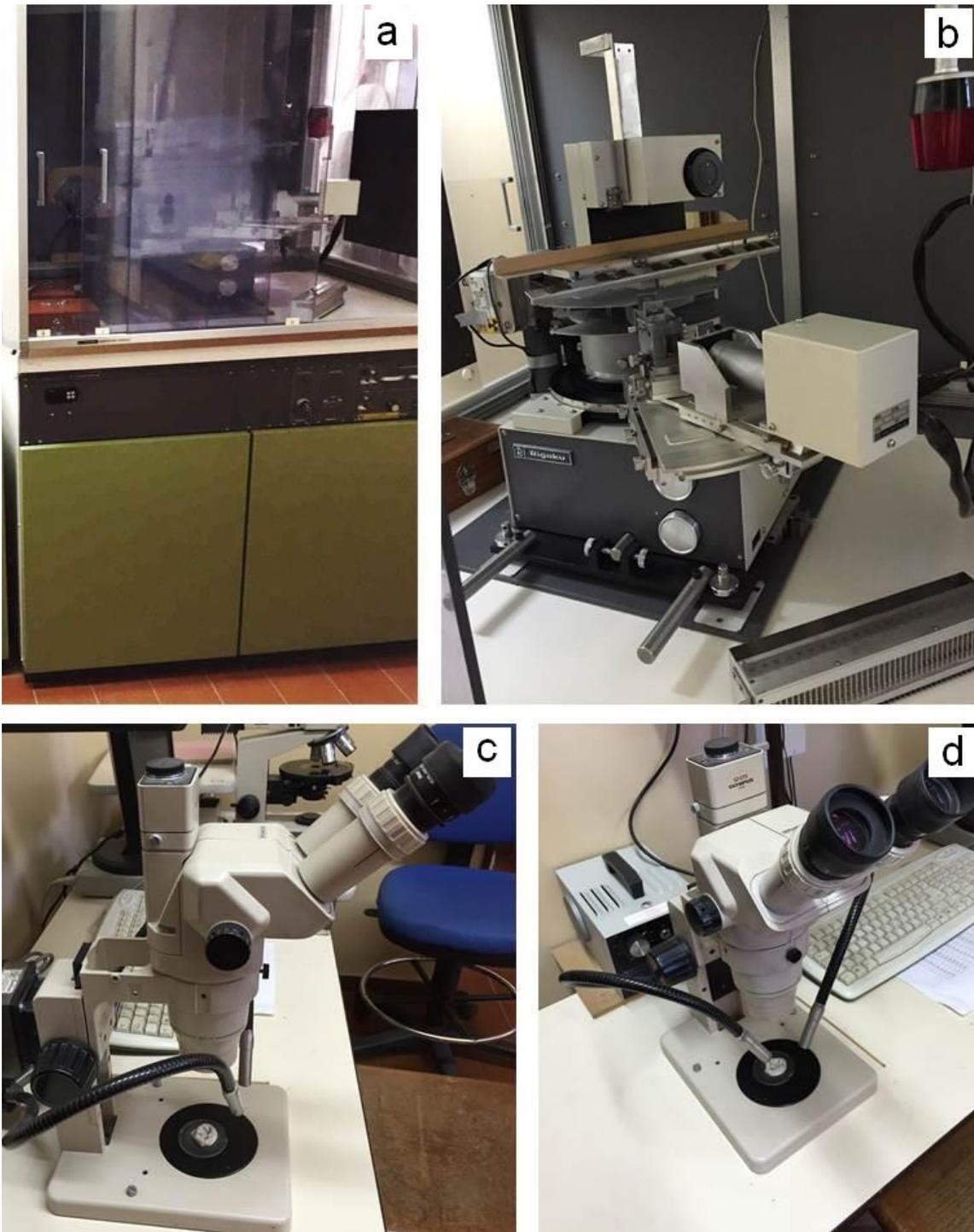


Figura 18. Instrumental utilizado para el análisis mineralógico
a) y b) Difractómetro de rayos X c) y d) Estereomicroscopio.

3.3. RESULTADOS

Características generales de los sedimentos superficiales

Basándonos en el aspecto general de los sedimentos superficiales, hemos hecho una primera diferenciación durante el muestreo de campo, siguiendo a Strahler y Strahler (1994) y Bortolus e Iribarne (1999). Los sedimentos no bioturbados (control) de las marismas de Villa del Mar presentaron una textura y coloración similar, aunque en la marisma baja (VdM2c) exhibieron una consistencia más ligera y una estructura más débil que en la marisma alta (VdM1c). Por otro lado los sedimentos control de la planicie de marea de Puerto Cuatros (PC2c) presentaron una textura más fina, un color más oscuro, una consistencia más ligera y una estructura más débil que los sedimentos control de la marisma de Puerto Cuatros (PC2c). Con respecto a los sedimentos removidos por *Neohelice granulata*, en los cuatro microhábitats (VdM1r, VdM2r, PC1r y PC2r) presentaron la misma textura, coloración, consistencia y estructura (Tabla 10).

Microhábitat	Variables	Características			
		Textura	Color	Consistencia	Estructura
VdM1	c	gruesa	marrón	firme	fuerte
	r	fina	gris	muy ligera	inexistente
VdM2	c	gruesa	marrón	poco firme	moderada
	r	fina	gris	muy ligera	inexistente
PC1	c	mediana	marrón claro	muy firme	fuerte
	r	fina	gris	muy ligera	inexistente
PC2	c	entrefina	marrón oscuro	ligero	débil
	r	fina	gris	muy ligera	inexistente

Tabla 10. Características cualitativas de los sedimentos superficiales en los cuatro microhábitats seleccionados.

Tamaño de partículas (textura)

El análisis granulométrico reveló que el sedimento del intermareal de Villa del Mar estuvo constituido principalmente por arenas muy finas, finas y medianas, y por limos finos, gruesos y muy gruesos. La mayoría de las mediciones se caracterizaron por presentar dos modas, aproximadamente entre 4 y 500 micrómetros, correspondientes a partículas de limos y de arenas. No se encontraron diferencias marcadas entre los porcentajes de las fracciones de la marisma alta (VdM1) y de la marisma baja (VdM2). En la mayoría de los casos, las muestras de sedimentos removidos tuvieron mayor porcentaje de la fracción limo que de la fracción arena y, en los casos que no fue así, los porcentajes de limo y de arena fueron similares. En las muestras correspondientes a sedimentos control, el porcentaje de la fracción arena superó ampliamente a la fracción limo (Tabla 11 y figuras 19-22).

En Puerto Cuatrerros, el sedimento del intermareal estuvo constituido principalmente por limos gruesos y muy gruesos y arenas muy finas. La mayoría de las curvas granulométricas se caracterizaron por presentar una sola moda aproximadamente entre 6 y 60 micrómetros, correspondiente a la fracción limo. No se encontraron diferencias marcadas entre los porcentajes de las fracciones de la marisma y de la planicie de marea, ni entre las muestras de sedimentos control y removido (Tabla 12 y figuras 23-26). Los resultados arrojaron evidencias de una marcada diferencia entre los intermareales de Villa del Mar y Puerto Cuatrerros. Sin embargo, no se observaron variaciones estacionales marcadas.

	Microhábitat	Variables	Tipo de muestra	Modas (µmm)	Grupo textural	Sedimento	Grava (%)	Arena (%)	Limo (%)	Arcilla (%)
Otoño	VdM1	c	Polimodal	170,23 590,24 24,60	Arena lodosa	Limo grueso, arena fina	0,0	61,6	31,4	7,0
		r	Bimodal	21,43 389,97	Lodo arenoso	Limo grueso, arena muy fina	0,0	17,6	72,1	10,3
	VdM2	c	Bimodal	257,65 4,68	Lodo arenoso	Limo fino, arena mediana	0,0	43,9	34,0	10,7
		r	Bimodal	295,82 5,383	Lodo arenoso	Limo fino, arena mediana	0,0	47,8	40,9	11,3
Invierno	VdM1	c	-	-	-	-	-	-	-	-
		r	Polimodal	170,2 447,7 21,43	Lodo arenoso	Limo grueso, arena fina	0,0	43,3	49,1	7,7
	VdM2	c	Bimodal	257,7 6,18	Arena lodosa	Limo fino, arena fina	0,0	59,1	34,8	6,1
		r	Bimodal	257,7 6,18	Lodo arenoso	Arena mediana, limo fino	0,0	45,6	44,9	9,5
Primavera	VdM1	c	Bimodal	32,44 514,1	Lodo arenoso	Arena muy fina, limo muy grueso	0,0	27,8	63,4	8,8
		r	Bimodal	32,44 447,7	Lodo arenoso	Arena muy fina, limo muy grueso	0,0	27,8	64,3	8,0
	VdM2	c	Unimodal	257,7	Arena lodosa	Arena fina, limo fino	0,0	67,0	27,0	5,9
		r	Bimodal	257,7 4,68	Lodo arenoso	Arena mediana, limo fino	0,0	45,3	43,4	11,3
Verano	VdM1	c	Unimodal	74,31	Lodo arenoso	Arena muy fina, limo muy grueso	0,0	38,1	55,2	6,6
		r	Bimodal	447,7 6,18	Lodo arenoso	Arena mediana, limo fino	0,0	35,9	54,0	10,0
	VdM2	c	Bimodal	4,08 97,96	Lodo	Limo fino	0,0	8,2	73,5	18,3
		r	Bimodal	4,08 170,2	Lodo arenoso	Arena fina, limo fino	0,0	20,4	63,5	16,1

Tabla 11. Descripción granulométrica de los sedimentos de Villa del Mar (La muestra VdM1c de invierno fue descartada).

	Microhábitat	Variables	Tipo de muestra	Modas (µmm)	Grupo textural	Sedimento	Grava (%)	Arena (%)	Limo (%)	Arcilla (%)
Otoño	PC1	c	Unimodal	32,436	Lodo	Limo muy grueso	0,0	9,7	79,4	10,8
		r	Unimodal	37,242	Lodo arenoso	Limo muy grueso, arena muy fina	0,0	14,4	74,0	11,6
	PC2	c	Unimodal	37,242	Lodo arenoso	Limo muy grueso, arena muy fina	0,0	23,8	66,2	10,0
		r	-	-	-	-	-	-	-	-
Invierno	PC1	c	Unimodal	42,759	Lodo arenoso	Limo muy grueso, arena muy fina	0,0	23,8	67,6	8,6
		r	Bimodal	49,09 447,7	Lodo arenoso	Limo muy grueso, arena muy fina	0,0	31,2	61,3	7,5
	PC2	c	Bimodal	257,7 6,181	Lodo arenoso	Limo muy grueso, arena muy fina	0,0	46,5	47,1	6,4
		r	Bimodal	257,7 6,181	Lodo arenoso	Limo muy grueso, arena muy fina	0,0	26,5	64,6	8,9
Primavera	PC1	c	Unimodal	49,09	Lodo arenoso	Arena muy fina, limo muy grueso	0,0	23,6	67,5	8,9
		r	Unimodal	42,76	Lodo arenoso	Arena muy fina, limo muy grueso	0,0	17,5	72,8	9,8
	PC2	c	Unimodal	28,25	Lodo	Limo grueso	0,0	9,6	80,7	9,7
		r	Bimodal	42,76 5,383	Lodo arenoso	Arena muy fina, limo muy grueso	0,0	19,0	71,6	10,2
Verano	PC1	c	Unimodal	37,24	Lodo arenoso	Arena muy fina, limo muy grueso	0,0	16,5	74,5	8,9
		r	Unimodal	37,24	Lodo arenoso	Arena muy fina, limo muy grueso	0,0	21,3	69,1	9,7
	PC2	c	Unimodal	74,31	Lodo arenoso	Arena muy fina, limo muy grueso	0,0	34,9	58,6	6,5
		r	Unimodal	56,37	Lodo arenoso	Arena muy fina, limo muy grueso	0,0	25,4	66,0	8,7

Tabla 12. Descripción granulométrica de los sedimentos de Puerto Cuatros (La muestra PC2r de otoño fue descartada).

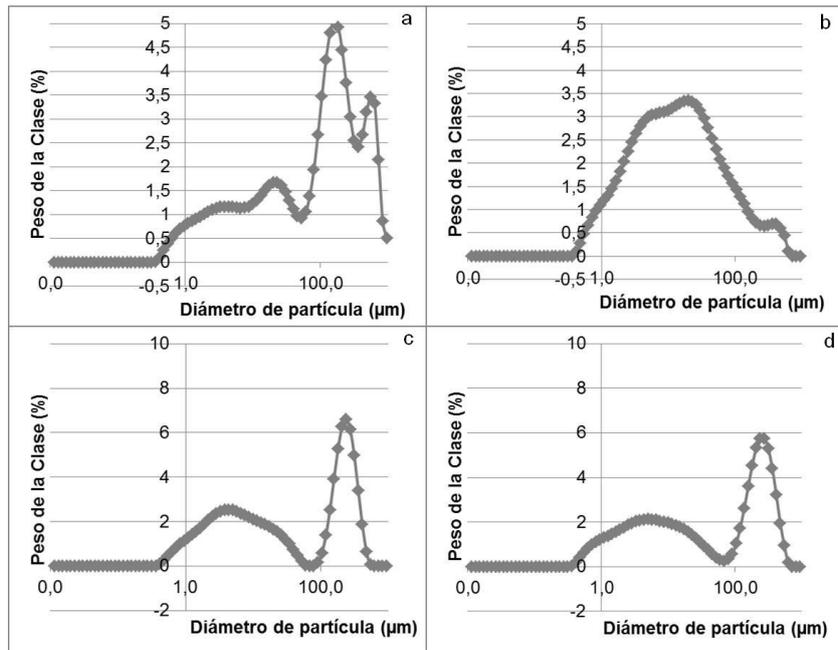


Figura 19. Curvas granulométricas de Villa del Mar periodo otoño
a) VdM1c b) VdM1r c) VdM2c y d) VdM2r.

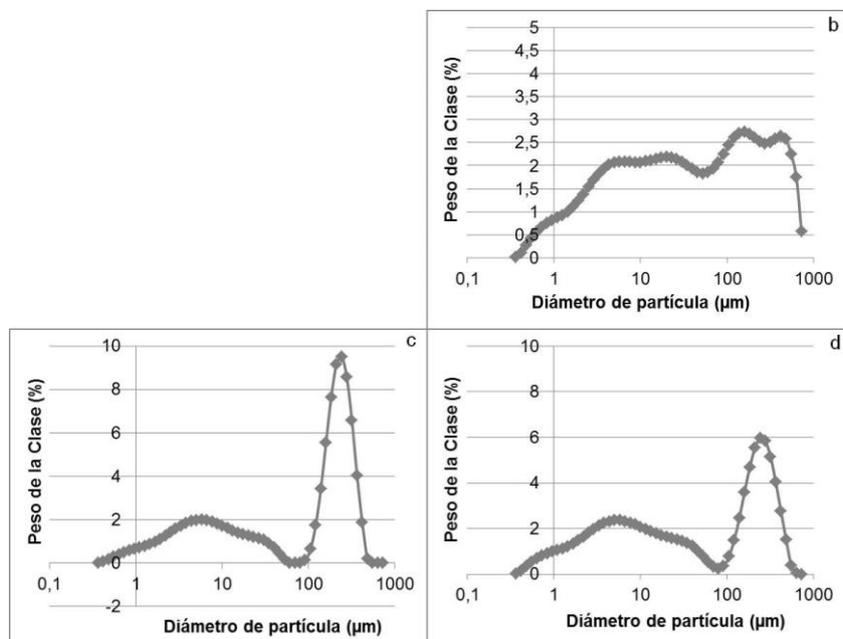


Figura 20. Curvas granulométricas de Villa del Mar periodo invierno
a) muestra eliminada b) VdM1r c) VdM2c y d) VdM2r.

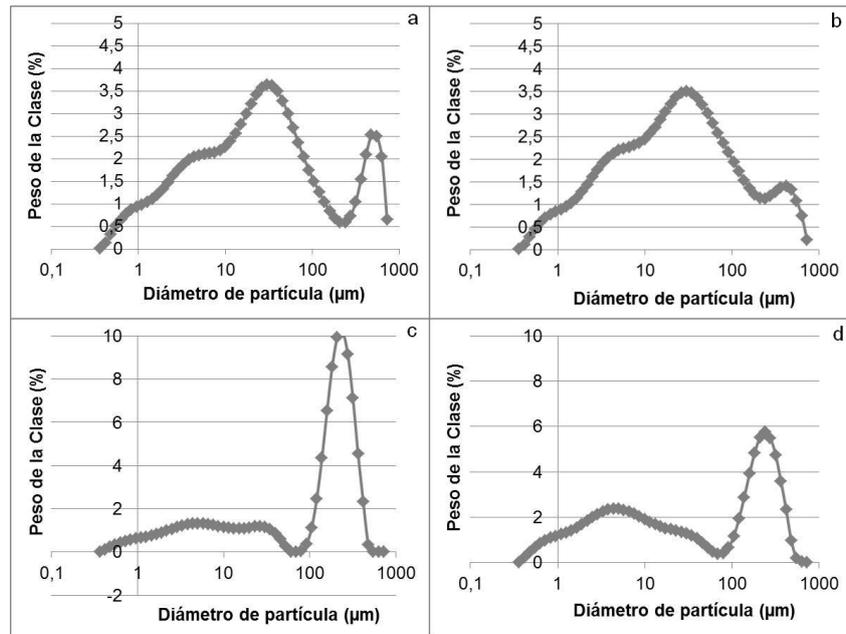


Figura 21. Curvas granulométricas de Villa del Mar periodo primavera
a) VdM1c b) VdM1r c) VdM2c y d) VdM2r.

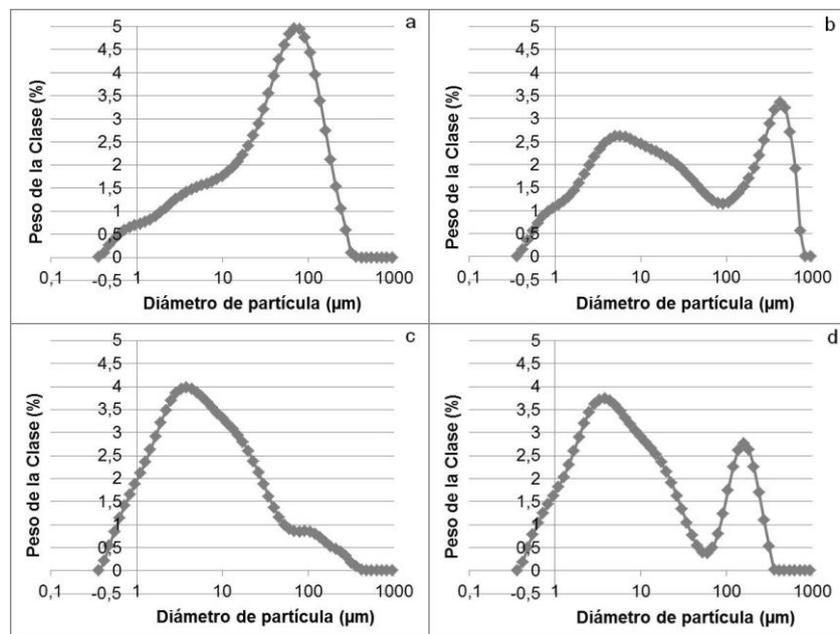


Figura 22. Curvas granulométricas de Villa del Mar periodo verano
a) VdM1c b) VdM1r c) VdM2c y d) VdM2r.

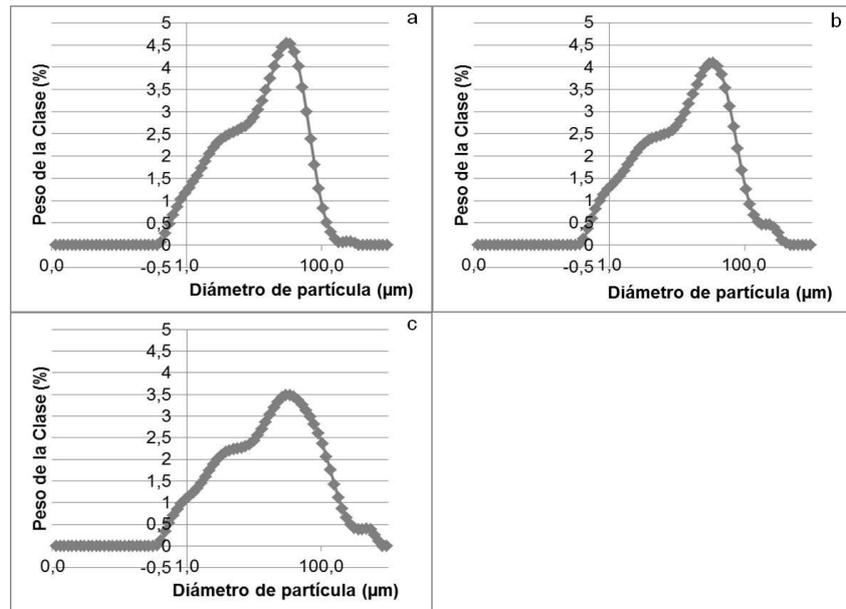


Figura 23. Curvas granulométricas de Puerto Cuatrerros periodo otoño
 a) PC1c b) PC1r y c) PC2c y d) muestra eliminada.

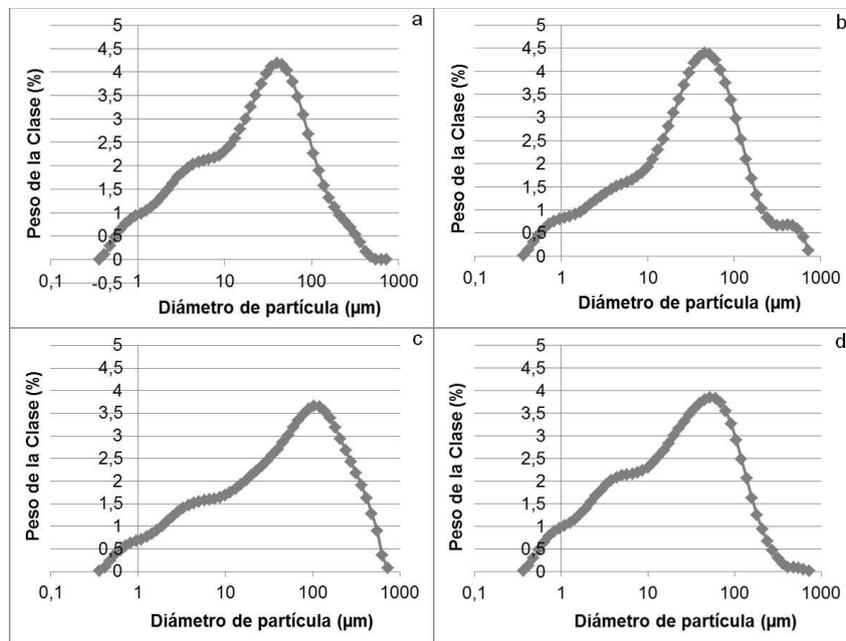


Figura 24. Curvas granulométricas de Puerto Cuatrerros periodo invierno
 a) PC1c b) PC1r c) PC2c y d) PC2r.

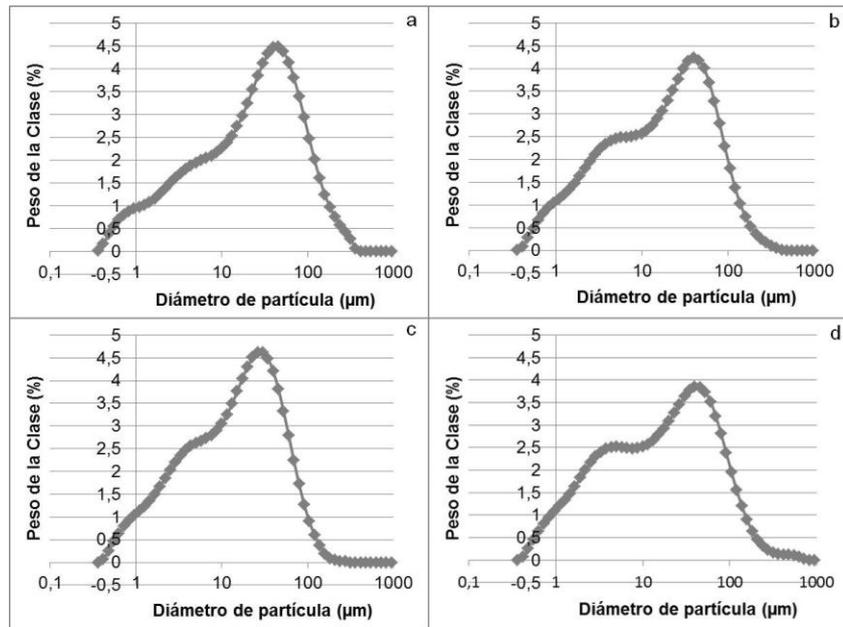


Figura 25. Curvas granulométricas de Puerto Cuatrerros periodo primavera

a) PC1c b) PC1r c) PC2c y d) PC2r.

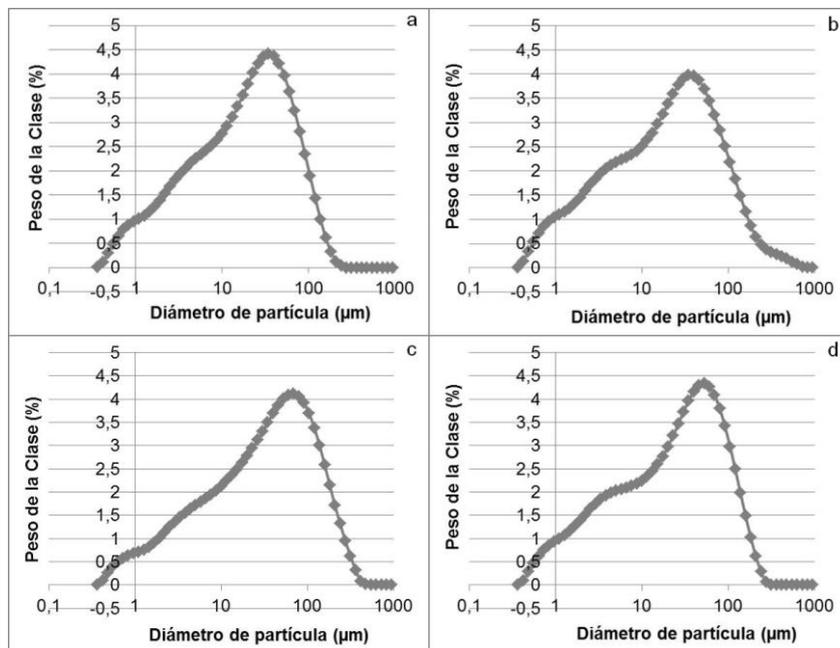


Figura 26. Curvas granulométricas de Puerto Cuatrerros periodo verano

a) PC1c b) PC1r c) PC2c y d) PC2r.

Composición mineralógica

Las descripciones mineralógicas realizadas a través de un estereomicroscopio y difracción de rayos X (DRX) son detalladas a continuación. Los difractogramas correspondientes a cada muestra fueron incorporados en la sección Anexo.

A) MUESTRAS RECOLECTADAS EN VILLA DEL MAR EN OTOÑO (Figura 27):

- VdM1c: Bajo lupa se observa que el sedimento presenta una escasa matriz inconsolidada y el escaso cemento es principalmente cloruro de sodio. Se reconocen en superficie las eflorescencias de cloruro de sodio y la sal precipitada sobre las partículas del sedimento. En algunos sectores la porosidad es más visible. Se observan partículas de color blanquecino de pocos milímetros, correspondientes a fragmentos de valvas (biolitos). Según la observación bajo lupa, la textura de este sedimento se clasificó como *arena mediana*. Por DRX se pueden identificar las estructuras minerales de cuarzo, feldespato y halita (como sal) y en menor proporción arcilla, tipo illita y montmorillonita. Se puede observar que el feldespato y el cuarzo presentan gran cristalinidad y las intensidades de los picos son mayores con respecto a las otras estructuras minerales (Figura 1a Anexo).
- VdM1r: Microscópicamente se distinguen fragmentos de valvas muy delgados (del orden del mm). Se observan grietas de desecación producidas al secarse el sustrato, indicio de la presencia de partículas menores de 2 μm (arcillas según el tamaño de partículas) y abundante material orgánico vegetal. Según la observación bajo lupa, la textura de este sedimento se clasificó como *arena mediana*. Por DRX se puede apreciar que, si bien la muestra presenta cuarzo y feldespato, a diferencia de la muestra antes descrita, las intensidades del feldespato son mayores con respecto a las del cuarzo cristalino. Los minerales arcillosos son principalmente del tipo montmorillonita con illita subordinada (Figura 1b Anexo).

- VdM2c: Bajo lupa se observa una matriz escasa y abundante cemento, constituido por halita y arcillas (montmorillonita + illita). Las partículas presentan una granulometría más fina que la muestra VdM1c. Según la observación bajo lupa, la textura de este sedimento se clasificó como *arena fina*. Por DRX se determinan reflexiones de cuarzo y feldespatos muy intensas y definidas, relacionadas a una mayor cristalinidad, proporción y maduración mineral (Figura 2a Anexo).
- VdM2r: La muestra presenta el material particulado enmascarado por el material más fino (principalmente arcilla menor a 2 μm y limo) y cementado débilmente por halita. Puede decirse a su vez que, comparado con el material sin remover VdM2c, el cuarzo es más abundante, las vulcanitas de colores oscuros se encuentran menos presentes y se observa un aumento salino. Las valvas encontradas son mayores, superando el mm de largo. Según la observación bajo lupa, la textura de este sedimento se clasificó como *arena fina*. Por DRX se puede identificar que las estructuras minerales preponderantes son las de feldespato y el cuarzo. Sus picos son bien definidos y presentan valores de intensidad mayores que en VdM2c (Figura 2b Anexo).

B) MUESTRAS RECOLECTADAS EN VILLA DEL MAR EN INVIERNO (Figura 28):

- VdM1c: Bajo lupa se observa que la muestra está constituida principalmente por granos de cuarzo mayoritariamente sub-angulosos a sub-redondeados, translucidos a transparente, y feldespato de tipo plagioclasa. También se reconocen vulcanitas de color oscuro y valvas de diversos tamaños. Según la observación bajo lupa, la textura de este sedimento se clasificó como *arenisca*. Por DRX se puede identificar, además de los minerales ya nombrados, la presencia de calcita en cantidades menores (atribuible a las valvas) y arcilla tipo illita (Figura 3a Anexo).
- VdM1r: Con lupa se observa mayoritariamente cuarzo, feldespato y calcita. Los cuarzos presentan una pátina arcillosa exterior, abundantes terrones blandos,

grietas de desecación y valvas. En esta muestra la fracción arcillosa es más abundante que en la muestra VdM1c. Según la observación bajo lupa, la textura de este sedimento se clasificó como *arenisca arcillosa*. A su vez, por DRX se reconocen que las reflexiones de las estructuras de los minerales arcillosos tipo illita, son más definidas e intensas que en VdM1c (Figura 3b Anexo).

- VdM2c: Microscópicamente puede observarse que la muestra presenta abundante cuarzo, vulcanitas de color oscuro y feldespato. A su vez exhibe una matriz arcillosa. Los granos de cuarzo se encuentran enmascarados por un material arcilloso de color blanquecino. Según la observación bajo lupa, la textura de este sedimento se clasificó como *arenisca arcillosa*. Por DRX puede reconocerse cuarzo, feldespato y calcita (Figura 4a Anexo).
- VdM2r: Bajo lupa ésta muestra presenta características similares a VdM2c, sin embargo exhibe una mayor proporción de la fracción arcillosa. Según la observación bajo lupa, la textura de este sedimento se clasificó como *arenisca arcillosa*. Por DRX se reconocen minerales tales como cuarzo, calcita y feldespato (Figura 4b Anexo).

C) MUESTRAS RECOLECTADAS EN VILLA DEL MAR EN PRIMAVERA (Figura 29):

- VdM1c: Bajo lupa se observa que la muestra es una arena de grano fino constituida principalmente por cuarzo, feldespato y en menor medida minerales opacos y carbonatos. La matriz es de fracción arcillosa-limosa. Esta arena es mucho más fina que la que se encontró presente en VDM1c en invierno. Sin embargo se observan agregados que presentan concreciones más gruesas con granos de tamaños mayores correspondientes a la fracción arena. Los granos de cuarzo se reconocieron sub-angulosos a sub-redondeados translucidos. Según la observación bajo lupa, la textura de este sedimento se clasificó como *arenisca limosa*. Por DRX se reconocen cuarzo, feldespato y carbonatos tipo calcita (Figura 5a Anexo).

- VdM1r: Microscópicamente ésta muestra presenta un material más fino con abundante fracción arcillosa y valvas incrustadas en el sedimento, comparado con el material sin remover VdM1c. La fracción tipo arena es muy fina y el cuarzo se reconoce tanto en el sedimento como en la pasta. Según la observación bajo lupa, la textura de este sedimento se clasificó como *limo arenoso*. Por DRX se evidencia que el cuarzo y el feldespato presentan menor intensidad que la muestra control VdM1c (Figura 5b Anexo).
- VdM2c: A través de la lupa puede determinarse que esta muestra es una arenisca de grano medio, compuesta por cuarzo translucido sub-redondeado, en algunos casos lechosos, vulcanitas oscuras y minerales opacos. Según la observación bajo lupa, la textura de este sedimento se clasificó como *arenisca*. Por DRX se evidencia que el sedimento está compuesto por cuarzo y feldespato de gran cristalinidad (Figura 6a Anexo).
- VdM2r: Con la lupa se observa que la muestra presenta similitudes con VdM2c pero su matriz y cemento de color blanquecino son más abundantes, reconociéndose entre los granos de la fracción arcillosa-limosa. Se detecta una pátina arcillosa recubriendo a los granos de cuarzo de la arenisca y valvas. Según la observación bajo lupa, la textura de este sedimento se clasificó como *arenisca limosa*. Por DRX se determinan las mismas estructuras minerales que en el material sin remoción VdM2c (Figura 6b Anexo).

D) MUESTRAS RECOLECTADAS EN VILLA DEL MAR EN VERANO (Figura 30):

- VdM1c: Se observa bajo lupa que la muestra está constituida por una arena fina con abundante matriz arcillosa-limosa. Granos de cuarzo sub-angulosos a sub-redondeados sueltos, líticos y opacos. El material sedimentario es blanquecino y presenta valvas pequeñas en su composición. Según la observación bajo lupa, la textura de este sedimento se clasificó como *arenisca limosa*. Por DRX se reconocen estructuras de cuarzo, plagioclasa, calcita y

abundante halita. A su vez se detectan reflexiones de arcilla subordinadas (Figura 7a Anexo).

- VdM1r: Bajo lupa se observa que esta muestra presenta un mayor contenido de cemento limoso que la muestra anterior y una matriz arcillosa. Los granos de arenisca (cuarzo, feldespato y líticos) se encuentran recubiertos por una pátina muy fina de color blanquecina. Las valvas son más abundantes y de mayor tamaño que en VdM1c (del orden del cm). Según la observación bajo lupa, la textura de este sedimento se clasificó como *arenisca limosa*. Por DRX se pueden determinar las mismas estructuras que en la muestra control, aunque la proporción de carbonatos (calcita) es mayor, corroborándose con lo observado bajo lupa. Las reflexiones de halita se encuentran empobrecidas y el cuarzo y la plagioclasa presentan una mayor cristalinidad (Figura 7b Anexo).
- VdM2c: A través de la lupa puede observarse que la muestra presenta una fracción más gruesa y arenosa que en VdM1c. Se reconocen granos de cuarzo y feldespato litificados formando arenisca de grano medio y un cemento arcilloso. Se observan valvas sueltas en su composición e incrustadas en la arenisca. También fragmentos de roca, de colores oscuros tipo vulcanitas y fragmentos rojizos. Según la observación bajo lupa, la textura de este sedimento se clasificó como *arenisca*. Por DRX se pueden determinar reflexiones de cuarzo, feldespato y calcita, y de forma muy subordinada reflexiones de arcilla tipo illítica y halita (Figura 8a Anexo).
- VdM2r: A diferencia de la muestra anterior, se puede observar en la lupa, que el material removido presenta una fracción sedimentaria más fina y la matriz blanquecina limosa fue más abundante que en VdM2c. En los granos se observa una pátina clara y abundantes valvas incrustadas en el material sedimentario. Según la observación bajo lupa, la textura de este sedimento se clasificó como *arenisca*. Por DRX se reconocen las mismas estructuras que en la muestra anterior, destacándose el escaso material arcilloso y la gran cristalinidad de la muestra (Figura 8b Anexo).

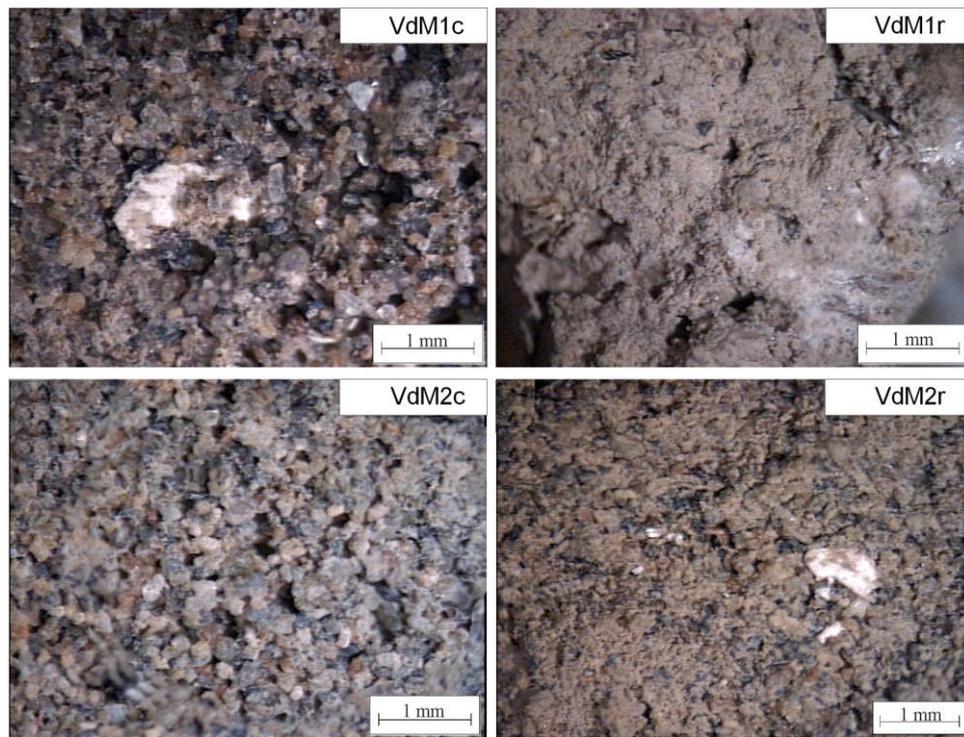


Figura 27. Muestras recolectadas en Villa del Mar en otoño.

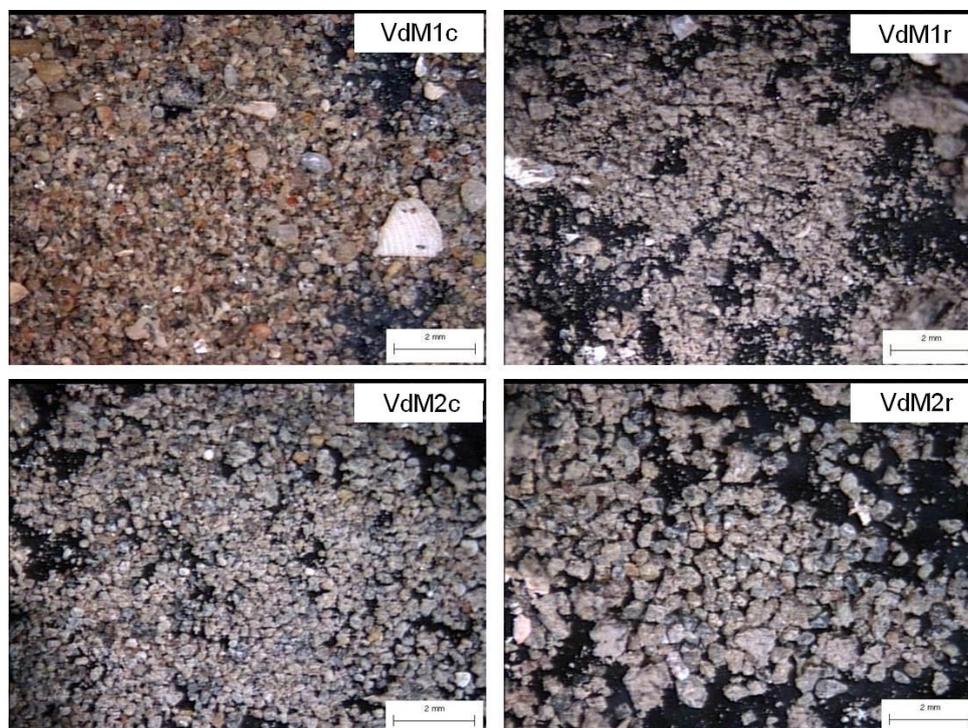


Figura 28. Muestras recolectadas en Villa del Mar en invierno.

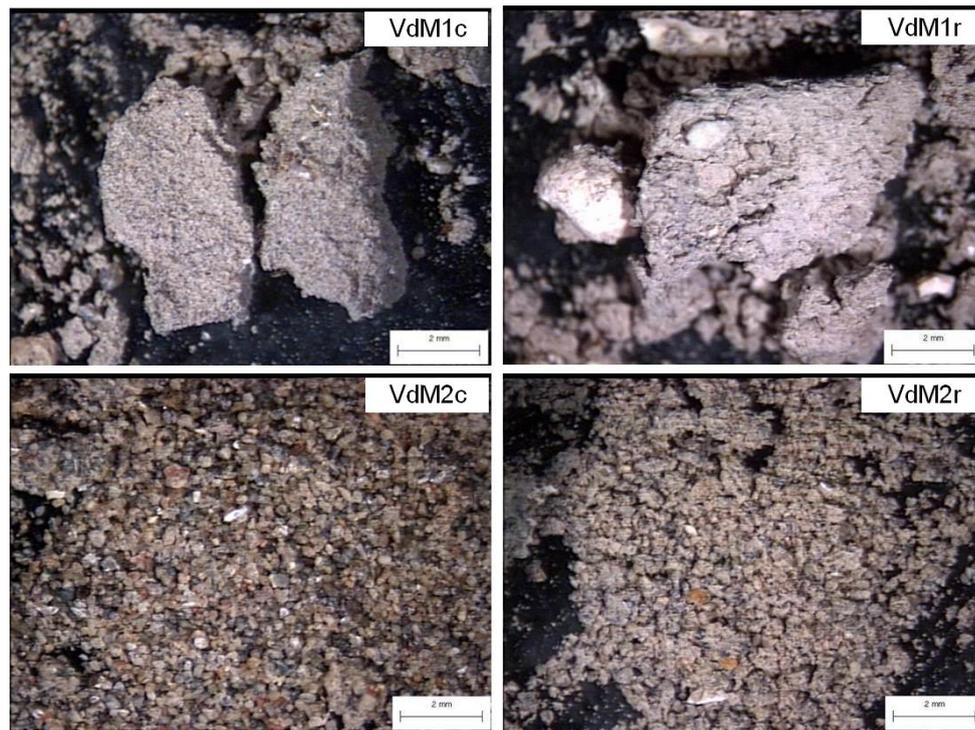


Figura 29. Muestras recolectadas en Villa del Mar en primavera.

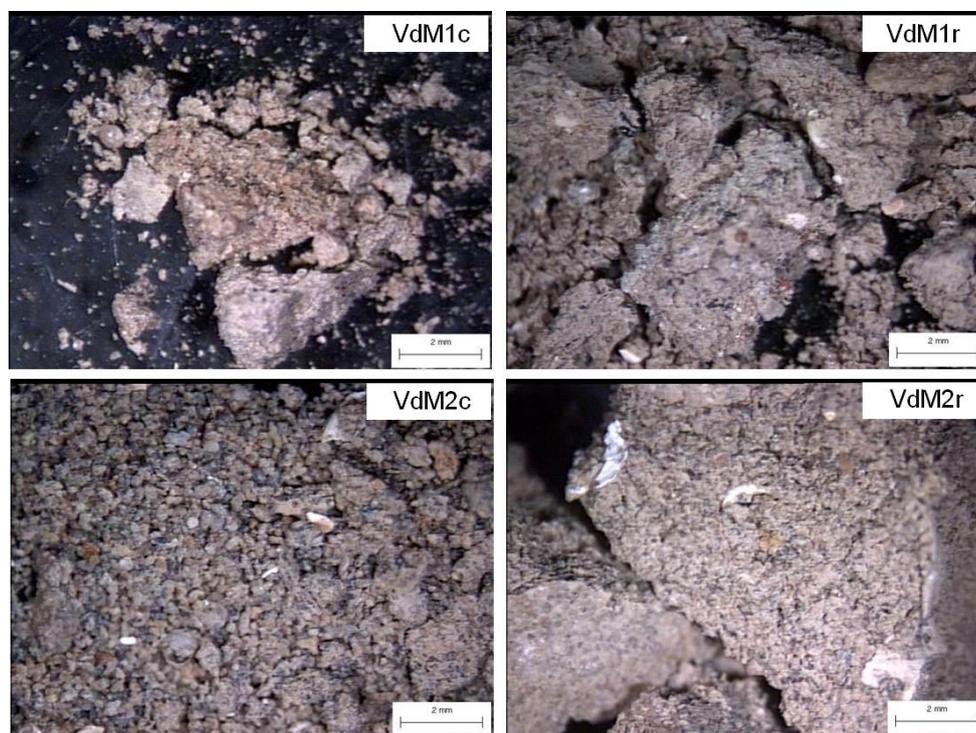


Figura 30. Muestras recolectadas en Villa del Mar en verano.

E) MUESTRAS RECOLECTADAS EN PUERTO CUATREROS EN OTOÑO (Figura 31):

- PC1c: Bajo lupa se detectan numerosas grietas de contracción, debido a la abundancia de material de granulometría arcillosa. El cemento corresponde principalmente a halita, que se halla cristalizada en la superficie del sedimento. Los restos orgánicos vegetales pertenecen a raíces y los animales a gusanos poliquetos. Según la observación bajo lupa, la textura de este sedimento se clasificó como *limo arenoso*. Por DRX se puede determinar que los minerales más abundantes fueron cuarzo, feldespato y halita (como sal) y en menor proporción la arcilla tipo illita y montmorillonita. Se observa un aumento en las intensidades de las reflexiones de arcillas, con respecto a las muestras de VdM (Figura 9a Anexo).
- PC1r: Microscópicamente la muestra presenta una alta proporción de arcilla y cloruro de sodio (halita). Macroscópicamente se observa abundante material orgánico vegetal. Según la observación bajo lupa, la textura de este sedimento se clasificó como *limo arenoso*. A través de DRX se reconoce que las intensidades del cuarzo son más intensas que las de feldespato, pero aun así se observa una mayor heterogeneidad con respecto a PC1c (Figura 9b Anexo).
- PC2c: Bajo lupa se pudo observar que la muestra es similar al material sedimentario proveniente de PC1c. Nuevamente la fracción arcillosa prevalece por sobre las otras fracciones, por lo que se hallan importantes grietas de desecación. Según la observación bajo lupa, la textura de este sedimento se clasificó como *limo arcilloso*. Mediante DRX se reconocen las estructuras minerales descritas en PC1 y el cemento de tipo halita (Figura 10a Anexo).
- PC2r: A través de la lupa se observa que los biolitos no superan los 2 mm. Macroscópicamente se detectan abundantes grietas de desecación, como consecuencia de la cantidad de material arcilloso (fracción 2 μm). Según la observación bajo lupa, la textura de este sedimento se clasificó como *limo arcilloso*. Con respecto a la muestra control, si bien las estructuras minerales son las mismas, por DRX se reconoce que las reflexiones de los minerales

arcillosos se encuentran incrementadas y presentan los picos con mayor definición y por ende mayor cristalinidad (Figura 10b Anexo).

F) MUESTRAS RECOLECTADAS EN PUERTO CUATREROS EN INVIERNO (Figura 32):

- PC1c: Bajo la lupa se observa que la muestra está constituida por una fracción limosa de color blanquecino. Se reconocen granos de cuarzo y feldespatos de formas sub-angulosos y, a su vez, se pueden distinguir micro canales de circulación de agua y grietas de desecación, característica de una muestra que presenta minerales arcillosos en su composición. Según la observación bajo lupa, la textura de este sedimento se clasificó como *limolita*. Por DRX se detectan reflexiones de cuarzo, plagioclasa, halita y calcita. También se reconocen intensidades subordinadas de arcillas tipo illita (Figura 11a Anexo).
- PC1r: En la lupa se identifica principalmente cuarzo, translucidos y lechosos, feldespato, líticos de colores oscuros tipo vulcanitas, óxidos e hidróxidos de hierro. Según la observación bajo lupa, la textura de este sedimento se clasificó como *limolita arenosa*. Por DRX se determinan las mismas estructuras minerales que en la muestra control (Figura 11b Anexo).
- PC2c: Microscópicamente se observa un material sedimentario de fracción limoso y en menor medida componentes arenosos. Se reconocen valvas sueltas y poros en el sedimento. El color del material es blanquecino. Según la observación bajo lupa, la textura de este sedimento se clasificó como *limolita*. Por DRX se puede determinar cuarzo, plagioclasa, halita y calcita. La arcilla presenta un incremento en las intensidades de los picos comparado con el material sedimentario de PC1c (Figura 12a Anexo).
- PC2r: Se observa bajo la lupa, que el material presenta una coloración más clara y blanquecina que la muestra proveniente de PC2c y abundante cantidad de valvas incrustadas. Según la observación bajo lupa, la textura de este

sedimento se clasificó como *limolita*. Por DRX se determinan las mismas estructuras que en la muestra control (Figura 12b Anexo).

G) MUESTRAS RECOLECTADAS EN PUERTO CUATREROS EN PRIMAVERA (Figura 33):

- PC1c: Microscópicamente se puede determinar que el sedimento es una arena fina, con una matriz arcillosa-limosa. Los granos de cuarzo son heterogéneos y translucidos y presentan una pátina superficial arcillosa. Se distinguen abundantes valvas de color blanquecino, entre el sedimento. Según la observación bajo lupa, la textura de este sedimento se clasificó como *limo arenoso*. Por DRX se identifican estructuras de cuarzo y feldespatos de gran cristalinidad, carbonatos tipo calcita y halita. A su vez se puede determinar la presencia de arcilla tipo illita (Figura 13a Anexo).
- PC1r: En la observación bajo lupa, esta muestra presenta una matriz más fina que la anterior. Se observan cavidades vacías, clastos de cuarzo en la fracción arena y feldespato. A su vez también se reconocen valvas pequeñas en la masa. Según la observación bajo lupa, la textura de este sedimento se clasificó como *limolita*. Por DRX se identifican las mismas estructuras que en la muestra control, sin embargo la cristalinidad de los minerales principales disminuye, y aumenta la proporción de halita (sal marina) en su composición (Figura 13b Anexo).
- PC2c: Microscópicamente ésta muestra presenta un material más fino y mayor cantidad de matriz de fracción arcillosa, comparado con el material sedimentario de PC1. Se observan granos de cuarzo translucidos y feldespatos dentro de la escasa fracción arenosa fina. Según la observación bajo lupa, la textura de este sedimento se clasificó como *limolita*. Por DRX se reconocen reflexiones de cuarzo, feldespato, calcita, halita y arcillas (Figura 14a Anexo).

- PC2r: Bajo lupa la muestra presenta similitudes con el material sedimentario de PC2c pero su matriz y cemento entre los granos, de color más blanquecino, corresponden a una fracción más fina (arcillosa-limosa). Se observa también que los granos de cuarzo de la arenisca y las valvas se encuentran recubiertos por una abundante pátina de material arcilloso. Según la observación bajo lupa, la textura de este sedimento se clasificó como *limolita*. Por DRX se identifican las mismas estructuras que en el material no removido (Figura 14b Anexo).

H) MUESTRAS RECOLECTADAS EN PUERTO CUATREROS EN VERANO (Figura 34):

- PC1c: Se observa bajo lupa que la muestra era una arena de grano fino de color blanquecino con abundante cuarzo y matriz limosa-arcillosa. Presenta concreciones y valvas muy pequeñas (del orden del mm). A su vez se reconocen granos de vulcanitas de colores oscuros y fragmentos líticos rojizos. Según la observación bajo lupa, la textura de este sedimento se clasificó como *arenisca limosa*. Por DRX se identifican las estructuras de la arena como cuarzo, feldespato tipo plagioclasa, calcita correspondiente a las valvas y abundante halita. También se registran reflexiones de una arcilla tipo illita con gran cristalinidad (Figura 15a Anexo).
- PC1r: Esta muestra presenta una granulometría más fina que el material proveniente de PC1c. Bajo lupa se observan que los granos de arena poseen una pátina tipo arcillosa y la matriz de igual características. Se detectan numerosas grietas de desecación, característica de un sedimento compuesto por una mayor proporción de arcillas. También se observan valvas entre el sedimento. Según la observación bajo lupa, la textura de este sedimento se clasificó como *limo arenoso*. Por DRX se pueden identificar las reflexiones de los mismos minerales que en la muestra control (Figura 15b Anexo).
- PC2c: Esta muestra presenta una granulometría más fina que la del material sedimentario de PC1. Con lupa se observa que la arenisca es de grano fino con un componente importante de la fracción limo. Se pueden reconocer cristales

de cuarzo y fragmentos líticos oscuros y rojizos. Según la observación bajo lupa, la textura de este sedimento se clasificó como *limo arenoso*. Por DRX se identifica cuarzo, feldespato tipo plagioclasa, calcita, halita y arcillas (Figura 16a Anexo).

- PC2r: Por microscopía se observa que el sedimento está compuesto por una arenisca de grano fino con cristales de cuarzo y feldespato de tamaño variable. A su vez se reconocen fragmentos de rocas, líticos y vulcanitas. Se encuentran valvas del orden superior a los 2 mm incrustadas en el sedimento. Según la observación bajo lupa, la textura de este sedimento se clasificó como *limo arenoso*. Por DRX se reconocen las mismas estructuras mineralógicas que en las muestras de PC2c (Figura 16b Anexo).

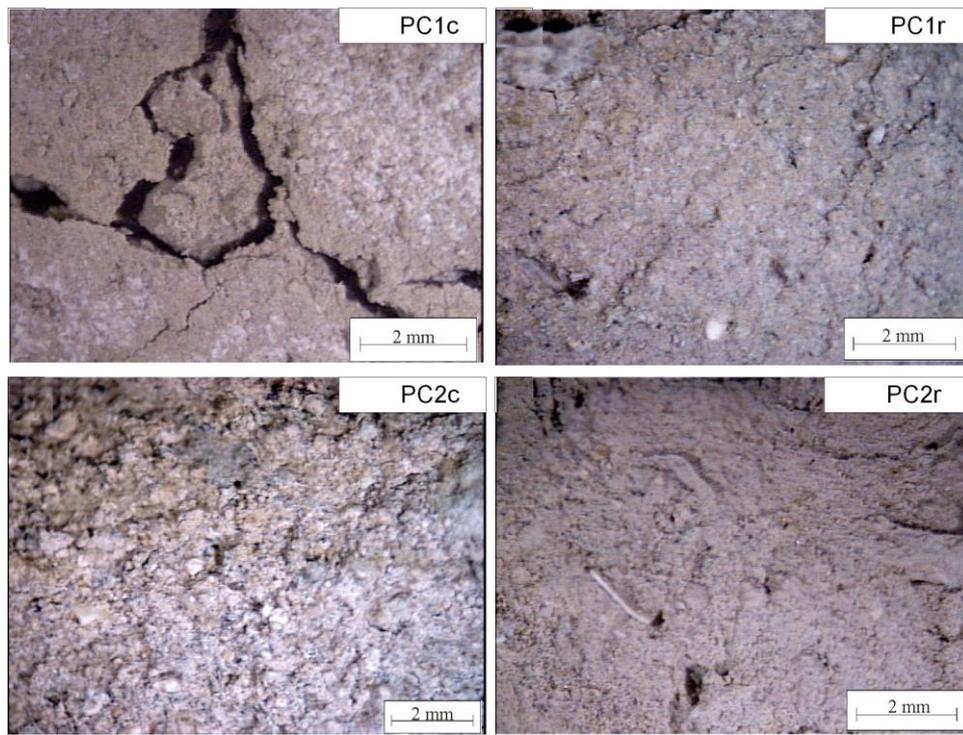


Figura 31. Muestras recolectadas en Puerto Cuatros en otoño.

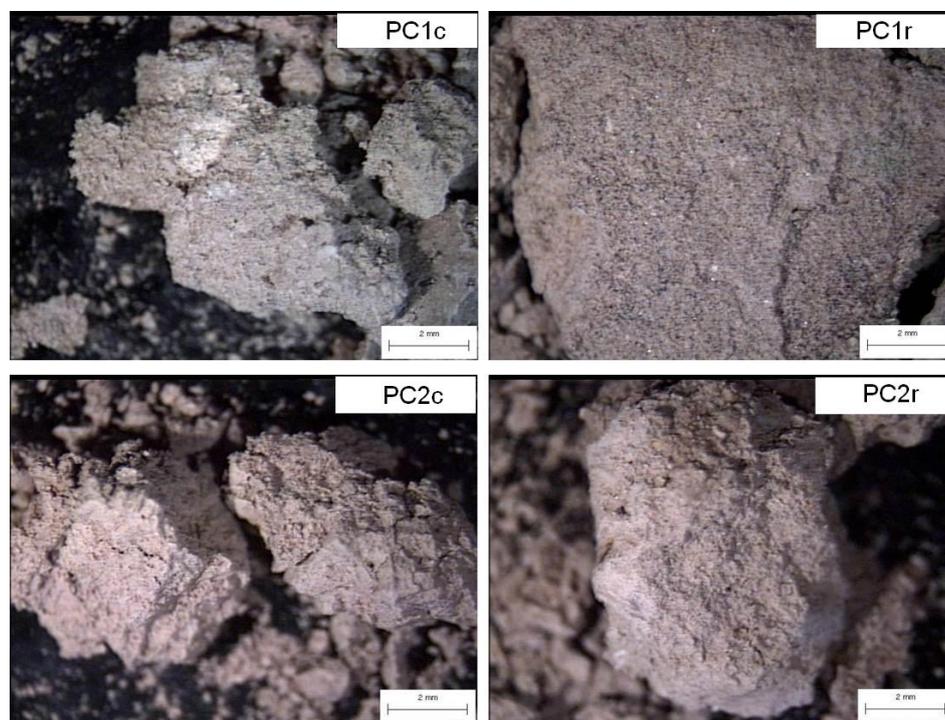


Figura 32. Muestras recolectadas en Puerto Cuatros en invierno.

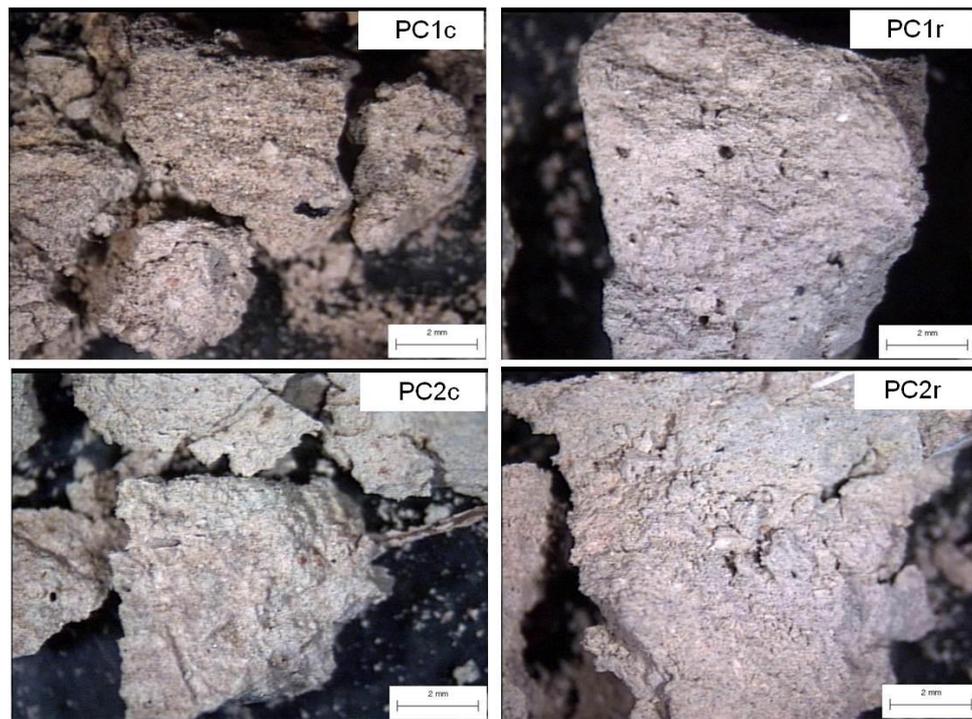


Figura 33. Muestras recolectadas en Puerto Cuatrerros en primavera.

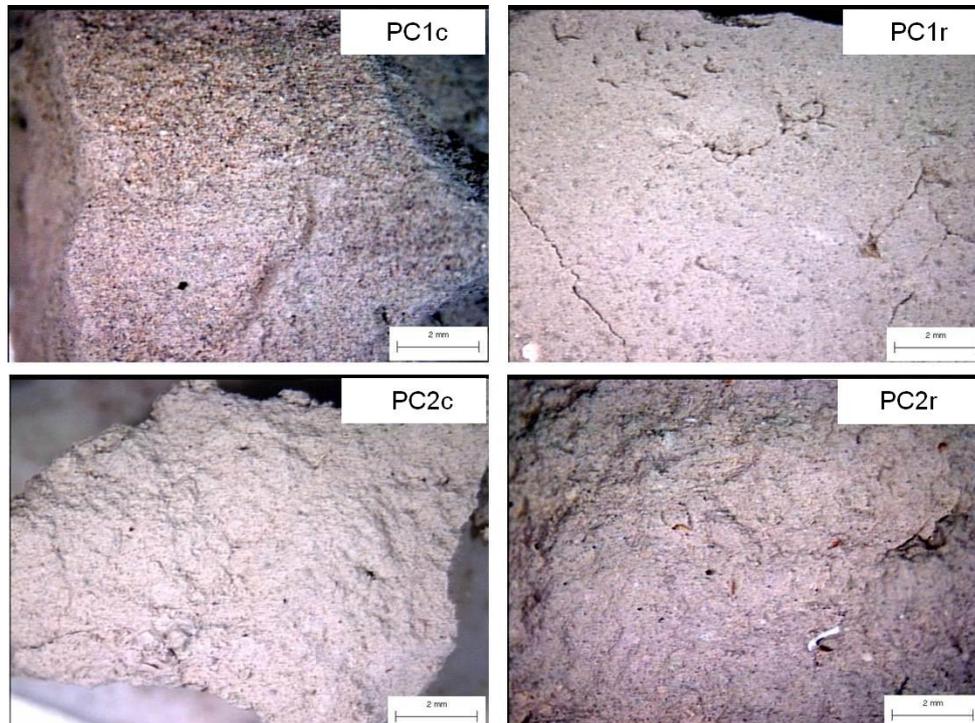


Figura 34. Muestras recolectadas en Puerto Cuatrerros en verano.

3.4. DISCUSIÓN

En el presente capítulo se continua con la descripción de los microhábitats seleccionados por la especie *Neohelice granulata*, iniciado en el capítulo II. Como es señalado por numerosos autores, el movimiento animal puede conectar diferentes tipos de hábitats, incrementando la energía transferida entre ellos (Irlandi y Crawford, 1997; Kneib, 1997). Los organismos pueden alimentarse, excretar o ser depredados en diversos ambientes, de modo que éstas actividades conectan los ambientes y transfirieren la energía de manera bidireccional entre éstos (Deegan *et al.*, 2000). Asimismo, crece la interacción entre los hábitats y el funcionamiento en conjunto. A pesar de que los ecosistemas usualmente son visualizados y descriptos como sistemas cerrados, se ha reconocido en los últimos años la importancia de establecer conexiones entre los microhábitats que los integran y así poder estudiarlos de un modo más dinámico y equilibrado (Polis *et al.*, 2004; Méndez Casariego *et al.*, 2011b). *Neohelice granulata* es considerada una de las especies más abundantes de los intermareales estuariales del Atlántico sudoccidental, encontrándose tanto en marismas altas y bajas, como en las planicies de marea y ésto es consecuencia principalmente de su gran actividad de desplazamiento. De esta forma, conectaría los diferentes microhábitats transfiriendo la energía entre el medio terrestre y acuático.

En los sedimentos presentes en ambientes estuariales, la penetración del oxígeno y los procesos aeróbicos de descomposición se encuentran limitados a los primeros milímetros superficiales (Revsbech *et al.*, 1980). Las capas más profundas están caracterizadas por procesos de descomposición anaeróbicos (Kostka *et al.*, 2002). Sin embargo la actividad de bioturbación de la fauna y las raíces de las plantas pueden incrementar la profundidad de la capa óxica de sedimento, favoreciendo los procesos aeróbicos (Fanjul *et al.*, 2015). En ambientes de baja o de intermedia energía, como se caracteriza al estuario de Bahía Blanca, la fauna macrobentónica bioturbadora, es el principal agente de mezcla de partículas sedimentarias (Rhoads y Young, 1970; Jones y Jago, 1993; Botto e Iribarne, 2000). Se ha comprobado que la actividad de *Neohelice granulata* al construir y mantener sus cuevas afecta la oxigenación, la geoquímica y el transporte de material particulado en la columna de

sedimento, mezclando las capas superiores con otras más profundas, en pocos días (Botto *et al.*, 2006; Fanjul *et al.*, 2007).

El estudio preliminar de las características de los sedimentos superficiales realizado en este capítulo, nos permitió tener una referencia generalizada de las muestras. Se observó una marcada diferencia entre el aspecto general de los sedimentos control y los sedimentos bioturbados. No obstante, los sedimentos control de cada microhábitat exhibieron características propias y correspondientes a cada ambiente estudiado. Bortolus e Iribarne (1999) encontraron que los sedimentos removidos por *Neohelice granulata* presentaban un color y una estructura distinta a los sedimentos superficiales de zonas donde esta especie estaba ausente. Mediante ésta breve descripción visual, los autores llegaron a la conclusión de que los cangrejos pueden afectar ciertas características del sedimento, formulación que más tarde reforzaron con diversas y más complejas metodologías (Botto e Iribarne, 2000; Botto *et al.*, 2005; Escapa *et al.*, 2008).

El tamaño de partícula es la propiedad más importante del sedimento, ya que éste afecta su transporte, arrastre y depositación. El análisis granulométrico es una herramienta esencial para proveernos importantes pistas sobre la procedencia de éste sedimento, la historia de su transporte y las condiciones de su depositación, y lógicamente para clasificar los ambientes sedimentarios (Folk y Ward, 1957; Friedman, 1979; Bui *et al.*, 1989; Blott y Pye, 2001). En base a los estudios granulométricos realizados en los intermareales de Villa del Mar y Puerto Cuatrerros, podemos señalar que las fracciones predominantes fueron las correspondientes al tamaño mediano (arenas medianas a finas) y al tamaño fino (limos y arcillas). Estos resultados concuerdan con lo señalado por Gelós *et al.* (2004), quienes analizaron los sedimentos de fondo del Canal Principal; sin tener en cuenta la actividad biológica, sino con un fin netamente geológico. Por otro lado nuestros resultados revelaron que las diferencias en la textura de los sedimentos estuvieron dadas entre los dos sitios de muestreo, no mostrando cambios ni tendencias determinadas a lo largo del año, como así tampoco entre los sedimentos control y removido.

El sedimento de Villa del Mar resultó ser heterogéneo, ya que sus muestras presentaron entre una y tres modas. Sin embargo, la mayoría de las mediciones obtenidas, se caracterizaron por presentar dos modas, aproximadamente entre 4 y 500 micrómetros, correspondientes a partículas de limo y arena. Las muestras polimodales obtenidas en éste estudio, no obstante, podrían ser producto de la presencia de conchillas detectadas por el lector del difractómetro. La heterogeneidad del sedimento de Villa del Mar es consecuencia del ambiente hidrodinámicamente fluctuante que caracteriza al sector medio del estuario, donde la energía es mayor debido al aumento de la profundidad del agua y a la velocidad de la corriente de marea (Gelós *et al.*, 1987; Gelós y Spagnuolo, 1986; Gelós *et al.*, 2004). Para la zona de Villa del Mar contamos con los antecedentes de Negrín (2011), quien estudió los sedimentos del intermareal vegetado y no vegetado. Esta autora señala que los sedimentos del área se componen principalmente de limo y arena, predominando el primero en las zonas más bajas y las arenas en las más altas. Nuestros resultados revelaron un alto porcentaje de la fracción arena en todo el intermareal de Villa del Mar y con la misma tendencia durante todo el año.

Por otro lado el sedimento de Puerto Cuatrerros resultó ser más fino y más homogéneo, generalmente con una sola moda entre 6 y 60 micrómetros aproximadamente, correspondiente a la fracción limo. La homogeneidad de este tipo de sedimento, indica un ambiente de menor energía desde el punto de vista hidrodinámico, como lo señala Marcos (1985; 1999) para la zona interna del estuario. Este autor menciona que los canales de marea se ramifican y dejan amplias llanuras de inundación de poca profundidad, como consecuencia la energía disminuye en este área (Gelós *et al.*, 2004). Para las zonas adyacentes a Puerto Cuatrerros contamos con los antecedentes de Zapperi (2015), quien estudió los sedimentos del cangrejal y el poliquetal de Villarino, en la zona más interna del estuario. El cangrejal descrito por dicha autora es comparable al sitio PC2c analizado en ésta Tesis. Sus resultados revelan un predominio de la fracción limo (65,6%); valores muy similares en promedio a los obtenidos durante todo el año en la planicie de marea de Puerto Cuatrerros (63,15%).

Gelós *et al.* (2004) y Elías *et al.* (2004) señalaron que la fracción arenosa predomina hacia la zona externa del estuario y la fracción fina (limo y arcilla) prevalece en sedimentos depositados en la zona interna al estuario. Esto se debe a que existe un neto predominio de las corrientes de marea de bajante y los materiales arenosos tienen un sentido de migración neta hacia el exterior del estuario, integrando todas las geoformas allí presentes tales como canales, bancos, islas, playas, médanos, entre otros. La dinámica sedimentaria descrita por los autores mencionados, se vio reflejada en nuestro estudio por los altos porcentajes de la fracción arena hallados en sedimentos del intermareal de Villa del Mar. Por el contrario, los materiales cohesivos una vez que son movilizados se desplazan en suspensión dentro de la masa de agua y sólo pueden depositarse bajo condiciones de muy baja energía ambiental, principalmente en determinadas geoformas como los son las planicies de marea, veriles de canales y bancos interiores. Como consecuencia de la movilidad de los materiales cohesivos, la fracción limo predominó en los sedimentos del intermareal de Puerto Cuatrerros. En forma muy general se puede decir que, las planicies de marea se encuentran dominadas por la sedimentación de materiales cohesivos (arcillas limosas) mientras que en los sectores más profundos y desembocadura de canales se encuentra generalmente arena en tránsito (Cuadrado *et al.*, 2004a).

A diferencia de la metodología utilizada en el análisis granulométrico de este capítulo, Zapperi (2015) comparó el tamaño de partículas en presencia y ausencia de materia orgánica (antes y después del tratamiento con peróxido de hidrógeno) con el objetivo de determinar el efecto de la materia orgánica en el tamaño efectivo de partícula. Esta autora arribó a la conclusión de que se formarían agregados entre partículas de sedimento y elementos orgánicos, como las sustancias poliméricas extracelulares producidas por diatomeas, mucus y pellets originados por distintos integrantes de la macrofauna. En regiones donde las densidades de los ensambles de fauna son muy elevadas, la producción de pellets puede alterar significativamente el tamaño de las partículas y cambiar las propiedades físicas del sedimento, influyendo en su erodabilidad (Aller, 1984; Molina, 2012).

El conocimiento de la textura y la composición mineralógica de los sedimentos en ambientes de marismas y planicies de marea es fundamental para los estudios que estén vinculados desde el punto de vista físico, químico, biológico, ingenieril y ambiental. Los análisis mineralógicos en sedimentos pertenecientes a la zona más interna del estuario de Bahía Blanca, se efectuaron únicamente sobre el fondo del Canal Principal de navegación. Marcos (1985; 1999) analizó la fracción fina y mediana. Este autor halló que la fracción fina estuvo dominada por la presencia de arcillas tales como esmectita, caracterizada por una beidelita, mientras que la illita y clorita se encontró en pequeñas cantidades. La fracción mediana estuvo dominada por minerales provenientes de rocas volcánicas tales como hipersteno y auguita, también alteritas y cuarzo en menor proporción. Este autor analizó en forma separada las fracciones fina, mediana y gruesa, a diferencia de lo llevado a cabo en el presente estudio, donde se analizó sedimento superficial sin distinguir fracciones. Además se tuvo en cuenta que la actividad de bioturbación es un complejo proceso de remoción de todo el sedimento, de manera que la metodología fue adaptada con este objetivo.

La composición mineralógica de los sedimentos intermareales de Villa del Mar y Puerto Cuatrerros estuvieron representados por los minerales cuarzo, feldespato y halita, y en menor proporción por las arcillas, como illita y montmorillonita. No obstante, la fracción arcillosa fue más significativa para el intermareal de Puerto Cuatrerros donde, debido a ello, se observaron numerosas grietas de contracción. Por lo expuesto podemos señalar que no se encontraron variaciones en la composición, sino en la proporción de los minerales presentes en los sedimentos de los dos sitios de estudio. Por otra parte no se demostró ninguna tendencia determinada a lo largo de los meses del año. Cuando se analizaron los minerales presentes en los sedimentos de los distintos niveles de elevación de los intermareales, no se hallaron variaciones importantes. Este estudio constituye los primeros resultados mineralógicos de dos zonas intermareales del estuario de Bahía Blanca, que no han sido estudiadas con anterioridad.

Por otra parte, los sedimentos removidos por la actividad de *Neohelice granulata* en ambos sitios de muestreo, presentaron una composición mineralógica

similar a los sedimentos control. No obstante las muestras control se caracterizaron, en general, por mostrar una mayor cristalinidad del cuarzo, mientras que los sedimentos removidos exhibieron abundantes grietas de desecación, indicio de una mayor presencia de materiales arcillosos y de un mayor contenido de agua en el sedimento. Además, las muestras recientemente removidas por cangrejos estuvieron enriquecidas con material orgánico vegetal y animal. La actividad cavadora de esta especie atrapa sedimentos con alto porcentaje de limo y materia orgánica. El sedimento que se acumula en el túnel de las cuevas es tomado por los cangrejos, durante la marea baja y es llevado a la superficie en la boca de las mismas. De esta manera ponen sobre la superficie de la planicie un sedimento enriquecido con aportes de origen vegetal y/o animal, que le confiere nuevas características. Estos montículos biogénicos quedan expuestos al oleaje y pueden ser transportados de diversas maneras. Generalmente pueden persistir por varios ciclos de marea y acumularse como un material superficial denso, ya que es muy cohesivo y poco transportable (Botto e Iribarne, 2000).

Dada la estrecha relación existente entre el bentos y el sustrato, es de esperar que especies cavadoras habiten en sitios donde el sedimento sea más propenso a ser excavado y con una estructura capaz de soportar la construcción de sus cuevas. Teniendo en cuenta la composición granulométrica y mineralógica de los sedimentos de los intermareales estudiados, es lógico suponer que entre la cabecera del estuario y la boca haya diferencias en la distribución y abundancia de estos organismos bentónicos, ya que el diámetro medio de las partículas de los sedimentos aumenta en ese sentido, es decir, en la cabecera los sedimentos son más finos, mientras que en la boca los sedimentos son más arenosos (Elías *et al.*, 2004). Como se describió en el capítulo II de ésta Tesis, la densidad más alta de cuevas se registró en la planicie de marea de Puerto Cuatros (PC2), donde la fracción de sedimento que predominó en dicho microhábitat fue la más fina. De esta manera podemos confirmar la hipótesis planteada, ya que esta especie selecciona sectores para movilizarse y construir sus cuevas en sustratos con menor dureza, donde puedan remover y escavar los sedimentos con facilidad. Fortaleciendo este concepto, Angeletti (2012), trabajando en Villa del Mar, describió una particular zona en la planicie media del intermareal. En

éste sector el suelo muestra un grado de compactación tan alto, que impide el asentamiento de plantas halófitas y la presencia de cangrejos, a lo largo de todas las épocas del año.

El estuario de Bahía Blanca se encuentra en un proceso de erosión de sedimentos antiguos, acumulados como un delta durante el Pleistoceno tardío y el Holoceno temprano. Estos sedimentos removidos se exportan a la zona más externa, debido a que todo el estuario está dominado por las mareas de reflujo (Perillo y Piccolo, 1999; Escapa *et al.*, 2007). De esta manera, diversos procesos geomorfológicos, hidrodinámicos y biosedimentarios interactúan en este complejo ambiente estuarial. Por lo tanto, tener información clara y completa sobre la textura, mineralogía y distribución de los sedimentos puede ser de gran importancia para conocer la dinámica del ambiente y el establecimiento de actividades que puedan llegar a desarrollarse en el futuro en esos sitios, permitiendo obtener derivaciones prácticas en varios campos de aplicación.

CAPÍTULO IV

Actividad cavadora y arquitectura de
las cuevas de *Neohelice granulata*

4.1. INTRODUCCIÓN

En ambientes intermareales, suele llamarse “cueva” a una excavación temporaria, realizada por un organismo que se moviliza a través del sedimento o mientras se asienta desde la columna de agua (Jones y Jago, 1993). Los cangrejos utilizan sus cuevas para protegerse de la acción de las olas, de las temperaturas extremas y de la desecación. Además, estas estructuras les proveen de refugio contra el ataque de los predadores aéreos y terrestres durante los periodos de marea baja y protegen del ataque de predadores acuáticos durante los periodos de marea alta. Las cuevas son también el lugar donde los jóvenes reclutas se resguardan hasta que alcanzan mayores tamaños, pero por sobre todo, las cuevas son el sitio donde ocurren dos importantes eventos en la vida de los cangrejos como las mudas y la reproducción (Hyatt y Salmon, 1979; Katz, 1980; Christy, 1982; Bertness y Miller, 1984; Genoni, 1991; Iribarne *et al.*, 1997; Lim y Diong, 2003; Lim, 2006; Richardson, 2007; Milner *et al.*, 2010; Sal Moyano *et al.*, 2012).

Como se ha mencionado, las cuevas desempeñan un papel clave en la etapa reproductiva. Se ha descrito, en numerosas cuevas de machos de cangrejos braquiuros, la presencia de una cámara ensanchada terminal donde ocurre el apareamiento (Christy, 2007; Sal Moyano, 2012). Estudios previos realizados sobre las formas de las cuevas de los machos indican que su diseño tiene un efecto sobre la elección de las hembras y, de este modo, la estructura de la cueva influenciaría en el éxito reproductivo (Christy, 1982; Backwell y Passmore, 1996; de Rivera, 2005). Se ha propuesto que las hembras seleccionan su pareja en base a una combinación de la calidad de los recursos disponibles: cuevas y tamaño somático del macho. La presencia de una cámara cerrada puede ser un indicador legítimo de la calidad de ese macho, indicando que es capaz de construir cuevas con cámaras en la cual puede ocurrir el apareamiento (Sal Moyano *et al.*, 2012). Como consecuencia, las cuevas podrían significar un importante recurso utilizado para el apareamiento, siendo defendidas por los machos y, de esta manera, promoviendo la competencia intrasexual entre éstos (Sal Moyano *et al.*, 2012).

En estudios sobre cuevas de diversas especies de cangrejos, se ha observado que la forma de sus cuevas está asociada a los tamaños de los individuos que las construyen. En el caso de *Uca annulipes* la arquitectura de la cueva varía entre sexos, siendo las cuevas de los machos de mayor tamaño respecto a la de las hembras. Ello se debe, presumiblemente, a los mayores requerimientos de espacio de los machos dado su mayor tamaño corporal y mayor desarrollo de la quela (Lim y Diong, 2003), y no a requerimientos asociados al apareamiento. En *Ocypode ceratophthalma* se encontraron diferencias en la forma de la cueva entre juveniles y adultos, pero no entre sexos, y éstas fueron asociadas al comportamiento respiratorio (Chan *et al.*, 2006). Otro es el caso de *Uca pugilator* en el cual los machos construyen cuevas más profundas con una cámara terminal durante la estación reproductiva, posiblemente relacionadas con el apareamiento (Christy, 1982).

Neohelice granulata es un cangrejo con características cavadoras: cava y mantiene sus cuevas abiertas, adoptando una existencia semi-terrestre (Spivak *et al.*, 1994). Las adaptaciones fisiológicas que presenta esta especie le permiten respirar tanto en agua como en el aire. Con esta habilidad acceden a ocupar toda la zona intermareal, pudiendo habitar diferentes alturas con respecto a la línea de marea, desde las zonas más altas de las marismas hasta las más bajas de las planicies de marea. Durante las mareas bajas, los cangrejos pueden esconderse en sus cuevas o abandonarlas y realizar excursiones exploratorias. Durante las mareas altas también se encuentran activos bajo el agua (Spivak *et al.*, 1994; Luquet *et al.*, 1998; Halperin *et al.*, 2000; Bas *et al.*, 2005; Angeletti y Cervellini, 2015).

En particular, para la especie estudiada en esta Tesis, la construcción de cuevas afecta significativamente la estructura del sedimento, ya que la matriz del mismo, de naturaleza cohesiva, es quebrantada durante este proceso (Jumars y Nowell, 1984). Estos organismos, mediante su actividad, envían sedimento hacia la superficie de la cueva, formando montículos que se ubican cerca de las entradas. De esta forma el sedimento queda disponible para ser transportado por deriva y oleaje (Murray *et al.*, 2002). Las cuevas se mantienen abiertas durante la marea alta y generalmente permanecen llenas de agua, incluso en mareas bajas (Iribarne *et al.*, 1997).

Como resultado de este disturbio en el sedimento, *Neohelice granulata* puede afectar directa o indirectamente a otras especies que habitan el mismo ambiente (Thrush, 1988; DePatra y Levin, 1989; Warwick *et al.*, 1990). Esta interacción puede resultar ventajosa para algunos organismos, al promover su crecimiento, o ser perjudicial. Los organismos que son sensibles al disturbio o al excavado pueden sufrir altas mortandades por abrasión o dispersión (Kneib, 1991; Billick y Case, 1994) y los predadores del ambiente costero pueden atacar áreas donde la infauna queda expuesta (Auster y Crockett, 1984). Las especies afectadas incluyen desde plantas halófitas tales como *Spartina densiflora*, *Spartina alterniflora* y *Sarcocornia perennis* (Bortolus e Iribarne, 1999; Perillo e Iribarne, 2003; Minkoff *et al.*, 2006; Escapa *et al.*, 2007; Daleo e Iribarne, 2009; Alberti *et al.*, 2008; 2011; 2014) otros cangrejos decápodos como *Cyrtograpsus angulatus* y *Uca uruguayensis* (Spivak *et al.*, 1994; 1996; Botto e Iribarne, 2000; César *et al.*, 2005; Méndez Casariego *et al.*, 2009), poliquetos como *Laeonereis acuta* y *Heteromastus similis* (Botto e Iribarne, 1999; Palomo *et al.*, 2003; Escapa *et al.*, 2004; Rosa y Bemvenuti, 2005), almejas *Tagelus plebeius* (Gutiérrez e Iribarne, 1998; Lomovasky *et al.*, 2006), aves como *Calidris fuscicollis*, *Charadrius falklandicus*, *Pluvialis squatarola*, *Haematopus palliatus*, *Larus atlanticus* y *Tringa melanoleuca* (Botto *et al.*, 1998; 2000; Palomo *et al.*, 2003; Iribarne *et al.*, 2005; Berón *et al.*, 2011), y roedores como *Akodon azarae* y *Oligoryzomys flavescens* (Canepuccia *et al.*, 2008), entre otros.

En el estuario de Bahía Blanca, más precisamente en la zona interna, Perillo e Iribarne (2003) han descrito con detalle un fenómeno protagonizado por las cuevas del cangrejo cavador. Se trata de un proceso complejo generado por la interacción biológica entre *Neohelice granulata* y *Sarcocornia perennis* en marismas de esta especie. Debido a la actividad excavadora del cangrejo, la planta crece generando parches en forma de anillos de 1,5 hasta 8 m de diámetro. Los clones de las plantas se concentran en los extremos y el sector central es dominado por cuevas de cangrejos. Esta interacción facilita la erosión de la zona, dada la disminución de la resistencia del suelo por la presencia de cuevas, e induce la formación de cuencos salinos en las marismas. Como resultado de la continua remoción de sedimento por los cangrejos, los cuencos permaneces hundidos y acumulan agua (aún en marea baja). Estos

cuencos circulares están en continua expansión en tamaño y pueden unirse a otros cuencos, formando distintas configuraciones. El agua atrapada en los cuencos puede drenar a áreas cercanas o canales de marea preexistentes (Perillo e Iribarne 2003; Escapa, 2007).

En estudios previos sobre las cuevas de *Neohelice granulata* realizados en Argentina, en localidades tales como laguna Mar Chiquita, provincia de Buenos Aires (Goya, 1988; Oliver *et al.*, 1972, Iribarne *et al.*, 1997; Botto *et al.*, 2006; Sal Moyano *et al.*, 2012; Bas *et al.*, 2014; Luppi *et al.*, 2013) y Bahía de San Antonio, provincia de Río Negro (Sal Moyano *et al.*, 2012; Bas *et al.*, 2014; Luppi *et al.*, 2013), se ha observado que existen variaciones en su arquitectura. Estos autores encontraron diferencias en los tamaños y formas (diámetro, profundidad, volumen y ángulo), analizando diferentes zonas del intermareal y niveles relativos de marea. Además se ha demostrado que las diferencias en las formas de las cuevas también varía entre sexos (Sal Moyano *et al.*, 2012). Escapa *et al.* (2007; 2008) analizaron el potencial rol del cangrejo cavador en la erosión de la marisma ubicada en el club Almirante Brown, en la zona interna del estuario de Bahía Blanca, y describió algunas variables de la arquitectura de sus cuevas. Sus resultados constituyen los únicos antecedentes para el área de estudio de esta Tesis.

En este contexto, la hipótesis sobre la que se trabajó en este capítulo es que “*la morfología de las cuevas de Neohelice granulata varía en los diferentes microhábitats en relación al nivel de la marea, tipo de sedimento y vegetación presente*”. Se abordó el objetivo general de analizar las diferencias en la arquitectura de las cuevas y el hábito cavador de *Neohelice granulata* en dos intermareales del estuario de Bahía Blanca: Villa del Mar y Puerto Cuatrerros.

4.2. MATERIALES Y MÉTODOS

Trabajo de campo

Los muestreos se realizaron durante la temporada reproductiva de 2013/2014 y 2014/2015. Se preseleccionaron microhábitats visualmente identificables, caracterizados por diferente composición vegetal y condiciones sedimentarias e hidrodinámicas, dos en el intermareal de Villa del Mar (VdM1 y VdM2) y dos en el de Puerto Cuatrerros (PC1 y PC2) (descriptos previamente en el capítulo II).

Los muestreos se efectuaron durante marea baja, cuando el área queda expuesta. Se trazaron transectas de 20 metros paralelas al submareal y sobre las mismas se arrojaron al azar cuadrantes con marco de metal de $0,25\text{m}^2$ (10 réplicas). En cada cuadrante se estimó la densidad de montículos biogénicos fuera de las cuevas, como un índice de la actividad bioturbadora. Se diferenciaron entre montículos nuevos (sedimento recientemente removido) y viejos. Simultáneamente, se tomaron fotografías de cada cuadrante como un método alternativo de conteo de los montículos biogénicos. Además, se identificaron cuevas activas (por presencia de cangrejos, impresiones de pinzas o sedimentos recientemente removidos de tono más claro y de diferente textura). De éstas se midió el diámetro de la entrada (DEC) con calibre digital, siendo éste el único parámetro morfométrico que es posible medir a campo.

Para analizar la morfología interna de las cuevas se seleccionaron a simple vista las cuevas activas que se encontraban en mejores condiciones para poder generar, a posteriori, moldes de resina poliéster. La resina sumada a dos componentes: un acelerador (solución de octoato de cobalto) y un catalizador (peróxido metil etil cetona) fueron vertidos dentro de las cuevas hasta llenarlas completamente. La resina se dejó endurecer durante un periodo de 60 minutos. Los moldes fueron cuidadosamente extraídos manualmente y almacenados en forma individual en bolsas plásticas etiquetadas. Posteriormente fueron llevadas al laboratorio para el análisis de su morfología (Figura 35).



Figura 35. Protocolo para la obtención de moldes de las cuevas de *Neohelice granulata*. **a)** Selección y marcación de cuevas **b)** Resina poliéster **c)** Resina + dos componentes **d)** Colocación de la resina dentro de la cueva **e)** Molde recién extraído.

Trabajo de laboratorio

Una vez en el laboratorio se procedió a lavar cuidadosamente los moldes para quitar todo rastro de sedimento, invertebrados incrustantes (cirripedios) y restos de plantas, para no alterar las mediciones. Los parámetros morfológicos tenidos en cuenta en cada molde fueron: diámetro mayor de la entrada, diámetro del túnel, largo total y profundidad total. Se utilizó un calibre digital para las mediciones. Para éste análisis, fueron usados solamente los datos de los moldes completos (Figura 36).

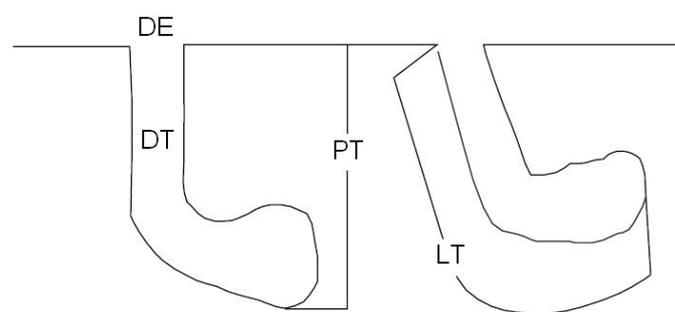


Figura 36. Esquema de los parámetros medidos en los moldes de las cuevas de *Neohelice granulata*: diámetro mayor de la entrada (DE), diámetro del túnel (DT), largo total (LT) y profundidad total (PT). Modificado de Qureshi y Saher, 2012.

El volumen (V) fue calculado considerando el peso (g) de cada molde y la densidad de la resina poliéster ($1,2 \text{ g.cm}^{-3}$). La curvatura, el número de ramas y entradas de cada molde también fueron registrados. Para reconocer la presencia de ensanchamientos a modo de cámara en las entradas y/o en los túneles de las cuevas y diferenciarlo de las cuevas rectas sin ensanchamientos, se calculó la diferencia entre el diámetro máximo y mínimo para las entradas y para el túnel (Sal Moyano, 2012). Esta medida se utilizó como la variable dependiente, denominándola “diferencia del ancho de la cueva”. Así, valores iguales o mayores a 18 mm de dicha variable estaría indicando la presencia de una cámara, mientras que valores inferiores a 18 mm, la presencia de cuevas rectas.

Por último, de acuerdo a los parámetros medidos, se evaluó si las cuevas presentaban forma de embudo o tubular, siguiendo a Botto *et al.* (2006) y a Escapa *et al.* (2008). Si la relación profundidad de túnel/diámetro de entrada es menor a 1, ésto indicaría una cueva en forma de embudo, mientras que si es mayor a 1, forma tubular (Figura 37).



Figura 37. Forma de las cuevas de *Neohelice granulata* en base a la relación existente entre profundidad del túnel y diámetro de entrada. Extraído de Botto *et al.* (2006).

Análisis estadístico

Con la totalidad de los datos obtenidos se llevaron a cabo análisis de estadística descriptiva. Para estudiar la densidad de montículos se analizó si existían diferencias entre los sitios y la condición de “montículos viejos” o “montículos nuevos” usando los datos de todo el período de estudio. La hipótesis nula de ausencia de diferencias entre estos factores fue evaluada con ANOVA de dos vías, considerando sitios y condición del montículo como factores fijos (Zar, 1999). En caso de hallarse diferencias significativas, se utilizó el test de Tukey ($p < 0,05$) para las comparaciones múltiples *post-hoc*. Para los análisis de los parámetros medidos de las cuevas, se planteó la hipótesis nula de ausencia de diferencias entre los sitios y fue evaluada mediante análisis de varianza (ANOVA) de una vía y comparaciones múltiples *post-hoc* (test de Tukey) (Zar, 1996). Todos los test se realizaron probando previamente los supuestos de homocedasticidad y normalidad con los test de Bartlett ($p < 0,05$) y Shapiro Wilks ($p < 0,05$), respectivamente. En el caso de que no se cumpliera alguno de los supuestos los datos se transformaron con $\log(x+1)$. Se utilizó la versión libre del software estadístico INFOSTAT® para realizar todos los análisis mencionados y el software Grapher V 8.7 para efectuar los gráficos correspondientes.

4.3. RESULTADOS

Cuevas muestreadas a campo

La densidad de montículos biogénicos ubicados en las entradas de las cuevas presentó una interacción significativa entre los microhábitats y la condición de los montículos (viejos o nuevos) (Tabla 13). Se observó que en las zonas más elevadas del intermareal (VdM1 y PC1), se hallaron en mayor cantidad los montículos viejos que los montículos nuevos. Mientras que los montículos nuevos se localizaron en mayor número en las zonas más bajas del intermareal (VdM2 y PC2), pero estas diferencias fueron estadísticamente significativas solamente para el microhábitat VdM2 (Figura 38). Cabe destacar que los montículos biogénicos, ya sean nuevos o viejos, no presentaron una orientación específica. En decir, no existe un patrón general en cuanto a la posición de éstos en relación a la boca de las cuevas ni a la ubicación relativa al submareal.

Variables	SC	gl	CM	F	p
Modelo	5,42	7	0,77	10,41	***
Microhábitats	2,94	3	0,98	13,17	***
Condición del montículo	0,10	1	0,10	1,29	ns
Microhábitats*Condición	2,39	3	0,80	10,69	***
Error	1,79	24	0,07		

Tabla 13. Tabla de ANOVA que muestra el efecto de los factores principales microhábitats y condición del montículo (viejo o nuevo) en el contenido de materia orgánica. Valores p significativos: * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p < 0,001$. Valores p no significativos: *ns*.

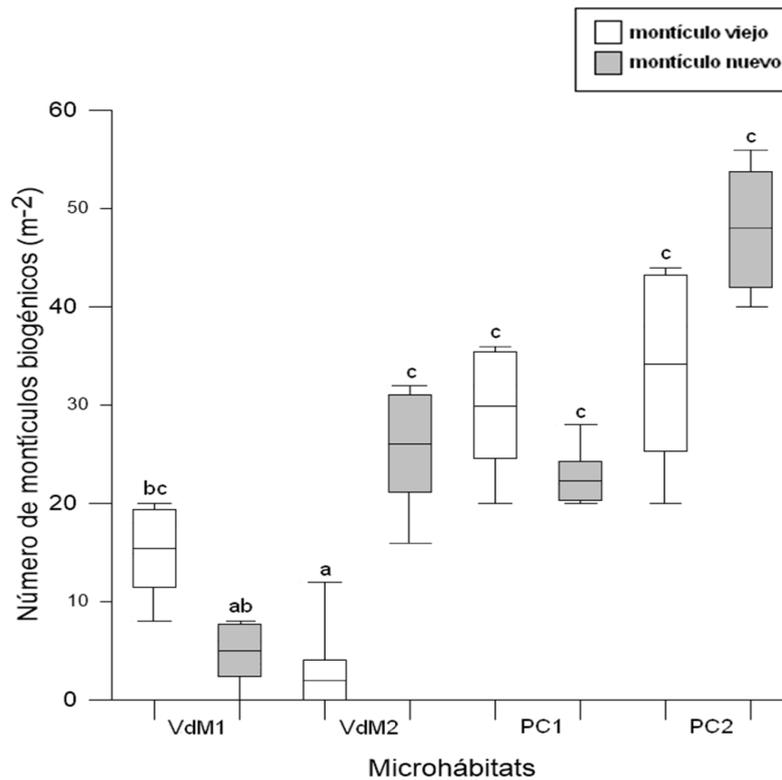


Figura 38. Box plot para la densidad de montículos biogénicos generados por *Neohelice granulata* en los cuatro microhábitats de los microhábitats. Se muestran los valores mínimos y máximos, la media \pm el desvío estándar. Prueba de Tukey (letras iguales indican que no hay diferencias significativas $\alpha = 0,05$).

Los diámetros de las entradas de las cuevas de *Neohelice granulata*, medidas durante el trabajo a campo, mostraron diferencias significativas entre los microhábitats seleccionados ($F=10,97$ $p<0,01$). Las entradas de las cuevas de la planicie de marea de Puerto Cuatrerros (PC2) resultaron ser significativamente más estrechas, comparadas con el resto de los sitios (Figura 39).

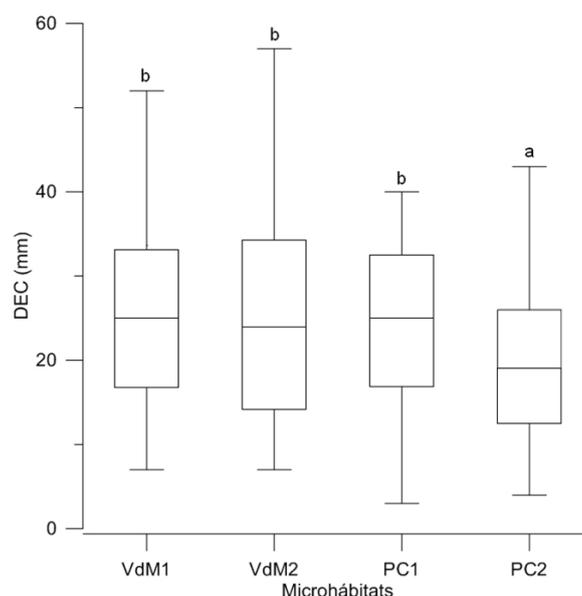


Figura 39. Box plot para el diámetro total de las entradas de las cuevas de *Neohelice granulata* medidas a campo (DEC) en los cuatro microhábitats. Se muestran los valores mínimos y máximos, la media \pm el desvío estándar. Prueba de Tukey (letras iguales indican que no hay diferencias significativas $\alpha = 0,05$).

Análisis morfométrico de los moldes

Un total de 45 moldes fueron obtenidos completos pertenecientes a cuevas activas durante los muestreos a campo, 29 provenientes de Villa del Mar y 16 de Puerto Cuatrerros. Estos moldes variaron desde túneles verticales con una sola entrada hasta complejos ejes de cuevas interconectadas con múltiples entradas. Mediante la observación de dichos moldes pudimos establecer que los cuatro microhábitats presentaron cuevas con morfologías simples y complejas, no obstante en el intermareal de Puerto Cuatrerros fueron más frecuentes las cuevas con ramificaciones y múltiples entradas. Por otro lado, en Villa del Mar una mayor proporción de los moldes exhibieron cierto grado de curvatura, comparados con los de Puerto Cuatrerros.

A partir de los análisis morfométricos de los moldes de resina, se desprende que los diámetros de las entradas presentaron diferencias significativas entre las cuevas de los microhábitats ($F=4,27$; $p<0,01$). Las cuevas de Villa del Mar presentaron mayores diámetros que las de Puerto Cuatrerros, encontrándose en VdM2 los

diámetros significativamente mayores (Figura 40a). Los diámetros de los túneles de las cuevas no mostraron diferencias significativas entre los microhábitats ($F=1,26$; $p>0,05$). A pesar de esto, se observó una tendencia similar a los diámetros de las entradas de las cuevas: los valores mayores se encontraron en las cuevas de Villa del Mar y los menores en Puerto Cuatrerros (Figura 40b).

Para la variable longitud total de las cuevas, encontramos diferencias significativas entre los microhábitats analizados. ($F=5,03$; $p<0,01$). Los moldes de PC1 fueron significativamente más largos, mientras que los de VdM2 fueron significativamente más cortos (Figura 40c). En cuanto a la variable profundidad, también encontramos diferencias significativas entre los microhábitats ($F=3,60$; $p<0,05$). En los microhábitats más altos (VdM1 y PC1) las cuevas fueron más profundas que en los microhábitats más bajos (VdM2 y PC2). La planicie de marea de Puerto Cuatrerros presentó las cuevas significativamente menos profundas, mientras que en VdM1 y PC1 las cuevas fueron significativamente más profundas (Figura 40d). Para la variable volumen, no se hallaron diferencias significativas entre los microhábitats analizados ($F=1,69$; $p>0,05$) (Figura 41).

Según la relación existente entre la profundidad del túnel y el diámetro de la entrada (proporción >1), la totalidad de las cuevas de Villa del Mar y Puerto Cuatrerros pudieron catalogarse como de forma tubular. Las proporciones encontradas comprendieron entre 2,65 y 6,67 en VdM1, entre 1,32 y 15 en VdM2, entre 1,68 y 14,09 en PC1 y entre 1,26 y 4,61 en PC2 (Figura 42). En cuanto a las diferencias entre los diámetros máximos y mínimos de entradas y túneles registrados, se encontraron cámaras dentro de las cuevas de VdM1, VdM2 y PC1. Dichas cámaras fueron registradas únicamente formando parte de los túneles, no así en las entradas de las cuevas. Las diferencias en las entradas de cuevas de VdM1 comprendieron entre 0 y 10 mm, en VdM2 entre 2 y 13 mm, en PC1 entre 1 y 6 mm y en PC2 entre 1 y 5 mm. Mientras que las diferencias en los túneles de cuevas de VdM1 comprendieron entre 5 y 35 mm, en VdM2 entre 5 y 22 mm, en PC1 entre 1 y 22 mm y en PC2 entre 1 y 9 mm (Figura 43).

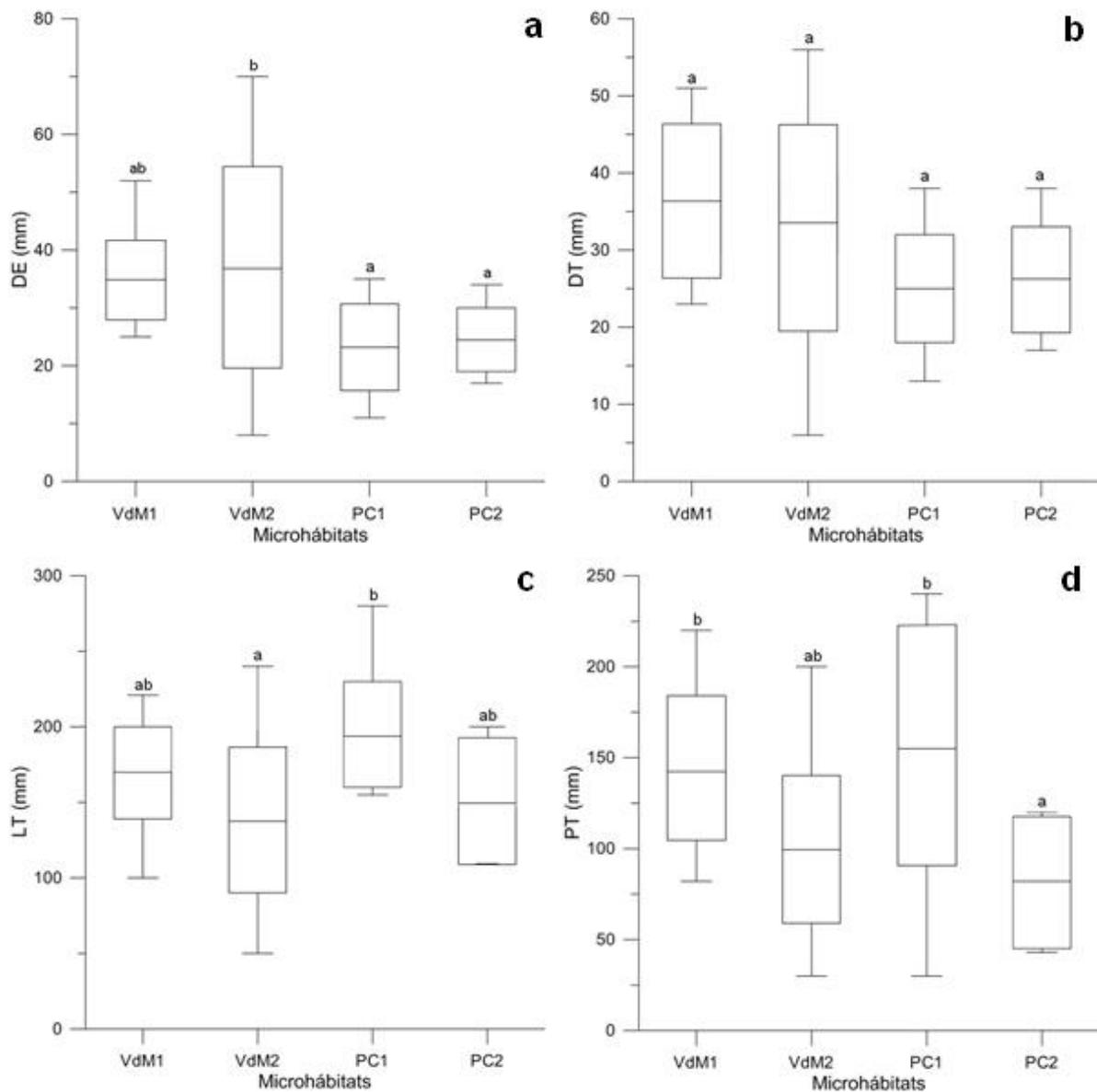


Figura 40. Box plot para los parámetros medidos a partir de los moldes de las cuevas de *Neohelice granulata* en los cuatro microhábitats. **a.** Diámetro total de las entradas (DE) **b.** Diámetro total de los túneles (DT) **c.** Longitud total (LT) y **d.** Profundidad total (PT). Se muestran los valores mínimos y máximos, la media \pm el desvío estándar. Prueba de Tukey (letras iguales indican que no hay diferencias significativas $\alpha = 0,05$).

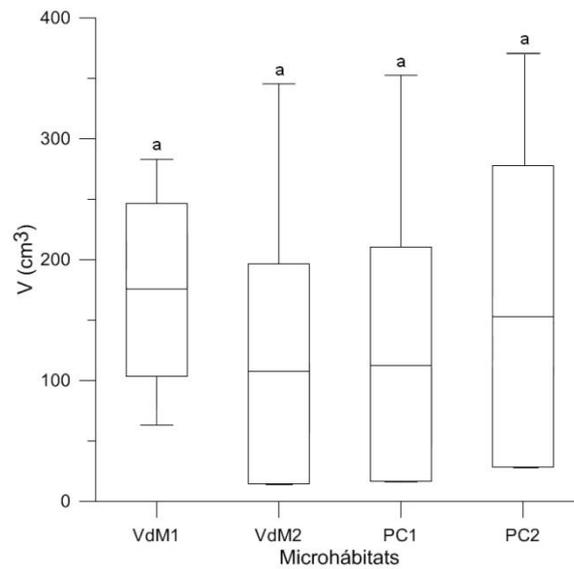


Figura 41. Box plot para el volumen (V) de los moldes de cuevas de *Neohelice granulata* en los cuatro microhábitats. Se muestran los valores mínimos y máximos, la media \pm el desvío estándar. Prueba de Tukey (letras iguales indican que no hay diferencias significativas).

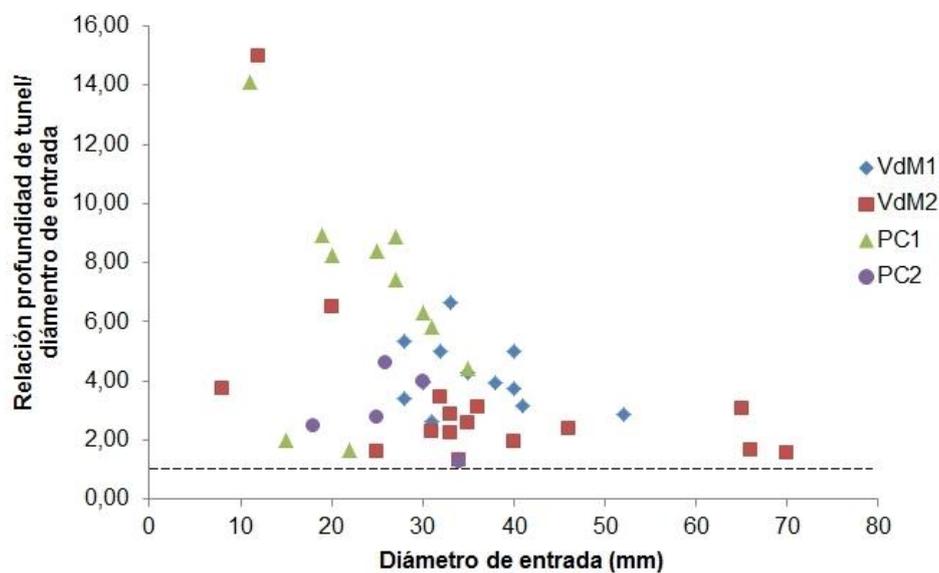


Figura 42. Relación entre la forma (relación profundidad del túnel/diámetro de entrada) y diámetro de entrada de las cuevas de *Neohelice granulata* en los cuatro microhábitats. La línea punteada horizontal indica la proporción de 1.

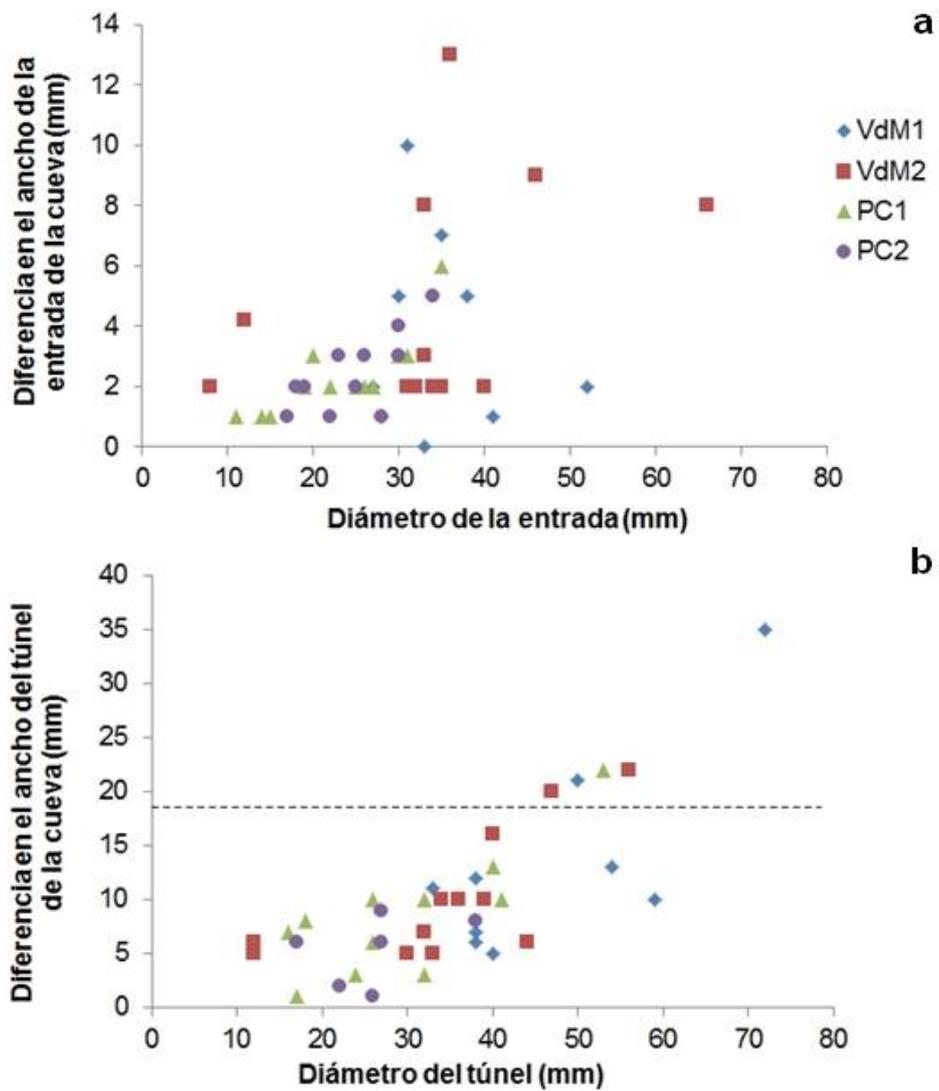


Figura 43. Medida de la diferencia del ancho **a.** en entradas y **b.** en túneles para la identificación de cámaras en cuevas de *Neohelice granulata* en los cuatro microhábitats. La línea punteada horizontal indica 18 mm.

4.4. DISCUSIÓN

La actividad cavadora de los cangrejos cumple un importante rol funcional en los hábitats estuarinos. Usualmente se los ubica entre los macroinvertebrados más abundantes y más activos cavadores de sedimentos a nivel mundial. En nuestro estuario *Neohelice granulata* está ampliamente distribuido tanto en marismas como en planicies de marea y los márgenes de los canales, alcanzando altas densidades de cuevas. Estos cangrejos pueden ajustar su actividad cavadora a una variedad de condiciones, tales como la densidad de tallos vegetales y raíces, tipo de sustrato, presencia de agua, temperatura del suelo, actividad reproductiva, amenaza de predadores, estaciones del año y actividades de búsqueda de pareja (Morrisey *et al.*, 1999; Sal Moyano *et al.*, 2012).

Se ha encontrado que la morfología de las cuevas es una característica mayormente especie-específica (Griffis y Suchanek, 1991; Wolfrath, 1992; Katrak *et al.*, 2008), mientras que la actividad cavadora presenta variaciones intraespecíficas en relación a numerosos factores (Morrisey *et al.*, 1999). En nuestro estudio se encontró una densidad mayor de montículos nuevos en la planicie de marea, comparada con las marismas, producto de una mayor actividad bioturbadora de *Neohelice granulata* en el ambiente no vegetado. Estos resultados concuerdan con Iribarne *et al.* (1997), quienes estudiaron el intermareal de la laguna Mar Chiquita. Dichos autores señalan que las cuevas de las planicies no vegetadas eran más dinámicas, activas y con una tasa de renovación de sedimento mayor que las cuevas de las marismas. Por otro lado, la mayor densidad de montículos viejos encontrados en las marismas más altas de los intermareales (VdM1 y PC1), respondería al proceso de desecación que sufren los montículos, producto de una mayor exposición aérea propia de los ambientes más altos, a diferencia de los montículos ubicados en las zonas más bajas de los intermareales (VdM2 y PC2). Además los sitios VdM2 y PC2, al encontrarse más frecuentemente inundados, presentarían una mayor inestabilidad en la estructura de sus cuevas, por lo que la especie se encontraría obligada a realizar continuamente tareas de mantenimiento en ellas. Por esta razón la mayor proporción de montículos biogénicos registrados en estos microhábitats eran nuevos.

En la bibliografía consultada sobre la arquitectura de las cuevas de artrópodos se mencionan distintos elementos para caracterizarlas, tales como yeso (Christy, 1982; Iribarne *et al.*, 1997; Qureshi y Saher, 2012; Chan *et al.*, 2006), cemento líquido (Morrisey *et al.*, 1999), cera fundida (Lim y Diong, 2003), espuma de poliuretano expansible (Escapa 2007; Sal Moyano *et al.*, 2012), resina de diferente naturaleza (Griffis y Chavez, 1988; Rowden y Jones, 1995; Thongtham y Kristensen 2003; Rudnick *et al.*, 2005; Li *et al.*, 2007; Katrak *et al.*, 2008), entre otros. En nuestra investigación, el material de resina poliéster resultó ser una buena alternativa para confeccionar los moldes de las cuevas de los intermareales. En estos sitios, las tareas de muestreo generalmente se dificultan debido a la naturaleza limosa del sustrato. Además la resina también resultó ser resistente para las mediciones que se realizaron a posteriori en los moldes.

En base a los muestreos a campo, se demostró que las entradas de las cuevas ubicadas en la planicie de marea de Puerto Cuatrerros (PC2) eran más angostas que las ubicadas en las marismas (VdM1, VdM2 y PC1). Sin embargo, a partir de los moldes se observó que las entradas más angostas procedían de Puerto Cuatrerros y los moldes con entradas más grandes, de la marisma baja de Villa del Mar (VdM2). Las diferencias en los resultados obtenidos a partir de ambas metodologías podrían atribuirse a la naturaleza de la resina, la cual puede sobreestimar, en ciertos casos, los diámetros. En circunstancias extremas, algunos moldes tuvieron que ser despreciados por la fusión de cuevas contiguas. Por todo lo expuesto creemos que los diámetros medidos a campo son una estimación más fiel de las dimensiones de las entradas de estos refugios. Podríamos afirmar entonces que, en las marismas las cuevas presentaron entradas más anchas que las de la planicie de marea.

Otros autores también han encontrado que los diámetros de las entradas de las cuevas de *Neohelice granulata* presentan variaciones entre marismas y planicies de marea. En Mar Chiquita, Iribarne *et al.* (1997) registraron las entradas más angostas (diámetro medio de 26,6 mm) en las marismas, y entradas más anchas (diámetro medio de 52,8 mm) en las planicies de marea, contrariamente a lo hallado en ésta Tesis. Estos autores atribuyen el aumento del diámetro de las entradas en la planicie desnuda a una estrategia trófica por parte de los cangrejos, ya que al ser

alimentadores de depósito atraparían más detrito. En la zona de Almirante Brown, dentro del sector interno del estuario de Bahía Blanca, Escapa (2007) observó que los diámetros máximos de las cuevas eran superiores en las marismas (alcanzando hasta 10 cm de diámetro) que en las planicies de marea, concordando así con nuestros resultados. A diferencia de la laguna Mar Chiquita, el estuario de Bahía Blanca presenta niveles de concentración de nutrientes sostenidamente altos durante la mayor parte del año y una elevada productividad (Freije y Marcovecchio, 2004; Negrín, 2011). Podría ocurrir que en nuestro sistema estuarial, considerado como un ecosistema costero naturalmente eutrófico, no fuera necesario que los cangrejos, en la planicie de marea, aumenten el tamaño de las entradas de las cuevas para convertirse en más eficientes trampas de detrito. No obstante, también podría suceder que, si los cangrejos que habitan estas planicies llegaran a agotar el contenido alimenticio de estos sedimentos, su estrategia sea cavar más cantidad de cuevas de las que necesitan ocupar, es decir, estarían forzados a construir más cuevas para soportar sus requerimientos energéticos. Hay evidencias que sugieren que un mayor número de entradas de cuevas en las planicies desnudas del intermareal, incrementan la habilidad de entrapar más materia orgánica (Iribarne *et al.*, 2007). Este fenómeno también fue observado en especies del género *Uca* (Genoni, 1991; Qureshi y Saher, 2012) y en nuestro estudio para la especie *Neohelice granulata* se respaldaría con las altas densidades de cuevas encontradas en PC2 (descrito en el capítulo II).

La longitud y la profundidad medidas a partir de los moldes de las cuevas, no son parámetros equivalentes y la relación entre ambos depende de la curvatura que presente la cueva analizada. De este modo, solo en caso de encontrarse cuevas rectas y sin curvatura, ambas medidas son coincidentes. Considerando la profundidad como parámetro para comparar las cuevas entre los microhábitats analizados en esta Tesis encontramos que, en líneas generales, las cuevas de los sitios más elevados del intermareal son más profundas que las de los sitios cercanos al submareal. Las cuevas ubicadas en la planicie de marea de Puerto Cuatros fueron las más superficiales de todos los microhábitats considerados, coincidiendo con Escapa (2007), para la zona interna del estuario. Este autor encontró cuevas muy profundas en zonas de marismas, que llegaban hasta 1 metro de profundidad y normalmente alcanzando la napa

freática. Escapa (2007), al igual que Iribarne *et al.* (1997) y Bortolus e Iribarne (1999), postulan que los cangrejos cavadores cambiarían la profundidad de sus cuevas para alcanzar los niveles de agua freática. De ésta forma, las cuevas contendrían agua durante todo el ciclo de marea, siendo ésta una adaptación para mantener la humedad aún en las zonas altas de las marismas.

El parámetro profundidad de cuevas de *Neohelice granulata* en Mar Chiquita fue caracterizado por primera vez por Iribarne *et al.* (1997). Estos autores encontraron que las cuevas de la marisma de *Spartina spp.* eran más profundas (profundidad media de 410 mm), que las de la planicie desnuda (profundidad media de 228 mm), concordando también con nuestros resultados. Asimismo, dichos autores propusieron una asociación entre la profundidad de las cuevas con los distintos modos tróficos de los cangrejos, ya que los individuos que habitan las planicies de marea son predominantemente consumidores de depósito y los individuos que habitan las marismas son predominantemente herbívoros. Teniendo en cuenta lo postulado para Mar Chiquita por Iribarne *et al.* (1997), se puede afirmar que la poca profundidad de las cuevas de las planicies de marea podría estar relacionada con que la alimentación de depósito sólo puede ser eficaz si se desarrolla en las capas oxigenadas y superficiales. Se conoce que la asociación entre la profundidad de la cueva y el modo trófico, no es necesariamente una causa y efecto, sin embargo las características del sedimento podrían restringir el tipo de cueva que puede ser construida y consecuentemente, el tipo de comida que puede ser consumida (Iribarne *et al.* 1997).

La importancia de las características del sedimento también ha sido enfatizada como un factor determinante de la profundidad de las cuevas de *Neohelice granulata*. Sal Moyano (2012) observó que los sedimentos finos (limo-arcillosos) de Mar Chiquita facilitarían la construcción de cuevas profundas (profundidad máxima y mínima encontrada: 779 mm y 240 mm, respectivamente), mientras que los sedimentos gruesos (grava y arena) de San Antonio Oeste, por el contrario, la dificultarían (profundidad máxima y mínima encontrada: 105 mm y 46 mm, respectivamente). No obstante, esta autora observó que para Mar Chiquita, las cuevas de la marisma fueron más largas que las de la planicie desnuda, mientras que en San Antonio Oeste no se encontraron diferencias entre la profundidad de las cuevas de marismas y planicies.

En estudios realizados en otras especies de cangrejos Grapsoidea, como *Austrohelice crassa* (Morrisey *et al.*, 1999; Needham *et al.*, 2010) y *Helograpsus haswellianus* (Katrak *et al.* 2008) y en camarones thalassinideos (Griffis y Chavez, 1988; Griffis y Suchanek, 1991; Nickell y Atkinson, 1995; Li *et al.*, 2008), también se señala que la profundidad de las cuevas varía de acuerdo a la composición del sedimento.

No obstante, otros autores han propuesto otra teoría sobre las diferencias en la profundidad de las cuevas. Analizando las cuevas de especies del género *Uca*, se observó que la profundidad aumenta conforme aumenta la elevación dentro del intermareal (Thurman, 1984; Wolfrath, 1992). Este fenómeno fue relacionado con el hecho de que las cuevas pueden proporcionar refugio para temperaturas ambientales extremas y las más profundas contribuirían a mantener bajas temperaturas en áreas que están expuestas a la luz del sol por periodos mayores de tiempo, durante las mareas bajas (Powers y Cole, 1976; Bortolus *et al.*, 2002; Lim y Diong, 2003). Además las cuevas profundas permiten la retención de mayor cantidad de agua durante períodos de marea baja. Como otros crustáceos (Montague, 1980), *Neohelice granulata* necesita renovar el agua utilizada para la respiración, perdida por evapotranspiración y actividades de alimentación. Por lo tanto, las cuevas profundas que acumulen mayor cantidad de agua, amortiguarán aún mejor las temperaturas extremas (Escapa, 2007).

Teniendo en cuenta las diversas hipótesis que se postularon anteriormente, para los intermareales analizados en el estuario de Bahía Blanca serían varios los factores que favorecen la construcción de cuevas más profundas. En nuestro estudio, la granulometría del sedimento no fue una característica que varió significativamente entre los microhábitats (sí entre las áreas de estudio), de modo que no se consideró como un factor determinante en la profundidad de las cuevas. No obstante, la elevación de los microhábitats seleccionados y la profundidad de la napa freática constituirían los factores más importantes que condicionan la profundidad de las cuevas. Con respecto a ésta variable morfométrica, autores como Escapa (2007) e Iribarne *et al.* (1997) registraron valores de profundidad superiores a los obtenidos en ésta Tesis. Esto podría deberse a que las cuevas de nuestras áreas de estudio sean realmente más pequeñas o a que la resina utilizada subestime el parámetro de largo

y/o profundidad, debido a una incompleta penetración de la resina en las cuevas más complejas e interconectadas. Sin embargo, podemos afirmar que el método utilizado de resina poliéster nos ha proporcionado información muy útil acerca de las diferencias relativas existentes entre las cuevas de cada microhábitat analizado.

En el intermareal de Puerto Cuatrerros se han encontrado en mayor proporción cuevas con ramificaciones y múltiples entradas, con respecto a los microhábitats de Villa del Mar. En otras áreas como la laguna Mar Chiquita, las cuevas de *Neohelice granulata* presentan una o dos ramificaciones y entradas, a diferencia de las cuevas de la bahía de San Antonio Oeste donde no muestran ramificaciones ni más de una entrada (Sal Moyano, 2012). Esto tiene relación directa con el tipo de sustrato en el que las cuevas son construidas. Mediante diversos experimentos con cangrejos de la especie *Austrohelice crassa*, se ha comprobado que las cuevas de sitios más arenosos son únicas y simples, mientras que las de los sitios con una mayor proporción de la fracción limo-arcillosa, son más complejas en estructura, con múltiples ramificaciones verticales e interconectadas horizontalmente a través de túneles (Morrisey *et al.*, 1999). Por esta razón en nuestro estudio, atribuimos la presencia de cuevas más complejas e interconectadas en Puerto Cuatrerros al sedimento fundamentalmente limoso característico del sitio. Por otra parte, en Villa del Mar, que posee un sedimento con mayor proporción de arena, la especie construiría cuevas con una arquitectura más simple.

Debido a que las cuevas son el lugar que provee refugio de los predadores y diversos disturbios, y que constituyen rutas de escape rápidas cuando los cangrejos son perseguidos o amenazados, su estructura debe ser ventajosa para este fin (Qureshi y Saher, 2012). Morrisey *et al.* (1999) señalan que las múltiples entradas, (observadas principalmente en sitios con mayor proporción de la fracción limo-arcillosa) posiblemente les proveen un fácil acceso al refugio, especialmente en planicies desnudas. Por ello es poco probable que las cuevas, o distintos compartimentos de las cuevas más complejas, sean ocupadas por un solo individuo. La existencia de este sistema ramificado como una forma de refugio comunitario, potencialmente les permitiría a los cangrejos realizar exploraciones más largas en busca de alimento o pareja a través de las extensas áreas intermareales, a diferencia de lo que ocurriría en

el caso de que cada individuo estuviera asociado a una sola cueva única e intransferible (Beer, 1959; Morrisey *et al.* 1999). Las observaciones realizadas durante los muestreos de esta Tesis confirman ésta teoría, ya que cuando *Neohelice granulata* es sorprendido o molestado por algún disturbio se retrae rápidamente en la primera cueva que encuentra disponible y abierta a su paso, a menudo compartiéndola con algún otro ocupante previo (Observación personal). Sin embargo, ésta como otras especies de cangrejos, son territoriales y los individuos pueden defender sus cuevas, permaneciendo debajo de las entradas y en el área circundante a las cuevas (Beer, 1959; Morrisey *et al.* 1999). Sal Moyano (2012) señala que en Mar Chiquita, machos de diferentes tamaños fueron observados entrando y saliendo continuamente de distintas cuevas, defendiendo o reclamando propiedad sobre éstas. Esta alta movilidad de cangrejos es comparable con la observada en los intermareales del estuario de Bahía Blanca, donde dicho dinamismo se encuentra favorecido por el bajo costo energético que implica construir cuevas en sustratos finos. En contraste, en San Antonio Oeste, machos de gran tamaño fueron observados defendiendo precipitadamente sus cuevas, una vez que han terminado de construirlas, ya que esta actividad les insume un elevado costo energético (Sal Moyano, 2012).

En relación a la forma de las cuevas, tanto en Villa del Mar, como en Puerto Cuatros las mismas fueron de tipo tubular. Esto se diferencia de lo hallado en la Laguna Mar Chiquita, donde las cuevas de la marisma fueron tubulares y las de la planicie de marea presentaron forma de embudo (Iribarne *et al.*, 1997). Los autores atribuyen esta característica al modo trófico de la especie en cada hábitat. Por ejemplo, las cuevas con forma de embudo construidas por camarones thalassinideos funcionan como eficientes trampas pasivas de sedimento, al aumentar la captura de partículas de fondo que se deslizan fácilmente por los lados oblicuos del embudo (Vaugelas, 1990; Nickell y Atkinson, 1995; Iribarne *et al.*, 1997). Este tipo de cuevas adaptadas para alimentadores de depósito no fueron encontradas en este estudio.

Sal Moyano *et al.* (2012) analizó la morfología de las cuevas de *Neohelice granulata* en la laguna costera Mar Chiquita y en la costa de San Antonio Oeste para estudiar su uso reproductivo. En el primer sitio encontró cámaras a lo largo de la longitud de los túneles, donde ocurre la cópula. Mientras que en el segundo sitio las

cámaras fueron construidas en las entradas de las cuevas, dada su corta longitud. Los autores correlacionaron ésta marcada diferencia en la arquitectura, con los sedimentos de cada sitio, descritos previamente. Durante nuestro análisis pudimos identificar algunos espacios semejantes a cámaras, ubicadas en los túneles de las cuevas de VdM1, VdM2 y PC1, no así en las entradas de las cuevas. Las cuevas con cámaras no se encuentran citadas en la bibliografía para el estuario de Bahía Blanca. No obstante, es probable que la cópula no sólo suceda en la superficie, sino también dentro de las cuevas, como ha sido comprobado por diversos estudios realizados en cangrejos de la superfamilia Grapsoidea (Seiple y Salmon, 1982; Brockerhoff y McLay, 2005). Por otra parte, las cuevas de PC2 podrían presentar cámaras en sus túneles, aunque no sean tan conspicuas como las descritas por estos autores, ya que el valor que se utilizó para detectarlas (18 mm) podría ser un parámetro muy alto para este microhábitat.

Teniendo en cuenta los resultados obtenidos en esta Tesis podemos confirmar la hipótesis propuesta, ya que las variables morfométricas de las cuevas fluctuaron en los microhábitats analizados, de acuerdo a la elevación del intermareal y de las características bioecológicas de éstos sitios. De esta manera podemos concluir que *Neohelice granulata* modifica la arquitectura de sus cuevas para ajustarse a los parámetros específicos de cada microhábitat.

CAPÍTULO V

Aporte de sedimento en suspensión
por bioturbación del cangrejo
cavador *Neohelice granulata* en
marismas y planicie de marea.

5.1. INTRODUCCIÓN

La dinámica de los sedimentos es un aspecto importante a tener en cuenta en los temas concernientes a la calidad del agua y en problemas relacionados con la ingeniería de áreas costeras, estuarios y lagunas. Muchos contaminantes pueden ser absorbidos en los sedimentos, además la presencia de éstos en la columna de agua influye en la turbidez y reduce la penetración de la luz, afectando la fotosíntesis y la disponibilidad de alimentos. En particular, la dinámica de los sedimentos cohesivos influye en la sedimentación en áreas cerradas como puertos comerciales y deportivos, al igual que la acumulación en sectores que posteriormente deben ser dragados, como los canales de navegación (Franz *et al.*, 2014). Estos sedimentos se encuentran constituidos por partículas inorgánicas finas (arcillas, limos y arenas muy finas) y también por partículas orgánicas, como el detrito (Hayter y Mehta, 1986). Se diferencian de los sedimentos no cohesivos (arenas, gravillas y guijarros) por las importantes fuerzas electroquímicas que actúan entre sus partículas, originando los procesos de floculación y consolidación (Franz *et al.*, 2014).

En los estuarios las corrientes, generadas principalmente por las mareas, transportan sedimentos cohesivos aguas arriba durante las pleamares y aguas abajo durante las bajamares. La máxima depositación de sedimentos ocurre en los períodos de estoas, cuando las intensidades de velocidad y, por consiguiente, el esfuerzo de corte (tensión que ejerce la columna de agua sobre la superficie de fondo= *shear stress*) son mínimas. Mientras que la máxima erosión de sedimentos ocurre durante la transición entre las mareas altas y bajas, cuando las velocidades son máximas (van Rijn, 2012). Asimismo, durante las mareas de sicigias el agua alcanza áreas intermareales que usualmente se mantienen secas durante las mareas de cuadratura, permitiendo la erosión de los sedimentos depositados en esos sectores. La acción de las olas también contribuye a un aumento del esfuerzo de corte y puede ser suficiente para provocar la erosión del fondo. Las olas pueden poner en suspensión los sedimentos depositados en el intermareal, removilizándolos en función del ciclo de la marea y del viento (Whitehouse *et al.*, 2000).

Los sedimentos cohesivos se transportan en suspensión principalmente como material floculado (Droppo, 2001). La colisión entre partículas acopladas con los mecanismos de cohesión son las fuerzas esenciales de la floculación (Krone, 1962). Los tamaños de las partículas individuales, las concentraciones de sedimentos suspendidos, la turbulencia del agua y la salinidad son los principales parámetros que afectan la floculación. Dado que el tamaño de los flóculos sedimentarios es mucho mayor que el tamaño de las partículas individuales, la floculación aumenta significativamente la velocidad de decantación del sedimento suspendido (Migniot, 1968). Sin embargo, a concentraciones de sedimentos superiores a 20 kg.m^{-3} la velocidad de decantación disminuye. En estas altas concentraciones, que se producen cerca del fondo, los sedimentos suspendidos se convierten en un fango fluido, con una viscosidad cien veces más alta que el agua. (Whitehouse *et al.*, 2000).

La bioturbación es un fenómeno que ocurre en casi todas las áreas costeras, sin embargo en los ecosistemas donde la energía es muy alta, el aporte de sedimento muy raramente ocurre gracias a los organismos bentónicos. Por lo tanto, en estas áreas la bioturbación es mínima y las corrientes de marea o las olas tienen un impacto predominante. Entre ambientes extremos (de alta y baja energía), existen sitios con niveles intermedios, donde los factores físicos son menos rigurosos. Aquí los organismos bentónicos y la bioturbación juegan un rol muy significativo (Cadée, 2001). El transporte de sedimento por bioturbación, dentro de hábitat del organismo bioturbador, es principalmente vertical entre la columna de sedimento. Mientras que el transporte de sedimento por factores físicos (como corrientes y olas) es principalmente horizontal. La presencia de cuevas interactúa con la hidrodinámica de la interfase sedimento-agua, produciendo alteraciones en los patrones de erosión, transporte y depositación del sedimento, los cuales pueden tener consecuencias a gran escala en las geoformas (Botto e Iribarne, 2000). Sin embargo ambos factores se encuentran relacionados: los sedimentos son aportados a la superficie de los intermareales por organismos y posteriormente pueden ser removidos, incorporados a la columna de agua y dispersados por la acción de las corrientes y olas (Cadée, 2001; Molina, 2012).

El cangrejo *Neohelice granulata*, durante la construcción de cuevas, transporta sedimentos desde la profundidad de la cueva a la superficie, depositándolos en forma de montículos cerca de la entrada (Botto e Iribarne, 2000). Ese material removido se encuentra expuesto a la acción de las corrientes y el oleaje favoreciendo la biodisponibilidad en la columna de agua (Murray *et al.*, 2002). También, las cuevas favorecen el entrapamiento de sedimento y materia orgánica que llegan con la marea, debido a que se crea una perturbación (turbulencia) en la columna de agua, favoreciendo que las partículas caigan y se deslicen por las paredes del túnel de la cueva (Botto e Iribarne, 2000; Iribarne *et al.*, 2000; Menone *et al.*, 2000).

Para realizar el mantenimiento de sus cuevas, esta especie extrae gran parte de lo que se acumuló y lo vuelve a depositar en la superficie en forma de montículo, algunos de ellos pueden permanecer durante varios ciclos de marea (Botto e Iribarne, 2000). Las especies cavadoras activas, como *Neohelice granulata*, pueden incrementar la biodisponibilidad e indirectamente los índices de erosión, particularmente cuando son altas las densidades de cangrejos (Posey, 1987; Talley *et al.*, 2001; Perillo *et al.*, 2005). Por lo tanto, sitios con diferentes densidades de cuevas y de montículos, podrían tener efectos diversos en el comportamiento del flujo de agua sobre el intermareal y la dispersión del sedimento biodisponible en la columna de agua (Vaugelas y Buscail, 1990).

Los modelos numéricos hidrodinámicos constituyen una importante herramienta para apoyar la gestión en ecosistemas acuáticos-costeros, integran la teoría con datos empíricos en un sistema informático que simula la dinámica de un cuerpo de agua en la naturaleza. Estos modelos permiten conocer el funcionamiento general del ecosistema, la dinámica y variabilidad de sus componentes (corrientes, mareas, vientos, olas, sólidos en suspensión, entre otros). Además, una vez implementados, calibrados y validados, pueden ser utilizados para predecir o simular la respuesta de un ecosistema frente a diferentes opciones de manejo ambiental o efectos perturbaciones (naturales o antrópicas) sobre el medio (Henderson *et al.*, 2001; Navas *et al.*, 2011).

El MOHID (MOdelo HIDrodinámico) fue desarrollado por el Centro de Investigaciones Marinas y Tecnología Ambiental (MARETEC) perteneciente al Instituto Superior Técnico de la Universidad Técnica de Lisboa, Portugal. Es un sistema de módulos acoplados que permite estimar desde el hidrodinámico hasta el transporte de sedimentos, permitiendo además la incorporación de oleaje, vientos, etc. El MOHID adopta una filosofía integrada, para la simulación modular de una serie de procesos (físicos, químicos y ecológicos) a diferentes escalas. El sistema implementa modelos anidados y la activación/desactivación de más de 50 módulos según las necesidades del usuario (Coelho *et al.* 2002; Santos *et al.* 2002).

En el estuario de Bahía Blanca se han implementado modelos numéricos con distintos objetivos, desde describir las características hidrodinámicas (Etala, 2000; Pierini, 2007; Pierini *et al.*, 2008a; Pierini *et al.*, 2013; Campuzano *et al.*, 2014), analizar efectos potenciales del sistema de descarga de aguas residuales (Pierini *et al.*, 2008b; Pierini *et al.*, 2012) o de derrames de petróleo (Pierini *et al.*, 2008c), estudiar el flujo de sedimentos en suspensión (Campuzano *et al.*, 2008), inclusive para investigar los fenómenos de dispersión y retención larval de especies de crustáceos (Cuesta, 2010; Miguel, 2010) y la erosión de las marismas debido a la dinámica interacción entre el *Neohelice granulata* y *Sarcocornia perennis* (Minkoff *et al.*, 2006). Sin embargo, hasta la fecha no se ha efectuado una modelación numérica, para evaluar el aporte de sedimentos debido a la actividad bioturbadora de *Neohelice granulata* en el estuario de Bahía Blanca

En este contexto, la hipótesis sobre la que se trabajó en éste capítulo es que *“las diferencias eco-sedimentarias e hidrodinámicas encontradas hasta el momento en los microhábitats estudiados, se traducirán en diferentes aportes sedimentarios desde los intermareales a la columna de agua”*. Se abordó el objetivo general de analizar el aporte de sedimento en suspensión debido a la actividad bioturbadora de *Neohelice granulata*, en Villa del Mar y Puerto Cuatrerros, utilizando diversos enfoques; desde experimentos de campo hasta el modelado numérico.

5.2. MATERIALES Y MÉTODOS

Trabajo de campo

Los experimentos a campo se realizaron durante los meses de noviembre y diciembre de 2015 en Villa del Mar y Puerto Cuatrerros. Se preseleccionaron microhábitats visualmente identificables, caracterizados por presentar diferente composición vegetal y condiciones sedimentarias e hidrodinámicas; dos en el intermareal de Villa del Mar (VdM1 y VdM2) y dos en Puerto Cuatrerros (PC1 y PC2) (descritos previamente en el capítulo II). Estos experimentos se llevaron a cabo siguiendo la metodología de Escapa (2007), quien estudió el efecto de *Neohelice granulata* en el balance sedimentario del intermareal de Almirante Brown (sector interno del estuario de Bahía Blanca).

En cada uno de los cuatro microhábitats se estimó la cantidad de sedimento de los montículos biogénicos generados por la bioturbación de *Neohelice granulata*. Los muestreos se efectuaron durante marea baja, cuando el área queda expuesta. Se trazaron transectas de 20 metros paralelas al submareal y sobre las mismas se arrojaron al azar cuadrantes con marco de metal de 0,25m² (4 réplicas). De cada cuadrante se recolectaron todos los montículos biogénicos depositados en la entrada de las cuevas activas. El material procedente de cada cueva individual se almacenó en frascos rotulados y, dentro de una misma bolsa también rotulada, los que conformaban la misma parcela. Todas las muestras fueron llevadas al laboratorio para su posterior análisis. Se realizaron réplicas de ésta experiencia (Figura 44a).

Además, se seleccionaron aleatoriamente 10 cuevas activas en cada microhábitat y se recolectaron los montículos frescos. Cada una de estas cuevas fue marcada con una estaca rotulada. Luego de dos ciclos de marea (24 horas), se regresó al lugar y se observó si las cuevas habían sido excavadas nuevamente. En éste caso se colectaron los nuevos montículos depositados en la entrada de cada cueva para calcular la tasa de remoción diaria de sedimento debido a la actividad de *Neohelice granulata*. El material se trasladó al laboratorio para su posterior análisis. Se realizaron réplicas de ésta experiencia (Figura 44b).

A partir del conjunto de datos relevados en el capítulo IV (estudio de la arquitectura de las cuevas), se confeccionaron imitaciones de éstas con tubos de PVC (de 3 cm de diámetro y 30 cm de largo). Cinco tubos se insertaron, durante marea baja, en el sustrato de cada microhábitat, para evaluar el efecto de las cuevas en el atrapado de sedimento. Luego de dos ciclos de marea (24 horas) se retiraron los tubos y se colectó el sedimento acumulado. Posteriormente el material se trasladó al laboratorio para su posterior análisis. Se realizaron réplicas de ésta experiencia (Figura 44c).

Para determinar la cantidad de sedimento de los montículos erosionados por las corrientes de marea, se seleccionaron cuevas activas con montículos biogénicos frescos y se extrajeron los ocupantes de éstas. Los montículos fueron medidos y fotografiados, y posteriormente se instalaron 4 cajas de exclusión de cangrejos (0,25m² de enrejado plástico) en cada microhábitat. Las cajas fueron colocadas rodeando las cuevas y sus montículos, de esta manera se evitó que los cangrejos entren a las cuevas y remuevan más sedimento. Después de dos ciclos de marea (24 horas) los montículos excluidos fueron nuevamente medidos, fotografiados y el material se recolectó para su posterior análisis en el laboratorio. Se realizaron réplicas de ésta experiencia (Figura 44d).

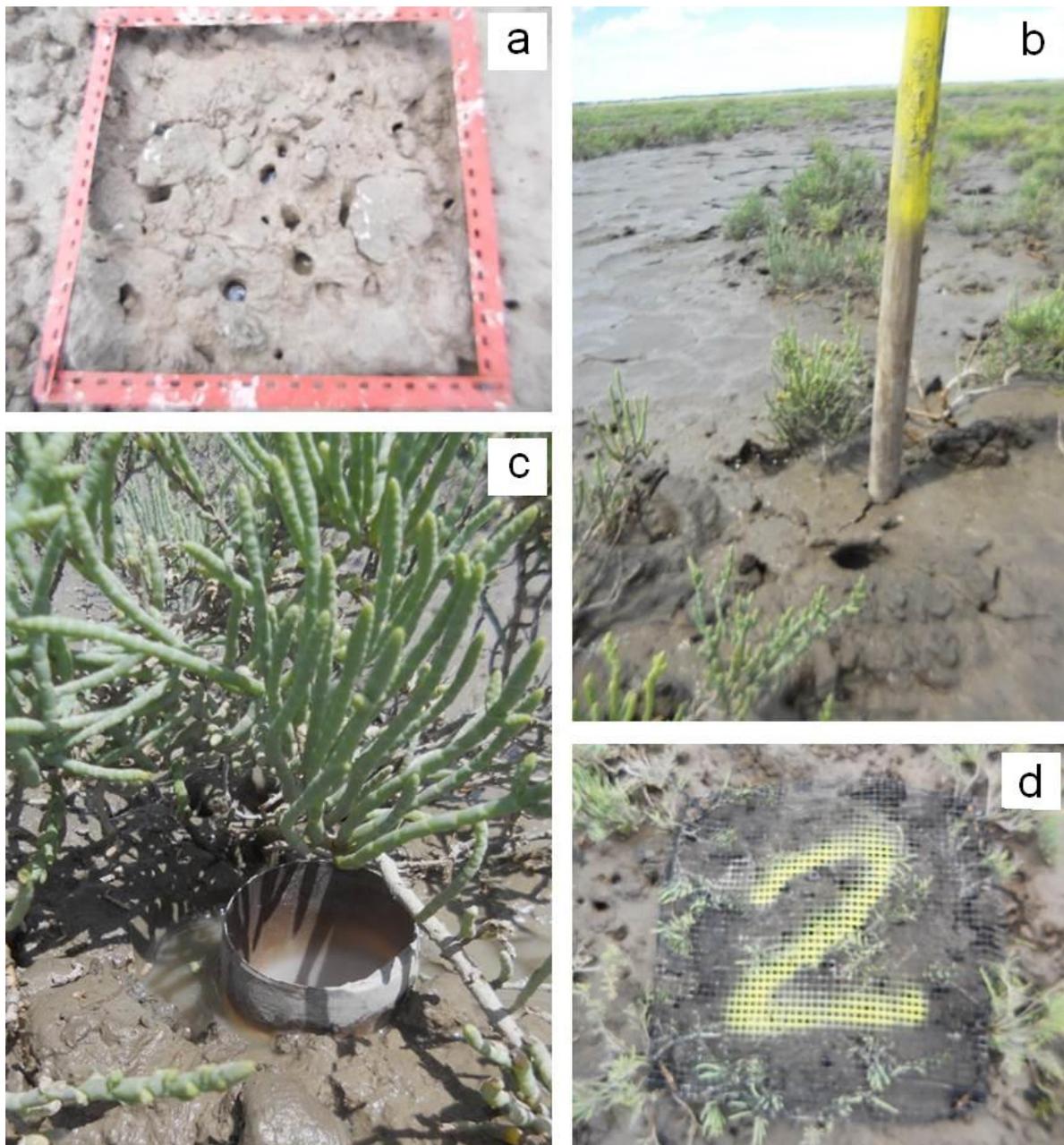


Figura 44. Ensayos experimentales a campo **a)** Identificación y recolección de los montículos biogénicos dentro de cuadrantes **b)** Cuevas marcadas con estacas para calcular la remoción diaria de sedimento **c)** Imitaciones de las cuevas con tubos de PVC insertados en el sustrato (la elevación de la imitación de la cueva fue sólo a efectos de visualización, posteriormente a la fotografía se insertó el tubo al mismo nivel del intermareal) **d)** Cajas de exclusión de cangrejos rodeando las cuevas y sus montículos.

Trabajo de laboratorio

Todos los sedimentos recolectados fueron secados en estufa a 60°C durante 7 días hasta alcanzar un peso constante, posteriormente se pesaron con balanza de precisión (Error 0.0001 gr). La metodología de cálculo para los sedimentos muestreados se basó en Escapa (2007):

- Sedimento en montículos:

La cantidad de sedimento que representa el montículo individual de cada cueva fue expresada como $g.cueva^{-1}$. La cantidad de sedimento que representan todos los montículos presentes en $1m^2$ fue expresado como $g.m^{-2}$.

- Sedimento removido:

La cantidad de sedimento removido por cangrejos por día, se calculó como la tasa de remoción de sedimento por cueva y fue expresado como $g.cueva^{-1}.día^{-1}$. Para estimar la tasa de remoción de sedimento por m^2 ($g.m^{-2}.día^{-1}$), se utilizó la siguiente ecuación:

$$TRS_j = SR_j \cdot DCA$$

Donde TRS es la tasa de remoción de sedimento en $1m^2$, SR es el sedimento seco removido para una cueva individual en un día y DCA es la densidad de cuevas activas promedio en $1 m^2$ de cada microhábitat (dato extraído del capítulo II).

- Sedimento entrampado:

El sedimento entrampado en las imitaciones de las cuevas (tubos de PVC) fue expresado como $g.imitación\ de\ cueva^{-1}.día^{-1}$. Mientras que para estimar el sedimento entrampado por m^2 ($g.m^{-2}.día^{-1}$) se utilizó la siguiente ecuación:

$$STEni = SENi \cdot DC$$

Donde $STEni$ es el sedimento entrampado por m^2 , $SEni$ es el sedimento entrampado en una cueva individual en un día y DC es la densidad de cuevas promedio en $1m^2$ de cada

microhábitat (dato extraído del capítulo II). En éste caso se utiliza el dato de cuevas totales, ya que todas entranpan sedimento; sean activas o no.

- Sedimento erosionado:

Para determinar la cantidad de sedimento erosionado de los montículos se procedió a calcular el volumen inicial y final a través de datos tomados de morfometría y altura en diferentes puntos del montículo (distanciómetro Laser LDM-30 CEM, Error= $\pm 1,5$ mm). Conjuntamente con las fotografías (vistas laterales y superior), se estimó el volumen de los montículos. Con los valores de densidad aparente y porcentaje de humedad del sedimento (extraídos del capítulo II), se estimaron los pesos secos inicial y final de los montículos. Posteriormente, se calculó la diferencia entre los pesos secos de los montículos expuestos a las corrientes de marea, durante dos ciclos de marea completos y se expresó como $g.cueva^{-1}.día^{-1}$. Para estimar el sedimento erosionado por m^2 ($g.m^{-2}.día^{-1}$), se utilizó la siguiente ecuación:

$$STEr_i = SE_i \cdot DCA$$

Donde $STEr$ es el sedimento total erosionado en $1m^2$, SE es el sedimento seco perdido por erosión de un montículo de una cueva individual en un día y DCA es la densidad de cuevas activas promedio en $1m^2$ de cada microhábitat (dato extraído del capítulo II).

Análisis estadístico

Con la totalidad de los datos obtenidos se efectuó un análisis de estadística descriptiva. Se planteó la hipótesis nula de ausencia de diferencias entre los sitios y fue evaluada mediante análisis de varianza (ANOVA) de una vía (Zar, 1996). Se probaron previamente los supuestos de homocedasticidad y normalidad con los test de Bartlett ($p < 0,05$) y Shapiro Wilks ($p < 0,05$), respectivamente, y posteriormente los datos se transformaron con $\log(x+1)$. Se trabajó con el test de Tukey ($p < 0,05$) para las comparaciones múltiples *post-hoc*. Se utilizó la versión libre del software estadístico INFOSTAT® para realizar todos los análisis mencionados.

Modelo numérico

El MOHID fue utilizado para simular la hidrodinámica (2D integrado en columna) del estuario de Bahía Blanca. En tal sentido, se implementó el modelo calibrado y validado por Campuzano *et al.* (2014), al que se le incorporaron los módulos necesarios para representar el aporte de sedimento originado por la bioturbación de los cangrejos. Se analizó la evolución espacio-temporal del sedimento biodisponible desde las áreas intermareales a la columna de agua del estuario. Se ha tenido en cuenta el régimen de mareas, vientos y oleaje, de modo de poder predecir la dispersión del sedimento.

- Batimetría:

Para representar adecuadamente las áreas de estudio, se utilizó una batimetría de alta resolución (grilla de 50 m x 50 m) y desarrollada por Pierini (2007). La misma ha sido generada teniendo en cuenta los datos batimétricos e imágenes proporcionadas por sensores remotos (Pierini, 2007) (Figura 45). Hay que tener en cuenta que la batimetría es un factor importante en el modelado numérico, porque afecta las propiedades del flujo principalmente en áreas poco profundas o intermareales como es el caso del estuario Bahía Blanca. Además, controla la variabilidad espacial de la magnitud y dirección de las corrientes. Por consecuencia, una representación batimétrica precisa, es requisito fundamental para un modelado exitoso.

- Aportes Continentales:

Los principales afluentes del estuario se encuentran localizados en la parte más interna y sólo los arroyos Sauce Chico y Napostá Grande tienen una descarga permanente sobre el sistema. En nuestro estudio se utilizaron valores promedios mensuales de descarga, basados en datos monitoreados (Pierini, 2007; Campuzano *et al.*, 2014).

- Marea:

Los datos de marea fueron provistos gentilmente por el Consorcio de Gestión del Puerto de Bahía Blanca (CGPBB).

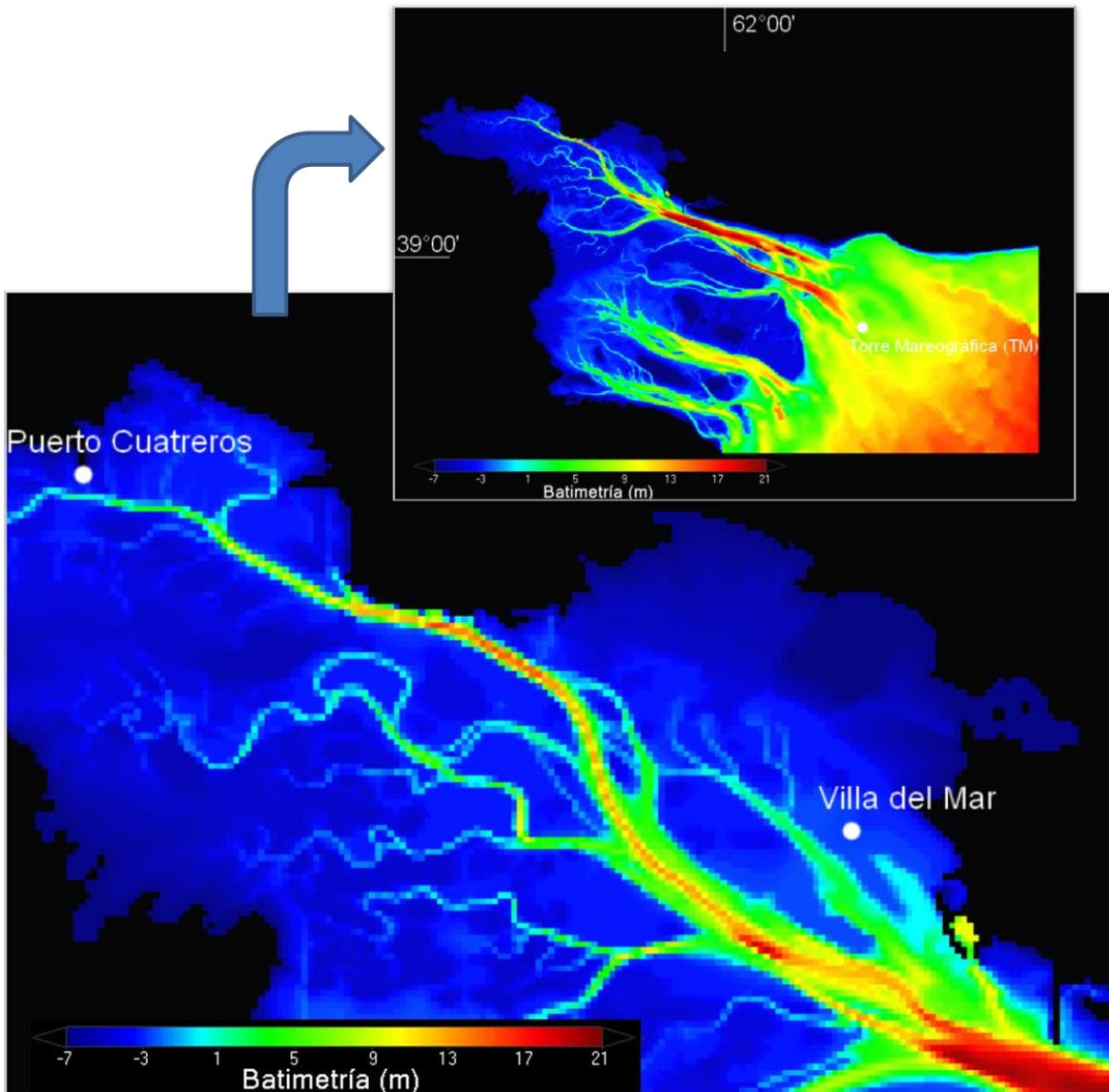


Figura 45. Batimetría del estuario de Bahía Blanca, destacando los sitios de muestreo (modificado de Pierini, 2007).

- Vientos:

Se empleó la intensidad y dirección del viento durante las fechas en que se realizaron los ensayos experimentales a campo. Los datos fueron provistos gentilmente por el CGPBB y la empresa privada OilTanking-Ebytem ($38^{\circ}49'59''S$; $62^{\circ}0,5'0,1''O$) situada muy próxima a Villa del Mar (6km).

- Olas:

Para generar olas se requiere una velocidad mínima del viento de 6 m/s. La altura y potencia de la ola irá aumentando en relación a la velocidad y a la duración del viento. La relación entre la velocidad del viento, su dirección constante y la distancia recorrida entre dos puntos es lo que denominamos Fetch. Por tanto, el Fetch es la extensión en el que el viento sopla sobre el mar en una misma dirección y con una velocidad constante. El número de horas que el viento ha estado soplando en la misma dirección lo denominamos persistencia. El Fetch se mide en metros y cuanto mayor sea, mayor será la altura de las olas (Rogala, 1997).

El MOHID tiene el módulo WAVES quien dentro de sus métodos de generación de olas superficiales tiene la opción de hacerlo mediante el Fetch, para predecir la altura significativa y el período de las olas (Seymour, 1977; Kang *et al.*, 1982). Como la propagación de la ola no se ha considerado explícitamente, se considera que el Fetch es adecuado para las zonas donde el oleaje del océano no incide directamente. Este es el caso del estuario de Bahía Blanca, donde principalmente se generan olas locales por efecto del viento. Por otro lado, el modelo a través de su módulo de interfase agua-aire (Interface air-water) incorpora la intensidad y dirección del viento, al igual que el esfuerzo de corte, recibiendo del módulo de ondas la información necesaria para calcular la rugosidad superficial del agua, la cual puede ser empleada en los módulos de Turbulencia e Hidrodinámico del MOHID. También los parámetros de la ola como velocidad orbital y excursión son empleados por el módulo de interfase sedimento-agua (Interface sediment-water) para calcular el esfuerzo de corte en el fondo marino, el cual será utilizado en la parte hidrodinámica y transporte de sedimento, controlando de esta forma los procesos de erosión y depositación (Franz *et al.*, 2014). El esfuerzo de corte es un proceso fundamental en el desarrollo de nuestro trabajo.

- Sedimentos:

Para el estuario de Bahía Blanca, la columna de agua es verticalmente homogénea y alcanza en promedio los 80 mg.l⁻¹ (Campuzano *et al.*, 2008). Es poco el ingreso de sedimento del Sauce Chico y Napostá Grande (promedio 25 mg.l⁻¹, respectivamente). Esto implica que el incremento del sedimento en el estuario se debe al accionar

hidrodinámico sobre las márgenes y zonas intermareales, donde los sedimentos resuspendidos durante las mareas altas y mediante el efecto del oleaje en las zonas intermareales, son arrastrados hacia el canal principal (Campuzano *et al.*, 2008).

El MOHID ya se encuentra estabilizado (*spin up*) y preparado para poder incorporar el aporte desde el fondo originado por la actividad de *Neohelice granulata* en Villa del Mar y Puerto Cuatros (Campuzano *et al.*, 2014). Esta tasa de emisión de material biodisponible, obtenido en los ensayos experimentales a campo, se utilizará teniendo en cuenta el esquema de cajas como el de la figura 46.

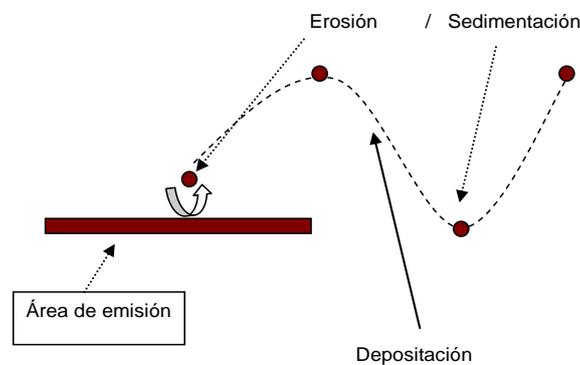


Figura 46. Representación esquemática del aporte de sedimento desde el fondo marino y sus procesos intervinientes

Este aporte de sedimento es incorporado al sistema dinámico, teniendo en cuenta la dispersión y los procesos de erosión y depositación a lo largo del tiempo. La implementación del modelo de transporte de sedimento cohesivo consiste en ajustar estos parámetros. Así, el transporte depende sólo de la ecuación de advección-difusión, con una velocidad de sedimentación incluida en la advección vertical. Esta velocidad es calculada considerando los efectos de la concentración de sedimento sobre la floculación basado en la fórmula propuesta por Nicholson y O'Connor (1986). En ésta ecuación se tiene en cuenta parámetros como la mineralogía de los sedimentos, el tamaño y la forma de las partículas. También deben ajustarse el esfuerzo de corte crítico de erosión y depositación, los cuales son responsables de controlar los flujos de sedimentos cohesivos entre la columna de agua y el fondo.

Los sedimentos cohesivos en suspensión se consideran una propiedad conservativa y consecuentemente la masa total en el dominio del modelo puede cambiar solamente debido a las descargas de los ríos, los flujos a través del fondo y los flujos hacia el océano. El intercambio entre la columna de agua y el fondo se calcula con la fórmula de erosión de Partheniades (Partheniades, 1965) y con la fórmula de depositación de Krone (Krone, 1962), una mayor descripción de las ecuaciones intervinientes se puede observar en Franz *et al.* (2014).

En éstas fórmulas se tienen en cuenta los valores críticos de esfuerzo de corte de erosión y de depositación correspondientes. Los sedimentos cohesivos se erosionan cuando los valores de esfuerzo de corte de fondo exceden los valores críticos de erosión, y son depositados cuando los valores de esfuerzo de corte de fondo son inferiores a los valores críticos de depositación (Tabla 14)

Parámetro	Abreviatura	Valor	Unidad
Esfuerzo de corte crítico de Erosión	<i>TE</i>	0,25	N m^{-2}
Tasa de Erosión	<i>E</i>	$1 \cdot 0 \cdot 10^{-5}$	$\text{kgm}^{-2}\text{s}^{-1}$
Esfuerzo de corte crítico de Depositación	<i>Tcd</i>	0,1	Nm^{-2}
Longitud de Rugosidad del fondo		$2,5 \cdot 10^{-3}$	m
Coefficiente de difusión horizontal		0,5	m^2s^{-1}

Tabla 14. Parámetros utilizados en la aplicación del modelo en Villa del Mar y Puerto Cuatros.

- Calibración:

Con el objeto de calibrar algunos parámetros del modelo, se compararon los valores obtenidos por Pratolongo *et al.* (2010) en Villa del Mar. Se corrió el modelo durante las mismas fechas (23 al 27 de Febrero del 2007) para cotejar el esfuerzo de corte (T_w), período de la ola (T_z) y altura significativa de la ola (H_s), entre el valor medido y el modelado por MOHID. Se utilizaron los vientos del periodo de muestreo (Figura 47). Esta comparación no se pudo realizar para Puerto Cuatros debido a la falta de antecedentes en esta zona.

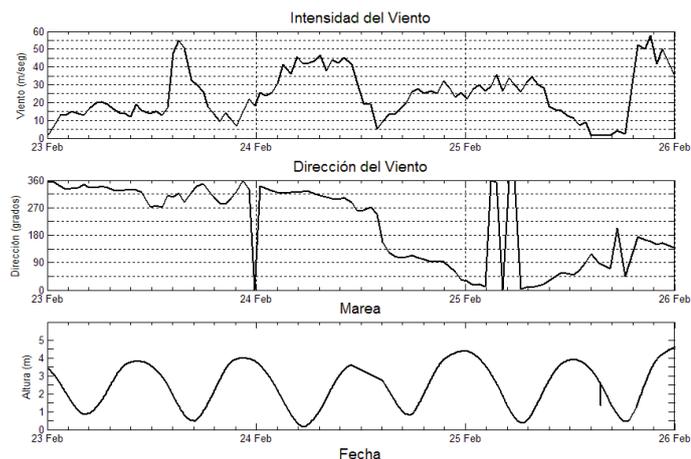


Figura 47. Intensidad y velocidad del viento en Villa del Mar relacionado al ciclo de marea de Puerto Belgrano, durante 23-26 febrero 2007.

- Dispersión de sedimento biodisponible:

Calibrado el modelo, se encuentra en condiciones de evaluar la dispersión del aporte de sedimento originado por la bioturbación desde el fondo. Se realizaron las corridas en Villa del Mar y Puerto Cuatrerros durante los correspondientes períodos de muestreo (Noviembre y Diciembre del 2015), utilizando los parámetros de la Tabla 15. En ambos sectores, el modelo fue corrido para verificar la dinámica de los sedimentos cohesivos, teniendo en cuenta la acción de las mareas, olas, vientos, corrientes y el flujo de agua dulce por aporte continental.

Parámetro	Villa del Mar	Puerto Cuatrerros
Dt	30 s	30 s
Dx (tamaño grilla)	50 m	50 m
Calentamiento (Spin Up)	2 días (4 ciclos de marea)	2 días (4 ciclos de marea)
Tiempo de corrida	4 días (8 ciclos de marea)	4 días (8 ciclos de marea)
Numero de Courant (parámetro de estabilidad del modelo)	5,6	5,6
Vientos	si	si
Olas	si	si

Tabla 15. Parámetros utilizados para las corridas del modelo.

5.3. RESULTADOS

Ensayos experimentales a campo

Los resultados del relevamiento de montículos biogénicos de *Neohelice granulata*, mostraron que existen diferencias significativas entre la cantidad de sedimento que representa un montículo de cada cueva en los diferentes microhábitats ($F=5,08$; $p<0,05$). Los montículos fueron más grandes en Villa del Mar (promedio de 243,09 g.cueva⁻¹ en VdM1 y 205,83 g.cueva⁻¹ en VdM2) que en Puerto Cuatrerros. Los más pequeños se encontraron en la planicie de Puerto Cuatrerros (promedio de 51,96 g.cueva⁻¹ en PC2) (Figura 48a). Con respecto al sedimento que representa los montículos de cuevas en un m², no se encontraron diferencias significativas entre los microhábitats analizados ($F=1,10$; $p>0,05$). A pesar de eso, podemos decir que el mayor peso de montículos en 1m² se encontró en VdM1 (promedio de 3425,12 g.m²) y el menor en PC1 (promedio de 1968,83 g.m²) (Figura 48b).

La tasa de remoción de sedimento en cuevas individuales no fue estadísticamente diferente entre los microhábitats ($F=0,32$; $p>0,05$). Sin embargo, se encontró que las cuevas de VdM1 removieron más sedimento (promedio de 27,12 g.cueva⁻¹.día⁻¹) que las cuevas de las marismas analizadas (Figura 49a). Mientras que la tasa de remoción de sedimento por m² si mostró diferencias significativas entre los microhábitats ($F=5,30$; $p<0,05$). La planicie de marea de Puerto Cuatrerros (PC2) presentó una tasa de remoción por m² más alta (promedio de 1091,51 g.m⁻².día⁻¹), si la comparamos con los sitios vegetados (Figura 49b).

El sedimento entrampado en las imitaciones de cuevas fue estadísticamente diferente entre los microhábitats ($F=6,67$; $p<0,05$). La tendencia muestra que las cuevas de los sitios más bajos de los intermareales estudiados (VdM2 y PC2) entrapan más sedimento que los sitios más altos (VdM1 y PC1). Mientras que el microhábitat que más entrapa sedimento es PC2 (promedio de 21,29 g. imitación de cueva⁻¹. día⁻¹) (Figura 50a). El sedimento entrampado en las imitaciones de cuevas por m² también fue estadísticamente diferente entre los microhábitats ($F=15,95$; $p<0,01$) y la tendencia volvió a ser la misma; los sitios más bajos de los intermareales estudiados entraparon más sedimento que los sitios más altos. Las diferencias entre la planicie

de marea y las marismas se acrecentó: PC2 entrampó una cantidad de sedimento por m^2 mucho mayor (promedio de $2096,01 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{día}^{-1}$), comparada con los sitios de marisma (Figura 50b).

El sedimento erosionado a partir de los montículos biogénicos de cuevas individuales no fue estadísticamente diferente entre los microhábitats ($F=1,39$; $p>0,05$). Sin embargo, se encontró que los montículos de las cuevas de los microhábitats de Villa del Mar se erosionaron más (VdM1 promedio de $90,39 \text{ g}\cdot\text{cueva}^{-1}\cdot\text{día}^{-1}$ y VdM2 promedio de $88,81 \text{ g}\cdot\text{cueva}^{-1}\cdot\text{día}^{-1}$) que las cuevas de los microhábitats de Puerto Cuatrerros (Figura 51a). Mientras que la erosión de montículos biogénicos por m^2 si mostró diferencias significativas entre los microhábitats ($F=7,17$; $p<0,05$). La planicie de marea de Puerto Cuatrerros (PC2) presentó una erosión de montículos por m^2 mucho mayor (promedio de $2950,75 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{día}^{-1}$), comparada con los sitios de marisma (Figura 51b).

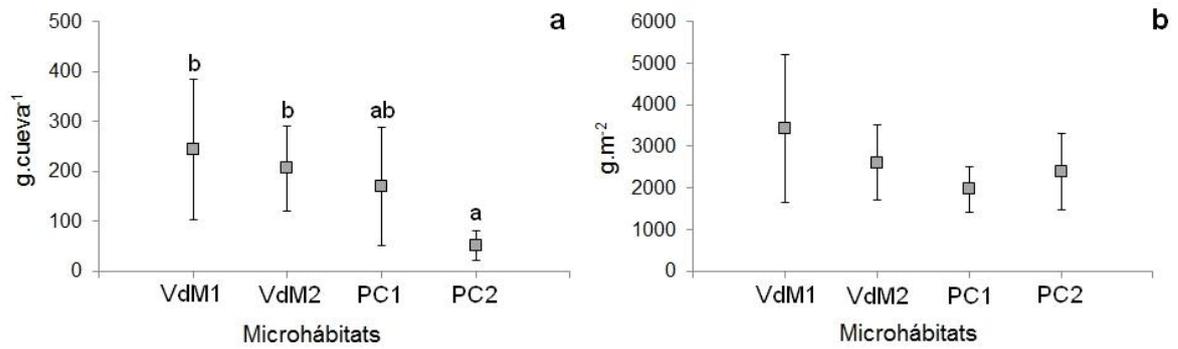


Figura 48. Sedimento seco que representan los montículos

a. de una cueva individual **b.** en 1m², en los diferentes microhábitats.

Se muestra la media ± el desvío estándar. Prueba de Tukey (letras iguales indican que no hay diferencias significativas $\alpha = 0,05$).

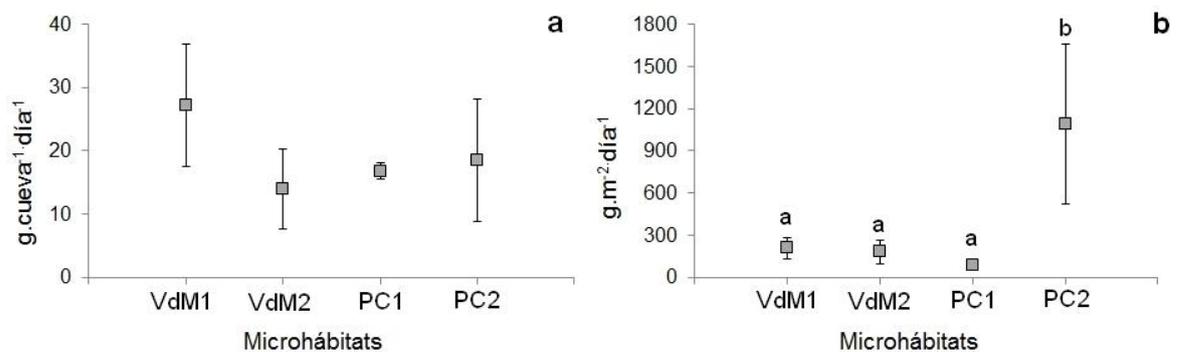


Figura 49. Tasa de remoción diaria de sedimento seco

a. de una cueva individual **b.** en 1 m², en los diferentes microhábitats.

Se muestra la media ± el desvío estándar. Prueba de Tukey (letras iguales indican que no hay diferencias significativas $\alpha = 0,05$).

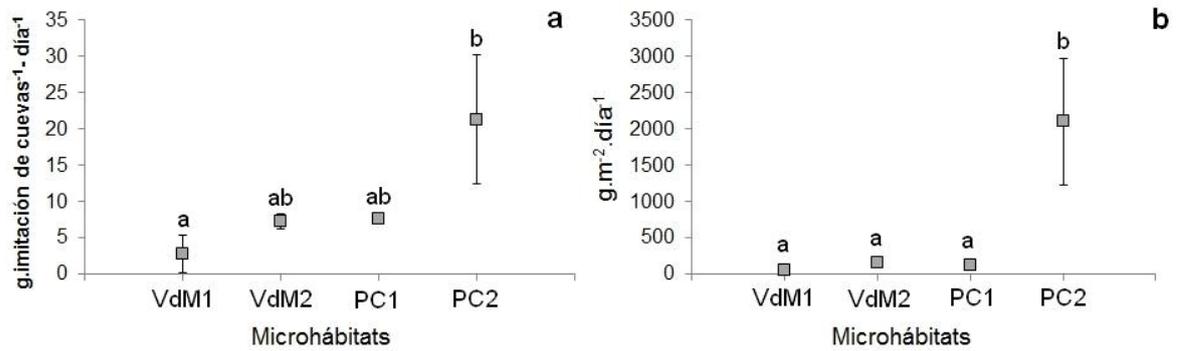


Figura 50. Entrampamiento diario de sedimento seco

a. en una imitación de cueva **b.** en 1 m², de los diferentes microhábitats.

Se muestra la media \pm el desvío estándar. Prueba de Tukey (letras iguales indican que no hay diferencias significativas $\alpha = 0,05$).

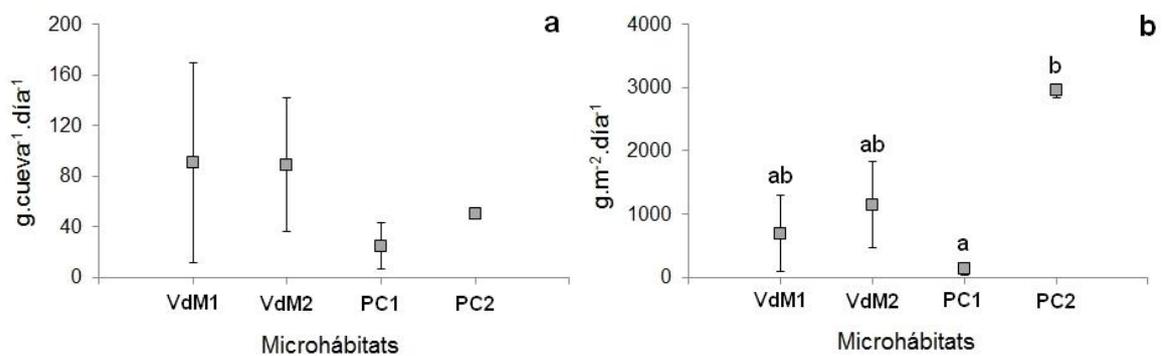


Figura 51. Erosión diaria de sedimento seco en montículos

a. de 1 cueva individual **b.** en 1 m², de los diferentes microhábitats.

Se muestran la media \pm el desvío estándar. Prueba de Tukey (letras iguales indican que no hay diferencias significativas $\alpha = 0,05$).

Modelado numérico

- Calibración:

Durante el periodo de calibración, el modelo ha sido corrido para las fechas correspondientes a Pratalongo *et al.* (2010), incorporando el módulo de oleaje. La marea ingresa al estuario de Bahía Blanca por su margen sur y se propaga a través de las bahías y canales. A medida que avanza la marea, el agua comienza a cubrir las grandes áreas intermareales, amplificando la zona sumergida. Las velocidades de corriente se reducen hacia los canales interiores del estuario, debido a la relación directa entre velocidad, profundidad y superficie. Durante las mareas altas, las conexiones entre canales aumentan, favoreciendo el intercambio de agua entre bahías adyacentes. Cuando baja la marea el agua drena desde los canales interiores hacia el Canal Principal y sale con intensidades mayores por las áreas centrales y más profundas de los canales (Figura 52). La distribución espacial del campo de olas, en dos estados de marea se muestra en la figura 53.

Además, las corridas del modelo brindaron información hidrodinámica sobre la campaña correspondiente a febrero de 2007, usada para la calibración (Figura 54). Los resultados de nivel de marea alcanzados en el modelo, fueron similares a los obtenidos por estos autores (Pratalongo *et al.*, 2010). Mientras que los valores de esfuerzo de corte, altura de las olas y periodo de las olas (T_w , T_z y H_s , respectivamente), se utilizaron para comparar los valores medidos por estos autores y los modelados. Se obtuvieron buenas correlaciones entre estos parámetros. Los coeficientes de correlación (r) fueron superiores a 0,70 ($r_{T_w}=0,99$, $r_{T_z}=0,79$ y $r_{H_s}=0,85$). Mientras que los valores de determinación (R^2) fueron superiores a 0,60 (Figura 55).

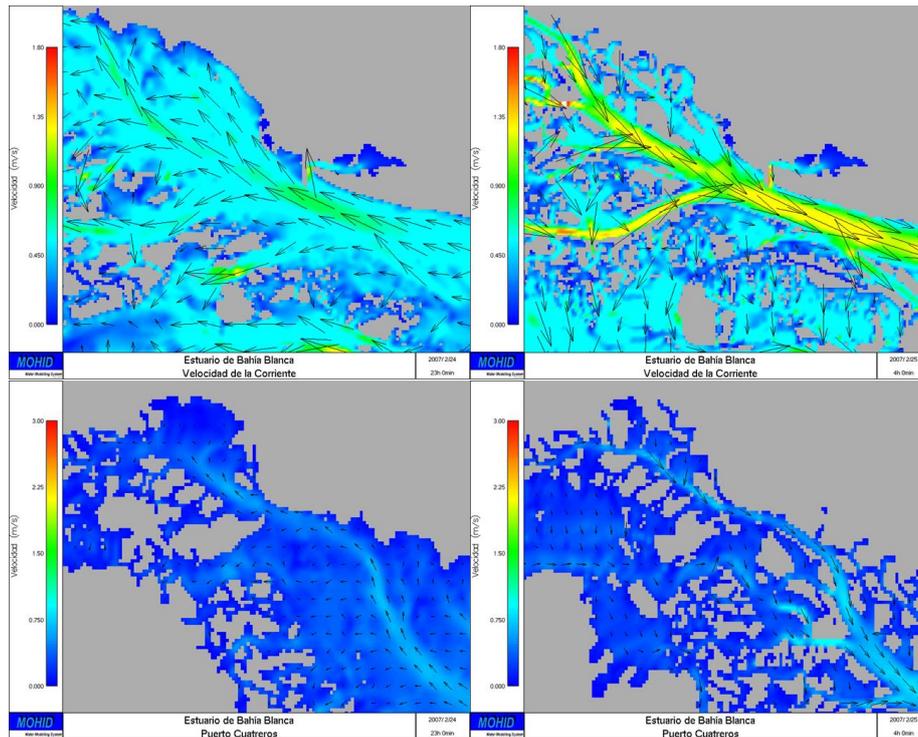


Figura 52. Representación del campo de corrientes en la zona media (arriba) y en la zona interna (abajo) del Canal Principal. A la derecha se observa en marea creciente (23 hs del 24-2-2007) y a la izquierda en marea bajante (4 hs del 25-2-2007).

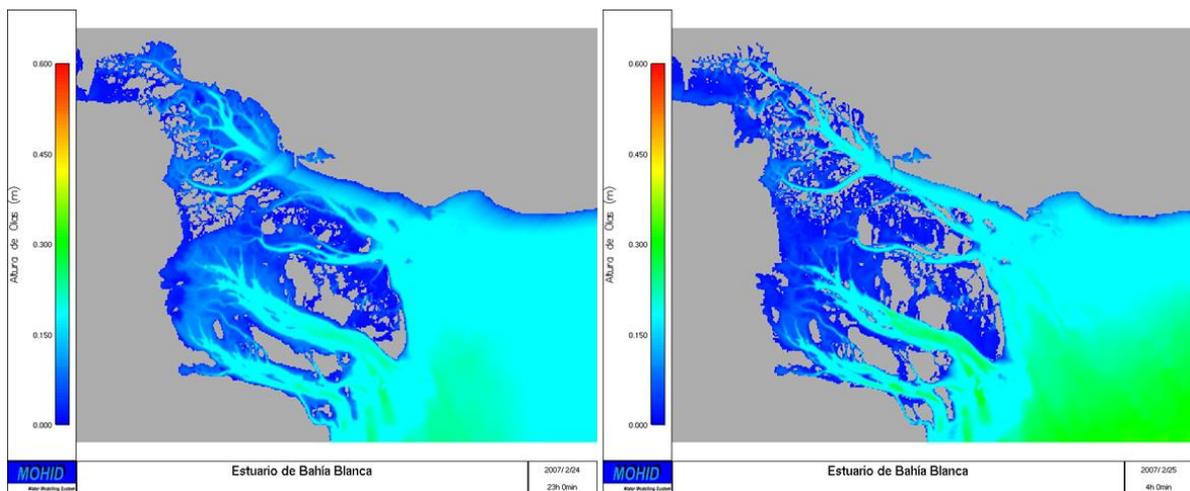


Figura 53. Distribución espacial de la altura de ola, en dos estados de marea diferentes (derecha: 23 hs del 24-2-2007; izquierda: 4 hs del 25-2-2007).

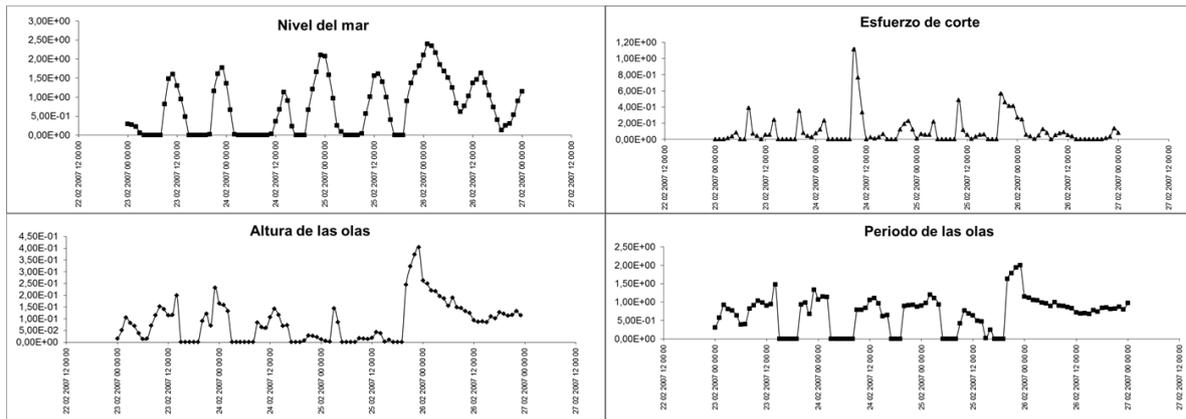


Figura 54. Resultados del modelado en Villa del Mar para las fechas correspondientes a Pratalongo *et al.* (2010).

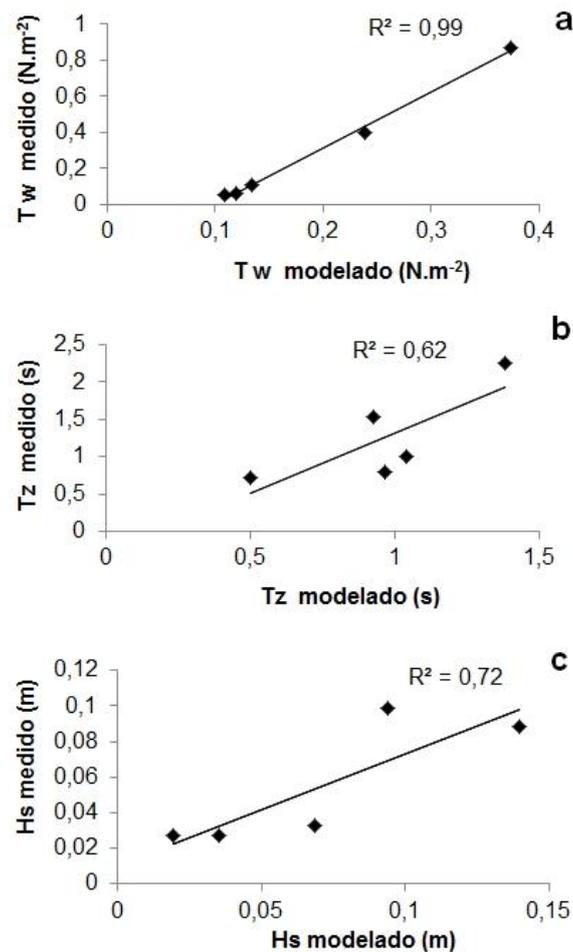


Figura 55. Correlación entre los valores medidos (Pratalongo *et al.*, 2010) y los valores modelados de los constituyentes de las olas en Villa del Mar.

a. Esfuerzo de corte (T_w) **b.** Periodo de las olas (T_z) **c.** Altura de las olas (H_s).

- Modelación de la dispersión del sedimento biodisponible:

Una vez calibrado el modelo se procedió a realizar las corridas durante las fechas de campaña. De las salidas de campo, se eligieron al azar las del 25 al 27 de noviembre en Villa del Mar y 14 y 15 de diciembre de 2015 en Puerto Cuatrerros. Como se puede apreciar en las Figura 56 y 57, la distribución del campo espacial de corrientes se encuentra dentro de los órdenes de magnitud, reportados por otros autores (Campuzano *et al.*, 2014).

Los resultados de la modelación mostraron que los biosedimentos se resuspenden durante la marea alta y se distribuyen en la columna de agua hasta homogenizarse. En Villa del Mar, permanecen dentro del área hasta ingresar al Canal Principal. El tiempo de residencia del sedimento en la columna de agua, visualizado a través del modelado, fue menor a 24 horas (Figura 58). Por otra parte, en Puerto Cuatrerros, el sedimento biodisponible se movilizó a través de los canales interiores durante varios ciclos de marea, contribuyendo, en parte, a la carga sedimentaria de esos sitios. Como puede visualizarse en la figura 59d, parte del sedimento llega al Canal Principal y otra parte reingresa a la zona más interna. El tiempo de residencia de este sedimento en la columna de agua fue mayor a 24 horas (Figura 59).

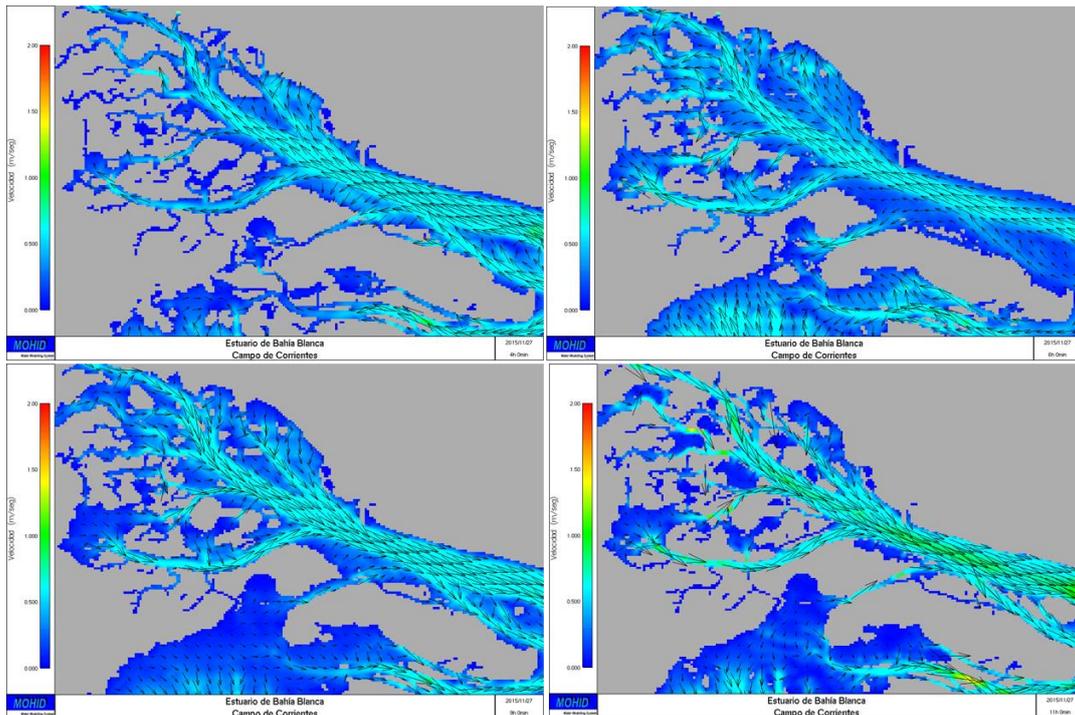


Figura 56. Representación del campo de corrientes en la zona media del Canal Principal (Villa del Mar). Las imágenes superiores en marea creciente (4 y 6 hs del 27-11-2015) y las imágenes inferiores en marea bajante (9 y 11 hs del 27-11-2015).

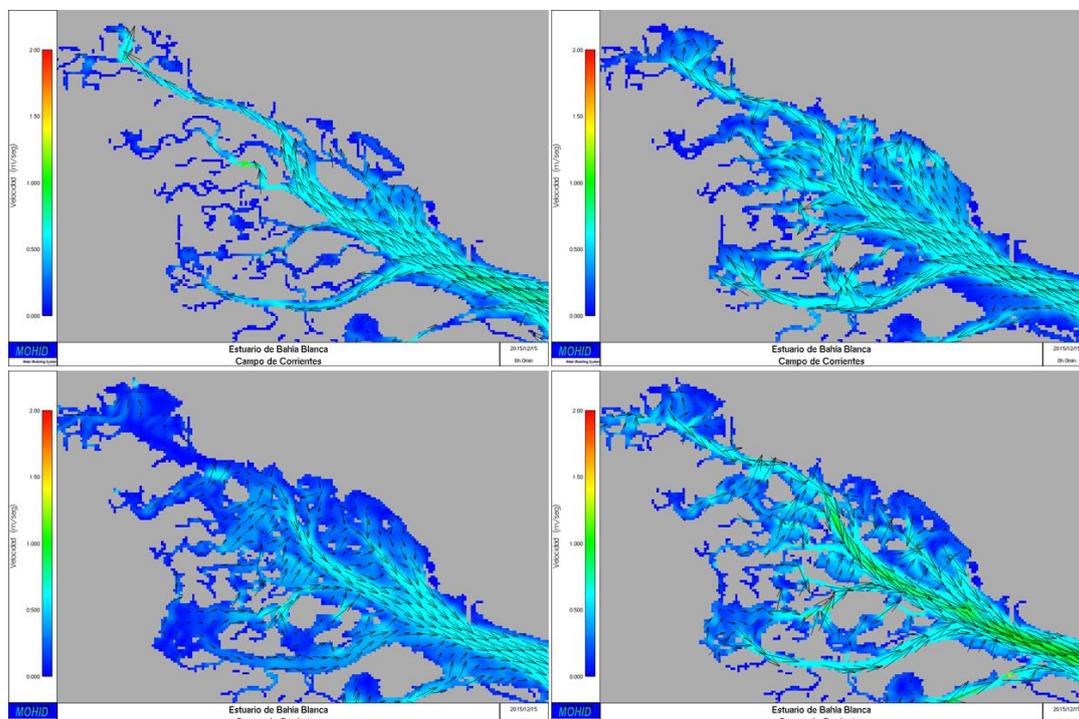


Figura 57. Representación del campo de corrientes en la zona interna del Canal Principal (Puerto Cuatreros). Las imágenes superiores en marea creciente (6 y 8 hs del 15-12-2015) y las imágenes inferiores en marea bajante (11 y 13 hs s del 15-12-2015).

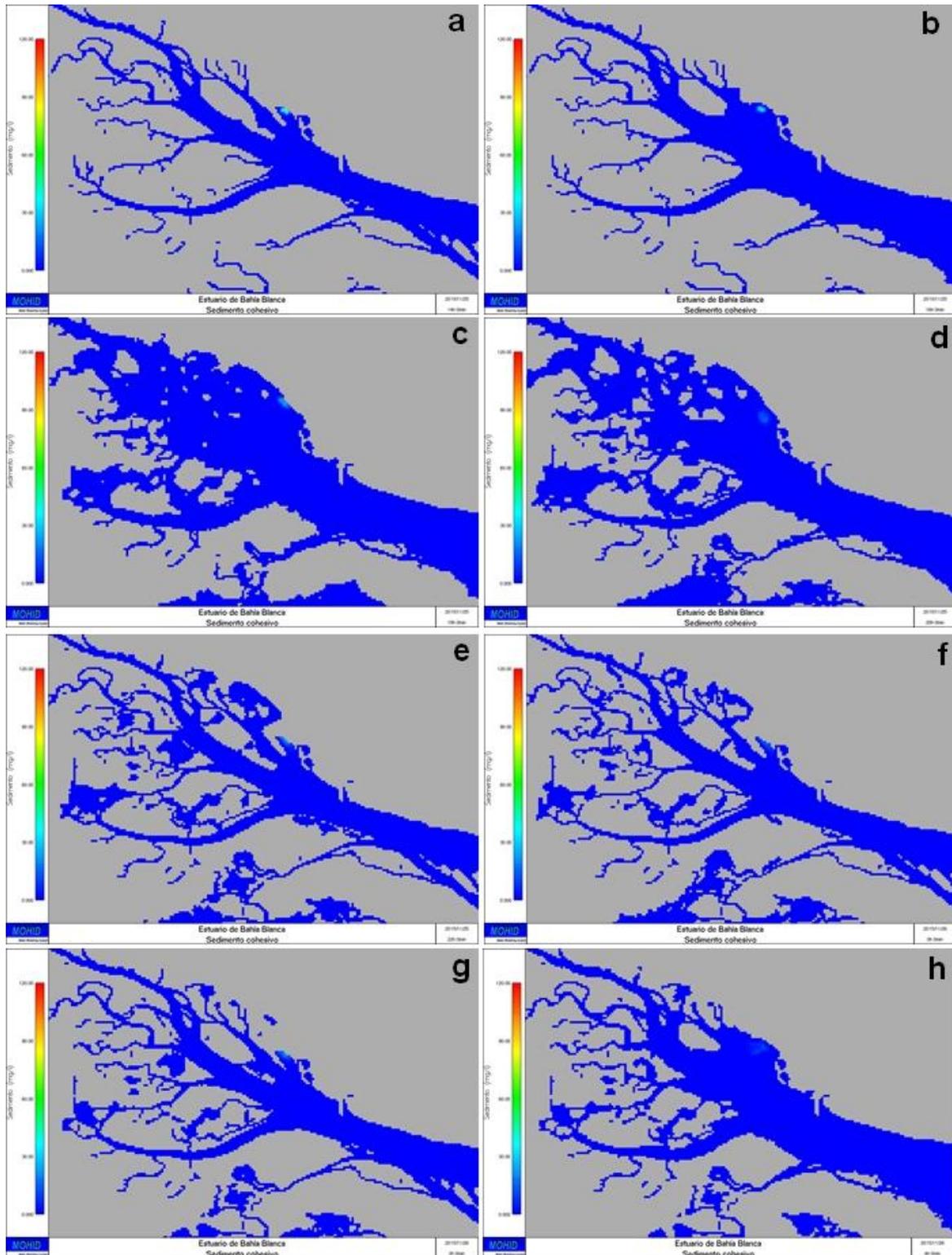


Figura 58. Biosedimento en suspensión en la columna de agua **a.** 14 hs **b.** 16 hs **c.** 18 hs **d.** 20 hs **e.** 22 hs del 25-11-2015 y **f.** 00 hs **g.** 02 hs **h.** 04 hs del 26-11-2015 en Villa del Mar.

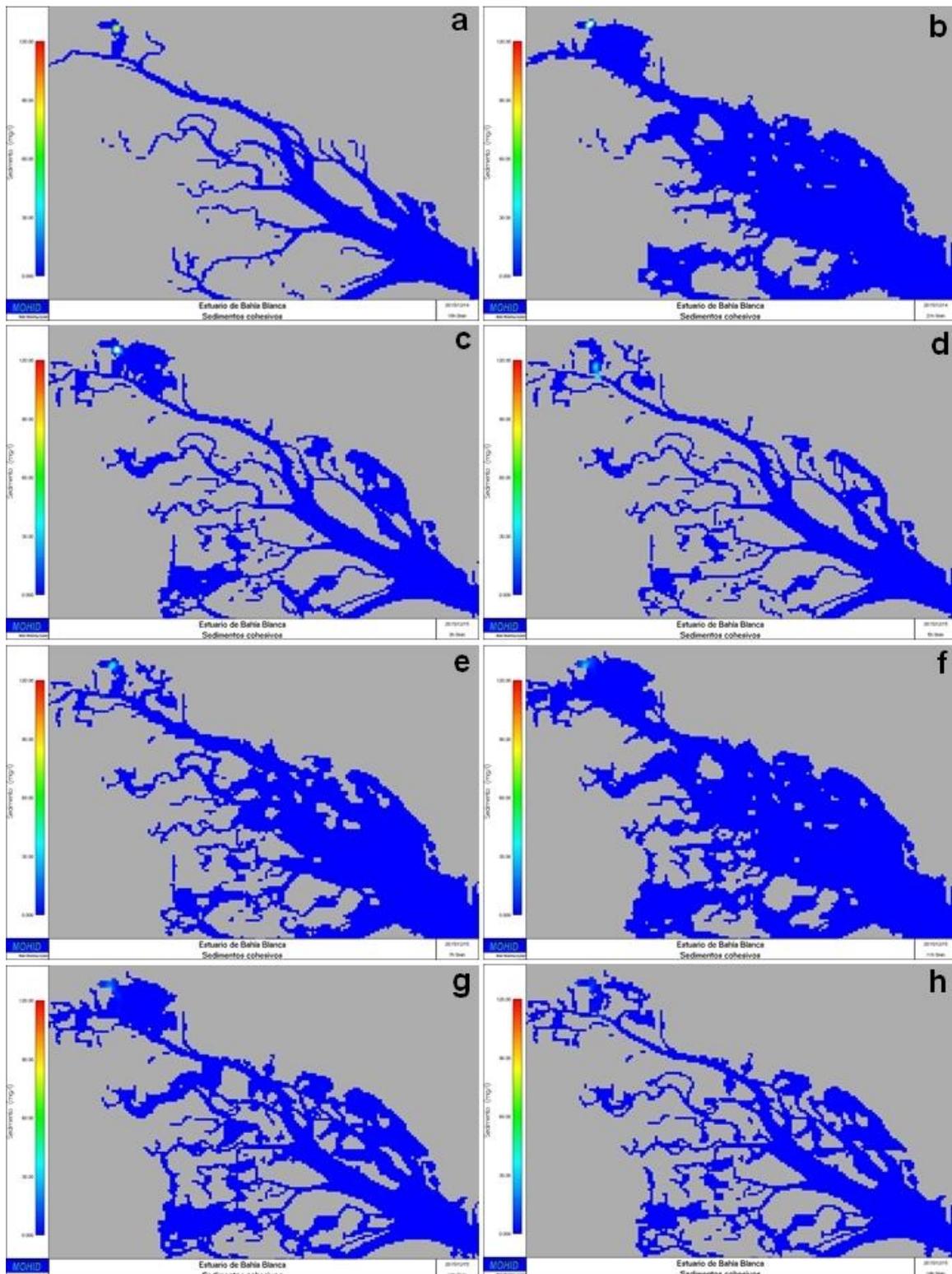


Figura 59. Biosedimento en suspensión en la columna de agua **a.** 15 hs **b.** 21 hs del 14-12-2015 y **c.** 03 hs **d.** 05 hs **e.** 07 hs **f.** 11 hs **g.** 14 hs **h.** 18 hs del 15-12-2015 en Puerto Cuatrerros.

5.4. DISCUSIÓN

Neohelice granulata ha sido usualmente catalogado como un ingeniero ecosistémico debido a su gran actividad cavadora y su potencial efecto en las características de los sedimentos intermareales. Los experimentos realizados muestran que la presencia y la actividad de este cangrejo tiene efectos más intensos que los producidos por la sola presencia de sus cuevas.

El peso seco de los montículos de cuevas individuales fue diferente entre los microhábitats. Los montículos fueron más grandes en las marismas que en la planicie de marea, concordando con Escapa (2007) quien realizó esta comparación entre los microhábitats de Almirante Brown, dentro del sector interno del estuario de Bahía Blanca. Si los montículos representan el sedimento excavado dentro de la cueva, es lógico suponer que cuevas pequeñas producirán montículos más pequeños, como es el caso de las cuevas de la planicie de marea de Puerto Cuatros (PC2). Por otro lado, el peso seco de los montículos por m^2 no mostró diferencias significativas entre los microhábitats. Creemos que la gran densidad de cuevas activas presentes en el sitio PC2, compensa la cantidad de sedimento que representan los pequeños montículos de éste microhábitat. Los montículos biogénicos, producto de la excavación y mantenimiento de cuevas por parte de los cangrejos contribuyen a la rugosidad de fondo, potencialmente aumentando el atrapamiento de partículas dentro de las cuevas (Yager *et al.*, 1993; Botto *et al.*, 2006).

La tasa de remoción diaria de sedimento para cuevas individuales no fue diferente entre los microhábitats, coincidiendo con Escapa (2007). Este autor tampoco encontró diferencias en la tasa de remoción de sedimento en cuevas tubulares. Sin embargo, nuestros resultados muestran que, las cuevas de la planicie de marea (PC2) removieron mayor cantidad de sedimento por día en cuevas individuales, comparado con lo removido en las marismas, pero esto resultó sin significancia estadística. En relación a la tasa de remoción diaria de sedimento por m^2 , las diferencias encontradas entre los microhábitats, se debieron a la mayor densidad de cuevas activas que habitan en PC2. En Mar Chiquita, Iribarne *et al.*, (1997) encontraron que esta especie remueve $2,5 \text{ kg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{día}^{-1}$ en zonas de marisma y $6 \text{ kg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{día}^{-1}$ en zonas de planicie de

marea. Para los cangrejales de Almirante Brown, Escapa *et al.*, (2008) cita valores de $1,4 \text{ kg.m}^{-2}.\text{día}^{-1}$ en marismas y $2,5 \text{ kg.m}^{-2}.\text{día}^{-1}$ en planicies de marea. Los valores de remoción de sedimento hallados por estos autores son superiores a los obtenidos en esta Tesis. El proceso de remoción continua de sedimento genera un coeficiente de bioturbación muy alto, estimado experimentalmente en $250 \text{ cm}^2.\text{año}^{-1}$ para zonas de planicies desnudas de Mar Chiquita (Wheatcroft, 1992; Fanjul *et al.*, 2007).

La experiencia de utilizar imitaciones de cuevas, resultó útil a la hora de cuantificar el sedimento entrampado en ellas. Las cuevas construidas en la planicie de marea de Puerto Cuatros entramparon mayor cantidad de sedimento, individualmente y por unidad de superficie, que en las zonas de marismas. Escapa (2007), para Almirante Brown, dentro del sector interno del estuario de Bahía Blanca, también registró más sedimento entrampado en cuevas presentes en la planicie de marea. Este autor afirma que, en hábitats donde el flujo de energía es más bajo, como podría ser la zona interna del estuario, es de esperar que los organismos cavadores produzcan más entrampamiento de sedimento. Por lo tanto es lógico que la actividad cavadora tenga diferentes consecuencias dependiendo de las condiciones hidrodinámicas del sitio de estudio (Murray *et al.*, 2002). Las cuevas actúan como trampas pasivas de sedimento, pero dependiendo de la combinación entre densidad, arquitectura y elevación relativa con respecto a la marea, se generan diferentes tasas de entrampado en los distintos microhábitat de los intermareales. Estudios previos realizados en Mar Chiquita reportaron un promedio de $93 \text{ g.cueva}^{-1}.\text{día}^{-1}$ (Botto e Iribarne, 2000). Este valor es superior a lo obtenido en nuestros experimentos a campo.

Autores como Iribarne *et al.* (1997), Botto e Iribarne (2000), Botto *et al.* (2006) y Escapa *et al.* (2008) diferenciaron la calidad del sedimento entrampado según la arquitectura de las cuevas. Observaron que, las cuevas de forma tubular en zonas de marismas, son trampas de sedimento de fondo, mientras que las cuevas con forma de embudo construidas en planicies no vegetadas, son más eficientes colectoras de sedimentos en suspensión ricos en materia orgánica y detritos provenientes de la columna de agua. Esta última característica podría favorecer y aumentar la tasa de detritivoría del sitio. Además el entrampado de las cuevas es continuo durante todo el

año, ya que las cuevas persisten en gran número, aun durante el invierno (Escapa, 2007). En base estos conceptos formulados por los autores citados anteriormente, podemos concluir, para nuestras áreas de estudio que, si bien todas presentaron arquitectura tubular, las ubicadas en la planicie de marea entramparon más sedimento y con mayor proporción de materia orgánica (medido indirectamente en el sedimento removido, resultados ya expuestos en el capítulo II) que las construidas en las zonas de marismas.

La actividad cavadora del cangrejo expone sedimento a las corrientes, principalmente por la formación de montículos biogénicos. Aunque los montículos están presentes en todos los microhábitats, los mismos fueron erosionados diferencialmente en área de estudio, ya que el transporte de sedimento depende de la granulometría y de las influencias químicas, biológicas e hidrodinámicas de los sitios en cuestión (Botto e Iribarne, 2000). Los montículos fueron más erosionados en los microhábitat de Villa de Mar, aunque esta afirmación resultó sin significancia estadística. Nuestros resultados, sustentan la teoría propuesta por Escapa *et al.* (2008), quienes señalan que los montículos son más fácilmente erosionados en áreas con mayor velocidad de corriente, como es el caso de Villa del Mar, promoviendo una mayor pérdida neta de sedimento. Sin embargo teniendo en cuenta la densidad de cuevas activas por superficie de cada microhábitat (potencialmente generadoras de montículos biogénicos disponibles para ser erosionados por las mareas), se encontró una mayor erosión por m² en PC2. Los valores más altos de importación de sedimento dentro de las cuevas y exportación de sedimento a la columna de agua, hallados en PC2, destaca el dinamismo de la planicie de marea de Puerto Cuatrerros, comparado con las zonas de marismas.

Integrando los resultados de los cuatro experimentos a campo, podemos concluir que la actividad de remoción de *Neohelice granulata* es similar en los cuatro microhábitats, si se tiene en cuenta la tasa diaria calculada para cuevas individuales. Sin embargo, las cuevas de la planicie de marea entramparon más sedimento; en nuestro estudio lo podríamos relacionar con la naturaleza fina y no compactada del sedimento presente en el área. Además al no encontrarse plantas halófitas en la planicie, que promuevan la estabilización y la depositación sedimentaria, el sedimento podría ser

más fácilmente movilizado en la planicie desnuda. Por último, si se tiene en cuenta la erosión de montículos por unidad de superficie, podemos afirmar nuevamente que la biodisponibilidad del sedimento en la planicie de Puerto Cuatrerros es mayor.

Un modelo matemático es por definición un intento de aproximación y reproducción de fenómenos reales, y la optimización del rendimiento del mismo es una tarea compleja. La forma de calibración y validación puede realizarse siguiendo diversas metodologías, dependiendo de la disponibilidad de datos, características del cuerpo de agua y, sobre todo, del criterio de los modeladores (Hsu *et al.*, 1999). Una de las grandes ventajas del uso del modelado en el manejo integrado de zonas costeras, es que los conjuntos de datos recogidos en diferentes períodos e intervalos de muestreo, pueden integrarse en una sola herramienta para reproducir y analizar los diferentes procesos intervinientes en el cuerpo de agua.

Los resultados obtenidos a través de las simulaciones coincidieron con el modelo conceptual. El módulo hidrodinámico del MOHID ha sido calibrado para todo el estuario, sin embargo se cuenta con mayor cantidad de información sobre el Canal Principal que para el resto del estuario (Campuzano *et al.*, 2014). Los resultados concernientes a la calibración del modelo para efecto del oleaje y corrientes en Villa del Mar, presentaron un buen acorde entre los parámetros medidos y los parámetros modelados. No obstante, los altos coeficientes de correlación (0,99) y de determinación (0,99) obtenidos a partir de los valores de esfuerzo de corte, respondieron a un agrupamiento de datos, más que a un perfecto ajuste entre el valor medido y modelado.

El escaso aporte de sedimentos en el sistema, debido a la reducción del caudal de ríos y arroyos y la pequeña contribución de los sedimentos del mar abierto, implica que los márgenes de los canales y las extensas áreas intermareales deben considerarse como el principal contribuyente de sedimentos a la columna de agua (Campuzano *et al.*, 2008; Pierini *et al.*, 2008). De acuerdo con Campuzano *et al.* (2008) se está llevando a cabo un proceso de erosión en el área de estudio, donde los sedimentos son erosionados desde los márgenes del canal y eventualmente exportados a la plataforma continental. Las áreas submareales son una fuente residual de sedimentos más

compactados que necesitarían esfuerzos de corte más elevadas para erosionarse, mientras que en las áreas intermareales, el esfuerzo de corte necesario sería menor (Pierini *et al.*, 2008).

Los resultados de la modelación de la dispersión de sedimento biodisponible mostraron que los sedimentos de Puerto Cuatros se encontraron más tiempo en la columna de agua que los sedimentos provenientes de Villa del Mar. Este mayor tiempo de residencia en el área, estaría dado por las características geomorfológicas e hidrodinámicas características de la zona interna del estuario, donde coexisten numerosos canales de marea. En esta zona, el sedimento biodisponible alcanza canales interiores del estuario de Bahía Blanca, y contribuiría a una mayor depositación en estos sitios si se dan las condiciones propicias (menor velocidad implicaría mayor depositación), antes de ingresar al Canal Principal. De esta forma, podría indicarse que en la zona interna se producirían fenómenos de “retención” de la carga sedimentaria. Por otra parte, en Villa del Mar, en la zona media del estuario, los sedimentos se encontrarían afectados por corrientes que los conducirían hacia el Canal Principal. El sedimento biodisponible en la columna de agua podría exportarse hacia el océano a través de las corrientes residuales que se encuentran en la zona (Campuzano *et al.*, 2014). Hay que tener en cuenta que estos resultados son una primera aproximación del aporte de sedimento biodisponible por actividad de *Neohelice granulata*. El sedimento biodisponibles se va a distribuir según el campo de corrientes, vientos predominantes, efectos del oleaje, entre otros, pudiendo ser depositados en los fondos del Canal Principal o en los intermareales, o ser exportados a mar abierto.

Como se ha expuesto en éste capítulo, el sedimento biodisponible por la bioturbación de cangrejos es rápidamente erosionado. Sin embargo la depositación de este sedimento es un proceso lento, producto de la granulometría del mismo. Cabe destacar que Campuzano *et al.* (2008), realizando simulaciones de sedimentos cohesivos durante tres años de modelación en el estuario de Bahía Blanca, demostraron que en la zona más interna del Canal Principal la concentración de sedimentos cohesivos es estable disminuyendo hacia su desembocadura y su tasa de sedimentación es lenta. No obstante, la dirección e intensidad del viento tienen efecto

sobre la evolución espacio-temporal de los sedimentos suspendidos en el estuario (Campuzano *et al.*, 2008).

Los análisis a pequeña escala presentados en éste capítulo, muestran que la bioturbación de *Neohelice granulata* interactúa con procesos físicos locales, tales como las condiciones hidrodinámicas. Principalmente, éste factor puede afectar una amplia variedad de parámetros sedimentológicos de los sitios analizados. La especie bioturbadora tiende a desestabilizar el sustrato poniendo a disposición de las corrientes de marea y el oleaje, material fresco que en definitiva aumenta la carga de sedimento en suspensión dentro del ambiente. Por otra parte, Molina (2012), analizando la actividad tanto de *Neohelice granulata* como de *Laeonereis culveri*, también destaca la estabilización que estas especies ejercen sobre los sedimentos. Esto es debido mayormente al efecto que tienen sobre la comunidad microfitobentónica.

Dada la alta proporción de áreas intermareales potencialmente erosionables, tanto por procesos hidrodinámicos como por procesos biológicos, como lo es la bioturbación, es importante obtener conocimiento de la dinámica de dichos procesos. En tal sentido, puesto que el estuario de Bahía Blanca es el sistema de puerto de aguas profundas más importante de Argentina y que debe mantener su navegabilidad en forma permanente, este tipo de estudio es fundamental para intentar aproximarnos a una problemática actual y para elaborar estrategias para las tomas de decisiones. La utilización del modelado numérico nos brinda una herramienta apropiada para evaluar los diferentes procesos biológicos intervinientes y su efecto sobre el medio, mediante la reproducción de fenómenos reales.

CAPÍTULO VI

Consideraciones finales

6.1. Síntesis de los resultados más relevantes

A partir de los resultados obtenidos durante el desarrollo de esta tesis se aportan conocimientos sobre la actividad bioturbadora de *Neohelice granulata* en dos intermareales que caracterizan a la zona interna y media del estuario de Bahía Blanca. Desde la perspectiva de su estructura y funcionamiento ecológico, se pudieron definir microhábitats claramente diferenciados que constituyeron los ambientes seleccionados por el cangrejo cavador: en Villa del Mar la presencia de un sector más elevado dominado por las especies vegetales *Spartina densiflora* y *Sarcocornia perennis* que conforman la marisma alta (VdM1) y un sector más bajo en la elevación del intermareal que corresponde a una marisma de *Spartina alterniflora* (VdM2). Por otra parte, en Puerto Cuatrerros los microhábitats estuvieron representados por una marisma monoespecífica de *Sarcocornia perennis* en la zona media del intermareal (PC1) y por una planicie de marea no vegetada, por debajo de la marisma y a una menor elevación (PC2). La posición relativa de estos cuatro microhábitats con respecto al rango de mareas determinaron los distintos niveles de exposición aérea y, en consecuencia, distintos niveles de estrés por desecación o hipersalinidad al que están sometidas estas especies, generando los patrones de zonación.

Teniendo en cuenta las densidades de cuevas de *Neohelice granulata* registradas en los dos intermareales estudiados, podemos concluir que la planicie de marea presentó una mayor densidad de cuevas totales comparada con las halladas en las marismas analizadas, encontrándose un máximo de 172 cuevas.m⁻². En las zonas de marismas, esta densidad alcanzó un máximo de 88 cuevas.m⁻². Los muestreos estacionales demostraron que en los meses de otoño, aumenta la densidad de cuevas totales en los microhábitats de Puerto Cuatrerros. Este resultado podría estar relacionado con el proceso de muda que experimentan los cangrejos dentro de sus cuevas. Por esta razón, las mismas incrementan en número y no se observan evidencias de actividad. No obstante, en Villa del Mar este fenómeno no fue observado. Por otra parte, la densidad de cuevas activas aumenta en los meses de verano para los microhábitats más bajos del intermareal (VdM2 y PC2). Estos resultados podrían asociarse a una migración reproductiva de la especie.

En líneas generales la densidad de cangrejos disminuye hacia la parte alta del intermareal; sin embargo la colonización de *Neohelice granulata* en los sectores más elevados es facilitada por la presencia de especies vegetales. Las plantas generan una zona de sombreado haciendo que el sedimento sea más blando y más propenso a ser excavado. Además amortiguan diversas variables ambientales estresantes, tales como desecación y altas temperaturas superficiales. Se encontró que la cobertura vegetal fue parcial en los microhábitats, existiendo amplias zonas desnudas entre la vegetación. El porcentaje de cobertura total fue superior en VdM1, como así también el número de especies presentes en ésta marisma de tipo mixta. Teniendo en cuenta las estaciones de año, la única especie cuya cobertura aumentó fue *Sarcocornia perennis* en VdM1, alcanzando los valores más altos en el verano.

Los microhábitats analizados presentaron, además, diferencias desde el punto de vista de las características físicas de los sedimentos. El contenido de agua de los fue mayor en la planicie de marea (PC2), en relación a los sedimentos provenientes de las marismas. Con respecto al contenido de materia orgánica, se observaron diferencias entre los microhábitats, pero sin una tendencia clara. Los valores de densidad aparente fueron, en promedio mayores en VdM2, indicando sedimentos más compactos. La penetrabilidad fue mayor en los sitios más bajos de los intermareales (VdM2 y PC2). Al tener en cuenta la actividad de bioturbación de *Neohelice granulata*, podemos concluir que el contenido de agua y la penetrabilidad fueron las propiedades que se modificaron, siendo mayor en los sedimentos removidos que en los sedimentos control. Por otra parte la densidad aparente y el contenido de materia orgánica del sedimento removido no variaron con respecto al sedimento control. Este último resultado se puede atribuir a que el contenido de materia orgánica de los sedimentos se dispersa homogéneamente en la columna sedimentaria de los intermareales, debido a la remezcla generada por la actividad de la especie.

Granulométricamente los sedimentos de los microhábitats analizados presentaron fracciones predominantes correspondientes al tamaño mediano (arenas medianas a finas) y al tamaño fino (limos y arcillas). Sin embargo, nuestros resultados revelaron que las diferencias en la textura de los sedimentos estuvieron dadas entre los dos sitios de muestreo. El sedimento de Villa del Mar resultó ser heterogéneo, y

con predominio de partículas de limo y arena. Esta heterogeneidad es consecuencia del ambiente hidrodinámicamente fluctuante que caracteriza al sector medio del estuario, donde la energía es mayor debido al aumento de la profundidad del agua y a la velocidad de la corriente de marea. Por otro lado, el sedimento de Puerto Cuatrerros resultó ser más fino y más homogéneo, con predominio de la fracción limo. Esta homogeneidad es consecuencia de un ambiente con menor energía desde el punto de vista hidrodinámico; dónde existen canales de marea que se ramifican, dejando amplias llanuras de inundación de poca profundidad. Podemos concluir que la fracción de arena predominó hacia la zona externa del estuario y la fracción fina (limo y arcilla) prevaleció en sedimentos depositados en la zona interna al estuario. Nuestros resultados revelaron que la textura de los sedimentos no mostró cambios ni tendencias determinadas a lo largo del año, como así tampoco entre los sedimentos control y removido por la actividad del cangrejo.

La composición mineralógica de los sedimentos intermareales de Villa del Mar y Puerto Cuatrerros estuvieron representados por los minerales cuarzo, feldespato y halita, y en menor proporción por las arcillas, como illita y montmorillonita. No obstante, la fracción arcillosa fue más significativa para el intermareal de Puerto Cuatrerros. Debemos resaltar que no se encontraron variaciones en la composición, sino en la proporción de los minerales presentes en los sedimentos de los dos sitios de estudio. Si se tienen en cuenta los sedimentos removidos por la actividad de *Neohelice granulata*, éstos presentaron una composición mineralógica similar a los sedimentos control. Sin embargo, las muestras control se caracterizaron, en general, por mostrar una mayor cristalinidad del cuarzo, mientras que los sedimentos removidos exhibieron abundantes grietas de desecación, indicio de una mayor presencia de materiales arcillosos y de un mayor contenido de agua. Además, las muestras recientemente removidas por cangrejos estuvieron enriquecidas con material orgánico vegetal y animal. Por otra parte, nuestros resultados revelaron que la mineralogía de los sedimentos no mostró cambios ni tendencias determinadas a lo largo del año.

En relación al estudio de la actividad cavadora de *Neohelice granulata*, se registró una mayor densidad de montículos biogénicos nuevos en la planicie de marea (PC2), conformando el microhábitat más dinámico y con mayores índices de

bioturbación. Los moldes obtenidos a partir de las cuevas de la especie, presentaron forma tubular. Sin embargo se encontraron morfologías más complejas e interconectadas en los microhábitats de Puerto Cuatrerros, esto estaría relacionado con el sedimento fundamentalmente limoso característico del sitio, que permite este tipo de construcciones. En líneas generales podemos concluir que, las cuevas de VdM1 presentaron entradas anchas y túneles profundos y las de VdM2 entradas anchas con túneles poco profundos. Las cuevas de PC1 exhibieron entradas estrechas y túneles profundos y las de PC2 entradas muy estrechas y túneles más superficiales. La elevación de los microhábitats seleccionados y la profundidad de la napa freática resultarían ser los dos factores más importantes que afectan la profundidad de las cuevas. Por otro lado, en nuestro estudio se registraron cuevas con cámaras estrechas dentro de los túneles. Esta morfología estuvo únicamente presente en las marismas, posiblemente la especie utilice estas cámaras con propósitos reproductivos.

Los ensayos experimentales a campo mostraron que la presencia y la actividad de *Neohelice granulata* tienen efectos más intensos que los producidos por la sola presencia de sus cuevas. Las cuevas más pequeñas, como las de PC2, produjeron montículos biogénicos pequeños. A pesar de esto son las que más entrapan sedimento, si se las compara con las que construye esta especie en las marismas. La planicie de marea de Puerto Cuatrerros remueve, atrapa y erosiona más cantidad de sedimento por unidad de superficie, como consecuencia de la alta densidad de cuevas totales y cuevas activas. Los resultados obtenidos a través de las simulaciones del MOHID demostraron que ése sedimento que se encuentra más biodisponible en los intermareales de Puerto Cuatrero se mantuvo por más tiempo en la columna de agua que los sedimentos provenientes de Villa del Mar. Este mayor tiempo de residencia en el área estaría dado por la geomorfología característica de la zona interna del estuario, que presenta numerosos canales de marea y ocurren fenómenos de “retención” antes de ingresar al Canal Principal. Mientras que Villa del Mar, ubicada en la zona media del estuario, los sedimentos se encuentran afectados por una mayor profundidad del agua y mayores velocidades de la corriente de marea. Además las olas provocadas por los vientos, pueden resultar un factor determinante en la evolución espacio-temporal del sedimento biodisponible en a la columna de agua de las áreas de estudio. El modelo

fue una herramienta útil para intentar aproximarnos a una problemática actual, como es la sedimentación en el estuario de Bahía Blanca y poder evaluar el aporte biosedimentario por la actividad de *Neohelice granulata*, mediante la reproducción de fenómenos reales.

6.2. Alcances y limitaciones

Durante la realización de ésta Tesis, se han recolectado en forma paralela, datos morfométricos de individuos de *Neohelice granulata* y se han obtenido muestras histológicas de hembras de la especie. A futuro, sería interesante estudiar distintos aspectos reproductivos y poblacionales, con el objetivo de detectar tallas de maduración y migraciones reproductivas en los hábitats estudiados.

Con respecto a los ensayos experimentales a campo en el capítulo V, considerando el tiempo y los recursos disponibles para el desarrollo de esta Tesis, se optó por realizarlos durante la temporada de primavera-verano donde *Neohelice granulata* se encuentra más activo. Sin embargo, es probable que las tasas de remoción, atrapado y erosión varíen estacionalmente. Resultaría interesante hacer un seguimiento de esta temática en las áreas de estudio.

Una limitación importante en la implementación de todo modelo hidrodinámico, es obtener una batimetría precisa. La grilla utilizada de 50x50 m, tiene una buena definición, sin embargo sería un desafío a futuro poder aumentar la resolución de grilla. En particular, sería interesante contar con mediciones de parámetros físicos y sedimentológicos provenientes de la zona interna del estuario de Bahía Blanca, para ser incluido dentro del modelo numérico y evaluar su comportamiento.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adam, P. (1993). Saltmarsh Ecology. Cambridge Studies in Ecology. Cambridge University Press, 476 pp.
- Adam, P. (2002). Saltmarshes in a time of change. *Environmental conservation*, 29(01), 39-61.
- Admiraal, W., Peletier, H. y Brouwer, T. (1984). The seasonal succession patterns of diatom species on an intertidal mudflat: an experimental analysis. *Oikos*, 42, 30-40.
- Alberti, J., Escapa, M., Iribarne, O., Silliman, B. y Bertness, M. (2008). Crab herbivory regulates plant facilitative and competitive processes in Argentinean marshes. *Ecology*, 89(1), 155-164.
- Alberti, J., Cebrian, J., Casariego, A.M., Canepuccia, A., Escapa, M. e Iribarne, O. (2011). Effects of nutrient enrichment and crab herbivory on a SW Atlantic salt marsh productivity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 405(1), 99-104.
- Alberti, J., Daleo, P., Fanjul, E., Escapa, M., Botto, F. e Iribarne, O. (2014). Can a Single Species Challenge Paradigms of Salt Marsh Functioning? *Estuaries and Coasts*, 38(4), 1178-1188.
- Alberti, J., Casariego, A.M., Daleo, P., Fanjul, E., Silliman, B., Bertness, M. e Iribarne, O. (2010). Abiotic stress mediates top-down and bottom-up control in a Southwestern Atlantic salt marsh. *Oecologia*, 163(1), 181-191.
- Aliotta, S. y Perillo, G.M.E. (1987). A sand wave field in the entrance to Bahía Blanca estuary, Argentina. *Marine Geology*, 76, 1-14.
- Aller, R.C. (1984). The importance of relict burrow structures and burrow irrigation in controlling sedimentary solute distributions. *Geochim Cosmochim Acta*, 48, 1929-1934.
- Andersen, F.O. y Kristensen, E. (1988). Oxygen microgradients in the rhizosphere of the mangrove *Avicennia marina*. *Marine ecology progress series*, 44(2), 201-204.
- Angeletti, S. (2012). Composición y estructura poblacional de *Neohelice granulata* (Varunidae) en una planicie de marea del estuario de Bahía Blanca (Villa del Mar). Tesis de Licenciatura en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Argentina, 50 pp.
- Angeletti, S. y Cervellini, P.M. (2015). Population structure of the burrowing crab *Neohelice granulata* (Brachyura, Varunidae) in a southwestern Atlantic salt marsh. *Latin american journal of aquatic research*, 43(3), 539-547.
- Anger, K., Spivak, E., Bas, C., Ismael, D. y Luppi, T. (1994). Hatching rhythms and dispersion of decapod crustacean larvae in a brackish coastal lagoon in Argentina. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, 48(4), 445-466.
- Aspey, W.P. (1978). Fiddler crab behavioral ecology: burrow density in *Uca pugnax* (Smith) and *Uca pugilator* (Bosc) (Decapoda Brachyura). *Crustaceana*, 34(3), 235-244.
- Auster, P.J. y Crockett, L.R. (1984). Foraging tactics of several crustacean species for infaunal prey. *Journal of Shellfish Research*, 4, 139-143.
- Backwell, P.R. y Passmore, N.I. (1996). Time constraints and multiple choice criteria in the sampling behaviour and mate choice of the fiddler crab, *Uca annulipes*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 38(6), 407-416.
- Barría de Cao, M.S. y Piccolo, M.C. (2011). Presencia y variación estacional del dinoflagelado heterótrofo *Gyrodinium fusus* (Meunier) Akselman en el estuario de Bahía Blanca, Argentina. *Atlántica (Rio Grande)*, 30(2), 129-138.

- Barutot, R.A., D'Incao, F. y Fonseca, D.B. (2011). Natural diet of *Neohelice granulata* (Dana, 1851) (Crustacea, Varunidae) in two salt marshes of the estuarine region of the Lagoa dos Patos lagoon. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 54(1), 91-98.
- Bas, C., Luppi, T. y Spivak, E. (2005). Population structure of the South American estuarine crab, *Chasmagnathus granulatus* (Brachyura: Varunidae) near the southern limit of its geographical distribution: comparison with northern populations. *Hydrobiologia*, 537, 217-228.
- Bas, C., Lancia, J.P., Luppi, T., Méndez Casariego, A., Kittlein, M. y Spivak, E. (2014). Influence of tidal regime, diurnal phase, habitat and season on feeding of an intertidal crab. *Marine Ecology*, 35(3), 319-331.
- Beer, C.G. (1959). Notes on the behaviour of two estuarine crab species. *Transactions of the Royal Society of New Zealand*, 86(3), 197-204.
- Beigt, D., Píccolo, M.C. y Perillo, G.M. (2003). Soil heat exchange in Puerto Cuatrerros tidal flats, Argentina. *Ciencias Marinas*, 29(4B), 595-602.
- Benedetti, G. (1997). Plantas sustentadoras del espacio vital bahiense. *I Jornadas Nacionales de Geografía Física*.
- Berón, M.P., García, G.O., Luppi, T. y Favero, M. (2011). Age-related prey selectivity and foraging efficiency of Olog's Gulls (*Larus atlanticus*) feeding on crabs in their non-breeding grounds. *Emu*, 111(2), 172-178.
- Bertness, M.D. (1985). Fiddler crab regulation of *Spartina alterniflora* production on a New England salt marsh. *Ecology*, 66(3), 1042-1055.
- Bertness, M.D. (1999). *The ecology of Atlantic shorelines*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, 465 pp.
- Bertness, M.D. y Miller, T. (1984). The distribution and dynamics of *Uca pugnax* (Smith) burrows in a New England salt marsh. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 83(3), 211-237.
- Billick, I. y Case, T.J. (1994). Higher order interactions in ecological communities: what are they and how can they be detected? *Ecology*, 75(6), 1529-1543.
- Blott, S.J. y Pye, K. (2001). GRADISTAT: a grain size distribution and statistics package for the analysis of unconsolidated sediments. *Earth surface processes and Landforms*, 26(11), 1237-1248.
- Bortolus, A. (2010). Marismas Patagónicas: las últimas de Sudamérica. *Ciencia hoy*, 19(114), 9-15.
- Bortolus, A. e Iribarne, O. (1999). Effects of the SW Atlantic burrowing crab *Chasmagnathus granulata* on a *Spartina* salt marsh. *Marine ecology. Progress series*, 178, 79-88.
- Bortolus, A., Schwindt, E. e Iribarne, O. (2002). Positive plant-animal interactions in the high marsh of an Argentinean coastal lagoon. *Ecology*, 83(3), 733-742.
- Bortolus, A., Lattera, P. e Iribarne, O. (2004). Crab-mediated phenotypic changes in *Spartina densiflora* Brong. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 59(1), 97-107.
- Bortolus, A., Carlton, J.T. y Schwindt, E. (2015) Reimagining South American coasts: unveiling the hidden invasion history of an iconic ecological engineer. *Diversity and Distributons*, 21(11), 1267-1283.
- Botté, S.E. (2005). El rol de la vegetación en el ciclo biogeoquímico de metales pesados en humedales del estuario de Bahía Blanca. Tesis Doctoral. Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Argentina.

- Botté, S.E., Freije, R.H. y Marcovecchio, J.E. (2007). Dissolved heavy metal (Cd, Pb, Cr, Ni) concentrations in surface water and porewater from Bahía Blanca estuary tidal flats. *Bulletin of environmental contamination and toxicology*, 79(4), 415-421.
- Botto, F. e Iribarne, O. (1999). Effect of the burrowing crab *Chasmagnathus granulata* (Dana) on the benthic community of a SW Atlantic coastal lagoon. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 241(2), 263-284.
- Botto, F. e Iribarne, O. (2000). Contrasting effects of two burrowing crabs (*Chasmagnathus granulata* and *Uca uruguayensis*) on sediment composition and transport in estuarine environments. *Estuarine, coastal and shelf Science*, 51(2), 141-151.
- Botto, F., Palomo, G., Iribarne, O. y Martínez, M.M. (2000). The effect of southwestern Atlantic burrowing crabs on habitat use and foraging activity of migratory shorebirds. *Estuaries*, 23(2), 208-215.
- Botto, F., Méndez Casariego, A., Valiñas, M. e Iribarne, O. (2008). Spatial heterogeneity created by burrowing crabs affects human impact on migratory shorebirds. *Estuaries and Coasts*, 31(1), 134-143.
- Botto, F., Iribarne, O.O., Martínez, M.M., Delhey, K. y Carrete, M. (1998). The effect of migratory shorebirds on the benthic species of three southwestern Atlantic Argentinean estuaries. *Estuaries*, 21(4), 700-709.
- Botto, F., Valiela, I., Iribarne, O., Martinetto, P. y Alberti, J. (2005). Impact of burrowing crabs on C and N sources, control, and transformations in sediments and food webs of SW Atlantic estuaries. *Marine Ecology Progress Series*, 293, 155-164.
- Botto, F., Iribarne, O., Gutierrez, J., Bava, J., Gagliardini, A. y Valiela, I. (2006). Ecological importance of passive deposition of organic matter into burrows of the SW Atlantic crab *Chasmagnathus granulatus*. *Marine Ecology Progress Series*, 312, 201-210.
- Boudreau, B.P. y Jorgensen, B.B. (2001). The benthic boundary layer: Transport processes and biogeochemistry. Oxford University Press, UK, 404 pp.
- Braeckman, U., Van Colen, C., Soetaert, K., Vincx, M. y Vanaverbeke, J. (2011). Contrasting macrobenthic activities differentially affect nematode density and diversity in a shallow subtidal marine sediment. *Marine Ecology Progress Series*, 422, 179-191.
- Brockerhoff, A.M. y McLay, C.L. (2005). Mating behaviour, female receptivity and male-male competition in the intertidal crab *Hemigrapsus sexdentatus* (Brachyura: Grapsidae). *Marine Ecology Progress Series*, 290, 179-191.
- Brown, G. (1963). The X-ray identification and crystal structures of clay minerals. Mineralogical Society of Great Britain and Ireland, 544 pp.
- Brown, A.C. y McLachlan, A. (1990). Ecology of sandy shores. Elsevier, Amsterdam, 328 pp.
- Bui, E.N., Mazullo, J. y Wilding, L.P. (1989). Using quartz grain size and shape analysis to distinguish between aeolian and fluvial deposits in the Dallol Bosso of Niger (West Africa). *Earth Surface Processes and Landforms*, 14(2), 157-166.
- Burdige, D.J. (2006). Geochemistry of marine sediments. Princeton University Press, USA, 624pp.
- Byers, S.C., Mills, E.L. y Stewart, P.L. (1978). A comparison of methods of determining organic carbon in marine sediments, with suggestions for a standard method. *Hydrobiología*, 58(1), 43-47.
- Cadée, G.C. (2001). Sediment dynamics by bioturbating organisms. En: *Ecological comparisons of sedimentary shores*. Springer Berlin Heidelberg, 127-148.

- Calmels, A.P. y Andreoli, S.P. (1969). Contribución al conocimiento oceanográfico del Área Exterior de la Ría de Bahía Blanca. *Actas Cuartas Jornadas de Geología Argentina 1*, 149-174.
- Calmels, A.P. y Taffetani, H.A. (1969). Reconocimientos oceanográficos en la ría interior de la Bahía Blanca. Universidad Nacional del Sur-Instituto Oceanográfico. *Contribución científica 3*, 21 pp.
- Caló, J., Espósito, G. y Lafond, R. (1985). Nuevo tipo de geformas presentes en las planicies de marea de Bahía Blanca. Primeras Jornadas Geológicas Bonaerenses, Tandil, Argentina.
- Calvo-Marcilese, L. y Pralongo, P. (2009). Foraminíferos de marismas y llanuras de marea del estuario de Bahía Blanca, Argentina: distribución e implicaciones ambientales. *Revista Española de Micropaleontología*, 41(3), 315-332.
- Campuzano, F.J., Pierini, J.O. y Leitão, P.C. (2008). Hydrodynamics and sediments in Bahía Blanca estuary: data analysis and modelling. En: Neves, R., Baretta, J. y Mateus, M. (eds). *Perspectives on Integrated Coastal Zone Management in South America*, IST Scientific Publishers, Lisboa, 483-503.
- Campuzano, F.J., Pierini, J.O., Leitão, P.C., Gómez, E.A. y Neves, R.J. (2014). Characterization of the Bahía Blanca estuary by data analysis and numerical modelling. *Journal of Marine Systems*, 129, 415-424.
- Canepuccia, A.D., Fanjul, M.S., Fanjul, E., Botto, F. e Iribarne, O.O. (2008). The intertidal burrowing crab *Neohelice* (= *Chasmagnathus*) *granulata* positively affects foraging of rodents in south western Atlantic salt marshes. *Estuaries and coasts*, 31(5), 920-930.
- Capelli De Steffens, A. y Campo De Ferreras, A. (2004). Climatología. En: Piccolo, M.C. y Hoffmeyer, M. (eds). *Ecosistema del Estuario de Bahía Blanca*. Instituto Argentino de Oceanografía, Bahía Blanca, Argentina, 79-90.
- Carcedo, M.C. y Fiori, S.M. (2012). Long-term study of the life cycle and growth of *Heleobia australis* (Caenogastropoda, Cochliopidae) in the Bahía Blanca estuary, Argentina. *Ciencias Marinas*, 38(4), 589-597.
- Cardelli, N.V., Cervellini, P.M. y Piccolo, M.C. (2006). Abundancia estacional y distribución espacial de Mysidacea en el Atlántico sudoccidental, estuario de Bahía Blanca (38°42' - 39°26' S y 62°28' - 61° 40' W). *Revista de biología marina y oceanografía*, 41(2), 177-185.
- César, I.I. y Armendáriz, L.C. (2007). Secondary production of *Chasmagnathus granulatus* (Crustacea; Decapoda) in a Ramsar Site from Argentina. *Brazilian Journal of Biology*, 67(2), 235-241.
- César, I.I., Armendáriz, L.C. y Becerra, R.V. (2005). Bioecology of the fiddler crab *Uca uruguayensis* and the burrowing crab *Chasmagnathus granulatus* (Decapoda, Brachyura) in the Refugio de Vida Silvestre Bahía Samborombón, Argentina. *Hydrobiologia*, 545(1), 237-248.
- Chan, B.K.K., Chan, K.K.Y. y Leung, P.C.M. (2006). Burrow architecture of the ghost crab *Ocyropsis ceratophthalma* on a sandy shore in Hong Kong. *Hydrobiologia*, 560(1), 43-49.
- Chapman, V.J. (1960). Salt marshes and salt deserts of the world. Interscience Publications. New York, 213-214.
- Christy, J.H. (1982). Burrow structure and use in the sand fiddler crab, *Uca pugilator* (Bosc). *Animal Behaviour*, 30(3), 687-694.

- Christy, J.H. (2007). Predation and the reproductive behavior of fiddler crabs (Genus *Uca*). En: Duffy, J.E. y Thiel, M. (eds). *Evolutionary Ecology of Social and Sexual Systems: Crustaceans as Model Organisms*. Oxford University Press, Oxford, 211-231.
- Coelho, H.S., Neves, R.J., White, M., Leitao, P.C. y Santos, A.J. (2002). A model for ocean circulation on the Iberian coast. *Journal of Marine Systems*, 32, 153-179.
- Coleman, F.C. y Williams, S.L. (2002). Overexploiting marine ecosystem engineers: potential consequences for biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(1), 40-44.
- Costa, C.S., Marangoni, J.C. y Azevedo, A.M. (2003). Plant zonation in irregularly flooded salt marshes: relative importance of stress tolerance and biological interactions. *Journal of Ecology*, 91(6), 951-965.
- Cuadrado, D. (1993). Evolución geomorfológica del área del canal del Toro, estuario de Bahía Blanca. Tesis doctoral, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Argentina, 97 pp.
- Cuadrado, D.G., Melo, W.D. y Gómez, E.A. (1996). Evolución de la tasa de sedimentación en Puerto Rosales, Estuario de Bahía Blanca. *Proceedings VI Reunión Argentina de Sedimentología*, Bahía Blanca, Argentina, 261-266.
- Cuadrado, D.G., Ginsberg, S.S. y Gómez, E.A. (2004a). Geomorfología. En: Píccolo, M.C. y Hoffmeyer, M. (eds). *Ecosistema del Estuario de Bahía Blanca*. Instituto Argentino de Oceanografía, Argentina, 29-38.
- Cuadrado, D.G., Carmona, N.B. y Bournod, C. (2011). Biostabilization of sediments by microbial mats in a temperate siliciclastic tidal flat, Bahía Blanca estuary (Argentina). *Sedimentary Geology*, 237(1), 95-101.
- Cuadrado, D.G., Gómez, E.A., Pierini, J.O. y Federici, G.A. (2004b). A possible solution to Rosales Harbour excessive siltation rate (Bahía Blanca Estuary, Argentina). *Journal of Coastal Research*, 419-423.
- Cuadrado, D.G., Federici, G.A., Gomez, E.A. y Natali, M. (2000). Modification on Rosales Port sedimentation rate Argentina. *Perfil* 18, 6 pp.
- Cuesta, A.C. (2010) Composición, abundancia estacional y dispersión horizontal de especies del mesozooplankton en la parte media del estuario de Bahía Blanca (Puerto Rosales). Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Argentina, 50 pp.
- Daleo, P. e Iribarne, O. (2009). The burrowing crab *Neohelice granulata* affects the root strategies of the cordgrass *Spartina densiflora* in SW Atlantic salt marshes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 373(1), 66-71.
- Daleo, P., Ribeiro, P. e Iribarne, O. (2003). The SW Atlantic burrowing crab *Chasmagnathus granulatus* Dana affects the distribution and survival of the fiddler crab *Uca uruguayensis* Nobili. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 291(2), 255-267.
- Daleo, P., Fanjul, E., Casariego, A.M., Silliman, B.R., Bertness, M.D. e Iribarne, O. (2007). Ecosystem engineers activate mycorrhizal mutualism in salt marshes. *Ecology Letters*, 10(10), 902-908.
- Dana, J.D. (1851). Crustacea Grapsoidea, (Cyclometopa, Edwardsii): Conspectus Crustacearum quae in Orbis Terrarum circumnavigatione, Carolo Wilkes e classe Reipublicae Foederatae Duce, lexit et descriptis J.D. Dana. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 5, 247-254.
- Darwin, C. (1881). The formation of vegetable mould through the action of worms with observation on their habits. John Murray, London, Vol. 37.

- Decho, A.W. (2000). Microbial biofilms in intertidal systems: an overview. *Continental Shelf Research*, 20(10), 1257-1273.
- Deegan, L.A., Hughes, J.E. y Rountree, R.A. (2000). Salt marsh ecosystem support of marine transient species. En: *Concepts and controversies in tidal marsh ecology*, Springer, Netherlands, 333-365 pp.
- DeFlaun, M.F. y Mayer, L.M. (1983). Relationships between bacteria and grain surfaces in intertidal sediments. *Limnology and Oceanography*, 28(5), 873-881.
- Del Blanco L. (2007). El efecto de la marea sobre la distribución de nutrientes y materia orgánica particulada en planicies costeras. Tesis doctoral. Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Argentina, 218 pp.
- Delucchi, F., Tombesi, N.B., Freije, R.H. y Marcovecchio, J.E. (2007). Butyltin compounds in sediments of the Bahia Blanca Estuary, Argentina. *Environmental monitoring and assessment*, 132(1-3), 445-451.
- DePatra, K.D. y Levin, L.A. (1989). Evidence of the passive deposition of meiofauna into fiddler crab burrows. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 125(3), 173-192.
- De Rivera, C.E. (2005) Long searches for male-defended breeding burrows allow female fiddler crabs, *Uca crenulata*, to release larvae on time. *Animal Behaviour*, 70, 289–297.
- Dietrich, W.E. y Perron, J.T. (2006). The search for a topographic signature of life. *Nature*, 439(7075), 411-418.
- D’Incao, F., Ruffino, M.L., da Silva, K.G. y da Costa Braga, A. (1992). Responses of *Chasmagnathus granulata* Dana (Decapoda: Grapsidae) to salt-marsh environmental variations. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 161(2), 179-188.
- Dray, T. y Paula, J. (1998). Ecological aspects of the populations of the crab *Dotilla fenestrata* (Hilgendorf, 1869) (Brachyura: Ocypodidae), in the tidal flats of Inhaca Island (Mozambique). *Journal of natural history*, 32(10-11), 1525-1534.
- Droppo, I.G. (2001). Rethinking what constitutes suspended sediment. *Hydrological processes*, 15, 1551-1564.
- Dyer, K.R. (1973). Estuaries: a physical introduction. John Wiley & Sons, London, XV, 140 pp.
- Elias, R. (1992). Quantitative benthic community structure in Blanca Bay and its relationship with organic enrichment. *Marine Ecology*, 13(3), 189-201.
- Elías, R., Iribarne, O., Bremec, C.S. y Martínez, D.E. (2004). Comunidades bentónicas de fondos blandos. En: Piccolo, M.C. y Hoffmeyer, M.S. (eds). *Ecosistema del estuario de Bahía Blanca*. Instituto Argentino de Oceanografía, Argentina, 179-190.
- Escapa, M. (2007). Efecto de las interacciones biológicas en la erosión de marismas. Tesis doctoral, Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina, 162pp.
- Escapa, M., Iribarne, O. y Navarro, D. (2004). Effects of the intertidal burrowing crab *Chasmagnathus granulatus* on infaunal zonation patterns, tidal behavior and risk of mortality. *Estuaries*, 27(1), 120-131.
- Escapa, M., Perillo, G.M. e Iribarne, O. (2008). Sediment dynamics modulated by burrowing crab activities in contrasting SW Atlantic intertidal habitats. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 80(3), 365-373.
- Escapa, M., Minkoff, D.R., Perillo, G.M. e Iribarne, O. (2007). Direct and indirect effects of burrowing crab *Chasmagnathus granulatus* activities on erosion of southwest Atlantic *Sarcocornia*-dominated marshes. *Limnology and Oceanography*, 52(6), 2340-2349.

- Espósito, G. (1986a). Contribución del estudio de las texturas superficiales de los granos de cuarzo a la determinación de las fuentes de aporte de arena en la zona exterior del Canal Principal (Bahía Blanca). *Resumen Primera Reunión Argentina de Sedimentología*, La Plata, Argentina.
- Espósito, G. (1986b). Étude géomorphologique de la zone de " El Rincón" (Argentine). These 3^{ème} cycle. Doctoral dissertation, Université de Paris-Sud, Centre d' Orsay, Paris, France, 199pp.
- Espósito, G. y Marcos, A. (1988). Fuente de aporte de sedimento a la zona interna de Bahía Blanca (Provincia de Buenos Aires). *Actas de la Segunda Jornada Geológica Bonaerense*, Bahía Blanca, Argentina, 463-472.
- Etala, M.P. (2000). Modelos hidrodinámicos anidados para el cálculo de la onda de tormenta en el estuario de Bahía Blanca. Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Argentina.
- Etchichury, M.C. y Remiro, J. (1960). Muestras de fondo de la Plataforma Continental comprendida entre los paralelos 34° y 36°30' de latitud sur y los meridianos 53°10' y 56°30' de longitud oeste. *Revista Museo Argentino de Ciencias Naturales B. Rivadavia, Ciencias Geológicas*, 6.
- Etchichury, M.C. y Remiro, J.R. (1963). La corriente de Malvinas y los sedimentos pampeano-patagónicos. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Geología*, 1 (120), 1-11.
- Fanjul, E., Grela, M.A. e Iribarne, O. (2007). Effects of the dominant SW Atlantic intertidal burrowing crab *Chasmagnathus granulatus* on sediment chemistry and nutrient distribution. *Marine Ecology Progress Series*, 341, 177-190.
- Fanjul, E., Grela, M.A., Canepuccia, A. e Iribarne, O. (2008). The Southwest Atlantic intertidal burrowing crab *Neohelice granulata* modifies nutrient loads of phreatic waters entering coastal area. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 79(2), 300-306.
- Fanjul, E., Bazterrica, M.C., Escapa, M., Grela, M.A., e Iribarne, O. (2011). Impact of crab bioturbation on benthic flux and nitrogen dynamics of Southwest Atlantic intertidal marshes and mudflats. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 92(4), 629-638.
- Fanjul, E., Escapa, M., Montemayor, D., Addino, M., Alvarez, M. F., Grela, M. A., e Iribarne, O. (2015). Effect of crab bioturbation on organic matter processing in South West Atlantic intertidal sediments. *Journal of Sea Research*, 95, 206-216.
- Federici, G.A., Gómez, E.A., Cuadrado, D.G. y Borges M.I. (2003). Influencia de la *Spartina alterniflora* en la sedimentación portuaria. V Jornadas Nacionales de Ciencias del Mar, (Puerto Madryn, Argentina), 105.
- Ferrer, L., Contardi, E., Andrade, S.J., Asteasuain, R., Pucci, A.E. y Marcovecchio, J.E. (2000). Environmental cadmium and lead concentrations in the Bahía Blanca Estuary (Argentina). Potential toxic effects of Cd and Pb on crab larvae. *Oceanologia*, 42(4).
- Flores, A.A., Abrantes, K.G. y Paula, J. (2005). Estimating abundance and spatial distribution patterns of the bubble crab *Dotilla fenestrata* (Crustacea: Brachyura). *Austral ecology*, 30(1), 14-23.
- Folk, R.L. y Ward, W.C. (1957). Brazos River bar: a study in the significance of grain size parameters. *Journal of Sedimentary Research*, 27(1).
- Frankel, L. y Mead, D.J. (1973). Mucilaginous matrix of some estuarine sands in Connecticut. *Journal of Sedimentary Research*, 43(4), 1090-1095.

- Franz, G., Pinto, L., Ascione, I., Mateus, M., Fernandes, R., Leitao, P. y Neves, R. (2014). Modelling of cohesive sediment dynamics in tidal estuarine systems: Case study of Tagus estuary, Portugal. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 151, 34-44.
- Freije, R.H. y Marcovecchio, J.E. (2004). Oceanografía química. En: Píccoli M.C. y Hoffmeyer, M. (eds). *Ecosistema del Estuario de Bahía Blanca*. Instituto Argentino de Oceanografía, Argentina, 69-78.
- Freije, R.H., Zavatti, J.R., Gayoso, A.M. y Asteasuain, R.O. (1980). Pigmentos, producción primaria y fitoplancton del estuario de Bahía Blanca. 1) Zona interior-Puerto Cuatrerros. *Contribución Científica, Instituto Argentino de Oceanografía, Bahía Blanca*, 13, 46.
- Freije, R.H., Spetter, C.V., Marcovecchio, J.E., Popovich, C.A., Botté, S.E., Negrín, V., ... y Asteasuain, R.O. (2008). En: Neves, R., Baretta, J. y Mateus, M. (eds). *Water chemistry and nutrients of the Bahía Blanca Estuary. Perspectives on integrated coastal zone management in South America*. IST Press., Scientific Publishers, Lisboa, Portugal, 243-256.
- Friedman, G.M. (1979). Differences in size distributions of populations of particles among sands of various origins: addendum to IAS Presidential Address. *Sedimentology*, 26(6), 859-862.
- Gao, S. (2009) Geomorphology and sedimentology of tidal flats. En: Perillo, G.M.E., Wolanski, E., Cahoon, D. y Brinson, M. (eds) *Coastal Wetlands: An Integrated Ecosystem Approach*. Elsevier, Amsterdam, 295-316.
- Gayoso, A.M. (1983). Estudio de Fitoplancton del Estuario de Bahía Blanca:(Pcia. de Buenos Aires, Argentina). Zona interna. Puerto Cuatrerros. *Studia oecológica*, (2), 73-88.
- Gayoso, A.M. (1988) Variación estacional del fitoplancton en la zona más interna del estuario de Bahía Blanca (Argentina). *Gayana Botánica*, 45 (1-4), 241-248.
- Gayoso, A.M. (1998). Long-term phytoplankton studies in the Bahía Blanca estuary, Argentina. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 55(4), 655-660.
- Gelós, E.M. y Spagnuolo, J. (1981). *Estudio composicional de los sedimentos de fondo de la ría de Bahía Blanca entre Puerto Cuatrerros y Puerto Ingeniero White*. Instituto Argentino de Oceanografía.
- Gelós, E.M. y Spagnuolo, J. (1982). Estudio composicional de los sedimentos de fondo de la ría de Bahía Blanca entre Puerto Cuatrerros y Puerto Ingeniero White. IADO (Bahía Blanca, Argentina), Contrato Cliente N° 55, 43 pp.
- Gelós, E.M. y Spagnuolo, J. (1986). Estudio mineralógico de las arenas ferrotitaníferas de la costa norte de la Isla Wood, Provincia de Buenos Aires. *Revista de la Asociación Argentina de Mineralogía, Petrología y Sedimentología*, 17(1-4), 39-46.
- Gelós, E.M. y Chaar, E. (1988). Estudio sedimentológico, mineralógicos de testigos de la plataforma continental Argentina entre los paralelos 39° y 42° de latitud Sur. *Actas de la Segunda Jornada Geológica Bonaerense*, 441-451.
- Gelós, E.M. y Spagnuolo, J. (1989). Aspectos mineralógicos de los sedimentos de fondo de la ría de Bahía Blanca, Provincia de Buenos Aires. *Primeras Jornadas Geológicas Bonaerenses*, 157-170.
- Gelós, E.M., Spagnuolo, J. y Marcos, A. (1987). Estudio estadístico de las arenas ferrotitaníferas de la costa norte de la Isla Wood, Prov. Buenos Aires. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, XLII(1-2), 39-52.

- Gelós, E.M., Marcos, A.O., Spagnolo, J.O. y Schillizi, R.A. (2004). Textura y Mineralogía de Sedimentos. En: Píccolo, M.C. y Hoffmeyer, M.S. (eds). *Ecosistema del Estuario de Bahía Blanca*. Instituto Argentino de Oceanografía, Bahía Blanca, Argentina, 43-50.
- Genoni, G.P. (1991). Increased burrowing by fiddler crabs *Uca rapax* (Smith) (Decapoda: Ocypodidae) in response to low food supply. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 147(2), 267-285.
- Ginsberg, S. (1993). Evolución geomorfológica de canales de marea del estuario de Bahía Blanca. Tesis doctoral. Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Argentina, 180 pp.
- Ginsberg, S.S. y Perillo, G.M. (1990). Channel bank recession in the Bahía Blanca estuary, Argentina. *Journal of Coastal Research*, 999-1009.
- Gómez, E. (1983). Estudio mineralógico de sedimentos de un área de la plataforma continental adyacente a la Ría de Bahía Blanca. Tesis de Licenciatura en Oceanografía, Universidad Nacional del Sur, Argentina, 70 pp.
- Gómez, E. (1988). Geomorfología y sedimentología del sector marítimo exterior al canal Bermejo (Estuario de Bahía Blanca). Tesis Doctoral. Universidad Nacional del Sur, Argentina, 176 pp.
- Gómez, E.A. y Perillo, G.M. (1992). Largo Bank: A shoreface-connected linear shoal at the Bahía Blanca Estuary entrance, Argentina. *Marine Geology*, 104(1-4), 193-204.
- Gómez, E.A., Cuadrado, D.G. y Melo, W.D (1994). Posible causa de la sedimentación en Puerto Rosales. IX Coloquio de Oceanografía, Bahía Blanca, p.12.
- Gómez, E., Ginsberg, S.S. y Perillo, G.M.E. (1996). Geomorfología y sedimentología de la zona interior del Canal Principal del Estuario de Bahía Blanca. *Revista Asociación Argentina de Sedimentología*, 3(2), 55-61.
- Gómez, E.A., Melo, W.D. y Cuadrado, D.G. (1998). Evaluation of environmental conditions at Rosales Harbour, Bahía Blanca Estuary, Argentina. *Zentralblatt für Geologie und Paläontologie*, Teil I:663-670.
- Gómez, E., Cuadrado, D.G. y Pierini, J.O. (2010). Sand transport on an estuarine submarine dune field. *Geomorphology*, 121, 257-265.
- González Trilla, G. (2010). Patrones de biomasa de *Spartina spp.* en dos marismas costeras de la provincia de Buenos Aires. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Buenos Aires, Argentina, 145 pp.
- González Trilla, G., Kandus, P., Negrín, V., Vicari, R. y Marcovecchio, J. (2009). Tiller dynamic and production on a SW Atlantic *Spartina alterniflora* marsh. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 85(1), 126-133.
- Goya, M. (1988). La construcción de cuevas del cangrejo *Chasmagnathus granulata* en la laguna de Mar Chiquita. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina.
- Griffis, R.B. y Chavez, F.L. (1988). Effects of sediment type on burrows of *Callinassa californiensis* Dana and *C. gigas* Dana. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 117(3), 239-253.
- Griffis, R.B. y Suchanek, T.H. (1991). Ecological significance of species-specific burrow architecture in thalassinid shrimp (Decapoda: Thalassinidea). *Marine Ecology Progress Series*, 79, 171-183.

- Guinder, V.A., Popovich, C.A. y Perillo, G.M. (2009). Particulate suspended matter concentrations in the Bahía Blanca Estuary, Argentina: implication for the development of phytoplankton blooms. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 85(1), 157-165.
- Gutierrez, J.L. e Iribarne, O.O. (1998). The occurrence of juveniles of the grapsid crab *Chasmagnathus granulata* in siphon holes of the stout razor clam *Tagelus plebeius*. *Journal of Shellfish Research*, 17(4), 925-930.
- Gutiérrez, J.L., Jones, C.G., Groffman, P.M., Findlay, S.E., Iribarne, O.O., Ribeiro, P.D. y Bruschetti, C.M. (2006). The contribution of crab burrow excavation to carbon availability in surficial salt-marsh sediments. *Ecosystems*, 9(4), 647-658.
- Halperin, J., Ansaldo, M., Pellerano, G.N. y Luquet, C.M. (2000). Bimodal breathing in the estuarine crab *Chasmagnathus granulatus* Dana 1851—physiological and morphological studies. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 126(3), 341-349.
- Hayter, E.J. y Mehta, A.J. (1986). Modelling cohesive sediment transport in estuarial waters. *Applied Mathematical Modelling*, 10(4), 294-303.
- Hempel, M., Botté, S.E., Negrín, V.L., Chiarello, M.N. y Marcovecchio, J.E. (2008). The role of the smooth cordgrass *Spartina alterniflora* and associated sediments in the heavy metal biogeochemical cycle within Bahía Blanca estuary salt marshes. *Journal of Soils and Sediments*, 8(5), 289-297.
- Henderson, A., Gamito, S., Karakassis, I., Pederson, P. y Smaal, A. (2001). Use of hydrodynamic and benthic models for managing environmental impacts of marine aquaculture. *Journal of Applied Ichthyology*, 17(4), 163-172.
- Herman, P.M.J., Middelburg, J.J., Van de Koppel, J. y Heip, C.H.R. (1999). Ecology of estuarine macrobenthos. *Advances in ecological research*, 29, 195-240.
- Hoffmeyer, M.S. y Torres, E.R. (2001). Morphometric variables and individual volume of *Eurytemora americana* and *Acartia tonsa* females (Copepoda, Calanoida) from the Bahía Blanca estuary, Argentina. *Hydrobiologia*, 459(1-3), 73-82.
- Hoffmeyer, M.S., Berasategui, A.A., Beigt, D. y Piccolo, M.C. (2009). Environmental regulation of the estuarine copepods *Acartia tonsa* and *Eurytemora americana* during coexistence period. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 89(02), 355-361.
- Hsu, M.H., Kuo, A.Y., Kuo, J.T. y Liu, W.C. (1999). Procedure to calibrate and verify numerical models of estuarine hydrodynamics. *Journal of hydraulic engineering*, 125(2), 166-182.
- Hughes, R.G. y Paramor, O.A.L. (2004). On the loss of saltmarshes in south-east England and methods for their restoration. *Journal of Applied Ecology*, 41(3), 440-448.
- Hyatt, G.W. y Salmon, M. (1979). Comparative statistical and information analysis of combat in the fiddler crabs, *Uca pugilator* and *U. pugnax*. *Behaviour*, 68(1), 1-23.
- Iribarne, O. (2001). Reserva de biosfera Mar Chiquita: características físicas, biológicas y ecológicas. Editorial Martin, Mar del Plata, Argentina, 320 pp.
- Iribarne, O., Bortolus, A. y Botto, F. (1997). Between, habitats differences in burrow characteristics and trophic modes in the southwestern Atlantic burrowing crab *Chasmagnathus granulatus*. *Marine Ecology Progress Series*, 155, 132-145.
- Iribarne, O., Botto, F., Martinetto, P. y Gutiérrez, J.L. (2000). The role of burrows of the SW Atlantic intertidal crab *Chasmagnathus granulata* in trapping debris. *Marine Pollution Bulletin*, 40(11), 1057-1062.

- Iribarne, O., Bruschetti, M., Escapa, M., Bava, J., Botto, F., Gutierrez, J., ... y Gagliardini, A. (2005). Small-and large-scale effect of the SW Atlantic burrowing crab *Chasmagnathus granulatus* on habitat use by migratory shorebirds. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 315(1), 87-101.
- Iribarne, O., Martinetto, P., Schwindt, E., Botto, F., Bortolus, A. y Borboroglu, P.G. (2003). Evidences of habitat displacement between two common soft-bottom SW Atlantic intertidal crabs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 296(2), 167-182.
- Irlandi, E.A. y Crawford, M.K. (1997). Habitat linkages: the effect of intertidal saltmarshes and adjacent subtidal habitats on abundance, movement, and growth of an estuarine fish. *Oecologia*, 110(2), 222-230.
- Isacch, J.P., Costa, C.S.B., Rodríguez-Gallego, L., Conde, D., Escapa, M., Gagliardini, D.A. e Iribarne, O.O. (2006). Distribution of saltmarsh plant communities associated with environmental factors along a latitudinal gradient on the south-west Atlantic coast. *Journal of Biogeography*, 33(5), 888-900.
- Jenny, H. (1961). Derivation of state factor equations of soils and ecosystems. *Soil Science Society of America Journal*, 25(5), 385-388.
- Jones, S. y Jago, C.F. (1993). In situ assessment of modification of sediment properties by burrowing invertebrates. *Marine biology*, 115(1), 133-142.
- Jumars, P.A. y Nowell, A.R.M. (1984). Effects of benthos on sediment transport: difficulties with functional grouping. *Continental Shelf Research*, 3(2), 115-130.
- Kaiser, M.J., Attrill, M.J., Jennings, S., Thomas, D.N., Barnes, D.K.A., Brierley, A.S., Polunin, N.V.C., Raffaelli, D.G., Williams, P.J. y Le, B. (2005). *Marine Ecology: Processes, Systems and Impacts*. Oxford University Press, Oxford, 584 pp.
- Kang, S.W., Sheng, Y.P. y Lick, W. (1982). Wave action and bottom shear stresses in Lake Erie. *Journal of Great Lakes Research*, 8(3), 482-494.
- Katrak, G., Dittmann, S. y Seuront, L. (2008). Spatial variation in burrow morphology of the mud shore crab *Helograpsus haswellianus* (Brachyura, Grapsidae) in South Australian saltmarshes. *Marine and Freshwater Research*, 59(10), 902-911.
- Katz, L.C. (1980). Effects of burrowing by the fiddler crab, *Uca pugnax* (Smith). *Estuarine and Coastal Marine Science*, 11(2), 233-237.
- Kneib, R.T. (1991). Indirect effects in experimental studies of marine soft-sediment communities. *American Zoologist*, 31(6), 874-885.
- Kneib, R.T. (1997). The role of tidal marshes in the ecology of estuarine nekton. *Oceanography and Marine Biology*, 35, 163-220.
- Kostka, J.E., Roychoudhury, A. y Van Cappellen, P. (2002). Rates and controls of anaerobic microbial respiration across spatial and temporal gradients in saltmarsh sediments. *Biogeochemistry*, 60(1), 49-76.
- Kristensen, E. (2008). Mangrove crabs as ecosystem engineers; with emphasis on sediment processes. *Journal of Sea Research*, 59(1), 30-43.
- Kristensen, E., Penha-Lopes, G., Delefosse, M., Valdemarsen, T., Quintana, C.O. y Banta, G.T. (2012). What is bioturbation? The need for a precise definition for fauna in aquatic sciences. *Marine Ecology Progress Series*, 446, 285-302.
- Krone, R.B. (1962). *Flume Studies of the Transport of Sediment in Estuarial Shoaling Processes*. Hydraulic Engineering Laboratory and Sanitary Engineering Research Laboratory, University of California, Berkeley, 110 pp.

- Kuenzler, E.J. (1961). Structure and energy flow of a mussel population in a Georgia saltmarsh. *Limnology and oceanography*, 6(2), 191-204.
- Lara, R.J., Gomez, E.A. y Pucci, A.E. (1985). Organic matter, sediment particle size and nutrient distributions in a sewage affected shallow channel. *Marine pollution bulletin*, 16(9), 360-364.
- Levine, J.M., Brewer, J.S. y Bertness, M.D. (1998). Nutrients, competition and plant zonation in a New England salt marsh. *Journal of Ecology*, 86(2), 285-292.
- Levinton, J.S. (1989). Deposit feeding and coastal oceanography. *Ecology of Marine Deposit Feeders*, Springer, New York, 1-23pp.
- Li, H.Y., Lin, F.J., Chan, B.K.K. y Chan, T.Y. (2008). Burrow morphology and dynamics of mudshrimp in Asian soft shores. *Journal of Zoology*, 274(4), 301-311.
- Li, X., Dong, S., Lei, Y. y Li, Y. (2007). The effect of stocking density of Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis* on rice and crab seed yields in rice–crab culture systems. *Aquaculture*, 273(4), 487-493.
- Lim, S.S. (2006). Fiddler crab burrow morphology: how do burrow dimensions and bioturbative activities compare in sympatric populations of *Uca vocans* (Linnaeus, 1758) and *U. annulipes* (H. Milne Edwards, 1837). *Crustaceana*, 79(5), 525-540.
- Lim, S.S. y Diong, C.H. (2003). Burrow-morphological characters of the fiddler crab, *Uca annulipes* (H. Milne Edwards, 1837) and ecological correlates in a lagoonal beach on Pulau Hantu, Singapore. *Crustaceana*, 76(9), 1055-1069.
- Lomovasky, B.J., Casariego, A.M., Brey, T. e Iribarne, O. (2006). The effect of the SW Atlantic burrowing crab *Chasmagnathus granulatus* on the intertidal razor clam *Tagelus plebeius*. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 337(1), 19-29.
- Losada, O. y Chaar, E. (1968). Estudio preliminar de los sedimentos de fondo de la Bahía Blanca. *Actas III Jornadas Geológicas Argentinas*, 81-92.
- Lozada, M., Romano, A. y Maldonado, H. (1988). Effect of morphine and naloxone on a defensive response of the crab *Chasmagnathus granulatus*. *Pharmacology Biochemistry and Behavior*, 30(3), 635-640.
- Luppi, T., Bas, C., Casariego, A.M., Albano, M., Lancia, J., Kittlein, M., ... e Iribarne, O. (2013). The influence of habitat, season and tidal regime in the activity of the intertidal crab *Neohelice* (= *Chasmagnathus*) *granulata*. *Helgoland Marine Research*, 67(1), 1-15.
- Luquet, C.M., Cervino, C.O., Ansaldo, M., Pereyra, V.C., Kocmur, S. y Dezi, R.E. (1998). Physiological response to emersion in the amphibious crab *Chasmagnathus granulata* Dana (Decapoda Grapsidae): biochemical and ventilatory adaptations. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 121(4), 385-393.
- Macia, A., Quincardete, I. y Paula, J. (2001). A comparison of alternative methods for estimating population density of the fiddler crab *Uca annulipes* at Saco Mangrove, Inhaca Island (Mozambique). En: *Advances in Decapod Crustacean Research*, Springer, Netherlands, 213-219pp.
- Macintosh, D.J. (1980). Ecology and productivity of Malaysian mangrove crab populations (Decapoda: Brachyura). *Asian Symposium on Mangrove Environment: Research and Management*, Kuala Lumpur, Malaysia.

- MacTavish, T., Stenton-Dozey, J., Vopel, K. y Savage, C. (2012). Deposit-feeding sea cucumbers enhance mineralization and nutrient cycling in organically-enriched coastal sediments. *PLOS one*, 7(11), e50031.
- Marcos, A. (1985). Etude mineralogique des sediments du Golfe Normand-Breton (France) et de la baie de Bahía Blanca (Argentine). Application á la dynamique sédimentaire. Thèse 3éme Cycle, Université de Paris, France, 162 pp.
- Marcos, A. (1999). Etude minéralogique des sediments de l'estuarie de Bahía Blanca, Argentine. Aplicacion á la dynamique sédimentaire actuelle. *Geoacta*, 24, 19-30.
- Marcovecchio, J.E. y Freije, R.H. (2004). Efectos de la intervención antrópica sobre sistemas marinos costeros: el estuario de Bahía Blanca. *Anales de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 56, 115-132.
- Marcovecchio, J.E., Botté, S.E., Delucchi, F., Arias, A., Fernández Severini, M., De Marco, S., Tombesi, N., Andrade, S., Ferrer, L. y Freije, R.H. (2008). Pollution processes in Bahía Blanca estuarine environment. En: Neves, R., Baretta, J. y Mateus, M. (eds). *Perspectives on Integrated Coastal Zone Management in South America, Part C: From shallow water to the deep fjord: the study sites*, IST Press, 301-314.
- Martinetto, P., Iribarne, O. y Palomo, G. (2005). Effect of fish predation on intertidal benthic fauna is modified by crab bioturbation. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 318(1), 71-84.
- Martinetto, P., Valiñas, M., Palomo, G. e Iribarne, O. (2007). Negative interactions between two SW Atlantic intertidal crabs in soft-bottom habitats. *Marine Biology*, 151(4), 1479-1490.
- McCall, P.L., Matisoff, G. y Tevesz, M.J.S. (1986). The effects of a unionid bivalve on the physical, chemical and microbial properties of cohesive sediments from Lake Erie. *American Journal of Science*, 286: 127-159.
- Melo, W.D. (2003). Génesis del estuario de Bahía Blanca: Relación morfodinámica y temporal con su cuenca hidrográfica. Tesis Doctoral. Universidad nacional del Sur, Bahía Blanca, Argentina, 203pp.
- Melo, W.D. (2004). Orígenes morfológicos. En: Pícolo M.C. y Hoffmeyer M.S. (eds), *Ecosistema del Estuario de Bahía Blanca*. Instituto Argentino de Oceanografía, Bahía Blanca, Argentina, 21-27.
- Melo, W.D., Cuadrado, D.G. y Gómez, E.A. (1997). Importancia de las Condiciones Ambientales en la Planificación Territorial del área de Puerto Rosales. *Proceedings 1a Jornadas Nacionales de Geografía Física, (Bahía Blanca, Argentina)*, 147-152.
- Méndez Casariego, A., Alberti, J., Luppi, T. e Iribarne, O. (2009). Stage-dependent interactions between intertidal crabs: from facilitation to predation. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 89(04), 781-788.
- Méndez Casariego, A., Luppi, T., Iribarne, O. y Daleo, P. (2011a). Increase of organic matter transport between marshes and tidal flats by the burrowing crab *Neohelice (Chasmagnathus) granulata* Dana in SW Atlantic salt marshes. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 401(1-2), 110-117.
- Méndez Casariego, A., Alberti, J., Luppi, T., Daleo, P. e Iribarne, O. (2011b). Habitat shifts and spatial distribution of the intertidal crab *Neohelice (Chasmagnathus) granulata* Dana. *Journal of sea research*, 66(2), 87-94.

- Menéndez, M.C. (2015). Distribución del mesozooplankton y su relación con el ciclo de mareas en la zona interna del estuario de Bahía Blanca (Puerto Cuatrerros). Tesis Doctoral. Universidad nacional del Sur, Bahía Blanca, Argentina.
- Menone, M.L., Bortolus, A., Botto, F., De Moreno, J.A., Moreno, V.J., Iribarne, O., ... y Metcalfe, C.D. (2000). Organochlorine contaminants in a coastal lagoon in Argentina: analysis of sediment, crabs, and cordgrass from two different habitats. *Estuaries*, 23(4), 583-592.
- Menone, M.L., Miglioranza, K.S., Iribarne, O., de Moreno, J.E.A. y Moreno, V.J. (2004). The role of burrowing beds and burrows of the SW Atlantic intertidal crab *Chasmagnathus granulata* in trapping organochlorine pesticides. *Marine pollution bulletin*, 48(3), 240-247.
- Merentiel Ferreyra, M.N. (2014). Biología poblacional del cangrejo estuarino *Neohelice granulata* (Dana, 1851) (Crustacea: Brachyura: Varunidae) en los humedales del Santa Lucía, Montevideo. Tesis de Maestría en Biología, Opción Zoología. Universidad de la República, Montevideo, Uruguay, 62pp.
- Meysman, F.J.R., Middelburg, J.J. y Heip, C.H.R (2006). Bioturbation: a fresh look at Darwin's last idea. *Trends in Ecology and Evolution*, 21(12), 688-695.
- Migniot, C. (1968). Etude des propriétés physiques de différents sédiments très fins et de leur comportement sous les actions hydrodynamiques. *La Houille Blanche*, 7, 591-620.
- Miguel, C. (2010). Variación estacional de larvas de Decapoda en la parte interna del estuario de Bahía Blanca (Puerto Cuatrerros) y dispersión horizontal de zoeas de *Neohelice granulata* (= *Chasmagnathus granulatus*) (Decapoda, Varunidae) en relación a la circulación del agua. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Argentina, 40 pp.
- Milner, R.N.C., Booksmythe, I., Jennions, M.D. y Backwell, P.R.Y. (2010). The battle of the sexes? Territory acquisition and defence in male and female fiddler crabs. *Animal Behaviour*, 79(3), 735-738.
- Minkoff, D.R., Escapa, M., Ferramola, F.E., Maraschín, S.D., Pierini, J.O., Perillo, G.M. y Delrieux, C. (2006). Effects of crab-halophytic plant interactions on creek growth in a SW Atlantic salt marsh: a cellular automata model. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 69(3), 403-413.
- Mitsch, W.J. y Gosselink, J.G. (2007). Wetlands. John Wiley & Sons, 581 pp.
- Molina, L.M. (2012). El rol de la biota en los procesos de estabilización-desestabilización de sedimentos estuariales. Tesis Doctoral. Universidad nacional del Sur, Bahía Blanca, Argentina, 179 pp.
- Montague, C.L. (1980). A natural history of temperate western Atlantic fiddler crabs (genus *Uca*) with reference to their impact on the salt marsh. *Contributions in Marine Science*, 23, 25-55.
- Montemayor, D.I., Addino, M., Fanjul, E., Escapa, M., Alvarez, M.F., Botto, F. e Iribarne, O.O. (2011). Effect of dominant *Spartina* species on salt marsh detritus production in SW Atlantic estuaries. *Journal of sea research*, 66(2), 104-110.
- Monty, C. (1985). Life and sediments: an approach to biosedimentology. En: *Rapp Communication International Et. Sciences Méditerranéan*. CIESM, Monaco, 29,85-87.
- Morrisey, D.J., DeWitt, T.H., Roper, D.S. y Williamson, R.B. (1999). Variation in the depth and morphology of burrows of the mud crab *Helice crassa* among different types of intertidal sediment in New Zealand. *Marine Ecology Progress Series*, 182, 231-242.

- Mouton, E.C. y Felder, D.L. (1995). Reproduction of the fiddler crabs *Uca longisignalis* and *Uca spinicarpa* in a Gulf of Mexico salt marsh. *Estuaries*, 18(3), 469-481.
- Murray, J.M., Meadows, A. y Meadows, P.S. (2002). Biogeomorphological implications of microscale interactions between sediment geotechnics and marine benthos: a review. *Geomorphology*, 47(1), 15-30.
- Navas, J.M., Telfer, T.C. y Ross, L.G. (2011). Spatial modeling of environmental vulnerability of marine finfish aquaculture using GIS-based neuro-fuzzy techniques. *Marine pollution bulletin*, 62(8), 1786-1799.
- Needham, H.R., Pilditch, C.A., Lohrer, A.M. y Thrush, S.F. (2010). Habitat dependence in the functional traits of *Austrohelice crassa*, a key bioturbating species. *Marine Ecology Progress Series*, 414, 179-193.
- Negrín, V.L. (2011). El rol de las marismas del estuario de Bahía Blanca en el ciclo biogeoquímico de nutrientes inorgánicos y de materia orgánica. Tesis Doctoral. Universidad nacional del Sur, Bahía Blanca, Argentina, 166 pp.
- Negrín, V.L., Spetter, C.V., Guinder, V.A., Perillo, G.M. y Marcovecchio, J.E. (2013). The role of *Sarcocornia perennis* and tidal flooding on sediment biogeochemistry in a South American wetland. *Marine Biology Research*, 9(7), 703-715.
- Nicholson, J. y O'Connor, B.A. (1986). Cohesive sediment transport model. *Journal of Hydraulic Engineering*, 112(7), 621-640.
- Nickell, L.A. y Atkinson, R.J.A. (1995). Functional morphology of burrows and trophic modes of three thalassinidean shrimp species, and a new approach to the classification of thalassinidean burrow morphology. *Marine Ecology Progress Series*, 128, 181-197.
- Nobbs, M. y McGuinness, K.A. (1999). Developing methods for quantifying the apparent abundance of fiddler crabs (Ocypodidae: *Uca*) in mangrove habitats. *Australian Journal of Ecology*, 24(1), 43-49.
- Nowell, A.R.M., Jumars, P.A. y Eckman, J.E. (1981). Effects of biological activity on the entrainment of marine sediment. *Marine Geology*, 42, 133-153.
- Oliver, S.R., Escofet, A., Penchaszadeh, P. y Orensanz, J.M. (1972). Estudios ecológicos de la región estuarial de Mar Chiquita (Bs. As., Argentina). Relaciones tróficas interespecíficas. *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, 194, 89-104.
- Paarlberg, A.J., Knaapen, M.A., de Vries, M.B., Hulscher, S.J.M.H. y Wang, Z.B. (2005). Biological influences on morphology and bed composition of an intertidal flat. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 64(4), 577-590.
- Palomo, G., Botto, F., Navarro, D., Escapa, M. e Iribarne, O. (2003). Does the presence of the SW Atlantic burrowing crab *Chasmagnathus granulatus* Dana affect predator-prey interactions between shorebirds and polychaetes? *Journal of experimental marine biology and ecology*, 290(2), 211-228.
- Partheniades, E. (1965). Erosion and deposition of cohesive soils. *Journal of the Hydraulics Division*, 91(1), 105-139.
- Pennings, S.C. y Bertness, M.D. (2001). Salt marsh communities. En: Bertness, M.D., Hay, M.E. y Gaines, S.D. (eds), *Marine community ecology*. Sinauer, Sunderland, Mass., 289-316.
- Perillo, G. (1989). Estuario de Bahía Blanca. Definición y posible origen. *Boletín Centro Naval*, N°107, 333-344.

- Perillo, G.M. y Sequeira, M.E. (1989). Geomorphologic and sediment transport characteristics of the middle reach of the Bahía Blanca Estuary (Argentina). *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 94(C10), 14351-14362.
- Perillo, G.M. y Cuadrado, D.G. (1990). Nearsurface suspended sediments at Monte Hermoso Beach, Argentina: I. Descriptive characteristics. *Journal of Coastal Research*, 981-990.
- Perillo, G.M. y Cuadrado, D.G. (1991). Geomorphologic evolution of El Toro Channel, Bahía Blanca Estuary (Argentina) prior to dredging. *Marine Geology*, 97(3-4), 405-412.
- Perillo, G.M. y Piccolo, M.C. (1991). Tidal response in the Bahía Blanca estuary, Argentina. *Journal of Coastal Research*, 7, 437-449.
- Perillo, G.M. y Piccolo, M.C. (1999). Geomorphological and physical characteristics of the Bahía Blanca Estuary, Argentina. En: *Estuaries of South America*. Springer, Berlin, Heidelberg, 195-216.
- Perillo, G.M. e Iribarne, O.O. (2003). New mechanisms studied for creek formation in tidal flats: from crabs to tidal channels. *EOS, Transactions American Geophysical Union*, 84(1), 1-5.
- Perillo, G.M., Minkoff, D.R. y Piccolo, M.C. (2005). Novel mechanism of stream formation in coastal wetlands by crab–fish–groundwater interaction. *Geo-Marine Letters*, 25(4), 214-220.
- Perillo, G.M.E., Piccolo, M.C., Arango J.M. y Sequeira M.E (1987) Hidrografía y circulación del estuario de Bahía Blanca (Argentina) en condiciones de baja descarga. *Proceeding of 2do Congreso Latinoamericano de Ciencias del Mar*, 95–104.
- Perillo, G.M.E., Piccolo, M.C., Parodi, E. y Freije, R.H. (2001) The Bahía Blanca Estuary, Argentina. En: Seeliger y Kjerfve (eds), *Coastal Marine Ecosystems of Latin America*, Springer, Berlin, Heidelberg, 205-217.
- Peterson, C.H. (1991) Intertidal zonation of marine invertebrates in sand and mud. *Ambiental Sciences*, 236–249
- Petracci, P.F., Sotelo, M.R. y Díaz, L.I. (2008). Nuevo registro de nidificación de la Gaviota Cangrejera (*Larus atlanticus*) en la Reserva Natural Bahía Blanca, Bahía Falsa y Bahía Verde, Buenos Aires, Argentina. *El hornero*, 23(1), 37-40.
- Pettigrosso, R.E. (2003). Planktonic ciliates *Choreotrichida* and *Strombidiida* from the inner zone of Bahía Blanca Estuary, Argentina. *Iheringia, Série Zoologia*, 93(2), 117-126.
- Philip, J. (1989). Biosédimentologie. *Bulletin de La Société Géologique de France*, 516(8), 1171-1172.
- Piccolo, M.C. y Perillo, G.M. (1990). Physical characteristics of the Bahía Blanca estuary (Argentina). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 31(3), 303-317.
- Piccolo, M.C. y Perillo, M.E. (1997). Geomorfología e hidrografía de los estuarios. En: Boschi, E.E. (ed). *El Mar Argentino y sus Recursos pesqueros*. Tomo 1. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, Mar del Plata. Argentina, 133-161pp.
- Piccolo, M.C., Perillo, G.M.E. y Melo, W.D. (2008). The Bahía Blanca estuary: an integrated overview of its geomorphology and dynamics. *Perspectives on integrated coastal zone management in South America*, IST Press, Lisboa, 219-230.
- Pierini, J.O. (2007) Circulación y transporte en zonas costeras del estuario de Bahía Blanca. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Argentina, 225 pp.

- Pierini, J.O., Streitenberger, M.E. y Baldini, M.D. (2012). Evaluation of faecal contamination in Bahía Blanca estuary (Argentina) using a numerical model. *Revista de biología marina y oceanografía*, 47(2), 193-202.
- Pierini J.O., Marcovecchio, J.E., Campuzano, F. y Perillo, G.M.E. (2008a). Evolution of salinity and temperature in Bahía Blanca estuary, Argentina. En: Neves, R., Baretta, J. y Mateus, M. (eds). *Perspectives on Integrated Coastal Zone Management in South America*. Part D: Site applications: integrating the components. IST Scientific Publishers, Lisbon, Portugal, Chapter 43: 501-510pp.
- Pierini J.O., Campuzano, F., Marcovecchio, J.E. y Perillo, G.M.E. (2008b). The application of MOHID to assess the potential effect of sewage discharge system at Bahía Blanca estuary (Argentina). En: Neves, R., Baretta, J. y Mateus, M. (eds). *Perspectives on Integrated Coastal Zone Management in South America*. Part D: Site applications: integrating the components. IST Scientific Publishers, Lisbon, Portugal, Chapter 44: 515-522 pp.
- Pierini J.O., Marcovecchio, J.E., Campuzano, F. y Perillo, G.M.E. (2008c). MOHID oil spills modelling in coastal zones: A study case on Bahía Blanca estuary (Argentina). En: Neves, R., Baretta, J. y Mateus, M. (eds). *Perspectives on Integrated Coastal Zone Management in South America*. Part D: Site applications: integrating the components. IST Scientific Publishers, Lisbon, Portugal, Chapter 45: pp: 523-528.
- Pierini, J.O., Lovallo, M., Telesca, L. y Gómez, E.A. (2013). Investigating prediction performance of an artificial neural network and a numerical model of the tidal signal at Puerto Belgrano, Bahía Blanca Estuary (Argentina). *Acta Geophysica*, 61(6), 1522-1537.
- Piovan, M.J. (2016). Controles geomorfológicos sobre la presencia y estructura de humedales costeros en el estuario de Bahía Blanca. Tesis Doctoral. Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Argentina, 130pp.
- Polis, G.A., Power, M.E. y Huxel, G.R. (2004). *Food webs at the landscape level*. University of Chicago Press.
- Pomeroy, L.R., Smith, E.E. y Grant, C.M. (1965). The exchange of phosphate between estuarine water and sediments. *American Society of Limnology and Oceanography*, 10, 176-172.
- Pomeroy, L.R., Johannes, R.E., Odum, E.P. y Roffman, B. (1969). The phosphorus and zinc cycles and productivity of a salt marsh. En: Nelson, D.J. y Evans, F.C. (eds). *Proceedings of the Second National Symposium on Radioecology*, Ann Arbor, Michigan, 412-419pp.
- Popovich, C.A. y Gayoso, A.M. (1999). Effect of irradiance and temperature on the growth rate of *Thalassiosira curviseriata* Takano (Bacillariophyceae), a bloom diatom in Bahía Blanca estuary (Argentina). *Journal of Plankton Research*, 21(6), 1101-1110.
- Popovich, C.A., Spetter, C.V., Marcovecchio, J.E. y Freije, R.H. (2008). Dissolved nutrient availability during winter diatom bloom in a turbid and shallow estuary (Bahía Blanca, Argentina). *Journal of Coastal Research*, 95-102.
- Posey, M.H. (1987). Influence of relative mobilities on the composition of benthic communities. *Marine Ecology Progress Series*, 39, 99-104.
- Powers, L.W. y Cole, J.F. (1976). Temperature variation in fiddler crab microhabitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 21(2), 141-157.
- Pratolongo, P.D., Perillo, G.M. y Piccolo, M.C. (2010). Combined effects of waves and plants on a mud deposition event at a mudflat-saltmarsh edge in the Bahía Blanca estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 87(2), 207-212.

- Pratolongo, P.D., Kirby, J.R., Plater, A. y Brinson, M.M. (2009). Temperate coastal wetlands: morphology, sediment processes, and plant communities. *Coastal wetlands: an integrated ecosystem approach*, 975.
- Pratolongo, P.D., Mazzon, C., Zapperi, G., Piovan, M.J. y Brinson, M.M. (2013). Land cover changes in tidal salt marshes of the Bahía Blanca estuary (Argentina) during the past 40 years. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 133, 23-31.
- Qureshi, N.A. y Saher, N.U. (2012). Burrow morphology of three species of fiddler crab (*Uca*) along the coast of Pakistan. *Belgian Journal of Zoology*, (2).
- Rathbun, M.J. (1918). *The grapsoid crabs of America*. US Government Printing Office.
- Reguant, S. (1991). Estratigrafía y registro fósil. *Acta geológica hispánica*, 26(2), 91-95.
- Reise, K. (2002). Sediment mediated species interactions in coastal waters. *Journal of Sea Research*, 48(2), 127-141.
- Revsbech, N.P., Sorensen, J., Blackburn, T.H. y Lomholt, J.P. (1980). Distribution of oxygen in marine sediments measured with microelectrodes. *Limnology and Oceanography*, 25(3), 403-411.
- Rhoads, D.C. y Boyer, L.F. (1982). The effects of marine benthos on physical properties of sediments. En: *Animal-sediment relations*. Springer US, 3-52.
- Rhoads, D.C. y Young, D.K. (1970). The influence of deposit-feeding organisms on sediment stability and community trophic structure. *Journal of Marine Research*, 28: 150-178.
- Richardson, A.M. (2007). Behavioral ecology of semiterrestrial crayfish. *Evolutionary ecology of social and sexual systems: Crustaceans as model organisms*, 319-338.
- Richter, R. (1952). Fluidal-texture in Sediment-Gesteinen und ober Sedifluktion überhaupt. *Notizbl. Hess. L.-Amt. Bodenforsch*, 3, 67-81.
- Rogala, J.T. (1997). Estimating Fetch for Navigation Pools in the Upper Mississippi River Using a Geographic Information System. United States Geological Survey-Project Status Report, 97-108.
- Rosa, L.C. y Bemvenuti, C.E. (2005). Effects of the burrowing crab *Chasmagnathus granulata* (Dana) on meiofauna of estuarine intertidal habitats of Patos Lagoon, Southern Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 48(2), 267-274.
- Rowden, A.A. y Jones, M.B. (1995). The burrow structure of the mud shrimp *Callinassa subterranea* (Decapoda: Thalassinidea) from the North Sea. *Journal of natural history*, 29(5), 1155-1165.
- Rudnick, D.A., Chan, V. y Resh, V.H. (2005). Morphology and impacts of the burrows of the Chinese mitten crab, *Eriocheir sinensis* H. Milne Edwards (Decapoda, Grapsoidea), in south San Francisco Bay, California, USA. *Crustaceana*, 78(7), 787-807.
- Sakai, K., Türkay, M. y Yang, S.L. (2006). Revision of the *Helice/Chasmagnathus complex* (Crustacea: Decapoda: Brachyura). *Abh Senckenberg Naturforsch Ges*, 565:1-76.
- Sal Moyano, M.P. (2012). Estrategias reproductivas y sistema de apareamiento del cangrejo estuarial *Neohelice (Chasmagnathus) granulata* (Brachyura: Grapsoidea: Varunidae). Tesis Doctoral. Universidad Nacional De Mar Del Plata, Facultad De Ciencias Exactas Y Naturales, Argentina, 159 pp.
- Sal Moyano, M.P., Gavio, M.A. y Luppi, T.A. (2012). Mating system of the burrowing crab *Neohelice granulata* (Brachyura: Varunidae) in two contrasting environments: effect of burrow architecture. *Marine Biology*, 159(7), 1403-1416.

- Santos, A., Martins, H., Coelho, H., Leitao, P.C. y Neves, R. (2002) A circulation model for the European ocean margin. *Applied Mathematical Modelling*, 26, 563-582.
- Schubart, C.D., Cuesta, J.A. y Felder, D.L. (2002). Glyptograpsidae, a new brachyuran family from Central America: larval and adult morphology, and a molecular phylogeny of the Grapsoidea. *Journal of Crustacean Biology*, 22(1), 28-44.
- Seiple, W. y Salmon, M. (1982). Comparative social behavior of two grapsid crabs, *Sesarma reticulatum* (Say) and *S. cinereum* (Bosc). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 62(1), 1-24.
- Seymour, R.J. (1977). Estimating wave generation on restricted fetches. *ASCE Journal of the Waterway, Port, Coastal & Ocean Diversity*, 103.
- Silvestri, S., Defina, A. y Marani, M. (2005). Tidal regime, salinity and salt marsh plant zonation. *Estuarine, coastal and shelf science*, 62(1), 119-130.
- Skov, M.W. y Hartnoll, R.G. (2001). Comparative suitability of binocular observation, burrow counting and excavation for the quantification of the mangrove fiddler crab *Uca annulipes*. En: Milne Edwards (ed). *Advances in Decapod Crustacean Research*, Springer, Netherlands, 201-212.
- Spetter, C.V. (2006). *Biogeochemical cycle of nitrogen inorganic nutrients in wetlands of the Bahía Blanca Estuary*. Tesis Doctoral. Universidad nacional del Sur, Bahía Blanca, Argentina.
- Spivak, E.D. (1997). Cangrejos estuariales del Atlántico sudoccidental (25°-41°S) (Crustacea: Decapoda: Brachyura). *Investigaciones marinas*, 25, 105-120.
- Spivak, E.D. (2010). The crab *Neohelice (=Chasmagnathus) granulata*: an emergent animal model from emergent countries. *Helgoland Marine Research*, 64(3), 149-154.
- Spivak, E., Anger, K., Luppi, T., Bas, C. e Ismael, D. (1994). Distribution and habitat preferences of two grapsid crab species in Mar Chiquita Lagoon (Province of Buenos Aires, Argentina). *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, 48(1), 59-78.
- Spivak, E.D., Anger, K., Bas, C.C., Luppi, T.A. e Ismael, D. (1996). Size structure, sex ratio, and breeding season in two intertidal grapsid crab species from Mar Chiquita lagoon, Argentina. *Neritica* 10, 7-26.
- Strahler, A.N. y Strahler, A.H. (1994) Geografía física. Omega, S.A. Barcelona.
- Takeda, S. y Kurihara, Y. (1987). The effects of burrowing of *Helice tridens* (De Haan) on the soil of a salt-marsh habitat. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 113(1), 79-89.
- Talley, T.S., Crooks, J.A. y Levin, L.A. (2001). Habitat utilization and alteration by the invasive burrowing isopod, *Sphaeroma quoyanum*, in California salt marshes. *Marine Biology*, 138(3), 561-573.
- Thongtham, N. y Kristensen, E. (2003). Physical and chemical characteristics of mangrove crab (*Neopisesarma versicolor*) burrows in the Bangrong mangrove forest, Phuket, Thailand; with emphasis on behavioural response to changing environmental conditions. *Vie et Milieu*, 53(4), 141-151.
- Thornton, D.C.O., Dong, L.F., Underwood, G.J.C. y Nedwell, D.B. (2002). Factors affecting microphytobenthic biomass, species composition and production in the Colne Estuary (UK). *Aquatic Microbial Ecology*, 27, 285-300.

- Thrush, S.F. (1988). The comparison of macrobenthic recolonization patterns near and away from crab burrows on a sublittoral sand flat. *Journal of marine research*, 46(3), 669-681.
- Thurman, C.L. (1984). Ecological notes on fiddler crabs of south Texas, with special reference to *Uca subcylindrica*. *Journal of Crustacean Biology*, 4(4), 665-681.
- Underwood, G.J.C. (2005). Microalgal (Microphytobenthic) biofilms in shallow coastal waters: how important are species? *Proceedings of the California Academy of Sciences*, 56, 162-169.
- Underwood, G., Phillips, J. y Saunders, K. (1998). Distribution of estuarine benthic diatom species along salinity and nutrient gradients. *European Journal of Phycology*, 33, 173-183.
- van der Wal, D. y Pye, K. (2004). Patterns, rates and possible causes of saltmarsh erosion in the Greater Thames area (UK). *Geomorphology*, 61(3), 373-391.
- van Rijn, L.C. (2012). Principles of Sedimentation and Erosion Engineering in Rivers, Estuaries and Coastal Seas. Aqua Publications, The Netherlands, 580 pp.
- Vaugelas, J.D. (1990). Ecologie des *Callinassés* (Crustacea, Decapoda, Thalassinidea) en milieu récifal Indo-Pacifique. Conséquences du remaniement sédimentaires sur la distribution des matières humiques, des métaux traces et des radionucléides. Tesis Doctoral, Université de Nice, France.
- Vaugelas, J. y Buscail, R. (1990). Organic matter distribution in burrows of the thalassinid crustacean *Callinectes laurae*, Gulf of Aqaba (Red Sea). *Hydrobiologia*, 207(1), 269-277.
- Warren, J.H. (1990). The use of open burrows to estimate abundances of intertidal estuarine crabs. *Australian Journal of Ecology*, 15(3), 277-280.
- Warwick, R.M., Clarke, K.R. y Gee, J.M. (1990). The effect of disturbance by soldier crabs *Mictyris platycheles* H. Milne Edwards on meiobenthic community structure. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 135(1), 19-33.
- Wheatcroft, R.A. (1992). Experimental tests for particle size-dependent bioturbation in the deep ocean. *Limnology and Oceanography*, 37(1), 90-104.
- Whitehouse, R., Soulsby, R., Roberts, W. y Mitchener, H. (2000). Dynamics of Estuarine Muds. Thomas Telford, London, 210 pp.
- Widdows, J., Brinsley, M.D., Bowley, N. y Barrett, C. (1998). A benthic annular flume for in situ measurement of suspension feeding/biodeposition rates and erosion potential of intertidal cohesive sediments. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 46(1), 27-38.
- Widdows, J., Brown, S., Brinsley, M.D., Salkeld, P.N. y Elliott, M. (2000). Temporal changes in intertidal sediment erodability: influence of biological and climatic factors. *Continental Shelf Research*, 20(10), 1275-1289.
- Wolanski, E., Brinson, M.M., Cahoon, D.R. y Perillo, G.M. (2009). Coastal Wetlands: A synthesis. En: Perillo, G.M.E., Wolanski, E., Cahoon, D. y Brinson, M. (eds). *Coastal Wetlands: An Integrated Ecosystem Approach*. Elsevier, Amsterdam, 34-58.
- Wolfrath, B. (1992). Burrowing of the fiddler crab *Uca tangeri* in the Ria Formosa in Portugal and its influence on sediment structure. *Marine ecology progress series, Oldendorf*, 85(3), 237-243.
- Wolters, M., Bakker, J.P., Bertness, M.D., Jefferies, R.L. y Möller, I. (2005). Saltmarsh erosion and restoration in south-east England: squeezing the evidence requires realignment. *Journal of Applied Ecology*, 42(5), 844-851.

- Yager, P.L., Nowell A.R.M. y Jumars, P.A. (1993). Enhanced deposition to pits: a local food source for benthos. *Journal of Marine Research*, 51, 209-236.
- Zapperi, G. (2015). Estructura y funciones ecológicas de las comunidades bentónicas en planicies de marea de la zona interna del estuario de Bahía Blanca. Tesis Doctoral. Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Argentina, 153pp.
- Zar, J.H. (1996). *Bioestatistical analysis*. Prentice Hall, Asistencia.
- Zar, J.H. (1999). *Biostatistical analysis*. Pearson Education, India.

ANEXO

Referencias

Qtz: cuarzo

Pl: feldespato (plagioclasa)

Ar: arcillas (illita, montmorillonita)

Ha: sal (halita)

Ca: calcita

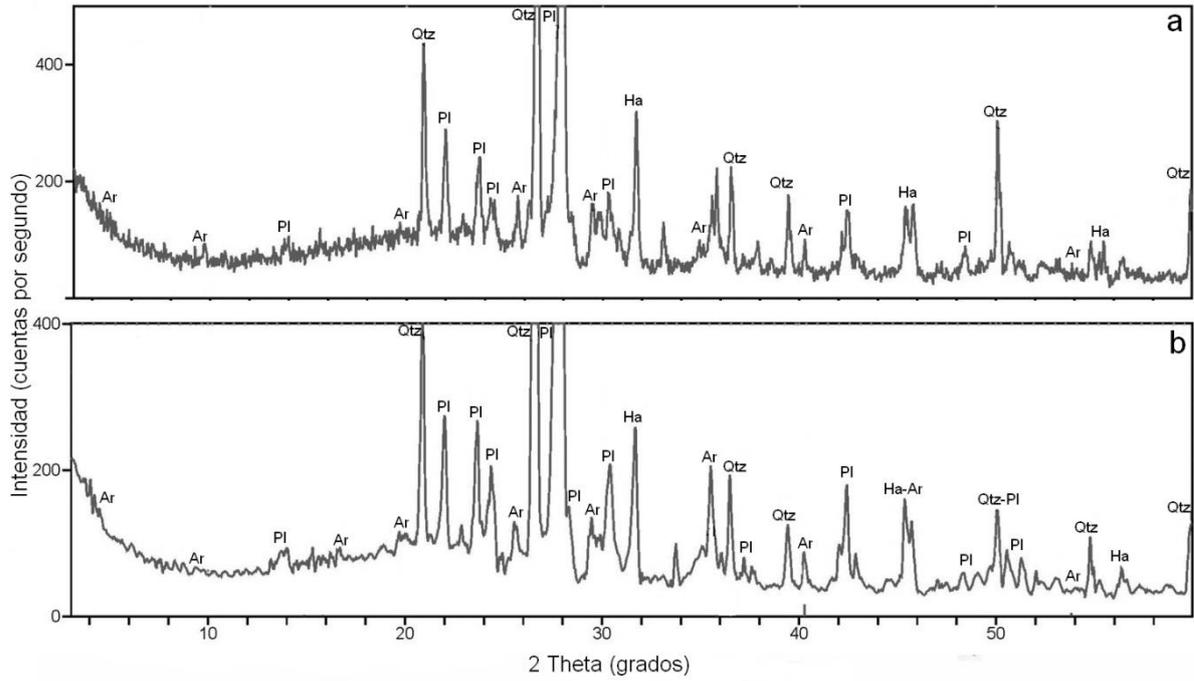


Figura 1. Difractogramas correspondiente a las muestras de VdM1 en otoño.
a. Control **b.** Removido.

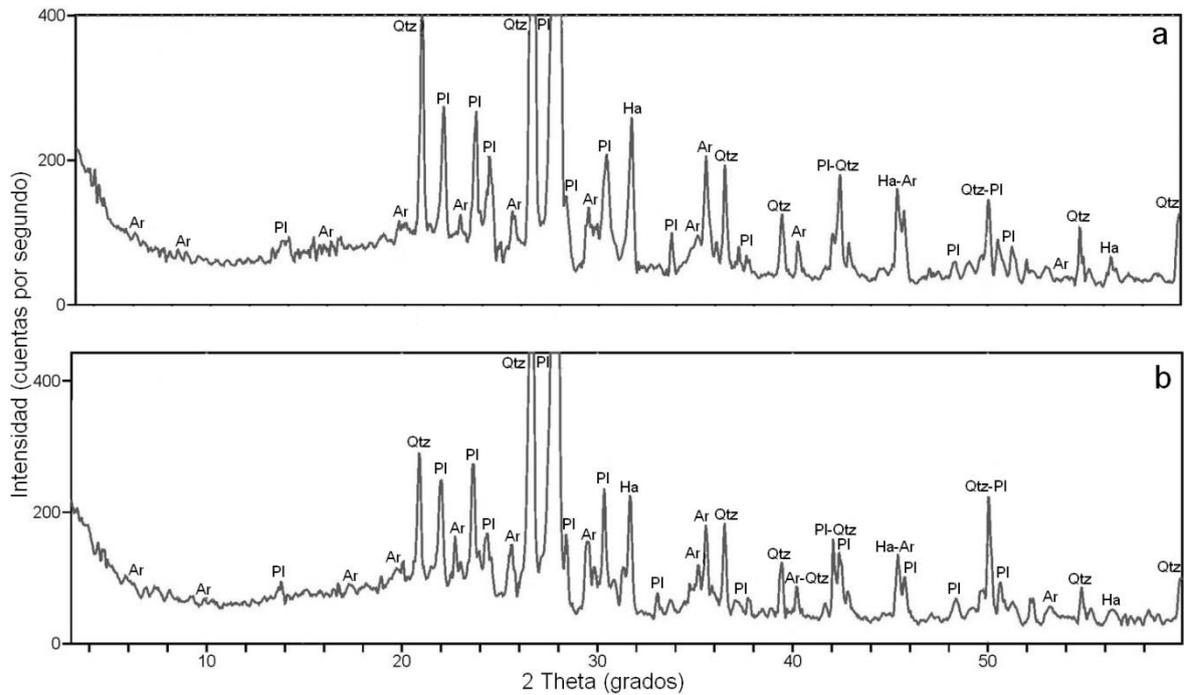


Figura 2. Difractogramas correspondiente a las muestras de VdM2 en otoño.
a. Control **b.** Removido.

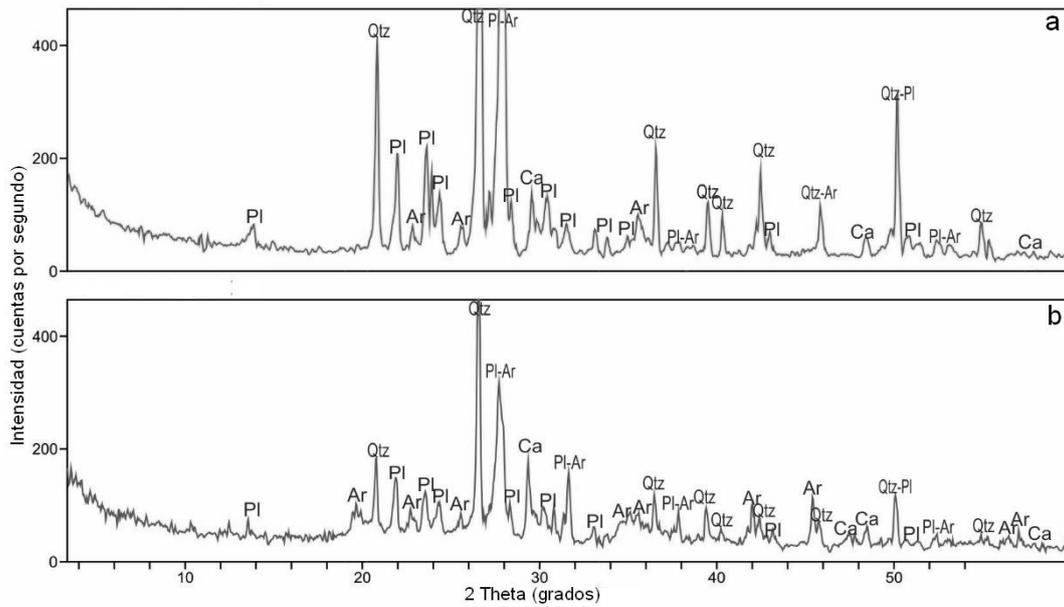


Figura 3. Difractogramas correspondiente a las muestras de VdM1 en invierno.
a. Control **b.** Removido.

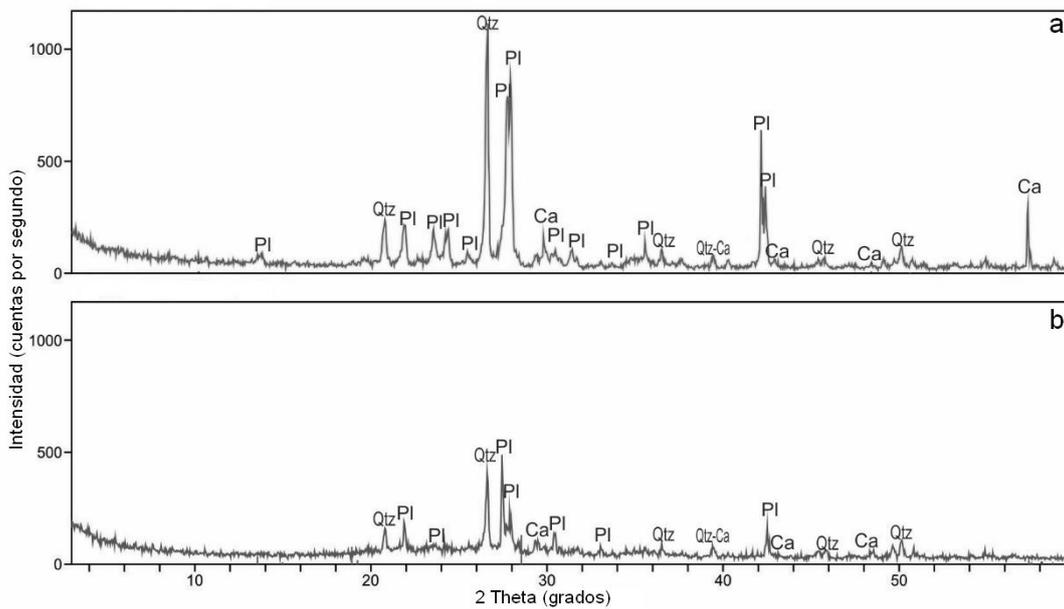


Figura 4. Difractogramas correspondiente a las muestras de VdM2 en invierno.
a. Control **b.** Removido.

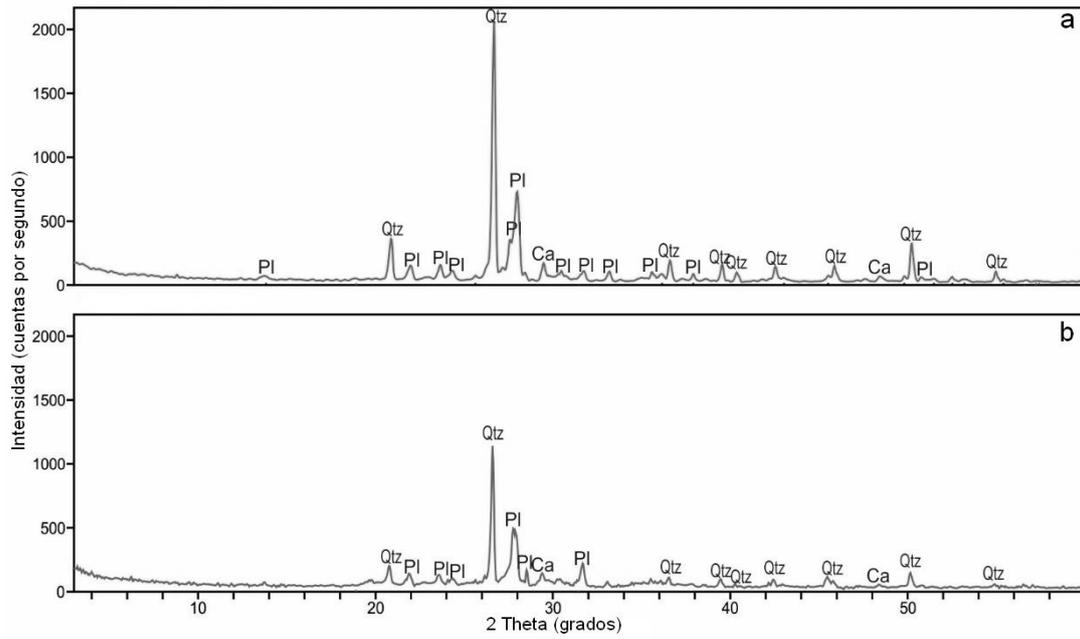


Figura 5. Difractogramas correspondiente a las muestras de VdM1 en primavera.
a. Control **b.** Removido.

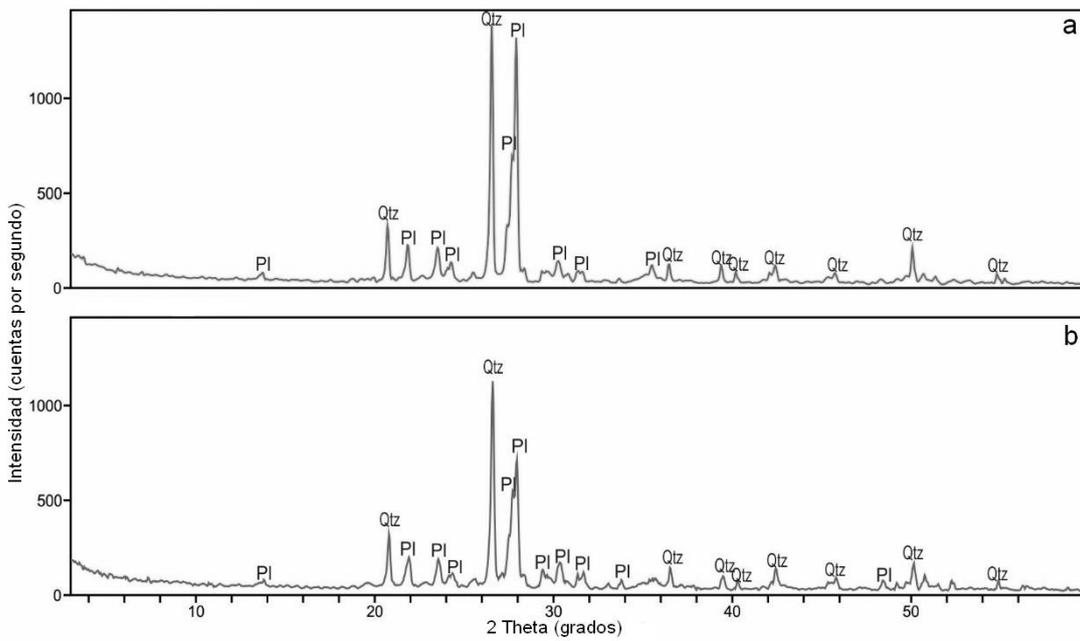


Figura 6. Difractogramas correspondiente a las muestras de VdM2 en primavera.
a. Control **b.** Removido.

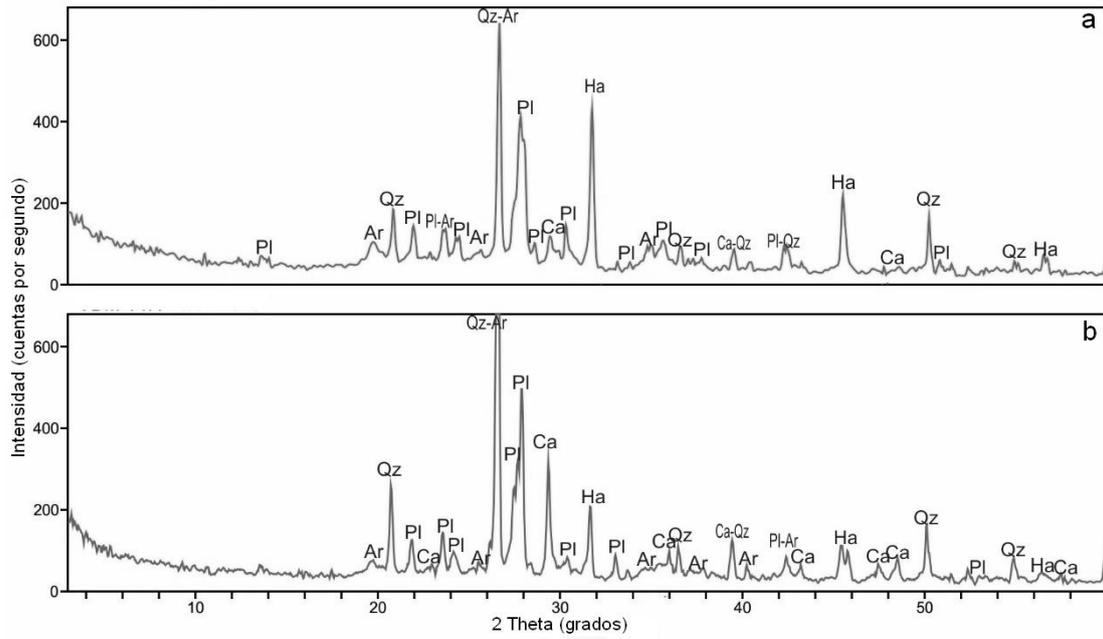


Figura 7. Difractogramas correspondiente a las muestras de VdM1 en verano.
a. Control **b.** Removido.

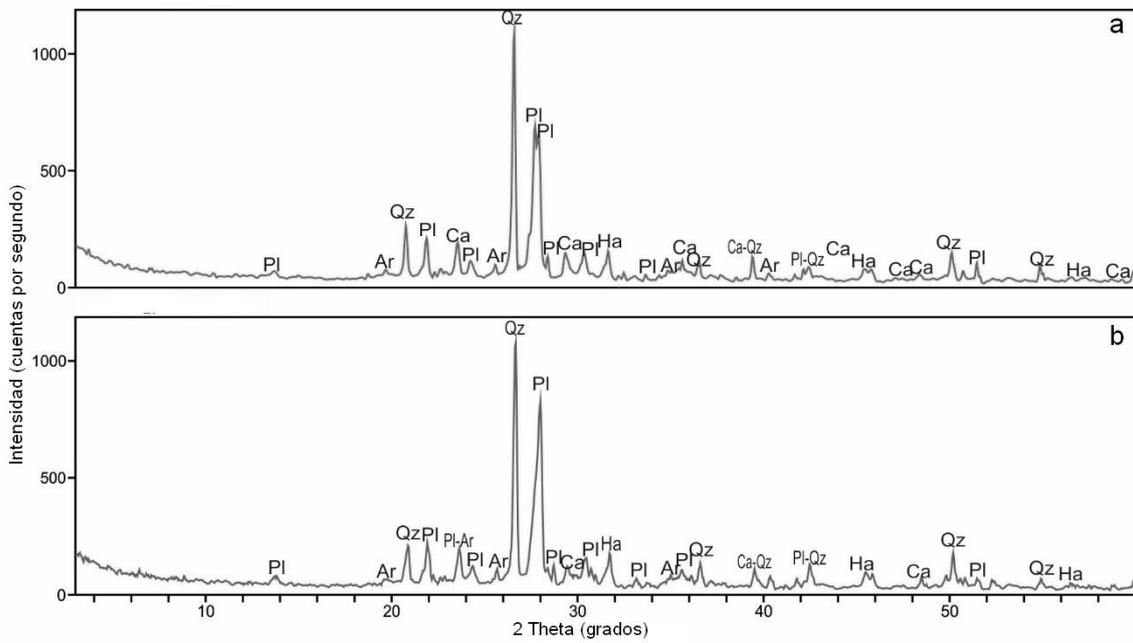


Figura 8. Difractogramas correspondiente a las muestras de VdM2 en verano.
a. Control **b.** Removido.

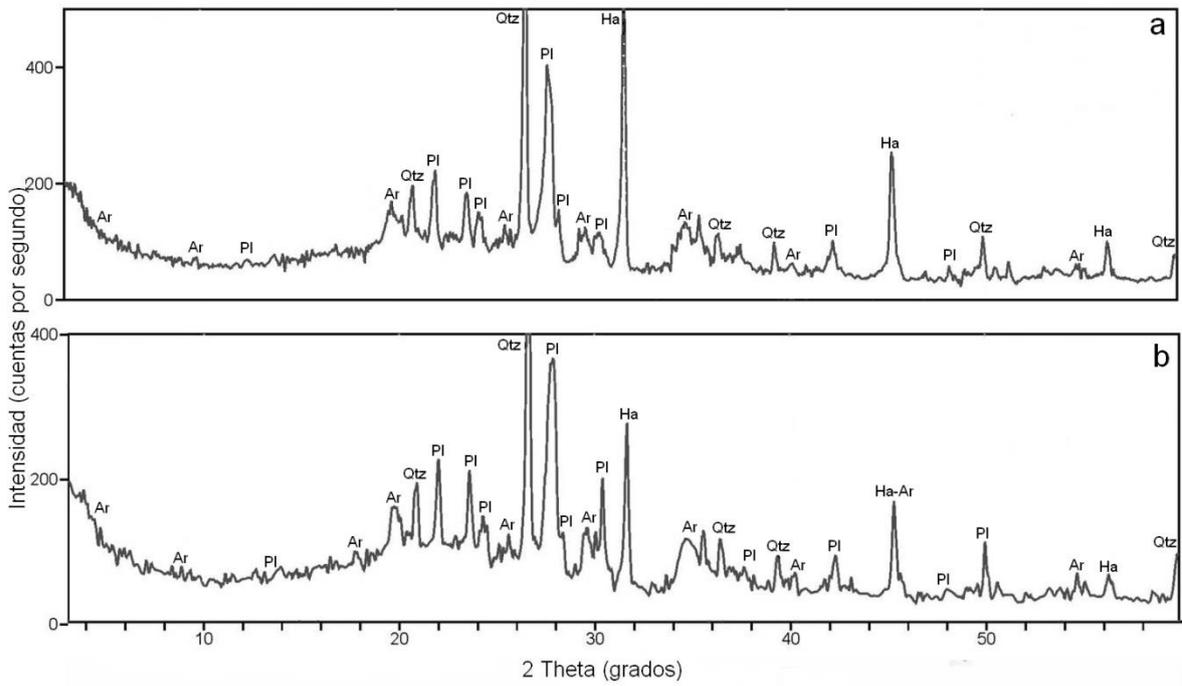


Figura 9. Difractogramas correspondiente a las muestras de PC1 en otoño.
a. Control **b.** Removido.

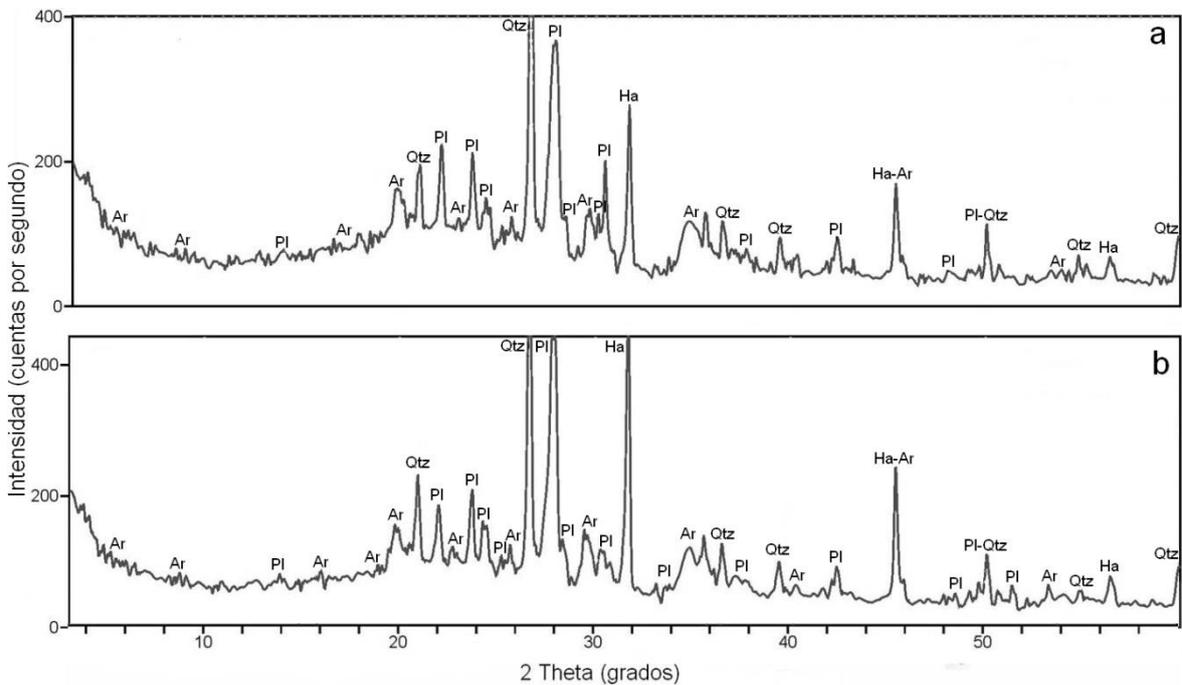


Figura 10. Difractogramas correspondiente a las muestras de PC2 en otoño.
a. Control **b.** Removido.

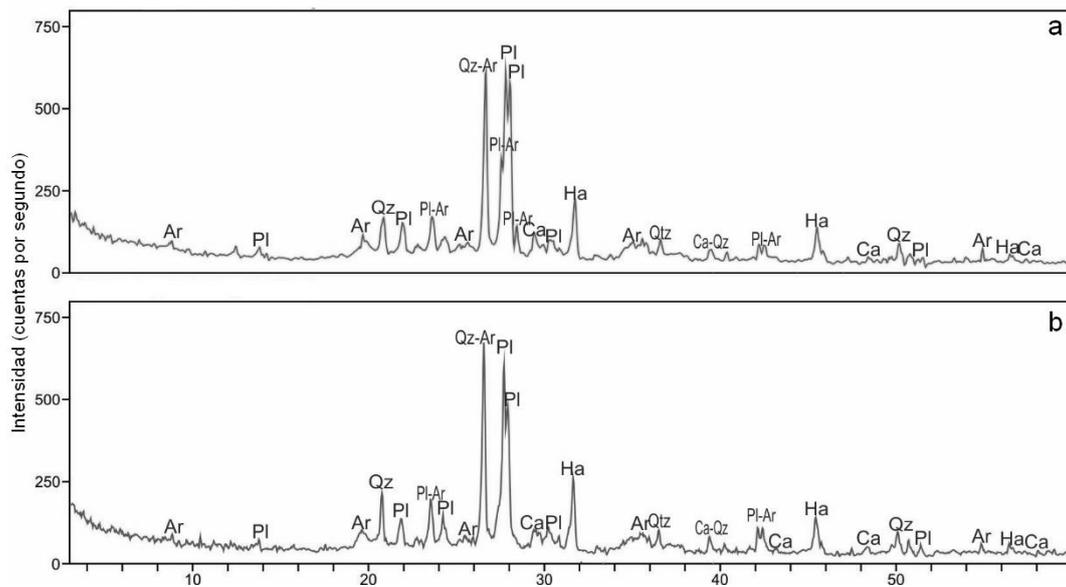


Figura 11. Difractogramas correspondiente a las muestras de PC1 en invierno.

a. Control **b.** Removido.

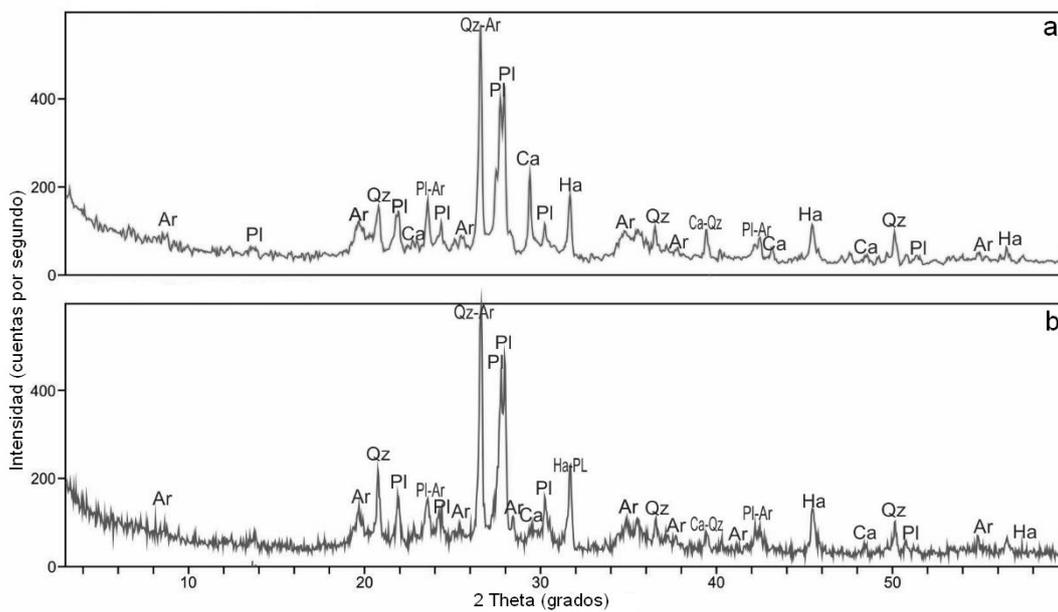


Figura 12. Difractogramas correspondiente a las muestras de PC2 en invierno.

a. Control **b.** Removido.

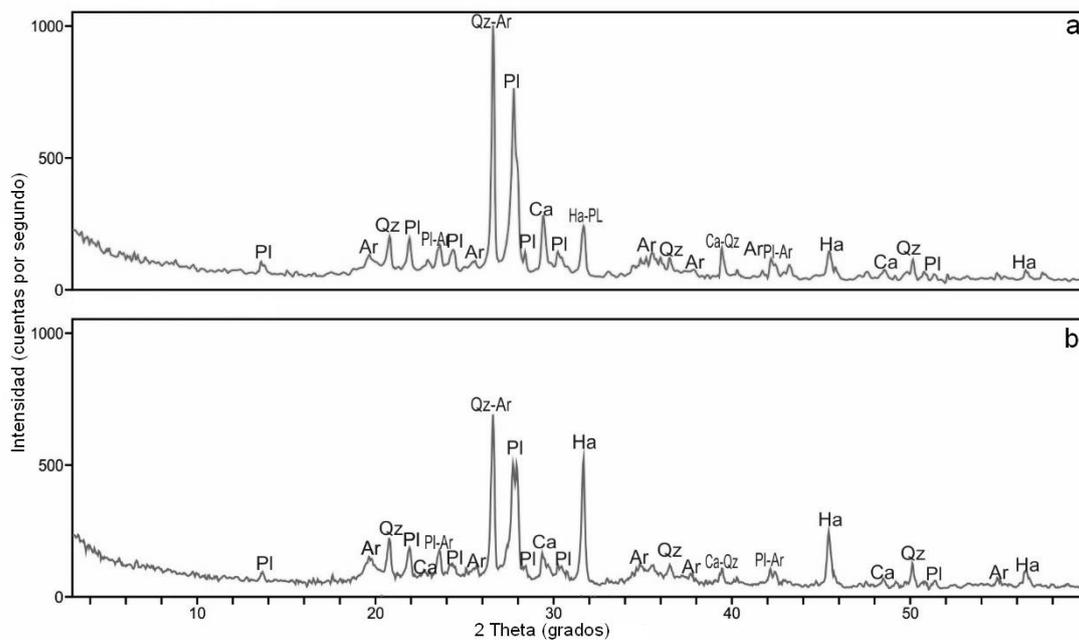


Figura 13. Difractogramas correspondiente a las muestras de PC1 en primavera.
a. Control **b.** Removido.

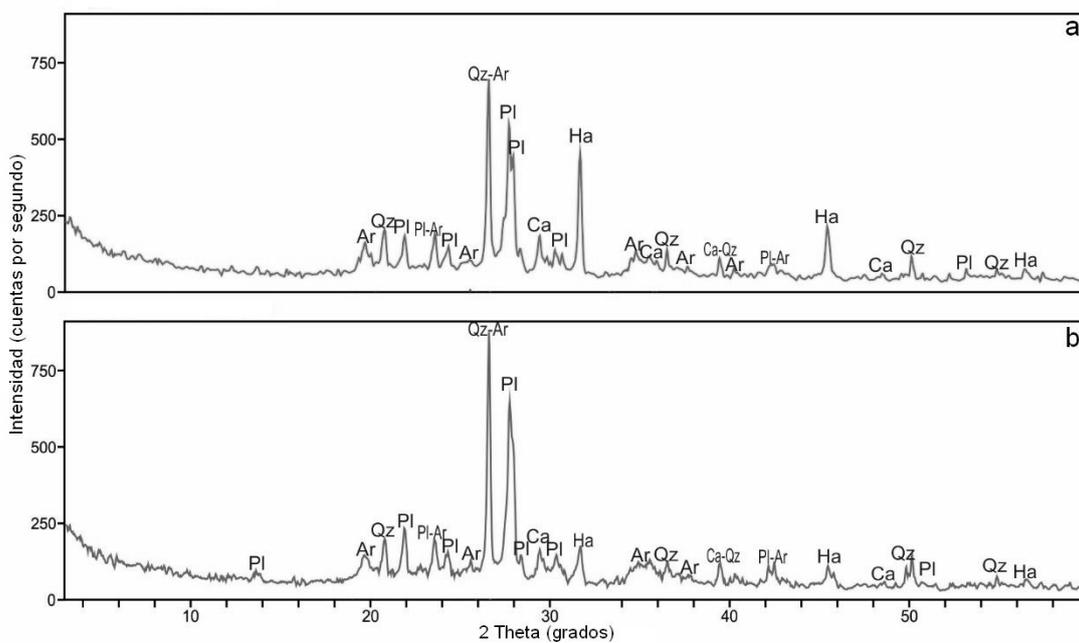


Figura 14. Difractogramas correspondiente a las muestras de PC2 en primavera.
a. Control **b.** Removido.

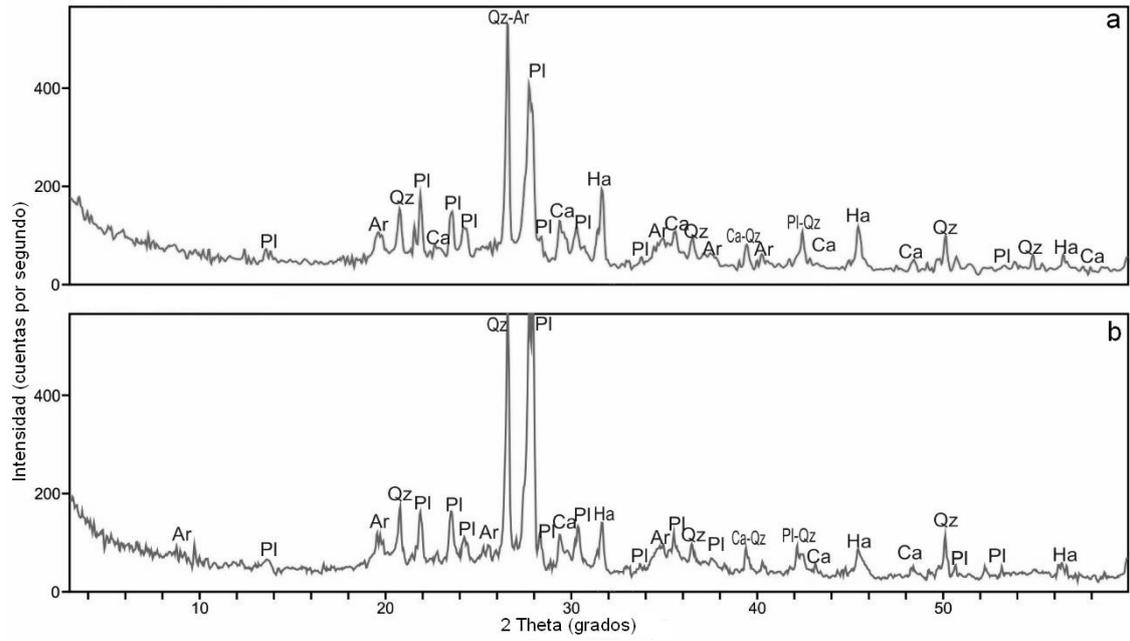


Figura 15. Difractogramas correspondiente a las muestras de PC1 en verano.
a. Control **b.** Removido

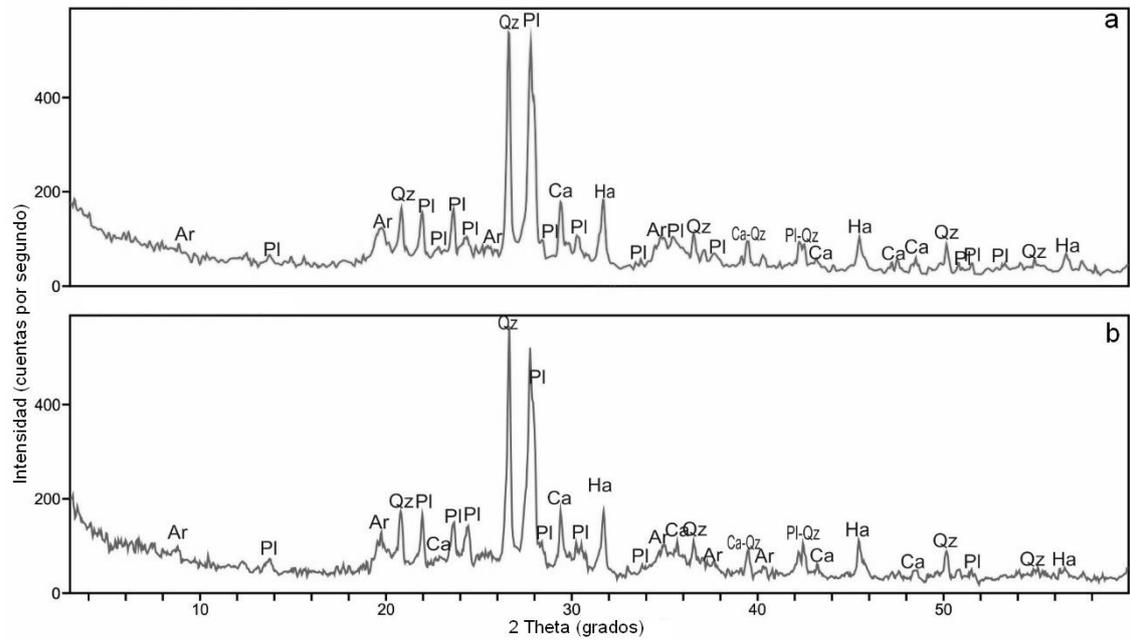


Figura 16. Difractogramas correspondiente a las muestras de PC2 en verano.
a. Control **b.** Removido