



Universidad Nacional del Sur

Tesis Doctor en Biología

**Estructura y funciones ecológicas de las
comunidades bentónicas en planicies de marea de
la zona interna del estuario de Bahía Blanca**

Lic. Georgina M. Zapperi

Director de tesis: Dra. Paula Pratolongo

BAHÍA BLANCA

ARGENTINA

2015

PREFACIO

Esta tesis se presenta como parte de los requisitos para optar al 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 Instituto Argentino de Oceanografía (IADO), dependiente del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), durante el periodo comprendido entre el 1 de abril 2010 y 20 de diciembre de 2014, bajo la dirección de la Dra. Paula Pratolongo, investigadora adjunta de CONICET.



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR
Secretaría General de Posgrado y Educación Continua

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

AGRADECIMIENTOS

A Paula Pratolongo, mi directora, por guiarme y acompañarme durante todos estos años de aprendizaje y por su apoyo en todo lo que fuera surgiendo referido al trabajo de la tesis y en todas aquellas oportunidades que este trabajo brinda, alentándome siempre a intentar algo más, a probar algo nuevo.

A Jorge Marcovecchio, codirector de mi beca tipo I de CONICET, por su apoyo en todo lo referido al estudio de los nutrientes y los flujos bentónicos; por permitirme trabajar en su laboratorio sin restricciones; y por siempre aceptar todas mis propuestas con optimismo y buen ánimo.

A la Dirección del Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia por permitirme inscribir como alumna de la carrera de Doctor en Biología.

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas por otorgarme las becas para realizar mi trabajo.

A la Dirección del Instituto Argentino de Oceanografía por brindarme lugar de trabajo y todas las herramientas y medios necesarios para poder llevarlo a cabo.

A todos los integrantes del Laboratorio de Química Marina del IADO-CONICET, por su ayuda mientras trabajaba allí y por colaborar con valiosos datos para esta tesis. En particular a Raúl Asteasuain, Matías Tártara y Carla Spetter por su colaboración en el análisis de los nutrientes y por enseñarme a usar el autoanализador.

A todo el personal y becarios del IADO, por convertir al instituto en un lugar de trabajo donde es posible sentirse cómodo y acompañado, un lugar donde hice muy buenos amigos. A todos los compañeros de la biblioteca por contribuir a que sea un lugar súper ameno para trabajar; sin olvidar dos piezas clave de tan particular dinámica: Graciela y Alicia. También por los *after office*, los miércoles dulces y las noches en José Sabía.

A Carla Mazzon, Maju Piovan y Vane Negrin, por la compañía y colaboración en las salidas de campo, en el desarrollo de las incubaciones, en las mediciones de potencial redox y por las miles de veces que me brindaron su ayuda durante estos 5 años. También por su amistad.

A Constanza Bournod por su ayuda con el CSM; a Andrea Cuesta por enseñarme a usar el Mastersizer; a los grupos de Genómica en gramíneas forrajeras y Biotecnología en cereales del CERZOS y a Clarisa Cicchelli del laboratorio de Ing. en Alimentos del PLAPIQUI, por permitirme utilizar el liofilizador. A Cecilia Carcedo por su desinteresada colaboración al enseñarme a usar el programa PRIMER y brindarme bibliografía para la

determinación taxonómica de poliquetos; a Lucas Molina por su contribución en la determinación taxonómica de poliquetos; a Alejandro Loydi por su colaboración al brindar bibliografía sobre los análisis estadísticos; a Valeria Guinder, por permitirme participar en su trabajo.

A Andre, Juli, Coty, Facu, Maju y Marta por mediodías plagados de risas y charlas memorables y por convertirse en un grupo imprescindible durante las horas de trabajo.

A los integrantes de Voces de la Carrindanga, por esos cortes saludables de mediodía y por permitirme formar parte de un grupo tan lindo.

A mi familia: Jorge, Emilia, Miguelina, Paula y Agustín, por el apoyo constante, su disposición para ayudarme y acompañarme siempre y por el amor que me brindan. A Gabriel, por su paciencia infinita y su amor incondicional. A Revoira y Roma porque, entre muchas cosas, mantienen viva a mi niña interior y me ayudan a salir de cualquier pesar. A mis amigos, todos ellos, por ser parte de mi vida de la mejor manera y estar siempre presentes.

RESUMEN

Las planicies de marea son ambientes de escasa pendiente conformados por sedimentos finos no consolidados que se desarrollan sobre costas protegidas. En esta tesis se aborda el estudio de las comunidades bentónicas de las planicies de marea de la zona interna del Canal Principal del estuario de Bahía Blanca, desde el punto de vista de su funcionamiento ecológico. La comunidad y el ambiente bentónico son de gran importancia en la dinámica de los sistemas someros del interior del Canal Principal.

Se describieron las características del ambiente físico en dos sectores definidos *a priori* en el intermareal: el poliquetal y el cangrejal. Se estudiaron los ensamblajes de la macrofauna bentónica y su variabilidad durante un año. Con esto se pretendió evaluar si los dos ambientes pueden considerarse diferentes de acuerdo a su funcionamiento ecológico. También se estudió el acople bentónico-pelágico en ambos ambientes, para explorar la relación entre el bentos y la columna de agua, considerando la floración invernal de fitoplancton como punto de referencia en el ambiente pelágico. En el marco de un experimento con un diseño factorial cruzado de dos factores (ambiente y condición de nutrientes) se evaluó si el exceso de nutrientes genera cambios en la comunidad bentónica y/o en los flujos de nutrientes entre el sedimento y la columna de agua, en cada uno de los ambientes de la planicie. Por último, se estudiaron las respuestas en el poliquetal y en el cangrejal ante los efectos del aumento de nutrientes y la exclusión de predadores, nuevamente en un experimento con un diseño factorial cruzado con dos factores (exclusión de predadores y agregado de nutrientes).

A partir de los resultados obtenidos, se concluyó que las diferencias en la identidad y patrones de la abundancia de las comunidades macrobentónicas, en conjunto con las diferencias en las condiciones del ambiente físico y su elevación en la planicie sustentan la hipótesis de que el cangrejal y el poliquetal son dos ambientes con características propias y funcionamiento ecológico diferente. También se observó que el bentos contribuye a la remineralización de la materia orgánica y a la recuperación de los nutrientes en la columna de agua luego de la floración invernal de fitoplancton. Los patrones estacionales de actividad de cangrejos y poliquetos se acoplan con la floración invernal de fitoplancton en la columna de agua. La actividad de las comunidades bentónicas se relaciona con un ciclo anual en la estabilidad de los sedimentos y condiciona la ocurrencia de ventanas de baja turbidez, que permiten el inicio de las floraciones. Con respecto a los aportes externos de nutrientes, el sistema en la zona interna del Canal Principal mostró una gran tolerancia al agregado de

fertilizantes sin que se produzcan cambios significativos en la estructura de las comunidades bentónicas ni en los flujos de nutrientes. Se propone la existencia de mecanismos naturales de regulación que le confieren estabilidad al sistema y aumentan su capacidad para contrarrestar los efectos de la adición de nutrientes. Por último, los resultados mostraron que en el cangrejal las restricciones del ambiente físico serían determinantes de su dinámica. Los controles *bottom-up* mostraron cierta influencia en la estructuración de la cadena trófica, pero la heterogeneidad ambiental en la microescala genera una gran variabilidad entre sitios y no permite ver resultados significativos. En el poliquetal, los controles tróficos están dominados por los niveles superiores (controles *top-down*) y se pudo discriminar un rol clave de la meiofauna, en especial de los nematodos, en la transferencia de nutrientes a niveles tróficos superiores. A partir de las clausuras se observó un claro efecto de cascada en el que, al reducir la intensidad de predación sobre los nematodos se aumentó indirectamente la presión de herbivoría sobre las microalgas bentónicas. Este efecto queda en evidencia a partir de la reducción significativa en la concentración de *Cl-a* de los sedimentos, en forma concomitante al aumento en la abundancia de los nematodos en ausencia de predadores.

ABSTRACT

Tidal flats are low slope environments formed by fine grained unconsolidated sediments that develop on protected shores. In this thesis the study of benthic communities in the tidal flats of the inner zone of the Canal Principal in the Bahía Blanca estuary is approached from the point of view of their ecological functioning. Benthic community and the benthic environment are of great importance in the dynamics of shallow systems inside the Canal Principal.

The characteristics of the physical environment of two sectors defined *a priori* in the mudflat were described: *Laeonereis* flats and crab beds. Assemblages of benthic macrofauna and their variability were studied throughout a year. This was intended to assess whether the two environments could be considered as different according to their ecological functioning. Benthic-pelagic coupling was studied in both environments, to explore the relationship between benthos and water column, considering the winter phytoplankton bloom as a benchmark in the pelagic environment. An experiment with a crossed factorial design with two factors (type of environment and nutrient condition) was performed to evaluate whether excess nutrients generates changes in the benthic community and / or nutrient fluxes between sediment and the water column in each of the environments of the mudflat. Finally, responses to the effects of increased nutrients and predator exclusion were studied in both, the *Laeonereis* flats and the crab beds, again in an experiment with a factorial design with two crossed factors (predators' exclusion and nutrients condition).

From the results, it was concluded that differences in identity and patterns of abundance of macrobenthic communities, together with differences in the characteristics of the physical environment and its elevation in the tidal flat support the hypothesis that the crab beds and the *Laeonereis* flats are two separate subsystems with their own characteristics and different ecological functioning. It was also noted that the benthos contributes to the remineralization of organic matter and water column's nutrients recovery after the winter phytoplankton bloom. Seasonal activity patterns of crabs and polychaete engage the winter phytoplankton bloom in the water column. The activity of benthic communities relates to an annual cycle in sediment stability and determines the occurrence of low turbidity windows that allow onset of diatom blooms. With regard to external nutrient inputs, the system in the inner zone of the Canal Principal showed great tolerance to added fertilizer without showing significant changes in the structure of benthic communities or nutrient fluxes. The existence

of natural regulatory mechanisms that grant stability to the system and enhance its ability to counteract the effects of nutrients addition is proposed. Finally, the results showed that the crab beds' physical environment constraints would determine its dynamics. The bottom-up controls showed some influence over the structure of the trophic web, but environmental heterogeneity at the microscale generates a large variability between sites and does not allow to see significant results. In the *Laeonereis* flats, trophic controls are dominated by the upper levels (top-down controls) and a key role of meiofauna was noticed, particularly nematodes', in the transfer of nutrients to higher trophic levels. From predator exclusion cages a clear cascading effect was observed, in which, the reduced predation intensity over nematodes indirectly increased herbivory pressure over benthic microalgae. This effect is evident from the significant reduction in the concentration of *Cl-a* in the sediment, and the concomitant increase in the abundance of nematodes in the absence of predators.

TABLA DE CONTENIDO

PREFACIO	I
AGRADECIMIENTOS	II
RESUMEN	IV
ABSTRACT	VI
CAPÍTULO 1 INTRODUCCIÓN GENERAL.....	1
1.1 INTRODUCCIÓN GENERAL	2
1.1.1. Planicies de marea y comunidades de fondos blandos	2
1.1.2. Controles <i>top-down</i> y <i>bottom-up</i> de las redes tróficas.....	5
1.1.3. Fenómeno de la eutroficación: posibles consecuencias	6
1.2. ÁREA DE ESTUDIO	7
1.3. DESCRIPCIÓN DEL CONTENIDO DE LA TESIS.....	9
CAPÍTULO 2 CARACTERIZACIÓN DE LAS COMUNIDADES MACROBENTÓNICAS Y LAS PROPIEDADES FÍSICAS DEL SEDIMENTO EN UNA PLANICIE DE MAREA	11
2.1. INTRODUCCIÓN.....	12
2.1.1 Objetivos	13
2.2. MÉTODOS.....	15
2.2.1. Caracterización del ambiente físico	15
2.2.2. Comunidad bentónica	17
2.2.3. Análisis estadístico.....	17
2.3. RESULTADOS	19
2.3.1 Caracterización del ambiente físico	19

2.3.2. Distribución del tamaño de partículas.....	22
2.3.3. Potencial Redox	23
2.3.4. Densidad aparente y contenido de agua del sedimento	24
2.3.5. Resistencia a la torsión.....	24
2.3.6. Clorofila <i>a</i> en el sedimento	26
2.3.7. Contenido de materia orgánica	27
2.3.8. Comunidad bentónica	27
2.4. DISCUSIÓN.....	35
CAPÍTULO 3 ACOUPLE BENTÓNICO-PELÁGICO.....	41
3.1. INTRODUCCIÓN.....	42
3.1.1 Objetivos	43
3.2. MÉTODOS.....	45
3.2.1. Muestreo y análisis de agua de superficie.....	45
3.2.2. Flujos bentónicos	45
3.2.3. Comunidad bentónica	46
3.2.4. Análisis estadístico.....	47
3.3. RESULTADOS	48
3.3.1. Parámetros en agua de superficie.....	48
3.3.2. Flujos bentónicos	50
3.3.3. Comunidad bentónica	52
3.4. DISCUSIÓN.....	56

**CAPÍTULO 4 INFLUENCIA DE APORTES EXTERNOS DE NUTRIENTES:
RESPUESTA DE LA COMUNIDAD BENTÓNICA A LA FERTILIZACIÓN 60**

4.1. INTRODUCCIÓN.....	61
4.1.1. Objetivos.....	63
4.2. MATERIALES Y MÉTODOS.....	65
4.2.1. Actividades de campo y laboratorio	65
4.2.2. Análisis estadístico.....	68
4.3. RESULTADOS	70
4.3.1. Respuesta de la macrofauna bentónica a la fertilización	70
4.3.2. Flujos bentónicos	76
4.3.3. Clorofila <i>a</i> y propiedades del sedimento	78
4.4. DISCUSIÓN.....	82

**CAPÍTULO 5 RESPUESTAS DE LA MACROFAUNA BENTÓNICA A LA
FERTILIZACIÓN Y A LA EXCLUSIÓN DE PREDADORES 86**

5.1. INTRODUCCIÓN.....	87
5.1.1 Objetivos.....	88
5.2. MÉTODOS.....	89
5.2.1. Parcelas de fertilizado e instalación de clausuras	89
5.2.2. Comunidad bentónica	90
5.2.3. Propiedades del sedimento y clorofila <i>a</i>	90
5.2.4. Análisis estadístico.....	91
5.3. RESULTADOS	93
5.3.1. Respuestas en el poliquetal.....	93

5.3.1.1. Comunidad bentónica	93
5.3.1.2. Propiedades del sedimento y concentración clorofila <i>a</i>	98
5.3.2. Respuestas en el cangrejal	101
5.3.2.1. Comunidad macrobentónica	101
5.3.2.2. Propiedades del sedimento y concentración de clorofila <i>a</i>	105
5.4. DISCUSIÓN.....	108
5.4.2. Respuestas en el poliquetal	108
5.4.2. Respuestas en el cangrejal	111
CAPÍTULO 6 CONSIDERACIONES FINALES	114
6. Consideraciones finales	115
6.1. Síntesis de los resultados más relevantes.....	115
6.2. Alcance y limitaciones	117
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	121
ANEXO 1	135

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN GENERAL



1.1 INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1.1. Planicies de marea y comunidades de fondos blandos

Las planicies de marea son ambientes de escasa pendiente, formados por sedimentos no consolidados y no vegetados, que se acumulan en la franja intermareal (deVries Klein 1985). Estos ambientes típicamente se desarrollan en estuarios y costas protegidas, donde existe un aporte significativo de sedimentos, pero la acción de las olas es poco importante. Entre los forzantes ambientales que determinan su desarrollo, se reconocen como críticos la amplitud de marea y el aporte de sedimentos (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. Con respecto al aporte sedimentario, los estuarios son trampas naturales de material en suspensión. Debido a la circulación restringida y las bajas velocidades de las corrientes, se favorece la depositación de limos y arcillas, que constituyen el tipo de granulometría dominante en la franja intermareal (Perillo et al. 1987)

En las planicies de marea, debido a la escasa profundidad, la penetración de la luz es suficiente como para sostener la fotosíntesis asociada al fondo y, en ausencia de plantas vasculares, la productividad primaria de estos sistemas está dominada por el aporte de las microalgas bentónicas. En ambientes estuariales, las diatomeas y las cianobacterias son las principales constituyentes de la comunidad de microalgas, siendo dominantes los géneros *Gyrosigma*, *Navicula* y *Nitzschia* (Underwood et al. 1998, Thornton et al. 2002, Underwood 2005). Un factor ambiental determinante de la distinta proporción de estos grupos dentro de la comunidad de microalgas es el grado de exposición aérea, que está a su vez relacionado con la posición vertical y microtopografía del sitio. Otros factores asociados son los gradientes de salinidad del agua intersticial y las variaciones espaciales en las características de los sedimentos (Brotas y Catarino 1995, Thornton et al. 2002).

Las microalgas bentónicas son los productores primarios característicos de estos sistemas y tienen un papel fundamental en el mantenimiento de la estabilidad del sedimento (MacIntyre et al. 1996). Sin embargo, la mayor parte de la materia orgánica del ambiente bentónico no es producida *in situ*, sino que proviene del asentamiento de materia orgánica que se produce en la columna de agua. Se estima que el aporte de carbono orgánico que llega a los sedimentos se encuentra en un rango que va de los 30 a los 300 g C m⁻² y⁻¹ (Mann 2009). Las fuentes externas o alóctonas de carbono son variables e incluyen sedimentación de

fitoplancton, heces de zooplancton, advección de detrito orgánico de macrófitas adyacentes o provenientes de ríos y, en muchos casos, materia orgánica de origen antrópico (Cook et al. 2004). La materia orgánica, ya sea autóctona o alóctona, que llega a los sedimentos de una planicie de marea tiene dos posibles destinos: la descomposición por parte de bacterias, que libera nutrientes inorgánicos y los hace disponibles a los productores primarios, o el ingreso a las cadenas tróficas, a través del consumo por invertebrados o peces. Desde el punto de vista ecosistémico, éstas son las dos funciones principales de las planicies de marea, ya que son sitios clave para la regeneración de los nutrientes y es donde reside una importante densidad de organismos consumidores que contribuyen a la productividad secundaria del sistema (Mann 2009).

Parte de la materia orgánica que llega a los sedimentos es procesada por invertebrados detritívoros. La biomasa de los invertebrados bentónicos se encuentra en un rango que va desde los 1,1 a los 23,3 g de peso seco m^{-2} y la productividad secundaria se encuentra en un rango de 6,5 a 75 g de peso seco $m^{-2} \text{ año}^{-1}$ (Dolbeth et al. 2003). Estos invertebrados, de acuerdo a su forma de alimentación pueden clasificarse como trituradores, filtradores o alimentadores de depósito. La actividad de este último grupo, en particular, tiene consecuencias muy importantes para el procesamiento de la materia orgánica y los flujos de nutrientes. Los alimentadores de depósito, como poliquetos, gasterópodos y algunos crustáceos, ingieren una mezcla de materia orgánica e inorgánica de los sedimentos. Pueden ingerir sedimentos en la superficie y eliminar las heces en profundidad o viceversa, pero en cualquier caso producen una importante mezcla vertical de los sedimentos (Mann 2009). Típicamente construyen cuevas, reestructuran y procesan el material a su alrededor, a través de un proceso conocido como bioturbación (Reise 2002).

Una consecuencia importante de la bioturbación es el cambio en el estado de oxidación de los sedimentos. Los invertebrados cavadores cuentan generalmente con mecanismos para irrigar las cuevas y aumentar la tasa de renovación del agua (Kristensen y Kostka 2005). El efecto de esta actividad produce una capa de sedimentos con condiciones oxidadas que puede extenderse varios centímetros en profundidad. Por debajo de esta capa oxidada, la actividad de bacterias descomponedoras consume rápidamente el oxígeno disponible y se establecen condiciones anaeróbicas y altamente reductoras en los sedimentos. Esta estructura característica, con una capa superior oxigenada y una capa anaeróbica en profundidad tiene un impacto importante en el procesamiento del carbono (Reddy y DeLaune 2008).

En la capa aeróbica del sedimento, la materia orgánica es procesada por bacterias que utilizan el oxígeno como aceptor de electrones (Kristensen y Blackburn 1987). Los principales productos de la descomposición aeróbica son el dióxido de carbono y nutrientes inorgánicos como el amonio o el fosfato, que se liberan a la columna para ser aprovechados por los productores primarios. Se ha demostrado que la regeneración de nutrientes en el sedimento, en muchos casos es suficiente para cumplir con las demandas del fitoplancton (Nixon 1981, Boynton y Kemp 1985).

En la capa anaeróbica, distintos grupos de descomponedores procesan la materia orgánica y liberan energía en ausencia de oxígeno, utilizando otros aceptores de electrones. El primer paso en la descomposición anaeróbica es generalmente llevada a cabo por bacterias fermentadoras, que transforman moléculas orgánicas complejas en compuestos más livianos como lactato, acetato, propionato o alcohol. Luego de la fermentación, las bacterias reductoras de sulfato, desnitrificadoras y metanógenas son los grupos más importantes de organismos que forman parte del proceso y descomponen las moléculas orgánicas livianas usando sulfato, nitrito, nitrato o dióxido de carbono como aceptor terminal de electrones (Reddy y DeLaune 2008).

Entre los procesos que ocurren en esta capa anaeróbica, la desnitrificación mediada por bacterias es una manera eficiente de llevar a cabo la descomposición (Henrichs y Reeburgh 1987, Canfield et al. 1993). Las bacterias desnitrificantes transforman las formas oxidadas de nitrógeno (principalmente nitrito y nitrato) y las reducen a N_2 , una forma gaseosa del nitrógeno que se pierde del sistema. Este proceso es una forma eficiente de remoción del exceso de nitrógeno, especialmente en estuarios que reciben un aporte importante de nutrientes como consecuencia de las actividades humanas. En estos ambientes, la anaerobiosis se potencia y las bacterias desnitrificadoras aumentan sus poblaciones.

Finalmente, en el tope de las cadenas tróficas bentónicas se encuentran los predadores. Los predadores típicamente asociados con las comunidades bentónicas de las planicies de marea son los peces de fondo. En el caso particular del área de estudio donde se llevó a cabo esta tesis puede mencionarse *Micropogonias furnieri*, cuya intensa actividad depredadora sobre invertebrados bentónicos ha sido previamente documentada (Botto et al. 2005, Martinetto et al. 2005, Molina 2012). En muchos casos, las aves son los predadores más conspicuos (Botto et al. 1998), especialmente en verano, que es cuando muchas especies de aves migratorias aprovechan estos ambientes para alimentarse. En el área de estudio, ha sido ampliamente reconocido el papel del cangrejo cavador *Neohelice granulata*. Este invertebrado, si bien es detritívoro/omnívoro ejerce una presión de depredación importante sobre los individuos del

meiobentos y organismos menores del macrobentos. Estudios de exclusión de cangrejos y peces (*Callinectes sapidus* y *Leiosomas xanthurus*) en la Bahía de Chesapeake han demostrado que al excluir a estos predadores, el número de individuos en el bentos se incrementó significativamente en tan sólo dos meses (Virnstein 1977).

1.1.2. Controles *top-down* y *bottom-up* de las redes tróficas

Como describe Reise (2002), la ecología bentónica está plagada de controversias. La estructura de las comunidades frecuentemente es influenciada por una intrincada red de interacciones entre la disponibilidad de los recursos y el control de los consumidores (Carpenter et al. 1985). Hoy se acepta que la biomasa en los sistemas naturales está controlada en múltiples niveles tróficos, es decir, que el debate no pasa por establecer si existen los controles *top-down* o *bottom-up*, más bien se concentra en determinar cuál es prioritario (McQueen et al. 1989, Hunter y Price 1992, Pace et al. 1999). Luego de numerosos estudios se ha observado que estas fuerzas actúan en simultáneo y de maneras complejas (Deegan et al. 2007), por lo que no existe una respuesta única al debate y las particularidades de cada sistema hacen necesario un estudio de cada caso.

Cuando se describió la dinámica de las cascadas tróficas (Paine 1980) se observó que, en una interacción de tres niveles, los predadores controlan la abundancia de los herbívoros y, por lo tanto, estos están sujetos a un control *top-down*. Recíprocamente, los predadores están sujetos a un control *bottom-up*, ya que su abundancia está determinada por la disponibilidad de recursos, en una relación estándar de presa-predador. Al mismo tiempo, los productores primarios quedarán sujetos a los controles *bottom-up*, al ser liberados del control *top-down* por el efecto de los predadores sobre los herbívoros. Es decir que en una cascada trófica, los controles *top-down* y *bottom-up* se alternan al desplazar la atención de un nivel trófico a otro.

Menge (2000) propone una interesante descripción de la evolución del estudio de las interacciones tróficas. Hairston et al. (1960) fueron los primeros en proponer un modelo para la dinámica de comunidades terrestres, en el que sugerían que las plantas eran las que dominaban las comunidades naturales porque los carnívoros controlan la abundancia de herbívoros, liberando a la vegetación del control de los herbívoros. Con el paso del tiempo esto se denominó control *top-down* (Hunter y Price 1992). Este modelo excluía la influencia de los controles que ejercen las condiciones abióticas sobre la biota. En 1976 el trabajo de Menge y Sutherland presenta el caso de una comunidad con un fuerte patrón de zonación en el que se evidencia que la predación puede no ser tan influyente si los gradientes ambientales se vuelven muy desfavorables. El control *bottom-up* por su parte, proponía que como la

producción primaria es el combustible que permite el crecimiento de los demás niveles tróficos, son las plantas (junto con la luz y los nutrientes) las que regulan las comunidades desde la base de la cadena trófica hacia los niveles superiores (White 1978). Fretwell (1977; 1987) combinó el modelo de Hairston et al. con la idea de que las cadenas tróficas varían su extensión como consecuencia de las variables ambientales, la disponibilidad de nutrientes y la productividad. En la última década, muchos investigadores han comenzado estudios que intentan integrar de manera explícita los efectos *top-down* y *bottom-up* en la interpretación de la estructura de las comunidades.

1.1.3. Fenómeno de la eutroficación: posibles consecuencias

Ciertas actividades humanas implican la movilización de nutrientes, como por ejemplo, el desmonte, la producción y aplicación de fertilizantes, la descarga de desechos humanos, la producción de ganado y el uso de combustibles fósiles (Nixon 1995a). Como consecuencia de estas actividades, la concentración de nitrógeno y fósforo en las aguas superficiales y subterráneas se ha incrementado en el siglo XX (Cloern 2001). Actualmente, el enriquecimiento por nutrientes de los cuerpos de agua es un serio problema ambiental ya que promueve el crecimiento de los productores primarios y desestabiliza la producción y el metabolismo de la materia orgánica en zonas costeras (Cloern 2001).

Dado que el nitrógeno es un nutriente limitante en ambientes marinos (Pearl 1997), las consecuencias de la adición de compuestos nitrogenados sobre la estructura y diversidad de las comunidades pueden ser importantes. El impacto de la adición de nitrógeno puede afectar no solamente a los productores primarios sino que puede fluir, a través de la cadena trófica, hacia niveles superiores, afectando positiva (Nixon y Buckley 2002) o negativamente la abundancia de los individuos y la riqueza específica (Deegan et al. 2007). Algunos estudios han reportado aumentos de la productividad secundaria como consecuencia del enriquecimiento (Nixon y Buckley 2002), mientras que en otros casos la eutroficación ha evidenciado reducciones en la diversidad y la abundancia de invertebrados bentónicos, como lo propone el modelo de Pearson y Rosenberg (1978).

La eutroficación tiene consecuencias sobre los sistemas que muchas veces se hacen evidentes a través de cambios en las comunidades biológicas, pero el enriquecimiento con nutrientes puede alterar también las condiciones físicas y químicas de los sedimentos y esto, a su vez, puede tener un impacto sobre el ciclado del nitrógeno y el fósforo (Eyre y Ferguson 2002). Cuando el aporte de materia orgánica aumenta en respuesta al enriquecimiento por nutrientes, el metabolismo microbiano bentónico es estimulado y este fenómeno puede

provocar cambios profundos en la dinámica de liberación de nutrientes y las tasas de consumo de oxígeno (Cloern 2001). Jørgensen y Richardson (1996) concluyeron que los sedimentos y las comunidades bentónicas son los elementos más sensibles a la eutroficación y la hipoxia. La respuesta de la macrofauna bentónica a condiciones severas de hipoxia generalmente consiste en el completo colapso de las poblaciones y, si bien algunas especies logran recolonizar sitios anóxicos, esta recolonización es un proceso lento (Josefson y Widbom 1988).

1.2. ÁREA DE ESTUDIO

El estuario de Bahía Blanca ($38^{\circ}42'$ - $39^{\circ}25'S$, $61^{\circ}50'$ - $62^{\circ}22'O$) (figura 1.2.1) está ubicado al sudoeste de la provincia de Buenos Aires sobre la costa atlántica. Se trata de un estuario de planicie costera compuesto por numerosos canales e islas entre los cuales se extienden amplias planicies de marea y parches de marismas que se descubren en bajamar. El sistema completo tiene un área de 2300 km^2 aproximadamente, de los cuales 1150 km^2 corresponden al sector intermareal (Piccolo et al. 2008). La presencia de un amplio intermareal, conformado por numerosas marismas y planicies de marea, conectadas por canales poco profundos permite y promueve una intensa interacción entre los ambientes bentónico y pelágico (Perillo y Piccolo 1999). Las mareas son la principal fuente de energía en el estuario. El régimen es semidiurno y mesomareal, con una amplitud de marea que se encuentra entre los 2,2 m en la boca y 4 m en la cabecera. Esto implica que grandes extensiones de planicies de marea, se encuentren expuestas a la atmósfera durante muchas horas al día, lo que también repercute sobre los ciclos biogeoquímicos.

El estuario presenta una configuración triangular o de embudo y está conformado por una intrincada red de canales, entre los que se distingue fácilmente el Canal Principal. Éste es el principal canal de navegación y conecta los sectores internos y externos del estuario. Tiene una longitud de 60 km y varía en ancho desde 200 m en la cabecera, hasta 3-4 km en la boca (Piccolo y Perillo 1990, Piccolo et al. 2008).

La zona interna del Canal Principal está dominada por marismas de *Sarcocornia perennis*, un ambiente que se encuentra en franca retracción debido a la acción de procesos erosivos (Pratolongo et al. 2013) Por debajo del límite inferior de la vegetación, es posible distinguir dos zonas bien diferenciadas dentro del gradiente intermareal. En una franja contigua a las marismas de *S. perennis*, la pendiente del terreno es más pronunciada y se observa una mayor densidad de cuevas de cangrejo cavador (*Neohelice granulata*). Este

ambiente es conocido vulgarmente como “cangrejal”. A elevaciones inferiores, la pendiente es más suave y se observa una menor densidad de cuevas de cangrejo.

El clima de la región es templado, con una temperatura media anual de 15°C (Piccolo 2008). Las precipitaciones medias anuales son variables, con valores máximos de 712 mm y mínimos de 540 mm, principalmente concentradas en primavera y otoño. La dirección predominante de los vientos es NO y N, con una velocidad media de 22,5 km h⁻¹ y ráfagas de 43 km h⁻¹ (Piccolo 2008). El aporte de agua dulce es limitado. Los principales tributarios, que desembocan en el veril norte, son el río Sauce Chico y el arroyo Napostá Grande (Piccolo y Perillo 1990). Ambos cursos de agua dulce presentan poco caudal (1,72 m³s⁻¹ y 1,05 m³s⁻¹ respectivamente). Otros aportes de agua dulce al sistema son escasos e intermitentes, y están sujetos a la ocurrencia de precipitaciones (Piccolo y Perillo 1990, Piccolo et al. 2008). Los valores de salinidad se distribuyen en un gradiente que disminuye desde la cabecera hacia la boca, contrario a otros sistemas estuariales. En la zona media del estuario se produce un mínimo local debido en parte a la descarga del arroyo Napostá Grande (Piccolo y Perillo 1990, Piccolo et al. 2008). Ese gradiente se debe a la escasa descarga de agua dulce que recibe el sistema (Piccolo y Perillo 1990). Como consecuencia de la escasa disponibilidad de agua dulce y las altas tasas de evaporación, especialmente en verano, en el sector de terreno que se encuentra por encima del nivel de las pleamares ordinarias suelen presentarse condiciones hipersalinas que restringen en gran medida el desarrollo de la vegetación. Como resultado, en distintos sitios a lo largo de la zona costera de Bahía Blanca es común encontrar extensos salitrales en los que sólo las plantas halófilas más tolerantes son capaces de sobrevivir (Verettoni 1974).

La zona interna del Canal Principal es considerada naturalmente eutrófica como consecuencia de la alta concentración media de materia orgánica y nutrientes que son aportados desde el continente y por la productividad biológica *in situ* (Freije et al. 2008, Marcovecchio et al. 2008, Guinder et al. 2009a). Asimismo, el sector se encuentra sujeto a las descargas de efluentes industriales, agrícolas y urbanos, que provienen de la presencia de un importante polo industrial y petroquímico y las localidades de Bahía Blanca, Ing. White y Punta Alta, que se ubican en el veril norte del estuario.

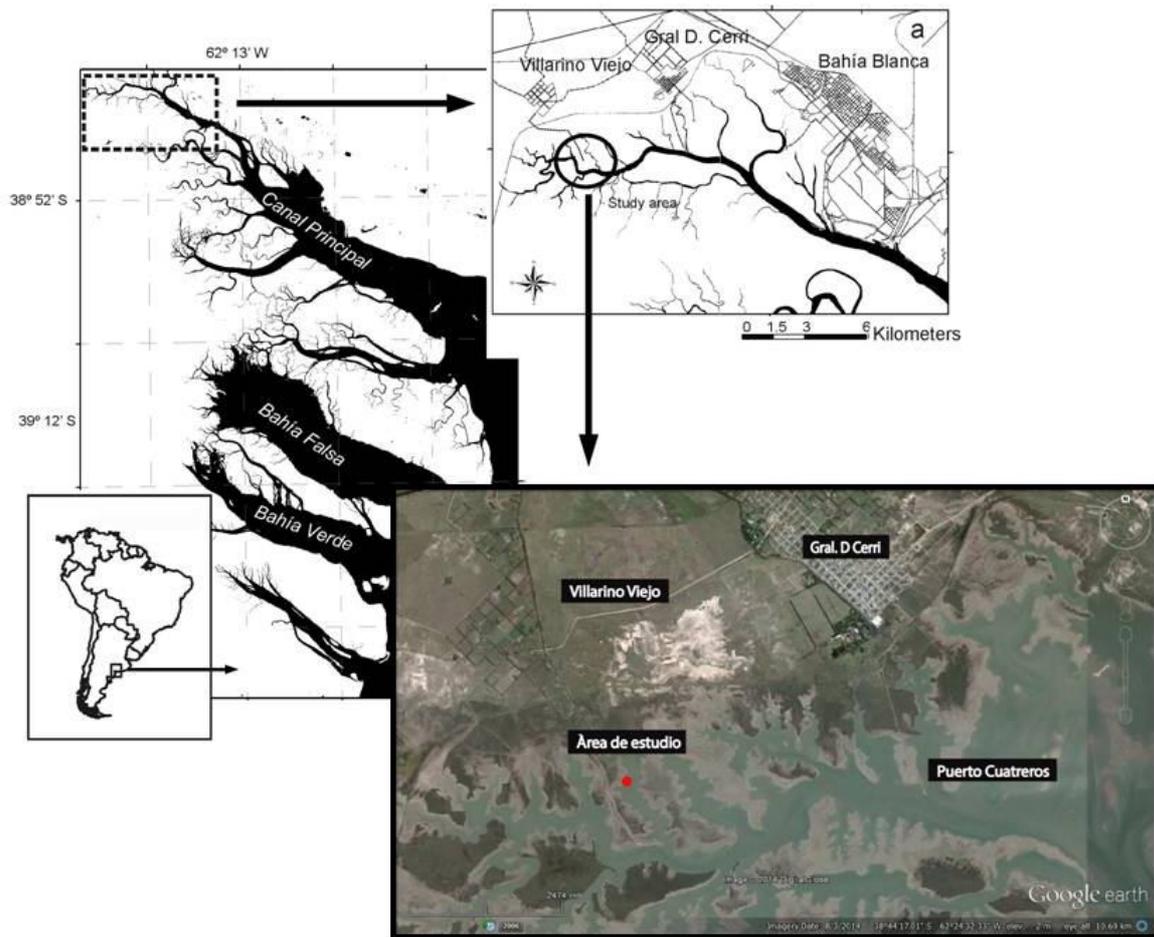


Figura 1.2.1. Mapa del estuario de Bahía Blanca. La imagen aérea muestra la zona interna del estuario. Con un punto rojo se indica el área de estudio donde fue desarrollado el trabajo de campo de la tesis.

1. 3. DESCRIPCIÓN DEL CONTENIDO DE LA TESIS

Para el desarrollo de esta tesis se consideró el objetivo general de describir patrones y procesos que definen a las planicies de marea del sector interno del Canal Principal de Bahía Blanca, desde el punto de vista de su estructura y funcionamiento ecológico.

En el **capítulo 2**, se describen las características del ambiente físico de los dos sectores diferenciados *a priori* dentro del intermareal (el cangrejal y el poliuetal, sector de menor pendiente y elevación). En cada ambiente se describen la composición de los ensambles de la macrofauna bentónica y su variabilidad a lo largo del año. En base a la información generada se evalúa si ambos sectores pueden considerarse como dos ambientes diferentes desde el punto de vista de su funcionamiento ecológico.

En el **capítulo 3**, se analizan las interacciones bento-pelágicas en cada uno de los ambientes definidos en el intermareal. A partir de incubaciones en microcosmos, se estudian

las variaciones estacionales en los flujos bentónicos de nutrientes disueltos y se analizan estas variaciones en relación con la dinámica de la floración invernal del fitoplancton en la columna de agua.

En el **capítulo 4**, se estudian las respuestas de los dos ambientes frente a los aportes externos de nutrientes. A partir de un experimento de campo, que involucra la adición de fertilizante se estudian los efectos del enriquecimiento con nutrientes sobre la estructura de las comunidades macrobentónicas y los flujos bentónicos de nutrientes disueltos.

En el **capítulo 5**, se investiga la naturaleza de los controles *top-down* y *bottom-up* en los dos ambientes definidos en la planicie de marea. A partir de un experimento de campo que involucra adición de fertilizantes y exclusión de predadores, en un diseño factorial, se estudian los efectos simples y combinados del aporte de nutrientes y los controles tróficos sobre la estructura de las comunidades y la abundancia de individuos de la macrofauna bentónica.

Finalmente, en el **capítulo 6**, se hace una síntesis de los resultados más relevantes y, a modo de conclusión general de esta tesis, se ofrece una descripción de la estructura y dinámica de las comunidades bentónicas de las planicies de marea en la zona interna del Canal Principal y se identifican procesos determinantes de su funcionamiento ecosistémico.

CAPÍTULO 2

CARACTERIZACIÓN DE LAS COMUNIDADES MACROBENTÓNICAS Y LAS PROPIEDADES FÍSICAS DEL SEDIMENTO EN UNA PLANICIE DE MAREA



2.1. INTRODUCCIÓN

Las planicies intermareales de sedimentos blandos son hábitat de una extensa variedad de organismos bentónicos y se encuentran sujetas a procesos abióticos y bióticos que activamente los moldean y definen sus funciones. Se sabe que los procesos hidrodinámicos, como el régimen de mareas y olas o las tormentas, pueden remover y transportar grandes volúmenes de sedimentos (Solan y Wigham 2005). Diversos estudios han sugerido que las características del sustrato, los procesos hidrodinámicos y sus variaciones pueden contribuir a determinar la composición de los ensambles de la fauna bentónica y la abundancia de cada grupo (Glockzin y Zettler 2008). En forma recíproca la fauna es capaz de alterar las propiedades del sedimento, sobre todo a través del proceso de bioturbación que tiene un impacto considerable sobre las comunidades microbianas y la biogeoquímica del ambiente. Las comunidades bentónicas participan activamente en los procesos de estabilización y desestabilización del sedimento (Rhoads y Young 1970). En algunos casos, la biota contribuye de manera directa o indirecta a la erosión y resuspensión de sedimentos del fondo, por lo que su actividad puede producir cambios significativos en las propiedades de la columna de agua.

Estudiar la dinámica de la interacción entre los elementos físicos y biológicos permite conocer mejor los procesos ecológicos que ocurren en este tipo de ambientes (Glockzin y Zettler 2008). Las zonas costeras suelen estar sujetas a modificaciones antrópicas, que alteran la influencia de los factores físicos sobre las comunidades, por lo tanto, este conocimiento representa una herramienta valiosa a la hora de tomar decisiones ante posibles escenarios de cambio.

Las planicies de marea de la zona interna del Canal Principal están conformadas por sedimentos finos, principalmente limos y arcillas. A simple vista, es posible distinguir dos zonas bien diferenciadas dentro del gradiente intermareal, por debajo del límite inferior de la vegetación. En una franja contigua a las marismas de *Sarcocornia perennis*, la pendiente del terreno es más pronunciada y se observa una mayor densidad de cuevas de cangrejo cavador (*Neohelice granulata*). Este ambiente es conocido vulgarmente como “cangrejal”. A elevaciones inferiores, la pendiente es más suave y se observa una menor densidad de cuevas de cangrejo. Para facilitar el abordaje del tema nos referiremos a esta segunda zona como “poliquetal”, ya que por ser menor la densidad de cuevas de cangrejo se facilita la observación de las cuevas de poliquetos (figuras 2.1.1 y 2.1.2).

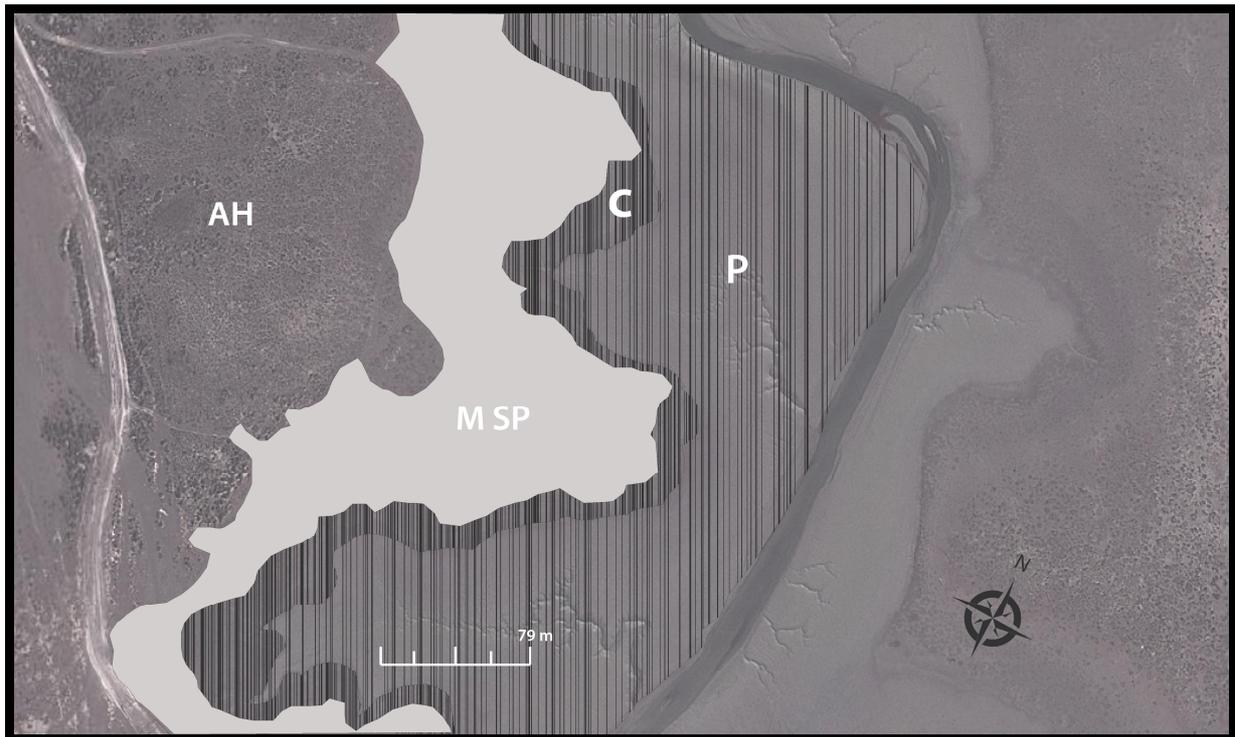


Figura 2.1.1 Distribución sobre la planicie de los ambientes descritos en el área de estudio. AH= arbustal halófilo, C= cangrejal, P= poliquetal, M SP= marisma de *S. perennis*.

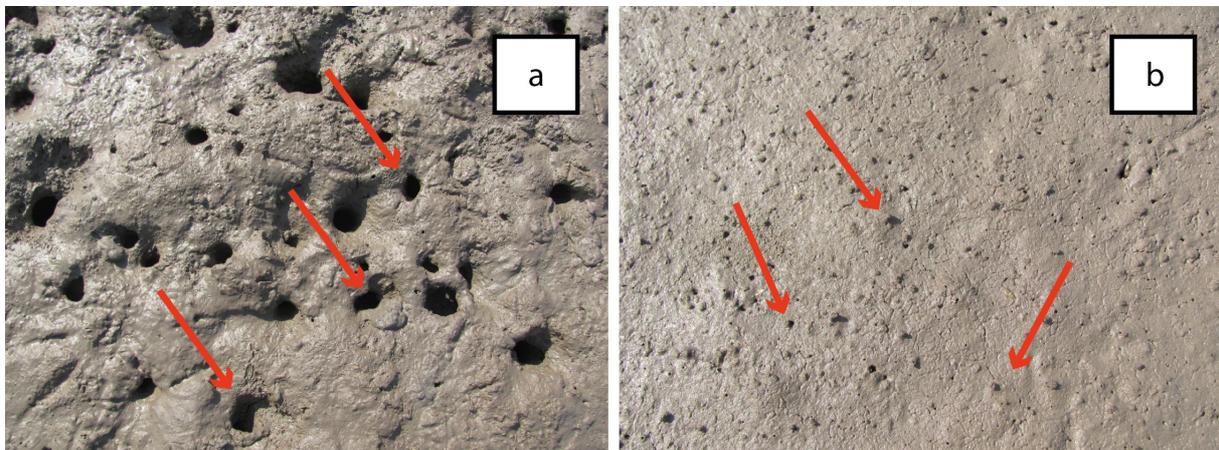


Figura 2.1.2. Aspecto a simple vista del ambiente llamado vulgarmente (a) cangrejal, las flechas rojas indican cuevas de cangrejo, (b) poliquetal, las flechas rojas indican cuevas de poliquetos.

2.1.1 Objetivos

En este capítulo se abordó el siguiente objetivo:

Describir las características del ambiente físico del poliquetal y del cangrejal, determinar la composición de los ensambles de la macrofauna bentónica y caracterizar su

variabilidad durante un año. Se evaluará si ambos sectores pueden considerarse como dos ambientes diferentes (subsistemas) desde el punto de vista de su funcionamiento ecológico.

En particular, se plantearon las siguientes preguntas:

¿Cómo varían ciertos parámetros físicos y biológicos en los sedimentos del cangrejal y del poliquetal (granulometría, potencial redox (Eh), porcentaje de materia orgánica (MO), resistencia al esfuerzo de corte, concentración de clorofila *a* (Cl-*a*))?

¿Cómo varía a lo largo del año la densidad de los macroinvertebrados entre cangrejal y poliquetal en la planicie de marea? ¿Existen especies exclusivas o dominantes de un ambiente particular? ¿Cambian las especies exclusivas o dominantes de cada uno de los ambientes a lo largo del año?

¿Cuáles son las relaciones espacio-temporales entre la comunidad macrobentónica y las condiciones físicas del cangrejal y el poliquetal?

2.2. MÉTODOS

2.2.1. Caracterización del ambiente físico

Se realizó un perfil topográfico de la franja intermareal en el área 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 relevado fue determinada por post-procesamiento utilizando el paquete *Spectrum Survey*. El tiempo medio de inundación/exposición aérea en cada ambiente se estimó por comparación entre los valores de elevación y los niveles registrados en el mareógrafo de Ingeniero White, con las correcciones de tabla correspondientes al puerto secundario Muelle de Puerto Cuatros. Los valores de elevación se relevaron con respecto al del Datum WGS84 y luego se corrigieron al mismo nivel de referencia que los datos del mareógrafo, a fin de expresar los valores de elevación en metros por encima del nivel medio de las mareas.

En una única fecha de muestreo en febrero de 2013 se realizaron las siguientes determinaciones:

Distribución del tamaño de las partículas en el sedimento: para eso se tomaron muestras de sedimento superficiales (5 réplicas por ambiente). La determinación se realizó con un analizador láser de partículas Malvern MasterSizer, antes y después de la digestión de la MO con peróxido de hidrógeno (130 volúmenes) al 50%.

Perfiles de potencial redox: se realizaron con un microelectrodo Unisense y un perfilador micrométrico manual, hasta una profundidad de 3 cm. Los perfiles se realizaron sobre testigos de sedimento intactos tomados con tubos de PVC de 10 cm de diámetro por 15 cm de profundidad (3 réplicas por ambiente).

Densidad aparente y contenido de agua: se estimó en testigos de sedimento de 2,8 cm de diámetro por 1,5 de profundidad. Las muestras se transportaron en recipientes sellados hasta el laboratorio y se pesaron en forma inmediata. Luego se secaron en estufa a 60°C hasta obtener un peso constante y se pesaron nuevamente en una balanza con precisión miligramétrica. El contenido de humedad (%) se determinó por diferencia entre el peso húmedo y seco. La densidad aparente (g cm^{-3}) se estimó a partir del peso seco y el volumen de suelo muestreado.

Resistencia a la torsión: se midió el esfuerzo de corte (5 réplicas por ambiente) con un dispositivo Torvane, que mide la cantidad de fuerza torsional que se necesita para cortar el primer centímetro del sedimento.

Los muestreos de sedimento para las determinaciones de Cl-*a* y MO se llevaron a cabo en forma mensual, desde marzo de 2011 hasta febrero de 2012, durante la marea baja. Para la estimación de la concentración de Cl-*a* se obtuvieron al azar muestras de sedimento en cada ambiente (7 réplicas por ambiente). Se extrajeron testigos de 1,8 cm de diámetro por 3 cm de profundidad, de los que se seccionaron los 3 mm superficiales. Estas muestras fueron almacenadas en un ultrafreezer a -80°C hasta ser procesadas. Previamente a la extracción con acetona al 90% (Lorenzen 1967), fueron liofilizadas. La extracción se realizó durante 24 hs a 4 °C para asegurar un alto rendimiento en la extracción. Se trabajó con acetona 90% saturada con carbonato de magnesio, para evitar la acidificación del medio y la degradación de la Cl-*a*. Pasado ese tiempo, las muestras fueron centrifugadas durante 20 minutos a 2000 rpm, para separar el sedimento del sobrenadante. Las lecturas de absorbancia se realizaron utilizando un espectrofotómetro UV-visible, Beckman BU530, en celdas de 1 cm de camino óptico, a dos longitudes de onda: 665 y 750 nm, utilizando acetona 90% como blanco. Para el cálculo se utilizó la siguiente fórmula (Lorenzen 1967, Davis y McIntire 1983):

$$\mu\text{g Cl-}a / \text{cm}^2 = \frac{A \times K \times [(abs665 - abs750) - (abs665a - abs750a)] \times V}{As \times L}$$

A coeficiente de absorción de Cl-*a* A=11,0;

K factor para equiparar la reducción de la absorbancia a la concentración inicial de Cl-*a*, 2,43;

V volumen de acetona usada para la extracción (μl);

As superficie de sedimento utilizado para la extracción (cm²);

L camino óptico de la cubeta (cm).

En paralelo a la extracción de testigos para determinación de Cl-*a* se recolectaron muestras de sedimento para la determinación de MO (7 réplicas por ambiente). Para estimar el porcentaje de MO se usó el método de pérdida por calcinación. El sedimento se colocó en sobres de aluminio, que se secaron en estufa a 60°C hasta alcanzar un peso estable. Luego se calcinaron en mufla a 450°C durante 5 horas, y por diferencia de pesos se obtuvo el porcentaje de MO en sedimento.

2.2.2. Comunidad bentónica

Para la determinación de composición de la macrofauna bentónica, en las mismas fechas en que se tomaron las muestras de MO y Cl-*a* (mensualmente entre marzo de 2011 y febrero de 2012) se extrajeron testigos de sedimento, utilizando tubos de PVC de 10 cm de diámetro y 15 cm de profundidad en cada ambiente (7 réplicas por ambiente). Los testigos se extrajeron de acuerdo a un diseño factorial cruzado de dos factores principales: ambiente (con dos niveles, poliquetal y cangrejal) y fecha (12 niveles, correspondientes a las fechas de muestreo). En el día posterior a la recolección, el sedimento fue tamizado en húmedo con una malla de 0,5 mm. Los individuos recolectados fueron fijados en formol al 4%, y luego conservados en alcohol al 70%. Las muestras fueron analizadas en una lupa binocular Nikon SMZ1500. Las determinaciones se realizaron hasta el menor nivel taxonómico posible.

2.2.3. Análisis estadístico

Los datos de densidad aparente, contenido de agua en el sedimento y esfuerzo de corte se analizaron mediante análisis de varianza (ANOVAs) de una vía para comparar entre los ambientes, luego de probar los supuestos de homogeneidad de varianzas y normalidad con los tests 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 $\log(x+1)$. Con el fin de determinar las diferencias en las variables contenido de MO y concentración de Cl-*a* entre los ambientes y las fechas, se realizaron ANOVAs de dos vías ($p < 0,05$), con un diseño factorial cruzado, de dos factores de diseño: ambiente (con dos niveles, poliquetal y cangrejal) y fecha (12 niveles), seguido de un test de Tukey ($p < 0,05$) para las comparaciones múltiples *post-hoc*. Los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza se pusieron a prueba con los tests de Shapiro Wilks ($p < 0,05$) y Bartlett ($p < 0,05$), respectivamente. En el caso de que alguno no se cumpliera, los datos de MO y Cl-*a* se transformaron con $\log(x+1)$. Se utilizó el software estadístico INFOSTAT® (versión libre, <http://www.infostat.com.ar>) para realizar los análisis mencionados.

Para explorar las diferencias en la composición taxonómica entre las comunidades bentónicas de ambos ambientes se usó el análisis multivariado de escalamiento multidimensional no métrico (non-metric Multi-Dimensional Scalling, nm-MDS) basado en una matriz de similitud de Bray Curtis. La representación gráfica del análisis está asociada a un cierto nivel de estrés (estrés de Kruskal) que es una bondad de ajuste de la ubicación de las muestras en un gráfico de dos dimensiones. El valor de estrés indica qué tan bueno es el gráfico que se presenta como la mejor resolución (gráfico MDS de dos dimensiones) y qué tan

bien refleja las similitudes entre las muestras. Valores de estrés $<0,1$ son muy buenos (Clarke 1993). Para encontrar diferencias significativas entre ambientes y fechas se realizaron comparaciones de a pares aplicando un Análisis de Similitud de dos vías (*Analysis of Similarities*, ANOSIM) (Clarke 1993). La contribución de cada taxón a la similitud dentro de un grupo y a la disimilitud entre los grupos, se estudió mediante el análisis de similitud porcentual (*Similarity Percentages*, SIMPER) utilizando el índice de similitud de Bray Curtis (Clarke 1993). Los datos de abundancia de macrofauna fueron transformados con raíz cuadrada previamente a realizar la matriz de semejanza. Para llevar a cabo estos análisis, se utilizó el software estadístico PRIMER 6® (<http://www.primers-e.com/>).

Se llevaron a cabo ANOVAS de dos vías para los grupos taxonómicos más representativos, comparando entre ambientes y fechas en simultáneo, luego de probar la normalidad y homogeneidad de varianzas. En caso de que no se cumplieran los supuestos, los datos fueron transformados con raíz cuadrada.

2.3. RESULTADOS

2.3.1 Caracterización del ambiente físico

A partir de los relevamientos topográficos realizados en el área de estudio, se construyó un perfil típico de elevación para los ambientes costeros de Villarino Viejo (figura 1.2.1). Este perfil (figura 2.3.1.) abarca a los distintos tipos de ambientes afectados por mareas que se pueden identificar en el área. Considerando las elevaciones de estos ambientes referidas al nivel medio del mareógrafo local (un valor 0 indica el nivel medio de las mareas), el arbustal halófilo (dominado principalmente por ejemplares de *Cyclolepis genistoides* y *Allenrolfea patagonica*) se encuentra aproximadamente en el nivel de las pleamares de sicigia. La elevación media de los sitios relevados dentro de este ambiente es de 1,99 m. La marisma de *Sarcocornia perennis* se encuentra en una elevación levemente inferior, en promedio, 0,20 m por debajo del arbustal, por encima del nivel medio de las pleamares pero por debajo del nivel de las pleamares de sicigia. Por debajo del límite inferior de la marisma se extiende la planicie de marea no vegetada. En una elevación promedio de 1,14 m se encuentran los sitios relevados dentro del cangrejal, mientras que los sitios correspondientes al poliquetal se ubicaron en una elevación promedio de 0,53 m por encima del nivel medio de las mareas.

Para los dos ambientes blanco de esta tesis, las condiciones generadas por el gradiente de elevación determinan niveles de estrés físico muy diferentes. En la figura 2.3.2 se observan los rangos de elevación de los sitios relevados dentro del poliquetal y del cangrejal, en referencia a los niveles de la marea registrados durante un ciclo completo de sicigia-cuadratura en diciembre de 2012. Todos los sitios relevados en el poliquetal (incluyendo los sitios en los que se desarrollaron las mediciones y experimentos de esta tesis) son alcanzados por las mareas dos veces al día y permanecen bajo el agua aproximadamente la mitad del día (42 % del tiempo para la elevación promedio de los poliquetales). Los sitios del cangrejal, en cambio, están menos afectados por las mareas y se estimó que, para la elevación promedio, los sitios se encuentran expuestos a la atmósfera el 82 % del tiempo, observándose situaciones en las que el ciclo de exposición se prolongó durante más de 24 horas.

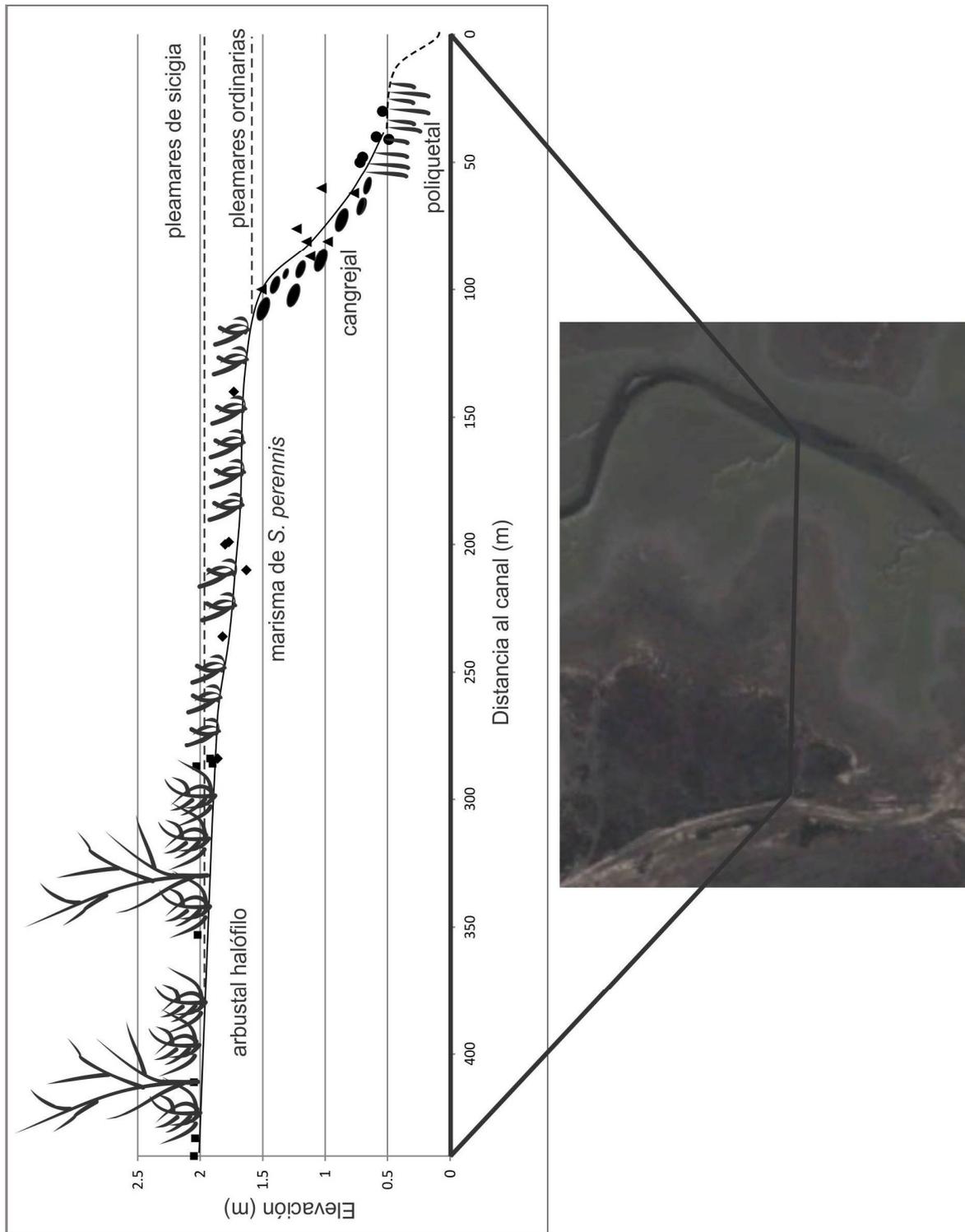


Figura 2.3.1. Perfil típico de elevación para los ambientes costeros de Villarino Viejo ($38^{\circ}42' - 39^{\circ}25'S$, $61^{\circ}50' - 62^{\circ}22'O$). Las elevaciones están referidas al nivel medio de las mareas en el mareógrafo local.

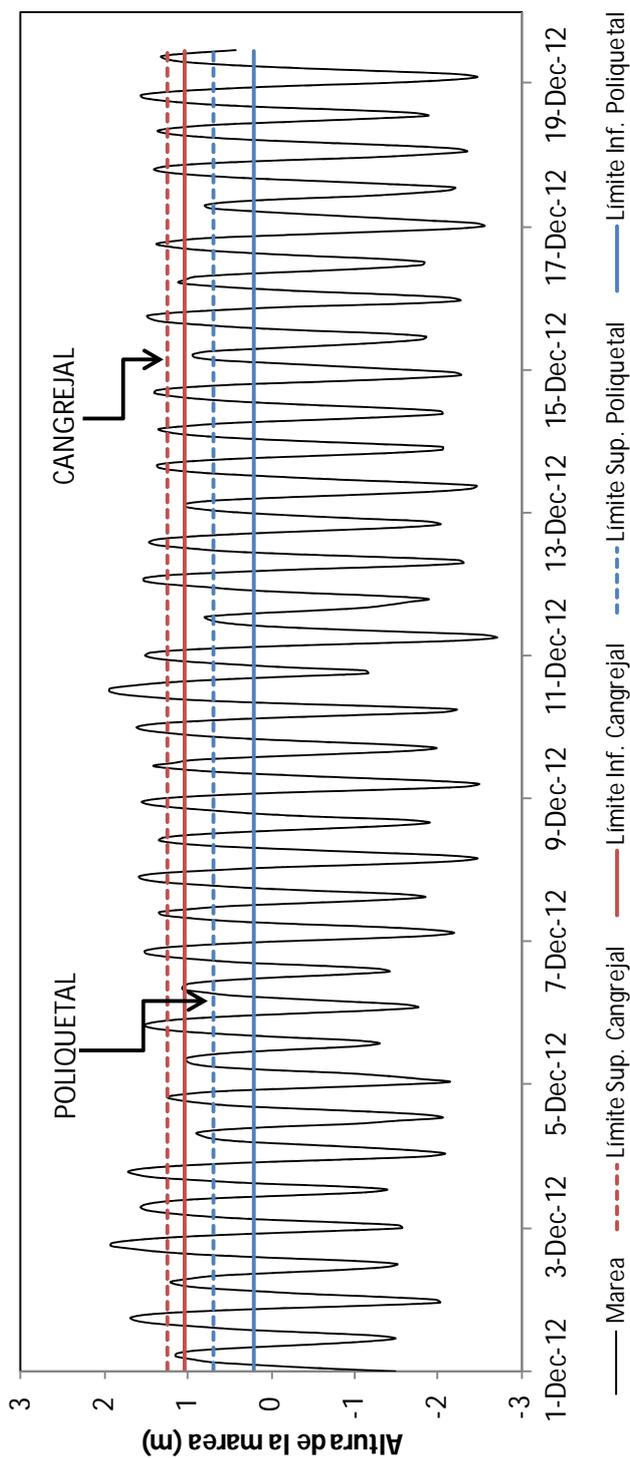


Figura 2.3.2. Rangos de elevación de los sitios estudiados dentro del poliquetal y del cangrejal, respecto de los niveles de la marea registrados en el mareógrafo local, durante un ciclo completo de sicigia-cuadratura en diciembre de 2012.

2.3.2. Distribución del tamaño de partículas

En general, el efecto observado en ambos ambientes al digerir la MO es la reducción del tamaño medio de grano y la diferenciación de dos modas, a partir de un intervalo de clases diamétricas que se presentaba como homogéneo. Tanto para sedimentos intactos como para sedimentos sin MO, los tamaños de grano fueron menores en el cangrejal.

En el poliquetal la curva granulométrica con MO fue unimodal (figura 2.3.3), con una moda de 32,44 μm (limo muy grueso) y una mediana de 24,12 μm . La curva que se obtuvo luego de la digestión de la MO en el poliquetal resultó ser bimodal (figura 2.3.3), los valores de las modas fueron: 6,18 y 42,76 μm (arena muy fina y limo muy grueso, respectivamente), y la mediana fue de 15,19 μm . En ambos casos los sedimentos se caracterizaron como arenas muy finas y limos muy gruesos.

En el cangrejal la curva con MO del cangrejal fue unimodal (figura 2.3.3) con una moda de 24,61 μm (limo grueso), y con una mediana de 13,61 μm . La curva sin MO fue bimodal (figura 2.3.3), con una moda mayor de 37,24 μm (limo muy grueso) y otra menor de 4,68 μm (limo grueso) y una mediana de 16,46 μm . La curva con MO del cangrejal presentó arenas muy finas y limos gruesos, y la curva sin MO arenas muy finas y limos muy gruesos. En la tabla 2.3.1 se describe la distribución del tamaño de grano en el cangrejal y en el poliquetal, de las muestras intactas y de aquellas en las que se extrajo la MO.

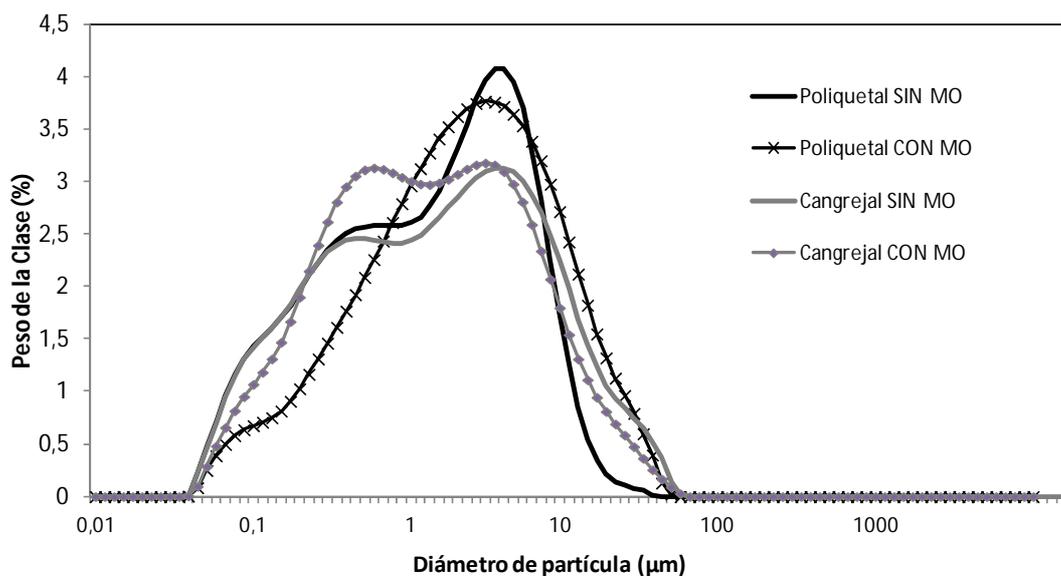


Figura 2.3.3. Curvas granulométricas en el cangrejal y en el poliquetal, con y sin MO.

Tabla 2.3.1. Distribución del tamaño de grano en el poliquetal y en el cangrejal, con y sin MO.

	POLIQUETAL		CANGREJAL	
	Sin MO (%)	Con MO (%)	Sin MO (%)	Con MO (%)
ARENA GRUESA	0,0	0,0	0,1	0,1
ARENA MEDIANA	0,2	2,6	2,9	1,7
ARENA FINA	1,9	7,6	6,1	4,7
ARENA MUY FINA	10,7	14,4	12,0	10,0
LIMO MUY GRUESO	19,7	18,4	15,4	15,1
LIMO GRUESO	16,9	18,1	14,4	15,5
LIMO MEDIANO	13,3	15,0	12,4	15,1
LIMO FINO	12,8	10,7	12,2	15,4
LIMO MUY FINO	11,2	6,7	11,2	12,1
ARCILLA	13,3	6,5	13,2	10,3

2.3.3. Potencial Redox

En el poliquetal, los primeros 5 mm de sedimento resultaron oxidantes. Se observó que a medida que aumentaba la profundidad el sedimento pasó a ser moderadamente reductor. Los valores de potencial redox estuvieron en un rango de 321 a 254mV. El cangrejal presentó valores de Eh mayores, en un rango de 329 a los 272 mV. El perfil de este ambiente fue más homogéneo que el del poliquetal a medida que aumentó la profundidad, manteniendo valores más oxidados a lo largo de todo el perfil. Esta diferencia en el comportamiento tiene sentido si se tiene en cuenta que el cangrejal ocupa elevaciones mayores dentro de la franja intermareal y, por lo tanto, presenta periodos de exposición aérea más extensos que el poliquetal (figura 2.3.4).

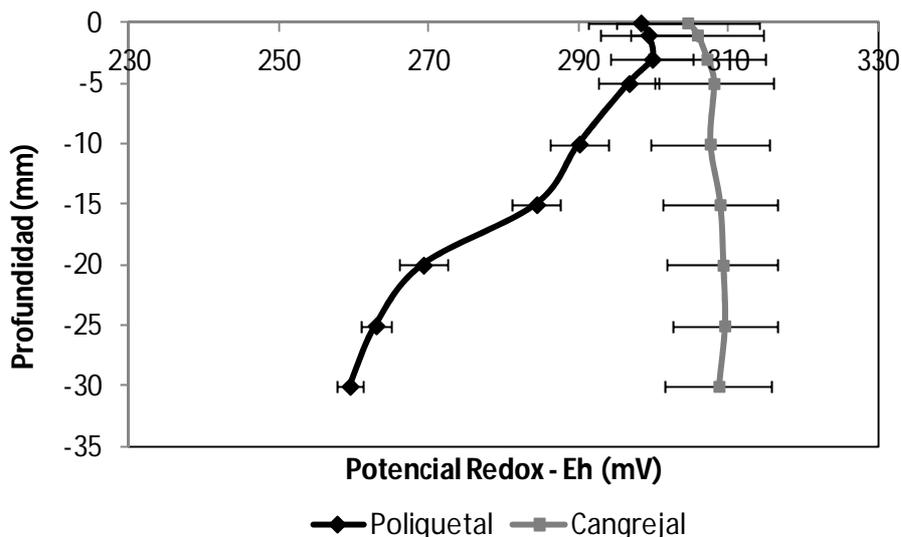


Figura 2.3.4. Perfiles de potencial redox en cangrejal y poliquetal. El cangrejal presentó valores de Eh mayores. En el poliquetal, a profundidades mayores el sedimento pasó a ser moderadamente reductor.

2.3.4. Densidad aparente y contenido de agua del sedimento

La diferencia entre los valores de densidad aparente entre los ambientes fueron altamente significativas ($F_{(1,8)}=26,96$; $p=0,0008$) (tabla 2.3.2). El valor medio de densidad aparente en el poliquetal fue de $0,71 \pm 0,073 \text{ g m}^{-3}$ y en el cangrejal fue de $0,9 \pm 0,04 \text{ g m}^{-3}$ (figura 2.3.5.a). El contenido de agua en el sedimento entre ambientes presentó diferencias altamente significativas ($F_{(1,8)}=45,36$; $p=0,0001$). Fue mayor en el poliquetal, con un porcentaje $47,6 \pm 1,5\%$ y menor en el cangrejal, donde el contenido de agua fue de $38,8 \pm 2,5 \%$ (figura 2.3.5 b).

2.3.5. Resistencia a la torsión

El esfuerzo de corte entre los ambientes presentó diferencias estadísticas altamente significativas, ($F_{(1,8)}=33,37$; $p=0,0004$) (tabla 2.3.2). El valor promedio fue mayor en el cangrejal ($3,84 \pm 1,61 \text{ kg cm}^{-2}$, vs. $0,52 \pm 0,28 \text{ kg cm}^{-2}$ en el poliquetal), indicando que se trata de un sedimento más duro y compacto, en el que la fuerza necesaria para que las partículas se desplacen es mayor (figura 2.3.5.c).

Tabla 2.3.2. Valores promedio (\pm SD) para las variables densidad aparente (DA), contenido de agua (HUM) y esfuerzo de corte en el sedimento (EC), en el poliquetal y en el cangrejal (n=5). ANOVA de una vía, $p < 0,05$.

	POLIQUETAL	CANGREJAL	F ($p < 0,05$)
DA (g.m^{-3})	$0,71 \pm 0,073$	$0,9 \pm 0,04$	**
HUM (%)	$47,59 \pm 1,52$	$38,78 \pm 2,5$	**
EC (kg.cm^{-2})	$0,52 \pm 0,28$	$3,84 \pm 1,61$	**

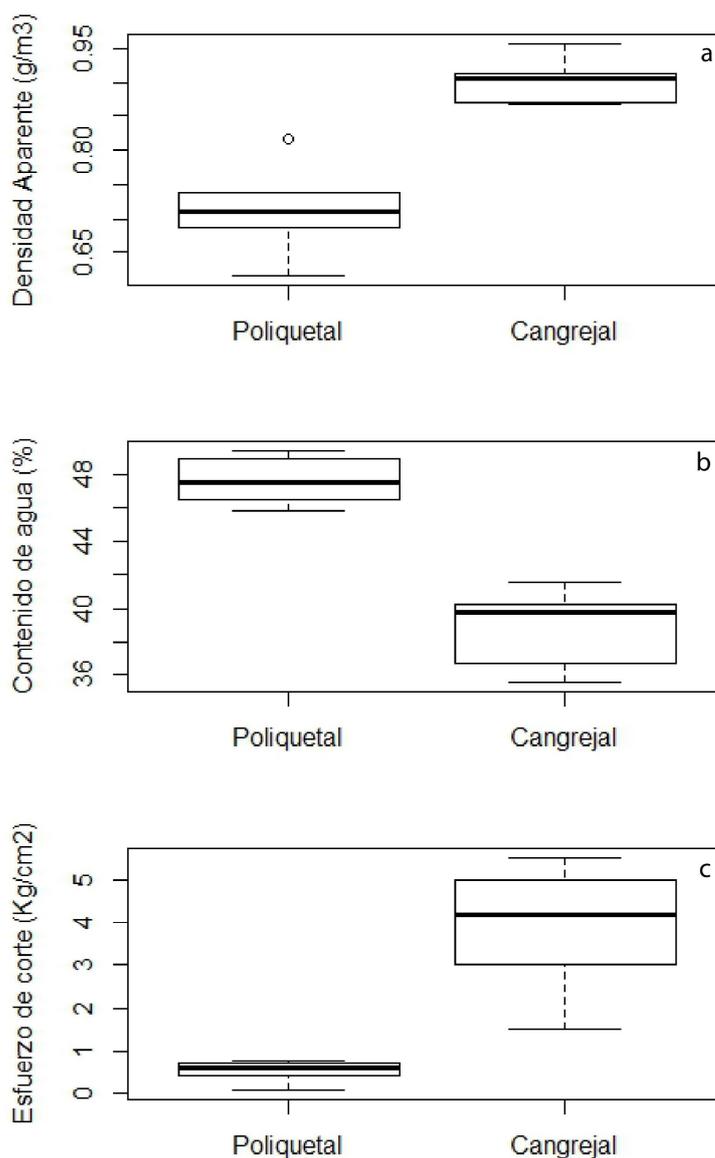


Figura 2.3.5. Cajas de Tukey (box plot) para las variables físicas en cangrejal y el poliquetal: (a) densidad aparente (g cm^{-3}), (b) contenido de agua (%), (c) esfuerzo de corte (Kg cm^{-2}). Los valores indicados son mediana, primer y tercer cuartiles, y valores máximos y mínimos.

2.3.6. Clorofila *a* en el sedimento

La concentración de Cl-*a* presentó diferencias estadísticas altamente significativas entre ambientes ($F_{(1,143)}=38,9$; $p<0,0001$) y fechas ($F_{(11,143)}=11,12$; $p<0,001$), y la interacción entre ambos factores también fue significativa ($F_{(11,143)}=4,84$; $p=0,02$). De acuerdo a las comparaciones múltiples *post-hoc* de Tukey, ambos ambientes mostraron diferencias significativas en enero y febrero, en ambos casos con valores mayores registrados en el poliquetal ($6,63 \pm 0,37 \mu\text{g cm}^{-2}$ en enero y $6,55 \pm 1,22 \mu\text{g cm}^{-2}$ en febrero) con respecto a los valores medidos en el cangrejal ($2,74 \pm 0,31 \mu\text{g cm}^{-2}$ en enero y $2,93 \pm 0,54 \mu\text{g cm}^{-2}$ en febrero). La variación estacional en la concentración de Cl-*a* dentro del cangrejal evidenció un único pico invernal, con valores significativamente mayores en el mes de julio ($10,1 \pm 0,77 \mu\text{g cm}^{-2}$). En el poliquetal, en cambio, además del pico invernal en julio ($10,4 \pm 0,18 \mu\text{g cm}^{-2}$) se registró un aumento en la concentración de Cl-*a* en hacia el final del verano que alcanzó un valor máximo en el mes de marzo ($10,5 \pm 3,1 \mu\text{g cm}^{-2}$) (figura 2.3.6.).

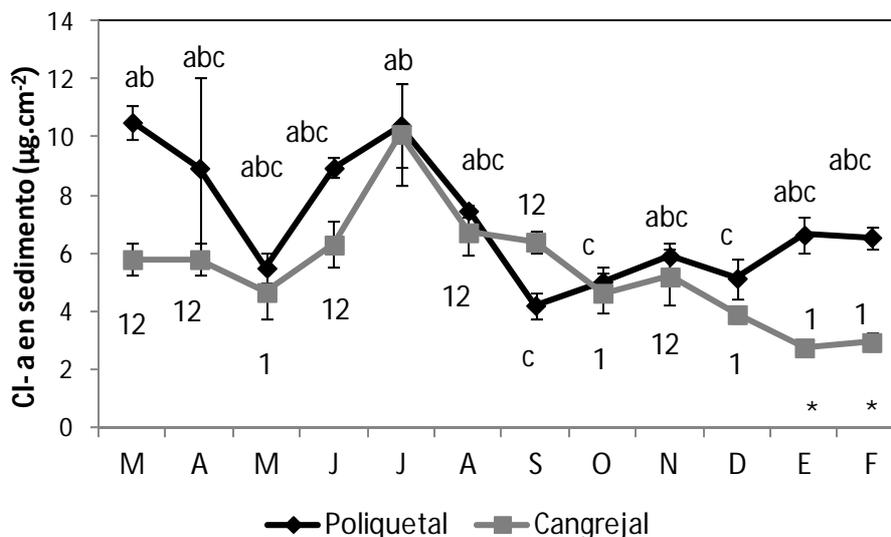


Figura 2.3.6. Variación anual de las medias de la concentración de Cl-*a* en el poliquetal y en el cangrejal. Media \pm EE. Letras iguales indican, para el poliquetal, diferencias NS entre fechas. Números iguales indican, para el cangrejal, diferencias NS entre fechas. Los asteriscos indican diferencias significativas entre ambientes, para una fecha dada (Comparaciones múltiples de Tukey, $p<0,05$).

2.3.7. Contenido de materia orgánica

De acuerdo a los resultados del ANOVA de dos vías no hubo diferencias estadísticas significativas entre ambientes ($F_{(1,144)}=0,13$; $p=0,71$), pero sí entre fechas ($F_{(11,144)}=24,51$; $p<0,0001$) y no hubo interacción entre los factores principales ($F_{(11,144)}=1,35$; $p=0,19$). Considerando los valores medios para cada fecha, los contenidos de MO en el sedimento fueron mayores en otoño. Los valores medios registrados entre marzo y mayo ($20,75 \pm 2\%$ en promedio para los tres meses en ambos ambientes) fueron significativamente mayores que los registrados el resto del año ($8,98 \pm 0,78\%$) (figura 2.3.7).

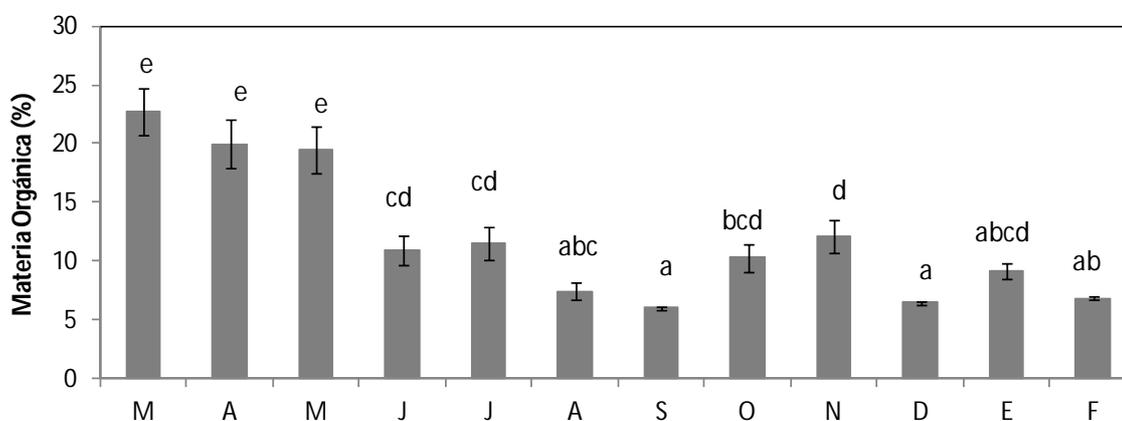


Figura 2.3.7. Variación anual del porcentaje de MO en el sedimento. Se presentan los valores obtenidos al promediar los datos de los dos ambientes, porque no se encontraron diferencias entre los ambientes ($F_{(1,144)}=0,13$; $p=0,71$) ni hay interacción entre los factores ($F_{(11,144)}=1,35$; $p=0,19$). Media \pm EE. Letras iguales indican, diferencias NS entre fechas.

2.3.8. Comunidad bentónica

La composición taxonómica de la comunidad bentónica y su variación estacional durante un año se muestra en la tabla 1.1 del ANEXO 1. Las comunidades bentónicas estuvieron integradas por cangrejos, poliquetos, nematodos, ostrácodos y foraminíferos, entre otros grupos. El cangrejo cavador (*Neohelice granulata*) y cuatro especies de poliquetos (*Laeonereis culveri*, *Eteone* sp., *Polydora* sp. y *Capitella capitata*) fueron los miembros más conspicuos de la comunidad macrobentónica.

La composición de la macrofauna fue significativamente diferente entre ambientes y fechas (ANOSIM, R global= 0,793; $p= 0,001$). Entre las muestras de

cangrejal hubo mayor dispersión (47,16% de similitud intragrupo), es decir mayor variabilidad que en las de poliquetal. *Laeonereis culveri*, *N. granulata* y *Polydora* sp. fueron las especies dominantes que más contribuyeron a la similitud entre muestras del cangrejal. El poliquetal no presenta tanta variación interna (71,24% de similitud), *L. culveri*, los ostrácodos y los nematodos fueron los grupos dominantes que contribuyeron con los mayores porcentajes al promedio de similitud en el poliquetal. Ostrácodos (36,71%), *L. culveri* (30,83%), foraminíferos (9,13%), nematodos (8,56%) y *Polydora* sp. (5,11%) fueron los grupos que más contribuyeron a diferenciar los ambientes, aunque estuvieron presentes en ambos, su abundancia y asociación con otros grupos fue lo que marcó el contraste.

De acuerdo a la resolución final del nm-MDS (figura 2.3.8-9), las muestras que se agrupan en la intersección entre los ambientes presentaron una composición similar: coincidieron en la presencia de *L. culveri* y ostrácodos (aunque con distintas abundancias) y en la ausencia de *N. granulata* y *Polydora* sp., que fueron las especies más características del cangrejal. *Polydora* sp. sí estuvo presente en las muestras del poliquetal que se encuentran en la intersección con las de cangrejal, mientras que la composición de las muestras de cangrejal que están en la intersección contaron con la presencia del poliqueto *Eteone* sp. en ciertos casos, además de ostrácodos y *L. culveri* en mayores densidades que el resto de las muestras (figura 2.3.10. y 2.3.11.). Las muestras de cangrejal que se encuentran más aisladas, sobre el sector superior derecho en la figura 2.3.8, cuentan con la presencia única de *N. granulata* en su composición, una especie que se encontró principalmente en las muestras de primavera, verano y principios de otoño (figura 2.3.9). Las que están agrupadas pero sin mezclarse con las de poliquetal presentaron *Polydora* sp. (figura 2.3.12) y se trató principalmente las muestras de mayo, junio, agosto. Dentro del poliquetal, las muestras que se diferenciaron claramente de las muestras de cangrejal, presentaron altas densidades de nematodos, foraminíferos y ostrácodos. En algunos casos también se encontraron individuos de *Eteone* sp. (figura 2.3.13) que fueron casi exclusivos del poliquetal. En las figuras 2.3.14 y 2.3.15 se muestran los aportes de nematodos y foraminíferos a las muestras, sus densidades fueron más representativas del poliquetal que del cangrejal.

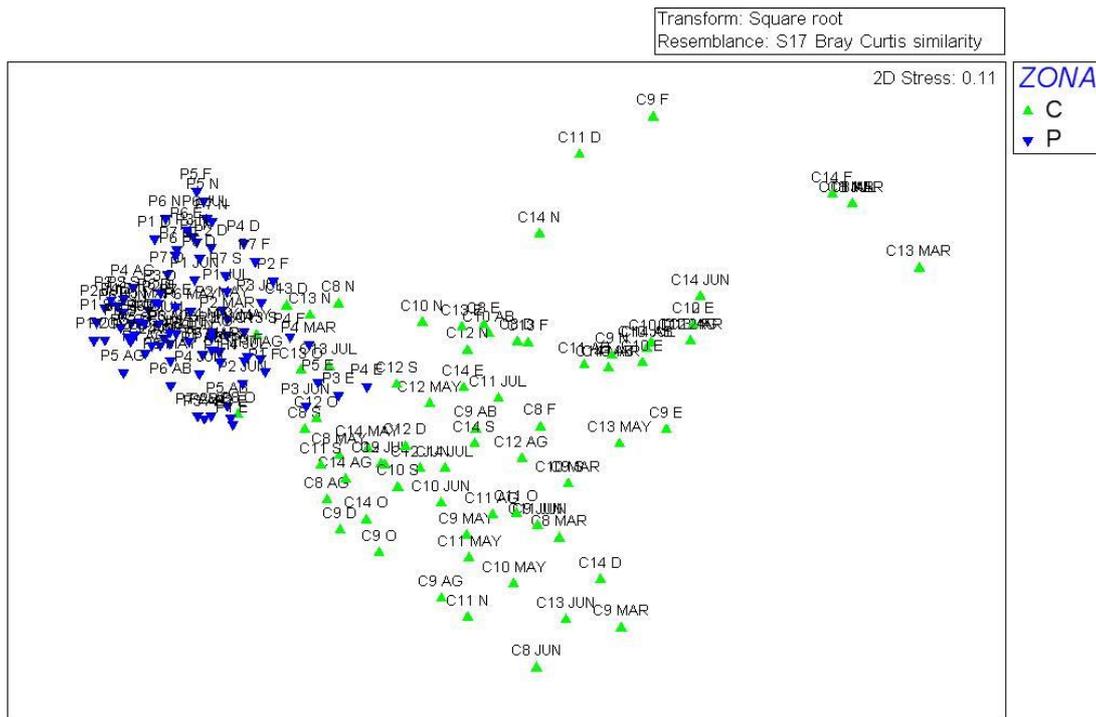


Figura 2.3.8. Gráfico nm-MDS para las muestras de macrofauna bentónica en el cangrejal (C) y en el poliquetal (P). Entre las muestras de cangrejal se observa una mayor dispersión, mientras que las del poliquetal se distribuyen de manera más compacta. El valor de estrés es un indicativo de qué tan bueno resultó el ajuste.

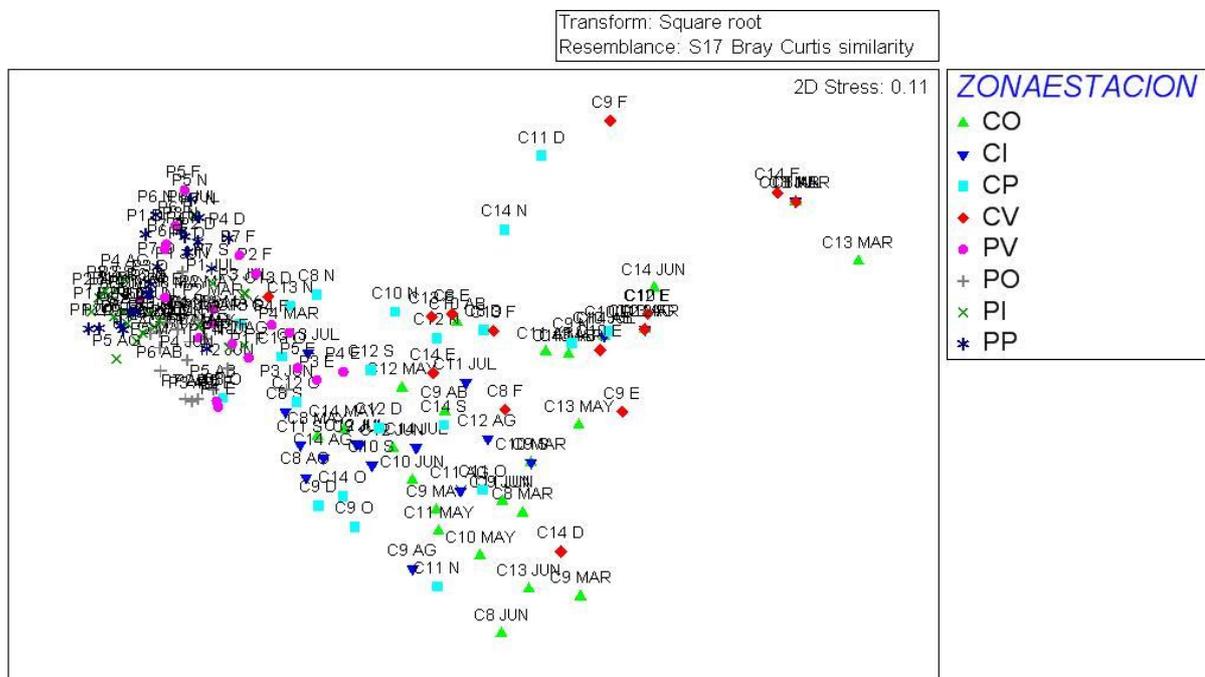


Figura 2.3.9. Gráfico nm-MDS para las muestras de macrofauna bentónica en el cangrejal en otoño (OC), en invierno (IC), en verano (VC) y en primavera (PC) y en el poliquetal en otoño (O), invierno (IP), verano (VP) y primavera (PP).

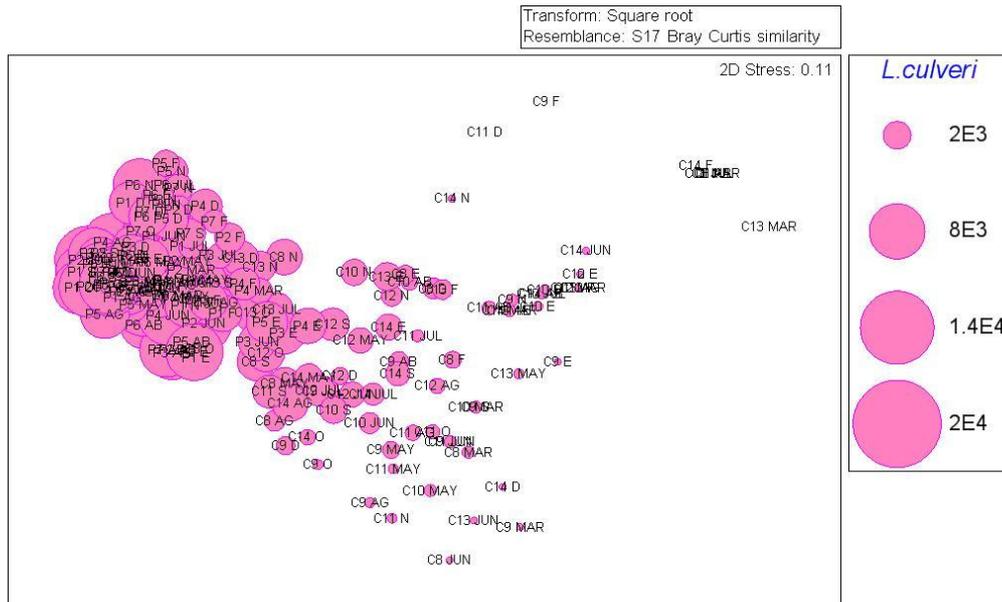


Figura 2.3.10. Gráfico nm-MDS para las muestras de macrofauna bentónica, indicando el peso de *L. culveri*. *Laeonereis culveri* estuvo presente tanto en muestras del poliquetal como en muestras de cangrejal. Las diferencias entre ambos ambientes estuvieron dadas por la abundancia del poliqueto en cada uno de ellos.

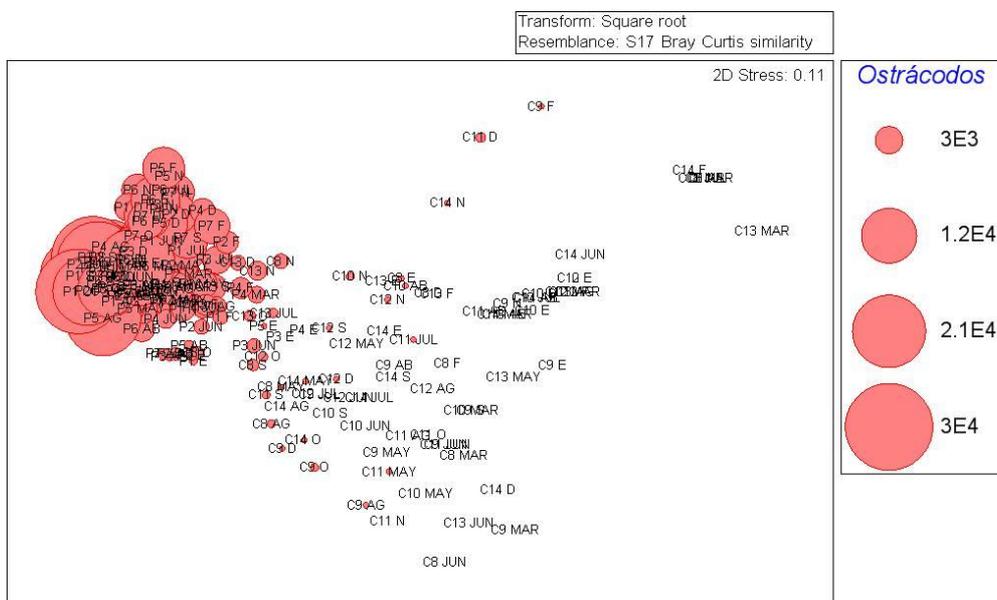


Figura 2.3.11. Gráfico nm-MDS para las muestras de macrofauna bentónica, indicando el peso de los ostrácodos. Los ostrácodos fueron más abundantes en el poliquetal. En el cangrejal se registraron densidades muy bajas.

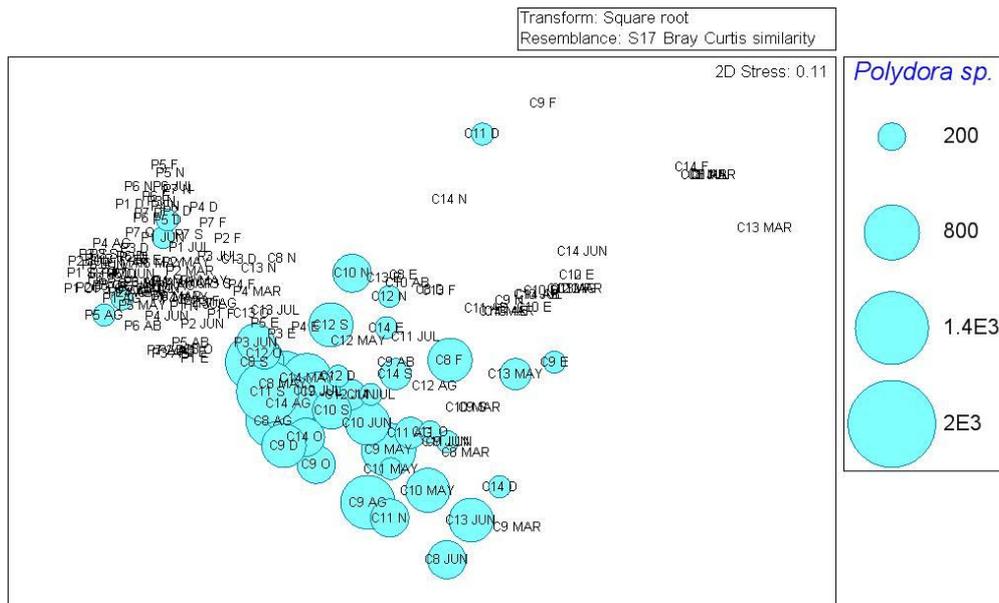


Figura 2.3.12. Gráfico nm-MDS para las muestras de macrofauna bentónica, indicando el peso de *Polydora sp.* Este poliqueto resultó ser más representativo de las muestras de cangrejal. Se encontró en el poliquetal en densidades bajas.

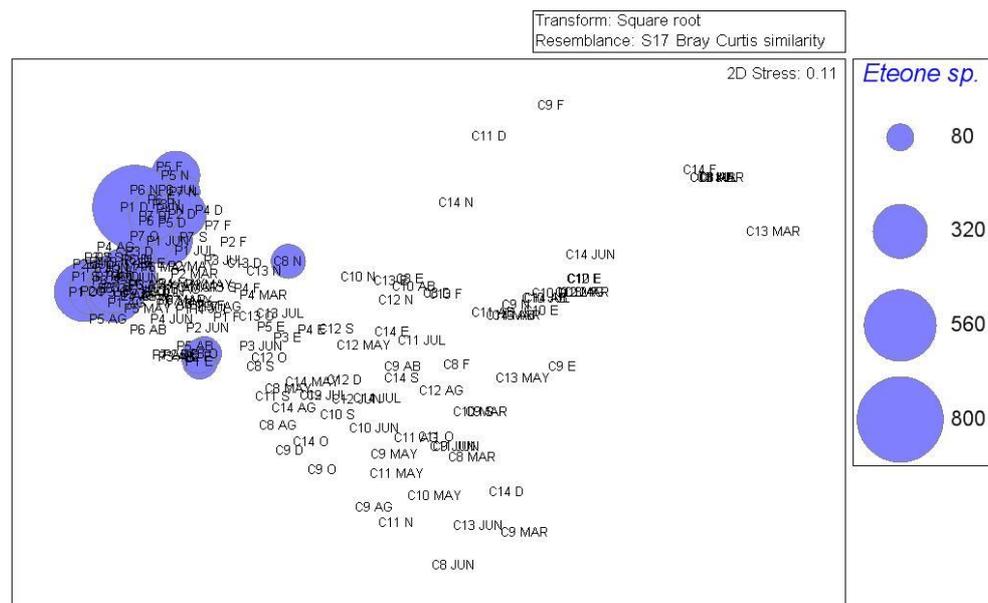


Figura 2.3.13. Gráfico nm-MDS para las muestras de macrofauna bentónica, indicando el peso de *Eteone sp.* Este poliqueto fue más representativo de las muestras del poliquetal. Las muestras de cangrejal que tienen *Eteone sp.* son las que se encuentran en la zona de intersección entre los dos ambientes.

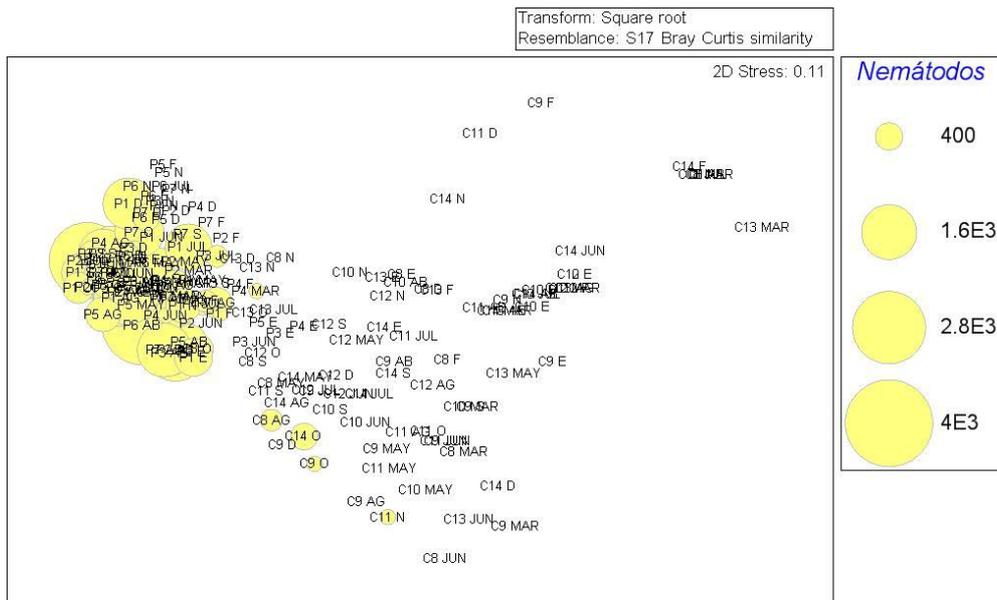


Figura 2.3.14. Gráfico nm-MDS para las muestras de macrofauna bentónica, indicando el peso de los nematodos. Observar la mayor representatividad de los nematodos en las muestras del poliquetal, con respecto a las de cangrejal. En el cangrejal se encuentra presente en escasa cantidad de muestras y con densidades bajas.

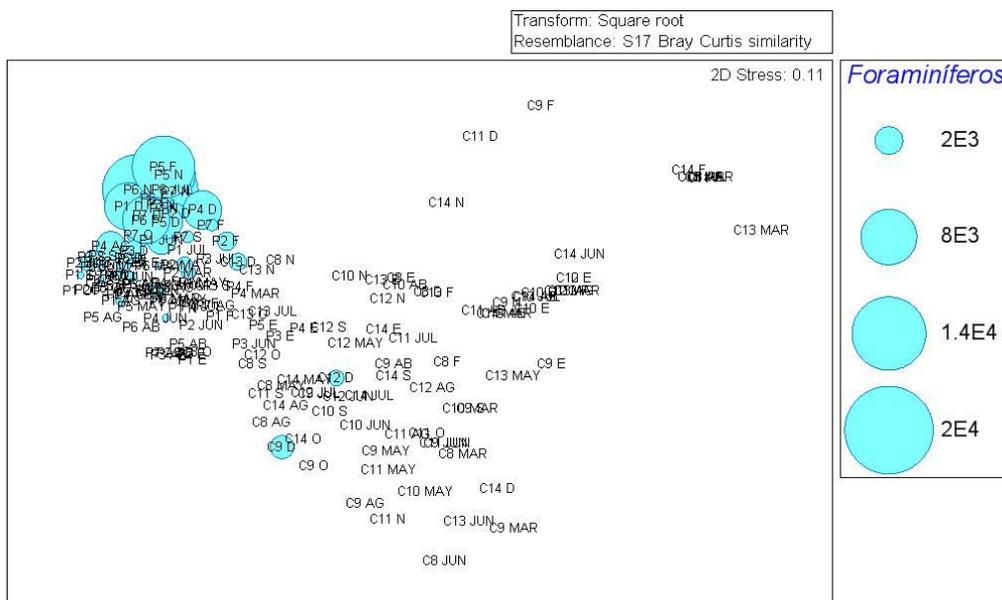


Figura 2.3.15. Gráfico nm-MDS para las muestras de macrofauna bentónica, indicando el peso de los foraminíferos. Observar la mayor representatividad de los foraminíferos en las muestras del poliquetal con respecto a las de cangrejal.

Los ostrácodos, a pesar de su baja representatividad en biomasa, aparecieron con abundancias extremadamente elevadas y contribuyeron en forma significativa a la diferenciación de ambos ambientes. De acuerdo al ANOVA de dos vías, las densidades

de los ostrácodos presentaron diferencias altamente significativas entre los ambientes y las fechas ($F_{(1,144)}=351$; $p<0,0001$ y $F_{(11,144)}=12,3$; $p<0,0001$, respectivamente). También fue altamente significativa la interacción entre los factores ($F_{(11,144)}=7,57$; $p<0,0001$). La variación estacional de este grupo muestra un pico en septiembre en ambos ambientes (18100 ± 8618 ind m^{-2} en el poliquetal y 509 ± 972 ind m^{-2} en el cangrejal). Los ambientes evidenciaron diferencias significativas en septiembre, agosto, octubre y diciembre, en todos los casos con valores de abundancia mayores en el poliquetal (9277 ± 6693 ind m^{-2} en agosto, 13461 ± 7924 ind m^{-2} en octubre y 7513 ± 3972 ind m^{-2} en diciembre) respecto de las abundancias registradas en el cangrejal (54 ± 100 ind m^{-2} en agosto, 272 ± 248 ind m^{-2} en octubre y 218 ± 326 ind m^{-2} en diciembre). En el cangrejal no se registraron ostrácodos en marzo y junio.

Tanto en el poliquetal como en el cangrejal, *L. culveri* resultó ser la especie de poliqueto más abundante. De acuerdo al ANOVA, las abundancias fueron diferentes entre ambientes y fechas, con una diferencia estadística altamente significativa para ambos factores ($F_{(1,144)}=279,8$; $p<0,0001$ y $F_{(11,144)}=3,44$; $p=0,0002$, respectivamente) y no hubo interacción. *Laeonereis culveri* fue más abundante en el poliquetal que en el cangrejal. En el poliquetal, su densidad presentó dos picos, uno en junio (8604 ± 3341 ind m^{-2}), y otro en octubre (7604 ± 1908 ind m^{-2}). También fue la especie más representada en el cangrejal, aunque en este ambiente el pico de densidad se observó en septiembre y los valores fueron mucho menores (2455 ± 1281 ind m^{-2}).

Para las densidades de foraminíferos se encontraron diferencias significativas entre los ambientes y las fechas, ($F_{(1,144)}=48,76$; $p=0,001$ y $F_{(11,144)}=3,1$; $p=0,001$, respectivamente). La interacción entre los factores fue significativa ($F_{(11,144)}=2,15$; $p=0,01$). Las densidades registradas en mayo y septiembre fueron significativamente mayores en el poliquetal (181 ± 230 ind. m^{-2}) que en el cangrejal, donde no se registraron individuos para esa fecha. Los foraminíferos, presentaron su pico de abundancia en el poliquetal en noviembre, cuando presentaron una densidad de 2455 ± 3986 ind m^{-2} . En el cangrejal, su mayor abundancia se registró en diciembre (400 ± 552 ind m^{-2}).

Las diferencias en las densidades de los nematodos fueron significativas entre ambientes y fechas ($F_{(1,144)}=111,74$; $p<0,001$ y $F_{(11,144)}=6,07$; $p<0,001$, respectivamente) y hubo interacción de los factores principales ($F_{(11,144)}=5,25$; $p=0,001$). El pico de abundancia de nematodos en el poliquetal ocurrió en abril (1546 ± 928 ind m^{-2}) donde

fueron significativamente más abundantes que en el cangrejal, donde no fueron recolectados en esa fecha. Su pico de abundancia en el cangrejal fue en octubre, con $145 \pm 213 \text{ ind m}^{-2}$.

Las densidades de *Polydora* sp. presentaron diferencias altamente significativas entre los ambientes y las fechas ($F_{(1,144)}=48,53$; $p<0,0001$ y $F_{(11,144)}=3,37$; $p<0,0001$, respectivamente). También fue altamente significativa la interacción entre los factores ($F_{(11,144)}=2,6$; $p<0,001$). *Polydora* sp. fue más abundante en el cangrejal, donde tuvo su pico de densidad en mayo ($491 \pm 398 \text{ ind m}^{-2}$). La abundancia de *Polydora* sp. fue significativamente mayor en el cangrejal en diciembre ($127 \pm 180 \text{ ind m}^{-2}$), respecto del poliquetal ($18 \pm 48 \text{ ind m}^{-2}$). El pico de abundancia en el poliquetal ocurrió en agosto ($382 \pm 409 \text{ ind m}^{-2}$).

Las mayores abundancias registradas del cangrejo cavador en el cangrejal registradas fueron en enero ($236 \pm 136 \text{ ind.m}^{-2}$) y febrero ($200 \pm 68 \text{ ind.m}^{-2}$). Las menores abundancias fueron registradas en mayo y agosto ($18 \pm 48 \text{ ind.m}^{-2}$) y en octubre no se recolectaron especímenes de *N. granulata*. Si bien las bajas abundancias registradas para esta especie disminuyen su peso en los análisis estadísticos, es imposible pasar por alto su valor como la especie más conspicua en las planicies de marea, tanto por su biomasa como por su rol como ingeniero ecosistémico. En el poliquetal no se encontraron ejemplares de *N. granulata*.

El resto de los grupos/especies (*Eteone* sp., priapulidos, larvas de dípteros, *C. capitata*) no presentaron una abundancia importante a lo largo del año. El phylum Priapulida, representado por una única morfoespecie del género *Priapulidus*, fue el único grupo exclusivo del poliquetal. Tanto *N. granulata* como los copépodos harpacticoides y los anfípodos, fueron exclusivos del cangrejal.

2.4. DISCUSIÓN

En las planicies de marea desnudas, ciertas propiedades ecológicas importantes dependen de los gradientes de elevación y esto determina patrones de zonación similares a los que se describen para marismas. Aunque los patrones de zonación de las planicies de marea han recibido menos atención que los de las marismas, elementos como la frecuencia y tiempo de inundación, la productividad primaria de microalgas, la salinidad y la temperatura, entre otros factores, condicionan la composición de las comunidades bentónicas (Peterson 1991). En el área de estudio, los relevamientos topográficos realizados muestran una clara correspondencia entre la posición vertical de cada sitio dentro del perfil de elevación y sus características bioecológicas. Esta correspondencia permitió asignar rangos de elevación específicos al poliquetal, cangrejal, marisma de *S. perennis* y arbustal halófilo y, en forma concomitante, definir el grado aproximado de exposición aérea o inundabilidad asociado con cada uno de los ambientes más conspicuos dentro de la zona costera. Para los dos ambientes de interés en este caso, el cangrejal y el poliquetal, se determinó una diferencia notable en el grado de exposición aérea. Esta variable resulta crítica en los meses de verano, cuando los ambientes están sujetos a altas temperaturas y elevadas tasas de evaporación durante el día. En estas circunstancias, los sitios más expuestos sufren desecación o desarrollan altas salinidades en el agua intersticial, generando un ambiente muy desfavorable para los organismos infaunales y para las microalgas bentónicas (Admiraal et al. 1984, Peterson 1991).

La estructura granulométrica del sedimento en el poliquetal y en el cangrejal fue similar. Sin embargo, en las muestras del poliquetal se observó que en presencia de MO la fracción más fina (arcilla y limo muy fino) se reduce casi en un 50%. Esto podría deberse a la formación de agregados entre partículas de sedimento y elementos orgánicos, como las sustancias poliméricas extracelulares (EPS) producidas por diatomeas o el mucus y pellets producidos por distintos integrantes de la macrofauna. Lo opuesto se observa en el cangrejal, en donde sí permanecen las fracciones más finas del sedimento incluso sin la remoción de la MO. 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).

Los valores de potencial redox en el cangrejal fueron mayores que en el poliquetal, indicando que se trata de sedimentos menos reductores. Las diferencias encontradas en los valores de potencial redox entre ambientes probablemente se deban en primer lugar a la ubicación de cada ambiente sobre la planicie, y en segundo lugar a los diversos tipos de irrigación y bioturbación que producen los grupos dominantes de la macrofauna bentónica de cada sitio. La fauna depende del oxígeno disuelto para respirar, por lo que bombean agua oxigenada hacia sus tubos y cuevas (Rhoads y Young 1970, Aller 1994, Solan y Wigham 2005). Una mayor densidad de poliquetos parecería no tener mayor influencia en la oxigenación del sedimento que la actividad de los cangrejos.

La resistencia a la torsión presentó valores mayores en el cangrejal que en el poliquetal y esta diferencia fue significativa estadísticamente. Al relacionar esta variable con el tamaño de las partículas se puede observar que los sedimentos donde la fracción de arcilla o limo es considerable, tienden a ser más resistentes al empuje por tratarse de sedimentos cohesivos. Los valores de densidad aparente también fueron mayores en el cangrejal, es decir que se trata de sedimentos más compactos. Es importante señalar que las mediciones en el cangrejal se realizaron entre las cuevas, en zonas no afectadas por bioturbación activa, por lo que el mayor grado de compactación y cohesividad en este ambiente parece ser una condición heredada del material original que compone las planicies. En el poliquetal, en cambio, la intensa actividad infaunal impide realizar las mediciones en zonas no disturbadas. La actividad de los invertebrados infaunales a menudo resulta en la transformación del material que procesan (Solan y Wigham 2005) y la baja resistencia a la torsión en este ambiente podría deberse a la actividad de la fauna que, al procesar el sedimento forma compactos pellets que aumentan el tamaño efectivo de grano, disminuye su cohesividad y su densidad aparente (Palomo y Iribarne 2000).

Los resultados demostraron que existen diferencias altamente significativas entre los ambientes y entre las fechas muestreadas para la concentración de *Cl-a*. En los dos ambientes la concentración fue mayor en los meses de invierno y otoño. En el poliquetal, las medias fueron mayores que en el cangrejal y se registraron valores altos también durante el verano. Llamativamente, el pico invernal de clorofila ocurre en forma sincrónica en los sedimentos y en la columna de agua (Gayoso 1989, 1998, 1999, Popovich y Gayoso 1999, Guinder 2011). Aunque parte del aumento en la

concentración de clorofila del sedimento podría deberse a la sedimentación de algas planctónicas, el desarrollo de una floración invernal del microfitobentos es un fenómeno en sí mismo que ya ha sido observado en las planicies del estuario (Pan et al. 2013). Si bien algunas especies planctónicas han sido registradas en trampas de sedimentos (Guinder et al. 2014), durante los meses invernales son mucho más abundantes las especies exclusivamente bentónicas que caracterizan esta floración de microalgas (Parodi y de Cao 2002, Pan et al. 2013). La película marrón-amarillenta que se forma sobre los sedimentos se debe principalmente a la presencia de diatomeas pennadas (*Nitzschia sigma*, *Nitzschia* sp., *Gyrosigma attenuatum*, entre otras), mientras que la capa verde oscuro por debajo se debe a las cianófitas (*Microcoleus vaginatus*, *M. chthonoplastes* y *Hydrocoleum glutinosum*) (Parodi y de Cao 2002).

Las concentraciones de clorofila registradas en los meses de verano en el poliquetal fueron mayores que las registradas para los mismos meses en el cangrejal. Durante el verano la bioturbación producida por *N. granulata* en la zona del cangrejal es intensa (Spivak et al. 1996), lo que podría estar contribuyendo a reducir la concentración de Cl-*a*. En función de los resultados obtenidos, sería de interés estudiar si esta floración en el microfitobentos podría estar favorecida por la escasa actividad de *N. granulata* durante el invierno. Parte de esta inquietud se examinó en el capítulo 5, a partir de los resultados de una experiencia de clausuras. Otro factor que podría ser de importancia es la ubicación de los ambientes en la franja intermareal. El cangrejal se ubica en la parte más alta y se encuentra sujeto a mayores tiempos de exposición aérea durante la bajamar que el poliquetal. En verano, los fuertes vientos, la alta temperatura y la baja humedad relativa pueden resultar en condiciones muy desfavorables para la comunidad de microalgas bentónicas que ocupan esta franja.

El contenido de MO no presentó diferencias estadísticas significativas entre los ambientes, pero sí entre las fechas de muestreo. Esto podría estar indicando que la disponibilidad de MO depende de otros factores también sujetos a cambios estacionales, como por ejemplo la productividad primaria de algas bentónicas y pelágicas (Popovich y Gayoso 1999, Popovich y Marcovecchio 2008). Las planicies de marea juegan un rol muy importante en la producción y la remineralización de la MO y el contenido de MO está altamente relacionado con la productividad primaria y la respiración microbiana. En ambos ambientes puede considerarse que la cantidad de MO es elevada, lo cual

podría deberse a la gran productividad de microalgas, principalmente durante el invierno, pero que es visible durante todo el año.

En cuanto a los ensambles de macrofauna bentónica encontramos que:

(1) *Laeonereis culveri* y los ostrácodos fueron los grupos más abundantes en los dos subsistemas;

(2) la composición de especies no varió fuertemente entre los ambientes, pero sí hubo amplias diferencias en la abundancia de los grupos y algunos grupos tuvieron una gran influencia en la discriminación entre ambientes;

(3) las especies/grupos que mejor contribuyeron a distinguir entre el poliquetal y el cangrejal fueron los ostrácodos, *L. culveri*, formaníferos, nematodos, *Polydora* sp.;

(4) en el poliquetal sólo se halló una especie exclusiva, mientras que en el cangrejal se encontraron tres taxones exclusivos, entre ellos el cangrejo cavador *N. granulata*, que es una de las especies más conspicuas de la comunidad bentónica en nuestra región;

(5) *Neohelice granulata*, que no aportó en gran medida a la abundancia en los muestreos pero presenta una biomasa importante, fue de gran valor para diferenciar los ambientes por su gran influencia sobre las propiedades físicas del ambiente.

Los poliquetos y los cangrejos son los organismos más representativos de la macrofauna. Diversos autores consideran a estos grupos como bioingenieros por la forma en que influyen y estructuran la comunidad (Gutiérrez et al. 2000, Crain y Bertness 2006). Durante la primavera y el verano el cangrejo cavador presenta mayor actividad en la superficie, mientras que durante el invierno y la mayor parte del otoño se encuentra inactivo y permanece en sus cuevas (Spivak et al. 1996). Esto coincide con lo hallado en el estudio, ya que su menor abundancia en el cangrejal fue registrada en los meses de mayo y agosto, mientras que en enero su densidad fue máxima.

Elías (1992) define distintos tipos de asociaciones de poliquetos que caracterizan la macrofauna bentónica del estuario. La asociación dominada por *L. culveri* es la que se encuentra en la zona interna, relacionada con una mayor descarga de agua dulce. Esto concuerda con los resultados obtenidos, ya que *L. culveri* es el poliqueto dominante en ambos subsistemas, y el área de estudio se encuentra en la zona interna, a escasa distancia de la desembocadura del Río Sauce Chico.

Los ostrácodos fueron más abundantes a lo largo de todo el año en el poliquetal, pero en ambos ambientes su pico de máxima abundancia fue en septiembre. Se trata de

un grupo muy sensible a las condiciones ambientales, tales como cambios en la salinidad o la desecación, por lo que diversos factores podrían estar influenciando su densidad y distribución espacial (Cusminsky et al. 2010). Su baja abundancia en el cangrejal puede ser consecuencia de las condiciones físicas que lo caracterizan, como una mayor exposición por lo tanto mayor desecación.

Las variaciones temporales en la densidad de la macrofauna pueden deberse a numerosas causas, como la fenología propia de cada especie o grupo, la disponibilidad de alimento o la presión por depredación (Kneib 1984, Valiela 1995). *Laeonereis culveri*, fue el poliqueto más abundante y presentó su pico de actividad en invierno, momento en el cual la presión por depredación por parte de las aves playeras es menor (Botto et al. 1998). Sin embargo, algunos autores no han encontrado diferencias significativas en la abundancia de invertebrados bentónicos entre zonas excluidas de depredadores y zonas no excluidas (Raffaelli y Milne 1987). Kalejta (1993) informó que las disminuciones en el número o biomasa de poliquetos nereidos producidas por la depredación se vieron enmascaradas por su rápida reproducción. Por lo tanto, también es posible que la reducción observada en la población de *L. culveri* durante el verano en ambos subsistemas se deba a reducciones en la disponibilidad de alimento, ya que durante esa estación el contenido de MO fue menor que en el invierno. Parte de esta inquietud se examinó en el capítulo 5, en el que se detalla una experiencia de clausuras.

La macrofauna bentónica entre los subsistemas mostró variaciones importantes en la composición taxonómica y sobre todo en la abundancia de los grupos entre los ambientes. La abundancia de la mayoría de los taxones fue mayor en el poliquetal. En todos los casos hubo solamente unos pocos grupos dominantes y numerosas especies “raras” de escasa abundancia. De acuerdo a nuestros resultados, la diferencia en la abundancia de ostrácodos entre los ambientes parecería ser una de las características que los segrega en la planicie. A esto se suma la presencia diferencial de ciertas especies en cada uno de ellos, como por ejemplo *Polydora* sp. y *N. granulata* para el cangrejal y *Eteone* sp. o altas densidades de nematodos para el poliquetal. La presencia de un importante bioturbador como *N. granulata* se presenta como una de las principales diferencias entre los subsistemas. En las comunidades de fondos blandos, la presencia de bioturbadores puede generar cambios en la composición del sedimento (Jensen y André 1993), que pueden producir efectos positivos o negativos sobre los otros organismos, sobre todo para los alimentadores de depósito.

A modo de conclusión se puede decir que, al menos desde el punto de vista de las variables consideradas en este capítulo, las diferencias en la identidad y patrones de abundancia de las comunidades macrobentónicas, en conjunto con las diferencias en las condiciones del ambiente físico sustenta la idea de que el cangrejal y el poliquetal son dos subsistemas con características propias y funcionamiento ecológico diferenciado.

CAPÍTULO 3

ACOPLE BENTÓNICO-PELÁGICO



3.1. INTRODUCCIÓN

El metabolismo de las comunidades bentónicas y la interacción entre los ambientes bentónicos y pelágicos tienen una influencia importante sobre el ciclado de nutrientes y la productividad en general de los ecosistemas costeros de poca profundidad (Kelly y Nixon 1984, Nixon et al. 2009). Se sabe que los procesos que ocurren en la capa límite bentónica pueden ser componentes cruciales en la dinámica de los ecosistemas costeros (Marcus et al. 1998, Chauvaud et al. 2000, Dale y Prego 2002). En esta delgada capa, ocurre el intercambio de materiales entre el sedimento y la columna de agua y las comunidades biológicas asociadas a estos ambientes pueden influenciar los flujos de intercambio a través de la bioturbación, excreción y respiración, así como la depositación de materia orgánica (Norkko et al. 2001). Las planicies de marea constituidas por sedimentos finos ocupan la zona intermareal de muchas costas protegidas o estuarios. Distintas comunidades bentónicas habitan en estos ambientes y hacen su contribución al intercambio de nutrientes entre el sedimento y la columna de agua. El microfitobentos produce oxígeno, cambia la porosidad del sedimento y puede funcionar temporalmente como sumidero de nutrientes (Granéli y Sundbäck 1985). La actividad de la macrofauna bentónica también puede jugar un papel clave en la biogeoquímica de los sedimentos marinos (Kristensen y Kostka 2005). La alimentación, excreción y respiración de los individuos puede modificar significativamente las propiedades fisicoquímicas del sedimento, puede cambiar sus condiciones redox y enriquecerlos con materia orgánica. La bioturbación generada por actividades como la construcción y mantenimiento de cuevas es un mecanismo de transporte muy importante que acelera los flujos bentónicos y tiene un impacto sobre el ciclado de los nutrientes (Nielsen et al. 2004, Webb y Eyre 2004, Solan y Wigham 2005, Michaud et al. 2006).

En sistemas costeros someros, las floraciones de fitoplancton son el impulso más importante de la cadena trófica pelágica (Legendre 1990) y tienen, además, una gran influencia en la liberación y regeneración de nutrientes en el bentos (Graf et al. 1982, Jensen et al. 1990, Hansen y Blackburn 1992, Overnell et al. 1995, Andersen 1996) así como también en su rápido consumo, que suele llegar incluso al agotamiento (Bricker et al. 2008, Boyer et al. 2009). El destino de la materia orgánica producida en la columna de agua depende de múltiples factores físico-químicos y biológicos, como las corrientes, la salinidad, la temperatura, la densidad de algas y la formación de agregados

(Alldredge y Jackson 1995, Kiørboe y Jackson 2001). Sin embargo, el hecho de que se trate de ambientes de escasa profundidad fortalece las interacciones bentónico-pelágicas. El hundimiento del detrito producido por el fitoplancton y la depositación de material de origen pelágico puede incrementar el aporte de materia orgánica hacia el ambiente bentónico, induciendo la remineralización por parte de la comunidad bacteriana. En respuesta, los sedimentos del fondo, contribuirán a la columna de agua con nutrientes disueltos y se estima que entre un 30 y un 80% del nitrógeno requerido en sistemas costeros someros es aportado por el bentos (Nixon 1981, Blackburn y Henriksen 1983, Boynton y Kemp 1985).

La presencia de extensas planicies de marea en la zona interna del estuario, donde la profundidad de la columna es escasa y la biomasa de las comunidades bentónicas es elevada, aseguran una relación estrecha entre el ambiente bentónico y pelágico (Elías 1992, Popovich y Marcovecchio 2008). La dinámica planctónica en el sector interno del Canal Principal está dominada por una floración del fitoplancton que ocurre hacia fines del invierno o principios de primavera. En este ambiente de aguas someras, se presume que el hundimiento de las células de fitoplancton podría representar una importante contribución de material orgánico para las comunidades bentónicas y, como contraparte, la regeneración de nutrientes en la superficie del sedimento puede contribuir significativamente a la productividad primaria del ambiente pelágico. Sin embargo, excepto por observaciones aisladas del asentamiento de material durante la época de floración (Guinder et al. 2009a), los trabajos sobre el intercambio de material disuelto y particulado en la capa límite del bentos y la columna son muy escasos.

3.1.1 Objetivos

El objetivo principal de este capítulo fue:

Evaluar el acople bentónico-pelágico en los dos ambientes definidos en las planicies de marea (cangrejal y poliquetal).

En particular, se plantearon las siguientes preguntas:

¿Cómo varían estacionalmente los flujos bentónicos de nutrientes inorgánicos disueltos?

¿Cómo se relacionan posibles cambios en los flujos con las tendencias anuales en la turbidez, la concentración de nutrientes y clorofila *a* (Cl-*a*) en la columna de agua?

Y por último, ¿cómo se relacionan las variaciones en los flujos bentónicos con los cambios estacionales en la composición y abundancia de las comunidades macrobentónicas?

3.2. MÉTODOS

3.2.1. Muestreo y análisis de agua de superficie

La caracterización físico-química del ambiente pelágico se realizó a partir de muestras de agua superficial recolectadas en forma mensual desde el muelle ubicado en Puerto Cuatrerros, con marea alta en horarios cercanos al mediodía. Las muestras de agua (250 ml) fueron trasladadas al laboratorio, donde se filtraron con filtros de fibra de vidrio tipo Whatman GF/C (0,7 μm de poro). Tanto los filtros como el filtrado fueron inmediatamente congelados y almacenados a -20°C hasta su análisis.

La extracción de pigmentos retenidos en los filtros, para la determinación de la concentración (en $\mu\text{g L}^{-1}$) de *Cl-a*, se realizó con acetona al 90% a temperatura ambiente durante toda una noche. La concentración de *Cl-a* se determinó espectrofotométricamente de acuerdo a Lorenzen y Jeffrey (1980). Para los análisis de los nutrientes disueltos se utilizaron los filtrados. Las concentraciones de nitrato (NO_3^-), amonio (NH_4^+), nitrito (NO_2^-), y fosfato (PO_4^{3-}) disueltos fueron determinadas usando protocolos estandarizados (Tréguer y Le Corre 1975, Grasshoff et al. 1983, Eberlein y Kattner 1987) con un Autoanalizador Technicon AA-II expandido a 5 canales. La turbidez se registró *in situ*, durante los muestreos de agua con una sonda multiparámetro HORIBA U10 (Horiba Ltd., Kyoto, Japan).

Los muestreos de la columna de agua y su caracterización fisicoquímica forman parte de un monitoreo a largo plazo que el Laboratorio de Química Marina del IADO-CONICET lleva a cabo en el área de estudio, en forma continua, desde el año 1978.

3.2.2. Flujos bentónicos

Los flujos bentónicos de nutrientes inorgánicos disueltos fueron estimados mediante incubaciones en microcosmos de testigos intactos de sedimento provenientes de la planicie de marea. Los testigos fueron tomados en el cangrejal y el poliquetal en los meses de abril, junio, octubre y diciembre. El muestreo se realizó con tubos de PVC de 10 cm diámetro y 15 cm de profundidad (7 réplicas por subsistema y fecha). En paralelo a la extracción de testigos, se recolectó agua para las incubaciones desde el muelle de Puerto Cuatrerros.

Las incubaciones se llevaron a cabo en el laboratorio en testigos cerrados (Asmus et al. 1998), bajo condiciones de temperatura constante (25°C) y en oscuridad. Durante las incubaciones, el agua dentro de los microcosmos no fue agitada para evitar

la advección del agua intersticial (York et al. 2010) y la resuspensión, que si bien ocurre en condiciones naturales, sus efectos no estaban siendo estudiados en esta ocasión. Al inicio de la experiencia y luego de 4 horas de incubación, se extrajeron muestras de agua para la determinación de las concentraciones de nutrientes inorgánicos disueltos. El agua removida de los microcosmos fue reemplazada con agua almacenada para tal fin en bidones acondicionados, que se encontraban conectados a los microcosmos. De esta manera fue posible mantener constante el volumen dentro de los testigos, con una dilución mínima (Grenz et al. 2000, Lenaker et al. 2007). Los flujos se calcularon como la diferencia de la concentración de los solutos al inicio y al final de las incubaciones, y referidos al volumen de agua contenida en el microcosmos, el área de sedimento a través de la cual se producía el intercambio y el tiempo total de incubación (Fanjul et al. 2011).

3.2.3. Comunidad bentónica

Luego de llevar a cabo las incubaciones, el sedimento de los testigos fue tamizado húmedo con un tamiz de 0,5 mm de tamaño de poro, para realizar la identificación de la macrofauna bentónica. Los individuos colectados fueron fijados en formol al 4% y conservados en alcohol 70%. Las muestras fueron analizadas en una lupa binocular Nikon SMZ1500. Las determinaciones se realizaron hasta el menor nivel taxonómico posible.

En forma adicional, en el mismo momento que se extrajeron los testigos para las incubaciones, se tomaron muestras de sedimento (6,16 cm² x 3 mm de profundidad, 7 réplicas por sitio y fecha) para estimar la concentración superficial de *Cl-a* (µg cm⁻²). Las muestras se transportaron refrigeradas al laboratorio y en condiciones de oscuridad y fueron congeladas en un ultrafreezer de -80°C hasta su análisis. Previamente a la extracción de los pigmentos, los sedimentos congelados fueron liofilizados. La extracción se realizó durante 24 hs a 4 °C para asegurar un alto rendimiento en la extracción. Se trabajó con acetona 90% saturada con carbonato de magnesio, para evitar la acidificación del medio y la degradación de la *Cl-a*. Pasado ese tiempo, las muestras fueron centrifugadas durante 20 minutos a 2000 rpm, para separar el sedimento del sobrenadante. Las lecturas de absorbancia se realizaron utilizando un espectrofotómetro UV-visible, Beckman BU530, en celdas de 1 cm de camino óptico, a dos longitudes de onda: 665 y 750 nm, utilizando acetona 90% como blanco. Para el cálculo se utilizó la siguiente fórmula (Lorenzen 1967, Davis y McIntire 1983):

$$\mu\text{g Cl-}a / \text{cm}^2 = \frac{A \times K \times [(\text{abs}665 - \text{abs}750) - (\text{abs}665a - \text{abs}750a)] \times V}{A_s \times L}$$

A coeficiente de absorción de Cl-*a* A=11,0;

K factor para equiparar la reducción de la absorbancia a la concentración inicial de Cl-*a*, 2,43;

V volumen de acetona usada para la extracción (μl);

A_s superficie de sedimento utilizado para la extracción (cm²);

L camino óptico de la cubeta (cm).

3.2.4. Análisis estadístico

Para evaluar las diferencias en los flujos bentónicos de nutrientes, las densidades de *L.culveri* y *N. granulata* y la concentración de Cl-*a*, se realizaron análisis de varianza (ANOVA) de dos vías, en los que se consideraron los factores ambiente (poliquetal y cangrejal) y fechas (abril, junio, octubre y diciembre), seguido de un test de Tukey (p<0,05) para las comparaciones múltiples *post-hoc*. Los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza se pusieron a prueba con los tests de Shapiro Wilks (p<0,05) y Bartlett (p<0,05), respectivamente. Los datos de concentración de nutrientes se transformaron con potencia cuadrada (y=x²), los de Cl-*a* con logaritmo (y=log(x+1)) y los de densidad de individuos con raíz cuadrada (y=√x). Se utilizó el software estadístico INFOSTAT® (versión libre, <http://www.infostat.com.ar>) para realizar los análisis mencionados.

3.3. RESULTADOS

3.3.1. Parámetros en agua de superficie

Los parámetros fisicoquímicos en la columna de agua reflejan claramente el impacto de la floración de invierno. El contenido de *Cl-a* aumentó desde concentraciones de $2,34 \mu\text{g L}^{-1}$ previas a la floración en abril hasta un máximo de $16,18 \mu\text{g L}^{-1}$ en julio (figura 3.3.1). El pico de concentración de *Cl-a* ocurrió justo después de que la turbidez alcanzara su valor mínimo en junio (30 UNT).

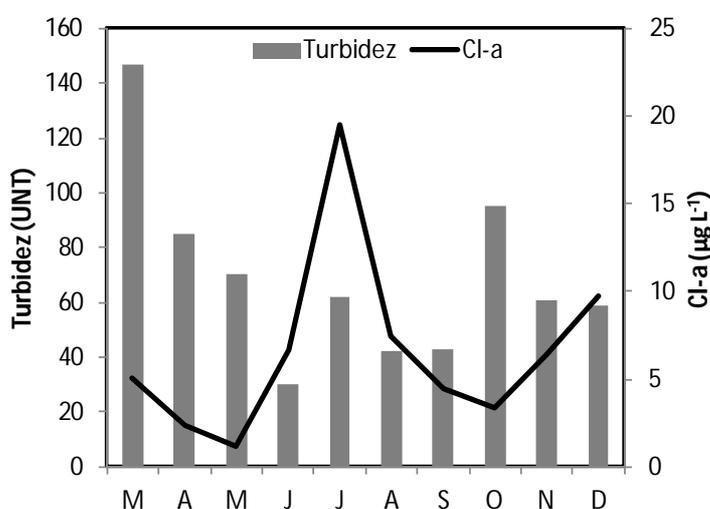
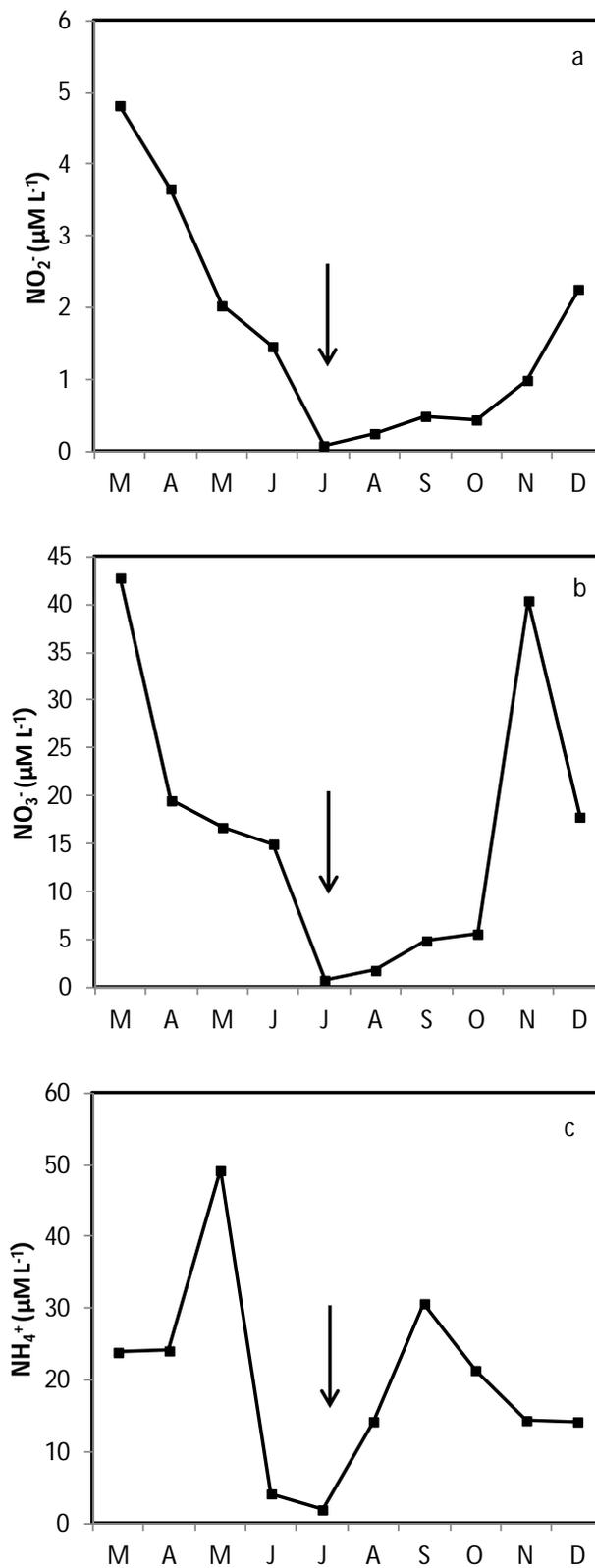


Figura 3.3.1. Variación mensual de la turbidez y de la concentración de *Cl-a* en la columna de agua.

La concentración de los nutrientes disueltos fue cambiando a lo largo del año estudiado, sin embargo, para cada caso se observó un patrón común, con valores elevados al inicio y con una tendencia marcada a la disminución durante el desarrollo de la floración (figura 3.3.2). Todas las formas de nitrógeno alcanzaron sus concentraciones mínimas en julio, durante el pico de *Cl-a*. Los valores mínimos registrados fueron $0,08 \mu\text{mol L}^{-1}$ para NO_2^- (figura 3.3.2.a), $0,75 \mu\text{mol L}^{-1}$ para NO_3^- (figura 3.3.2.b), y $1,93 \mu\text{mol L}^{-1}$ para NH_4^+ (figura 3.3.2.c). En el caso del PO_4^{3-} , el valor mínimo de $0,83 \mu\text{mol L}^{-1}$ se registró en agosto (figura 3.3.2.d), en el mismo momento en que la *Cl-a* disminuyó su concentración luego de la floración. La recuperación post floración del NH_4^+ ocurrió rápidamente, los valores aumentaron unas 16 veces desde los mínimos registrados en julio respecto de los valores obtenidos en septiembre ($30,67 \mu\text{mol L}^{-1}$). Los niveles de NO_3^- y NO_2^- , no se recuperaron hasta los

meses de noviembre y diciembre, y la concentración de PO_4^{3-} continuaba aumentando al final del periodo estudiado.



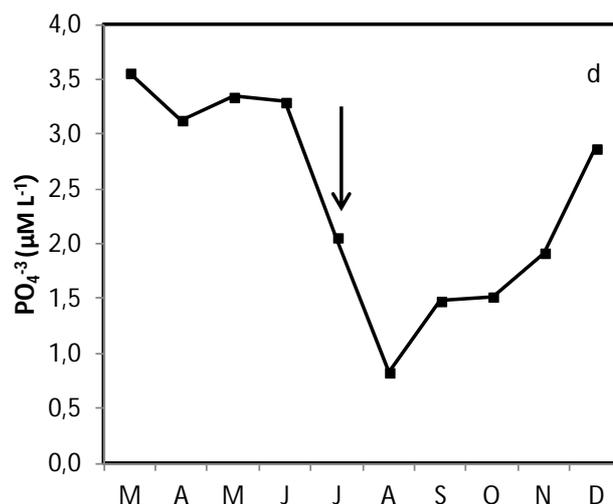


Figura 3.3.2. Concentración de nutrientes inorgánicos disueltos en la columna de agua (a) NO_2^- ; (b) NO_3^- ; (c) NH_4^+ ; (d) PO_4^{3-} . La flecha indica el pico de Cl-a registrado en julio en la columna de agua.

3.3.2. Flujos bentónicos

Los valores positivos de flujos bentónicos indican que la dirección del flujo se produce desde el sedimento hacia la columna de agua, mientras que los valores negativos indican que hay captura de dicho nutriente por parte de los sedimentos. Las concentraciones de NO_2^- fueron siempre despreciables, por lo que se consideró la suma de $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$ para el análisis de los flujos. El ANOVA de dos vías mostró que hubo diferencias altamente significativas entre las fechas de incubación ($F_{(3,47)}=9,35$; $p<0,0001$), es posible distinguir entre las incubaciones previas a la floración de fitoplancton y las posteriores. Sin embargo, no hubo diferencias entre los ambientes ($F_{(1,47)}=0,49$; $p=0,48$). La interacción entre los factores tampoco fue significativa, ($F_{(3,47)}=1,26$; $p=0,39$). Ambos subsistemas actuaron como sumideros de $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$ durante las incubaciones realizadas previamente a la floración, mientras que después de la misma los flujos se revirtieron (figura 3.3.3). El rango del flujo de $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$ fue desde $-175,98$ a $59,29 \mu\text{mol m}^{-2} \text{h}^{-1}$ en el cangrejal, y de $-212,90$ a $79,84 \mu\text{mol m}^{-2} \text{h}^{-1}$ en el poliquetal.

Los flujos de NH_4^+ , no presentaron diferencias significativas ni entre ambientes ($F_{(1,48)}=0,05$; $p=0,81$), ni entre fechas de incubación ($F_{(3,47)}=2,69$; $p=0,056$); tampoco hubo interacción entre los factores ($F_{(3,47)}=0,28$; $p=0,83$). Aunque no hubo diferencias estadísticas, los datos mostraron las siguientes tendencias: el flujo de NH_4^+ no fue importante en el momento previo a la floración en ninguno de los subsistemas. Sin

embargo, luego de la misma el NH_4^+ fue liberado desde el sedimento en el poliquetal a una tasa elevada ($2865,04 \pm 7408,27 \mu\text{mol m}^{-2} \text{h}^{-1}$); en octubre el cangrejal se comportó como un sumidero ($-2761,12 \pm 3483,3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{h}^{-1}$). En diciembre, ambos subsistemas liberaron NH_4^+ hacia la columna de agua, pero en el cangrejal ocurrió a una tasa más elevada ($3605,98 \mu\text{mol m}^{-2} \text{h}^{-1}$ en el cangrejal vs. $741,82 \mu\text{mol m}^{-2} \text{h}^{-1}$ para el poliquetal). Los rangos de flujo para el NH_4^+ fueron de $-5,5$ a $2865 \mu\text{mol m}^{-2} \text{h}^{-1}$ en el poliquetal y de -2761 a $3605 \mu\text{mol m}^{-2} \text{h}^{-1}$ en el cangrejal (figura 3.3.4).

En el caso de los flujos de PO_4^{3-} , tampoco se encontraron diferencias estadísticas entre los ambientes ($F_{(1,48)}=0,94$; $p=0,33$) ni entre las fechas de incubación ($F_{(3,48)}=1,76$; $p=0,16$). Tampoco hubo interacciones entre los factores ($F_{(3,48)}=0,97$; $p=0,41$). Nuevamente, si bien no hubo diferencias estadísticas, los datos mostraron algunas tendencias. Los sedimentos actuaron como sumidero la mayor parte del tiempo, excepto para el poliquetal en el mes de diciembre, momento en el cual los flujos se revirtieron y el sistema fue una fuente de PO_4^{3-} ($16,41 \pm 11,37 \mu\text{mol m}^{-2} \text{h}^{-1}$) (figura 3.3.5). Los flujos presentaron un rango de $-17,34$ a $16,41 \mu\text{mol m}^{-2} \text{h}^{-1}$ en el poliquetal y de $-49,92$ a $1,49 \mu\text{mol m}^{-2} \text{h}^{-1}$ en el cangrejal.

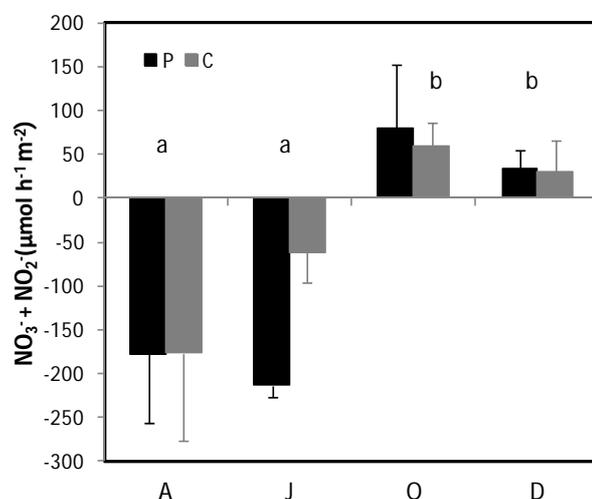


Figura 3.3.3. Flujos bentónicos de $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$. P= poliquetal, C= cangrejal. La flecha indica el pico de Cl-a registrado en julio en la columna de agua. Media \pm EE. Letras distintas indican diferencias significativas entre meses. $F_{(3,47)}=9,35$; $p<0,0001$.

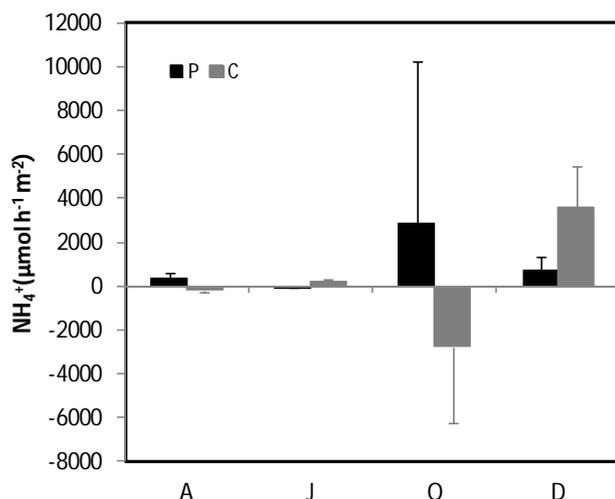


Figura 3.3.4. Flujos bentónicos de NH_4^+ . P= poliquetal, C= cangrejal. La flecha indica el pico de Cl-a registrado en julio en la columna de agua. Media \pm EE.

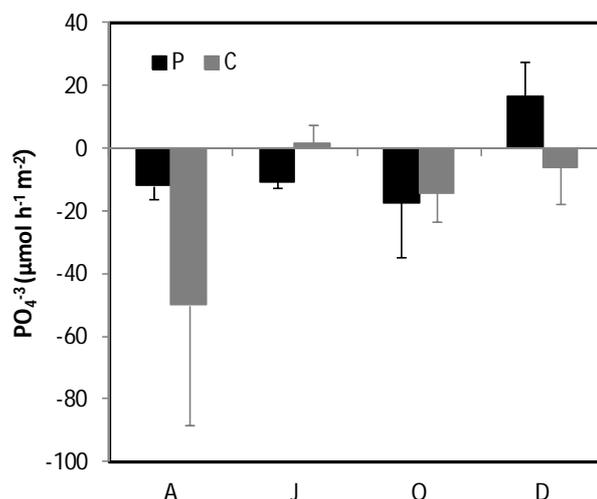


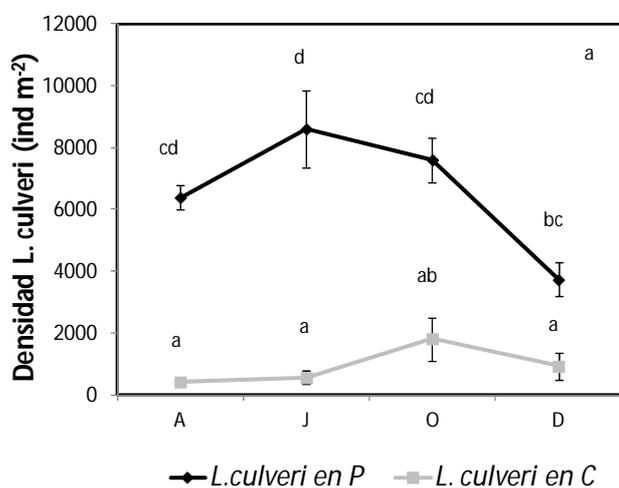
Figura 3.3.5. Flujos bentónicos de PO_4^{3-} . P= poliquetal, C= cangrejal. La flecha indica el pico de Cl-a registrado en julio en la columna de agua. Media \pm EE.

3.3.3. Comunidad bentónica

Neohelice granulata y *L. culveri* fueron las especies macrobentónicas más conspicuas en ambos subsistemas durante el periodo previo a la floración. También fueron abundantes otras 2 especies de poliquetos (*Eteone* sp., *Polydora* sp.) La densidad de *L. culveri* presentó diferencias altamente significativas entre los ambientes ($F_{(1,48)}=169,72$; $p<0,0001$). La diferencia entre los meses fue significativa ($F_{(3,48)}=3,78$; $p=0,01$) y hubo interacción entre los factores ($F_{(3,48)}=3,36$; $p=0,02$). Al analizar las comparaciones de a pares, *L. culveri* fue más abundante en el poliquetal en todas las fechas de muestreo (figura 3.3.6.a). En este ambiente, *L. culveri* alcanzó su máxima

densidad en junio ($8605 \pm 1263 \text{ ind m}^{-2}$), en coincidencia con la menor turbidez registrada justo antes de la floración de fitoplancton. La densidad de individuos fue significativamente menor en diciembre, cuando se registró el valor mínimo de $3729 \pm 544 \text{ ind m}^{-2}$. Con respecto al cangrejal, *L. culveri* no presentó diferencias significativas entre fechas, pero la máxima densidad se registró en octubre ($1819 \pm 698 \text{ ind m}^{-2}$), es decir que su pico de mayor abundancia estaría desfazado del pico en el poliquetal.

En el cangrejal las densidades más bajas de *N. granulata* se hallaron en octubre, momento en el que no se recolectaron ejemplares de la especie. La mayor densidad fue registrada en diciembre ($127 \pm 62 \text{ ind m}^{-2}$), pero las diferencias entre fechas no fueron estadísticamente significativas (figura 3.3.6.b). Aunque fue posible observar cangrejos en la zona del poliquetal, ninguno fue capturado en los testigos de sedimento, debido a su menor abundancia en este sector de la planicie. Los poliquetos del género *Eteone* presentaron su mayor densidad en octubre ($327 \pm 26 \text{ ind m}^{-2}$). Los ostrácodos fueron el grupo más abundante a lo largo del año, pero especialmente en octubre estuvieron muy representados, con densidades de $13462 \pm 2995 \text{ ind m}^{-2}$. *Polydora* sp. presentó una densidad máxima en junio ($350 \pm 191 \text{ ind m}^{-2}$) y fue otro de los grupos que estuvieron bien representados en el cangrejal, pero no así en el poliquetal.



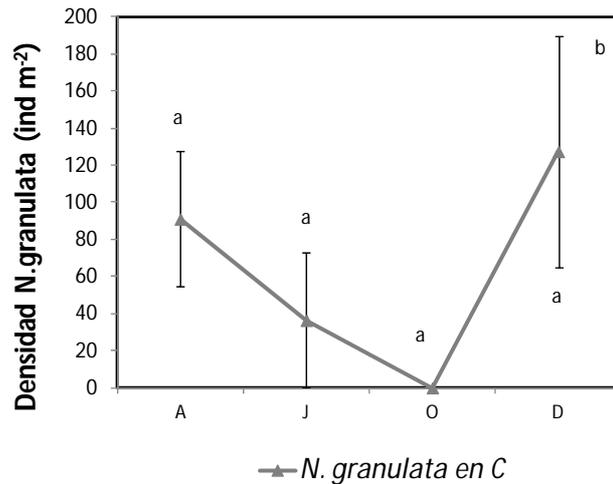


Figura 3.3.6. Distribución de la densidad durante los meses muestreados (a) *Laeonereis culveri* en el cangrejal (C) y en el poliquetal (P) y (b) *Neohelice granulata* en el cangrejal (C). Letras iguales indican diferencias NS. Media \pm EE.

El ANOVA de dos vías para la variable concentración de Cl-a en el sedimento, mostró que hubo diferencias altamente significativas entre los ambientes ($F(1,48)=11,8$; $p=0,001$), y también entre los meses en los que se llevaron a cabo las incubaciones ($F(3,48)=6,26$; $p<0,001$). No hubo interacción entre los factores principales ($F(3,48)=1,02$; $p=0,38$). La concentración de Cl-a fue significativamente mayor en el poliquetal que en el cangrejal y se observaron valores significativamente más altos en junio ($6,29 \pm 0,79$ y $8,94 \pm 0,34 \mu\text{g cm}^{-2}$ en el cangrejal y en el poliquetal respectivamente), en coincidencia con el valor mínimo de turbidez registrado en la columna de agua, justo antes de la floración (Figura 3.3.7).

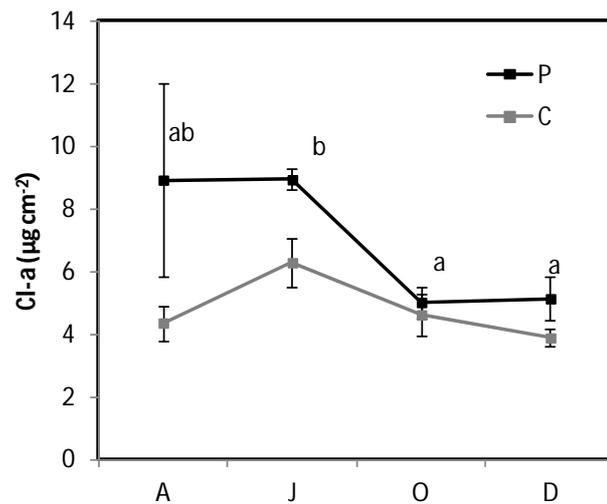


Figura 3.3.7. Dinámica mensual de la clorofila *a* en los sedimentos del poliquetal y el cangrejal. Media \pm EE. Las letras iguales indican diferencias NS entre las fechas (Comparaciones múltiples de Tukey, $p < 0,05$).

3.4. DISCUSIÓN

La floración de diatomeas planctónicas que ocurre en invierno-principios de primavera fue descrita como uno de los elementos más importantes de la dinámica de la zona interna del estuario de Bahía Blanca (Gayoso 1989; 1998; 1999; Popovich et al. 2008; Guinder 2011). De acuerdo a Popovich et al. (2008), es posible identificar cuatro etapas con respecto a la dinámica de nutrientes disueltos en la columna de agua y el desarrollo de la floración. En primer lugar, se describe un periodo pre-floración, caracterizado por un aumento en la concentración de *Chl-a* que se corresponde con un incremento en el número de células y está acompañado de una fuerte reducción de la concentración de NO_3^- . En una segunda etapa, el comienzo de la etapa de floración, la concentración de *Chl-a* aumenta y la concentración de NH_4^+ desciende abruptamente. En la tercera fase, el pico de la floración, se encuentran las mayores abundancias de las *blooming species* (especies causantes de la floración) y este pico es seguido por una marcada disminución en la concentración de PO_4^{3-} . En la cuarta fase, luego de la floración, la concentración de *Chl-a* disminuye y los nutrientes comienzan a recuperarse.

Se han reportado variaciones interanuales en la secuencia de consumo de nutrientes para la misma zona (Spetter y Popovich 2013). Nuestros resultados reflejan claramente estas fases previas y posteriores a la floración, pero la fuerte reducción NH_4^+ ocurrió antes, entre mayo y junio, asociada al primer incremento de la concentración de *Chl-a*. Entre junio y julio, a medida que la *Chl-a* aumentaba hasta su máxima concentración, el NH_4^+ continuaba decreciendo, pero a una tasa mucho menor, mientras que en esta etapa fue el NO_3^- el que sufrió una fuerte disminución. Esta secuencia podría estar sugiriendo un efecto inhibitorio del NH_4^+ sobre la captación de NO_3^- , o podría indicar cierta preferencia por el NH_4^+ por parte de fitoplancton. Generalmente, se asume que existe un efecto negativo del NH_4^+ sobre el consumo de NO_3^- (Kudela y Dugdale 2000) y se estimó que concentraciones de NH_4^+ mayores a $1 \mu\text{mol L}^{-1}$ comúnmente resultan en reducciones pronunciadas de las tasas de consumo del NO_3^- (Dortch 1990). En nuestro estudio, las concentraciones de NH_4^+ fueron en todos los casos mayores que el límite de $1 \mu\text{mol L}^{-1}$ reportado, pero los valores menores observados en junio parecerían estimular el consumo de NO_3^- .

La comparación con estudios previos llevados a cabo en la zona muestra la existencia de marcadas diferencias interanuales en la secuencia de consumo de los nutrientes durante la floración. Esta variabilidad sugiere que habría una interacción

compleja entre la captación de nitrato y amonio y que la ocurrencia de una preferencia o inhibición podría depender de las condiciones de luz, la disponibilidad de nutrientes y el tipo de especies causantes de la floración (Spetter et al. 2013).

La luz ha sido propuesta como una de las limitantes que más control ejerce sobre el desarrollo de la floración invernal en el estuario de Bahía Blanca (Guinder et al. 2009b). El estuario ha sido caracterizado como un ambiente turbio y eutrófico de clima templado (Freije y Marcovecchio 2004, Popovich y Marcovecchio 2008). Dadas estas características, puede esperarse que un incremento en la cantidad de luz que penetra la columna de agua sea un potencial disparador de la proliferación de células fitoplanctónicas (Cloern 1987, Irigoien y Castel 1997, May et al. 2003).

Los ríos representan una fuente importante de sedimentos en suspensión para los sistemas estuariales y los patrones de descarga controlan, en muchos casos, la turbidez asociada (Syvitski et al. 2000). En el estuario de Bahía Blanca, sin embargo, el aporte de agua dulce se encuentra restringido a la descarga de dos pequeños ríos, que realizan un aporte de agua dulce de menos de $3 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ (Melo y Limbozzi 2008). Por lo tanto, el aporte fluvial no es una fuente significativa de sólidos en suspensión para la columna de agua. Un estudio reciente reveló que la erosión generalizada de las marismas de *S. perennis* es un proceso dominante de la dinámica del paisaje en la zona interna del estuario (Pratolongo et al. 2013). Se estimó que la pérdida de estas marismas por erosión sería de 267 ha año^{-1} y que podrían proveer, en promedio, más de 2360 toneladas diarias de material particulado a la columna de agua.

Las altas tasas de erosión en el área de estudio han sido relacionadas con la actividad de bioturbación producida por el cangrejo cavador *N. granulata* (Escapa et al. 2007). Estos cangrejos excavan grandes cuevas y diariamente remueven más de 5 kg m^{-2} de sedimento (Iribarne et al. 1997, Botto y Iribarne 2000). Por el contrario, las microalgas bentónicas reducen la erosión del sedimento, mediante la excreción de sustancias poliméricas extracelulares (Stal 2010). Los sedimentos de la planicie de marea estudiada, mostraron patrones de concentración de *Cl-a* similares a los observados en la columna de agua, con valores crecientes en junio y un pico de concentración en julio. Esta tendencia, similar en ambos ecosistemas, podría reflejar parcialmente la depositación de material de origen pelágico sobre el fondo (Guinder et al. 2009a). Sin embargo, un estudio previo en el área describió que el desarrollo del biofilm era máximo a fines del otoño y principios del invierno, y estaba compuesto principalmente por especies de diatomeas bentónicas (Pan et al. 2013), que estarían

contribuyendo a la estabilidad del sedimento. Nuestras observaciones sobre la abundancia de la macrofauna bentónica a lo largo del año mostraron una actividad decreciente de *N. granulata* en junio, momento en el cual aumenta la concentración de Cl-*a* en los sedimentos. Aunque nuestros resultados no demuestran una relación causa-efecto, ambas tendencias estacionales ocurren en sincronía con la menor turbidez registrada en la columna de agua y podrían estar relacionadas con el inicio de la floración en la columna de agua.

Se espera que la actividad biológica de la fauna bentónica tenga grandes impactos sobre los flujos bentónicos (Hughes et al. 2000, Nielsen et al. 2004, Webb y Eyre 2004, Michaud et al. 2006), y se sabe que la bioturbación podría aumentar los flujos hasta en un orden de magnitud (Burdige 2006). Las comunidades macrobentónicas en el cangrejal y en el poliquetal presentaron diferencias en términos de la composición de especies, así como también de los patrones de actividad durante el año. Algunas especies frecuentes en el cangrejal fueron virtualmente ausentes en el poliquetal, como *N. granulata* y *Polydora* sp., mientras que especies comunes en el poliquetal como *L. culveri* y *Eteone* sp. se encontraron en el cangrejal pero con abundancias notablemente menores. Respecto de la actividad, el poliquetal presentó las densidades máximas de fauna durante el pico de Cl-*a* y el periodo inmediato luego de la floración, mientras que en el cangrejal una mayor actividad macrobentónica se observó nuevamente en diciembre, varios meses después de la floración de fitoplancton.

A pesar de las grandes diferencias encontradas en las comunidades bentónicas, en la mayoría de los casos los dos ambientes presentaron patrones similares en términos de flujos de nutrientes disueltos. Las principales variaciones en la magnitud y dirección de los flujos estuvieron relacionadas con la dinámica de la columna de agua que, a su vez, controla la concentración inicial de los nutrientes en el agua para los experimentos de incubación (Asmus et al. 2000). En la incubación de octubre, que representa la etapa posterior a la floración, se observó en ambos ambientes una liberación moderada de $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$, luego de que las formas de N fueran agotadas en la columna de agua. Se observó un comportamiento similar para el PO_4^{3-} , cuyo consumo ocurrió más tarde, hacia el final de la floración y comenzó a ser liberado hacia la columna en diciembre.

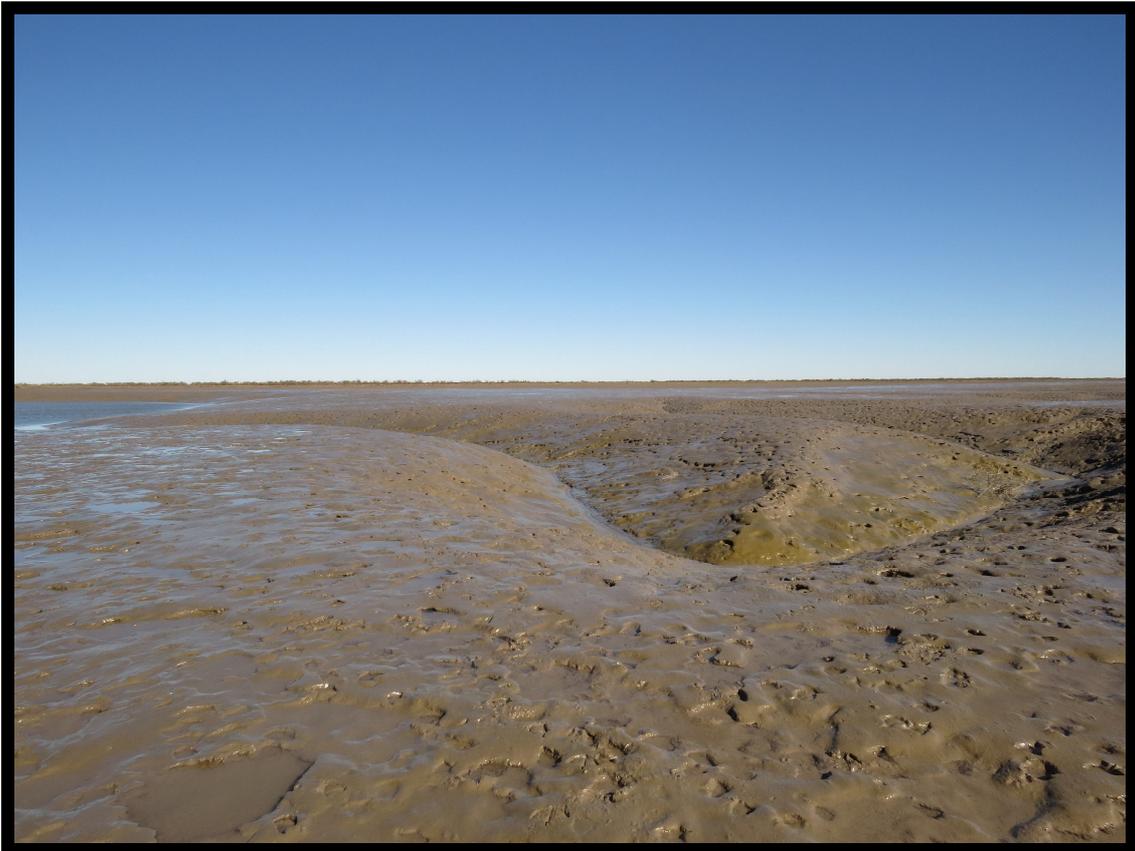
Aunque las diferencias no fueron estadísticamente significativas, los ambientes mostraron tendencias diferentes en la recuperación del NH_4^+ . En octubre, luego de la floración fitoplanctónica, el poliquetal presentó tasas de regeneración de NH_4^+ extremadamente altas, mientras que en el cangrejal, se mantuvo la tendencia observada

en el periodo previo y siguió funcionando como sumidero de NH_4^+ . En este momento, la actividad de la macrofauna fue mínima en el cangrejal, mientras que en el poliquetal se registraron valores de densidad de poliquetos muy elevadas. En diciembre, cuando la densidad de cangrejos aumentó, la liberación de NH_4^+ hacia la columna de agua se observó en ambos ambientes. La descomposición de la materia orgánica para producir NH_4^+ es uno de los principales mecanismos de remineralización de N (Sommer et al. 1986, McGlathery et al. 2004). Sería interesante profundizar el estudio del papel específico la fauna bentónica en la rápida regeneración de los niveles de NH_4^+ en la columna de agua. En este trabajo, la gran variabilidad observada en las mediciones dificultó la diferenciación de patrones claros y estadísticamente significativos. En trabajos futuros, se debería ejercer un mayor control sobre las condiciones experimentales, a fin de reducir las fuentes de variación.

Se ha descrito que el acople bentónico-pelágico juega un papel clave en la determinación de la producción y la estructura biológica de los ecosistemas acuáticos someros (e.g. Sommer 1989; Valiela 1995). En el caso específico del estuario de Bahía Blanca, la baja turbidez observada hacia fines del otoño y principios del invierno es un patrón representativo de la zona interna y ha sido asociada al inicio de la floración del fitoplancton con anterioridad (Guinder et al. 2009b, Guinder 2011). Cambios en la turbidez a lo largo del año pueden estar relacionados con la erosión producida por las mareas, el viento, la precipitación y la descarga de los ríos (Briceño y Boyer 2010), pero ninguno de estos factores presenta una tendencia estacional clara (Guinder 2011). Sin embargo, el acople bentónico-pelágico mediado por la actividad biológica, podría tener un rol muy significativo en la creación de una ventana de menor turbidez que permita el comienzo de la floración de fitoplancton. Mientras la floración se desarrolla, los nutrientes disueltos en la columna de agua son consumidos y se produce materia orgánica. Como contrapartida, el acoplamiento local entre la remineralización en la superficie de los sedimentos y el flujo bentónico hacia la columna de agua de nutrientes disueltos permite la recuperación de los niveles de nutrientes y soporta la productividad primaria en el próximo ciclo.

CAPÍTULO 4

INFLUENCIA DE APORTES EXTERNOS DE NUTRIENTES: RESPUESTA DE LA COMUNIDAD BENTÓNICA A LA FERTILIZACIÓN



4.1. INTRODUCCIÓN

Las actividades humanas en el último siglo han provocado alteraciones importantes en la estructura y funcionamiento de los ambientes naturales (Nowicki y Oviatt 1990, Vitousek et al. 1997, Smith et al. 1999). La agricultura, la deforestación, la extensión de la frontera urbana y la utilización desmedida de los recursos naturales son algunas de las actividades que más impacto generan sobre el ambiente. Con respecto al ciclo global del N, en particular, resulta significativo el impacto que el ser humano ha generado a partir del uso de combustibles fósiles, la producción de fertilizantes nitrogenados y el cultivo a gran escala de leguminosas, entre las actividades más relevantes (Galloway et al. 1995, Howarth et al. 2002).

Nixon (1995a) define a la eutroficación como un aumento en la tasa de aporte de materia orgánica, definición que resulta práctica porque relaciona el término con la cantidad de materia disponible para sostener las demandas metabólicas del sistema. En ambientes marinos, en particular, la eutroficación involucra un complejo conjunto de fenómenos que están disparados por el aumento de los nutrientes limitantes, especialmente nitrógeno y fósforo, desde fuentes terrestres (Heip 1995).

En los sistemas costeros el conjunto complejo de las respuestas directas e indirectas al enriquecimiento con exceso de nutrientes incluye cambios en la distribución y biomasa de las especies vegetales, la biogeoquímica de los sedimentos, la dinámica de nutrientes y la calidad del ambiente (McKee et al. 2002, Pennings et al. 2005). Los excesos de nutrientes, además de aumentar en forma directa la productividad primaria del sistema, pueden alterar también a las comunidades bentónicas, las relaciones tróficas y otros tipos de interacciones de manera indirecta (Robertson et al. 1992).

La respuesta al estrés de un estuario puede estar influenciada por la composición de especies presente en el sistema (Silliman et al. 2005). Las especies bentónicas juegan un rol preponderante en la regeneración de los nutrientes en el bentos y tienen un importante impacto en el acople bentónico pelágico (Chauvaud et al. 2000). Cuando consideramos al bentos, una vez que la eutroficación es un proceso en desarrollo pueden generarse condiciones desfavorables para la biota. Las distintas consecuencias que puede tener un aumento en la disponibilidad de nutrientes, no están siempre directamente relacionadas con los aumentos de la producción primaria (Heip 1995). Algunos de los efectos indirectos del aumento en la producción de materia orgánica son

el agotamiento del oxígeno (que generan condiciones de hipoxia o anoxia), cambios en la composición e interacciones de las especies, cambios en las características del sedimento, incrementos en la turbidez de la columna de agua, menor cantidad de especies vegetales sumergidas y, muchas veces, alteraciones en las cadenas tróficas.

Se conoce la importancia de la eutroficación en un ambiente y muchas de sus consecuencias, pero poco se sabe sobre la posible respuesta de las comunidades bentónicas a este nuevo estado del sistema y sobre las consecuencias para la dinámica de los flujos de nutrientes. Pearson y Rosenberg (1978) elaboraron un modelo cualitativo, que se encuentra basado en los cambios que se producen en la abundancia, la biomasa y el número de especies en un ambiente dado, a medida que aumenta el enriquecimiento con materia orgánica (figura 4.1.1). Por tratarse de un modelo cualitativo puede ser utilizado como un marco conceptual para el análisis de los cambios en las comunidades bentónicas.

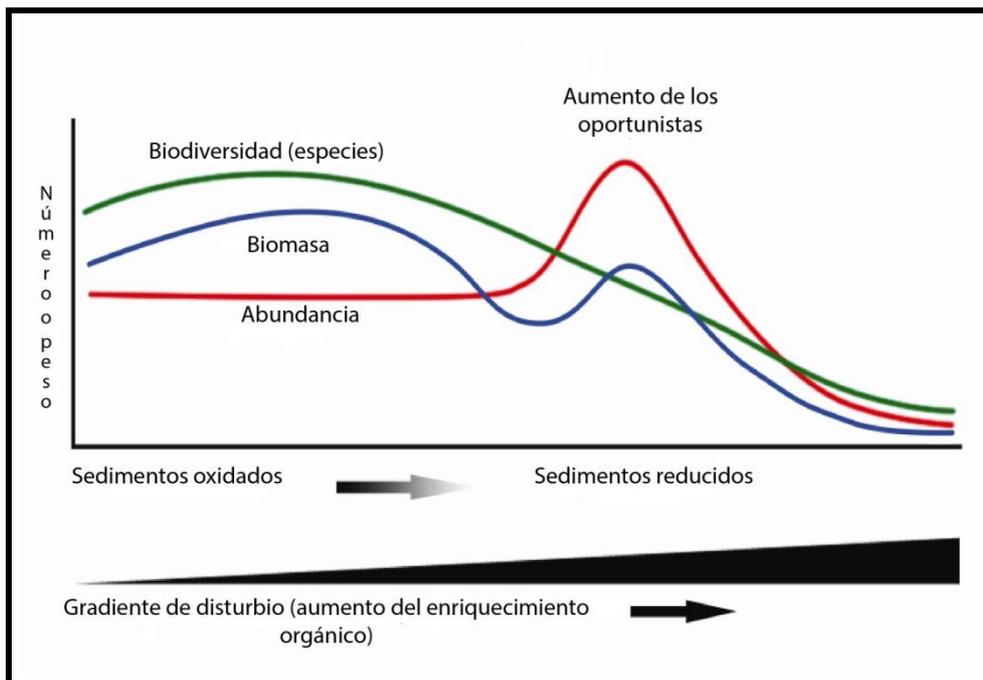


Figura 4.1.1. Modelo de SAB (especies, abundancia y biomasa) de Pearson y Rosenberg (1978).

Según este modelo, los cambios en las variables mencionadas siguen un patrón típico que puede describirse de la siguiente manera: en las primeras etapas de la eutroficación, a medida que el aporte orgánico aumenta, la cantidad de especies y la biomasa total también aumentan. Esta tendencia continúa hasta alcanzar un máximo relativo a partir del cual, si se incrementa el enriquecimiento orgánico, tanto la biomasa

como la riqueza de especies disminuyen. Si el proceso de eutroficación avanza, se intensifican las condiciones reductoras en los sedimentos y se suele observar un pico secundario de biomasa y abundancia de individuos, asociado a especies pequeñas y oportunistas, en general poliquetos (Pearson y Rosenberg 1978). Si el enriquecimiento continua, en el extremo del gradiente toda la fauna desaparece, y el sedimento se vuelve azoico.

El sector interno del Canal Principal ha sido reconocido como un sistema naturalmente eutrófico, debido a los elevados niveles de nutrientes inorgánicos que se registran en la columna de agua, a lo largo de casi todo el año (Freije y Marcovecchio 2004). La cercanía de ciudades, una importante zona industrial y las actividades agrícolas de la zona aportan al estuario de Bahía Blanca una gran descarga de desechos orgánicos, que se ha incrementado notablemente en la última década (Marcovecchio et al. 2008). Algunos de los cambios ambientales y ecosistémicos documentados en la zona afectada por la descarga de las aguas residuales urbanas son el agotamiento del oxígeno, alto contenido de materia orgánica, nutrientes y bacterias, y efectos deletéreos en la comunidad fitoplanctónica (Lara et al. 1985, Cabezalí y Burgos 1988, Barría de Cao et al. 2003). Hasta el momento, se ha evaluado la influencia de la eutroficación sobre la dinámica de nutrientes (Marcovecchio et al. 2008, Spetter y Popovich 2013), las comunidades fito y zooplanctónicas (Barría de Cao et al. 2003, Dutto et al. 2012, Guinder et al. 2012), y la cadena trófica en la columna de agua (López-Abbate 2014). Sin embargo, no se ha examinado cómo este fenómeno puede influenciar al flujo de los nutrientes en la interfaz agua-sedimento, y a las comunidades en el bentos, que juegan un papel activo en los procesos de intercambio.

4.1.1. Objetivos

En este capítulo se abordó el siguiente objetivo:

Determinar si el exceso de nutrientes en los sedimentos de la planicie de marea genera cambios en la comunidad bentónica y/o en los flujos de nutrientes entre el sedimento y la columna de agua. Se evaluó si existían diferencias en estas respuestas entre los dos ambientes descriptos en la planicie, cangrejal y poliquetal.

A continuación se presentan algunas de las preguntas propuestas:

¿Qué cambios produce la adición de nutrientes externos en la composición cualitativa y cuantitativa de las distintas comunidades macrobentónicas?

¿Qué cambios produce la adición de nutrientes externos en la concentración de clorofila *a* (Cl-*a*) de los sedimentos? (la concentración de Cl- *a* será tomada como proxy a la biomasa de productores primarios).

¿Cómo varían los flujos de nutrientes inorgánicos disueltos entre zonas de la planicie fertilizadas y zonas no fertilizadas, en el cangrejal y en el poliquetal?

4.2. MATERIALES Y MÉTODOS

4.2.1. Actividades de campo y laboratorio

En la primavera de 2010 se instalaron parcelas de fertilización de 2m x 2m, 7 réplicas para cada uno de los ambientes. Cualquier sector por fuera de la parcela de fertilización y alejado unos 10 m de la misma fue considerado como ambiente de referencia o control. El agregado de nutrientes externos se llevó a cabo de manera estacional, durante dos años, desde esa primavera hasta la fecha del muestreo en diciembre de 2012. En cada ocasión se agregó un fertilizante granulado sólido NPK 15:15:15, a razón de 250 g N m⁻². La concentración de N elegida corresponde al valor máximo dentro del rango de concentraciones comúnmente utilizadas en experimentos de este tipo (20-1000 g N m⁻² año⁻¹) y asegura un aporte superior al que se esperaría en casos de eutrofización severa en ambientes costeros (Bowen et al. 2009), (figura 4.2.1).



Figura 4.2.1. Parcelas fertilizadas en el (a) cangrejal y en el (b) poliquetal, y zonas de referencia en el (c) cangrejal y (d) en el poliquetal.

En la fecha de muestreo se colectaron testigos de sedimento, utilizando tubos de PVC de 10 cm de diámetro y 15 cm de profundidad. Los testigos se extrajeron de

acuerdo a un diseño factorial cruzado, de dos factores principales: ambiente (poliquetal y cangrejal) y condición de nutrientes (fertilizado y referencia). Se extrajeron 4 réplicas para cada combinación de niveles, 16 testigos en total. En paralelo, se extrajeron muestras de sedimento para estimación de contenido de humedad, densidad aparente, materia orgánica y *Cl-a*. En simultáneo con la extracción de testigos, se recolectó agua para las incubaciones desde el muelle de Puerto Cuatrerros.

Los testigos fueron trasladados hacia el laboratorio, donde se llevaría a cabo la incubación. Previamente a introducir los testigos en el microcosmos para la incubación se realizó un perfil de potencial redox en cada uno de ellos, con un microsensor de vidrio UNISENSE instalado en un micromanipulador manual, en el que pueden tomarse medidas micrométricas hasta los 3 cm de profundidad.

Las incubaciones se llevaron a cabo en el laboratorio en testigos cerrados (Asmus et al. 1998), bajo condiciones de temperatura constante (25°C) y en oscuridad. Durante las incubaciones, el agua dentro de los microcosmos no fue agitada para evitar la advección del agua intersticial (York et al. 2010), y la resuspensión, que si bien ocurre en condiciones naturales, sus efectos no estaban siendo estudiados en esta ocasión. Al inicio de la experiencia y luego de 4 horas de incubación, se extrajeron muestras de agua para la determinación de los nutrientes inorgánicos disueltos. El agua removida de los microcosmos fue reemplazada con agua almacenada para tal fin en bidones acondicionados, que se encontraban conectados a los microcosmos. De esta manera fue posible mantener constante el volumen dentro de los testigos, con una dilución mínima (Grenz et al. 2000, Lenaker et al. 2007). Los flujos se calcularon como la diferencia de la concentración de los solutos al inicio y al final de las incubaciones, y referidos al volumen de agua contenida en el microcosmo, el área de sedimento a través de la cual se producía el intercambio y el tiempo total de incubación (Fanjul et al. 2011). Las concentraciones de nitrato (NO_3^-), amonio (NH_4^+), nitrito (NO_2^-), y fosfato (PO_4^{3-}) disueltos fueron determinadas usando protocolos estandarizados (Tréguer y Le Corre 1975, Grasshoff et al. 1983, Eberlein y Kattner 1987) con un Autoanalizador Technicon AA-II expandido a 5 canales.

La densidad aparente y contenido de agua se estimaron en testigos de sedimento de 2,8 cm de diámetro por 1,5 de profundidad (4 réplicas por ambiente por tratamiento). Las muestras se transportaron en recipientes sellados hasta el laboratorio y se pesaron en forma inmediata. Luego se secaron en estufa a 60°C hasta obtener un peso constante y se pesaron nuevamente en una balanza con precisión miligramétrica. El contenido de

humedad (%) se determinó por diferencia entre el peso húmedo y seco. La densidad aparente (g cm^{-3}) se estimó a partir del peso seco y el volumen de suelo muestreado.

Se determinó el contenido de materia orgánica (MO) en muestras de sedimento (4 réplicas por ambiente por tratamiento). Para estimar el porcentaje de MO se usó el método de pérdida por calcinación. El sedimento se colocó en sobres de aluminio, que se secaron en estufa a 60°C hasta alcanzar un peso estable. Luego se calcinaron en mufla a 450°C durante 5 horas, y por diferencia de pesos se obtuvo el porcentaje de MO en sedimento.

Para la estimación de la concentración de Cl-*a* se obtuvieron al azar muestras de sedimento en cada ambiente (4 réplicas por ambiente por tratamiento). Se extrajeron testigos de 1,8 cm de diámetro por 3 cm de profundidad, de los que se seccionaron los 3 mm superficiales. Estas muestras fueron almacenadas en un ultrafreezer a -80°C hasta ser procesadas. Previamente a la extracción con acetona al 90% (Lorenzen 1967), fueron liofilizadas. La extracción se realizó durante 24 hs a 4°C para asegurar un alto rendimiento en la extracción. Se trabajó con acetona 90% saturada con carbonato de magnesio, para evitar la acidificación del medio y la degradación de la Cl-*a*. Pasado ese tiempo, las muestras fueron centrifugadas durante 20 minutos a 2000 rpm, para separar el sedimento del sobrenadante. Las lecturas de absorbancia se realizaron utilizando un espectrofotómetro UV-visible, Beckman BU530, en celdas de 1 cm de camino óptico, a dos longitudes de onda: 665 y 750 nm, utilizando acetona 90% como blanco. Para el cálculo se utilizó la siguiente fórmula (Lorenzen 1967, Davis y McIntire 1983):

$$\mu\text{g Cl-}a / \text{cm}^2 = \frac{A \times K \times [(abs665 - abs750) - (abs665a - abs750a)] \times V}{As \times L}$$

A coeficiente de absorción de Cl-*a* $A=11,0$;

K factor para equiparar la reducción de la absorbancia a la concentración inicial de Cl-*a*, 2,43;

V volumen de acetona usada para la extracción (μl);

As superficie de sedimento utilizado para la extracción (cm^2);

L camino óptico de la cubeta (cm).

Luego de la incubación el sedimento de los testigos fue tamizado en húmedo con una malla de 0,5 mm. Los individuos de la macrofauna recolectados fueron fijados en

formol al 4%, y luego conservados en alcohol al 70%. Las muestras fueron analizadas en una lupa binocular Nikon SMZ1500. Las determinaciones se realizaron hasta el menor nivel taxonómico posible.

Se realizó un estudio complementario para estimar si el agregado de nutrientes podría tener algún efecto secundario en la actividad de los cangrejos, más allá de su abundancia. En una sola ocasión se estimó de manera indirecta la actividad de los cangrejos en zonas fertilizadas y no fertilizadas. En cada una de las parcelas de ambos tratamientos se midió el porcentaje de área cubierta por huellas sobre una subparcela de 0,5 x 0,5 m². El sedimento en cada subparcela fue previamente alisado, para detectar las huellas fácilmente. Después de 2 horas se registró el porcentaje de área cubierta por huellas de cangrejos.

4.2.2. Análisis estadístico

Con el fin de detectar diferencias entre tratamientos para las variables densidad total de individuos, contenido de MO, concentración de Cl-*a*, densidad aparente, contenido de humedad y flujos bentónicos se realizaron ANOVA de dos vías ($p < 0,05$), con un diseño factorial cruzado, de dos factores de diseño: ambiente (con dos niveles: poliuretano y cangrejal) y adición de nutrientes (también con dos niveles: fertilizado y de referencia). Los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza se pusieron a prueba con los tests de Shapiro Wilks ($p < 0,05$) y Bartlett ($p < 0,05$), respectivamente. En el caso de que alguno no se cumpliera, los datos de MO, Cl-*a* y densidad aparente se transformaron con $\log(x+1)$ y los flujos con la potencia cuadrada (x^2). Se utilizó el software estadístico INFOSTAT® (versión libre, <http://www.infostat.com.ar>) para realizar los análisis mencionados.

Para comparar la actividad de los cangrejos registrada en las parcelas fertilizadas y en las de referencia, se hizo un ANOVA de una vía ($p < 0,05$), luego de probar los supuestos de normalidad y homocedasticidad con los tests de Shapiro Wilks ($p < 0,05$) y Bartlett ($p < 0,05$), respectivamente.

Para explorar las diferencias en la composición de las comunidades bentónicas de los tratamientos se usó el análisis multivariado de escalamiento multidimensional no métrico basado en una matriz de similitud de Bray Curtis. Las comparaciones de la composición de la comunidad bentónica entre los tratamientos se realizaron en función de la densidad de cada grupo taxonómico encontrado en los testigos. Para encontrar diferencias entre las muestras se realizaron comparaciones de dos vías entre los dos

factores de diseño, tipo de ambiente (poliquetal/cangrejal) y condición de nutrientes (fertilizado/no fertilizado) usando un análisis de Similitud (ANOSIM) (Clarke 1993). También se realizaron análisis de porcentaje de similitud (SIMPER) para determinar el porcentaje de disimilitud (o similitud) de las muestras y los taxa responsables por las diferencias entre grupos (Clarke 1993). Previamente a la confección de la matriz de similitud los datos fueron transformados con la raíz cuadrada.

En forma adicional, las densidades de las especies más representativas se compararon entre tratamientos con ANOVA de dos vías ($p < 0,05$), con los ambientes (poliquetal y cangrejal) y la adición o no de fertilizante (fertilizado y de referencia) como los factores principales. Los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza se pusieron a prueba con los tests de Shapiro Wilks ($p < 0,05$) y Bartlett ($p < 0,05$), respectivamente.

4.3. RESULTADOS

4.3.1. Respuesta de la macrofauna bentónica a la fertilización

Los taxones que se identificaron en las comunidades de macroinvertebrados infaunales estudiadas se presentan en la tabla 4.3.1. En el poliquetal, casi todos los grupos taxonómicos aparecieron tanto en parcelas fertilizadas como en los controles, a excepción de los poliquetos *Eteone* sp. y *Capitella capitata* que sólo se registraron en el poliquetal sin fertilizar. Tanto en el poliquetal fertilizado como en el de referencia, los ostrácodos fueron los organismos más abundantes. Los poliquetos de la especie *Laeonereis culveri* se encontraron en altas densidades, tanto en el poliquetal fertilizado como en el poliquetal sin fertilizar. En el cangrejal sin fertilizar, *L. culveri* fue la especie más abundante, aunque con abundancias más bajas que en el poliquetal. En el cangrejal fertilizado, en cambio, la abundancia de *L. culveri* fue menor y la especie más abundante fue *Neohelice granulata*. En el cangrejal sin fertilizar también se encontraron individuos de *N. granulata* pero en una densidad menor. Los nematodos fueron registrados en todos los tratamientos a excepción del cangrejal fertilizado. *Polydora* sp. fue encontrado únicamente en el cangrejal sin fertilizar con densidades intermedias.

Los valores de densidades encontrados para cada uno de los grupos en todos los tratamientos están detallados en la tabla 4.3.1. Al comparar la densidad de los grupos taxonómicos entre los tratamientos mediante el ANOVA de dos vías, se obtuvieron los siguientes resultados: para *L. culveri* se encontraron diferencias altamente significativas entre los ambientes ($F_{(1,12)}=33,77$; $p<0,001$) pero no se registraron efectos de la adición de nutrientes ($F_{(1,12)}=0,05$; $p=0,82$). Tampoco hubo interacción entre los factores principales ($F_{(1,12)}=2,1$, $p=0,16$). Su densidad fue significativamente mayor en el poliquetal que en el cangrejal. Para los nematodos también se encontraron diferencias altamente significativas entre los ambientes ($F_{(1,12)}=24,94$; $p<0,01$), no se encontraron diferencias para el tratamiento de fertilización ($F_{(1,12)}=0,71$; $p=0,41$). Tampoco hubo interacción entre los factores ($F_{(1,12)}=0,09$; $p=0,75$). Los nematodos fueron más abundantes en el poliquetal que en el cangrejal. Para los ostrácodos se hallaron diferencias significativas entre los ambientes ($F_{(1,12)}=6,71$; $p=0,02$), mientras que no hubo diferencias para los tratamientos de fertilización frente a los de referencia ($F_{(1,12)}=0,001$; $p=0,97$). No hubo evidencias de interacción significativa entre los factores ($F_{(1,12)}=0,005$; $p=0,94$). Su densidad fue mayor en el poliquetal que en el

cangrejal. El ANOVA de una vía llevado a cabo para *N. granulata* demostró que no hubo diferencias entre el cangrejal fertilizado y de referencia ($F_{(1,14)}=2,1$; $p=0,16$).

Se encontraron diferencias altamente significativas entre los ambientes para la densidad total de organismos ($F_{(1,140)}=10,32$; $p=0,0016$), aunque no hubo diferencias entre las parcelas con adición de nutrientes y las de referencia ($F_{(1,140)}=0,22$; $p=0,63$). Tampoco se registró interacción entre los factores principales ($F_{(1,140)}=0,11$; $p=0,73$).

Tabla 4.3.1. Grupos taxonómicos hallados en el poliquetal fertilizado y de referencia, y en el cangrejal fertilizado y de referencia. Se presentan las densidades promedio de cada grupo \pm SD.

	POLIQUETAL		CANGREJAL	
	Especie/grupo	Abund. Prom. \pm SD	Especie/grupo	Abund. Prom. \pm SD
Con Fertilizantes	Ostrácodos	4265 \pm 5008	<i>N. granulata</i>	191 \pm 164
	<i>L. culveri</i>	1337 \pm 382	<i>L. culveri</i>	95 \pm 121
	Nematodos	636 \pm 207	Ostrácodos	63 \pm 127
	Foraminíferos	286 \pm 573		
	Priapulidos	63 \pm 127		
Sin Fertilizantes	Ostrácodos	4106 \pm 3843	<i>L. culveri</i>	254 \pm 232
	<i>L. culveri</i>	2228 \pm 1479	Ostrácodos	127 \pm 103
	Nematodos	1273 \pm 1620	<i>Polydora</i> sp.	63 \pm 127
	<i>Eteone</i> sp.	95 \pm 121	Nematodos	31 \pm 63
	Priapulidos	31 \pm 63	<i>N. granulata</i>	31 \pm 63
	Foraminíferos	31 \pm 63		
	<i>C. capitata</i>	31 \pm 63		

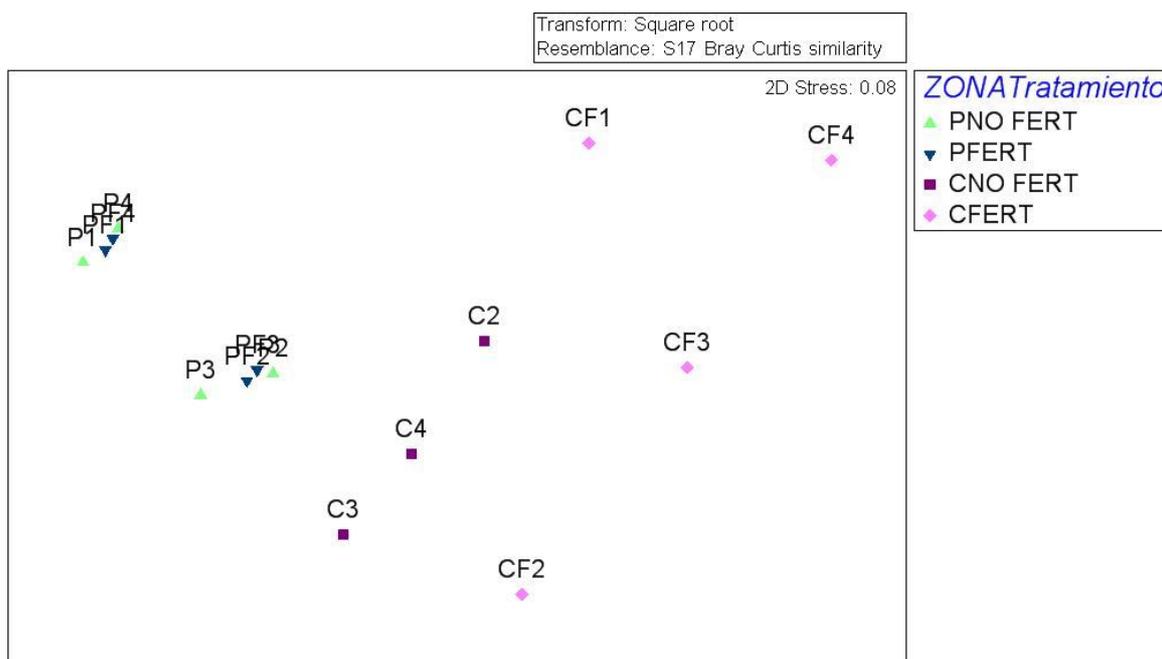


Figura 4.3.1. Análisis nm-MDS de la composición de las comunidades bentónicas de los cuatro tratamientos. El análisis está basado en una matriz de similitud mediante el índice de Bray Curtis. PNO FERT= poliquetal de referencia, PFERT=poliquetal fertilizado, CON FERT= cangrejal de referencia, CFERT=cangrejal fertilizado.

La composición de la macrofauna fue significativamente diferente entre ambientes (ANOSIM, $R_{\text{global}}=0,698$; $p=0,002$). Sin embargo, las diferencias entre los tratamientos de fertilización no fueron significativas (ANOSIM $R_{\text{global}}=0,017$; $p=0,38$). El porcentaje de disimilitud entre el cangrejal y el poliquetal fue de 73,35% y los grupos que más contribuyeron fueron los ostrácodos (33,06%), *L. culveri* (25,75%), los nematodos (22,71%), *N. granulata* (8,3%) y los foraminíferos (3,93%). Mientras que el de los tratamientos fertilizados y no fertilizados fue de 45,68%, siendo los ostrácodos (34,46%), *L. culveri* (22,84%), *N. granulata* (13,99%), los nematodos (11,89%), *Polydora* sp. (6,53%), y los foraminíferos (3,98%) los que más contribuyeron a la segregación de las muestras. Por otro lado, la variación dentro de los grupos fue mayor en el cangrejal, ya que el porcentaje de similitud intragrupo fue el menor, de 42,43%. Efectivamente fue el que presentó las muestras más dispersas. En el cangrejal los grupos dominantes fueron: *N. granulata*, *L. culveri*, y los ostrácodos. En el poliquetal, la similitud dentro del grupo estuvo dada por la dominancia de los siguientes grupos: *L. culveri*, ostrácodos y nematodos, con un porcentaje total de 62,65%. En las parcelas no fertilizadas el porcentaje de similitud fue de 60,35% y los grupos dominantes también fueron *L. culveri*, los ostrácodos y los nematodos. En tanto, en las

fertilizadas *L. culveri*, *N. granulata*, los nematodos y los ostrácodos fueron los grupos de mayor dominancia, con un porcentaje de 49,21%.

De acuerdo a la resolución final del nm-MDS (figura 4.3.1), las muestras del poliquetal forman dos grupos segregados en los que no se separan los fertilizados de los de referencia. En este caso pareciera que la presencia de foraminíferos (figura 4.3.2) y mayores densidades de nematodos (figura 4.3.3) y ostrácodos (figura 4.3.4) estuvieran influyendo la separación del grupo sobre la izquierda. La segregación de las muestras de cangrejal y poliquetal, pareciera estar influenciada principalmente por las densidades de *L. culveri* (figura 4.3.5), que fueron mayores en el poliquetal. Mientras que la presencia de *N. granulata* (figura 4.3.6) es típica de las muestras de cangrejal, principalmente en las que se encuentran en la parte superior derecha.

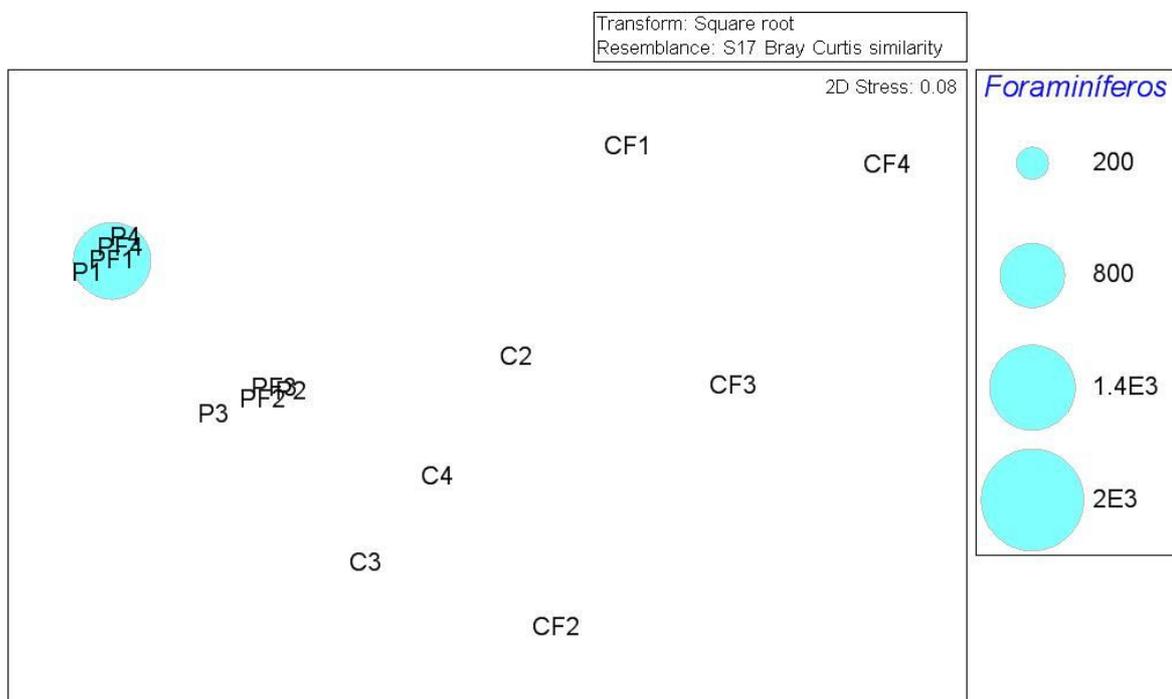


Figura 4.3.2. Gráfico nm-MDS para las muestras de macrofauna bentónica en los 4 tratamientos, indicando la importancia de los foraminíferos. P= poliquetal de referencia, PF= poliquetal fertilizado, C= cangrejal de referencia, CF= cangrejal fertilizado.

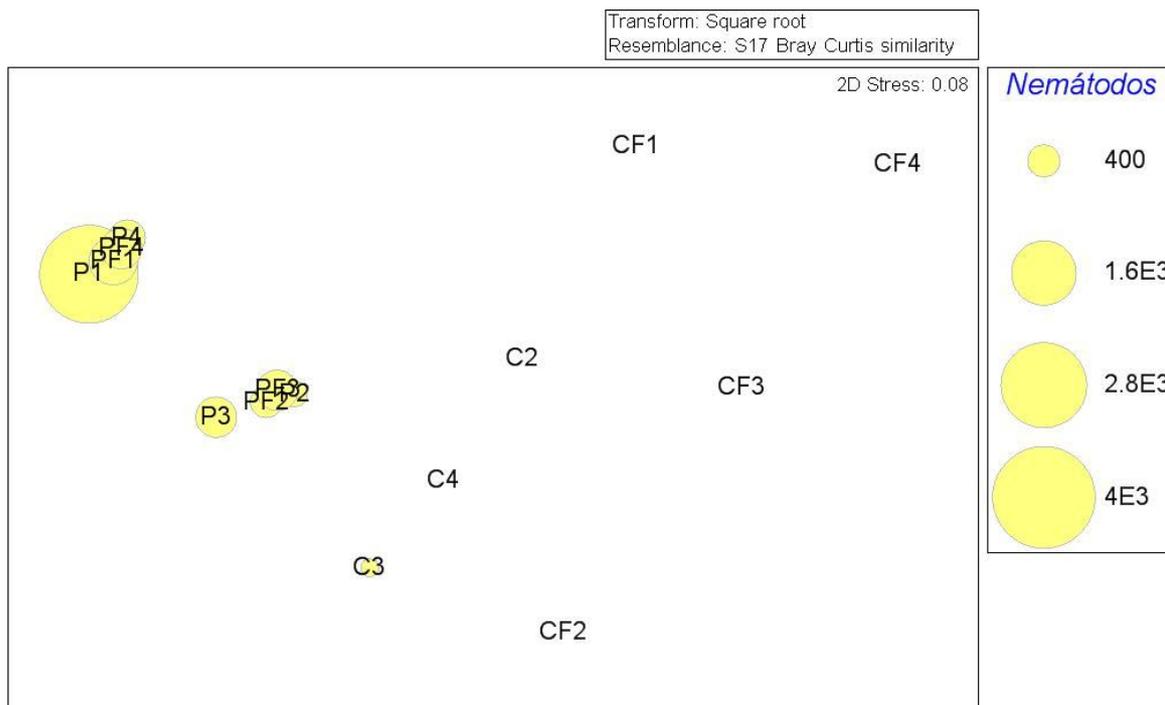


Figura 4.3.3. Gráfico nm-MDS para las muestras de macrofauna bentónica en los 4 tratamientos, indicando la importancia de los nematodos. P= poliquetal de referencia, PF= poliquetal fertilizado, C= cangrejal de referencia, CF= cangrejal fertilizado.

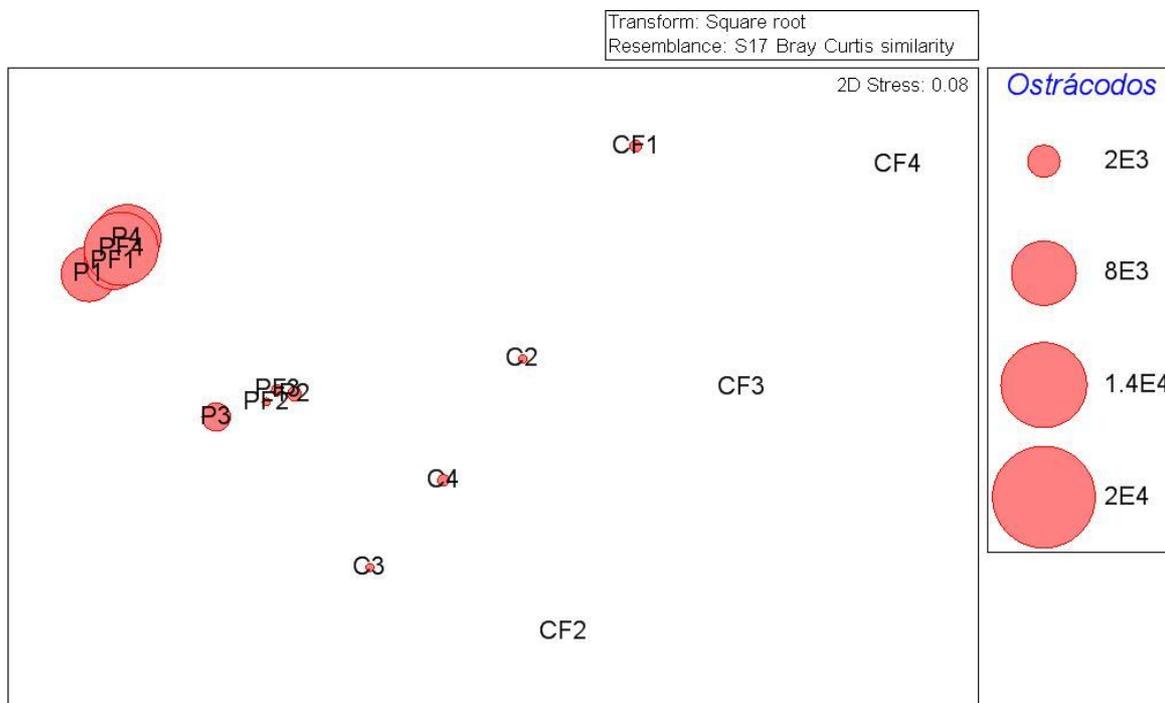


Figura 4.3.4. Gráfico nm-MDS para las muestras de macrofauna bentónica en los 4 tratamientos, indicando la importancia de los ostrácodos. P= poliquetal de referencia, PF= poliquetal fertilizado, C= cangrejal de referencia, CF= cangrejal fertilizado.

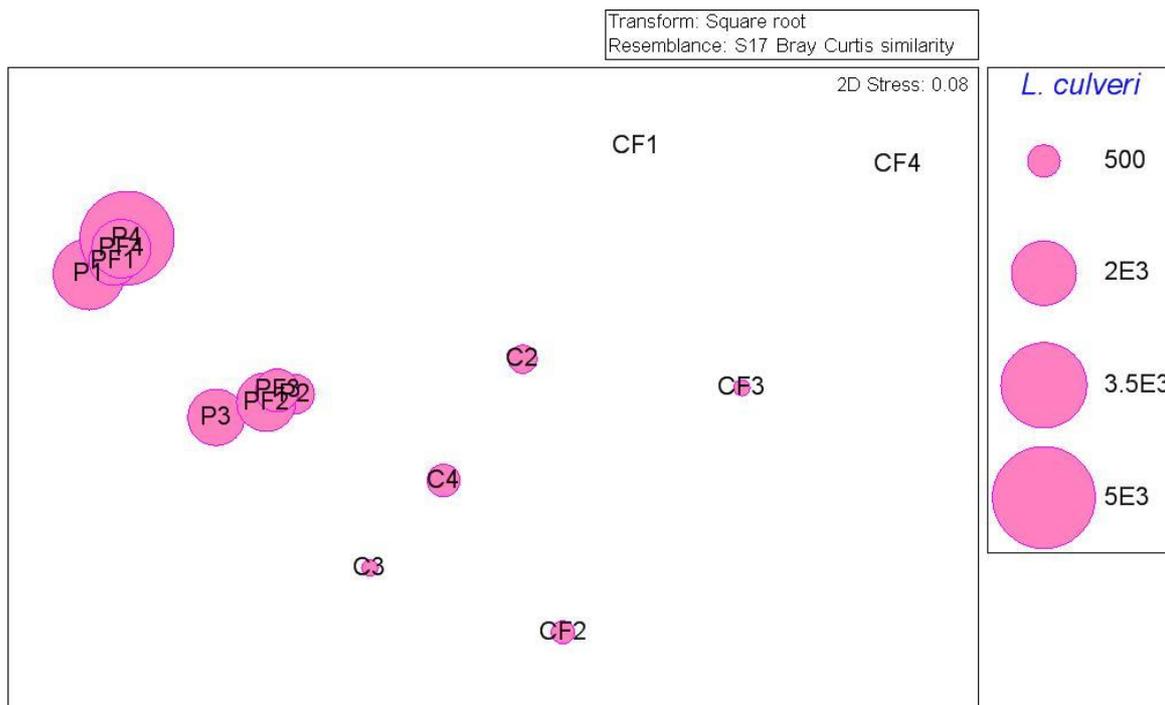


Figura 4.3.5. Gráfico nm-MDS para las muestras de macrofauna bentónica en los 4 tratamientos, indicando la importancia de *L. culveri*. P= poliquetal de referencia, PF= poliquetal fertilizado, C= cangrejal de referencia, CF= cangrejal fertilizado.

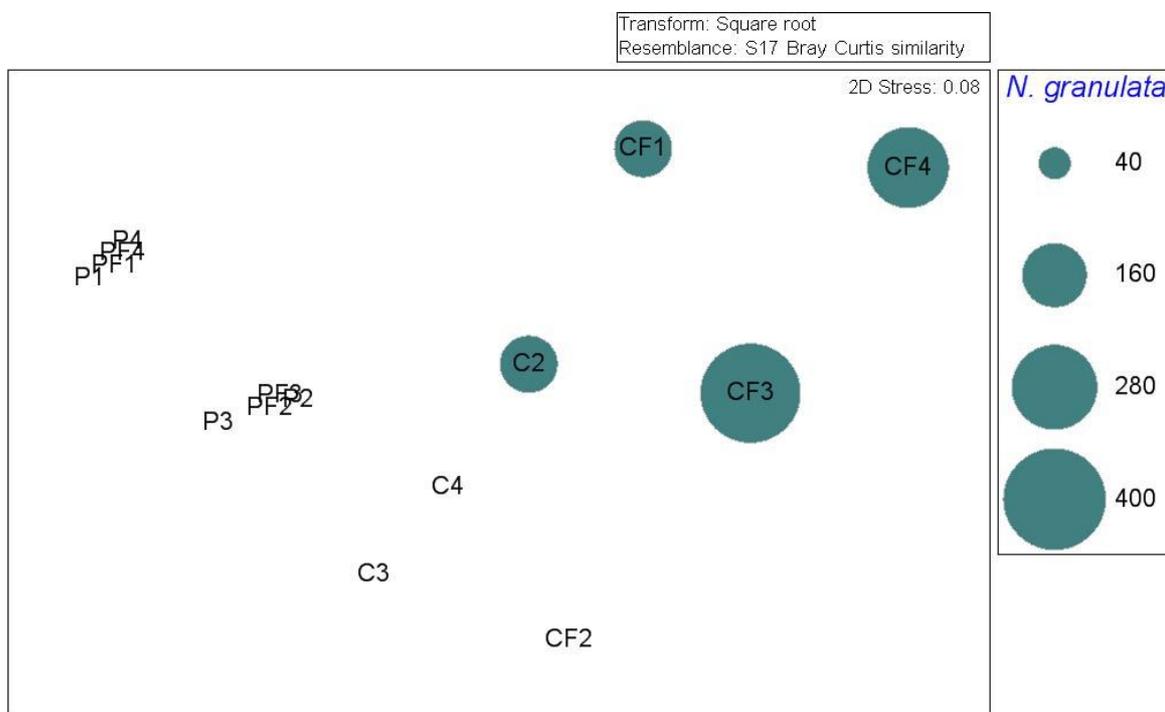


Figura 4.3.6. Gráfico nm-MDS para las muestras de macrofauna bentónica en los 4 tratamientos, indicando la importancia de *N. granulata*. P= poliquetal de referencia, PF= poliquetal fertilizado, C= cangrejal de referencia, CF= cangrejal fertilizado.

Con respecto a los patrones de actividad en el cangrejal, en las subparcelas correspondientes a parcelas que habían sido fertilizadas se obtuvo un promedio de $4,4 \pm 9,14$ % de la superficie cubierta por huellas, mientras que en las no fertilizadas sólo el $0,5 \pm 1,13$ % (figura 4.3.7). Este ensayo se llevó a cabo en el mes de enero de 2013, que es la época del año en la que el cangrejo cavador despliega la mayor actividad. De acuerdo al resultado del ANOVA de una vía no hubo diferencia entre tratamiento y control ($F_{(1,12)}=1,61$; $p=0,22$).

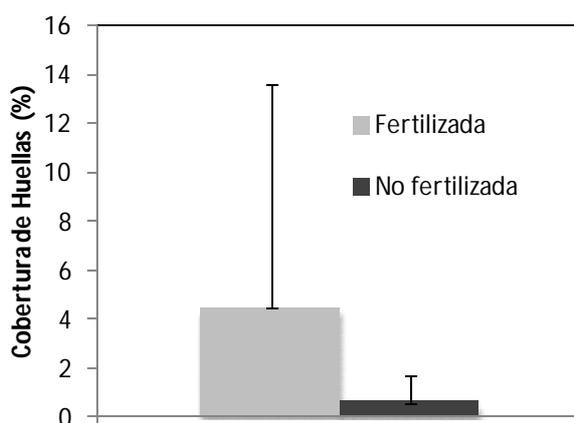


Figura 4.3.7. Porcentaje de cobertura de huellas de cangrejo cavador en parcelas fertilizadas y parcelas no fertilizadas en el cangrejal. Medias \pm SD, $n=7$.

4.3.2. Flujos bentónicos

Los resultados de los ANOVA de dos vías realizadas se muestran en la tabla 4.3.2. Para ninguno de los nutrientes inorgánicos medidos la adición de nutrientes tuvo un efecto significativo. Sin embargo, se observaron algunas tendencias interesantes.

Se observó que el $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$ siempre fue capturado por el sedimento, a excepción del cangrejal fertilizado, en el que la dirección del flujo fue desde sedimento hacia la columna de agua (figura 4.3.8.a). El NH_4^+ fue liberado hacia la columna de agua, a excepción del poliquetal de referencia, donde fue capturado por el sedimento (figura 4.3.8.b). En el poliquetal fertilizado, se registró el valor más elevado de flujo ($423,07 \pm 193,8 \mu\text{mol h}^{-1} \text{m}^{-2}$). En el poliquetal se liberó PO_4^{3-} hacia la columna ($13,2 \pm 28,9 \mu\text{mol h}^{-1} \text{m}^{-2}$), mientras que en el cangrejal fue capturado por parte del sedimento ($-18,6 \pm 57,5 \mu\text{mol h}^{-1} \text{m}^{-2}$) (figura 4.3.8.c).

Tabla 4.3.2. Resultados de los ANOVAs de dos vías para los flujos bentónicos de los nutrientes inorgánicos estudiados.

	Ambiente		Tratamiento		Interacción	
	$F_{(1,12)}$	p	$F_{(1,12)}$	p	$F_{(1,12)}$	P
$\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$	2,16	0,13	0,416	0,53	1,67	0,22
NH_4^+	1,12	0,292	0,05	0,81	0,13	0,72
PO_4^{-3}	2,05	0,17	0,008	0,93	0,04	0,85

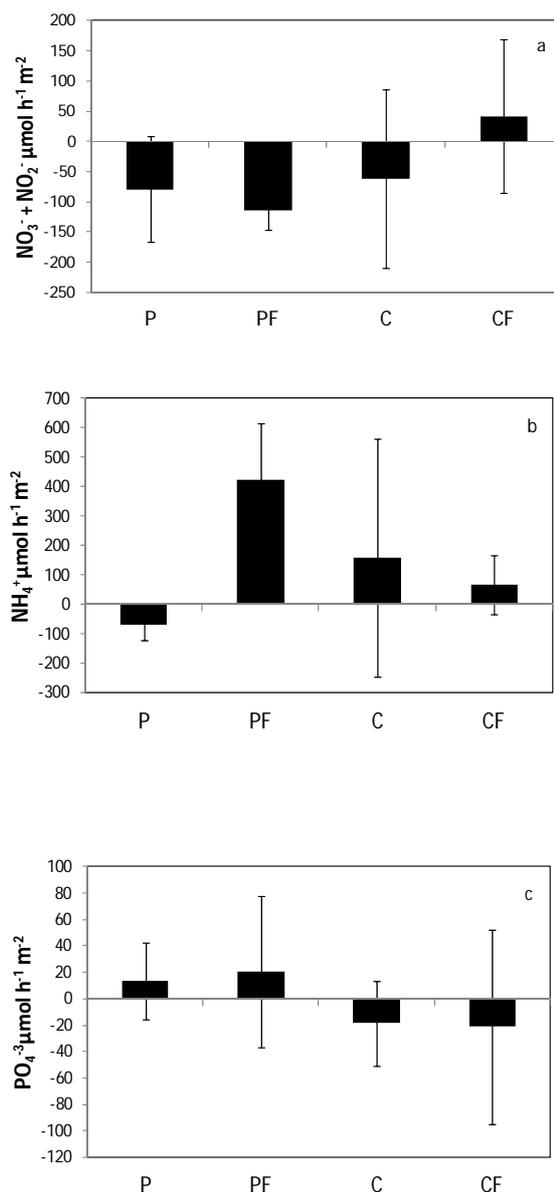


Figura 4.3.8. Flujos de nutrientes inorgánicos disueltos para los dos tipos de ambiente y todos los tratamientos, (a) nitrato + nitrito, (b) amonio, (c) fosfato. P= poliquetal de referencia, PF= poliquetal fertilizado, C= cangrejal de referencia, CF= cangrejal fertilizado. Medias \pm SD, n=4.

4.3.3. Clorofila *a* y propiedades del sedimento

Se hallaron diferencias estadísticas altamente significativas para los ambientes ($F_{(1,12)}=17,26$; $p<0,01$), pero no para el tratamiento de fertilización ($F_{(1,12)}=0,37$; $p=0,55$). Tampoco se encontraron interacciones entre los factores ($F_{(1,12)}=0,0004$; $p=0,98$). La concentración de Cl-*a* en el sedimento fue mayor en el poliquetal que en el cangrejal, para ambos tratamientos. En el poliquetal fertilizado fue de $6,5 \pm 0,9 \mu\text{g cm}^{-2}$, mientras que en el poliquetal sin fertilizar el promedio fue de $6,02 \pm 2,35 \mu\text{g cm}^{-2}$. En el cangrejal sin fertilizar la media fue de $2,91 \pm 1,03 \mu\text{g cm}^{-2}$, en el cangrejal fertilizado fue de $3,36 \pm 1,29 \mu\text{g cm}^{-2}$ (figura 4.3.9).

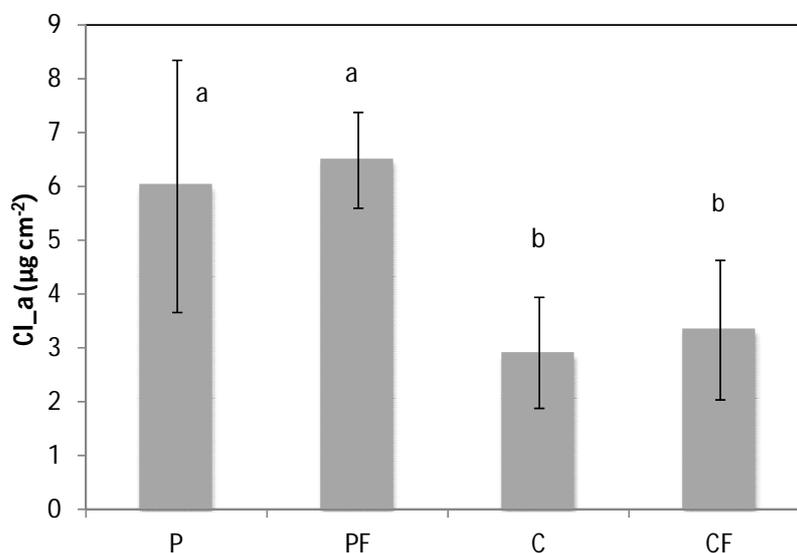


Figura 4.3.9. Concentración de Cl-*a* en el sedimento. P= poliquetal de referencia, PF= poliquetal fertilizado, C= cangrejal de referencia, CF= cangrejal fertilizado. Media \pm EE, (n=4).

Los potenciales redox presentaron valores menores en el poliquetal fertilizado, en todo el perfil, con valores que variaron entre 255 mV en superficie y 289 mV a los 3 cm de profundidad. El perfil del poliquetal de referencia, aunque con valores levemente superiores de Eh (más oxidado) también se corresponde con condiciones moderadamente reductoras (259-299 mV) entre la superficie y los 3 cm de profundidad.

En el cangrejal los valores fueron más altos, relativamente más oxidados, aunque en general también se consideran sedimentos moderadamente reductores. El rango de valores para el cangrejal fertilizado fue 296-304 mV, y en el cangrejal sin fertilizar fue 304-308 mV (figura 4.3.10).

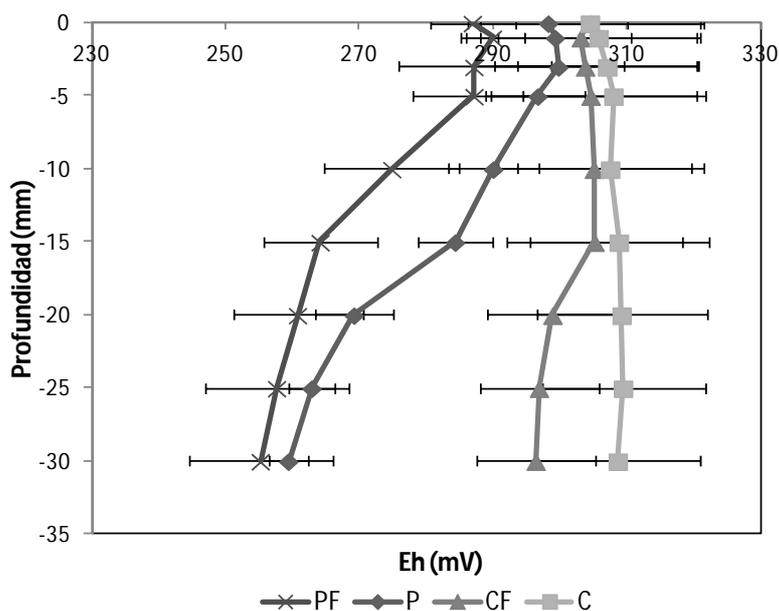


Figura 4.3.10. Perfiles de potencial redox para cada uno de los tratamientos. Medias \pm EE, (n=3). P = poliquetal, PF = poliquetal fertilizado, C = cangrejal, CF = cangrejal fertilizado. Se observa que los perfiles en los sedimentos de parcelas fertilizadas pertenecen a sedimentos más reductores que los correspondientes a parcelas de referencia, para ambos ambientes.

El contenido de humedad, de materia orgánica y la densidad aparente del sedimento, presentaron diferencias significativas entre ambientes, pero no entre los tratamientos de fertilización. Tampoco se registraron interacciones entre los factores. Estos resultados se presentan en la tabla 4.3.3.

Según los resultados del ANOVA los valores de contenido de humedad fueron mayores en el poliquetal que en el cangrejal. El contenido de humedad en el sedimento en el poliquetal sin fertilizar presentó un valor promedio de $51,83 \pm 0,95$ % y el poliquetal fertilizado de $49,31 \pm 1,5$ %. En el cangrejal, la zona sin fertilizar presentó un valor promedio de $42,98 \pm 0,96$ %, y en las parcelas con adición de nutrientes el valor promedio registrado fue $42,94 \pm 0,87$ % (figura 4.3.11.a).

Los valores para el contenido de MO fueron significativamente mayores en el poliquetal. El poliquetal tuvo un valor promedio de $10,73 \pm 0,08$ %, y el poliquetal fertilizado de $10,71 \pm 0,54$ %. Los promedios hallados en el cangrejal fueron: $9,87 \pm 0,07$ % para el de referencia y $9,49 \pm 0,58$ % para el cangrejal fertilizado (figura 4.3.11.b).

Los valores de densidad aparente en el poliquetal fueron significativamente menores que en el cangrejal. El valor promedio del poliquetal de referencia fue de $0,73 \pm 0,02$ %, y el del poliquetal fertilizado fue de $0,76 \pm 0,02$ %. En el cangrejal los valores promedio fueron: para las parcelas sin fertilizar $1,03 \pm 0,02$ % y para las fertilizadas $1,02 \pm 0,03$ % (figura 4.3.11.c).

Tabla 4.3.3. Resultados de los análisis de varianza de dos vías para el contenido de humedad (HUM), para el contenido de materia orgánica (MO) y para la densidad aparente (DA).

	Ambiente		Tratamiento		Interacción	
	$F_{(1,8)}$	p	$F_{(1,8)}$	p	$F_{(1,8)}$	p
HUM (%)	48,24	<0,001 **	1,36	0,27	1,29	0,28
MO (%)	6,74	0,03 *	0,24	0,63	0,2	0,66
DA (g m⁻³)	148,01	<0,001 **	0,24	0,63	0,81	0,39

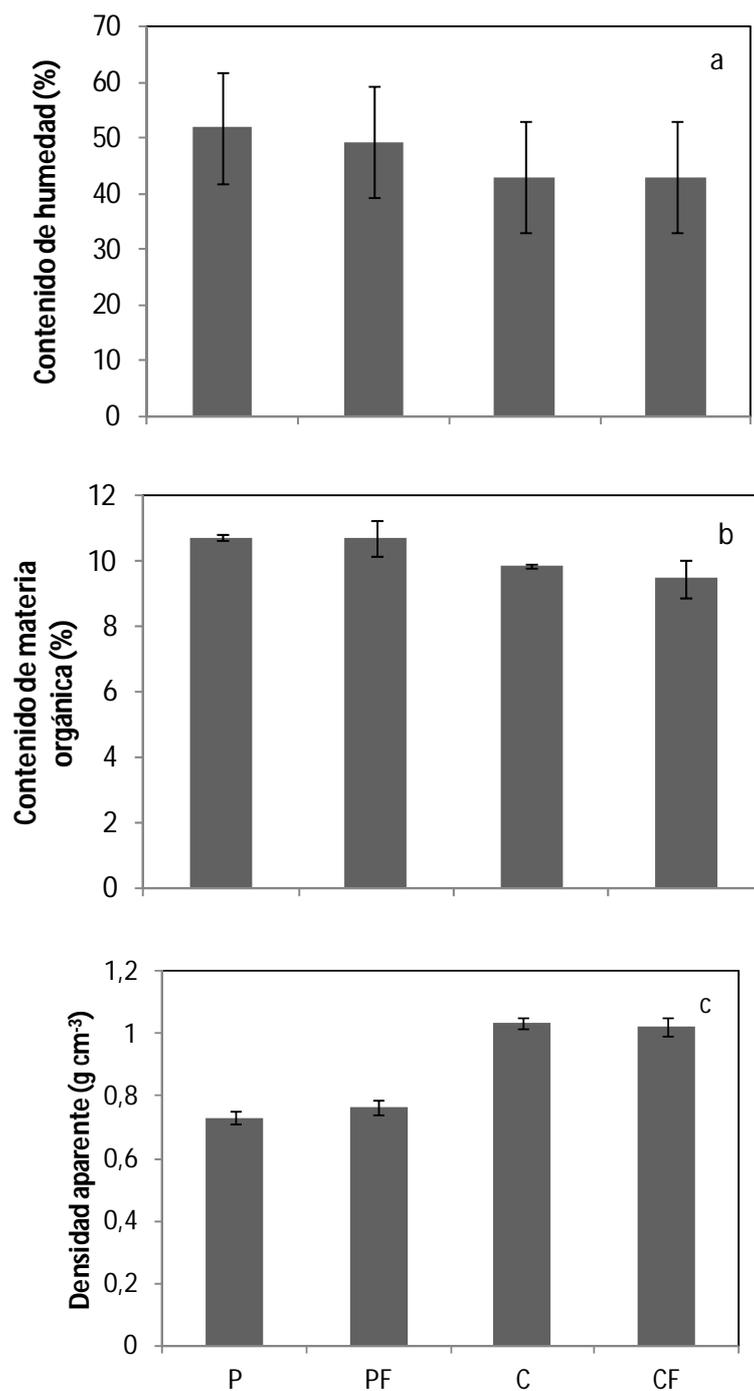


Figura 4.3.11. Representación de algunos parámetros del sedimento, (a) contenido de humedad, (b) contenido de materia orgánica, (c) densidad aparente. P= poliquetal de referencia, PF= poliquetal fertilizado, C= cangrejal de referencia, CF= cangrejal fertilizado. Medias \pm EE, (n=3).

4.4. DISCUSIÓN

En términos generales, como respuesta a la adición de nutrientes los organismos macrobentónicos presentaron una menor abundancia total. Asimismo, todos los grupos taxonómicos individualmente presentaron abundancias menores como respuesta al exceso de nutrientes. A excepción de *N. granulata*, cuyas densidades fueron más altas en el cangrejal fertilizado respecto del de referencia y de foraminíferos y priapúlidos que fueron más abundantes en el poliquetal fertilizado, respecto del de referencia. Aunque las diferencias no fueran significativas estadísticamente, los priapúlidos se duplicaron en el poliquetal fertilizado versus el de referencia, mientras que los foraminíferos y *N. granulata* aumentaron casi en un orden de magnitud en las parcelas fertilizadas, con respecto a sus correspondientes ambientes de referencia.

Tanto en el poliquetal como en el cangrejal de referencia, se hallaron grupos que no se encontraron en los ambientes fertilizados. En el poliquetal sin fertilizar se encontraron los poliquetos *Eteone* sp. y *C. capitata*, que no se encontraron en el poliquetal fertilizado. En el cangrejal de referencia se encontraron nematodos y *Polydora* sp., que no se registraron en el cangrejal fertilizado. Estas tendencias coinciden con observaciones que señalan que una de las consecuencias de la eutrofización en las comunidades bentónicas es la reducción de la diversidad de especies y un aumento de la dominancia de pocas especies (Odum 1985, Elliott y Quintino 2007).

Si consideramos el modelo de Pearson y Rosenberg (1978) la comunidad bentónica en el poliquetal de referencia parecería corresponder a la de una etapa de eutrofización intermedia, en la que predominan las especies pequeñas y oportunistas, como los poliquetos. Esto podría ser una consecuencia del estado naturalmente eutrófico que otros autores han reportado para el área (Freije y Marcovecchio 2004). Sin embargo, aunque los niveles de nutrientes sean elevados, los ambientes están lejos de ser azoicos. La aparición de especies como *C. capitata*, suele estar asociada a ambientes enriquecidos orgánicamente (Tsutsumi et al. 1990, Elías et al. 2003). No obstante, esta especie se registró sólo en el poliquetal de referencia. Ya que no hubo diferencias en el contenido de materia orgánica entre los tratamientos de fertilización, pero sí entre los ambientes, podría haber sido hallada en el poliquetal fertilizado indistintamente. Los valores de materia orgánica registrados para cualquiera de los tratamientos se encuentra

en un rango que va de 9,5 a 10,7 %, valores que se consideran elevados para ambientes naturales (Spivak et al. 1994).

En este trabajo no hemos analizado la biomasa de los grupos taxonómicos, que podría ser una variable más representativa de los cambios producidos por la adición de nutrientes a corto plazo. En este caso, es posible que la ausencia de respuestas a nivel poblacional, como cambios en la abundancia o la densidad, no haya brindado la información completa sobre el efecto de la adición de nutrientes. No se evaluaron en este trabajo los cambios en la biomasa o tamaño de los individuos, que muchas veces reflejan la respuesta individual al tratamiento (Posey et al. 2006).

Los organismos bioturbadores suelen contrarrestar en gran medida los efectos de la eutroficación, debido a que aumentan la profundidad de la capa aeróbica de los sedimentos, lo que produce a su vez una potenciación de la dupla nitrificación-desnitrificación (Karlson et al. 2007). Caliman et al. (2007) demostraron que los flujos de algunos nutrientes eran más elevados cuando la riqueza de especies en la comunidad bentónica era mayor, debido a la potenciación del accionar de cada grupo funcional presente. En ambientes en los que la eutroficación conduce a la disminución de la riqueza, procesos como el acople bentónico-pelágico pueden verse alterados. En el caso particular estudiado en este trabajo, la bioturbación ejercida por *N. granulata* podría potencialmente contribuir a reducir los efectos de la eutroficación. Si bien no hemos cuantificado los procesos de nitrificación y desnitrificación, las altas densidades de *N. granulata* en el cangrejal fertilizado, y su actividad más intensa, representarían un importante beneficio del sistema para hacer frente a condiciones de alto enriquecimiento.

El contenido de clorofila *a* presentó diferencias entre los ambientes, pero no se evidenciaron efectos debidos al agregado de nutrientes. La productividad primaria por parte de las microalgas bentónicas en lagunas y lagos suele verse comprometida con el aumento de la eutroficación (Vadeboncoeur et al. 2001, 2003). Asimismo, la fijación del nitrógeno por parte de las cianobacterias bentónicas sólo es posible en ambientes donde penetre suficiente luz, y la turbidez sea baja (Howarth y Marino 2006), un estado que puede ser difícil de alcanzar cuando se desarrollan condiciones de eutroficación. Además, a medida que el aporte de N aumenta, la fijación de N por parte del microfitobentos se ve gradualmente suprimida (Howarth y Marino 2006). De acuerdo a nuestros resultados, es posible que la concentración de Cl-*a* en el sedimento esté respondiendo a la estacionalidad propia de las microalgas bentónicas que observamos

en el capítulo 2, con disminuciones en su concentración durante el verano y a diferencias entre los ambientes, más que al agregado de nutrientes.

Se encontraron diferencias entre los perfiles de potencial redox entre los sitios y los tratamientos, aunque en todos los casos fueron los correspondientes a un sedimento moderadamente reductor (Reddy y DeLaune 2008). Tanto en el cangrejal como en el poliquetal los perfiles pertenecientes al tratamiento fertilizado mostraron valores más reductores y esta tendencia fue más acentuada en el poliquetal. Las condiciones eutróficas producidas por la adición de nutrientes tienden a disminuir el oxígeno disponible (Johannessen y Dahl 1996, Rosenberg et al. 2001). El enriquecimiento orgánico en los sedimentos de fondos blandos se encuentra acompañado por el desarrollo de condiciones reductoras en el sedimento y la hipoxia del agua cercana al fondo, como resultado de la descomposición de la abundante materia orgánica. Si bien el potencial redox no es un indicativo de la disponibilidad de oxígeno, las condiciones moderadamente reductoras del sedimento podrían estar indicando una mayor disponibilidad de materia orgánica, debida al exceso de nutrientes y el establecimiento de condiciones de estrés para la biota dependiente de oxígeno (Vieillard y Fulweiler 2012).

De acuerdo a los resultados obtenidos, la comunidad bentónica no parece responder en forma significativa al enriquecimiento. Algunas de las explicaciones a esta falta de significancia podrían ser que la variación local a pequeña escala es muy amplia en la planicie y las variaciones naturales entre micrositos no permiten detectar tendencias significativas entre tratamientos dentro de un mismo ambiente. Alternativamente, podría haberse debido a deficiencias en la metodología de fertilización empleada. En algunos casos cuando el fertilizante es agregado de manera local y sólida sobre un área pequeña, se puede perder fácilmente con la siguiente marea de reflujo. Valiela et al. (1973) reportaron que luego de la fertilización, las pérdidas de amonio y fosfato se debían principalmente a la dosis agregada y a la altura de la marea luego de la aplicación, y que si bien una gran cantidad de los nutrientes eran tomados por las plantas en la época de crecimiento, otra porción era absorbida por el sedimento. Por su parte, Deegan et al. (2007) proponen un método más complejo y costoso, en el que se seleccionan sectores completos de canales y la fertilización se hace a gran escala. Por supuesto que este método tiene sus beneficios, como brindar un panorama más realista de los efectos de la adición de nutrientes, pero dependiendo de las condiciones del estudio no es factible en la mayoría de los casos. En nuestro experimento, sin

embargo, la adición de fertilizantes produjo cambios observables en la densidad de *N. granulata*, una especie clave en estos ambientes y se relacionó con la desaparición de algunos grupos taxonómicos. Estas observaciones, aunque no marcan cambios significativos en la estructura de las comunidades, sugieren que la fertilización ejerció algún tipo de efecto sobre las abundancias de los individuos.

Más allá de las consideraciones metodológicas del experimento, una explicación plausible para la falta de significancia puede relacionarse con que quizás este ambiente aún sea capaz de tolerar altas descargas de nutrientes sin alterar notoriamente su funcionamiento ecológico. Algunos autores han propuesto el término de homeostasis ambiental a esa capacidad que tienen algunos ecosistemas para tolerar/ajustarse/adaptarse/resistir factores causantes de estrés, y alcanzar estados de equilibrio compensando los cambios a los que se ve sometidos (Odum 1985, Elliott y Quintino 2007). Estos autores proponen la hipótesis de que la gran variabilidad natural típica de los estuarios les confiere la habilidad de resistir tanto el estrés propio, como el producido antrópicamente, mostrando una alta resiliencia. Finalmente, es importante considerar que los sistemas naturales tienen mecanismos internos de regulación que les confieren esta capacidad para ajustarse a los cambios ambientales. En particular, los efectos de la eutroficación suelen tener un fuerte control de los niveles tróficos superiores, de forma tal que muchos de los efectos de la adición de nutrientes estarían regulados naturalmente por un incremento en la actividad de predadores (Jeppesen et al. 1997, 2003). Esta posibilidad será explorada en el capítulo 5.

De acuerdo a los resultados presentados en este capítulo, la zona interna del estuario de Bahía Blanca sería capaz de tolerar condiciones de intensa eutroficación y la presencia de elevadas concentraciones nutrientes nitrogenados, sin que se produzcan cambios significativos en la estructura de las comunidades bentónicas ni en los flujos de nutrientes. Esta ausencia de un efecto claro del exceso de nutrientes podría ser consecuencia de las fallas de la metodología empleada para llevar a cabo la fertilización y a la introducción de una variabilidad o error experimental suficientemente fuertes como para enmascarar las diferencias producidas por el tratamiento. No obstante, no puede descartarse la existencia de mecanismos naturales de regulación que le confieran estabilidad al sistema y aumenten su capacidad para contrarrestar los efectos de la adición de nutrientes.

CAPÍTULO 5

RESPUESTAS DE LA MACROFAUNA BENTÓNICA A LA FERTILIZACIÓN Y A LA EXCLUSIÓN DE PREDADORES



5.1. INTRODUCCIÓN

El enriquecimiento con nutrientes y la predación han demostrado tener efectos sobre la estructura y funcionamiento de las comunidades de fondos blandos (Virnstein 1977, Posey et al. 1995). Tanto los efectos aislados del agregado de nutrientes y la predación, como la interacción de ambos factores han sido ampliamente estudiados en ambientes costeros pero los resultados parecen ser muy dependientes del caso particular considerado (Bell 1980, Dauer et al. 1982, Posey et al. 2002, 2006, Johnson 2008).

Las bases teóricas para comprender los efectos del agregado de nutrientes y de la predación sobre las cadenas tróficas provienen de estudios realizados en ambientes de agua dulce (McQueen et al. 1989). Los denominados controles *top-down* y *bottom-up* fueron definidos en este marco (Posey et al. 1995), en el que se propone que la disponibilidad de nutrientes puede determinar la máxima biomasa disponible en una comunidad, a través de incrementos en la productividad primaria (controles *bottom-up*). En forma complementaria, se propone que la biomasa efectivamente disponible está determinada por interacciones complejas que incluyen relaciones de predación dentro de la cadena trófica (controles *top-down*). En el caso de las comunidades marinas y estuariales los controles son similares pero, debido a la mayor diversidad de productores primarios y consumidores (Schoener 1989), las relaciones tróficas son más complejas y las conexiones más intrincadas. Además de la inherente complejidad trófica, los ambientes costeros están sujetos a la presión de numerosos y variables tipos de estrés, como la descarga de nutrientes inducida por las actividades humanas y las alteraciones de la cadena trófica como consecuencia de actividades extractivas como la pesca (Deegan et al. 2007).

Existen numerosos antecedentes en la bibliografía en los que se estudia la importancia de los controles *top-down* y *bottom-up* en las cadenas tróficas costeras y estuariales, a través de experimentos con agregado de nutrientes y exclusión de predadores (Posey et al. 1995, 2006, Deegan et al. 2007, Johnson 2008). Las respuestas de las comunidades bentónicas al agregado de nutrientes han arrojado resultados variables. En algunos casos, se incrementó la productividad primaria (Dauer et al. 1982), pero en otros, la biomasa de productores pareció estar limitada por la herbivoría, sin presentar aumentos significativos debidos al agregado de nutrientes (Posey et al. 1995). Las respuestas de los consumidores primarios también son variables, con

ejemplos que muestran tanto aumentos como reducciones en la abundancia de ciertos taxa (Dauer et al. 1982).

Ante situaciones de eutrofización extremas, las consecuencias sobre la biota son notorias y variadas: se potencia el desarrollo de floraciones de microalgas, se generan condiciones de hipoxia o anoxia y se producen cambios drásticos en las comunidades macrobentónicas, que pueden repercutir en las cadenas tróficas (Gray y Ying 2002). En el caso particular del área de estudio, se considera que el ambiente es naturalmente eutrófico (Freije y Marcovecchio 2004). Ante un incremento eventual de las concentraciones de nutrientes por encima de los valores típicamente elevados, el sistema podría quedar en condiciones críticas y depender de los controles tróficos para el establecimiento de un equilibrio. Existen trabajos previos en el área en los que se ha estudiado la naturaleza de las comunidades bentónicas de fondos blandos y sus relaciones tróficas (Elías 1992, Molina 2012). Sin embargo, este es el primer intento en el que se pretende evaluar, mediante un experimento de campo, la interacción entre el agregado de nutrientes y el control que ejercen los niveles tróficos superiores.

5.1.1 Objetivos

El objetivo que se desarrolló en este capítulo es el siguiente:

Estudiar las respuestas del poliquetal y del cangrejal ante los efectos simples y combinados de un incremento en los aportes externos de nutrientes y la exclusión de predadores. Se pretende comprender cuáles serían los efectos del aumento de nutrientes, la exclusión de predadores y los efectos de interacción de estas dos variables sobre las abundancias de la macrofauna bentónica, en cada una de las comunidades bentónicas definidas en el área de estudio.

En particular se plantearon las siguientes preguntas:

¿Cómo varía la concentración de Cl-a en el sedimento (como proxy de la biomasa de productores primarios bentónicos) en cada uno de los tratamientos? Esta variable, ¿responde a un tipo de control *bottom-up* o es más sensible a los controles tróficos de tipo *top-down*?

A partir de los efectos simples y combinados de la adición de nutrientes y la exclusión de predadores ¿Es posible detectar cambios significativos en la composición cualitativa y cuantitativa de la comunidad macrobentónica?

¿Tendrán los tratamientos efectos diferentes en cada uno de los ambientes de la planicie?

5.2. MÉTODOS

5.2.1. Parcelas de fertilizado e instalación de clausuras

En la primavera de 2010 se instalaron parcelas de fertilización de 2m x 2m, 5 réplicas para cada uno de los ambientes. El agregado de nutrientes externos se llevó a cabo de manera estacional, durante dos años, desde esa primavera hasta la fecha de instalación de las clausuras en diciembre de 2012. En cada ocasión se agregó un fertilizante granulado sólido NPK 15:15:15, a razón de 250 g N m⁻² por estación. La concentración de N elegida corresponde al valor máximo dentro del rango de concentraciones comúnmente utilizadas en experimentos de este tipo (20-1000 g N m⁻² año⁻¹) y asegura un aporte superior al que se esperaría en casos de eutrofización severa en ambientes costeros (Bowen et al. 2009)

Se diseñó un experimento de campo factorial, con dos factores principales cruzados (fertilización y exclusión de predadores) que se aplicó tanto en el poliuretano, como en el cangrejal. En cada ambiente, entonces, se generaron cuatro tratamientos por combinación de los factores principales:

- Sin fertilizar, sin clausura
- Con fertilizante, sin clausura
- Sin fertilizar, con clausura
- Con fertilizante, con clausura

Las clausuras se instalaron en el mes de diciembre de 2012 y se retiraron en febrero de 2013. Las clausuras consistieron en jaulas cilíndricas de 40 cm de profundidad y 20 cm de diámetro, confeccionadas con doble tejido, uno plástico externo de un 1 cm² que le otorgaba rigidez para instalarla y otro interno más fino de 1 mm² de apertura de malla que limitaba el ingreso de cangrejos cavadores, y otros predadores más grandes como aves y peces. Las jaulas se hundieron en el sedimento hasta los 15 cm de profundidad y se cubrieron con una tapa en la parte superior, confeccionada con el mismo material de las jaulas (figura 5.2.1.). No se utilizaron controles caja (o cajas parciales) debido a que el uso de las mismas, muchas veces resulta en un nivel de predación que se encuentra en algún punto intermedio entre el control y la clausura con total exclusión de los predadores (Doherty y Sale 1986, Steele 1996), además de no representar fielmente las alteraciones producidas por la presencia de la clausura. Posey et al. (1995) y Wiltse et al. (1984), en un experimento con el mismo tipo de jaulas, no hallaron diferencias significativas entre los controles caja y los controles, lo que podría

estar sugiriendo que las alteraciones por la presencia de las clausuras son despreciables respecto del efecto de excluir a los predadores.



Figura 5.2.1. Clausuras instaladas en la planicie de marea en el (a) poliquetal y en el (b) cangrejal. Estas imágenes fueron tomadas luego de permanecer en el campo por dos meses.

5.2.2. Comunidad bentónica

Se extrajeron testigos intactos de sedimento del interior de cada jaula. Los testigos fueron tomados en todos los tratamientos en febrero de 2013. El muestreo se realizó con tubos de PVC de 10 cm diámetro y 15 cm de profundidad (5 réplicas cada tratamiento, en cada ambiente, 40 testigos en total).

El sedimento de los testigos fue tamizado en húmedo con una malla de 0,5 mm. Los individuos de la macrofauna recolectados fueron fijados en formol al 4%, y luego conservados en alcohol al 70%. Las muestras fueron analizadas en una lupa binocular Nikon SMZ1500. Las determinaciones se realizaron hasta el menor nivel taxonómico posible.

5.2.3. Propiedades del sedimento y clorofila *a*

En paralelo a la extracción de los testigos, se recolectaron muestras de sedimento para la estimación de contenido de humedad, densidad aparente, materia orgánica y Cl-*a*, (5 réplicas por tratamiento por ambiente). La resistencia a la torsión se registró *in situ* con un medidor Torvane. La densidad aparente y contenido de agua se estimaron en testigos de sedimento de 2,8 cm de diámetro por 1,5 cm de profundidad. Las muestras se transportaron en recipientes sellados hasta el laboratorio y se pesaron en forma inmediata. Luego se secaron en estufa a 60°C hasta obtener un peso constante y se pesaron nuevamente en una balanza con precisión miligramétrica. El contenido de

humedad (%) se determinó por diferencia entre el peso húmedo y seco. La densidad aparente (g cm^{-3}) se estimó a partir del peso seco y el volumen de suelo muestreado.

Para estimar el porcentaje de MO se usó el método de pérdida por calcinación. El sedimento se colocó en sobres de aluminio, que se secaron en estufa a 60°C hasta alcanzar un peso estable. Luego se calcinaron en mufla a 450°C durante 5 horas, y por diferencia de pesos se obtuvo el porcentaje de MO en sedimento.

Para la estimación de la concentración de Cl-*a* se extrajeron testigos de 1,8 cm de diámetro por 3 cm de profundidad, de los que se seccionaron los 3 mm superficiales. Estas muestras fueron almacenadas en un ultrafreezer a -80°C hasta ser procesadas. Previamente a la extracción con acetona al 90% (Lorenzen 1967), fueron liofilizadas. La extracción se realizó durante 24 hs a 4°C para asegurar un alto rendimiento en la extracción. Se trabajó con acetona 90% saturada con carbonato de magnesio, para evitar la acidificación del medio y la degradación de la Cl-*a*. Pasado ese tiempo, las muestras fueron centrifugadas durante 20 minutos a 2000 rpm, para separar el sedimento del sobrenadante. Las lecturas de absorbancia se realizaron utilizando un espectrofotómetro UV-visible, Beckman BU530, en celdas de 1 cm de camino óptico, a dos longitudes de onda: 665 y 750 nm, utilizando acetona al 90% como blanco. Para el cálculo se utilizó la siguiente fórmula (Lorenzen 1967, Davis y McIntire 1983):

$$\mu\text{g Cl-}a / \text{cm}^2 = \frac{A \times K \times [(abs665 - abs750) - (abs665a - abs750a)] \times V}{As \times L}$$

A coeficiente de absorción de Cl-*a* $A=11,0$;

K factor para equiparar la reducción de la absorbancia a la concentración inicial de Cl-*a*, 2,43;

V volumen de acetona usada para la extracción (μl);

As superficie de sedimento utilizado para la extracción (cm^2);

L camino óptico de la cubeta (cm).

5.2.4. Análisis estadístico

Para estudiar las diferencias en la abundancia de los grupos taxonómicos más representativos se llevaron a cabo ANOVAs de dos vías ($p < 0,05$), con un diseño factorial cruzado, de dos factores de diseño: exclusión de predadores (con dos niveles, con clausura y sin clausura) y adición de nutrientes (con fertilizante y sin fertilizante).

Los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza se pusieron a prueba con los tests de Shapiro Wilks ($p < 0,05$) y Bartlett ($p < 0,05$), respectivamente. En el caso de que alguno no se cumpliera, los datos se transformaron con raíz cuadrada. Para explorar las relaciones entre ciertas especies se obtuvieron los coeficientes de correlación utilizando la prueba no paramétrica de Spearman ($p < 0,05$).

Para evaluar cambios en la estructura de la comunidad macrobentónica debidos a los tratamientos se usó el análisis multivariado de escalamiento multidimensional no métrico basa en una matriz de similitud de Bray Curtis. Las comparaciones de la composición de la comunidad bentónica entre los tratamientos se realizaron en función de la densidad de cada grupo taxonómico encontrado en los testigos. Se realizaron comparaciones de a pares entre tratamientos usando un análisis de Similitud (ANOSIM) (Clarke 1993). También se utilizó el análisis de porcentaje de similitud (SIMPER) para determinar el porcentaje de disimilitud (o similitud) entre las muestras y los taxa responsables por las diferencias entre grupo (Clarke 1993). Para realizar estos análisis multivariados los datos fueron previamente transformados con raíz cuadrada.

Con el fin de detectar diferencias entre tratamientos para las variables contenido de MO, concentración de Cl-*a*, densidad aparente, contenido de humedad y resistencia a la torsión se realizaron independientemente para cada ambiente ANOVAs de dos vías ($p < 0,05$), con los mismos factores principales descriptos anteriormente. En el caso de que no se cumpliera el supuesto de normalidad u homogeneidad de varianza, los datos se transformaron con $\log(x+1)$. Se utilizó el software estadístico INFOSTAT® (versión libre, <http://www.infostat.com.ar>) para realizar los análisis mencionados.

5.3. RESULTADOS

5.3.1. Respuestas en el poliquetal

5.3.1.1. Comunidad bentónica

Los taxa identificados en cada uno de los tratamientos se detallan en la tabla 5.3.1.1. Ostrácodos, *L. culveri*, nematodos, foraminíferos y priapúlidos fueron los grupos que se registraron en todos los tratamientos. Los bivalvos y *Polydora* sp., que presentaron densidades muy bajas (25 ± 25 ind m⁻²), fueron encontrados exclusivamente en los tratamientos donde hubo exclusión de predadores: clausuras con y sin fertilizante. El poliqueto *Capitella capitata*, sólo apareció en las clausuras sin fertilizante y en las parcelas sin clausura, con fertilizante.

Los resultados de los ANOVAs de dos vías muestran diferencias significativas en tres taxones, para el efecto simple de la clausura. En todos los casos, los efectos de la adición de nutrientes y la interacción resultaron no significativos. Las diferencias más notorias se registraron para los nematodos, con densidades significativamente mayores en las parcelas con clausuras, tanto fertilizadas como sin fertilizar (figura 5.3.1.1a y tabla 5.3.1.1). Para este grupo taxonómico, las densidades promedio en parcelas con clausura fueron cuatro veces mayores que las densidades registradas en parcelas sin clausura.

Para el poliqueto *L. culveri* y para los ostrácodos también se encontraron diferencias significativas en el efecto de la clausura, pero en estos grupos la tendencia tuvo un sentido opuesto, registrándose densidades mayores en los tratamientos sin clausura (figuras 5.3.1.1 b y c). Las abundancias de nematodos y *L. culveri*, en cada testigo se correlacionaron negativamente (coeficiente de correlación de Spearman= -0,7; $p < 0,05$) (figura 5.3.1.2 a). Entre nematodos y ostrácodos se observó una tendencia a una correlación negativa entre ellos, pero no resultó significativa (coeficiente de correlación de Spearman= -0,32; $p > 0,05$) (figura 5.3.1.2 b). Para el resto de los grupos registrados, no se hallaron diferencias significativas en ninguno de los tratamientos (tabla 5.3.1.2).

Tabla 5.3.1.1. Densidades \pm EE de los grupos taxonómicos registrados en cada uno de los tratamientos.

	CON CLAUSURA	SIN CLAUSURA
CON FERTILIZACIÓN		
<i>L. culveri</i>	2826 \pm 936	6952 \pm 1141
Ostrácodos	2903 \pm 879	7487 \pm 2298
Nematodos	5246 \pm 1363	1222 \pm 557
Anfípodos	25 \pm 25	-
Priapúlidos	25 \pm 25	25 \pm 25
Foraminíferos	636 v 453	483 \pm 225
Bivalvos	25 \pm 25	-
<i>Polydora</i> sp.	25 \pm 25	-
<i>Eteone</i> sp.	-	76 \pm 76
<i>C. capitata</i>	-	25 \pm 25
SIN FERTILIZACIÓN		
<i>L. culveri</i>	2011 \pm 147	5475 \pm 675
Ostrácodos	2699 840	8480 \pm 2587
Nematodos	9042 \pm 2275	534 \pm 93
Anfípodos	-	-
Priapúlidos	25 \pm 25	50 \pm 31
Foraminíferos	382 \pm 161	713 \pm 365
Bivalvos	25 \pm 25	-
<i>Polydora</i> sp.	25 \pm 25	-
<i>Eteone</i> sp.	25 \pm 25	50 \pm 31
<i>C. capitata</i>	25 \pm 25	-

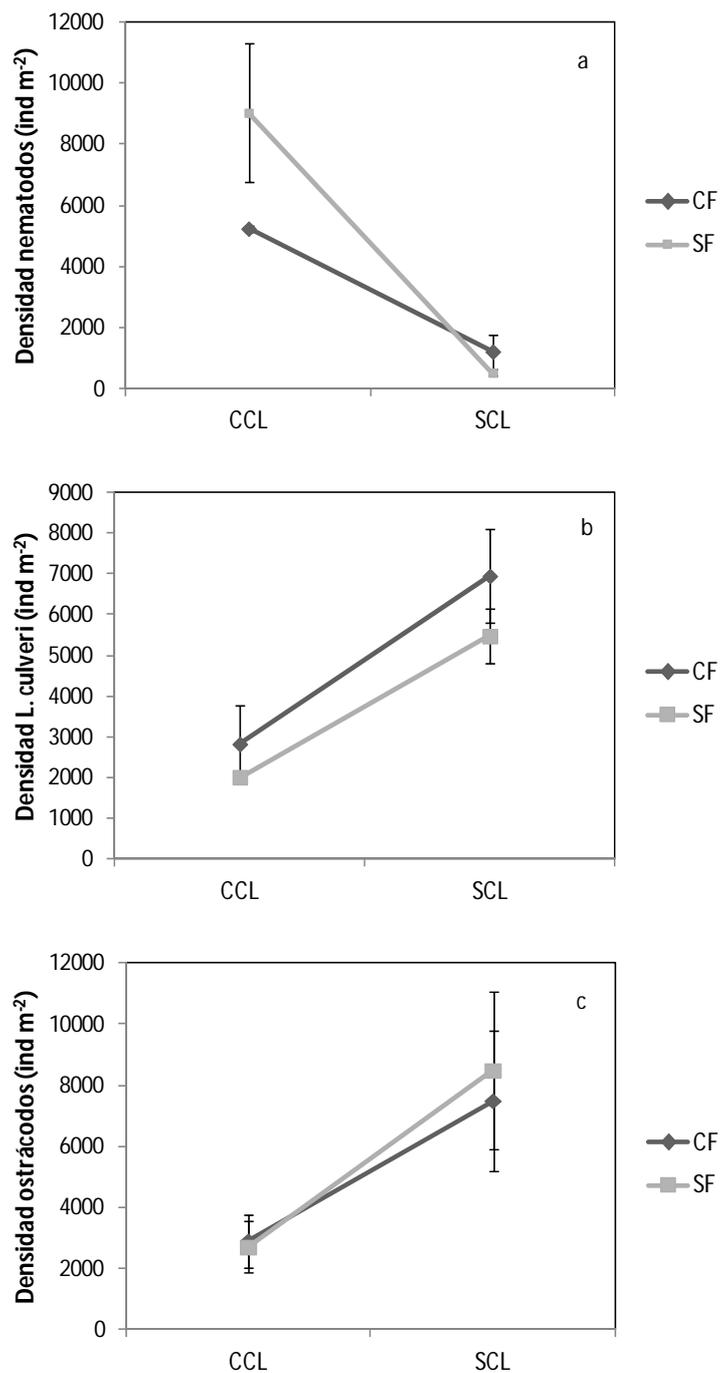


Figura 5.3.1.1. Densidad \pm EE de (a) nematodos, (b) *L. culveri*, (c) ostrácodos para los tratamientos. CF= con fertilizante, SF= sin fertilizante, CCL= con clausura, SCL= sin clausura.

Tabla 5.3.1.2. Se indican los resultados de los ANOVAs de dos vías para los grupos taxonómicos registrados en todos los tratamientos, $p < 0,05$, $n = 5$.

Taxa	Clausuras		Fertilización		Interacción	
	$F_{(1,16)}$	p	$F_{(1,16)}$	p	$F_{(1,16)}$	p
Nematodos	21,34	<0.001	1,31	0,27	2,73	0,12
<i>L. culveri</i>	21,68	<0.001	1,97	0,18	0,16	0,68
Ostrácodos	7,98	0,01	0,046	0,83	0,1	0,74
Priapúlidos	0,22	0,64	0,22	0,64	0,22	0,64
Foraminíferos	0,18	0,67	0,001	0,98	0,252	0,62
Bivalvos	-	-	2	0,17	-	-
<i>Polydora sp.</i>	-	-	2	0,17	-	-
<i>Eteone sp.</i>	1,35	0,26	0,29	0,59	0,097	0,76
<i>C. capitata</i>	-	-	2	0,17	-	-

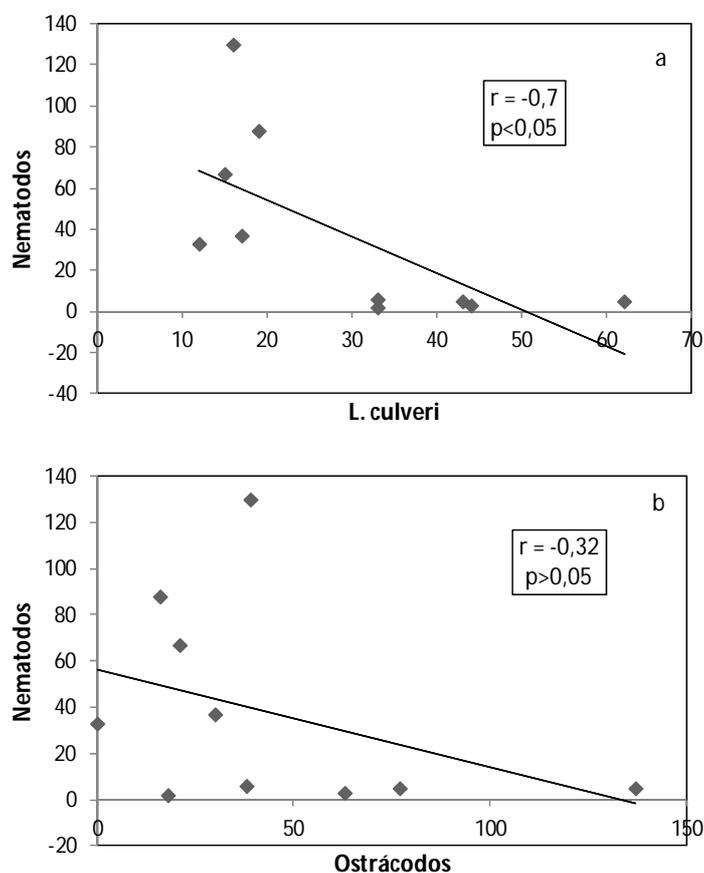


Figura 5.3.1.2. Correlación entre (a) nematodos y *L. culveri*, y (b) nematodos y ostrácodos. En el recuadro se presenta el coeficiente de correlación de Spearman ($n = 10$).

De acuerdo al análisis multivariado, la composición de la macrofauna fue significativamente diferente entre las clausuras y las parcelas sin clausurar (ANOSIM, $R_{global} = 0,63$; $p = 0,001$). Sin embargo, las diferencias entre los tratamientos de

fertilización no fueron significativas (ANOSIM R global=-0,126; p=0,97). En cuanto a las similitudes entre grupos, las parcelas sin clausurar y sin fertilizar fueron las que menor dispersión presentaron entre sus muestras, como se observa en la figura 5.3.1.3, el porcentaje de similitud intragrupo fue de 75,69%, y los grupos que más contribuyeron a esta semejanza fueron *L. culveri* (34,67%), nematodos (30,05%), ostrácodos (29,24%). Mientras que para las muestras de las clausuras fertilizadas y sin fertilizar, la similitud intragrupo fue de 70,96%, y las semejanzas estuvieron dadas por altas densidades de nematodos (43,98%) en primer lugar, y por *L. culveri* (29,27%) y ostrácodos (21,72%) en menores densidades. Para las diferencias entre las parcelas sin clausurar y las parcelas con clausuras contribuyeron foraminíferos (10,57%) y priapúlidos (2,76%), pero el grupo más importante en marcar las diferencias fue el de los nematodos (33,32%), (figura 5.3.1.4).

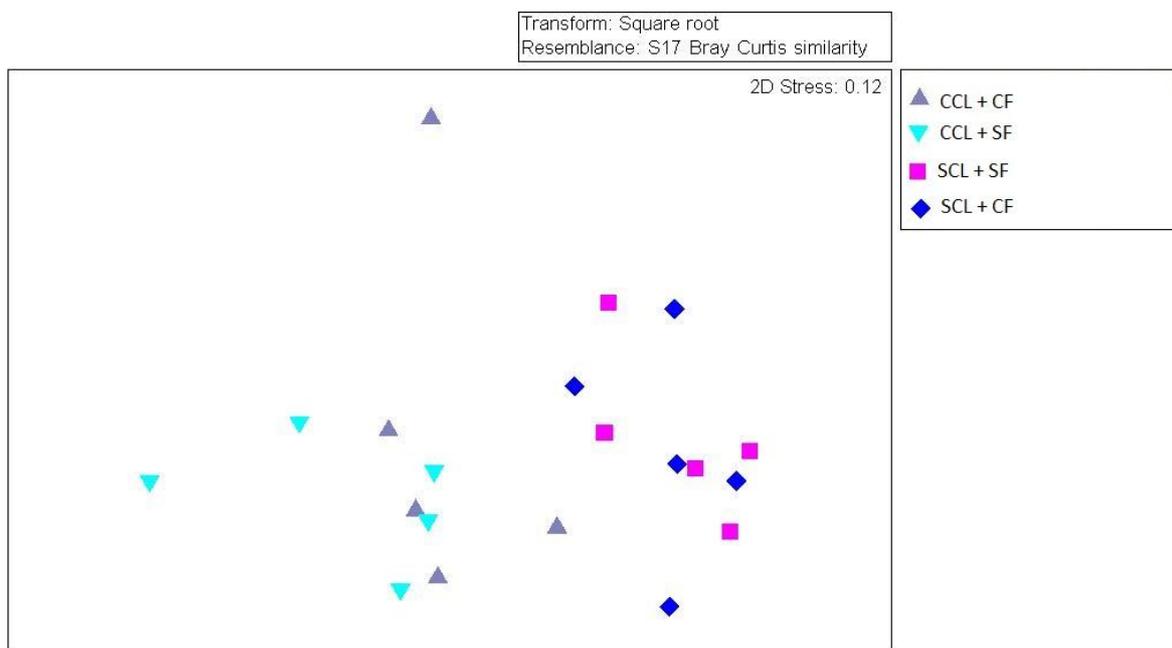


Figura 5.3.1.3. Análisis nm-MDS de la composición de las comunidades bentónicas de los cuatro tratamientos. El análisis está basado en una matriz de similitud mediante el índice de Bray Curtis. En la esquina superior derecha del recuadro se indica el grado de ajuste del método (stress de Kruskal). CCL+CF= parcelas con clausura y con fertilizante, CCL+SF= parcelas con clausura sin fertilizante, SCL+SF= parcelas sin clausura y sin fertilizante, SCL+CF= parcelas sin clausura y con fertilizante. Se observa una separación clara entre las muestras de las parcelas con y sin clausura, pero no se separan claramente las muestras de parcelas fertilizadas y no fertilizadas.

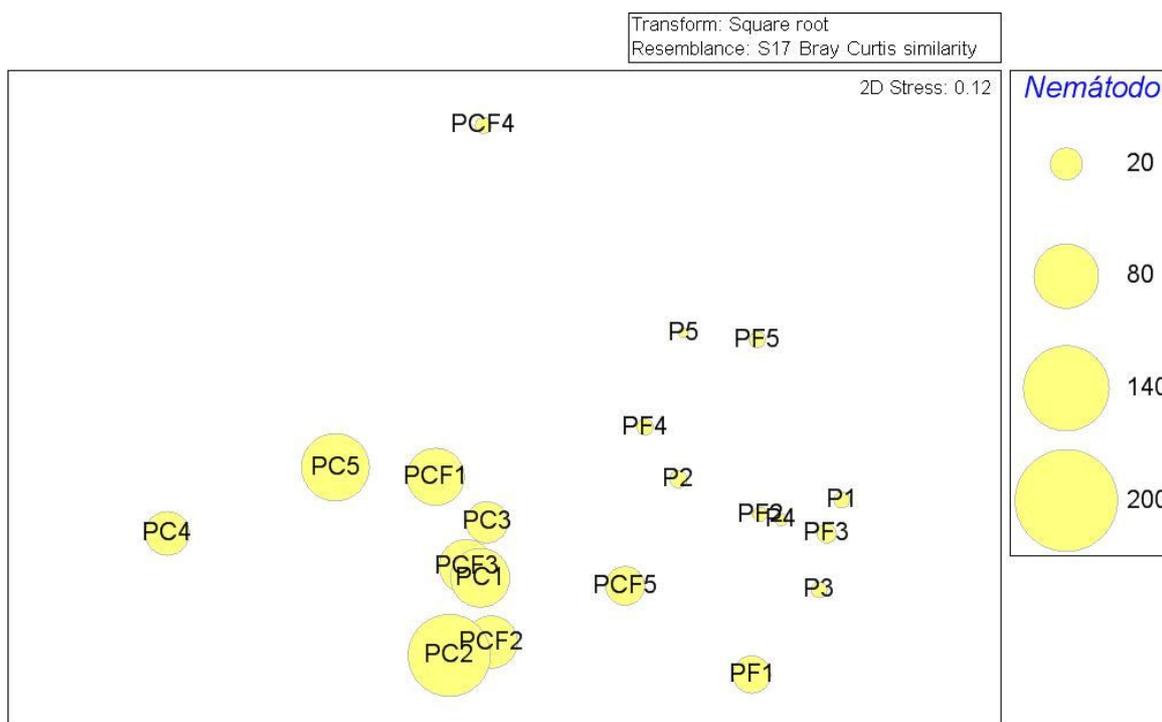


Figura 5.3.1.4. Gráfico nm-MDS para las muestras de macrofauna bentónica en los 4 tratamientos, indicando la importancia de los nemátodos. Este grupo fue más abundante en las parcelas con clausuras. P=parcelas sin clausuras y sin fertilizante, PF=parcelas fertilizadas sin clausurar, PC= parcelas con clausuras sin fertilizante, PCF=clausuras fertilizadas.

5.3.1.2. Propiedades del sedimento y concentración clorofila *a*

Con respecto a la concentración de Cl-*a*, el ANOVA de dos vías mostró diferencias significativas para el efecto principal de la clausura ($F_{(1,16)}=8,2$; $p=0,01$). Los valores promedio de la concentración Cl-*a* en sedimento en el poliquetal fueron mayores en las parcelas sin clausuras respecto de las parcelas con clausuras (figura 5.3.1.5 a). No se encontraron diferencias significativas para el factor fertilización ($F_{(1,16)}=0,004$; $p=0,95$), ni tampoco para la interacción de ambos factores ($F_{(1,16)}=1,84$; $p=0,19$).

El ANOVA de dos vías mostró también diferencias altamente significativas para el contenido de humedad entre las parcelas clausuradas y sin clausurar ($F_{(1,16)}=31,69$; $p<0,001$). El contenido de humedad resultó mayor en las parcelas con clausuras respecto de las parcelas sin clausuras (Figura 5.3.1.5 b). No se registraron diferencias significativas para el efecto de la adición de fertilizante ($F_{(1,16)}=1,29$; $p=0,27$), ni tampoco resultó significativa la interacción entre los factores principales ($F_{(1,16)}=0,027$; $p=0,87$). Para las variables contenido de MO, densidad aparente y resistencia a la

torsión, los ANOVAs de dos vías no mostraron diferencias significativas para los factores principales ni las interacciones. Los resultados de estos análisis se muestran en la tabla 5.3.1.3 y las figuras 5.3.1.5 c-e).

Tabla 5.3.1.3. Se indican los resultados de los ANOVAs de dos vías para MO, densidad aparente (DA), contenido de humedad (HUM), Cl-a y resistencia a la torsión (EC). No se registraron resultados significativos, $p < 0,05$.

	Clausuras		Fertilización		Interacción	
	$F_{(1,16)}$	p	$F_{(1,16)}$	p	$F_{(1,16)}$	p
MO (%)	0,31	0,58	0,98	0,34	0,031	0,86
DA (g cm^{-3})	1,01	0,33	1,01	0,33	0,01	0,92
HUM (%)	31,69	<0,001	1,29	0,27	0,02	0,87
Cl-a ($\mu\text{g cm}^{-2}$)	8,2	0,01	0,004	0,95	1,84	0,19
EC (kg cm^{-2})	0,717	0,41	0,08	0,78	0,009	0,93

Tabla 5.3.1.4. Valores promedio \pm EE de las variables MO, densidad aparente (DA), contenido de humedad (HUM), Cl-a, y resistencia a la torsión (EC) para los distintos tratamientos. CCL+CF= parcelas con clausura y con fertilizante, CCL+SF= parcelas con clausura sin fertilizante, SCL+SF= parcelas sin clausura y sin fertilizante, SCL+CF= parcelas sin clausura y con fertilizante.

	SCL+SF	CCL+SF	SCL+CF	CCL+CF
MO (%)	8,18 \pm 0,31	8,37 \pm 0,18	8,47 \pm 0,2	8,57 \pm 0,26
DA (g cm^{-3})	0,71 \pm 0,03	0,55 \pm 0,04	0,74 \pm 0,07	0,55 \pm 0,04
HUM (%)	47 \pm 0,68	55,79 \pm 0,82	46,21 \pm 1,47	53,95 \pm 2,17
Cl-a ($\mu\text{g cm}^{-2}$)	5,86 \pm 0,61	4,33 \pm 1,09	6,96 \pm 1,02	3,17 \pm 0,79
EC (kg cm^{-2})	0,52 \pm 0,26	0,44 \pm 0,26	0,56 \pm 0,27	0,46 \pm 0,11

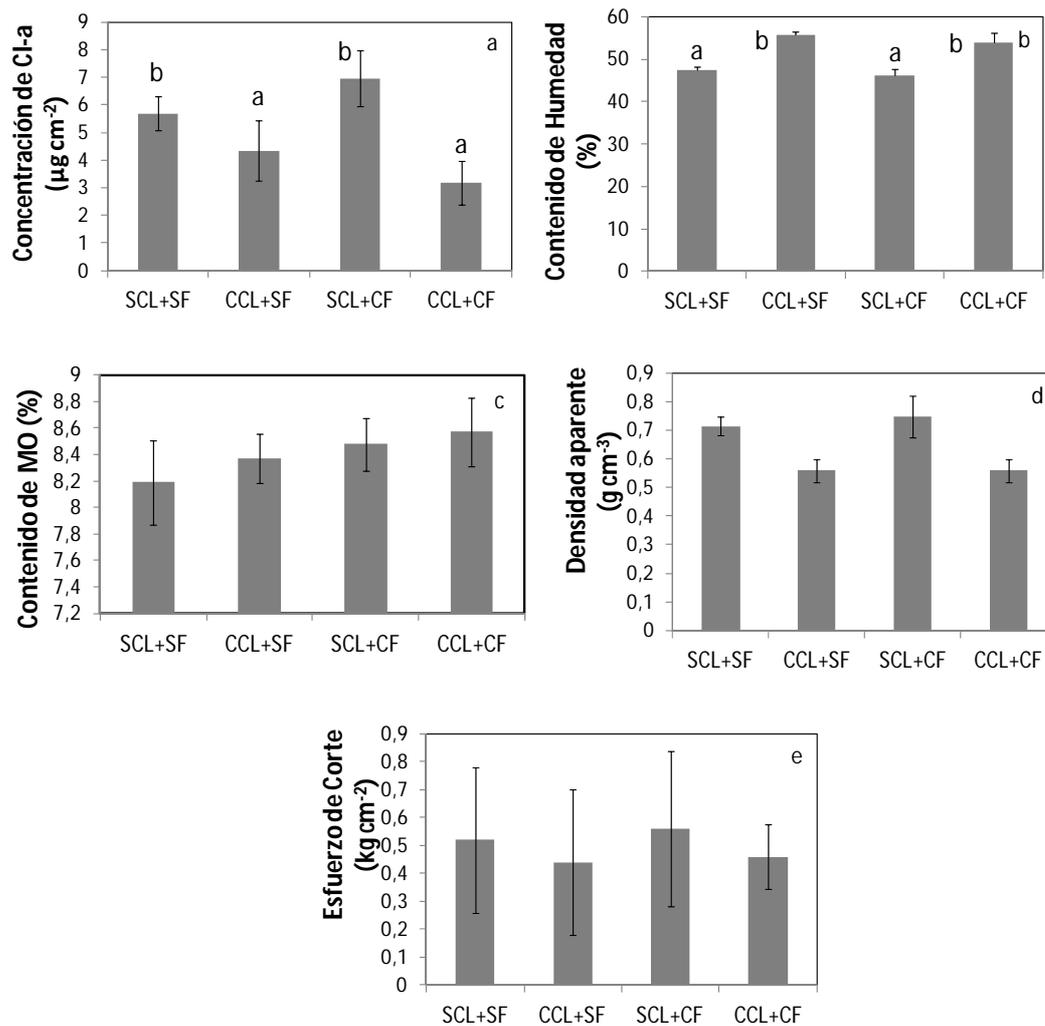


Figura 5.3.1.5. Valores promedio \pm EE de (a) la concentración de Cl-a, (b) el contenido de humedad, (c) contenido de MO, (d) la densidad aparente, (e) el esfuerzo de corte, (n=5). Letras distintas indican diferencias significativas, ANOVA de dos vías ($p < 0,05$, n=5). CCL+CF= parcelas con clausura y con fertilizante, CCL+SF= parcelas con clausura y sin fertilizante, SCL+SF= parcelas sin clausura y sin fertilizante, SCL+CF= parcelas sin clausura y con fertilizante.

5.3.2. Respuestas en el cangrejal

5.3.2.1. Comunidad macrobentónica

La composición taxonómica de los distintos tratamientos se presenta en la tabla 5.3.2.1. De acuerdo a los resultados de los ANOVAs de dos vías, no se encontraron diferencias significativas entre tratamientos, ni interacciones entre los factores para ninguno de los grupos taxonómicos registrados. Estos resultados se presentan en la tabla 5.3.2.2. Por lo tanto, lo que se describe a continuación son sólo las tendencias encontradas para los grupos más representativos.

En todos los tratamientos estuvieron presentes *Laeonereis culveri* (figura 5.3.2.1a), nematodos (figura 5.3.2.1b), ostrácodos (figura 5.3.2.1c) y *Polydora* sp. Foraminíferos y *Capitella capitata* sólo se registraron en parcelas fertilizadas sin clausurar. *Neohelice granulata*, apareció en todas las parcelas sin clausura, tanto fertilizadas como no fertilizadas pero, obviamente no apareció en las parcelas en las que fue excluido, es decir que la clausura resultó efectiva.

Tabla 5.3.2.1. Densidades \pm EE de los grupos taxonómicos registrados en cada uno de los tratamientos.

	CON CLAUSURA	SIN CLAUSURA
CON FERTILIZACIÓN		
<i>L. culveri</i>	687 \pm 381	611 \pm 299
<i>N. granulata</i>	-	152 \pm 72
Nematodos	178 \pm 86	50 \pm 31
<i>Polydora</i> sp.	50 \pm 50	-
Ostrácodos	127 \pm 98	76 \pm 50
Foraminíferos	-	127 \pm 98
<i>C. capitata</i>	-	25 \pm 25
SIN FERTILIZACIÓN		
<i>L. culveri</i>	458 \pm 215	458 \pm 195
<i>N. granulata</i>	-	76 \pm 31
Nematodos	76 \pm 50	25 \pm 25
<i>Polydora</i> sp.	51 \pm 51	50 \pm 50
Ostrácodos	152 \pm 74	50 \pm 31
Foraminíferos	-	-
<i>C. capitata</i>	-	-

Tabla 5.3.2.2. Se indican los resultados de los ANOVAs de dos vías para los grupos taxonómicos registrados en todos los tratamientos, $p < 0,05$, $n=5$.

Taxa	Clausuras		Fertilización		Interacción	
	$F_{(1,16)}$	p	$F_{(1,16)}$	p	$F_{(1,16)}$	p
<i>L. culveri</i>	0,04	0,83	0,17	0,68	0,07	0,79
<i>N. granulata</i>	-	-	3,19	0,43	-	-
Nematodos	2,27	0,12	1,39	0,26	0,5	0,49
<i>Polydora</i> sp.	-	-	0,33	0,57	-	-
Ostrácodos	0,68	0,42	0,049	0,83	0,22	0,64
Foraminíferos	-	-	1,66	0,22	-	-
<i>C. capitata</i>	-	-	1	0,33	-	-

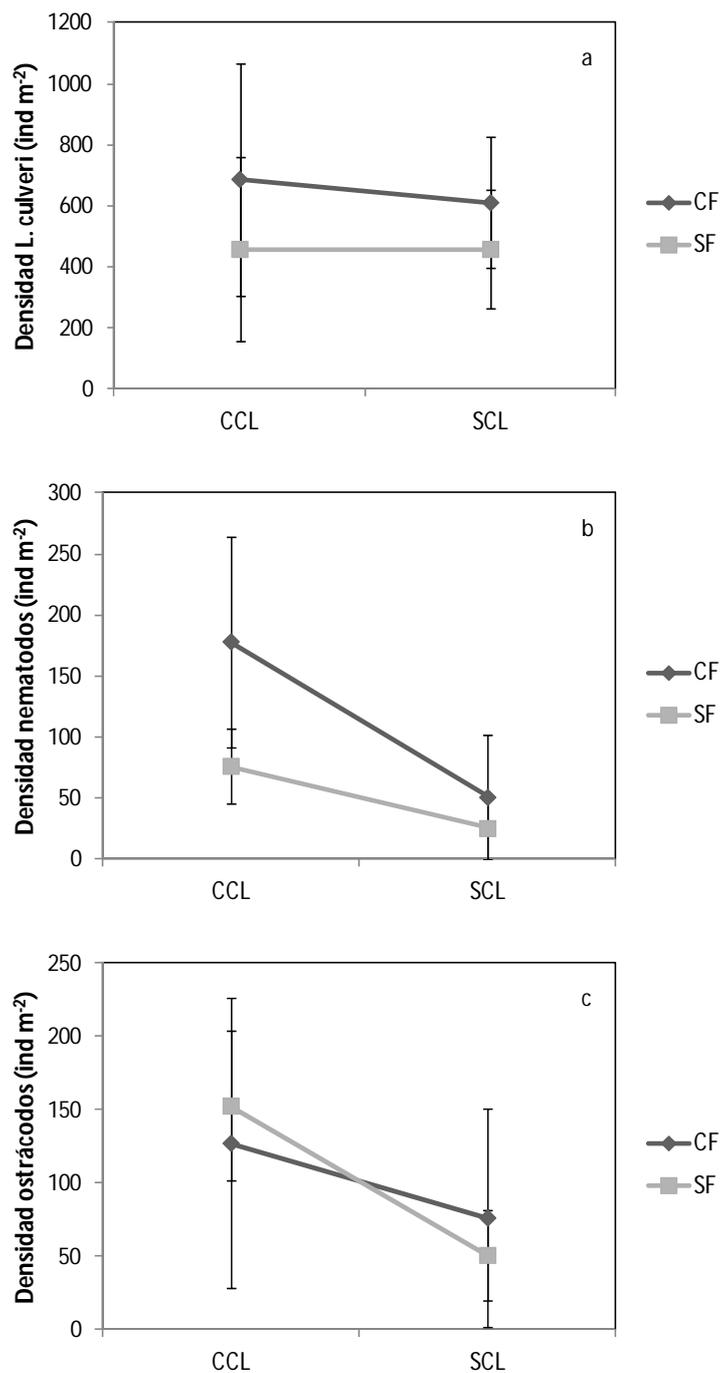


Figura 5.3.2.1. Densidad promedio \pm EE (a) *L. culveri*, (b) nematodos, (c) ostrácodos para cada tratamiento (n=5). CCL= parcelas con clausura, SCL= parcelas sin clausura, SF= parcelas sin fertilizante, CF= parcelas con fertilizante.

El ANOVA de una vía llevado a cabo para evaluar si la densidad de *N. granulata* en las parcelas sin fertilizar y las parcelas fertilizadas era diferente estadísticamente probó que no existen diferencias significativas ($F_{(1,8)}=0,9$; $p=0,37$). Aunque la tendencia encontrada resulta interesante, ya que la densidad en las parcelas

fertilizadas se duplica respecto de las parcelas sin fertilizar (Figura 5.3.2.2). Observamos que se mantiene la tendencia encontrada en el capítulo 4 de esta tesis.

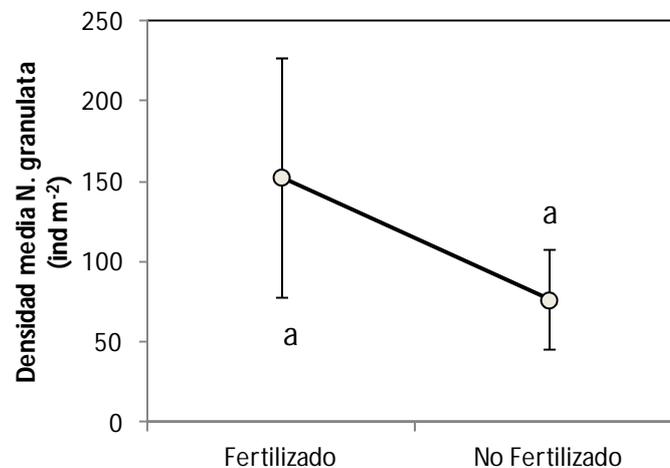


Figura 5.3.2.2. Densidad promedio \pm EE de *N. granulata* en parcelas fertilizadas y parcelas sin fertilizar. Letras iguales indican resultados NS, ANOVA de una vía ($p < 0,05$, $n = 5$).

Al observar los resultados del ANOSIM vemos que no hay diferencias significativas entre muestras por efectos de la fertilización ($R_{\text{global}} = -0,12$; $p = 0,94$), ni debidas a las clausuras ($R_{\text{global}} = 0,004$; $p = 0,46$). Si consideramos la resolución del nm-MDS vemos que las muestras de cada tratamiento se encuentran entremezcladas, es decir que la diferenciación entre ellas es escasa (figura 5.3.2.3). Esto también es evidente si consideramos los porcentajes de similitud entre tratamientos. Se ve que las que más se diferenciaron fueron las parcelas sin clausuras y sin fertilizar de las parcelas con clausuras (64,83%). Los grupos taxonómicos que más contribuyeron a estas diferencias fueron *L. culveri* (36,11%), *N. granulata* (17,57%, que por supuesto no se encontraron en las clausuras), ostrácodos (17,01%), nematodos (15,44%) y *Polydora* sp. (6,85%). Mientras que las diferencias entre las parcelas sin clausurar y sin fertilizar y las parcelas fertilizadas fueron de 58,63%. En este caso los porcentajes con los que aportaron los distintos grupos fueron los siguientes: *L. culveri* (37,56%), ostrácodos (19,78%), nematodos (17,69%), *N. granulata* (9,81%) y *Polydora* sp. (7,71%).

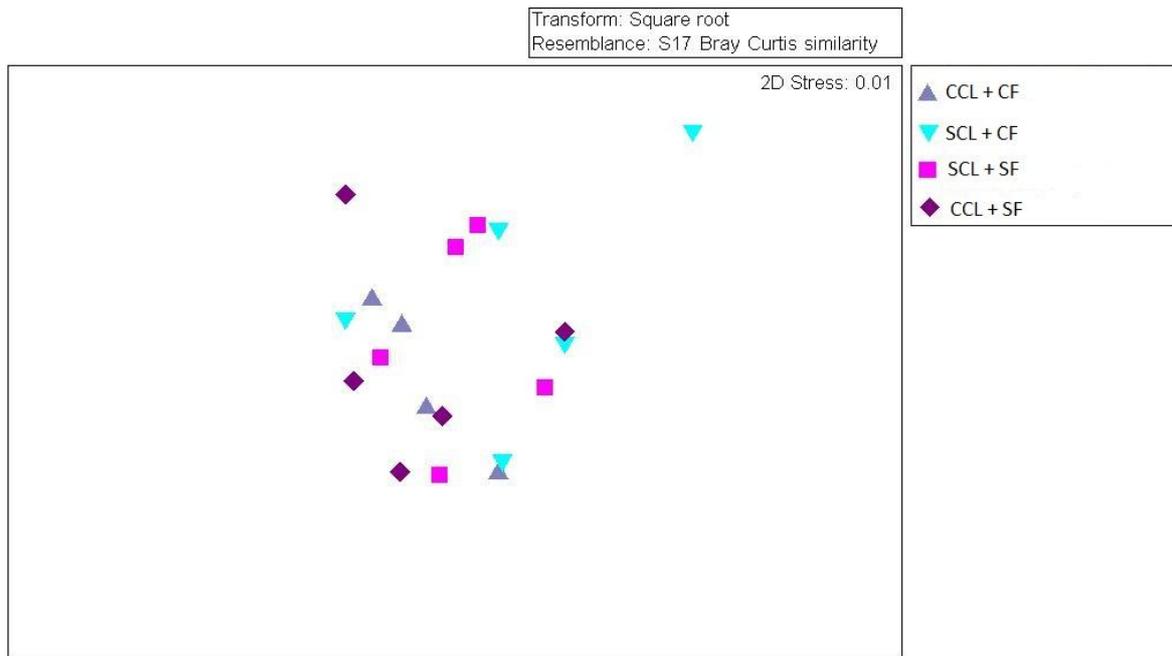


Figura 5.3.2.3. Análisis nm-MDS de la composición de las comunidades bentónicas de los cuatro tratamientos. El análisis está basado en una matriz de similitud mediante el índice de Bray Curtis. En la esquina superior derecha del recuadro se indica el grado de ajuste del método (stress de Kruskal). CCL+CF= parcelas con clausura y con fertilizante, CCL+SF= parcelas con clausura sin fertilizante, SCL+SF= parcelas sin clausura y sin fertilizante, SCL+CF= parcelas sin clausura y con fertilizante.

5.3.2.2. Propiedades del sedimento y concentración de clorofila *a*

Para las variables contenido de MO, densidad aparente, contenido de humedad y concentración de Cl-*a*, los ANOVAs de dos vías no evidenciaron diferencias entre los dos niveles de fertilización, ni entre los niveles de clausuras. Tampoco hubo interacción entre los factores principales. Los resultados de estos análisis se muestran en la tabla 5.3.2.3.

Para las variables mencionadas anteriormente sólo se encontraron las siguientes tendencias: el contenido de MO fue mayor en las parcelas fertilizadas sin clausurar ($8,11 \pm 0,37 \%$), y fue mínimo en las parcelas con clausuras y sin fertilizantes ($7,29 \pm 0,1\%$) (figura 5.3.2.4 a). Por su parte, la densidad aparente presentó el mayor promedio en las parcelas sin clausuras y sin fertilizar ($0,9 \pm 0,01 \text{ g cm}^{-3}$) y mínimo en las parcelas clausuradas y fertilizadas ($0,81 \pm 0,04 \text{ g cm}^{-3}$) (figura 5.3.2.4 b). El contenido de humedad en el sedimento fue mayor en las parcelas clausuradas y fertilizadas ($43,14 \pm 1,14\%$), mientras que el menor valor se registró en las parcelas sin clausuras y sin fertilizar ($38,78 \pm 1,12\%$) (figura 5.3.2.4 c). La concentración de Cl-*a* en la superficie

del sedimento en general presentó valores bajos. Aunque las diferencias no fueron significativas, los valores promedio mayores se registraron en las parcelas fertilizadas con o sin clausuras y los menores valores se obtuvieron en las parcelas sin fertilizar (figura 5.3.2.4 e). El ANOVA de dos vías sí mostró diferencias para la resistencia a la torsión (figura 5.3.2.4 d). Las parcelas sin clausuras (con o sin fertilizante) fueron significativamente más resistentes a la torsión ($F_{(1,16)}=7,78$; $p=0,01$). Sin embargo, no se encontraron diferencias entre los niveles de fertilización ($F_{(1,16)}=0,22$; $p=0,63$), ni se registraron interacciones entre los factores principales ($F_{(1,16)}=0,88$; $p=0,36$).

Tabla 5.3.2.3. Se indican los resultados de los ANOVAs de dos vías para MO, densidad aparente (DA), contenido de humedad (HUM), resistencia a la torsión (EC) y Cl-a. Los asteriscos (**) indican diferencias altamente significativas, ANOVA de dos vías ($p<0,05$, $n=5$).

	Clausuras		Fertilización		Interacción	
	$F_{(1,16)}$	p	$F_{(1,16)}$	p	$F_{(1,16)}$	p
MO (%)	0,22	0,64	0,009	0,92	0,011	0,92
DA (g cm^{-3})	1,01	0,33	1,01	0,33	0,01	0,92
Hum (%)	2,11	0,16	2,09	0,16	0,25	0,61
EC (kg cm^{-2})	7,78	0,01**	0,23	0,63	0,88	0,36
Cl-a ($\mu\text{g cm}^{-2}$)	0,58	0,45	0,96	0,34	0,005	0,94

Tabla 5.3.2.4. Valores promedio \pm EE de las variables MO, densidad aparente (DA), contenido de humedad (HUM), resistencia a la torsión (EC) y Cl-a para los distintos tratamientos. CCL+CF= parcelas con clausura y con fertilizante, CCL+SF= parcelas con clausura sin fertilizante, SCL+SF= parcelas sin clausura y sin fertilizante, SCL+CF= parcelas sin clausura y con fertilizante.

	SCL+SF	CCL+SF	SCL+CF	CCL+CF
MO (%)	8,04 \pm 0,28	7,29 \pm 0,1	8,11 \pm 0,37	7,92 \pm 0,41
DA (g cm^{-3})	0,9 \pm 0,01	0,86 \pm 0,06	0,83 \pm 0,07	0,81 \pm 0,04
HUM (%)	38,78 \pm 1,12	41,73 \pm 1,83	41,72 \pm 1,75	43,14 \pm 1,14
EC (kg cm^{-2})	3,84 \pm 1,61	2,56 \pm 1,65	4,82 \pm 1,6	2,24 \pm 1,28
Cl-a ($\mu\text{g cm}^{-2}$)	2,02 \pm 0,26	1,16 \pm 0,28	2,97 \pm 1,61	2,25 \pm 1,24

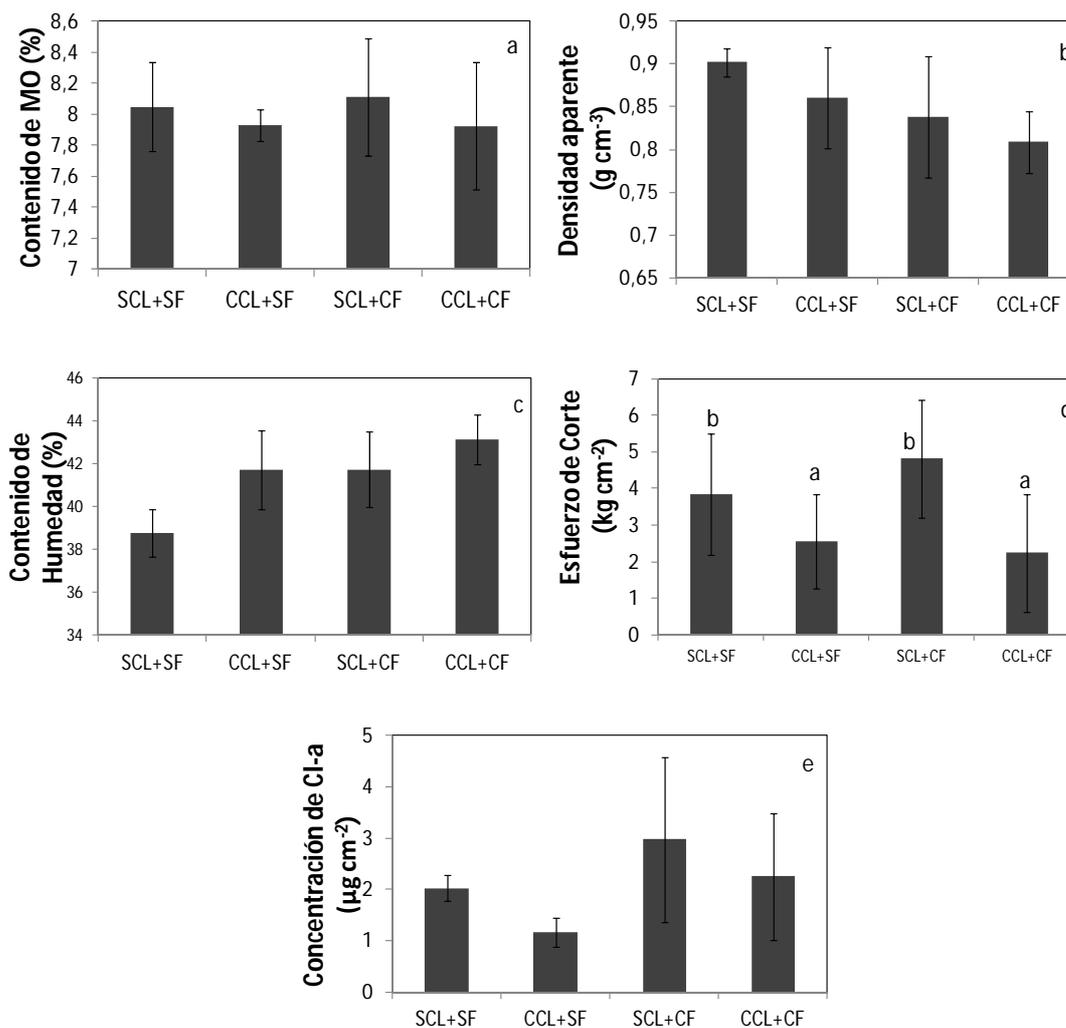


Figura 5.3.2.4. Valores promedio \pm EE para los distintos tratamientos de (a) contenido de MO, (b) densidad aparente, (c) contenido de humedad, (d) esfuerzo de corte y (e) concentración de Cl-a. Letras distintas indican diferencias significativas, ANOVA de dos vías ($p < 0,05$, $n=5$). CCL+CF= parcelas con clausura y con fertilizante, CCL+SF= parcelas con clausura sin fertilizante, SCL+SF= parcelas sin clausura y sin fertilizante, SCL+CF= parcelas sin clausura y con fertilizante.

5.4. DISCUSIÓN

5.4.2. Respuestas en el poliquetal

La exclusión de predadores tuvo un efecto contundente y altamente significativo sobre la composición cualitativa y cuantitativa de la fauna bentónica del poliquetal. En las parcelas sometidas a tratamiento de clausura, los nematodos pasaron de ser un elemento inconspicuo de la comunidad bentónica, a ser el grupo taxonómico con mayores abundancias. Este trabajo estuvo enfocado principalmente en la composición de los organismos macrobentónicos. Los nematodos, que representan una fracción importante del meiobentos, fueron intensamente muestreados en los experimentos descritos en este capítulo. De alguna manera quedaron más fácilmente retenidos en el tamiz de 0,5 mm. Es posible que al aumentar su densidad se entremezclaran con mayor facilidad entre restos vegetales o en los agregados de sedimento. Otra posibilidad es que su biomasa individual fuera mayor y por tal motivo pudieran quedar retenidos en el tamiz.

Los componentes de meiobentos son una fracción importante de la dieta del macrobentos (Bell y Coull 1978). No es extraño, entonces, que la exclusión de cangrejos y otros predadores haya liberado la presión sobre los nematodos, permitiendo una marcada explosión en el número de individuos. Otros autores también han señalado las altas tasas de reproducción de los nematodos, característica que convierte al grupo en un elemento clave a ser evaluado en los estudios de clausuras (Michiels y Traunspurger 2005), ya que en escasa cantidad de tiempo es posible ver resultados. Esto reduce los períodos de tiempo de instalación de las clausuras, lo que a su vez disminuye potenciales alteraciones debidas a su presencia. Un resultado similar al obtenido en nuestro trabajo fue descrito por Bell (1980), quien encontró aumentos en la densidad de nematodos en estudios de exclusión de predadores en marismas en Carolina del Sur.

Los ensambles de microalgas que componen el biofilm son considerados una fuente de alimentación por excelencia para los nematodos de vida libre (Peters et al. 2007). Majdi et al. (2011) encontraron que la distribución de los nematodos en el sedimento está correlacionada positivamente con la concentración de *Cl-a*, lo que sostuvo su hipótesis de que altas concentraciones de microalgas favorecen el desarrollo de los nematodos. Considerando la estructura trófica del sistema bajo clausura, se observó un claro efecto de cascada (Carpenter et al. 1985, Silliman y Bertness 2002) en

el que, al reducir la intensidad de predación sobre los nematodos se aumentó indirectamente la presión de herbivoría sobre las microalgas bentónicas. Este efecto queda en evidencia a partir de la reducción significativa en la concentración de *Cl-a* de los sedimentos, en forma concomitante al aumento en la densidad de nematodos. De manera diferente pero con resultados concordantes. Armitage y Fong (2004) demostraron que altas densidades de herbívoros produjeron reducciones en la biomasa de cianobacterias en sitios enriquecidos con nutrientes en un experimento realizado en planicies de marea en el sur de California, en el que se testearon la adición de nutrientes y la inclusión de diferentes densidades de herbívoros. En tanto, Deegan et al. (2007) encontraron respuestas a la adición de nutrientes más intensas en sitios donde la densidad de predadores era menor.

Otro efecto que se observó asociado a la exclusión de predadores fue la disminución significativa en la abundancia de ostrácodos y del poliqueto *L. culveri*. Estas disminuciones estuvieron siempre relacionadas con los aumentos en las densidades de nematodos, sugiriendo un efecto negativo de este último grupo sobre los taxones dominantes en el ambiente natural, en presencia de predadores. No resulta simple definir la naturaleza de las interacciones entre estos grupos, pero en el caso particular de *L. culveri* y de muchas especies de ostrácodos, se trata de alimentadores de depósito, que comparten la fuente de alimento con los nematodos (McIntyre 1969, Albertelli et al. 1999). Las interacciones entre la meiofauna y los poliquetos dependen en cierta medida del grado de similitud entre los requerimientos alimenticios y la preferencia de hábitats entre las especies, y pueden incorporar una variedad de mecanismos que los regulen además de la predación. En este escenario, se propone que la competencia por explotación o por interferencia sería el mecanismo dominante de la interacción (Alongi y Tenore 1985). Los nematodos, debido a su alta tasa de reproducción y rápida respuesta poblacional frente a un aumento en la disponibilidad de recursos, tendrían una ventaja competitiva frente a poliquetos, especialmente y posiblemente algunas especies de ostrácodos, lo que resultaría finalmente en una reducción de las abundancias de estos últimos grupos.

Un efecto interesante de las clausuras, aunque los resultados no pudieron testearse estadísticamente, fue la completa ausencia de *Polydora* sp. y bivalvos en los tratamientos en los que los predadores tuvieron acceso y su presencia en las clausuras, aunque en bajas densidades. La variación anual en las densidades de *Polydora* sp.,

evaluada en el capítulo 2 mostró que su mayor abundancia en el poliquetal se produjo durante el invierno, pero no se registraron individuos en este ambiente durante el verano. En cuanto a los bivalvos, nunca fueron registrados en el período de estudio. La presencia de individuos de estos grupos taxonómicos exclusivamente en parcelas bajo clausura sugiere que la predación sería un mecanismo importante en el control de sus abundancias en el poliquetal, al menos durante el verano.

En contraposición con los resultados obtenidos para el efecto de las clausuras, el efecto del agregado de nutrientes no generó cambios significativos en la composición de las comunidades, ni se observó interacción entre fertilización y clausuras, a pesar de las elevadas dosis de N empleadas. Los efectos de la fertilización, sin embargo, se insinúan en las densidades de *L. culveri*, ostrácodos, nematodos, *Eteone* sp. y *C. capitata*, que fueron más abundantes en las parcelas fertilizadas, con o sin clausuras. Se observó, además, una tendencia al aumento en el contenido de materia orgánica en los sedimentos de las parcelas fertilizadas, pero ninguna de estas diferencias fue estadísticamente significativa.

Estas evidencias sugieren un dominio de los controles *top-down* en el poliquetal, a través del cual se minimizan los efectos del aporte de nutrientes al sistema. Ante el enriquecimiento generado por la adición de fertilizantes, en un sistema dominado por controles *bottom-up*, se esperaría una estimulación de la productividad primaria y un aumento en la biomasa de microalgas, que se vería reflejado en el contenido de Cl-a en el sedimento. En el ambiente estudiado, en cambio, aparecen los nematodos como un elemento clave en la transferencia del exceso de nutrientes inorgánicos hacia niveles tróficos superiores, que finalmente exportan el material fuera del sistema bentónico. En las clausuras, cuando se interrumpe este mecanismo de transferencia, se hace evidente la importancia de este grupo taxonómico en el ciclo de la materia dentro del poliquetal.

Finalmente, existe una consideración experimental que cabe señalar. En estudios en los que se utilizan clausuras para la exclusión de predadores, es fundamental considerar la posibilidad de alteraciones debidas a la presencia de la clausura en sí misma. El tamaño de poro de la malla usada para confeccionar la clausuras fue seleccionada en función de poder excluir cangrejos además de aves y peces. No obstante, es posible que el tamaño haya sido demasiado pequeño y que haya funcionado como una trampa de sedimento y materia orgánica, o que haya reducido el flujo de la marea (Posey et al. 2006). En este trabajo, no se hallaron diferencias significativas en

los parámetros físicos registrados, excepto aumentos significativos del contenido de humedad dentro de las clausuras. Esto podría haber favorecido el desarrollo de microalgas, ya que pudo disminuir los efectos de la desecación típica del periodo estival. Sin embargo, las concentraciones de Cl-*a* fueron significativamente menores dentro de las clausuras, por lo que se asume que el disturbio generado por la instalación de la malla fue mínimo comparado con el efecto de la clausura.

5.4.2. Respuestas en el cangrejal

A diferencia de lo observado en el poliquetal, la exclusión de predadores no tuvo efectos contundentes en el cangrejal. Tampoco se detectaron efectos significativos de la adición de nutrientes sobre la comunidad macrobentónica y esto coincide con estudios similares realizados en otros ambientes (Wiltse et al. 1984, Posey et al. 2002, Johnson 2008). Sin embargo, los cangrejos cavadores duplicaron su densidad en las parcelas fertilizadas. Aunque las diferencias no fueron significativas, esta tendencia se observó también en los resultados del capítulo anterior, obtenidos a partir de un experimento independiente al presentado en este capítulo. Con una tendencia similar, la concentración de Cl-*a* no presentó diferencias significativas entre los tratamientos, pero los promedios fueron mayores en las parcelas fertilizadas, con y sin clausuras. Esto podría indicar una preferencia de *N. granulata* por los sectores donde la biomasa de microalgas bentónicas es mayor, ya que por tratarse de una especie muy móvil (Spivak et al. 1994) puede desplazarse fácilmente entre parcelas fertilizadas y no fertilizadas, lo que aumenta la probabilidad de captura en aquellos sitios en los que el cangrejo pasa más tiempo.

Neohelice granulata es una especie detritívora y omnívora que aprovecha distintos recursos, entre ellos sedimentos con alto contenido de MO. A partir de trabajos realizados en marismas de la región, se propuso que este cangrejo ejercería un importante efecto negativo sobre las abundancias de otras especies de la macrofauna e incluso sería predador de otros invertebrados, como los poliquetos (Iribarne et al. 1997). En este trabajo se registraron densidades similares (exactamente la misma densidad media) de *L. culveri* dentro y fuera de las clausuras, de modo que no existen evidencias de que, en este ambiente en particular, la presencia de *N. granulata* tenga algún efecto negativo sobre *L. culveri*.

En el capítulo 2, sin embargo, se encontró que las densidades de *L. culveri* son significativamente menores en el cangrejal, especialmente en verano. Si se descarta un efecto negativo de cangrejos y otros predadores, debe existir algún otro factor que determina las menores abundancias de *L. culveri* en el cangrejal. De acuerdo a la posición del cangrejal en la planicie, en la elevación correspondiente a las pleamares ordinarias, el tiempo de exposición aérea es de muchas horas diarias e incluso varios días seguidos durante un periodo de sicigia-cuadratura. Es probable que este grupo no tolere la desecación durante largos períodos de tiempo (Omena y Amaral 2000), especialmente durante el verano que es cuando se llevó a cabo la experiencia. En este escenario, serían las restricciones del ambiente físico las que controlan las abundancias de *L. culveri* en el cangrejal y no las interacciones biológicas. Sin embargo, aunque sólo se trate de una tendencia sin significación estadística, este poliqueto fue más abundante en las parcelas fertilizadas, donde también fue mayor el contenido de clorofila, lo que permite especular sobre cierta limitación por la disponibilidad de alimento.

En cuanto a las microalgas bentónicas, en el capítulo 2 se encontraron concentraciones de *Cl-a* mayores en el poliquetal a lo largo del año, pero las diferencias se acentuaron en verano, con valores significativamente menores en el cangrejal, en coincidencia con las mayores densidades de *N. granulata*. Esta observación permitía plantear la conjetura de que el cangrejo cavador ejercía un efecto negativo sobre las comunidades de algas, ya sea por consumo directo o por efecto de la bioturbación (Armitage y Fong 2004). Los resultados del experimento que se informa en este capítulo, muestran que los contenidos de *Cl-a* en el sedimento no se ven afectados por la exclusión de cangrejos y, por lo tanto, no existen evidencias para apoyar la suposición de que esta especie regula la biomasa de microalgas en el cangrejal, en verano. Del mismo modo que en el caso de *L. culveri*, las restricciones físicas del ambiente, en particular la desecación y el aumento de la salinidad en el agua intersticial, acentuados en los meses estivales, pueden ser condicionantes de un menor desarrollo de biomasa algal. En forma análoga a la densidad de poliquetos, también fue mayor el valor medio del contenido de *Cl-a* en las parcelas fertilizadas, aunque las diferencias no fueron significativas.

Considerando los resultados en conjunto, puede decirse que las restricciones del ambiente físico parecen ser determinantes de la dinámica del cangrejal en verano. A diferencia del poliquetal, son los controles *bottom-up* y no la regulación de los niveles

tróficos superiores los que parecen tener alguna influencia en los valores medios, pero la gran variabilidad entre unidades experimentales hace imposible detectar diferencias significativas. Esta variabilidad está dada, en gran medida, por variaciones microtopográficas entre las parcelas que, en este rango de elevaciones, determinan importantes diferencias en el grado de exposición aérea de las unidades. Esto coincide con otros trabajos llevados a cabo a lo largo de gradientes ambientales, en los que se describe una intensificación de los efectos de las interacciones biológicas hacia el lado favorable del gradiente, mientras que en el extremo desfavorable es la tolerancia al stress físico la que determina la estructura de las comunidades (Menge 1976, Menge et al. 2002).

CAPÍTULO 6

CONSIDERACIONES FINALES



6. Consideraciones finales

6.1. Síntesis de los resultados más relevantes

A partir de los resultados obtenidos durante el desarrollo de esta tesis se incrementaron los conocimientos existentes acerca de los patrones y procesos que definen a las planicies de marea del sector interno del Canal Principal. Desde la perspectiva de su estructura y funcionamiento ecológico, en las planicies de marea no vegetadas del área de estudio pueden definirse dos subsistemas claramente diferenciados: el cangrejal, en el sector más elevado de la planicie, justo por debajo de la marisma y el poliquetal, a menor elevación. De acuerdo a los resultados expuestos en el capítulo 2, se puede afirmar que los dos ambientes están caracterizados por distintos ensamblajes de macrofauna bentónica y que presentan dinámicas estacionales bien diferenciadas. El cangrejal y el poliquetal tienen, además, notables diferencias desde el punto de vista de las características del ambiente físico, como la composición granulométrica de los sedimentos, su contenido de humedad, densidad aparente y resistencia a la torsión. Su posición relativa con respecto al rango de mareas determina distintos niveles de exposición aérea y, en consecuencia, distintos niveles de estrés por desecación o hipersalinidad.

Además del claro patrón espacial descrito, los patrones temporales encontrados sugieren que las dinámicas bentónica y pelágica están estrechamente acopladas. Los patrones de actividad estudiados se caracterizaron por una escasa actividad de *N. granulata*, altas densidades de poliquetos y gran cantidad de microalgas bentónicas en el invierno, todos factores que han sido reconocidos como promotores de la estabilidad del sedimento. La reducción de la turbidez en invierno, a su vez, ha sido señalada como un disparador de la floración invernal de fitoplancton que caracteriza al estuario de Bahía Blanca. De acuerdo a los resultados obtenidos en las incubaciones en microcosmos, luego de la floración, el compartimiento bentónico participa de la remineralización de la materia orgánica que se deposita sobre la superficie del sedimento y contribuye a la recuperación de los niveles de nutrientes en la columna de agua.

A partir de los experimentos de fertilización descritos en el capítulo 4, se observó que la adición de nutrientes no tiene efectos significativos sobre la composición de las comunidades bentónicas, ni sobre los flujos bentónicos de nutrientes. A pesar de las elevadas concentraciones de nutrientes que se utilizaron, sólo se insinuaron algunas

tendencias, como el aumento en la densidad de *N. granulata* en los sectores fertilizados, pero las diferencias no fueron significativas y hubo alta variabilidad entre sitios. Es posible que el sistema sea capaz de soportar cargas elevadas de nutrientes sin que se produzcan grandes cambios en su estructura y funcionamiento ecológico, al menos para la composición de la macrofauna bentónica y los flujos de nutrientes. Por tratarse de un ambiente naturalmente eutrófico, es posible que el sistema cuente con mecanismos naturales de regulación que contribuyan a mantener la estabilidad y aumenten su potencial para neutralizar o amortiguar los efectos de la eutroficación. En este escenario, se plantea la hipótesis de que los excesos de nutrientes se transfieren eficientemente a los niveles tróficos superiores y éstos los exportan del sistema. De este modo, los controles tróficos otorgarían resistencia frente al enriquecimiento con nutrientes, permitiendo mantener las condiciones naturales del sistema.

De acuerdo a los resultados obtenidos del experimento de campo que involucró la adición de nutrientes y la exclusión de predadores en simultáneo se observó que, al menos durante el verano, los controles tróficos son un elemento clave en la dinámica del poliquetal, pero tienen poca importancia en el cangrejal. Si bien *N. granulata* es considerado un ingeniero ecosistémico, debido a su capacidad para remover grandes cantidades de sedimento, su acción parece tener más consecuencias sobre el ambiente pelágico que sobre el bentónico. El efecto directo de la bioturbación es un aumento de la turbidez, que limita la penetración de la luz en la columna y determina condiciones desfavorables para el fitoplancton. Sin embargo, en el cangrejal, la exclusión de *N. granulata* no produjo cambios significativos en la composición de la comunidad bentónica, sugiriendo que el estrés generado por las condiciones físicas del ambiente es un factor más importante que los controles tróficos.

Con respecto a los controles *bottom-up* en el cangrejal, se insinuó una respuesta al enriquecimiento reflejada en concentraciones mayores de *Cl-a* en las parcelas fertilizadas, pero los efectos no fueron significativos. Considerando que el experimento se llevó a cabo durante el verano, la posición del cangrejal dentro del rango de mareas y la cantidad de horas diarias de exposición aérea determinan altas tasas de evaporación en este ambiente. Se propone, entonces, que la desecación, el desarrollo de altas salinidades en el agua intersticial y las altas temperaturas serían los factores que estructuran las comunidades bentónicas en el cangrejal, disminuyendo la importancia, tanto de los controles *top-down*, como de los controles *bottom-up* (figura 6.1.1).

En el poliquetal, en cambio, donde el estrés abiótico es menos importante, se observó un fuerte efecto de la exclusión de predadores, lo que sugiere que los controles tróficos son un proceso clave en la estructuración de la comunidad. Los controles *top-down* de la cadena trófica se ponen en evidencia con la explosión en la abundancia de nematodos, al liberarse de la presión por predación de *N. granulata*, peces y aves. Este aumento tiene un impacto negativo en la concentración de la Cl-a, que es menor dentro de las clausuras, posiblemente por un incremento del consumo por parte de los nematodos. En forma concomitante, otros grupos como los ostrácodos y *L. culveri* disminuyen su abundancia frente a la exclusión de los predadores, indicando una potencial relación de competencia con los nematodos (figura 6.1.2).

6.2. Alcance y limitaciones

Gran parte de las limitaciones en la interpretación de los resultados obtenidos se deben a que los experimentos de campo de los capítulos 4 y 5 fueron realizados exclusivamente en verano. Al plantear los diseños experimentales, considerando el tiempo y los recursos disponibles para el desarrollo de esta tesis, se optó por realizar las clausuras en verano, ya que la actividad de *N. granulata* es máxima y los antecedentes bibliográficos sugerían un rol clave esta especie. Lamentablemente, no resultó posible repetir los experimentos en invierno, pero es posible que las respuestas en el cangrejal sean diferentes al disminuir el estrés ambiental que producen las altas tasas de evaporación estivales.

Otro factor a tener en cuenta fue la restricción del estudio a la macrofauna y la utilización de la abundancia de individuos como variable, sin considerar la biomasa. La meiofauna demostró ser una fracción muy importante en la dinámica del ambiente bentónico en conjunto y marcó diferencias significativas entre tratamientos a pesar de estar submuestreada, debido al tamaño de poro del tamiz utilizado. En ciertos casos, particularmente con los nematodos, los aumentos de las abundancias registradas podrían deberse a un mayor tamaño corporal y una mayor tasa de retención de individuos en el tamiz. Por otro lado, muchas interacciones positivas y negativas entre especies se reflejan, no tanto en las abundancias de individuos, sino en sus biomásas individuales. Al considerar únicamente el número de individuos se estaría perdiendo una parte importante de la información.

A partir de la experiencia obtenida y como línea de trabajo a futuro, se propone llevar a cabo estudios más detallados, con el fin de determinar los mecanismos

específicos de interacción entre las especies del macro y meiobentos del poliquetal. A partir de experimentos controlados, sería posible establecer qué tipo de competencia es la que domina la interacción entre ostrácodos, *L. culveri* y los nematodos u otras especies de la meiofauna que no fueron consideradas en esta tesis. En el cangrejal, es interesante notar que las unidades experimentales fueron siempre las que mostraron mayor variabilidad entre ellas. Si se consideran los rangos de elevación (figura 2.3.2, capítulo 2) se ve claramente que todos los sitios del poliquetal tienen un régimen de inundación similar, con dos periodos diarios de exposición y dos de inundación. En el cangrejal, en cambio, diferencias de pocos centímetros en elevación determinan condiciones de exposición muy diferentes y, por lo tanto, distinto grado de estrés ambiental. Una mejor discriminación de los factores que estructuran a estas comunidades podría lograrse a partir de una selección mucho más estricta de los sitios, controlando en forma más precisa la frecuencia de inundación, o generando en mesocosmos condiciones fijas de exposición y temperatura.

Las firmas de isótopos estables de nitrógeno y carbono pueden contribuir al conocimiento del origen y vías de transformación de la materia orgánica en las redes tróficas. A futuro, sería interesante aplicar esta herramienta, en paralelo a los experimentos de campo o mesocosmos, incluyendo en el análisis las firmas isotópicas de los productores primarios y los distintos consumidores, detritívoros y predadores superiores. De este modo se podrían estudiar con más detalle las relaciones tróficas entre las especies involucradas.

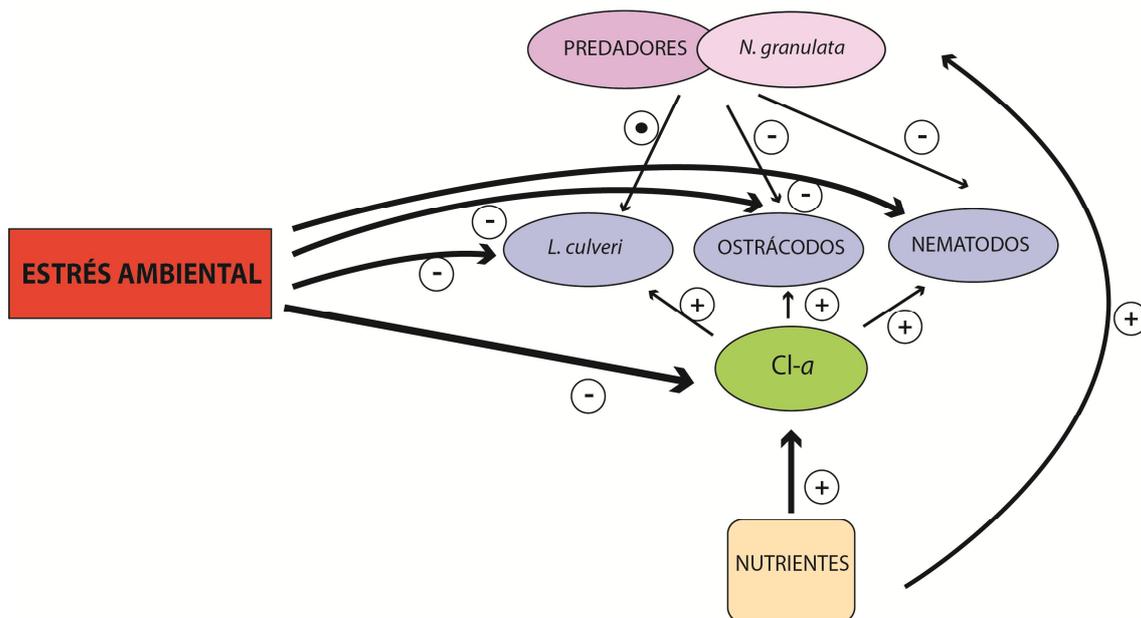


Figura 6.1.1. En el cangrejal el principal agente que controla las interacciones tróficas es el estrés ambiental. Se observa un efecto positivo de los nutrientes sobre la concentración de Cl-*a* que repercute sobre los niveles siguientes como incrementos de las densidades de los ostrácodos, nematodos y *L. culveri*. Las densidades de ostrácodos y nematodos fueron menores en presencia de predadores, pero la gran variabilidad entre unidades experimentales sugiere que los efectos son muy dependientes de las condiciones ambientales del sitio. El grosor de las flechas refleja la intensidad de los efectos o interacción que señalan. El símbolo Θ indica una relación neutra en la que la densidad de *L. culveri* se mantiene relativamente constante en parcelas con y sin clausuras.

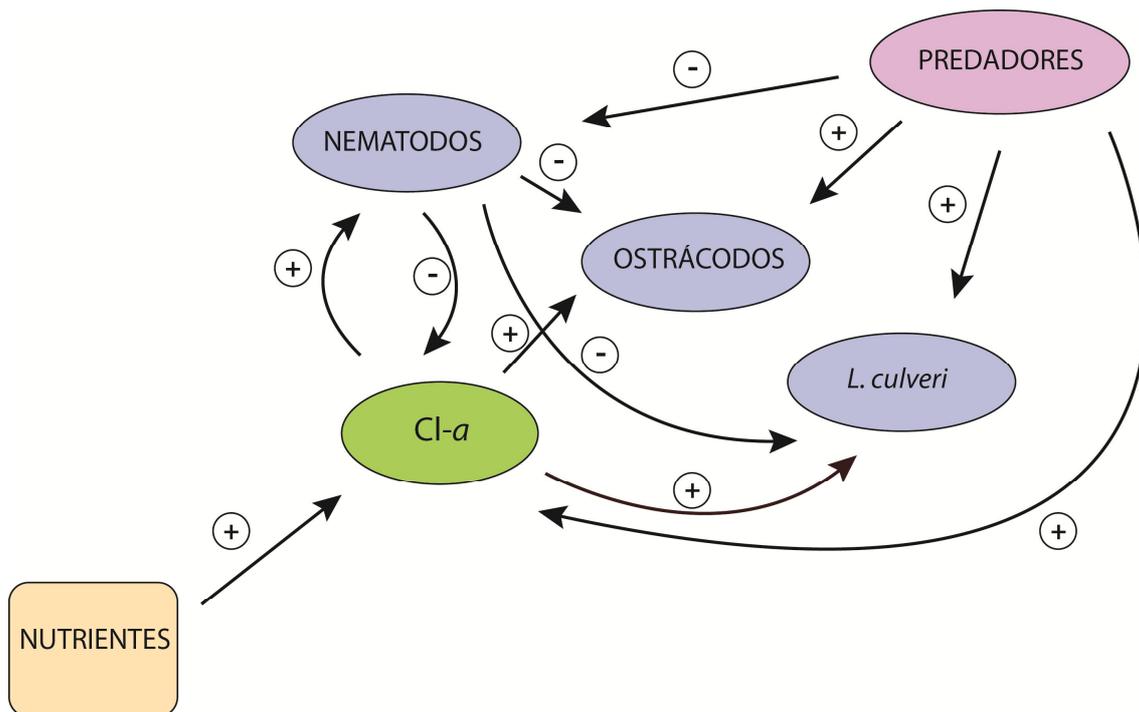


Figura 6.1.2. En el poliquetal, los predadores ejercen un control sobre el número de nematodos, controlando su densidad. Como respuesta a la exclusión de predadores, aumentó la densidad de nematodos, al mismo tiempo que las densidades de ostrácodos y *L. culveri* se redujeron al igual que la concentración de Cl-*a*. El efecto positivo que tienen los nutrientes sobre la productividad primaria, se ve enmascarada por el consumo por parte de los nematodos y por el control que ejercen los predadores de los nematodos, quienes finalmente exportan los nutrientes en exceso del sistema bentónico. Las relaciones de competencia interespecífica entre nematodos y *L. culveri* y ostrácodos, quedan en evidencia al excluir predadores. Los controles *top-down* estructuran la cadena trófica en el poliquetal.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Admiraal W, Peletier H, Brouwer T (1984) The seasonal succession patterns of diatom species on an intertidal mudflat: an experimental analysis. *Oikos* 42:30–40
- Albertelli G, Covazzi-Harriague A, Danovaro R, Fabiano M, Fraschetti S, Pusceddu A (1999) Differential responses of bacteria, meiofauna and macrofauna in a shelf area (Ligurian Sea, NW Mediterranean): role of food availability. *J Sea Res* 42:11–26
- Allredge AL, Jackson GA (1995) Preface: Aggregation in marine system. *Deep sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 42:1–7
- Aller RC (1984) The importance of relict burrow structures and burrow irrigation in controlling sedimentary solute distributions. *Geochim Cosmochim Acta* 48:1929–1934
- Aller RC (1994) Bioturbation and remineralization of sedimentary organic matter : effects of redox oscillation. *Chem Geol* 114:331–345
- Alongi DM, Tenore KR (1985) Effect of detritus supply on trophic relationships within experimental benthic food webs. I. Meiofauna-polychaete (*Capitella capitata* (Type I) Fabricius) interactions. *J Exp Mar Bio Ecol* 88:153–166
- Andersen FO (1996) Fate of organic carbon added as diatom cells to oxic and anoxic marine sediment microcosms. *Mar Ecol Prog Ser* 134:225–233
- Armitage AR, Fong P (2004) Upward cascading effects of nutrients: shifts in a benthic microalgal community and a negative herbivore response. *Oecologia* 139:560–567
- Asmus RM, Jensen HM, Jensen KM, Kristensen E, Asmus H, Wille A (1998) The role of water movement and spatial scaling for measurement of dissolved inorganic nitrogen fluxes in intertidal sediments. *Estuar Coast Shelf Sci* 46:221–232
- Asmus R, Sprung M, Asmus H (2000) Nutrient fluxes in intertidal communities of a southern European lagoon (Ria Formosa) - similarities and differences with a northern Wadden Sea Bay. *Hydrobiologia* 436:217–235
- Barría de Cao MS, Pettigrosso R, Parodi E, Freije R (2003) Abundance and species composition of planktonic Ciliophora from the wastewater discharge zone in the Bahía Blanca Estuary, Argentina. *Iheringia Série Zool* 93:229–236
- Bell SS (1980) Meiofauna-macrofauna interactions in a high salt marsh habitat. *Ecol Monogr* 50:487–505
- Bell SS, Coull BC (1978) Field evidence that shrimp predation regulates meiofauna. *Oecologia* 35:141–148
- Blackburn TH, Henriksen K (1983) Nitrogen cycling in different in different types of sediments from danish waters. *Limnol Oceanogr* 28:477–493

- Botto F, Iribarne O (2000) Contrasting effects of two burrowing crabs (*Chasmagnathus granulata* and *Uca uruguayensis*) on sediment composition and transport in estuarine environments. *Estuar Coast Shelf Sci* 51:141–151
- Botto F, Iribarne OO, Martínez MM, Delhey K, Carrete M (1998) The effect of migratory shorebirds on the benthic species of three southwestern Atlantic Argentinean estuaries. *Estuaries* 21:700–709
- Botto F, Valiela I, Iribarne O, Martinetto P, Alberti J (2005) Impact of burrowing crabs on C and N sources, control, and transformations in sediments and food webs of SW Atlantic estuaries. *Estuaries* 29:155–164
- Bowen JL, Crump BC, Deegan LA, Hobbie JE, others (2009) Increased supply of ambient nitrogen has minimal effect on salt marsh bacterial production. *Limnol Oceanogr* 54:713–722
- Boyer JN, Kelble CR, Ortner PB, Rudnick DT (2009) Phytoplankton bloom status: Chlorophyll *a* biomass as an indicator of water quality condition in the southern estuaries of Florida, USA. *Ecol Indic* 9:S56–S67
- Boynton WR, Kemp WM (1985) Nutrient regeneration and oxygen consumption by sediments along an estuarine salinity gradient. *Mar Ecol Prog Ser* 23:45–55
- Briceño H, Boyer J (2010) Climatic controls on phytoplankton biomass in a sub-tropical estuary, Florida Bay, USA. *Estuaries and Coasts* 33:541–553
- Bricker SB, Longstaff B, Dennison W, Jones A, Boicourt K, Wicks C, Woerner J (2008) Effects of nutrient enrichment in the nation's estuaries: a decade of change. *Harmful Algae* 8:21–32
- Brotas V, Catarino F (1995) Microphytobenthos primary production of Tagus estuary intertidal flats (Portugal). *Netherl J Aquat Ecol* 29:333–339
- Burdige DJ (2006) *Geochemistry of Marine Sediments*. Press, Princeton University, New Jersey
- Cabezalí CB, Burgos MA (1988) Distribución espacial y temporal de bacterias aerobias en el estuario de Bahía Blanca, argentina. *Rev Argent Microbiol* 20:77–86
- Caliman A, Leal JJF, Esteves FA, Carneiro LS, Bozelli RL, Farjalla VF (2007) Functional bioturbator diversity enhances benthic-pelagic processes and properties in experimental microcosms. *J North Am Benthol Soc* 26:450–459
- Canfield D., Jørgensen B., Fossing H, Glud R, Gundersen J, Ramsing N., Thamdrup B, Hansen J., Nielsen L., Hall PO. (1993) Pathways of organic carbon oxidation in three continental margin sediments. *Mar Geol* 113:27–40
- Carpenter SR, Kitchell JF, Hodgson JR (1985) Cascading trophic interactions and lake productivity. *Bioscience* 35:634–639

- Chauvaud L, Jean F, Ragueneau O, Thouzeau G (2000) Long-term variation of the Bay of Brest ecosystem: benthic-pelagic coupling revisited. *Mar Ecol Prog Ser* 200:35–48
- Clarke KR (1993) Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Aust J Ecol* 18:117–143
- Cloern JE (1987) Turbidity as a control on phytoplankton biomass and productivity in estuaries. *Cont Shelf Res* 7:1367–1381
- Cloern JE (2001) Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem. *Mar Ecol Prog Ser* 210:223–253
- Cook PLM, Revill AT, Clementson LA, Volkman JK (2004) Carbon and nitrogen cycling on intertidal mudflats of a temperate Australian estuary. III. Sources of organic matter. *Mar Ecol Prog Ser* 280:55–72
- Crain C, Bertness M (2006) Ecosystem engineering across environmental gradients: implications for conservation and management. *Bioscience* 56:211–218
- Cusminsky GC, Martínez D, Bernasconi E (2010) Foraminíferos y ostrácodos de sedimentos recientes del estuario de Bahía Blanca, Argentina. *Rev Española Micropaleontol* 38:395–410
- Dale A, Prego R (2002) Physico-biogeochemical controls on benthic-pelagic coupling of nutrient fluxes and recycling in a coastal upwelling system. *Mar Ecol Prog Ser* 235:15–28
- Dauer DM, Ewing RM, Tourtellotte GH, Harlan WT, Sourbeer JW, Barker Jr HR (1982) Predation, resource limitation and the structure of benthic infaunal communities of the lower Chesapeake Bay. *Benthic studies of the lower Chesapeake Bay 1. Int Rev Gesamten Hydrobiol* 67:477–489
- Davis MW, McIntire CD (1983) Effects of physical gradients on the production dynamics of sediment-associated algae. *Mar Ecol Prog Ser* 13:103–114
- Deegan LA, Bowen JL, Drake D, Fleeger JW, Friedrichs CT, Galván KA, Hobbie JE, Hopkinson C, Johnson DS, Johnson MJ, LeMay LE, Miller E, Peterson BJ, Picard C, Sheldon S, Sutherland M, Vallino J, Warren RS (2007) Susceptibility of Salt Marshes to Nutrient Enrichment and Predator Removal. *Ecol Appl* 17:S42–S63
- deVries Klein G (1985) Intertidal flats and intertidal sand bodies. In: Davis JAJ (ed) *Coastal sedimentary environments*. Springer, p 187–224
- Doherty PJ, Sale PF (1986) Predation on juvenile coral reef fishes: an exclusion experiment. *Coral reefs* 4:225–234
- Dolbeth M, Pardal MA, Lillebø AI, Azeiteiro U, Marques JC (2003) Short-and long-term effects of eutrophication on the secondary production of an intertidal macrobenthic community. *Mar Biol* 143:1229–1238

- Dortch Q (1990) The interaction between ammonium and nitrate uptake in phytoplankton. *Mar Ecol Prog Ser* Oldend 61:183–201
- Dutto MS, Abbate MCL, Biancalana F, Berasategui AA, Hoffmeyer MS (2012) The impact of sewage on environmental quality and the mesozooplankton community in a highly eutrophic estuary in Argentina. *ICES J Mar Sci* 69:399–409
- Eberlein K, Kattner G (1987) Automatic method for the determination of orthophosphate and total dissolved phosphorus in the marine environment. *Fresenius' Zeitschrift für Anal Chemie* 326:354–357
- Elías R (1992) Quantitative benthic community structure in Blanca Bay and its relationship with organic enrichment. *Mar Ecol* 13:189–201
- Elías R, Rivero MS, Vallarino EA (2003) Sewage impact on the composition and distribution of Polychaeta associated to intertidal mussel beds of the Mar del Plata rocky shore, Argentina. *Iheringia Série Zool* 93:309–318
- Elliott M, Quintino V (2007) The estuarine quality paradox, environmental homeostasis and the difficulty of detecting anthropogenic stress in naturally stressed areas. *Mar Pollut Bull* 54:640–645
- Escapa M, Minkoff DR, Perillo GME, Iribarne O (2007) Direct and indirect effects of burrowing crab *Chasmagnathus granulatus* activities on erosion of southwest Atlantic *Sarcocornia*-dominated marshes. *Limnol Oceanogr* 52:2340–2349
- Eyre BD, Ferguson AJP (2002) Comparison of carbon production and decomposition, benthic nutrient fluxes and denitrification in seagrass, phytoplankton, benthic microalgae- and macroalgae-dominated warm-temperate Australian lagoons. *Mar Ecol Prog Ser* 229:43–59
- Fanjul E, Bazterrica MC, Escapa M, Grela M a., Iribarne O (2011) Impact of crab bioturbation on benthic flux and nitrogen dynamics of Southwest Atlantic intertidal marshes and mudflats. *Estuar Coast Shelf Sci* 92:629–638
- Freije RH, Marcovecchio JE (2004) Oceanografía química del estuario de Bahía Blanca. In: Piccolo MC, Hoffmeyer MS (eds) *El ecosistema del estuario de Bahía Blanca*. IADO, Bahía Blanca, Argentina, p 69–78
- Freije RH, Spetter C V, Marcovecchio JE, Popovich CA, Botté SE, Negrín V, Arias A, Delucchi F, Asteasuain RO, Neves R (2008) Water chemistry and nutrients of the Bahía Blanca Estuary. In: Neves R, Barreta J, Mateus M (eds) *Perspectives on Integrated Coastal Zone Management in South America*. IST Press, Lisbon, Portugal, p 241–254
- Fretwell SD (1977) The regulation of plant communities by food chains exploiting them. *Perspect Biol Med* 20:169–185
- Fretwell SD (1987) Food chain dynamics: the central theory of ecology? *Oikos* 50:291–301

- Galloway JN, Schlesinger WH, Levy H, Michaels A, Schnoor JL (1995) Nitrogen fixation: Anthropogenic enhancement-environmental response. *Global Biogeochem Cycles* 9:235–252
- Gao S (2009) Geomorphology and sedimentology of tidal flats. In: Perillo GME, Wolanski E, Cahoon D, Brinson M (eds) *Coastal Wetlands: An Integrated Ecosystem Approach*. Elsevier, Amsterdam, p 295–316
- Gayoso AM (1989) Species of the diatom genus *Thalassiosira* from a coastal zone of the South Atlantic (Argentina). *Bot Mar* 32:331–338
- Gayoso AM (1998) Long-term phytoplankton studies in the Bahía Blanca estuary, Argentina. *ICES J Mar Sci J du Cons* 55:655–660
- Gayoso AM (1999) Seasonal succession patterns of phytoplankton in the Bahía Blanca estuary (Argentina). *Bot Mar* 42:367–375
- Glockzin M, Zettler ML (2008) Spatial macrozoobenthic distribution patterns in relation to major environmental factors- A case study from the Pomeranian Bay (southern Baltic Sea). *J Sea Res* 59:144–161
- Graf G, Bengtsson W, Diesner U, Schulz R, Theede H (1982) Benthic response to sedimentation of a spring phytoplankton bloom: process and budget. *Mar Biol* 67:201–208
- Granéli E, Sundbäck K (1985) The response of planktonic and microbenthic algal assemblages to nutrient enrichment in shallow coastal waters, southwest Sweden. *J Exp Mar Bio Ecol* 85:253–268
- Grasshoff K, Ehrhardt M, Kremling K (1983) *Methods of seawater analyses*. Verlag Chemie, Weinheim, Ger 511:342–355
- Gray JS, Ying YO (2002) Effects of hypoxia and organic enrichment on the coastal marine environment. *Mar Ecol Prog Ser* 238:249–279
- Grenz C, Cloern JE, Hager SW, Cole BE (2000) nutrient and oxygen fluxes during a spring phyto-. *Mar Ecol Prog Ser* 197:67–80
- Guinder V. (2011) *Dinámica del fitoplancton en el estuario de bahía Blanca y su relación con las variables ambientales en el marco del cambio climático global*. Universidad Nacional del Sur
- Guinder VA, López-Abbate MC, Berasategui A, Negrin VL, Zapperi G, Pratolongo P, Fernández Severini M, Popovich C (2014) Influence of the winter phytoplankton bloom on the settled material in a temperate shallow estuary. *Oceanologia*
- Guinder VA, Popovich CA, Perillo GME (2009a) Particulate suspended matter concentrations in the Bahía Blanca Estuary, Argentina: implication for the development of phytoplankton blooms. *Estuar Coast Shelf Sci* 85:157–165

- Guinder VA, Popovich CA, Perillo GME (2009b) Short-term variability in the phytoplankton and physico-chemical variables in a high-tidal regime, Bahía Blanca Estuary, Argentina. *Brazilian J Oceanogr* 57:249–258
- Guinder VA, Popovich CA, Perillo GME (2012) Phytoplankton and Physicochemical Analysis on the Water System of the Temperate Estuary in South America: Bahía Blanca Estuary, Argentina. *Int J Environ Res* 6:547–556
- Gutiérrez J, Palomo G, Iribarne O (2000) Patterns of abundance and seasonality of polychaetes sheltering in southwestern Atlantic estuarine epibenthic shell beds. *Bull Mar Sci* 67:165–174
- Hairston NG, Smith FE, Slobodkin LB (1960) Community structure, population control, and competition. *Am Nat* 94:421–425
- Hansen LS, Blackburn TH (1992) Effect of algal bloom deposition on sediment respiration and fluxes. *Mar Biol* 112:147–152
- Heip C (1995) Eutrophication and zoobenthos dynamics. *Ophelia* 41:113–136
- Henrichs SM, Reeburgh WS (1987) Anaerobic mineralization of marine sediment organic matter: rates and the role of anaerobic processes in the oceanic carbon economy. *Geomicrobiol J* 5:191–237
- Howarth RW, Boyer EW, Pabich WJ, Galloway JN (2002) Nitrogen use in the United States from 1961-2000 and potential future trends. *AMBIO A J Hum Environ* 31:88–96
- Howarth RW, Marino R (2006) Nitrogen as the limiting nutrient for eutrophication in coastal marine ecosystems: evolving views over three decades. *Limnol Oceanogr* 51:364–376
- Hughes JE, Deegan LA, Peterson BJ, Holmes RM, Fry B (2000) Nitrogen flow through the food web in the oligohaline zone of a New England estuary. *Ecology* 81:433–452
- Hunter MD, Price PW (1992) Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology* 73:724–732
- Iribarne O, Bortolus A, Botto F (1997) Between-habitats differences in burrow characteristics and trophic modes in the south western Atlantic burrowing crab *Chasmagnathus granulata*. *Mar Ecol Prog Ser* 155:137–145
- Irigoién X, Castel J (1997) Light limitation and distribution of chlorophyll pigments in a highly turbid estuary: the Gironde (SW France). *Estuar Coast Shelf Sci* 44:507–517
- Jensen KT, André C (1993) Field and laboratory experiments on interactions among an infaunal polychaete, *Nereis diversicolor*, and two amphipods, *Corophium volutator*

- y *C. arenarium*: effects on survival, recruitment and migration. *J Exp Mar Bio Ecol* 168:259–278
- Jensen MH, Lomstein E, Sørensen J (1990) Benthic NH_4^+ and NO_3^- flux following sedimentation of a spring phytoplankton bloom in Aarhus Bight, Denmark. *Mar Ecol Prog Ser* 61:87–96
- Jeppesen E, Jensen JP, Jensen C, Faafeng B, Hessen DO, Søndergaard M, Lauridsen T, Brettum P, Christoffersen K (2003) The impact of nutrient state and lake depth on top-down control in the pelagic zone of lakes: a study of 466 lakes from the temperate zone to the arctic. *Ecosystems* 6:313–325
- Jeppesen E, Jensen JP, Søndergaard M, Lauridsen T, Pedersen LJ, Jensen L (1997) Top-down control in freshwater lakes: the role of nutrient state, submerged macrophytes and water depth. *Hydrobiologia* 342/343:151–164
- Johannessen T, Dahl E (1996) Declines in oxygen concentrations along the Norwegian Skagerrak coast, 1927–1993: A signal of ecosystem changes due to eutrophication? *Limnol Oceanogr* 41:766–778
- Johnson DS (2008) Trophic control of saltmarsh invertebrates. University of Central Arkansas
- Jørgensen BB, Richardson K (Eds) (1996) Eutrophication in coastal marine ecosystems, Coastal an. American Geophysical Union, Washington, DC.
- Josefson AB, Widbom B (1988) Differential response of benthic macrofauna and meiofauna to hypoxia in the Gullmar Fjord basin. *Mar Biol* 100:31–40
- Kalejta B (1993) Intense predation cannot always be detected experimentally: A case study of shorebird predation on nereid polychaetes in South Africa. *Netherlands J Sea Res* 31:385–393
- Karlson K, Bonsdorff E, Rosenberg R (2007) The impact of benthic macrofauna for nutrient fluxes from Baltic Sea sediments. *AMBIO A J Hum Environ* 36:161–167
- Kelly J, Nixon S (1984) Experimental studies of the effect of organic deposition on the metabolism of a coastal marine bottom community. *Mar Ecol Prog Ser* 17:157–169
- Kjørboe T, Jackson GA (2001) Marine snow, organic solute plumes, and optimal chemosensory behavior of bacteria. *Limnol Oceanogr* 46:1309–1318
- Kneib RT (1984) Patterns of invertebrate distribution and abundance in the intertidal salt marsh: causes and questions. *Estuaries* 7:392–412
- Kristensen E, Blackburn TH (1987) The fate of organic carbon and nitrogen in experimental marine sediment systems: influence of bioturbation and anoxia. *J Mar Res* 45:231–257

- Kristensen E, Kostka JE (2005) Macrofaunal burrows and irrigation in marine sediment: microbiological and biogeochemical interactions. In: Kristensen E, Haese R, Kostka J (eds) Interactions between macro- and microorganisms in marine sediments. American Geophysical Union, Washington, DC., p 125–157
- Kudela RM, Dugdale RC (2000) Nutrient regulation of phytoplankton productivity in Monterey Bay, California. *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 47:1023–1053
- Lara RJ, Gomez EA, Pucci AE (1985) Organic matter, sediment particle size and nutrient distributions in a sewage affected shallow channel. *Mar Pollut Bull* 16:360–364
- Legendre L (1990) The significance of microalgal blooms for fisheries and for the export of particulate organic carbon in oceans. *J Plankton Res* 12:681–699
- Lenaker PL, Melody K, Paul J (2007) Benthic nutrient flux: a light-dark comparison from Port Fourchon, Louisiana. Final Report, OCS 4372
- López-Abbate MC (2014) Espectro trófico y consumo del microzooplancton en dos áreas con diferente presión antrópica del interior del estuario de Bahía Blanca, Argentina. Universidad Nacional del Sur
- Lorenzen CJ (1967) Determination of chlorophyll and pheopigments: spectrophotometric equations. *Limnol Ocean* 12:343–346
- Lorenzen CJ, Jeffrey SW (1980) Determination of chlorophyll in seawater. *Unesco Tech Pap Mar Sci* 35:1–21
- MacIntyre HL, Geider RJ, Miller DC (1996) Microphytobenthos: the ecological role of the “secret garden” of unvegetated, shallow-water marine habitats. I. Distribution, abundance and primary production. *Estuaries* 19:186–201
- Majdi N, Traunspurger W, Boyer S, Mialet B, Tackx M, Fernandez R, Gehner S, Ten-Hage L, Buffan-Dubau E (2011) Response of biofilm-dwelling nematodes to habitat changes in the Garonne River, France: influence of hydrodynamics and microalgal availability. *Hydrobiologia* 673:229–244
- Mann KH (2009) Ecology of coastal waters: with implications for management. John Wiley y Sons
- Marcovecchio JE, Botté SE, Delucchi F, Arias AH, Fernández Severini MD, Marco SG De, Tombesi NB, Andrade SJ, Ferrer LD, Freije RH (2008) Pollution processes in Bahía Blanca estuarine environment. In: Neves R, Barreta J, Mateus M (eds) Perspectives on integrated coastal zone management in South America. IST Scientific Publisher, Lisbon, Portugal, p 303–316
- Marcus NH, Boero F, Marina B, Lecce U (1998) Minireview : The importance of benthic-pelagic coupling and the forgotten role of life cycles in coastal aquatic systems. *43:763–768*

- Martinetto P, Iribarne O, Palomo G (2005) Effect of fish predation on intertidal benthic fauna is modified by crab bioturbation. *J Exp Mar Bio Ecol* 318:71–84
- May CL, Koseff JR, Lucas L V, Cloern JE, Schoellhamer DH, others (2003) Effects of spatial and temporal variability of turbidity on phytoplankton blooms. *Mar Ecol Prog Ser* 254:111–128
- McGlathery KJ, Sundbäck K, Anderson IC (2004) The importance of primary producers for benthic nitrogen and phosphorus cycling. In: Nielsen S, Banta G, Pedersen M (eds) *Estuarine nutrient cycling: the influence of primary producers*. Kluwer Academic Publishers, The Netherlands, p 231–261
- McIntyre AD (1969) Ecology of marine meiobenthos. *Biol Rev* 44:245–288
- McKee KL, Feller IC, Popp M, Wanek W (2002) Mangrove isotopic ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) fractionation across a nitrogen vs. phosphorus limitation gradient. *Ecology* 83:1065–1075
- McQueen DJ, Johannes MRS, Post JR, Stewart TJ, Lean DRS (1989) Bottom-up and top-down impacts on freshwater pelagic community structure. *Ecol Monogr* 59:289–309
- Melo WD, Limbozzi F (2008) Geomorphology, hidrological systems and land use of Bahía Blanca Estuary reigon. In: Neves R, Baretta M, Mateus J (eds) *Perspectives on integrated coastal zone management in South America*. IST Press, Lisboa, Portugal, p 317–331
- Menge BA (1976) Organization of the New England rocky intertidal community: role of predation, competition, and environmental heterogeneity. *Ecol Monogr* 46:355–393
- Menge BA (2000) Top-down and bottom-up community regulation in marine rocky intertidal habitats. *J Exp Mar Bio Ecol* 250:257–289
- Menge BA, Olson AM, Dahlhoff EP (2002) Environmental stress, bottom-up effects, and community dynamics: integrating molecular-physiological and ecological approaches. *Integr Comp Biol* 42:892–908
- Menge BA, Sutherland JP (1976) Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation, competition, and temporal heterogeneity. *Am Nat* 110:351–369
- Michaud E, Desrosiers G, Mermillod-Blondin F, Sundby B, Stora G (2006) The functional group approach to bioturbation: II. The effects of the *Macoma balthica* community on fluxes of nutrients and dissolved organic carbon across the sediment-water interface. *J Exp Mar Bio Ecol* 337:178–189
- Michiels IC, Traunspurger W (2005) Benthic community patterns and the composition of feeding types and reproductive modes in freshwater nematodes. *Nematology* 7:21–36

- Molina L (2012) El rol de la biota en los procesos de estabilización-desestabilización de sedimentos estuariales. Universidad Nacional del Sur
- Nielsen OI, Gribsholt B, Kristensen E, Revsbech NP (2004) Microscale distribution of oxygen and nitrate in sediment inhabited by *Nereis diversicolor*: spatial patterns and estimated reaction rates. *Aquat Microb Ecol* 34:23–32
- Nixon SW (1981) Remineralization and nutrient cycling in coastal marine ecosystems. In: Nielson B, Conin L (eds) *Estuaries and nutrients*. Springer, p 111–138
- Nixon SW (1995a) Coastal marine eutrophication: a definition, social causes, and future concerns. *Ophelia* 41:199–219
- Nixon SW, Buckley BA (2002) “ A Strikingly Rich Zone ” -Nutrient Enrichment and Secondary Production in Coastal Marine Ecosystems. *Estuaries* 25:782–796
- Nixon SW, Fulweiler RW, Buckley BA, Granger SL, Nowicki BL, Henry KM (2009) The impact of changing climate on phenology, productivity, and benthic-pelagic coupling in Narragansett Bay. *Estuar Coast Shelf Sci* 82:1–18
- Norkko A, Hewitt JE, Thrush SF, Funnell GA (2001) Benthic-pelagic coupling and suspension-feeding bivalves: linking site-specific sediment flux and biodeposition to benthic community structure. *Limnol Oceanogr* 46:2067–2072
- Nowicki B, Oviatt C (1990) Are estuaries traps for anthropogenic nutrients? Evidence from estuarine mesocosms. *Mar Ecol Prog Ser* 66:131–146
- Odum EP (1985) Trends expected in stressed ecosystems. *Bioscience* 35:419–422
- Omena EP, Amaral ACZ (2000) Population dynamics and secondary production of *Laeonereis acuta* (Treadwell, 1923)(Nereididae: Polychaeta). *Bull Mar Sci* 67:421–431
- Overnell J, Edwards A, Grantham BE, Harvey SM, Jones KJ, Leftley JW, Smallman DJ (1995) Sediment-water column coupling and the fate of the spring phytoplankton bloom in Loch Linnhe, a Scottish fjordic sea-loch. Sediment processes and sediment-water fluxes. *Estuar Coast Shelf Sci* 41:1–19
- Pace ML, Cole JJ, Carpenter SR, Kitchell JF (1999) Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. *Trends Ecol Evol* 14:483–488
- Paine RT (1980) Food webs: linkage, interaction strength and community infrastructure. *J Anim Ecol*:667–685
- Palomo G, Iribarne O (2000) Sediment bioturbation by polychaete feeding may promote sediment stability. *Bull Mar Sci* 30:665–674
- Pan J, Bournod CN, Pizani N V, Cuadrado DG, Carmona NB (2013) Characterization of microbial mats from a siliciclastic tidal flat (Bahía Blanca estuary, Argentina). *Geomicrobiol J* 30:665–674

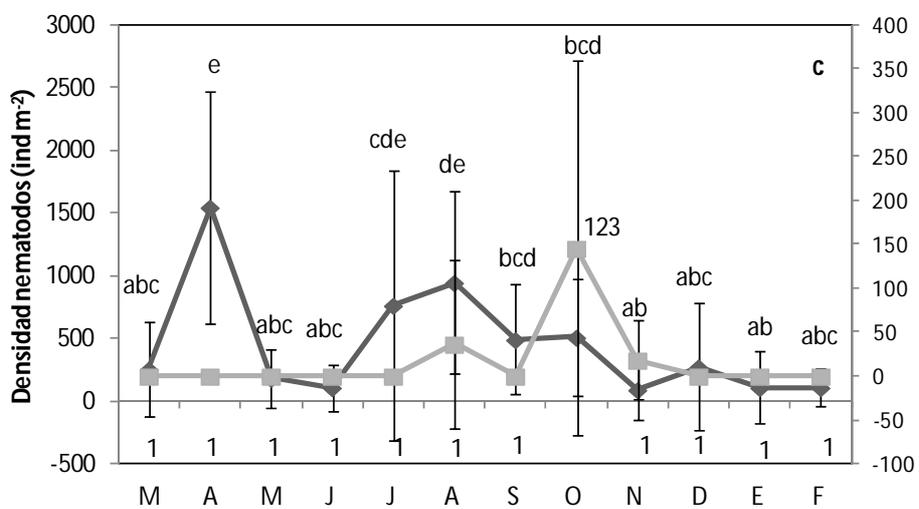
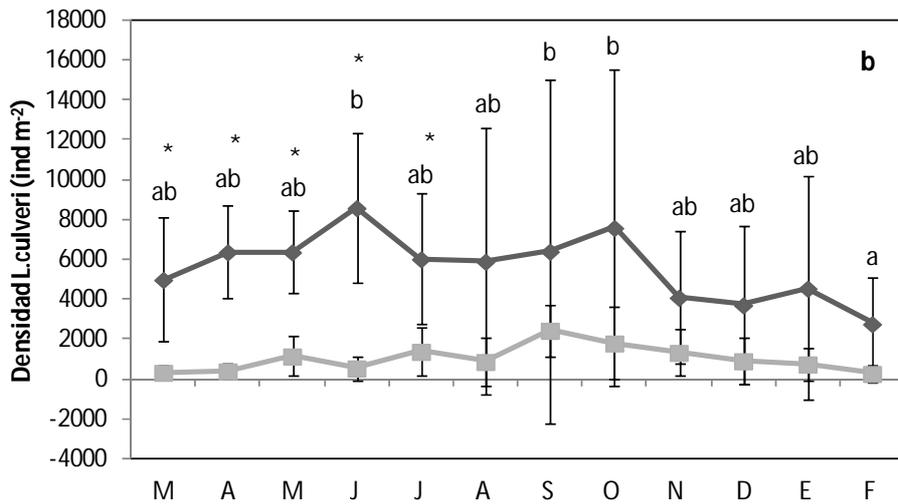
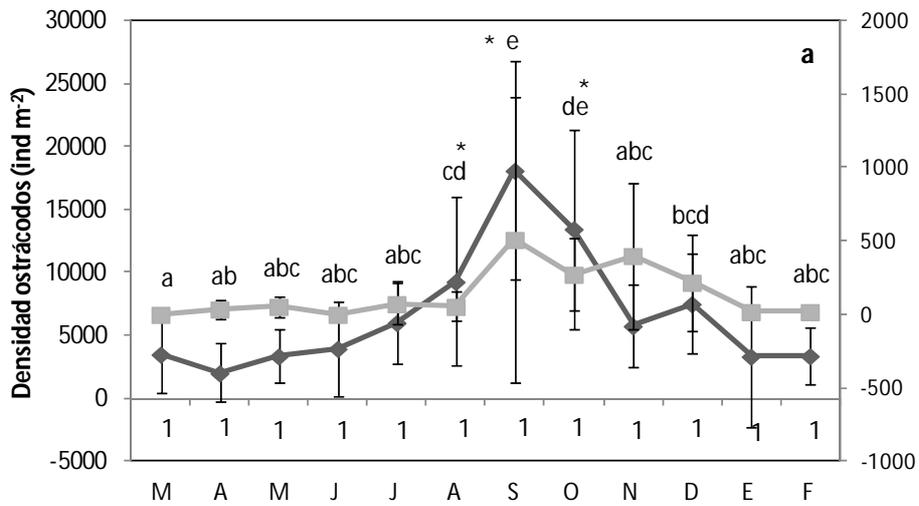
- Parodi ER, Cao S de (2002) Benthic microalgal communities in the inner part of the Bahía Blanca estuary (Argentina): a preliminary qualitative study. *Oceanol acta* 25:279–284
- Pearl HW (1997) Coastal eutrophication and harmful algal blooms: importance of atmospheric deposition and groundwater as “new” nitrogen and other nutrient sources. *Limnol Oceanogr* 42:1154–1165
- Pearson TH, Rosenberg R (1978) Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Ocean Mar Biol Ann Rev* 16:229–311
- Pennings SC, Clark CM, Cleland EE, Collins SL, Gough L, Gross KL, Milchunas DG, Suding KN (2005) Do individual plant species show predictable responses to nitrogen addition across multiple experiments? *Oikos* 110:547–555
- Perillo GME, Piccolo MC (1999) Geomorphological and physical characteristics of the Bahía Blanca Estuary, Argentina. In: Perillo G, Piccolo M, Pino Quivira M (eds) *Estuaries of South America: Their geomorphology and dynamics*, Environmen. Springer-Verlag, p 195–216
- Perillo GME, Piccolo MC, Arango JM, Sequeira ME (1987) Hidrografía y circulación del estuario de Bahía Blanca (Argentina) en condiciones de baja descarga. In: *Proceeding of 2do Congreso Latinoamericano de Ciencias del Mar*.p 95–104
- Peters L, Hillebrand H, Traunspurger W (2007) Spatial variation of grazer effects on epilithic meiofauna and algae. *J North Am Benthol Soc* 26:78–91
- Peterson CH (1991) Intertidal zonation of marine invertebrates in sand and mud. *Am Sci*:236–249
- Piccolo MC (2008) Climatological features of the Bahía Blanca estuary. In: Neves R, Barreta J, Mateus M (eds) *Perspectives on Integrated Coastal Zone Management in South America*. IST Press Lisbon, Portugal, p 231–239
- Piccolo MC, Perillo GME (1990) Physical characteristics of the Bahía Blanca estuary (Argentina). *Estuar Coast Shelf Sci* 31:303–317
- Piccolo MC, Perillo GME, Melo WD (2008) The Bahía Blanca estuary: an integrated overview of its geomorphology and dynamics. In: Neves R, Barreta J, Mateus M (eds) *Perspectives on integrated coastal zone management in South America*. IST Press Lisbon, Portugal, p 219–229
- Popovich CA, Gayoso AM (1999) Effect of irradiance and temperature on the growth rate of *Thalassiosira curviseriata* Takano (Bacillariophyceae), a bloom diatom in Bahía Blanca estuary (Argentina). *J Plankton Res* 21:1101–1110
- Popovich CA, Guinder VA, Pettigrosso RE (2008) Composition and dynamics of phytoplankton and aloricate ciliate communities in the Bahía Blanca Estuary. In:

- Neves R, Baretta J, Mateus M (eds) Perspectives on integrated coastal zone management in South America. IST Press, Lisboa, p 257–272
- Popovich CA, Marcovecchio JE (2008) Spatial and temporal variability of phytoplankton and environmental factors in a temperate estuary of South America (Atlantic coast, Argentina). *Cont Shelf Res* 28:236–244
- Popovich CA, Spetter C V, Marcovecchio JE, Freije RH (2008) Dissolved nutrient availability during winter diatom bloom in a turbid and shallow estuary (Bahía Blanca, Argentina). *J Coast Res* 24:95–102
- Posey MH, Alphin TD, Cahoon L (2006) Benthic community responses to nutrient enrichment and predator exclusion: Influence of background nutrient concentrations and interactive effects. *J Exp Mar Bio Ecol* 330:105–118
- Posey MH, Alphin TD, Cahoon LB, Lindquist DG, Mallin MA, Nevers MB (2002) Top-down versus bottom-up limitation in benthic infaunal communities: direct and indirect effects. *Estuaries* 25:999–1014
- Posey M, Powell C, Cahoon L, Lindquist D (1995) Top down vs. bottom up control of benthic community composition on an intertidal tideflat. *J Exp Mar Bio Ecol* 185:19–31
- Pratolongo P, Mazzon C, Zapperi G, Piovan MJ, Brinson MM (2013) Land cover changes in tidal salt marshes of the Bahía Blanca estuary (Argentina) during the past 40 years. *Estuar Coast Shelf Sci* 133:23–31
- Raffaelli D, Milne H (1987) An experimental investigation of the effects of shorebird and flatfish predation on estuarine invertebrates. *Estuar Coast Shelf Sci* 24:1–13
- Reddy KR, DeLaune RD (2008) *Biogeochemistry of Wetlands: Science and Applications*. CRC Press
- Reise K (2002) Sediment mediated species interactions in coastal waters. *J Sea Res* 48:127–141
- Rhoads DC, Young DK (1970) The influence of deposit-feeding organisms on sediment stability and community trophic structure. *J Mar Res* 28:150–178
- Robertson AI, Alongi DM, Boto KG (1992) Food chains and carbon fluxes. In: Robertson AI, Alongi DM (eds) *Tropical mangrove ecosystems*. Wiley Online Library, Washington DC, USA: American Geophysical Union, p 293–326
- Rosenberg R, Nilsson HC, Diaz RJ (2001) Response of benthic fauna and changing sediment redox profiles over a hypoxic gradient. *Estuar Coast Shelf Sci* 53:343–350
- Schoener TW (1989) Food webs from the small to the large: the Robert H. MacArthur award lecture. *Ecology* 70:1559–1589

- Silliman BR, Bertness MD (2002) A trophic cascade regulates salt marsh primary production. *Proc Natl Acad Sci* 99:10500–10505
- Silliman BR, Koppel J de, Bertness MD, Stanton LE, Mendelssohn IA (2005) Drought, snails, and large-scale die-off of southern US salt marshes. *Science* (80-) 310:1803–1806
- Smith VH, Tilman GD, Nekola JC (1999) Eutrophication: impacts of excess nutrient inputs on freshwater, marine, and terrestrial ecosystems. *Environ Pollut* 100:179–196
- Solan M, Wigham BD (2005) Biogenic particle reworking and bacterial-invertebrate interactions in marine sediments. *Coast Estuar Stud* 60:105–124
- Sommer U (1989) *Plankton Ecology, succession in plankton communities*. Springer
- Sommer U, Gliwicz ZM, Lampert W, Duncan A (1986) The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. *Arch microbiology* 106:433–471
- Spetter CV, Popovich CA, Arias A, Asteasuain RO, Freije RH, Marcovecchio JE (2013) Role of Nutrients in Phytoplankton Development during a Winter Diatom Bloom in a Eutrophic South American Estuary (Bahía Blanca, Argentina). *J Coast Res*
- Spivak ED, Anger K, Bas CC, Luppi TA, 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
- Spivak E, Anger K, Luppi T, Bas C, Ismael D (1994) Distribution and habitat preferences of two grapsid crab species in Mar Chiquita Lagoon (Province of Buenos Aires, Argentina). *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 48:59–78
- Stal LJ (2010) Microphytobenthos as a biogeomorphological force in intertidal sediment stabilization. *Ecol Eng* 36:236–245
- Steele MA (1996) Effects of predators on reef fishes : separating cage artifacts from effects of predation. *J Exp Mar Bio Ecol* 81:249–267
- Syvitski JP, Morehead MD, Bahr DB, Mulder T (2000) Estimating fluvial sediment transport: the rating parameters. *Water Resour Res* 36:2747–2760
- Thornton DCO, Dong LF, Underwood GJC, Nedwell DB (2002) Factors affecting microphytobenthic biomass, species composition and production in the Colne Estuary (UK). *Aquat Microb Ecol* 27:285–300
- Tréguer P, Le Corre P (1975) *Manuel d'analyse des sels nutritifs dans l'eau de mer: utilisation de l'Autoanalyzer II Technicon (R)*. Université de Bretagne occidentale
- Tsutsumi H, Fukunaga S, Fujita N, Sumida M (1990) Relationship between growth of *Capitella* sp. and organic enrichment of the sediment. *Mar Ecol Prog Ser* Oldend 63:157–162

- Underwood GJC (2005) Microalgal (Microphytobenthic) biofilms in shallow coastal waters: how important are species? *Proc Calif Acad Sci* 56:162–169
- Underwood G, Phillips J, Saunders K (1998) Distribution of estuarine benthic diatom species along salinity and nutrient gradients. *Eur J Phycol* 33:173–183
- Vadeboncoeur Y, Jeppesen E, Zanden MJ Vander, Schierup H-H, Christoffersen K, Lodge DM (2003) From Greenland to green lakes: cultural eutrophication and the loss of benthic pathways in lakes. *Limnol Oceanogr* 48:1408–1418
- Vadeboncoeur Y, Lodge DM, Carpenter SR (2001) Whole-lake fertilization effects on distribution of primary production between benthic and pelagic habitats. *Ecology* 82:1065–1077
- Valiela I (1995) *Marine ecological processes*. Springer
- Valiela I, Teal JM, Sass W (1973) Nutrient retention in salt marsh plots experimentally fertilized with sewage sludge. *Estuar Coast Mar Sci* 1:261–269
- Verettoni HN (1974) *Las comunidades vegetales de la región de Bahía Blanca*. Edición de la autora, Bahía Blanca, Argentina
- Vieillard A, Fulweiler R (2012) Impacts of long-term fertilization on salt marsh tidal creek benthic nutrient and N₂ gas fluxes. *Mar Ecol Prog Ser* 471:11–22
- Virnstein RW (1977) The importance of predation by crabs and fishes on benthic infauna in Chesapeake Bay. *Ecology*:1200–1217
- Vitousek PM, Mooney HA, Lubchenco J, Melillo JM (1997) Human domination of Earth's ecosystems. *Science* (80-) 277:494–499
- Webb AP, Eyre BD (2004) The effect of natural populations of the burrowing and grazing soldier crab (*Mictyris longicarpus*) on sediment irrigation, benthic metabolism and nitrogen fluxes. *J Exp Mar Bio Ecol* 309:1–19
- White TCR (1978) The importance of a relative shortage of food in animal ecology. *Oecologia* 33:71–86
- Wiltse WI, Foreman KH, Teal JM, Valiela I (1984) Effects of predators and food resources on the macrobenthos of salt marsh creeks. *J Mar Res* 42:923–942
- York JK, Tomasky G, Valiela I, Giblin AE (2010) Isotopic approach to determining the fate of ammonium regenerated from sediments in a eutrophic sub-estuary of Waquoit Bay, MA. *Estuaries and Coasts* 33:1069–1079

ANEXO 1



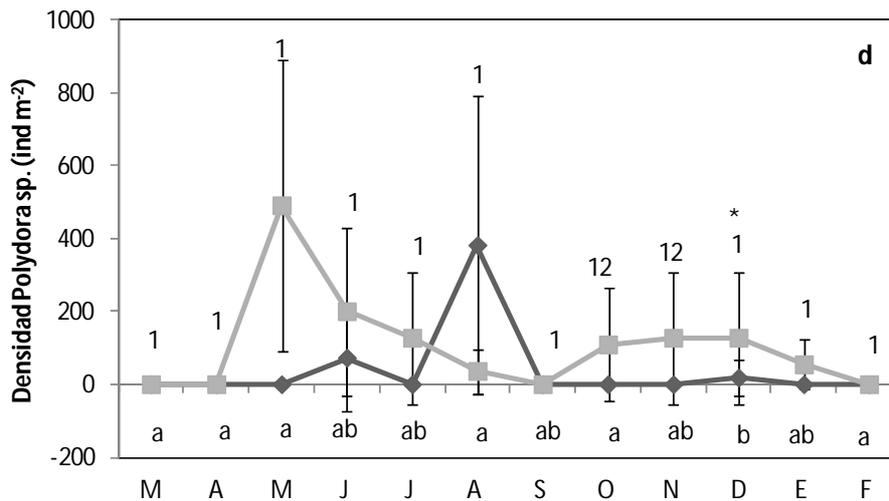
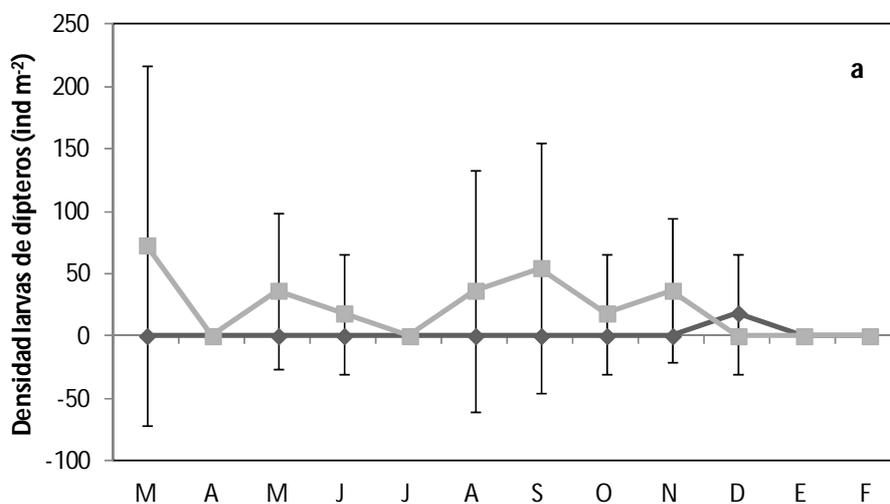
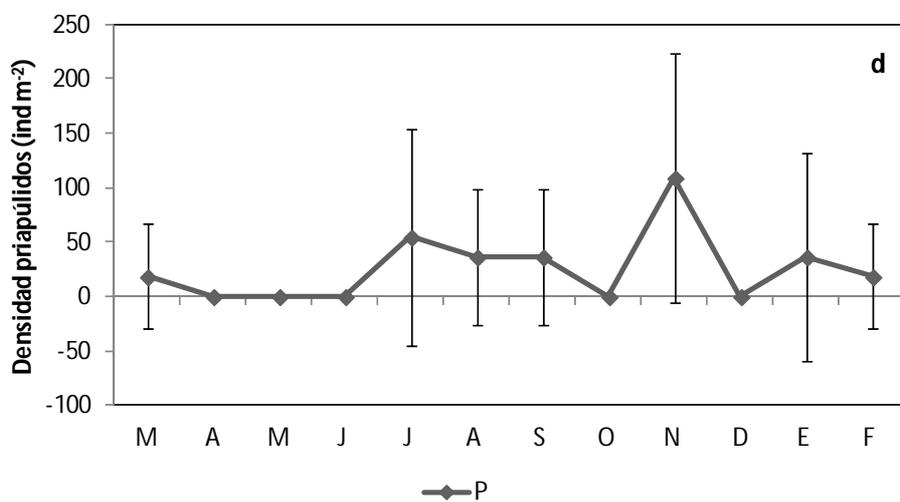
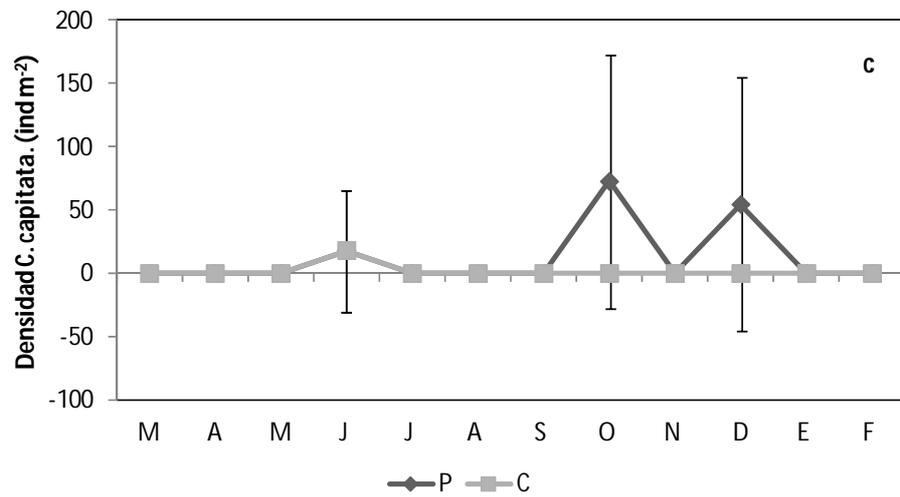
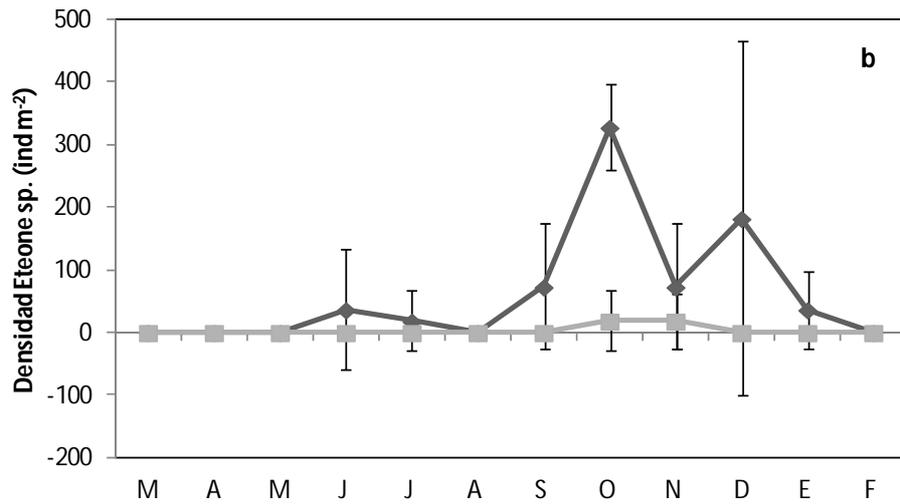
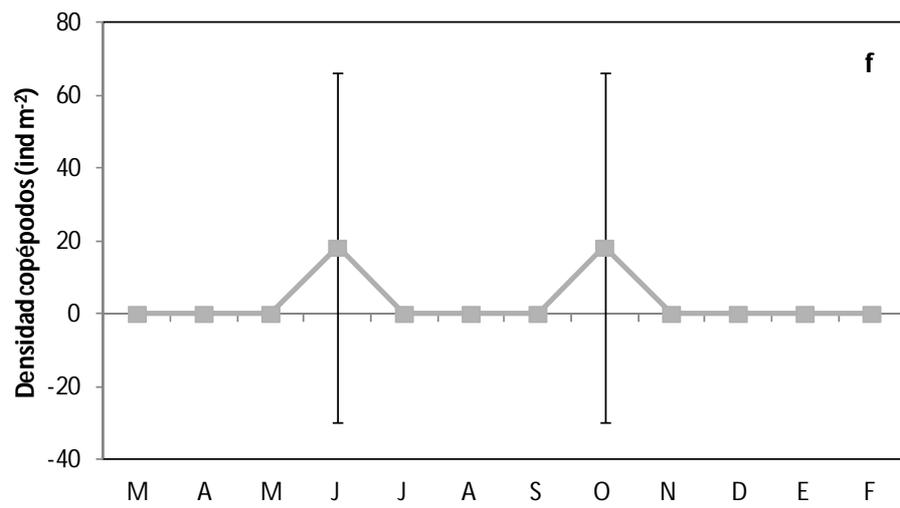
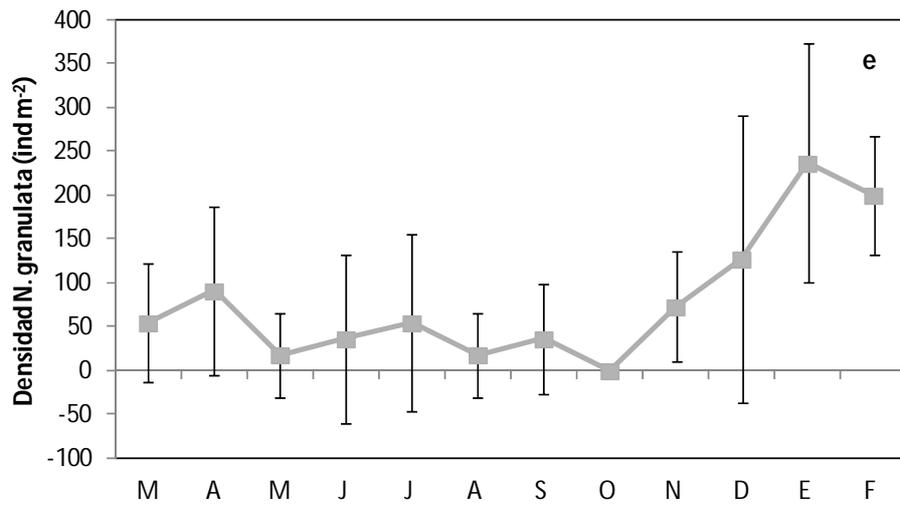


Figura 1.1. Variación anual de la densidad promedio \pm SE (n=84) de (a) ostrácodos, (b) *L. culveri*, (c) nematodos, (d) *Polydora* sp., (e) foraminíferos. Las letras iguales indican diferencias NS para el poliquetal, mientras que números iguales indican diferencias NS para el cangrejal. Los asteriscos indican diferencias entre los ambientes. (Comparaciones múltiples *post-hoc* Tukey, $p=0.05$).







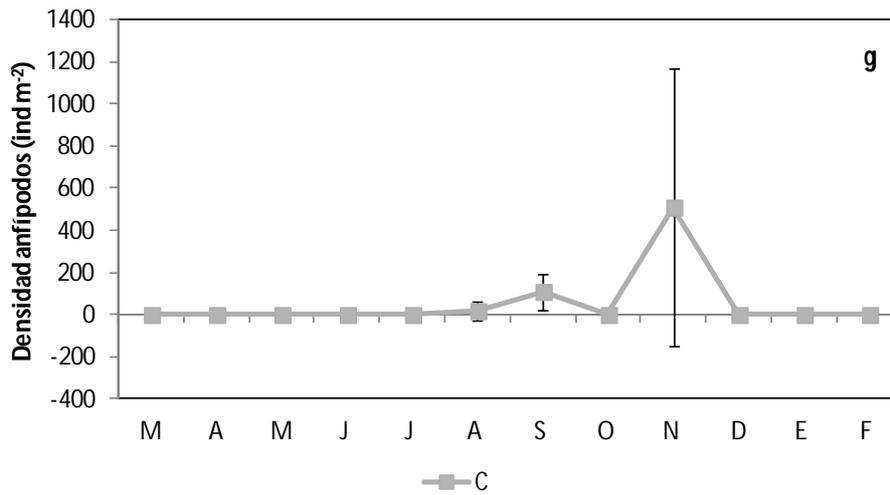


Figura 1.2. Variación anual de la densidad promedio \pm SE (n=84) de (a) larvas de dípteros, (b) *Eteone* sp., (c) *C. capitata*, (d) priapúlidos, (e) *N. granulata*, (f) copépodos, (g) anfípodos.

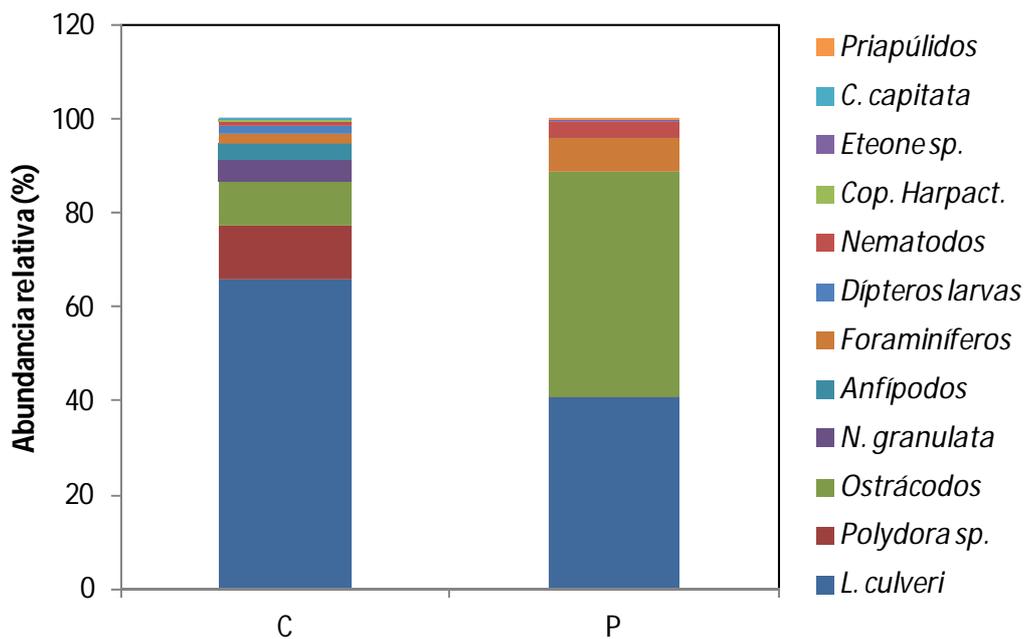


Figura 1.3. Abundancia relativa de la macrofauna (% del total de individuos) en el cangrejal (C) y en el poliquetal (P), considerando todas las fechas de muestreo en forma conjunta.

Tabla 1.1. Abundancia relativa (%) de los grupos taxonómicos recolectados en ambos subsistemas. P= poliquetal, C= cangrejal. Asignación de cada taxa a un grupo o gremio funcional.

Especie o Grupo taxonómico	Abund. Relat. (%) P	Abund. Relat. (%) C	Grupo o Gremio Funcional
Annelida			
Polychaeta			
<i>Laeonereis culveri</i>	41	66	alimentador de depósitos
<i>Capitella capitata</i>	0,09	0,1	alimentador de depósitos
<i>Eteone sp.</i>	0,45	0,1	alimentador de depósitos/predador
<i>Polydora sp.</i>	0,07	11	suspensívoros
Arthropoda			
Insecta			
Diptera (larva)	0,02	1,45	filtrador/alimentador de depósitos
Malacostraca			
Amphipoda		3,4	herbívoro /carnívoro/omnívoro/ alimentador de depósitos
Malacostraca			
Decapoda			
<i>Neohelice granulata</i>		5	alimentador de depósitos/omnívoro
Copepoda			
Harpacticoida		0,2	alimentador de depósitos
Ostracoda	48	9,12	necrófago/ alimentador de depósitos
Priapulidae			
Priapulimorpha			
<i>Priapulus sp.</i>	0,19		predador/carnívoro
Foraminifera	7,15	2	alimentador de depósitos
Nematoda	3,25	1,067	bacteriófago/ alimentador de depósitos

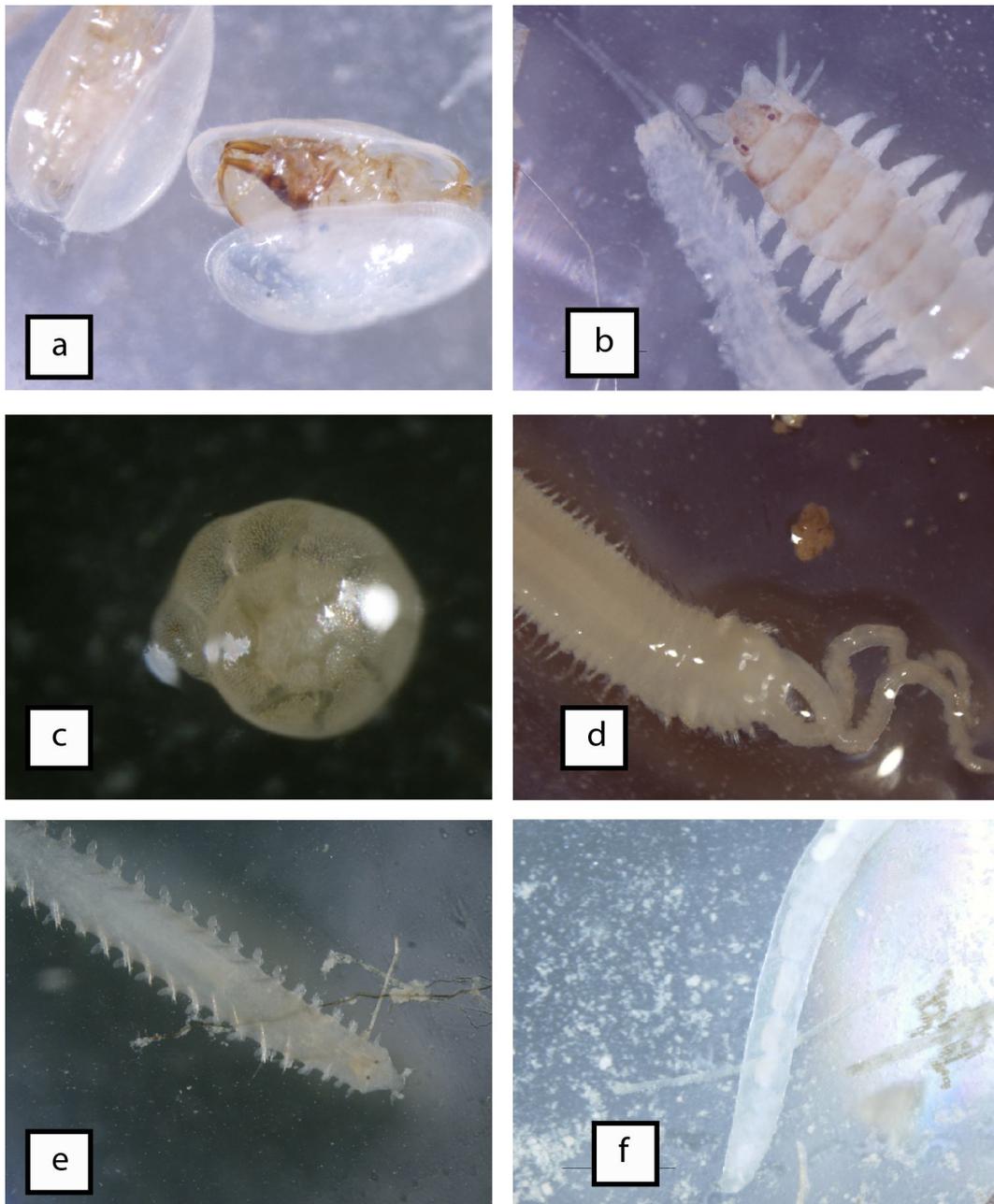


Figura 1.4. a) ostrácodos, b) *L. culveri*, c) foraminífero, d) *Polydora* sp. e) *Eteone* sp., f) nematodo.