



Universidad Nacional del Comahue
Centro Regional Universitario Bariloche

El rol del cirripedio introducido *Balanus glandula* como
ingeniero ecosistémico en intermareales de Patagonia, Argentina

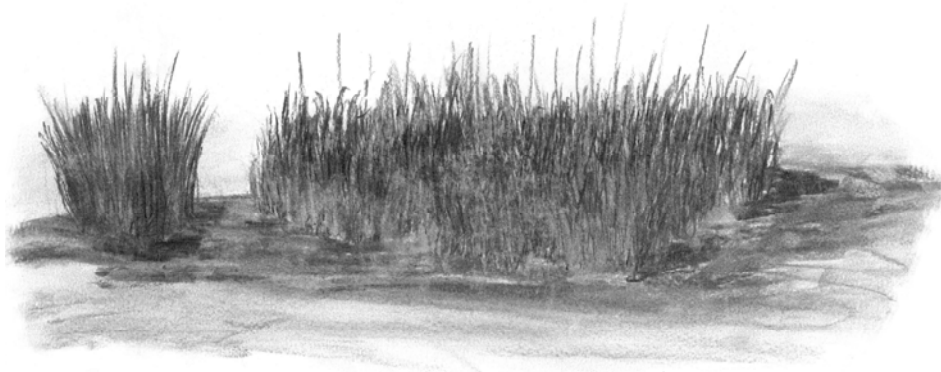
Trabajo de Tesis para optar al Título de Doctor en Biología

Lic. María Martha Mendez

Directora: Dra. Evangelina Schwindt

Co-Director: Dr. Alejandro Bortolus

2013



Lic. María Martha Mendez

Doctorando

Dra. Evangelina Schwindt

Directora

Dr. Alejandro Bortolus

Co- Director

Grupo de Ecología en Ambientes Costeros

Centro Nacional Patagónico

Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas

Puerto Madryn – Chubut



ÍNDICE

Resumen	1
Abstract	3
Comentarios para la lectura de la tesis	5
Ambiente de estudio.....	6
Sitios de estudio	10
CAPÍTULO I	15
Las especies marinas introducidas como ingenieras ecosistémicas y su importancia en los intermareales de Argentina	15
Resumen	16
Introducción.....	18
Alteración física de los ecosistemas	19
Especies introducidas marinas modificadoras de hábitat en Argentina	26
Los cirripedios como ingenieros ecosistémicos	31
Importancia potencial de <i>Balanus glandula</i> como ingeniero ecosistémico en Argentina	37
CAPÍTULO II	39
Patrones de fauna asociados a la presencia del cirripedio introducido <i>Balanus glandula</i>	39
Resumen	40
Introducción.....	42
Materiales y Métodos	44
a) Invertebrados asociados a la presencia de <i>Balanus glandula</i>	44
b) Tamaño de los agregados y fauna asociada	45
c) Abundancia de materia orgánica y composición granulométrica	47
Resultados	48
a) Invertebrados asociados a la presencia de <i>Balanus glandula</i>	48
b) Tamaño de los agregados y fauna asociada	55
c) Abundancia de materia orgánica y composición granulométrica	60
Discusión.....	62
CAPÍTULO III	68
Efecto de la estructura física de <i>Balanus glandula</i> sobre la fauna intermareal.....	68
Resumen	69
Introducción.....	71
Materiales y Métodos	72

Diseño experimental.....	72
a) Efecto de las estructuras artificiales sobre la fauna intermareal.....	74
b) Efecto de las estructuras artificiales sobre el reclutamiento de <i>Balanus glandula</i>	75
Resultados	76
a) Efecto de las estructuras artificiales sobre la fauna asociada	76
b) Efecto de las estructuras artificiales sobre el reclutamiento de <i>Balanus glandula</i>	78
Discusión.....	79
CAPÍTULO IV	83
Asentamiento diferencial del cirripedio <i>Balanus glandula</i> en sustratos de marismas ¹	83
Resumen	84
Introducción.....	86
Materiales y Métodos	87
a) Sustratos utilizados para el asentamiento en marismas.....	87
b) Epibiosis de <i>Balanus glandula</i> sobre el cangrejo <i>Neohelice granulata</i>	88
c) Asentamiento diferencial: experimento manipulativo	90
Resultados	92
a) Sustratos utilizados para el asentamiento en marismas.....	92
b) Epibiosis de <i>Balanus glandula</i> sobre el cangrejo <i>Neohelice granulata</i>	94
c) Asentamiento diferencial: experimento manipulativo	96
Discusión.....	98
Conclusiones Principales	105
Bibliografía	107
Agradecimientos.....	128

Resumen

El cirripedio *Balanus glandula* ha sido introducido de manera accidental en Argentina a comienzos de la década del '70. Esta especie, nativa de la costa oeste de Norteamérica, ha logrado una alarmante expansión de 17 grados de latitud al sur encontrándose desde San Clemente del Tuyú hasta Río Grande. Recientemente, se ha reportado el hallazgo de *B. glandula* colonizando exitosamente ambientes de fondos blandos: las marismas; hecho que resulta muy novedoso teniendo en cuenta que la especie es típica de intermareales rocosos. Este cirripedio es una especie ingeniera de ecosistemas autogénica o “formadoras de hábitat”, capaz de afectar la fauna asociada mediante el aumento en la complejidad del hábitat a través de sus propias estructuras físicas. El objetivo general de la tesis es evaluar el rol que tiene el cirripedio introducido *B. glandula* como especie ingeniera de ecosistemas en ambientes intermareales de Patagonia, Argentina. La ingeniería de ecosistemas es un concepto relativamente reciente que ha generado un gran interés en la comunidad científica en las últimas dos décadas, desarrollándose una vasta cantidad de trabajos en el ámbito de la ecología. Debido a que este concepto proporciona el marco teórico sobre el que se basa la tesis, a modo de introducción en el primer capítulo se realiza una revisión bibliográfica resaltando la importancia de las especies marinas introducidas como ingenieras de ecosistemas y en particular su alcance en especies introducidas en intermareales de Argentina. Luego, en el segundo capítulo se evalúa si existen diferencias en la composición de los ensamblajes asociados a la presencia de *B. glandula*. En el tercer capítulo, se evalúa experimentalmente los efectos de la estructura física de los agregados de cirripedios sobre la fauna asociada y sobre el reclutamiento de la especie. Por último, en el cuarto capítulo se identifican los diversos tipos de sustratos utilizados por *B. glandula* para asentarse en las marismas y se evalúa experimentalmente si existe selección entre los sustratos más utilizados. La información recopilada en el transcurso de la revisión bibliográfica resalta la importancia de los potenciales efectos que pueden generar las especies introducidas e ingenieras de ecosistemas. En el Capítulo II se observa que en las marismas los cirripedios se agrupan formando estructuras tridimensionales de gran tamaño denominadas aquí agregados. En estos agregados, se generan micro-hábitats que pueden ser aprovechados por el resto de la macrofauna posiblemente para evitar situaciones de

estrés térmico o depredación. Los resultados de este capítulo muestran que la presencia de los agregados formados por *B. glandula* son claves en la determinación de la distribución y abundancia de las especies de invertebrados presentes en las comunidades de las marismas de Patagonia. En el Capítulo III, los resultados fueron coincidentes con los alcanzados en el Capítulo II sugiriendo que la estructura física, en lugar de las propiedades biológicas o ecológicas de *B. glandula*, sería la responsable del efecto ejercido sobre las comunidades de invertebrados asociadas. Además, se observaron cirripedios asentados sobre las estructuras de cirripedios artificiales utilizadas en el experimento correspondiente al Capítulo III; cuyo tamaño fue incluso superior al observado en cirripedios asentados sobre sustratos naturales. Por último, los relevamientos realizados en el Capítulo IV muestran que *B. glandula* coloniza numerosos sustratos de marismas, reclutando incluso sobre sustratos móviles. Entre los sustratos móviles se observaron cirripedios reclutados sobre el cangrejo *Neohelice granulata*, los cuales se encontraron cerca de zonas claves para las actividades de los cangrejos, lo que podría tener un efecto sobre el normal comportamiento de esta especie. Al evaluar experimentalmente las diferencias en colonización de cirripedios entre los diferentes sustratos ofrecidos, se encontró que la halófito *Limonium brasiliense* fue el sustrato que mostró valores más altos de densidad de cirripedios y además éstos fueron de mayor tamaño. Sin embargo, la totalidad de los resultados de este capítulo sugieren que la presencia de *B. glandula* en las marismas no depende de la presencia y/o disponibilidad de algún sustrato en particular. En su conjunto, los resultados obtenidos a lo largo de esta tesis aportan información novedosa y destacan la importancia de *B. glandula* como especie ingeniera de ecosistemas en la estructuración de las comunidades de invertebrados en marismas de Patagonia. Al mismo tiempo, muestran la versatilidad de esta especie de fondos rocosos en el aprovechamiento de sustratos para el reclutamiento que aseguren su persistencia en ambientes de fondos blandos.

Abstract

The acorn barnacle *Balanus glandula* has been accidentally introduced in Argentina in early 1970s. The specie, native of the Pacific coast of North America, has reached an alarming expansion of 17 degrees to the south, finding from San Clemente del Tuyú to Río Grande. Recently, it has been reported the specie successfully colonising soft-bottom salt marshes; a very surprising fact given that *B. glandula* is typical a rocky shore species. This barnacle is considered an autogenic engineer species or habitat-forming, capable of change the physical structure, complexity, and heterogeneity of the environment through their own structure. The main objective of this thesis is to evaluate the role of the introduced barnacle *B. glandula* as an engineer species in intertidal environments of Patagonia, Argentina. Ecosystem engineer is a relatively recent concept which has generated a great interest in the scientific community in the last two decades, developing a vast amount of ecology studies. This concept provides the theoretical frame on which the thesis is based, thus in the first chapter a literature review is performed as an introduction, highlighting the importance of marine introduced species as ecosystem engineer and particularly its extent to Argentinean introduced species. Then, in the second chapter the existences of differences in the community composition associated to the presence of *B. glandula* are evaluated. In the third chapter, the effects of the physical structure of the barnacles on the benthic fauna are experimentally evaluated. Lastly, in the fourth chapter the substrata most successfully colonized by *B. glandula* in Patagonian salt marshes are identified and characterized through descriptive and manipulative experiments. The information compiled during the literature review emphasized the importance of the potential effects that introduced and ecosystem engineer species could generate. In Chapter II, barnacles grouped together forming three-dimensional structures of large sizes are observed. In these structures, named here aggregates, micro-habitats that can be used by the rest of the macrofauna to avoid thermal stress and predation are generated. Results of this chapter show that *B. glandula* aggregates are essential in determining the distribution and abundance of the invertebrate species found in Patagonian salt marshes. In Chapter III, results were coincident with the ones from Chapter II, suggesting that the physical structure, rather than the biological or ecological properties, would be the responsible for the effects caused by *B. glandula* on the benthic community. Moreover, barnacles were

observed recruited on the artificial-barnacles structures utilized in Chapter III; these barnacles were bigger than the ones observed in natural substrata. Finally, field surveys and manipulative experiments of Chapter IV have shown that acorn barnacles recruit on a great number of substrata, including mobile ones. Among this kind of substrata, there were barnacles recruited on the endemic crab *Neohelice granulata*. These barnacles were found in vital zones of the crab which could affect the normal behaviour of the species. When differences in barnacle's recruitment among different substrata were experimentally evaluated, the halophyte *Limonium brasiliense* showed the highest density of barnacles and the largest individuals. Nevertheless, the results of this chapter suggest that the presence of *B. glandula* in the salt marshes do not depend on the presence/availability of any particular substratum. Together, the results obtained in the different chapters of this thesis, provide new information and stand out the importance of *B. glandula* as an engineer species in structuring the invertebrate community of Patagonian salt marshes. As well, they show the versatility of this rocky shore species to exploit a wide variety of substrata to persist in these soft- bottom environments.

Comentarios para la lectura de la tesis

La presente tesis doctoral está compuesta por cuatro capítulos. Con excepción del primer capítulo que corresponde a una revisión bibliográfica al tema de estudio, cada capítulo de la tesis está conformado por un resumen, introducción, materiales y métodos, resultados y discusión. Además, en cada capítulo se presentan las tablas y figuras que correspondan según el caso. Dentro de los capítulos, las tablas y figuras se encuentran numeradas siguiendo la forma "Fig. 1-2" donde el primer número hace referencia al capítulo y el segundo, a la figura o tabla según corresponda. Por una cuestión práctica y para familiarizarse con los tópicos generales sobre los que discurrirá la tesis, a continuación se realiza la presentación de los cuatro capítulos destacándose sus objetivos principales. Posteriormente se brinda información sobre las marismas, el ambiente en el que se desarrolló la tesis y se realiza una descripción de los diferentes sitios donde se ha llevado a cabo el trabajo de campo correspondiente a los distintos capítulos. Al finalizar la presentación de los capítulos, se cierra la tesis con una sección de Conclusiones Principales.

El **objetivo general** de la tesis es evaluar el rol que tiene el cirripedio introducido *Balanus glandula* como especie ingeniera de ecosistemas en ambientes intermareales de Patagonia, Argentina. La hipótesis general es que *B. glandula* es una especie ingeniera de ecosistemas que interviene y modula los procesos ecológicos que estructuran las comunidades en los intermareales donde prolifera. De manera específica, a modo de introducción el **primer capítulo** tiene como objetivo realizar una revisión bibliográfica articulando y comentando la importancia de las especies marinas introducidas como ingenieras de ecosistemas a escala global y local; en el **segundo capítulo** se evalúa si existen diferencias en la composición de los ensamblajes de fauna en áreas con y sin agregados de *B. glandula* y en el **tercer capítulo** se evalúa experimentalmente los efectos de la estructura física de los agregados de cirripedios sobre la fauna asociada y sobre el reclutamiento de *B. glandula*. Por último, en el **cuarto capítulo** se identifican los diversos tipos de sustratos utilizados por *B. glandula* para asentarse en las marismas y se evalúa experimentalmente si existe selección entre los sustratos más utilizados.

Ambiente de estudio

Las marismas son ambientes intermareales (es decir, ubicados entre las líneas de marea baja y alta) característicos de áreas estuariales de regiones templadas y frías alrededor del mundo y dominadas por especies vegetales (Chapman, 1960; Adam, 2002). En cambio, en zonas tropicales y subtropicales en lugar de estos ambientes se desarrollan los manglares que, a diferencia de las marismas, son ambientes caracterizados por árboles también tolerantes a la alta salinidad (Mitsch y Gosselink, 2000). Dado que las marismas se desarrollan en la intersección donde conviven tanto el medio marino como el terrestre son ambientes con particularidades únicas, habitadas por organismos de ambos orígenes (Adam, 1990; Mitsch y Gosselink, 2000). La vegetación es típicamente resistente a la inmersión frecuente y a valores altos de salinidad (Adam, 1990). Así, las especies vegetales capaces de colonizar son escasas pero estables en el tiempo (Adam, 1990; Mitsch y Gosselink, 2000); desarrollando un patrón de zonación marcado, donde las especies de plantas se disponen en bandas paralelas a la costa y cuya distribución se correlaciona con la elevación topográfica (Chapman, 1974; Adam, 1990; Pennings et al., 2005)

Regionalmente, las marismas de la costa atlántica de Sudamérica pueden discriminarse en dos tipos generales: marismas dominadas por especies del género *Spartina* (*Spartina alterniflora* y/o *Spartina densiflora*) con una mínima presencia de *Sarcocornia perennis* (en la región al norte de los 42° S; Fig. 1; Isacch et al., 2006) y marismas dominadas por *Sarcocornia perennis* con mínima presencia de *Spartina* (en la región al sur de los 43° S; Fig. 1; Bortolus et al., 2009). Este patrón diferencial de dominancia botánica observado en las marismas a lo largo de la región, podría estar asociado al gradiente de temperaturas que favorecería la supervivencia y el desarrollo de *Spartina* en latitudes más bajas y el de *Sarcocornia* en latitudes más altas (Bortolus et al., 2009; Idaszkin et al., 2011). En la zona de transición entre ambos tipos generales de marismas se encuentra la Península Valdés (Provincia del Chubut; 42° S; Fig. 1). En esta zona, las marismas se caracterizan por la presencia de ambos géneros pero *Spartina alterniflora* suele dominar la marisma baja, mientras que *Sarcocornia perennis* es la especie dominante en la marisma alta, acompañada por *Spartina densiflora* y, en menor proporción, por *Limonium brasiliense* (Bortolus, 2006; Isacch et al., 2006; Bortolus et al. 2009).

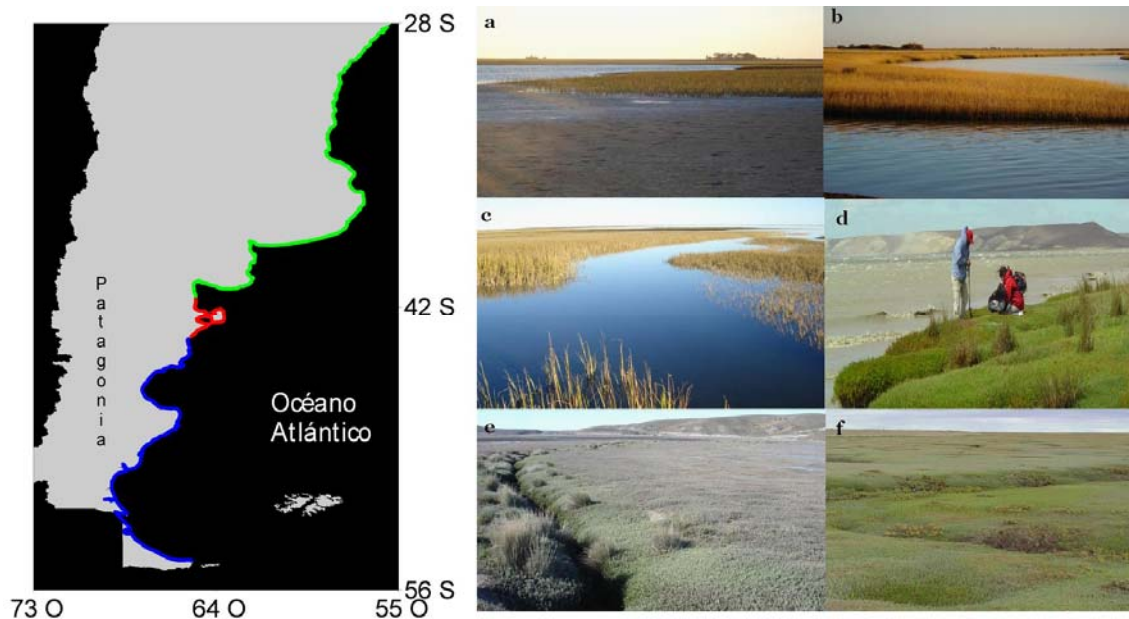


Figura 1. Izquierda: Patrón de distribución de los tipos de marismas según la dominancia botánica a lo largo de costa atlántica sudoccidental: dominadas por *Spartina* (verde), dominadas por *Sarcocornia* (azul) y zona de transición (rojo). Derecha: Fotografías de marismas típicas dominadas por *Spartina*: San Blas (a), El Cóndor (b) y San Antonio (c) y por *Sarcocornia*: Santa Cruz (d), Puerto Deseado (e) y Punta Loyola (f). Fotos: A. Bortolus.

Cabe destacar que el patrón recientemente descrito corresponde a marismas desarrolladas sobre fondos blandos, denominadas marismas barrosas. Sin embargo, recientemente se describieron en las costas patagónicas especies vegetales típicas de marismas dominando diferentes intermareales rocosos, denominándose a estos ambientes marismas rocosas (Bortolus et al., 2009). Estas marismas se desarrollan sobre diferentes tipos de roca o fragmentos de roca, en ausencia casi total de suelos lodosos (Bortolus, 2010). Habitualmente, tienen lugar sobre plataformas de abrasión ubicadas en costas moderadamente expuestas al oleaje cuyo sustrato es roca sedimentaria (Bortolus et al., 2009; Bortolus, 2010). Allí, las oquedades como grietas o pozas de mareas son colonizadas por las raíces y los rizomas de *Spartina*. Estos pastos se disponen en forma de parches alargados, de tamaño variable asociados a variables abióticas y bióticas que defieren de las que se dan por fuera de las áreas vegetadas del intermareal (Sueiro et al., 2011). Además de este género, podemos observar ejemplares de *Sarcocornia perennis* ocupando la zona superior y menos frecuentemente a *Limonium brasiliense* (Bortolus et al., 2009). En particular la banda vegetada ubicada en el nivel medio-superior, dominada generalmente por la halófito

S. densiflora, suele presentar altas densidades de los mejillines *Brachidontes rodriguezii* y *Brachidontes purpuratus* y del cirripedio introducido *Balanus glandula* (Sueiro et al., 2011)

La fauna de las marismas puede ser dividida de varias formas; considerando su taxonomía, su afinidad ecológica (dado que incluye especies terrestres como marinas), sus relaciones tróficas o su estatus de residencia (Adam, 1990). En este sentido, para ciertas especies el paso por la marisma es esencial para completar su ciclo de vida, para otras reviste gran importancia y un último grupo de especies se encuentra de manera circunstancial en estos ambientes, exhibiendo un comportamiento oportunista (Kneib, 1984; Adam, 1990). Además, la vegetación característica de las marismas provee un rango de micro-hábitats únicos para la fauna. De esta manera, podemos encontrar distintas especies tanto de invertebrados como de vertebrados, incluyendo una variedad de peces, mamíferos y especialmente aves (Daiber, 1982; Adam, 1990; Levin y Talley, 2000). Se ha estudiado extensamente la asociación que existe entre los organismos infaunales y la presencia de tallos o grupos de tallos de las distintas especies vegetales (Daiber, 1982; Levin y Talley, 2000; Bortolus et al., 2002; Sueiro et al., 2011). La comunidad de invertebrados presentes incluye especies bentónicas, usualmente infaunales, y nadadoras, que habitan en aguas someras adyacentes durante la marea baja pero ingresan e interactúan con el resto de la comunidad al subir la marea (Kneib, 1984; Levin y Talley, 2000). Esta comunidad de invertebrados que caracteriza las marismas suele presentar una riqueza baja respecto de otros ambientes intermareales (Daiber, 1982; Kneib, 1984; Adam, 1990). Del total de especies de macrofauna que podemos encontrar solo unas pocas contribuyen significativamente a la biomasa total: los poliquetos, los moluscos bivalvos y gasterópodos, los decápodos y crustáceos pequeños como anfípodos e isópodos (Daiber, 1982; Kneib, 1984; Adam, 1990; Bortolus et al., 2009). En cuanto a la dieta, la mayoría de las especies presentes son detritívoras o consumidoras de microflora (Kneib, 1984; Adam, 1990), aunque también es común observar varias especies herbívoras con funciones ecológicas preponderantes (Iribarne et al., 1997; Bortolus e Iribarne, 1999; Alberti et al., 2007; Daleo e Iribarne, 2009). Gran parte de la fauna que habita las marismas también muestra patrones de distribución en bandas paralelas a la costa que puede coincidir, o no, con la vegetación (Adam, 1990; Levin y Talley, 2000;

Bortolus et al., 2009). Asimismo, a medida que disminuye la distancia a la línea de marea baja o a los canales de marea, las especies encontradas son casi enteramente de origen marino (Adam, 1990; Bortolus et. al., 2002; Bortolus et al., 2009).

Las marismas son ampliamente valoradas por los importantes servicios ecosistémicos que ofrecen (Bortolus, 2010). En este contexto, el concepto de “servicios ecosistémicos” se refiere a aquellos beneficios que los seres humanos obtienen de los ecosistemas, los cuales derivan, directa o indirectamente, del funcionamiento de los mismos (Constanza et al., 1997). Por ejemplo, se consideran beneficios directos la producción de provisiones (como agua y alimentos), o la regulación de inundaciones, de degradación de los suelos, de desecación y salinización; y de las plagas y enfermedades. En las marismas, podemos mencionar a la producción y transporte de nutrientes y de materia orgánica o al amortiguamiento de contaminación costera como servicios ecosistémicos principales (Adam, 1990; Adam et al., 2008). Actualmente, se sigue considerando a las marismas como uno de los ambientes más productivos del mundo, con tasas anuales de producción comparables, en algunos casos, a las de las selvas tropicales (por ej. 3900 g peso seco C/m²/año; Mitsch y Gosselink, 2000). La alta producción resulta esencial para el desarrollo de las cadenas alimentarias locales (Weinstein y Kreeger, 2000); convirtiendo a estos intermareales en sitios claves para el establecimiento de poblaciones y comunidades (Adam et al., 2008; Bortolus, 2010). Así, en las marismas suelen encontrarse áreas específicas para la alimentación, refugio y/o nidificación de un gran número de especies de aves migratorias, peces, mamíferos e invertebrados (Adam, 1990; Adam et al., 2008; Bortolus, 2010). Algunas de estas especies además del atractivo turístico que pueden generar también resultan de especial interés por su valor económico, como por ejemplo en el caso de determinadas especies de bivalvos (Adam et al., 2008; Bortolus, 2010). De esta manera, las marismas no solo presentan un valor debido a sus funciones ecosistémicas sino que dan lugar a los diversos servicios mencionados, conformando un espacio adecuado para el desarrollo de actividades turísticas, recreativas y también comerciales.

Sitios de estudio

El trabajo de campo necesario para llevar a cabo los diferentes objetivos de esta tesis fue desarrollado dentro de tres marismas de fondo blando: la marisma Loros (de ahora en más “Loros”, 41°01' S, 62°47' O; Fig. 2), la marisma Riacho (de ahora en más “Riacho”, 42°25' S, 64°37' O; Fig. 2) y la marisma Fracasso (de ahora en más “Fracasso”, 42°25' S, 64°07' O; Fig. 2). Por otro lado, el experimento manipulativo correspondiente al Capítulo IV fue desarrollado en el intermareal rocoso de Punta Ameghino (de ahora en más Ameghino, 42° 36' S, 64° 52' O; Fig. 2). Para este punto, cabe destacar que luego de pruebas pilotos dentro de la marisma Riacho, se decidió realizar el experimento en un intermareal rocoso ya que la abundancia de larvas de cirripedios sería adecuada, garantizando así el óptimo desarrollo de experimentos de este tipo.

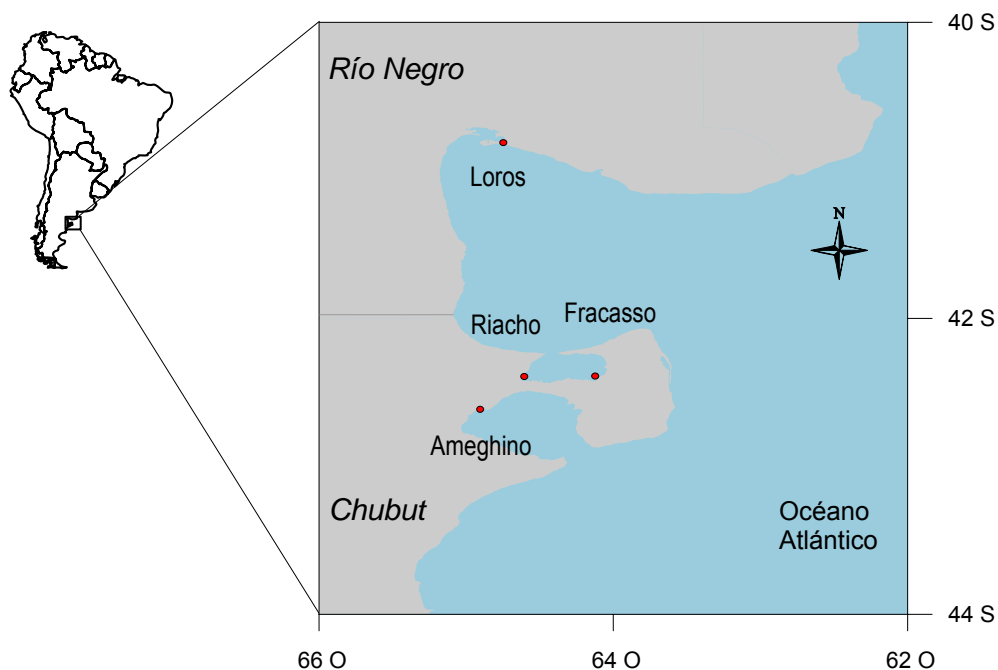


Figura 2. Localización geográfica de los sitios seleccionados para el desarrollo de la tesis.

Loros (Fig. 3a) es una marisma localizada sobre la costa del Golfo San Matías, al SE de la Provincia de Río Negro dentro de la Reserva de Uso Múltiple “Caleta de los Loros”. El Golfo San Matías es el más extenso de los golfos norpatagónicos, se extiende entre punta Bermeja, al norte, en la provincia de Río Negro, y punta Norte, al sur, en la provincia del Chubut. El mismo, alcanza una

superficie aproximada de 19.700 km² (Amoroso y Gagliardini, 2010). Las mareas son de régimen semi-diurno y poseen una amplitud promedio de entre 3,5 y 7,6 m (Servicio de Hidrografía Naval, 2012). La marisma Loros posee una extensión de 1548 ha (Bortolus et al., 2009) y está conformada por un pastizal monoespecífico de *Spartina alterniflora* con la presencia de unos pocos ejemplares de *Sarcocornia perennis*.

Riacho y Fracasso (Fig. 3 b y c) se encuentran localizadas sobre la costa del Golfo San José en la Reserva Natural Península Valdés, al NE de la Provincia del Chubut. El Golfo San José es una bahía semi-cerrada de 817 km² y de régimen de mareas semi-diurno con una amplitud promedio que varía entre los 4,57 y 7,01 m donde no existen desembocaduras de ríos (Amoroso y Gagliardini, 2010). Como se dijo anteriormente, por estar ubicadas en una zona de transición, en estas dos marismas los géneros *Spartina* y *Sarcocornia* coexisten, pero ambas marismas se diferencian por la clara dominancia de uno de los géneros. Mientras que Riacho se encuentra dominada por especies del género *Spartina*, Fracasso lo está por *Sarcocornia*. En la marismas baja y media de Riacho se encuentra *Spartina alterniflora*, mientras que en la marisma alta la especie de mayor abundancia es *Spartina densiflora* y en menor abundancia se encuentran *Sarcocornia perennis*, *Limonium brasiliense* y *Atriplex* sp. (Bortolus et al., 2009). En Fracasso, *S. alterniflora* suele ser menos abundante y se la localiza en la marisma baja, mientras que en la marisma alta se observa a *S. perennis* acompañada, en menor densidad, por *L. brasiliense*. Riacho posee una extensión aproximada de 159 ha (Bortolus et al., 2009), con una pendiente del 4% y una altura relativa al cero hidrográfico argentino de la marisma baja de +4,42 m y de la marisma alta de +5,77 m (Idaszkin et al., 2011). Por otro lado, Fracasso tiene aproximadamente 27 ha de extensión (Bortolus et al., 2009). La pendiente en esta marisma es de 0,4%, y la altura relativa al cero hidrográfico argentino de la marisma baja es de +5,67 m y de la marisma alta es de +6,32 m (Idaszkin et al., 2011). Por último, Ameghino (Fig. 3d) es una plataforma de abrasión por olas de origen sedimentario, ubicada en la costa del Golfo Nuevo a pocos kilómetros al sur de las marismas de Riacho y Fracasso. En este intermareal *Balanus glandula* es la especie de macroinvertebrado dominante de la zona alta del intermareal, conformando una densa franja de hasta 17.000 ind/m² (Schwindt, 2007).

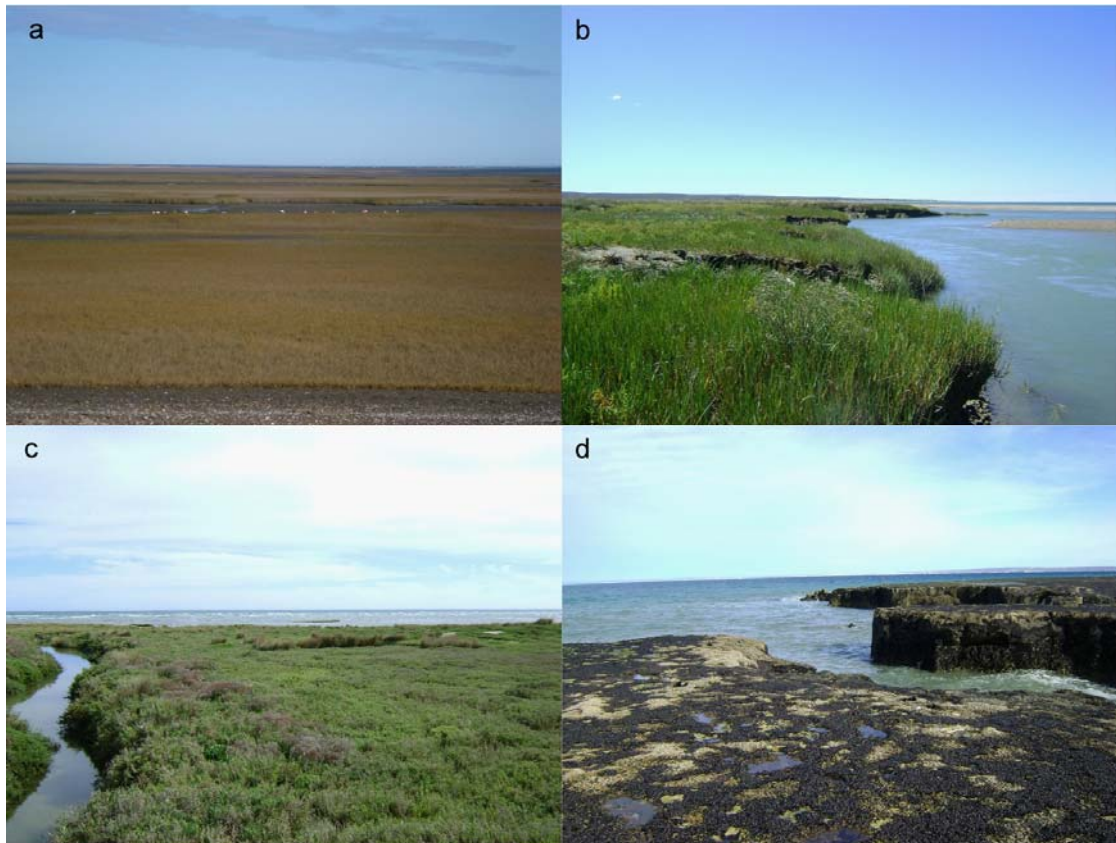


Figura 3. Fotografías de los sitios de estudio: a- Loros (Foto: A. Bortolus), b- Riacho, c- Fracasso y d- Ameghino. Fotos: M. M. Mendez.

Recientemente, se ha reportado el hallazgo del cirripedio introducido *Balanus glandula* colonizando exitosamente las marismas mencionadas (Schwindt et al., 2009); lo que resulta muy novedoso teniendo en cuenta que la especie es típica de intermareales rocosos. Este hecho ha motivado el desarrollo de la presente tesis con la intención de describir los principales aspectos ecológicos de esta particular introducción. En las tres marismas seleccionadas para el desarrollo del trabajo de campo, *B. glandula* es la única especie de cirripedio presente que llega a agruparse en altas densidades (alcanzando los 35 ind/cm²; Schwindt et al., 2009, Fig. 4). La distribución de los cirripedios dentro de las marismas es extremadamente parchada, encontrándose a estos organismos ubicados especialmente en sustratos duros localizados en canales de marea o en áreas cercanas a éstos. En las zonas donde se encuentran los cirripedios el aporte de agua es alto y los sustratos donde se asientan permanecen sumergidos al menos una vez al día. Precisamente, en el Capítulo IV de esta tesis se brindará información detallada sobre los sustratos

utilizados por *B. glandula* para su asentamiento en las marismas, así como también la frecuencia de utilización de cada uno de ellos.



Figura 4. Fotografías destacándose la presencia del cirripedio *Balanus glandula* sobre sustratos de marismas: *Sarcocornia perennis* (a), *Limonium basiliense* (b), *Spartina alterniflora* (c) y Mitílicos (d). Fotos: M. M. Mendez.

Vouchers de los organismos provenientes de las muestras de esta tesis se depositaron en la Colección de Invertebrados del Centro Nacional Patagónico (CENPAT-CONICET). Como se irá observando con la lectura de la tesis, la identificación taxonómica de los invertebrados fue un proceso central para poder llevar a cabo los objetivos propuestos. Teniendo en cuenta que una correcta identificación de las especies es fundamental en los trabajos ecológicos (Bortolus, 2008), se realizó una exhaustiva revisión bibliográfica de la cual se obtuvieron claves taxonómicas actualizadas para la identificación: cirripedios (Newman y Ross, 1976), decápodos (Boschi, 1992), tanaidáceos (Holdich y Jones, 1983), anfípodos (López Gappa et al., 2006), isópodos (Harrison y Ellis, 1991), poliquetos (Fauchald, 1977) y moluscos (Keen y Coan, 1974; Scarabino, 1977; Pastorino, 1994; Pastorino, 2005;

Signorelli y Pastorino, 2011). Además, se consultó de manera permanente la Colección de Invertebrados del CENPAT. Por otro lado, se contó con la desinteresada y generosa colaboración de taxónomos y especialistas en los distintos grupos de invertebrados hallados: Dra. G. Alonso (Anfípodos, Museo Argentino de Ciencias Naturales (MACN-CONICET)); Lics. M. E. Diez y B. Trovant (Poliquetos, CENPAT); Dra. B. Doti (Isópodos, Universidad Nacional Buenos Aires (UBA-CONICET)); Lic. J. Fernández Alfaya (Nemertinos, CENPAT); Dr. C. De Francesco (Gasterópodo *Heleobia australis*, Universidad Nacional de Mar del Plata (UNMdP-CONICET)); Dr. M. Brogger (Ofiuras, Universidad Nacional Buenos Aires (UBA-CONICET)); Dra. A. Huespe y Lic. E. Gómez Simes (Decápodo *Halicarcinus planatus*, CENPAT y Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco respect.) y Lic. L. Patitucci (Larvas de Insectos, Instituto Malbrán). Para la vegetación, se utilizó como guía la Flora Patagónica (Correa, 1998), actualizando el estatus taxonómico de *Salicornia ambigua* Michx. como *Sarcocornia perennis* (Mill.) A.J. Scott. (según Zuloaga y Morrone, 1999). En este caso, los ejemplares hallados se compararon con especímenes de referencia conservados en el Herbario Ecológico de Costas (HECO- CENPAT).

CAPÍTULO I

Las especies marinas introducidas como ingenieras ecosistémicas y su importancia en los intermareales de Argentina



Resumen

La alteración de los ecosistemas se encuentra entre los efectos con mayor gravedad que las especies introducidas pueden producir, a raíz de los efectos cascada potenciales que se pueden generar sobre la biota residente. Esta alteración se da, por ejemplo, a través del cambio en la estructura física del propio ecosistema. La “ingeniería de ecosistemas” es un concepto desarrollado hace casi dos décadas y que es utilizado para aquellas especies que directa o indirectamente controlan la disponibilidad de recursos y modifican, crean o destruyen el hábitat. Las especies ingenieras de ecosistemas pueden afectar al ambiente físico de dos maneras principales: a través de la ingeniería autogénica y de la alogénica. En el primer caso, el ambiente físico se ve afectado por las estructuras que componen las especies en si mismas; mientras que los ingenieros alogénicos, en cambio, alteran el estado físico de los ecosistemas a través de modificaciones mecánicas, químicas u de otro tipo. Así, los modos y actividades que los ingenieros de ecosistemas pueden desempeñar son variados y, con ello también, sus consecuencias sobre el ecosistema. En Argentina, existen varias especies marinas que han sido introducidas en distintos ambientes intermareales y son responsables de cambios profundos en la estructura física de los ecosistemas. Por ejemplo, el poliqueto tubícola *Ficopomatus enigmaticus* es una especie ingeniera de ecosistemas que forma arrecifes. La presencia de los mismos aumenta la densidad de organismos bentónicos y de ciertas macroalgas, disminuye la concentración de clorofila a y la turbidez del agua, y genera cambios en el régimen hidrológico y sedimentario. Otra especie ingeniera introducida en las costas argentinas es la macroalga *Undaria pinnatifida*. La presencia de esta especie aumenta la riqueza y diversidad de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos debido a la provisión de refugio para las especies presentes y podría estar modificando las bases de las cadenas tróficas gracias al incremento de biomasa. Adicionalmente, *Undaria* forma bosques submarinos y, a diferencia de *Ficopomatus*, genera un efecto negativo sobre las algas nativas (reduciendo drásticamente su riqueza y diversidad) y produce una pérdida en la calidad de hábitat de arrecifes submarinos (disminuyendo la abundancia de peces al obstruir el acceso a los refugios).

Los cirripedios conforman un grupo taxonómico cuyas especies han sido introducidas en diferentes partes del mundo en numerosas ocasiones. Además,

estas especies son importantes ingenieros de ecosistemas intermareales. Estos organismos reclutan y crecen de forma agregada generando micro-hábitats que proveen protección a condiciones ambientales estresantes para los invertebrados presentes y suelen ser utilizados como refugio por diversas taxa. Además, los cirripedios pueden intervenir en la dinámica poblacional de otras especies por proveerles un nuevo sustrato para el reclutamiento. El cirripedio *Balanus glandula* ha sido introducido en las costas de Argentina y tiene una alta tasa de expansión. Sus efectos generados como especie ingeniera de ecosistema han sido ampliamente estudiados en su ambiente nativo por lo que se espera que tenga efectos similares en los intermareales donde fue introducido. En este capítulo se presenta una revisión discutida sobre el impacto de las especies introducidas ingenieras de ecosistemas marinos, con especial énfasis en ambientes intermareales de Argentina.

Introducción

Las especies introducidas son aquellas que mantienen poblaciones auto sustentables en sitios cuya presencia es atribuible a la actividad humana (Carlton, 1989). Numerosas especies se mueven de continente a continente y de océano a océano, tanto de manera accidental como intencional, a través de las diferentes actividades humanas, quebrantando barreras biogeográficas naturales (Carlton, 1989; 1996). En los últimos años, la introducción de organismos marinos alrededor del planeta ha afectado a las comunidades locales mundialmente (Carlton y Geller, 1993; Carlton, 1996; Ruiz et al., 1997). Las vías de introducción de las especies son diversas (Carlton, 1989; Ruiz et al., 1997; Ruiz y Carlton, 2003). Para los ambientes costeros particularmente, el transporte mediante embarcaciones ha sido el principal mecanismo para el traslado de los organismos (Ruiz et al., 1997; Ruiz y Carlton, 2003). Así, con el aumento del transporte marítimo en el siglo XIX, este fenómeno fue creciendo de manera exponencial (Carlton, 1987; Carlton y Geller, 1993; Carlton 1996). En la actualidad la introducción de especies es, luego de la destrucción del hábitat, la principal causante de alteración de la biodiversidad a nivel global y por lo tanto del funcionamiento de los ecosistemas (Carlton, 1996). A corto plazo, las especies introducidas pueden tener diversas consecuencias sobre los ambientes nativos. Entre ellas podemos mencionar impactos ambientales como la modificación del hábitat (Schwindt et al., 2001; Crooks, 2002); efectos genéticos a través de hibridización (Cox, 1999); interacciones negativas como competencia (Byers, 1999) y depredación (Grosholz et al., 2000); impactos económicos (por ej. debido a la introducción de plagas, Hallegraeff, 1988) y también sociales (por ej. introducción colateral de parásitos, Torchin et al., 2002). En consecuencia, el número de especies introducidas es un indicador de degradación ambiental y de los cambios antropogénicos que tienen lugar en los distintos ambientes (McGeoch et al., 2006; Bortolus y Schwindt, 2007). Dada su vital importancia, conocer los impactos que generan las nuevas especies al incorporarse a los ecosistemas es un objetivo primario en el estudio de las introducciones biológicas (Ruiz et al., 1999; Crooks, 2002).

Uno de los efectos más dramáticos que pueden generar las especies introducidas es la alteración de los ecosistemas, debido a los diferentes efectos cascada que generan sobre la biota residente (Crooks, 2002). La alteración de los

ecosistemas por parte de las especies introducidas puede tener lugar a través de diferentes vías, por ejemplo a través del cambio de la estructura física del propio ecosistema. En este contexto, la “ingeniería de ecosistemas” es un concepto introducido por Jones y colaboradores (1994; 1997) que es utilizado en esencia para todas aquellas especies que directa o indirectamente controlan la disponibilidad de recursos y modifican, crean o destruyen el hábitat. Con la incorporación de este concepto, estudiar los efectos potenciales que las especies introducidas pueden desempeñar como ingenieras de ecosistema no debe pasarse por alto (Crooks, 2002). Existen numerosas especies introducidas que a su vez son ingenieras de ecosistemas (revisadas en Crooks, 2002; Wallentinus y Nyberg, 2007); en esos casos estudiar las modificaciones en la estructura física de los ecosistemas ofrece una perspectiva de sumo interés respecto al impacto que los organismos introducidos están produciendo sobre los nuevos ambientes. De manera introductoria, el objetivo de la presente revisión es el de recopilar, integrar y discutir información existente sobre las especies introducidas marinas e ingenieras de ecosistema en ambientes intermareales; con especial énfasis en las especies presentes en intermareales de Argentina. Para llevar a cabo la misma, se analizaron publicaciones científicas internacionales, incluyéndose especialmente los trabajos que explícitamente utilizaran el término acuñado por Jones y colaboradores (1994). Además, se indagaron publicaciones, reportes técnicos y tesis de índole local.

Alteración física de los ecosistemas

Si bien podría resultar sencillo reconocer la capacidad que tienen los organismos vivos en modificar el ambiente físico que los rodea, recién en el año 1994 se le dio un marco teórico apropiado a esta idea (Jones et al., 1994). En este trabajo se propuso y definió el concepto de ingeniería de ecosistemas, considerando a las especies ingenieras de ecosistemas como “organismos que directa o indirectamente, modulan la disponibilidad de recursos para otras especies al causar cambios en el estado físico de la materia biótica o abiótica. Al hacerlo, modifican, mantienen y/o crean hábitats” (Jones et al., 1994; 1997). A pesar de las controversias surgidas en torno a su definición (Brown, 1995; Power, 1997; Jones y Gutiérrez, 2007), el concepto de ingeniería de ecosistemas ha quedado instaurado en la comunidad científica internacional. Especialmente en la última década se ha logrado incorporar este concepto a los diferentes estudios, a partir del cual han

surgido innumerables trabajos tanto teóricos (Crooks, 2002; Cuddington y Hastings, 2004; Byers et al., 2006; Wright y Jones, 2006; Hastings et al., 2007; Wallentinus y Nyberg, 2007; Bouma et al., 2009; Reise et al., 2009), como experimentales (Schwindt et al., 2001; Thiel y Ullrich, 2002; Castilla et al., 2004; Bouma et al., 2005; Levin et al., 2006; Borthagaray y Carranza, 2007; Menge et al., 2008; Sellheim et al., 2010; Sueiro et al., 2011) e incluso un libro que aborda de manera detallada la temática (Cuddington et al., 2007).

Las especies ingenieras de ecosistemas pueden afectar al ambiente físico de dos maneras principales, a través de la ingeniería autogénica y de la alogénica. En el primer caso, el ambiente físico se ve afectado por la propia estructura física provista por el organismo (Jones et al., 1994; 1997). Las valvas de numerosas especies ilustran este tipo de ingeniería. La presencia de las mismas aumenta la complejidad inicial del sistema proveyendo nuevos micro-hábitats de condiciones favorables para el establecimiento y la persistencia de otros organismos presentes en el lugar (Gutiérrez et al., 2003; Borthagaray y Carranza, 2007; Commito et al., 2008; Buschbaum et al., 2009; Sousa et al., 2009). Los ingenieros alogénicos, en cambio, modifican el estado físico de los ecosistemas a través de alteraciones mecánicas, químicas u de otro tipo (Jones et al., 1994; 1997). Por ejemplo, los organismos filtradores limpian materiales suspendidos, aumentando así la claridad del agua (Ruesink et al., 2005; Sousa et al., 2009). Las cuevas que realizan diferentes especies de cangrejos ilustran también la ingeniería alogénica. Estas excavaciones afectan la dinámica sedimentaria y biogeoquímica al modificar el tamaño de grano de los sedimentos, las condiciones de oxido-reducción, el contenido de materia orgánica y la disponibilidad de los nutrientes (Gribsholt et al., 2003; Gutiérrez et al., 2006; Kristensen, 2008; Penha-Lopes et al., 2009; Kristensen et al., 2012). En consecuencia, dentro de la ingeniería de ecosistemas los modos y actividades que las especies pueden desempeñar son extremadamente amplios y con ello, también, sus consecuencias sobre los ecosistemas (Fig. 1-1).

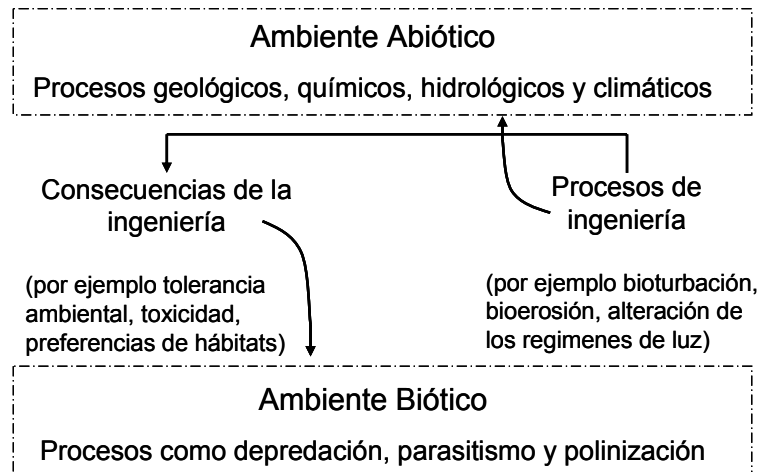


Figura 1-1. La ingeniería de ecosistemas representada por la modificación física del ambiente abiótico y sus efectos potenciales sobre la biota (modificado de Crooks, 2004).

Un ejemplo que se utiliza comúnmente para ilustrar el concepto de ingeniería de ecosistemas es el del castor (*Castor canadensis*) (Naiman et al., 1988; Wright et al., 2002; 2003). Estos roedores semiacuáticos construyen diques y madrigueras en ríos y arroyos mediante la utilización de ramas y troncos de árboles que talan con sus dientes incisivos, transformando drásticamente los ambientes donde viven (Naiman et al., 1988). A través de sus actividades, los castores retienen sedimento y materia orgánica en los canales, modifican los ciclos de nutrientes y tienen influencia sobre el agua y los materiales que circulan (Naiman et al., 1988). También, al aumentar la heterogeneidad ambiental, los castores aumentan el número de especies de plantas herbáceas que de otro modo no se establecerían en el lugar (Wright et al., 2002). Sus transformaciones, además, incluyen la interrupción de los corredores a través de los cuales animales y plantas se mueven de un extremo a otro del río (Naiman et al., 1988). Con el correr del tiempo, el sistema de aguas activas y de flujo permanente se transforma en un lago de aguas semidetenidas con tendencia a inundar terrenos en las márgenes de los ríos (Naiman et al., 1988). En esta nueva configuración, la comunidad de invertebrados caracterizada por especies de aguas en movimiento es reemplazada por especies típicas de estanques (Naiman et al., 1988). Debido a las inundaciones, los bosques y pastizales aledaños son transformados en ambientes diferentes, donde varias de las especies vegetales son reemplazadas y los árboles presentes se ven reducidos en altura (Naiman et al.,

1988; Wright et al., 2003). Así, las diferentes acciones producidas por los castores modifican radicalmente el ambiente en el que se encuentran.

En Argentina el castor, una especie nativa de Norteamérica, fue introducida con fines comerciales en Tierra del Fuego en 1946 (Lizarralde, 1993). Debido a la ausencia de depredadores y competidores naturales y a la abundancia de alimento y sitios de refugio, su expansión fue rápida y el crecimiento poblacional exponencial (Lizarralde, 1993; Lizarralde et al., 2004). Luego de su introducción, se estima que ha modificado al menos de 5.200 ha de bosque nativo (Lizarralde, 1993; Lizarralde et al., 2004). La lenga (*Nothofagus pumilio*) era la especie más abundante en estos bosques acompañada por otras especies como *Nothofagus antarctica* y *Nothofagus betuloides*, todas ellas presentes en la zona aledaña a los cursos de agua, sector más afectado por los castores (Lizarralde et al., 2004; Baldini et al., 2008). Con la expansión de esta especie, más de la mitad de los bosques de *N. pumilio* asociados a los cursos de agua han sido dañados, siendo la pérdida más importante debida a la muerte de individuos en las zonas de inundación de las represas formadas por los castores (Wallem et al., 2007; Baldini et al., 2008). Además, se observó una mayor densidad de colonias activas en hábitats que han sufrido mayor modificación ambiental, indicando un mecanismo de autofacilitación por parte de la especie y escalando así sus efectos sobre el ecosistema (Wallem et al., 2007).

Como ocurre en el caso del castor, existen numerosos ejemplos de especies introducidas que afectan la naturaleza física de los ecosistemas; es decir que actúan como especies ingenieras de ecosistemas. Estos ejemplos involucran variados y numerosos taxa tanto de ambientes acuáticos (marinos y de agua dulce) como terrestres (revisadas en Crooks, 2002; Crooks, 2004). En el ambiente marino específicamente, el estudio de las especies ingenieras introducidas ha tenido un gran interés, especialmente en la última década (Schwindt et al., 2001; Crooks, 2002; Holloway y Keough, 2002; Castilla et al., 2004; Brusati y Grosholz, 2006; Neira et al., 2006; Ross et al., 2007; Wallentinus y Nyberg, 2007; Sellheim et al., 2010). En estos trabajos, se ha observado cómo numerosas especies introducidas pertenecientes a variados taxa afectan la estructura física de los ecosistemas nativos, especialmente al establecerse en altas densidades. Isópodos (Talley et al., 2001; Talley y Crooks, 2007; Davidson et al., 2009), decápodos (Grosholz et al., 2000; Brousseau et al., 2003; Neira et al., 2006), cirripedios (Bros, 1987; Bertness et

al., 2006; Grzelaka y Kuklinski, 2010; Sueiro et al., 2011), gasterópodos (Kerans et al., 2005; Ragueneau et al., 2005; Nicastro et al., 2009), bivalvos (Gutiérrez et al., 2003; Escapa et al., 2004; Robinson et al., 2007; Sousa et al., 2009), poliquetos (Schwindt et al., 2001; 2004; Heiman et al., 2008; Jaubet et al., 2011; Quintana et al. 2011; Delefosse et al., 2012), ascidias (Cerdeja y Castilla, 2001; Castilla et al., 2004; Ross et al., 2007), algas (Casas et al. 2004; Strong et al., 2006; Schmidt y Scheibling, 2007; Byers et al., 2010; Irigoyen et al., 2010; 2011) y plantas vasculares (Bruno, 2000; Bando, 2006; Brusati y Grosholz, 2006; Neira et al. 2005; 2006) son algunos de los taxa que presentan especies introducidas ingenieras de ecosistema. Teniendo en cuenta la diversidad de taxa mencionados y la variedad de formas, tamaños, hábitos y modos de alimentación que sus organismos involucran, los posibles efectos que los ingenieros de ecosistemas introducidos pueden generar sobre los ambientes y comunidades nativas son múltiples.

Como se ha definido anteriormente, los ingenieros autogénicos o especies “formadoras de hábitat” proveen nueva estructura física al ambiente (Jones et al. 1994). Existe un gran número de especies introducidas que actúan como especies formadoras de hábitat al incorporar al sistema mayor complejidad estructural a través de valvas, de exoesqueletos de organismos sésiles o de estructuras aéreas y subterráneas de plantas (Crooks y Khim, 1999; Escapa et al., 2004; Neira et al. 2005; 2006; Sousa et al., 2009). En diversas partes del mundo, incluyendo países tanto de América del Norte como de Europa, el mejillón asiático *Musculista senhousia* es un ingeniero autogénico que se agrupa formando densas capas tridimensionales generando un micro-hábitat favorable que aumenta la diversidad de organismos infaunales como anfípodos, pequeños gasterópodos y poliquetos (Crooks y Khim, 1999; Mitri, 2002; Kushner y Hovel, 2006). De manera indirecta, estos refugios pueden además alterar las cadenas alimenticias al aumentar las densidades poblacionales de determinados depredadores (Crooks y Khim, 1999; Kushner y Hovel, 2006). Contrariamente, en San Francisco (Estados Unidos) la introducción del híbrido *Spartina (foliosa x alterniflora)* redujo sensiblemente la abundancia de anfípodos, bivalvos y de ciertas especies de poliquetos posiblemente debido a cambios en la composición del sedimento al reducir el tamaño de grano y aumentar el contenido de materia orgánica (Neira et al., 2005; 2006). En Chile, la ascidia introducida *Pyura praeputialis* se establece generando un cordón

tridimensional denso donde viven 116 especies de macroinvertebrados y algas, en comparación con las 66 especies que caracterizan las zonas adyacentes donde la ascidia está ausente (Castilla et al., 2004). Así, la especie aumenta la diversidad local al proveer un nuevo micro-hábitat de condiciones óptimas para ciertas especies, incapaces de tolerar las condiciones estresante naturales (Castilla et al., 2004).

Por otra parte, existen numerosos casos de especies introducidas alogénicas, en los que los efectos sobre las comunidades pueden deberse, por ejemplo, a cambios específicos sobre el sustrato ya sea directos o bien indirectos (Jones et al., 1994; Crooks, 2002; Wallentinus y Nyberg, 2007). Esto puede visualizarse en aquellos organismos que excavan el sedimento para construir cuevas, como es común ver entre especies de cangrejos, isópodos y poliquetos. Sus excavaciones generan lo que se denomina bioturbación, término que se refiere a la alteración biológica de los suelos y sedimentos, lo que deriva en una modificación de las condiciones iniciales de los mismos (Meysman et al., 2006; Kristensen et al., 2012). El poliqueto *Marenzelleria viridis*, introducido en el Mar Báltico, genera cuevas cuyas profundidades son superiores a la de los poliquetos nativos logrando oxigenar capas de suelos que de otro modo serían anóxicas; generando a su vez un gradiente que favorece a la oxidación de ciertos compuestos (Olenin y Leppäkoski, 1999; Leppäkoski et al., 2009; Quintana et al. 2011). Debido a las actividades de los poliquetos, el agua que puede alcanzar la superficie es rica en compuestos reducidos y en nutrientes, pudiendo afectar las condiciones de oxido-reducción, la degradación de materia orgánica, el reclutamiento de invertebrados y la producción primaria (Quintana et al. 2011). A través de estos cambios, esta especie afecta a otras nativas como los poliquetos *Nereis (Hediste) diversicolor* y *Arenicola marina*, disminuyendo sus densidades y pudiendo tener un efecto cascada sobre el ciclado de nutrientes (Quintana et al. 2011; Delefosse et al., 2012). En las marismas de California (Estados Unidos), el isópodo introducido *Spaheroma quoyanum* construye extensas cadenas de cuevas las cuales favorecen la pérdida de sedimento, aumentando la erosión y degradando el ecosistema natural (Talley et al., 2001). De modo indirecto, el sustrato también puede verse afectado por organismos sésiles que actúan como trampas de sedimento y aumenta la depositación de partículas (Jones et al., 1994; Crooks, 2002; Wallentinus y Nyberg, 2007). El fenómeno de

entrampar sedimento ha sido ampliamente estudiado en plantas del género *Spartina* en marismas (Bruno, 2000; Cuddington y Hastings, 2004; Neira et al. 2005; 2006). Como en el caso de *Spartina* (Neira et al., 2005; 2006), muchas especies pueden generar al mismo tiempo tanto efectos autogénicos como alogénicos. En este sentido, varias especies de almejas introducidas poseen la capacidad de oxigenar los sedimentos por sus profundas excavaciones y, al mismo tiempo, sus valvas son responsables de modificaciones hidrodinámicas y de proveer sustrato de asentamiento y refugio para otros organismos cuando se encuentran en superficie (Sousa et al., 2009).

Entre los procesos generados a partir de la introducción de especies ingenieras, uno de los más preocupantes desde el punto de vista de la conservación es aquel en el que la presencia de una especie introducida se asocia con la presencia de otra especie introducida (Simberloff y Von Holle, 1999; Simberloff, 2006). Bajo el término en inglés de “*invasional meltdown*” se propuso un marco teórico para estudiar cómo las especies introducidas pueden facilitar la invasión de una segunda especie, aumentando su supervivencia y también la magnitud de su impacto potencial sobre las comunidades (Simberloff y Von Holle, 1999). Considerando esta idea, se han desarrollado variados trabajos en los que se estudia cómo las interacciones positivas entre especies introducidas ingenieras y especies introducidas capaces de utilizar esos nuevos hábitats podría representar un mecanismo que aumente el éxito de invasión (Wonham et al., 2005; Neira et al., 2006; Heiman et al., 2008; Demopoulos y Smith, 2010; Sellheim et al., 2010). En los manglares de Hawaii, por ejemplo, Demopoulos y Smith (2010) observaron que la presencia del árbol introducido *Rhizophora mangle* aumentaba la complejidad estructural lo que podía ser aprovechado por otras especies. Aquí, las raíces emergentes eran colonizadas por numerosas especies introducidas: los cirripedios *Chthamalus proteus*, *Balanus reticulatus* y *B. amphitrite* y las esponjas *Suberites zeteki*, *Sigmadocia caerulea* y *Gelloides fibrosa*. Dentro de los ambientes invadidos por los árboles se encontró mayor densidad de macrofauna introducida en comparación con las zonas arenosas cercanas, indicando que la presencia de los mismos facilitaba la persistencia de fauna introducida en Hawaii. En Estados Unidos, Heiman y colaboradores (2008) observaron que los arrecifes del poliqueto introducido *Ficopomatus enigmaticus* interactuaban positivamente con otras

especies introducidas. Un punto interesante de este trabajo es el hecho de que el efecto de facilitación especie introducida ingeniera/especies introducidas fue aún más notorio que el de facilitación especie nativa ingeniera/especies introducidas mediado por otro ingeniero nativo presente en el sistema, la ostra *Ostrea conchaphila*. A través de los diferentes ejemplos expuestos a lo largo de esta sección, podemos observar que los efectos producidos por las especies ingenieras introducidas sobre los ecosistemas nativos representan una oportunidad única para explorar diversos procesos ecológicos derivados de la introducción de especies (Crooks, 2002; Wallentinus y Nyberg, 2007; Levin y Crooks, 2011).

Especies introducidas marinas modificadoras de hábitat en Argentina

A pesar de la falta de información en los estudios referidos a introducción de especies en Argentina (Orensanz et al., 2002; Bortolus y Schwindt, 2007) al menos 41 especies han sido reportadas como introducidas en el Atlántico Sudoccidental (Orensanz et al., 2002; Schwindt, 2007a; Schwindt, 2009). Con excepción de un grupo menor de especies, la mayoría de éstas han sido simplemente reportadas y no se han realizado estudios específicos para conocer parámetros como las variaciones temporales en abundancia o los efectos potenciales que pueden ejercer sobre las comunidades (Orensanz et al., 2002; Schwindt, 2007a; Schwindt, 2009). Si bien el número de especies introducidas es bajo respecto a otros lugares del mundo como América del Norte (Orensanz et al., 2002), dentro de la lista de especies introducidas de Argentina, varias pueden destacarse como responsables de cambios profundos en la estructura física de los ecosistemas (Tabla 1-1).

Tabla 1-1. Principales especies marinas introducidas ingenieras de ecosistema de Argentina. Entre paréntesis se indica el año estimado de ingreso al país.

Especie	Nombre Vulgar	Distribución Nativa	Distribución en Argentina	Ambiente
<i>Ficopomatus enigmaticus</i> (previo a 1960)	Poliqueto tubícola	Australasia	Laguna Mar Chiquita, Puerto de Mar del Plata y Quequén	Fondos barrosos de estuarios y área portuaria (Mar del Plata)
<i>Boccardia proboscidea</i> (post a 1997)	Poliqueto tubícola	Pacífico Norte	Mar del Plata y Puerto Madryn	Fondos arenosos/ barrosos (Mar del Plata). Roca sedimentaria (Puerto Madryn)
<i>Carcinus maenas</i> (2000)	Cangrejo verde	Europa	Bahía Camarones (Chubut) a Puerto Deseado (Santa Cruz)	Fondos rocosos
<i>Crassostrea gigas</i> (1982)	Ostra japonesa	Japón	Bahía Blanca (Buenos Aires) hasta El Cóndor (Río Negro)	Marismas, planicies barrosas y rocosas
<i>Balanus glandula</i> (1970)	Diente de perro	Oeste de Norteamérica	San Clemente (Buenos Aires) hasta Río Grande (Tierra del Fuego)	Áreas portuarias, fondos rocosos y marismas
<i>Undaria pinnatifida</i> (1992)	Alga Wakame	Noreste de Asia	Golfos norpatagónicos, Bahía Camarones, Puerto Deseado y Mar del Plata	Fondos rocosos

Ficopomatus enigmaticus es uno de los ingenieros de ecosistemas del que se cuenta con mayor información (Schwindt, 2009). En la laguna costera Mar Chiquita, este poliqueto tubícola perteneciente a la familia Serpulidae, forma arrecifes calcáreos usualmente circulares que crecen hasta 7 m en diámetro y 0,5 m en alto (Obenat y Pezzani, 1994; Schwindt et al., 2004) y cubren aproximadamente un 80% de la laguna (Schwindt et al., 2004). Los arrecifes han modificado sustancialmente el paisaje de la laguna tanto de manera directa, por la presencia de los propios arrecifes, como de manera indirecta, por el efecto que éstos ejercen sobre la flora, fauna y la dinámica general de la laguna (Schwindt et al., 2001; 2004; Bazterrica et al., 2012). Con respecto a la fauna, entre los tubos de los poliquetos que conforman los arrecifes se refugian diferentes taxa de invertebrados como anfípodos, cangrejos y moluscos; los cuales incrementan su densidad gracias a la presencia de los arrecifes (Schwindt et al., 2001). Específicamente, se ha observado que la provisión de refugio por parte de los arrecifes aumenta las densidades locales del cangrejo *Cyrtograpsus angulatus*. Este aumento poblacional de los cangrejos reduce la abundancia de poliquetos y ostrácodos, especies presa de las que se alimenta (Schwindt et al., 2001). Así, un efecto cascada sobre la comunidad bentónica se produce ante la presencia de los arrecifes de *Ficopomatus* (Schwindt et al., 2001).

Además de su efecto sobre la comunidad bentónica, se ha estudiado que los sitios donde se encuentran los arrecifes son utilizados preferencialmente como áreas de descanso y alimentación de aves (Bruschetti et al., 2009). Con respecto a la flora, se ha observado que la presencia de los arrecifes favorece el establecimiento del alga roja *Polysiphonia subtilissima* pero inhibe, directa e indirectamente, el establecimiento de las algas verdes *Cladophora* sp. y *Enteromorpha intestinalis* (Bazterrica et al., 2012). Así, los arrecifes modifican la biomasa relativa de cada grupo de macroalgas, lo que podría tener un efecto no solo en la producción primaria local sino también sobre las cadenas tróficas (Bazterrica et al., 2012). Otro de los efectos que se ha observado debido a la presencia de *Ficopomatus* es que los individuos afectan negativamente el fitoplancton, disminuyendo la concentración de clorofila a y la turbidez del agua debido a que la especie se alimenta por filtración (Bruschetti et al., 2008). Sumado a los efectos mencionados sobre la comunidades, los arrecifes formados por esta especie tienen la capacidad de modificar el ambiente físico a través de un cambio en el régimen hidrológico y sedimentario, afectando el transporte y depositación del sedimento (Schwindt et al., 2004). De acuerdo a lo expuesto se observa que, a pesar de su distribución acotada, *Ficopomatus* genera una variedad de efectos directos e indirectos sobre el medio ambiente en el que ha sido introducido debido a un aumento en la complejidad estructural.

El cangrejo verde *Carcinus maenas* y el poliqueto tubícola *Boccardia proboscidea* son especies ingenieras de ecosistema introducidas en Argentina que cuentan con una historia de introducción reciente (Tabla 1-1). *Carcinus* es conocido por ser un voraz depredador omnívoro en los sitios que ha sido introducido, reduciendo significativamente la abundancia de los invertebrados presentes (Grosholz et al., 2000). Al mismo tiempo, no debe dejar de mencionarse sus posibles efectos como ingeniero de ecosistemas ya que, si bien es una especie típicamente epifaunal, se lo puede observar excavando sobre los sustratos (Grosholz y Ruiz, 1995; Wallentinus y Nyberg, 2007). Como se ha descrito con anterioridad acerca de otros organismos excavadores (Meysman et al., 2006), éstos pueden aumentar la erosión del sustrato y con ello afectar la diversidad y/o abundancia de las especies infaunales nativas (Grosholz y Ruiz, 1995; Wallentinus y Nyberg, 2007). En Argentina, se ha observado al cangrejo verde típicamente en intermareales rocosos, donde no se han realizado estudios específicos para evaluar los posibles efectos de

la especie como ingeniera de ecosistemas (Hidalgo et al., 2005; Vinuesa, 2007). Resulta interesante estudiar, por ejemplo, si en Argentina la especie exhibe el mencionado comportamiento excavador y en ese caso, evaluar de qué manera se ve afectada la fauna nativa. Con respecto al poliqueto *B. proboscidea*, su introducción en Argentina se vincula con un hecho altamente novedoso ya que es el primer caso de formación de arrecifes biogénicos por parte de una especie no formadora de arrecifes (Jaubet et al., 2011). Este poliqueto de la familia Spionidae se encuentra asociado a áreas con alta tasa de descarga de efluentes domésticos en la ciudad de Mar del Plata (Elías et al., 2006). A diferencia de los arrecifes formados por otros poliquetos como el mencionado *Ficopomatus*, los arrecifes formados por esta especie se componen de tubos de arena blandos. A pesar de ello, los tubos blandos pueden formar compactas estructuras que resisten el peso de personas caminando sobre ellos (Jaubet et al., 2011). Los arrecifes cubren cerca de la totalidad del área impactada por los efluentes, alcanzando una densidad de hasta 650.000 ind/m² (Jaubet et al., 2011). A diferencia de lo antes expuesto, en Puerto Madryn la especie no forma los arrecifes descritos, sino que puede excavar la roca sedimentaria característica de esta zona de la costa (Diez et al., 2011; M. M. Mendez, observación personal). Así, este comportamiento excavador muestra un nuevo aspecto que la especie es capaz de desarrollar como ingeniera de ecosistemas. Debido a las altas densidades poblacionales de *B. proboscidea*, las rocas modificadas podrían transformarse en un micro-hábitat potencial a ser habitados por invertebrados locales. Dado el corto plazo transcurrido desde la introducción de la especie, aún no se conoce el impacto que está ocasionando sobre el ecosistema, ya sea por medio de los arrecifes o de su excavaciones.

La ostra japonesa *Crassostrea gigas* se encuentra entre las especies de ostras más exitosas para el cultivo. Precisamente con ese fin fue introducida en Argentina, proyecto que fue cancelado al poco tiempo y los individuos abandonados (Borges, 2005). La especie actualmente forma complejos arrecifes de grandes extensiones tanto en fondos blandos como fondos duros, aunque el porcentaje de cobertura de estos arrecifes es bajo en relación a otras áreas en las que ha sido introducida (Escapa et al., 2004). Como ocurre con la mayoría de los ingenieros autogénicos (pero ver Prado y Castilla, 2006; Kelaher et al., 2007; Selheim et al., 2010; Sueiro et al., 2011; Capítulo II de esta tesis), los arrecifes de ostras aumentan

notablemente la complejidad estructural natural y proveen refugio a diferentes organismos aumentando así su densidad y la diversidad bentónica (Ruesink et al., 2005; Sousa et al., 2009). En Bahía Anegada (Buenos Aires), se observó que varias especies de invertebrados son más abundantes dentro de los arrecifes formados por las ostras (Escapa et al., 2004). Además, como ocurre con *Ficopomatus*, la densidad y la tasa de forrajeo de aves costeras es mayor dentro de los arrecifes, probablemente debido a un aumento en la oferta de presas (Escapa et al., 2004). Si bien no se han desarrollado estudios específicos en relación al posible efecto que las ostras tienen sobre características físicas del ecosistema, es conocido que esta especie es capaz de disminuir la turbidez del agua e incrementar la penetración de luz debido a su comportamiento filtrador, pudiendo también aumentar la tasa de sedimentación (Ruesink et al., 2005). En el año 2005, se observó a la especie en el balneario El Cóndor, en la Provincia de Río Negro (Roche et al., 2010), estableciendo la población más austral de su rango de distribución en Argentina. En este sitio, las ostras se localizan de manera aislada y no forman los típicos arrecifes; siendo la densidad de 0,11 ind/m² (Roche et al., 2010), valor muy bajo en relación a lo reportado para la Pcia. de Buenos Aires donde la densidad es de 310 ind/m² (Borges, 2005). Recientemente, se han comenzado a estudiar los posibles efectos que genera la estructura física de las ostras presentes en El Cóndor sobre la comunidad de invertebrados nativa (Mendez et al., 2011). En este sentido, se observó que la presencia de ostras no produce un aumento en la diversidad ni en el número de especies de invertebrados bentónicos (Mendez et al., 2011). La baja densidad poblacional de ostras que aún caracteriza el lugar podría estar explicando los resultados mencionados. A pesar de esto, los mismos deben tomarse como información de base ya que las propiedades estructurales de esta especie han sido observadas a lo largo de los distintos ambientes donde ha sido introducida (Escapa et al., 2004; Ruesink et al., 2005). Así, monitoreos estacionales son esenciales, convirtiendo a esta situación en un caso interesante para evaluar los efectos de ingeniería ante un aumento potencial en la densidad de la especie a lo largo del tiempo.

Además de las especies de fauna como ingenieros de ecosistemas costeros argentinos, existen registros de especies introducidas botánicas. Una de las especies vegetales ingenieras de ecosistema que ha sido introducida en las costas

argentinas es la macroalga *Undaria pinnatifida*. *Undaria* forma bosques submarinos y es capaz de alcanzar los 2 m de largo, superando los pocos centímetros de tamaño que caracterizan a la gran mayoría de algas de Patagonia entre los 0 y 15 metros de profundidad (Irigoyen et al., 2010; 2011). Esta especie modificó notablemente los ambientes donde ha sido introducida. Desde una perspectiva visual, impactando zonas de buceo y playas recreativas al descomponerse. Desde un punto de vista ecológico, aumentando la riqueza y diversidad de invertebrados y afectando negativamente los hábitats de peces y de las poblaciones de algas nativas (Casas et al., 2004; Irigoyen et al., 2010; 2011). En este sentido, la especie ingeniera presenta un aspecto diferente al de los ejemplos que se han mencionado anteriormente para Argentina ya que *Undaria* genera un efecto negativo sobre las algas nativas, reduciendo drásticamente su riqueza y diversidad (Casas et al., 2004; Raffo e Irigoyen, 2011). Experimentalmente, se observó cómo la presencia de esta macroalga posiblemente podría alterar los regímenes de luz y nutrientes (Casas et al., 2004; Raffo e Irigoyen, 2011). Contrariamente, la presencia de *Undaria* afecta positivamente la comunidad de macroinvertebrados bentónicos, aumentando su riqueza y diversidad (Irigoyen et al., 2011), posiblemente debido a la provisión de refugio. Además, podría estar modificando las bases de las cadenas tróficas debido al aporte sustancial de biomasa y de manera indirecta generando detritos orgánicos para organismos filtradores (Irigoyen et al., 2011). Por último, se ha observado que *Undaria* genera una pérdida en la calidad de hábitat de los arrecifes de relieve bajo, disminuyendo la abundancia de peces por medio de la obstrucción al acceso a los refugios que utilizan éstos (Irigoyen et al., 2010).

Los cirripedios como ingenieros ecosistémicos

Los cirripedios (Cirripedia; Thoracica) son componentes abundantes de los ecosistemas marinos, especialmente de la zona más alta del intermareal de gran parte de los ambientes costeros del mundo entero. Estos organismos viven adheridos a rocas u otros sustratos duros naturales (como valvas o caparazones) y artificiales. De este modo, los cirripedios son los principales integrantes de la fauna capaz de colonizar embarcaciones adhiriéndose o incrustándose a sus cascos (un proceso comúnmente conocido por su denominación en inglés “*fouling*” que también se hizo extensivo a la fauna que se comporta de este modo; Carlton, 1985; 1996). Como resultado de la actividad humana, los cirripedios han logrado establecerse en

nuevas partes del mundo a las que no podían alcanzar por dispersión natural (Carlton, 1985; Carlton et al., 2011). Los vectores más comunes para su introducción son a través de organismos adultos adheridos a la embarcaciones y a través del transporte de larvas en el agua de lastre, cuya función en la navegación marítima es la de procurar la estabilidad de una embarcación (Foster y Willan, 1979; Piola y Johnston, 2008; Yamaguchi et al., 2009). Por otra parte, es igualmente común encontrar cirripedios como epibiontes de bivalvos de interés comercial, como las ostras, y por ello es habitual el traslado de los mismos asociados a la actividad productiva (Carlton, 1985; Carlton et al., 2011).

La distribución actual de numerosas especies de cirripedios es el resultado de procesos de introducción (Carlton et al., 2011), registrándose nuevas especies en todos los continentes. Uno de los primeros casos de introducciones de cirripedios bien documentadas fue la de *Austrominius* (= *Elminius*) *modestus* desde Nueva Zelanda a Inglaterra, muy probablemente durante la Segunda Guerra Mundial (Bishop, 1947). Esta especie logró establecerse y expandirse por toda la costa de Europa (Lawson et al., 2004; Watson, 2005) y es considerada una de las introducciones más exitosa del continente europeo (Watson et al., 2005). Solamente en América, al menos 17 especies de cirripedios han sido introducidas en el período de 150 años comprendido entre 1850 y 2000 (Carlton et al., 2010). Además, existen ejemplos de introducciones de cirripedios en África (Simon-Blecher et al., 2008) y Asia (Kado, 2003; Yamaguchi et al., 2009). A pesar de su abundancia y dominancia en los nuevos hábitats, la mayoría de las introducciones de cirripedios han sido crípticas (Lawson et al., 2004; Schwindt, 2007b). Ecológicamente, estos organismos desempeñan un papel sumamente importante en las comunidades que componen. Participan especialmente en los procesos de sucesión al ser los primeros en colonizar el sustrato desnudo, son capaces de facilitar el reclutamiento de otras especies y participan en interacciones tales como la competencia o las relaciones depredador-presa (Connell, 1961; Dayton, 1971; Harley, 2003).

Los cirripedios conforman un grupo importante de ingenieros ecosistémicos intermareales (Barnes, 2000; Harley, 2006). Debido a la fertilización cruzada y externa los organismos reclutan y crecen de forma agregada (Wu, 1981). Así, los cirripedios proveen protección de condiciones ambientales estresantes (Barnes, 2000). A densidades altas, las oquedades generadas entre organismos adyacentes

o bien dentro de los propios exoesqueletos suelen ser utilizadas como refugio por diversas taxa desde protozoos hasta invertebrados y peces, que logran así evadir la depredación o el estrés térmico (revisado en Barnes, 2000; Cartwright y Williams 2012; Birdsey et al 2012). Como se mencionó, los cirripedios pueden intervenir en la dinámica poblacional de otras especies presentes, como algas y mejillines, al proveerles un nuevo sustrato para el reclutamiento (Menge, 1976; Hawkins, 1981; Navarrete y Castilla, 1990; Farrell, 1991; Davis y Ward, 2009). Existen un gran número de estudios donde se evalúa la respuesta de las especies ante la presencia de la estructura física provista por los cirripedios que fueron desarrollados previo a los trabajos de Jones y colaboradores (1994; 1997) en los que se incorporan los términos teóricos de ingeniería de ecosistemas (Holdich, 1976; Reimer, 1976a; b; Dean, 1981; Hawkins, 1981; Bros, 1987; Thompson et al., 1996). En consecuencia, su importancia como especies formadoras de hábitat o ingenieros autogénicos es reconocida.

En la Isla de Man (Reino Unido) la presencia de cirripedios consigue triplicar la riqueza de especies y aumentar 40 veces la abundancia total de la macrofauna en comparación con el sustrato desnudo, probablemente debido a la provisión de refugio a pequeños invertebrados que evitan así ser removidos por las fuerzas de las olas (Thompson et al., 1996). En este lugar se observó, también, que al excluir experimentalmente al gasterópodo *Patella vulgata* la presencia de *Semibalanus balanoides* favorece el proceso de reclutamiento del alga parda *Fucus* sp. (Hawkins, 1981). Como consecuencia del aumento en su densidad, *Fucus* sp. se agrupa formando estructuras tridimensionales que proveen refugio a varias especies de macro-invertebrados, las cuales no se observan en el sustrato desnudo (Hawkins, 1981; Thompson et al., 1996). Al igual que ocurría con ejemplos mencionados como *Ficopomatus* o *Undaria*, a partir de la presencia de la especie ingeniera se van generando diferentes efectos cascada que derivan en un cambio marcado de la composición de las comunidades presentes. Se ha estudiado cómo los cirripedios del género *Tetraclita* generan diferentes efectos en las comunidades donde habitan. Las especies presentes en estos sitios se asocian a los canales ubicados en las paredes de los cirripedios y a las superficies externas e internas de éstos (en el caso de individuos muertos). Cada una de estas estructuras provee nueva superficie de asentamiento para la flora y fauna presente, ofrecen refugio, o ambas (Reimer,

1976a; Cartwright y Williams, 2012). En Panamá, la presencia del cirripedio *Tetraclita stalactifera panamensis* se asocia con la de 100 especies de invertebrados, en particular más de 35 especies de poliquetos, 30 de moluscos y 20 de crustáceos (Reimer, 1976a). Por otra parte, dentro de los cirripedios vacíos tiene lugar un patrón de sucesión en el que diferentes especies se van observando con el transcurso del tiempo (Reimer, 1976b). En primer lugar, los espacios libres son aprovechados por el cangrejo *Pachygrapsus transversus*. Luego de un mes, al menos seis especies logran colonizar los exoesqueletos de *Tetraclita* y eventualmente unas 50 especies se asocian a la presencia de estos cirripedios (Reimer, 1976b). En las costas de Hong Kong, los nuevos hábitats proporcionados por *Tetraclita japonica* son utilizados por caracoles litorínidos, los cuales en los meses de verano realizan migraciones y seleccionan activamente las zonas con cirripedios para mitigar el estrés térmico (Cartwright y Williams, 2012). De manera similar, la protección térmica debida a la presencia de diferentes especies de cirripedios permite la persistencia de *Littorina sitkana* en la zona alta de los intermareales de British Columbia, Canadá (Jones y Boulding, 1999). En una serie de trabajos, Yakovis y colaboradores (2004, 2005 y 2007) observaron que el agrupamiento de individuos de *Balanus crenatus* y diferentes especies de ascidias aumentaba la diversidad y abundancia de la comunidad bentónica de fondos blandos en el mar Blanco.

En Florida (Estados Unidos), Bros (1987) estudió la respuesta de la comunidad incrustante ante la remoción de la parte viva, la remoción completa y la adición de mímicas de los cirripedios *Balanus eburneus* y *Amphibalanus (Balanus) amphitrite amphitrite*. Sus resultados muestran que la presencia de los exoesqueletos de los cirripedios tiene un efecto inmediato y considerable sobre unas 30 especies tanto sésiles como móviles. En general, se observó que el reclutamiento de estas especies era inhibido ante la remoción completa de los cirripedios, aumentado por la adición de las mímicas y no afectado significativamente ante la remoción de la parte vida de los cirripedios (Bros, 1987). En el mar Báltico, Dürr y Wahl (2004) encontraron un efecto negativo sinérgico sobre determinadas especies de invertebrados cuando *Mytilus edulis* y *Amphibalanus (=Balanus) improvisus* son las especies dominantes. Sin embargo, trabajos posteriores realizados en la misma región mostraron que la presencia de esta especie de cirripedio producía un

incremento de la diversidad y abundancia de los organismos bentónicos (Grzelaka y Kuklinski, 2010). En Australia, la presencia de *Austrobalanus imperator* promueve el reclutamiento de invertebrados sésiles aunque no así la persistencia de la comunidad en el tiempo (Davis y Ward, 2009). En Las Cruces (Chile), las paredes laterales de *Jehlius cirratus* y *Notochthamalus scabrosus* actúan como mediadores en el reclutamiento del mejillín *Brachidontes* (= *Perumytilus*) *purpuratus* (Navarrete y Castilla, 1990). Esta relación cirripedio-mejillín es clave en los procesos ecológicos locales ya que los mejillines de estos hábitats semi-prottegidos son incapaces de reclutar de manera directa en el sustrato desnudo (Navarrete y Castilla, 1990). Por último, en Francia los isópodos del género *Dynamene* se distribuyen preferencialmente en los micro-hábitats conformados por las paredes y el interior de los cirripedios *Balanus perforatus* y *Balanus crenatus* (Holdich, 1976). En estos micro-hábitats, los individuos adultos de dos especies de *Dynamene* difieren en el uso de la especie de cirripedio, dependiendo de la zona del intermareal en la que se encuentren éstas. Así, *D. bidentata* se ubica en las paredes y el interior del cirripedio *B. perforatus* en la zona intermareal media y baja, mientras que *D. magnitorata* se encuentra asociado a *B. crenatus* en la zona intermareal baja y submareal (Holdich, 1976). De esta manera, existe un bajo grado de solapamiento en el uso de hábitat de ambas especies de isópodos, probablemente condicionado por la tolerancia de cada especie a resistir condiciones térmicas extremas (Holdich, 1976). En este trabajo, se ha registrado que *D. bidentata* es capaz de matar a los individuos de *B. perforatus* al ubicarse cercanos al opérculo de los cirripedios e impedir su correcta alimentación y respiración. En consecuencia, el refugio generado por la presencia de los cirripedios termina siendo perjudicial para la propia especie.

El cirripedio *Balanus glandula* es una especie nativa de la costa oeste de Norteamérica, donde ha sido ampliamente estudiado (ej. Connell, 1961; Denley y Underwood, 1979; Bertness, 1989; Bertness y Gaines, 1993; Harley, 2003; Berger, 2009). La especie ha sido introducida exitosamente en los intermareales de Argentina (Spivak y L'Hoste, 1976), en la costa oeste de Japón (Kado, 2003) y en el sur de Sudáfrica (Simon-Blecher et al., 2008). En su rango de distribución nativo, existen diversos trabajos en los que se ha estudiado a *B. glandula* como especie ingeniera de ecosistemas. Farrell (1991) encontró que la colonización de varias especies de algas aumentaba ante la presencia de los cirripedios y mostró

experimentalmente que esa facilitación se relacionaba a la estructura física de los mismos en lugar de las actividades de los organismos vivos. Qian y Liu (1990) y Schubart y colaboradores (1995) estudiaron cómo la presencia de *B. glandula* favorecía el asentamiento y la supervivencia de individuos conespecíficos. Harley (2006) observó que la presencia de *B. glandula* en intermareales de Washington (Estados Unidos) provee un micro-hábitat favorable para el establecimiento de gasterópodos y otras especies. En el mismo trabajo, se advierte que al manipular experimentalmente la densidad de los cirripedios y la del gasterópodo herbívoro *Littorina* spp. se combinan una serie de efectos directos, relacionados a la provisión de hábitat por parte de los cirripedios, como así también indirectos, producto de la herbivoría de los gasterópodos. De este modo, por ejemplo, *Littorina* spp. logra afectar negativamente la presencia del alga filamentosa *Urospora penicilliformis* solamente en ausencia de cirripedios. Recientemente, Harley y O'Riley (2011) estudiaron cómo la depredación del gasterópodo *Nucella ostrina* sobre *B. glandula* aumenta la disponibilidad de cirripedios vacíos derivando en una mayor heterogeneidad ambiental producto de la generación de nuevos espacios para otras especies. En la Patagonia argentina, Bertness y colaboradores (2006) observaron que la presencia de *B. glandula* facilitaba el reclutamiento del mejillín *Perumytilus purpuratus*. Por otro lado, Sueiro y colaboradores (2011) registraron que la distribución relativa y la abundancia de las especies de la comunidad asociada a *B. glandula* difería respecto a la de otros ingenieros nativos como *Spartina* y mitílidos. En las marismas rocosas estudiadas, la comunidad asociada a *B. glandula* presentó menor riqueza y diversidad lo cual se encontraba ligado al hecho de que los cirripedios proveían el hábitat de menor complejidad estructural (Sueiro et al., 2011).

Como puede observarse en los ejemplos mencionados, los trabajos fueron llevados a cabo en diferentes partes del mundo, incluyendo distintos continentes e involucrando una gran variedad de especies. Esto confirma que el papel de los cirripedios como especie ingenieras de ecosistema en ambientes intermareales es un fenómeno universal y de suma importancia para las comunidades en las que se encuentran.

Importancia potencial de *Balanus glandula* como ingeniero ecosistémico en Argentina

En Argentina, el arribo accidental de *Balanus glandula* al puerto de Mar del Plata (Spivak y L'Hoste, 1976) a comienzos de la década del '70 fue una introducción críptica relativamente poco estudiada (Orensanz et al., 2002; Schwindt, 2007b). Actualmente, la especie ha logrado una alarmante expansión de 17 grados de latitud al sur, encontrándose desde San Clemente del Tuyú (36°21'S, 56°43'O) hasta Río Grande (53°50'S, 67°33'O; Tabla 1-1) y alcanzando una tasa estimada de dispersión de 244 km/año entre 1974 y 2004 (Schwindt, 2007b). La ausencia total de cirripedios en la zona alta del intermareal, previo a la introducción de *B. glandula*, representaba una particularidad notable de las costas rocosas continentales argentinas. Por este motivo, la llegada de la especie sumada a la de otras dos especies de cirripedios introducidos previamente y de distribución más acotada (*Amphibalanus amphitrite* y *Balanus trigonus*) derivó en un cambio drástico en el paisaje intermareal (Spivak y L'Hoste, 1976; Vallarino y Elías, 1997). A lo largo de su distribución en Argentina, *B. glandula* ha constituido una densa franja de organismos en el nivel alto de los intermareales rocosos (Vallarino y Elías, 1997; Schwindt, 2007b) alcanzando densidades mayores a las de su rango nativo con unos 40.000 ind/m² (Schwindt, 2007b). La densidad y la cobertura de esta especie no sigue un patrón latitudinal pero sí lo hace su tamaño, el cual aumenta hacia el sur (Schwindt, 2007b). Numerosos trabajos se han concentrado en estudiar los patrones de reclutamiento y la dinámica poblacional de *B. glandula* en diferentes intermareales rocosos de Argentina (Vallarino y Elías, 1997; Rico et al., 2001; Elías y Vallarino, 2001; Rico y López Gappa, 2006; Schwindt 2007b; Savoya y Schwindt, 2010; Sueiro et al., en revisión). Por otra parte, existen trabajos locales en los que se da tratamiento a las interacciones ecológicas en las que interviene *B. glandula* (Reyna, 2004; Bertness et al., 2006; Bazterrica et al., 2007; Hidalgo, et al. 2007; Adami, et al. 2008; Sueiro et al. 2011). Sin embargo, en estos trabajos no se estudia específicamente a la especie como formadora de hábitat (a excepción de Sueiro et al., 2011 mencionado en la sección anterior).

La información recopilada en el transcurso de esta revisión resalta los importantes y variados efectos que las especies introducidas pueden generar como especies ingenieras de ecosistemas. Teniendo en cuenta este punto y considerando

las propiedades que poseen los cirripedios como especies ingenieras en diversas partes del mundo, en el Capítulo II de esta tesis se evaluarán los efectos del cirripedio introducido *Balanus glandula* sobre los ensambles de fauna asociada en las marismas de Patagonia. Luego, en el Capítulo III se evaluará experimentalmente si el efecto generado por *B. glandula* está determinado por la estructura física que proporcionan sus exosqueletos.

CAPÍTULO II

Patrones de fauna asociados a la presencia del cirripedio introducido *Balanus glandula*



Resumen

Los cirripedios son especies ingenieras de ecosistemas, capaces de afectar a la fauna asociada mediante el aumento en la complejidad del hábitat a través de sus exoesqueletos. En las marismas de Patagonia, el cirripedio *Balanus glandula* se agrupa formando estructuras tridimensionales de gran tamaño (agregados), similares a una manzana. En los agregados se generan micro-hábitats que pueden ser aprovechados por el resto de la macrofauna. Además, determinados sustratos utilizados por *B. glandula* para asentarse en las marismas son a su vez especies ingenieras de ecosistema, por ejemplo *Spartina alterniflora* y los mitílidos. Así, la complejidad estructural del sistema inicialmente determinada por los ingenieros presentes en las marismas se ve incrementada por la presencia de *B. glandula*. En este capítulo se estudian: los patrones de densidad, riqueza taxonómica y diversidad de invertebrados, la relación entre el tamaño de los agregados y las mencionadas variables comunitarias, y la abundancia de la materia orgánica y la composición granulométrica del sedimento que caracterizan tres zonas de diferente complejidad estructural en dos marismas de Patagonia. Las zonas siguieron un gradiente de complejidad (de mayor a menor): una zona con cirripedios + la especie ingeniera en la que se encontraba asentado (*S. alterniflora* en Loros y mitílidos en Riacho); una zona sin cirripedios donde la especie ingeniera estuviera presente y finalmente, una zona conformada por bancos de arena. En estas zonas, se obtuvieron muestras durante ocho ocasiones a lo largo de un año. Luego, se calculó la densidad de los taxa presentes, se determinó la riqueza taxonómica y se calculó el índice de diversidad. Además, se estimó el tamaño de los agregados y se determinó el contenido de materia orgánica y la composición granulométrica del sedimento característico de cada zona. Los resultados muestran que en las dos marismas en estudio, la distribución y abundancia de los macroinvertebrados fue diferente entre las zonas de distinta complejidad estructural. Mientras que en Loros, la zona de mayor complejidad presentó mayor densidad, riqueza taxonómica y diversidad de organismos que las zonas de menor complejidad; en Riacho, las zonas de mayor complejidad y de complejidad intermedia no se diferenciaron significativamente. Estos resultados sugieren que en la marisma de Riacho la complejidad adicional suministrada por los cirripedios es eclipsada por la complejidad generada por los

mitílicos. A pesar de que la mayoría de los taxa estuvieron presentes en las tres zonas de cada marisma, las densidades relativas de algunas de las especies fueron marcadamente diferentes entre ellas. Al estudiar de manera individual los agregados, se observó que la composición comunitaria fue diferente entre marismas, registrándose mayores valores de densidad, riqueza y diversidad en Loros. Por otra parte, los resultados sugieren que factores diferentes a la granulometría y al contenido de materia orgánica, como por ejemplo la heterogeneidad estructural diferencial entre las zonas, estarían afectando la distribución y la abundancia de la fauna. Así, este estudio resalta la importancia que supone la presencia del cirripedio *B. glandula* en determinar la distribución y abundancia de las especies de invertebrados presentes en las comunidades de las marismas de Patagonia.

Introducción

Los cirripedios son uno de los grupos taxonómicos mejor estudiados en la literatura mundial, sin embargo, la mayoría de los trabajos han sido desarrollados en costas rocosas (Connell, 1961; Denley y Underwood, 1979; Bertness, 1989; Surtherland, 1990; Raimondi, 1990; Bertness y Gaines, 1993; Delany et al., 2003; Noda, 2004; Lagos et al., 2005; entre muchos otros). Trabajos en los que se describen cirripedios habitando ambientes de fondos blandos son escasos y se han desarrollado casi con exclusividad en manglares, donde los cirripedios se encuentran asociados a las diferentes especies de árboles (Bayliss, 1993; Ross y Underwood, 1997; Satumanatpan et al., 1999; Satumanatpan y Keough, 2001). Estos trabajos se han concentrado principalmente en la evaluación del impacto que generan los cirripedios sobre los árboles, por ejemplo en la producción de semillas o en el crecimiento (Perry, 1988; Satumanatpan y Keough, 1999; Cannicci et al., 2008) y en la descripción de los patrones de asentamiento y reclutamiento de los cirripedios sobre los mismos (Bayliss, 1993; Satumanatpan et al., 1999; Satumanatpan y Keough, 2001; Gwyther y Fairweather, 2002). En marismas, en cambio, los estudios sobre cirripedios son raros y se concentran en la ecología de las comunidades que se desarrollan asociadas a la presencia/ausencia de las especies vegetales dominantes (Neira et al., 2006; Neira et al., 2007).

Como se ha mencionado en el capítulo anterior, los cirripedios son especies ingenieras de ecosistema autogénicas o “formadoras de hábitat” y son capaces de afectar a la fauna asociada mediante el aumento en la complejidad del hábitat a través de sus propias estructuras físicas (Barnes, 2000). En costas rocosas, se ha visto cómo los micro-hábitats generados por los cirripedios son utilizados por diversos taxa desde protozoos hasta invertebrados y peces (revisado en Barnes, 2000). En este contexto y de manera general, existe una tendencia a asociar el aumento en la complejidad del hábitat con un aumento en la diversidad y/o en la abundancia de la fauna asociada (Crooks, 2002; Borthagaray y Carranza, 2007; Bouma et al., 2009). En dicho escenario, la hipótesis subyacente es que una mayor complejidad estructural proporcionará más recursos que serán utilizados por una mayor cantidad de especies (McCoy y Bell, 1991; Crooks, 2002). Sin embargo, este escenario no es universal, ya que existen casos en los que el aumento de la complejidad del hábitat no necesariamente proporciona más recursos a otras

especies (Callaway, 2003; Kelaher, 2003; Casas et al., 2004). Así, el sentido del efecto que las especies ingenieras de ecosistemas generan sobre el resto de la comunidad, al aumentar la complejidad del hábitat, resulta difícil de predecir (McCoy y Bell, 1991; Jones et al., 1997; Crooks, 2002; Sueiro et al., 2011).

En las marismas de Patagonia, el cirripedio *Balanus glandula* ha logrado colonizar una enorme variedad de los sustratos duros disponibles (ver Capítulo IV por información más detalladas de estos sustratos). Una particularidad de su introducción en las marismas, y que difiere de lo comúnmente observado para la especie en fondos rocosos, es la capacidad que exhiben los cirripedios de agruparse formando estructuras tridimensionales de gran tamaño, llamadas agregados (Fig. 2-1). En este sentido, los agregados formados por los cirripedios crecen alrededor del sustrato de asentamiento, son de tamaño variable y tienen, en general, forma semi-elíptica (Schwindt et al., 2009). De esta manera, en los espacios generados en los agregados se forman micro-hábitats que pueden ser aprovechados por el resto de la macrofauna (Barnes, 2000; Harley, 2006). Por otra parte, determinados sustratos utilizados por *B. glandula* para asentarse en las marismas son además especies ingenieras de ecosistema, este es el caso de *Spartina alterniflora* y de los mitílidos (*Spartina*: Netto y Lana, 1999; Hedge y Kriwokwen, 2000; Bortolus et al., 2002; Sueiro et al., 2011. Mitílidos: Ragnarsson y Raffaelli, 1999; Gutiérrez et al., 2003; Commito et al., 2005; Buschbaum et al., 2009). En este sentido, la complejidad estructural del sistema, inicialmente determinada por los ingenieros presentes en las marismas, se ve incrementada por la presencia de *B. glandula*. El objetivo de este capítulo es evaluar si existen diferencias en la composición de los ensamblajes nativos de fauna en áreas con y sin *B. glandula*. Específicamente se estudian: a) los patrones de densidad, riqueza taxonómica y diversidad de invertebrados asociados a zonas de diferente complejidad estructural, b) la relación entre el tamaño de los agregados de cirripedios y la diversidad, riqueza y abundancia de invertebrados y c) la abundancia de la materia orgánica y la composición granulométrica del sedimento presente en las zonas de diferente complejidad estructural.

Materiales y Métodos

a) Invertebrados asociados a la presencia de *Balanus glandula*

El trabajo de campo correspondiente a este objetivo se llevó a cabo en las marismas Loros y Riacho (ver descripción detallada y ubicación de cada una en la sección Sitio de estudio al comienzo de la tesis). En ellas, se colectaron muestras de macrofauna en ocho ocasiones durante un año (de octubre 2009 a septiembre 2010) en cada marisma de manera tal de tener dos muestreos por estación del año. Específicamente, los muestreos fueron realizados en los meses de noviembre y diciembre de 2009 y en enero, febrero, mayo, junio, julio y septiembre de 2010. En las marismas en estudio, los cirripedios se encuentran asentados principalmente sobre los ingenieros *Spartina alterniflora* (en Loros) y sobre mitílidos (en Riacho). Las muestras se obtuvieron en tres zonas diferentes dentro de las marismas, siguiendo un gradiente de complejidad estructural:

- Zona de mayor complejidad: sitios de la marisma con presencia de cirripedios asentados sobre los mencionados sustratos (*S. alterniflora* en Loros y mitílidos en Riacho, de aquí en más “CON”).
- Zona de complejidad intermedia: sitios de la marisma con los mencionados sustratos, sin cirripedios presentes (de aquí en más “SIN”).
- Zona de menor complejidad: sitios de la marisma conformados por bancos de arena, sin cirripedios ni sustratos de asentamiento presentes (de aquí en más “SED”).



Figura 2-1. Fotografías de los agregados formados por *Balanus glandula* en las marismas de Patagonia. Fotos: A. Bortolus (izquierda) y M. C. Sueiro (derecha).

La elección de las zonas se realizó de manera visual teniendo especial cuidado en que las zonas CON y SIN de ambas marismas fueran semejantes (por

ejemplo en altura respecto a la línea de marea baja, tiempo de inundación, densidad de *Spartina* o mitílidos según la marisma, cercanía a canales, etc.). Así, la diferenciación de ambas zonas se concentró en la presencia/ausencia de *Balanus glandula*. Las muestras (n= 10 por zona) se obtuvieron utilizando muestreadores de PVC (Loros: diámetro: 15 cm, profundidad: 20 cm; volumen: 3532 cm³. Riacho: diámetro: 15 cm, profundidad: 10 cm; volumen: 1766 cm³). En el campo, las muestras fueron colocadas en bolsas plásticas individuales y tamizadas en el laboratorio utilizando una malla de 500 micrones. Luego, la macrofauna retenida fue fijada en formol al 4% por 48 horas y posteriormente conservada en etanol al 70%. Todos los organismos obtenidos fueron identificados hasta el menor nivel taxonómico posible. Los ejemplares se observaron bajo lupa binocular (60X) y/o microscopio, y se realizaron disecciones en los casos requeridos. Para la determinación taxonómica se consultó literatura especializada sobre los diferentes taxa y se contó con la colaboración de distintos especialistas (detallados al comienzo de la tesis). A continuación, se calculó la densidad de los taxa presentes, se determinó la riqueza taxonómica y se calculó el índice de diversidad de Shannon (Shannon y Weaver, 1949).

b) Tamaño de los agregados y fauna asociada

Para determinar la variación estacional de la fauna acompañante a los agregados y evaluar la existencia de una relación entre el tamaño de los mismos y la diversidad, riqueza y abundancia de la fauna asociada, se obtuvieron agregados de cirripedios individuales (n= 30 para cada uno de los muestreo mencionados en el inciso anterior, excepto para los meses de Enero y Julio en Riacho donde se obtuvieron 28 y 26 agregados respectivamente. n total Loros = 240, n total Riacho = 234). En el laboratorio, se determinó el volumen, como medida del tamaño del agregado, por desplazamiento de agua (expresado en cm³). Luego, se extrajeron cuidadosamente todos los invertebrados asociados, quienes fueron identificados hasta el menor nivel taxonómico posible. A continuación, se calculó la densidad de invertebrados (expresada como individuos en 100 cm³) para cada agregado. Además, se determinó la riqueza taxonómica y se calculó el índice de diversidad de Shannon (Shannon y Weaver, 1949). Por otra parte, se obtuvo el número total de cirripedios muertos (es decir, vacíos) para cada agregado.

El **análisis estadístico** de los incisos a) y b) se llevó a cabo mediante pruebas univariadas y multivariadas. La densidad, riqueza taxonómica y diversidad promedio se comparó entre las zonas (para cada muestreo del inciso a) y entre meses (para cada marisma en el inciso b). Para ello se utilizaron pruebas de ANOVA o pruebas no paramétricas de Kruskal-Wallis cuando las varianzas fueron heterogéneas y no pudieron ser estabilizadas. Las diferencias significativas entre los valores medios fueron evaluadas con una prueba de Tukey *a posteriori* en el caso del ANOVA o a través de comparaciones múltiples de rangos medios, en el caso de la prueba de Kruskal-Wallis (Zar, 1999). La densidad, riqueza taxonómica y diversidad se comparó entre marismas (para cada mes en el inciso b). Para ello se utilizaron pruebas de t o pruebas no paramétricas de Mann-Whitney cuando las varianzas fueron heterogéneas. Por otra parte, para estudiar la composición de los ensambles de invertebrados asociados a cada zona (para cada muestreo en el inciso a) y a cada marismas (en el inciso b) se utilizaron análisis multivariados realizados mediante el programa Primer (Clarke y Warwick, 1994). La matriz de similitud de Bray Curtis fue transformada a la raíz cuarta a fin de disminuir el peso de las especies dominantes. Las similitudes y diferencias entre los ensambles se evaluaron utilizando escalamientos multidimensionales no métricos (MDS), mientras que la existencia de diferencias entre la composición de los ensambles se evaluaron mediante un análisis de similitud (ANOSIM). Adicionalmente, a fin de determinar cuáles son los taxa que más contribuyeron a las diferencias entre los hábitats se realizó un análisis de porcentaje de similitud (SIMPER). En las comparaciones, se excluyeron de los análisis multivariados aquellas muestras que presentaran abundancias iguales a 1 de especies poco frecuentes. Por último, para el inciso b), se realizaron correlaciones paramétricas individuales para evaluar la existencia de una relación entre la riqueza, diversidad o abundancia de macroinvertebrados y el tamaño de los agregados de cirripedios en cada marisma (Zar, 1999). Además, se realizaron correlaciones paramétricas individuales para evaluar la existencia de una relación entre las mencionadas variables y el número de cirripedios muertos en cada agregado (Zar, 1999).

c) Abundancia de materia orgánica y composición granulométrica

Para conocer las principales características físico-químicas de las tres zonas de estudio en cada marisma, se obtuvieron muestras de las que se determinó el contenido de materia orgánica y la composición granulométrica. Para el estudio del contenido de materia orgánica se obtuvieron 6 muestras de sedimento (diámetro: 3,5 cm, profundidad: 25 cm; volumen: 240 cm³), en lugares contiguos y en el mismo momento a aquellos en que se tomaron las muestras para el estudio de la fauna. Las muestras fueron inmediatamente congeladas en oscuridad y luego trasladadas al laboratorio donde se analizaron de acuerdo al método de ignición, en el cual la materia orgánica se calcula a partir de las diferencias de peso seco antes y después de ser calcinadas en mufla a 450 °C durante tres horas (Dean, 1974). El contenido de materia orgánica se comparó entre las zonas para cada muestreo. Para ello se utilizaron pruebas de ANOVA o pruebas no paramétricas de Kruskal-Wallis cuando las varianzas fueron heterogéneas y no pudieron ser estabilizadas utilizando transformaciones pertinentes. Las diferencias significativas entre los valores medios fueron evaluadas con una prueba de Tukey *a posteriori* en el caso del ANOVA o a través de comparaciones múltiples de rangos medios en el caso de la prueba de Kruskal-Wallis (Zar, 1999).

El análisis granulométrico se realizó a partir de una muestra de sedimento (diámetro: 6 cm, profundidad: 25 cm; volumen: 706 cm³) para cada zona, en todos los meses de muestreo en ambas marismas. Luego, se analizaron las muestras según el protocolo para el análisis en seco (Richards, 1973), mediante tamizado mecánico estándar. El mismo se efectuó según la escala de Wentworth, donde la separación de las diferentes fracciones fueron: gravas (> 1000 µm), arenas gruesas (1000-500 µm), arenas medias (500-250 µm), arenas finas (250-125 µm), arenas muy finas (125-63 µm) y limos y arcillas (< 63 µm). La distribución de los porcentajes correspondientes a cada fracción fue evaluada de manera gráfica para cada zona.

Resultados

a) Invertebrados asociados a la presencia de *Balanus glandula*

Considerando de manera conjunta las tres zonas en estudio, en la marisma Loros se hallaron 23 taxa de macroinvertebrados y en Riacho 28 (Tabla 2-1). En Loros, las tres zonas de muestreo se encontraron dominadas por el gasterópodo *Heleobia australis* (CON: 77%, SIN: 99%, SED: 95% de la abundancia total). Al excluir a esta especie del análisis, la zona CON estuvo dominada por el anfípodo *Monocorophium insidiosum* (51% de la abundancia), la zona SIN estuvo dominada por los cangrejos (37% de la abundancia) y la zona SED por la familia de poliquetos Capitellidae (58% de la abundancia). En Riacho, las zonas CON y SIN se encontraron dominadas por el tanaidaceo *Tanais dulongii* (reuniendo un 42% y un 67% de la abundancia total respectivamente), mientras que la zona SED estuvo dominada por la familia de poliquetos Nereididae (35% de la abundancia total).

En Loros, la densidad, riqueza taxonómica y diversidad difirieron significativamente entre las zonas (Fig. 2-2). Considerando que la abundancia de *Heleobia australis* fue mayor al 75% en las tres zonas, se la excluyó del análisis en la comparación de densidad para una interpretación más clara de los resultados. De manera general, se observó que la zona CON mostró valores significativamente mayores para la riqueza y la diversidad respecto a las zonas SIN y SED en todos los meses de muestreo (Fig. 2-2, Tabla 2-2). La densidad, en cambio, fue generalmente menor en la zona SIN en comparación de las zonas CON y SED (Fig. 2-2, Tabla 2-2).

En Riacho, la densidad, riqueza taxonómica y diversidad difirieron significativamente entre las zonas (Fig. 2-3). Se observó que las zonas CON y SIN presentaron significativamente mayor densidad que la zona SED (Fig. 2-3, Tabla 2-3). En esta marisma, la riqueza y diversidad mostraron un patrón menos claro, siendo significativamente mayores en la zona CON respecto a las zonas SIN y SED en determinados meses (por ejemplo diciembre, julio y septiembre), pero no detectándose diferencias significativas entre las zonas CON y SIN en otros (por ejemplo enero y febrero, Fig. 2-3, Tabla 2-3).

Tabla 2-1: Densidad media de los taxa de macroinvertebrados (ind/m³) para los 8 meses de muestreo para cada zona de las dos marismas en estudio. Para la estimación de densidad, los cangrejos *Neohelice granulata*, *Cyrtograpsus altimanus* y *Cyrtograpsus angulatus* se agruparon en un único taxón ya que la mayoría de los individuos correspondieron a ejemplares juveniles en los cuales la correcta identificación de las especies no fue posible. Para el nermertino *Ramphogordius sanguineus* no fue posible la estimación de la densidad debido a que esta especie es de fácil fragmentación al ser manipulada en el proceso de tamizado.

Taxa	Loros			Riacho		
	CON	SIN	SED	CON	SIN	SED
Polychaeta						
Syllidae	732	4	7	1430	1430	410
Spionidae	32	209	2682	4685	1408	623
Capitellidae	110	142	4650	28	50	2144
Phyllodoceidae		18	212			
Maldanidae	4		28	106	142	1798
Lumbrineridae				92	729	7
Orbiniidae				962	106	7
Cirratulidae				14	7	
Polynoidae					7	
Eunicidae			4	7	14	
Nereididae			71	50	7	2902
Nephtyidae		4				
Onuphidae					7	
Decapoda	4420	276		2130	226	28
<i>Neohelice granulata</i>	(Dana, 1851)					
<i>Cyrtograpsus altimanus</i>	Rathbun, 1914					
<i>Cyrtograpsus angulatus</i>	Dana, 1851					
<i>Halicarcinus planatus</i>	(Fabricius, 1775)	4				
Tanaidacea						
<i>Tanais dulongii</i>	(Audouin, 1826)	156	4	16093	29356	92
Isopoda						
<i>Pseudosphaeroma</i> sp.		4		6561	14	
<i>Exosphaeroma</i> sp.				715		
<i>Excirrolana armata</i>	(Dana, 1853)			7	35	7
Amphipoda						
<i>Monocorophium insidiosum</i>	(Crawford, 1937)	6571	14	4	354	9172
<i>Ampithoe valida</i>	Smith, 1873	92	21		28	587
<i>Orchestia gammarella</i>	(Pallas, 1766)				35	0
<i>Melita palmata</i>	(Montagu, 1804)				290	14
Insecta	Chironomidae	11	4		3843	262
Arachnida	sp. indet.		4			
Gastropoda						
<i>Siphonaria lessoni</i>	Blainville, 1824	18	4		163	28
<i>Trophon geversianus</i>	(Pallas, 1774)				7	
<i>Heleobia australis</i>	(d'Orbigny, 1835)	45085	188666	178567		
Bivalvia						
<i>Lasaea</i> sp.					170	205
<i>Tellina petitiiana</i>	d'Orbigny, 1846					15
<i>Darina solenoides</i>	(King & Broderip, 1832)		4	410		
<i>Mytilus</i> sp.		492	32			
Actiniaria						
sp. indet.		180	11		163	28
Nemertea						
<i>Ramphogordius sanguineus</i>	(Rathke, 1799)	x	x	x	x	x

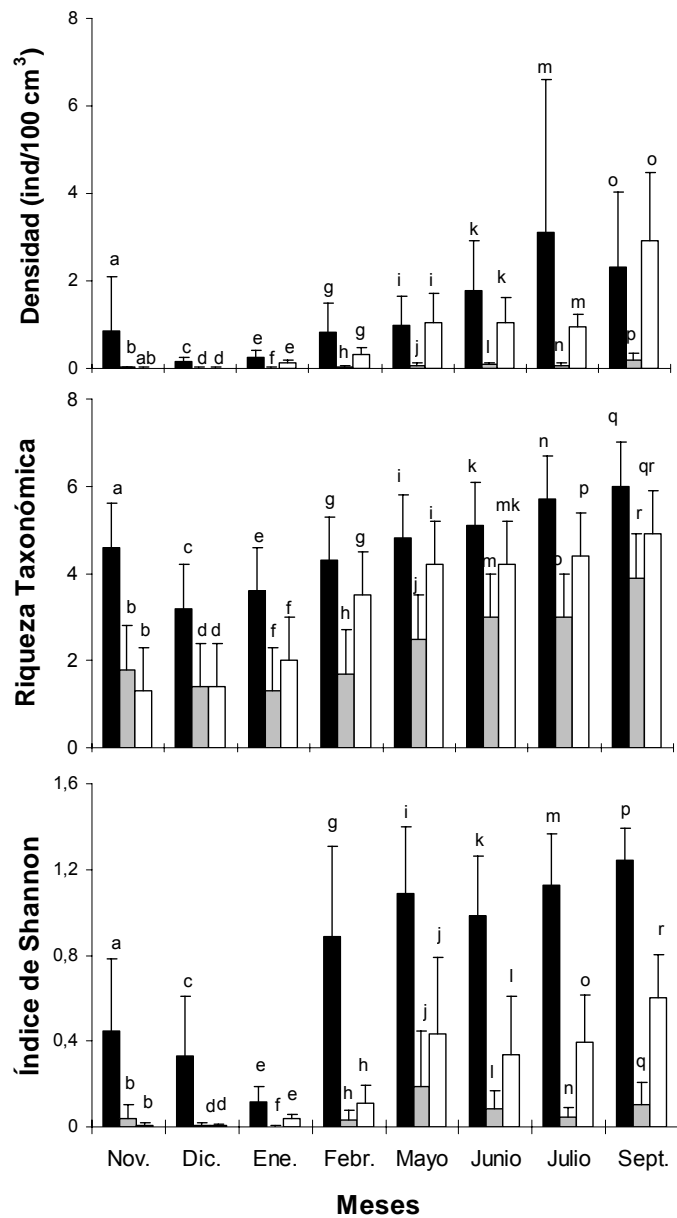


Figura 2-2. Densidad (excluyendo a *Heleobia australis*), riqueza y diversidad (+ DE) para los diferentes meses de muestreo de la zona CON (negro), SIN (gris) y SED (blanco) para Loros. Letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas en las comparaciones de a pares.

Tabla 2-2. Resultados de las comparaciones de medias entre zonas para la densidad (excluyendo a *Heleobia australis*), riqueza y diversidad en Loros. Se indica el valor de F (prueba de ANOVA) o H (prueba de Kruskal- Wallis). En todos los casos n = 30, g.l. = 2 y p < 0,05.

	Nov.	Dic.	Ene.	Febr.	Mayo	Junio	Julio	Sept.
Densidad	H = 20,95	H = 21,28	H = 21,37	H = 20,82	H = 19,48	H = 20,19	H = 20,67	H = 20,1
Riqueza	H = 17,48	F = 28,04	H = 23,16	H = 16,44	H = 15,67	H = 10,15	F = 14,27	H = 8,5
Diversidad	H = 18,42	H = 21,11	H = 21,5	H = 22,7	F = 22,48	H = 20,83	H = 25,29	F = 133,11

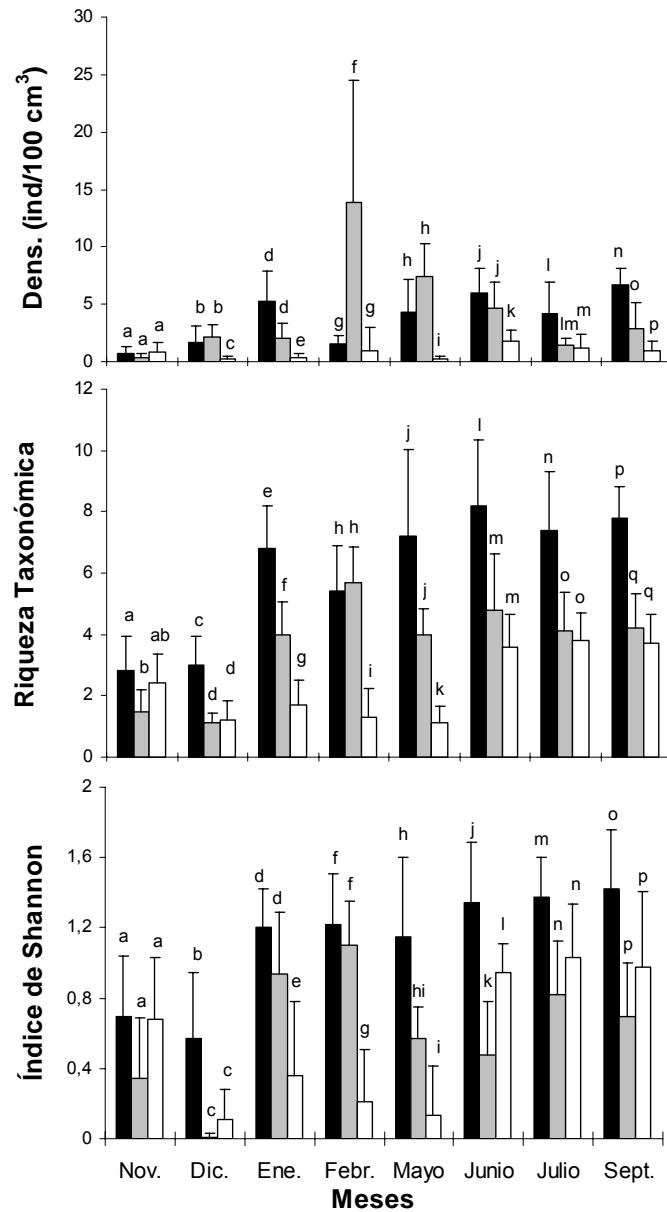


Figura 2-3. Densidad, riqueza taxonómica y diversidad promedio (+ DE) para los diferentes meses de muestreo de la zona CON (negro), SIN (gris) y SED (blanco) para Riacho. Letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas en las comparaciones de a pares.

Tabla 2-3. Resultados de las comparaciones de medias entre zonas para la densidad, riqueza y diversidad en Riacho. Se indica el valor de F (prueba de ANOVA) o H (prueba de Kruskal- Wallis). En todos los casos n = 30, g. l. = 2 y, a excepción de los casos con * p < 0,05.

	Nov.	Dic.	Ene.	Febr.	Mayo	Junio	Julio	Sept.
Densidad	F = 1,83*	H = 11,45	H = 22,37	H = 19,30	H = 21,39	F = 18,7	H = 12,44	F = 32,87
Riqueza	F = 4,89	F = 24,7	F = 52,26	F = 40,19	H = 24,21	F = 18,84	F = 19,62	F = 46,10
Diversidad	F = 3,33*	H = 17,31	F = 16,03	F = 39,02	H = 18,83	F = 24,22	F = 9,71	F = 10,27

En Loros, en los gráficos de ordenamiento para cada uno de los meses se pudieron distinguir dos grupos con un nivel de estrés bajo ($\leq 0,1$) uno de ellos conteniendo las zonas SIN y SED y otro grupo la zona CON (Fig. 2-4). Los resultados del ANOSIM indican que la composición de los ensambles de macroinvertebrados asociados a las tres zonas se diferencia significativamente en todas las estaciones, excepto en noviembre y diciembre donde la composición de SIN y SED no se diferencia significativamente (Tabla 2-4). De manera general, las zonas SIN y SED mostraron un grado de solapamiento bajo para la mayoría de los meses. En las comparaciones CON vs. SIN y CON vs. SED, incluso, se registraron valores de R cercanos a 1 indicando que la diferencia de la composición entre estas zonas es total (Tabla 2-4).

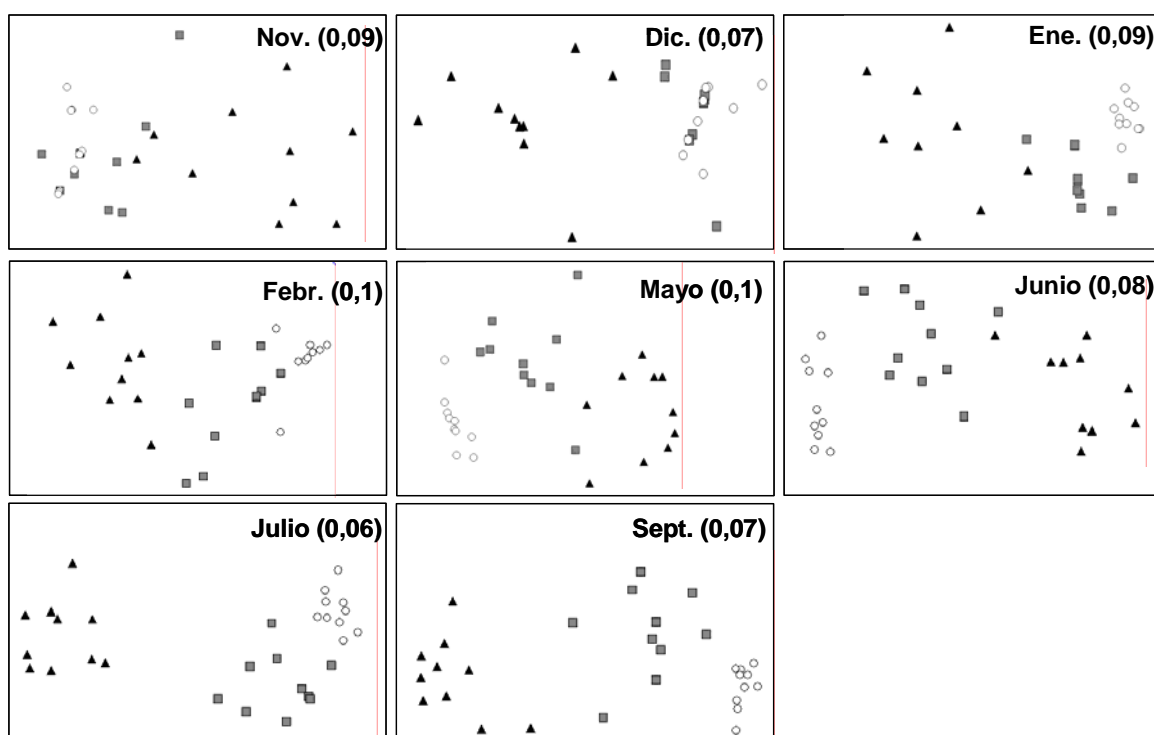


Figura 2-4. Resultados del análisis MDS comparando los ensambles de macroinvertebrados asociados a la zona CON (triángulo negro), SIN (cuadrado gris oscuro) y SED (círculo blanco) para cada mes en la marisma Loros. Entre paréntesis se indica el valor del estrés.

Tabla 2-4. Resultados del análisis de ANOSIM para Loros, indicándose el valor de R para las comparaciones en cada mes, a excepción de los casos con *, $p < 0,05$.

Comparación	R							
	Nov.	Dic.	Ene.	Febr.	Mayo	Junio	Julio	Sept.
CON vs. SIN	0,56	0,87	0,69	0,73	0,77	0,84	1	0,99
CON vs. SED	0,72	0,92	0,91	0,99	1	1	1	1
SIN vs. SED	0,059*	0,036*	0,85	0,59	0,64	0,76	0,78	0,81

En Riacho, en los gráficos de ordenamiento para cada uno de los meses se pudieron distinguir dos grupos con un nivel de estrés bajo ($\leq 0,1$), uno de ellos conteniendo las zonas CON y SIN y otro grupo la zona SED (Fig. 2-5). Los resultados del ANOSIM indican que la composición de los ensamblajes de macroinvertebrados asociados a las tres zonas se diferencia significativamente en todos los meses. De manera general, las zonas CON y SIN mostraron un grado de solapamiento bajo para la mayoría de los meses. Las comparaciones SED vs. SIN y SED vs. CON, incluso, arrojaron valores de R cercanos a 1 indicando que la diferencia de la composición entre estas zonas es total (Tabla 2-5).

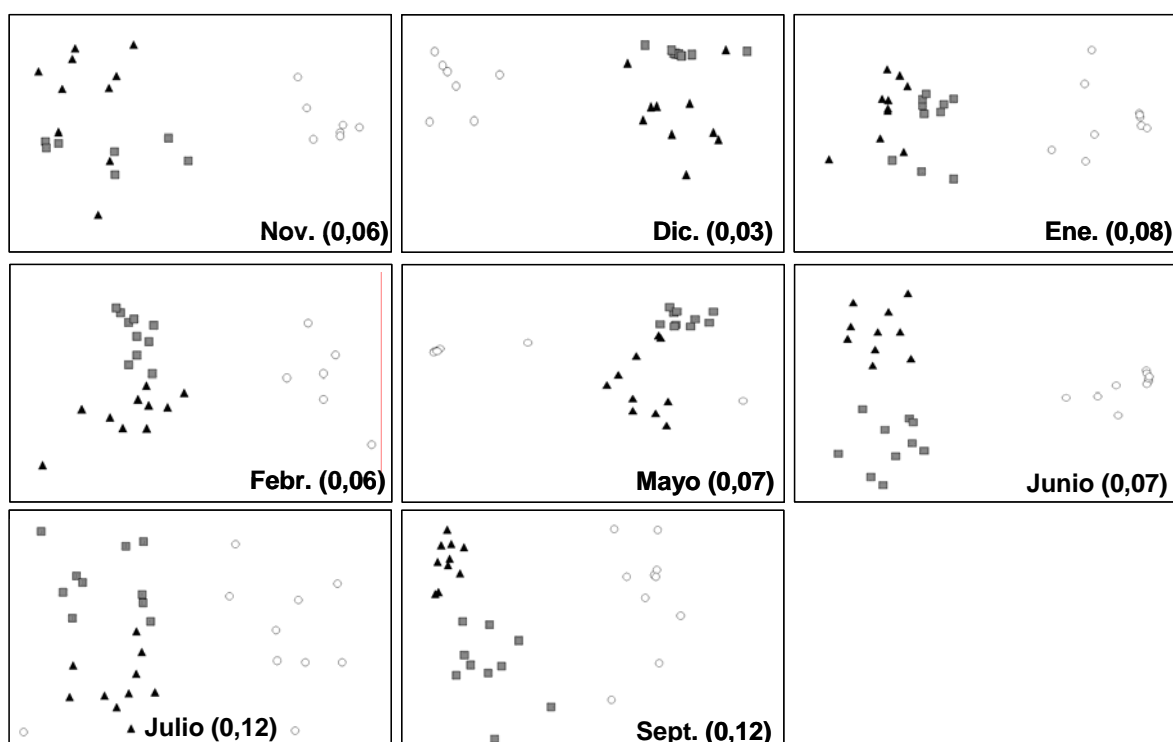


Figura 2-5. Resultados del análisis MDS comparando los ensamblajes de macroinvertebrados asociados a la zona CON (triángulo negro), SIN (cuadrado gris oscuro) y SED (círculo blanco) para cada mes en Riacho. Entre paréntesis se indica el valor del estrés. Para febrero, no se incluyeron dos muestras en el análisis.

Tabla 2-5. Resultados del análisis de ANOSIM para Riacho, indicándose el valor de R para las comparaciones en cada mes. En todos los casos, $p < 0,05$.

Comparación	R							
	Nov.	Dic.	Ene.	Febr.	Mayo	Junio	Julio	Sept.
CON vs. SIN	0,36	0,46	0,43	0,66	0,67	0,93	0,72	0,83
CON vs. SED	1	1	1	0,97	0,76	1	0,79	0,96
SIN vs. SED	0,99	1	1	0,98	0,78	1	0,79	0,89

Para las dos marismas, las diferencias en la composición de los ensamblajes respondieron a una distribución diferencial de los individuos ya que la mayoría de los taxa estuvieron presentes en las tres zonas de ambas marismas. En Loros, el taxón que más contribuyó a las diferencias mencionadas fue *Heleobia australis* (Tabla 2-6). En Riacho, en cambio, a lo largo de los meses los taxa que más contribuyeron a las diferencias fueron los crustáceos *Monocorophium insidiosum*, *Tanais dulongii* y *Pseudosphaeroma* sp., los poliquetos Spionidae, Capitellidae, Maldanidae, Nereididae y los insectos Chironomidae (Tabla 2-7). De manera general, las familias de poliquetos Capitellidae, Maldanidae y Nereididae fueron características de la zona SED, mientras que en las zonas CON y SIN se registraron abundancias más altas del resto de los taxa mencionados (Tabla 2-7).

Tabla 2-6. Resultados del análisis de SIMPER donde se indican los taxa de mayor contribución a la disimilitud entre las zonas en estudio para Loros. El análisis se limitó a contribuciones acumuladas del 50 %.

Mes	Comparación	Disimilitud Promedio	Taxa	Densidad Promedio	Densidad Promedio	Contrib. %	Acum. %
Nov.	CON y SIN	55,65	<i>H. australis</i>	254,3	735,3	93,27	93,27
	CON y SED	48,33	<i>H. australis</i>	254,3	647,4	91,96	91,96
	SIN y SED	39,3	<i>H. australis</i>	735,3	647,4	99,53	99,53
Dic.	CON y SIN	70,17	<i>H. australis</i>	175	760,8	98,99	98,99
	CON y SED	69,07	<i>H. australis</i>	175	716,2	98,85	98,85
	SIN y SED	21,4	<i>H. australis</i>	760,8	716,2	99,72	99,72
Ene.	CON y SIN	37,19	<i>H. australis</i>	698,7	1055,2	98,42	98,42
	CON y SED	33,56	<i>H. australis</i>	698,7	628,4	96,59	96,59
	SIN y SED	25,11	<i>H. australis</i>	1055,2	628,4	98,87	98,87
Febr.	CON y SIN	72,67	<i>H. australis</i>	41,2	404,6	84,38	84,38
	CON y SED	85,37	<i>H. australis</i>	41,2	737,1	92,36	92,36
	SIN y SED	46,75	<i>H. australis</i>	404,6	737,1	97,47	97,47
Mayo	CON y SIN	77,48	<i>H. australis</i>	24,6	217,7	73,73	73,73
	CON y SED	87,61	<i>H. australis</i>	24,6	570,4	77,58	77,58
	SIN y SED	59,46	<i>H. australis</i>	217,7	570,4	85,97	85,97
Junio	CON y SIN	82	<i>H. australis</i>	35,4	715,7	82,03	82,03
	CON y SED	88,95	<i>H. australis</i>	35,4	784,8	81,2	81,2
	SIN y SED	51,07	<i>H. australis</i>	715,7	784,8	91,31	91,31
Julio	CON y SIN	88,48	<i>H. australis</i>	42,3	719,4	84,41	84,41
	CON y SED	85,38	<i>H. australis</i>	42,3	480	71,36	71,36
	SIN y SED	40,68	<i>H. australis</i>	719,4	480	91,73	91,73
Sept.	CON y SIN	94,87	<i>H. australis</i>	11,6	723	86,07	86,07
	CON y SED	95,84	<i>H. australis</i>	11,6	482	69,39	69,39
	SIN y SED	40,84	<i>H. australis</i>	723	482	78,38	78,38

Tabla 2-7. Resultados del análisis de SIMPER donde se indican los taxa de mayor contribución a la disimilitud entre las zonas en estudio para Riacho. El análisis se limitó a contribuciones acumuladas del 50 %.

Mes	Comparación	Disimilitud		Densidad		Contrib. %	Acum. %
		Promedio	Taxa	Promedio	Promedio		
Nov.	CON y SIN	65,19	<i>T. dulongii</i>	8,4	5,44	57,97	57,97
	CON y SED	99,07	Capitellidae	0	11,33	35,39	35,39
			<i>T. dulongii</i>	8,4	0	31,96	67,35
	SIN y SED	95,16	Capitellidae	0,33	11,33	43,2	43,2
<i>T. dulongii</i>			37,3	0	26,23	69,43	
Dic.	CON y SIN	54,59	<i>T. dulongii</i>	26,4	37,3	85,25	85,25
	CON y SED	99,97	<i>T. dulongii</i>	26,4	0	57,94	57,94
	SIN y SED	99,97	<i>T. dulongii</i>	37,3	0	80,89	80,89
Ene.	CON y SIN	65,9	Spionidae	48,2	8,2	44,95	44,95
			<i>T. dulongii</i>	21,8	20,9	26,04	70,98
	CON y SED	98,04	Spionidae	48,2	0,2	39,13	39,13
			<i>T. dulongii</i>	21,8	0,2	27,79	66,92
	SIN y SED	95,58	<i>T. dulongii</i>	20,9	0,2	38,68	38,68
			Spionidae	8,2	0,2	24,19	62,87
Febr.	CON y SIN	81,92	<i>T. dulongii</i>	6,3	109,3	38,82	38,82
			<i>M. insidiosum</i>	0,5	108,6	33,89	72,71
	CON y SED	99,17	Spionidae	9,3	0,13	25,46	25,46
			Nereididae	0,1	17,13	20,9	46,37
			<i>T. dulongii</i>	6,3	0	17,91	64,27
	SIN y SED	99,75	<i>T. dulongii</i>	109,3	0	38,39	38,39
<i>M. insidiosum</i>			108,6	0	29,33	67,72	
Mayo	CON y SIN	67,24	<i>T. dulongii</i>	36,7	107,2	59,18	59,18
	CON y SED	97,64	<i>T. dulongii</i>	36,7	0,22	37,59	37,59
	SIN y SED	99,33	<i>Pseudosphaeroma</i> sp.	18,7	0	24,01	61,59
<i>T. dulongii</i>			107,2	0,22	77,99	77,99	
Junio	CON y SIN	50,39	<i>T. dulongii</i>	48,8	73,6	37,96	37,96
			<i>Pseudosphaeroma</i> sp.	25,8	0	27,32	65,28
	CON y SED	98,26	<i>T. dulongii</i>	48,8	0,2	36,62	36,62
			<i>Pseudosphaeroma</i> sp.	25,8	0	18,94	55,56
SIN y SED	98,01	<i>T. dulongii</i>	73,6	0	64,04	64,04	
Julio	CON y SIN	60,23	<i>T. dulongii</i>	37,3	18,7	37,23	37,23
			Chironomidae	14,5	1,1	23,81	61,04
	CON y SED	93,92	<i>T. dulongii</i>	37,3	0,4	40,19	40,19
			Chironomidae	14,5	0	19,09	59,29
	SIN y SED	93,56	<i>T. dulongii</i>	18,7	0,4	46,66	46,66
Maldanidae			0	10,4	14,29	60,95	
Sept.	CON y SIN	70,38	<i>T. dulongii</i>	41,7	42,9	29,31	29,31
			Chironomidae	30,1	1,5	24,94	54,25
	CON y SED	96,95	<i>T. dulongii</i>	41,7	0,3	30,59	30,59
			Chironomidae	30,1	0,1	23,01	23,01
SIN y SED	93,18	<i>T. dulongii</i>	42,9	0,3	59,05	59,05	

b) Tamaño de los agregados y fauna asociada

En Loros se hallaron 14 taxa de macroinvertebrados, mientras que en Riacho 18. Respecto a los muestreos correspondientes al inciso a) (Tabla 2-1), se registró

únicamente una especie nueva. Ésta fue la especie de Ofiura *Amphipholis squamata* (Delle Chiaje, 1828), la cual se registró en densidades bajas en Riacho (1 ind/dm³). Las especies dominantes fueron el anfípodo *Monocorophium insidiosum* y el isópodo *Pseudosphaeroma* sp., reuniendo un 60 y un 57 % de la abundancia total para Loros y Riacho, respectivamente. La densidad, riqueza taxonómica y diversidad de invertebrados asociados difirieron significativamente entre marismas en la mayoría de los meses (Tabla 2-8, Fig. 2-6). En esos casos, se observó que Loros mostró generalmente valores significativamente mayores que Riacho en las tres variables (Tabla 2-8, Fig. 2-6). A excepción de la diversidad en Loros, las variables comunitarias estudiadas difirieron significativamente entre los meses de muestreo para las dos marismas (Tabla 2-9, Fig. 2-6), no distinguiéndose un patrón estacional claro para estas variables en ambas marismas (comparaciones múltiples, Tabla 2-9).

Tabla 2-8. Resultados de las comparaciones de medias entre marismas para la densidad, riqueza taxonómica y diversidad. Se indica el valor de t (prueba de “t”) o de U (prueba de Mann-Whitney), a excepción de los casos con *, $p < 0,05$.

	Densidad	Riqueza	Diversidad
Nov.	t = -1,5 gl = 58 *	t = -4 gl = 58	t = -2,3 gl = 58
Dic.	t = -1,4 gl = 58 *	t = -2,3 gl = 58	t = 3,6 gl = 58
Ene.	t = -0,3 gl = 56 *	t = 1,6 gl = 56 *	t = 2,5 gl = 56
Febr.	t = -2,6 gl = 58	t = 0 gl = 58 *	t = 1,3 gl = 58 *
Mayo	t = 1,5 gl = 58 *	t = 2,9 gl = 58	U = 221
Junio	t = 4,3 gl = 58	t = 5,3 gl = 58	t = 4,6 gl = 58
Julio	U = 81	t = 7,5 gl = 54	t = 4,5 gl = 54
Sept.	U = 344 *	t = 6,3 gl = 58	t = 3,6 gl = 58

Tabla 2-9. Resultados de las comparaciones de medias entre meses para la densidad, riqueza y diversidad para cada marisma. Se indican el valor de F (prueba de ANOVA) o H (prueba Kruskal- Wallis) y las comparaciones múltiples significativas. $n_{\text{Loros}} = 240$, $n_{\text{Riacho}} = 234$, g. l. = 7, excepto para la diversidad en Loros, $p < 0,05$. N = noviembre, D = diciembre, E = enero, F = febrero, M = mayo, Jn = junio, Jl = julio y S = septiembre.

	Loros	Riacho
Densidad	H = 68,25	H = 28,49
C. Múltiples	N, E y F < Jn, Jl y S; D < Jn y Jl	E < F; Jl < F y N
Riqueza	H = 46,89	F = 6,73
C. Múltiples	N, E y F < Jl y S; M < Jl	N > que el resto
Diversidad	H = 10,68	H = 31,56
C. Múltiples	-	E, M, Jn y Jl < N

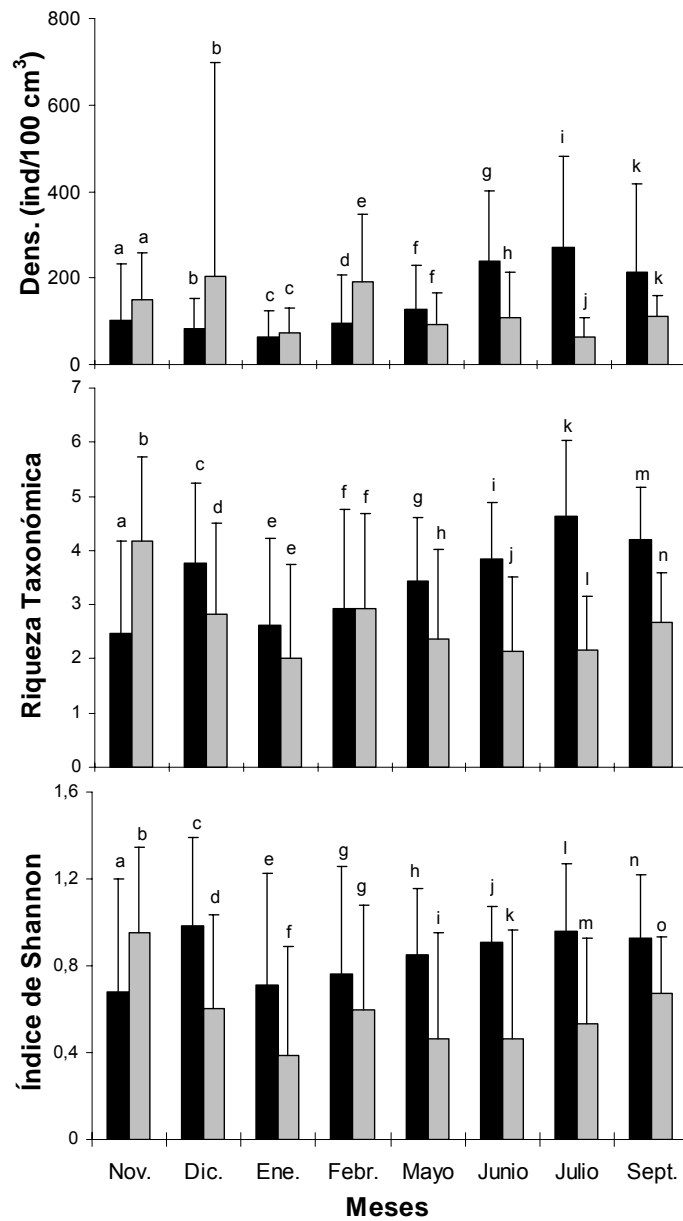


Figura 2-6. Densidad, riqueza taxonómica y diversidad promedio (+ DE) de la fauna asociada a los agregados para Loros (negro) y Riacho (gris) en los diferentes meses de muestreo. Letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas para la comparación entre marismas.

En los gráficos de ordenamiento para cada uno de los meses se pudieron distinguir dos grupos con un nivel de estrés bajo ($\leq 0,15$), cada grupo asociado a una marisma (Fig. 2-7). Los resultados del ANOSIM indican que la composición de los ensambles de macroinvertebrados asociados a las dos marismas se diferencian significativamente en todos los meses (R: Nov. = 0,85; Dic. = 0,8; Ene. = 0,8; Feb. = 0,68; Mayo = 0,97; Junio = 0,86; Julio = 0,96; Sept. = 1. En todos los casos $p < 0,05$). Las diferencias en la composición de los ensambles respondieron a una distribución diferencial de los individuos ya que la mayoría de los taxa estuvieron presentes en ambas marismas. Los taxa que más contribuyeron a las diferencias mencionadas fueron los crustáceos *Monocorophium insidiosum*, *Tanais dulongii*, *Pseudosphaeroma* sp. y los cangrejos (Tabla 2-10). De manera general, en Loros se registraron abundancias mayores de *M. insidiosum* y de cangrejos, mientras que *T. dulongii* y *Pseudosphaeroma* sp. fueron característicos de Riacho (Tabla 2-10).

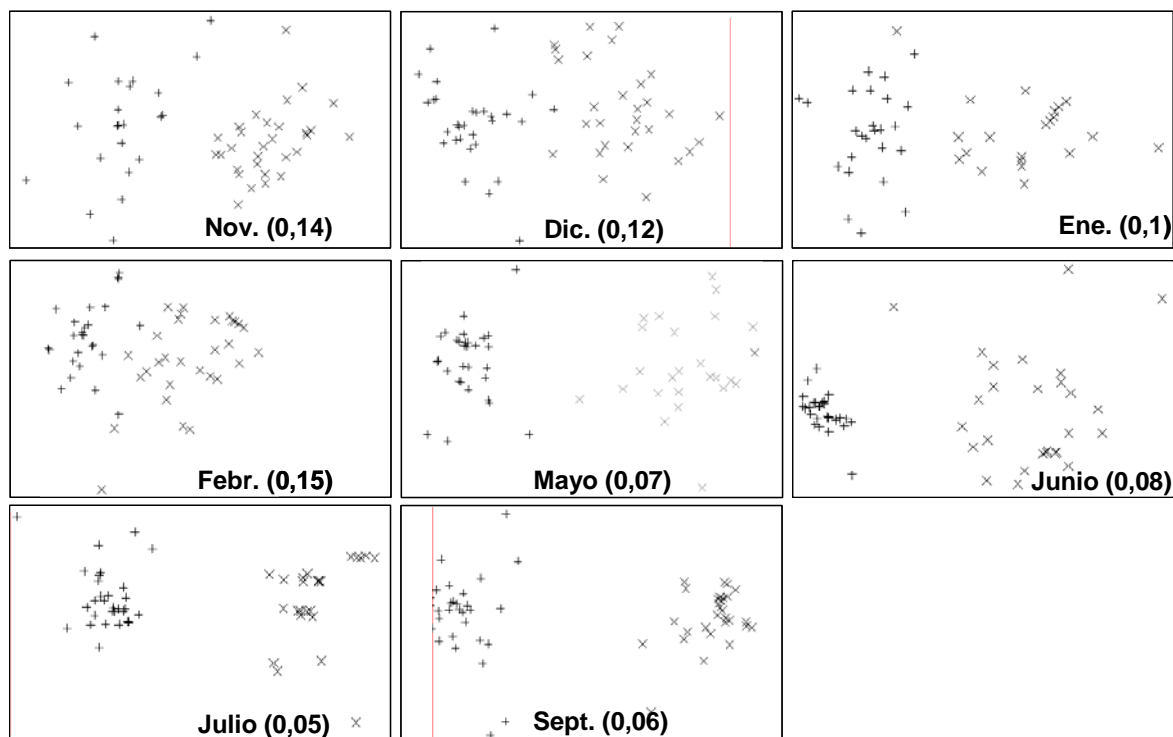


Figura 2-7. Resultados del análisis MDS comparando los ensambles de macroinvertebrados asociados a Loros (+) y Riacho (x) para cada mes. Entre paréntesis se indica el valor del estrés. Para los meses de noviembre y enero, se excluyó 1 muestra en el análisis.

Tabla 2-10. Resultados del análisis de SIMPER donde se indican los taxa de mayor contribución a la disimilitud entre los agregados de las marismas. El análisis se limitó a contribuciones acumuladas del 50 %.

Mes	Disimilitud Promedio	Taxa	Dens. Prom.	Dens. Prom.	Contrib. %	Acum. %
			Loros	Riacho		
Nov.	94,52	<i>T. dulongii</i>	0,22	11,27	29,73	29,73
		<i>Pseudosphaeroma</i> sp.	0	7,17	20,6	50,33
Dic.	95,9	<i>Pseudosphaeroma</i> sp.	0	12,14	26,81	26,81
		<i>T. dulongii</i>	0,63	7,72	19	45,81
		<i>M. insidiosum</i>	6,5	0,41	17,07	62,88
Ene.	96,96	<i>Pseudosphaeroma</i> sp.	0	10	34,41	34,41
		Cangrejos	4,08	0,04	18,52	52,93
Febr.	94,66	<i>Pseudosphaeroma</i> sp.	0	12,13	32,8	32,8
		<i>M. insidiosum</i>	17,44	0,8	18,2	51
Mayo	98,26	<i>Pseudosphaeroma</i> sp.	0	22,15	36,26	36,26
		Cangrejos	9,17	0,12	23,15	59,41
Junio	98,55	<i>M. insidiosum</i>	32,1	0,17	44,43	44,43
		Cangrejos	11,27	0	20,81	65,24
Julio	99,72	<i>M. insidiosum</i>	37,8	0	50,29	50,29
Sept.	98,39	<i>M. insidiosum</i>	35,47	0,03	39,71	39,71
		<i>Pseudosphaeroma</i> sp.	0,07	11,97	21,66	61,37

El tamaño medio de los agregados fue de 19,37 cm³ (DE = 11,41) en Loros y de 15,58 cm³ (DE = 9,5) en Riacho. El tamaño se correlacionó positivamente con la abundancia de macroinvertebrados en ambas marismas ($r_{\text{Loros}} = 0,54$; $t = 9,93$; $p < 0,05$. $r_{\text{Riacho}} = 0,58$; $t = 10,67$; $p < 0,05$). Si bien se observó una correlación significativa positiva entre el tamaño del agregado y la riqueza en ambas marismas, y entre el tamaño y la diversidad en Loros, los coeficientes de correlación fueron bajos (Tamaño y Riqueza: $r_{\text{Loros}} = 0,4$; $t = 6,74$; $p < 0,05$. $r_{\text{Riacho}} = 0,29$; $t = 4,6$; $p < 0,05$. Tamaño y Diversidad: $r_{\text{Loros}} = 0,32$; $t = 5,15$; $p < 0,05$). El número medio de cirripedios muertos fue considerablemente bajo, siendo de 6,78 ind. muertos/agregado (DE = 13,57) en Loros y de 0,35 ind. muertos/agregado (DE = 1,03) en Riacho. Se observó una correlación significativa positiva entre el número de muertos y la abundancia en Loros y entre el número de muertos y la riqueza en Riacho. En ambos casos, los coeficientes de correlación fueron muy bajos ($r = 0,27$; $t = 4,27$; $p < 0,05$. $r = 0,18$; $t = 2,78$; $p < 0,05$; para Loros y Riacho respectivamente).

c) Abundancia de materia orgánica y composición granulométrica

En las dos marismas, el contenido de materia orgánica difirió significativamente entre las zonas (Fig. 2-8, Tabla 2-11). Sin embargo, no se distinguió un patrón claro en el comportamiento de esta variable en relación a las mismas. En determinados meses de muestreo, se observó que la zona SED mostró valores significativamente menores que las zonas CON y SIN (por ejemplo noviembre, Fig. 2-8), pero en otros casos no se registraron diferencias significativas entre zonas (por ejemplo junio, Fig. 2-8).

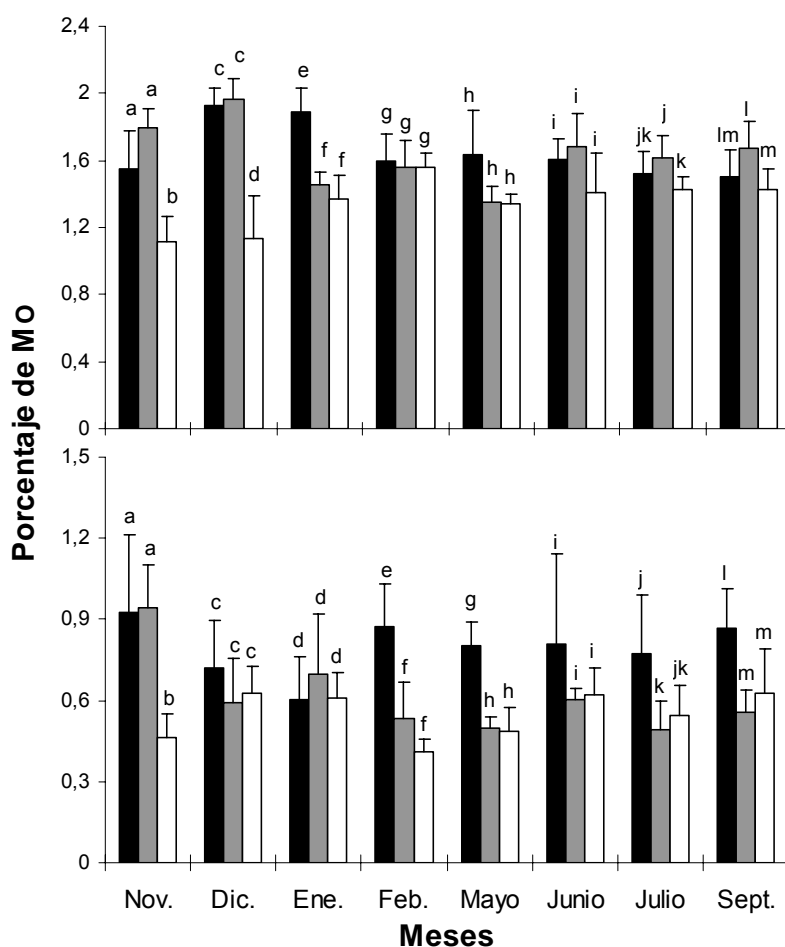


Figura 2-8. Contenido de materia orgánica promedio (+ DE) expresado en porcentaje para los diferentes meses de muestreo de la zona CON (negro), SIN (gris) y SED (blanco) para Loros (superior) y Riacho (inferior). Letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas.

Tabla 2-11. Resultados de las comparaciones de medias entre zonas para el contenido de materia orgánica. Se indica el valor de F (prueba de ANOVA) o H (prueba de Kruskal- Wallis). En todos los casos el n = 30, los g. l.= 2 y, a excepción de los casos con *, p < 0,05.

	Nov.	Dic.	Ene.	Febr.	Mayo	Junio	Julio	Sept.
Loros	F= 25,46	H= 11,66	F= 29,82	H= 0,1*	H= 4,64 *	F= 3,2 *	F= 3,84	F= 4,35
Riacho	H= 10,15	F= 1,25 *	F= 0,56 *	F= 22,8	F= 33,68	H= 1,77 *	F= 5,56	F= 8,7

Las dos marismas presentaron composiciones granulométricas diferentes (Fig. 2-9). La marisma Loros presentó una composición más fina, caracterizada por la presencia de altos porcentajes de las fracciones arenas finas, muy finas y limos y arcillas. Riacho, en cambio, presentó una composición más gruesa, caracterizada por la presencia de porcentajes altos de las fracciones gravas, arenas gruesas y medias. De manera general, los porcentajes de las fracciones en Loros resultaron altamente similares en las tres zonas en estudio. En Riacho, por su parte, existió una diferenciación entre las zonas CON y SIN respecto de la zona SED, la cual presentó granulometría más fina.

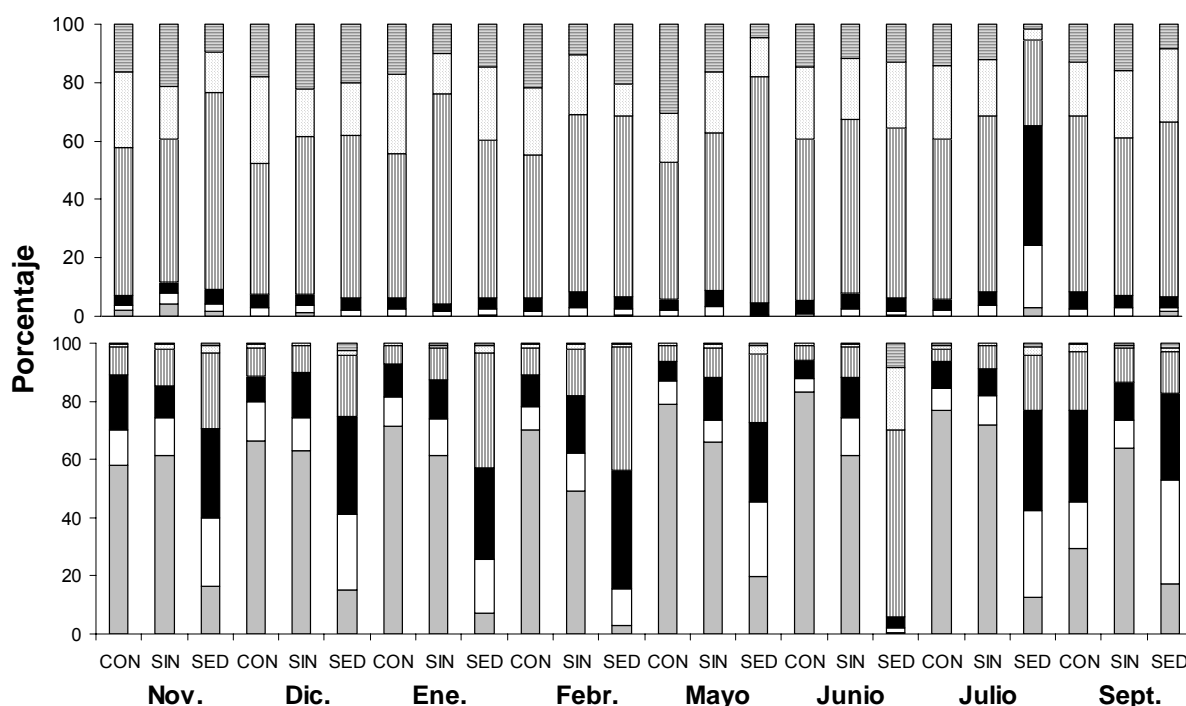


Figura 2-9. Porcentajes de las diferentes fracciones de tamaño de grano para Loros (superior) y Riacho (inferior) para las tres zonas de muestreo en los diferentes meses. Gravas (gris), Arenas gruesas (blanco), Arenas medias (negro), Arenas finas (líneas verticales), Arenas muy finas (punteado) y Limos y Arcillas (líneas horizontales).

Discusión

En las dos marismas en estudio, la distribución y abundancia de los macroinvertebrados fue diferente entre las zonas de distinta complejidad estructural. En Loros, la zona de mayor complejidad (asociada a la presencia del cirripedio *Balanus glandula*) presentó mayor densidad, riqueza taxonómica y diversidad de invertebrados que las zonas de complejidad intermedia (asociadas a la presencia de *Spartina alterniflora*) y de menor complejidad (bancos de arena). En Riacho, las zonas de mayor complejidad y de complejidad intermedia (asociadas a la presencia de mitílidos) presentaron densidad, riqueza taxonómica y diversidad de invertebrados similar, pero siempre superiores a las zonas de menor complejidad (bancos de arena). A pesar de que la mayoría de los taxa estuvieron presentes en las tres zonas de cada marisma, las densidades relativas de algunas de las especies fueron marcadamente diferentes entre zonas. Al evaluar de manera individual los agregados, se observó que la composición comunitaria fue diferente también entre las dos marismas estudiadas. En este sentido, Loros presentó generalmente mayor densidad, riqueza y diversidad que Riacho. Estos resultados ponen de manifiesto la importancia que tiene la complejidad estructural en determinar la distribución y abundancia de las especies de invertebrados presentes en las comunidades.

En el estudio de especies ingenieras de ecosistemas existe una tendencia a asociar positivamente los incrementos en la complejidad del hábitat con la diversidad y/o la abundancia de la fauna presente (Crooks, 2002; Borthagaray y Carranza, 2007; Bouma et al., 2009). Esto se hace bajo el supuesto que una mayor complejidad estructural proporcionará más recursos que serán utilizados por una mayor cantidad de especies (McCoy y Bell, 1991; Crooks, 2002). Sin embargo, existen casos en los que el aumento de la complejidad del hábitat no tiene consecuencias sobre las variables comunitarias (Almany, 2004; Duarte et al., 2006) e incluso otros ejemplos en los que se asocia el aumento de complejidad con un descenso en los recursos disponibles (Callaway, 2003; Kelaher, 2003; Casas et al., 2004). Los resultados hallados en este capítulo aportan evidencias empíricas acerca de la gran variabilidad en la respuesta de las comunidades bentónicas ante diferencias en la complejidad del hábitat. En Loros, la zona de mayor complejidad presentó mayor diversidad y abundancia de invertebrados, sin embargo, no hubo diferencias entre las zonas de complejidad intermedia y mínima. Esto último es

llamativo ya que la zona de complejidad intermedia se encontró dominada por *Spartina*, una especie ingeniera de ecosistemas cuyos efectos sobre las comunidades son variados y han sido ampliamente estudiados, pudiendo ser positivos (Netto y Lana, 1999; Hedge y Kriwokwen, 2000; Bortolus et al., 2002; Sueiro et al., 2011) o negativos (Neira et al., 2005; 2006). Asimismo, las diferencias en la composición de los ensamblajes halladas en Loros, sugieren que *B. glandula* estaría proporcionando un hábitat de condiciones favorables para especies como el anfípodo *Monocorophium insidiosum* y los estadíos juveniles de cangrejos, quienes mostraron densidades más altas en la zona con cirripedios respecto a las otras dos zonas (Tabla 2-1). En la zona sin cirripedios, estas especies se observaron en densidades muy bajas lo que estaría indicando que la complejidad ofrecida por *Spartina* no sería favorable para su establecimiento. De esta manera, si la fauna asociada manifiesta una preferencia de hábitat, la complejidad estructural ofrecida por *B. glandula* estaría influenciando de manera positiva y crítica en la composición comunitaria asociada (Perrett et al., 2006; Heiman et al., 2008) al presentar un hábitat de mejor calidad, ya sea proveyendo mayor espacio, alimento y/o refugio ante depredadores.

Existen estudios en los que se observa que una vez alcanzado un cierto nivel de complejidad, los incrementos posteriores no alterarán significativamente las variables comunitarias analizadas (Prado y Castilla, 2006; Kelaher et al., 2007; Sellheim et al., 2010; Sueiro et al., 2011). Se utiliza el término *redundancia en provisión de hábitat* para aquellos ingenieros de ecosistema asociados a ensamblajes de especies que no difieren significativamente en sus variables comunitarias (Kelaher et al., 2007). Esto podría estar ocurriendo en la marisma Riacho, donde las zonas CON y SIN se comportaron de manera similar. Así la complejidad adicional suministrada por *Balanus glandula* no estaría teniendo efecto sobre la ya generada por los mitílidos. Paralelamente, estas zonas se encontraron dominadas por el tanaidaceo *Tanais dulongii*, especie reportada como criptogénica (i.e. especie cuyo origen geográfico es desconocido y por lo tanto no puede ser clasificada como nativa ni introducida; Carlton, 1996) para Argentina (Orensanz et al. 2002). Los tanaidaceos son organismos comunes de hallar en marismas (Rader, 1984; Neira et al. 2006, Bortolus et al., 2009) y que suelen estar asociados a las comunidades de mitílidos (Adami, et al. 2004; Prado y Castilla, 2006). Estas especies se caracterizan por la

formación de complejos tubos formados principalmente por granos de arena y material en descomposición en los que ellos mismos habitan (Holdich y Jones, 1983). Por otra parte, si bien las zonas CON y SIN no mostraron diferencias en cuanto a las densidad, riqueza taxonómica y diversidad, si lo hicieron en cuanto a la composición comunitaria (Fig. 2-5, Tablas 2-5 y 2-7). Tres taxa presentaron altas abundancias en la zona CON a diferencia de la zona SIN, siendo las responsables en la diferenciación comunitaria entre estas dos zonas (Tablas 2-1 y 2-7). Estos taxa fueron el isópodo *Pseudosphaeroma* sp., los poliquetos de la familia Spionidae y los insectos Chironomidae quienes estarían aprovechando los nuevos micro-hábitats generados por los cirripedios. De esta manera, si bien la provisión de hábitat por parte de los cirripedios en esta marisma fue menos evidente que en la marisma Loros, para determinados taxa como *Pseudosphaeroma* sp., Spionidae y Chironomidae sería de gran importancia.

Los efectos que ejerce una especie ingeniera determinada sobre las comunidades pueden variar dependiendo del sitio en el que se la estudie. Esta variación puede darse no solo en la magnitud del efecto sino incluso también en su dirección, encontrando así resultados opuestos (ej. poliqueto *Lanice conchilega*: Zühlke, 2001 y Callaway, 2006. *Mytilus*: Commito et al., 2005 y Duarte et al., 2006. *Perumytilus purpuratus*: Thiel y Ullrich, 2002. *Spartina*: Netto y Lana, 1999 y Neira et al., 2005). Estas diferencias se deben a que el efecto ejercido por la especie depende de las interacciones ecológicas entre la especie ingeniera y la fauna presente en el lugar y de las características específicas de éstas, por ejemplo su tolerancia a la temperatura o la humedad (Jones et al., 1997; Crooks, 2002; Buschbaum et al., 2009). Al comparar la fauna asociada a *Balanus glandula* en cada marisma estudiada en este trabajo, se observó que Loros presentó valores más altos en las tres variables comunitarias estudiadas que Riacho (Tabla 2-8). Este resultado sugiere que los agregados de Loros estarían ofreciendo un hábitat físico más adecuado para las especies presentes en esta marisma y/o proporcionando recursos de mejor calidad. Por otra parte, aunque los agregados de Loros fueron en promedio de mayor tamaño (19,6 cm³) que los de Riacho (15,8 cm³), esta variable no estaría explicando los resultados hallados ya que solo se la halló positivamente correlacionada con la densidad de fauna asociada.

Al mismo tiempo, la densidad, riqueza y diversidad presentaron fluctuaciones a lo largo del año en ambas marismas (Tabla 2-9). Estas fluctuaciones no se correlacionaron con el gradiente de temperatura determinado por las distintas estaciones del año como podría esperarse. Sin embargo, las variaciones podrían estar asociadas a momentos específicos del ciclo de vida de las especies más abundantes en cada marisma. Las especies dominantes asociadas a los agregados fueron el anfípodo *Monocorophium insidiosum* y el isópodo *Pseudosphaeroma* sp. (superando el 55 % de la abundancia total para Loros y Riacho, respectivamente). Los peracáridos se caracterizan por presentar varias cohortes al año (Ruppert y Barnes, 1994) las cuales manifiestan el máximo de densidad en momentos diferentes dependiendo del lugar específico en las que se estudie (Dauvin, 1988; Cunha, 2002; Kevrekidis, 2005). Dauvin (1988) observó que el anfípodo *Ampelisca sarsi* tiene un periodo de reclutamiento que se extiende durante los meses de verano, momento en el que 3 a 6 cohortes tienen lugar y la especie alcanza su máxima densidad. En las marismas aquí estudiadas, se desconoce el ciclo de vida tanto de las especies dominantes como de la mayoría de las especies encontradas asociadas a los agregados individuales. Trabajos futuros enfocados en evaluar de manera detallada el ciclo de vida de estas especies ayudarán a comprender las variaciones estacionales observadas (Bortolus y Schwindt, 2007).

Factores como la depredación, procesos denso-dependientes y factores físico-químicos son capaces de influenciar en la densidad de las comunidades bentónicas y podrían ser los responsables de la variabilidad estacional registrada (Kneib, 1984; Adam, 1990; Mitsch y Gosselink, 2000). En este sentido, las variables físico-químicas condicionan la distribución de la fauna de las marismas ya que pueden determinar la abundancia de alimento, la factibilidad de movilidad de las especies y la disponibilidad de O₂, entre otros (Kneib, 1984; Adam, 1990; Mitsch y Gosselink, 2000). Por ejemplo, el tamaño de grano del sedimento es una de las características más importantes en la determinación de la distribución espacial de muchas especies infaunales (Hall, 1994). Sin embargo, la relación entre la granulometría y la fauna es difícil de generalizar (Hall, 1994). En este trabajo, la granulometría, fue diferente únicamente entre las zonas CON y SIN respecto a la zona SED en Riacho y de manera general no fluctuó a lo largo del año (Fig. 2-9). El contenido de materia orgánica, en cambio, difirió significativamente entre las zonas

(Tabla 2-11), aunque no se distinguió un patrón consistente de estas fluctuaciones a lo largo de los meses. Además, estas diferencias en el contenido de materia orgánica no estuvieron asociadas a las variaciones en los parámetros comunitarios. En conjunto, estos resultados sugieren que otros factores diferentes a la granulometría y al contenido de materia orgánica, como por ejemplo la heterogeneidad estructural discutida previamente, estarían gobernando la distribución y la abundancia de la fauna.

Como se ha mencionado en el Capítulo I, los efectos potenciales que pueden general las especies introducidas e ingenieras de ecosistemas son indiscutibles y han sido ampliamente estudiados en variados taxa (revisadas en Crooks, 2002; Wallentinus y Nyberg, 2007). En la mayoría de los trabajos, se aborda el efecto que genera la especie introducida e ingeniera sobre la comunidad nativa (Schwindt et al., 2001; Holloway y Keough, 2002; Castilla et al., 2004; Brusati y Grosholz, 2006; Ross et al., 2007). Sin embargo, se ha destacado anteriormente que desde el punto de vista de la conservación un escenario más alarmante es el que tiene lugar cuando una especie introducida facilita a otra especie introducida (Simberloff y Von Holle, 1999; Simberloff, 2006). Así, las interacciones positivas entre especies introducidas ingenieras y especies introducidas capaces de utilizar los nuevos hábitats generados podría derivar en un aumento en el éxito de invasión (Wonham et al., 2005; Neira et al., 2006; Heiman et al., 2008; Demopoulos y Smith, 2010; Sellheim et al., 2010). En este capítulo, se observó que cuando el introducido *B. glandula* está presente, otra especie introducida, el anfípodo *Monocorophium insidiosum*, aumenta su densidad de manera significativa. En Loros, la densidad del anfípodo fue 460 veces más abundante en la zona con cirripedios respecto a la zona sin cirripedios. Diferentes especies de anfípodos han sido reportadas como un componente típico de las comunidades de marismas (Kneib, 1984; Adam, 1990; Neira et al., 2006; Bortolus et al., 2009). Dado sus hábitos detritívoros, los anfípodos son piezas claves en el funcionamiento de las marismas, debido principalmente a su participación en los procesos de descomposición, siendo los nexos entre los detritos provenientes de las plantas y el alimento de los grandes depredadores (Van Dolah, 1978; Adam, 1990; Dias y Hassall, 2005; Hampel et al., 2005). En el futuro, resultaría interesante evaluar en detalle los efectos generados a partir de la facilitación entre estas especies introducidas; considerando por ejemplo si el crecimiento poblacional de *M.*

insidiosum ante la presencia de *B. glandula* puede tener una consecuencia sobre las cadenas tróficas y los procesos de descomposición de la marisma.

A manera de síntesis, los resultados obtenidos a lo largo de este capítulo muestran que la distribución y abundancia de los invertebrados asociados a los hábitats generados por la presencia del cirripedio introducido *Balanus glandula* en las marismas es diferente a la de hábitats similares pero con menor complejidad estructural debido a la ausencia de *B. glandula*. Además, se observó que existe una relación entre la variación de la complejidad estructural de estos hábitats y los parámetros comunitarios evaluados. Estas variaciones no fueron consistentes en las dos marismas en estudio, sugiriendo que en una de ellas *B. glandula* estaría ofreciendo un hábitat físico más favorable para las especies presentes y/o proporcionando recursos de mejor calidad.

CAPÍTULO III

Efecto de la estructura física de *Balanus glandula* sobre la fauna intermareal



Resumen

El origen de los efectos generados por las especies ingenieras de ecosistemas puede ser tanto biótico como abiótico, o resultado de una combinación de ambos. En este contexto, es interesante establecer si los efectos de los ingenieros responden a su actividad biológica, su estructura física, o a ambos. El objetivo de este capítulo fue evaluar experimentalmente los efectos de la estructura física de los agregados formados por el cirripedio *Balanus glandula* en las marismas de Patagonia. Específicamente; se evaluó de manera separada el efecto de las estructuras artificiales sobre los invertebrados asociados y sobre los reclutas de *B. glandula*. Para ello, se llevó a cabo un experimento manipulativo en la marisma Riacho. El mismo contó con tres tratamientos de complejidad estructural contrastante: agregados de cirripedios artificiales con espacios entre cirripedios, agregados artificiales sin espacios entre cirripedios y control de materiales. Luego de 9 meses, las parcelas experimentales se trasladaron al laboratorio. En ese momento se obtuvieron, además, parcelas dentro del mismo nivel donde fue colocado el experimento a fin de comparar los tratamientos experimentales con un control natural. En el laboratorio, se extrajeron los invertebrados y se identificaron al nivel taxonómico más bajo posible. Las diferencias en densidad, riqueza, diversidad y composición de los ensamblajes asociados a los tratamientos experimentales y a las parcelas naturales fueron evaluadas estadísticamente. Por otra parte, para los tratamientos de agregados artificiales, se determinó la abundancia de cirripedios reclutados y su distribución de frecuencias de tallas. Los resultados muestran que la riqueza taxonómica y diversidad no difirieron entre los tratamientos experimentales y las parcelas naturales. La densidad, en cambio, fue menor en el tratamiento control de materiales respecto a las parcelas naturales. A pesar de que la mayoría de los taxa estuvieron presentes en los cuatro hábitats estudiados, las densidades relativas de algunas especies fueron marcadamente diferentes entre ellos, diferenciando los ensamblajes asociados a cada hábitat. Por otro lado, los reclutas de *B. glandula* asentados sobre las estructuras artificiales difirieron en abundancia, pero no en tamaño, entre los dos tratamientos de complejidad contrastante desarrollados. El tamaño alcanzado en las estructuras artificiales fue incluso superior al observado en sustratos naturales. Los resultados obtenidos aquí concuerdan con los del Capítulo II para Riacho, sugiriendo que la estructura física, más que las propiedades biológicas

o ecológicas de *B. glandula*, sería la responsable de determinar el tipo de comunidad de invertebrados asociada a este cirripedio en las marismas de Patagonia.

Introducción

Las interacciones entre organismos son uno de los principales determinantes de la distribución y la abundancia de las especies (Paine, 1974; Menge, 1976). Entre ellas, la competencia, la depredación y el parasitismo han sido estudiadas intensamente desde hace ya varias décadas (Dayton, 1971; Paine, 1974; Menge, 1976; Rohde, 1984). Como se describió en el Capítulo I, a partir de los trabajos de Jones y colaboradores (1994; 1997) se ha dado un marco apropiado para estudiar a los ingenieros de ecosistemas: aquellos organismos que participan en la creación, modificación y mantenimiento de los hábitats. Un punto interesante al estudiar las especies ingenieras es predecir cuáles especies ejercerán un efecto importante en el ecosistema donde se encuentran (Jones et al., 1994; Wright y Jones, 2006). Existen varios factores que potencian el efecto de las especies ingenieras de ecosistemas (Jones et al., 1997; Hasting et al., 2007). Por ejemplo, el tiempo de vida de los organismos, las densidades de sus poblaciones, la persistencia en el tiempo de sus estructuras y el número, tipo y modo en el que los recursos son controlados (Jones et al., 1997). Los primeros factores mencionados son relativamente sencillos de medir de manera directa para varias especies (Berkenbusch y Rowden, 2003; Gutiérrez et al., 2003; Prado y Castilla, 2006). Contrariamente, determinar el número, tipo y modo en que los recursos son afectados supone una mayor dificultad (Jones et al., 1997; Schwindt et al., 2001; Hasting et al., 2007; Sueiro et al., 2011). Para este punto, la adición o remoción de las especies y su manipulación resulta sumamente útil (Paine, 1974; Bertness, 1985; Bortolus et al., 2004, Sueiro et al., 2012). Así, los experimentos a campo son una herramienta apropiada para entender los efectos producidos sobre el ecosistema. Dentro de estos experimentos, utilizar estructuras artificiales ha sido eficaz en variados ejemplos y con diversas especies (Farrell, 1991; Callaway, 2003; Cardoso et al., 2007; Sueiro et al., 2012). Su uso permite establecer un tiempo inicial a partir del cual se van desarrollando los diferentes procesos, independizándose de esta manera de cualquier otro proceso que haya tenido lugar previamente (i.e., la contingencia histórica del sistema en estudio).

Los efectos generados por los ingenieros de ecosistemas pueden ser de origen biótico o abiótico, o bien ser una combinación de ambos (Jones et al., 1994; Crooks, 2002; Bouma et al., 2009). Entre los bivalvos mitílidos existen varias

especies que permiten ilustrar los orígenes mencionados. La adición directa de nueva estructura, a través de las valvas de estas especies formadoras de hábitats generan modificaciones sustanciales en el ecosistema (revisados en Gutiérrez et al., 2003). Por ejemplo, las multi-capas de mitílidos logran aumentar la acreción de los suelos ya que favorecen la depositación y estabilización del sedimento (Gutiérrez et al., 2003; Sousa, 2009). Además, las valvas ofrecen nuevas superficies para el asentamiento larval y ofrecen refugio para condiciones de alta desecación o depredación a numerosos invertebrados (Thiel y Ullrich, 2002; Commito et al., 2005; Duarte et al., 2006; Buschbaum et al., 2009). Existen trabajos en que se discute cómo de forma simultánea existen propiedades químicas (como la composición de las valvas) y procesos ecológicos (como la competencia por alimento de las distintas especies) que se hallan íntimamente ligados y pueden condicionar el efecto generado por la estructura física de la especie sobre la fauna asociada (Crooks, 2002; Bouma et al., 2009). En consecuencia, es interesante establecer si los efectos generados por los ingenieros de ecosistema son el resultado de su actividad biológica, de su estructura física, o de ambos. El objetivo de este capítulo fue evaluar experimentalmente los efectos de la estructura física de los agregados formados por el cirripedio *Balanus glandula* en las marismas de Patagonia. Considerando que entre los principales efectos que generan los cirripedios como especies ingenieras se encuentran la creación de micro-hábitats que son utilizados como refugio por diversas taxa (revisado en Barnes, 2000; Harley, 2006) y la provisión de sustratos de asentamientos para individuos conoespecíficos (Qian y Liu, 1990; Schubart et al., 1995); este estudio se realizó discriminando el efecto de las estructuras artificiales sobre los invertebrados asociados y sobre los reclutas de *B. glandula*.

Materiales y Métodos

Diseño experimental

Para evaluar el efecto de la estructura física de los agregados de cirripedios se desarrolló el siguiente experimento manipulativo en el campo dentro de la marisma Riacho con tres tratamientos de complejidad estructural contrastante:

Tratamiento 1. Menor complejidad: consistió en estructuras artificiales de agregados de cirripedios sin espacios libres entre ellos, llamados galerías, con el

objetivo de minimizar la oferta de refugio (de aquí en más se nombrará este tratamiento “sin galerías”, y se lo mencionará con la abreviatura “Sin Gal”, Fig. 3-1).

Tratamiento 2. Mayor complejidad: consistió en estructuras artificiales de agregados de cirripedios con espacios libres, galerías, entre ellos con el objetivo de maximizar la oferta de refugio (de aquí en más se nombrará este tratamiento “con galerías” y se lo mencionará con la abreviatura “Con Gal”, Fig. 3-1).

Para estos dos tratamientos, se confeccionaron unidades experimentales que contenían 5 agregados de cirripedios artificiales cubriendo un área circular de 175 cm² (n = 10 unidades experimentales por tratamiento, Fig. 3-1) reflejando así la densidad de agregados en la marisma (según información del Capítulo II). Los agregados artificiales fueron elaborados manualmente con masilla epoxy inerte y colocados sobre un tubo de PVC que permitió incrustar los agregados al sustrato y evitar su movimiento. Teniendo en cuenta esto, el tratamiento 3 (control de materiales, CM) consistió en incrustar en el sedimento 5 tubos de PVC cubriendo la misma área que los tratamientos anteriores (175 cm²), para determinar si existe un efecto de los tubos de PVC sobre la fauna (n = 10).

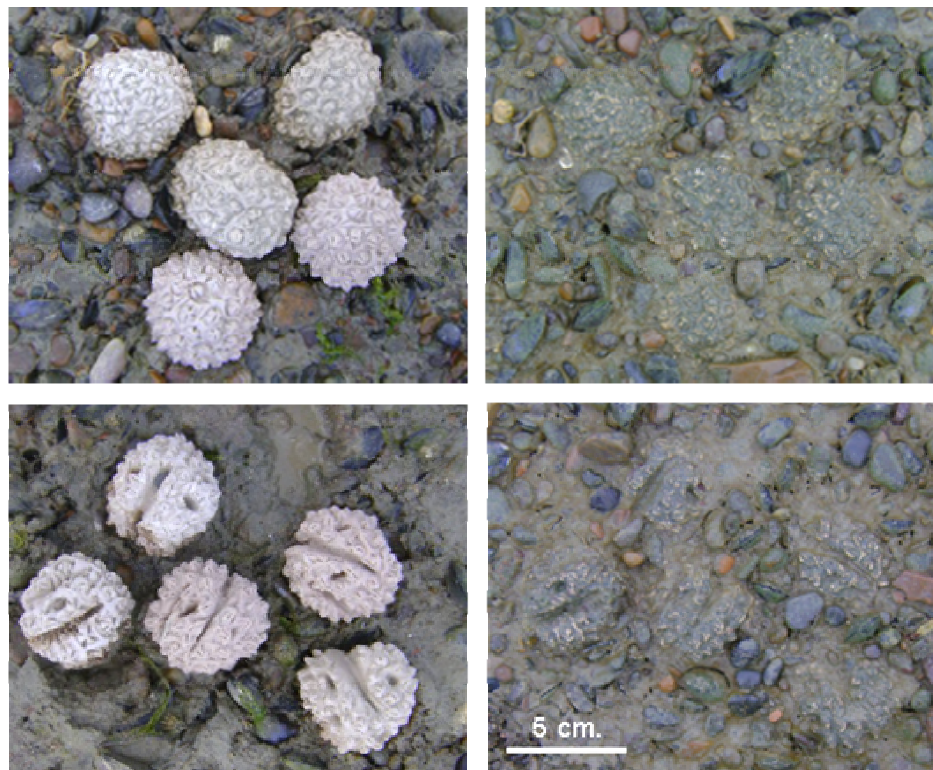


Figura 3-1. Fotografías de las unidades experimentales, al comienzo (izquierda) y al finalizar el experimento (derecha) para el tratamiento Sin Galerías (arriba) y Con Galerías (abajo). Fotos: M. M. Mendez.

Cada unidad experimental fue monitoreada periódicamente para asegurar el correcto mantenimiento del experimento y al cabo de nueve meses (octubre de 2011 a julio de 2012) las unidades fueron removidas, colocadas en bolsas plásticas y transportadas al laboratorio. Para la remoción de las muestras se utilizaron muestreadores de PVC (diámetro: 15 cm, profundidad: 10 cm; volumen: 1766 cm³). Se decidió obtener muestras volumétricas dada la alta movilidad de la fauna que caracteriza a las marismas y su posible migración desde las unidades experimentales hacia los primeros centímetros del sedimento durante la obtención de las muestras. En este momento se obtuvieron, además, parcelas de las mismas dimensiones que las unidades experimentales y dentro del mismo nivel donde fue colocado el experimento a fin de comparar los tratamientos experimentales con un control natural (n = 10, de aquí en más CN). De esta forma, el gradiente de complejidad de las muestras provenientes de los diferentes tratamientos experimentales y las parcelas naturales quedó determinado de la siguiente manera: CN < CM < Sin Gal < Con Gal.

a) Efecto de las estructuras artificiales sobre la fauna intermareal

En el laboratorio, las muestras correspondientes a los tratamientos experimentales y a las parcelas naturales fueron lavadas cuidadosamente sobre un tamiz de malla de 500 micrones, la macrofauna retenida fue fijada en formol al 4% por 48 horas y posteriormente conservada en etanol al 70%. Todos los organismos obtenidos fueron identificados hasta el menor nivel taxonómico posible. Los ejemplares se observaron bajo lupa binocular (60X) y/o microscopio, y se realizaron disecciones en los casos requeridos. Para la determinación taxonómica se consultó literatura especializada sobre los diferentes taxa y se contó con la colaboración de distintos especialistas (detallados al comienzo de la tesis). Luego, se calculó la densidad de invertebrados (expresadas como individuos en 100 cm³), se determinó la riqueza taxonómica y se calculó el índice de diversidad de Shannon (Shannon y Weaver, 1949).

El análisis estadístico se llevó a cabo mediante pruebas univariadas y multivariadas. La densidad, riqueza taxonómica y diversidad se comparó entre los tratamientos experimentales y las parcelas naturales mediante pruebas de ANOVA. Las diferencias significativas entre los valores medios fueron evaluadas con una

prueba de Tukey *a posteriori* (Zar, 1999). Por otra parte, para estudiar la composición de los ensambles de invertebrados asociados a los tratamientos experimentales y a las parcelas naturales se utilizaron análisis multivariados realizados mediante el programa Primer (Clarke y Warwick, 1994). La matriz de similitud de Bray Curtis fue transformada a la raíz cuarta a fin de disminuir el peso de las especies dominantes. Las similitudes y diferencias entre los ensambles se evaluaron utilizando escalamientos multidimensionales no métricos (MDS), mientras que la existencia de diferencias entre la composición de los ensambles se evaluó mediante un análisis de similitud (ANOSIM). Por último, a fin de determinar cuáles son los taxa que más contribuyeron a las diferencias entre los tratamientos experimentales y las parcelas naturales se realizó un análisis de porcentaje de similitud (SIMPER).

b) Efecto de las estructuras artificiales sobre el reclutamiento de *Balanus glandula*

Para los tratamientos Sin Gal y Con Gal, se calculó para cada unidad experimental la abundancia de cirripedios reclutados y su distribución de frecuencias de tallas. Para la estimación de la abundancia (n reclutas/ unidad experimental), se contó el número total de cirripedios mayores que 0,15 mm de abertura del orificio entre las placas careno-rostral asentados directamente sobre los agregados artificiales. Para evaluar la hipótesis nula de ausencia de diferencias en la abundancia de reclutas entre los dos tratamientos se realizó una prueba de “t” o una prueba no paramétrica de Mann-Whitney si las varianzas resultaron heterogéneas (Zar, 1999). El tamaño se obtuvo (n = 100 para cada tratamiento) utilizando un calibre digital (precisión $\pm 0,01$) midiendo el largo del orificio a través de las placas careno-rostrales. Los cirripedios medidos fueron obtenidos al azar entre las distintas unidades experimentales de cada tratamiento. Se realizó una prueba de “t” para evaluar la hipótesis nula de ausencia de diferencias en el tamaño de los reclutas entre los dos tratamientos (Zar, 1999).

Resultados

a) Efecto de las estructuras artificiales sobre la fauna asociada

Considerando de manera conjunta todas las parcelas en estudio, se hallaron 11 taxa de macroinvertebrados (Tabla 3-1). Tanto los tratamientos experimentales como las parcelas naturales fueron dominadas por el tanaidáceo *Tanais dulongii* (Sin Gal: 48%, Con Gal: 44%, CM: 38% y CN: 42% de la abundancia total).

Tabla 3-1. Densidad media de los taxa de macroinvertebrados (ind/m³) para los tratamientos experimentales (Sin Gal, Con Gal, CM) y las parcelas naturales (CN). Para la estimación de densidad, los cangrejos *Neohelice granulata*, *Cyrtograpsus altimanus* y *Cyrtograpsus angulatus* se agruparon en un único taxón ya que la mayoría de los individuos correspondieron a ejemplares juveniles en los cuales la correcta identificación de las especies no fue posible. Para el nermertino *Ramphogordius sanguineus* no fue posible la estimación de la densidad debido a que esta especie es de fácil fragmentación al ser manipulada en el proceso de tamizado.

Taxa		Sin	Con	CM	CN
		Gal	Gal		
Polychaeta					
Syllidae		2265	1529	1246	5718
Capitellidae		1642	2208	1472	510
Maldanidae		1019	566	1529	4246
Lumbrineridae		340	57		57
Orbiniidae		113	283	113	510
Eunicidae		283		170	57
Decapoda		510	1302	113	57
<i>Neohelice granulata</i> (Dana, 1851)					
<i>Cyrtograpsus altimanus</i> Rathbun, 1914					
<i>Cyrtograpsus angulatus</i> Dana, 1851					
Tanaidacea					
<i>Tanais dulongii</i> (Audouin, 1826)		6058	6228	2887	8153
Amphipoda					
<i>Monocorophium insidiosum</i> (Crawford, 1937)		57	226		57
Insecta Chironomidae		340	1868		113
Nemertea					
<i>Ramphogordius sanguineus</i> (Rathke, 1799)		x	x	x	x

La densidad de macroinvertebrados fue significativamente menor en el tratamiento control de materiales respecto de las parcelas naturales, no observándose diferencias significativas entre éstos dos y los tratamientos Sin Gal y Con Gal (transformación raíz cuadrada: $F = 3,52$; g.l. = 3; $p < 0,05$; Fig. 3-2). La riqueza taxonómica y diversidad, en cambio, no difirieron significativamente entre los diferentes tratamientos experimentales y las parcelas naturales ($F_{\text{Riqueza}} = 1,70$; $F_{\text{Diversidad}} = 1,68$; g.l. = 3; $p > 0,05$; Fig. 3-2).

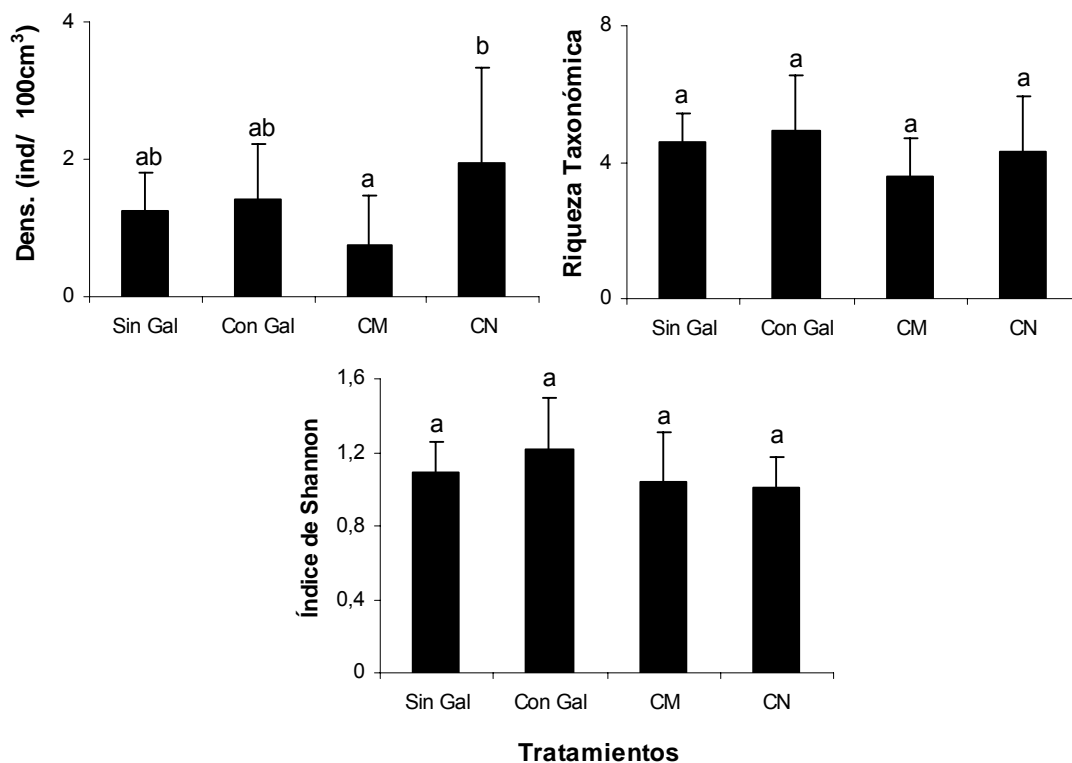


Figura 3-2. Densidad, riqueza taxonómica y diversidad promedio (+ DE) para los tratamientos experimentales y las parcelas naturales. Letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas.

En el gráfico de ordenamiento no se distinguió ningún grupo que se correspondiera con los distintos tratamientos (Fig. 3-3). Sin embargo, los resultados del ANOSIM indican que la composición de los ensambles de invertebrados asociados se diferenciaron significativamente, presentando un grado de solapamiento parcial en la mayoría de las comparaciones (R: CN vs. CM = 0,37; CM vs. Sin Gal = 0,34; CN vs. Con Gal = 0,27; CM vs. Con Gal = 0,4. $p < 0,05$) a excepción de Sin Gal vs. CN y Sin Gal vs. Con Gal las cuales no se diferenciaron significativamente (R = 0,11 y 0,13 respectivamente. $p > 0,05$).

Las diferencias en la composición de los ensambles respondieron a una distribución diferencial de los individuos ya que la mayoría de los taxa estuvieron presentes en los cuatro tratamientos. Los taxa que más contribuyeron a las diferencias mencionadas fueron el tanaidáceo *Tanais dulongii* y los poliquetos de las familias Syllidae y Capitellidae (Tabla 3-2). De manera general, en las parcelas naturales (CN) se registraron abundancias mayores de *T. dulongii* y los poliquetos

Syllidae, mientras que los Capitellidae fueron característicos de los tratamientos experimentales (CM, Sin Gal y Con Gal. Tabla 3-2).

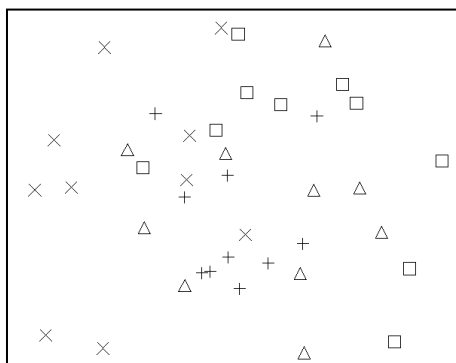


Figura 3-3. Resultados del análisis MDS comparando los ensambles de macroinvertebrados asociados a Sin Gal (triángulo), Con Gal (cuadrado), CM (X) y CN (+). El valor del estrés fue de 0,24.

Tabla 3-2. Resultados del análisis de SIMPER donde se indican los taxa de mayor contribución a la disimilitud para las diferentes comparaciones. El análisis se limitó a contribuciones acumuladas del 50 %.

Comparación	Disimilitud Promedio	Taxa	Densidad Promedio	Densidad Promedio	Contrib. %	Acum. %
CN vs. CM	67,99	<i>T. dulongii</i>	14,4	5,1	37,38	37,38
		Syllidae	10,1	2,22	29,77	67,16
CN vs.Sin Gal	58,87	<i>T. dulongii</i>	14,4	10,7	35,22	35,22
		Syllidae	10,1	4	23,6	58,81
CM vs.Sin Gal	68,2	<i>T. dulongii</i>	5,1	10,7	42,47	42,47
		Capitellidae	2,6	2,9	18,09	60,56
CN vs.Con Gal	64,77	<i>T. dulongii</i>	14,4	11	31,57	31,57
		Syllidae	10,1	2,7	23,1	54,67
CM vs. Con Gal	69,78	<i>T. dulongii</i>	5,1	11	38,81	38,81
		Capitellidae	2,6	3,9	15,63	54,44
Sin Gal vs. Con Gal	58,57	<i>T. dulongii</i>	10,7	11	33,15	33,15
		Capitellidae	2,9	3,9	18,63	51,78

b) Efecto de las estructuras artificiales sobre el reclutamiento de *Balanus glandula*

La abundancia media de cirripedios asentados sobre los agregados artificiales del tratamiento Con Gal fue de 32 reclutas/unidad experimental (DE = 22), mientras que la del tratamiento Sin Gal fue de 16 reclutas/unidad experimental (DE = 9). Esta abundancia fue significativamente mayor en el tratamiento Con Gal que en el Sin Gal (U = 24; p < 0,05; Fig. 3-4). El tamaño medio de los cirripedios en el tratamiento Con Gal fue de 3,58 mm (DE = 0,78), mientras que en el tratamiento Sin Gal fue de 3,54

mm (DE = 0,66). Esta variable no mostró diferencias significativas al compararla entre ambos tratamientos ($t = 0,31$; g.l. = 198; $p > 0,05$). La distribución de frecuencias de talla de *Balanus glandula* fue unimodal (Fig. 3-4). El rango de tamaño varió entre 1,08 y 5,08 mm, siendo los cirripedios de entre 3,51 y 4,5 mm los más abundantes (Fig. 3-4).

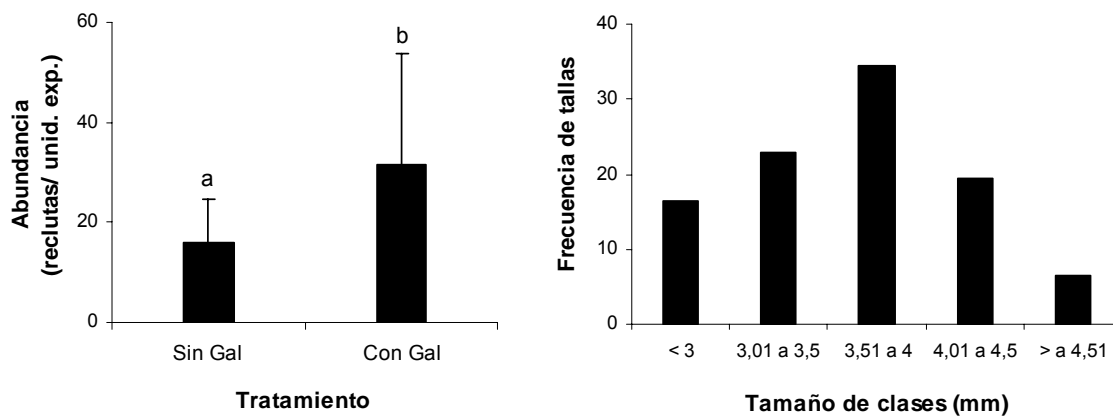


Figura 3-4. Abundancia media (+ DE) de *Balanus glandula* en los tratamientos Sin y Con Gal. Letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas entre tratamientos (Izquierda). Distribución de frecuencias de talla de los cirripedios (en mm) asentados sobre las unidades experimentales (Derecha).

Discusión

En el experimento manipulativo llevado a cabo, la riqueza taxonómica y diversidad no difirieron entre tratamientos experimentales y las parcelas naturales. La densidad de macroinvertebrados, en cambio, fue menor en el control de materiales respecto a las parcelas naturales. La mayoría de los taxa estuvieron presentes en los cuatro hábitats estudiados, los cuales se encontraron dominados por la misma especie (*Tanais dulongii*). Sin embargo, la densidad de ciertas especies como la de los poliquetos Syllidae fue mayor en las parcelas naturales y la de los Capitellidae en los tratamientos experimentales, derivando en una diferenciación de los ensamblajes asociados a cada uno de los hábitats. Por otro lado, durante los nueve meses de duración que comprendió el experimento, se registraron reclutas de *Balanus glandula* asentados sobre las estructuras artificiales. Estos reclutas difirieron en abundancia, pero no en tamaño, entre los dos tratamientos de complejidad contrastante desarrollados.

Como se ha mencionado en el Capítulo II, existen numerosos trabajos en los que el aumento en la complejidad del hábitat se asocia con un aumento en las variables comunitarias; sugiriendo que una mayor complejidad estructural proporcionará más recursos, hábitats y nichos que serán ocupados por una mayor cantidad de especies (Schwindt et al., 2001; Thiel y Ullrich, 2002; Castilla et al., 2004; Neira et al., 2005; Borthagaray y Carranza, 2007; Bouma et al., 2009). Sin embargo, el esclarecimiento de este tipo de patrones ecológicos está lejos de ser concluyente. En el presente experimento, cuando las estructuras artificiales de cirripedios se adicionaron en el campo, aumentado la complejidad estructural del sistema, éstas no ejercieron ningún efecto sobre las variables comunitarias estudiadas. Esto se observa en el hecho de no registrarse diferencias significativas entre la densidad, riqueza y diversidad de invertebrados asociados a los tratamientos de cirripedios artificiales (Sin Gal y Con Gal) respecto a las parcelas naturales (Fig. 2). Estos resultados coinciden con diversos trabajos en los que se ha observado que hábitats de diferente complejidad no difieren en la densidad, riqueza o diversidad de la fauna asociada. En los intermareales rocosos de Chile, Prado y Castilla (2006) no encontraron diferencias en la diversidad asociada a mono-capas y multi-capas del mejillín *Perumytilus purpuratus*. En Estados Unidos, Selheim y colaboradores (2010) no observaron diferencias en la densidad, riqueza y diversidad de los organismos sésiles asociados a hábitats de mayor complejidad provistos por el briozoo *Watersipora subtorquata*. Un resultado similar, se observa en la ausencia de diferencias entre los ensamblajes de macroinvertebrados que se desarrollaron en los agregados artificiales de diferente complejidad. Aunque los tratamientos Con y Sin Gal presentaban arquitecturas diferentes, mostraron ser redundantes en la provisión de hábitat dentro de la marisma. De esta manera, existe un número creciente de ejemplos en los que hábitats de diferente complejidad no difieren en las variables comunitarias, ilustrando así el fenómeno de redundancia en la provisión de hábitat (Prado y Castilla, 2006; Kelaher et al., 2007; Selheim et al., 2010; Sueiro et al., 2011; Capítulo II de esta tesis).

Las especies ingenieras de ecosistemas físicas amortiguan el estrés físico al proveer micro-hábitats frescos, húmedos e hidrodinámicamente benignos (Jones et al., 1994). Los ambientes generados producto del crecimiento agregado de los cirripedios ilustran de manera significativa esto, derivando en un incremento en la

abundancia de muchos taxa y grupos funcionales en respuesta a la presencia de esta nueva estructura (Reimer 1976a; b; Barnes, 2000; Harley, 2006; Capítulo II de esta tesis). En el presente capítulo se observaron diferencias en la abundancia de determinadas especies entre los tratamientos de cirripedios artificiales y las parcelas naturales (Tabla 3-1). El tanaidáceo *Tanais dulongii* y los poliquetos de las familia Capitellidae fueron más abundantes en los tratamientos de cirripedios artificiales que en las parcelas naturales. Además, los insectos Chironomidae fueron más abundantes en el tratamiento Con Gal que en las parcelas naturales. Estos resultados sugieren que si bien no existe un efecto en la densidad, riqueza y diversidad de los invertebrados como resultados de la presencia de los agregados artificiales, éstos estarían proporcionando un hábitat de condiciones favorables para ciertas especies a las cuales ofrece refugio ante depredadores o condiciones ambientales estresantes (Barnes, 2000). Por otro lado, la importancia de este ingeniero podría manifestarse a través de efectos indirectos mediados por los taxa en los que la abundancia se vio incrementada, al aumentar, por ejemplo, la herbivoría (Harley, 2006). Asimismo, al comparar las tres variables comunitarias estudiadas entre los tratamientos, únicamente la densidad de invertebrados de las parcelas naturales fue mayor que la del tratamiento control de materiales. Este hecho podría estar sugiriendo que los tubos de PVC utilizados para mantener fijos los cirripedios artificiales tendrían un efecto negativo sobre la densidad de los invertebrados. De esta manera, los efectos positivos que los tratamientos de cirripedios artificiales podrían tener sobre la densidad de los invertebrados presentes se verían contrarrestados como resultado de la presencia de los tubos de PVC.

En relación a sus efectos como especies ingenieras de ecosistemas se ha estudiado, también, que los cirripedios favorecen el establecimiento individuos conespecíficos por medio de la provisión de sustratos adecuados para el asentamiento larval (Qian y Liu, 1990; Schubart et al., 1995). En las estructuras artificiales de cirripedios se observaron reclutas de *Balanus glandula*. La abundancia de los reclutas fue diferente entre los tratamientos. Como se detallará en el Capítulo IV, la presencia de oquedades en los sustratos es clave en el reclutamiento de *B. glandula*, tanto en su ambiente nativo como en los sitios en los que ha sido introducido (Lohse, 1993; Savoya y Schwindt, 2010; respectivamente). Precisamente, la diferencia en la confección de los dos tratamientos residió en que

unos de ellos (Sin Gal) presentaba los espacios generados entre cirripedios rellenos mientras que el otro tratamiento (Con Gal) presentaba numerosas oquedades (Fig. 3-1). Estas oquedades estarían facilitando el reclutamiento de *B. glandula* en el tratamiento Con Gal y explicarían las diferencias halladas. Paralelamente, no se observaron diferencias en el tamaño de los reclutas entre tratamientos. El mayor tamaño fue de 5,08 mm y los cirripedios de entre 3,51 y 4,5 mm los más abundantes. En trabajos experimentales previos focalizados en el reclutamiento de *B. glandula* (Savoya, 2006) así como en los sustratos experimentales y sobre el cangrejo *Neohelice granulata* (Capítulo IV de esta Tesis), los cirripedios alcanzaron un tamaño medio cercano a 3,5 mm al cabo de un año. Dado que el presente experimento tuvo una duración de 9 meses, los resultados sugieren que los cirripedios artificiales son sustratos óptimos para el reclutamiento de *B. glandula* donde el crecimiento es incluso mayor que en sustratos naturales.

En el presente experimento, no se registró un efecto sustancial sobre la comunidad de invertebrados atribuible a la presencia de las estructuras artificiales de cirripedios. Así, los resultados obtenidos aquí fueron coincidentes con los alcanzados en el Capítulo II para el mismo sitio de estudio. Es decir que la presencia de cirripedios naturales y artificiales tuvo un impacto similar en la comunidad de invertebrados. Por ello, la consistencia entre ambos resultados podría estar sugiriendo que la estructura física, en lugar de las propiedades biológicas o ecológicas de *Balanus glandula*, sería la responsable del efecto ejercido sobre las comunidades asociadas en las marismas de Patagonia.

CAPÍTULO IV

Asentamiento diferencial del cirripedio *Balanus glandula* en sustratos de marismas¹



¹Parte de este capítulo fue publicado como: Mendez, M. M., Schwindt, E. y Bortolus, A. 2013. Patterns of substrata use by the invasive acorn barnacle *Balanus glandula* in Patagonian salt marshes. *Hydrobiologia* 700: 99-107.

Resumen

Conocer y estudiar los patrones de asentamiento y reclutamiento de las especies resulta clave para comprender de manera realística los patrones de distribución, abundancia y la dinámica de las nuevas poblaciones, tanto en el tiempo como en el espacio. En este capítulo, se identifican y caracterizan los sustratos utilizados por el cirripedio *Balanus glandula* para asentarse en dos marismas de fondo barroso en la costa de la Patagonia argentina, desde un enfoque descriptivo y experimental. Los resultados muestran que los cirripedios se encuentran en más de diez tipos de sustratos distintos. Las valvas de mitílidos fueron el tipo de sustrato más frecuentemente utilizado en la marisma Riacho mientras que, en la marisma Fracasso, fue el arbusto *Sarcocornia perennis*. Al ofrecer experimentalmente los cinco sustratos más utilizados, el arbusto *Limonium basiliense* fue el sustrato colonizado más densamente, presentando cirripedios de mayores tamaños y la menor proporción de individuos muertos. El tamaño y la densidad de los cirripedios reclutados en este sustrato fueron similares a aquellos observados en intermareales rocosos cercanos. Así, los resultados sugieren que ambientes de fondos blandos que presenten este tipo de sustratos serán susceptibles a la colonización por parte de *B. glandula*. Uno de los sustratos encontrados en los que los cirripedios reclutan fue el cangrejo *Neohelice granulata*. Por ser este sustrato el único organismo móvil entre todos los sustratos y por ser esta especie endémica del Atlántico Sudoccidental es que se desarrolló un muestreo con el objeto de describir la asociación. Para ello, se realizaron dos muestreos en la marisma Loros, donde se colectaron cangrejos que presentaban cirripedios asentados. Luego, se midieron y se determinó el sexo de los cangrejos, la abundancia y tamaño de los cirripedios y el sitio de asentamiento de los mismos. Los resultados muestran que los cirripedios epibiontes se encuentran a lo largo de las superficies dorsales y laterales de los cangrejos, particularmente en zonas vitales como la inserción de los quelípedos y los apéndices locomotores, pedúnculos oculares, mandíbulas, boca y caparazón. También se encontró que los cirripedios epibiontes logran alcanzar la madurez sexual y reproducirse durante el período en el que persisten sobre los cangrejos, estando el tamaño máximo de los cirripedios altamente asociado a la duración del período de inter-muda de los cangrejos. Estos resultados alertan sobre cómo esta

especie introducida, propia de ambientes rocosos, logra explotar eficazmente un ambiente aparentemente desfavorable.

Introducción

El ciclo de vida de la mayoría de los invertebrados marinos comprende una fase caracterizada por la existencia de larvas pelágicas (Ruppert y Barnes, 1994). Estas larvas deben localizar un sustrato adecuado para asentarse, completar la metamorfosis y convertirse en organismos adultos (Ruppert y Barnes, 1994). El asentamiento y reclutamiento de nuevos individuos se hallan entre los principales procesos que configuran las poblaciones y comunidades (Denley y Underwood, 1979; Connell, 1985; Menge, 1991; Rodríguez et al., 1993). Consecuentemente, resulta crucial estudiar y entender estos procesos para describir de manera realística los patrones de distribución, abundancia y la dinámica de las nuevas poblaciones, tanto en tiempo como en el espacio (Denley y Underwood, 1979; Satumanatpan y Keough, 2001; Barnes et al., 2010). En efecto, durante las últimas décadas, numerosas investigaciones se han enfocado en dilucidar adecuadamente la relación asentamiento/ reclutamiento (Raimondi, 1990; Gosselin y Qian, 1996; Delany et al., 2003) y la magnitud de la mortalidad post-asentamiento (Connell, 1985; Hunt y Scheibling, 1997; Delany et al., 2003). En estos estudios se ha destacado la importancia que constituye para las especies la correcta elección de los sustratos de asentamiento, especialmente para organismos sésiles ya que son incapaces de trasladarse de lugar para evitar situaciones extremas como la depredación y la desecación (Crisp y Meadows, 1963; Menge y Branch, 2001; Gedan et al., 2011).

El proceso de asentamiento de los invertebrados marinos puede involucrar una serie de comportamientos gregarios (Knight-Jones, 1953; Crisp y Meadows, 1963), de reconocimiento de películas bacterianas (Cole y Knight-Jones, 1949; Maki et al., 1990; Berntsson et al., 2000), de selección de superficies específicas (Crisp y Meadows, 1963; Raimondi, 1990; Savoya y Schwindt, 2010) y de diversas interacciones ecológicas tales como la competencia (Grosberg, 1981) o la facilitación (Bortolus et al., 2002). De manera adicional, las características del sustrato como la dureza, textura, composición mineralógica, color y la presencia de oquedades pueden determinar los patrones de reclutamiento de los invertebrados (Crisp y Meadows, 1963; Raimondi, 1990; Lohse, 1993). Por ejemplo, las características mencionadas son capaces de modular y determinar la temperatura superficial del sustrato. Esto resulta esencial ya que durante la marea baja, las altas temperaturas representan uno de los principales factores de estrés para invertebrados marinos

intermareales (Bertness, 1989; Menge y Branch, 2001; Gedan et al., 2011), controlando la mortalidad de los nuevos reclutas (Huey, 1991; Berntsson et al., 2000; Somero, 2002).

Tras encontrar al cirripedio introducido *Balanus glandula* colonizando marismas en la Patagonia (Schwindt et al. 2009), resulta indispensable tener conocimiento de los sustratos que utiliza para su asentamiento y que le permiten subsistir exitosamente en este ambiente. En este capítulo, se identifican y caracterizan los sustratos utilizados por *B. glandula* para asentarse en las marismas y se determina experimentalmente si existe asentamiento diferencial entre los sustratos más utilizados por los cirripedios.

Materiales y Métodos

a) Sustratos utilizados para el asentamiento en marismas

El trabajo de campo se llevó a cabo en las marismas Riacho y Fracasso. En ellas, se realizó un relevamiento exhaustivo en los meses de noviembre de 2008 a febrero de 2009 (de aquí en más “relevamiento 1”). Las áreas colonizadas por *Balanus glandula* fueron delimitadas con marcas de colores permanentes. En estas áreas, se dispusieron lineras paralelas, separadas cada dos metros y cubriendo toda la superficie colonizada por cirripedios. Siguiendo cada línea, se introdujo en el sedimento una varilla de metal cada un metro. En estos puntos se localizó el cirripedio más cercano a la varilla y se identificó el sustrato sobre el cual estaba asentado (de aquí en más “sustrato utilizado”). Con el objeto de determinar la proporción de los diferentes sustratos disponibles en las marismas, un segundo relevamiento fue realizado (de diciembre de 2010 a marzo de 2011, de aquí en más “relevamiento 2”) siguiendo la misma metodología, pero en este caso además del sustrato utilizado se registró el sustrato más cercano donde los cirripedios podrían asentarse (de aquí en más “sustrato disponible”). Considerando que los cirripedios son organismos de vida sésil, todos los sustratos duros y fijos en el sedimento (es decir que no pueden ser desplazados de su ubicación inicial con el movimiento de las mareas) fueron considerados como sustratos de reclutamiento. Para el relevamiento 1, las diferencias entre las frecuencias de utilización de los diferentes sustratos en cada marisma fueron evaluadas utilizando una prueba de X^2 (Zar, 1999). Para el relevamiento 2, las frecuencias de utilización y las frecuencias

esperadas, basadas en la disponibilidad de los sustratos, fueron comparadas utilizando una prueba de X^2 (Zar, 1999) para cada marisma individualmente.

Durante el transcurso de los trabajos de campo correspondientes a los relevamientos del Capítulo II de esta tesis, se observó que los cirripedios no solo aprovechan los sustratos fijos al sedimento para asentarse (relevados en el inciso a) sino que también han logrado colonizar exitosamente sustratos móviles, asentándose sobre el cangrejo *Neohelice granulata*. Por ello, se decidió incorporar a esta Tesis una descripción de la epibiosis de *Balanus glandula* sobre *N. granulata* en las marismas, considerando el tamaño y sexo de los cangrejos, la abundancia y tamaño de los cirripedios y el sitio de asentamiento de los mismos.

b) Epibiosis de *Balanus glandula* sobre el cangrejo *Neohelice granulata*

El trabajo de campo fue llevado a cabo en la marisma Loros. En ella, se ubica una de las poblaciones más australes del cangrejo *Neohelice granulata* (Bas et al., 2005; Spivak, 2010). Este cangrejo es uno de los macroinvertebrados dominantes en las marismas que habita y sus cuevas forman los denominados “cangrejales”, encontrados a lo largo de todo el intermareal, independientemente de la presencia de vegetación. La densidad de la especie en las marismas del sur de Sudamérica varía entre 20 y 120 ind/m², siendo la densidad promedio de 60 ind/m² (Iribarne et al., 1997; Bortolus e Iribarne, 1999; Bortolus et al., 2002; Bas et al., 2005; Escapa et al., 2008). En el campo, se colectaron cangrejos con epibiontes a mano en enero de 2010 y enero de 2011. Para ello, dos personas caminaron sin rumbo fijo durante 4 a 5 horas (cubriendo visualmente una banda de aproximadamente un metro de ancho) y colectaron todos los cangrejos con cirripedios que encontraron en el recorrido. El área total recorrida por las personas fue de aproximadamente 2 hectáreas cada año. Dado que resultó logísticamente imposible realizar un muestreo exhaustivo sobre toda la marisma debido a sus dimensiones, se concentró el esfuerzo en colectar solo cangrejos con epibiontes con el fin de realizar la mejor aproximación inicial del problema y proveer información de base para investigaciones futuras. Con este esfuerzo de muestreo, sin embargo, se alcanzó un tamaño muestral adecuado de acuerdo al objetivo planteado y según los estándares fijados por trabajo similares hallados en la literatura internacional (Davis y White, 1994; Buschbaum y Saier, 2001; Bers y Wahl, 2004). Los cangrejos fueron cuidadosamente colocados en

bolsas plásticas con hielo y una vez en el laboratorio, se conservaron en etanol 70%. A cada cangrejo se le determinó el sexo en base a la forma del abdomen y se registró el número de cirripedios asentados. El tamaño de los cangrejos y cirripedios se obtuvo con un calibre digital (precisión $\pm 0,01$) midiendo el largo y ancho del caparazón para los cangrejos y el largo del orificio a través de las placas careno-rostrales para los cirripedios (mayores a 0,15 mm). Los cangrejos se inspeccionaron visualmente y se registraron las zonas con epibiontes (Fig. 4-1a). Las zonas consideradas fueron: caparazón (de aquí en más CP), las zonas izquierda y derecha de los apéndices (de aquí en más AI y AD, respectivamente) y las zonas izquierda y derecha de los ojos (de aquí en más OI y OA, respectivamente); estas últimas zonas se delimitaron debido a su cercanía a dos zonas críticas como son la inserción de apéndices y los pedúnculos oculares. Además, se calculó la abundancia, considerada como el número de cirripedios por cangrejo, y la distribución de frecuencia de tallas de los cirripedios asentados.

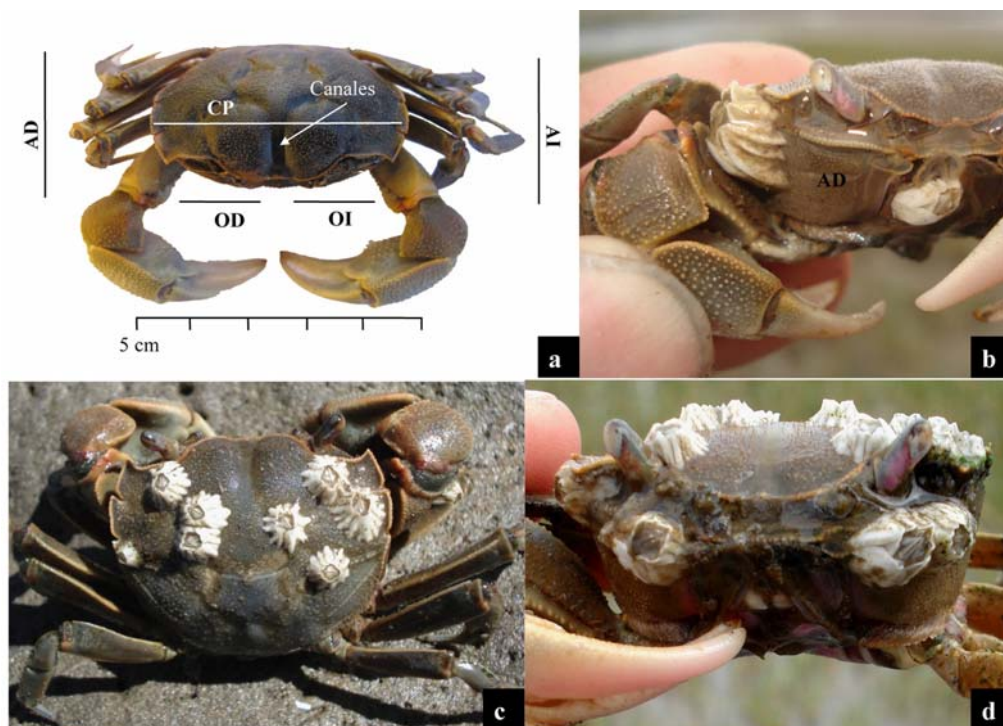


Figura 4-1. a: Fotografía de *Neohelice granulata* en la que se indican los sitios examinados para epibiontes. b-d: Fotografías de *N. granulata* presentando *Balanus glandula* asentados sobre sitios vitales. AI: zona de apéndices izquierdos, AD: zona de apéndices derecho, OI: zona de ojo izquierdo, OD: zona de ojo derecho y CP: caparazón. Fotos: M. C. Sueiro (a) y A. Bortolus (b-d).

La abundancia y el tamaño medio de los cirripedios fueron comparados entre sexos mediante una prueba “t” y entre sitios de colonización utilizando una prueba

paramétrica de ANOVA o una no paramétrica de Kruskal–Wallis cuando las varianzas resultaron heterogéneas y no pudieron ser estabilizadas luego de las transformaciones adecuadas (Zar, 1999). Las diferencias significativas halladas fueron analizadas utilizando un contraste de Scheffé *a posteriori* luego de la prueba de ANOVA o con comparaciones múltiples de medias de rangos luego de la prueba de Kruskal–Wallis (Zar, 1999).

c) Asentamiento diferencial: experimento manipulativo

Para evaluar si existe un asentamiento diferencial entre los sustratos más comúnmente utilizados por los cirripedios se realizó un experimento manipulativo en el intermareal rocoso Ameghino. Para ello, los cinco sustratos naturales más utilizados para el asentamiento (para más información ver el inciso a) se dispusieron en el campo mediante un experimento de selección sin alterar su forma y tamaño original. Estos sustratos fueron las plantas de marismas *Spartina*, *Sarcocornia perennis* y *Limonium brasiliense*, los cantos rodados y las valvas de mitílidos. En el caso de las plantas, se confeccionaron parcelas donde se colocaron segmentos necesarios de las mismas hasta cubrir un área aproximada de 100 cm². Los segmentos fueron consistentes en tamaño y forma en las distintas parcelas y se sujetaron con precintos y éstos con clavos al intermareal para evitar el deterioro debido al movimiento causado por las mareas (n = 12 parcelas para *Spartina* y *S. perennis* y n = 11 parcelas para *L. brasiliense*; Fig. 4-2). Para el caso de los cantos rodados y las valvas de mitílidos, éstos fueron fijados con epoxy marino a una placa de fibra de vidrio, sujeta al intermareal con clavos, también cubriendo un área de 100 cm² (n = 10 parcelas para cada sustrato, Fig. 4-2). Un tratamiento control fue agregado al experimento. Para ello, se defaunaron áreas de 100 cm² utilizando una espátula de metal (de aquí en más “control”, n = 12 parcelas, Fig. 4-2). Líneas paralelas (de aproximadamente 5 mm de ancho y 5 mm de profundidad) fueron grabadas a mano en las parcelas control, para optimizar la superficie (siguiendo a Savoya y Schwindt, 2010). Por otra parte, el sustrato inorgánico más común en las marismas se agregó al experimento para evaluar si existe preferencia entre sustratos naturales y artificiales. Este sustrato correspondió a porciones de plástico duro que fueron dobladas y fijadas al intermareal mediante clavos, cubriendo un área aproximada de 100 cm² (de aquí en más “basura”, n = 12 parcelas, Fig. 4-2). Todas las parcelas fueron colocadas de manera intercalada (sensu Hurlbert, 1984)

dentro de la banda intermareal donde los cirripedios son más abundantes. La altura del intermareal, así como el nivel de éste, fueron homogéneos en todas las unidades experimentales y las parcelas se encontraron expuestas durante la marea baja y sumergidas durante la marea alta. El experimento tuvo una duración de un año, de febrero de 2010 a febrero de 2011.

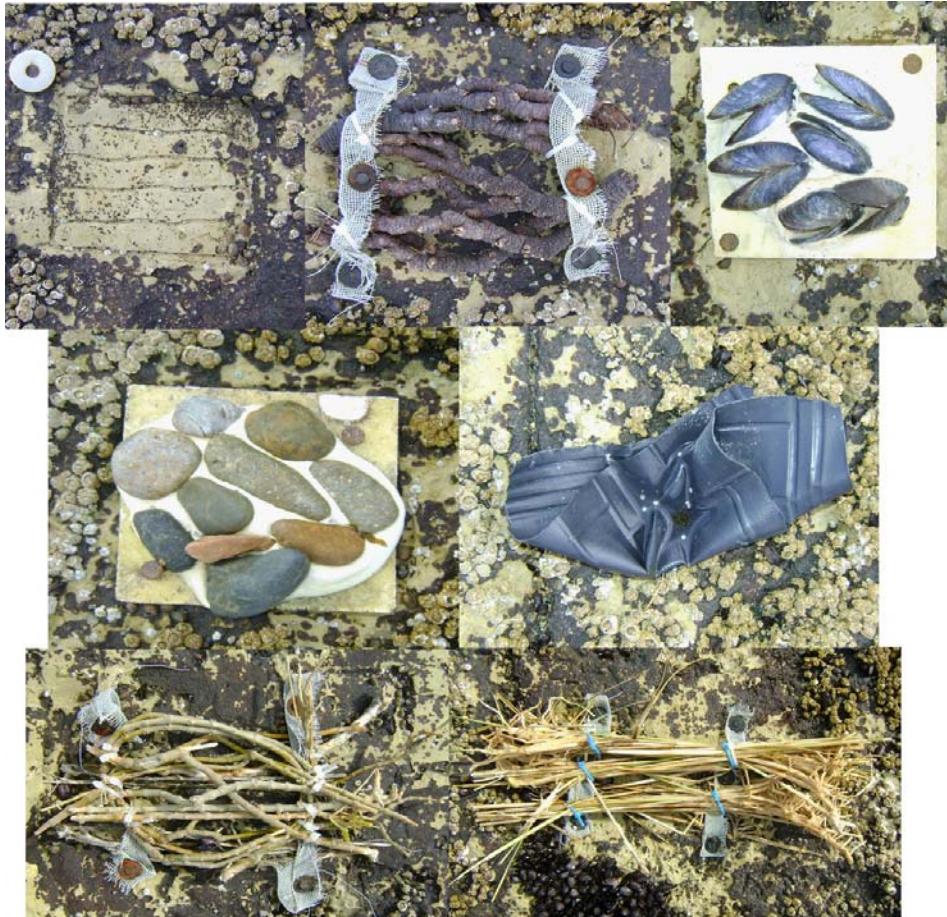


Figura 4-2. Sustratos ofrecidos en el experimento de selección. De izquierda a derecha: Control, *Limonium brasiliense* y valvas de mitílidos (arriba); cantos rodados y basura (centro); *Sarcocornia perennis* y *Spartina* (abajo). Fotos: M. M. Mendez.

Al finalizar el experimento, las parcelas fueron retiradas cuidadosamente del campo y trasladadas al laboratorio en bolsas individuales. Luego, se determinó para cada parcela la densidad de cirripedios reclutados y la distribución de frecuencias de tallas de los cirripedios. Para la estimación de la densidad se contó el número total de cirripedios mayores que 0,15 mm de abertura del orificio entre las placas careno-rostrales asentados directamente sobre el sustrato de interés. El área final exacta para cada parcela al finalizar el experimento se estimó utilizando el programa ImageJ (<http://imagej.nih.gov/ij>). Luego, se estimó la densidad para cada parcela,

que fue referida a ind/100 cm². Se realizó una prueba de ANOVA de una vía (Zar, 1999) para evaluar la hipótesis nula de ausencia de diferencias en la densidad de reclutas entre los distintos sustratos y la prueba de Tukey *a posteriori* fue utilizada para identificar diferencias entre medias (Zar, 1999). Los datos fueron transformados utilizando raíz cuadrada cuando los supuestos de homoscedacia o normalidad no se cumplieron. Además, se contabilizó el número de cirripedios muertos (es decir, vacíos) en cada parcela, como medida de mortalidad, para evaluar el éxito en los distintos sustratos. El tamaño de los cirripedios se obtuvo midiendo el largo del orificio a través de las placas careno-rostrales (n = 200 para cada sustrato, excepto para *Spartina* donde el total de cirripedios asentados fue de 93) utilizando un calibre digital (precisión ± 0,01). Los cirripedios medidos fueron tomados al azar entre las distintas parcelas de cada sustrato. Se realizó una prueba de ANOVA de una vía (Zar, 1999) para evaluar la hipótesis nula de ausencia de diferencias en el tamaño de los reclutas entre los distintos sustratos y se utilizó una prueba de Tukey *a posteriori* para identificar las diferencias entre medias (Zar, 1999). Se utilizó una transformación logarítmica de los datos cuando los supuestos de homoscedacia o normalidad no se cumplieron. Finalmente, se realizó una correlación paramétrica para evaluar la existencia de una relación entre la densidad y el tamaño de los cirripedios reclutados sobre los diferentes sustratos (Zar, 1999).

Resultados

a) Sustratos utilizados para el asentamiento en marismas

En el relevamiento 1, se obtuvieron un total de 1959 registros de sustratos utilizados por *Balanus glandula* para reclutar en las marismas (Riacho = 1444, Fracasso = 515, Fig. 4-3). Para el relevamiento 2, se obtuvieron un total de 1043 registros de sustratos utilizados (Riacho = 874, Fracasso = 169, Fig. 4-3) y 1869 de sustratos disponibles (Riacho = 1657, Fracasso = 212, Fig. 4-3). *B. glandula* fue encontrado adherido a una enorme variedad de sustratos que incluyeron las plantas características de las marismas, restos de material orgánico (como valvas y madera), mitílidos vivos, organismos epifaunales (como almejas), cantos rodados y material inorgánico (como botellas, materiales de plásticos, redes de pesca, neumáticos, etc.). No se registraron cirripedios asentados de manera directa sobre el barro. Las valvas de mitílidos fue el tipo de sustrato más utilizado en Riacho,

mientras que en Fracasso, el sustrato más frecuentemente utilizado fue *Sarcocornia perennis* (Relevamiento 1: $\chi^2 = 785$; g.l. = 9; $p < 0,05$; Fig. 4-3). Para el segundo relevamiento, diferencias significativas entre la frecuencia de utilización y la de disponibilidad fueron encontradas para las dos marismas (Riacho: $\chi^2 = 3510$; g.l. = 9; $p < 0,05$. Fracasso: $\chi^2 = 123$; g.l. = 5; $p < 0,05$; Fig. 4-3).

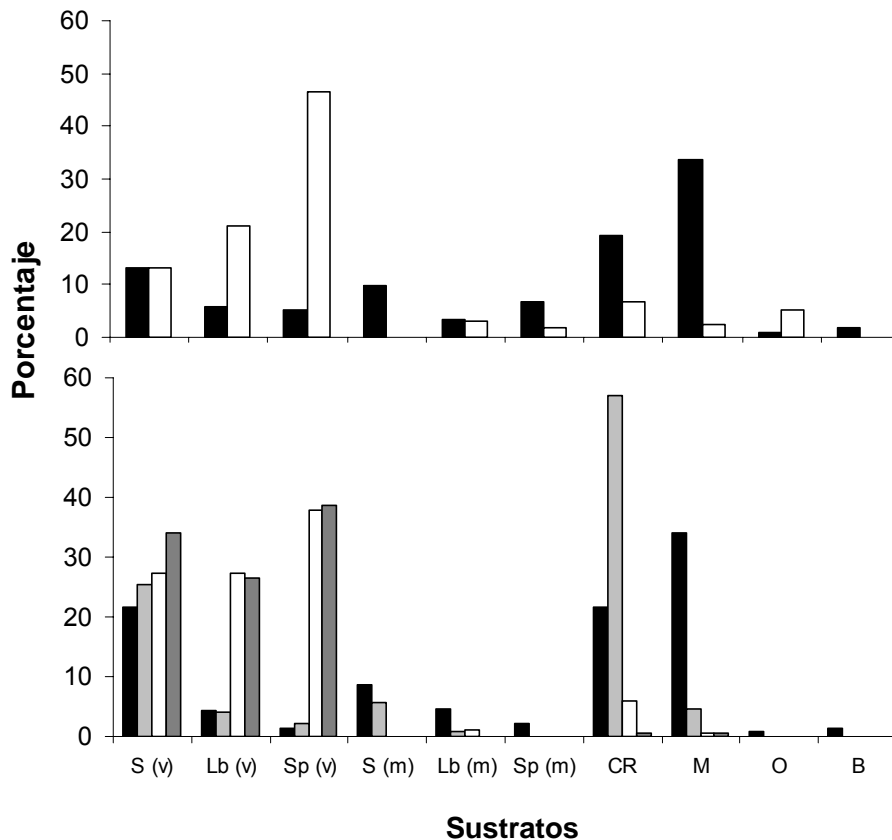


Figura 4-3. Porcentaje de sustratos utilizados para los relevamientos 1 (superior) y 2 (inferior) en Riacho (barras negras) y Fracasso (barras blancas); y porcentaje de sustratos disponibles en Riacho (barras gris claro) y Fracasso (barras gris oscuro). S: *Spartina*, Lb: *Limonium brasiliense*, Sp: *Sarcocornia perennis*, CR: Cantos rodados, M: valvas de mitílicos, O: materiales orgánicos y B: basura. Para las plantas, entre paréntesis se indican con “v” los ejemplares vivos y con “m” los muertos.

b) Epibiosis de *Balanus glandula* sobre el cangrejo *Neohelice granulata*

Del total de *Neohelice granulata* conteniendo *Balanus glandula* como epibionte, el 80% correspondió a machos y el 20% a hembras (n total= 69). Todos los cangrejos colectados fueron ejemplares adultos (ancho de caparazón mínimo 23,12 mm). Considerando la densidad local de cangrejos y el esfuerzo de muestreo realizado, una estimación conservativa muestra que 1 cangrejo con epibiosis es observado cada 5,8 m². Esto significa que la marisma entera podría contener más de 2,5 millones de cangrejos que presenten epibiosis. Los ejemplares de *B. glandula* se observaron en los cinco sitios de colonización estudiados. El número promedio de cirripedios por cangrejo fue de 2,8 (DE = 3,37). No se observaron diferencias significativas para la abundancia ni para el tamaño de los cirripedios entre sexos ($t_{abundancia} = -0,65$; g.l. = 67; $p > 0,05$; $t_{tamaño} = -0,32$; g.l. = 192; $p > 0,05$). La abundancia de cirripedios fue mayor en el caparazón que en el resto de los sitios ($H = 44,79$; $p < 0,05$; comparaciones múltiples: LA= RA= LE= RE> CP; $p < 0,05$; Fig. 4-4). El tamaño medio de los cirripedios varió significativamente entre sitios de colonización ($F = 2,46$; g.l. = 4; $p < 0,05$; Fig. 4-4), no observándose diferencias significativas con la prueba de Scheffé *a posteriori* (comparaciones múltiples: $p > 0,05$). Los cirripedios asentados sobre el caparazón mostraron mayor rango de tamaño que en las otras zonas analizadas, donde los cirripedios estuvieron representados mayoritariamente por individuos grandes. La distribución de frecuencias de talla de *B. glandula* fue unimodal (Fig. 4-5), el rango de tamaño varió entre 0,4 y 4,83 mm, no observándose cirripedios muertos. Los cirripedios de entre 2 y 2,5 mm fueron los más abundantes y solo el 10% fueron mayores a 3,2 mm.

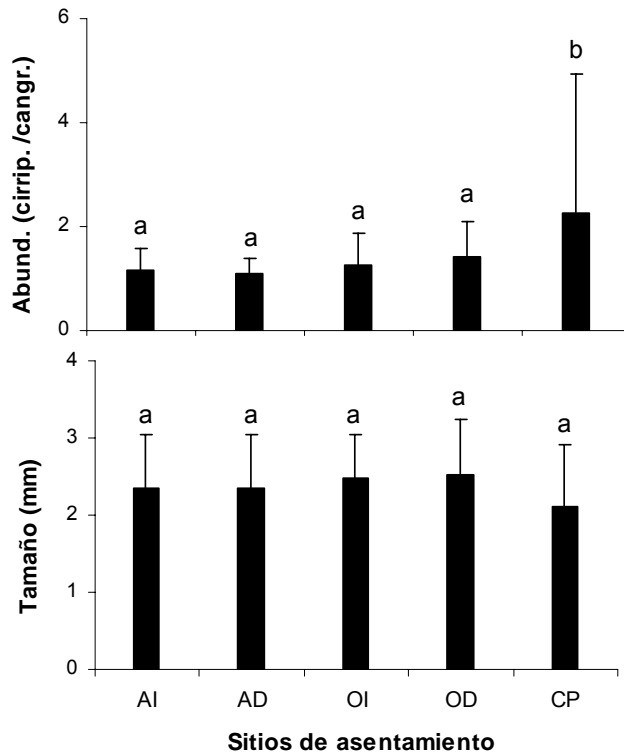


Figura 4-4. Abundancia y tamaño medio (en mm, + DE) de *Balanus glandula* sobre los diferentes sitios de asentamiento provistos por los cangrejos. AI: zona de apéndices izquierdos, AD: zona de apéndices derechos, OI: zona de ojo izquierdo, OD: zona de ojo derecho y CP: caparazón. Letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas entre sitios de asentamiento.

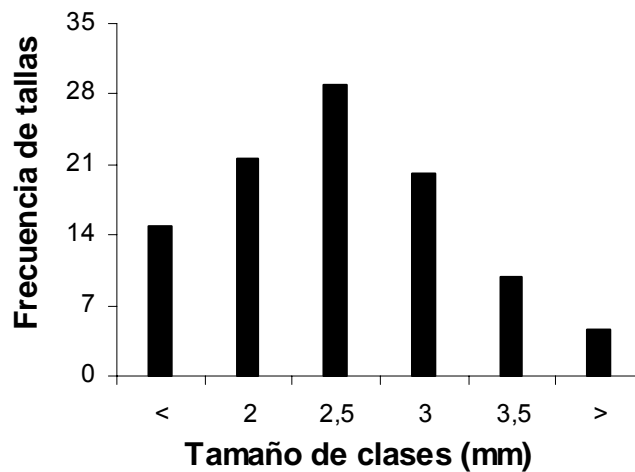


Figura 4-5. Distribución de frecuencias de talla de los cirripedios encontrados sobre *Neohelice granulata* por tamaño de clase (en mm).

c) Asentamiento diferencial: experimento manipulativo

Al finalizar el experimento, se observaron reclutas de cirripedios en los 7 tratamientos. La densidad fue máxima en *Limonium brasiliense* alcanzando un valor promedio de 515 ind/100 cm². (DE = 211 ind/100 cm²). Los primeros reclutas fueron registrados en otoño (marzo) pero el pico de reclutamiento en todos los tratamientos fue observado en primavera (noviembre), momento en el que el 90% de las parcelas contenían nuevos individuos. La densidad de *Balanus glandula* fue significativamente mayor en *L. brasiliense*, mitílidos, control, *Sarcocornia perennis* y cantos rodados que en *Spartina* y basura (transformación raíz cuadrada: F = 35,5; g.l. = 6, p < 0,05; Fig. 4-6). La densidad promedio del tratamiento control (39.500 ind/m²) fue similar a la reportada para intermareales rocosos locales (40.000 ind/m², Schwindt, 2007b), lo que sugeriría un correcto desarrollo del experimento. El porcentaje de cirripedios muertos fue contrastante entre tratamientos, siendo máximo en cantos rodados y valvas de mitílidos (75% y 39%, respectivamente) y cercano a 0 en el resto (basura = 3%, control = 2%, *L. brasiliense* = 0,27%, *S. perennis* = 0,21%). No se registraron cirripedios muertos sobre *Spartina*.

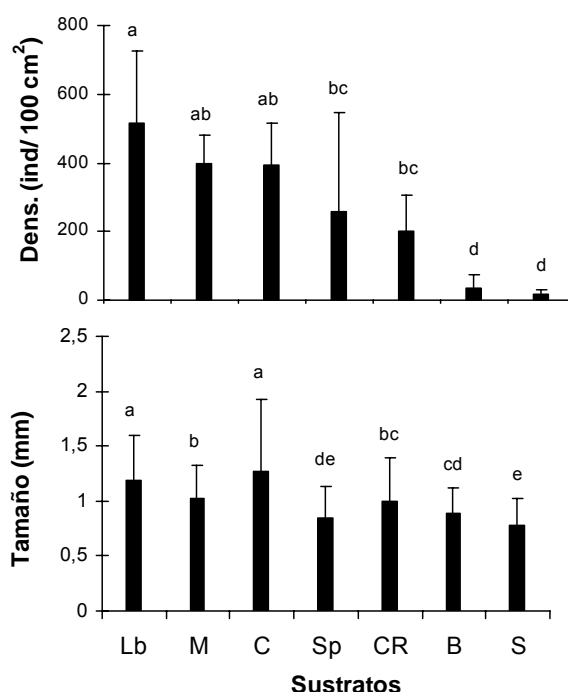


Figura 4-6. Densidad y tamaño medio (+ DE) de *Balanus glandula* asentados sobre los distintos sustratos. Lb: *Limonium brasiliense*, M: valvas de mitílidos, C: control, Sp: *Sarcocornia perennis*, CR: Cantos rodados, B: basura y S: *Spartina*. Letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas.

Las distribuciones de frecuencias de talla de los cirripedios reclutados sobre los distintos sustratos fueron unimodales en los 7 tratamientos (Fig. 4-7). De manera general, en *Limonium brasiliense* y el control, los cirripedios estuvieron mayormente representados por los individuos más grandes mientras que en *Spartina* con los más pequeños. El resto de los tratamientos estuvieron más balanceados respecto a individuos grandes y pequeños (Fig. 4-7). El tamaño medio de los cirripedios fue significativamente diferente entre tratamientos (transformación logarítmica, $F = 40,68$; g.l. = 6; $p < 0,05$; Fig. 4-6). La prueba de Tukey mostró que los cirripedios adheridos a *L. brasiliense* y control fueron más grandes que los cirripedios del resto de los tratamientos ($p < 0,05$; Fig. 4-6). En último lugar, se encontró una correlación positiva significativa entre el tamaño y la densidad de los cirripedios reclutados sobre los distintos sustratos ($r = 0,81$; $t = 3,14$; $p < 0,05$; Fig. 4-8).

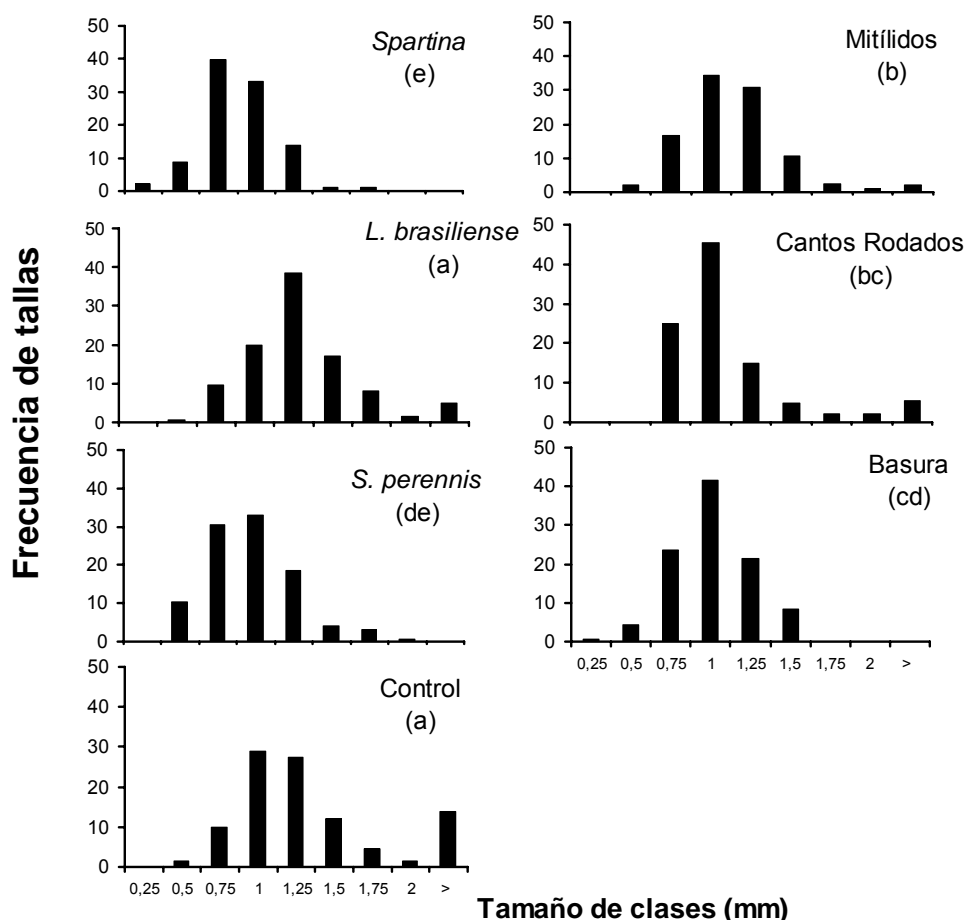


Figura 4-7. Distribuciones de frecuencias de talla, por tamaño de clase (en mm), de los cirripedios asentados sobre los sustratos de marismas más utilizados. Letras diferentes debajo de los nombres de los sustratos indican diferencias significativas.

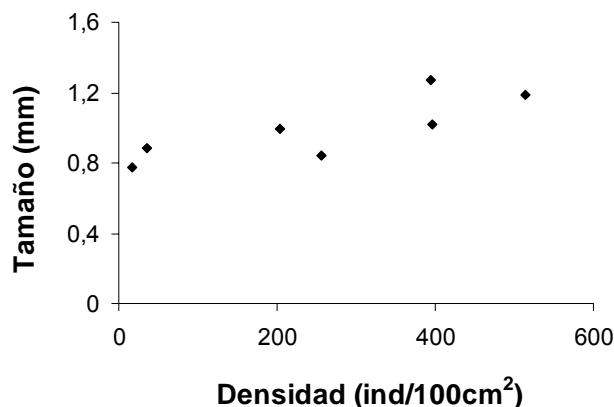


Figura 4-8. Correlación paramétrica entre la densidad y el tamaño de *Balanus glandula* en el experimento de selección ($r = 0,81$).

Discusión

Los relevamientos y el experimento realizado muestran que el cirripedio introducido *Balanus glandula* ha logrado aprovechar exitosamente numerosos sustratos de marismas, reclutando incluso sobre sustratos móviles. Esta versatilidad pareciera haber favorecido su éxito de persistencia en las marismas de Patagonia. La utilización de los sustratos fue diferente entre las marismas. En las dos marismas estudiadas, también existieron diferencias entre la utilización y la disponibilidad de sustratos. El tipo de sustrato más frecuentemente utilizado en Riacho fue las valvas de mitílidos, mientras que en Fracasso fue la halófito *Sarcocornia perennis*. Aunque en el experimento manipulativo *Limonium brasiliense* fue el sustrato que mostró valores de densidad más altos y además presentó los cirripedios más grandes, los resultados sugieren que la presencia de *B. glandula* en estas marismas no depende de la presencia y/o disponibilidad de algún sustrato en particular. Además de sustrato fijos, *Balanus glandula* logra colonizar sustrato móviles como el cangrejo *Neohelice granulata*. Los cirripedios reclutados sobre *N. granulata* se encontraron cerca de zonas claves para las actividades del cangrejo, como la inserción de los quelípedos y los apéndices caminadores, los pedúnculos oculares, las mandíbulas y la boca.

En el primer estudio vinculado a la presencia del cirripedio introducido *Balanus glandula* en marismas se concentró el esfuerzo en analizar la distribución de frecuencias de tallas, densidad y distribución espacial de los cirripedios colonizando únicamente las plantas de marismas *Limonium brasiliense*, *Sarcocornia*

perennis y *Spartina* (Schwindt et al., 2009). En este capítulo, se ha desarrollado un relevamiento más detallado y se encontró que al menos 10 sustratos diferentes son aprovechados por *B. glandula* para reclutar en las marismas. Las diferencias en las frecuencias de utilización de los sustratos entre las dos marismas estaría sugiriendo que el éxito de la especie no se relacionaría con la oferta de un conjunto exacto de sustratos, convirtiendo a *B. glandula* en una especie sumamente exitosa en términos de su habilidad potencial de colonización y la capacidad de aprovechar todo tipo de sustrato duro encontrado en las marismas.

En el asentamiento larval de los invertebrados marinos se ven involucradas una gran variedad de comportamientos, entre los que encontramos el reconocimiento de características específicas de las superficies (Crisp y Meadows, 1963; Raimondi, 1990; Anderson y Underwood, 1994; Savoya y Schwindt, 2010). Así, las características del sustrato pueden modular los patrones de reclutamiento de los invertebrados, especialmente en cirripedios por ser organismos sésiles (Maki et al., 1990; Raimondi, 1990; Lohse, 1993). La presencia de oquedades y la rugosidad del sustrato se encuentran entre los rasgos más críticos para modular el reclutamiento de *Balanus glandula*, tanto en su ambiente nativo como en los sitios donde ha sido introducido (Lohse, 1993; Savoya y Schwindt, 2010; respectivamente). Los resultados muestran que la densidad más alta de *B. glandula* se encontró en *Limonium brasiliense* y valvas de mitílidos. Ambos sustratos se caracterizan por presentar superficies con alto grado de rugosidad generando un sustrato óptimo para el reclutamiento larval. Incluso, la densidad en *L. brasiliense* fue más alta que la reportada para intermareales rocosos locales (40.000 ind/m² Schwindt, 2007b), registrando valores promedios de 51.500 ind/m² sugiriendo que la superficie es óptima para la especie. Este hecho, estaría indicando que la halófito provee un micro-hábitat más adecuado comparado con el fondo rocoso típico. Por el contrario, la basura y *Spartina* mostraron los valores más bajos de densidad, pudiendo deberse este resultado a la bajísima rugosidad y la ausencia de irregularidades en las superficies de ambos sustratos.

Dentro del rango nativo de distribución de *Balanus glandula*, las causas de mortalidad de los juveniles incluyen la salinidad, el retardo de la metamorfosis, los disturbios físicos y biológicos, características hidrodinámicas, estrés fisiológicos, depredación y competencia (Newman, 1967; Gosselin y Qian, 1996; Hunt y

Scheibling, 1997; Berger et al., 2006). De todas estas causas, el estrés térmico, mediado por la constitución física de los sustratos, es un factor crucial en la determinación de los patrones de supervivencia y la distribución de los organismos marinos (Huey, 1991; Somero, 2002; Gedan et al., 2011). Esto se debe a que la desecación es uno de los mayores desafíos que deben enfrentar los invertebrados intermareales durante la marea baja (Adam, 1990; Bertness, 1989; Menge y Branch, 2001; Gedan et al., 2011), especialmente en organismos sésiles que no pueden trasladarse a lugares menos adversos y así prevenir la desecación (Menge y Branch, 2001; Gedan et al., 2011). Los resultados obtenidos mediante el experimento concuerdan con lo mencionado, ya que los cirripedios muertos se localizaron en los cantos rodados y los mitílidos. Este patrón puede ser explicado a raíz de que la mayoría de las plantas intermareales poseen la capacidad de retener agua durante la marea baja y mantener la humedad, minimizando el estrés térmico y evitando altas temperaturas superficiales (Salisbury y Ross, 2000) generando de esta manera un micro-ambiente favorable para los invertebrados marinos (Bortolus et al., 2002; Sueiro et al., 2011). En contraste, los cantos rodados (Spaletti et al., 1986) y las valvas de mitílidos (Ruppert y Barnes, 1994) proveen una superficie compacta y relativamente impermeable, resultando incapaces de retener agua calentándose de manera rápida e indirectamente llevando la temperatura a valores letales para la fauna adherida (Harley, 2008).

En el ambiente marino cualquier superficie sólida expuesta es probable que sea colonizada por organismos bentónicos, lo que se conoce bajo el nombre de epibiosis (Wahl, 1989). Los cirripedios son unos de los taxa de invertebrados más comunes responsables de epibiosis (Christie y Dalley, 1987). En consecuencia, la epibiosis entre cangrejos y cirripedios es un fenómeno común (Key et al., 1997; Patil y Anil, 2000). En el sur de Sudamérica, la epibiosis de especies introducidas sobre cangrejos nativos ocurre entre los cirripedios *Amphibalanus amphitrite* y *A. improvisus* y los cangrejos *Cyrtograpsus angulatus*, *Platyxanthus crenulatus* y *Libinia spinosa* (Spivak, 2005). Sin embargo, estos casos corresponden a observaciones personales o menciones casuales careciendo de descripciones más detalladas. *Neohelice granulata* es un cangrejo cavador semi-terrestre endémico de la costa sudoeste del Océano Atlántico (Boschi, 1964; Spivak, 2010). *N. granulata* es una especie ingeniera clave en marismas y sus efectos incluyen la alteración de la

mayoría de las condiciones edáficas a través de sus actividades cavadoras (Iribarne et al., 1997; Bortolus e Iribarne, 1999; Escapa et al., 2008). Diversos estudios han mostrado que los procesos de bioturbación generados por *N. granulata* pueden derivar en profundos cambios de la estructura, calidad y dinámica de los sedimentos, con impactos concomitantes en la flora y fauna nativa (Iribarne et al., 1997; Bortolus e Iribarne, 1999; Botto e Iribarne, 1999; Silliman y Bortolus, 2003; Iribarne et al., 2005). En efecto, la combinación de sus actividades como ingeniero de ecosistemas, sus efectos sobre las comunidades bentónicas asociadas y la alta densidad de sus poblaciones, convierten a *N. granulata* en una especie crítica para la conservación de los ambientes intermareales del sur de Sudamérica. Dada la importancia ecológica descrita para *N. granulata* en las marismas, los posibles efectos directos e indirectos que la epibiosis por parte de *Balanus glandula* puede generar sobre la especie no deben ser pasados por alto.

De manera general, los efectos potenciales derivados de la epibiosis pueden resultar simétricos o asimétricos así como benéficos, perjudiciales o ambos (revisados en Wahl, 1989; Hay et al., 2004). Estos efectos son extremadamente numerosos y suelen variar con las especies involucradas (Wahl, 1989; Wahl, 2008). En el caso particular de *Neohelice granulata*, es posible que el peso adicional ocasionado por los cirripedios epibiontes pueda ser grave, dado que su habilidad para caminar y el movimiento de sus apéndices puede verse afectado, dejando al cangrejo más vulnerable a la depredación y al estrés físico (por ejemplo deshidratación) o menos apto para el apareamiento. Los resultados muestran que se encontraron epibiontes en el caparazón, cerca de la inserción de los quelípedos y los apéndices caminadores, los pedúnculos oculares, las mandíbulas y la boca (Fig. 4-1 b-d). La diferencia en la abundancia de epibiontes hallada entre estos sitios es probable que sea consecuencia de una diferente superficie disponible entre los sitios en lugar de una selección activa del caparazón. Asimismo, el asentamiento y el posterior crecimiento de los cirripedios en los lugares de articulación es probable que causen que: (1) los quelípedos y las patas no puedan funcionar adecuadamente durante la caminata, natación, alimentación, apareamiento, escape de depredadores y otras actividades de defensa, (2) los pedúnculos oculares no puedan cerrarse correctamente para mantenerlos húmedos y limpios, (3) el desarrollo de las actividades de alimentación se vea afectado al verse inmovilizados algunos

componentes de la boca, (4) los comportamientos de excavación fallen al no poder cerrar y mover de manera adecuada los quelípedos y patas y/o (5) la supervivencia a condiciones semi-terrestres durante la marea baja quede reducida cuando los cirripedios alteren la forma de la red de canales ubicados en el caparazón (Fig. 4-1a) utilizados para oxigenar el agua respiratoria que circula desde y hacia la cámara branquial (Santos et al., 1987). Por otro lado, a pesar que los epibiontes pueden competir con los organismos donde se asientan por recursos alimenticios (Wahl, 1989), esto parece no estar ocurriendo entre las especies en estudio. *N. granulata* se alimenta mayoritariamente de depósitos en las planicies barrosas y es un herbívoro activo en las zonas dominadas por *Spartina* (Iribarne et al., 1997, Bortolus e Iribarne, 1999) mientras que los cirripedios se alimentan estrictamente a través de la incorporación de plancton por filtración (Marchinko, 2007). De manera similar, los hábitos semi-terrestres de *N. granulata* no parecen estar afectando a *B. glandula*, habitante típico de las zonas más altas y expuestas de los intermareales y tolerante de la alta deshidratación y estrés térmico (Schwindt, 2007b).

En cuanto al tamaño específicamente, la distribución de frecuencias de tallas de *Balanus glandula* difirió entre los sustratos ofrecidos en el experimento. El mayor tamaño fue de 3,41 mm y se registró en *Limonium brasiliense*, mientras que el tamaño más pequeño fue de 0,18 mm y fue registrado en *Spartina*. Trabajos experimentales previos focalizados en el reclutamiento de *B. glandula* y desarrollados en el mismo sitio que el presente experimento manipulativo, mostraron que los cirripedios alcanzan un tamaño medio de hasta 3,21 mm al año (Savoya, 2006). Si las tasas de crecimiento son similares en esta experiencia, el patrón de crecimiento mencionado es consistente ya que el tamaño máximo reportado aquí para *L. brasiliense* puede corresponder al de individuos de 11 meses de edad. Sobre los cangrejos, la mayoría de los cirripedios asentados fueron cercanos a la mitad del tamaño medio de los cirripedios que habitan intermareales rocosos y marismas cercanas (Schwindt et al., 2009; Savoya y Schwindt, 2010), sugiriendo que existe un factor limitante que no le permite alcanzar el tamaño máximo. Es sabido que en los crustáceos el crecimiento y el desarrollo fisiológico se alcanzan tras mudar su exoesqueleto repetidamente. En los individuos adultos de *Neohelice granulata*, machos y hembras mudan normalmente al comienzo de la temporada no reproductiva (es decir, abril y mayo; López Greco y Rodríguez, 1999). Como se

mencionó, los cirripedios alcanzan un tamaño medio de hasta 3,21 mm en 1 año en intermareales rocosos de Patagonia (Savoya, 2006). Asumiendo una tasa de crecimiento similar en marismas, los resultados sugieren el tamaño máximo alcanzado por los cirripedios estaría estrechamente asociado y determinado por la duración del período de inter-muda de los cangrejos. Así, si la muda de los cangrejos se produce en otoño y el reclutamiento de cirripedios en primavera, la edad media de los epibiontes sería de 6 meses y su tamaño consistente con el observado. De todas maneras, dado que *B. glandula* alcanza la madurez reproductiva alrededor de los 6 meses de vida (Hines, 1978), la mayoría de los cirripedios asentados sobre los cangrejos serían capaces de reproducirse durante este período.

Balanus glandula se encuentra actualmente expandiendo su rango de distribución mundial, colonizando al menos tres continentes (Kado, 2003; Schwindt, 2007b; Simon-Blecher et al., 2008). En primer lugar fue reportado colonizando la costa de Argentina y actualmente se ha establecido en intermareales rocosos de la costa oeste de Japón y el sur de Sudáfrica. En el experimento manipulativo realizado aquí, se encontró una correlación positiva entre la densidad y el tamaño de los cirripedios. Así, *Limonium brasiliense* presentó la mayor densidad y los cirripedios de mayores tamaños, y además el porcentaje más bajo de individuos muertos. Por lo tanto, los intermareales rocosos no deben ser el único tipo de ambiente a ser considerado ante introducciones potenciales de esta especie sino que marismas con este tipo de vegetación representarían un hábitat óptimo para *B. glandula*. Así, sitios similares a las marismas en estudio presentarán un elevado riesgo ante futuras introducciones de *B. glandula*. Por ejemplo, las marismas de Japón y Sudáfrica se encuentran dominadas por el pasto *Zoysia sinica* (Adam, 2002) y por *Sarcocornia pillansii* (Adam, 2002; Bornman et al., 2004), respectivamente. Ambas especies generan micro-hábitats vulnerables de ser colonizados por estos cirripedios.

Localmente, se ha mencionado al comienzo de esta tesis que las marismas del norte de Argentina se encuentran dominadas por *Spartina* mientras que en las marismas más australes domina *Sarcocornia perennis* con una presencia significativa de *Limonium brasiliense* (Bortolus, 2006; Isacch et al., 2006; Bortolus et al. 2009). Dado que la introducción de este cirripedio en marismas es un fenómeno relativamente reciente, los resultados de este capítulo sugieren que un mayor

número de marismas pueden ser colonizadas en el futuro cercano. De hecho, son poco claros los motivos por los cuales esta especie está ausente en la mayoría de las marismas de la costa de Argentina (Bortolus et al., 2009) donde *L. brasiliense* está presente y es abundante (Isacch et al., 2006). Sin embargo, es probable que el patrón de distribución geográfico se encuentre aún en desarrollo. Por último, y de manera opuesta, en *Spartina*, donde los cirripedios fueron los más pequeños y las densidades las más bajas, podría existir algún tipo de rasgo, tanto físico como químico, que podría estar evitando el reclutamiento. Es recomendable continuar desarrollando trabajos experimentales para evaluar de manera apropiada esta hipótesis y poder determinar cuál de las características de los sustratos actúan y de qué forma modulan los patrones de reclutamiento.

Resulta interesante observar, también, cómo el reclutamiento de *Balanus glandula* sobre *Neohelice granulata* puede resultar beneficioso para la primer especie dada la intensa competencia por el espacio que tiene lugar en los ambientes intermareales (Connell, 1961; Jackson, 1977). Asimismo, la relación epibiótica abordada podría generar otros beneficios potenciales para los cirripedios, ya que tienen la posibilidad de alcanzar su madurez sexual y aparearse gracias a la proximidad de los individuos (Connell, 1961). De esta manera, los cangrejos no solo proveerían un sustrato apto para la reproducción en un ambiente no-óptimo (por ser de fondo blando), sino que ellos mismos se convertirían en medios de traslado e inoculación de larvas a lo largo de las marismas que habitan. En efecto, cada uno de los cangrejos con cirripedios puede ser visto como un vector móvil capaz de acelerar la expansión regional de *B. glandula* al asistir su dispersión larval. Adicionalmente, a pesar de que el número de cirripedios por cangrejo es aún bajo y teniendo en cuenta que, como se ha mencionado, la introducción de cirripedios en marismas es un fenómeno reciente estos resultados deben considerarse como un estado inicial de la relación epibiótica. Monitoreos tanto espaciales como temporales resultan esenciales, y hacen de este sistema un excelente caso para el estudio del avance de la asociación especie introducida/especie endémica y los posibles efectos derivados de la misma. Desde un punto de vista de conservación, es esencial tomar medidas de prevención ante la potencial introducción de *B. glandula* en áreas con ensamblajes similares, especialmente si la especie afectada es tan clave como lo es *N. granulata* para las marismas del sur de Sudamérica.

Conclusiones Principales

En las marismas de Patagonia, el cirripedio *Balanus glandula* se agrupa formando estructuras tridimensionales de tamaño considerable (denominadas agregados). Por medio de los agregados, este cirripedio introducido se comporta como una especie ingeniera de ecosistemas autogénica, siendo capaz de afectar la fauna presente en las marismas mediante el aumento en la complejidad estructural. Las conclusiones más importantes de esta tesis son:

- Los cirripedios generan un impacto sobre la biodiversidad de macroinvertebrados presentes en las marismas. Esto es, cuando los cirripedios crecen de forma agregada, generan micro-ambientes los cuales son aprovechados por otras especies. La densidad, riqueza taxonómica y diversidad de invertebrados en las marismas aumenta en áreas con agregados. Sin embargo, este efecto no es homogéneo en todas las marismas con presencia de cirripedios. Por otra parte, el efecto generado por los agregados sobre el ensamble de macroinvertebrados presentes en las marismas se debe principalmente a la estructura física que proporcionan los cirripedios, independientemente de sus propiedades biológicas.
- La presencia de los agregados de *Balanus glandula* aumenta significativamente la densidad de otra especie introducida, el anfípodo *Monocorophium insidiosum*. Además, los agregados permiten el reclutamiento de los mismos cirripedios y por lo tanto la presencia de esta especie introducida en las marismas no puede ser considerada un evento puntual.
- La especie se ha establecido exitosamente en las marismas, colonizando una gran variedad de sustratos. No todos los sustratos serían óptimos para el reclutamiento y/o supervivencia de la especie en marismas. El arbusto *Limonium brasiliense* es el sustrato de asentamiento óptimo, con valores de densidad más altos y los cirripedios más grandes, similar a lo que se ha encontrado en intermareales rocosos. Dada la variedad de sustratos que *Balanus glandula* logra colonizar es esperable que otras marismas sean colonizadas por esta especie a corto o mediano plazo.
- Especies móviles, como el cangrejo endémico en las marismas de Argentina *Neohelice granulata*, son también utilizadas por los cirripedios como sustratos

para el asentamiento. Este fenómeno requiere particular atención debido a que los cirripedios fueron encontrados en zonas vitales del cuerpo de los cangrejos (ej. inserción de quelípedos, pedúnculos oculares y boca) sugiriendo que esta especie nativa podría ser afectada negativamente si la densidad de cirripedios aumenta de manera significativa

Colectivamente, los resultados obtenidos a lo largo de los diferentes capítulos de esta tesis aportan información novedosa sobre la ecología del cirripedio introducido *Balanus glandula* en las marismas de Patagonia, destacando su plasticidad para persistir en estos ambientes y su importancia como especie ingeniera de ecosistemas en la estructuración de las comunidades de invertebrados presentes.

Bibliografía

- Adam, P. 1990. Saltmarsh Ecology. Cambridge University Press, Reino Unido.
- Adam, P. 2002. Saltmarshes in a time of change. *Environmental Conservation* 29: 39-61.
- Adam, P., Bertness, M. D., Davy, A. J. y Zedler, J. B. 2008. Saltmarsh. En: Polunin, N. (ed.) Aquatic ecosystems. Cambridge University Press, Reino Unido. pp: 157-171.
- Adami, M. L., Tablado, A. y López Gappa, J. J. 2004. Spatial and temporal variability in intertidal assemblages dominated by the mussel *Brachidontes rodriguezii* (d'Orbigny, 1846). *Hydrobiologia* 520: 49-59.
- Adami, M., Tablado, A y Sodor, M. 2008. Population dynamics of the intertidal mytilid *Brachidontes rodriguezii* (Bivalvia) on a rocky shore. *Journal of Marine Sciences* 24: 21-27
- Alberti, J., Montemayor, D., Álvarez, F., Méndez Casariego, A., Luppi, T., Canepuccia, A., Isacch, J. P. e Iribarne, O. 2007. Changes in rainfall pattern affect crab herbivory rates in a SW Atlantic salt marsh. *Marine Ecology Progress Series* 353: 126-133.
- Almany, G. R. 2004. Does increased habitat complexity reduce predation and competition in coral reef fish assemblages? *Oikos* 106: 275-284.
- Amoroso, R. O. y Gagliardini, D. A. 2010. Inferring complex hydrographic processes using remote-sensed images: turbulent fluxes in the patagonian gulfs and implications for scallop metapopulation dynamics. *Journal of Coastal Research* 26: 320-332.
- Anderson, M. J. y Underwood, A. J. 1994. Effects of substratum on the recruitment and development of an intertidal estuarine fouling assemblage. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 184: 217-236.
- Baldini, A. U., Oltremari J. A. y Ramírez, M. 2008. Impact of american beaver (*Castor canadensis*, Rodentia) in lenga (*Nothofagus pumilio*) forests of Tierra del Fuego, Chile. *Bosque* 29: 162-169.
- Bando, K. J. 2006. The roles of competition and disturbance in a marine invasion. *Biological Invasions* 8: 755-763.
- Barnes, B. B., Luckenbach, M. W. y Kingsley-Smith, P. R. 2010. Oyster reef community interactions: The effect of resident fauna on oyster (*Crassostrea* spp.) larval recruitment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 391: 169-177.
- Barnes, M. 2000. The use of intertidal barnacle shells. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 38:157-187.
- Bas, C, Luppi, T. y Spivak, E. 2005. Population structure of the South American Estuarine crab, *Chasmagnathus granulatus* (Brachyura: Varunidae) near the southern limit of its geographical distribution: comparison with northern populations. *Hydrobiologia* 537: 217-228.

- Bayliss, D. E. 1993. Spatial distribution of *Balanus amphitrite* and *Elminius adalaidae* on mangrove pneumatophores. *Marine Biology* 116: 251-256.
- Bazterrica, M, Silliman B. R. e Hidalgo, F. J. 2007. Limpet grazing on a physically stressful Patagonian rocky shore. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 353: 22-34.
- Bazterrica, M. C., Botto, F. e Iribarne O. 2012. Effects of an invasive reef-building polychaete on the biomass and composition of estuarine macroalgal assemblages. *Biological Invasions* 14: 765-777.
- Berger, M. S. 2009. Reproduction of the intertidal barnacle *Balanus glandula* along an estuarine gradient. *Marine Ecology* 30: 346-353.
- Berger, M. S., Darrah A. J. y Emler, R. B. 2006. Spatial and temporal variability of early post-settlement survivorship and growth in the barnacle *Balanus glandula* along an estuarine gradient. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 336: 74-87.
- Berkenbusch, K. y Rowden, A. A. 2003. Ecosystem engineering-moving away from 'just-so' stories. *New Zealand Journal of Ecology* 27: 67-73.
- Berntsson, K. M., Jonssona, P. R., Lejhalla, M. y Gatenholmb, P. 2000. Analysis of behavioural rejection of micro-textured surfaces and implications for recruitment by the barnacle *Balanus improvisus*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 251: 59-83.
- Bers, A. V. y Wahl, M. 2004. The influence of natural surface microtopographies on fouling. *Biofouling* 20: 43-51.
- Bertness, M. D. 1984. Habitat and community modification by an introduced herbivorous snail. *Ecology* 65: 370-381.
- Bertness, M. D. 1989. Intraspecific competition and facilitation in northern acorn barnacles. *Ecology* 70: 257-268.
- Bertness, M. D. y Gaines, S. D. 1993. Larval dispersal and local adaptation in acorn barnacles. *Evolution* 47: 316-320.
- Bertness, M., Crain, C., Silliman, B. R., Reyna, M. V., Bazterrica, M. C., Hildago, F. y Farina, J. K. 2006. The Community Structure of Western Atlantic Patagonian Rocky Shores. *Ecological Monographs* 76: 439-460.
- Bishop, M. W. H. 1947. Establishment of an immigrant barnacle in British coastal waters. *Nature* 159: 501-502.
- Borges, M. E. 2005. La ostra del Ostra del Pacífico, *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) en la Bahía Anegada (Provincia de Buenos Aires). En: Penchaszadeh, P.E. (ed.). *Invasores invertebrados exóticos en el Río de la Plata y región marina aledaña*. EUDEBA, Argentina. pp: 311-367.

- Bornman, T. G., Adams, J. B. y Bate, G. C. 2004. The influence of floodplain geohydrology on the distribution of *Sarcocornia pillansii* in the Olifants Estuary on the West Coast, South Africa. *Journal of Arid Environment* 56: 603-625.
- Borthagaray, A. I. y Carranza, A. 2007. Mussels as ecosystem engineers: their contribution to species richness in rocky littoral community. *Acta Oecologica* 31: 243-250.
- Bortolus, A. 2006. The austral cordgrass *Spartina densiflora* Brong.: its taxonomy, biogeography and natural history. *Journal of Biogeography* 33: 158-168.
- Bortolus, A. 2008. Error cascades in the biological sciences: the unwanted consequences of using bad taxonomy in ecology. *Ambio* 37: 114-118.
- Bortolus, A. 2010. Marismas Patagónicas: las últimas de Sudamérica. *Ciencia Hoy* 19: 10-15.
- Bortolus, A. e Iribarne, O. 1999. Effects of the SW Atlantic burrowing crab *Chasmagnathus granulata* on a *Spartina* salt marsh. *Marine Ecology Progress Series* 178: 79-88.
- Bortolus, A. y Schwindt, E. 2007. What would have Darwin written now? *Biodiversity and Conservation* 16: 337-345.
- Bortolus, A., Schwindt, E. e Iribarne, O. 2002. Positive plant-animal interactions in the high marsh of an Argentinean coastal lagoon. *Ecology* 83: 733-742.
- Bortolus, A., Schwindt, E., Bouza, P. J. e Idaszkin, Y. L. 2009. A characterization of Patagonian salt marshes. *Wetlands* 29: 772-780.
- Boschi, E. E. 1964. Los crustáceos Decápodos Brachyura del litoral bonaerense (R. Argentina). *Boletín del Instituto de Biología Marina. Mar del Plata, Argentina* 6: 1-99.
- Boschi, E. E., Fischbach, C. E. e Iorio, M. I. 1992. Catálogo ilustrado de los crustáceos estomatópodos y decápodos marinos de Argentina. *Frente Marítimo* 10: 7-94.
- Botto, F. e Iribarne, O. 1999. Effect of the burrowing crab *Chasmagnathus granulata* (Dana) on the benthic community of a SW Atlantic coastal lagoon. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 241: 263-284.
- Bouma, T. J., De Vries, M. B., Low, E., Peralta, G., Tánegos, I. C., van de Koppel, J. y Herman, P. M. J. 2005. Trade-offs related to ecosystem-engineering: a case study on stiffness of emerging macrophytes. *Ecology* 86: 2187-2199.
- Bouma, T. J., Olenin, S., Reise, K. e Ysebaert, T. 2009. Ecosystem engineering and biodiversity in coastal sediments: posing hypotheses. *Helgoland Marine Research* 63: 95-106.
- Bros, W. E. 1980. Effects of removing or adding structure (barnacle shells) on recruitment to a fouling community in Tampa Bay, Florida. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 105: 275-296.

- Brousseau, D. J., Kriksciun, K. y Baglivo, J.A., 2003. Fiddler crab burrow usage by the Asian crab, *Hemigrapsus sanguineus*, in a Long Island Sound salt marsh. *Northeastern Naturalist* 10: 415–420.
- Brown, J. H. 1995. Organisms as engineers: a useful framework for studying effects on ecosystems? *Trends in Ecology and Evolution* 10: 51-52.
- Bruno, J. F. 2000. Facilitation of cobble beach plant communities through habitat modification by *Spartina alterniflora*. *Ecology* 81: 1179-1192.
- Brusati, E. D. y Grosholz, E. D. 2006. Native and introduced ecosystem engineers produce contrasting effects on estuarine infaunal communities. *Biological Invasions* 8: 683-695.
- Bruschetti, M., Luppi, T., Fanjul, E., Rosenthal, A. e Iribarne, O. 2008. Grazing effect of the invasive reef-forming polychaete *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel) on phytoplankton biomass in a SW Atlantic coastal lagoon. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 354: 212-219.
- Bruschetti, C. M., Bazterrica, C., Luppi, T. A. e Iribarne, O. 2009. An invasive intertidal reef-forming polychaete affect habitat use and feeding behavior of migratory and locals birds in a SW Atlantic coastal lagoon. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 375: 76-83.
- Buschbaum, C. y Saier, B. 2001. Growth of the mussel *Mytilus edulis* L. in the Wadden Sea affected by tidal emergence and barnacle epibionts. *Journal of Sea Research* 45: 27-36.
- Buschbaum, C., Dittmann, S., Hong, J.-S., Hwang, I.-S., Strasser, M., Thiel, M., Valdivia, N., Yoon, S.-P. y Reise, K. 2009. Mytilid mussels: global habitat engineers in coastal sediments. *Helgoland Marine Research* 63: 47-58.
- Byers, J. E. 1999. The distribution of an introduced mollusc and its role in the long-term demise of a native confamilial species. *Biological Invasions* 1: 339-352.
- Byers, J. E., Cuddington, K., Jones, C. G., Talley, T. S., Hastings, A., Lambrinos, J. G., Crooks, J. A. y Wilson, W.G. 2006. Using ecosystem engineers to restore ecological systems. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 493-500.
- Byers, J. E., Wright, J. T. y Gribben, P. E. 2010. Variable direct and indirect effects of a habitat-modifying invasive species on mortality of native fauna. *Ecology* 91: 1787-1798.
- Callaway, R. 2003. Long-term effects of imitation polychaete tubes on benthic fauna: they anchor *Mytilus edulis* (L.) banks. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 283: 115-132.
- Callaway, R. 2006. Tube worms promote community change. *Marine Ecology Progress Series* 308: 49-60.

- Cannicci, S., Burrows, D., Fratini, S., Smith III, T. J., Offenberg, J. y Dahdouh-Guebas, F. 2008. Faunistic impact on vegetation structure and ecosystem function in mangrove forests: A review. *Aquatic Botany* 89: 186-200.
- Cardoso, P. G., Raffaelli, D. y Pardal, M. A. 2007. Seagrass beds and intertidal invertebrates: an experimental test of the role of habitat structure. *Hydrobiologia* 575: 221-230.
- Carlton, J. T. 1987. Patterns of transoceanic marine biological invasions in the Pacific Ocean. *Bulletin of Marine Science* 41: 452-465.
- Carlton, J. T. 1989. Man's role in changing the face of the ocean: biological invasions and implications for conservation of nearshore environments. *Conservation Biology* 3: 265-273.
- Carlton, J. T. 1996. Biological invasions and cryptogenic species. *Ecology* 77: 1653-1655.
- Carlton, J. T. y Geller, J. B. 1993. Ecological roulette: the global transport of nonindigenous marine organisms. *Science* 261: 78-82.
- Carlton, J. T., Newman, W. A. y Pitombo F. B. 2011. Barnacle Invasions: Introduced, Cryptogenic, and Range Expanding Cirripedia of North and South America. En: Galil. B. S., Clark, P. F. y Carlton, J. T. (eds.). *In the wrong place. Alien Marine Crustaceans: Distribution, Biology and Impacts*. Springer, Estados Unidos. pp: 159-213.
- Casas, G., Scrosati, R. y Piriz, M. L. 2004. The invasive kelp *Undaria pinnatifida* (Phaeophyceae, Laminariales) reduces native seaweed diversity in Nuevo Gulf (Patagonia, Argentina). *Biological Invasions* 6: 411-416
- Castilla, J. C., Lagos, N. A. y Cerda, M. 2004. Marine ecosystem engineering by the alien ascidian *Pyura praeputialis* on a mid-intertidal rocky shore. *Marine Ecology Progress Series* 268: 119-130.
- Cerda, M. y Castilla, J. C. 2001. Diversidad y biomasa de macroinvertebrados en matrices intermareales del tunicado *Pyura praeputialis* (Heller, 1878) en la Bahía de Antofagasta, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 74: 841-853.
- Chapman, V. J. 1960. *Salt Marshes and Salt Deserts of the World*. Interscience Pub. Inc., Estados Unidos.
- Christie, A. O. y Dalley, R. 1987. Barnacle fouling and its prevention. En: Southward, A. J. (ed.). *Barnacle biology. Crustacean Issues* 5: 419-43.
- Clarke, K. R. y Warwick, R. M. 1994. *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*. Natural Environment Research Council, Estados Unidos.
- Cole, H. A. y Knight-Jones, E. W. 1949. The setting behavior of larvae of the European flat oyster, *Ostrea edulis* L. and its influence on methods of cultivation and spat collection. *Fishery Investigations* 3: 1-39.

- Commito, J. A., Celano, E. A., Celico, H. J., Como, S. y Johnson, C. P. 2005. Mussels matter: postlarval dispersal dynamics altered by a spatially complex ecosystem engineer. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 316: 133-147.
- Commito, J. A., Como, S., Grupe, B. M. y Dowa, W. E. 2008. Species diversity in the soft-bottom intertidal zone: biogenic structure, sediment, and macrofauna across mussel bed spatial scales. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 366: 70-81.
- Connell, J. H., 1961. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology* 42: 710-723.
- Connell, J. H. 1985. The consequences of variation in initial settlement vs. post-settlement mortality in rocky intertidal communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 93: 11-45.
- Correa, M. N. 1998. Flora Patagónica. Tomo VIII. INTA, Argentina.
- Costanza, R., d'Arge R., de Groot R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R. V., Paruelo, J., Raskin, R. G., Sutton, P. y van den Belt, M. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387: 253-260.
- Cox, G. W. 1999. Alien Species in North America and Hawaii: Impacts on Natural Ecosystems. Island Press, Estados Unidos.
- Crisp, D. J. y Meadows, P. S. 1963. Adsorbed layers: the stimulus to settlement in barnacles. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B* 158: 364-387.
- Crooks, J. A. 2002. Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers. *Oikos* 97: 153-166.
- Crooks, J. A. 2004. The role of exotic marine ecosystem engineers. En: Rilov, G. y Crooks J. A. (eds.) *Biological invasions in marine ecosystems*. Springer, Berlin. pp: 287-326.
- Crooks, J. A. y Khim, H. S. 1999. Architectural vs. biological effects of a habitat-altering, exotic mussel, *Musculista senhousia*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 240: 53-75.
- Cuddington, K. y Hastings, A. 2004. Invasive engineers. *Ecological Modelling* 178: 335-347.
- Cuddington, K., Byers, J. E., Wilson, W. G. y Hastings, A. 2007. Ecosystem engineers: plants to protists. Academic Elsevier, Países Bajos.
- Cunha, M. R., Sorbe J. C. y Moreira, M. H. 2000. The amphipod *Corophium multisetosum* (Corophiidae) in Ria de Aveiro (NW Portugal). I. Life history and aspects of reproductive biology. *Marine Biology* 137: 637-650.
- Daiber, F. C. 1982. Animals of the tidal marsh. Van Nostrand Reinhold Co., Estados Unidos.
- Daleo, P. e Iribarne, O. 2009. Beyond competition: the stress gradient hypothesis tested in plant-herbivore interactions. *Ecology* 90: 2368-74.

- Dauvin, J.C. 1998. Life cycle dynamics, and productivity of Crustacea–Amphipoda from the western English Channel. 4. *Ampelisca armoricana* Bellan-Santini et Dauvin. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 123: 235–252.
- Davidson, T. M., Shanks, A .L. y Rumrill, S. S. 2009. The composition and density of fauna utilizing burrow microhabitats created by a non-native burrowing crustacean (*Sphaeroma quoianum*). Biological Invasions 12: 1403-1413.
- Davis, A. R. y White, G. A. 1994. Epibiosis in a guild of sessile Invertebrates in South-Eastern Australia: a quantitative survey. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 177: 1-14.
- Dayton, P. K. 1971. Competition, disturbance, and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. Ecological Monographs 41: 351-389.
- Dean, W. E. 1974. Determination of carbonate and organic matter in calcareous sediments and sedimentary rocks by loss on ignition: Comparison with other methods. Journal of Sedimentary Petrology 44: 242-248.
- Dean, T. A. 1981. Structural aspects of sessile invertebrates as organizing forces in an estuarine fouling community Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 53: 163-80.
- Delany, J., Myers, A. A., McGrath, D., O’Riordan, R. M. y Power, A. M. 2003. Role of post-settlement mortality and ‘supply-side’ ecology in setting patterns of intertidal distribution in the chthamalid barnacles *Chthamalus montagui* and *C. stellatus*. Marine Ecology Progress Series 249: 207-214.
- Delefosse, M., Banta, G. T., Canal-Vergés, P., Penha-Lopes, G., Quintana, C. O., Valdemarsen, T., y Kristensen, E. 2012. Macrobenthic community response to the *Marenzelleria viridis* (Polychaeta) invasion of a Danish estuary. Marine Ecology Progress Series 461: 83-94.
- Demopoulos, A. W. J. y Smith, C. R. 2010. Invasive mangroves alter macrofaunal community structure and facilitate opportunistic exotics. Marine Ecology Progress Series 404: 51–67.
- Denley, E. J. y Underwood, A. J. 1979. Experiments on factors influencing settlement, survival, and growth of two species of barnacles in New South Wales. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 36: 269-293.
- Dias, N. y Hassall, M. 2005. Food, feeding and growth rates of peracarid macro-decomposers in a Ria Formosa salt marsh, southern Portugal. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 325: 84-94.
- Diez, M. E., Radashevsky, V. y Orensanz, J. M. 2011. *Boccardia proboscidea* Hartman, 1940 (Annelida: Spionidae) a new alien on the coast of Argentine Patagonia. 2nd World

- Conference on Biological Invasions and Ecosystem Functioning. Mar del Plata, Argentina.
- Duarte, C., Jaramillo, E., Contreras, H. y Figueroa, L. 2006. Community structure of the macroinfauna in the sediments below an intertidal mussel bed (*Mytilus chilensis* (Hupe)) of southern Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 79: 353-368.
- Elías, R., Rivero, M. S., Palacios, J. R. y Vallarino, E. A. 2006. Sewage-induced disturbance on Polychaetes inhabiting intertidal mussel beds of *Brachidontes rodriguezii* off Mar del Plata (Southwestern Atlantic, Argentina). *Scientia Marina* 70: 187-196.
- Elías, R. y Vallarino, E. 2001. The introduced Barnacle *Balanus glandula* (Darwin) in the Mar del Plata port as a structuring species in the intertidal community. *Investigaciones Marinas* 29: 37-46.
- Escapa, M., Isacch, J. P., Daleo, P., Alberti, J., Iribarne, O., Borges, M., Dos Santos, E. P., Gagliardini, D. A. y Lasta, M. 2004. The distribution and ecological effects of the introduced pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) in Northern Patagonia. *Journal of Shellfish Research* 23: 765-772.
- Escapa, M., Perillo, G. E. M. e Iribarne, O. 2008. Sediment dynamics modulated by burrowing crab activities in contrasting SW Atlantic intertidal habitats. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 80: 365-373.
- Farrell, T. M. 1991. Models and mechanisms of succession: an example from a rocky intertidal community. *Ecological Monographs* 61: 95-113.
- Fauchald, K. 1977. The Polychaete Worms. Definitions and keys to the Orders, Families and Genera. *Serial Publications of the Natural History Museum of Los Angeles County* 28: 1-188.
- Foster, B. A. y Willan, R. C. 1979. Foreign barnacles transported to New Zealand on an oil platform. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 13: 143-149.
- Gedan, K. B., Bernhardt, J., Bertness, M. D. y Leslie, H. M. 2011. Substrate size mediates thermal stress in the rocky intertidal. *Ecology* 92: 576-582.
- Gosselin, L. A. y Qian, P. Y. 1996. Early post-settlement mortality of an intertidal barnacle: a critical period for survival. *Marine Ecology Progress Series* 135: 69-75.
- Gribsholt, B., Kostka, J. E. y Kristensen, E. 2003. Impact of fiddler crabs and plant roots on sediment biogeochemistry in a Georgia salt marsh. *Marine Ecology Progress Series* 259: 237-251.
- Grosberg, R. K. 1981. Competitive ability influences habitat choice in marine invertebrates. *Nature* 290: 700-702.
- Grosholz, E. D. y Ruiz, G. M. 1995. Spread and potential impact of the recently introduced European green crab, *Carcinus maenas*, in central California. *Marine Biology* 122: 239-247.

- Grosholz, E. D., Ruiz, G. M., Dean, C. A., Shirley, K. A., Maron, J. L. y Connors, P. G. 2000. The impacts of a nonindigenous marine predator in a California bay. *Ecology* 81: 1206-1224.
- Grzelaka, K. y Kuklinski, P. 2010. Benthic assemblages associated with rocks in a brackish environment of the southern Baltic Sea. *Journal of the Marine Biological Association U K* 90: 115-124.
- Gutiérrez, J. L. y Jones, C. G. 2006. Physical ecosystem engineers as agents of biogeochemical heterogeneity. *BioScience* 56: 227-236.
- Gutiérrez, J. L., Jones, C. G., Strayer, D. L. e Iribarne, O. O. 2003. Mollusks as ecosystem engineers: The role of shell production in aquatic habitats. *Oikos* 101: 79–90.
- Gutiérrez, J. L., Jones, C. G., Groffman, P. M., Findlay, S. E. G., Iribarne, O. O., Ribeiro, P. D. y Bruschetti, C. M. 2006. The contribution of crab burrow excavation to carbon availability in surficial saltmarsh sediments. *Ecosystems* 9: 647-658.
- Gwyther, J. y Fairweather, P. G. 2002. Colonisation by epibionts and meiofauna of real and mimic pneumatophores in cool temperate mangrove habitat. *Marine Ecology Progress Series* 229: 137-149.
- Hall, S. J. 1994. Physical disturbance and marine benthic communities: Life in unconsolidated sediments. *Oceanography and Marine Biology: an Annual review* 32: 179-239.
- Hallegraeff, G. M. 1998. Transport of toxic dinoflagellates via ships' ballast water: bioeconomic risk assessment and efficacy of possible ballast water management strategies. *Marine Ecology Progress Series* 168: 297-309.
- Hampel, H., Cattrijsse, A. y Elliott, M. 2005. Feeding habits of young predatory fishes in marsh creeks situated along the salinity gradient of the Schelde estuary, Belgium and The Netherlands. *Helgoland Marine Research* 59: 151-162.
- Harley, C. D. G. 2003. Species importance and context: spatial and temporal variation in species interactions. En: Kareiva P. y Levin S. A. (eds.). *The importance of species: perspectives on expendability and triage*. Princeton University Press, Reino Unido. pp: 44-68.
- Harley, C. D. G. 2006. Effects of physical ecosystem engineering and herbivory on intertidal community structure. *Marine Ecology Progress Series* 317: 29-39.
- Harley, C. D. G. 2008. Tidal dynamics, topographic orientation, and temperature-mediated mass mortalities on rocky shores. *Marine Ecology Progress Series* 371: 37-46.
- Harley, C. D. G. y O'Riley, J. L. 2011. Non-linear density-dependent effects of an intertidal ecosystem engineer. *Oecologia* 166: 531-541.
- Harrison, K. y Ellis, J. P. 1991. The genera of the *Sphaeromatidae* (Crustacea: Isopoda) a key and distribution list. *Invertebrate Taxonomy* 5: 915-952.

- Hastings, A., Byers J. E., Crooks J. A., Cuddington, K., Jones, C. G., Lambrinos, J. G., Talley, T. S. y Wilson, W. G. 2007. Ecosystem engineering in space and time. *Ecology Letters* 10:153–164.
- Hawkins, S. J. 1981. The influence of season and barnacles on the algal colonization of *Patella vulgata* exclusion areas. *Journal of the Marine Biological Association UK* 61: 1-15.
- Hay, M. E., Parker, J. D., Burkepile, D. E., Caudill, C. C., Wilson, A. E., Hallinan, Z. P. y Chequer, A. D. 2004. Mutualisms and aquatic community structure: the enemy of my enemy is my friend. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35: 175-197.
- Hedge, P. y Kriwokwen, L. K. 2000. Evidence for effects of *Spartina anglica* invasion on benthic macrofauna in little swanport estuary, Tasmania. *Austral Ecology* 25: 150-159.
- Heiman, K. W., Vidargas, N. y Micheli, F. 2008. Non-native habitat as home for non-native species: comparison of communities associated with invasive tubeworm and native oyster reefs. *Aquatic Biology* 2: 47–56.
- Hidalgo, F. J., Barón P. J. y Orensanz, J. M. 2005. A prediction come true: The green crab invades the Patagonian coast. *Biological Invasions* 7: 547-552.
- Hidalgo, F., Silliman, B. R., Bazterrica, M. y Bertness, M. D. 2007. Predation on the Rocky Shores of Patagonia, Argentina. *Estuaries and Coasts* 30: 886-94.
- Hines, A. H. 1978. Reproduction in three species of intertidal barnacles from central California. *Biological Bulletin* 154: 262-281.
- Holdich, D. M. 1976. A comparison of the ecology and life cycles of two species of littoral isopod. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 24: 133–149.
- Holdich, D. M. y Jones J. A. 1983. Tanaids. Key and notes for the identification of the species. *Synopses of the British Fauna*. Cambridge University Press, Reino Unido.
- Holloway, M. G. y Keough, M. J. 2002. An introduced polychaete affects recruitment and larval abundance of sessile invertebrates. *Ecological Applications* 12: 1803-823.
- Huey, R. B. 1991. Physiological consequences of habitat selection. *American Naturalist* 137: 91-115.
- Hunt, H. y Scheibling, R. E. 1997. Role of early post-settlement mortality in recruitment of benthic marine invertebrates. *Marine Ecology Progress Series* 155: 269-301.
- Hurlbert, S. H. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs* 54: 187-211.
- Idaszkin, Y. L., Bortolus, A. y Bouza, P. J. 2011. Ecological processes shaping Central Patagonian salt marsh landscapes. *Austral Ecology* 36: 59-67.

- Iribarne, O., Bortolus, A. y Botto, F. 1997. Between-habitat differences in burrow characteristics and trophic modes in the southwestern Atlantic burrowing crab *Chasmagnathus granulata*. Marine Ecology Progress Series 155: 137-145.
- Iribarne, O., Bruschetti, M., Escapa, M., Bava, J., Botto, F., Gutiérrez, J., Palomo, G., Delhey, K., Petracci, P. y Gagliardini, A. 2005. Small- and large scale effect of the SW Atlantic burrowing crab *Chasmagnathus granulatus* on habitat use by migratory shorebirds. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 315: 87-101.
- Irigoyen, A. J., Eyras C. y Parma, A. M. 2010. Alien algae *Undaria pinnatifida* causes habitat loss for rocky reef fishes in north Patagonia. Biological Invasions 13: 17-24.
- Irigoyen, A. J., Trobbiani, G., Sgarlatta, M. P. y Raffo, M. P. 2011. Effects of the alien algae *Undaria pinnatifida* (Phaeophyceae, Laminariales) on the diversity and abundance of benthic macrofauna in Golfo Nuevo (Patagonia, Argentina): potential implications for local food webs. Biological Invasions 13: 1521-1532.
- Isacch, J. P., Costa, C. S. B., Rodríguez-Gallego, L., Conde, D., Escapa, M., Gagliardini, D. A. e Iribarne, O. O. 2006. Distribution of saltmarsh plant communities associated with environmental factors along a latitudinal gradient on the south-west Atlantic coast. Journal of Biogeography 33: 888-900.
- Jackson, J. B. C. 1977. Competition on Marine Hard Substrata: The Adaptive Significance of Solitary and Colonial Strategies. American Naturalist 111: 743-767.
- Jaubet, M. L., Sánchez M. A., Rivero M. S., Garaffo, G. V., Vallarino, E. A. y Elías, R. 2011. Intertidal biogenic reefs built by the polychaete *Boccardia proboscidea* in sewage-impacted areas of Argentina, SW Atlantic. Marine Ecology: An Evolutionary Perspective 32: 188-197.
- Jones, K. M. M. y Boulding, E. G. 1999. State-dependent habitat selection by an intertidal snail: the costs of selecting a physically stressful microhabitat. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 242: 149-177.
- Jones, C. G., Lawton, J. H. y Shachak, M. 1994. Organisms as ecosystems engineers. Oikos 69: 373-386.
- Jones, C. G., Lawton, J. H. y Shachak, M. 1997. Positive and negative effects of organisms as physical engineers. Ecology 78: 1946-1957.
- Kado, R. 2003. Invasion of Japanese shores by the NE Pacific barnacle *Balanus glandula* and its ecological and biogeographical impact. Marine Ecology Progress Series 249: 199-206.
- Keen, A. M. y Coan, E. V. 1974. Marine molluscan genera of western North America: An illustrated key. 2^{da} edición. Stanford University Press, Estados Unidos.
- Kelaker, B. P. 2003. Changes in habitat complexity negatively affect diverse gastropod assemblages in coralline algal turf. Oecologia 135: 431-441.

- Kelaher, B. P., Castilla, J. C. y Prado, L. 2007. Is there redundancy in bioengineering for molluscan assemblages on the rocky shores of central Chile? *Revista Chilena de Historia Natural* 80: 173-186.
- Kerans, B. L., Dybdahl, M. F., Gangloff, M. M. y Jannot, J. E. 2005. *Potamopyrgus antipodarum*: distribution, density, and effects on native macroinvertebrate assemblages in the Greater Yellowstone Ecosystem. *Journal of the North American Benthological Society*, 24: 123-138.
- Kevrekidis, T. 2005. Life history, aspects of reproductive biology and production of *Corophium orientale* (Crustacea: Amphipoda) in Monolimni lagoon (Evros Delta, North Aegean Sea). *Hydrobiologia* 537: 53–70.
- Key, M. M., Volpe, J. E., Jeffries, W. B. y Voris, H. K. 1997. Barnacle Fouling of the Blue Crab *Callinectes sapidus* at Beaufort, North Carolina. *Journal of Crustacean Biology* 17: 424-439.
- Kneib, R T. 1984. Patterns of invertebrate distribution and abundance in the intertidal Salt Marsh: causes and questions. *Estuaries* 7: 392-412.
- Knight-Jones, E. W. 1953. Laboratory experiments on gregariousness during setting in *Balanus balanoides* and other barnacles. *Journal of Experimental Biology* 30: 584-598.
- Kristensen, K. 2008. Mangrove crabs as ecosystem engineers: with emphasis on sediment processes. *Journal of Sea Research* 59: 30-43.
- Kristensen, E., Penha-Lopes, G., Delefosse, M., Valdemarsen, T., Quintana, C. O. y Banta, G. T. 2012. What is bioturbation? The need for a precise definition for fauna in aquatic sciences. *Marine Ecology Progress Series* 446: 285-302.
- Kushner, R. B y Hovel, K. A. (2006) Effects of native predators and eelgrass habitat structure on the introduced Asian mussel *Musculista senhousia* (Benson in Cantor) in southern California. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 332:166-177.
- Lagos, N., Navarrete, S. A., Véliz, F., Masuero, A. y Castilla, J. C. 2005. Meso-scale spatial variation in settlement and recruitment of intertidal barnacles along central Chile. *Marine Ecology Progress Series* 290: 165-178.
- Lawson, J., Davenport, J. y Whittaker, A. 2004. Barnacle distribution in Lough Hyne Marine Nature Reserve: a new baseline and an account of invasion by the Australasian species *Elminius modestus* Darwin. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 60: 729-735.
- Leppäkoski, E., Shiganova, T. y Alexandrov, B. 2009. European enclosed and semi-enclosed Seas. En: Rilov, G. y Crooks, J. A. (eds.) *Biological invasions in marine ecosystems*. Springer, Berlin. pp: 529–548
- Levin, L. A. y Crooks, J. A. 2011. Functional Consequences of Invasive Species in Coastal and Estuarine Systems. En: Wolanski, E. y McLusky, D. S. (eds.) *Treatise on Estuarine and Coastal Science, Vol 7*. Waltham Academic Press. pp: 17-51

- Levin, L. A., Neira, C. y Grosholz, E. 2006. Invasive cordgrass modifies wetland trophic function. *Ecology* 87: 419-432.
- Levin, L. A. y Talley, T. S. 2000. Influences of vegetation and abiotic environmental factors on salt marsh invertebrates. En: Weinstein, M. P. y Kreeger, D. A. (eds). *Concepts and controversies in tidal marsh ecology*. Kluwer Academic, Amsterdam. pp: 661-707.
- Lizarralde, M. S. 1993. Current status of the introduced beaver (*Castor canadensis*) population in Tierra del Fuego, Argentina. *Ambio* 22: 351-358.
- Lizarralde, M., Escobar, J. y Deferrari, G. 2004. Invader species in Argentina: a review about the beaver (*Castor canadensis*) population situation on Tierra del Fuego ecosystems. *Interciencia* 29: 352-355.
- López Gappa, J. J., Alonso de Pina G. M. y Landoni, N. 2006. Biodiversity of benthic Amphipoda (Crustacea: Peracarida) in the Southwest Atlantic between 35°S and 56°S. *Zootaxa* 1342: 1–66.
- López Greco, L. S. y Rodríguez, E. M. 1999. Annual reproduction and growth of adult crabs *Chasmagnathus granulata* (Brachyura, Grapsidae). *Cahiers de Biologie Marine* 40: 155-164.
- Maki, J. S., Rittschof, D., Samuelsson, M. O., Szewzyk, U., Yule, A. B., Kjelleberg, S., Costlow, J. D. y Mitchell, R. 1990. Effect of marine bacteria and their exopolymers on the attachment of barnacle cypris larvae. *Bulletin of Marine Science* 46: 499-511.
- Marchinko, K. B. 2007. Feeding behavior reveals the adaptive nature of plasticity in barnacle feeding limbs. *Biological Bulletin* 318: 71–84.
- McCoy, E. D. y Bell, S. S. 1991. Habitat structure: the evolution and diversification of a complex topic. En: Bell, S. S., McCoy, E. D. y Mushinsky, H. R. (eds.). *Habitat structure: The physical arrangement of objects in space*. Chapman and Hall, Estados Unidos. pp: 3-27.
- McGeoch, M. A., Chown, S. L. y Kalwij, J. M. 2006. A Global Indicator for Biological Invasion. *Conservation Biology* 20: 1635–1646.
- Mendez, M. M., Schwindt, E., Bortolus, A., Roche, M. A., Maggioni, M. y Narvarte, M. 2011. Invertebrados asociados a la población más austral de la ostra invasora *Crassostrea gigas* en Argentina: comparación entre áreas con y sin ostras. VIII Congreso Latinoamericano de Malacología. Puerto Madryn, Argentina.
- Menge, B. A. 1976. Organization of the New England rocky intertidal community: role of predation, competition, and environmental heterogeneity. *Ecological Monographs* 46: 355-393
- Menge, B. A. 1991. Relative importance of recruitment and other causes of variation in rocky intertidal community structure. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 146: 69-100.

- Menge, B. A. y Branch, G. M. 2001. Rocky intertidal communities. En: Bertness, M. D., Gaines, S. D. y Hay, M. E. (eds.) *Marine Community Ecology*. Sinauer Associates Inc., Estados Unidos. pp: 221-251.
- Menge, B. A., Chan, F. y Lubchenco, J. 2008. Response of a rocky intertidal ecosystem engineer and community dominant to climate change. *Ecology Letters* 11: 151-162.
- Meysman, F. J. R., Middelburg, J. J. y Heip, C. H. R. 2006. Bioturbation: a fresh look at Darwin's last idea. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 688-695.
- Mitsch, W. J. y Gosselink, J. G. 2000. *Wetlands*. John Wiley & Sons, Inc., Estados Unidos.
- Mistri, M. 2002. Ecological characteristics of the invasive Asian date mussel, *Musculista senhousia*, in the Sacca di Goro (Adriatic Sea, Italy). *Estuaries* 25:431-440.
- Naiman, R. J., Johnston, C. A. y Kelley, J. C. 1988. Alteration of North American streams by beaver. *BioScience* 38: 753-62.
- Navarrete, S. y Castilla, J. C. 1990. Barnacle walls as mediators of intertidal mussel recruitment: effects of patch size on the utilization of space. *Marine Ecology Progress Series* 68: 113-119.
- Neira, C., Levin, L. A. y Grosholz, E. D. 2005. Benthic macrofaunal communities of three sites in San Francisco Bay invaded by hybrid *Spartina*, with comparison to uninvaded habitats. *Marine Ecology Progress Series* 292: 111-126.
- Neira, C., Grosholz, E. D., Levin, L. A. y Blake, R. 2006. Mechanisms generating modification of benthos following tidal flat invasion by a *Spartina (alterniflora x foliosa)* hybrid. *Ecological Applications* 16: 1391-1404.
- Neira, C., Levin, L. A., Grosholz, E. D. y Mendoza, G. 2007. Influence of invasive *Spartina* growth stages on associated macrofaunal communities. *Biological Invasions* 9: 975-993.
- Netto, S. A y Lana, P. L. 1999. The role of above- and below-ground components of *Spartina alterniflora* (Loisel) and detritus biomass in structuring macrobenthic associations of Paranaguá Bay (SE, Brazil). *Hydrobiologia* 400: 167-177.
- Newman, W. A. 1967. On physiology and behaviour of estuarine barnacles. *Proceedings of the Marine Biological Association of India* 3: 1038-1066.
- Newman, W. A. y Ross, A. 1976. Revision of the Balanomorph Barnacles; including a catalog of the species. *San Diego Society of Natural History* 9: 1-108.
- Nicastro, A., Bishop, M. J., Kelaher, B. P. y Benedetti-Cecchi, L. 2009. Export of non-native gastropod shells to a coastal lagoon: alteration of habitat structure has negligible effects on infauna. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 374: 31-36.
- Noda, T. 2004. Large-scale variability in recruitment of the barnacle *Semibalanus cariosus*: its cause and effects on the population density and predator. *Marine Ecology Progress Series* 278: 241-252.

- Obenat, S. M. y Pezzani, S. E. 1994. Life cycle and population structure of the polychaete *Ficopomatus enigmaticus* (Serpulidae) in Mar Chiquita Coastal Lagoon, Argentina. *Estuaries* 17: 263-270.
- Olenin, S. y Leppäkoski, E. 1999. Non-native animals in the Baltic Sea: alteration of benthic habitats in coastal inlets and lagoons. *Hydrobiologia* 393: 233-243.
- Orensanz, J. M., Schwindt E., Pastorino G., Bortolus, A., Casas, G., Darrigran, G., Elías, R., López Gappa, J. J., Obenat, S., Pascual, M., Penchaszadeh, P., Piriz, M. L., Scarabino, F., Spivak, E. D. y Vallarino, E. A. 2002. No longer a pristine confine of the world ocean—a survey of exotic marine species in the Southwestern Atlantic. *Biological Invasions* 4: 115-143.
- Paine, R. T. 1974. Intertidal community structure. *Oecologia* 15: 93-120.
- Pastorino, G. 1994. Moluscos costeros Recientes de Puerto Pirámide, Chubut, Argentina. *Academia Nacional de Ciencias, Córdoba. Miscelánea* 93: 1-30.
- Pastorino, G. 2005 A revision of the genus *Trophon* Montfort, 1810 (Mollusca: Muricidae) from southern South America. *The Nautilus* 119: 55-82.
- Patil, J. S. y Anil, A. C. 2000. Epibiotic community of the horseshoe crab *Tachypleus gigas*. *Marine Biology* 136: 699-713.
- Penha-Lopes, G., Bartolini, F., Limbu, S., Cannicci, S., Kristensen, E., y Paula, J. 2009. Are fiddler crabs potentially useful ecosystem engineers in mangrove wastewater wetlands?. *Marine Pollution Bulletin* 58: 1694-1703.
- Pennings, S. C., Grant, M. B. y Bertness, M. D. 2005. Plant zonation in low-latitude salt marshes: disentangling the roles of flooding, salinity and competition. *Journal of Ecology* 93: 159-167.
- Perrett, L. A., Johnston, E. L. y Poore, A. G. B. 2006. Impact by association: direct and indirect effects of copper exposure on mobile invertebrate fauna. *Marine Ecology Progress Series* 326: 195-205.
- Perry, D. M. 1988. Effects of associated fauna on growth and productivity in the red mangrove. *Ecology* 69: 1064-1075.
- Piola, R. F. y Johnston, E. L. 2008. The potential for translocation of marine species via small-scale disruption of antifouling surfaces. *Biofouling* 24: 157-161.
- Power, M. E. 1997. Ecosystem engineering by organisms: Why semantics matters reply from M. Power. *Trends in Ecology and Evolution* 12: 275–276.
- Prado, L. y Castilla, J. C. 2006. The bioengineer *Perumytilus purpuratus* (Mollusca: Bivalvia) in central Chile: biodiversity, habitat structural complexity and environmental heterogeneity. *Journal of the Marine Biological Association U. K.* 86: 417-421.
- Qian, P. Y. y Liu, L. L. 1990. Recruitment of barnacles into empty adult tests. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 142: 63–74.

- Quintana, C. O., Hansen, T., Delefosse, M., Banta, G. T. y Kristensen, E. 2011. Burrow ventilation and associated porewater irrigation by the polychaete *Marenzelleria viridis*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 397: 179–187.
- Rader, D. N. 1984. Salt marsh benthic invertebrates: small scale patterns of distribution and abundance. *Estuaries* 7: 413-420.
- Raffo, M. P. e Irigoyen A. J. 2011. Efectos del alga exótica *Undaria pinnatifida* sobre la comunidad de macroalgas bentónicas en Golfo Nuevo (Patagonia, Argentina). IX Congreso de Ficología de Latinoamérica y el Caribe. VII Reunión Iberoamericana de Ficología. IX Simposio Argentino de Ficología. Buenos Aires, Argentina.
- Ragnarsson, S. A. y Raffaelli, D. 1999. Effects of the mussel *Mytilus edulis* L. on the invertebrate fauna of sediments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 241: 31-43.
- Ragueneau, O., Chauvaud, L., Moriceau, B., Leynaert, A., Thouzeau, G., Donval, A., Le Loc'h, F. y Jean, F. 2005. Biodeposition by an invasive suspension feeder impacts the biogeochemical cycle of Si in a coastal ecosystem (Bay of Brest, France). *Biogeochemistry* 75: 19-41.
- Raimondi, P. T. 1990. Patterns, mechanisms, consequences of variability in settlement and recruitment of an intertidal barnacle. *Ecology Monographs* 60: 283-309.
- Reimer, A. A. 1976a. Description of *Tetraclita stalactifera panamensis* community on a rocky intertidal shore of Panama. *Marine Biology* 35: 225-238.
- Reimer, A. A. 1976b. Succession of invertebrates in vacant tests of *Tetraclita stalactifera panamensis*. *Marine Biology* 35: 239-251.
- Reise, K., Bouma, T. J., Olenin, S. e Ysebaert, T. 2009. Coastal habitat engineers and the biodiversity in marine sediments. *Helgoland Marine Research* 63: 1-2.
- Reyna, M. 2004. Zonación vertical en la zona intermareal de costas rocosas del litoral Patagónico: identificación de los procesos que la determina. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional de la Patagonia. Puerto Madryn, Argentina.
- Richards, L. A. 1973. Diagnóstico y rehabilitación de suelos salinos y sódicos. En: Richards, L. A. (ed.) Métodos para caracterizar un suelo. Editorial Limusa, México. pp: 89-135.
- Rico, A. y López Gappa, J. J. 2006. Intertidal and subtidal fouling assemblages in a Patagonian harbour (Argentina, southwest Atlantic). *Hydrobiologia* 563: 9-18.
- Rico, A., Lanas, P. y López Gappa, J. J. 2001. Temporal and spatial patterns in the recruitment of *Balanus glandula* and *Balanus laevis* (Crustacea, Cirripedia) in Comodoro Rivadavia Harbor (Chubut, Argentina). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 3: 175-179.

- Robinson, T. B., Branch, G. M., Griffiths, C. L., Govender, A. y Hockey, P. A. R. 2007. Effects of the invasive mussel *Mytilus galloprovincialis* on rocky intertidal community structure in South Africa. *Marine Ecology Progress Series* 340: 163-171.
- Roche, M. A., Narvarte, M. A., Maggioni, M. y Cardón R. 2009. Monitoreo de la invasión de la ostra cóncava *Crassostrea gigas* en la costa norte del Río Negro: estudio preliminar. VII Jornadas Nacionales de las Ciencias del Mar. Bahía Blanca, Argentina.
- Rodriguez, S., Patricio-Ojeda, F. e Inestrosa, N. 1993. Settlement of benthic marine invertebrates. *Marine Ecology Progress Series* 97: 193-207.
- Rohde, K. 1984, Ecology of marine parasites. *Helgoland Marine Research* 37: 5-33.
- Ross, D. J., Keough, M. J., Longmore, A. R. y Knott, N. A. 2007. Impacts of two introduced suspension feeders in Port Phillip Bay, Australia. *Marine Ecology Progress Series* 340: 41-53.
- Ross, P. M. y Underwood, A. J. 1997. The distribution and abundance of barnacles in a mangrove forest. *Austral Journal of Ecology* 22: 37-47.
- Ruesink, J. L., Lenihan, H. S., Trimble, A. S., Heiman, K. W., Micheli, F., Byers, J. E. y Kay, M. C. 2005. Introduction of non-native oysters: ecosystem effects and restoration implications. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36: 643-689.
- Ruiz, G. M., Carlton J. T., Grosholz, E. D. y Hines, A. H. 1997. Global invasions of marine and estuarine habitats by non-indigenous species: mechanisms, extent, and consequences. *American Zoologist* 37: 621-632.
- Ruiz, G. M., Fofonoff, P. y Hines, A. H. 1999. Non-indigenous species as stressors in estuarine and marine communities: assessing invasion impacts and interactions. *Limnology and Oceanography* 44: 950-972.
- Ruiz, G. M. y Carlton, J. T. 2003. *Invasive Species: vectors and management strategies*. Island Press, Estados Unidos.
- Ruppert, E. E. y Barnes, R. D. 1994. *Invertebrate Zoology*, Sexta edición. Saunders College Publishing, Harcourt Brace and Company, Estados Unidos.
- Salisbury, F. B. y Ross, C. W. 2000. *Fisiología de las plantas*. International Thomson Editores, España.
- Santos, E. A., Baldisseroto, B., Blanchini, A., Colares, E. P., Nery, L. E. M. y Manzoni, G. C. 1987. Respiratory mechanisms and metabolic adaptations of an intertidal crab, *Chasmagnathus granulata* (Dana, 1851). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology* 88: 21-25.
- Satumanatpan, S. y Keough, M. J. 1999. Effect of barnacles on the survival and growth of temperate mangrove seedlings. *Marine Ecology Progress Series* 181: 189-199.

- Satumanatpan, S. y Keough, M. J. 2001. Roles of larval supply and behavior in determining settlement of barnacles in a temperate mangrove forest. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 260: 133-153.
- Satumanatpan, S., Keough, M. J. y Watson, G. F. 1999. Role of settlement in determining the distribution and abundance of barnacles in a temperate mangrove forest. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 241: 45-66.
- Savoya, V. 2006. Influencia del tipo de sustrato en los parámetros de historia de vida de la especie introducida *Balanus glandula* en intermareales rocosos de Golfo Nuevo, Chubut. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional de la Patagonia. Puerto Madryn, Argentina.
- Savoya, V. y Schwindt, E. 2010. Effect of the substratum in the recruitment and survival of the introduced barnacle *Balanus glandula* (Darwin 1854) in Patagonia, Argentina. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 382: 125-130.
- Scarabino, V. 1977. Moluscos del golfo San Matías (provincia de Río Negro, República Argentina). Inventario y claves para su identificación. *Sociedad malacológica del Uruguay* 4: 177-285.
- Schmidt, A. L. y Scheibling, R. E. 2006. A comparison of epifauna and epiphytes on native kelps (*Laminaria* species) and an invasive alga (*Codium fragile* ssp. *tormentosoides*) in Nova Scotia, Canada. *Botanica Marina* 49: 315-30.
- Schubart, C. D., Basch, L. V. y Miyasato, G. 1995. Recruitment of *Balanus glandula* Darwin (Crustacea: Cirripedia) into empty barnacle tests and its ecological consequences. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 186: 143-181.
- Schwindt, E. 2007a. Especies introducidas. En: Boltovskoy, D. (ed.). *Atlas de Sensibilidad Ambiental de la Costa y el Mar Argentino*. Argentina.
- Schwindt, E. 2007b. The invasion of the acorn barnacle *Balanus glandula* in the southwestern Atlantic 40 years later. *Journal of the Marine Biological Association UK* 87: 1219-1225.
- Schwindt, E. 2009. Especies exóticas en el Mar Patagónico y sectores aledaños. En: Falabella, V., Campagna, C., y Croxall, J. (eds.). *Atlas del Mar Patagónico. Especies y Espacios*. Wildlife Conservation Society y BirdLife International. Argentina.
- Schwindt, E., Bortolus, A., Idaszkin, Y. L., Savoya, V. y Mendez, M. M. 2009. Salt marsh colonization by a rocky shore invader: *Balanus glandula* Darwin (1854) spreads along the Patagonian coast. *Biological Invasions* 11: 1259-1265.
- Schwindt, E., Bortolus, A. e Iribarne, O. 2001. Invasion of a reef-builder polychaete: its direct and indirect impacts on the native benthic community structure. *Biological Invasions* 3: 137-149.

- Schwindt, E., Iribarne, O. O. e Isla, F.I. 2004. Physical effects of an invading reef-building polychaete on an Argentinean estuarine environment. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 59: 109-120.
- Sellheim, K., Stachowicz, J. J. y Coates, R. C. 2010. Effects of a nonnative habitat-forming species on mobile and sessile epifaunal communities. *Marine Ecology Progress Series* 398: 69-80.
- Servicio de Hidrografía Naval (SHN). 2012. Tablas de marea. http://www.hidro.gov.ar/oceanografia/Tmareas/Form_Tmareas.asp.
- Shannon, C. E. y Weaver, W. 1949. *The mathematical theory of communications*. University of Illinois Press. Urbana, Estados Unidos.
- Signorelli, J. H. y Pastorino, G. 2011. Revision of the Magellanic Mactridae Lamarck, 1809 (Bivalvia: Heterodonta). *Zootaxa* 2757: 47-67.
- Simberloff, D. y Von Holle, B. 1999. Positive interactions of nonindigenous species: Invasional meltdown? *Biological Invasions* 1: 21-32.
- Simberloff, D. 2006. Invasional meltdown six years later- important phenomenon, unfortunate metaphor, or both? *Ecology Letters* 9: 912-919.
- Simon-Blecher, N., Granevitze, Z. y Achituv, Y. 2008. *Balanus glandula*: from North-west America to the west coast of South Africa. *African Journal of Marine Science* 30: 85-92.
- Silliman, B. y Bortolus, A. 2003 Underestimation of *Spartina* production in western Atlantic marshes: marsh invertebrates eat more than just detritus. *Oikos* 101: 549-554.
- Somero, G. N. 2002. Thermal physiology and vertical zonation of intertidal animals: optima, limits, and costs of living. *Integrative and Comparative Biology* 42: 780-789.
- Sousa, R., Gutiérrez, J. L. y Aldridge, D. C. 2009. Non-indigenous invasive bivalves as ecosystem engineers. *Biological Invasions* 11: 2367-2385.
- Southward, A. J., Burton, R. S., Coles, S. L., Dando, P. R., DeFelice, R., Hoover, J., Newman, W. A., Parnel, E. y Yamaguchi, T. 1998. Invasion of Hawaiian shores by an Atlantic barnacle. *Marine Ecology Progress Series* 165: 119-126.
- Spaletti, L., Blasi, A. y Matheos, S. 1986. Estudio composicional de Psefitas actuales de la Argentina y su significado tectónico. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 41: 356-366.
- Spivak, E. D. 2005. Los cirripedios litorales (Cirripedia, Thoracica, Balanomorpha) de la Región del Río de la Plata y las costas marinas adyacentes. En: Penchaszadeh, P. E. (ed.). *Invasores: Invertebrados exóticos en el Río de la Plata y la región marina aledaña*. Eudeba, Argentina. pp: 251-310.
- Spivak, E. D. 2010. The crab *Neohelice* (= *Chasmagnathus*) *granulata*: an emergent animal model from emergent countries. *Helgoland Marine Research* 64: 149-154.

- Spivak, E. D. y L'Hoste, S. G. 1976. Presencia de cuatro especies de *Balanus* en la costa de la Provincia de Buenos Aires. Distribución y aspectos ecológicos. Edición del autor. Mar del Plata, Argentina.
- Strong, J. A., Dring, M. J. y Maggs, C. A. 2006. Colonisation and modification of soft substratum habitats by the invasive macroalga *Sargassum muticum*. *Marine Ecology Progress Series* 321: 87–97.
- Sueiro, M. C., Bortolus, A. y Schwindt, E. 2011. Habitat complexity and community composition: Relationships between different ecosystem engineers and the associated macroinvertebrate assemblages. *Helgoland Marine Research* 65: 467-477.
- Sueiro, M. C., Bortolus, A. y Schwindt, E. 2012. The role of the physical structure of *Spartina densiflora* Brong. in structuring macroinvertebrate assemblages. *Aquatic Ecology* 46: 25-36.
- Sueiro, M. C., Bortolus, A., Schwindt, E. y Mendez, M. M. (en revisión). A native ecosystem engineer facilitates the invasion of a non-native ecosystem engineer.
- Sutherland, J. P. 1990. Recruitment regulates demographic variation in a tropical intertidal barnacle. *Ecology* 71: 955-972.
- Talley, T. S. y Crooks, J. A. 2007. Habitat conversion associated with bioeroding marine isopods. En: Cuddington, K., Byers, J., Hastings, A. y Wilson, W. (eds.) *Ecosystem engineers: plants to protists*. Academic Press, Nueva York. pp: 185-202.
- Talley, T. S., Crooks, J. A. y Levin, L. A. 2001. Habitat utilization and alteration by the burrowing isopod *Sphaeroma quoyanum* in California salt marshes. *Marine Biology* 138: 561-573.
- Thiel, M. y Ullrich, N. 2002. Hard rock versus soft bottom: the fauna associated with intertidal mussel beds on hard bottoms along the coast of Chile, and considerations on the functional role of mussel beds. *Helgoland Marine Research* 56: 21-30.
- Thompson, R. C., Wilson, B. J., Tobin, M. L., Hill, A. S. y Hawkins, S. J. 1996. Biologically generated habitat provision and diversity of rocky shore organisms at a hierarchy of spatial scales. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 202: 73-84.
- Torchin, M. E., Lafferty, K. D. y Kuris, A. M. 2002. Parasites and marine invasions. *Parasitology* 124: 137-151.
- Vallarino, E. A. y Elias, R. 1997. The dynamics of introduced *Balanus glandula* population in the Southwestern Atlantic rocky shores. The consequences on the intertidal community. *Marine Ecology* 18: 319-335.
- Van Dolah, R. F. 1978. Factors regulating the distribution and population dynamics of the amphipod *Gammarus palustris* in an intertidal salt marsh. *Ecological Monographs* 48: 191-217.

- Vinuesa, J. H. 2007. Molt and reproduction of the European green crab *Carcinus maenas* (Decapoda: Portunidae) in Patagonia, Argentina. *Revista de Biología Tropical* 55: 49-54.
- Wahl, M. 1989. Marine epibiosis I. Fouling and antifouling: some basic aspects. *Marine Ecology Progress Series* 58: 175–189.
- Wahl, M. 2008. Ecological lever and interface ecology: epibiosis modulates the interactions between host and environment. *Biofouling* 24: 427-438.
- Wallem, P. K., Jones, C. G., Marquet, P. A. y Jaksic, F. M. 2007. Identificación de los mecanismos subyacentes a la invasión de *Castor canadensis* (Rodentia) en el archipiélago de Tierra del Fuego, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 80: 309-325.
- Wallentinus, I. y Nyberg, C. D. 2007. Introduced marine organisms as habitat modifiers. *Marine Pollution Bulletin* 55: 323-332.
- Watson, D. I., O’Riordan, R. M., Barnes, D. K. A. y Cross, T. 2005. Temporal and spatial variability in the recruitment of barnacles and the local dominance of *Elminius modestus* Darwin in SW Ireland. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 63: 119-131.
- Wonham, M. J., O’Connor, M. y Harley, C. D. G. 2005. Positive effects of a dominant invader on introduced and native mudflat species. *Marine Ecology Progress Series* 289: 109-116.
- Wright, J. P. y Jones, C. G. 2006. The concept of organisms as ecosystem engineers ten years on: Progress, limitations, and challenges. *BioScience* 56: 203-209.
- Wright, J. P., C. G. Jones, y Flecker, A. S. 2002. An ecosystem engineer, the beaver, increases species richness at the landscape scale. *Oecologia* 132: 96-101.
- Wright, J. P., Flecker, A. S. y Jones, C. G. 2003. Local versus landscape controls on plant species richness in beaver meadows. *Ecology* 84: 3162-3173.
- Wu, R. S. S. 1981. The effect of aggregation on breeding in the barnacle *Balanus glandula* Darwin. *Canadian Journal of Zoology* 59: 890-892.
- Yamaguchi, T., Prabowo, R. W., Ohshiro, Y., et al. 2009. The introduction to Japan of the Titan barnacle, *Megabalanus coccopoma* (Darwin, 1854) (Cirripedia: Balanomorpha) and the role of shipping in its translocation. *Biofouling* 25: 325-333.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall, Inc., Estados Unidos.
- Zühlke, R. 2001. Polychaete tubes create ephemeral community patterns: *Lanice conchilega* (Pallas, 1766) associations studied over six years. *Journal of Sea Research* 46: 261-272.
- Zuloaga, F. y Morrone, O. 1999. Catálogo de las plantas vasculares de la República Argentina. II. Dicotyledoneae (Acanthaceae-Euphorbiaceae) y (Fabaceae-Zygophyllaceae). Missouri Botanical Garden, St. Louis, Estados Unidos.

Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) por el financiamiento para realizar mis estudios, que me permitió llegar a este día.

A la Universidad Nacional del Comahue por el respaldo académico.

Al Centro Nacional Patagónico por el apoyo institucional. A todo su personal y a aquellas personas que hicieron mi tarea más fácil sobre todo cuando las cosas no funcionaban, en especial a Pepe y al Bocha por salvarme más de una vez. A mis compañeros de oficina y a los del laboratorio por la ayuda, la compañía y los mates. Por hacer que el tiempo pase un poco más rápido.

A los miembros del jurado de Tesis: Dra. Claudia Bremec, Dr. Esteban Balseiro y Dr. Martín Núñez por el tiempo dedicado, sus aportes y valiosos comentarios que mejoraron este trabajo.

Al Grupo de Ecología en Ambientes Costeros, muy especialmente a las becarias y amigas del GEAC: Yani, Cruz, Pau y Vero; que me alentaron a seguir adelante cuando las cosas se ponían difíciles. A mis directores, por su colaboración en las diferentes etapas de esta tesis.

A la Administración de Áreas Protegidas de la Pcia. del Chubut y al Consejo Provincial de Ecología y Medio Ambiente de la Pcia. de Río Negro por permitirme acceder a los sitios para realizar las tareas de campo.

A todas las personas (amigos, colegas y familiares!) que me ayudaron en las campañas por la buena onda en el momento justo, cuando el cansancio se hacía duro. A Luciana Musmeci (y al carro que me salvó la vida) por la buena predisposición siempre. Un especial agradecimiento a Pablito J. Torres, Ayelén Tschopp y Ludmila Slimovich por la ayuda, también, en el laboratorio y por contagiarse un poco con el gusto por los cirripedios.

A todos los especialistas que amable y desinteresadamente colaboraron en la determinación taxonómica de los ejemplares.

A Lucho y Ceci, por los dibujos espectaculares! y por entusiasmarse con *mis* cirripedios.

Personalmente, este trabajo es un reconocimiento y un regalo para todas aquellas personas que me acompañan y me aguantan en la vida, con todo lo que eso significa.

Para mis padres, que siguen firmes ahí, sin importar la distancia, alentándome en todo lo que emprendo. Como cantamos en la cancha, *en las buenas y en las malas mucho más...*

Para Fer, por estar siempre con una sonrisa. Por enseñarme a ver la vida más fácil y porque ahora entiendo que cuando *no es para tanto* es porque realmente no vale la pena preocuparse por tantas cosas.

Para mis amigos, mi otra familia, esa que la vida nos deja elegir. Es un orgullo contar con ustedes, sin importar donde estén. Saberlos al lado mío hace mis días mucho más lindos y felices, incluso los difíciles.

¡Salud!

