

**CONTROLES *TOP-DOWN* Y *BOTTOM-UP* SOBRE EL CRECIMIENTO DE  
LA ESPONJA *Hymeniacidon perlevis* EN LA BAHÍA DE SAN ANTONIO,  
PATAGONIA ARGENTINA**

**Marello Buch, Bárbara Macarena**

Directora: **Dra. Gastaldi, Marianela**

Co-director: **Dr. Firstater, Fausto Nahuel**

Licenciatura en Biología Marina  
Escuela Superior de Ciencias Marinas  
Universidad Nacional del Comahue

2021



**CONTROLES *TOP-DOWN* Y *BOTTOM-UP* SOBRE EL CRECIMIENTO  
DE LA ESPONJA *Hymeniacidon perlevis* EN LA BAHÍA DE SAN  
ANTONIO, PATAGONIA ARGENTINA**

**Marello Buch, Bárbara Macarena**

Directora: **Dra. Gastaldi, Marianela**

Co-director: **Dr. Firstater, Fausto Nahuel**

Licenciatura en Biología Marina  
Escuela Superior de Ciencias Marinas  
Universidad Nacional del Comahue

2021



*A Fran, mi hermano*

## AGRADECIMIENTOS

*A mis directores, Dra. Marianela Gastaldi y Dr. Fausto Firstater, por introducirme en la investigación y guiarme en todo el proceso de la tesina. Por su acompañamiento, sus consejos, por estar dispuestos a ayudarme en todo momento e incentivar me a dar lo mejor de mí. ¡Muchas gracias Mari y Fausto!*

*A mi papá, por despertar en mí la curiosidad por la biología marina desde que era una niña.*

*A mi mamá, por creer en mí y siempre alentarme a cumplir mis sueños, por haberme contenido en los momentos más difíciles y enseñarme a no bajar los brazos.*

*A toda mi familia, por apoyarme en cada paso que di.*

*A Nico, por compartir de la mano todos estos años, por tu ternura y tu paciencia. Por sumarte a los muestreos y experimentos, ayudar en la fabricación del material experimental, por el registro fotográfico y mucho, mucho más. Un enorme gracias!*

*A Angie y Tino, mi familia del corazón, por recibirme en su casa desde el primer día en que llegué a San Antonio y hacerme sentir como una hija más.*

*A mis amigos, por las risas, las juntadas, los mates, los congresos y las palabras de aliento. En todos estos años aprendí y crecí junto a ustedes, en lo académico y también en lo personal. Compartirlo con ustedes hizo sin dudas que el camino sea mucho más divertido.*

*A Luli, Andre, Emi R, Pato, Eze, Agus, Tucu, Chimi, Mile, Emi F y Mariano R por su valiosa colaboración en el desarrollo de las distintas actividades que formaron parte de esta tesina, tanto a campo como en el laboratorio.*

*A la Lic. Giuliana Burgueño y al Dr. Juan Saad, por su ayuda en el laboratorio cada vez que lo necesité.*

*A Javier Klaich, por su predisposición y asesoramiento acerca de la utilización de Modelos Lineales Generalizados para el análisis de datos.*

*A la Dra. Mariza Abrameto del laboratorio de Contaminación Ambiental de la Universidad Nacional de Río Negro, por su amabilidad al recibirme y capacitarme en técnicas de medición de nutrientes en agua marina.*

*A la Ing. Paula Fava, por su predisposición a ayudarme, esclarecer mis dudas y guiarme en la preparación de soluciones y en los procedimientos para la medición de nutrientes en los laboratorios de la ESCiMar.*

*Y a toda la comunidad de la Escuela Superior de Ciencias Marinas, directivos, profesores, personal no docente y compañeros. Si hoy pudiera volver a elegir mi formación volvería a elegir esta hermosa carrera.*

*¡Muchas gracias!*

## RESUMEN

La dinámica trófica es central en ecología ya que es uno de los procesos que determina la distribución y abundancia de los organismos. Se reconocen dos mecanismos que intentan explicar la estructura de las tramas tróficas, los controles *top-down* y *bottom-up*. En la actualidad existe un debate aún no saldado acerca del aporte relativo de ambos en la estructuración y funcionamiento de las comunidades marino-costeras. Si bien existen evidencias acerca de la importancia relativa de los controles *top-down* y *bottom-up* en el crecimiento y abundancia de esponjas en ambientes tropicales, aún se desconoce cómo estos controles intervienen sobre las poblaciones en sistemas templados.

*Hymeniacidon perlevis* (Montagu, 1814) es una esponja de crecimiento rápido, muy abundante en el intermareal y submareal somero de la Bahía de San Antonio (Rio Negro, Argentina). Para poner a prueba la hipótesis de que el crecimiento de *H. perlevis* se encontraría principalmente regulado por la concentración de recursos tróficos, independientemente de la depredación, se llevaron a cabo muestreos y experimentos *in situ* en dos canales de marea de la Bahía de San Antonio, uno de ellos enriquecido con nutrientes de origen antrópico provenientes de la ciudad de San Antonio Oeste y el otro, aislado de la ciudad y con concentraciones bajas de nutrientes. En cada canal se analizó la abundancia de consumidores y la presión de consumo sobre *H. perlevis* (factor *top-down*), se evaluó la concentración de recursos tróficos para la esponja (factor *bottom-up*) y se estudió su efecto sobre en la abundancia de *H. perlevis*. Finalmente, se evaluó el efecto relativo de los controles *top-down* y *bottom-up* en el crecimiento individual de *H. perlevis* mediante un experimento factorial de exclusión de consumidores en ambos canales.

Se observó que el crecimiento y la abundancia de *H. perlevis* fueron mayores en el canal con mayor concentración de recursos tróficos. La abundancia de *H. perlevis* estuvo principalmente explicada por la concentración de nitrato en el agua (23.3% de explicación de la varianza), y en menor medida por el fosfato y los sólidos en suspensión (23.9% y 24.65% de explicación de la varianza). Por otro lado, los consumidores parecen no tener un efecto significativo sobre el crecimiento individual de la esponja. Este es el primer estudio realizado en un sistema templado, donde se encontró un efecto relativo mayor del control *bottom-up* en el crecimiento de la esponja *H. perlevis*.

Palabras clave: abundancia, consumidores, crecimiento, recursos tróficos, sistemas templados.

## ABSTRACT

The trophic dynamic is central in ecology as it is one of the processes that determines the distribution and abundance of organisms. Two mechanisms have attempted to explain the structure of food webs, the *top-down* and *bottom-up* controls. At present there is still an open debate about the relative contribution of these controls on the structuring and functioning of marine coastal communities. Although there is evidence about the relative importance of *top-down* and *bottom-up* controls on the growth and abundance of sponges from tropical environments, it is still unknown how these controls interact on populations from temperate systems.

*Hymeniacidon perlevis* (Montagu, 1814) is a fast growing sponge, very abundant in the intertidal and the shallow subtidal of the San Antonio Bay (Rio Negro, Argentina). To test the hypothesis that, regardless of predation, the growth of *H. perlevis* would be mainly regulated

by the concentration of trophic resources samplings and *in situ* experiments were carried out at two tidal channels of San Antonio Bay, one of them enriched with anthropogenic nutrients from San Antonio Oeste city, and the other, isolated from the city and with lower nutrients concentrations. At each channel, I analyzed the abundance of consumers and the consumption pressure over *H. perlevis* (*top-down* factor), the concentration of trophic resources for the sponge (*bottom-up* factor) and its effect on the abundance of *H. perlevis*. Finally, the relative effects of *top-down* and *bottom-up* controls on individual growth of *H. perlevis* was assessed with a factorial experiment of consumer exclusion at both channels.

The growth and abundance of *H. perlevis* were found to be higher in the channel with higher concentration of trophic resources. The abundance of *H. perlevis* was mainly explained by the nitrate concentration (23.3% explanation of the variance), and to a lesser extent by phosphate and suspended solids (23.9% and 24.65% explanation of the variance). On the other hand, consumers seem to have no significant effect on sponge individual growth. This is the first study carried out in a temperate environment, where a greater relative effect of *bottom-up* control was found on the growth of the sponge *H. perlevis*.

Keywords: abundance, consumers, growth, trophic resources, temperate systems.



# ÍNDICE

<b>1. INTRODUCCIÓN</b>	10
1.1. Objetivos, hipótesis y predicciones	15
<b>2. MATERIALES Y MÉTODOS</b>	17
2.1. Área de estudio	17
2.2. Análisis de recursos tróficos	18
2.3. Análisis de consumidores	20
2.3.1. Abundancia de potenciales consumidores de <i>H. perlevis</i>	20
2.3.2. Identificación de potenciales consumidores de <i>H. perlevis</i>	21
2.3.3. Evaluación de la presión de consumo sobre <i>H. perlevis</i>	22
2.4. Abundancia de <i>H. perlevis</i>	23
2.5. Estudio experimental: crecimiento individual de <i>H. perlevis</i>	24
<b>3. RESULTADOS</b>	28
3.1. Análisis de recursos tróficos	28
3.2. Análisis de consumidores	33
3.2.1. Abundancia de potenciales consumidores de <i>H. perlevis</i>	33
3.2.2. Identificación de potenciales consumidores de <i>H. perlevis</i>	36
3.2.3. Evaluación de la presión de consumo sobre <i>H. perlevis</i>	38
3.3. Abundancia de <i>H. perlevis</i>	39
3.4. Estudio experimental: crecimiento individual de <i>H. perlevis</i>	41
3.4.1. Experimento 1	41
3.4.2. Experimento 2	46
<b>4. DISCUSIÓN</b>	49
<b>5. BIBLIOGRAFÍA</b>	56

# 1. INTRODUCCIÓN

La dinámica trófica es central en ecología ya que es uno de los procesos que determina la distribución y abundancia de los organismos (Power 1992). En la actualidad se reconocen dos mecanismos que intentan explicar la estructura de las tramas tróficas. Una de ellas, conocida como control desde la base o *bottom-up*, plantea que la regulación está dada principalmente por la disponibilidad de recursos y, en consecuencia, los niveles tróficos superiores se encuentran regulados por la disponibilidad de los niveles más basales; mientras que la otra corriente, el control desde la cima o *top-down*, plantea que las interacciones tróficas como la depredación o la herbivoría regulan la abundancia de los niveles tróficos inferiores (Leroux & Loreau 2015). El control *bottom-up*, se refiere a los factores que, directa o indirectamente, modifican la estructura de las comunidades desde los niveles tróficos más bajos (por ej. productores primarios). Entre estos factores se encuentran la disponibilidad de nutrientes y factores físicos como la velocidad del flujo de agua (Trussell et al. 2006). Los nutrientes, en particular el nitrógeno y el fósforo, son considerados factores limitantes en muchos ecosistemas marinos, que pueden ejercer un control en los niveles tróficos inferiores y luego propagarse hacia arriba por la red trófica, determinando las abundancias, las interacciones planta-herbívoro y la distribución de los organismos (Valiela et al. 1997). Por el contrario, el control *top-down* se refiere a procesos en los cuales la estructura de los niveles tróficos más bajos depende, directa o indirectamente, de las actividades tróficas de los niveles superiores (Menge 1992; Nielsen & Navarrete 2004; Bracken & Stachowicz 2007).

Las comunidades bentónicas marinas son comúnmente reguladas por consumidores (Duffy & Hay 2001; Steneck & Sala 2005). Sin embargo, la disponibilidad de nutrientes y el reclutamiento larval son factores *bottom-up* que afectan su estructura y función (Burkepile &

Hay 2006), y son a su vez vistos como las principales fuerzas que determinan el resultado de los controles *top-down* (Lesser 2006). En la actualidad existe un debate creciente sobre el aporte relativo de ambos controles, *top-down* y *bottom-up*, en la estructuración y funcionamiento de las poblaciones y comunidades marino-costeras (Hillebrand 2002; Masterson et al. 2008; Pawlik et al. 2018).

Las esponjas (*Phylum Porifera*) constituyen un componente numéricamente importante de los sistemas bentónicos, con una amplia distribución que abarca desde ambientes tropicales a polares (Bell 2008a). Estas desempeñan un rol crucial en las redes alimenticias debido a su capacidad para acoplar la productividad de la columna de agua con la producción secundaria del bentos, al convertir carbono planctónico en biomasa disponible para otros niveles tróficos (Lesser 2006; Trussell et al. 2006). Además, las esponjas proporcionan diversas funciones ecosistémicas, como la absorción de nitrógeno y dióxido de carbono -a través de su relación simbiótica con una gran diversidad de microorganismos entre los que destacan cianobacterias y dinoflagelados (ver Wulff 2006)-, la producción de metabolitos de importancia farmacológica y una eficiente capacidad de filtración, retención y digestión de material particulado a través de su sistema acuífero, pudiendo remover virus, bacterias, cianobacterias, levaduras, flagelados, diatomeas, ciliados y detrito de la columna de agua (Reiswig 1971; Hay 1996; Pile et al. 1996; Diaz & Ward 1997; Fu et al. 2006; Maldonado et al. 2010). También proveen refugio o alimento para otros organismos y actúan como agentes de disturbio biológico producto de los eventos de crecimiento y regresión estacional de su tamaño corporal, creando espacios libres para el asentamiento de organismos competitivamente inferiores en los momentos de regresión corporal (Wulff 2006; Bell 2008a).

Algunos autores concuerdan en que las poblaciones de esponjas se estructuran principalmente por controles *bottom-up*. En estos estudios, realizados principalmente en

arrecifes coralinos tropicales, se encontraron mayores tasas de crecimiento de las esponjas *Callyspongia vaginalis*, *Agelas conifera* y *Aplysina fistularis* con el aumento de la concentración de alimento particulado (i.e. picoplancton) en el gradiente de profundidad (Lesser 2006; Trussell et al. 2006). Asimismo, los nutrientes disueltos como amonio, nitratos, nitritos y fosfatos podrían ser determinantes en el crecimiento de las esponjas al promover la alimentación por dos vías. La primera es la alimentación heterotrófica por filtración, al conducir a un aumento en la productividad fitoplanctónica y por ende, del material particulado disponible para la esponja (Bainbridge et al. 2012). La segunda, sostiene que los nutrientes disueltos podrían promover una alimentación autotrófica a partir de la translocación de compuestos desde los simbiontes fotosintéticos asociados (Cheshire & Wilkinson 1991; Freeman & Thacker 2011). En este sentido, las cianobacterias podrían tener un rol determinante en este mecanismo dado que, entre otros microorganismos asociados con las esponjas, son los simbiontes fotosintéticos predominantes en esponjas que habitan ambientes tropicales y templados, reconociéndose una variedad de interacciones simbióticas entre ellos que abarcan el mutualismo, comensalismo y también parasitismo (Wulff 2006; Alex et al. 2012; Thacker & Freeman 2012).

Debido a una creciente presión antrópica, la carga de nutrientes en sistemas costeros ha aumentado (Reed & Harrison 2016). Estudios previos señalan una mayor abundancia de esponjas en sitios enriquecidos con nutrientes (Bell 2008b; Wulff 2012). Sin embargo, un trabajo reciente realizado en acuario reveló que el crecimiento o la condición de las esponjas *Carteriospongia foliascens*, *Cliona orientalis*, *Cymbastella coralliophila*, *Ircinia ramosa* y *Stylissa flabelliformis* no es afectado luego del enriquecimiento del agua con nutrientes agrícolas (fertilizantes NPK; Ramsby et al. 2020).

En contraposición a aquellos autores que señalan al control *bottom-up* como regulador principal de las poblaciones de esponjas, otros argumentan que, en ambientes tropicales, el crecimiento de las poblaciones de esponjas está regulado únicamente por controles *top-down* (Pawlik et al. 2013). Estos autores encontraron que las esponjas *Callyspongia vaginalis*, *C. armiguera*, *Iotrochota birotulata*, *Amphimedon compressa* y *Aplysina cauliformis* presentan mayores tasas de crecimiento al ser incubadas en ausencia de consumidores, independientemente de la abundancia o disponibilidad de alimento particulado en el gradiente de profundidad. Los principales consumidores de esponjas en ambientes tropicales son los vertebrados, entre ellos se destacan los peces de arrecife y las tortugas marinas (Wulff 2006). Por el contrario, en ambientes templados los principales consumidores de esponjas reconocidos hasta la actualidad son invertebrados, como algunos opistobranquios, asteroideos, equinoideos, crustáceos y poliquetos endobiontes (Guida 1976; Wulff 2006; Schejter 2014).

Si bien existen evidencias sobre la importancia relativa de los controles *bottom-up* y *top-down* en el crecimiento y abundancia de las esponjas en ambientes tropicales (Lesser 2006; Trussell et al. 2006; Lesser & Slattery 2013; Pawlik et al. 2013), aún se desconoce cómo estos factores intervienen sobre las poblaciones de esponjas en sistemas templados, tanto en profundidad como en sitios submareales someros e intermareales. Más aún, son escasos los trabajos que evalúan, en simultáneo, el efecto de la concentración de recursos tróficos particulados o disueltos y la depredación, en la estructuración de las poblaciones de esponjas en ambientes tanto tropicales como templados (ver Wulff 2017).

*Hymeniacidon perlevis* (Montagu, 1814) perteneciente a la Clase Demospongiae, Familia Halichondriidae, es una esponja de amplia distribución en los océanos Atlántico y Pacífico (ver Alex et al. 2012 y Longo et al. 2010; van Soest et al. 2021). Su registro más austral en el Atlántico Sudoccidental es en la Bahía de San Antonio (BSA), en el noreste de la Patagonia

Argentina (Gastaldi et al. 2018). Es frecuentemente encontrada en cuencas cerradas o semicerradas y en aguas marinas contaminadas como zonas portuarias (Longo et al. 2010). Esta especie se alimenta de microbios (por ej. bacterias y levaduras; ver Maldonado et al. 2010) y es reconocido su potencial biorremediador dada su elevada capacidad de remoción por filtración y posterior digestión por fagocitosis de diversos microbios patógenos para la fauna marina, como también para humanos (por ej. *Vibrio anguillarum II*, *Escherichia coli*; Fu et al. 2006; Longo et al. 2010; Maldonado et al. 2010). Además, presenta una gran diversidad de simbioses fotosintéticas (cianobacterias; Alex et al. 2012). En relación a los consumidores, aún se desconoce qué organismos depredan sobre *H. perlevis* a lo largo del rango de distribución de la especie (Bell 2008a).

De las ocho especies de esponjas descritas para la BSA, *H. perlevis* es la más abundante (Gastaldi et al. 2016, 2018, Figura 1A). Se encuentra en el intermareal y submareal somero y presenta un patrón de abundancia estacional, con máximos y mínimos durante las estaciones de otoño y primavera, respectivamente (Gastaldi et al. 2016). Es de crecimiento rápido ( $9.3 \pm 6.1$  % día<sup>-1</sup> en cobertura en verano) y puede alcanzar dimensiones de hasta 30 cm de diámetro y 10 cm de alto (Gastaldi et al. 2018). La forma corporal es masiva (o de cojín), su coloración predominante en la bahía es naranja – amarillento, aunque pueden encontrarse especímenes de color amarillo (pálido o intenso) y verde pálido (Longo et al. 2010; Gastaldi et al. 2018). Posee un sistema esquelético compuesto por espículas silíceas monoaxónicas, y espongina en menor proporción. Sus espículas son estilos lisos, rectos o levemente curvos, y de 110-404 μm de longitud (Figura 1B). Esta característica morfométrica posibilita su identificación entre el grupo de especies más abundantes encontradas en la BSA (ver Gastaldi et al. 2018).



**Figura 1.** *Hymeniacidon perlevis* (A; flecha blanca). Imagen tomada en el submareal de la Bahía de San Antonio. Estilo de *H. perlevis* (B), imagen tomada de Gastaldi 2016; escala 100  $\mu\text{m}$ .

### 1.1. Objetivos, hipótesis y predicciones

Estudios previos mostraron una mayor densidad de herbívoros en un canal enriquecido con nutrientes de origen antrópico (canal SAO) respecto de un canal no enriquecido o control (canal CTL) de la BSA (Martinetto et al. 2010, 2011). Esta mayor densidad de herbívoros en el canal SAO, podría sostener a su vez, una mayor abundancia de consumidores de niveles tróficos superiores que consuman la esponja. Por otro lado, *Hymeniacidon perlevis* presenta una mayor abundancia en el canal SAO respecto del CTL (Gastaldi y Firstater obs. pers.). Entonces, la hipótesis general es que la población de *H. perlevis* se encontraría principalmente regulada por un control *bottom-up*, a través de la concentración de recursos tróficos particulados y disueltos (materia orgánica, sólidos totales en suspensión, fitoplancton, nitrato, nitrito y fosfato) en el ambiente, independientemente de la depredación. Se predice que: 1) la concentración de recursos tróficos disueltos (nitrato, nitrito y fosfato) y particulados (sólidos

totales, materia orgánica y clorofila a, como proxy de la abundancia fitoplanctónica) en la columna de agua, será mayor en el canal SAO que en el CTL; 2) la abundancia y riqueza de consumidores será mayor en el canal SAO respecto del CTL; 3) la cobertura de *H. perlevis* será mayor en el canal SAO respecto del CTL, aumentando conforme aumente la concentración de recursos tróficos; 4) el crecimiento individual de *H. perlevis* (en términos de biomasa, cobertura y volumen) será mayor en el canal SAO, respecto del CTL, independientemente de la depredación.

El objetivo general de este trabajo es evaluar la importancia relativa de los controles *top-down* y *bottom-up* en la regulación del crecimiento y abundancia de *H. perlevis* en la BSA. Los objetivos particulares son:

1. Cuantificar y comparar la concentración de recursos tróficos presentes en la columna de agua de los sitios de estudio (canales de la BSA).
2. Identificar y cuantificar los potenciales consumidores de *H. perlevis* en ambos canales, y comparar la presión de consumo sobre la esponja.
3. Evaluar la relación entre la concentración de recursos tróficos y la abundancia de *H. perlevis*.
4. Evaluar el efecto relativo de los canales con alta y baja concentración de recursos tróficos y de la depredación, en el crecimiento individual de *H. perlevis*.



## 2. MATERIALES Y MÉTODOS

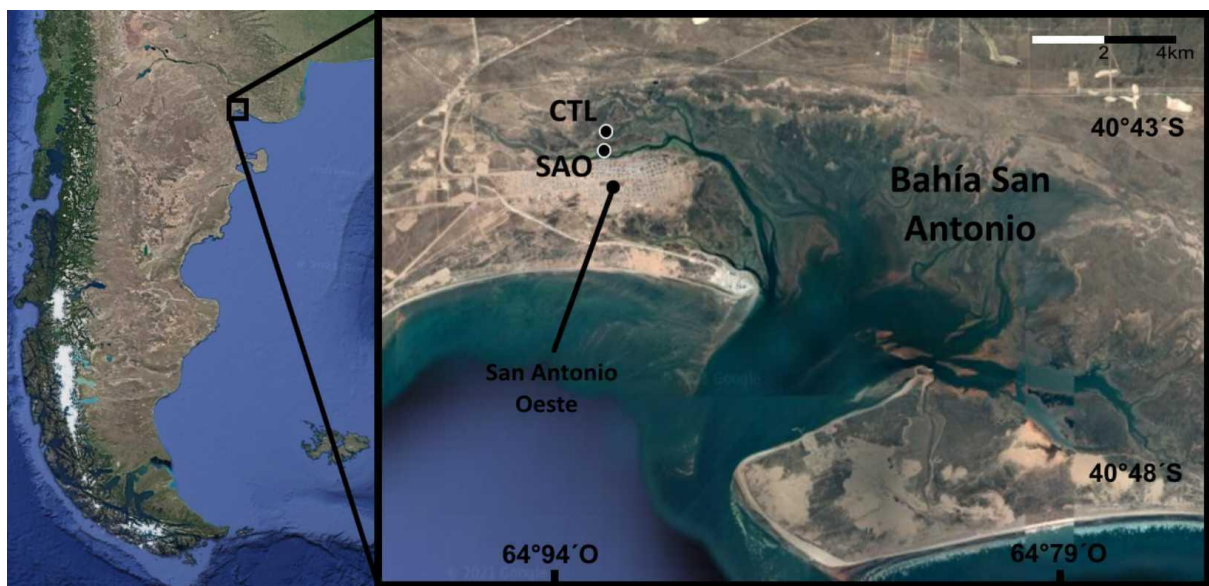
### 2.1. Área de estudio

La BSA, localizada al norte de la Patagonia Argentina (40° 46'S, 64° 54'O), es un cuerpo de agua marina de 129 km<sup>2</sup>, hipersalino, dominado por corrientes de marea con régimen semidiurno y macromareal (Perier 1994, Martinetto et al. 2011). La BSA recibe el aporte continuo de nutrientes a través de aguas subterráneas enriquecidas con nitrógeno (88.6 μmol L<sup>-1</sup> de nitrógeno inorgánico disuelto; Teichberg et al. 2010) provenientes de la ciudad de San Antonio Oeste (~16265 habitantes; INDEC<sup>1</sup> censo 2010), que percolan directamente desde los pozos sépticos de las casas al canal que rodea la ciudad (SAO; Martinetto et al. 2010). Además, los efluentes provenientes de emprendimientos industriales (i.e. fábricas de procesamiento de pescado), situados a orillas de la parte más interna del canal SAO, son vertidos directamente al canal (Martinetto et al. 2011).

Para responder a los objetivos planteados, se realizaron muestreos y experimentos *in situ* en dos canales de marea de la BSA, paralelos entre sí. El canal SAO (40°43'37"S, 64°56'54"O) contiguo a la ciudad y enriquecido con nutrientes; y el canal control (CTL, 40°43'16"S, 64°56'49"O) alejado de la ciudad y separado del canal anterior por una barrera natural que lo aísla del aporte de nutrientes antrópicos provenientes de la ciudad (Figura 2). Por otra parte, tanto el pH como la concentración de oxígeno disuelto son mayores en el canal SAO (Martinetto et al. 2011). Sin embargo, estos canales no presentan diferencias en otras variables como la temperatura del agua, salinidad, velocidad de corriente y composición del sustrato (barro, guijarros y restos de conchas de caracoles y valvas de mejillines; García et al. 2010; Martinetto et al. 2011; Fricke et al. 2016).

---

<sup>1</sup> INDEC - Instituto Nacional de Estadística y Censos de la República Argentina: [www.indec.gov.ar](http://www.indec.gov.ar)



**Figura 2.** Imagen satelital de la Bahía de San Antonio, situada al norte de la Patagonia Argentina. Identificación de los canales: SAO (enriquecido con nutrientes provenientes de la ciudad de San Antonio Oeste) y CTL (aislado del aporte de nutrientes), donde se desarrollaron los muestreos y experimentos *in situ*.

## 2.2. Análisis de recursos tróficos

Para el estudio de la concentración de recursos tróficos particulados y disueltos presentes en la columna de agua de los canales, se tomaron muestras de agua durante la bajamar (6 litros; n=3 por canal), con una frecuencia mensual durante un año (julio 2018 a junio 2019). Las muestras fueron transportadas inmediatamente al laboratorio, donde se procesaron para obtener la concentración de clorofila a, sólidos totales, materia orgánica y nutrientes disueltos (nitrato, nitrito y fosfato). El contenido de clorofila a (Chl a;  $\mu\text{g L}^{-1}$ ; corregido por feopigmentos) se obtuvo a partir del análisis del material colectado luego de filtrar dos litros de la muestra (filtros GF/F, 47 mm de diámetro y 0.7  $\mu\text{m}$  de poro). Los filtros con el material colectado se preservaron a  $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$  en oscuridad hasta su procesamiento, para favorecer la ruptura de las paredes celulares y permitir una mejor extracción de la clorofila. La extracción se realizó a  $-4\text{ }^{\circ}\text{C}$  con etanol (96%) por un periodo de 16 horas en oscuridad y luego se

determinó la concentración de Chl a por espectrofotometría (665 y 750 nm, Espectrofotómetro Persee T7S). La corrección para feopigmentos se realizó mediante la adición de HCl (1 N), utilizando las ecuaciones de Marker et al. (1980). Adicionalmente, se filtraron dos litros de la muestra, y el material particulado retenido en el filtro se utilizó para la cuantificación de sólidos totales en suspensión y materia orgánica. El contenido de sólidos totales (ST;  $\text{mg L}^{-1}$ ) se obtuvo luego del secado de los filtros a 60 °C por 72 horas. Posteriormente los filtros se calcinaron a 500 °C por un período de 5 horas para la eliminación de la materia orgánica y obtención de la materia inorgánica (MI:  $\text{mg L}^{-1}$ ). El contenido de materia orgánica (MO;  $\text{mg L}^{-1}$ ) se calculó como la diferencia entre el peso del filtro seco y calcinado. El agua obtenida de las filtraciones para la obtención de Chl a y ST, se utilizó para el análisis de nitrato ( $\text{NO}_3^-$ ), nitrito ( $\text{NO}_2^-$ ) y fosfato ( $\text{PO}_4^{-3}$ ) disueltos mediante métodos fotométricos (o colorimétricos) por espectrofotometría UV Visible. Para obtener la concentración de cada uno de los nutrientes (en  $\mu\text{mol L}^{-1}$ ), primero se construyeron las curvas de calibración para cada uno con soluciones patrón de concentraciones conocidas ( $\text{KNO}_3$ ,  $\text{NaNO}_2$ ,  $\text{KH}_2\text{PO}_4$  para la lectura de  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{NO}_2^-$  y  $\text{PO}_4^{-3}$ , respectivamente). Finalmente, la concentración se obtuvo a través de la relación entre las absorbancias y la concentración, siguiendo la metodología detallada en APHA (2012). Además, se colocó un termo botón en cada canal para registrar la temperatura del agua cada 90 minutos, durante el periodo de estudio. Sin embargo, por daños en los dispositivos sólo se obtuvieron datos de temperatura para el canal SAO durante los meses de octubre 2018 a junio 2019, por lo cual esta variable no fue incluida en los análisis.

Las diferencias en la concentración de los distintos recursos tróficos (Chl a, ST, MO,  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{NO}_2^-$  y  $\text{PO}_4^{-3}$ ) entre canales a lo largo del tiempo se evaluaron con ANOVA de dos vías, con las variables independientes *Mes* y *Canal* como factores fijos. Se realizó la prueba *post-hoc*

Tukey cuando hubo efectos principales o de la interacción. A diferencia de los supuestos de independencia y homogeneidad de varianzas, el supuesto de normalidad no fue alcanzado para ninguna de las variables medidas. De todos modos se realizaron test paramétricos dada la robustez de este test ante la falta de normalidad (Quinn & Keough 2002).

## **2.3. Análisis de consumidores**

### **2.3.1. Abundancia de potenciales consumidores de *H. perlevis***

Se realizaron muestreos dirigidos a diferentes grupos de organismos para el análisis de los potenciales consumidores de *H. perlevis*. Los mismos se realizaron durante la bajamar y estuvieron dirigidos a *peces*, comunidad del *bentos* y *cangrejos*. Dada la movilidad de los cangrejos, los muestreos se realizaron siguiendo una metodología diferente a la utilizada para el *bentos*. Estos tres grupos fueron elegidos en base a búsquedas en literatura específica del estudio de consumidores de esponjas para climas tropicales y templados (ver Randall & Hartman 1968; Guida 1976; Wulff 2006, 2012; Padilla Verdín et al. 2010; Pawlik et al. 2013; Belmonte et al. 2015). Las muestras de *bentos* y *cangrejos* se tomaron durante el mes de junio de 2019, con *cores* cilíndricos (10 cm de diámetro; n=10 por canal) y *quadrats* (0.25m<sup>2</sup>; n=10 por canal), respectivamente. El muestreo de *peces* se realizó en mayo de 2019 con una red costera de 25 m de largo, a través de arrastres de distancias fijas (10 m) paralelos a la costa, hasta obtener un mínimo de 100 individuos por canal. Si bien se reconoce que la abundancia de los posibles consumidores de *H. perlevis* podría variar estacionalmente, para cada grupo (*bentos*, *cangrejos* y *peces*) pudo realizarse un único muestreo durante la estación de otoño. Los organismos se identificaron al menor nivel taxonómico posible mediante la utilización de guías y material de identificación taxonómica (de Buen 1953; Fauchald 1977; Rozbaczylo 1980; Boschi 1992; Cortés & Narosky 1997; Dyer 1997, 2006; Boschi & Cousseau 2004), se

registraron sus abundancias y se preservaron en etanol (70%) hasta su posterior procesamiento. Las muestras de *bentos* y *cangrejos* se revisaron en su totalidad, mientras que la identificación y determinación de la composición específica de *peces* para cada canal se realizó a partir de una sub muestra de 100 individuos.

### 2.3.2. Identificación de potenciales consumidores de *H. perlevis*

La identificación de los consumidores de *H. perlevis*, se realizó a través de la identificación y cuantificación de espículas correspondientes a *H. perlevis* en los tractos digestivos de los organismos (*peces*, *bentos* y *cangrejos*), luego de digerirlos en un medio ácido. Del total de organismos colectados por taxón y canal, se registró el peso de 10 individuos elegidos al azar (cuando el número de individuos colectados por taxón fue menor, se consideraron todos los individuos), y se digirieron con ácido nítrico (15.7 N) para la remoción del remanente orgánico y calcáreo (Guida 1976). Los individuos pequeños (< 1 cm), como poliquetos e isópodos, se digirieron en su totalidad, mientras que en el caso de organismos mayores y con partes duras, las digestiones se realizaron utilizando las partes blandas (por ej. en lapas) o todo el tracto digestivo (por ej. en peces y cangrejos). Para cada digestión se utilizó un único individuo, o el tracto digestivo proveniente de un único individuo, obteniendo un máximo de 10 réplicas de digestiones por taxón. Para facilitar la digestión, los tubos de ensayo con ácido se colocaron en un sonicador a 60 °C. El residuo inorgánico limpio se obtuvo luego de sucesivos lavados en una centrífuga (1500 rpm durante 5 minutos), que consistieron en dos lavados con agua potable y dos con etanol (96%; Hajdu et al. 2011). Las muestras de las digestiones limpias se secaron en estufa y luego se agregó un volumen conocido de agua destilada (1 mL). Finalmente, se realizaron preparados frescos a

partir de una alícuota, en los que se identificaron y cuantificaron las espículas silíceas de *H. perlevis* bajo microscopio (Nikon Eclipse E200).

Dado que algunos organismos pueden ingerir espículas desde el sedimento o al alimentarse de detritos (Guida 1976) se consideró, de manera arbitraria, que hubo consumo efectivo de *H. perlevis* cuando el porcentaje de incidencia de espículas por taxón fue mayor al 50%. Es decir, cuando al menos el 50% de los individuos digeridos de cada taxón y canal, presentaron estilos, independientemente del número de estilos registrados por muestra. Este criterio para evaluar el consumo puede considerarse conservador respecto de otros trabajos de análisis de dieta (ver Dragovich 1970; Tayler 1972; Perier 1994).

### 2.3.3. Evaluación de la presión de consumo sobre *H. perlevis*

Para determinar qué consumidores ejercen una mayor presión de consumo sobre la esponja, y dada la heterogeneidad entre los organismos consumidores en relación al tamaño corporal, cantidad de espículas registradas, densidad y disponibilidad de la presa en cada canal y mes muestreado, se construyó un índice de presión de consumo (IPC) que sintetiza los distintos parámetros en un único valor adimensional. Se calculó el IPC de cada taxón considerado como consumidor de la esponja (incidencia  $\geq 50\%$ ) para cada canal por separado, de la siguiente manera:

$$IPC_i = \left( \frac{\left( \frac{E_i}{Pe_i} \right) \times D_i}{Cob} \right)$$

Donde,  $IPC_i$  representa la presión de consumo ejercida por el taxón  $i$  sobre *H. perlevis*.  $E_i$  refiere al número medio de estilos registrado por individuo digerido;  $Pe_i$  es el peso medio de los individuos (mg) y  $D_i$  refiere a la densidad de los consumidores expresada en número de

individuos  $m^{-2}$ . *Cob* representa la cobertura media de *H. perlevis* (expresada en  $m^2$ ) para el canal en el mes correspondiente al muestreo de los consumidores. El índice puede tomar valores de 0 a  $+\infty$  y permite rankear a los consumidores desde los que ejercen menor a mayor presión de consumo sobre la esponja. No obstante, el índice no determina si el consumidor tiene un efecto significativo en el crecimiento o en la abundancia de la esponja, o el grado de preferencia del consumidor por la esponja. Con el objetivo de evaluar el IPC, o presión de consumo total por canal, para los grupos *bentos*, *cangrejos* y *peces*, se sumaron los IPC de cada grupo y canal y posteriormente se rankearon y analizaron visualmente.

## **2.4. Abundancia de *H. perlevis***

Para evaluar la variación de la cobertura de *H. perlevis* entre canales y a lo largo del tiempo, se realizó un muestreo durante un año, con una frecuencia mensual (julio 2018 – junio 2019). El muestreo consistió en el registro fotográfico de la cobertura de *H. perlevis* en el submareal somero de cada canal durante la bajamar utilizando *quadrats* ( $0.25m^2$ ,  $n=10$  por canal). Se utilizó el software ImageJ para el análisis de las imágenes.

Ante la ausencia de homogeneidad de varianzas y normalidad en la distribución de los datos, las diferencias en la cobertura de *H. perlevis* entre canales y meses, se analizó con el test no paramétrico Scheirer Ray Hare Test (Scheirer et al. 1976; Sokal & Rohlf 1995) equivalente al ANOVA de dos vías, con las variables independientes *Mes* y *Canal* como factores fijos. Se testeó la hipótesis nula de no diferencias entre tratamientos.

Mediante Modelos Lineales Generalizados (MLGs) se estudió el efecto de la concentración de los recursos tróficos disueltos y particulados, presentes en la columna de agua de ambos canales, sobre la cobertura de *H. perlevis*. También se incluyó en el análisis a

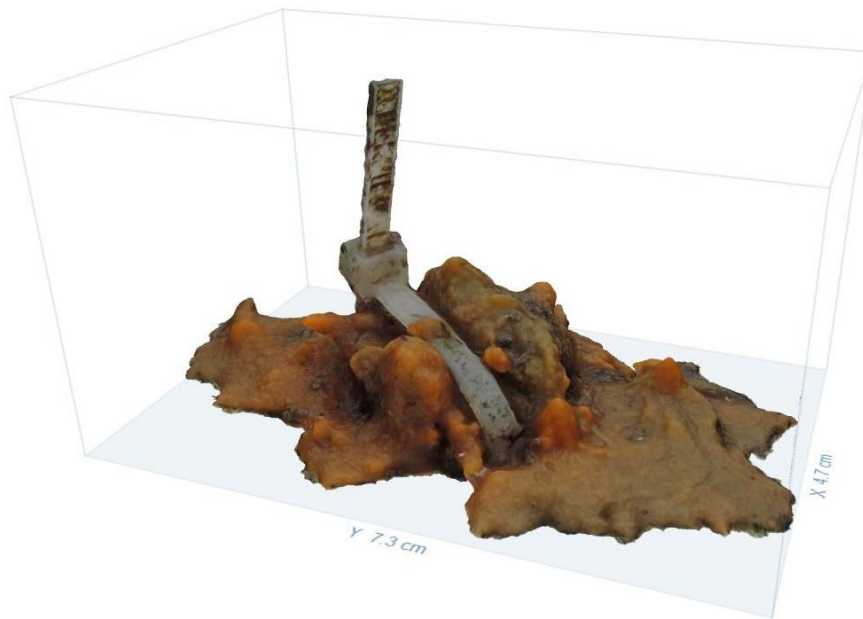
los factores *Mes* y *Canal*. Se evaluaron 18 modelos entre los que se contemplaron tanto efectos aditivos como de interacción entre las variables utilizadas (ver Tabla 4). Se utilizó una distribución del error Binomial Negativa y una función de enlace log. La selección de modelos se basó en el criterio de información de Akaike corregido para muestras pequeñas (AICc), y se eligieron como mejores modelos aquellos donde la diferencia entre cada valor de AICc con el menor valor de AICc fue menor a 2 (Delta AICc; Anderson & Burnham 2004).

## **2.5. Estudio experimental: crecimiento individual de *H. perlevis***

Para testear si existen diferencias en el crecimiento de *H. perlevis* en relación a la depredación y/o a la concentración de recursos tróficos presentes en la columna de agua de ambos canales, y conocer su efecto relativo, se realizaron simultáneamente experimentos en ambos canales, manipulando la presencia de consumidores. Para ello, inicialmente se colectaron esponjas del canal SAO y se fraccionaron hasta obtener 120 fragmentos con un tamaño estandarizado. Adicionalmente, se estandarizó el tamaño de diez esponjas que se utilizaron para calcular los valores iniciales de cobertura ( $\text{cm}^2$ ), volumen ( $\text{cm}^3$ ), peso seco, de la materia inorgánica y de la materia orgánica (mg) de las esponjas. La cobertura se obtuvo a partir del análisis de imágenes con el software ImageJ. El volumen se obtuvo mediante el método de fotogrametría, que consiste en la creación de modelos 3D a partir de un mínimo de 40 fotos por esponja desde distintos ángulos, con el software Autodesk Recap Photo (Figura 3). Los pesos seco, de la materia inorgánica y orgánica se tomaron con balanzas de precisión. Los valores de peso seco y de la materia inorgánica se obtuvieron luego del secado de las esponjas en estufa y posterior muflado (incineración), respectivamente, mientras que la materia orgánica se obtuvo por diferencia entre los pesos seco e incinerado. Las 120 esponjas



(en adelante considerados trasplantes) fueron precintadas a placas de PVC y fijadas en el canal SAO por dos semanas aproximadamente, para su aclimatación y sanado de los cortes. Luego se dio inicio al experimento factorial (2 x 3) que consistió en los siguientes factores: *Canal* (concentración de recursos alta en canal SAO y baja en canal CTL) y *Consumidores* (exclusión de consumidores, control de artefacto y control experimental; Figura 4). Aleatoriamente se asignó un trasplante a cada tratamiento. El control experimental consistió en las placas de PVC con el trasplante, fijadas al sustrato utilizando clavos de acero de 6", este nivel de factor permitió la presencia de consumidores (Figura 4A). La exclusión de consumidores consistió en las placas de PVC fijadas en el interior de estructuras cilíndricas de PVC (11 cm de diámetro, 32 cm de largo), recubiertas con malla plástica (2 mm de poro) y con los extremos también cerrados con malla (Figuras 4B). El control de artefacto consistió en la misma estructura que el nivel 'exclusión de consumidores' pero con los extremos abiertos (Figuras 4C). Cada combinación de factores se replicó entre 8 y 11 veces en función de la disponibilidad de trasplantes resultantes tras la aclimatación y se colocaron en el submareal somero de cada canal a 2 metros unas de otras. El experimento tuvo una duración de 72 días. Semanalmente se realizaron limpiezas de las unidades experimentales con el objetivo de evitar el asentamiento de otros organismos sobre las estructuras de PVC. Al finalizar, se registraron los valores finales de cobertura, volumen, peso seco, de la materia inorgánica y orgánica de cada trasplante, siguiendo los procedimientos detallados anteriormente.

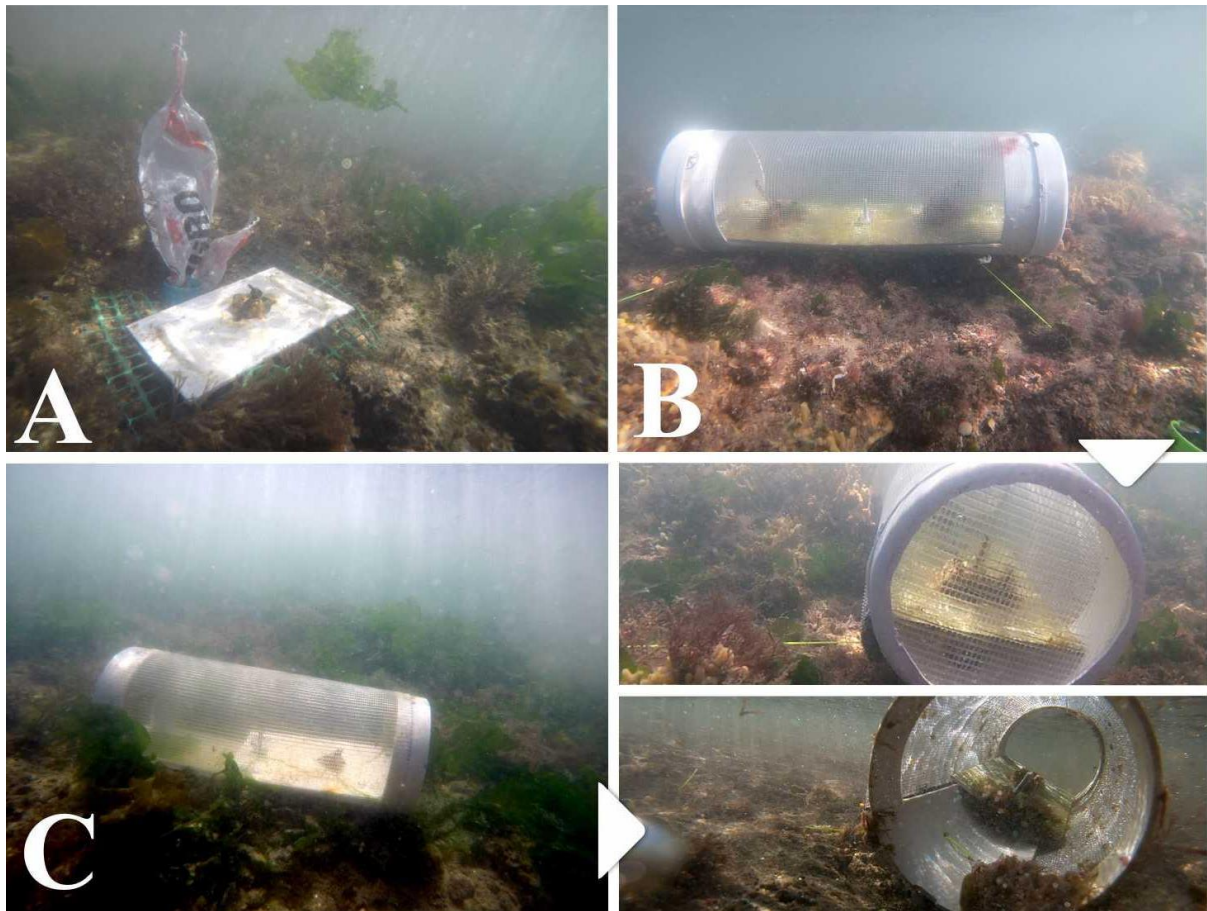


**Figura 3.** Modelo 3D de un trasplante de *Hymeniacidon perlevis* obtenido por fotogrametría.

El crecimiento porcentual de los trasplantes respecto al estado inicial medio se calculó para cada una de las variables medidas siguiendo la fórmula:

$$\text{Crecimiento en } X = \left( \frac{X_f - X_i}{X_i} \right) * 100$$

Donde  $X$  es la variable medida (volumen, cobertura, peso seco, inorgánico u orgánico) en los momentos inicial ( $X_i$ ) y final ( $X_f$ ), expresado en porcentaje.



**Figura 4.** Detalle de las unidades experimentales correspondientes a los niveles del factor *Consumidores*: Presencia de consumidores (A), exclusión de consumidores (B - debajo: detalle de extremos cerrados con malla), control de artefacto (C - a la derecha: detalle de extremos abiertos).

Considerando las posibles variaciones estacionales en cuanto a la abundancia de consumidores y con ello la presión de consumo sobre *H. perlevis*, variaciones en la concentración de recursos tróficos y del crecimiento de *H. perlevis* en el sistema de estudio, el experimento se realizó en dos oportunidades, primero en julio - octubre de 2018 (experimento 1) y luego en marzo - junio de 2019 (experimento 2). Luego de la verificación de los supuestos de normalidad y homocedasticidad, las diferencias en el crecimiento de los trasplantes entre los tratamientos se evaluaron con ANOVA de dos vías, con las variables independientes *Consumidores* y *Canal* como factores fijos. Se testeó la hipótesis nula de no

diferencias entre tratamientos en el crecimiento individual para cada una de las variables medidas. Las comparaciones múltiples de medias se realizaron con el test *post-hoc* Tukey.

Todos los análisis se realizaron con el software libre R (R Core Team 2020). Los paquetes utilizados para los distintos análisis fueron: dplyr (Wickham et al. 2021), readxl (Wickham & Bryan 2019), car (Fox & Weisberg 2019), multcomp (Hothorn et al. 2008), emmeans (Lenth 2020), rcompanion (Mangiafico 2020), agricolae (de Mendiburu 2020), ggplot2 (Wickham 2016), ggforce (Pedersen 2020), MASS (Venables & Ripley 2002) y MuMIn (Barton 2020).

### 3. RESULTADOS

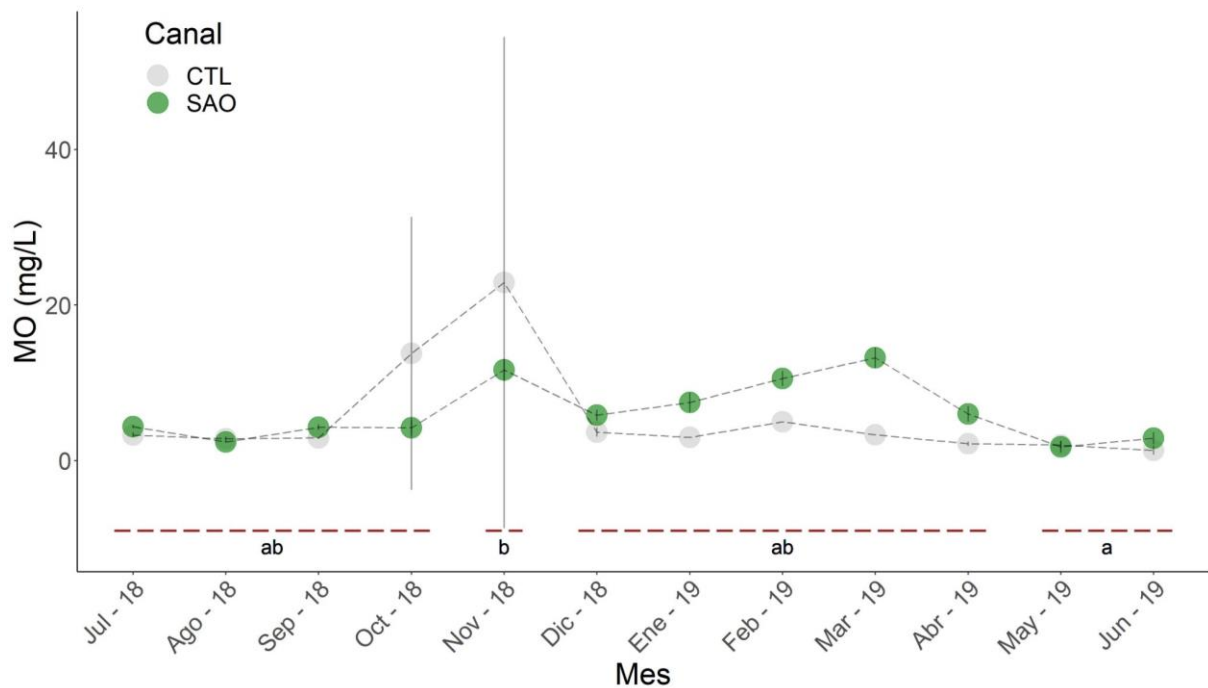
#### 3.1. Análisis de recursos tróficos

El análisis de las masas de agua reveló efectos principales del factor *Mes* en la concentración de MO ( $F_{11, 48} = 2.032$ ,  $p < 0.05$ ), mientras que para el resto de las variables hubo efectos de la interacción *Mes* x *Canal* (ST:  $F_{11, 48} = 2.723$ ; Chl a:  $F_{11, 48} = 15.41$ ;  $\text{NO}_3^-$ :  $F_{11, 48} = 71.69$ ;  $\text{PO}_4^{3-}$ :  $F_{11, 48} = 339.3$ ;  $\text{NO}_2^-$ :  $F_{11, 48} = 208.9$ ,  $p < 0.05$  para todas).

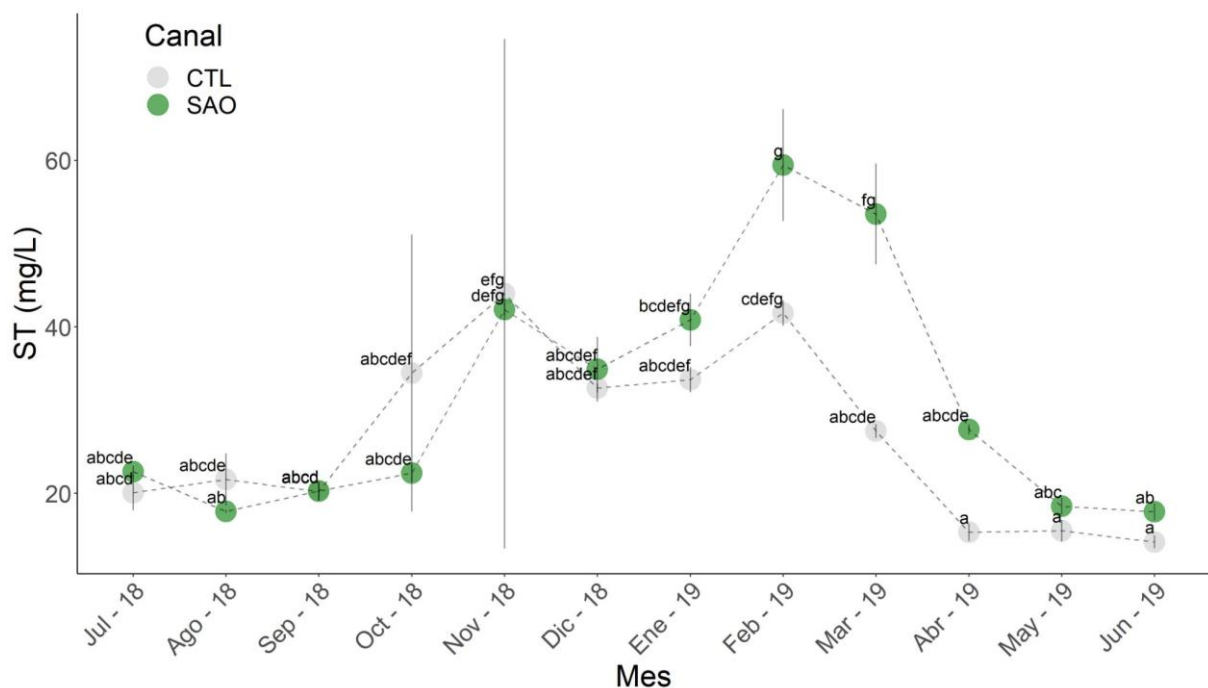
El contenido de MO varió a lo largo del periodo analizado (Figura 5), con valores mínimos en los meses de mayo y junio ( $1.8 \pm 0.5$  y  $2.1 \pm 1.04$  mg L<sup>-1</sup> respectivamente) y máximo en el mes de noviembre ( $17.27 \pm 20.9$  mg L<sup>-1</sup>). En el resto de los meses se registraron valores intermedios en el rango de  $3.6 \pm 0.7$  a  $9 \pm 12.2$  mg L<sup>-1</sup>. El contenido de ST estuvo en el rango de  $14.2 \pm 0.7$  y  $59.4 \pm 6.7$  mg L<sup>-1</sup>, con valores generalmente mayores y más variables en el canal SAO, respecto del canal CTL (Figura 6). Los mayores valores se observaron en los meses más cálidos (de octubre a abril). La concentración de Chl a también fue mayor y más variable en el canal SAO respecto del CTL, con concentraciones entre  $0.36 \pm 0.15$  y  $7.52 \pm$

1.9  $\mu\text{g L}^{-1}$  (Figura 7). En SAO, las mayores concentraciones se observaron en noviembre ( $7.52 \pm 1.9 \mu\text{g L}^{-1}$ ) y enero ( $3.68 \pm 0.55 \mu\text{g L}^{-1}$ ). En CTL, la mayor concentración de Chl a se observó en noviembre ( $2.63 \pm 0.32 \mu\text{g L}^{-1}$ ) y fue similar a la concentración de enero en SAO. En el resto de los meses se observaron las menores concentraciones, similares entre canales.

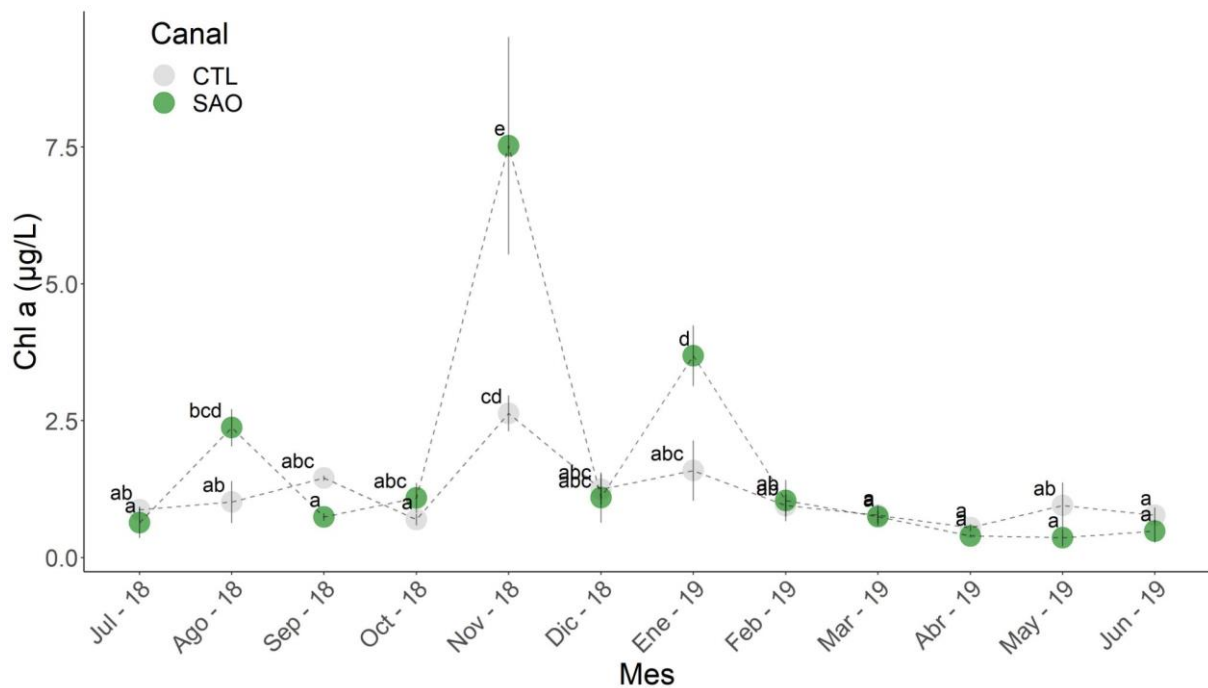
Respecto a los nutrientes inorgánicos disueltos, la concentración de  $\text{NO}_3^-$  fue menor y homogénea a lo largo del año para el canal CTL con valores medios entre  $36.8 \pm 4.9$  y  $52.05 \pm 1.85 \mu\text{mol L}^{-1}$  (Figura 8). Por el contrario, en el canal SAO los valores mínimos ocurrieron entre julio ( $50.27 \pm 1.36 \mu\text{mol L}^{-1}$ ) y septiembre ( $87.75 \pm 1.03 \mu\text{mol L}^{-1}$ ), mientras que se observó una tendencia variable a lo largo del año, con un pico máximo en junio ( $318.3 \pm 10.9 \mu\text{mol L}^{-1}$ ). La concentración de  $\text{PO}_4^{3-}$  durante el período estudiado fue de  $0.1 \pm 0.08$  a  $22.5 \pm 0.13 \mu\text{mol L}^{-1}$  (Figura 9). En el canal CTL el  $\text{PO}_4^{3-}$  no fue detectable en los meses julio, octubre, abril, mayo y junio. Los dos canales presentaron los valores máximos en los meses de enero a marzo, más elevados en el canal SAO que en CTL, mientras que en los meses de mínima (julio, agosto y mayo), los valores fueron similares entre canales. Por último, la concentración detectada de  $\text{NO}_2^-$  osciló entre 0.03 y  $2.1 \pm 0.12 \mu\text{mol L}^{-1}$  (Figura 10). Se detectó  $\text{NO}_2^-$  en todos los meses muestreados para el canal SAO, a excepción del mes de julio. Por el contrario, no se detectó  $\text{NO}_2^-$  en el canal CTL, a excepción de los meses de diciembre y febrero, que arrojaron concentraciones comparables al mínimo registrado para el canal SAO ( $0.03$  y  $0.014 \pm 0.048 \mu\text{mol L}^{-1}$ , respectivamente). El valor mínimo detectado en el canal SAO fue de  $0.16 \pm 0.03 \mu\text{mol L}^{-1}$  en agosto, mientras que el valor máximo fue  $2.1 \pm 0.12 \mu\text{mol L}^{-1}$  en marzo.



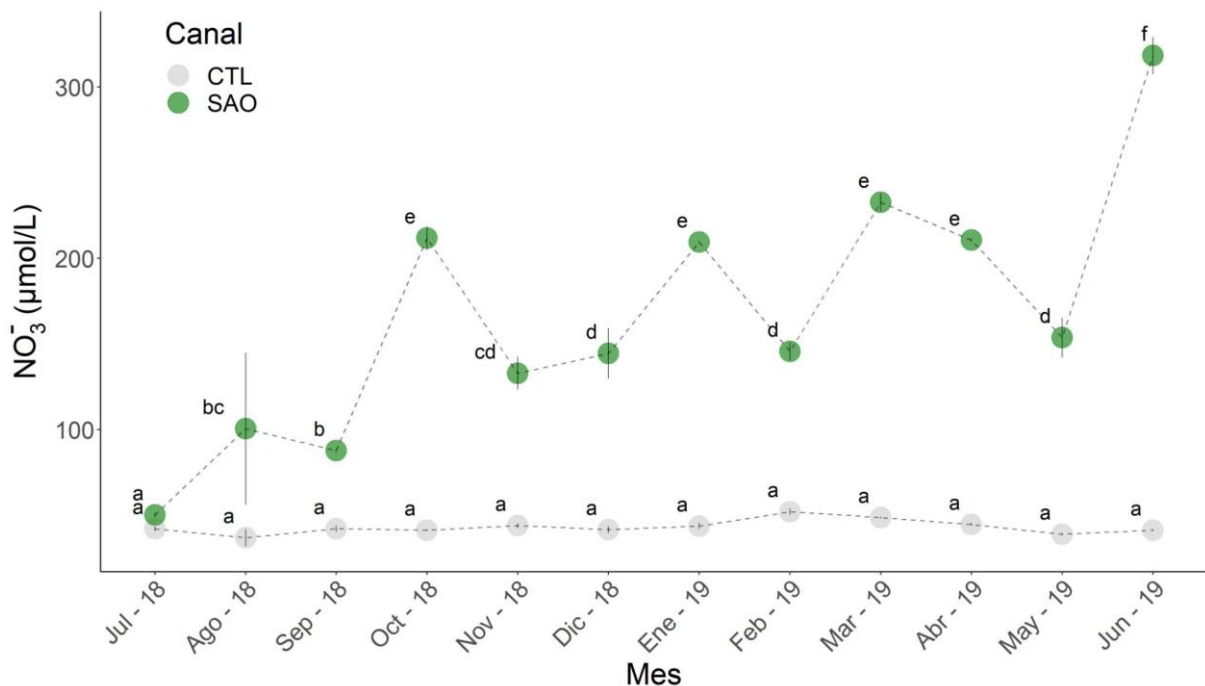
**Figura 5.** Concentración de materia orgánica (MO; media  $\pm$  desvío estándar; mg/L) en el agua de los canales SAO y CTL ( $n = 3$  por mes y canal;  $N = 72$ ) a lo largo del periodo de estudio. Letras diferentes señalan concentraciones diferentes entre meses, líneas horizontales de trazo discontinuo agrupan meses con concentraciones similares (Test de Tukey;  $p < 0.05$ ).



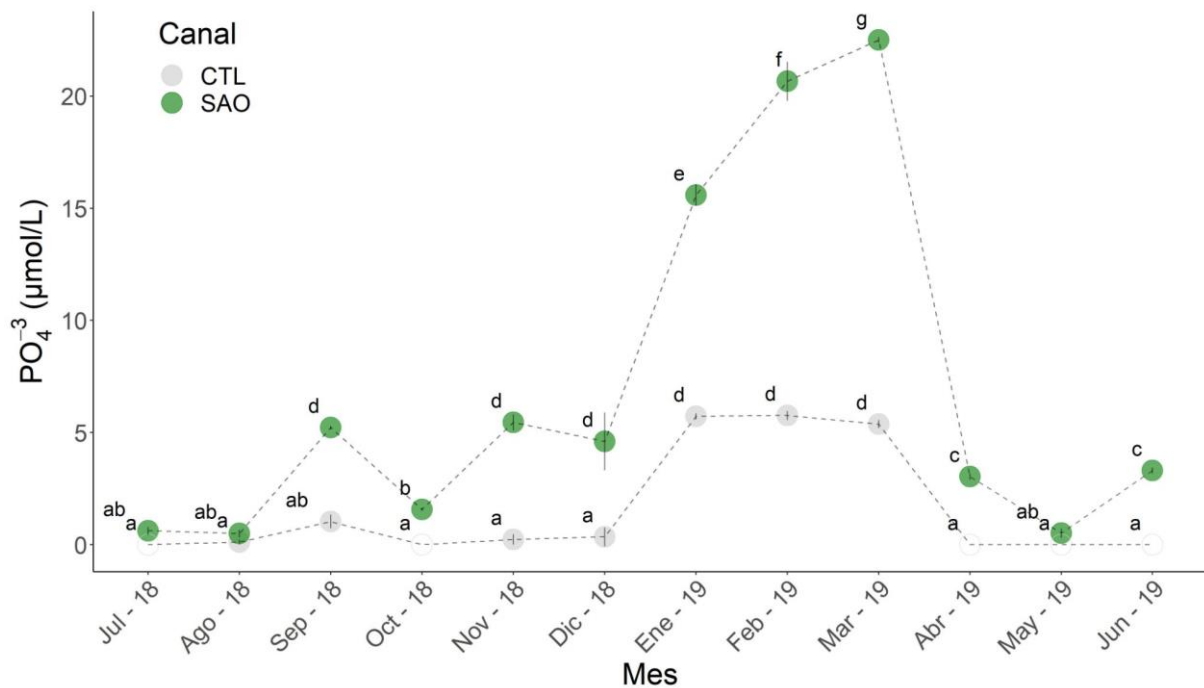
**Figura 6.** Concentración de sólidos totales (ST; media  $\pm$  desvío estándar; mg/L) en el agua de los canales SAO y CTL ( $n = 3$  por mes y canal;  $N = 72$ ) a lo largo del periodo de estudio. Letras diferentes señalan concentraciones diferentes entre tratamientos (Test de Tukey;  $p < 0.05$ ).



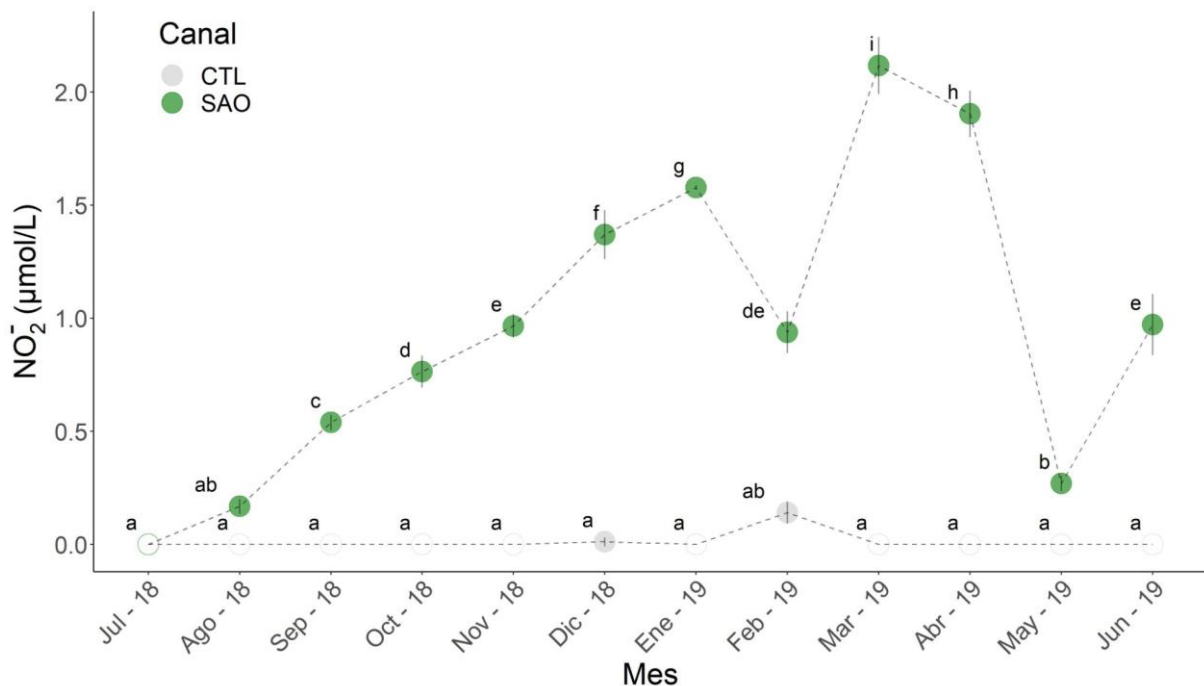
**Figura 7.** Concentración de clorofila a (Chl a; media  $\pm$  desvío estándar;  $\mu\text{g/L}$ ) en el agua de los canales SAO y CTL ( $n = 3$  por mes y canal;  $N = 72$ ) a lo largo del periodo de estudio. Letras diferentes señalan concentraciones diferentes entre tratamientos (Test de Tukey;  $p < 0.05$ ).



**Figura 8.** Concentración de nitrato ( $\text{NO}_3^-$ ; media  $\pm$  desvío estándar;  $\mu\text{mol/L}$ ) en el agua de los canales SAO y CTL ( $n = 3$  por mes y canal;  $N = 72$ ) durante el periodo de estudio. Letras diferentes señalan concentraciones diferentes entre tratamientos (Test de Tukey;  $p < 0.05$ ).



**Figura 9.** Concentración de fosfato ( $\text{PO}_4^{3-}$ ; media  $\pm$  desvío estándar;  $\mu\text{mol/L}$ ) en el agua de los canales SAO y CTL ( $n = 3$  por mes y canal;  $N = 72$ ) durante el periodo de estudio. Los meses que presentan círculos vacíos indican no detectabilidad del nutriente. Letras diferentes señalan concentraciones diferentes entre tratamientos (Test de Tukey;  $p < 0.05$ ).



**Figura 10.** Concentración de nitrito ( $\text{NO}_2^-$ ; media  $\pm$  desvío estándar;  $\mu\text{mol/L}$ ) en el agua de los canales SAO y CTL ( $n = 3$  por mes y canal;  $N = 72$ ) a lo largo del periodo analizado. Los meses que presentan círculos vacíos indican no detectabilidad del nutriente. Letras diferentes señalan concentraciones diferentes entre tratamientos (Test de Tukey;  $p < 0.05$ ).



## 3.2. Análisis de consumidores

### 3.2.1. Abundancia de potenciales consumidores de *H. perlevis*

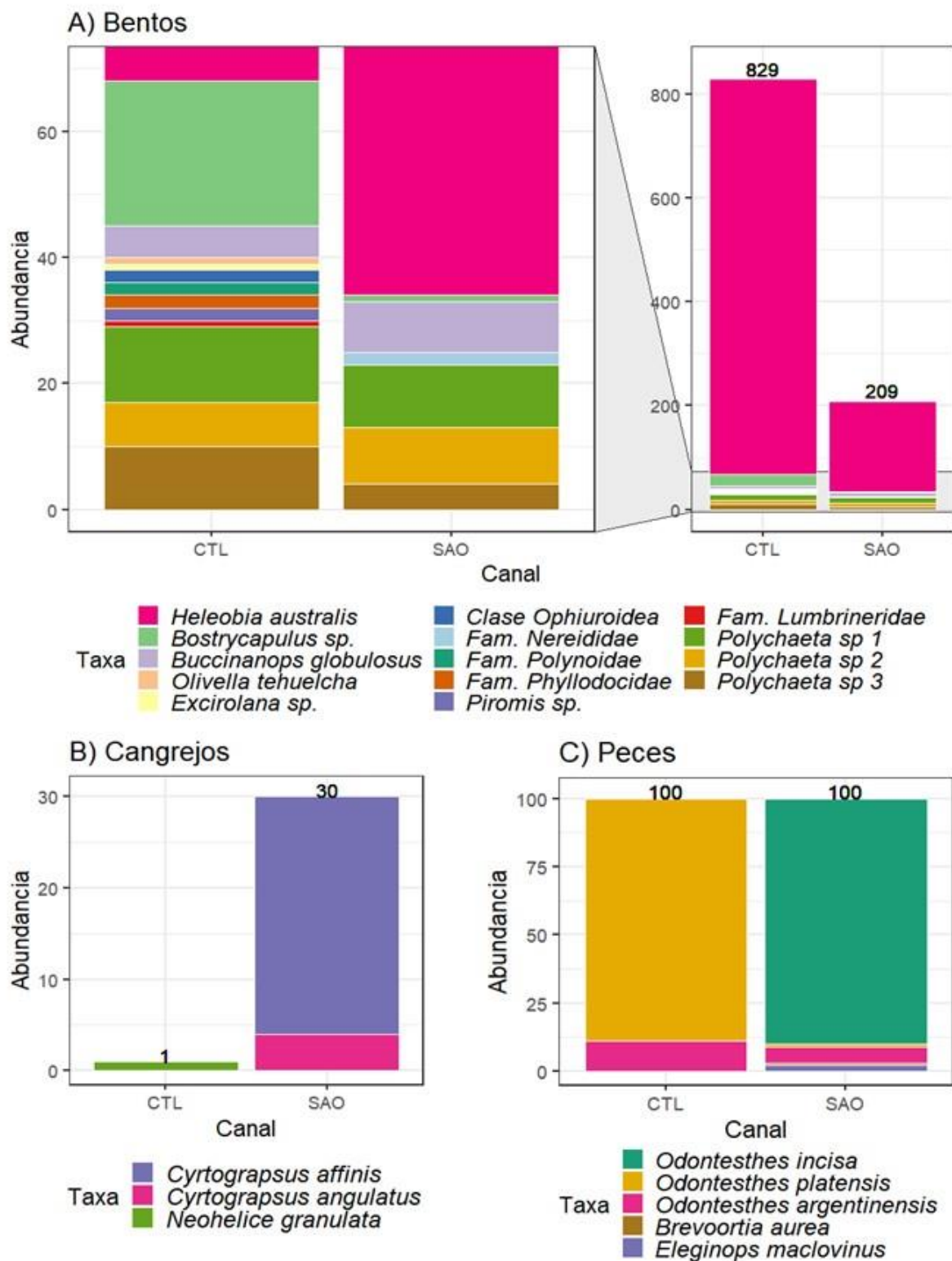
Se contabilizaron 1269 individuos pertenecientes a 22 taxa entre los muestreos dirigidos a *bentos*, *cangrejos* y *peces* (Tabla 1; Figura 11). En el muestreo de *bentos* se registraron 1038 individuos pertenecientes a 14 taxa, de los *Phyla Mollusca* (93.8%), *Annelida* (5.87%), *Echinodermata* (0.19%) y *Arthropoda* (0.14 %). La mayor abundancia se registró en el canal CTL con 829 individuos (13 taxa), mientras que en SAO se contabilizaron 209 individuos (7 taxa). En ambos canales el taxón más abundante fue *Heleobia australis*, con 761 individuos en CTL (91.8%) y 175 en SAO (83.73%).

En el muestreo de *cangrejos* se contabilizaron 31 individuos y tres especies entre ambos canales. En el canal CTL se registró un solo cangrejo de la especie *Neohelice granulata*, mientras que en el canal SAO, los 30 individuos restantes pertenecieron únicamente al género *Cyrtograpsus*, con 26 individuos de la especie *C. affinis* y cuatro de la especie *C. angulatus*.

En el muestreo de *peces* se identificaron cinco especies. En el canal CTL el 100% de los individuos fueron pejerreyes (género *Odontesthes*), representados por el pejerrey panzón (*O. platensis*; 89 individuos) y el pejerrey escardón (*O. argentinensis*; 11 individuos). En el canal SAO se identificaron las cinco especies, de las cuales tres fueron pejerreyes (97%): pejerrey panzón (un individuo), escardón (seis) y cornalito (*O. incisa*; 90). También se registraron dos róbalo (*Eleginops maclovinus*) y una lacha (*Brevoortia aurea*).

**Tabla 1.** Abundancia de los taxa identificados en los muestreos dirigidos a los grupos *bentos*, *cangrejos* y *peces* de los canales SAO y CTL. Se reporta la abundancia absoluta de cada taxón y su contribución porcentual al grupo. *Abreviaturas:* M, Muestreo; B, *Bentos*; C, *Cangrejos*; P, *Peces*; Ab, abundancia absoluta; %, porcentaje de contribución de cada taxón a la abundancia total de individuos en cada canal.

Taxa	M	SAO		CTL	
		Ab.	%	Ab.	%
<i>Ph. Mollusca</i>					
Cl. Gastropoda					
<i>Heleobia australis</i>	B	175	83.73	761	91.8
<i>Bostrycapulus sp.</i>	B	1	0.48	23	2.77
<i>Buccinanops globulosus</i>	B	8	3.83	5	0.6
<i>Olivella tehuelcha</i>	B	-	-	1	0.12
<i>Ph. Annelida</i>					
Cl. Polychaeta					
Fam. Polynoidae	B	-	-	2	0.24
Fam. Phyllodocidae	B	-	-	2	0.24
Fam. Lumbrineridae	B	-	-	1	0.12
Fam. Nereididae	B	2	0.96	-	-
Fam. Flabelligeridae					
<i>Piromis sp.</i>	B	-	-	2	0.24
<i>Polychaeta sp 1</i>	B	10	4.78	12	1.45
<i>Polychaeta sp 2</i>	B	9	4.31	7	0.84
<i>Polychaeta sp 3</i>	B	4	1.91	10	1.21
<i>Ph. Echinodermata</i>					
Cl. Ophiuroidea	B	-	-	2	0.24
<i>Ph. Arthropoda</i>					
Cl. Malacostraca					
Ord. Isopoda					
<i>Exciorolana sp.</i>	B	-	-	1	0.12
Ord. Decapoda					
<i>Cyrtograpsus affinis</i>	C	26	86.67	-	-
<i>Cyrtograpsus angulatus</i>	C	4	13.33	-	-
<i>Neohelice granulata</i>	C	-	-	1	100
<i>Ph. Chordata</i>					
Cl. Actinopterygii					
Ord. Atheriniformes					
<i>Odontesthes argentinensis</i>	P	6	6	11	11
<i>Odontesthes incisa</i>	P	90	90	-	-
<i>Odontesthes platensis</i>	P	1	1	89	89
Ord. Perciformes					
<i>Eleginops maclovinus</i>	P	2	2	-	-
Ord. Clupeiformes					
<i>Brevoortia aurea</i>	P	1	1	-	-
<b>Total</b>		<b>339</b>		<b>930</b>	



**Figura 11.** Contribución de cada taxón (número de individuos) a la abundancia total registrada en los canales SAO y CTL de los grupos *bentos* (A), *cangrejos* (B) y *peces* (C). Nótese la diferencia de escala en los ejes y.

### 3.2.2. Identificación de potenciales consumidores de *H. perlevis*

Para la evaluación del consumo de *H. perlevis* se digirió un total de 159 individuos (Tabla 2). Se analizó la presencia de espículas de *H. perlevis* en las digestiones de individuos de todos los taxa colectados, en ambos canales, a excepción de los poliquetos de la Fam. Phyllodocidae debido al deterioro de los dos únicos ejemplares encontrados.

El porcentaje de incidencia de espículas de *H. perlevis* varió entre 0 y 100%. No se detectaron espículas de *H. perlevis* en ningún individuo de los poliquetos de las Familias Polynoidae, Nereididae y Lumbrineridae, el isópodo *Excirrolana sp* o el caracol *Olivella tehuelcha*, ni de los peces *O. incisa* y *B. aurea* (incidencia = 0%).

Para algunos taxa con representantes provenientes de ambos canales, se registraron espículas para individuos capturados en un canal pero no se detectó su presencia en ejemplares provenientes del otro canal. Por ejemplo, para los taxa *Bostrycapulus sp.*, *Polychaeta sp 3*, *O. platensis*, *O. argentinensis*, sólo se detectaron espículas de *H. perlevis* en individuos provenientes del canal CTL. De manera inversa, se encontraron espículas en *Polychaeta sp 2* del canal SAO y no en individuos de CTL.

**Tabla 2.** Incidencia (%) de espículas de *H. perlevis* y de otras esponjas. Número de individuos digerido por cada taxón y canal y porcentaje de incidencia de distintas espículas. Estilos pertenecientes a *H. perlevis*, y tilostilos (a) y dos tipos de oxeas (b) pertenecientes a otras especies de esponjas registradas en la BSA. ‘\*\*\*’ indica los taxa que tuvieron una incidencia de estilos  $\geq 50\%$ . Ind. Dig., número de individuos digeridos; % inc., porcentaje de incidencia.

<b>Taxón</b>	<b>Canal</b>	<b>Ind. Dig.</b>	<b>% inc. Estilos</b>	<b>% inc. Tilostilos<sup>(a)</sup></b>	<b>% inc. Oxeas<sup>(b)</sup> 62-133 <math>\mu\text{m}</math></b>	<b>% inc. Oxeas<sup>(b)</sup> 185-458 <math>\mu\text{m}</math></b>
<i>H. australis</i>	CTL	10	20	0	0	0
<i>H. australis</i>	SAO	10	10	0	0	0
<i>Bostrycapulus sp.</i>	CTL	10	10	0	0	0

<i>Bostrycapulus sp.</i>	SAO	1	0	0	0	0
<i>B. globulosus</i>	CTL	5	20	0	0	0
<i>B. globulosus</i>	SAO	8	37.5	12.5	0	0
<i>O. tehuelcha</i>	CTL	1	0	0	0	0
Fam. Polynoidae	CTL	2	0	0	0	0
Fam. Lumbrineridae	CTL	1	0	0	0	0
Fam. Nereididae	SAO	2	0	0	0	0
<i>Piromis sp.</i> ***	CTL	2	50	0	0	0
Polychaeta sp 1	CTL	10	10	0	0	0
Polychaeta sp 1 ***	SAO	10	50	0	0	0
Polychaeta sp 2	CTL	6	0	0	0	0
Polychaeta sp 2	SAO	9	22.2	0	0	0
Polychaeta sp 3	CTL	10	30	0	0	0
Polychaeta sp 3	SAO	4	0	0	0	0
Cl. Ophiuroidea ***	CTL	2	50	0	0	0
<i>Excirrolana sp.</i>	CTL	1	0	0	0	0
<i>C. affinis</i> ***	SAO	10	100	10	10	30
<i>C. angulatus</i> ***	SAO	4	50	25	0	0
<i>N. granulata</i> ***	CTL	1	100	100	100	0
<i>O. argentinensis</i>	CTL	10	10	0	0	0
<i>O. argentinensis</i>	SAO	6	0	0	0	0
<i>O. incisa</i>	SAO	10	0	0	0	0
<i>O. platensis</i> ***	CTL	10	100	30	30	10
<i>O. platensis</i>	SAO	1	0	0	0	0
<i>E. maclovinus</i> ***	SAO	2	50	0	0	0
<i>B. aurea</i>	SAO	1	0	0	0	0
<b>Total</b>		<b>159</b>				

(a) Tilostilos: estilos con ensanchamiento globular en la base pertenecientes posiblemente al complejo *Cliona celata*.

(b) Oxeas: espículas monoaxónicas con ambos extremos en punta coincidentes en morfología y longitud con las especies *Pachychalina ternera* (62-133  $\mu\text{m}$ ) y *Halichondria elenae* (185-458  $\mu\text{m}$ ).

Ocho taxa presentaron un porcentaje de incidencia de espículas igual o superior al 50% (Tabla 2), cuatro provenientes de cada uno de los canales. Para el canal SAO, los taxa *Polychaeta sp 1*, *C. angulatus* y *E. maclovinus* evidenciaron una incidencia del 50%, mientras que para el cangrejo *C. affinis* la incidencia fue del 100%, de un total de diez individuos digeridos. En el canal CTL la incidencia fue del 50% para los taxa Cl. Ophiuroidea y el poliqueto *Piromis sp.* y del 100% para el cangrejo *N. granulata* y el pejerrey *O. platensis*. Además, en algunos de estos organismos, también se identificó la presencia de espículas silíceas pertenecientes a otras especies de esponjas presentes en la BSA (Tabla 2; Figura 12).



**Figura 12.** Espículas encontradas en los individuos digeridos. Estilos pertenecientes a *Hymeniacidon perlevis* (b); tilostilos (c) y dos tipos de oxeas (a y d) pertenecientes a otras esponjas registradas en la BSA. Escala: 100  $\mu\text{m}$ .

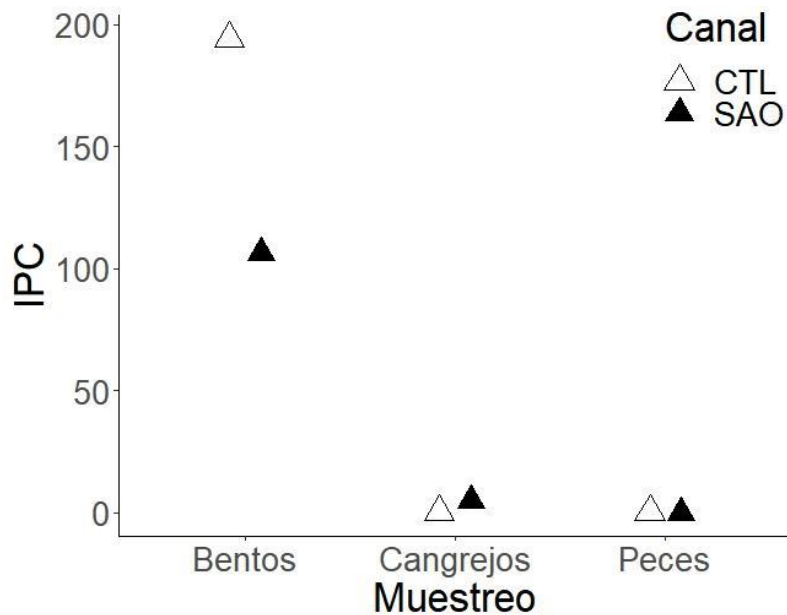
### 3.2.3. Evaluación de la presión de consumo sobre *H. perlevis*

El ranking resultante de los valores de IPC calculados para los ocho taxa identificados como consumidores de *H. perlevis* fue, *E. maclovinus* (SAO), *C. angulatus* (SAO), *N. granulata* (CTL), *O. platensis* (CTL), *C. affinis* (SAO), *Piromis sp.* (CTL), *Polychaeta sp 1* (SAO) y *Cl. Ophiuroidea* (CTL), en orden creciente de presión de consumo, con valores de  $2.23 \times 10^{-5}$  hasta 172. El mayor IPC, agrupando los taxa de cada gran grupo (*bentos*, *cangrejos* y *peces*), se obtuvo en el canal CTL y fue de 197.25 mientras que en SAO fue de 111.19 (Tabla 3; Figura 13).

**Tabla 3.** Índice de presión de consumo calculado para cada taxón ( $\text{IPC}_T$ ), muestreo ( $\text{IPC}_M$ ) y canal ( $\text{IPC}_C$ ). Se reporta, para cada taxón identificado como consumidor de *H. perlevis*: el número medio ( $\pm$  desvío estándar) de estilos (E) registrado por individuo digerido, el peso medio ( $\pm$  desvío estándar) de los individuos ( $P_e$ , en mg) y la densidad (D, individuos  $\text{m}^{-2}$ ). Se informa la cobertura media ( $\pm$  desvío estándar; Cob, en  $\text{m}^2$ ) de *H. perlevis* para cada canal y mes correspondiente a los muestreos (M) dirigidos a los grupos *bentos* (B), *cangrejos* (C) y *peces* (P).

Taxón	M	Canal	E	$P_e$	D	Cob	$\text{IPC}_T$	$\text{IPC}_M$	$\text{IPC}_C$
<i>Cl. Ophiuroidea</i>	B	CTL	3 $\pm 4.2$	51 $\pm 1.4$	25.478	0.009 $\pm 0.01$	172	194.76	197.25
<i>Piromis sp.</i>	B	CTL	3 $\pm 4.2$	394 $\pm 89.1$	25.478	0.009 $\pm 0.01$	22.26		

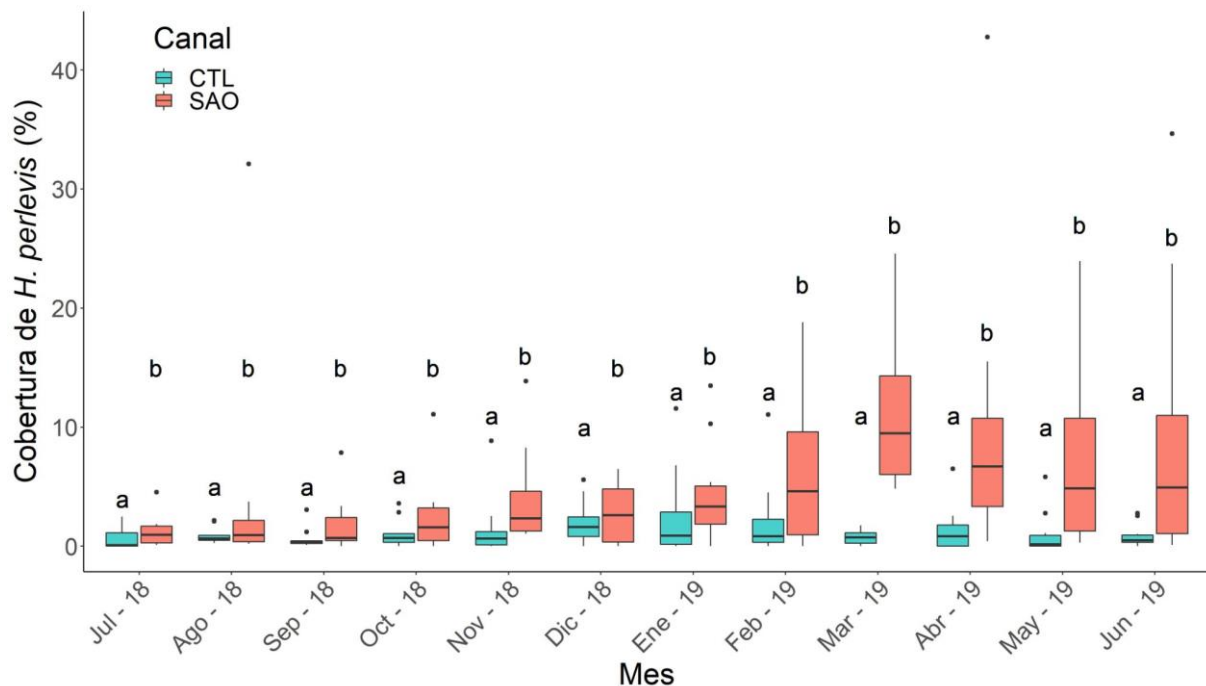
<i>N. granulata</i>	C	CTL	104	20311	0.4	0.009 ±0.01	0.24	0.24	
<i>O. platensis</i>	P	CTL	29.7 ±16.9	2017.1 ±427.9	0.178	0.01 ±0.02	0.25	0.25	
Polychaeta sp 1	B	SAO	3 ±3.2	39.2 ±12.5	127.389	0.092 ±0.12	106.47	106.47	111.19
<i>C. angulatus</i>	C	SAO	17.25 ±22	11739 ±10508.4	1.6	0.092 ±0.12	0.03	4.72	
<i>C. affinis</i>	C	SAO	18.2 ±15.9	441.1 ±326	10.4	0.092 ±0.12	4.69		
<i>E. maclovinus</i>	P	SAO	11.5 ±16.3	27192.5 ±3372.2	0.004	0.076 ±0.08	2.23x10 <sup>-05</sup>	2.23x10 <sup>-05</sup>	



**Figura 13.** Índice de presión de consumo (IPC) de los grupos *bentos*, *cangrejos* y *peces* de los canales SAO y CTL.

### 3.3. Abundancia de *H. perlevis*

El análisis de la cobertura anual de esponja reveló únicamente efecto principal del *Canal* ( $H_{1, 216} = 40.983$ ;  $P < 0.05$ ). La cobertura (%) fue mayor en el canal SAO ( $5.42 \pm 7.4\%$ ) que en el canal CTL ( $1.29 \pm 2.02\%$ ; Figura 14).



**Figura 14.** Cobertura (%) de *H. perlevis* en los canales SAO y CTL para los meses julio 2018 a junio 2019 (la línea media, cajas y bigotes representan la mediana y cuartiles). N = 240. Letras diferentes indican diferencias entre canales.

De los 18 modelos analizados, se identificaron tres modelos que mejor explicaron la cobertura de *H. perlevis*, dado que arrojaron los valores de AICc más bajos y con diferencias despreciables entre modelos (Delta AICc <1 entre ellos; Tabla 4). El mejor modelo incluyó como única variable explicativa al  $\text{NO}_3^-$  (IC 5-95%: 0.008 - 0.01) y explicó el 23.3% de la varianza total observada. El segundo mejor modelo contempló los efectos aditivos de  $\text{NO}_3^-$  (IC 5-95%: 0.007 - 0.01),  $\text{PO}_4^{-3}$  (IC 5-95%: -0.07 - 0.04) y ST (IC 5-95%: -0.006 - 0.05) y explicó el 24.68% de la varianza total observada. El tercer modelo incluyó los efectos aditivos de  $\text{NO}_3^-$  (IC 5-95%: 0.006 - 0.01) y  $\text{PO}_4^{-3}$  (IC 5-95%: -0.01 - 0.05) y explicó un 23.9% de la varianza total observada.



**Tabla 4.** Resultado del análisis con MLGs. Se reportan los valores de AICc y Delta AICc para cada modelo analizado, ordenados del menor al mayor valor de AICc. Modelos que contemplan el efecto aditivo y de la interacción entre variables se simbolizan con ‘+’ y ‘x’, respectivamente. Los modelos seleccionados se señalan con ‘\*\*\*’.

<b>Modelo</b>	<b>AICc</b>	<b>Delta AICc</b>
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> ***	932.13	0.00
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> + PO <sub>4</sub> <sup>-3</sup> + ST ***	932.5	0.38
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> + PO <sub>4</sub> <sup>-3</sup> ***	932.64	0.52
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> + PO <sub>4</sub> <sup>-3</sup> + NO <sub>2</sub> <sup>-</sup> + ST	934.61	2.48
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> + PO <sub>4</sub> <sup>-3</sup> + NO <sub>2</sub> <sup>-</sup> + Chl a	936.45	4.33
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> + PO <sub>4</sub> <sup>-3</sup> + NO <sub>2</sub> <sup>-</sup> + Chl a + ST	936.73	4.60
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> + PO <sub>4</sub> <sup>-3</sup> + NO <sub>2</sub> <sup>-</sup> + ST + MO + Chl a	936.78	4.65
Canal + Mes + NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> + PO <sub>4</sub> <sup>-3</sup> + NO <sub>2</sub> <sup>-</sup> + ST	940.73	8.60
Canal + Mes + NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> + PO <sub>4</sub> <sup>-3</sup> + NO <sub>2</sub> <sup>-</sup> + ST + MO + Chl a	944.85	12.73
NO <sub>2</sub> <sup>-</sup>	947.46	15.33
Canal x Mes x NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> x PO <sub>4</sub> <sup>-3</sup> x NO <sub>2</sub> <sup>-</sup> x ST x MO x Chl a	947.48	15.36
Canal x Mes	947.48	15.36
PO <sub>4</sub> <sup>-3</sup> + NO <sub>2</sub> <sup>-</sup> + Chl a	951.46	19.34
ST + PO <sub>4</sub> <sup>-3</sup>	975.36	43.23
PO <sub>4</sub> <sup>-3</sup>	975.58	43.45
ST	984.54	52.41
MO	988.14	56.02
Chl a	990.57	58.45

### 3.4. Estudio experimental: crecimiento individual de *H. perlevis*

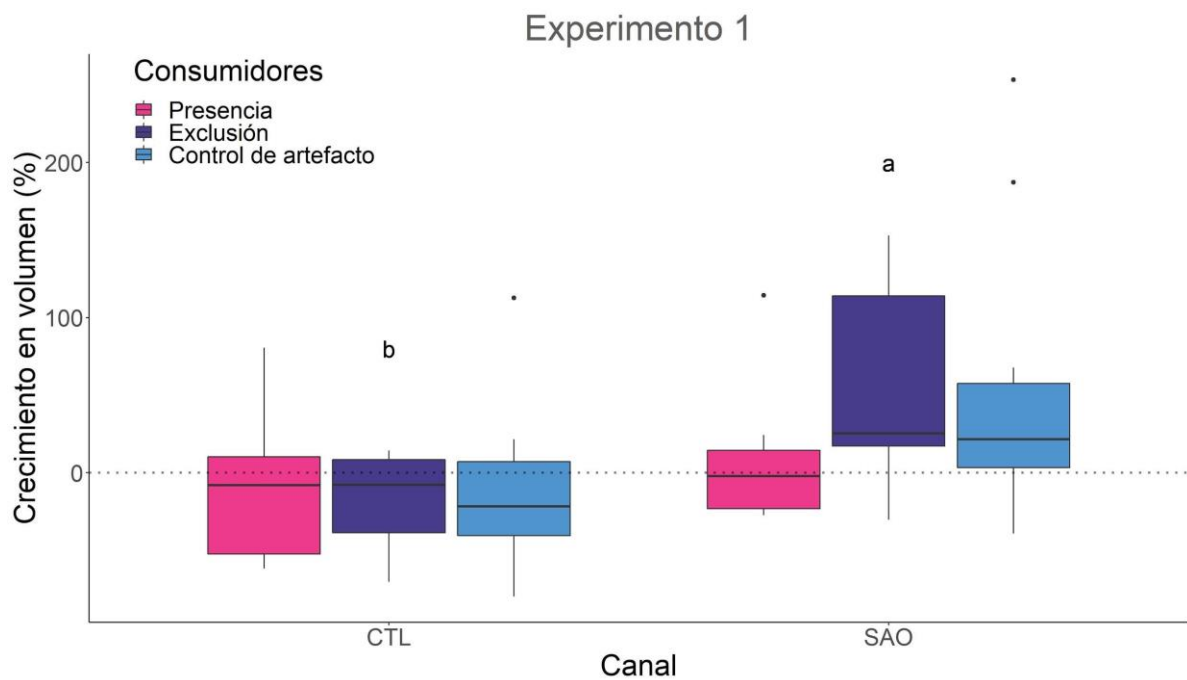
#### 3.4.1. Experimento 1

El tamaño y constitución inicial media de los 10 trasplantes, medidos en términos de volumen, cobertura, peso seco, contenido de materia orgánica y materia inorgánica, fueron  $3.18 \pm 1.1 \text{ cm}^3$  (volumen),  $4.47 \pm 0.83 \text{ cm}^2$  (cobertura),  $689.74 \pm 222.21 \text{ mg}$  (peso seco),  $277.37 \pm 317.29 \text{ mg}$  (materia orgánica) y  $412.42 \pm 408.65 \text{ mg}$  (materia inorgánica). De los 62 trasplantes con los que comenzó el experimento, sólo 57 fueron recuperados al final, 30 en el canal CTL (10 réplicas por cada nivel del factor *Consumidores*) y 27 en el canal SAO (10, 9 y

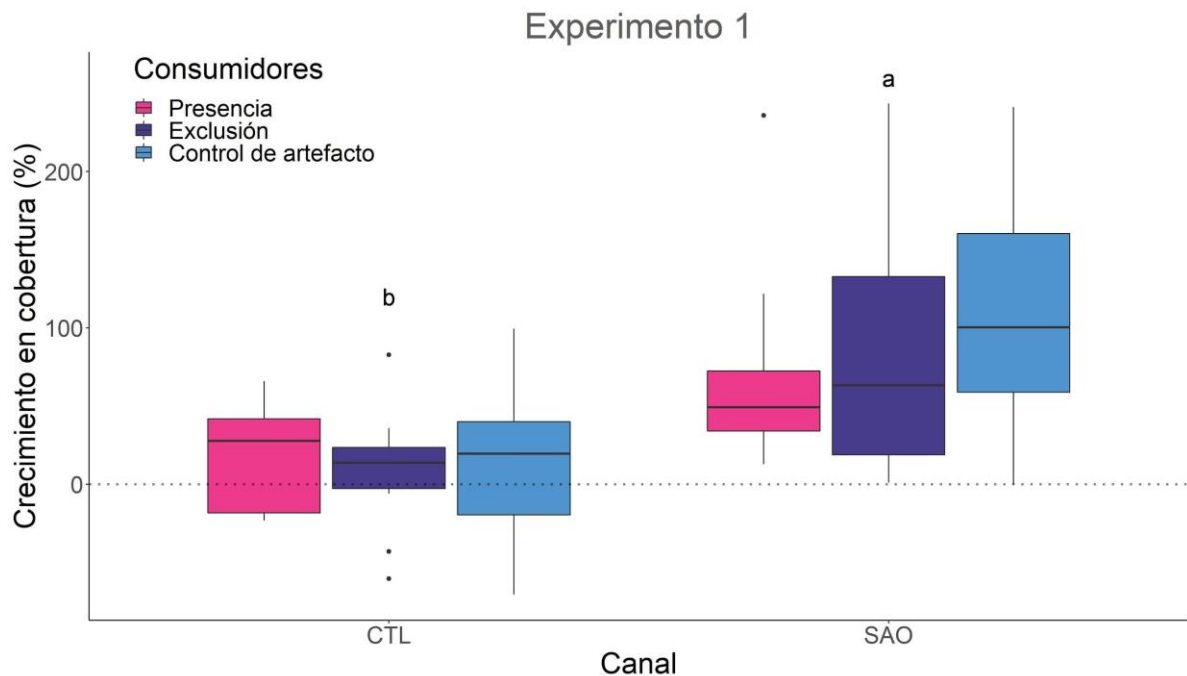
8 réplicas en los niveles ‘control de artefacto’, ‘exclusión de consumidores’ y ‘presencia de consumidores’, respectivamente). Cinco trasplantes provenientes del canal SAO se perdieron o presentaron signos severos de infección (aparición de un material gelatinoso de color blanquecino cubriendo los trasplantes).

Todas las variables indicadoras del crecimiento de los trasplantes variaron únicamente en función del *Canal* (volumen:  $F_{1, 51} = 10.29$ ; cobertura:  $F_{1, 51} = 21.06$ ; peso seco:  $F_{1, 51} = 9.54$ ; materia inorgánica:  $F_{1, 51} = 4.91$ ; materia orgánica:  $F_{1, 51} = 19.54$ ,  $p < 0.05$  para todas, ver Figuras 15-19). Respecto de los valores iniciales, se observó un aumento en cobertura y una disminución en peso seco, materia orgánica e inorgánica en los trasplantes incubados en ambos canales (ver Tabla 5; Figuras 16-19). El volumen en SAO aumentó mientras que en CTL se observó una disminución respecto del valor inicial (ver Tabla 5; Figura 15).

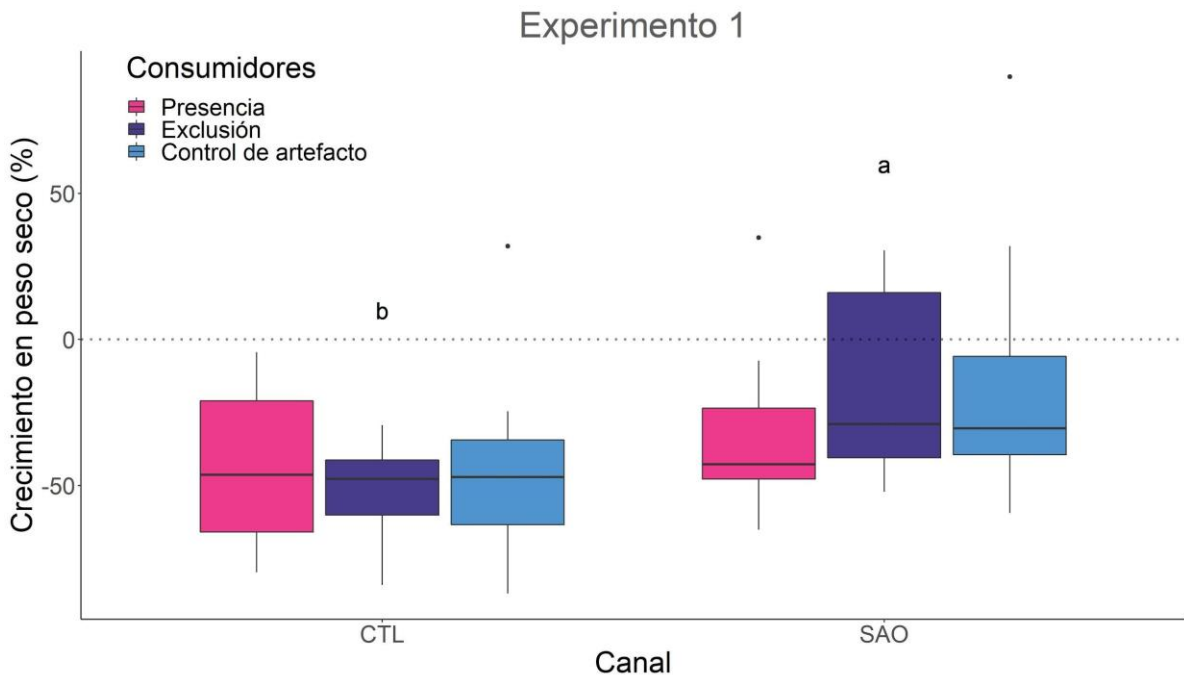
Al finalizar el experimento, el tamaño y constitución de los trasplantes fue superior en el canal SAO respecto del canal CTL, en todas las variables de crecimiento analizadas. El volumen y la cobertura fueron mayores en SAO en promedio, 50.5% y 75.6% respectivamente. El peso seco, materia orgánica e inorgánica fueron superiores en SAO que en CTL en promedio, 26.3%, 34.3% y 20.8% respectivamente.



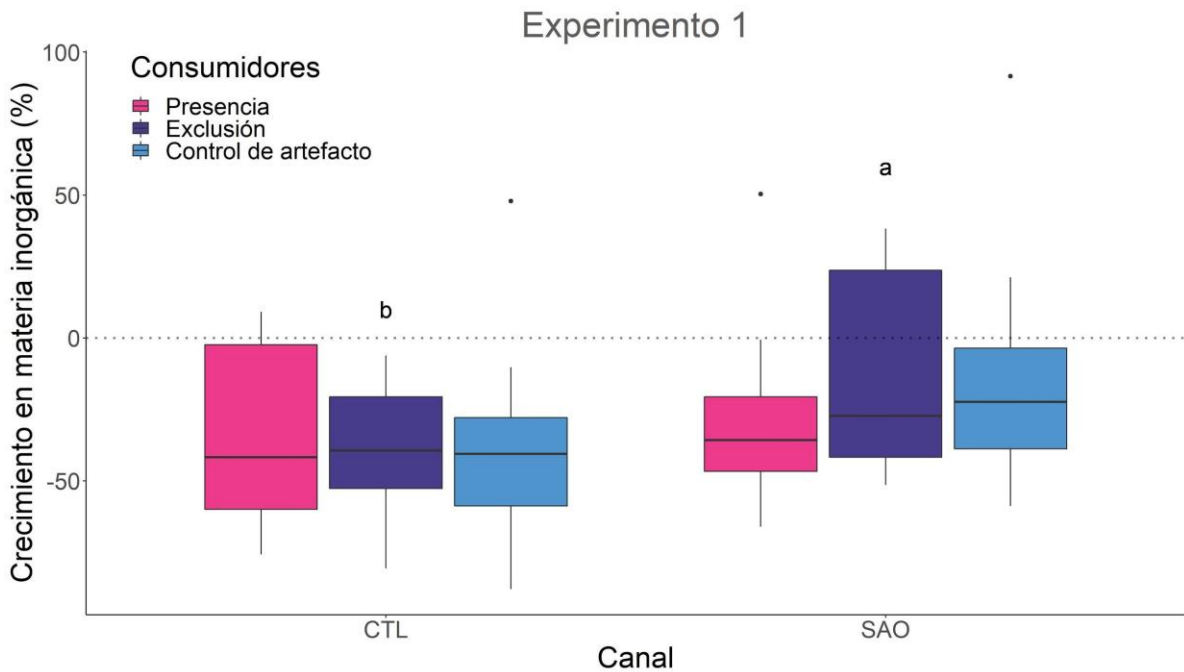
**Figura 15.** Crecimiento (%) en volumen de trasplantes de *H. perlevis* incubados en los canales SAO y CTL (alta y baja disponibilidad de recursos, respectivamente), en condiciones de presencia, exclusión de consumidores y control de artefacto (la línea media, cajas y bigotes representan la mediana y cuartiles). N = 57. Diferentes letras indican diferencias entre canales (Test de Tukey;  $p < 0.05$ ).



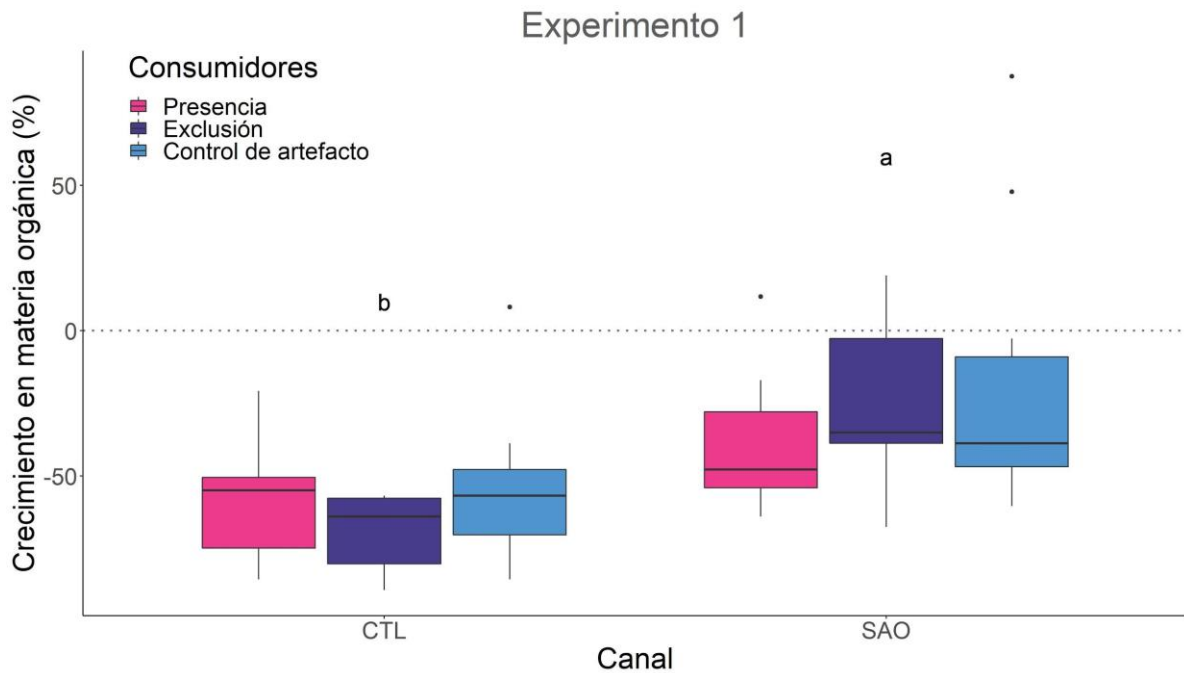
**Figura 16.** Crecimiento (%) en cobertura de trasplantes de *H. perlevis* incubados en los canales SAO y CTL (alta y baja disponibilidad de recursos, respectivamente), en condiciones de presencia, exclusión de consumidores y control de artefacto (la línea media, cajas y bigotes representan la mediana y cuartiles). N = 57. Diferentes letras indican diferencias entre canales (Test de Tukey;  $p < 0.05$ ).



**Figura 17.** Crecimiento (%) en peso seco de trasplantes de *H. perlevis* incubados en los canales SAO y CTL (alta y baja disponibilidad de recursos, respectivamente), en condiciones de presencia, exclusión de consumidores y control de artefacto (la línea media, cajas y bigotes representan la mediana y cuartiles). N = 57. Diferentes letras indican diferencias entre canales (Test de Tukey;  $p < 0.05$ ).



**Figura 18.** Crecimiento (%) en materia inorgánica de trasplantes de *H. perlevis* incubados en los canales SAO y CTL (alta y baja disponibilidad de recursos, respectivamente), en condiciones de presencia y exclusión de consumidores y control de artefacto (la línea media, cajas y bigotes representan la mediana y cuartiles). N = 57. Diferentes letras indican diferencias entre canales (Test de Tukey;  $p < 0.05$ ).



**Figura 19.** Crecimiento (%) en materia orgánica de trasplantes de *H. perlevis* incubados en los canales SAO y CTL (alta y baja disponibilidad de recursos, respectivamente), en condiciones de presencia, exclusión de consumidores y control de artefacto (la línea media, cajas y bigotes representan la mediana y cuartiles). N = 57. Diferentes letras indican diferencias entre canales (Test de Tukey;  $p < 0.05$ ).

**Tabla 5.** Crecimiento (+) o decrecimiento (-) porcentual respecto del estado inicial en volumen, cobertura, peso seco, materia orgánica e inorgánica, de los trasplantes incubados en los canales SAO y CTL durante las instancias experimentales 1 (julio 2018 - octubre 2018, N = 57) y 2 (marzo 2019 - junio 2019, N = 55). “\*\*\*\*” indica efecto significativo del factor *Canal*.

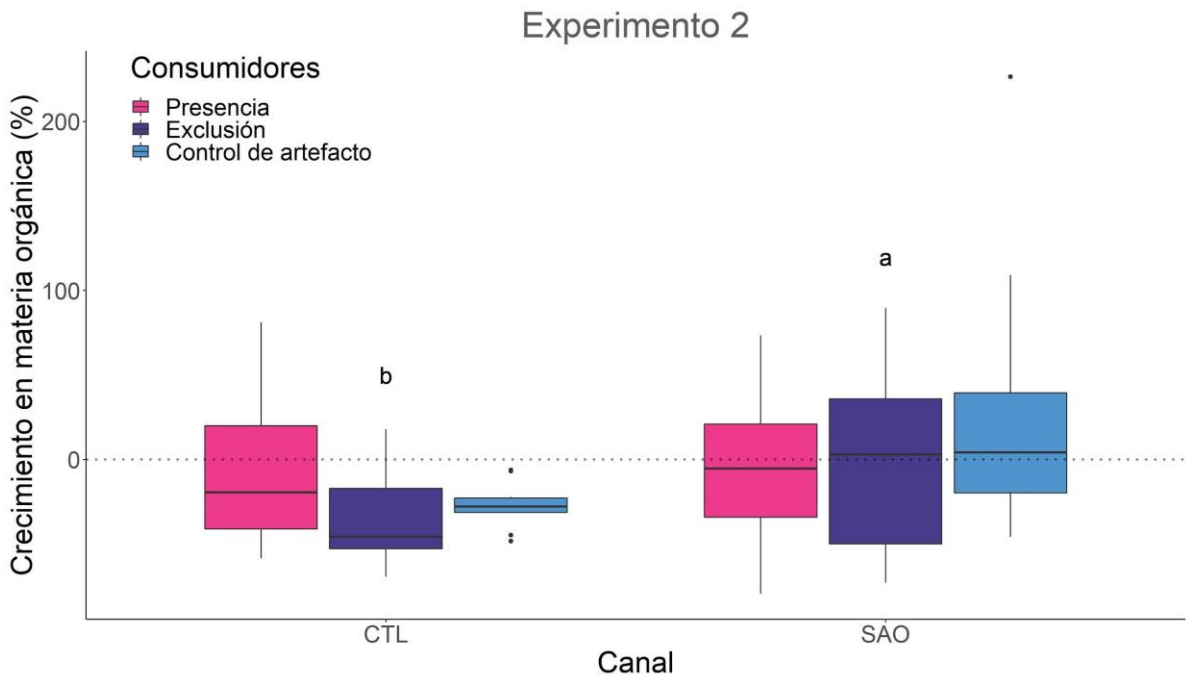
Experimento	SAO (%)	CTL (%)	
<b>Variable de crecimiento</b>			
Experimento 1			
Volumen	+ 39.6	- 10.9	***
Cobertura	+ 89.5	+ 13.9	***
Peso seco	- 19.9	- 46.2	***
Materia orgánica	- 26	- 60.3	***
Materia inorgánica	- 15.9	- 36.7	***
Experimento 2			
Volumen	+ 10.3	- 3.7	
Cobertura	+ 236.6	+ 209.4	
Peso seco	- 7.9	- 19.9	
Materia orgánica	+ 7.9	- 23.6	***
Materia inorgánica	- 15.2	- 18.2	

### 3.4.2. Experimento 2

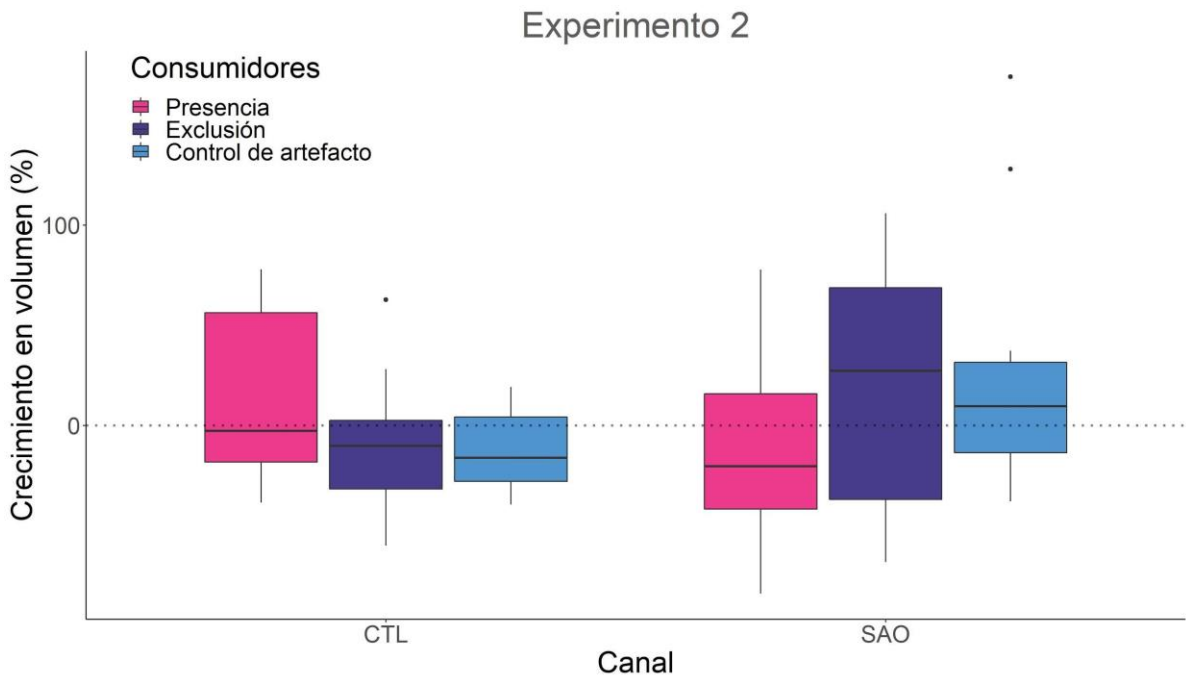
El tamaño y constitución inicial media de los 10 trasplantes, medidos en términos de volumen, cobertura, peso seco, materia orgánica y materia inorgánica, fueron  $6.54 \pm 2.22 \text{ cm}^3$  (volumen),  $4.68 \pm 1.31 \text{ cm}^2$  (cobertura),  $987.4 \pm 444.26 \text{ mg}$  (peso seco),  $313.7 \pm 81.28 \text{ mg}$  (materia orgánica) y  $673.7 \pm 367.74 \text{ mg}$  (materia inorgánica). De los 58 trasplantes con los que inició el experimento, 55 fueron recuperados al final, 27 en el canal CTL (10, 9 y 8 réplicas para los niveles ‘control de artefacto’, ‘exclusión de consumidores’ y ‘presencia de consumidores’, respectivamente) y 28 en el canal SAO (10 réplicas en los niveles ‘control de artefacto’ y ‘presencia de consumidores’, y 8 réplicas en el nivel ‘presencia de consumidores’). Tres trasplantes provenientes del canal SAO se perdieron o presentaron signos severos de infección y no pudieron ser incluidos en los análisis.

Los trasplantes mostraron una variación únicamente en el contenido de materia orgánica y sólo varió en función del *Canal* ( $F_{1, 49} = 5.069$ ,  $p < 0.05$ , Figura 20). Respecto de los valores iniciales, los trasplantes mostraron un incremento en volumen y en la cobertura, mientras que se observó una disminución en el peso seco y en la materia inorgánica (ver Tabla 5; Figuras 21-23). En relación a la materia orgánica, se observó un incremento en los trasplantes de SAO mientras que en el canal CTL hubo una disminución (ver Tabla 5; Figura 20).

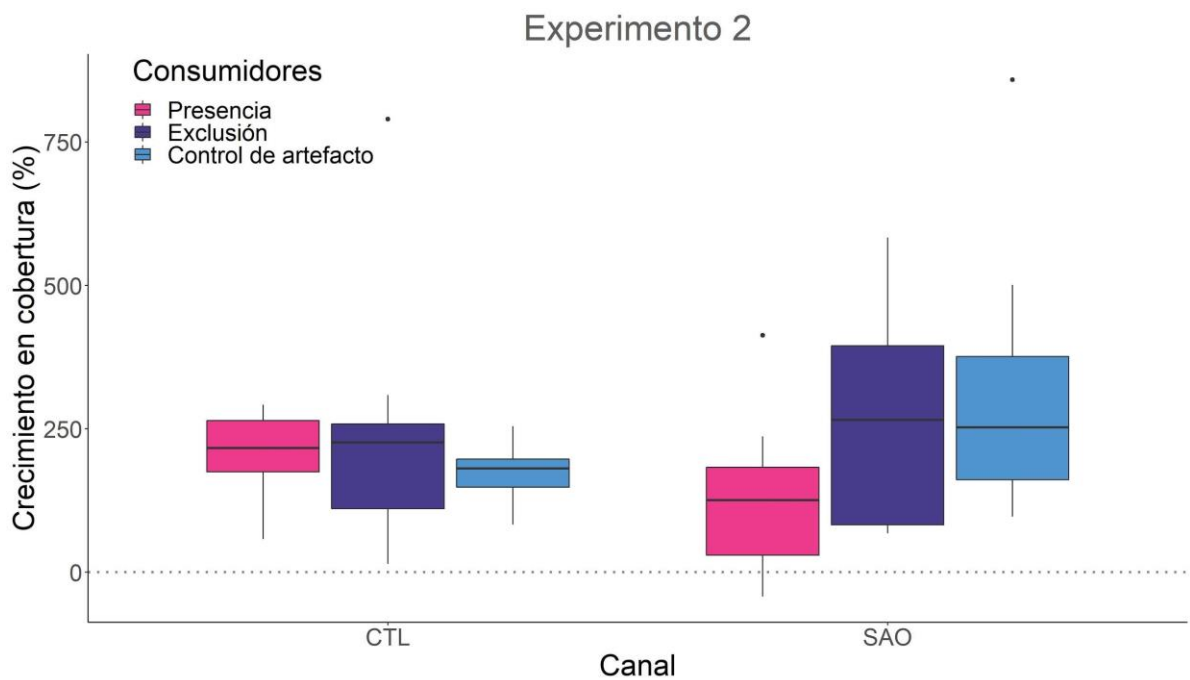
Al finalizar el experimento, la constitución de los trasplantes sólo fue superior (un 31.5% en promedio) en el canal SAO en términos de materia orgánica, mientras que para el resto de las variables los valores fueron similares entre canales.



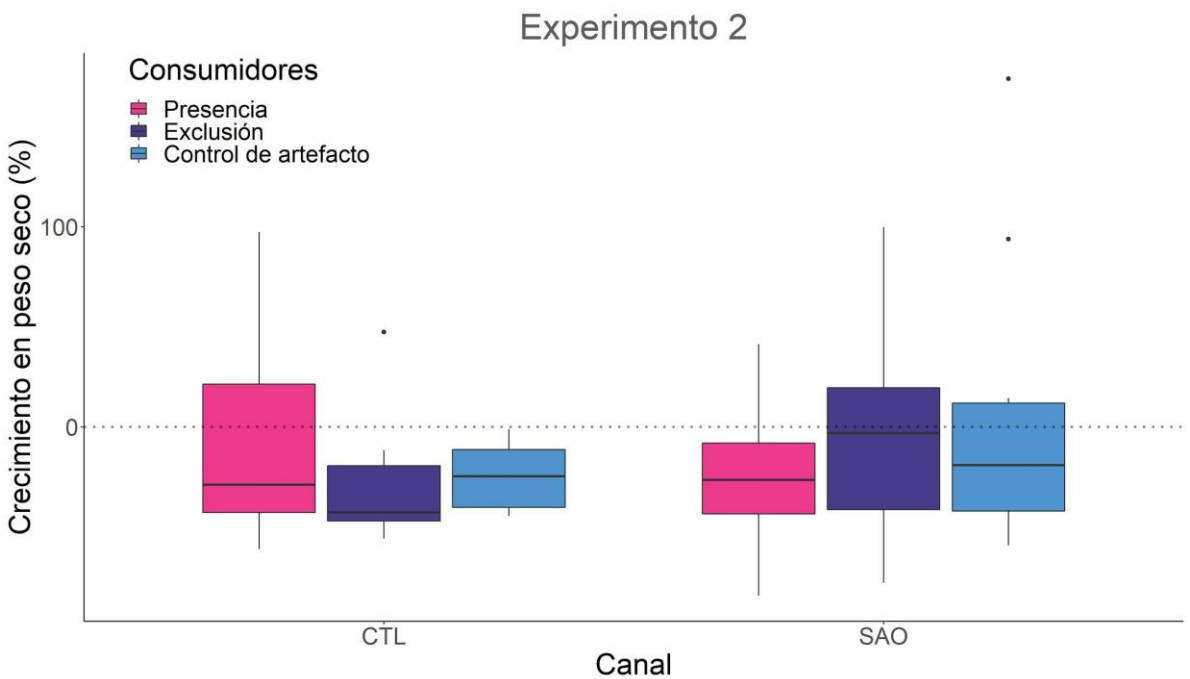
**Figura 20.** Crecimiento (%) en materia orgánica de trasplantes de *H. perlevis* incubados en los canales SAO y CTL (alta y baja disponibilidad de recursos, respectivamente), en condiciones de presencia, exclusión de consumidores y control de artefacto (la línea media, cajas y bigotes representan la mediana y cuartiles). N = 55. Letras diferentes indican diferencias entre canales (Test de Tukey;  $p < 0.05$ ).



**Figura 21.** Crecimiento (%) en volumen de trasplantes de *H. perlevis* incubados en los canales SAO y CTL (alta y baja disponibilidad de recursos, respectivamente), en condiciones de presencia, exclusión de consumidores y control de artefacto (la línea media, cajas y bigotes representan la mediana y cuartiles). N = 55.

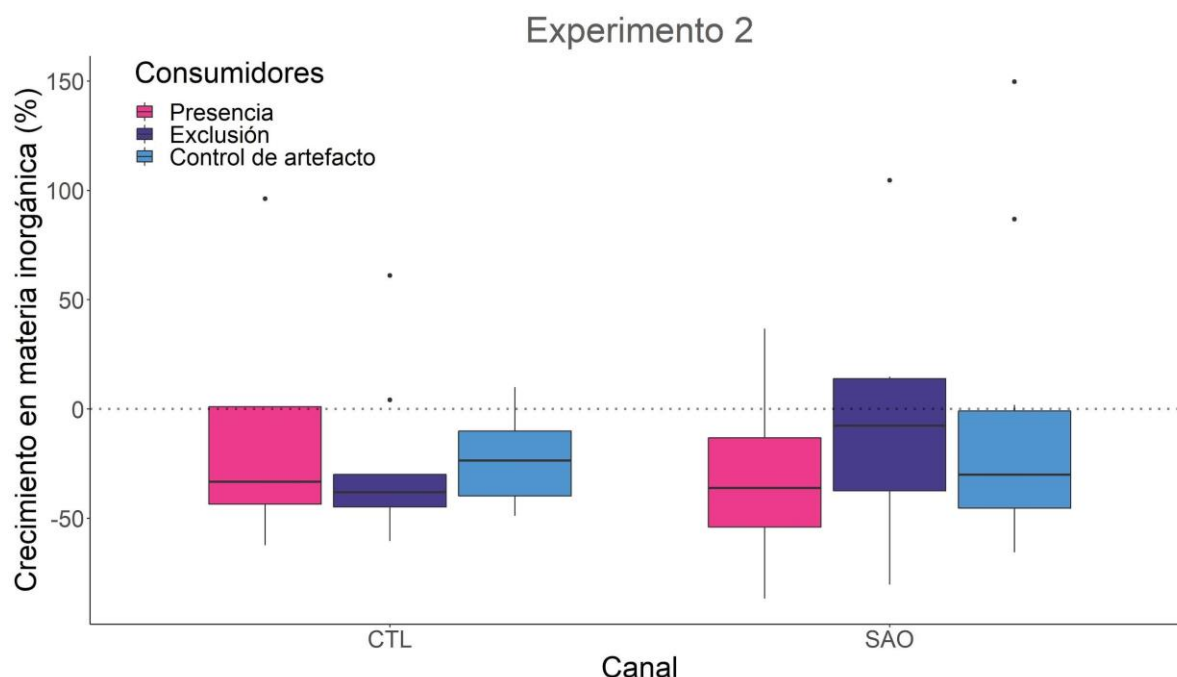


**Figura 22.** Crecimiento (%) en cobertura de trasplantes de *H. perlevis* incubados en los canales SAO y CTL (alta y baja disponibilidad de recursos, respectivamente), en condiciones de presencia, exclusión de consumidores y control de artefacto (la línea media, cajas y bigotes representan la mediana y cuartiles). N = 55.



**Figura 23.** Crecimiento (%) en peso seco de trasplantes de *H. perlevis* incubados en los canales SAO y CTL (alta y baja disponibilidad de recursos, respectivamente), en condiciones de presencia, exclusión de consumidores y control de artefacto (la línea media, cajas y bigotes representan la mediana y cuartiles). N = 55.





**Figura 24.** Crecimiento (%) en materia inorgánica de trasplantes de *H. perlevis* incubados en los canales SAO y CTL (alta y baja disponibilidad de recursos, respectivamente), en condiciones de presencia, exclusión de consumidores y control de artefacto (la línea media, cajas y bigotes representan la mediana y cuartiles). N = 55.

#### 4. DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos en este trabajo permiten corroborar la hipótesis general que plantea que la población de *Hymeniacidon perlevis* se encontraría principalmente regulada por un control *bottom-up* a partir de la concentración de recursos tróficos en el ambiente, independientemente de la depredación. Los principales resultados indican que la concentración de recursos tróficos, tanto disueltos como particulados, es mayor en el canal SAO que en el CTL. Además, se identificaron varias especies de peces, cangrejos, poliquetos y los ofiuros como consumidores de *H. perlevis*. Por otra parte, la presión de consumo fue superior en el canal CTL, siendo mayor la del grupo *bentos* en ambos canales. La cobertura de *H. perlevis* fue mayor en el canal SAO respecto del CTL y, entre las variables *bottom-up* que mejor explicaron las variaciones en su abundancia, se encuentran la concentración de nitrato,

fosfato y sólidos totales. El crecimiento individual de los trasplantes de *H. perlevis* fue superior en el canal con mayor concentración de recursos tróficos mientras que los consumidores no parecen tener un efecto significativo en la dinámica de crecimiento individual de la especie en la BSA.

La mayoría, sino todos los estudios que abordan la dicotomía ‘*top-down* y *bottom-up*’ en esponjas se han desarrollado en arrecifes coralinos tropicales. Las razones principales incluyen por ejemplo, el efecto que podrían tener los cambios en densidad o biomasa de las esponjas que habitan los arrecifes coralinos, en el desarrollo y mantenimiento de los corales (ver Wulff 2012, 2017; ver Pawlik et al. 2018). También, se ha sugerido que los sistemas templados poseen tanta variabilidad en sus condiciones físicas (por ej. radiación solar, temperatura, tiempo e intensidad de estratificación de la columna de agua) y biológicas (por ej. variaciones en la productividad), en una amplia gama de escalas espaciales y temporales, que hacen difícil proporcionar generalidades sobre los factores más influyentes (Schiel 2004; Lesser 2006). Sin embargo, varios estudios han abordado la dicotomía *top-down*, *bottom-up* y su interacción -resaltando la importancia de ambos controles- en la regulación de distintas poblaciones de invertebrados bentónicos filtradores de intermareales y submareales rocosos de climas templados (Menge 1992, 2000; Menge et al. 1997). Este estudio, representa el primer trabajo en el que se evalúa esta dicotomía en la regulación de una esponja que habita en un clima templado, evaluando en simultáneo múltiples variables.

En este estudio, se observó que *H. perlevis* es más abundante en el canal con mayor concentración de recursos tróficos en la columna de agua y que entre las distintas variables *bottom-up* consideradas, las que mejor explican la variación de su cobertura anual son el nitrato principalmente, y en menor medida el fosfato y los sólidos en suspensión. En este

sentido, varios autores señalan una correlación positiva entre la abundancia de esponjas y la concentración de recursos tróficos (Bell 2008b; Wulff 2012). Por lo general, la relación es mayormente atribuida a la concentración de material particulado en la columna de agua (Reiswig 1971; ver Lesser & Slattery 2013; Wulff 2017) dado que las esponjas pueden filtrar activamente y remover entre el 75 y el 99% de los sólidos en suspensión (Ribes et al. 1999). Por ejemplo, la abundancia de *Cliona delitrix* en los arrecifes tropicales aumenta en un gradiente de cercanía a la fuente de descarga de aguas servidas que promueven una mayor concentración de materia orgánica en suspensión (Chaves-Fonnegra et al. 2007). Del mismo modo, un aumento en la densidad de la esponja *Callyspongia vaginalis* en el gradiente de profundidad en arrecifes coralinos caribeños, es atribuido a la mayor concentración de picoplancton en aguas profundas, mayormente fitoplancton, proclorofitas y bacterias heterotróficas (Lesser & Slattery 2013). Sin embargo, en este estudio se observó que la clorofila a, utilizada como proxy de la abundancia de fitoplancton, no explicaría la variación en la cobertura de *H. perlevis*, con lo cual otros componentes particulados del plancton (bacterioplancton, detrito, entre otros) podrían tener efectos de mayor relevancia. De todos modos, análisis más minuciosos son necesarios para validar esta hipótesis.

La importancia de los recursos tróficos disueltos (nutrientes) fue observada en otros sistemas acuáticos costeros, donde el funcionamiento de las comunidades estuvo determinado por la concentración de Nitrógeno y Fósforo (ver Valiela et al. 1997; Fricke et al 2016). Una correlación positiva entre la abundancia o biomasa de esponjas con la disponibilidad de nutrientes disueltos en sistemas enriquecidos es mayormente atribuida a que los mismos pueden traducirse rápidamente en incrementos del fitoplancton y/o bacterioplancton, y por ende, en una mayor disponibilidad de alimento particulado para las esponjas (Reiswig 1971, 1974; ver Holmes 2005; ver Ramsby et al. 2020). Las concentraciones de todos los nutrientes

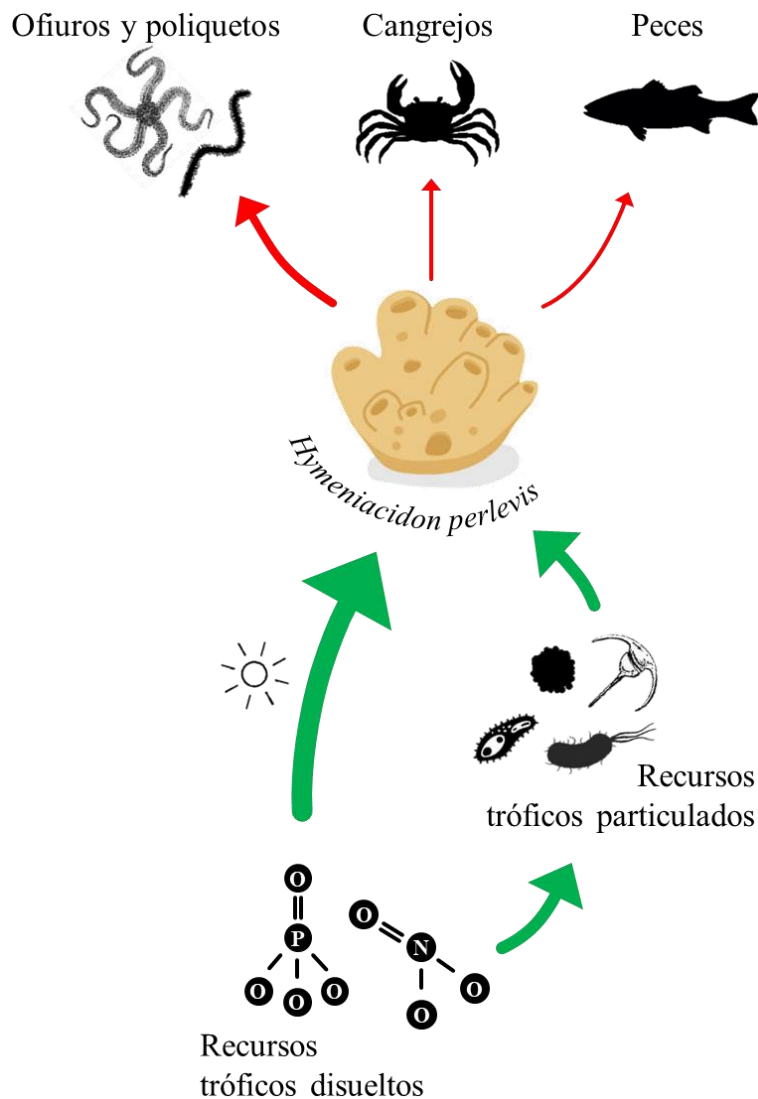
fueron significativamente mayores (en el caso del nitrato hasta dos órdenes de magnitud) en el canal SAO que el en canal CTL. Esto podría atribuirse al aporte de origen antropogénico tanto a través de fuentes puntuales como difusas. Por otra parte, este aporte, derivado de las actividades domésticas e industriales de la ciudad, combinado con los ciclos de crecimiento de los productores primarios, podría explicar la mayor variabilidad en las concentraciones observadas en el canal SAO. Estos nutrientes disueltos pueden afectar el crecimiento y la abundancia de las esponjas al suplir sus requerimientos nutricionales de manera autotrófica en colaboración con sus simbiontes fotosintéticos (Reiswig 1981; de Goeij et al. 2008; Wulff 2012). Los simbiontes pueden captar los nutrientes y sintetizar compuestos carbonatados más complejos (fotosintatos) que luego pasan a la esponja (ver Cheshire & Wilkinson 1991, Weisz et al 2010, ver Freeman & Thacker 2011). La variación en el patrón de abundancia de *H. perlevis* en relación a la concentración de los nutrientes disueltos nitrato y fosfato, además de los sólidos totales, sugiere que la esponja podría estar supliendo sus requerimientos nutricionales de forma no sólo heterotrófica (por filtración), sino también de manera autotrófica a través de sus simbiontes fotosintéticos. Este es el caso de varias especies de esponjas del Caribe, por ejemplo, la esponja *Aplysina cauliformis* que recibe el 75% de sus reservas energéticas desde sus simbiontes fotosintéticos (Freeman & Thacker 2011). Sin embargo, en el caso específico de *H. perlevis*, aún se desconoce el rol que sus simbiontes (por ej. cianobacterias; ver Alex et al. 2012) puedan tener sobre los requerimientos nutricionales de la especie.

Las variaciones en el crecimiento individual de los trasplantes de *H. perlevis* entre las dos instancias experimentales concuerdan con una dinámica estacional en el crecimiento individual de la especie reportado para otros ambientes templados (Cao et al. 2007), sin embargo el patrón observado no concuerda con estudios previos realizados con *H. perlevis* en

el canal SAO (ver Gastaldi et al. 2020). El crecimiento fue mayor en el experimento 2 (desarrollado durante el otoño), mientras que se obtuvo un crecimiento relativamente menor durante el experimento 1 (desarrollado entre las estaciones de invierno y primavera). En cambio, las diferencias observadas entre las variables indicadoras del crecimiento (i.e. crecimiento de los trasplantes en volumen y cobertura pero decrecimiento en peso seco y materia inorgánica) para un mismo tratamiento experimental, pueden deberse a los distintos mecanismos que las esponjas presentan ante un disturbio en su estructura (Ayling 1983). Esto ya ha sido mencionado en estudios previos realizados en el canal SAO con *H. perlevis* (ver Gastaldi 2016). En general, en las primeras dos a cuatro semanas de producirse el corte de los tejidos, trasplantes de distintas esponjas experimentan cambios morfológicos y estructurales que consisten en una primera etapa de desorganización y transformación celular, diferenciación celular y re-arreglo, donde los trasplantes pueden perder peso (de Caralt et al. 2008), aunque esa pérdida no se vea reflejada en su volumen o cobertura (Ayling 1983).

En el estudio de los factores *top-down* y *bottom-up* que regulan las poblaciones de esponjas que habitan arrecifes coralinos tropicales, en términos de su distribución, abundancia, crecimiento, supervivencia, entre otros, las conclusiones son variadas. Algunos autores señalan que no hay evidencias de un control *bottom-up* y que el control *top-down* es el único determinante del crecimiento individual de las esponjas (Pawlik et al. 2013, 2015). Sin embargo, algunas evidencias del control *top-down* de esponjas en estos ambientes se basan en resultados de manipulaciones experimentales cuestionadas por su metodología y por ser no concluyentes (ver Lesser & Slattery 2013; Wulff 2017). Por otro lado, otros autores concuerdan en que el crecimiento de las esponjas está principalmente regulado por un control *bottom-up* (Lesser 2006; Trussell et al. 2006; Lesser & Slattery 2013; Wulff 2017). En este sentido, un trabajo reciente mostró que, en condiciones de ausencia de consumidores, varias

especies de esponjas de arrecifes coralinos crecen más conforme son trasplantadas a sitios con una concentración creciente de picoplancton y nutrientes disueltos (Wulff 2017). Más aún, en el mismo trabajo se demuestra que cuando estas esponjas son incubadas en su sitio de procedencia, su crecimiento no es afectado por la depredación (Wulff 2017). En este estudio, el primero realizado en sistemas templados, los experimentos de incubación de trasplantes de esponjas en canales de marea con alta y baja concentración de recursos tróficos, y manipulando la presencia de consumidores, revelaron que el crecimiento de *H. perlevis* estaría mayormente determinado por un control *bottom-up*. Al finalizar los experimentos, los trasplantes presentaron un mayor tamaño y constitución en el canal con mayor concentración de recursos tróficos para la esponja. A pesar de la presencia de varias especies de vertebrados e invertebrados consumidoras de *H. perlevis* en ambos canales, la depredación no tuvo un efecto significativo sobre el crecimiento de la esponja, ni siquiera en el canal CTL con mayor presión de consumo. Diferencias, aunque no significativas, observadas en el crecimiento de los trasplantes en SAO entre los tratamientos ‘presencia de consumidores’ y ‘ausencia de consumidores’, sugiere que podría haber un efecto del consumo sobre la esponja, aunque sin ejercer un efecto significativo en su crecimiento. Por lo tanto, el control *top-down* en el crecimiento de *H. perlevis* resultaría despreciable en relación al control *bottom-up* (Figura 25).



**Figura 25.** Efectos relativos de los controles *top-down* (flechas rojas) y *bottom-up* (flechas verdes) sobre la esponja *Hymeniacidon perlevis* en la Bahía de San Antonio. Flechas de mayor grosor indican un efecto relativo mayor de algún componente de la red en la regulación de la población de *H. perlevis*. Si bien los consumidores podrían estar ejerciendo un control *top-down* sobre la esponja, particularmente ofiuros y poliquetos, este control resultaría despreciable en relación al control *bottom-up* ejercido a partir de la abundancia de recursos tróficos, particulados o disueltos. Puntualmente, los recursos disueltos podrían estar ejerciendo un control al promover una mayor abundancia de recursos tróficos particulados (por ej. fitoplancton) y con ello sustentar una alimentación heterotrófica (por filtración) o al conducir una alimentación autotrófica (☀) a través de la fijación y posterior translocación de compuestos desde los simbiontes fotosintéticos de *H. perlevis*.

Este trabajo es el primero que aborda la dicotomía '*top-down* y *bottom-up*' en el control del crecimiento de una especie de esponja en un clima templado, en el que se contemplan en simultáneo condiciones contrastantes de concentración de recursos tróficos

para la esponja y la presión de los consumidores. Se corroboró la primera predicción de mayor concentración de recursos tróficos en el canal SAO. Por el contrario, los consumidores fueron más abundantes en el canal CTL y si bien la riqueza de taxa fue la misma en ambos canales, la composición fue diferente, rechazándose así parcialmente la predicción acerca de la mayor abundancia y riqueza de consumidores en el canal SAO. También se corroboraron las predicciones acerca de las diferencias entre canales en las abundancias poblacionales y crecimiento individual de *H. perlevis*, encontrándose que ambos fueron mayores en el canal SAO, registrándose una mayor cobertura de *H. perlevis* conforme aumentó la concentración de recursos tróficos, mientras que la depredación, de tener algún efecto en el crecimiento individual de la esponja, estuvo enmascarado por el control *bottom-up*. Se concluye así, que en la BSA el crecimiento individual de *H. perlevis*, se encontraría principalmente determinado por un control *bottom-up*.

## 5. BIBLIOGRAFÍA

**Alex A, Vasconcelos V, Tamagnini P, Santos A & Antunes A (2012).** Unusual Symbiotic Cyanobacteria Association in the Genetically Diverse Intertidal Marine Sponge *Hymeniacidon perlevis* (Demospongiae, Halichondrida). PLoS ONE 7.

**Anderson D & Burnham K (2004).** Model selection and multi-model inference. 2nd edn. Springer-Verlag.

**[APHA] American Public Health Association (2012).** Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater, 22nd edn, Washington.

**Ayling AL (1983).** Growth and regeneration rates in thinly encrusting Demospongiae from temperate waters. The Biological Bulletin 165, 343–352.



**Bainbridge ZT, Wolanski E, Álvarez-Romero JG, Lewis SE & Brodie JE (2012).** Fine sediment and nutrient dynamics related to particle size and floc formation in a Burdekin River flood plume, Australia. *Marine Pollution Bulletin* 65, 236–248.

**Barton K (2020).** MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.43.17. <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>.

**Bell J (2008a).** Sponges as agents of biological disturbance. *Marine Ecology Progress Series* 368, 127–135.

**Bell J (2008b).** The functional roles of marine sponges. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 79, 341–353.

**Belmonte T, Alvim J, Padula V & Muricy G (2015).** Spongivory by nudibranchs on the coast of Rio de Janeiro state, southeastern Brazil. *Spixiana* 38, 187-195.

**Boschi E, Fischbach C & Iorio M (1992).** Catálogo ilustrado de los crustáceos estomatópodos y decápodos marinos de Argentina. *Frente Marítimo* 10, 7-94.

**Boschi E & Cousseau MB (2004).** La vida entre mareas: vegetales y animales de las costas de Mar del Plata, Argentina. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, Mar del Plata (Argentina).

**Bracken MES & Stachowicz JJ (2007).** Top-down modification of bottom-up processes: selective grazing reduces macroalgal nitrogen uptake. *Marine Ecology Progress Series* 330, 75–82.

**Burkpile DE & Hay ME (2006).** Herbivore vs. nutrient control of marine primary producers: Context-dependent effects. *Ecology* 87, 3128–3139.

**Cao X, Fu W, Yu X & Zhang W (2007).** Dynamics of spicule production in the marine sponge *Hymeniacidon perlevis* during in vitro cell culture and seasonal development in the field. *Cell and Tissue Research* 329, 595–608.

**Chaves-Fonnegra A, Zea S & Gómez M (2007).** Abundance of the excavating sponge *Cliona delitrix* in relation to sewage discharge at San Andrés Island, SW Caribbean, Colombia. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras* 36, 63–78.

**Cheshire AC & Wilkinson CR (1991).** Modelling the photosynthetic production by sponges on Davies Reef, Great Barrier Reef. *Marine Biology* 109, 13–18.

**Cortés CN & Narosky T (1997).** Cien caracoles argentinos. Editorial Albatros.

**de Buen F (1953).** Los Pejerreyes (Familia Atherinidae) en la fauna uruguaya, con descripción de nuevas especies. *Boletim do Instituto Oceanográfico* 4, 3–80.

**de Caralt SD, Uriz MJ & Wijffels RH (2008).** Grazing, differential size-class dynamics and survival of the Mediterranean sponge *Corticium candelabrum*. *Marine Ecology Progress Series* 360, 97–106.

**de Goeij JM, van den Berg H, van Oostveen MM, Epping EHG & van Duyl FC (2008).** Major bulk dissolved organic carbon (DOC) removal by encrusting coral reef cavity sponges. *Marine Ecology Progress Series* 357, 139–151.

**de Mendiburu F (2020).** agricolae: Statistical Procedures for Agricultural Research. R package version 1.3-3. <https://CRAN.R-project.org/package=agricolae>.

**Diaz MC & Ward BB (1997).** Sponge-mediated nitrification in tropical benthic communities. *Marine Ecology Progress Series* 156, 97–107.

**Dragovich A (1970).** The Food of Bluefin Tuna (*Thunnus thynnus*) in the Western North Atlantic Ocean. *Transactions of the American Fisheries Society* 99, 726–731.

**Duffy JE & Hay ME (2001).** The ecology and evolution of marine consumer – prey interactions. En: *Marine community ecology* (Sinauer), pp 131–157.

**Dyer BS (1997).** Phylogenetic revision of Atherinopsidae (Teleostei, Atherinopsidae), with comments on the systematics of the South American freshwater fish genus *Basilichthys* Girard. *Miscellaneous publications*, 185.

**Dyer BS (2006).** Systematic revision of the south American silversides (Teleostei, Atheriniformes). *Biocell*, 30(1), 69-88.

**Fauchald K (1977).** The polychaete worms, definitions and keys to the orders, families and genera. *Natural History Museum of Los Angeles County, Science Series*, 28.

**Fox J & Weisberg S (2019).** *An {R} Companion to Applied Regression*. 3rd edn. Sage, Thousand Oaks. <https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion/>.

**Freeman CJ & Thacker RW (2011).** Complex interactions between marine sponges and their symbiotic microbial communities. *Limnology and Oceanography* 56, 1577–1586.

**Fricke A, Kopprio GA, Alemany D, Gastaldi M, Narvarte MA, et al. (2016).** Changes in coastal benthic algae succession trajectories and assemblages under contrasting nutrient and grazer loads. *Estuaries and Coasts* 39, 462–477.

**Fu W, Sun L, Zhang X & Zhang W (2006).** Potential of the marine sponge *Hymeniacidon perleve* as a bioremediator of pathogenic bacteria in integrated aquaculture ecosystems. *Biotechnology and Bioengineering* 93, 1112–1122.

**García GO, Isacch JP, Laich AG, Albano M, Favero M, et al. (2010).** Foraging behaviour and diet of American Oystercatchers in a Patagonian intertidal area affected by nutrient loading. *Emu - Austral Ornithology* 110, 146–154.

**Gastaldi M (2016).** *Características biológicas y rol ecológico de la comunidad de esponjas de la Bahía de San Antonio, Patagonia Argentina* (tesis doctoral). Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Universidad Nacional de Córdoba. Córdoba, Argentina.

**Gastaldi M, De Paula TS, Narvarte MA, Lôbo-Hajdu G & Hajdu E (2018).** Marine sponges (Porifera) from the Bahía San Antonio (North Patagonian Gulfs, Argentina), with additions to the phylogeography of the widely distributed *Cliona* aff. *celata* and *Hymeniacidon perlevis*, and the description of two new species. *Marine Biology Research* 14, 682–716.

**Gastaldi M, Firstater FN, Daleo P & Narvarte MA (2016).** Abundance of the sponge *Hymeniacidon* cf. *perlevis* in a stressful environment of Patagonia: relationships with *Ulva lactuca* and physical variables. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 96, 465–472.

**Gastaldi M, Firstater FN, Romero MA, Pereyra PJ & Narvarte MA (2020).** Seasonality dictates changes in the ecological interactions among spatial dominants. *Marine Biology* 167–176.

**Guida VG (1976).** Sponge predation in the oyster reef community as demonstrated with *Cliona celata* Grant. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 25, 109–122.

**Hajdu E, Peixinho S, Fernandez J (2011).** *Esponjas marinhas da Bahia: Guia de campo e laboratório*. Museu Nacional. 276 pp. [Série Livros 45].

**Hay ME (1996).** Marine chemical ecology: what's known and what's next? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 200, 103–134.

**Hillebrand H (2002).** Top-down versus bottom-up control of autotrophic biomass - a meta-analysis on experiments with periphyton. *Journal of the North American Benthological Society* 21, 349–369.

**Holmes KE (2005).** Effects of eutrophication on bioeroding sponge communities with the description of new West Indian sponges, *Cliona* spp. (Porifera: Hadromerida: Clionidae). *Invertebrate Biology* 119, 125–138.

**Hothorn T, Bretz F & Westfall P (2008).** Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biometrical Journal* 50 (3), 346-363.

**Lenth RV (2020).** emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means. R package version 1.5.3. <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>.

**Leroux SJ & Loreau M (2015).** Theoretical perspectives on bottom-up and top-down interactions across ecosystems. En: *Trophic Ecology*, (Cambridge University Press), pp. 410, 3–27.

**Lesser MP (2006).** Benthic–pelagic coupling on coral reefs: Feeding and growth of Caribbean sponges. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 328, 277–288.

**Lesser MP & Slattery M (2013).** Ecology of Caribbean Sponges: Are Top-Down or Bottom-Up Processes More Important? *PLoS ONE* 8.

**Longo C, Corriero G, Licciano M & Stabili L (2010).** Bacterial accumulation by the Demospongiae *Hymeniacidon perlevis*: A tool for the bioremediation of polluted seawater. *Marine Pollution Bulletin* 60, 1182–1187.

**Maldonado M, Zhang X, Cao X, Xue L, Cao H, et al. (2010).** Selective feeding by sponges on pathogenic microbes: a reassessment of potential for abatement of microbial pollution. *Marine Ecology Progress Series* 403, 75–89.

**Mangiafico S (2020).** rcompanion: Functions to Support Extension Education Program Evaluation. R package version 2.3.26. <https://CRAN.R-project.org/package=rcompanion>.

**Marker AFH, Nusch A, Rai H & Riemann B (1980).** The measurement of photosynthetic pigments in freshwater and standardization of methods: conclusions and recommendations. *Archiv für Hydrobiologie Beihefte. Ergebnisse der Limnologie*. 14: 91–106.

**Martinetto P, Daleo P, Escapa M, Alberti J, Isacch JP, et al. (2010).** High abundance and diversity of consumers associated with eutrophic areas in a semi-desert macrotidal coastal ecosystem in Patagonia, Argentina. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 88, 357–364.

**Martinetto P, Teichberg M, Valiela I, Montemayor D & Iribarne O (2011).** Top-down and bottom-up regulation in a high nutrient–high herbivory coastal ecosystem. *Marine Ecology Progress Series* 432, 69–82.

**Masterson P, Arenas FA, Thompson RC & Jenkins SR (2008).** Interaction of top down and bottom up factors in intertidal rockpools: Effects on early successional macroalgal community composition, abundance and productivity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 363, 12–20.

**Menge BA (1992).** Community Regulation: Under What Conditions Are Bottom-Up Factors Important on Rocky Shores? *Ecology* 73, 755–765.

**Menge BA (2000).** Top-down and bottom-up community regulation in marine rocky intertidal habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 250, 257–289.

**Menge BA, Daley BA, Wheeler PA, Dahlhoff E, Sanford E, et al. (1997).** Benthic-pelagic links and rocky intertidal communities: Bottom-up effects on top-down control? *Proceedings of the National Academy of Sciences* 94, 14530–14535.

**Nielsen KJ & Navarrete SA (2004).** Mesoscale regulation comes from the bottom-up: intertidal interactions between consumers and upwelling. *Ecology Letters* 7, 31–41.

**Padilla Verdín CJ, Carballo JL & Camacho ML (2010).** A Qualitative Assessment of Sponge-Feeding Organisms from the Mexican Pacific Coast. *The Open Marine Biology Journal* 4.

**Pawlik JR, Loh TL & McMurray SE (2018).** A review of bottom-up vs. top-down control of sponges on Caribbean fore-reefs: what's old, what's new, and future directions. *PeerJ* 6.

**Pawlik JR, Loh TL, McMurray SE & Finelli CM (2013).** Sponge Communities on Caribbean Coral Reefs Are Structured by Factors That Are Top-Down, Not Bottom-Up. *PLoS ONE* 8.

**Pawlik JR, McMurray S, Erwin P & Zea S (2015).** A review of evidence for food limitation of sponges on Caribbean reefs. *Marine Ecology Progress Series* 519, 265–283.

**Pedersen TL (2020).** ggforce: Accelerating 'ggplot2'. R package version 0.3.2. <https://CRAN.R-project.org/package=ggforce>.

**Perier MR (1994).** *La fauna íctica en el litoral de la Bahía de San Antonio (Golfo San Matías, Provincia de Rio Negro)* (tesis doctoral). Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. La Plata, Argentina.

**Pile AJ, Patterson MR & Witman JD (1996).** *In situ* grazing on plankton <10 µm by the boreal sponge *Mycale lingua*. *Oceanographic Literature Review* 4, 95–102.

**Power ME (1992).** Top-Down and Bottom-Up Forces in Food Webs: Do Plants Have Primacy. *Ecology* 73, 733–746.

**Quinn G & Keough MJ (2002).** *Experimental design and data analysis for biologists* Cambridge University Press.

**R Core Team (2020).** *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.

**Ramsby BD, Heishman J, Hoogenboom MO, Whalan S & Webster NS (2020).** Dissolved inorganic nutrient enrichment does not affect sponge growth or condition. *Marine Ecology Progress Series* 634, 77–88.

**Randall JE & Hartman WD (1968).** Sponge-feeding fishes of the West Indies. *Marine Biology* 1, 216–225.

**Reed DC & Harrison JA (2016).** Linking nutrient loading and oxygen in the coastal ocean: A new global scale model. *Global Biogeochemical Cycles* 30, 447–459.

**Reiswig HM (1971).** Particle feeding in natural populations of three marine demosponges. *The Biological Bulletin* 141, 568–591.



**Reiswig HM (1974).** Water transport, respiration and energetics of three tropical marine sponges. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 14, 231–249.

**Reiswig HM (1981).** Partial Carbon and Energy Budgets of the Bacteriosponge *Verohgia fistularis* (Porifera: Demospongiae) in Barbados. *Marine Ecology* 2, 273–293.

**Ribes M, Coma R, & Gili JM (1999).** Natural diet and grazing rate of the temperate sponge *Dysidea avara* (Demospongiae, Dendroceratida) throughout an annual cycle. *Marine Ecology Progress Series* 176, 179–190.

**Rozbaczylo N (1980).** Clave para el reconocimiento de familias de anélidos poliquetos del mar chileno. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 15, 167–196.

**Scheirer CJ, Ray WS & Hare N (1976).** The Analysis of Ranked Data Derived from Completely Randomized Factorial Designs. *Biometrics* 32, 429.

**Schejter L. (2014).** Porifera. En: *Los Invertebrados Marinos*, (Buenos Aires: Vázquez Mazzini Editores), pp. 355, 49–65.

**Schiel DR (2004).** The structure and replenishment of rocky shore intertidal communities and biogeographic comparisons. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 300, 309–342.

**Schober P, Boer C & Schwarte LA (2018).** Correlation Coefficients: Appropriate Use and Interpretation. *Anesthesia & Analgesia* 126, 1763–1768.

**Sokal RR, Rohlf FJ (1995).** *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. 3rd edn. W. H. Freeman & Co., New York.

**Steneck RS & Sala E (2005).** Large marine carnivores: trophic cascades and top-down controls in coastal ecosystems past and present. Island Press, Washington, D.C., USA.

**Tyler AV (1972).** Food Resource Division Among Northern, Marine, Demersal Fishes. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 29, 997–1003.

**Teichberg M, Fox SE, Olsen YS, Valiela I, Martinetto P, et al. (2010).** Eutrophication and macroalgal blooms in temperate and tropical coastal waters: nutrient enrichment experiments with *Ulva* spp. *Global Change Biology* 16, 2624–2637.

**Thacker R & Freeman C (2012).** Sponge-microbe symbioses. Recent advances and new directions. *Advances in Marine Biology* 62, 57–111.

**Trussell G, Lesser M, Patterson M & Genovese S (2006).** Depth-specific differences in growth of the reef sponge *Callispongia vaginalis*: role of bottom-up effects. *Marine Ecology Progress Series* 323, 149–158.

**Valiela I, McClelland J, Hauxwell J, Behr PJ, Hersh D, et al. (1997).** Macroalgal blooms in shallow estuaries: Controls and ecophysiological and ecosystem consequences. *Limnology and Oceanography* 42, 1105–1118.

**Van Soest RWM, Boury-Esnault N, Hooper JNA, Rützler K, de Voogd NJ, et al. (2021).** World Porifera Database. Accessed at <http://www.marinespecies.org/porifera> on 2021-03-18.

**Venables WN & Ripley BD (2002).** Modern Applied Statistics with S. 4rd edn. Springer, New York. ISBN 0-387-95457-0.

**Weisz JB, Massaro AJ, Ramsby BD & Hill MS (2010).** Zooxanthellar Symbionts Shape Host Sponge Trophic Status Through Translocation of Carbon. *The Biological Bulletin* 219, 189–197.

**Wickham H (2016).** *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag, New York. <https://ggplot2.tidyverse.org>.

**Wickham H, François R, Henry L & Müller K (2021).** *dplyr: A Grammar of Data Manipulation*. R package version 1.0.3. <https://CRAN.R-project.org/package=dplyr>.

**Wickham H & Bryan J (2019).** *readxl: Read Excel Files*. R package version 1.3.1. <https://CRAN.R-project.org/package=readxl>.

**Wulff JL (2006).** Ecological interactions of marine sponges. *Canadian Journal of Zoology* 84, 146–166.

**Wulff JL (2012).** Ecological Interactions and the Distribution, Abundance, and Diversity of Sponges. En: *Advances in Marine Biology* (Elsevier), pp. 273–344.

**Wulff JL (2017).** Bottom-up and top-down controls on coral reef sponges: disentangling within-habitat and between-habitat processes. *Ecology* 98, 1130–1139.