



UNIVERSIDAD NACIONAL DE RIO NEGRO

“Efecto de la presencia de *Magallana gigas* (Thunberg, 1793) en los patrones de distribución de peces juveniles en marismas de *Spartina alterniflora* (Loisel, 1807), en el estuario de Bahía Blanca, Bs. As., Argentina”

Tesina final de carrera para obtener el grado académico de:

Licenciado en Ciencias del Ambiente

Presenta

Téc. Leonel Luppi

Director:

Dr. Lucas M. Molina

Viedma, Río Negro

Julio de 2024

Agradecimientos

En primera instancia, doy gracias a la Universidad pública por permitirme formarme y por abrirme las puertas de un camino profesional, el cual me resulta tan apasionante como gratificante. También a cada docente de la carrera de la LCSAM, por sus enseñanzas que acompañarán mi camino, por la humanidad y la docencia basada en el vínculo y en aprendizajes significativos que los caracteriza.

Especialmente, agradezco a mi director de tesina, Lucas Molina, quién no dudó en compartir su experiencia y habilidades de investigación conmigo, gracias por enseñarme tanto, por confiar en mí, por validar mi curiosidad e intereses, por dedicarme el tiempo que necesite para poder culminar este proceso que me costó tanto, por guiarme en este recorrido, atendiendo con un gran compromiso cada una de mis consultas, acompañándome en cada muestreo y cada encuentro, soportando empáticamente mis caóticos horarios y siempre atento a mis singularidades, espero algún día poder retribuir todo su apoyo.

Por último, pero no menos importante, a mi familia y amigos, a mis viejos que siempre la lucharon porque no nos falte nada a sus tres hijos, a mis hermanos, a mis tíos, que con sus llamadas, cartas, mensajes o charlas siempre estaban preguntando cómo andaba y cómo iba todo, a mis dos abuelas, a Irma que ya no está físicamente, pero siempre permanece en mi corazón, a Dora, mi pilar confiable de ayuda y escucha, sé que sin ella nada de esto podría haber sido posible, viven en mi memoria cada hermosa y esperada encomienda de comida casera para no extrañar tanto cuando me tocó estudiar lejos de casa, cada palabra de aliento y todo su acompañamiento al estudiar ahora esta carrera que me encanta.

Y principalmente, a mi amada esposa Aye, por estar a mi lado apoyándome, guiándome y complementándome tanto, gracias por cada uno de los esfuerzos que me permitieron lograr mis sueños, gracias por la hermosa familia que formamos, gracias por siempre estar a mi lado para caminar juntos y hacer que todo sea mejor a tu lado y a mis queridos hijos Valentina y LÍam, que son los motorcitos que me mantienen de pie y avanzando, porque como dicen los cartelitos en mis apuntes, todo es por ellos, ya que son el tesoro más hermoso de mi vida. ¡Gracias por todo a cada uno!

Contenido

1 - RESUMEN	3
2 - INTRODUCCIÓN	5
2.1 - Objetivo general.....	13
2.2 - Objetivos específicos	13
2.3 - Hipótesis	13
3 - MATERIALES Y MÉTODOS	14
3.1 - Área de estudio	14
3.2 - Consideraciones Metodológicas relacionadas al muestreo y al análisis de datos.....	16
3.3 - Determinación de la densidad de ostras en ambientes vegetados y no vegetados....	19
3.4 - Variabilidad espacial en la abundancia de peces	20
3.5 - Variación espacial en la abundancia de alimento para peces: <i>disponibilidad de presas bentónicas</i>	22
3.6 - Variables ambientales	23
3.7 - Comparación BACI cualitativa: el antes y el después de la ostra	24
4 - RESULTADOS	25
4.1 - Determinación de la densidad de ostras en ambientes vegetados y no vegetados....	25
4.2 - Variabilidad espacial en la abundancia de peces.	26
4.3 - Variación espacial en la abundancia de alimento para peces: <i>disponibilidad de presas bentónicas</i>	30
4.4 - Variables ambientales	32
4.5 - Comparación BACI cualitativa: el antes y el después de la ostra	35
5 - DISCUSIÓN	38
6 - CONCLUSIÓN.....	47
7 - BIBLIOGRAFÍA	49

1 - RESUMEN

Las marismas son ecosistemas mixtos de gran relevancia debido a su biodiversidad y los servicios ecosistémicos que proporcionan, expuestos a condiciones terrestres y acuáticas. Sin embargo, la pérdida global de humedales, especialmente las marismas, se ha acelerado en la última década, impulsada por el cambio climático, el aumento del nivel del mar, el desarrollo agrícola e industrial, y la pérdida de sedimentos.

Factores físicos como el viento, las olas y las mareas contribuyen significativamente a la erosión de las marismas, mientras que los factores biológicos, incluidos los ingenieros ecosistémicos, así como los herbívoros y sus depredadores, juegan un papel crucial en los procesos geomorfológicos y la estabilidad del hábitat.

Las especies invasoras, como la ostra *Magallana gigas*, pueden actuar como ingenieros ecosistémicos autogénicos, modificando activamente el hábitat. En el estuario de Bahía Blanca, la presencia de *M. gigas* podría modificar la composición y el tamaño de los ensambles de peces que usan las marismas de *Spartina alterniflora* del estuario de Bahía Blanca. Este estudio investigó el efecto de estas ostras en áreas vegetadas y no vegetadas, utilizando muestreos con redes de pesca durante 9 ciclos de mareas en los meses de noviembre, diciembre y febrero.

Se observó una clara diferenciación en los tipos de peces encontrados entre las zonas vegetadas y las áreas no vegetadas dominadas por ostras. Las zonas vegetadas mostraron mayor abundancia y diversidad específica, así como peces de mayor tamaño en comparación con las áreas no vegetadas. Además, se evidenció un cambio en la

2024

disponibilidad de alimento y características abióticas del sedimento intermareal tras la invasión por ostras.

Estos hallazgos subrayan cambios significativos en la comunidad de peces desde la llegada de *M. gigas*, destacando la importancia de considerar los efectos de las invasiones biológicas en los ecosistemas de marismas y su influencia en la estructura de las comunidades. Este estudio ofrece información crucial para informar medidas de manejo y conservación en estos entornos costeros sensibles.

Palabras clave: Especies invasoras, uso de hábitat, *Odontesthes argentinensis*, *Micropogonias furnieri*, *Pogonias cromis*, *Brevoortia aurea*.

2 - INTRODUCCIÓN

Las marismas son ecosistemas mixtos de gran relevancia por su biodiversidad y servicios ecosistémicos que proveen estos ambientes están expuestos a condiciones terrestres y acuáticas –pudiendo las mismas ser tanto de origen marino como de agua dulce (Camaño, 2012). Se caracterizan por presentar marcados gradientes de estrés físico, por ejemplo, anoxia, salinidad, temperatura, etc., los cuales tienen efectos importantes en la estructuración y en particular, en los patrones de zonación de las comunidades (Traut, 2005; Lortie y Callaway, 2006).

Estos ambientes sufren significativamente los efectos de la globalización, principalmente por el transporte marítimo y la acuicultura, que favorecen el transporte de especies marinas fuera de sus áreas de distribución geográfica nativa (Carlton y Geller, 1993; Cohen y Carlton, 1998; Mack *et al.*, 2000).

Sumado a ello, la suba del nivel del mar (promovida por el cambio climático) altera considerablemente la dinámica natural de las condiciones de las marismas, haciendo que permanezcan inundadas por más tiempo y consecuentemente y una salinización (IPCC 2007) y otros cambios fisicoquímicos ambientales (ej: potencial redox, Holmer *et al.*, 2015) que pueden resultar condicionantes claves en la distribución de las especies que las habitan, ya que pueden perjudicar la supervivencia de especies autóctonas y favorecer la de especies exóticas en el sitio (Davy *et al.*, 2011).

Además, la distribución de las especies está muy influenciada tanto por factores abióticos como el calentamiento del océano (Burrows *et al.*, 2011; Chen *et al.*, 2012;

2024

Poloczanska *et al.*, 2013; Büscher *et al.*, 2017) como bióticos, como es el caso de la facilitación, una interacción positiva entre organismos (Michalet y Pugnaire, 2016).

Específicamente, las marismas intermareales, como nuestro sitio de interés, se caracterizan por poseer una fuerte zonación vegetal y una baja diversidad de especies, pero con una producción primaria y secundaria excepcionalmente alta (Hughes *et al.*, 2022; Lortie y Callaway, 2006; Ríos *et al.*, 2018; Traut, 2005), estas brindan valiosos servicios ecosistémicos como proveedores de materia prima, alimentos, protección costera, control de la erosión, purificación del agua, soporte para la pesca, secuestro de carbono y oportunidades para el turismo, la recreación, la educación y la investigación (Baker, 2020; Battini *et al.*, 2021; Bertness y Coverdale, 2013; Crosby *et al.*, 2016; Gedan *et al.*, 2009; Morgan *et al.*, 2009; Wolanski *et al.*, 2009).

Desafortunadamente, la pérdida de humedales a nivel mundial, particularmente en forma de marismas (Escapa *et al.*, 2015; Molina *et al.*, 2019; Wilson *et al.*, 2022), se ha acelerado en la última década debido a factores como el cambio climático global y el aumento del nivel del mar, mencionados anteriormente, así como también, por el desarrollo agrícola e industrial y la pérdida de suministro de sedimentos (Gilby *et al.*, 2021).

Si bien los factores físicos como la acción del viento, la energía de las olas y las mareas contribuyen significativamente a las tasas de erosión de las marismas (Adam, 2019; Van der Wal y Pye, 2004), los factores biológicos que interactúan con estas fuerzas físicas también juegan un papel importante en los procesos geomorfológicos. Los ingenieros ecosistémicos autógenos y alógenos, junto con los herbívoros y sus depredadores, influyen en la producción primaria y la estabilidad de estos ambientes (Fei *et al.*, 2014; Houttuijn *et al.*, 2023; Hughes *et al.*, 2022; Silliman y Bertness, 2002; Piovan *et al.*, 2014).

2024

Las especies invasoras, complican aún más los sistemas ecológicos al alterar las rutas evolutivas de las especies nativas, modificar la estructura de las comunidades biológicas e interrumpir la complejidad del hábitat (Carlton y Cohen, 2003; Ren *et al.*, 2022; Schwindt y Bortolus, 2017; Schwindt *et al.*, 2014). Como es el caso de los invertebrados marinos exóticos e invasores, que representan una importante amenaza ecológica y económica para los ecosistemas marinos a nivel mundial. Estas especies, a menudo introducidas involuntariamente a través de la descarga de agua de lastre, la incrustación del casco o las actividades de acuicultura, establecen poblaciones en hábitats no nativos, donde carecen de depredadores o competidores naturales (Silliman y Bertness, 2002). Gracias a su rápido crecimiento, altas tasas de reproducción y adaptabilidad les permiten superar a las especies nativas por los recursos, alterar los ecosistemas marinos y provocar la disminución de la biodiversidad nativa, lo que impacta a la pesca, la acuicultura y las comunidades costeras. El manejo y la prevención de estas invasiones requieren un monitoreo efectivo, detección temprana, estrategias de respuesta rápida y cooperación internacional para abordar este problema global (Pereyra *et al.*, 2021).

La ostra del Pacífico, *Magallana gigas*, introducida intencionalmente con fines de acuicultura, a menudo se vuelve invasiva, resultando en alteraciones significativas en los ecosistemas costeros (Carlton, 2021). En Argentina, *M. gigas* fue introducida ilegalmente en la Bahía Anegada (39°50'S a 40°40'S, 62° 10' O) alrededor de 1982 como parte de un proyecto de cultivo de ostras (Orenzans *et al.*, 2002; Darrigan *et al.*, 2020). Desde su introducción, las primeras ostras fueron descubiertas fuera de la bahía en Los Pocitos en 1987 (40°26'37"S, 62°25'20"O) (Pascual *et al.*, 1998), y desde entonces se han extendido tanto al norte como al sur, según informaron Dos Santos y Fiori (2010), quienes

2024

encontraron algunas ostras en los muelles del puerto del estuario de Bahía Blanca (38°52'00"S, 62°07'00"O), y por Narvarte y Morsan (2005) en el intermareal rocoso de El Cóndor (41°33'35"S, 62°50'14"O). Aunque no se ha registrado la presencia de ostras en las marismas en otras zonas que no sean la bahía Anegada, Gilberto *et al.* (2012), informaron sobre una pequeña población de *M. gigas* en la Bahía Samborombón (36°00'00"S, 57°12'00"O) adherida a varias estructuras como tallos de *Spartina alterniflora*, bolsas plásticas, palos de madera y posiblemente otras conchas de moluscos, lo que indica una población cercana a una granja experimental de *M. gigas* en Las Toninas (36°29'00"S, 56°42'00"O, aproximadamente a 20 km del lugar). Sin embargo, Lomovasky *et al.*, (2014) determinaron que las ostras eran de otra especie, *Crassostrea talonata* (Li y Qi, 1994) (Cavaleiro *et al.*, 2019), que impactó negativamente a *S. alterniflora*.

Aunque la presencia de la especie invasora *Magallana gigas*, la ostra del Pacífico, puede tener un efecto positivo en algunas especies de peces, por ejemplo peces críticos (Molina *et al.*, 2023), ya que puede considerarse un ingeniero ecosistémico autogénico (Fei *et al.*, 2014), su efecto sobre las especies de *Spartina* sigue siendo desconocido. Doce años después de que la población se estableciera en Bahía Blanca, *M. gigas* es abundante y ha colonizado marismas, con aparentes impactos significativos en la estructura y funcionalidad del ecosistema (Molina *et al.*, 2023).

Es relevante mencionar, que las marismas representan ecotonos altamente productivos entre el ambiente marino y el terrestre (Lefeuvre *et al.*, 2000), considerados importantes zonas de refugio (Orth y Van Montfrans, 1990) para muchas especies con ciclos de vida complejos. En estos sistemas, la supervivencia de los organismos es mayor, respecto de ambientes desprovistos de vegetación, debido al menor riesgo de depredación y

2024

a la alta disponibilidad de alimento (Heck y Thoman, 1984; Beck *et al.*, 2001; Heck *et al.*, 2003; Minello *et al.*, 2003). Al estar expuestos a condiciones terrestres y marinas, dichos ecosistemas, se caracterizan por las amplias fluctuaciones de los factores físicos y químicos (Raffaelli y Hawkins, 1996), los cuales a su vez tienen importantes efectos sobre la estructura de las comunidades (Valiela, 1995). Sin embargo, además de los factores abióticos, las interacciones biológicas (ej. depredación, ver Silliman y Bertness, 2002) también modifican los patrones de abundancia y diversidad de los organismos en estas áreas (Bertness, 1999).

A pequeña escala, los patrones de uso de hábitat también pueden estar influenciados por factores abióticos como la temperatura (Neill y Magnuson, 1974), la salinidad (Weisburg *et al.*, 1990), el oxígeno disuelto (Cech *et al.*, 1990), la turbidez del agua (Cyrus y Blaber, 1987a,b), el tipo de sedimento (Lought *et al.*, 1989) y por factores bióticos como la abundancia de alimento (Connolly, 1994 a,b; Levin, 1994), la depredación (Whitfield, 1999; Akin *et al.*, 2005) y la selección inicial de hábitat (Bell y Westoby, 1986; Edgar y Robertson, 1992).

La combinación de condiciones bióticas y abióticas mencionadas, tienen importantes efectos sobre la selección de hábitat, lo que afecta las interacciones entre especies o bien entre distintos estadios de la misma especie y está dada por la presencia de estructura en el ambiente (Hines *et al.*, 1987).

En las áreas estuariales intermareales vegetadas, como las marismas, la presencia de estructura cobra gran importancia, las variaciones en los parámetros bióticos y abióticos, tanto espacial como temporalmente a los que se encuentran expuestas, debido al efecto de

2024

los ciclos de mareas diarios, estacionales o anuales, pueden tener importantes efectos a su vez, en el uso de hábitat de los peces (Rountree y Able, 2007).

Dentro de las valiosas funciones ecológicas que presentan las marismas, se encuentra la capacidad de generar una mayor supervivencia de especies con ciclos de vida complejos, la cual se ve incrementada mediante la disminución de la depredación y una mayor disponibilidad de alimento en comparación con áreas no vegetadas (Heck y Thoman, 1984; Beck *et al.*, 2001; Heck *et al.*, 2003; Minello *et al.*, 2003). La importancia de estas funciones depende, en gran medida, de los patrones espaciales y temporales del uso de hábitat del necton y de las condiciones ambientales en las marismas en comparación con el resto de los ambientes (Rountree y Able, 2007).

Numerosos estudios, muestran que la presencia de vegetación sumergida afecta el uso de hábitat por peces (Levin *et al.*, 1997; Warfe y Barmuta, 2004). Los efectos pueden ser directos a través, por ejemplo, de la provisión de refugio, o indirectos, aumentando la disponibilidad de alimento, o modificando características ambientales (ej. penetrabilidad del sedimento, distribución de tamaño de partículas) que a su vez pueden modificar la accesibilidad a las presas (Leonard *et al.*, 1998).

Muchos trabajos se han encargado de evaluar cuáles son los factores bióticos o abióticos que explican por qué las marismas son, en líneas generales, preferidas por los peces respecto de las áreas adyacentes desprovistas de vegetación (Cross y Stiven 1997; Hollingsworth y Connolly, 2006; Pasquaud *et al.*, 2008; Vinagre y Cabral, 2008). Sin embargo, pocos estudios han evaluado cómo los factores bióticos y abióticos en conjunto, pueden afectar el uso de marismas por peces (Madon *et al.*, 2001; Vinagre *et al.*, 2009). Esto último permitiría un mayor entendimiento del funcionamiento del ecosistema y a su

vez, proveería una importante base sobre la cual crear planes de manejo y conservación para estos valiosos ambientes.

Las marismas que abundan en las costas de los estuarios del Atlántico Sudoccidental son aquellas dominadas por *Spartina alterniflora*, estas son inundadas regularmente por la acción de las mareas, lo cual afecta a todo el ambiente vegetado (Issach *et al.*, 2006), por lo que es primordial considerar las variaciones en los parámetros ambientales a los que se encuentran expuestas estas áreas y sus efectos en el uso de hábitat por peces, en el caso del presente trabajo. Es relevante, además, determinar el impacto concreto de los ciclos de mareas y de la introducción de especies invasoras con gran capacidad bioingeniera, que generan en el sitio, nuevos escenarios ecosistémicos que es fundamental estudiar (Molina *et al.*, 2023)

Teniendo en cuenta, que el uso de hábitat por peces puede verse influenciado por numerosos factores (Akin *et al.*, 2005) y que la combinación de condiciones ambientales, determinan en gran medida la selección de hábitat, es fundamental investigar la estructura ecosistémica presente en el ambiente para poder determinar así, los cambios que pudieran producir las especies invasoras (Molina *et al.*, 2023).

En lo que respecta al análisis a gran escala, la distribución inicial de los peces en los ambientes mencionados es ampliamente determinada por los patrones de circulación a los que se ven sujetas las larvas. Sin embargo, a pequeña escala, los patrones de uso de hábitat pueden estar influenciados por factores abióticos como la temperatura, la salinidad, el oxígeno disuelto, la turbidez del agua, el tipo de sedimento y por factores bióticos como la abundancia de alimento, la depredación y el efecto de la presencia de ingenieros ecosistémicos, principalmente (Fei *et al.*, 2014; Howard *et al.*, 2019; Meysmann *et al.*, 2006).

2024

En el trabajo de investigación propuesto, se plantea evaluar, cómo afectan las especies invasoras, específicamente la ostra del Pacífico, *M. gigas*, al patrón de distribución de peces juveniles en marismas de *S. alterniflora*, ubicadas en el Estuario de Bahía Blanca (38°52'00"S, 62°07'00"O). Trabajos recientes publicados por el grupo de investigación del cual formo parte en la UNRN (Grupo de Ecología de Costas y Humedales, GECH) indican, además, un notable aumento de la ostra en el estuario de Bahía Blanca, principalmente en lugares adyacentes a la vegetación intermareal (Molina *et al.*, 2023 a, b).

2.1 - Objetivo general

Determinar cómo afecta la especie invasora *Magallana gigas* al patrón de distribución de peces juveniles en marismas de *S. alterniflora*, ubicadas en el Estuario de Bahía Blanca, Buenos Aires, Argentina.

2.2 - Objetivos específicos

- Determinar la variación en la abundancia y distribución de *M. gigas* en sitios vegetados y no vegetados.
- Analizar la distribución y abundancia de peces juveniles en sitios con y sin vegetación de la marisma, afectados por la presencia de la ostra.
- Comparar la abundancia de presas (macrofauna) entre áreas vegetadas y no vegetadas, afectadas por la presencia de la ostra.
- Analizar cambios en variables abióticas debido a la presencia de ostras en áreas con y sin vegetación.
- Comparar los resultados del presente estudio, mediante la técnica BACI con muestreos previos a la invasión de *M. gigas* (Valiñas *et al.*, 2012; Molina *et al.*, 2017).
- Identificar las variables abióticas que explican los patrones de distribución actual de los peces juveniles en la marisma.

2.3 - Hipótesis

“La presencia de *Magallana gigas*, al alterar la complejidad del hábitat, el contenido de materia orgánica del sedimento y la disponibilidad de ítems alimentarios modifica el uso de las marismas por peces juveniles”

3 - MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 - Área de estudio

Los muestreos y experimentos llevados a cabo en este trabajo se realizaron en el estuario de Bahía Blanca, Argentina (38° 41' a 39° 30' S) (Figura 1). El estuario de Bahía Blanca es un extenso complejo de humedales costeros en la zona templada de Sudamérica, que comprende una superficie total de 2.300 km² que incluye aproximadamente 410 km² de marismas y más de 1.150 km² de planicies intermareales (Piccolo y Perillo, 2000; Isacch *et al.*, 2006). El rango de marea media varía de 2 m en la boca a 3,8 m en los tramos medios y superiores, y la salinidad suele aumentar desde la boca hasta la cabecera, donde la circulación restringida y la alta evaporación pueden producir concentraciones superiores a 38 PSU (Piccolo y Perillo, 1990).

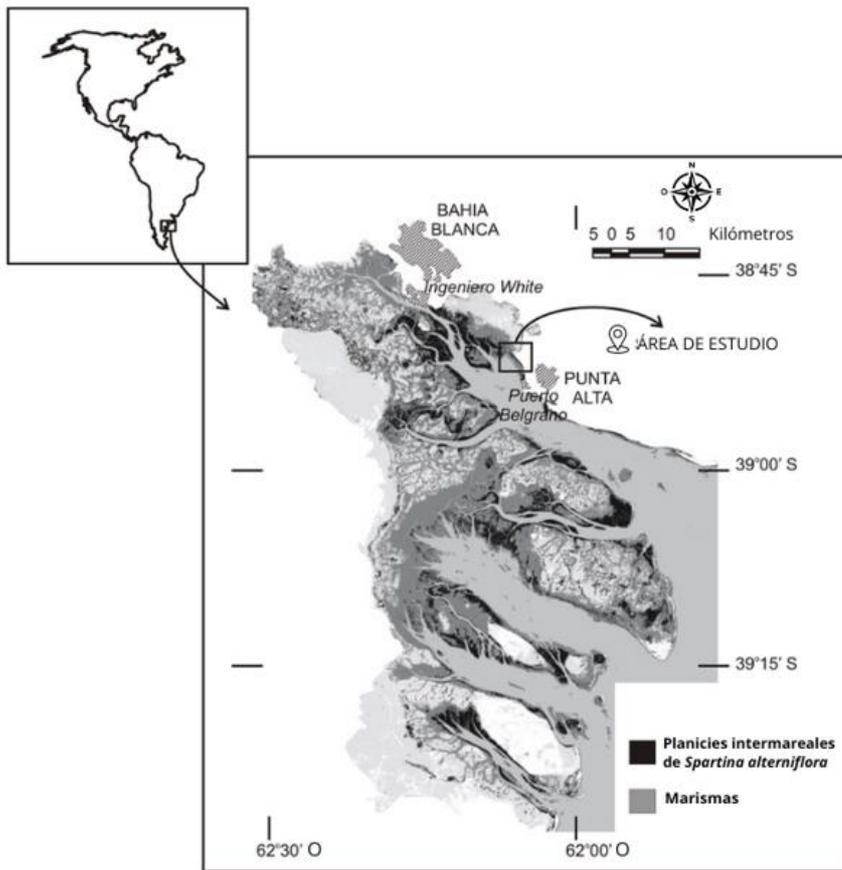


Figura 1. Ubicación del área de estudio en el estuario de Bahía Blanca. Se muestran los principales puertos, así como el área cubierta por marismas y planicies intermareales de *Spartina alterniflora*. (Adaptado de Molina et al., 2009).

La *Spartina alterniflora* es una macrófita común de marismas que dominan comúnmente los humedales intermareales de la costa atlántica templada del continente americano. En América del Norte, se pueden encontrar extensas áreas de *S. alterniflora* desde el Golfo de San Lorenzo hasta el Golfo de México. En América del Sur, la distribución natural de la especie se extiende entre los 10° y 40° S (Mobberley, 1956), con la mayor expresión a lo largo de las costas templadas húmedas del norte de Argentina.

En el estuario de Bahía Blanca, ubicado en el límite norte del desierto patagónico, la vegetación en la zona intermareal es escasa y a diferencia de sus contrapartes más conocidas del este de América del Norte, las marismas de *S. alterniflora* solo se encuentran en parches discontinuos en la boca del estuario. Bajo las condiciones hipersalinas estacionales del interior del estuario, la vegetación está prácticamente ausente en la zona intermareal, excepto por los montículos circulares de *Sarcocornia perennis*, que colonizan las marismas altas (Perillo e Iribarne, 2003).

Dentro del área de estudio, las principales transformaciones se relacionan con la presencia del sistema portuario de aguas profundas más grande de Argentina, que comprende el Puerto Ingeniero White y una serie de puertos subsidiarios relacionados con un parque industrial petroquímico y una base naval (Perillo y Sequeira, 1989).

El sitio específico de estudio corresponde a una marisma de *S. alterniflora* de aproximadamente 30 ha ubicado a 15 km al sureste del Puerto Ingeniero White y a solo 4 km al noroeste de la Base Naval Puerto Belgrano (Figura 1). El sustrato está compuesto por una mezcla de arena y lodo, con extensas planicies desnudas que ocupan la mayor parte del borde intermareal. La vegetación se restringe a la zona intermareal superior, con densidades de plantas que varían entre 100 y más de 300 ramets m⁻², según un patrón estacional marcado (Molina obs. pers.).

3.2 - Consideraciones Metodológicas relacionadas al muestreo y al análisis de datos

Todos los muestreos fueron realizados durante los meses de noviembre, diciembre, enero y febrero, los cuales se caracterizan por presentar mayor diversidad de peces (Valiñas

et al., 2012; Molina *et al.*, 2017; Molina *et al.*, 2023). Se realizaron 4 campañas de muestreo en marismas y zonas no vegetadas adyacentes (desde acá, mencionado en el presente documento como vegetado y no vegetado respectivamente, ver figuras 2 y 3) invadidos por ostras, las cuales duraron 2 días, salvo la tercera que duró 3 días por razones relacionadas a la marea. Durante esas campañas se midió la densidad de ostras y la disponibilidad de presas bentónicas (solamente la infauna, es decir aquellos organismos que viven enterrados en el sedimento, ver Molina 2013 para más detalles) durante la bajamar. También en este periodo de la marea se dispusieron las redes para el muestreo de la variabilidad espacial en la abundancia de peces, el que se efectuó 2 veces por día de muestreo.

Los muestreos previos al comienzo de esta tesina mostraron mayor densidad de ostras en áreas no vegetadas. Las comparaciones entre áreas vegetadas y no vegetadas para todas las variables medidas fueron realizadas en sitios con un nivel de inundación equivalente, siendo los únicos controles que no presentaron ostras aquellos correspondientes a muestreos anteriores a la colonización por *M. gigas*.

Los individuos de las distintas especies de peces recolectados fueron almacenados en los freezers del campus de la Sede Atlántica y del laboratorio del GECH, para luego registrar peso y talla.



Figura 2. Área no vegetada cubierta por Magallana gigas. Fotografía tomada en el muestreo realizado en diciembre de 2022. (Fotografía L. Luppi)



Figura 3. Áreas vegetadas y detalle del sector no vegetado adyacente, observados durante la exploración a campo en el estuario de Bahía Blanca. (Fotografía L. Luppi).

3.3 - Determinación de la densidad de ostras en ambientes vegetados y no vegetados

Dado que el fin del presente trabajo es determinar si la ostra afecta el uso de los distintos ambientes de la marisma por peces, y la disponibilidad de presas para estos mismos, se estimó la densidad de ostras en áreas vegetadas y áreas no vegetadas adyacentes.

2024

Se realizó un muestreo aleatorio estratificado (los estratos fueron las áreas mencionadas en el párrafo anterior), utilizando un muestreador circular con un área de 0.28 m² (N= 30 por sitio). Se puso a prueba la hipótesis nula de no diferencias entre sitios en la densidad de ostras utilizando una prueba t de Student (Zar, 1999).

3.4 - Variabilidad espacial en la abundancia de peces

Para evaluar diferencias en la abundancia de peces entre áreas vegetadas y no vegetadas, se realizaron 18 muestreos. En cada uno de los muestreos se colectaron peces utilizando 2 redes agalleras de 1.8 m de altura y 25 m de largo por sitio, vegetado y no vegetado (de 5 cm de trama).

Cada red fue colocada en bajamar, sujeta de cada extremo inferior a un “peso muerto” de cemento de 20 kg de masa, y además se colocó una boya de 10 litros en cada extremo superior, de esta manera se aseguró su permanencia en el lugar elegido, y totalmente extendida, gracias a pesos y boyas respectivamente. Luego de cada marea alta los peces atrapados por cada red fueron recolectados, y las redes puestas en condiciones para la siguiente marea alta.

Los peces recolectados fueron identificados siguiendo la clave de peces marinos del Atlántico Sudoccidental de Figueroa (2019), cuantificados y almacenados en cajas refrigeradas, para luego continuar los análisis merísticos en el laboratorio de la UNRN.

Dado que se observó que los ambientes no vegetados tenían una densidad de ostras muy superior a los vegetados, se puso a prueba la hipótesis nula de que “la presencia de ostras no modifica el uso de hábitat por parte de los peces” utilizando un ANOVA de dos vías, siendo los factores el “Hábitat” y las “Especies” de peces (Underwood, 1997). Cuando se halló diferencias significativas en el análisis, se realizó una prueba a posteriori de Tukey

(Zar 1999).

Los peces que suelen ocurrir en el área de estudio (Valiñas *et al.*, 2012; Molina *et al.*, 2017) pueden ser agrupados en dos tipos de depredadores epibentónicos según su mecanismo de alimentación (Molina *et al.*, 2017). El primero es llamado tipo “prey-nipping” o predadores visuales, como el lenguado (ej; *Paralichthys orbygnianus* Valenciennes, 1839) o el pejerrey, *Odontesthes argentinensis* (Valenciennes, 1835), ya que utilizan estímulos visuales u olfativos para detectar la infauna expuesta (De Groot, 1971). El segundo tipo se denomina “sediment-biting” o depredadores cavadores, que incluye peces bentívoros, como las rayas y la corvina rubia, *Micropogonias furnieri* (Linnaeus, 1766) (Hozbor y García de la Rosa, 2000), que no solo consumen la infauna adulta, sino que también comen las larvas, los juveniles y la meiofauna que habita en los primeros 5 cm de sedimento dado que no seleccionan la presa (Smith y Coull, 1987; Mendoza-Carranza y Vieira, 2007).

Expuesto esto, se sospecha que la presencia de la ostra podría cambiar la composición específica (más precisamente la diversidad, ya que contempla la abundancia y la riqueza específica) de los peces que utilizan estas áreas, dado que en su rol de ingeniero ecosistémico autogenico modifica el lecho de estos ambientes (Brower *et al.*, 1998; Fey *et al.*, 2014; Hutcheson, 1970; Magurran, 1988; Poole, 1974). Se puso a prueba la hipótesis nula de que “*Magallana gigas* no altera la diversidad de los ambientes vegetados y no vegetados debido a su presencia” para lo cual se utilizó el “Shannon Diversity T test” (Hammer y Harper, 2001), el cual adapta el índice de diversidad de Shannon para realizar una prueba paramétrica estadística (Zar, 1999).

3.5 - Variación espacial en la abundancia de alimento para peces: *disponibilidad de presas bentónicas*

Una de las principales funciones que se le adjudican a los ambientes bajo estudio es su rol como áreas de alimentación para numerosas especies de peces (ej. Kneib, 1997; Hollingsworth y Connolly, 2006). La infauna es un componente principal de las dietas de esos peces, con algunas especies alimentándose exclusivamente de ciertas presas (Little, 2000). Para evaluar si existen diferencias en la disponibilidad de alimento para los peces en sitios vegetados y no vegetados, afectados por ostras, se realizarán muestreos de macrobentos, asumiendo que las abundancias de ítems alimentarios planctónicos no son influenciadas por la presencia de la ostra en este tipo de ambientes (Harding, 2001; Valiñas *et al.*, 2012).

En cada sitio se extrajeron 10 muestras de sedimento utilizando un muestreador cilíndrico de PVC de 10 cm x 10 cm. Cada muestra fue guardada en un recipiente plástico y fijada con una solución de formaldehído al 32% hasta cubrir el sedimento de la misma, luego el frasco agitado para asegurar que todos los organismos del sedimento se fijen correctamente.

Posteriormente en el laboratorio, se procesó las mismas tamizando su contenido a través de malla metálica de 500 micrones. Los organismos retenidos por la malla fueron separados, identificados y cuantificados, todo bajo lupa binocular (aumento 10X). La hipótesis nula de no diferencias en la abundancia entre sitios vegetados y no vegetados fue puesta a prueba mediante la comparación de los valores de diversidad (parámetro comunitario que contempla la abundancia, ver sección anterior) para lo cual se utilizó el “Shannon Diversity T test” (Hammer y Harper, 2001), el cual adapta el índice de diversidad

de Shannon para realizar una prueba paramétrica estadística (Zar, 1999).

3.6 - Variables ambientales

Como se mencionó en la Introducción del presente capítulo, los factores abióticos pueden afectar los patrones de distribución de los peces, jugando un importante rol la presencia de la ostra. Por tal motivo, se realizaron mediciones de distintas variables físicas y químicas del sedimento (por motivos presupuestarios no se hicieron mediciones de las variables inherentes a la columna de agua) para evaluar si éstas difieren entre zonas con y sin vegetación afectadas por las ostras. La toma de muestras y las mediciones *in situ* se realizaron durante el verano junto a los muestreos de peces. Las variables medidas fueron, la distribución del tamaño de partículas (granulometría), contenido de materia orgánica y penetrabilidad. La penetrabilidad ($n = 7$ por sitio) fue medida con un penetrómetro de mano, y se calculó como la presión (kg cm^{-2}) necesaria para introducir un pistón en el sedimento hasta una profundidad estándar (siguiendo a Brown y McLachlan, 1990). Para el análisis de la distribución del tamaño de partículas se tomaron 5 muestras de sedimento (10 cm de diámetro y 1 cm de espesor) en cada área y la distribución del tamaño de partículas del sedimento fue determinada utilizando un analizador láser de partículas (Malvern Mastersizer, 2000, cuyo uso fue gentilmente facilitado por el IADO), de las cuales se obtuvo el diámetro medio (D50) como variable para comparar entre sitios.

Dado que el analizador láser consume muy poca cantidad de muestra, el resto fue utilizado para determinar el contenido de materia orgánica, utilizando el método de combustión (LOI, ver Eleftheriou, 2013), donde 50 gr de sedimento, previamente secado en estufa a 60°C , se incineran a 600°C durante 6hs. La hipótesis nula de que las variables medidas no difieren entre sitios fue puesta a prueba utilizando test de t_c (Zar, 1999).

3.7 - Comparación BACI cualitativa: el antes y el después de la ostra

Utilizando información suministrada por el director de esta propuesta, quien realizó muestreos de peces antes de la invasión de ostras al área de estudio (Valiñas *et al.*, 2012; Molina *et al.*, 2017) se realizó una comparación gráfica de datos de abundancias entre lugares vegetados y no vegetados, antes y después del supuesto impacto de las ostras en el ambiente. Esta metodología se conoce como BACI (Del inglés Before/After/Control/Impact, ver Underwood, 1992), y es utilizada para cuantificar cómo los efectos de algún suceso (ej. de origen antropogénico) impactan directa o indirectamente en alguna característica de un área determinada (ej. diversidad biológica). Consiste en comparar una zona control con una zona impactada (Control/Impact) o en comparar una zona antes y después de un suceso determinado (Before/After).

Debido a que no contábamos con un área control no impactada por ostras, que tuviera características similares (tiempo de exposición a mareas, altura de columna de agua, misma ubicación vertical en el intermareal, etc.) que las zonas impactadas (principalmente las áreas no vegetadas), el control elegido fue la información disponible de antes de la invasión.

Se realizaron comparaciones cualitativas entre las características de los ensambles de peces antes y después de la llegada de *M. gigas*, así como también de las presas infaunales y las variables ambientales.

4 - RESULTADOS

4.1 - Determinación de la densidad de ostras en ambientes vegetados y no vegetados

Los resultados mostraron diferencias significativas en las densidades de ostras en los distintos ambientes estudiados (figura 2 y 3) ($t=11,76$. $p<0001$ $g.l=38$). La densidad de ostras fue significativamente mayor en lugares no vegetados (53.21 ind/m²), en comparación con los vegetados (5.35 ind/m²) (Figura 6).

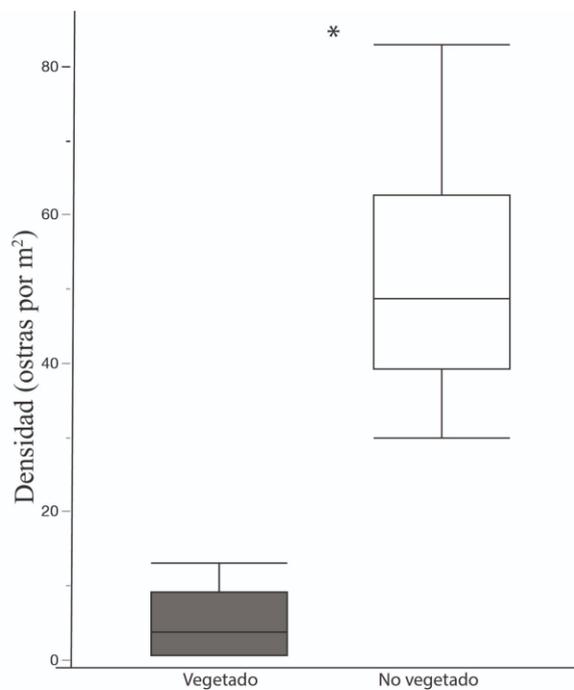


Figura 6. Densidad de *Magallana gigas* en sitios vegetados (barras oscuras) y no vegetados (barras blancas). Los gráficos de cajas fueron construidos con los límites representando el 25 y 75 percentil, las líneas representan el 10 y el 90 percentil, y las líneas dentro de las cajas corresponden a las medianas de los datos. Los asteriscos indican diferencias significativas ($p<0.001$)

4.2 - Variabilidad espacial en la abundancia de peces.

Se identificaron 7 especies de peces en total (figura 4 y 5), tanto en ambientes con y sin ostras: el pejerrey (*Odontesthes argentinensis*, Valenciennes, 1835), la saraca (*Brevoortia aurea*, Spix y Agassiz 1829), la corvina rubia (*Micropogonias furnieri*, Linnaeus, 1766), corvina negra (*Pogonias cromis*, Linnaeus, 1766), la saraquita (*Ramnogaster arcuata*, Jenyns, 1842), la palometa pintada (*Parona signata*, Jenyns, 1841), pescadilla (*Cynoscion guatucupa*, Cuvier, 1830).



Figura 4. Fotografía ilustrativa sobre los muestreos de peces realizados en el estuario de Bahía Blanca. (Fotografía L. Luppi)



Figura 5. Fotografía ilustrativa sobre los muestreos de peces realizados en el estuario de Bahía Blanca. (Fotografía L. Luppi).

De las especies listadas anteriormente, la saraquita, la pescadilla y la palometa se observaron de forma ocasional, con un solo ejemplar durante todos los muestreos, por lo que no se tomaron en cuenta para el ANOVA. Se observaron diferencias significativas en la composición del ensamble de peces entra la marisma y la planicie de marea [ANOVA, $F=12.82$ $gl=(12; 136)$, ver tabla I]. El test de Tukey ($\alpha=0.05$ $Q=2.60$) encontró diferencias

2024

en abundancias entre sitios de las especies *M. furnieri*, *B.aurea*, *P. cromis* y *O. argentinensis* (figura 7).

Los resultados de la prueba de comparación del índice de diversidad de Shannon arrojaron diferencias altamente significativas (Prueba T: $t=6,3274$ $gl=132$ $p<0,0001$), siendo mayor en áreas vegetadas (H vegetado: 3.7231 vs H no vegetado: 3.1685)

Tabla.1. Resultado del ANOVA de dos vías evaluando el efecto del área (vegetado y no vegetado) y las especies halladas (otoño, invierno, primavera y verano), y la abundancia de cada especie como variable respuesta. Los asteriscos indican diferencias significativas.

Fuente de variación	<i>gl</i>	SC	<i>F</i>	<i>P</i>
Área	1	1653,77	48,27	< 0,001*
Especie	3	708,27	6,89	0,0002*
Área x Especie	3	713,5	6,94	0,0002*
Error	136	4659,33		

2024

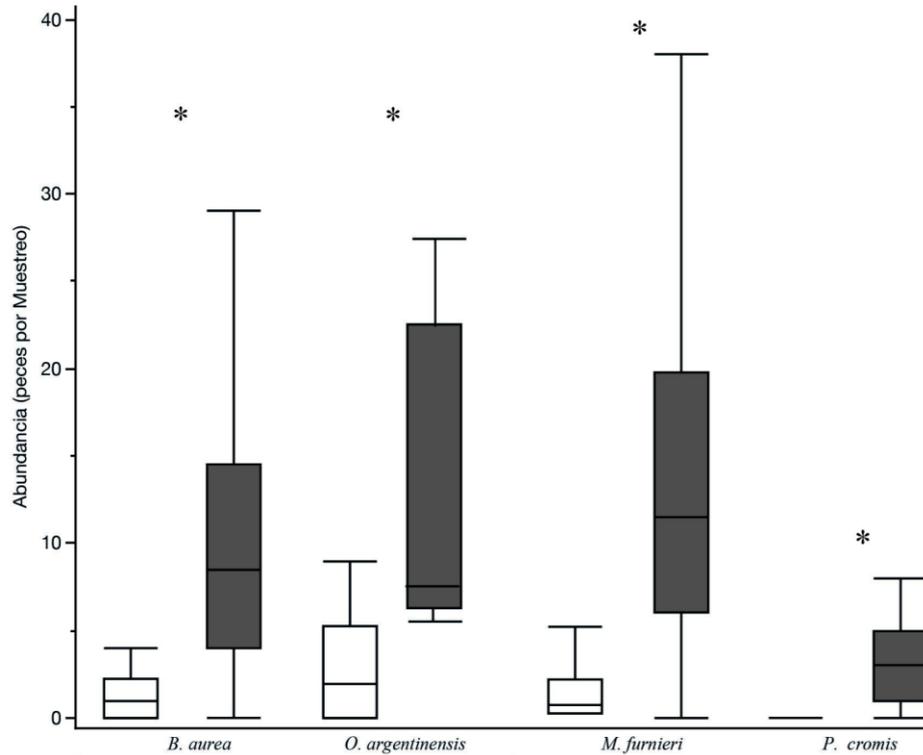


Figura 7. Abundancia por muestra en zonas vegetadas (cajas grises) y no vegetadas (cajas blancas) para las distintas especies halladas. Los gráficos de cajas fueron construidos con los límites representando el 25 y 75 percentil, las líneas representan el 10 y el 90 percentil, y las líneas dentro de las cajas corresponden a las medianas de los datos. Los asteriscos, indican diferencias significativas entre la abundancia de la misma especie en los diferentes sitios ($p < 0.01$).

4.3 - Variación espacial en la abundancia de alimento para peces: *disponibilidad de presas bentónicas*

En las muestras de macrofauna se identificaron 4 especies de poliquetos para zonas vegetadas: *Laeonereis acuta* (Treadwell, 1923), *Polydora cornuta* (Bosc, 1802, *Eteone* sp.), *Capitella capitata* (Fabricius, 1780) y una especie de priapulido: *Priapulius tuberculatospinosus* (Baird, 1868), mientras que las áreas no vegetadas se hallaron sólo 3 especies de poliquetos: *L. acuta*, *P. cornuta* y *C. capitata* (Figura 8). La comparación entre taxones en las distintas áreas muestra diferencias significativas en las densidades de *L. acuta*, *Eteone* sp., *C. capitata* y *P. tuberculatospinosus* ($T=1.98$ $\alpha=0.05$), siendo mayores las densidades en áreas vegetadas. La comparación abarcando todos los taxones, por medio de la prueba T para la Diversidad, también mostró diferencias significativas ($t=2,8044$; $gl=154$; $p<0,005$) siendo mayor en las áreas vegetadas (H vegetado 3,4499 vs H no vegetado: 3,2115).

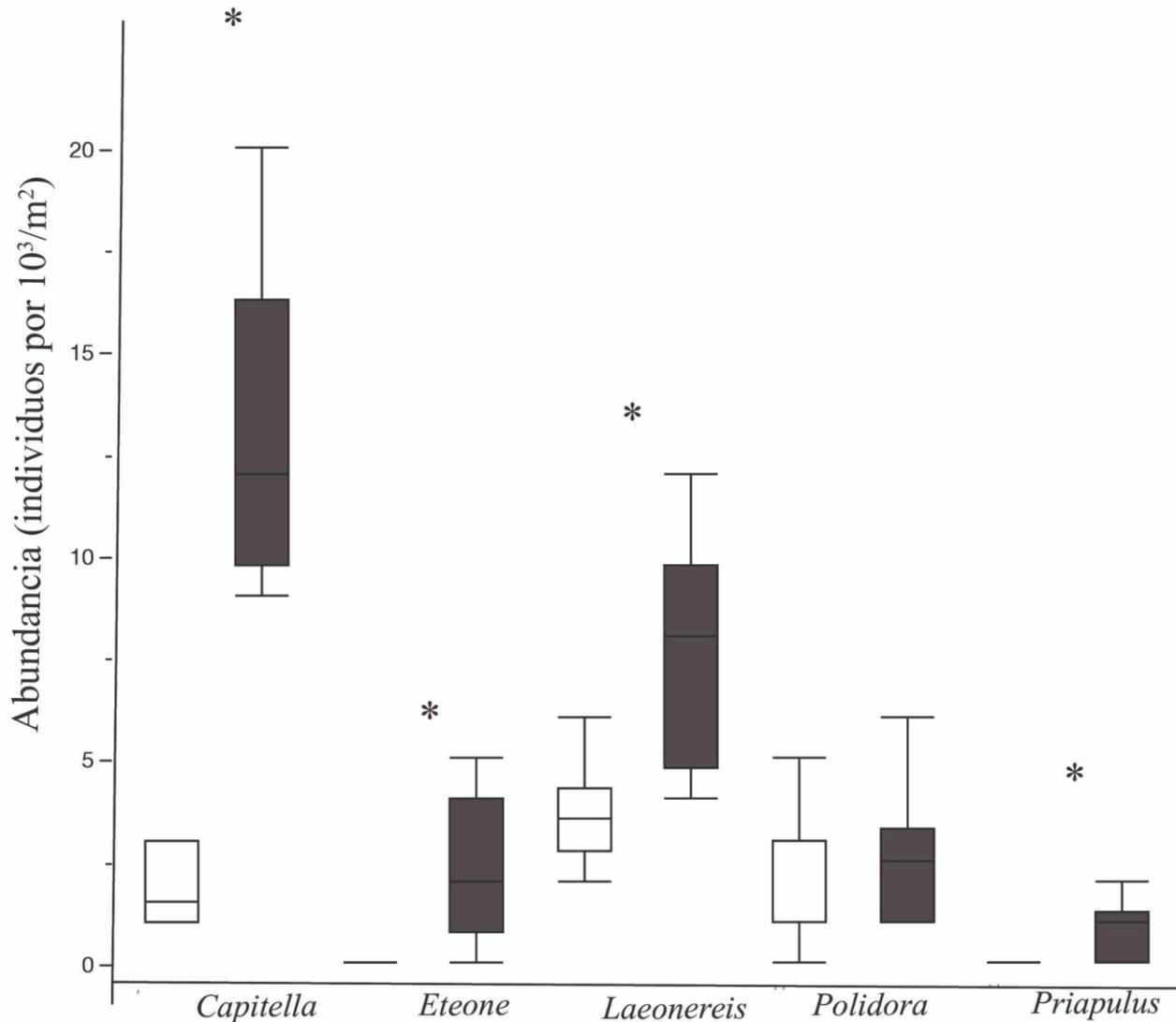


Figura 8. Densidad de infauna para las distintas especies halladas en los sitios vegetados (columnas oscuras) y sitios no vegetados (columnas blancas). Los diagramas de caja se construyen con los límites de las cajas representan los percentiles 75 y 25, las líneas representan los percentiles 10 y 90. Las marcas dentro de las cajas son medianas. Asterisco indica diferencia significativa entre las áreas ($p < 0.01$).

4.4 - Variables ambientales

El sedimento presentó mayor penetrabilidad en el área no vegetada que en los sitios vegetados, $t= 28,6$; $g.l= 12$; $p < 0,001$; (Figura 9). El análisis de distribución de tamaño de partícula mostró que el sedimento de las áreas vegetadas tuvo un tamaño mayor de partículas en comparación con las áreas no vegetadas, en la figura 10 se puede observar la presencia de partículas mayores en el primer sitio, Valor $T_c= 3,56$, $g.l=8$, $p<0,05$, (figura 10). El contenido de materia orgánica resultó más alto en las zonas vegetadas ($t_c= 3,75$ $g.l= 8$ $p<0,001$, ver figura 11)

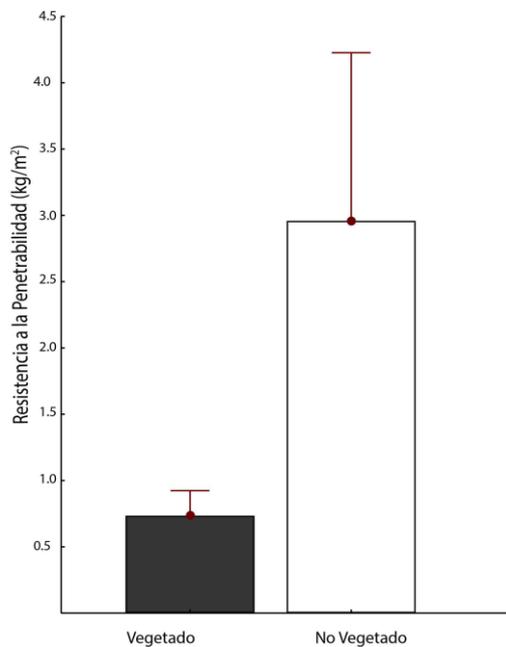


Figura 9. Resistencia a la penetrabilidad para áreas vegetadas y no vegetadas. Los círculos negros corresponden a la media aritmética, y las barras a la media +/- desviación estándar. Las diferencias fueron altamente significativas, $p < 0,001$.

2024

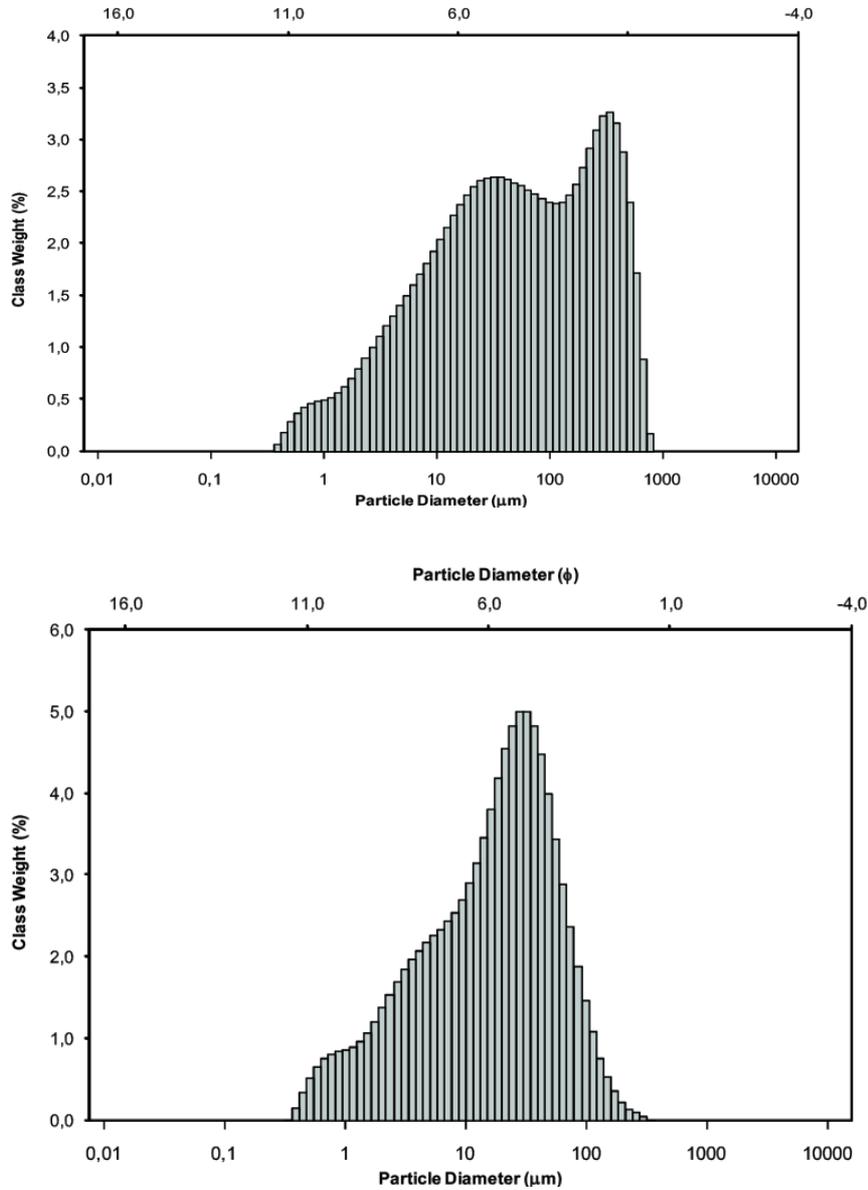


Figura 10. Distribución del tamaño de partículas (de dos muestras aleatorias) para áreas no vegetadas (abajo) y vegetadas (arriba). La distribución con vegetación tiene un tamaño de partícula mayor.

2024

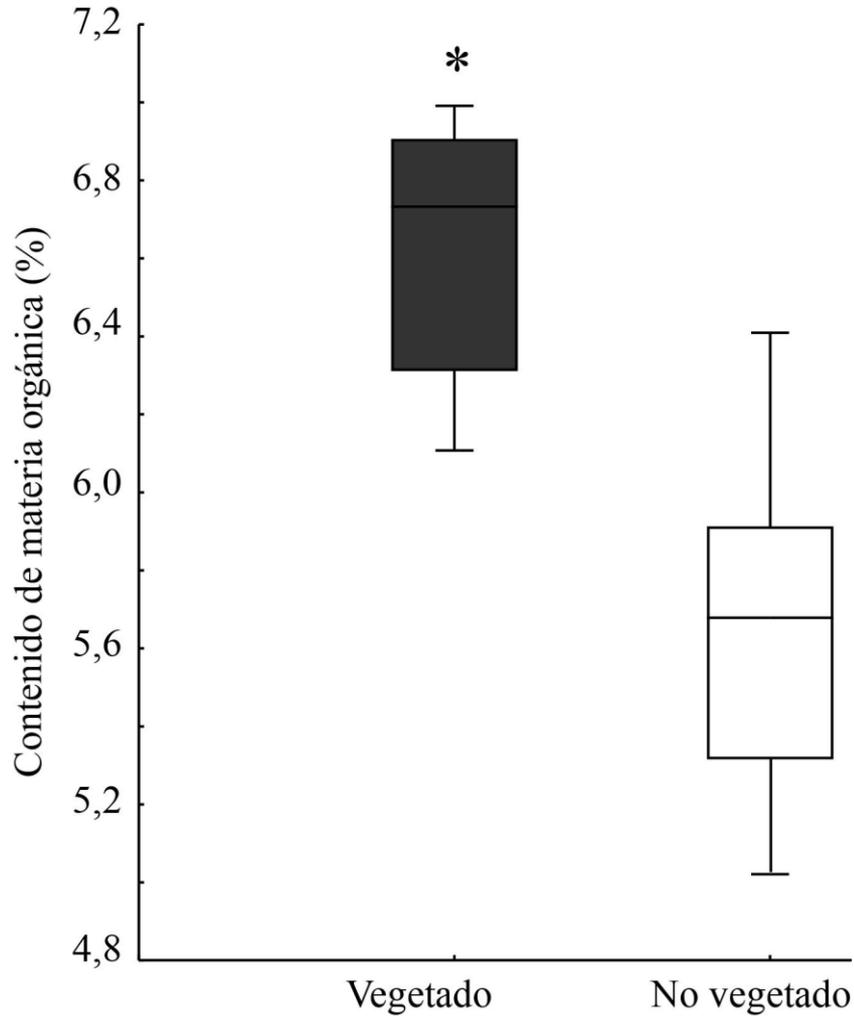


Figura 11. *Contenido de materia orgánica de los sedimentos superficiales de los ambientes vegetados y no vegetados. Los diagramas de caja se construyen con los límites de las cajas representan los percentiles 75 y 25, las líneas representan los percentiles 10 y 90. Las marcas dentro de las cajas son medianas. El asterisco indica diferencia significativa entre las áreas. ($p < 0,001$)*

4.5 - Comparación BACI cualitativa: el antes y el después de la ostra

Los análisis cualitativos que se realizó comparando las abundancias de peces que usaban los ambientes estudiados antes de la invasión (2008, figura 1, columna izquierda, extraído de Valiñas *et al.*, 2012 y Molina *et al.*, 2017) con las halladas después del establecimiento de *M. gigas* (2022-2023) arrojó resultados que variaron según la especie analizada. Para el caso de *M. furnieri* se detectó un cambio en el uso de hábitat, dado que previo a la invasión la especie utilizaba los dos ambientes por igual, y posteriormente a esta se encontró mayor cantidad de individuos en zonas vegetadas.

En el caso de *O. argentinensis*, si bien el uso de hábitat también varió, hallándose actualmente mayores abundancias en la zona vegetada, los tamaños fueron mayores (obs. personales, dado que no registramos el tamaño por haberse perdido las muestras). En cuanto a *B. aurea*, el uso de los distintos hábitats no varió, dado que se sigue encontrando en mayor cantidad en los ambientes vegetados, aunque, de manera similar a *O. argentinensis*, se hallaron individuos de mayor talla, aunque como ya se aclaró estas observaciones carecen de datos que las sustenten debido a la pérdida de las muestras (Figura 12).

Adicionalmente se encontraron diferencias en la abundancia de presas infaunales, siendo mayor en las áreas no vegetadas antes de la invasión (Valiñas *et al.*, 2012), e invirtiéndose esta tendencia luego de la aparición de *M. gigas* años después. Con respecto a las variables ambientales se observó que la presencia de la ostra determinó que varíe la distribución de tamaño de partículas de sedimento en áreas no vegetadas, resultando en una mayor proporción de sedimento fino luego de la aparición de la ostra. El contenido de materia orgánica también cambió, pasando de no encontrarse diferencias entre ambientes, a

2024

ser mayor en áreas vegetadas. Respecto a la resistencia a la penetrabilidad se registró un comportamiento opuesto luego de la aparición de la ostra, con mayores valores en las zonas no vegetadas, resultando el sedimento en estas áreas más compacto.

2024

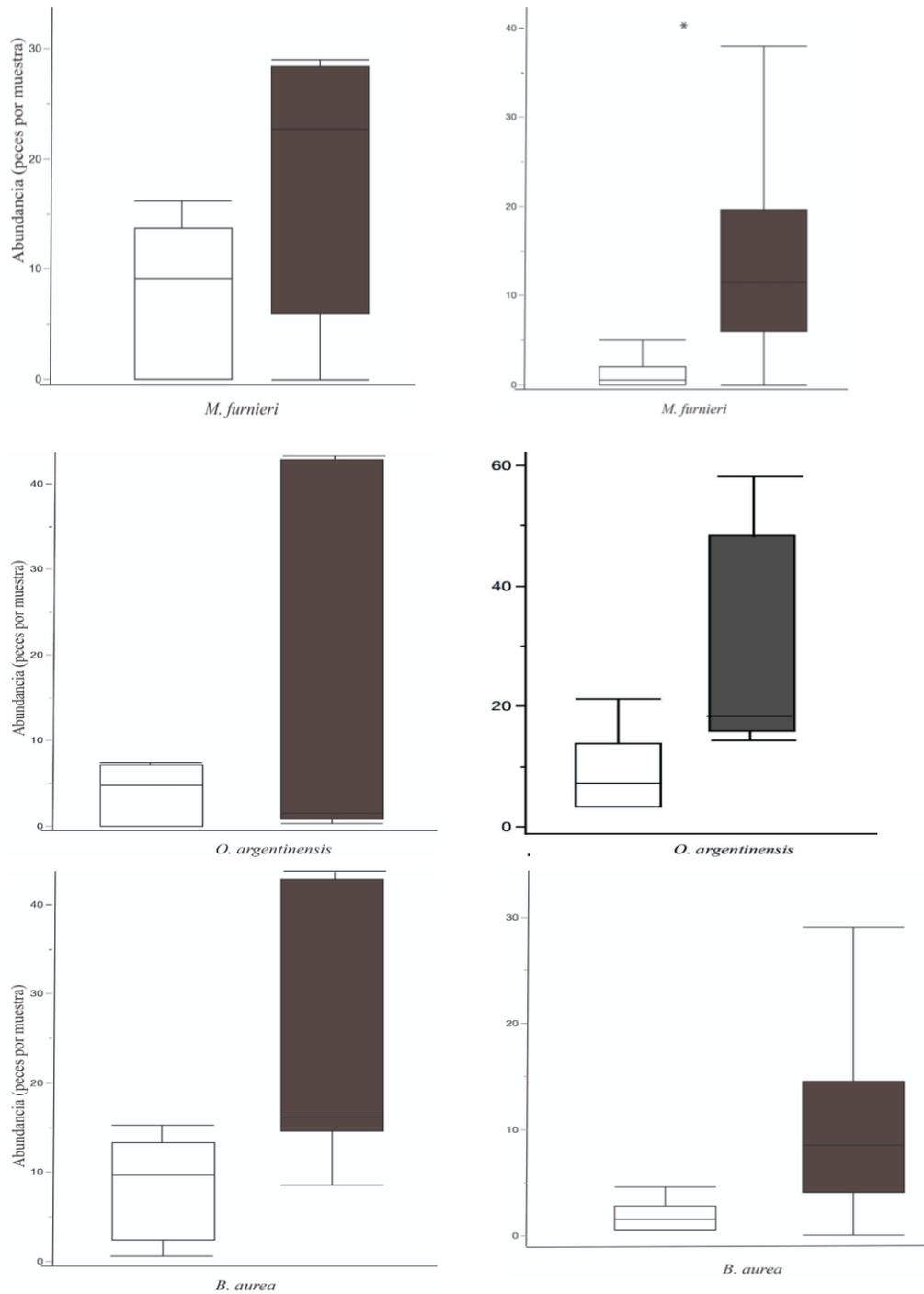


Figura 12. Comparación entre densidades de las tres especies de peces más representativas halladas en ambientes vegetados (barras oscuras) y no vegetados (barras blancas) correspondientes a antes de la invasión por *Magallana gigas* (columna izquierda) y después de la misma (derecha).

5 - DISCUSIÓN

Nuestro trabajo mostró que la mayor densidad de ostras fue encontrada en los lugares no vegetados, siendo la estructura del ensamble de peces diferente entre áreas vegetadas y no vegetadas de las marismas de Villa del Mar. La abundancia de *M. furnieri*, *O. argentinensis* y *B. aurea* fue mayor en las áreas vegetadas, y con baja o nula densidad de ostras.

En las áreas vegetadas se encontró además como novedad, con respecto a muestreos anteriores a la invasión de *M. gigas*, la presencia de *P. cromis*, la corvina negra, la cual no fue capturada en las áreas no vegetadas. La densidad y diversidad de presas bentónicas disponibles para alimento también fue mayor en las áreas vegetadas, así como también el contenido de materia orgánica del sedimento.

En las áreas no vegetadas, la mayor densidad de ostras coincidió con una diversidad menor tanto de peces como de presas infaunales. En esta última área el sedimento fue más compacto, dado que presentó una mayor resistencia a la penetrabilidad y una mayor proporción de sedimento fino.

La mayor densidad de ostras hallada en los ambientes no vegetados es parte de un proceso que comenzó hace más de 10 años cuando se registraron los primeros ejemplares de *M. gigas*, hallada asociada a colonia de briozoos sujetos a tallos de *Spartina alterniflora* (Molina y Lopez Gappa, 2016; Molina *et al.*, 2023). El establecimiento de esta especie puede depender de numerosos factores, principalmente por las condiciones que le permitan asentarse, desarrollarse y reproducirse, así como su supervivencia posterior (Dolmer *et al.*, 2014). Las condiciones ambientales son cruciales en estas etapas, particularmente la

2024

salinidad y la temperatura, las cuales en el estuario de Bahía Blanca no parecieran ser las más indicadas, dado que las temperaturas suelen ser altas y provocar una gran evaporación, encontrándose salinidades superiores a 38 PSU (Piccolo y Perillo, 1990), no hallándose entre las óptimas para la gametogénesis (10°C y salinidades entre 15 y 32 PSU) y la liberación de gametas (salinidades entre 23 y 28 PSU y 16°C) (Dolmer *et al.*, 2014). Schwaner *et al.* (Schwaner *et al.*, 2023) sostienen que hay evidencia de que una alta disponibilidad de alimento para organismos filtradores pueda ayudar a tolerar condiciones ambientales inhóspitas.

Trabajos anteriores en esta zona evidencian también que la disponibilidad de alimento para organismos filtradores es alta en el área de estudio (Valiñas *et al.*, 2012), pudiendo ser este un factor determinante en la persistencia de *M. gigas*, pero no explicaría la diferencia de abundancias entre lugares vegetados y no vegetados.

Numerosos estudios pioneros en el estudio del nekton en marismas apoyan la idea de que la diversidad y la abundancia de peces juveniles es mayor en las áreas vegetadas debido a la complejidad estructural que las plantas brindan (Bell y Pollard, 1989; Sogard y Able, 1991; Connolly, 1994; Edgar y Shaw, 1995; Gray *et al.*, 1996).

Estudios más recientes muestran que las diferencias en los ensambles de peces, la riqueza de especies y la abundancia de las especies entre áreas con y sin vegetación no se deben a la estructura en sí (Thomas y Connolly, 2001), sino que las diferencias suelen deberse a la disponibilidad de presas (Grenouillet *et al.*, 2002; Massicotte *et al.*, 2015). Por otro lado, hay trabajos que muestran un efecto positivo de las ostras en las comunidades, debido a las estructuras de arrecife tridimensionales y complejas que crean dentro de los estuarios y las aguas costeras, las cuales se supone proporcionan hábitat para muchas

2024

especies de peces e invertebrados, generando un efecto positivo en la biodiversidad estuarina (Lenihan y Peterson, 1998; Whitman y Reidenbach, 2012). Para sumar complejidad al análisis, varios estudios han mostrado que, para muchas especies, el uso de las áreas vegetadas por peces no sólo depende de la presencia de la planta *per se*, sino de sus características morfológicas, así como de su patrón de distribución en el ambiente (Stunz y Minello, 2001; Fernández *et al.*, 2005). Lo expuesto hace necesario considerar todos estos factores a la hora de entender por qué los peces son o no más abundantes en las zonas vegetadas respecto de los ambientes contiguos desprovistos de vegetación.

Un aumento en la estructura física del hábitat incrementa la complejidad y tridimensionalidad de este y, como consecuencia de esto, la diversidad de organismos asociados (Mac Arthur, 1965; Downes y Shine, 1998; Méndez Casariego *et al.*, 2004; Martinetto *et al.*, 2007). Una explicación común que se ha dado para este patrón es que cuanto mayor es la estructura, mayor es la superficie disponible y, por ende, mayor la cantidad de recursos a los que los organismos tienen acceso (Connor y McCoy, 1979; Orth, 1992). Por lo que la complejidad estructural de las áreas vegetadas tendrá importantes efectos en la estructuración de las comunidades de peces (ej. Kingsford y Battershill, 1998; Anderson y Millar, 2004).

En el caso de las marismas, diversos estudios han mostrado que la planta puede afectar a los peces en forma directa, a través de la provisión de refugio (Hines *et al.*, 1987, Orth y van Montfrans, 1987; Minello *et al.*, 2003), o indirectamente, al aumentar la disponibilidad de presas en el ambiente (Hines *et al.*, 1987; Heck *et al.*, 2003; Minello *et al.*, 2003).

Ahora bien, en el caso de las ostras, como ya se comentó, la complejidad generada por estas puede favorecer la presencia de un mayor número de peces e invertebrados, pero

también esta complejidad puede interferir o debilitar las tramas tróficas de estos ambientes (Anderson y Millar, 2004). Esta información sería de gran soporte para los resultados de esta tesina, donde la composición de los ensambles de peces de zonas vegetadas y no vegetadas fue diferente.

Otro factor a tener en cuenta es que los ambientes estuariales se reconocen como áreas de refugio para numerosas especies de peces juveniles (Paterson y Whitfield, 2000). Si bien no se presentaron los resultados de tallas, debido a que las muestras se perdieron por problemas técnicos de los lugares de almacenamiento, se halló una mayor proporción de tallas pequeñas en las zonas vegetadas de *B. aurea* y *O. argentinensis*. Se sabe que las tallas pequeñas son más susceptibles a la depredación (Beck *et al.*, 2001).

Numerosos estudios han mostrado que los ambientes vegetados brindan mayor refugio contra los depredadores respecto de las áreas adyacentes desprovistas de vegetación (Kneib, 1997; Rozas y Minello, 1998; Platell y Freewater, 2009), ya que la presencia de estructura vegetal aumenta la heterogeneidad del sistema y disminuye la capacidad de detección de presas por los predadores, así como su eficiencia de captura y manipulación (Holbrook y Schmitt, 1988; Sih *et al.*, 1992).

Si bien los ambientes intermareales son utilizados por peces juveniles para proveerse de refugio, dentro del intermareal, la mayor complejidad de las zonas vegetadas aumentaría el grado de refugio respecto de las áreas adyacentes desprovistas de vegetación, hecho que podría explicar la mayor proporción de tallas pequeñas de *B. aurea* y *O. argentinensis* que hicieron uso de las mismas, respecto de las áreas sin vegetación. Lamentablemente no se pudieron realizar más campañas para determinar si la presencia de la ostra pudo haber aumentado o atenuado estos efectos.

2024

Sumado a la provisión de refugio, otra de las funciones que se le reconocen a las áreas vegetadas de las marismas es su rol como áreas de alimentación, debido a la gran abundancia de organismos invertebrados que suelen presentar respecto de los ambientes desprovistos de vegetación (ej: Heck y Thoman, 1984; Beck *et al.*, 2001; Heck *et al.*, 2003; Minello *et al.*, 2003). Sin embargo, la mayoría de los estudios se han realizado sobre organismos del bentos (Da Cunha Lana y Guiss, 1992) mientras que para el zooplancton, los pocos estudios realizados en estos ambientes, se han dedicado a evaluar diferencias estacionales en la abundancia de las comunidades zooplanctónicas dentro de la marisma y no entre áreas con y sin vegetación (Houser y Allen, 1996, Brucet *et al.*, 2005).

Estudios previos en esta zona (Valiñas *et al.*, 2012) mostraron que la composición de las comunidades del zooplancton no mostró diferencias entre áreas, lo que indicaría que ambos ambientes, en términos de abundancia de zooplancton, ofrecen las mismas posibilidades de alimentación. *Brevoortia aurea* es una especie planctívora (Giangiobbe y Sánchez, 1993, Cousseau *et al.*, 2001), mientras que, si bien *O. argentinensis* es una especie con un amplio espectro trófico, las tallas menores a 80 mm son principalmente zooplanctívoras, mientras que los individuos mayores a 80 mm incorporan mayoritariamente ítems bentónicos en sus dietas (Martinetto *et al.*, 2007). De estas especies, *B. aurea* mantuvo su patrón de distribución, es decir más abundantes en las zonas vegetadas (según el análisis cualitativo BACI que se realizó).

Sin embargo, la falta de correlación entre el ensamble de peces y la comunidad zooplanctónica (Valiñas *et al.*, 2012), indicaría que la preferencia de la marisma por esta especie no estaría relacionada con la abundancia de alimento, reforzando la hipótesis planteada en el párrafo anterior, en donde se propone que la mayor abundancia de *B. aurea*

2024

estaría relacionada con la mayor provisión de refugio que brindaría la vegetación respecto de las áreas desnudas. Mientras tanto en *O. argentinensis* sí se observó un cambio en la distribución desde el arribo de la ostra, comenzando a ser más abundante en los lugares vegetados. Esto puede deberse quizás a la disminución de las presas bentónicas disponibles en las zonas no vegetadas ocupadas por ostras.

Sería necesario realizar un análisis de las tallas encontradas en ambos ambientes para poder establecer hipótesis que expliquen estos patrones, dado que *O. argentinensis* cambia sus preferencias alimentarias a medida que aumenta de talla, tal como se expuso más arriba.

La presencia de vegetación sumergida afecta el uso de hábitat por peces directamente a través, por ejemplo, de la provisión de refugio, o indirectos, aumentando la disponibilidad de alimento, o modificando características ambientales (ej. penetrabilidad del sedimento, distribución de granos) que a su vez pueden modificar la accesibilidad a las presas (Molina *et al.*, 2017). *Odontesthes argentinensis* y *M. furnieri* son las dos especies de peces bentívoros que hicieron uso tanto de la marisma como de la planicie de marea. Como se mencionó en el párrafo anterior, la abundancia de *O. argentinensis* fue mayor en las áreas vegetadas que en la planicie de marea.

También se observaron diferencias en la abundancia de *M. furnieri* entre áreas, este resultado resulta distinto de los estudios realizados antes de la invasión, donde ocupaba de modo similar ambas áreas (Molina *et al.*, 2017; Valiñas *et al.*, 2012). La disponibilidad de presas bentónicas para los peces bentívoros fue diferente entre zonas vegetadas y no vegetadas, siendo *L. acuta*, que constituye el principal ítem presa de ambas especies de peces (Molina *et al.*, 2017), más abundante en las áreas vegetadas. Al ser *M. furnieri* un

2024

predador bentivoro no selectivo (“sediment biting”, ver métodos), la mayor densidad de ostras en áreas no vegetadas, que podrían impedir el acceso al sedimento, explicarían el aumento en abundancia de esta especie de pez en las áreas vegetadas luego de la invasión (figura 10). Los patrones de distribución de ambas especies (*M. furnieri* y *O. argentinensis*) podrían también deberse a la mayor abundancia de *L. acuta* en la marisma.

Los valores observados de abundancia de peces y el bentos en las áreas vegetadas podría ser una evidencia del rol de estos ambientes como áreas de alimentación para estas dos especies de peces juveniles. Si bien se sabe que, en general, la presencia de vegetación interfiere en las interacciones predador-presa, disminuyendo la eficiencia de forrajeo (Holbrook y Schmitt, 1988, Sih *et al.*, 1992), y en consecuencia esto podría afectar la eficiencia en la alimentación de los peces, el beneficio de alimentarse en un ambiente con una mayor abundancia de presas, que a su vez brinda refugio contra los predadores, podría superar el costo de un mayor requerimiento de tiempo para la detección, consumo y manipulación de las mismas, y podría explicar los resultados observados. Este efecto positivo de la vegetación se ve resaltado por una disminución de la abundancia de presas bentónicas en las áreas no vegetadas después de la aparición de la ostra.

Además de la disponibilidad de refugio y alimento, los factores ambientales pueden afectar los patrones de distribución y uso de hábitat de los peces en las marismas (Cyrus y Blaber 1987 a, b; Lought *et al.*, 1989). La resistencia a la penetrabilidad del sedimento fue mayor en las áreas no vegetadas, resultado que concuerda con el análisis granulométrico, donde se observó una mayor proporción de granos pequeños, que son más cohesivos (Molina *et al.*, 2017).

2024

Si bien la accesibilidad de los peces a las presas bentónicas sería más fácil en las zonas sin vegetación, la dureza del sedimento disminuye la depredación por peces como *M. furnieri*. Como se mencionó anteriormente, los predadores táctiles (Chao y Musick 1977) seleccionan hábitats donde la penetrabilidad del sedimento es baja, para así poder penetrar más profundamente el sustrato y por ende tener mayor acceso a sus presas, o minimizando los costos de forrajeo (Mouritsen y Jensen, 1992). Este aumento de resistencia a la penetrabilidad puede deberse al cambio en la composición del sedimento, siendo en proporción más fino, que se puede compactar más que el sedimento grueso (Colden *et al.*, 2016) luego de registrarse la presencia de las ostras.

Los valores más bajos de resistencia a la penetrabilidad en áreas vegetadas puede ser producto del disturbio generado por los peces durante la captura de sus presas bentónicas, particularmente *M. furnieri*, que presenta un premaxilar protusible que le permite tener su boca en contacto con el sedimento que luego es succionado desde el fondo (Chao y Mussick, 1977), dejando notorias depresiones en el sedimento (obs. pers.) que también han sido reportadas como un rasgo característico de la actividad de forrajeo para otros sciénidos (*Leiostomus xanthurus*; Billheimer y Coull 1988). Este comportamiento de *M. furnieri* promueve un aumento del tamaño de grano del sedimento, ya que pone en suspensión el sedimento más fino desde las depresiones, quedando estas rellenas con sedimento más arenoso (Molina *et al.*, 2017). Por lo que la penetrabilidad del sedimento tendría un papel importante en la eficiencia de forrajeo de los peces sobre los organismos bentónicos en las marismas de *S. alterniflora*.

La concentración de materia orgánica particulada es utilizada como un indicador de la disponibilidad de alimento para el bentos (Martinetto *et al.*, 2007). Los valores más altos

2024

de materia orgánica en las áreas vegetadas, podría deberse a la disminución del flujo y aumento de la disposición de detritos debido a las plantas, o también otra posibilidad sería que los valores observados están dados por una relación directa entre los peces y la producción de heces vía excreción (Leonard y Luther, 1995).

Son numerosos los factores que se conoce que afectan el uso y la selección de hábitat por peces y que podrían estar afectando a los peces en la marisma y en la planicie de marea. La temperatura, la salinidad, la concentración de oxígeno disuelto en el agua (Whitfield, 1999), podrían ser algunos de ellos.

Una de las características de los ambientes de marisma son los marcados gradientes de estrés físico (ej. anoxia, salinidad) a los que estos ambientes se encuentran sometidos, los que a su vez tienen importantes efectos en la estructuración de las comunidades (ej. Bertness, 1991, Bertness y Ellison, 1987).

La presencia de vegetación puede moderar las condiciones físicas generalmente extremas, favoreciendo el establecimiento de organismos invertebrados a través del sombreado (Bertness y Hacker, 1994; Callaway, 1995; Nomann y Pennings, 1998; Bortolus *et al.*, 2002) y brindando refugio tanto contra la desecación como contra la depredación (ej. Hovel *et al.*, 2002, Lewis y Eby, 2002). Ambos factores han sido propuestos para explicar las mayores abundancias de invertebrados bentónicos en estos ambientes respecto de las áreas contiguas desprovistas de vegetación (Jackson, 1985). Si bien la presencia de la ostra genera efectos similares (Harwell *et al.*, 2011), los mismos no se hicieron evidentes en el área de estudio, por lo menos para los organismos infaunales.

Es necesario realizar estudios sobre los invertebrados epifaunales, y determinar de qué forma son afectados por la presencia de la ostra.

6 - CONCLUSIÓN

Las áreas intermareales del estuario de Bahía Blanca constituyen una importante zona de refugio para peces juveniles, y a su vez dentro del intermareal, las marismas potenciarán dicha función aumentando la provisión de refugio debido a la complejidad estructural generada por la presencia de *S. alterniflora*.

Además, estas áreas serían preferidas también como sitios de alimentación, al menos por los peces bentívoros del ensamble, probablemente debido a la mayor abundancia de *L. acuta*, que constituyen el principal ítem presa de estos peces. Estas características se vieron potenciadas debido a la presencia de *M. gigas*, por ello, es esencial el estudio de las especies invasoras, y su estudio en la repercusión en el ecosistema donde se integran, en este caso ecosistemas de marisma.

Por lo que, a partir de los resultados obtenidos, podemos concluir que la ostra *Magallana gigas* modifica en gran medida el equilibrio entre estos ambientes, debido a que altera directamente la cadena trófica, el patrón de alimentación de los peces de la marisma, y las variables abióticas.

Las especies invasoras tienen un impacto significativo en la distribución, abundancia y composición de los grupos de especies autóctonas. Cuando se analiza específicamente a la ostra del Pacífico, considerada por lo antes expuesto, como un ingeniero ecosistémico autógeno, existe un debate vigente sobre sus efectos en la biodiversidad, con predicciones teóricas que sugieren tanto disminuciones como aumentos (Molina *et al.*, 2023a, y sus referencias). Esta controversia, es particularmente importante en los hábitats de fondos blandos, donde *M. gigas* promueve la heterogeneidad espacial y

2024

la complejidad mediante la creación de estructuras de arrecife a través del asentamiento de larvas y la fijación de conchas (Troost, 2010).

El impacto global de la *M. gigas* está influido por diversos factores e interacciones. Puede facilitar la aparición de productores primarios (Padilla, 2010; Herbert *et al.*, 2010), desplazar a las especies autóctonas debido a las estructuras de arrecife que forma (Diederich *et al.*, 2005; Faria *et al.*, 2022), promover nuevas invasiones (Rodriguez, 2006; Braga *et al.*, 2018) y aumentar las tasas de sedimentación, obstruyendo potencialmente las zonas costeras (Diederich *et al.*, 2005; Darrigan *et al.*, 2020). Además, *M. gigas* puede proporcionar un nuevo hábitat para especies de peces crípticos (Molina *et al.*, 2023a).

La introducción de *Magallana gigas*, que compite con estructuras de hábitat existentes como las generadas por *Spartina alterniflora*, puede afectar a la disponibilidad de importantes recursos de refugio y forrajeo para los peces de estuario (Hosack *et al.*, 2006), al tiempo que aumenta la complejidad del hábitat (Castel *et al.*, 1989; Grabowski *et al.*, 2005).

Sin embargo, es relevante destacar, que son necesarios más estudios para comprender los impactos y las modificaciones que produce esta especie invasora en las comunidades de las marismas. Este conocimiento permitirá predecir nuevas dinámicas y mejorar las estrategias de gestión, sobre todo teniendo en cuenta que muchas especies que habitan estos hábitats pueden verse afectados negativamente. La pérdida de estabilidad de las marismas, cruciales para la defensa costera, zonas de cría de peces y el almacenamiento de carbono, es una consecuencia potencial que debe tenerse en cuenta.

7 - BIBLIOGRAFÍA

- Adam, P. (2019). Salt marsh restoration. In Coastal wetlands (pp. 817-861). Elsevier.
- Akin, S., Buhan, E., Winemiller, K.O., Yilmaz, H. (2005). Fish assemblage structure of Koycegiz Lagoon Estuary, Turkey: spatial and temporal distribution patterns in relation to environmental variation. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 64, 671–684.
- Anderson, M. J., y Millar, R. B. (2004). Spatial variation and effects of habitat on temperate reef fish assemblages in northeastern New Zealand. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 305(2), 191-221
- Baker, R., Taylor, M. D., Able, K. W., Beck, M. W., Cebrian, J., Colombano, D. D. y Staver, L. W. (2020). Fisheries rely on threatened salt marshes. *Science*, 370(6517), 670-671.
- Battini, N., Giachetti, C. B., Castro, K. L., Bortolus, A., y Schwindt, E. (2021). Predator–prey interactions as key drivers for the invasion success of a potentially neurotoxic sea slug. *Biological Invasions*, 23(4), 1207-1229
- Beck, M. W., Heck, K. L., Able, K. W., Childers, D. L., Eggleston, D. B., Gillanders, B. M. y Weinstein, M. P. (2001). The identification, conservation, and management of estuarine and marine nurseries for fish and invertebrates: a better understanding of the habitats that serve as nurseries for marine species and the factors that create site-specific variability in nursery quality will improve conservation and management of these areas. *Bioscience*, 51(8), 633-641.
- Bell, J. D., y Westoby, M. (1986). Abundance of macrofauna in dense seagrass is due to habitat preference, not predation. *Oecologia*, 68, 205-209.
- Smith, M. L., Bell, J. D., Pollard, D. A., y Russell, B. C. (1989). Catch and effort of competition spearfishermen in southeastern Australia. *Fisheries Research*, 8(1), 45-61

2024

Billheimer, L. E., y Coull, B. C. (1988). Bioturbation and recolonization of meiobenthos in juvenile spot (Pisces) feeding pits. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 27(3), 335-340.

Bertness, M. D. (1991). Zonation of *Spartina patens* and *Spartina alterniflora* in New England salt marsh. *Ecology*, 72(1), 138-148.

Bertness, M. D. (1999). *The ecology of Atlantic shorelines* (Vol. 417). Sunderland: Sinauer Associates

Bertness, M. D., y Hacker, S. D. (1994). Physical stress and positive associations among marsh plants. *The American Naturalist*, 144(3), 363-372

Bertness, M. D., y Ellison, A. M. (1987). Determinants of pattern in a New England salt marsh plant community. *Ecological monographs*, 57(2), 129-147.

Bertness, M. D., y Coverdale, T. C. (2013). An invasive species facilitates the recovery of salt marsh ecosystems on Cape Cod. *Ecology*, 94(9), 1937-1943.

Billheimer, L. E., y Coull, B. C. (1988). Bioturbation and recolonization of meiobenthos in juvenile spot (Pisces) feeding pits. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 27(3), 335-340

Bortolus, A., Schwindt, E., y Iribarne, O. (2002). Positive plant–animal interactions in the high marsh of an Argentinean coastal lagoon. *Ecology*, 83(3), 733-742.

Braga, A. C., Camacho, C., Marques, A., Gago-Martínez, A., Pacheco, M., y Costa, P. R. (2018). Combined effects of warming and acidification on accumulation and elimination dynamics of paralytic shellfish toxins in mussels *Mytilus galloprovincialis*. *Environmental Research*, 164, 647-654.

Brown, A. C., y McLachlan, A. (2010). *The ecology of sandy shores*. Elsevier

Brower, J.E., Zar, J.H., von Ende, C.N. (1998). *Field and Laboratory Methods for General Ecology*. McGraw-Hill, Boston.

2024

Burrows, M. T., Schoeman, D. S., Buckley, L. B., Moore, P., Poloczanska, E. S., Brander, K. M. y Richardson, A. J. (2011). The pace of shifting climate in marine and terrestrial ecosystems. *Science*, 334(6056), 652-655.

Brucet, S., Boix, D., López-Flores, R., Badosa, A., Moreno-Amich, R., y Quintana, X. D. (2005). Zooplankton structure and dynamics in permanent and temporary Mediterranean salt marshes: taxon-based and size-based approaches. *Archiv fur Hydrobiologie*, 162(4), 535-556.

Buscher, K., Ehinger, E., Gupta, P., Pramod, A. B., Wolf, D., Tweet, G. y Ley, K. (2017). Natural variation of macrophage activation as disease-relevant phenotype predictive of inflammation and cancer survival. *Nature communications*, 8(1), 16041

Callaway, R. M. (1995). Positive interactions among plants. *The botanical review*, 61, 306-349

Camaño, A. (2012). *Humedales Costeros: Aportes científicos a su gestión sustentable*. Ediciones UC

Carlton, J. T., y Geller, J. B. (1993). Ecological roulette: the global transport of nonindigenous marine organisms. *Science*, 261(5117), 78-82.

Carlton, J. T. (2021). Patterns of transoceanic marine biological invasions in the Pacific Ocean. In *A Natural History of the Hawaiian Islands* (pp. 504-518). University of Hawaii Press.

Castel, J., Labourg, P. J., Escaravage, V., Auby, I., y Garcia, M. E. (1989). Influence of seagrass beds and oyster parks on the abundance and biomass patterns of meio-and macrobenthos in tidal flats. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 28(1), 71-85.

Cavaleiro, N. P., Lazoski, C., Tureck, C. R., Melo, C. M., do Amaral, V. S., Lomovasky, B. J. y Solé-Cava, A. M. (2019). *Crassostrea talonata*, a new threat to native oyster (Bivalvia: Ostreidae)

2024

culture in the Southwest Atlantic. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 511, 91-99.

Cech, J. J., Mitchell, S. J., Castleberry, D. T., y McEnroe, M. (1990). Distribution of California stream fishes: influence of environmental temperature and hypoxia. *Environmental biology of Fishes*, 29, 95-105

Chao, L. N., y Musick, J. A. (1977). Life-history, feeding-habits, and functional-morphology of juvenile Sciaenid fishes in York River Estuary, Virginia. *Fishery Bulletin*, 75(4), 657

Chen, L., Song, Y., Li, S., Zhang, L., Zou, C., y Yu, D. (2012). The role of WRKY transcription factors in plant abiotic stresses. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Gene Regulatory Mechanisms*, 1819(2), 120-128.

Clarke, K.R., Warwick, R.M. (2001). *Primer-E (5) Computer Program*. Natural Environmental Research Council, Plymouth.

Cohen, A. N., y Carlton, J. T. (1998). Accelerating invasion rate in a highly invaded estuary. *Science*, 279(5350), 555-558.

Colden, A. M., Fall, K. A., Cartwright, G. M., y Friedrichs, C. T. (2016). Sediment suspension and deposition across restored oyster reefs of varying orientation to flow: implications for restoration. *Estuaries and Coasts*, 39, 1435-1448.

Connolly, R. (1994)a. Removal of seagrass canopy: effects on small fish and their prey. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 184, 99–110.

Connolly, R. M. (1994)b. A comparison of fish assemblages from seagrass and unvegetated areas of a southern Australian estuary. *Marine and Freshwater Research*, 45(6), 1033-1044.

2024

Connolly, R.M., Dalton, A., Bass, D.A. (1997). Fish use of an inundated saltmarsh flat in a temperate Australian estuary. *Australian Journal of Ecology* 22, 222–226.

Connor, E. F., y McCoy, E. D. (1979). The statistics and biology of the species-area relationship. *The American Naturalist*, 113(6), 791-833

Cousseau, M. B., M. C. Marchesi, J. M. Díaz de Astarloay M. González-Castro. (2011). The ichthyologic relationship between the Mar Chiquita coastal lagoon and the adjacent sea. *Historia Natural*, 1: 85-100.

Crosby, S. C., Sax, D. F., Palmer, M. E., Booth, H. S., Deegan, L. A., Bertness, M. D., y Leslie, H. M. (2016). Salt marsh persistence is threatened by predicted sea-level rise. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 181, 93-99

Cross, R. E., y Stiven, A. E. (1997). Experimental studies of competition in salt marsh juvenile fish (*Fundulus heteroclitus* Linnaeus) and shrimp (*Palaemonetes pugio* Holthuis) in laboratory microcosms. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 212(1), 133-146

Cyrus, D. P., y Blaber, S. J. M. (1987)a. The influence of turbidity on juvenile marine fishes in estuaries. Part 1. Field studies at Lake St. Lucia on the southeastern coast of Africa. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 109(1), 53-70

Cyrus, D. P., y Blaber, S. J. M. (1987)b. The influence of turbidity on juvenile marine fishes in estuaries. Part 2. Laboratory studies, comparisons with field data and conclusions. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 109(1), 71-91

da Cunha Lana, P., y Guiss, C. (1992). Macrofauna–plant-biomass interactions in a euhaline salt marsh in Paranaguá Bay (SE Brazil). *Mar Ecol Prog Ser*, 80, 57-64

2024

Davy, A. J., Brown, M. J., Mossman, H. L., y Grant, A. (2011). Colonization of a newly developing salt marsh: disentangling independent effects of elevation and redox potential on halophytes. *Journal of Ecology*, 99(6), 1350-1357

Darrigran, G., Agudo-Padrón, I., Baez, P., Belz, C., Cardoso, F., Carranza, A., y Damborenea, C. (2020). Non-native mollusks throughout South America: emergent patterns in an understudied continent. *Biological Invasions*, 22, 853-871.

De Groot, S. J. (1971). On the interrelationships between morphology of the alimentary tract, food and feeding behaviour in flatfishes (Pisces: Pleuronectiformes). *Netherlands Journal of Sea Research*, 5(2), 121-196

Diederich, S., Nehls, G. J. E. E., Van Beusekom, J. E., y Reise, K. (2005). Introduced Pacific oysters (*Crassostrea gigas*) in the northern Wadden Sea: invasion accelerated by warm summers?. *Helgoland Marine Research*, 59(2), 97-106.

Dolmer P, Holm MW, Strand A, et al (2014) The invasive Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, in Scandinavian coastal waters. 70 p

Dos Santos, E. P., y Fiori, S. M. (2010). Primer registro sobre la presencia de *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) en el Estuario de Bahía Blanca,(Argentina).

Downes, S., y Shine, R. (1998). Heat, safety or solitude? Using habitat selection experiments to identify a lizard's priorities. *Animal behaviour*, 55(5), 1387-1396

Edgar, G. J., y Robertson, A. I. (1992). The influence of seagrass structure on the distribution and abundance of mobile epifauna: pattern and process in a Western Australian Amphibolis bed. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 160(1), 13-31.

Edgar, G. J., y Shaw, C. (1995). The production and trophic ecology of shallow-water fish assemblages in southern Australia II. Diets of fishes and trophic relationships between fishes and benthos at Western Port, Victoria. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 194(1),

83-106

Eleftheriou, A. (Ed.). (2013). *Methods for the study of marine benthos*. John Wiley y Sons.

Escapa, M., Perillo, G. M., y Iribarne, O. (2015). Biogeomorphically driven salt pan formation in *Sarcocornia*-dominated salt-marshes. *Geomorphology*, 228, 147-157

Faria, J., Prestes, A.C.L., Moreu, I., Cacabelos, E., Martins, G.M. (2022). Dramatic changes in the structure of shallow-water marine benthic communities following the invasion by *Rugulopteryx okamurae* (Dictyotales, Ochrophyta) in Azores (NE Atlantic). *Marine Pollution Bulletin*, 175, 113358.

Fei S, Phillips J, Shouse M (2014) Biogeomorphic impacts of invasive species. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 45:69–87.

Fernandez, T. V., Milazzo, M., Badalamenti, F., y D'Anna, G. (2005). Comparison of the fish assemblages associated with *Posidonia oceanica* after the partial loss and consequent fragmentation of the meadow. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 65(4), 645-653

Figuroa, D. E. (2019). Clave de peces marinos del Atlántico Sudoccidental, entre los 33 S y 56 S. *Publicación del INIDEP. Mar del Plata*.

Gedan, K. B., Crain, C. M., y Bertness, M. D. (2009). Small-mammal herbivore control of secondary succession in New England tidal marshes. *Ecology*, 90(2), 430-440

Giangiobbe, A., y Sánchez, F. (1993). Alimentación de la saraca (*Brevoortia aurea*). *Frente Marítimo*, 14, 71-80.

Giberto, D., Bremec, C., Schejter, L., Escolar, M., Souto, V., Schiariti, A., Romero, M.V., dos Santos, E.P., (2012). La ostra del pacífico *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) en la Provincia de Buenos Aires: reclutamientos naturales en Bahía Samborombón. *Mar. Fish. Sci. (MAFIS)* 21, 21–

30

2024

Gilby, B. L., Weinstein, M. P., Baker, R., Cebrian, J., Alford, S. B., Chelsky, A. y Ziegler, S. L. (2021). Human actions alter tidal marsh seascapes and the provision of ecosystem services. *Estuaries and Coasts*, 44, 1628-1636

Grabowski, J. H., Hughes, A. R., Kimbro, D. L., y Dolan, M. A. (2005). How habitat setting influences restored oyster reef communities. *Ecology*, 86(7), 1926-1935.

Gray, V. R., y Ríos, M. P. (1996). Salinidad y el nivel del agua como factores en la distribución de la vegetación en la ciénaga del NW de Campeche, México. *Acta Botánica Mexicana*, (34), 53-61.

Grenouillet, G., Pont, D., y Seip, K. L. (2002). Abundance and species richness as a function of food resources and vegetation structure: juvenile fish assemblages in rivers. *Ecography*, 25(6), 641-650.

Hammer, Ø., y Harper, D. A. (2001). Past: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia electronica*, 4(1), 1.

Harding, J. M. (2001). Temporal variation and patchiness of zooplankton around a restored oyster reef. *Estuaries*, 24, 453-466

Harwell, H. D., Posey, M. H., y Alphin, T. D. (2011). Landscape aspects of oyster reefs: effects of fragmentation on habitat utilization. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 409(1-2), 30-41.

Heck, K. L., y Thoman, T. A. (1984). The nursery role of seagrass meadows in the upper and lower reaches of the Chesapeake Bay. *Estuaries*, 7, 70-92.

Heck Jr, K. L., Hays, G., y Orth, R. J. (2003). Critical evaluation of the nursery role hypothesis for seagrass meadows. *Marine Ecology Progress Series*, 253, 123-136.

Herbert, R. J., Humphreys, J., Davies, C. J., Roberts, C., Fletcher, S., y Crowe, T. P. (2016). Ecological impacts of non-native Pacific oysters (*Crassostrea gigas*) and management measures for

2024

protected areas in Europe. *Biodiversity and Conservation*, 25, 2835-2865.

Hines, J. M., Hungerford, H. R., y Tomera, A. N. (1987). Analysis and synthesis of research on responsible environmental behavior: A meta-analysis. *The Journal of environmental education*, 18(2), 1-8.

Holbrook, S. J., y Schmitt, R. J. (1988). The combined effects of predation risk and food reward on patch selection. *Ecology*, 69(1), 125-134

Hollingsworth, A., y Connolly, R. M. (2006). Feeding by fish visiting inundated subtropical saltmarsh. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 336(1), 88-98

Holmer, M., Gribsholt, B., y Kristensen, E. (2002). Effects of sea level rise on growth of *Spartina anglica* and oxygen dynamics in rhizosphere and salt marsh sediments. *Marine Ecology Progress Series*, 225, 197-204.

Hosack, G. R., Dumbauld, B. R., Ruesink, J. L., y Armstrong, D. A. (2006). Habitat associations of estuarine species: comparisons of intertidal mudflat, seagrass (*Zostera marina*), and oyster (*Crassostrea gigas*) habitats. *Estuaries and Coasts*, 29, 1150-1160.

Houser, D. S., y Allen, D. M. (1996). Zooplankton dynamics in an intertidal salt-marsh basin. *Estuaries*, 19, 659-673

Hovel, K. A., Fonseca, M. S., Myer, D. L., Kenworthy, W. J., y Whitfield, P. E. (2002). Effects of seagrass landscape structure, structural complexity and hydrodynamic regime on macrofaunal densities in North Carolina seagrass beds. *Marine Ecology Progress Series*, 243, 11-24.

Houttuijn Bloemendaal, L. J., FitzGerald, D. M., Hughes, Z. J., Novak, A. B., y Georgiou, I. Y. (2023). Reevaluating the wave power-salt marsh retreat relationship. *Scientific Reports*, 13(1), 2884

Howard, B.R., Francis, F.T., Côté, I.M. et al.(2019). Habitat alteration by invasive European

green crab (*Carcinus maenas*) causes eelgrass loss in British Columbia, Canada. *Biol Invasions* 21, 3607–3618 .

Hozbor, N. M., y García de la Rosa, S. B. (2000). Alimentación de juveniles de corvina rubia (*Micropogonias furnieri*) en la laguna costera Mar Chiquita (Buenos Aires, Argentina)

Hughes, Z., Farron, S. J., y FitzGerald, D. M. (2022). Differential Headward Erosion of Marsh Tidal Creeks: Ecological and Physical Causes. Available at SSRN 4112818

Hutcheson, K. (1970). A test for comparing diversities based on the Shannon formula. *Journal of Theoretical Biology* 29:151-154.

IPCC, (2007). Cuarto informe de evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático (IPCC).

Isacch JP, Costa CSB, Rodríguez-Gallego L, Conde D, Escapa M, Gagliardini DA and Iribarne O.O. (2006). Distribution of saltmarsh plant communities associated with environmental factors along a latitudinal gradient on the south-west Atlantic Coast. *Journal of Biogeography* 33, 888–900.

Jackson, J. B. (1985). Discovering the vernacular landscape

Kingsford, M., y Battershill, C. (1998). Studying temperate marine environments: A handbook for ecologists. New Zealand: Canterbury University Press; ISBN 0-908812-54-X

Kneib, R.T. (1993). Growth and mortality in successive cohorts of fish larvae within an estuarine nursery. *Marine Ecology Progress Series* 94, 115–127.

Kneib, R.T. (1997). The role of tidal marshes in the ecology of estuarine nekton. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 35, 163–220.

2024

Lefeuvre, J. C., Bouchard, V., Feunteun, E., Grare, S., Laffaille, P., y Radureau, A. (2000). European salt marshes diversity and functioning: the case study of the Mont Saint-Michel bay, France. *Wetlands Ecology and Management*, 8, 147-161

Lenihan, H. S., y Peterson, C. H. (1998). How habitat degradation through fishery disturbance enhances impacts of hypoxia on oyster reefs. *Ecological applications*, 8(1), 128-140

Leonard, L. A., y Luther, M. E. (1995). Flow hydrodynamics in tidal marsh canopies. *Limnology and oceanography*, 40(8), 1474-1484

Leonard, G. H., Levine, J. M., Schmidt, P. R., & Bertness, M. D. (1998). Flow-driven variation in intertidal community structure in a Maine estuary. *Ecology*, 79(4), 1395-1411

Levin, S. A. (1994). Patchiness in marine and terrestrial systems: from individuals to populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 343(1303), 99-103

Lewis, D. B., y Eby, L. A. (2002). Spatially heterogeneous refugia and predation risk in intertidal salt marshes. *Oikos*, 96(1), 119-129

Little, C. (2000). *The biology of soft shores and estuaries*. Oxford University Press

Lomovasky, B. J., Alvarez, G., Addino, M., Montemayor, D. I., y Iribarne, O. (2014). A new non-indigenous *Crassostrea* species in Southwest Atlantic salt marshes affects mortality of the cordgrass *Spartina alterniflora*. *Journal of Sea Research*, 90, 16-22

Lopez Cazorla AC (1987). *Contribución al conocimiento de la ictiofauna marina del área de Bahía Blanca (Doctoral dissertation)*. Universidad Nacional de La Plata.

2024

Lortie, C. J., y Callaway, R. M. (2006). Re-analysis of meta-analysis: support for the stress-gradient hypothesis. *Journal of Ecology*, 94(1), 7-16.

Lough, R. G., Valentine, P. C., Potter, D. C., Auditore, P. J., Bolz, G. R., Neilson, J. D., y Perry, R. I. (1989). Ecology and distribution of juvenile cod and haddock in relation to sediment type and bottom currents on eastern Georges Bank. *Marine Ecology Progress Series*, 1-12

MacArthur, R. H. (1965). Patterns of species diversity. *Biological reviews*, 40(4), 510-533

Mack, R. N., Simberloff, D., Mark Lonsdale, W., Evans, H., Clout, M., y Bazzaz, F. A. (2000). Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological applications*, 10(3), 689-710.

Madon, S. P., Williams, G. D., West, J. M., y Zedler, J. B. (2001). The importance of marsh access to growth of the California killifish, *Fundulus parvipinnis*, evaluated through bioenergetics modeling. *Ecological Modelling*, 136(2-3), 149-165

Magurran, A. (1988). *Ecological Diversity and its Measurement*. Princeton University Press.

Massicotte, P., Bertolo, A., Brodeur, P., Hudon, C., Mingelbier, M., y Magnan, P. (2015). Influence of the aquatic vegetation landscape on larval fish abundance. *Journal of Great Lakes Research*, 41(3), 873-880.

Martinetto, P., Ribeiro, P., Iribarne, O., 2007. Changes in distribution and abundance of juvenile fishes in intertidal soft sediment areas dominated by the burrowing crab *Chasmagnathus granulatus*. *Marine and Freshwater Research* 58,194–203.

Méndez Casariego, A., Schwindt, E., y Iribarne, O. (2004). Evidence of habitat structure-

2024

generated bottleneck in the recruitment process of the SW Atlantic crab *Cyrtograpsus angulatus*. *Marine Biology*, 145, 259-264

Mendoza-Carranza, M., y Vieira, J. (2008). Whitemouth croaker *Micropogonias furnieri* (Desmarest, 1823) feeding strategies across four southern Brazilian estuaries. *Aquatic Ecology*, 42, 83-93.

Meysman, F.J.R., Middelburg, J.J. y C.H.R Heip. (2006). Bioturbation: a fresh look at Darwin's last idea. *Trends Ecol Evol*, 21:688-695

Michalet, R., y Pugnaire, F. I. (2016). Facilitation in communities. *Functional Ecology*, 30(1), 3-9.

Minello, T. J., Able, K. W., Weinstein, M. P., y Hays, C. G. (2003). Salt marshes as nurseries for nekton: testing hypotheses on density, growth and survival through meta-analysis. *Marine Ecology Progress Series*, 246, 39-59.

Mobberley, D. G. (1953). Taxonomy and distribution of the genus *Spartina*. Iowa State University

Molina LM. (2013) El rol de la biota en los procesos de estabilización-desestabilización de sedimentos estuariales. PhD thesis. Universidad nacional del sur. Argentina, 289 pp.

Molina, L.M y J.J López Gappa. (2016). Biogenic structures of a non-native bryozoan increase colonization by invasive species and cause *Spartina alterniflora* die-off. *Marine y Freshwater Invasive Species: Ecology, Impact, and Management (MFIS)*. Buenos Aires.

Molina. L.M; Nicolás León y Daniel E. Barrio. (2019). Relative impacts of eutrophication and consumers on shoreline stability in a salt marsh. Congreso COLACMAR

2024

Molina LM, Valiñas MS, Pratolongo PD, Elias R and Perillo GM (2017) Effect of “Whitemouth Croaker” (*Micropogonias furnieri*, Pisces) on the stability of the sediment of salt marshes – an issue to be resolved. *Estuaries and Coasts* 40, 1795–1807.

Molina LM, Valiñas MS, Pratolongo PD, Elias R and Perillo GME (2009) First record of the sea anemone *Diadumene lineata* (Verrill 1871) associated to *Spartina alterniflora* roots and stems, in marshes at the Bahía Blanca estuary, Argentina. *Biological Invasions* 11, 409–416.

Molina, L.M., Gonzales Dubox C., Lopez Carzola A. (2023)a. Southernmost occurrence of *Gobiosoma hemigymnum* (Eigenmann y Eigenmann, 1888) on salt marshes of the Bahía Blanca estuary, Argentina: an unusual finding. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 103, e31, 1–6.

Molina, M.A; Luppi, L; Luna, M; Barrio, D; Molina, L.M. (2023)b. Efecto de *Magallana gigas* en el uso de marismas por peces en marismas. Reunión Argentina de Ecología. Bariloche, Argentina.

Morgan, P. A., Burdick, D. M., y Short, F. T. (2009). The functions and values of fringing salt marshes in northern New England, USA. *Estuaries and Coasts*, 32, 483-495

Mouritsen, K. N., y Jensen, K. T. (1992). Choice of microhabitat in tactile foraging dunlins *Calidris alpina*: the importance of sediment penetrability. *Marine Ecology-Progress Series*, 85, 1-8

Narvarte, M., y Morsan, E. M. (2010). Evaluación preliminar de la situación respecto de la presencia de ostra cóncava (*Cassostrea gigas*) en Balneario El Cóndor. Informe Técnico InBioMar.21 pp

Neill, W. H., y Magnuson, J. J. (1974). Distributional ecology and behavioral thermoregulation

2024

of fishes in relation to heated effluent from a power plant at Lake Monona, Wisconsin. Transactions of the American Fisheries Society, 103(4), 663-710

Nomann, B. E., y Pennings, S. C. (1998). Fiddler crab–vegetation interactions in hypersaline habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 225(1), 53-68

Orensanz, J. M., Schwindt, E., Pastorino, G., Bortolus, A., Casas, G., Darrigran, G. y Vallarino, E. A. (2002). No longer the pristine confines of the world ocean: a survey of exotic marine species in the southwestern Atlantic. *Biological Invasions*, 4, 115-143.

Orth, R. J., y van Montfrans, J. (1990). Utilization of marsh and seagrass habitats by early stages of *Callinectes sapidus*: a latitudinal perspective. *Bulletin of Marine Science*, 46(1), 126-144

RJ, O. (1992). A perspective on plant-animal interactions in seagrasses: physical and biological determinants influencing plant and animal abundance. *Plant-animal interactions in the marine benthos*

Padilla, D. K. (2010). Context-dependent impacts of a non-native ecosystem engineer, the Pacific oyster *Crassostrea gigas*. *Integrative and Comparative Biology*, 50(2), 213-225.

Pascual, M. A., Orensanz, J. M., Parma, A. M., y Saba, S. L. (1998). The Patagonian challenge: melding conservation with development. *Conservation Biology: For the Coming Decade*, 410-425.

Pasquaud, S., Elie, P., Jeantet, C., Billy, I., Martinez, P., y Girardin, M. (2008). A preliminary investigation of the fish food web in the Gironde estuary, France, using dietary and stable isotope analyses. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 78(2), 267-279

Paterson, A. W., y Whitfield, A. K. (2000). Do shallow-water habitats function as refugia for

juvenile fishes?. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 51(3), 359-364

Perillo, G. M., y Sequeira, M. E. (1989). Geomorphologic and sediment transport characteristics of the middle reach of the Bahía Blanca estuary (Argentina). *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 94(C10), 14351-14362

Perillo, G. M., y Iribarne, O. O. (2003). Processes of tidal channel development in salt and freshwater marshes. *Earth Surface Processes and Landforms: The Journal of the British Geomorphological Research Group*, 28(13), 1473-1482

Piccolo, M.C., and G.M.E. Perillo. (1990). Physical characteristics of the Bahía Blanca estuary (Argentina). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 31: 303–317.

Piccolo, M. C., y Perillo, G. M. E. (2000). Geomorfología de los estuarios: una vision diferente.

Piovan, M. J., Zapperi, G. M., y Pratalongo, P. D. (2014). Seed germination of *Atriplex undulata* under saline and alkaline conditions. *Seed Science and Technology*, 42(2), 286-292

Platell, M. E., y Freewater, P. (2009). Importance of saltmarsh to fish species of a large south-eastern Australian estuary during a spring tide cycle. *Marine and Freshwater Research*, 60(9), 936-941

Poole, R.W. (1974). *An Introduction to Quantitative Ecology*. McGraw-Hill, New York.

Poloczanska, E. S., Brown, C. J., Sydeman, W. J., Kiessling, W., Schoeman, D. S., Moore, P. J. y Richardson, A. J. (2013). Global imprint of climate change on marine life. *Nature climate change*, 3(10), 919-925.

2024

Raffaelli, D., Hawkins, S. (1996). Intertidal ecology. Chapman y Hall, UK.

Ren, X., Zhang, X., Yan, C., y Gozgor, G. (2022). Climate policy uncertainty and firm-level total factor productivity: Evidence from China. *Energy Economics*, 113, 10620

Ríos, I., Bouza, P. J., Bortolus, A., y del Pilar Alvarez, M. (2018). Soil-geomorphology relationships and landscape evolution in a southwestern Atlantic tidal salt marsh in Patagonia, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 84, 385-398.

Rodriguez, L. F. (2006). Can invasive species facilitate native species? Evidence of how, when, and why these impacts occur. *Biological Invasions*, 8, 927-939.

Rountree, R.A., Able, K.W. (2007). Spatial and temporal habitat use patterns for salt marsh nekton: implications for ecological functions. *Aquatic Ecology* 41, 25–45.

Rozas, L. P., y Minello, T. J. (1998). Nekton use of salt marsh, seagrass, and nonvegetated habitats in a south Texas (USA) estuary. *Bulletin of marine science*, 63(3), 481-501

Silliman, B. R., y Bertness, M. D. (2002). A trophic cascade regulates salt marsh primary production. *Proceedings of the national Academy of Sciences*, 99(16), 10500-10505

Schwaner, C., Barbosa, M., Schwemmer, T. G., Pales Espinosa, E., y Allam, B. (2023). Increased food resources help eastern oyster mitigate the negative impacts of coastal acidification. *Animals*, 13(7), 1161.

Schwindt, E., Gappa, J. L., Raffo, M. P., Tatián, M., Bortolus, A., Orensanz, J. M. y Sueiro, M. C. (2014). Marine fouling invasions in ports of Patagonia (Argentina) with implications for legislation and monitoring programs. *Marine Environmental Research*, 99, 60-68

2024

Schwindt, E., y Bortolus, A. (2017). Aquatic invasion biology research in South America: Geographic patterns, advances and perspectives. *Aquatic Ecosystem Health y Management*, 20(4), 322-333.

Sih, A. (1992). Prey uncertainty and the balancing of antipredator and feeding needs. *The American Naturalist*, 139(5), 1052-1069

Smith, L. D., y Coull, B. C. (1987). Juvenile spot (Pisces) and grass shrimp predation on meiobenthos in muddy and sandy substrata. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 105(2-3), 123-136.

Sogard, S. M., y Able, K. W. (1991). A comparison of eelgrass, sea lettuce macroalgae, and marsh creeks as habitats for epibenthic fishes and decapods. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 33(5), 501-519

Stunz, G. W., y Minello, T. J. (2001). Habitat-related predation on juvenile wild-caught and hatchery-reared red drum *Sciaenops ocellatus* (Linnaeus). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 260(1), 13-25

Thomas, B. E., y Connolly, R. M. (2001). Fish use of subtropical saltmarshes in Queensland, Australia: relationships with vegetation, water depth and distance onto the marsh. *Marine Ecology Progress Series*, 209, 275-288

Traut, B. H. (2005). The role of coastal ecotones: a case study of the salt marsh/upland transition zone in California. *Journal of Ecology*, 279-290.

Troost, K. (2010). Causes and effects of a highly successful marine invasion: case-study of the introduced Pacific oyster *Crassostrea gigas* in continental NW European estuaries. *Journal of Sea*

Research, 64(3), 145-165.

Underwood, A. J. (1992). Beyond BACI: the detection of environmental impacts on populations in the real, but variable, world. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 161(2), 145-178.

Underwood, A. J. (1997). *Experiments in ecology: their logical design and interpretation using analysis of variance*. Cambridge university press.

Valiela, I., y Valiela, I. (1995). *Marine ecological processes* (Vol. 686). New York: Springer

Valiñas MS, Molina LM, Addino M, Montemayor DI, Acha EM and Iribarne OO (2012) Biotic and environmental factors affect Southwest Atlantic saltmarsh use by juvenile fishes. *Journal of Sea Research* 68, 49–56.

Van der Wal, D., y Pye, K. (2004). Patterns, rates and possible causes of saltmarsh erosion in the Greater Thames area (UK). *Geomorphology*, 61(3-4), 373-391

Vinagre, C., y Cabral, H. N. (2008). Prey consumption by the juvenile soles, *Solea solea* and *Solea senegalensis*, in the Tagus estuary, Portugal. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 78(1), 45-50

Vinagre, C., Duarte Santos, P., Cabral, N.H., Costa M.J. (2009). Impact of climate and hydrology on juvenile fish recruitment towards estuarine nursery grounds in the context of climate change. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 85, 479-486

Warfe, D. M., y Barmuta, L. A. (2004). Habitat structural complexity mediates the foraging success of multiple predator species. *Oecologia*, 141, 171-178

Weisburd, R. S., y Laws, E. A. (1990). Free water productivity measurements in leaky

mariculture ponds. *Aquacultural engineering*, 9(6), 377-403.

Whitman, E. R., y Reidenbach, M. A. (2012). Benthic flow environments affect recruitment of *Crassostrea virginica* larvae to an intertidal oyster reef. *Marine Ecology Progress Series*, 463, 177-191.

Wilson, C. A., Hughes, Z. J., y FitzGerald, D. M. (2022). Causal relationships among sea level rise, marsh crab activity, and salt marsh geomorphology. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 119(9), e2111535119

Whitfield, A. K. (1999). Ichthyofaunal assemblages in estuaries: a South African case study. *Reviews in fish biology and fisheries*, 9, 151-186

Whitman, E. R., y Reidenbach, M. A. (2012). Benthic flow environments affect recruitment of *Crassostrea virginica* larvae to an intertidal oyster reef. *Marine Ecology Progress Series*, 463, 177-191

Wolanski, E., Martinez, J. A., y Richmond, R. H. (2009). Quantifying the impact of watershed urbanization on a coral reef: Maunalua Bay, Hawaii. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 84(2), 259-268

Zar, J.H. (1999). *Biostatistical analysis*. Englewood Cliff: Prentice-Hall.