

**LAS ESPONJAS COMO INGENIEROS ECOSISTÉMICOS EN EL  
MESOLITORAL DE LA BAHÍA DE SAN ANTONIO: EVALUACIÓN  
DE EFECTOS FÍSICOS EN EL COMPONENTE BIÓTICO Y  
POSIBLES MECANISMOS**

**Valencia Cuervo Luna María**

**Directora: Dra. Marianela Gastaldi**

**Co-directora: Dra. María Andrea Roche**

**Licenciatura en Biología Marina**

**Escuela Superior de Ciencias Marinas**

**Universidad Nacional del Comahue**

**2023**



**LAS ESPONJAS COMO INGENIEROS ECOSISTÉMICOS EN EL  
MESOLITORAL DE LA BAHÍA DE SAN ANTONIO: EVALUACIÓN DE  
EFECTOS FÍSICOS EN EL COMPONENTE BIÓTICO Y POSIBLES  
MECANISMOS**

**Valencia Cuervo Luna María**

Directora: **Dra. Marianela Gastaldi**

Co-directora: **Dra. María Andrea Roche**

**Licenciatura en Biología Marina**

**Escuela Superior de Ciencias Marinas**

**Universidad Nacional del Comahue**

**2023**



*A mi mamá y mi papá,*

*Alejandra y Wilson*

## AGRADECIMIENTOS

A mis padres, **Alejandra** y **Wilson**. Por confiar y creer en mí siempre. Por todo el esfuerzo que han hecho con tanto amor y entrega, por permitirme volar e impulsarme a cumplir mis sueños. Hoy estoy culminando una etapa, que no sería posible sin su apoyo y comprensión. Gracias infinitas. Espero poder hacerlos sentir orgullosos y retribuirles un poquito de todo lo que me han dado. ¡¡Los amo!!

A mis hermanitos, **María José** e **Inti**. Por acompañarme siempre y hacerme entender que la distancia no existe cuando hay tanto amor y unión. Son grandes pilares en mí vida, mi motorcito para seguir. En el transcurso de la carrera los vi crecer y convertirse en las hermosas personitas que son hoy en día.

A mis abuelos, **Enrique** y **Luz Marina**, mi tía **Luz Angela** y mi prima **Nicolasa**, que siempre estuvieron presentes y se alegraban tanto con cada experiencia que vivía. Por el cariño sincero, las llamadas, las visitas y todo el acompañamiento en este camino.

A **Rosabel** y **Henry**, mi familia de corazón en Colombia. Por ser ese soporte para mí, mi hermana y mi mamá. Por estar en cada momento, bueno o malo, y con su infinito amor y fe guiar y acompañar nuestras vidas.

A **Bruno**, mi compañero. Por ir a muestrear conmigo a pesar del frío y el viento. Por hacerme sonreír cuando estaba estresada, llenar de dulzura cada momento y siempre darme ánimos para seguir adelante. Por todo, todo, todo ¡Gracias!. Por supuesto, también a **Sandra**, gracias por estar siempre ahí cuidándome y pendiente de que nunca me faltara nada, por haberme aceptado desde el primer momento y hacerme sentir como una más de la familia.

A **Eli** y **Luss**, mis amigas del alma, aquellas con las que comparto desde el inicio. Por recorrer juntas este camino y ser mis hermanas de corazón. Por su fiel compañía sin importar lo que pasara. Por cada experiencia vivida, los congresos, paseos, viajes, conciertos, finales, las típicas caminatas por la marea, las tardes en la playa hasta e incluso juntarnos a no hacer nada (y a la vez todo). Agradezco totalmente haber podido experimentar cada etapa con ustedes. Siempre seremos como nos decía Raúl, la triada de Bakun.

A **Lore**, mi primer amiga en San Antonio Oeste, por haberme abierto tu corazón y las puertas de tu casa. Por tu compañía, cariño y apoyo incondicional, por hacerme sentir parte de tu increíble familia.

A **Carla** y **Aye**, por su linda amistad, por estar ahí siempre con una sonrisa. Por su cariño y cada experiencia compartida, que siempre fue la mejor gracias a ustedes. Las quiero. Por último, gracias **Aye** por los datos que aportaste en la pasantía que hicimos en conjunto y por la increíble foto del ejemplar de *Hymeniacidon perlevis* que utilicé en la portada del manuscrito.

A **Eve, Pri, Mile, Emi, Agus, Mancu, Cami, Dani, Popi, Maio, Max, Nico** y todos los demás amigos y compañeros que tuve a lo largo de la carrera. Cada uno ha sido importante en mi vida y aprecio los momentos que hemos compartido.

A toda mi familia y amigos en Colombia, a cada uno gracias por todo lo vivido, por preocuparse e interesarse por mí y por las charlas que se sentían tan cercanas a pesar de los kilómetros. A **Ceci, Eli, Mario, Paz, Vivi, Fede, Claudio, Fabián, Fati, Marcos y Marti**, amigos de Comodoro Rivadavia y San Antonio Oeste, que me hicieron sentir que Argentina también es mi hogar.

A mi directora, **Marianela**, por formarme y guiarme desde aquella pasantía que se transformó en la tesina. Por toda la paciencia, por los conocimientos transmitidos, por acompañarme en cada etapa del proceso. Por ir a muestrear hasta el último momento, por los consejos brindados y por escucharme en mis momentos de dudas.

A mi co-directora, **Andrea**, por apoyarme desde un principio y haberme iniciado en la investigación y extensión. Por cada proyecto compartido. Por la ayuda en los muestreos, la identificación taxonómica y el apoyo a lo largo de estos años.

A **Marianela, Andrea, Juan Saad, Eli, Luss, Aye, Agus y Bruno**, gracias por participar en los muestreos, que no siempre fueron con las mejores condiciones climáticas, pero en los que nunca faltó algo rico para comer y mates.

A **Juan S**, por su dirección en la beca EVC-CIN. Por sus valiosos aportes sobre la metodología para la toma de las variables físicas, la disposición y el tiempo dedicado a los muestreos y la ayuda en el laboratorio.

Al **Consejo Interuniversitario Nacional**, por otorgarme la beca de Estímulo a las Vocaciones Científicas, en la que inicié mi trabajo de tesina de grado.

A los miembros del tribunal evaluador de esta tesina, la **Dra. Cecilia Salas** y el **Dr. Patricio Pereyra**, por sus sugerencias y aportes, que mejoraron notablemente la confección de este manuscrito.

A la comunidad de la **ESCiMar**, por brindarme las enseñanzas, herramientas y experiencias que permitieron mi formación académica y personal a lo largo de estos años.

A la educación pública y gratuita.

## ÍNDICE

|                                                                                                     |           |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| <b>RESUMEN .....</b>                                                                                | <b>2</b>  |
| <b>ABSTRACT .....</b>                                                                               | <b>3</b>  |
| <b>1. INTRODUCCIÓN .....</b>                                                                        | <b>4</b>  |
| 1.1 Objetivos, hipótesis y predicciones .....                                                       | 7         |
| <b>2. MATERIALES Y MÉTODOS .....</b>                                                                | <b>9</b>  |
| 2.1 Área de estudio .....                                                                           | 9         |
| 2.2 Esponjas del mesolitoral en el área de estudio .....                                            | 10        |
| 2.3 Configuración de los experimentos .....                                                         | 14        |
| 2.4 Análisis de datos .....                                                                         | 20        |
| <b>3. RESULTADOS .....</b>                                                                          | <b>21</b> |
| 3.1 Efecto de la presencia de esponjas en la diversidad y abundancia de<br>macroinvertebrados ..... | 22        |
| 3.2 Efecto físico de las esponjas en la diversidad y abundancia de<br>macroinvertebrados .....      | 32        |
| 3.3 Efecto de las esponjas sobre variables físicas .....                                            | 39        |
| <b>4. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES .....</b>                                                            | <b>41</b> |
| <b>5. BIBLIOGRAFÍA .....</b>                                                                        | <b>49</b> |
| <b>ANEXO .....</b>                                                                                  | <b>63</b> |

## RESUMEN

Los ingenieros ecosistémicos (IE) son organismos que, con su presencia o actividad, producen cambios estructurales que modulan la distribución de recursos y condiciones abióticas para los demás organismos. Mediante su estructura biogénica, las esponjas proveen microhábitats que son utilizados por otros organismos. En esta tesina se estudió el rol de las esponjas como IE en el mesolitoral de la Bahía de San Antonio (BSA), evaluando sus efectos físicos sobre la abundancia y diversidad de macroinvertebrados asociados. El estudio se llevó a cabo en el mesolitoral bajo de la BSA. Se evaluó el efecto de las esponjas mediante experimentos *in situ* de remoción y con agregado de copias inertes (*mimics*) de esponjas. Además, se estudió el efecto de la estructura biogénica sobre la heterogeneidad del sustrato, la velocidad de flujo de agua, la tasa de sedimentación y el contenido de materia orgánica, como posibles mecanismos explicativos en el proceso de ingeniería. Se observó que, en los sitios con esponjas la riqueza de especies aumenta un 36% mientras que la abundancia de macroinvertebrados es hasta seis veces mayor respecto de los sitios sin esponjas. La estructura biogénica de las esponjas explica entre un 37-87% los cambios en la riqueza y abundancia, respectivamente, del ensamble de macroinvertebrados asociados. La heterogeneidad del sustrato fue mayor en los sitios con esponjas. Sin embargo, no se observaron cambios en las otras variables estudiadas. En el mesolitoral, un ambiente expuesto a estrés físico, las esponjas cumplen un rol como IE mediante su estructura biogénica, que aumenta la disponibilidad de microhábitats y la heterogeneidad del sustrato, y, en consecuencia, aumenta la riqueza y abundancia de macroinvertebrados en estos ambientes. Se discute el rol de otros mecanismos que pueden intervenir junto con los mecanismos estudiados.

**Palabras clave:** ingeniero ecosistémico, estructura biogénica, *Hymeniacidon perlevis*, experimento *in situ*, mesolitoral.

## ABSTRACT

Ecosystem engineers modulate the distribution of resources and abiotic conditions for other organisms through structural changes caused by their activity or presence. Sponges through their biogenic structure provide microhabitats that are used by other organisms. This study evaluated the role of sponges as ecosystem engineers in the midlittoral of San Antonio Bay (SAB), assessing their physical effects in the abundance and diversity of the associated macroinvertebrates. The study was carried out at the low midlittoral zone of SAB. The effect of sponges was evaluated with *in situ* experiments, encompassing both sponge removal and the addition of sponge's inert copies (*mimics*). In addition, the effect of sponge structure on the substrate heterogeneity, flow velocity, sedimentation rate and organic matter content were assessed as the mechanisms involved in the engineering process. In sites with sponges, we observed an increase of 36% in species richness and the organism's abundance was six times higher compared to sites without the sponges. At the same time, sponges' biogenic structure explains between 37 and 87% of changes in richness and abundance, respectively, of the associated macroinvertebrates assemblage. The substrate heterogeneity was higher in sites with sponges. Despite that, no significant effect of sponges was observed in the other physical variables measured. These findings suggest that in areas exposed to physical stress, like the midlittoral zone, sponges act as ecosystem engineers through their structure that increases microhabitats availability and substrate heterogeneity. Consequently, they increase species richness and abundance of the associated macroinvertebrates. Finally, the role of other mechanism that may interfere besides those mechanisms studied here are discussed.

**Keywords:** ecosystem engineer, biogenic structure, *Hymeniacidon perlevis*, *in situ* experiments, midlittoral.

## 1. INTRODUCCIÓN

Uno de los principales objetivos de la ecología es desarrollar modelos y un marco teórico que permita explicar el funcionamiento y la forma en la que se estructuran las comunidades. Históricamente estos modelos se enfocaron en las interacciones negativas, como la competencia (Connell 1978) y la depredación (Paine 1966), y más recientemente, en interacciones positivas como la facilitación (Bertness et al. 1999, Bruno et al. 2003, Pereyra et al. 2021), el mutualismo (Stachowicz 2001) y el comensalismo (Mathis y Bronstein 2020), dando crucial importancia a las interacciones bióticas. Por otro lado, existe un tipo de interacción biótica no consuntiva en la que la presencia o actividad de un organismo produce cambios estructurales que generan cambios en las características físicas del ambiente, y a través de estas modificaciones produce efectos en los demás organismos presentes (Jones et al. 2010). Este proceso se conoce como ingeniería ecosistémica física. Jones y Gutiérrez (2007) lo definen como “cambios mediados estructuralmente y causados por organismos en la distribución, abundancia y composición de energía y materiales en el entorno abiótico, que surgen independientemente de cambios debidos a la asimilación y desasimilación”. Por ejemplo, los poliquetos que construyen arrecifes en fondos blandos, a través de su estructura alteran el transporte de sedimento y flujo de agua, y generan disponibilidad de un sustrato habitable para diversos organismos (Bruschetti 2019). En general, se reconocen dos tipos principales de ingenieros ecosistémicos (IE); los *autogénicos*, que a través de su estructura física modifican el hábitat (*sensu* Jones et al. 1994, 1997) (e.g. la estructura de un arrecife de coral) y los *alogénicos*, que modifican el hábitat transformando materiales vivos o no vivos de un estado físico a otro (e.g. cangrejos cavadores que construyen cuevas al remover el sedimento; Jones et al. 1994). Los efectos que producen los IE pueden ser positivos, negativos o neutros, y triviales o significativos, y pueden darse a nivel individual, comunitario, o incluso ecosistémico (Gutiérrez y Jones 2008). Además, estos efectos no son

unidireccionales hacia los organismos del entorno, sino que también existe una retroalimentación sobre los mismos organismos ingenieros (Hastings et al. 2007). Cabe aclarar que la dirección y magnitud de los efectos generados por los IE son contexto-dependientes, es decir que varían según la densidad y actividad del ingeniero, la sensibilidad de los demás organismos a los cambios estructurales y abióticos, y las condiciones estructurales y abióticas previas a la modificación (Jones y Gutiérrez 2007, Jones et al. 2010). Dicho esto, se ha observado que, a gran escala, la ingeniería ecosistémica produce un aumento en la riqueza de especies (Jones et al. 1997, Romero et al. 2015).

En las comunidades bentónicas, los parches de *Mytilus edulis* Linnaeus, 1758 (Commito et al. 2005), las marismas de *Sporobolus alterniflorus* (Loisel.) P.M. Peterson & Saarela 2014 (Addino et al. 2015) y los arrecifes de tubos de poliquetos antes mencionados, se encuentran entre los ejemplos de IE más conocidos. De acuerdo con su morfología los organismos bentónicos afectan localmente los flujos de agua, las partículas del sedimento (orgánicas e inorgánicas) disponibles en el entorno y la dinámica del sedimento (Abelson et al. 1993, Bouma et al. 2009). Es decir, generan cambios en las propiedades físicas (e.g. sedimentación, estabilidad y permeabilidad del sedimento) y químicas (e.g. pH, materia orgánica, oxígeno disuelto) del sistema que habitan (Meadows et al. 2012). Además, a través de su estructura biogénica los organismos bentónicos pueden incrementar la heterogeneidad del hábitat (Sueiro et al. 2011) y disponibilidad de sustrato habitable (Gutiérrez et al. 2011), y reducir disturbios (McAfee et al. 2018).

Las zonas intermareales son ambientes sometidos a un estrés físico debido a los cambios de temperatura y desecación a los que se encuentran expuestos (Bertness et al. 1999). Teniendo en cuenta lo anterior, en estas zonas los diversos roles funcionales que cumplen los IE cobran mayor importancia. Este es el caso del poliqueto *Galeolaria caespitosa* Lamarck, 1818, el cual

forma una matriz de tubos que cubre los cantos rodados en el intermareal y genera una disminución de hasta 10°C en su superficie, con respecto a los cantos rodados donde éste no está presente (Wright y Gribben 2017). En otro ejemplo, se observaron menores valores de desecación en zonas del intermareal rocoso asociado a la presencia de los mejillines *Perumytilus purpuratus* (Lamark, 1819) y *Brachidontes rodriguezii* (d'Orbigny, 1842) y al bivalvo perforador *Lithophaga patagonica* (d'Orbigny, 1846). Esta reducción de la temperatura mediada por los IE se entiende como una disminución del estrés ambiental, siendo uno de los aspectos que explica la mayor riqueza de especies observada en presencia de especies IE (Bagur et al. 2016).

Se ha sugerido a las esponjas como IE ya que éstas aumentan la diversidad en los ambientes que habitan a través de la provisión de microhábitats que son utilizados por otros organismos para establecerse y reproducirse, además de proveer refugio contra depredadores y disminuir el estrés ambiental mediante su estructura (interna y externa) (Diaz et al. 2004, Wulff 2006, Bell 2008, Sivadas et al. 2014, Gallucci et al. 2020, Campanino et al. 2023). En el intermareal de la Bahía de San Antonio (BSA), se estudió el rol potencial que cumplen las esponjas como IE autogénicos, observándose que en los sitios donde están presentes, la abundancia de organismos fue hasta un 50% mayor respecto de los sitios sin esponjas (Gastaldi 2016). Entre los grupos taxonómicos más frecuentemente observados en asociación con esponjas se encuentran: Crustacea, Annelida, Echinodermata, Mollusca, Urochordata, Cnidaria, Bryozoa y Protozoa (Wulff 2006, Abdo 2007, Fiore y Jutte 2010, Schejter et al. 2012, Gerovasileiou et al. 2016, Gastaldi 2016, Papatheodoulou et al. 2019). Estos organismos pueden encontrarse en la superficie corporal de las esponjas, como es el caso de los tanaidáceos (Schiaparelli et al. 2003) y anfípodos del género *Monocorophium* sp. Bousfield & Hoover, 1997 (Gastaldi 2016). Es importante mencionar que estos organismos tienen una estrecha relación

con el sedimento ya que son reconocidos constructores de tubos (Ulrich et al. 1995) y su alimentación es detritívora, por lo que podrían aprovechar los cambios en la dinámica del sedimento generados por la estructura biogénica de las esponjas. Otros organismos pueden alojarse en la compleja red de canales internos y cavidades de las esponjas, como algunas especies de poliquetos que completan su ciclo biológico en el interior de las esponjas hospedadoras (López et al. 2001) o como los juveniles de los ofiuros *Ophiactis savignyi* (Müller & Troschel, 1842) y *Ophiothrix fragilis* (Abildgaard in O.F. Müller, 1789) que, al ser suspensívoros, aprovechan las corrientes de filtración generadas por las esponjas que habitan (Turon et al. 2000, Sivadas et al. 2014). Sin embargo, la mayoría de estos trabajos son descriptivos y son pocos los estudios que ponen a prueba a través de estudios experimentales, los efectos, tanto físicos como biológicos, que generan las esponjas (e.g. Campanino et al. 2023).

### **1.1 Objetivos, hipótesis y predicciones**

El objetivo general de esta tesina es evaluar de forma observacional y experimental el rol que cumplen las esponjas como IE autogénicos en un mesolitoral de sustrato móvil en la Bahía de San Antonio, evaluando sus efectos en la comunidad de macroinvertebrados y los mecanismos físicos, heterogeneidad del sustrato, velocidad de flujo de agua y sedimentación. A partir de esto se proponen las siguientes hipótesis:

1. Las esponjas, mediante su estructura biogénica, proveen microhábitats en los que se establecen y/o refugian diversos macroinvertebrados. Se predice que a) las esponjas presentarán una comunidad de macroinvertebrados propia, más abundante y diversa que los sitios donde éstas no están presentes; y que b) las esponjas albergarán una comunidad de macroinvertebrados similar a la de los *mimics* (estructura artificial que replica la estructura biogénica; Kelaher 2002), más abundante y diversa que los macroinvertebrados asociados a los sitios sin esponjas.

2. La estructura biogénica de las esponjas consiste en una matriz de canales y cavidades internas, y una superficie externa asimétrica y altamente variable, que aporta heterogeneidad al sustrato donde están presentes. A partir de esta hipótesis, se predice que los sitios con esponjas presentarán un mayor índice de complejidad (heterogeneidad) del sustrato que los sitios sin esponjas.

3. La estructura biogénica de las esponjas modifica variables físicas, como la velocidad de flujo de agua y sedimentación, sobre y alrededor de las mismas, lo que favorece la retención de partículas agregadas. Se predice, que a) en los sitios con esponjas la tasa de desgaste de cilindros de yeso (estimador de la velocidad de flujo de agua) será menor que en los sitios sin esponjas; b) en los sitios con esponjas la tasa de sedimentación será mayor que en los sitios donde éstas no están presentes; y c) en los sitios con esponjas el contenido de materia orgánica en el sedimento será mayor que en los sitios sin esponjas.

## 2. MATERIALES Y MÉTODOS

### 2.1 Área de estudio

La Bahía de San Antonio (BSA, 40°45'S, 64°55'W), localizada al NO del Golfo San Matías (**Figura 1.A**) tiene una extensión de 160 km<sup>2</sup> y un régimen de mareas semidiurno, de hasta 9 m de amplitud. Debido a esta gran amplitud de mareas, en cada bajamar, el 86% de la superficie de la bahía queda descubierta (Perier 1994) y expuesta al estrés ambiental, por cambios de temperatura y desecación (Gastaldi et al. 2017). La geomorfología del área costera incluye planicies de marea y una red de canales que influyen la dinámica de las aguas (Carbone et al. 2007). El sustrato se compone de limo, arena, grava y canto rodado (Perier 1994). Se caracteriza por presentar extensos cangrejales de *Neohelice granulata* (Dana, 1851) en su parte baja, extensos mejillinares de *Brachidontes rodriguezii* en la parte media, y marismas dominadas por *Sporobolus alterniflorus*, en la parte alta (Daleo et al. 2006, Salas et al. 2016).

Este estudio se desarrolló en el mesolitoral bajo de la BSA, en la zona de Punta “Frente” [40°43'50''S, 64°54'26''O, *sensu* Gastaldi (2016); **Figura 1.B**], la cual comprende un área de 400 m<sup>2</sup>, paralela a la línea de bajamar en cuadratura. Se caracteriza por presentar como sustrato bloques de roca, canto rodado y grava en el mesolitoral superior, mientras que en el sustrato del mesolitoral medio y bajo predomina canto rodado, arena, limo y arcilla (observación personal; **Figura 1.C**). Además, se observan parches de esponjas de *Hymeniacidon perlevis* (Montagu, 1814), *Halichondria elenae* Gastaldi, De Paula, Narvarte, Lôbo-Hajdu & Hajdu, 2018 y *Pachychalina tenera* Thiele, 1905 en el mesolitoral bajo e infralitoral, y parches de algas, principalmente de *Polysiphonia* sp. Greville, 1823 y *Ceramium* sp. Roth, 1797 (Gastaldi 2016). Los muestreos se realizaron durante la bajamar siguiendo una línea recta paralela a la línea de costa, con una extensión de 200 m y 2 m de ancho.

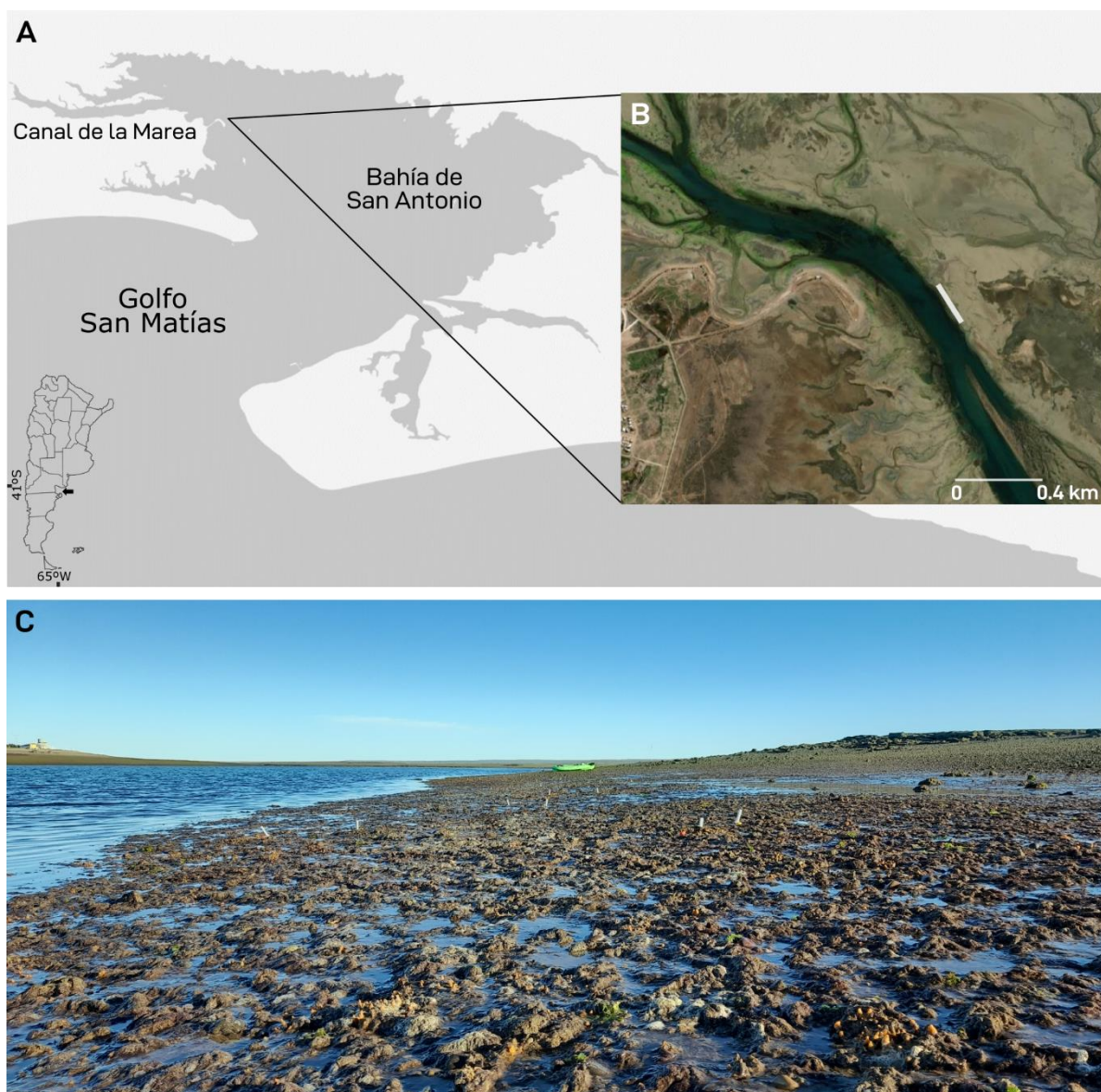


**Figura 1.** Mapa de la Bahía de San Antonio (A). Ubicación del área de estudio (línea blanca) (B). Foto del área de estudio en marea baja (C). Imagen satelital en (B) obtenida del software ArcGIS online.

## 2.2 Esponjas del mesolitoral en el área de estudio

El estudio de la espongiofauna de la BSA ha revelado una media docena de especies hasta la actualidad (Cuartas 1992, Schwindt et al. 2014, Gastaldi et al. 2018). Si bien estos valores pueden estar subestimados (Gastaldi, comunicación personal), la mayoría de las especies que se encuentran en la bahía se observan en ambientes submareales (siempre sumergidos) y son pocas

las especies que residen en sustratos que quedan descubiertos por el agua periódicamente (mesolitoral bajo), tales como *H. elenae*, *H. perlevis* y *P. tenera*. A continuación, se realiza una breve descripción de cada especie. La terminología específica utilizada se detalla en el Glosario **(Ver Anexo)**.

- *Halichondria elenae* **(Figura 2.A-B)** es una especie perteneciente a la familia Halichondriidae Gray, 1867, orden Suberitida. Las formas de crecimiento en esta especie son incrustantes, masivas y ocasionalmente irregulares, con proyecciones digitiformes o ramificaciones, pudiendo ser su superficie suave o papilada (Erpenbeck y Van Soest 2002). En la BSA, se encontraron ejemplares de color amarillento a verdoso, de 10 cm de diámetro y algunos alcanzando hasta 20 cm de diámetro. Se observaron creciendo sobre cantos rodados y rocas, en el submareal somero y el mesolitoral bajo (Gastaldi 2016).

- *Pachychalina tenera* **(Figura 2.C-D)** es una especie de la familia Niphatidae van Soest, 1980, orden Haplosclerida, que se registra en los canales y fiordos de Punta Arenas (Chile) y en la BSA (Gastaldi et al. 2018). En el área de estudio, los ejemplares presentan un color rosa violáceo y proyecciones digitiformes o volcaniformes de hasta 30 mm de largo, con ósculos redondos al final de cada proyección. Los ejemplares se encontraron en cantos rodados, rocas en pizarra y en algunos casos en sustratos invertidos en el submareal somero y el mesolitoral bajo (Gastaldi et al. 2018).

- *Hymeniacidon perlevis* **(Figura 2.E-F)** perteneciente a la familia Halichondriidae, orden Suberitida, es una esponja con un amplio rango de distribución, que se encuentra en las costas Atlánticas de Norte y Suramérica, costa Pacífica de Norte América, Europa y Asia (Turner 2020). Está presente en el submareal somero e intermareal creciendo sobre rocas o enterrada en la arena (Erpenbeck y Van Soest 2002). En estos ambientes, por su gran

abundancia, se considera una esponja intermareal muy común (Mahaut et al. 2013). En el área de estudio, los ejemplares de *H. perlevis* presentan un característico color anaranjado amarillento, forma de cojín y proyecciones irregulares que varían entre los 0,5 y 5 cm de alto. Pueden tener un diámetro de hasta 30 cm y un grosor de 10 cm, siendo su superficie uniforme o irregular con canales o pliegues (Gastaldi et al. 2018). Además, se observan en diversos ambientes, desde planicies de marea hasta zonas más profundas y heterogéneas, tanto en sustratos duros como blandos y en zonas con altas concentraciones de nutrientes o más prístinas (Gastaldi et al. 2016).

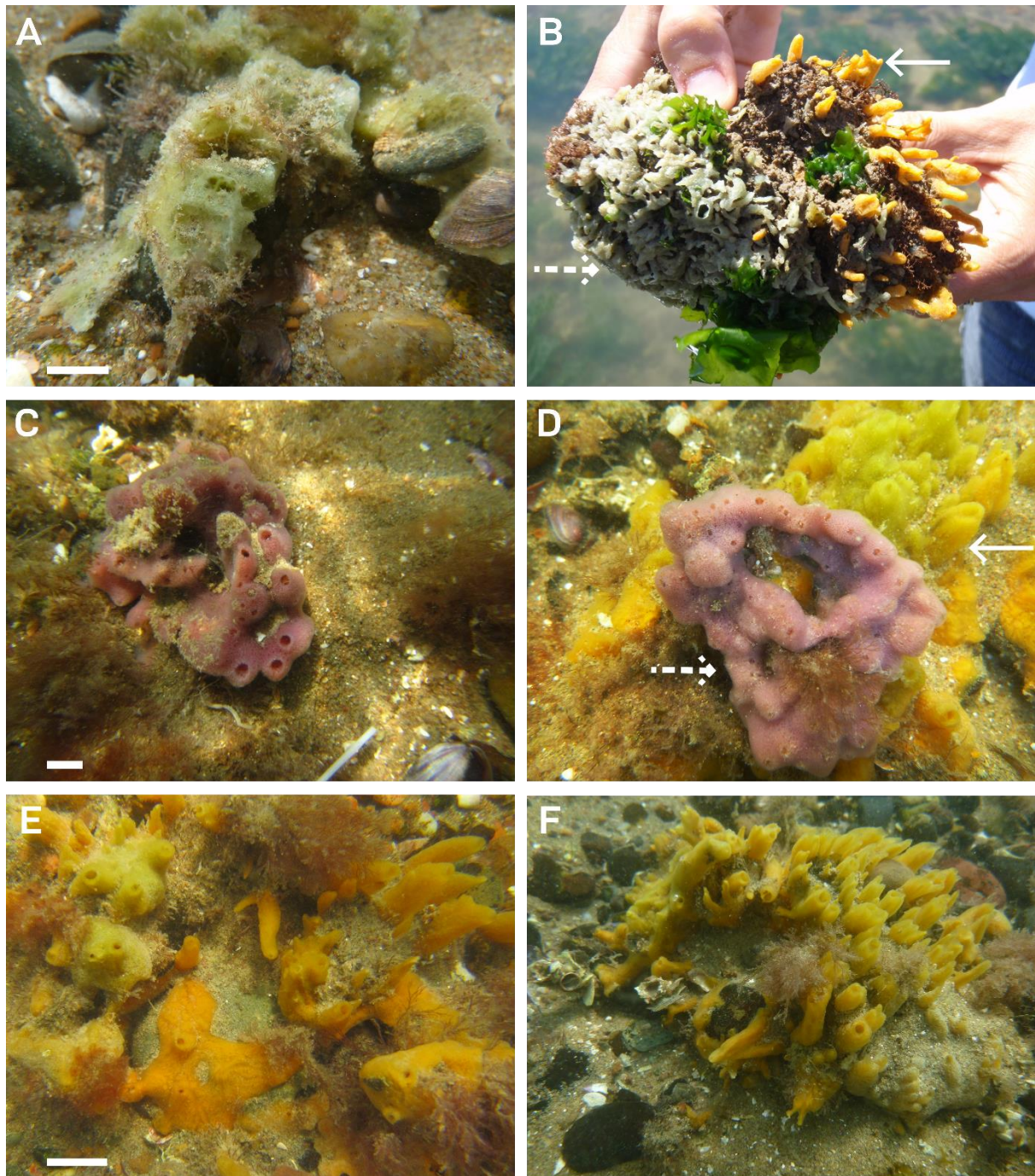


**Figura 2.** Esponjas presentes en el área de estudio. *Halichondria elenae* Gastaldi, De Paula, Narvarte, Lôbo-Hajdu & Hajdu, 2018 (A). *H. elenae* (flecha discontinua) junto con *Hymeniacion perlevis* (Montagu, 1814) (flecha continua) (B). *Pachychalina tenera* Thiele, 1905 (C). *P. tenera* (flecha discontinua) junto con *H. perlevis* (flecha continua) (D). Diversas morfologías de *H. perlevis* (E-F). Autoría de las fotos: Eduardo Hadju (A, D, E), Marianela Gastaldi (B, C, F). La línea blanca de la escala equivale a 1 cm.

## 2.3 Configuración de los experimentos

En el desarrollo de esta tesina se procesaron y analizaron muestras históricas obtenidas en el marco de una tesis doctoral, en la que se evaluó la importancia de las esponjas como IE sobre la macrofauna asociada (Gastaldi 2016). Las muestras se tomaron en el 2011-2012 y corresponden a los experimentos de remoción de esponjas y agregado de esponjas inertes (*mimics*). Con la finalidad de dar una respuesta más completa sobre el efecto de las esponjas como IE, durante el 2022 se realizaron muestreos específicamente diseñados para el desarrollo del presente proyecto. En ellos se midió el efecto físico de las esponjas sobre las variables físicas heterogeneidad del sustrato, velocidad de flujo de agua, tasa de sedimentación y contenido de materia orgánica.

1. Para evaluar experimentalmente el efecto de las esponjas en la diversidad y abundancia del ensamble de macroinvertebrados asociados, se realizó un experimento factorial de remoción en el mesolitoral bajo de “Punta Frente”, desde julio de 2011 hasta enero del 2012. Durante la bajamar, se colocaron al azar a lo largo de una línea paralela a la costa, unidades experimentales (cuadrados de 50 x 50 cm) en dos condiciones contrastantes: con esponjas y sin esponjas (n = 10 por sitio). El sitio sin esponjas consistió en la remoción manual de los individuos de esponjas presentes (se realizó un mantenimiento periódico para conservar su condición) mientras que el sitio con esponjas presentó una cobertura de esponjas mayor al 60%. Una vez finalizado el experimento, se tomó una muestra (7 cm de profundidad, 30 cm de diámetro) en el centro de cada unidad experimental. El material obtenido fue separado *in situ* en dos partes, la fracción de sedimento (7 cm de profundidad) y la fracción superficial (con esponjas), para el estudio de la infauna y epifauna. La primer fracción corresponde a los organismos que se encuentran en el sedimento mientras que la segunda a los organismos que se encuentran sobre el sedimento y las esponjas. Así, cada muestra de los sitios *con esponjas* estuvo compuesta por las dos fracciones

antes mencionadas, mientras que las muestras de los sitios *sin esponjas* estuvieron compuestas solamente por la fracción del sedimento.

2. Para evaluar el efecto de la estructura de las esponjas sobre el ensamble de macroinvertebrados, se llevó a cabo un experimento utilizando *mimics* de esponjas (**Figura 3.B**) en el mesolitoral bajo de “Punta Frente”, desde abril a junio de 2012. El experimento consistió en unidades experimentales (50 x 50 cm) dispuestas al azar a lo largo de una línea paralela a la costa, en las siguientes condiciones contrastantes (n = 10 por sitio): 1) esponjas vivas, 2) control (sitios que naturalmente no presentaron esponjas), 3) *mimics* (objetos inertes de gomaespuma con una estructura similar a las esponjas, adheridos a una red de nylon fijada al sustrato con clavos de 6”) y 4) control de artefacto (red de nylon fijada al sustrato). Previo a la realización del experimento, se realizó un muestreo piloto para lograr una densidad de *mimics* en cada unidad experimental similar a la densidad de las esponjas (**Figura 3.A**). Al finalizar el experimento se tomó una muestra (7 cm de profundidad, 30 cm de diámetro) en el centro de cada unidad experimental. Del mismo modo que en el experimento anterior, el material recolectado fue separado *in situ* en dos partes para el estudio de la infauna y epifauna, respectivamente. Por consiguiente, las muestras de los sitios *con esponjas* y de los sitios *con mimics* estuvieron compuestas por las dos fracciones antes mencionadas, mientras que las muestras de los sitios control (C y CA) estuvieron compuestas solamente por la fracción del sedimento.

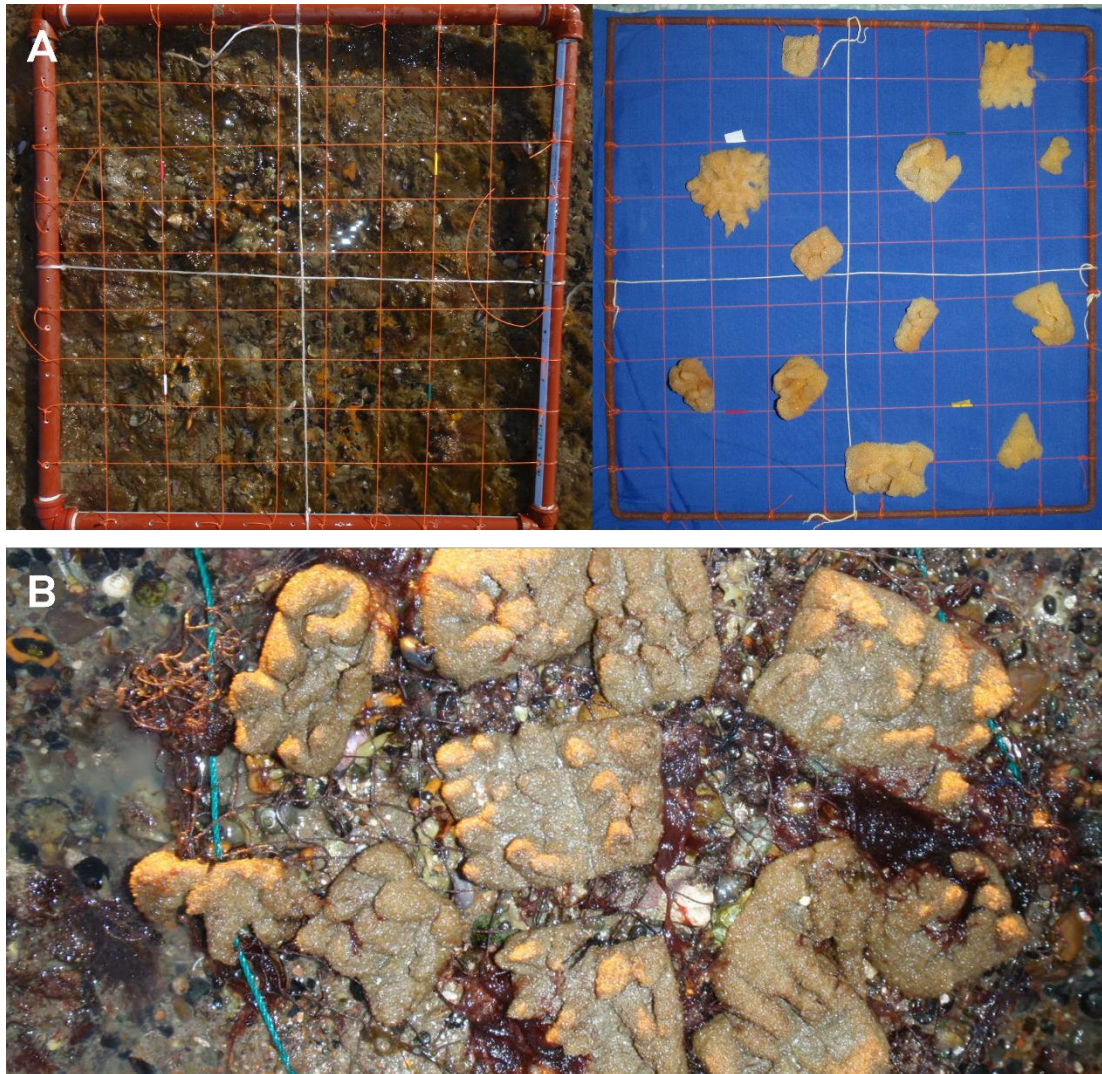


**Figura 3.** Muestreo piloto para determinar la densidad de *mimics* en cada unidad experimental (A). *Mimics* de esponjas en el área de estudio durante el desarrollo del experimento (B).

En el laboratorio, el material obtenido en ambos experimentos fue tamizado (500  $\mu\text{m}$ ) y los organismos retenidos fueron conservados en alcohol 70%, de esta manera se conformaron las muestras históricas. En el desarrollo de esta tesina, durante el 2021-2022, los organismos conservados se contabilizaron e identificaron hasta el menor nivel taxonómico posible bajo lupa estereoscópica (Nikon SMZ-1000), utilizando claves de identificación taxonómicas y la bibliografía disponible. En los casos donde fue posible, se consultó a expertos para confirmar la identificación *a priori*. Finalmente, se calculó la abundancia total e índices de diversidad  $\alpha$  (Riqueza, Equitatividad de Simpson e Inversa de Simpson) y  $\beta$  (Bray-Curtis). Se optó por el

Índice de diversidad de Simpson en vez del Índice de Shannon, a pesar de que el último históricamente ha sido el más usado (Magurran 2004). Ambos índices cumplen con cinco de los seis criterios establecidos por Buckland et al. (2005) sobre las medidas de diversidad, sin embargo, el Índice de Shannon presenta sesgos en su estimación por su dependencia con el tamaño muestral (Magurran y McGill 2011) al ser más sensible a la riqueza (o el número de especies muestreadas) (Daly et al. 2018). Contrario a esto, el Índice de Simpson es más sensible a la abundancia por lo que es un buen estimador de la diversidad incluso con tamaños muestrales pequeños (Magurran 2004).

3. Para evaluar la heterogeneidad de los sitios con esponjas en el mesolitoral bajo de “Punta Frente”, se usó el método de la cadena (Saleh 1993). Este método mide la complejidad (heterogeneidad) del sustrato y consiste en colocar sobre el sustrato una cadena que copia las elevaciones de la superficie. Así, el recorrido de la cadena en una superficie fija (o la cantidad de eslabones necesarios para recorrer una superficie fija) aumenta a medida que aumenta la heterogeneidad (**Figura 4.A**). En abril de 2022, se midió la heterogeneidad del sustrato en unidades experimentales de 1 x 1 m en sitios con esponjas y sin esponjas ( $n = 12$  por sitio), utilizando una cadena metálica (0,4 cm x 150 cm) (**Figura 4.B**). A partir de las mediciones obtenidas se calculó un índice de complejidad del sustrato ( $C_s$ ; **Figura 4.A**), donde  $L_{cadena}$  corresponde al largo total de la cadena que recorre la distancia horizontal fija, y  $D_{cadena}$  es una distancia horizontal fija a lo largo de la unidad experimental. Los valores que puede tomar el índice van de 1 a  $\infty$ . Así pues, un  $C_s = 1$  indica un sustrato totalmente plano ( $L_{cadena} = D_{cadena}$ ), mientras que un  $C_s > 1$  refiere a un sustrato más complejo ( $L_{cadena} > D_{cadena}$ ).

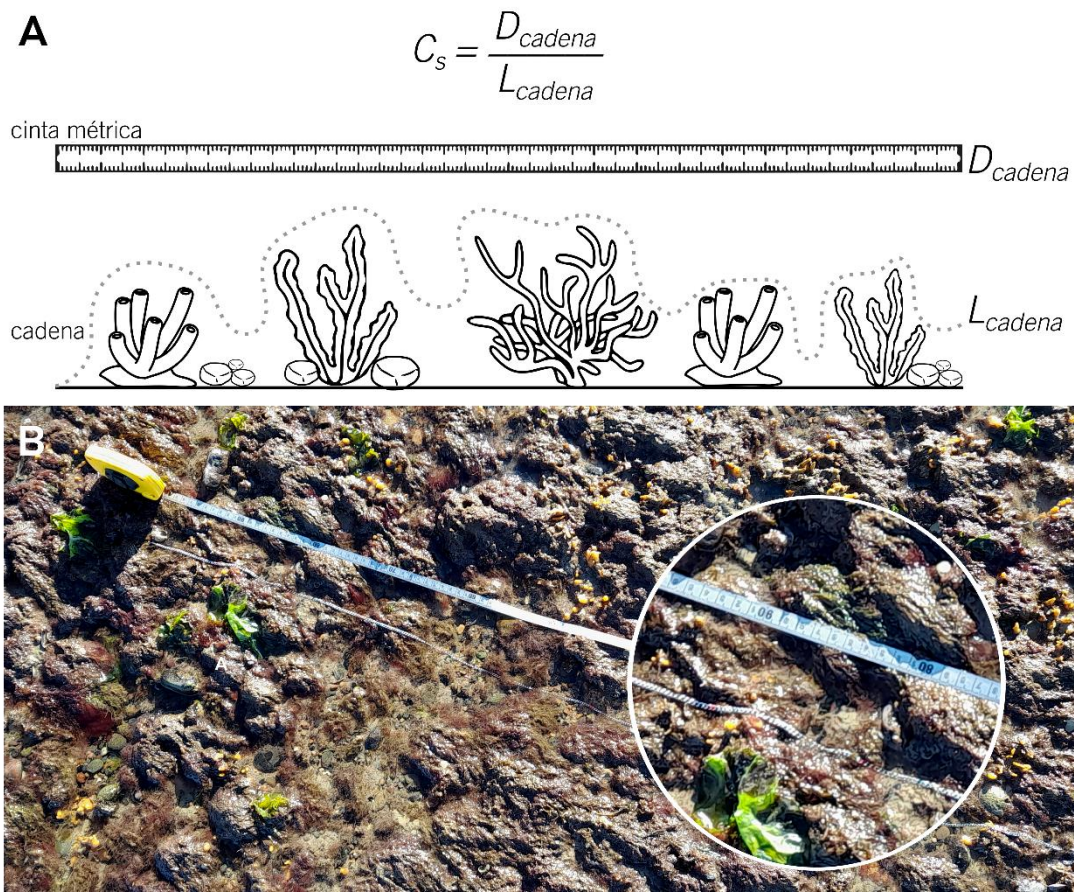


**Figura 4.** Ilustración explicativa del método de la cadena y del cálculo del índice de complejidad del sustrato ( $C_s$ ). Imagen adaptada de Friedman et al. 2012. (A). Método de la cadena en el sitio sin esponjas (B).

4. Para estudiar el efecto de la estructura de las esponjas sobre las variables físicas velocidad de flujo de agua, tasa de sedimentación y contenido de materia orgánica, se realizaron mediciones y se colocaron trampas *in situ* en el mesolitoral bajo de “Punta Frente”. La **velocidad de flujo de agua** se estimó a través de la tasa de desgaste de yeso, ya que su disolución aumenta linealmente con la velocidad de flujo (Jokiel y Morrissey 1993). En marzo de 2022, se colocaron cilindros de yeso (1,5 Ø x 6 cm largo) (**Figura 5.A**) en las siguientes condiciones contrastantes ( $n = 15$  por sitio): con esponjas y sin esponjas (**Figura 5.C-D**). Los cilindros se aseguraron a una malla plástica mediante un sistema de rosca de PVC y se fijaron al sustrato utilizando clavos de 6”. Luego de 2 ciclos de marea se retiraron del campo. La tasa de desgaste (g/h) se calculó

como la diferencia de peso final e inicial de los cilindros de yeso, luego de ser secado en estufa (4 días a 60°C).

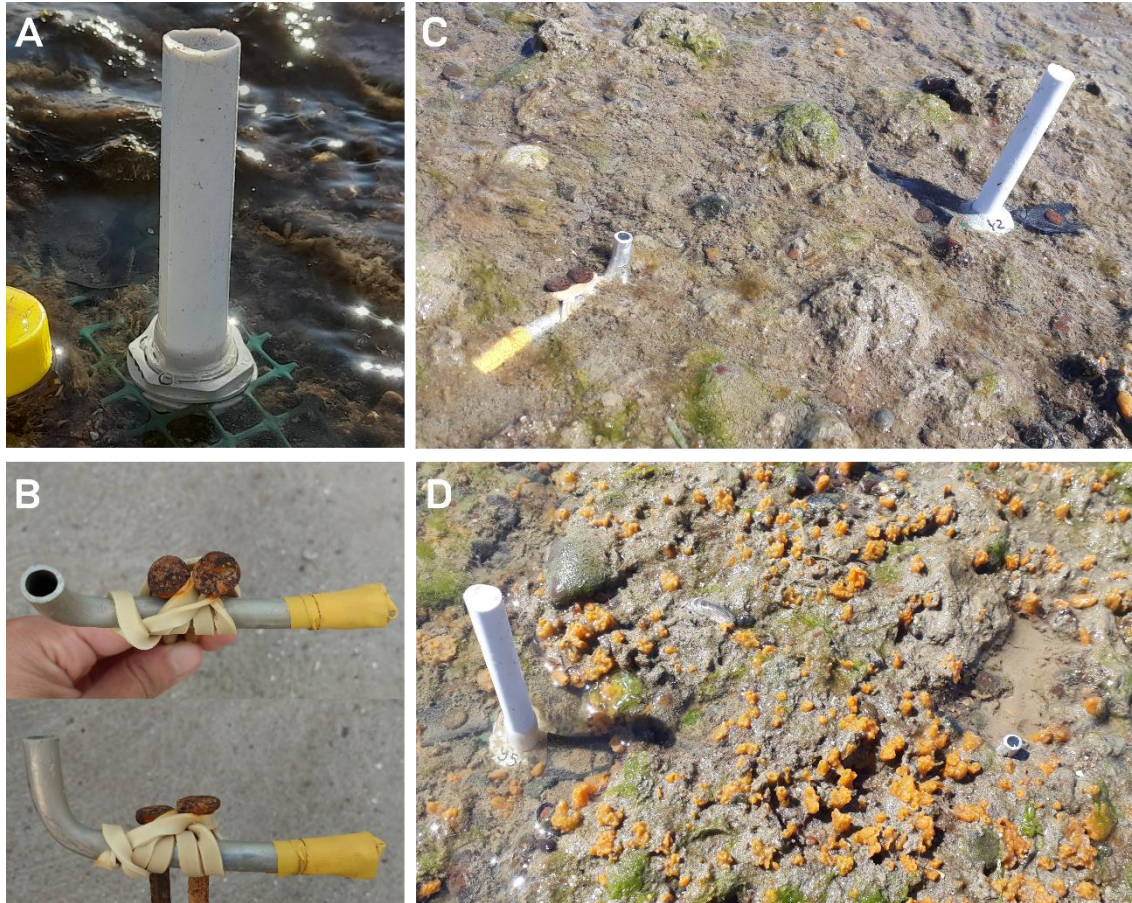


**Figura 5.** Detalle del bloque de yeso (A). Detalle de la trampa de sedimento en forma de “j” (B). Trampa de sedimento y cilindro de yeso en funcionamiento en el sitio sin esponjas (C) y con esponjas (D).

La **tasa de sedimentación** se midió usando trampas de sedimento con forma de “j” (adaptada de Schiel et al. 2006) fabricadas con tubos de aluminio (0,47 cm Ø y 7 cm de largo) (**Figura 5.B**). En abril de 2022, las trampas de sedimento fueron dispuestas en las siguientes condiciones contrastantes (n = 13 por sitio): con esponjas y sin esponjas (**Figura 5.C-D**). Esta forma de trampa resulta más práctica en las zonas intermareales que las trampas verticales que comúnmente se utilizan, ya que éstas últimas sobresalen mucho del sustrato o deben ser enterradas, lo cual dificulta su instalación y afecta su funcionamiento (Schiel et al. 2006).

Asimismo, las medidas establecidas mantuvieron una relación diámetro/largo mayor a 10, lo cual permite retener una amplia fracción de sedimento (Schiel et al. 2006). El centro de cada trampa se envolvió con dos bandas elásticas de 6 mm y las mismas se fijaron al sustrato utilizando clavos de 6", luego de 8 días en el campo se retiraron para su procesamiento. En el laboratorio, el sedimento se secó en estufa (72 h a 60°C) y se pesó en balanza analítica ( $\pm 0,001\text{g}$ ). La tasa de sedimentación se calculó como mg de sedimento seco/hora.

La totalidad del sedimento seco obtenido en las trampas de sedimento se colocó en sobres de aluminio debidamente identificados y pesados. Luego, los sobres con el sedimento seco se dejaron en la mufla durante 5 horas a 500°C. El contenido de **materia orgánica** (mg) se calculó como la diferencia de peso entre el sedimento seco y el sedimento incinerado.

## 2.4 Análisis de datos

Las diferencias en los distintos estimadores de la diversidad (Riqueza, Equitatividad de Simpson y Diversidad de Simpson) y abundancia total de los macroinvertebrados asociados a las esponjas, así como las variables físicas evaluadas, como la complejidad del sustrato, la tasa de desgaste de yesos, la tasa de sedimentación y el contenido de materia orgánica entre los distintos sitios, se evaluaron con análisis de varianza (ANOVA) de una vía y prueba de T (Zar 1999). Las variables abundancia total, riqueza y tasa de sedimentación, fueron transformadas (log) para cumplir con los supuestos de normalidad y homocedasticidad que requiere el modelo. En los casos que, aun transformando las variables, no se cumplieron los supuestos, se realizaron las correspondientes pruebas no paramétricas, aplicando la prueba de Kruskal-Wallis y prueba de Welch (Kruskal y Wallis 1952, Welch 1951). Las diferencias en la estructura del ensamble asociado entre sitios se evaluaron visualmente mediante análisis de ordenamiento (nMDS), el cual se realizó utilizando la distancia de Bray-Curtis, y mediante un modelo lineal generalizado (GLM). Se escogió este método y no los tradicionales análisis multivariados basados en métodos

de distancia (e.g. SIMPER, PERMANOVA) ya que estos últimos tienen un poder estadístico bajo, están basados en algoritmos y no tienen en cuenta la relación media-varianza de los datos como sí lo hacen los métodos basados en modelos (Warton et al. 2015). Debido a que la relación entre la media y la varianza de los valores de abundancia fue cuadrática, se asumió una distribución binomial negativa y se probaron los supuestos del modelo mediante el ploteo de los residuales. Las diferencias entre sitios en la composición de los macroinvertebrados asociados se evaluaron usando la función `anova`, que calcula un valor de P mediante el método de remuestreo PIP-trap con 999 iteraciones. Por último, mediante un ajuste de la función se realizó un test univariado para cada *taxa* (Wang et al. 2012) con el fin de poder identificar aquellos *taxa* que determinan mayormente las diferencias observadas en el modelo global. Los análisis de datos y gráficos se realizaron con paquetes y funciones del programa RStudio versión 4.2.0 (R Core Team 2022) (**Tabla 1**).

**Tabla 1.** Paquetes y funciones utilizados en el programa RStudio versión 4.2.0.

| Paquete                | Función        | Objetivo                                    |
|------------------------|----------------|---------------------------------------------|
| car <sup>1</sup>       | leveneTest()   | Probar homogeneidad de varianzas            |
| stats <sup>2</sup>     | shapiro.test() | Probar normalidad                           |
|                        | t.test()       | Realizar la prueba de T y prueba de Welch   |
|                        | aov()          | Realizar ANOVA                              |
|                        | kruskal.test() | Realizar la prueba de Kruskal-Wallis        |
| agricolae <sup>3</sup> | HSD.test()     | Realizar la prueba de Tukey, post hoc       |
| ggplot2 <sup>4</sup>   | ggplot()       | Realizar diversos gráficos                  |
| vegan <sup>5</sup>     | specnumber()   | Calcular la riqueza                         |
|                        | diversity()    | Calcular la inversa de Simpson              |
|                        | metaMDS()      | Realizar un nMDS                            |
| mvabund <sup>6</sup>   | mvabund()      | Obtener un objeto mvabund                   |
|                        | manyglm()      | Ajustar un GLM                              |
|                        | anova()        | Probar hipótesis de los datos multivariados |

<sup>1</sup>Fox et al. 2019, <sup>2</sup>R Core Team 2022, <sup>3</sup>de Mendiburu y Yaseen 2021, <sup>4</sup>Wickham et al. 2016, <sup>5</sup>Oksanen et al. 2020,

<sup>6</sup>Wang et al. 2022

### 3. RESULTADOS

En el experimento de remoción, así como en el experimento con *mimics*, los resultados se presentarán con las fracciones que conforman a los macroinvertebrados asociados de forma agrupada. Solamente se hará referencia a las fracciones por separado para reportar patrones específicos de las mismas.

#### 3.1 Efecto de la presencia de esponjas en la diversidad y abundancia de macroinvertebrados

En el mesolitoral bajo, las esponjas estuvieron representadas casi en su totalidad por *H. perlevis*, teniendo registros de *P. tenera* solo en dos muestras donde representó el 1% y 12% de la biomasa de cada una, mientras que *H. elenae* no estuvo presente en ninguna de las muestras. Se encontraron un total de 6443 organismos asociados a los sitios con y sin esponjas, los mismos correspondieron a 62 *taxa* pertenecientes a 7 *phyla*: Arthropoda (88,6%), Annelida (8,9%), Nematoda (0,7%), Echinodermata (0,7%), Mollusca (0,7%), Bryozoa (0,2%) y Cnidaria (0,1%) (Tabla 2, Figura 6).

**Tabla 2.** Invertebrados obtenidos en los experimentos de remoción de esponjas y agregado de copias inertes (*mimics*). Se muestra la abundancia relativa (%) de cada *taxa* respecto de la abundancia total de organismos contabilizados en ambos experimentos.

| <i>Taxa</i>                               | %     | <i>Taxa</i>                                      | %     |
|-------------------------------------------|-------|--------------------------------------------------|-------|
| Ph. Annelida                              |       | <i>Betaeus lilianae</i> Boschi, 1966             | 0,036 |
| Ord. Sipuncula                            |       | Fam. Hippolytidae Spence Bate, 1888              |       |
| Fam. Golfingiidae Stephen & Edmonds, 1972 |       | <i>Chorismus antarcticus</i> (Pfeffer, 1887)     | 0,008 |
| <i>Golfingia</i> sp. Lankester, 1885      | 0,725 | Fam. Leucosiidae Samouelle, 1819                 |       |
| Sipuncúlido indet.                        | 0,044 | <i>Ebalia rotundata</i> (A. Milne-Edwards, 1880) | 0,004 |
| Cl. Polychaeta                            |       | Fam. Pilumnidae Samouelle, 1819                  |       |
| SubCl. Errantia                           |       | <i>Pilumnus reticulatus</i> Stimpson, 1860       | 0,899 |
| Ord. Eunicida                             |       | Fam. Porcellanidae Haworth, 1825                 |       |
| Fam. Eunicidae Berthold, 1827             |       | <i>Pachycheles chubutensis</i> Boschi, 1963      | 0,008 |
| <i>Eunice</i> sp. Cuvier, 1817            | 0,004 | Fam. Varunidae H. Milne Edwards, 1853            |       |
| Fam. Lumbrineridae Schmarda, 1861         | 0,135 | <i>Cyrtograpsus affinis</i> (Dana, 1851)         | 0,020 |

| <i>Taxa</i>                                | %     | <i>Taxa</i>                                                      | %     |
|--------------------------------------------|-------|------------------------------------------------------------------|-------|
| Fam. Oeononidae Kinberg, 1865              |       | <i>Cyrtograpsus angulatus</i> Dana, 1851                         | 0,028 |
| <i>Arabella</i> sp. Grube, 1850            | 0,036 | <i>Neohelice granulata</i> (Dana, 1851)                          | 0,099 |
| Ord. Phyllodocida                          |       | Decápodo indet.                                                  | 0,016 |
| Fam. Aphroditidae Malmgren, 1867           | 0,016 | Ord. Leptostraca                                                 | 0,016 |
| Fam. Hesionidae Grube, 1850                | 0,044 | Ph. Bryozoa                                                      |       |
| Fam. Nereididae Blainville, 1818           | 0,024 | Cl. Gymnolaemata                                                 |       |
| Fam. Polynoidae Kinberg, 1856              | 0,028 | Ord. Cheilostomatida                                             |       |
| Fam. Syllidae Grube, 1850                  |       | Fam. Beaniidae Canu & Bassler, 1927                              |       |
| <i>Syllis</i> sp. Lamarck, 1818            | 4,013 | <i>Beania</i> sp. Johnston, 1840                                 | 0,040 |
| SubCl. Sedentaria                          |       | Ord. Ctenostomatida                                              |       |
| Fam. Capitellidae Grube, 1862              | 0,032 | Fam. Buskiidae Hincks, 1880                                      |       |
| Fam. Maldanidae Malmgren, 1867             | 1,050 | <i>Buskia</i> sp. Alder, 1857                                    | 0,020 |
| Fam. Orbiniidae Hartman, 1942              |       | Briozoo indet.                                                   | 0,024 |
| <i>Scoloplos</i> sp. Blainville, 1828      | 0,127 | Ph. Cnidaria                                                     |       |
| Orbinido indet.                            | 0,024 | Cl. Hydrozoa                                                     |       |
| Ord. Terebellida                           |       | Fam. Sertulariidae Lamouroux, 1812                               |       |
| Fam. Flabelligeridae de Saint-Joseph, 1894 |       | <i>Amphisbetia</i> sp. L. Agassiz, 1862                          | 0,040 |
| <i>Piromis</i> sp. Kinberg, 1867           | 0,242 | Ph. Equinodermata                                                |       |
| Fam. Trichobranchidae Malmgren, 1866       | 0,162 | Cl. Ophiuroidea                                                  |       |
| Poliqueto indet.                           | 0,563 | Ord. Amphilepidida                                               |       |
| Ph. Arthropoda                             |       | Fam. Amphiuridae Ljungman, 1867                                  |       |
| Cl. Arachnida                              |       | <i>Amphipholis squamata</i> (Delle Chiaje, 1828)                 | 0,349 |
| Ord. Trombidiformes                        |       | Amphiurido indet.                                                | 0,372 |
| Fam. Halacaridae Murray, 1877              | 0,020 | Ofiuro indet.                                                    | 0,040 |
| <i>Agauopsis</i> sp. Viets, 1927           | 0,040 | Ph. Mollusca                                                     |       |
| Ord. Sarcoptiformes                        |       | Cl. Polyplacophora                                               |       |
| Fam. Hyadesiidae                           | 0,004 | Fam. Chaetopleuridae Plate, 1899                                 |       |
| Ácaro indet.                               | 0,016 | <i>Chaetopleura isabellei</i> (d'Orbigny, 1841)                  | 0,016 |
| Cl. Insecta                                |       | Cl. Bivalvia                                                     |       |
| Ord. Diptera                               |       | Ord. Mytilida                                                    |       |
| Fam. Ceratopogonidae Newman, 1834          | 0,044 | Fam. Mytilidae Rafinesque, 1815                                  |       |
| Díptero indet.                             | 0,004 | <i>Musculus viator</i> (d'Orbigny, 1842)                         | 0,036 |
| Cl. Thecostraca                            |       | <i>Perumytilus purpuratus</i> (Lamarck, 1819)                    | 0,008 |
| Ord. Balanomorpha                          |       | Ord. Venerida                                                    |       |
| Fam. Balanidae Leach, 1817                 |       | Fam. Veneridae Rafinesque, 1815                                  |       |
| <i>Balanus</i> sp. Costa, 1778             | 0,008 | <i>Transenpitar americana</i> (Doello-Jurado in Carcelles, 1951) | 0,012 |

| <i>Taxa</i>                                        | %     | <i>Taxa</i>                                                            | %     |
|----------------------------------------------------|-------|------------------------------------------------------------------------|-------|
| Cl. Ostracoda                                      |       | Ord. Carditida                                                         |       |
| SubCl. Myodocopa                                   | 6,112 | Fam. Carditidae A. Férussac, 1822                                      |       |
| Ord. Myodocopida                                   |       | <i>Carditamera plata</i> (Ihering, 1907)                               | 0,024 |
| Fam. Cyindroleberididae Müller, 1906               | 13,44 | Ord. Galeommatida                                                      |       |
| SubCl. Podocopa                                    | 0,341 | Fam. Lasaeidae Gray, 1842                                              |       |
| Cl. Copepoda                                       |       | <i>Kellia suborbicularis</i> (Montagu, 1803)                           | 0,004 |
| Ord. Calanoida                                     | 0,036 | <i>Lasaea adansoni</i> (Gmelin, 1791)                                  | 0,020 |
| Ord. Cyclopoida                                    | 0,994 | SupOrd. Anomalodesmata                                                 |       |
| Ord. Harpacticoida                                 | 1,569 | Fam. Lyonsiidae P. Fischer, 1887                                       |       |
| Copépodo indet.                                    | 0,016 | <i>Lyonsia alvarezii</i> d'Orbigny, 1846                               | 0,016 |
| Cl. Malacostraca                                   |       | Bivalvia indet.                                                        | 0,048 |
| Ord. Leptostraca                                   | 0,016 | Cl. Gastropoda                                                         |       |
| Ord. Isopoda                                       |       | Ord. Trochida                                                          |       |
| Fam. Anthuridae Leach, 1814                        | 6,853 | Fam. Tegulidae Kuroda, Habe & Oyama, 1971                              |       |
| Fam. Cirolanidae Dana, 1852                        |       | <i>Tegula patagonica</i> (d'Orbigny, 1835)                             | 0,392 |
| <i>Natatolana</i> sp. Bruce, 1981                  | 0,123 | <i>Carolesia blakei</i> (Clench & Aguayo, 1938)                        | 0,063 |
| Fam. Sphaeromatidae Latreille, 1825                |       | Ord. Neogastropoda                                                     |       |
| <i>Sphaeroma</i> sp. Bosc, 1801                    | 0,016 | Fam. Buccinanopsidae Galindo, Puillandre, Lozouet & Bouchet, 2016      |       |
| Isópodo indet.                                     | 0,016 | <i>Buccinanops</i> sp. d'Orbigny, 1841                                 | 0,004 |
| Ord. Amphipoda                                     |       | Ord. Littorinimorpha                                                   |       |
| Fam. Ampithoidae Boeck, 1871                       |       | Fam. Calyptraeidae Lamarck, 1809                                       | 0,004 |
| <i>Ampithoe valida</i> S.I. Smith, 1873            | 0,103 | <i>Bostrycapulus odites</i> Collin, 2005                               | 0,032 |
| Fam. Caprellidae Leach, 1814                       |       | Fam. Eulimidae Philippi, 1853                                          | 0,004 |
| <i>Caprella dilatata</i> Krøyer, 1843              | 0,119 | <i>Fusceulima minuta</i> (Jeffreys, 1884)                              | 0,004 |
| <i>Caprella equilibra</i> Say, 1818                | 0,032 | Fam. Caecidae J. E. Gray, 1850                                         |       |
| Caprellidae indet.                                 | 0,004 | <i>Caecum magellanicum</i> (di Geronimo, Privitera & Valdovinos, 1995) | 0,008 |
| Fam. Corophiidae Leach, 1814                       |       | Ph. Nematoda                                                           |       |
| <i>Monocorophium</i> sp. Bousfield & Hoover, 1997  | 10,23 | Nematodo indet.                                                        | 0,868 |
| Fam. Gammaridae Leach, 1814                        |       | Ph. Priapulida                                                         |       |
| Gammárido indet.                                   | 0,103 | Ord. Priapulomorpha                                                    |       |
| Fam. Hyalidae Bulyčeva, 1957                       | 0,261 | Fam. Priapulidae Gosse, 1855                                           |       |
| Fam. Maeridae Krapp-Schickel, 2008                 |       | <i>Priapululus</i> sp. Lamarck, 1816                                   | 0,004 |
| <i>Elasmopus marplatensis</i> Alonso de Pina, 1997 | 0,028 |                                                                        |       |
| Fam. Melitidae Bousfield, 1973                     |       |                                                                        |       |
| <i>Melita palmata</i> (Montagu, 1804)              | 0,242 |                                                                        |       |
| Melítido indet.                                    | 0,012 |                                                                        |       |

| <i>Taxa</i>                            | %     | <i>Taxa</i> | % |
|----------------------------------------|-------|-------------|---|
| Fam. Lysianassidae Dana, 1849          | 3,042 |             |   |
| Fam. Phoxocephalidae G.O. Sars, 1891   | 3,367 |             |   |
| Anfípodo indet.                        | 0,376 |             |   |
| Ord. Tanaidacea                        |       |             |   |
| SubOrd. Tanaidomorpha                  | 41,56 |             |   |
| Fam. Tanaididae Nobili, 1906           |       |             |   |
| <i>Tanais dulongii</i> (Audouin, 1826) | 0,028 |             |   |
| Ord. Cumacea                           | 0,004 |             |   |
| Ord. Decapoda                          |       |             |   |
| Fam. Alpheidae Rafinesque, 1815        |       |             |   |

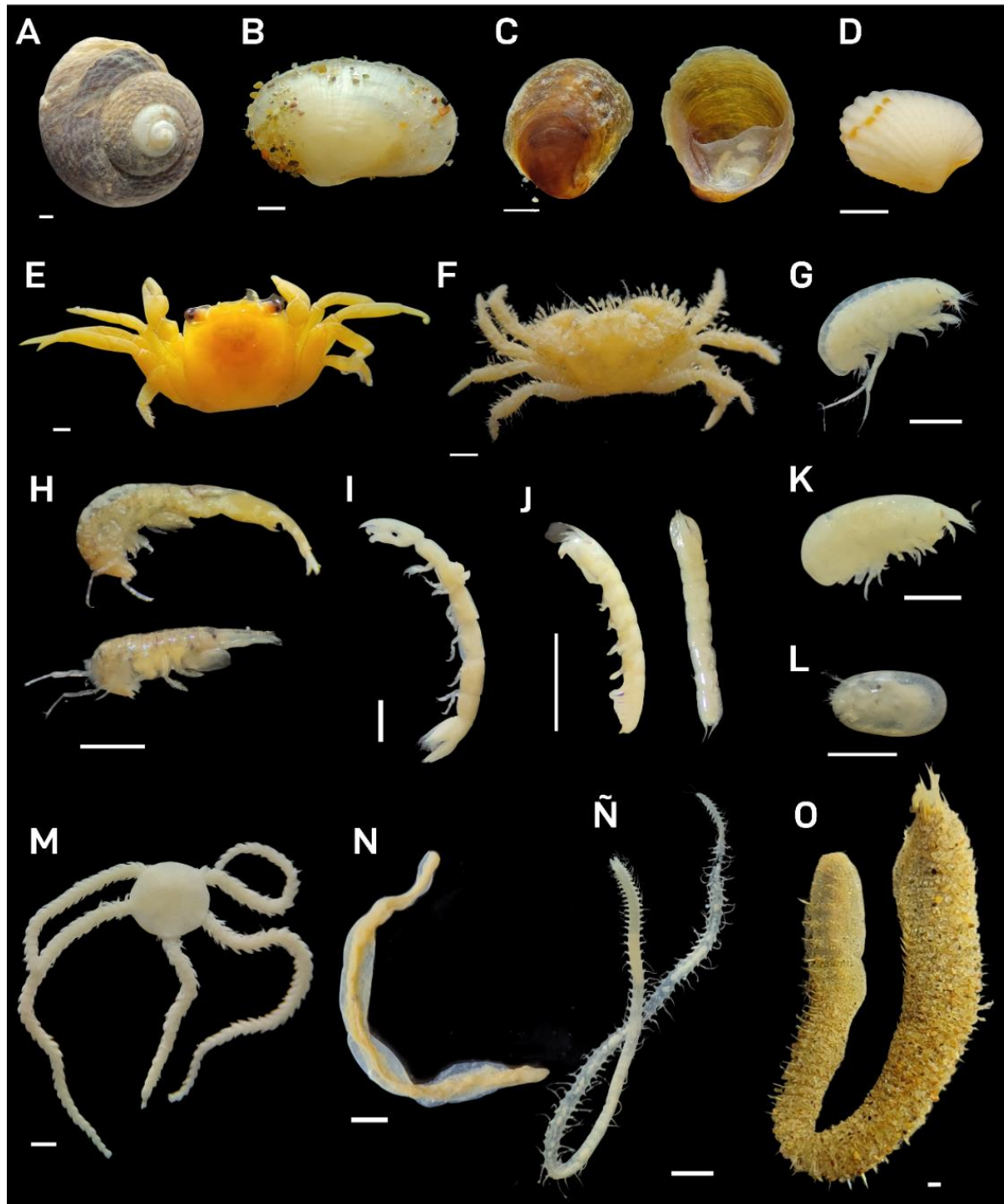


**Figura 6.** Invertebrados más abundantes hallados en los experimentos de remoción de esponjas y agregado de copias inertes (*mimics*). *Tegula patagonica* (d'Orbigny, 1835) (A), *Lyonsia alvarezii* d'Orbigny, 1846 (B), *Bostrycapulus odites* Collin, 2005 (C), *Carditamera plata* (Ihering, 1907) (D), *Neohelice granulata* (Dana, 1851) (E), *Pilumnus reticulatus* Stimpson, 1860 (F), Phoxocephalidae G.O. Sars, 1891 (G), *Monocorophium* sp. Bousfield & Hoover, 1997 (H), Anthuridae Leach, 1814 (I), Tanaidomorpha (J), Lysianassidae Dana, 1849 (K), Cylindroleberididae Müller, 1906 (L), *Amphipholis squamata* (Delle Chiaje, 1828) (M), *Golfingia* sp. Lankester, 1885 (N), *Syllis* sp. Lamarck, 1818 (Ñ), *Piromis* sp. Kinberg, 1867 (O). La línea blanca de la escala equivale a 1 mm.

Las 12 especies más abundantes representaron el 92,2% de la abundancia total de organismos, mientras que el 7,8% restante estuvo conformado por 50 *taxa*. Los sitios con esponjas presentaron individuos de todos los *phyla* mencionados anteriormente, en el siguiente orden de abundancia: Arthropoda, Annelida, Mollusca, Echinodermata, Nematoda, Bryozoa y Cnidaria. En contraste, en los sitios sin esponjas solo se presentaron 5 de los 7 *phyla*, en el siguiente orden de abundancia: Arthropoda, Annelida, Nematoda, Echinodermata y Mollusca. A pesar de estas diferencias, en los sitios con y sin esponjas, Arthropoda y Annelida fueron los *phyla* con mayor representación (**Figura 7**).

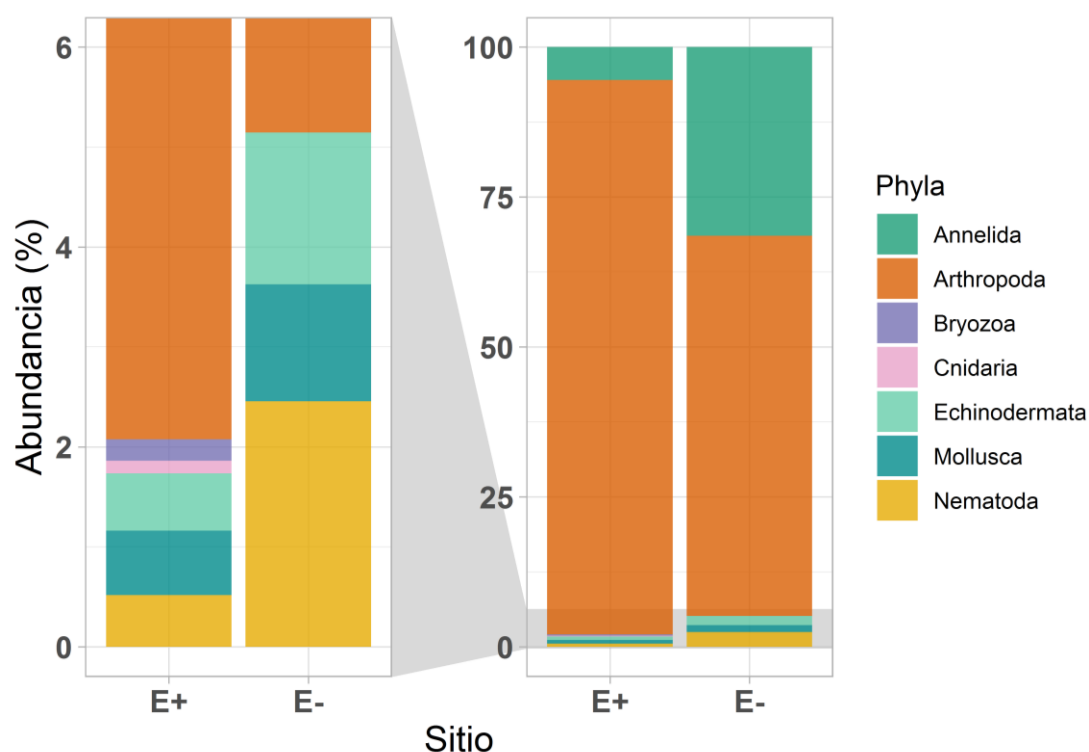


**Figura 7.** Abundancia relativa de los *phyla* asociados a los sitios con esponjas (E+) y sin esponjas (E-). Nótese que el panel de la izquierda es una ampliación de los *phyla* menos abundantes en el panel de la derecha.

El promedio de individuos por muestra hallados en los sitios con esponjas fue de  $559 \pm 276$  (media  $\pm$  DE), pertenecientes a 58 *taxa*, mientras que en los sitios sin esponjas la abundancia promedio fue de  $122 \pm 91$  individuos, incluidos en 37 *taxa*. Los sitios con esponjas y sin esponjas

compartieron 33 *taxa*, mientras que 25 fueron exclusivos de sitios con esponjas y 4 de sitios sin esponjas. Sin embargo, las especies exclusivas fueron conteos únicos o presentaron bajos valores de abundancia (menos de 10 individuos), como por ejemplo *Chaetopleura isabellei* (d'Orbigny, 1841) (Mollusca, Polyplacophora), *Agauopsis* sp. Viets, 1927 (Arachnida, Acari) y Leptostraca (Crustacea, Malacostraca) para los sitios con esponjas, y *Carditamera plata* (Ihering, 1907) (Mollusca, Bivalvia) y *Chorismus antarcticus* (Pfeffer, 1887) (Crustacea, Decapoda) para los sitios sin esponjas. Por último, cabe destacar que en los sitios con esponjas se observó la presencia de juveniles del ofiuero *Amphipholis squamata* (Delle Chiaje, 1828), y dentro de los canales y fístulas de las mismas se encontraron hembras con huevos en los *taxa* Tanaidomorpha, *Monocorophium* sp. y Harpacticoida. Del mismo modo también se observó en el interior de las esponjas al tanaidáceo Tanaidomorpha dentro de los tubos de sedimento en los que habita.

La presencia de esponjas tuvo un efecto significativo sobre la abundancia total de organismos y riqueza de especies de macroinvertebrados (**Tabla 3**), observándose ensambles más abundantes y ricos en los sitios con esponjas (**Figura 8.A-B**). La equitatividad de Simpson e Inversa de Simpson, también varió entre los sitios (**Tabla 3**), resultando ser menos equitativos y diversos los sitios con esponjas (**Figura 8.C-D**).

**Tabla 3.** Resultados de las pruebas de T aplicadas a la abundancia total, riqueza, equitatividad de Simpson y diversidad de Simpson del ensamble de macroinvertebrados asociados a los sitios con esponjas (E+) y sin esponjas (E-). \*\* indica diferencias entre los sitios.

| Variable                 | <i>t</i> | <i>gl</i> | <i>p</i> | **      |
|--------------------------|----------|-----------|----------|---------|
| Log (Abundancia total)   | 5,212    | 1         | < 0,001  | E+ > E- |
| Riqueza                  | 2,377    | 1         | 0,031    | E+ > E- |
| Equitatividad de Simpson | -6,355   | 1         | < 0,001  | E+ < E- |
| Inversa de Simpson       | -4,793   | 1         | < 0,001  | E+ < E- |

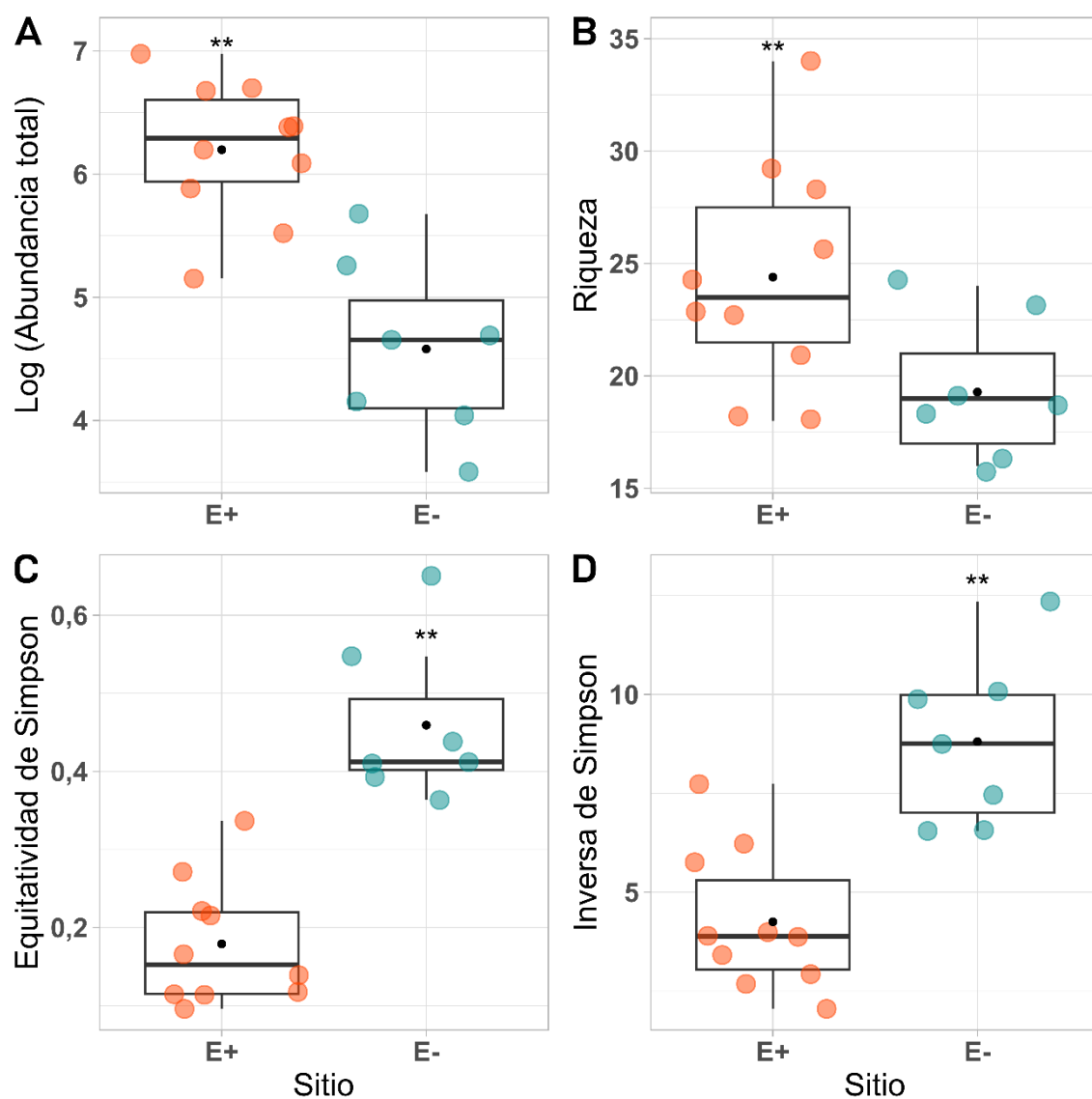


**Figura 8.** Abundancia total (A), Riqueza (B), Equitatividad de Simpson (C) y Diversidad de Simpson (D) del ensamble de macroinvertebrados asociados a los sitios con esponjas (E+) y sin esponjas (E-). Los bigotes, límite inferior de la caja, línea horizontal central y límite superior de la caja, representan el 1-25-mediana-75-99% de los datos. El círculo negro de la caja indica la media, los círculos de color naranja (E+) y azul (E-) indican el valor de los índices para cada muestra. \*\* indica diferencias entre los sitios.

Al analizar la fracción de la epifauna e infauna por separado entre sitios, se observó que la abundancia total de organismos asociados a los sitios con esponjas está constituida principalmente por organismos epifaunales y en una menor cantidad por organismos infaunales. Por otro lado, la infauna de los sitios con y sin esponjas presentó valores similares de equitatividad y diversidad de Simpson, por lo que la epifauna de los sitios con esponjas es la fracción menos equitativa y diversa (Anexo: **Tabla A1, Figura A2**).

Al evaluar los ensamblajes de macroinvertebrados asociados a los sitios con y sin esponjas, el análisis de ordenamiento (nMDS) mostró diferencias en la disposición de las muestras en el espacio, identificándose dos nubes de puntos separadas entre sí, cada una representando un sitio (**Figura 9.A**). A su vez, el nMDS que se genera al analizar las fracciones de la epifauna e infauna separadamente, evidencia una disposición diferente entre la epifauna de los sitios con esponjas y la infauna de los sitios sin esponjas, mientras que la infauna de sitios con esponjas representó una nube de puntos intermedia, solapando parcialmente con las muestras de infauna de los sitios sin esponjas (**Figura 9.B**).

Las esponjas tuvieron un efecto significativo sobre la composición de los macroinvertebrados asociados, (mvabund; LRT=220,6,  $p=0,001$ ). Los *taxa* que determinaron las diferencias entre los sitios con y sin esponjas fueron: Tanaidomorpha (Crustacea, Tanaidacea), Podocopa (Crustacea, Ostracoda), *Pilumnus reticulatus* Stimpson, 1860 (Crustacea, Decapoda), *Monocorophium* sp. (Crustacea, Amphipoda), Harpacticoida (Crustacea, Copepoda), *Golfingia* sp. Lankester, 1885 (Annelida, Sipuncula) y Cylindroleberididae Müller, 1906 (Crustacea, Ostracoda). La abundancia de estos *taxa* fue mayor en los sitios con esponjas, a excepción de *Golfingia* sp. (**Figura 10.A**). Al analizar la epifauna e infauna separadamente, se observó que los *taxa* que determinaron las diferencias entre sitios se redujo a 4 y fueron los siguientes: Tanaidomorpha, *Monocorophium* sp., *Golfingia*

sp. y Anthuridae Leach, 1814 (Crustacea, Isopoda). Además, nuevamente la infauna de los sitios con esponjas presentó valores intermedios de abundancia con respecto a los otros sitios. El único *taxa* que no estuvo presente en la fracción de la epifauna en sitios con esponjas fue *Golfingia* sp., que tuvo una mayor abundancia en la fracción de la infauna de sitios sin esponjas (**Figura 10.B**).

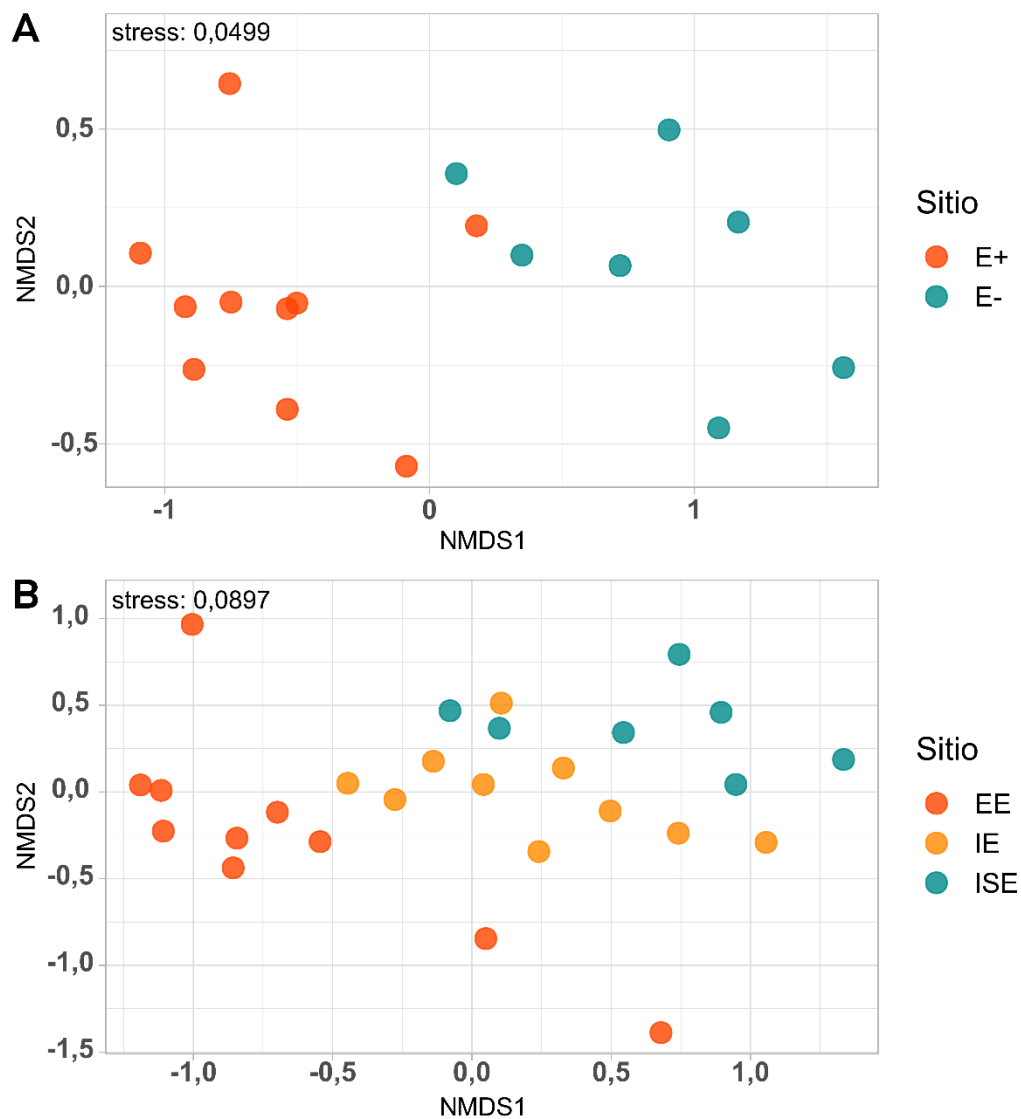


**Figura 9.** Análisis de ordenamiento (nMDS) basado en la abundancia del ensamble de macroinvertebrados asociados, con las fracciones de cada sitio agrupadas (A) y separadas (B). E+: sitios con esponjas, E-: sitios sin esponjas; EE: epifauna de sitios con esponjas, IE: infauna de sitios con esponjas, ISE: infauna de sitios sin esponjas.

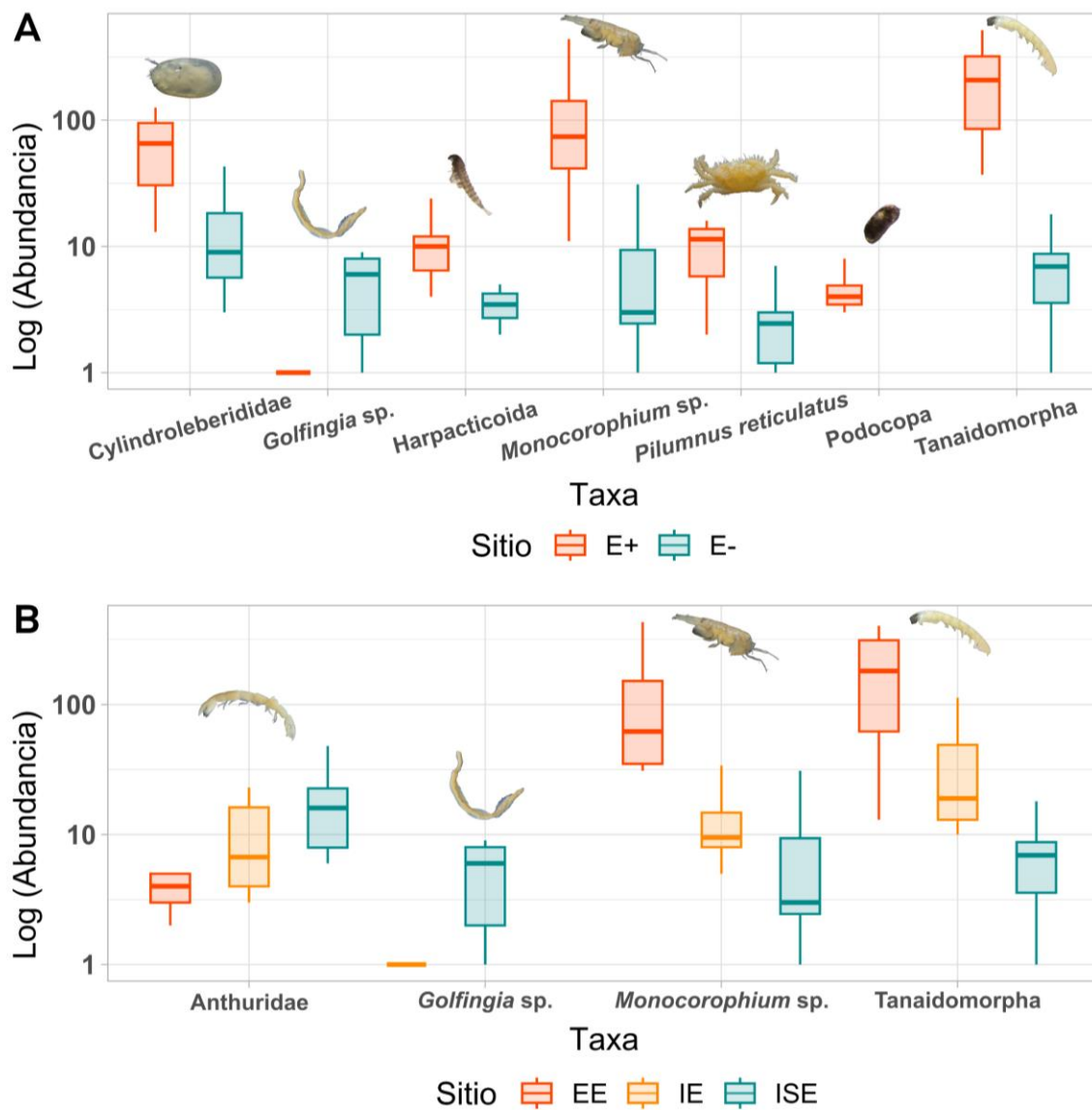


**Figura 10.** Abundancia de los *taxa* para los que se evidenciaron diferencias en el modelo univariado ( $p < 0,05$ ), con las fracciones de cada sitio agrupadas (A) y separadas (B). E+: sitios con esponjas, E-: sitios sin esponjas; EE: epifauna de sitios con esponjas, IE: infauna de sitios con esponjas, ISE: infauna de sitios sin esponjas. Los bigotes, límite inferior de la caja, línea horizontal central y límite superior de la caja, representan el 1-25-mediana-75-99% de los datos.

### 3.2 Efecto físico de las esponjas en la diversidad y abundancia de macroinvertebrados

Los sitios con esponjas se constituyeron únicamente por *H. perlevis*. Se encontraron un total de 18801 organismos asociados a los sitios con esponjas, con *mimics*, control y control del artefacto. Dichos organismos corresponden a 79 *taxa* pertenecientes a 8 *phyla*: Arthropoda (90,9%), Annelida (6,7%), Nematoda (0,9%), Echinodermata (0,8%), Mollusca (0,7%), Bryozoa (0,05%), Cnidaria (0,01%) y Priapulida (0,004%) (**Tabla 2, Figura 6**). Los 10 *taxa* más abundantes representaron el 92,8% de la abundancia total de organismos, mientras que el 7,2% restante estuvo conformado por 69 *taxa*. En todos los sitios, Arthropoda y Annelida fueron los *phyla* predominantes, en el caso de los sitios control (C y CA) el tercer *phyla* fue Nematoda mientras que en los sitios con *mimics* y con esponjas (M y E) fue Mollusca y Echinodermata, respectivamente (**Figura 11**).

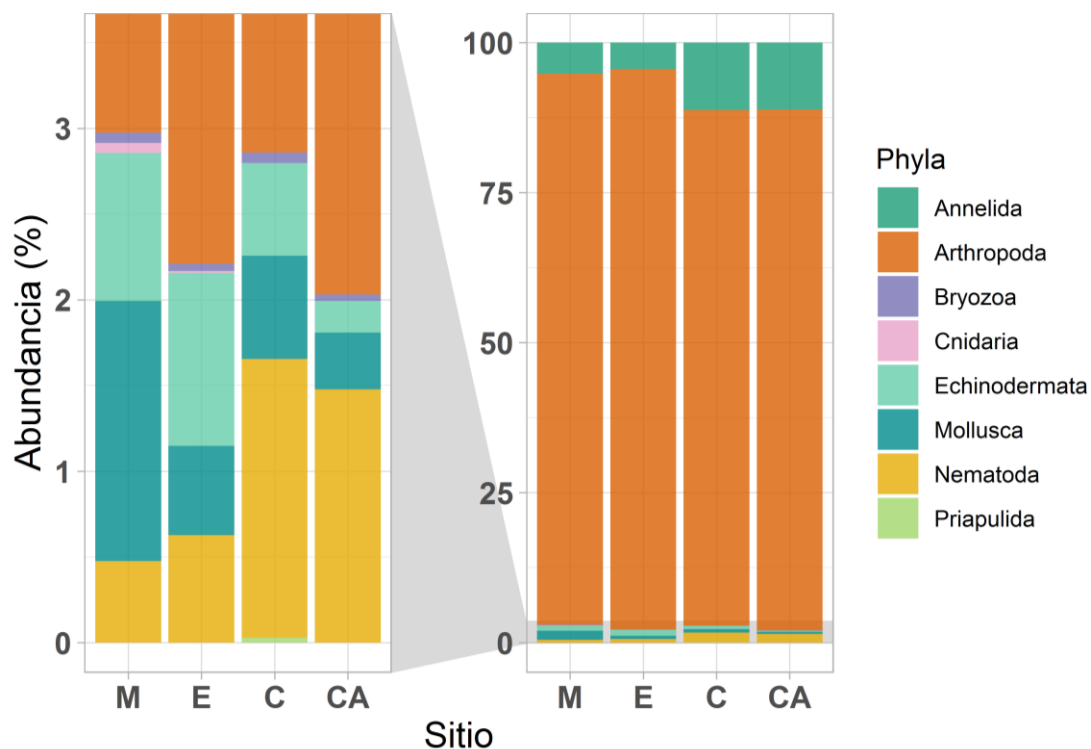


**Figura 11.** Abundancia relativa de los *phyla* asociados a los sitios con *mimics* (M), con esponjas (E), control (C) y control del artefacto (CA). Nótese que el panel de la izquierda es una ampliación de los *phyla* menos abundantes en el panel de la derecha.

El promedio de individuos por muestra en los sitios control y *mimics* fue menor ( $C = 332 \pm 171$ ;  $CA = 271 \pm 87,6$ ;  $mimics = 336 \pm 87,4$ ; media  $\pm$  DE) respecto de los sitios con esponjas, que presentaron una mayor abundancia total promedio de macroinvertebrados ( $941 \pm 451$ ) incluidos en 62 *taxa*. Los sitios control C y CA presentaron 4 y 3 *taxa* exclusivos respectivamente, destacando que el primero fue el único que presentó el *phyla* Priapulida con un solo ejemplar, mientras que el segundo presentó el único individuo del gasterópodo *Fusceulima minuta* (Jeffreys, 1884). Por otro lado, los sitios con esponjas mostraron 10 *taxa* exclusivos de distintos *phyla*, con predominancia de Mollusca, mientras que en los sitios con *mimics* se redujo a 4 *taxa* siendo todos representantes de Crustacea. Al igual que en el experimento de remoción, las especies exclusivas estuvieron representadas por menos de 10 individuos o inclusive un individuo. También se observaron individuos con huevos de los *taxa* Tanaidomorpha, Cylindroleberididae, Lysianassidae Dana, 1849, *Natatolana* sp. Bruce, 1981, y *Sphaeroma* sp. Bosc, 1801, en los sitios con esponjas. Además, se encontraron individuos con huevos en los copépodos Cyclopoida y Harpacticoida; los primeros solamente en los sitios con *mimics* y los segundos en todos los sitios, aunque fueron más frecuentes en los sitios con esponjas.

La estructura biogénica de la esponja *H. perlevis* tuvo un efecto significativo sobre la abundancia total de organismos (**Tabla 4**). Así pues, los sitios con esponjas presentaron los mayores valores, mientras que el resto de los sitios sin diferenciarse entre sí, presentaron el menor valor medio de abundancia total (Prueba Tukey;  $p < 0,05$ ) (**Figura 12.A**). Se evidencian diferencias en la riqueza (**Tabla 4**), observándose en los sitios con esponjas y con *mimics* el mayor número de especies (**Figura 12.B**). Por el contrario, no se detectó un efecto de la estructura sobre los índices de equitatividad de Simpson e inversa de Simpson (**Tabla 4**), siendo más equitativos y diversos los sitios control (**Figura 12.C-D**).

**Tabla 4.** Resultados de las pruebas estadísticas aplicadas a la abundancia total, riqueza, equitatividad de Simpson y diversidad de Simpson del ensamble de macroinvertebrados asociados a los sitios con *mimics* (M), con esponjas (E), control (C) y control de artefacto (CA).

| Variable                 | Prueba               | Estadístico | gl | p       | Prueba Tukey   |
|--------------------------|----------------------|-------------|----|---------|----------------|
| Log (Abundancia total)   | ANOVA de una vía     | F: 12,91    | 3  | < 0,001 | E > M = C = CA |
| Log (Riqueza)            | ANOVA de una vía     | F: 13       | 3  | < 0,001 | E = M > C = CA |
| Equitatividad de Simpson | Test de Kruskal-Wall | H: 26,333   | 3  | < 0,001 | C = CA > M > E |
| Inversa de Simpson       | ANOVA de una vía     | F: 10,23    | 3  | < 0,001 | C = CA > M > E |

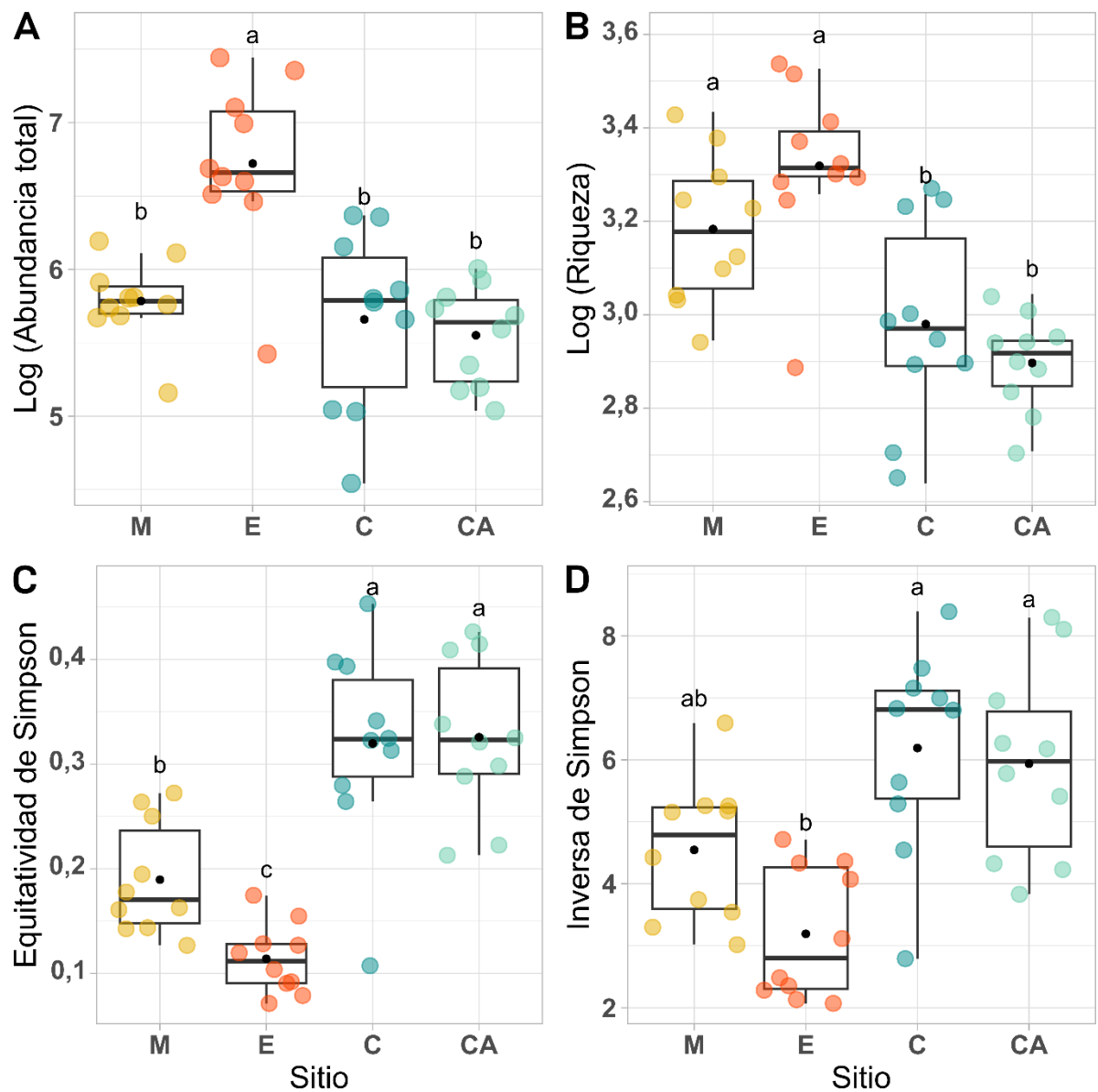


**Figura 12.** Abundancia total (A), Riqueza (B), Equitatividad de Simpson (C) y Diversidad de Simpson (D) del ensamble de macroinvertebrados asociados a los sitios con *mimics* (M), con esponjas (E), control (C) y control del artefacto (CA). Los bigotes, límite inferior de la caja, línea horizontal central y límite superior de la caja, representan el 1-25-mediana-75-99% de los datos. El círculo negro de la caja indica la media, mientras que los círculos coloreados indican el valor de los índices para cada sitio. Las letras indican diferencias significativas entre los sitios (Prueba Tukey;  $p < 0,05$ ).

Cuando se analizaron de forma separada las fracciones de la epifauna e infauna, se observó que la mayor abundancia total se da en la epifauna de los sitios con esponjas y la menor abundancia en la infauna de los *mimics*. La mayor riqueza se observó en los sitios con esponjas (epifauna y infauna) y en los sitios sin esponjas (control), sin diferenciarse entre sí (Prueba Tukey;  $p > 0,05$ ), y la menor riqueza en la epifauna de los sitios con *mimics* (Prueba Tukey;  $p < 0,05$ ). Además, destacó el hecho de que en los sitios con esponjas y con *mimics*, la fracción de la infauna fue más equitativa y diversa que la fracción de la epifauna. Esta última observación muestra la similitud en el comportamiento de los sitios con esponjas y con *mimics* (Anexo: **Tabla A2, Figura A3**).

La disposición de las muestras del ensamble de macroinvertebrados asociados es diferente entre los distintos sitios, tal como se evidencia en el análisis de ordenamiento (nMDS). Se observa que se forman tres grupos, los sitios control (C y CA) se solapan completamente formando un grupo separado de los sitios con esponjas y de los sitios con *mimics* (**Figura 13.A**). Cuando se analizaron de manera separada las fracciones de la epifauna e infauna, se observó que las muestras de la infauna de todos los sitios se agrupan, mientras que la fracción de la epifauna de sitios con esponjas y con *mimics* se separan de estas y entre sí (**Figura 13.B**).

Las comunidades de macroinvertebrados asociados son diferentes entre los distintos sitios evaluados (mvabund; LRT = 568,4,  $p = 0,001$ ) Cuando se realizó el análisis univariado, los *taxa* que contribuyeron a las diferencias entre sitios ( $p < 0,05$ ) fueron *Tegula patagonica* (d'Orbigny, 1835) (Mollusca, Gastropoda), Tanaidomorpha (Crustacea, Tanaidacea), *Pilumnus reticulatus* (Crustacea, Decapoda), Phoxocephalidae G.O. Sars, 1891 (Crustacea, Amphipoda), *Monocorophium* sp. (Crustacea, Amphipoda), Hyalidae Bulyčeva, 1957 (Crustacea, Amphipoda), Cyndroleberididae (Crustacea, Ostracoda), Cyclopoida (Crustacea, Copepoda), Calanoida (Crustacea, Copepoda) y Amphiuroidae Ljungman, 1867 (Equinodermata,

Ophiuroidea) (**Figura 14**). Se observó que, las mayores abundancias totales se dan en sitios con esponjas y luego en los sitios con *mimics*. Además, las abundancias de los *taxa* en los sitios control (C y CA) fueron similares. Por otro lado, resaltan los casos de los *taxa* Calanoida, que solo estuvo presente en la epifauna de los *mimics* y Hyalidae, que presentó la mayor abundancia en el sitio control.

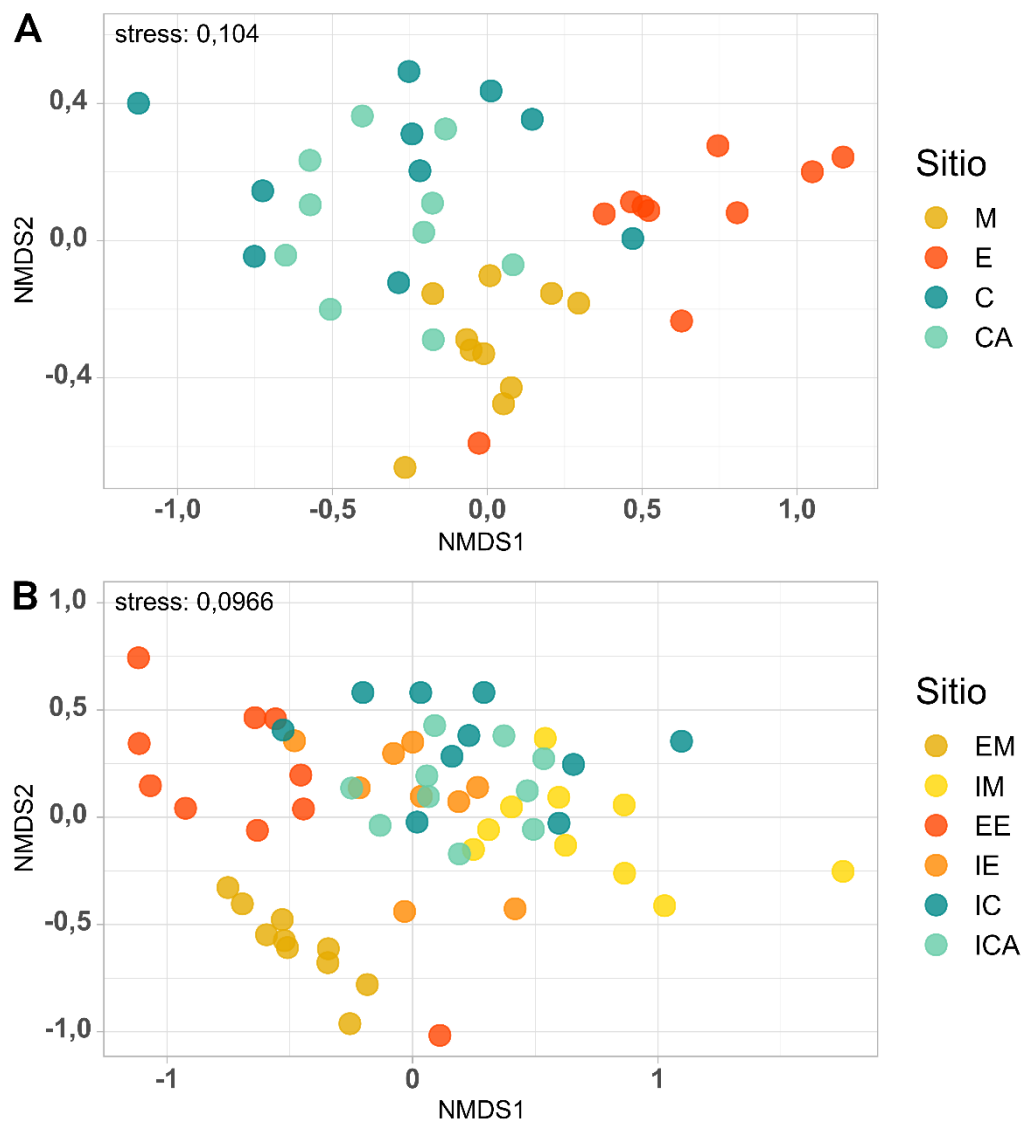


**Figura 13.** Análisis de ordenamiento (nMDS) basado en la abundancia del ensamble de macroinvertebrados asociados, con las fracciones de cada sitio agrupadas (A) y separadas (B). M: *mimics*, E: esponjas, C: control, CA: control del artefacto; EM: epifauna e IM: infauna de sitios con *mimics*, EE: epifauna e IE: infauna de sitios con esponjas, IC: infauna del sitio control, ICA: infauna del control de artefacto.

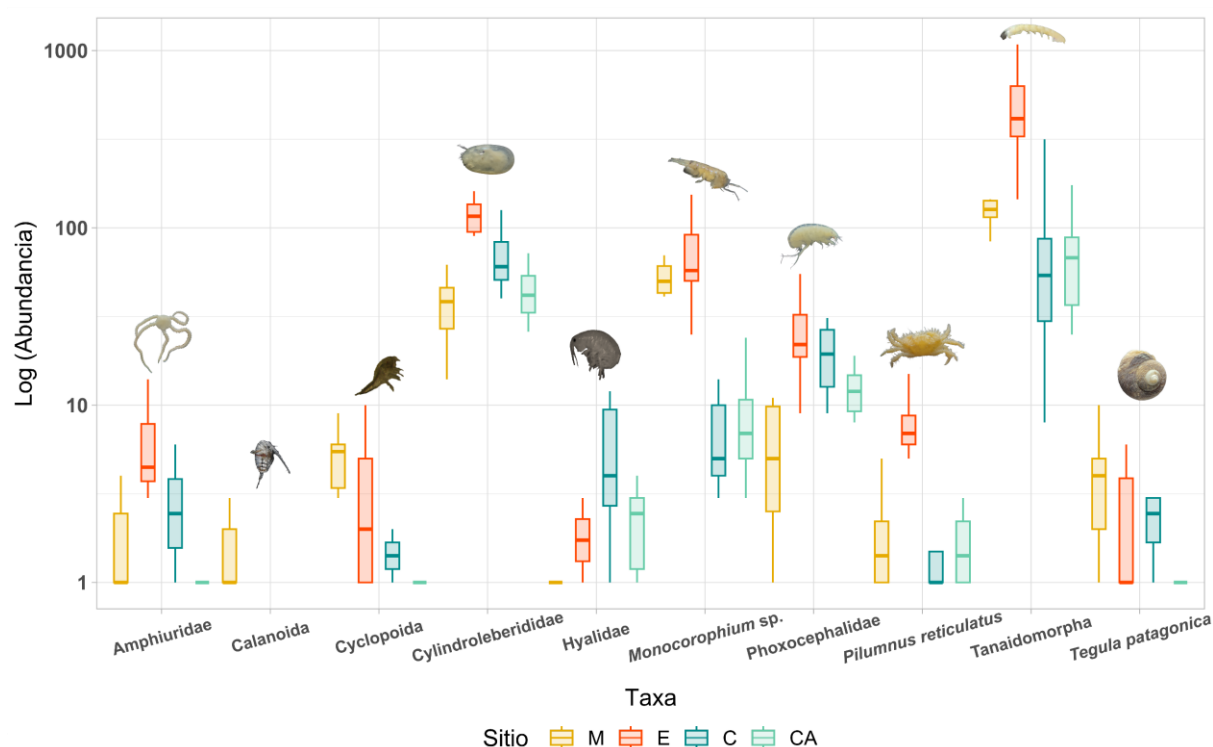


**Figura 14.** Abundancia de los *taxa* para los que se presentaron diferencias en el modelo univariado ( $p < 0,05$ ), para los sitios con *mimics* (M), con esponjas (E), control (C) y control del artefacto (CA). Los bigotes, límite inferior de la caja, línea horizontal central y límite superior de la caja, representan el 1-25-mediana-75-99% de los datos.

### 3.3 Efecto de las esponjas sobre variables físicas

La estructura biogénica de las esponjas tuvo un efecto significativo sobre la complejidad del sustrato (prueba de Welch;  $t = 6,022$ ,  $p < 0,001$ ), observándose en los sitios con esponjas los mayores valores (**Figura 15.A**). El índice de complejidad de sustrato en sitios con y sin esponjas fue de  $1,18 \pm 0,06$  (media  $\pm$  DE) y  $1,06 \pm 0,02$ , respectivamente.

Por otra parte, la tasa de desgaste de bloques de yeso, la tasa de sedimentación y el contenido de materia orgánica no varió entre los sitios (prueba de T; yesos:  $t = 1,160$ ,  $p = 0,258$ ; sedimentación:  $t = -1,224$ ,  $p = 0,232$ ; materia orgánica:  $t = 1,041$ ,  $p = 0,308$ ) (**Figura 15.B-D**), lo que sugiere que no hay un efecto perceptible de la estructura biogénica de las esponjas sobre estas variables.

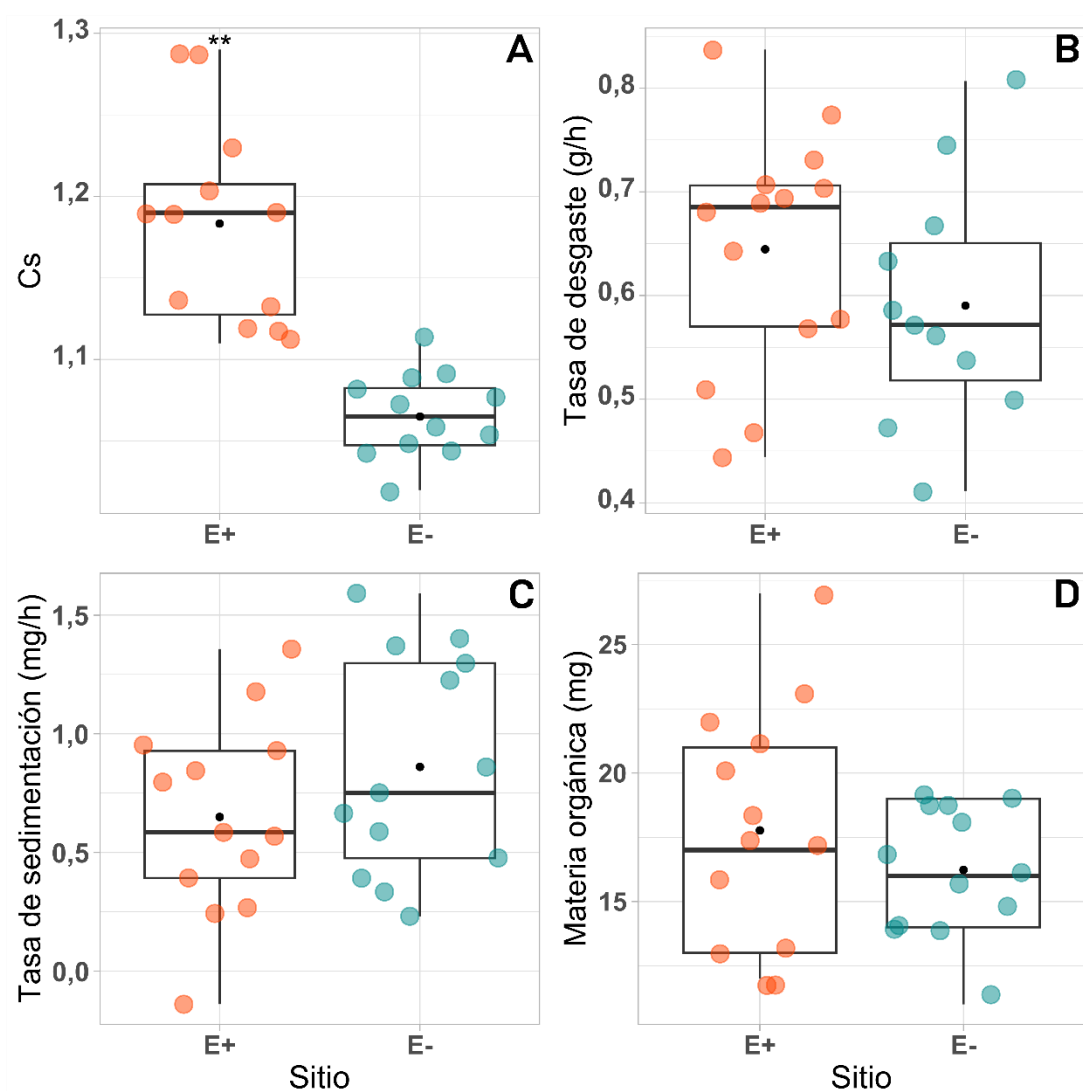


**Figura 15.** Índice de complejidad del sustrato (Cs) (A), Tasa de desgaste de bloques de yeso (B), tasa de sedimentación (C) y contenido de materia orgánica (D) en sitios con esponjas (E+) y sin esponjas (E-). Los bigotes, límite inferior de la caja, línea horizontal central y límite superior de la caja, representan el 1-25-mediana-75-99% de los datos. El círculo negro de la caja indica la media, mientras que los círculos de color naranja (E+) y azul (E-) indican el valor de los índices para cada muestra. \*\* indica diferencias entre los sitios.

#### 4. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

El presente trabajo muestra que las esponjas cumplen un rol como ingenieros ecosistémicos (IE) autogénicos en el mesolitoral de la Bahía de San Antonio (BSA). En este sentido, se observó que la formación de ambientes más heterogéneos por la estructura biogénica de las esponjas sería uno de los mecanismos involucrados. Al aumentar la heterogeneidad del sustrato, se genera mayor disponibilidad de hábitat/refugios en el entorno, lo que se traduce en un aumento en la abundancia total y riqueza de macroinvertebrados asociados. Específicamente, entre los indicadores más destacados del efecto de IE de las esponjas observados en la presente tesina se encuentran: 1) los sitios con esponjas presentan una abundancia de macroinvertebrados asociados seis veces mayor en comparación con los sitios sin esponjas; 2) los sitios con esponjas presentan una riqueza de especies 36% mayor que los sitios sin esponjas; 3) la similitud en los valores de los índices de diversidad entre *H. perlevis* y sus *mimics* evidencia un efecto de la estructura física de las esponjas como hábitat; 4) las irregularidades generadas por la estructura biogénica de las esponjas sobre el sustrato se traducen en una mayor heterogeneidad del hábitat. Contrario a lo esperado, las esponjas no tuvieron un efecto sobre la velocidad de flujo de agua, la tasa de sedimentación o el contenido de materia orgánica del sedimento depositado. A continuación, se discuten de forma detallada los resultados encontrados.

Entre los principales hallazgos de esta tesina, se observó que la abundancia total y riqueza del ensamble de macroinvertebrados es mayor en los sitios con esponjas respecto de los sitios sin esponjas. En los primeros, a su vez, se encontraron diferencias entre la epifauna e infauna que constituye la comunidad asociada. Por lo que, en el mesolitoral de la BSA, la presencia de las esponjas generaría cambios en los patrones de abundancia y diversidad de los macroinvertebrados asociados, en concordancia con la predicción A de esta tesina. Estos resultados se condicen con lo reportado para otros IE intermareales, como las ascidias (Castilla

et al. 2004, Pacheco y Andrade 2020, Rodríguez 2020), bivalvos (Borthagaray y Carranza 2007, Sousa et al. 2009, Bagur et al. 2016, Salas 2018) y poliquetos (Ataide et al. 2014, De Smet et al. 2015, Jones et al. 2018), donde se observan aumentos en la abundancia y/o riqueza de la fauna asociada. Por otra parte, en los sitios con esponjas se observó la menor equitatividad y diversidad de Simpson, otros autores también han observado dicho patrón (Koukouras et al. 1992, Neves y Omena 2003, Gastaldi 2016) y lo atribuyeron a la dominancia de un número reducido de *taxa*. Reforzando esta suposición, en esta tesina se encontró una desproporcionada y gran abundancia de los *taxa* Tanaidomorpha, Cyndroleberididae y *Monocorophium* sp., que forman parte de la epifauna de los sitios con esponjas.

Numerosos estudios dan cuenta de la interacción positiva entre las estructuras biogénicas de los organismos bentónicos y la diversidad de los ensambles asociados (Sebens 1991, Pinn et al. 2008, Donadi et al. 2015, Martinez et al. 2020). En esta tesina, a través de la utilización de estructuras inertes (*mimics*), se puede inferir que el aumento en la cantidad de organismos y riqueza de especies asociadas está dado principalmente por el aumento de sustrato disponible y microhábitats (e.g. superficie, canales y cavidades) que genera la esponja *H. perlevis*. Estos nuevos recursos podrían ser utilizados por otros invertebrados como sustrato para colonizar y/o refugio ante la depredación o condiciones desfavorables, entre otros (Sebens 1991). Se corrobora así la primera hipótesis de trabajo que establece que, mediante su estructura biogénica, las esponjas proveen microhábitats en los que se pueden establecer y/o refugiar diversos macroinvertebrados. En la misma línea, otros estudios en esponjas intermareales y de aguas poco profundas, muestran que la estructura biogénica que generan alberga una comunidad abundante y rica, por lo que contribuyen al mantenimiento -y en algunos casos al aumento- de la diversidad del ensamble bentónico (Koukouras et al. 1996, Çinar et al. 2002, Ribeiro et al. 2003, Abdo 2007, Padua et al. 2013, Ávila y Ortega-Bastida 2015, Gerovasileiou et al. 2016,

Goren et al. 2021). Además, el rol que desempeñan las estructuras biogénicas bentónicas (e.g. esponjas, corales, etc.) cobra aún más importancia en el mantenimiento de la biodiversidad local en ambientes con condiciones físicas estresantes (Bouma et al. 2009, Silliman et al. 2011), como lo son las zonas intermareales. Los resultados de esta tesina también sugieren que el efecto de la estructura biogénica de *H. perlevis* explica en un 36% y 87% los cambios en la riqueza y abundancia, respectivamente, del ensamble de macroinvertebrados asociados, mientras que el 13% y 64% restante puede deberse a otros factores biológicos. Diversos autores reportan resultados similares donde, si bien se observa un efecto de la estructura biogénica sobre la macrofauna asociada, también reconocen la influencia de factores biológicos (Kelaher 2002, Byers et al. 2012, Sueiro et al. 2011, González-Ortiz et al. 2014). Por ejemplo, experimentos realizados con las algas *Durvillaea poha* C.I.Fraser, H.G.Spencer & J.M.Waters, 2012 y *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar, 1873, muestran una mayor abundancia de invertebrados asociados a las algas vivas que en sus respectivos *mimics*. Mondardini (2018) sugiere que además de proveer refugio, las algas vivas presentan una mayor variabilidad estructural y representan una fuente de alimento. Dentro de los factores biológicos, la producción de metabolitos secundarios podría estar ejerciendo un efecto químico sobre la comunidad de macroinvertebrados asociados. Estas sustancias orgánicas liberadas por las esponjas pueden generar rechazo o atracción química en otros organismos (Frith 1976, Selvin y Lipton 2004, Clavico et al. 2006), por lo que la abundancia y composición del ensamble la fauna asociada se vería afectada.

La estructura biogénica de las esponjas, de naturaleza asimétrica, está estrechamente ligada con el concepto de heterogeneidad del hábitat. En el mesolitoral de la BSA los sitios con esponjas presentaron una mayor heterogeneidad que los sitios contiguos sin esponjas. De esta manera, se acepta la segunda hipótesis de trabajo que establece que las esponjas mediante su

estructura altamente variable aportan heterogeneidad al sustrato. Además, se sugiere que esta mayor variabilidad estructural favorece los cambios observados en el ensamble de macroinvertebrados. Estos resultados se condicen con los de otros estudios que señalan una relación positiva entre la heterogeneidad del sustrato y la diversidad (Crooks 2002, Holt et al. 2004, Kovalenko et al. 2012). Un resultado interesante a destacar es la heterogeneidad observada en los sitios sin esponjas, posiblemente dada por los sustratos móviles en el área de estudio (Salas et al. 2016), que presentan pequeños espacios y grietas formados por los cantos rodados, a diferencia de las planicies rocosas lisas (Menge et al. 1985, Archambault y Bourget 1996). Es posible que esta heterogeneidad propia del sustrato explique los elevados valores de diversidad observados en los sitios sin esponjas.

Si bien los sitios con esponjas presentaron una mayor heterogeneidad que los sitios sin esponjas, parece no existir un efecto sobre la velocidad de flujo de agua, tasa de sedimentación y contenido de materia orgánica. Así, se rechaza la tercera hipótesis de esta tesina. Estos resultados contrastan con la extensa bibliografía existente sobre la modificación de flujo de agua y sedimentos por parte de la estructura biogénica de los organismos bentónicos (Koehl 1984, Sebens 1991, Heiss et al. 2000, Callaway 2003, Meadows et al. 2012). Nowell y Jumars (1984) señalan que las estructuras biogénicas sobre el sustrato pueden incrementar o disminuir el movimiento del fluido afectando el transporte de sedimentos. Por ejemplo, en el intermareal de la BSA, los mejillinares de *Brachidontes rodriguezii* aumentan la complejidad de hábitat, modifican el porcentaje de agua contenido en el sedimento, el sedimento retenido y la velocidad de flujo de agua, a causa de su superficie valvar y las matrices complejas que forman (Salas 2018). Dado esto, se esperaba encontrar modificaciones en las variables físicas por parte de las esponjas. Sin embargo, hay que tener en cuenta que la metodología aplicada para realizar la toma de muestras de estas variables no fue la misma, y que posiblemente las esponjas no forman

agregaciones lo suficientemente densas y/o alcanzan un tamaño capaz de generar una modificación. Así pues, también hay que contemplar que los efectos de los IE son contexto-dependientes (Jones y Gutiérrez 2007, Jones et al. 2010). Este es el caso de *Sporobolus alterniflorus*, una especie de pasto costero que se distribuye ampliamente en zonas intermareales de casi todo el mundo, y que generalmente se cataloga como IE (Bortolus et al. 2015, Lu et al. 2022). Sin embargo, en la BSA, Firstater et al. (2016) encontraron que, bajo las condiciones extremas del intermareal, *S. alterniflorus* no alcanza un tamaño suficiente para ejercer modificaciones en las propiedades del sedimento y la biomasa del microfitobentos. En el caso de las esponjas, el no haber encontrado variaciones sobre las variables físicas evaluadas sugiere que no actúan bajo estos mecanismos y que solo producen un efecto como IE mediante el aumento en la heterogeneidad del hábitat. Es posible que las condiciones extremas de la zona intermareal de la BSA, disminuyan u opaquen cualquier posible modificación de las esponjas sobre estas variables. Más aún, el hecho de que en el ensamble de macroinvertebrados asociados a las esponjas predominen organismos de la epifauna, en su mayoría detritívoros, tubícolas y filtradores, puede ser un indicador de que el sedimento cumple un papel importante, aunque quizá no a la escala en la que se lo midió en esta tesina. Tal como propone Bouma et al. (2009), las estructuras de los IE sobre sustrato tienen un mayor efecto sobre la epifauna y, en general, tienden a aumentar la diversidad de esta fracción. De Smet et al. (2015) observa que los arrecifes contruidos por el poliqueto *Lanice conchilega* (Pallas, 1766) tienen un mayor efecto sobre la fracción de la epifauna, ya que es la que se encuentra en relación más cercana con la estructura biogénica. En las esponjas se ha propuesto que anfípodos y otros organismos detritívoros de la epifauna, utilizan el detrito orgánico que se acumula en la superficie y canales internos como alimento o material para construir sus tubos a su vez que mantienen limpia la superficie de las esponjas (Costello y Myers 1987, Neves y Omena 2003). Por lo que una situación similar podría

estar ocurriendo con los macroinvertebrados asociados a las esponjas en el mesolitoral de la BSA.

Cuando se menciona el concepto de ingeniería ecosistémica, normalmente las esponjas no se consideran como organismos ingenieros (Berke 2010, Gutierrez et al, 2011, Meadows et al. 2012, Romero et al. 2015). Sin embargo, lo observado por Gastaldi (2016) y en este trabajo permite afirmar que, en el mesolitoral de la BSA, las esponjas, en especial *H. perlevis* (esponja que conformó cerca del 100% de las esponjas muestreadas), cumplen un rol como IE autogénicos. Además, parecen cumplir un rol como proveedoras de refugio a los estadios más vulnerables de los ciclos de vida de los organismos asociados, ya que se encontraron juveniles de varios *taxa* e individuos con huevos en la superficie externa e interna (dentro de los canales y fístulas) de las esponjas.

Este trabajo, además, representa el primer reporte del *taxa* Ostracoda como uno de los más abundantes en el ensamble asociado a esponjas, y el primer registro de la familia Cylindroleberididae habitando a *H. perlevis*. Por otro lado, es muy interesante pensar en la complejidad del sustrato generada por *H. perlevis*, ya que en la BSA es la esponja que más ampliamente se distribuye en el mesolitoral e infralitoral (Gastaldi et al. 2018) e incluso es la única especie de esponja presente en ciertas zonas de la bahía (Losada y Gastaldi, datos sin publicar). Es tan abundante, que se pueden llegar a observar “campos de *H. perlevis*” (observación personal) en verano y otoño, cuando alcanza su máximo crecimiento (Gastaldi 2016, Marelló 2021). Por ello se hipotetiza que el efecto que genera como IE se daría todo el año, si bien tendría una mayor intensidad en verano y otoño. Así pues, a futuro se podría evaluar el efecto de las esponjas como IE, utilizando una escala espacial mayor a la de esta tesina y teniendo en cuenta la variación temporal en su crecimiento. También sería importante estudiar el efecto de los metabolitos secundarios que liberan las esponjas sobre la macrofauna asociada,

para discernir posibles efectos sobre el ensamble que no estén relacionados con la estructura biogénica. Tal como propone Skilleter et al. (2005) se podrían realizar experimentos *in situ* utilizando *mimics* que contengan geles con extractos orgánicos de esponjas a una concentración natural, capaces de liberar los metabolitos secundarios al medio. Por último, se recomienda para futuros estudios modificar la metodología aplicada al realizar las mediciones de la velocidad de flujo de agua y tasa de sedimentación, para descartar posibles sesgos debido a los artefactos e incorporar la evaluación de otras variables, como la granulometría del sedimento y la concentración de partículas suspendidas en el agua, ya que los resultados biológicos indican que posiblemente sí hay un efecto de la estructura biogénica.

Finalmente, los resultados obtenidos en la presente tesina muestran que las esponjas actúan como IE de la siguiente forma: 1) con su presencia agregan una complejidad estructural al ambiente; 2) aumentando los microhábitats/refugios disponibles y la heterogeneidad del sustrato; lo que provoca, 3) un aumento en la abundancia de organismos y riqueza de especies de macroinvertebrados que ocupan estos espacios (**Figura 16**). Así, en la zona mesolitoral, las esponjas resultan organismos importantes para mantener la diversidad de estos ambientes, ya que además de proveer diversos microhábitats, representan un sustrato disponible en una zona que de por sí se encuentra constantemente expuesta a un alto estrés ambiental y biológico (e.g. competencia, predación).

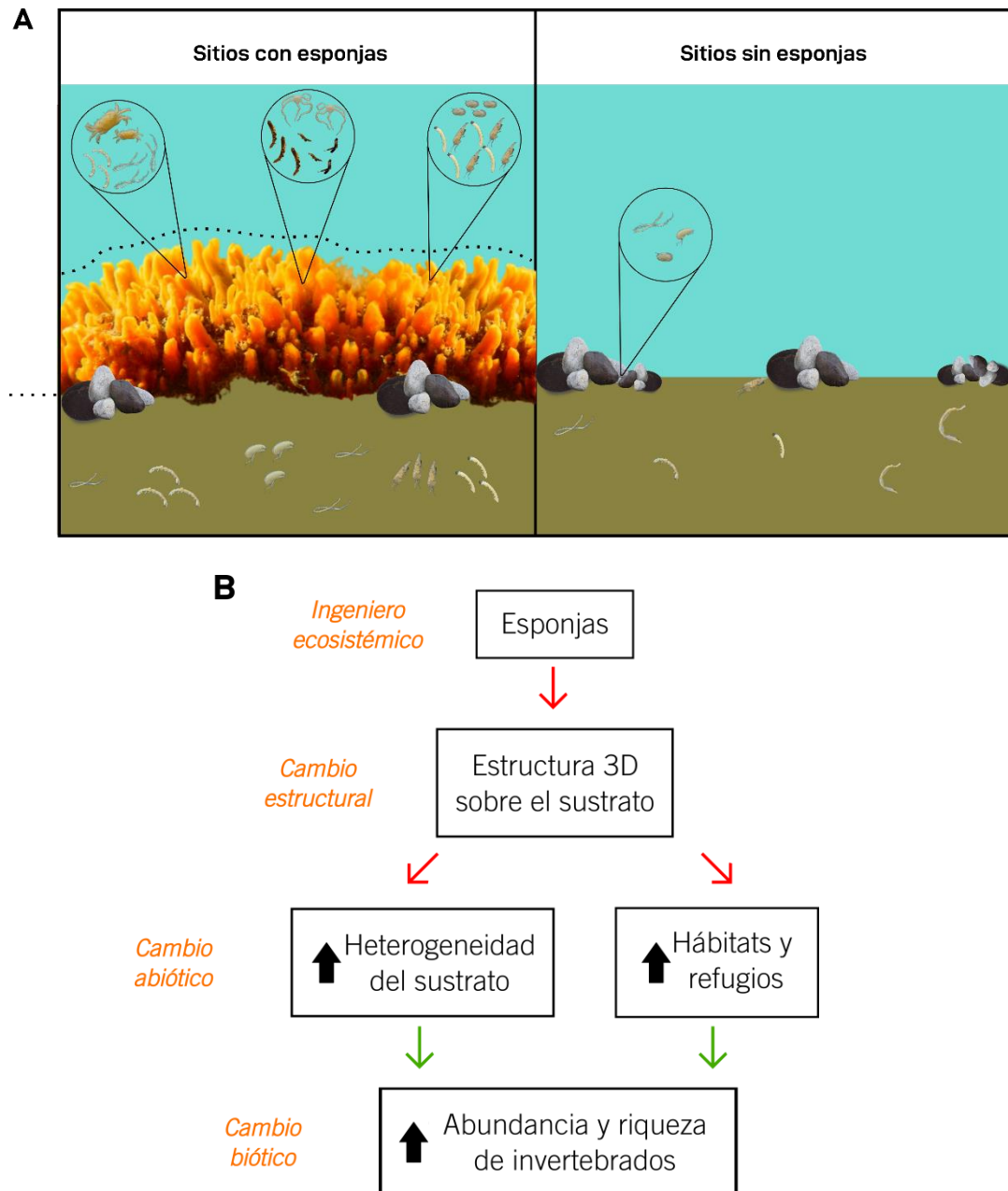


**Figura 16.** Resumen gráfico (A) y mapa conceptual del proceso (flechas rojas) y efecto (flechas verdes) de la ingeniería ecosistémica ejercida por las esponjas en el mesolitoral de la Bahía de San Antonio (B).

## 5. BIBLIOGRAFÍA

**Abdo DA (2007)** Endofauna differences between two temperate marine sponges (Demospongiae; Haplosclerida; Chalinidae) from southwest Australia. *Marine Biology* 152: 845–854.

**Abelson A, Miloh T, Loya Y (1993)** Flow patterns induced by substrata and body morphologies of benthic organisms, and their roles in determining availability of food particles. *Limnology and Oceanography* 38 (6): 1116–1124.

**Ackers RG, Moss D, Picton BE, Stone SMK, Morrow CC (2007)** Sponges of the British Isles (Sponge V), 1992 [edition reset with modifications]. Marine Conservation Society/Ulster Museum, Belfast: 1–175.

**Addino MS, Montemayor DI, Escapa M, Alvarez MF, Valiñas MS, et al. (2015)** Effect of *Spartina alterniflora* Loisel, 1807 on growth of the stout razor clam *Tagelus plebeius* (Lightfoot, 1786) in a SW Atlantic estuary. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 463: 135–142.

**Archambault P, Bourget E (1996)** Scales of coastal heterogeneity and benthic intertidal species richness, diversity and abundance. *Marine Ecology Progress Series* 136: 111–121.

**Ataide MB, Venekey V, Filho JSR, Santos PJP dos (2014)** Sandy reefs of *Sabellaria wilsoni* (Polychaeta: Sabellariidae) as ecosystem engineers for meiofauna in the Amazon coastal region, Brazil. *Marine Biodiversity* 44: 403–413.

**Ávila E, Ortega-Bastida AL (2015)** Influence of habitat and host morphology on macrofaunal assemblages associated with the sponge *Halichondria melanadocia* in an estuarine system of the southern Gulf of Mexico. *Marine Ecology* 36 (4): 1345–1353.

- Bagur M, Gutiérrez JL, Arribas LP, Palomo MG (2016)** Complementary influences of co-occurring physical ecosystem engineers on species richness: insights from a Patagonian rocky shore. *Biodiversity and Conservation* 25: 2787–2802.
- Bell JJ (2008)** The functional roles of marine sponges. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 79 (3): 341–353.
- Berke SK (2010)** Functional groups of ecosystem engineers: a proposed classification with comments on current issues. *Integrative and Comparative Biology* 50 (2): 147–157.
- Bertness MD, Leonard GH, Levine JM, Schmidt PR, Ingraham AO (1999)** Testing the relative contribution of positive and negative interactions in rocky intertidal communities. *Ecology* 80 (8): 2711–2726.
- Borthagaray AI, Carranza A (2007)** Mussels as ecosystem engineers: their contribution to species richness in a rocky littoral community. *Acta Oecologica* 31 (3): 243–250.
- Bortolus A, Carlton JT, Schwindt E (2015)** Reimagining South American coasts: unveiling the hidden invasion history of an iconic ecological engineer. *Diversity and Distributions* 21 (11): 1267–1283.
- Bouma TJ, Olenin S, Reise K, Ysebaert T (2009)** Ecosystem engineering and biodiversity in coastal sediments: posing hypotheses. *Helgoland Marine Research* 63 (1): 95–106.
- Boury-Esnault N, Rützler K (1997)** Thesaurus of sponge morphology. *Smithsonian Contributions to Zoology* 596.
- Bruno JF, Stachowicz JJ, Bertness MD (2003)** Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution* 18 (3): 119–125.
- Bruschetti M (2019)** Role of reef-building, ecosystem engineering polychaetes in shallow water ecosystems. *Diversity* 11 (9): 168.

- Buckland ST, Magurran AE, Green RE, Fewster RM (2005)** Monitoring change in biodiversity through composite indices. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 360 (1454): 243–254.
- Byers JE, Gribben PE, Yeager C, Sotka EE (2012)** Impacts of an abundant introduced ecosystem engineer within mudflats of the southeastern US coast. *Biological Invasions* 14: 2587–2600.
- Callaway R (2003)** Long-term effects of imitation polychaete tubes on benthic fauna: they anchor *Mytilus edulis* (L.) banks. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 283 (1–2): 115–132.
- Campanino FM, English PA, Layman CA, Archer SK (2023)** Sponge Presence Increases the Diversity and Abundance of Fish and Invertebrates in a Subtropical Seagrass Bed. *Estuaries and Coasts*: 1–12.
- Carbone ME, Perillo GME, Piccolo MC (2007)** Dinámica morfológica de los ambientes costeros de Bahía San Antonio Oeste, provincia de Rio Negro. *Geoacta* 32 (12): 83–91.
- Castilla JC, Lagos NA, Cerda M (2004)** Marine ecosystem engineering by the alien ascidian *Pyura praeputialis* on a mid-intertidal rocky shore. *Marine Ecology Progress Series* 268: 119–130.
- Çinar ME, Katagan T, Ergen Z, Sezgin M (2002)** Zoobenthos-inhabiting *Sarcotragus muscarum* (Porifera: Demospongiae) from the Aegean Sea. *Hydrobiologia* 482: 107–117.
- Clavico EEG, Muricy G, Da Gama BAP, Batista D, Ventura CRR, Pereira RC (2006)** Ecological roles of natural products from the marine sponge *Geodia corticostylifera*. *Marine Biology* 148: 479–488.

- Commito JA, Celano EA, Celico HJ, Como S, Johnson CP (2005)** Mussels matter: postlarval dispersal dynamics altered by a spatially complex ecosystem engineer. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 316 (2): 133–147.
- Connell JH (1978)** Diversity in tropical rain forests and coral reefs: high diversity of trees and corals is maintained only in a nonequilibrium state. *Science* 199 (4335): 1302–1310.
- Costello MJ, Myers AA (1987)** Amphipod fauna of the sponges *Halichondria panicea* and *Hymeniacidon perleve* in Lough Hyne, Ireland. *Marine Ecology Progress Series* 41: 115–121.
- Crooks JA (2002)** Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers. *Oikos* 97 (2): 153–166.
- Cuartas EI (1992)** Poríferos intermareales de San Antonio Oeste, Provincia de Río Negro, Argentina (Porifera: Demospongiae). *Neotropica* 38: 111–118.
- Daleo P, Escapa M, Alberti J, Iribarne O (2006)** Negative effects of an autogenic ecosystem engineer: interactions between coralline turf and an ephemeral green alga. *Marine Ecology Progress Series* 315: 67–73.
- Daly AJ, Baetens JM, De Baets B (2018)** Ecological diversity: measuring the unmeasurable. *Mathematics* 6 (7): 119.
- De Smet B, D'Hondt AS, Verhelst P, Fournier J, Godet L, et al. (2015)** Biogenic reefs affect multiple components of intertidal soft-bottom benthic assemblages: the *Lanice conchilega* case study. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 152: 44–55.
- Diaz MC, Smith KP, Rützler K (2004)** Sponge species richness and abundance as indicators of mangrove epibenthic community health. *Atoll Research Bulletin* N° 518.
- Donadi S, Heide T van der, Piersma T, Zee EM van der, Weerman EJ, et al. (2015)** Multi-scale habitat modification by coexisting ecosystem engineers drives spatial separation of macrobenthic functional groups. *Oikos* 124 (11): 1502–1510.

**Erpenbeck D, Van Soest RW (2002)** Family Halichondriidae Gray, 1867. En Hooper JNA. & van Soest RWM. (ed) *Systema Porifera. A guide to the classification of sponges*. Kluwer Academic/ Plenum Publishers: New York, Boston, Dordrecht, London, Moscow, pp 787–816.

**Fiore CL, Jutte PC (2010)** Characterization of macrofaunal assemblages associated with sponges and tunicates collected off the southeastern United States. *Invertebrate Biology* 129 (2): 105–120.

**Firstater FN, Narvarte M, Alvarez MF, Fanjul ME, Iribarne OO (2016)** Cordgrass canopy elicits weak effects on sediment properties and microphytobenthic abundance in a harsh environment. *Marine Ecology Progress Series* 550: 101–110.

**Fox J, Weisberg S, Price B, Adler D, Bates D, et al. (2019)** car: Companion to Applied Regression. R package version 3.0-2. <https://CRAN.R-project.org/package=car>

**Friedman A, Pizarro O, Williams SB, Johnson-Roberson M (2012)** Multi-scale measures of rugosity, slope and aspect from benthic stereo image reconstructions. *PloS one* 7 (12): e50440.

**Frith DW (1976)** Animals associated with sponges at North Hayling, Hampshire. *Zoological Journal of the Linnean Society* 58 (4): 353–362.

**Gallucci F, Christofolletti RA, Fonseca G, Dias GM (2020)** The effects of habitat heterogeneity at distinct spatial scales on hard-bottom-associated communities. *Diversity* 12 (1): 39.

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

**Gastaldi M, Firstater FN, Narvarte MA, Daleo P (2017)** Context-dependent interaction between an intertidal sponge and a green macroalga in a variable temperate Patagonian bay. *Marine Ecology Progress Series* 581: 21–32.

- Gastaldi M, De Paula TS, Narvarte MA, Lôbo-Hajdu G, Hajdu E (2018)** Marine sponges (Porifera) from the Bahía San Antonio (North Patagonian Gulfs, Argentina), with additions to the phylogeography of the widely distributed *Cliona* aff. *celata* and *Hymeniacidon perlevis*, and the description of two new species. *Marine Biology Research* 14 (7): 682–716.
- Gerovasileiou V, Chintiroglou CC, Konstantinou D, Voultsiadou E (2016)** Sponges as “living hotels” in Mediterranean marine caves. *Scientia Marina* 80 (3): 279–289.
- González-Ortiz V, Alcazar P, Vergara JJ, Pérez-Lloréns JL, Brun FG (2014)** Effects of two antagonistic ecosystem engineers on infaunal diversity. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 139: 20–26.
- Goren L, Idan T, Shefer S, Ilan M (2021)** Macrofauna inhabiting massive demosponges from shallow and mesophotic habitats along the Israeli Mediterranean coast. *Frontiers in Marine Science* 7: 612779.
- Gutiérrez JL, Jones CG (2008)** Ecosystem engineers. En: *Encyclopedia of Life Sciences (ELS)*. John Wiley & Sons, Ltd: Chichester.
- Gutiérrez JL, Jones CG, Byers JE, Arkema KK, Berkenbusch K, et al. (2011)** Physical ecosystem engineers and the functioning of estuaries and coasts. *Treatise on Estuarine and Coastal Science*: 53–81.
- Hastings A, Byers JE, Crooks JA, Cuddington K, Jones CG, et al. (2007)** Ecosystem engineering in space and time. *Ecology Letters* 10 (2): 153–164.
- Heiss WM, Smith AM, Probert PK (2000)** Influence of the small intertidal seagrass *Zostera novazelandica* on linear water flow and sediment texture. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 34: 4, 689–694.

- Holt AR, Warren PH, Gaston KJ (2004)** The importance of habitat heterogeneity, biotic interactions and dispersal in abundance-occupancy relationships. *Journal of Animal Ecology*: 841–851.
- Jokiel PL, Morrissey JI (1993)** Water motion on coral reefs: evaluation of the 'clod card' technique. *Marine Ecology Progress Series*: 175–181.
- Jones CG, Lawton JH, Shachak M (1994)** Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*: 373–386.
- Jones CG, Lawton JH, Shachak M (1997)** Ecosystem engineering by organisms: why semantics matters. *Trends in Ecology and Evolution* 12 (7): 275.
- Jones CG, Gutiérrez JL (2007)** On the purpose, meaning, and usage of the physical ecosystem engineering concept. En: Cuddington, K., Byers, J. E., Wilson, W. G., Hastings, A. (ed), *Ecosystem Engineers: Plants to Protists*. Academic Press, New York, NY, USA, pp 3–24.
- Jones CG, Gutiérrez JL, Byers JE, Crooks JA, Lambrinos JG, Talley TS (2010)** A framework for understanding physical ecosystem engineering by organisms. *Oikos* 119 (12): 1862–1869.
- Jones AG, Dubois SF, Desroy N, Fournier J (2018)** Interplay between abiotic factors and species assemblages mediated by the ecosystem engineer *Sabellaria alveolata* (Annelida: Polychaeta). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 200: 1–18.
- Kelaker BP (2002)** Influence of physical characteristics of coralline turf on associated macrofaunal assemblages. *Marine Ecology Progress Series* 232: 141–148.
- Koehl MAR (1984)** How do benthic organisms withstand moving water? *American Zoologist* 24 (1): 57–70.

- Koukouras A, Russo A, Voultsiadou-Koukoura E, Dounas C, Chintiroglou C (1992)** Relationship of sponge macrofauna with the morphology of their hosts in the North Aegean Sea. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie* 77 (4): 609–619.
- Koukouras A, Russo A, Voultsiadou-Koukoura E, Arvanitidis C, Stefanidou D (1996)** Macrofauna associated with sponge species of different morphology. *Marine Ecology* 17 (4): 569–582.
- Kovalenko KE, Thomaz SM, Warfe DM (2012)** Habitat complexity: approaches and future directions. *Hydrobiologia* 685: 1–17.
- Kruskal WH, Wallis WA (1952)** Use of ranks in one-criterion variance analysis. *Journal of the American statistical Association* 47 (260): 583–621.
- López E, Britayev TA, Martin D, San Martín G (2001)** New symbiotic associations involving Syllidae (Annelida: Polychaeta), with taxonomic and biological remarks on *Pionosyllis magnifica* and *Syllis* cf. *armillaris*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 81 (3): 399–409.
- Lu K, Han G, Wu H (2022)** Effects of *Spartina alterniflora* invasion on the benthic invertebrate community in intertidal wetlands. *Ecosphere* 13 (3): e3963.
- Magurran AE (2004)** Measuring Biological Diversity. Blackwell Science, Oxford.
- Magurran AE, McGill BJ (2011)** Biological Diversity: Frontiers in Measurement Assessment. Oxford University Press, New York.
- Mahaut ML, Basuyaux O, Baudinière E, Chataignier C, Pain J, Caplat C (2013)** The porifera *Hymeniacidon perlevis* (Montagu, 1818) as a bioindicator for water quality monitoring. *Environmental Science and Pollution Research* 20: 2984–2992.

**Marello BM (2021)** Controles top-down y bottom-up sobre el crecimiento de la esponja *Hymeniacidon perlevis* en la Bahía de San Antonio, Patagonia Argentina (tesis de grado). Escuela Superior de Ciencias Marinas. Universidad Nacional del Comahue.

**Martinez LE, Bazterrica MC, Hidalgo FJ (2020)** Influence of complexity and habitat heterogeneity on macrofaunal assemblages provided by an invasive ecosystem engineer in Mar Chiquita coastal lagoon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 246: 107038.

**Mathis KA, Bronstein JL (2020)** Our current understanding of commensalism. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 51: 167–189.

**McAfee D, Bishop MJ, Yu TN, Williams GA (2018)** Structural traits dictate abiotic stress amelioration by intertidal oysters. *Functional Ecology* 32 (12): 2666–2677.

**Meadows PS, Meadows A, Murray JM (2012)** Biological modifiers of marine benthic seascapes: Their role as ecosystem engineers. *Geomorphology* 157: 31–48.

**Mendiburu F de, Yaseen M (2021)** *Agricolae: Statistical Procedures for Agricultural Research* 2020. R package version: 1– 0. [http://CRAN.R-project.org/package= agricolae](http://CRAN.R-project.org/package=agricolae)

**Menge BA, Lubchenco J, Ashkenas LR (1985)** Diversity, heterogeneity and consumer pressure in a tropical rocky intertidal community. *Oecologia* 65: 394–405.

**Mondardini L (2018)** Effect of earthquake and storm disturbances on bull kelp (*Durvillaea* spp.) and analyses of holdfast invertebrate communities (master thesis). School of Biological Sciences. University of Canterbury. New Zealand.

**Neves G, Omena E (2003)** Influence of sponge morphology on the composition of the polychaete associated fauna from Rocas Atoll, northeast Brazil. *Coral Reefs* 22: 123–129.

**Nowell ARM, Jumars PA (1984)** Flow environments of aquatic benthos. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15 (1): 303–328.

**Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P, et al. (2020)** Package “vegan”  
 Title Community Ecology Package Version 2.5-6. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>

**Pacheco AS, Andrade DG (2020)** Decline of a non-native ecosystem engineer and its replacement with a native on rocky shores: effects on the diversity and structure of benthic communities. *Marine Biodiversity* 50 (1): 2.

**Padua A, Lanna E, Klautau M (2013)** Macrofauna inhabiting the sponge *Paraleucilla magna* (Porifera: Calcarea) in Rio de Janeiro, Brazil. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 93 (4): 889–898.

**Paine RT (1966)** Food web complexity and species diversity. *The American Naturalist* 100 (910): 65–75.

**Papatheodoulou M, Jimenez C, Petrou A, Thasitis I (2019)** Endobiotic communities of marine sponges in Cyprus (Levantine Sea). *Heliyon* 5 (3): e01392.

**Pereyra PJ, Barra P de la, Saad JF, Gastaldi M, Arcángel AE, et al. (2021)** Unravelling facilitation among introduced species, a mechanistic approach. *Biological Invasions* 23 (11): 3483–3496.

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

**Pinn EH, Thompson RC, Hawkins SJ (2008)** Piddocks (Mollusca: Bivalvia: Pholadidae) increase topographical complexity and species diversity in the intertidal. *Marine Ecology Progress Series* 355: 173–182.

**R Core Team (2022)** R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>

**Ribeiro SM, Omena EP, Muricy G (2003)** Macrofauna associated to *Mycale microsigmatosa* (Porifera, Demospongiae) in Rio de Janeiro state, SE Brazil. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 57 (5–6): 951–959.

**Rodríguez EA (2020)** Macrofauna Epibionte de la ascidia solitaria *Styela clava* (Herman, 1881) en el Golfo San Matías (tesis de grado). Escuela Superior de Ciencias Marinas. Universidad Nacional del Comahue.

**Romero GQ, Gonçalves-Souza T, Vieira C, Koricheva J (2015)** Ecosystem engineering effects on species diversity across ecosystems: a meta-analysis. *Biological Reviews* 90 (3): 877–890.

**Salas MC, Defeo O, Narvarte M (2016)** Attachment features of mytilids in ecosystems with mobile substrate: *Brachidontes rodriguezii* in San Antonio Bay (Patagonia, Argentina). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 96 (7): 1449–1456.

**Salas MC (2018)** Evaluación del mejillín *Brachidontes rodriguezii* como modificador del hábitat en ambientes intermareales de sustrato móvil y efectos sobre la estructura comunitaria asociada (tesis doctoral). Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Universidad Nacional de Córdoba. Córdoba, Argentina.

**Saleh A (1993)** Soil roughness measurement: chain method. *Journal of Soils and Water Conservation* 48 (6): 527–529.

**Schejter L, Chiesa IL, Doti BL, Bremec C (2012)** *Mycale (Aegogropila) magellanica* (Porifera: Demospongiae) in the southwestern Atlantic Ocean: endobiotic fauna and new distributional information. *Scientia Marina* 76 (4): 753–761.

**Schiaparelli S, Albertelli G, Cattaneo-Vietti R (2003)** The epibiotic assembly on the sponge *Haliclona dancoi* (Topsent, 1901) at Terra Nova Bay (Antarctica, Ross Sea). *Polar Biology* 26 (5): 342–347.

- Schiel DR, Wood SA, Dunmore RA, Taylor DI (2006)** Sediment on rocky intertidal reefs: effects on early post-settlement stages of habitat-forming seaweeds. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 331 (2): 158–172.
- Schwindt E, López Gappa J, Raffo MP, Tatián M, Bortolus A, et al. (2014)** Marine fouling invasions in ports of Patagonia (Argentina) with implications for legislation and monitoring programs. *Marine Environmental Research* 99: 60–68.
- Sebens KP (1991)** Habitat structure and community dynamics in marine benthic systems. En: Bell, S.S., McCoy, E.D., Mushinsky, H.R. (ed) *Habitat Structure: The Physical Arrangement of Objects in Space*. Chapman and Hall, New York, pp 211–224.
- Selvin J, Lipton AP (2004)** Biopotentials of secondary metabolites isolated from marine sponges. *Hydrobiologia* 513: 231–238.
- Silliman BR, Bertness MD, Altieri AH, Griffin JN, Bazterrica MC, et al. (2011)** Whole-community facilitation regulates biodiversity on Patagonian rocky shores. *PLoS One* 6 (10): e24502.
- Sivadas SK, Redij A, Sagare P, Thakur N, Ingole BS (2014)** Temporal variation in macroinvertebrates associated with intertidal sponge *Ircinia fusca* (Carter 1880) from Ratnagiri, West coast, India. *Indian Journal of Geo-Marine Sciences* 43 (6): 921–926.
- Skilleter GA, Russell BD, Degnan BM, Garson MJ (2005)** Living in a potentially toxic environment: comparisons of endofauna in two congeneric sponges from the Great Barrier Reef. *Marine Ecology Progress Series* 304: 67–75.
- Sousa R, Gutiérrez JL, Aldridge DC (2009)** Non-indigenous invasive bivalves as ecosystem engineers. *Biological Invasions* 11: 2367–2385.
- Stachowicz JJ (2001)** Mutualism, facilitation, and the structure of ecological communities: positive interactions play a critical, but underappreciated, role in ecological communities by

reducing physical or biotic stresses in existing habitats and by creating new habitats on which many species depend. *Bioscience* 51 (3): 235–246.

**Sueiro MC, Bortolus A, Schwindt E (2011)** Habitat complexity and community composition: relationships between different ecosystem engineers and the associated macroinvertebrate assemblages. *Helgoland Marine Research* 65 (4): 467–477.

**Turner TL (2020)** The marine sponge *Hymeniacidon perlevis* is a globally-distributed exotic species. *Aquatic Invasions* 15 (4): 542–561.

**Turon X, Codina M, Tarjuelo I, Uriz MJ, Becerro MA (2000)** Mass recruitment of *Ophiothrix fragilis* (Ophiuroidea) on sponges: settlement patterns and post-settlement dynamics. *Marine Ecology Progress Series* 200: 201–212.

**Ulrich I, Anger K, Schöttler U (1995)** Tube-building in two epifaunal amphipod species, *Corophium insidiosum* and *Jassa falcata*. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 49: 393–398.

**Wang YI, Naumann U, Wright ST, Warton DI (2012)** mvabund—an R package for model-based analysis of multivariate abundance data. *Methods in Ecology and Evolution* 3 (3): 471–474. <https://cran.r-project.org/web/packages/mvabund/mvabund.pdf>

**Warton DI, Foster SD, De’ath G, Stoklosa J, Dunstan PK (2015)** Model-based thinking for community ecology. *Plant Ecology* 216: 669–682.

**Welch BL (1951)** On the comparison of several mean values: an alternative approach. *Biometrika* 38 (3/4): 330–336.

**Wickham H, Chang W, Wickham MH (2016)** Package ‘ggplot2.’ Create elegant data visualisations using the grammar of graphics Version 2(1): 1–189. <https://ggplot2.tidyverse.org>

**WoRMS Editorial Board (2023)** World Register of Marine Species. <https://www.marinespecies.org>

**Wright JT, Gribben PE (2017)** Disturbance-mediated facilitation by an intertidal ecosystem engineer. *Ecology* 98 (9): 2425–2436.

**Wulff JL (2006)** Ecological interactions of marine sponges. *Canadian Journal of Zoology* 84 (2): 146–166.

**Zar JH (1999)** Biostatistical Analysis. Pearson Education India, 4th edn. Prentice-Hall, New Jersey.

## ANEXO

### GLOSARIO

Terminología utilizada para la descripción morfológica de las esponjas. La confección de este glosario se basó en los trabajos de Boury-Esnault & Rützler (1997) y Ackers et al. (2007).

**Incrustante.** Forma delgada y laminar que recubre el sustrato. **(Figura A1.A)**

**Masiva.** Estructura grande y compacta sin forma definida. **(Figura A1.B-C)**

**Suave.** Cede a la presión, se desgarra fácilmente.

**Papilada.** Con tubos huecos en forma de cinta de no más de 5mm de longitud. **(Figura A1.D)**

**Uniforme.** El perfil de la superficie presenta líneas suaves, sin irregularidades marcadas. **(Figura A1.E)**

**Irregular.** Opuesto a lo anterior. **(Figura A1.F)**

**Irregular con pliegues.** En algunas partes la superficie se pliega sobre sí misma. **(Figura A1.G)**

**Digitiforme.** Profundamente dividido, protuberancias en forma de dedo que surgen de la masa basal. **(Figura A1.H)**

**Ramificaciones.** Largas, en forma de flecos. Son procesos que salen desde la superficie que pueden ramificarse y/o anastomosarse. **(Figura A1.I)**

**Fistula.** Protuberancia en forma de tubo que se proyecta desde la superficie de las esponja. **(Figura A1.J)**

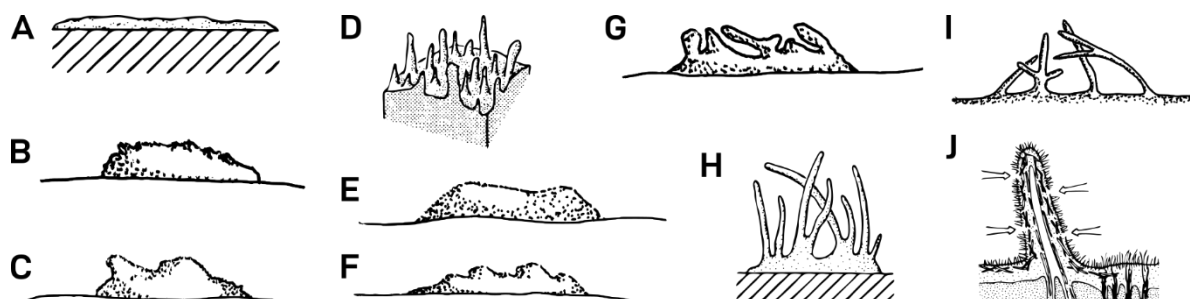


**Figura A1.** Caracteres morfológicos utilizados en la descripción de esponjas. Incrustante (A), masiva (B, C), papilada (D), uniforme (E), irregular (F), irregular con pliegues (H), digitiforme (I) y fistula (J). Imágenes tomadas de Boury-Esnault & Rützler (1997) y Ackers et al. (2007).

**Tabla A1.** Resultados de los ANOVAs de una vía aplicados a la abundancia total, riqueza, equitatividad de Simpson y diversidad de Simpson del ensamble de macroinvertebrados asociados a los distintos sitios, en el experimento de remoción. EE: epifauna de sitios con esponjas, IE: infauna de sitios con esponjas, ISE: infauna de sitios sin esponjas.

| Variable                 | F     | gl | p       | Prueba Tukey  |
|--------------------------|-------|----|---------|---------------|
| Log (Abundancia total)   | 3,542 | 2  | 0,045   | EE > IE > ISE |
| Log (Riqueza)            | 0,273 | 2  | 0,763   | –             |
| Equitatividad de Simpson | 22,87 | 2  | < 0,001 | IE = ISE > EE |
| Inversa de Simpson       | 25,49 | 2  | < 0,001 | IE = ISE > EE |

**Tabla A2.** Resultados de las pruebas estadísticas aplicadas a la abundancia total, riqueza, equitatividad de Simpson y diversidad de Simpson del ensamble de macroinvertebrados asociados a los distintos sitios, en el experimento con *mimics*. EM: epifauna e IM: infauna de sitios con *mimics*, EE: epifauna e IE: infauna de sitios con esponjas, IC: infauna del sitio control, ICA: infauna del control de artefacto.

| Variable                 | Test                   | Estadístico | gl | p       | Prueba Tukey                 |
|--------------------------|------------------------|-------------|----|---------|------------------------------|
| Log (Abundancia total)   | ANOVA de una vía       | F: 7,522    | 5  | < 0,001 | EE > IE = IC > ICA > EM > IM |
| Riqueza                  | ANOVA de una vía       | F: 4,911    | 5  | < 0,001 | EE = IE = IC > IM = ICA > EM |
| Equitatividad de Simpson | Test de Kruskal-Wallis | H: 19,21    | 5  | < 0,001 | IM > IC = ICA > IE > EM > EE |
| Inversa de Simpson       | ANOVA de una vía       | F: 37,181   | 5  | < 0,001 | IM > IC = ICA > IE > EM > EE |

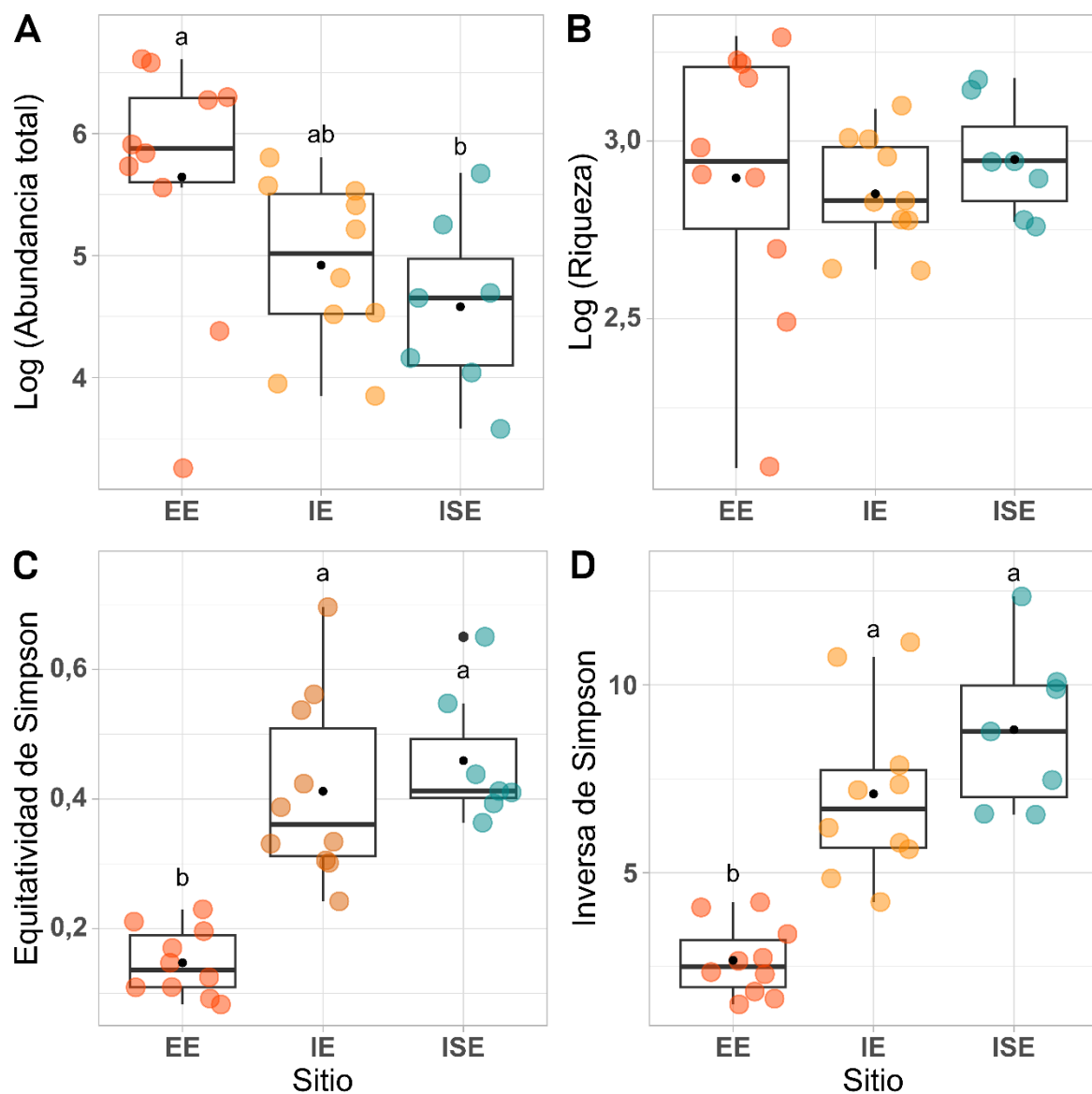


**Figura A2.** Abundancia total (A), Riqueza (B), Equitatividad de Simpson (C) y Diversidad de Simpson (D) del ensamble de macroinvertebrados asociados a los distintos sitios (EE: epifauna e IE: infauna de sitios con esponjas, ISE: infauna de los sitios sin esponjas). Los bigotes, límite inferior de la caja, línea horizontal central y límite superior de la caja, representan el 1-25-mediana-75-99% de los datos. El círculo negro de la caja indica la media, mientras que los círculos de color indican el valor de los índices para cada sitio. Las letras indican diferencias significativas entre los sitios (Prueba Tukey;  $p < 0,05$ ).

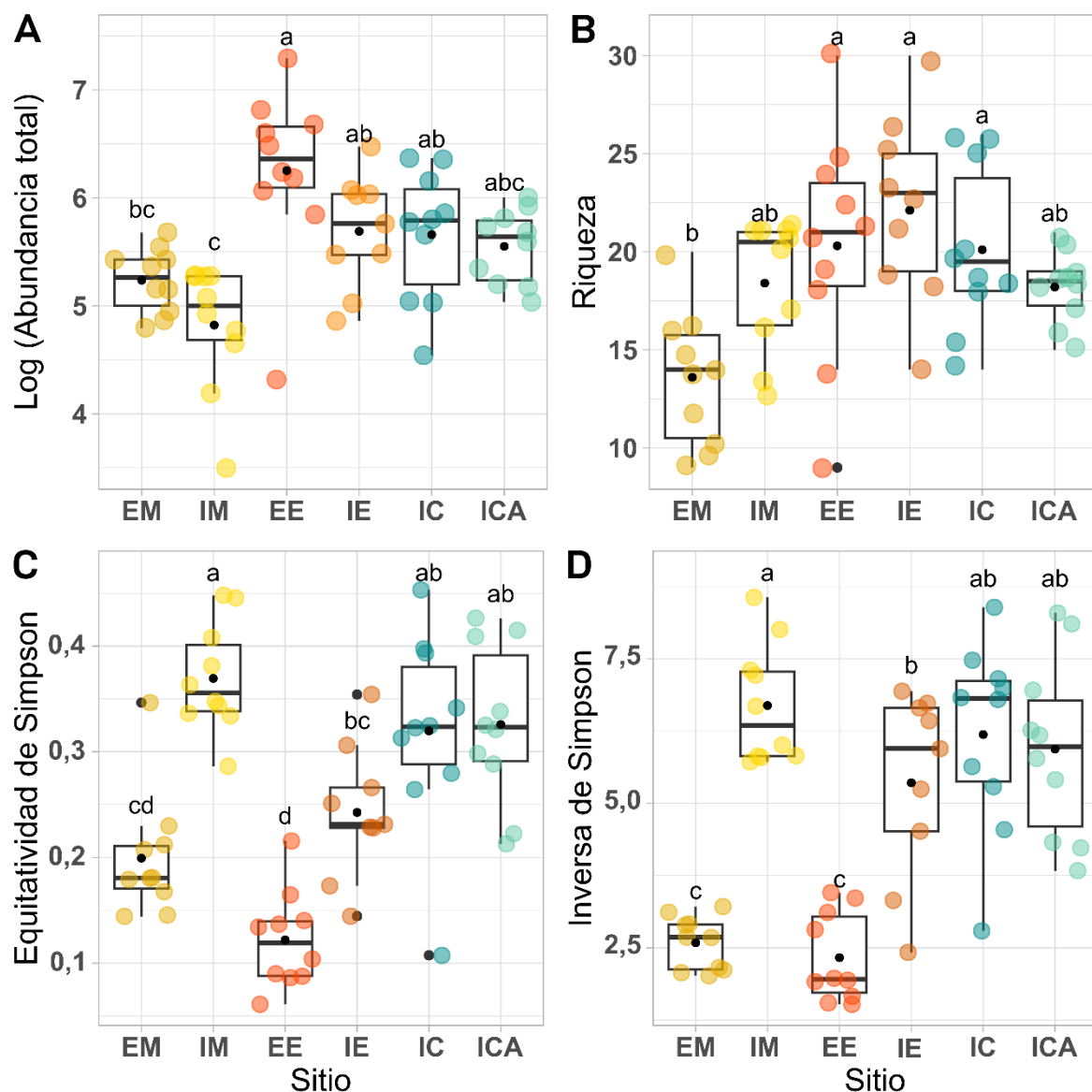


**Figura A3.** Abundancia total (A), Riqueza (B), Equitatividad de Simpson (C) y Diversidad de Simpson (D) del ensamble de macroinvertebrados a los distintos sitios (EM: epifauna e IM: infauna de sitios con *mimics*, EE: epifauna e IE: infauna de sitios con esponjas, IC: infauna del sitio control, ICA: infauna del control de artefacto). Los bigotes, límite inferior de la caja, línea horizontal central y límite superior de la caja, representan el 1-25-mediana-75-99% de los datos. El círculo negro de la caja indica la media, mientras que los círculos coloreados indican el valor de los índices para cada sitio. Las letras indican diferencias significativas entre los sitios (Prueba Tukey;  $p < 0,05$ ).