



Facultad de Ciencias
Universidad de la República

TESINA DE GRADO

DISTRIBUCIÓN VERTICAL Y TRANSVERSAL DE GREMIOS DE FILTRADORES Y CARROÑEROS EN DOS PLAYAS CON MORFODINÁMICA CONTRASTANTE

Pasante: Sebastián Tuja Porteiro

Orientador: Dr. Omar Defeo

Co-orientador: Dr. Diego Lercari

Licenciatura en Ciencias Biológicas

Profundización Ecología

UNDECIMAR, Facultad de Ciencias

Universidad de la República

2011

TABLA DE CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS	iii
RESUMEN	iv
LISTA DE TABLAS	v
LISTA DE FIGURAS	vi
1. INTRODUCCIÓN	1
2. MATERIALES Y MÉTODOS	
2.1 Área de estudio	5
2.2 Muestreo y Análisis de laboratorio	5
2.3 Análisis de datos	6
3. RESULTADOS	
3.1 Aspectos físicos	
3.1.1 Comparación global entre playas	8
3.1.2 Variación transversal	8
3.1.3 Variación vertical: estratos de profundidad	10
3.2 Aspectos bióticos	
3.2.1 Comparación global entre playas	13
3.2.2 Variación transversal	14
3.2.3 Variación vertical: estratos de profundidad	15
3.3.4 Correlación de la abundancia con variables físicas	18
4. DISCUSIÓN	19
5. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES	23
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	24

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a mis padres y hermanos por su incondicional apoyo, a familiares y amigos que siempre están y a Carolina, mi compañera de carrera, por sus aportes a este trabajo. También agradezco a todo el equipo de UNDECIMAR por sus aportes y ayuda y especialmente a mis profesores, Diego y Omar.

RESUMEN

Las playas arenosas expuestas son ambientes rigurosos donde varios factores físicos, tales como olas, mareas y tipo de sedimento, interactúan formando un amplio espectro de estados morfodinámicos. En los extremos de este rango se distinguen: 1) las playas disipativas, con amplias zonas de surf y de swash, grano fino, pendiente suave y alto contenido de agua y materia orgánica en el sedimento; y 2) las playas reflectivas, con swashes cortos y turbulentos, grano grueso y pendiente pronunciada, así como bajo contenido de agua y materia orgánica en el sedimento. Numerosos estudios dan cuenta de una tendencia creciente de abundancia y riqueza de especies desde los sistemas reflectivos hacia los disipativos. No obstante, existen pocos trabajos que describan la distribución de la macrofauna en relación con la profundidad del sedimento y ninguno hasta ahora que vincule la morfodinámica con los mecanismos alimenticios en relación con la profundidad. El presente estudio evaluó la distribución transversal (i.e. duna-mar) y vertical (en profundidad) de dos gremios ecológicos (filtradores y carroñeros) en dos playas arenosas de la costa atlántica uruguaya con morfodinámica contrastante: Aguada y Arachania. La caracterización física de las playas reafirmó la clasificación de disipativa a Aguada y de reflectiva a Arachania. Se constató la existencia de gradientes transversales (i.e. duna-mar) y verticales (i.e. entre estratos de profundidad) en ambas playas para todas las variables físicas analizadas. En cuanto a los gremios, los filtradores fueron más abundantes y presentaron mayor riqueza en el sistema disipativo y ocuparon mayoritariamente el estrato más superficial de sedimento en ambas playas. Por otra parte los carroñeros fueron el gremio más abundante en las dos playas, en especial en la reflectiva. Su distribución vertical no mostró un patrón tan claro como en el caso de los filtradores, si bien este gremio tendió a concentrarse en los primeros 10 cm de profundidad en ambas playas. Para ambos gremios, la abundancia fue mayor en las zonas más cercanas al swash que en las estaciones próximas a las dunas. De los factores físicos analizados, la temperatura, la humectación y contenido de materia orgánica del sedimento explicaron en mayor grado la distribución observada para los filtradores en Aguada y el tamaño de grano y la humectación del sedimento en Arachania. En los carroñeros, la temperatura y el porcentaje de materia orgánica fueron los factores que mejor se correlacionaron con la distribución de este gremio en Aguada y Arachania respectivamente. Se concluye que los gremios se distribuyen diferencialmente no solo entre tipos morfodinámicos, sino entre zonas y estratos de la playa en función de múltiples factores físicos. Se discute el rol potencial de las interacciones bióticas en esta estructuración.

LISTA DE TABLAS

Tabla 1 Modelos significativos ($p < 0.001$) ajustados a la variación transversal en las variables físicas, para las playas Aguada y Arachania. Se brinda el valor del coeficiente de determinación: R^2 .	8
Tabla 2 Resultados del ANCOVA para los parámetros abióticos estudiados en Aguada y Arachania, con la profundidad en el sedimento (estratos E5, E10, E15 y E20) como factor fijo y la distancia a la base de dunas como covariable. Se muestran asimismo los resultados del test de Levene para la homogeneidad de varianzas, el test de homogeneidad de pendientes y el análisis de comparaciones múltiples (test de Fisher).	11
Tabla 3 Modelos ajustados para las variables físicas discriminadas por estrato en Aguada y Arachania (ver Figura 3). Coeficiente de determinación: R^2 . * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$, n.s.: no significativo.	13
Tabla 4 Abundancia y biomasa (media $\pm$ EE) de los gremios y total para ambas playas.	14
Tabla 5 Modelos significativos ajustados a la variación transversal de la densidad de los gremios, para las playas Aguada y Arachania. Coeficiente de determinación: R^2 . ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.	16
Tabla 6 Modelos ajustados para la densidad de los gremios en Aguada y Arachania en función a la distancia a la base de dunas, en forma discriminada por estrato (ver Figura 5). Coeficiente de determinación: R^2 . * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$, n.s.: no significativo.	18

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 Área de estudio en la costa atlántica uruguaya, Departamento de Rocha. Ubicación de estaciones de muestreo en playa La Aguada (34°38'47"S, 54°09'14"W) y playa Arachania (34°36'57"S, 54°08'42"W) 5

Figura 2 Variación transversal (media $\pm$ EE) de las diferentes variables abióticas estudiadas en Aguada y Arachania. (a-b): tamaño de grano; (c-d): humectación; (e-f): contenido de materia orgánica y (g-h): temperatura del sedimento. La línea continua muestra el mejor modelo ajustado, cuyos detalles estadísticos se aportan en la Tabla 1.. 9

Figura 3 Variación transversal en: (a-b): tamaño de grano; (c-d): humectación; (e-f): materia orgánica y (g-h): temperatura, para los estratos de sedimento correspondientes a 5, 10, 15 y 20 cm de profundidad (E5, E10, E15 y E20 respectivamente). Se muestran los mejores modelos ajustados en cada caso, cuyos detalles estadísticos se aportan en la Tabla 3. Nótese las diferentes escalas en los ejes X e Y.... 12

Figura 4. Variación transversal de la densidad (media $\pm$ EE) de: (a-b) filtradores; y (c-d) carroñeros en Aguada y Arachania. Se muestran los mejores modelos ajustados en cada caso para la relación entre la densidad y la distancia a la base de dunas, cuyos detalles estadísticos se aportan en la Tabla 5. 15

Figura 5 Variación transversal de la densidad de: (a-b) filtradores; y (c-d) carroñeros en los estratos de 5, 10, 15 y 20 cm de profundidad de sedimento (E5, E10, E15 y E20 respectivamente) para Aguada y Arachania. Se muestran los mejores modelos ajustados ($p < 0.05$) en cada caso, cuyos detalles estadísticos se aportan en la Tabla 6. 17

1. INTRODUCCIÓN

Las playas arenosas son ambientes rigurosos y dinámicos que actúan como zonas de transición entre la tierra y el mar albergando macrofauna intermareal bien adaptada a esas condiciones (McLachlan *et al.* 1995). Teniendo en cuenta aspectos físicos como altura de ola, tamaño medio de grano, pendiente, las playas se clasifican típicamente como disipativas o reflectivas, presentando un gradiente morfodinámico de estados intermedios entre ambos extremos (Jaramillo *et al.* 1993, McArdle & McLachlan 1992, Defeo & McLachlan 2005). Las primeras presentan zonas de swash (estado final de una ola al colapsar en la arena: McLachlan & Brown (2006)) benignas, una amplia zona de barrido o surf (área entre la rompiente de la ola y la orilla) donde se disipa gran parte de la energía, pendiente suave, tamaño de grano fino y alto contenido de materia orgánica y agua en los sedimentos. Las playas reflectivas se caracterizan por olas que rompen directamente en la cara de la playa, swashes dinámicos y turbulentos, zonas de barrido reducidas o inexistentes, pendientes más pronunciadas y sedimentos más gruesos, así como bajo contenido de materia orgánica y agua en el sedimento (McArdle & McLachlan 1992, Defeo *et al.* 1992, 2001, Defeo & McLachlan 2005). A su vez, la pendiente es un factor controlador de varios aspectos del clima de swash y en general se observa que las playas disipativas filtran un menor volumen de agua que las reflectivas, pero tienen un mayor tiempo de residencia que éstas (McArdle & McLachlan 1991). En la naturaleza se observa un continuo de estados morfodinámicos desde el extremo macromareal disipativo al micromareal reflectivo (Brazeiro 2001).

El estudio ecológico de las playas arenosas ha quedado retrasado comparado con aquel en costas rocosas y otros ecosistemas, en parte debido al supuesto de que las playas eran “desiertos marinos”, desprovistos de vida (McLachlan & Brown 2006). Sin embargo, los resultados de las investigaciones en ecología de playas arenosas en las últimas décadas han permitido reconocer patrones espaciales en la distribución y abundancia de los organismos que habitan estos ecosistemas, en relación con factores abióticos y bióticos. Las escalas espaciales reconocidas son (Defeo & McLachlan 2005): 1) la macroescala, que comprende variaciones biogeográficas y entre tipos morfodinámicos de playas; 2) la mesoescala, que se refiere a variaciones dentro de una sola playa, tanto en dirección longitudinal (a lo largo de la costa) como transversal (eje duna-mar); y 3) la microescala, o escala de cuadrante (Defeo 1996a), que concierne variaciones de mm a

m. Entre los patrones de macroescala, se ha observado que la riqueza, densidad y abundancia de especies decrece desde playas disipativas a reflectivas y desde los trópicos hacia zonas templadas (Brazeiro 2001, Defeo & McLachlan 2005, McLachlan & Dorvlo 2005, 2007), no ocurriendo lo mismo con el tamaño corporal medio, que es mayor en playas reflectivas que en disipativas (McLachlan & Dorvlo 2007, Defeo & McLachlan 2011). Con respecto a los patrones de mesoescala, se ha detectado un incremento en la riqueza de especies conforme aumenta el ancho de la playa (Defeo & McLachlan 2005). También se ha observado que las poblaciones tienden a agregarse, formando parches elípticos con su eje mayor paralelo a la costa (Defeo 1996, Giménez & Yannicelli 2000). Finalmente, a microescala se han descrito interacciones entre individuos de la misma especie o entre especies simpátricas. Un ejemplo de interacción intraespecífica es el propuesto por Defeo (1993) para la almeja amarilla, *Mesodesma mactroides*, donde la abundancia de adultos condiciona aquella de reclutas y por lo tanto en zonas con alta abundancia de adultos ($> 400 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$) los reclutas estaban ausentes. Un posible mecanismo propuesto es el filtrado pasivo de larvas durante la alimentación de los adultos, como resultado de una competencia asimétrica e intraespecífica por el espacio. En un estudio de playas estuarinas protegidas, Rodil *et al.* (2008) resaltaron la preferencia de diferentes especies componentes de la macrofauna bentónica por distintas zonas de la playa (e.g. intermareal) y estratos del sedimento, con relación a la disponibilidad y calidad de alimento.

Revisiones recientes acerca de la ecología de playas arenosas (Defeo & McLachlan 2005, Rodil *et al.* 2008) indican la ausencia llamativa de estudios ecológicos a microescala, así como la diferencia en patrones de distribución en función de las características morfodinámicas de estos sistemas dinámicos. Esto cobra especial importancia en especies que conforman gremios y en aquellas filogenéticamente relacionadas (e.g., congénicas), donde la probabilidad de ocurrencia de efectos competitivos podría ser mayor. Al respecto, Croker & Hatfield (1980) encontraron que la distribución espacial de un gremio de anfípodos en playas arenosas se veía mayormente afectada por las interacciones interespecíficas en especies pertenecientes a dicho gremio de carroñeros, más que por los factores físicos. Los autores también cuestionan el grado en que las condiciones físicas controlan las comunidades intermareales.

Las playas arenosas de la costa atlántica uruguaya cubren un importante rango de condiciones morfodinámicas donde co-ocurren gremios de diferente naturaleza,

incluyendo géneros de filtradores intermareales (*Emerita*, *Donax*) y carroñeros supralitorales (*Atlantorchestoidea*, *Excirolana*). En consecuencia, estas playas ofrecen una oportunidad única para evaluar patrones de distribución espacial de los componentes de los gremios en función de diferentes escalas, incluyendo: 1) aspectos morfodinámicos de macroescala (comparación entre playas); 2) la distribución transversal en el eje duna-mar (mesoescala); y 3) la distribución vertical en la columna de sedimento (microescala).

De acuerdo a los trabajos antes mencionados, así como al cuerpo teórico desarrollado para estos ecosistemas, se plantean las siguientes hipótesis: 1) En el caso de la morfodinámica, se propone la existencia de una distribución diferencial de los gremios entre tipos de playa, prediciéndose que los filtradores son más abundantes que los carroñeros en el sistema disipativo por presentar éste condiciones más benignas que el reflectivo. Al contrario, la distribución de los carroñeros supralitorales puede explicarse en mayor medida por la hipótesis de seguridad de hábitat (Defeo & Gómez 2005) y por tanto su abundancia será mayor en la playa reflectiva. 2) En relación con la distribución transversal, se postula que la abundancia de filtradores intermareales disminuye en dirección mar-duna, ya que en el supralitoral habría menos alimento y condiciones físicas más adversas, mientras que la abundancia de especies supralitorales carroñeras sigue el patrón opuesto a los filtradores. 3) Tomando en cuenta la distribución vertical en la columna de sedimento, se postula la existencia de una distribución diferencial por estratos entre las especies que componen los dos gremios analizados; al mismo tiempo, las especies seguirán preferencias definidas por condiciones físicas diferenciales en lo referido a humedad, temperatura y tamaño de grano.

El objetivo general de este trabajo es evaluar patrones de distribución transversal y vertical en dos gremios de especies abundantes en playas reflectivas y disipativas de Uruguay. Específicamente, se consideran dos gremios: 1) filtradores intermareales (*Donax hanleyanus*, *Mesodesma mactroides* y *Emerita brasiliensis*) y 2) carroñeros del supralitoral e intermareal superior (*Excirolana armata*, *Excirolana brasiliensis* y *Atlantorchestoidea brasiliensis*). En particular, se evalúan patrones de segregación o co-ocurrencia de especies entre y dentro de los gremios a un determinado estrato de profundidad, tomando en cuenta asimismo factores abióticos como tamaño de grano, temperatura, contenido de materia orgánica y contenido de agua del sedimento.

Como objetivos específicos se plantean:

- Evaluar variaciones en la distribución transversal y vertical de los gremios que habitan dos playas con morfodinámica contrastante: una disipativa y otra reflectiva.
- Determinar cuál o cuáles de los factores abióticos es el principal modulador de las distribuciones observadas para los dos gremios antes mencionados.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1. Área de estudio

Se realizó un muestreo en noviembre de 2009 en las playas La Aguada (disipativa) y Arachania (reflectiva) (Celentano *et al.* 2010) en el Departamento de Rocha, costa atlántica de Uruguay (Fig. 1). Ambas playas fueron muestreadas simultáneamente durante la mañana.



Figura 1. Área de estudio en la costa atlántica uruguaya, Departamento de Rocha. Ubicación de estaciones de muestreo en playa La Aguada ($34^{\circ}38'47''\text{S}$, $54^{\circ}09'14''\text{W}$) y playa Arachania ($34^{\circ}36'57''\text{S}$, $54^{\circ}08'42''\text{W}$).

2.2. Muestreo y análisis de laboratorio

En cada playa se realizaron 3 transectos para muestras biológicas (cada 8 m) y uno para caracterización abiótica, perpendiculares a la línea de costa con unidades de muestreo (UM) cada 4 m entre la base de las dunas y el nivel inferior de la zona de swash. En los transectos biológicos, de cada UM se extrajo sedimento con un corer (17.66 cm^2 de área) con divisiones cada 5 cm, hasta 20 cm de profundidad. El sedimento extraído en cada estrato se tamizó con una malla de 0.5 mm de abertura y los organismos colectados se fijaron con formol 5%. Los organismos obtenidos se clasificaron a nivel de especie y se

contaron para cada estrato y transecto.

La pendiente de cada playa se determinó según el método de Emery (1961). Para la determinación de variables sedimentológicas (transecto abiótico), se extrajo sedimento con un corer de 5 cm de diámetro, dividido en estratos cada 5 cm hasta una profundidad de 20 cm en concurrencia con las UM realizadas para la cuantificación de la macrofauna. Se determinó la temperatura de cada estrato *in situ*. Las muestras se guardaron en papel aluminio y en el laboratorio se determinó contenido de agua y de materia orgánica del sedimento en cada estrato. En el laboratorio, las muestras de sedimento se tamizaron por mallas de 2.0, 1.0, 0.71, 0.5, 0.35, 0.25, 0.18, 0.12, 0.09 y 0.06 mm de abertura y cada fracción retenida fue pesada. El tamaño medio de grano y la desviación estándar se determinaron por el método de Folk (1980) usando el programa GRADISTAT v6 (Blott & Pye 2001).

El contenido de agua del sedimento se determinó por diferencia entre peso húmedo y peso seco (en estufa a 60°C durante 48 h). El contenido de materia orgánica se determinó como la diferencia entre peso seco y peso incinerado (exponiendo la muestra a 500°C durante 5 h).

2.3. Análisis de datos

Se evaluó la variabilidad de los parámetros físicos (tamaño de grano, temperatura, contenido de materia orgánica y humectación) entre playas y a través del gradiente transversal de la playa mediante análisis de varianza (ANOVAs). Se ajustaron los modelos que mejor explicaron dicha variación en cada caso. Se calculó el BDI o índice de deposición de playas (Soares 2003), el cual se define de cómo un índice adimensional que relaciona la pendiente promedio de la playa y el tamaño de grano medio según:

$$BDI = \frac{1}{\tan B} \cdot \frac{a}{Mz}$$

donde tan B es la pendiente promedio del intermareal, Mz el tamaño de grano medio en mm y a una constante de valor 1.03125 mm.

La variabilidad de los parámetros físicos en su distribución transversal dentro de las playas se evaluó mediante análisis de covarianza (ANCOVA), considerando la distancia a

la base de dunas como covariable y a los estratos como factores fijos. Cuando se detectaron diferencias significativas se utilizó la prueba a posteriori de comparaciones múltiples de Fisher LSD.

Para describir la estructura, densidad y distribución de los gremios en las dos playas y en cada estrato transversal y vertical, los datos se analizaron en términos de: densidad (ind/m²) y biomasa (mg/m²). Para las dos playas se estimó la densidad total y biomasa total, así como discriminadas por gremio de filtradores y de carroñeros. Estas estimaciones se compararon mediante ANOVAs de una vía. Para evaluar la variabilidad de estos parámetros en la distribución transversal en las playas se aplicaron ANCOVAs, considerando la distancia a la base de dunas como covariable y a los estratos de profundidad como factores fijos. Cuando se detectaron diferencias significativas se utilizó la prueba a posteriori de comparaciones múltiples de Tukey HSD. Los datos fueron transformados [log (x), log (x+1), exp (x), raíz cuadrada, cúbica, etc.] cuando no cumplían con los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas. En los ANCOVAs, los datos fueron linealizados.

Se evaluó la relación entre la densidad de especies y las variables físicas mediante modelos lineales y no lineales. Los mejores modelos fueron seleccionados en función del coeficiente de determinación (R^2) y la significancia estadística. Asimismo, la relación entre la abundancia de los gremios y las variables físicas entre los estratos de sedimento se analizó utilizando el algoritmo BIOENV, del programa estadístico PRIMER versión 6.1.4 (Clarke & Warwick 1994).

3. RESULTADOS

3.1 Aspectos físicos

3.1.1 Comparación global entre playas

El tamaño de grano en Arachania ($354.32 \pm 12.54 \mu\text{m}$) fue significativamente mayor al de Aguada ($162.59 \pm 1.47 \mu\text{m}$) (ANOVA, $p < 0.01$). Arachania presentó arena media con sedimentos moderadamente seleccionados ($\sigma_g = 0.776$) y Aguada arena fina y bien seleccionada ($\sigma_g = 0.358$). La pendiente fue mayor en Arachania (5.51 cm/m) que en Aguada (4.13 cm/m). El contenido de agua en el sedimento (humectación) fue significativamente mayor ($p < 0.01$) en Aguada ($12.00 \pm 0.82\%$) que en Arachania ($5.11 \pm 0.52\%$). El contenido de materia orgánica en el sedimento también fue significativamente mayor ($p < 0.01$) en Aguada ($0.262 \pm 0.01 \text{ mg}$) que en Arachania ($0.143 \pm 0.01 \text{ mg}$). La temperatura del sedimento no mostró diferencias significativas entre playas. El índice BDI en Aguada fue 153.5, indicando un ambiente más disipativo que Arachania (BDI = 52.8).

3.1.2 Variación transversal

En el caso de Aguada, el tamaño de grano decreció de forma lineal desde la duna hasta la zona de swash (Fig. 2a), con un rango de tamaños entre los 175 y 155 μm (arenas finas). La humectación aumentó desde la base de dunas hasta los 10-15 m, desde donde varió poco hasta la zona de swash, con valores próximos a 15% (Fig. 2c). El contenido de materia orgánica mostró un aumento exponencial desde los primeros 5 m desde la base de las dunas hasta la zona de swash, con valores máximos que rondaron el 37% (Fig. 2e). La temperatura decreció linealmente con el aumento de la distancia a las dunas, de 23°C (5m) a 20°C (35 m; Fig. 2g, Tabla 1).

Tabla 1. Modelos significativos ($p < 0.001$) ajustados a la variación transversal en las variables físicas, para las playas Aguada y Arachania. Se brinda el valor del coeficiente de determinación: R^2 .

	AGUADA		ARACHANIA	
	Modelo	R^2	Modelo	R^2
Humectación (%)	$-0.02x^2 + 0.87x + 3.09$	0.81	$0.007x^2 - 0.13x + 2.44$	0.88
Temperatura (°C)	$-0.08x + 22.89$	0.69	$-0.004x^2 + 0.09x + 21.48$	0.74
Materia orgánica (mg)	$0.15e^{(0.028x)}$	0.53	$0.08e^{(0.017x)}$	0.25
Tamaño de grano (μm)	$-0.54x + 171.99$	0.54	$0.20x^2 - 10.84x + 458.29$	0.37

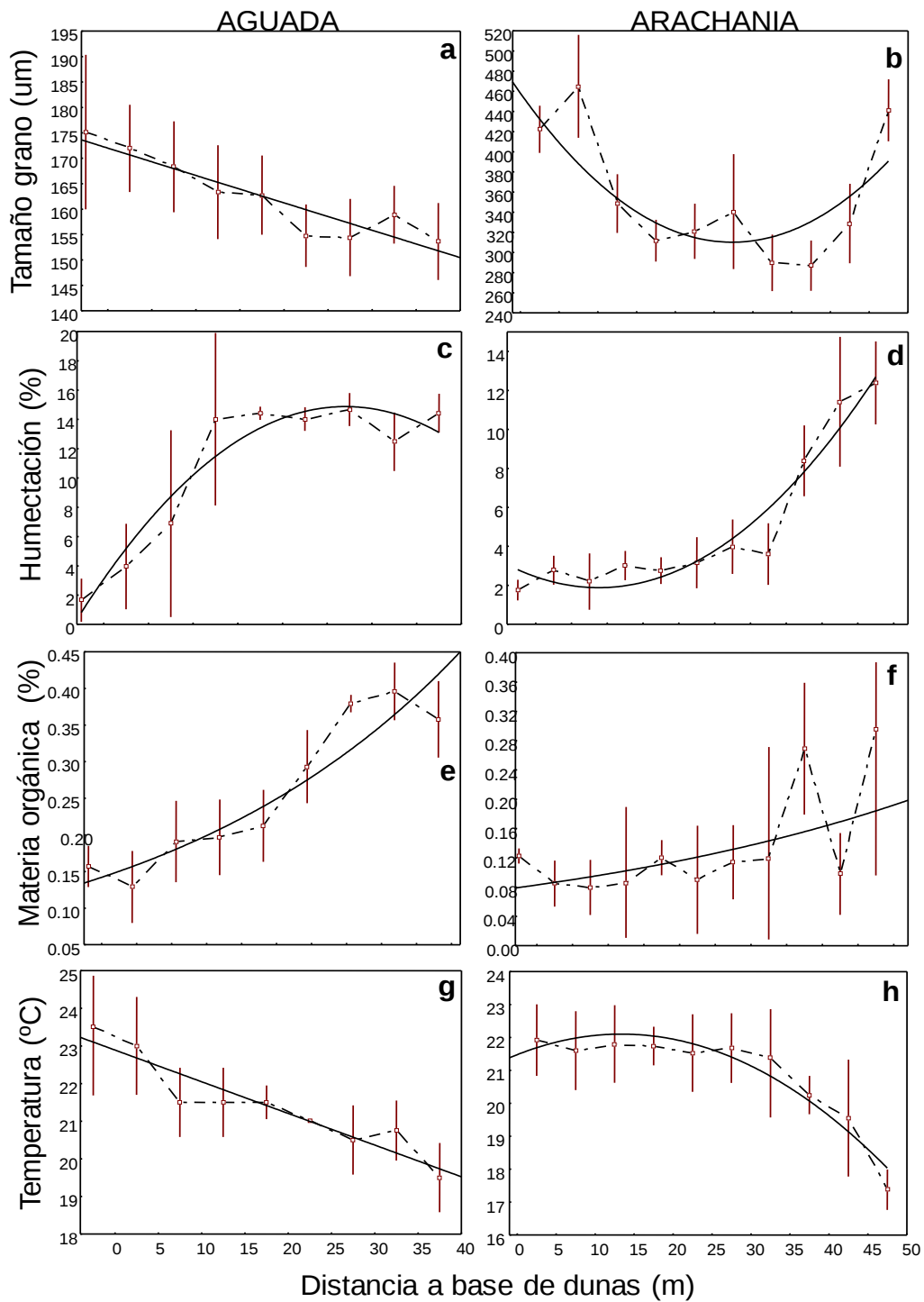


Figura 2. Variación transversal (media $\pm$ EE) de las diferentes variables abióticas estudiadas en Aguada y Arachania. (a-b): tamaño de grano; (c-d): humectación; (e-f): contenido de materia orgánica y (g-h): temperatura del sedimento. La línea continua muestra el mejor modelo ajustado, cuyos detalles estadísticos se aportan en la Tabla 1.

En Arachania las variables estudiadas también mostraron diferencias significativas en su variación transversal, siendo evidente un gradiente desde las dunas hasta el swash. La variación del tamaño de grano medio para esta playa tuvo un comportamiento parabólico. El tamaño de grano descendió de valores cercanos a los 500 μm en los primeros 15 m desde las dunas, hasta valores de 280 μm en la zona media, para aumentar nuevamente en la zona de swash (Fig. 2b). El rango de tamaños indicó sedimentos de tipo arena gruesa y arena fina distribuidos en distintas zonas. La humectación mostró un aumento exponencial, triplicándose desde las dunas hasta la zona cercana al swash (últimos 15 m de playa; Fig. 2d). El contenido de materia orgánica aumentó exponencialmente desde las dunas hasta la zona de swash, pero lo hizo de forma menos abrupta que en Aguada y alcanzando valores máximos de 28% (Fig. 2f). La temperatura tuvo un comportamiento parabólico negativo, manteniéndose casi constante en los primeros 35 m desde las dunas y descendiendo abruptamente en la zona de rompiente desde 22°C hasta 17°C (Fig. 2h, Tabla 1). El rango de temperatura del sedimento de esta playa fue mayor al de Aguada.

3.1.3 Variación vertical: estratos de profundidad

Para Aguada, utilizando a la distancia a la base de dunas como covariable, se observaron diferencias significativas (ANCOVA: $p < 0.05$) entre estratos para la variable temperatura, (Tabla 2). Para una misma distancia a la base de las dunas, el test a posteriori de comparaciones múltiples de Fisher LSD indicó que la temperatura fue significativamente más alta en el primer estrato (E5), que en los otros tres estratos (Fig. 3g, Tabla 2). La humectación no difirió entre estratos, si bien el último estrato (E20) tendió a mostrar mayores valores que los restantes tres estratos (Fig. 3c). La materia orgánica (Fig. 3e), presentó los mayores valores en el primer estrato (E5) y en el último (E20), a lo largo de la playa. El test de homogeneidad de pendientes indicó que no se cumplió este supuesto en el caso de tamaño de grano, cuyas pendientes correspondientes a los estratos E5 y E10 se cruzaron con las del resto los estratos (Fig. 3a). No obstante, en todos los estratos de profundidad el tamaño de grano disminuyó linealmente con la distancia a las dunas.

En Arachania sólo la variable temperatura presentó diferencias significativas entre estratos de profundidad (ANCOVA $p < 0.05$: ver Tabla 2). Para una misma distancia a la base de dunas el test a posteriori de comparaciones múltiples de Fisher LSD, indicó que la temperatura (Fig. 3h) fue significativamente más alta en el primer estrato (E5), que en

los restantes estratos (E10, E15 y E20), registrando diferencias de hasta 3°C. El tamaño de grano, tendió a mostrar un comportamiento parabólico a lo ancho de la playa (Fig. 3b), tal como se describiera para el modelo general (Fig. 2b), con los tamaños de grano más pequeños en el estrato superior (E5). El contenido de materia orgánica aumentó exponencialmente hacia la zona de swash en todos los estratos de profundidad y el estrato superior (E5), fue el que presentó los valores más bajos (Fig. 3f).

Tabla 2. Resultados del ANCOVA para los parámetros abióticos estudiados en Aguada y Arachania, con la profundidad en el sedimento (estratos E5, E10, E15 y E20) como factor fijo y la distancia a la base de dunas como covariable. Se muestran asimismo los resultados del test de Levene para la homogeneidad de varianzas, el test de homogeneidad de pendientes y el análisis de comparaciones múltiples (test de Fisher).

		Tamaño de grano (μm)	Temperatura (°C)	Humectación (%)	Materia orgánica (%)
AGUADA	F (3,36)		3.68	0.61	1.54
	P		<0.02	0.62	0.22
	Levene	<0.05	0.98	0.93	0.43
	Homogeneidad de pendientes	<0.01	0.72	0.99	0.52
	Comparaciones múltiples (Fisher LSD)		E5=E10>E15= E20		
ARACHANIA	F (3,48)	1.67	7.30	0.03	9.19
	P	0.19	<0.01	0.73	0.68
	Levene	0.64	0.98	0.26	0.19
	Homogeneidad de pendientes	0.56	0.91	0.48	0.67
	Comparaciones múltiples (Fisher LSD)		E5=E10>E15= E20		

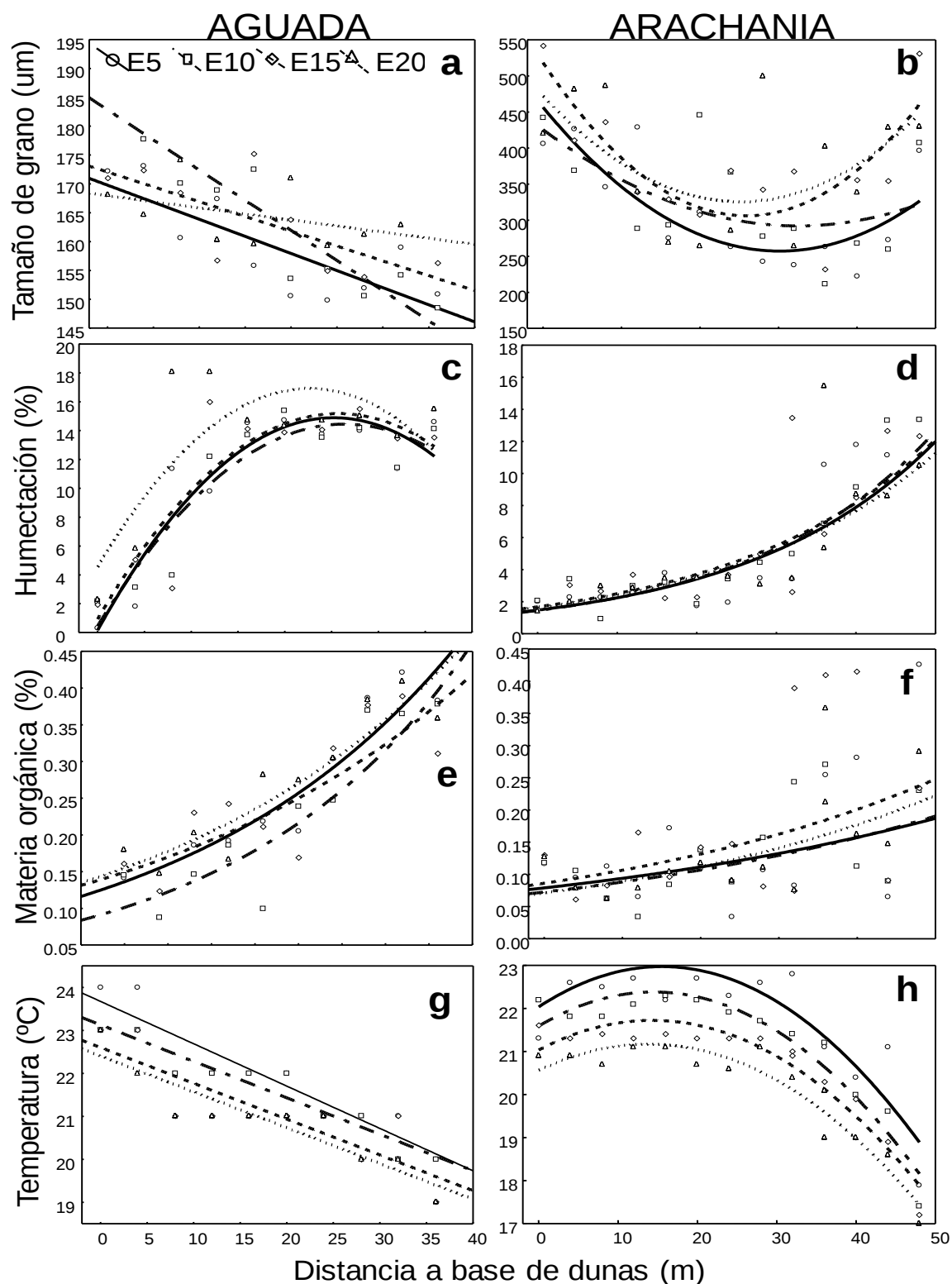


Figura 3. Variación transversal en: (a-b): tamaño de grano; (c-d): humectación; (e-f): materia orgánica y (g-h): temperatura, para los estratos de sedimento correspondientes a 5, 10, 15 y 20 cm de profundidad (E5, E10, E15 y E20 respectivamente). Se muestran los mejores modelos ajustados en cada caso, cuyos detalles estadísticos se aportan en la Tabla 3. Nótese las diferentes escalas en los ejes X e Y.

Tabla 3. Modelos ajustados para las variables físicas discriminadas por estrato en Aguada y Arachania (ver Figura 3). Coeficiente de determinación: R^2 . * $p<0.05$, ** $p<0.01$, *** $p<0.001$, n.s.: no significativo.

Playa	Variable	Estrato (cm)	Modelo	R^2	
AGUADA	Tamaño de grano (μm)	5	$y=169.78 - 0.59 \cdot x$	0.64	**
		10	$y=182.84 - 1.04x$	0.86	***
		15	$y=172.05 - 0.51x$	0.52	*
		20	$y=167.95 - 0.21x$	0.19	*
	Humectación (%)	5	$y=0.16+1.17x-0.02x^2$	0.86	**
		10	$y=0.44+1.06x-0.02x^2$	0.85	**
		15	$y=0.92+1.10x-0.02x^2$	0.78	**
		20	$y=4.54+1.09x-0.02x^2$	0.61	n.s.
	Material orgánica (%)	5	$y=0.13e^{0.03x}$	0.92	***
		10	$y=0.10e^{0.04x}$	0.73	***
		15	$y=0.15e^{0.03x}$	0.66	**
		20	$y=0.16e^{0.03x}$	0.84	***
	Temperatura ($^{\circ}\text{C}$)	5	$y=23.67 - 0.09x$	0.86	***
		10	$y=23.12 - 0.08x$	0.91	***
		15	$y=22.60 - 0.08x$	0.71	**
		20	$y=22.40 - 0.08x$	0.84	***
ARACHANIA	Tamaño de grano (μm)	5	$y=0.22x^2 - 13.23x + 456.62$	0.66	*
		10	$y=0.13x^2 - 8.23x + 425.88$	0.33	*
		15	$y=0.32x^2 - 16.40x + 518.60$	0.64	n.s.
		20	$y=0.23x^2 - 11.65x + 472.01$	0.30	n.s.
	Humectación (%)	5	$y=0.009x^2 - 0.19x + 3$	0.95	***
		10	$y=0.009x^2 - 0.18x + 2.72$	0.88	***
		15	$y=0.08x^2 - 0.18x + 3.04$	0.88	***
		20	$y=0.005x^2 - 0.07x + 2.44$	0.90	**
	Material orgánica (%)	5	$y=0.08e^{0.02x}$	0.15	**
		10	$y=0.07e^{0.02x}$	0.27	**
		15	$y=0.08e^{0.02x}$	0.23	*
		20	$y=0.07e^{0.02x}$	0.48	**
	Temperatura ($^{\circ}\text{C}$)	5	$y=0.005x^2 + 0.16x + 21.47$	0.81	***
		10	$y=0.004x^2 + 0.11x + 21.6$	0.92	***
		15	$y=0.003x^2 + 0.09x + 21.07$	0.93	***
		20	$y=0.003x^2 + 0.10x + 20.52$	0.93	***

3.2 Aspectos bióticos

3.2.1 Comparación global entre playas

La densidad fue significativamente mayor (ANOVA: $p<0.01$) en Arachania que en Aguada. En Arachania la densidad media global ($\pm$ EE) fue 21.76 ± 2.60 ind/ m^2 mientras que en Aguada fue 9.71 ± 3.85 ind/ m^2 . En cuanto al gremio de filtradores, no se detectaron diferencias significativas entre playas. Por otro lado, el gremio de carroñeros mostró

densidades significativamente mayores en Arachania que en Aguada (Tabla 3). La biomasa de filtradores no difirió significativamente entre playas, aún cuando los valores medios fueron superiores en Aguada. La biomasa de carroñeros fue significativamente mayor en Arachania (Tabla 3).

El análisis discriminado por gremio mostró que la composición y abundancia relativa de los componentes difirió entre playas. Los filtradores de Aguada fueron *Mesodesma mactroides*, *Emerita brasiliensis* y *Donax hanleyanus*, siendo esta última la especie más abundante. Por otro lado, los carroñeros estuvieron representados por *Excirolana armata* y *Excirolana braziliensis*, siendo *E. armata* la especie más abundante en esta playa. En Arachania, el gremio de filtradores estuvo representado por *Emerita brasiliensis* y *Donax hanleyanus*, siendo esta última la más abundante, mientras que el gremio de carroñeros estuvo conformado por *Excirolana armata*, *Excirolana braziliensis* y *Atlantorchestoidea brasiliensis*. *E. braziliensis* fue la especie más abundante del gremio.

Tabla 4. Abundancia y biomasa (media $\pm$ EE) de los gremios y total* para ambas playas.

Estimador	Gremio	AGUADA	ARACHANIA
Densidad (ind/m ²)	Filtradores	4.27 $\pm$ 3.26	1.68 $\pm$ 0.65
	Carroñeros	4.86 $\pm$ 1.27	18.82 $\pm$ 2.51
	Total	9.71 $\pm$ 3.85	21.76 $\pm$ 2.60
Biomasa (mg/m ²)	Filtradores	38.91 $\pm$ 31.87	20.32 $\pm$ 13.58
	Carroñeros	1.64 $\pm$ 0.43	5.39 $\pm$ 0.90
	Total	40.96 $\pm$ 3.85	26.16 $\pm$ 13.58

* La abundancia y biomasa total corresponden a la suma de los componentes de ambos gremios más aquella de Poliquetos, que ocurrieron en ambas playas pero no se identificaron.

3.2.2 Variación transversal

Para Aguada la abundancia total presentó diferencias significativas (ANOVA $p < 0.01$) en el eje duna-mar, aumentando en los últimos 15-20 m de playa (zona de swash) y decreciendo abruptamente en la última estación de muestreo, a los 36 m. Sólo los carroñeros mostraron diferencias significativas en la distribución de su densidad (Fig. 4a, c), siendo ésta mayor en los últimos 20 m de playa (Tabla 5). En cuanto a la biomasa, no se detectaron diferencias significativas en el eje duna-mar, tanto para la biomasa total como para aquella del gremio de filtradores. No obstante, el gremio de carroñeros mostró una biomasa significativamente mayor en los últimos 20 m de playa.

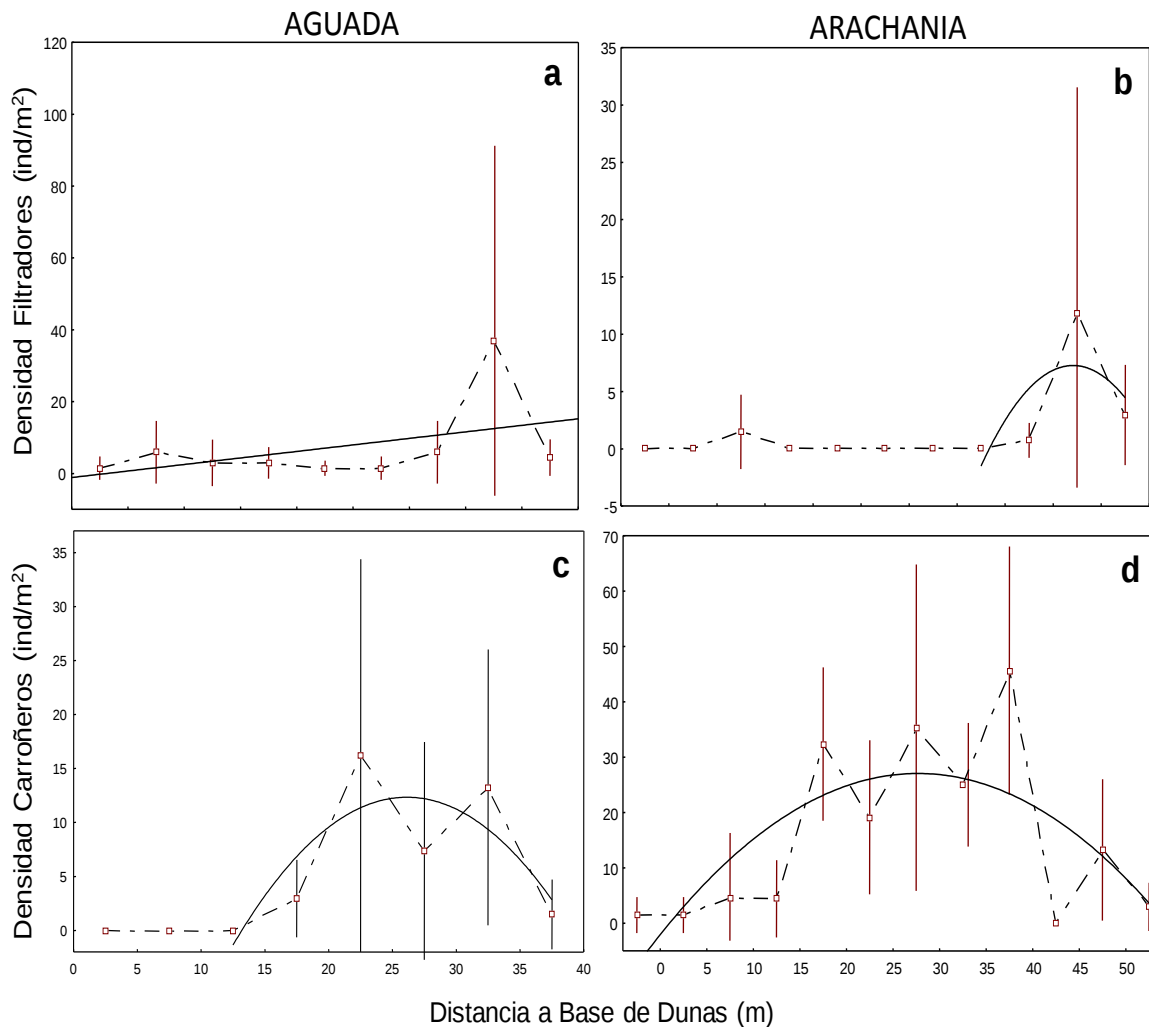


Figura 4. Variación transversal de la densidad (media $\pm$ EE) de: (a-b) filtradores; y (c-d) carroñeros en Aguada y Arachania. Se muestran los mejores modelos ajustados en cada caso para la relación entre la densidad y la distancia a la base de dunas, cuyos detalles estadísticos se aportan en la Tabla 5.

En Arachania, la densidad total mostró diferencias significativas (ANOVA $p < 0.01$) en el eje transversal duna-mar, siendo mayor entre los 16 y 40 m, en comparación con la zona próxima a las dunas y la zona de swash. El test a posteriori de Tukey HSD indicó diferencias significativas entre la abundancia a 40 m y ésta de las últimas 3 estaciones (zona de swash). En cuanto a los gremios, la densidad de filtradores también mostró diferencias significativas dentro de la playa, con un máximo registrado en los 44 m y en las estaciones próximas a la zona de swash (Fig. 4b). Para los carroñeros también se detectaron diferencias significativas (ANOVA $p < 0.01$) en la densidad en el eje duna-mar (Fig. 4d, Tabla 5). La abundancia de este gremio se concentró en la zona media de la playa; el test a posteriori de Tukey HSD indicó diferencias significativas entre 16 m y 40 m

con respecto al resto de la playa. La biomasa total y la del gremio de filtradores no presentaron diferencias significativas en el eje duna-mar, mientras que la biomasa de carroñeros fue significativamente mayor entre 16 y 40 m que en el resto de la playa.

Tabla 5. Modelos significativos ajustados a la variación transversal de la densidad de los gremios, para las playas Aguada y Arachania. Coeficiente de determinación: R^2 . ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

Gremio	AGUADA	R^2	ARACHANIA	R^2
Filtradores	$0.40x - 0.68$	0.12 **	$0.54x^2 + 51.9x - 1208.2$	0.56 ***
Carroñeros	$-0.07x^2 + 3.85x - 37.96$	0.69 **	$0.05x^2 + 2.74x - 7.56$	0.39 ***

3.2.3 Variación vertical: estratos de profundidad

El ANCOVA en Aguada (Figura 5a, c) mostró diferencias significativas ($p < 0.05$) en la densidad de los filtradores entre estratos de profundidad, usando como covariable a la distancia a las dunas y a la profundidad como factor fijo. Las mayores densidades de este gremio se registraron en el estrato superior (E5). Para los carroñeros, se encontraron diferencias significativas (ANCOVA $p < 0.05$) en abundancia entre estratos, siendo mayores en el primer estrato (E5) y en el segundo (E10). El test a posteriori de Tukey HSD indicó diferencias significativas entre el E5 y el E20. La biomasa de los gremios no presentó diferencias significativas entre estratos a lo largo de la playa.

En Arachania (Fig. 5b, d), al igual que en Aguada, el gremio de filtradores presentó una densidad de individuos significativamente mayor (ANCOVA $p < 0.05$) en el primer estrato (E5). El gremio de carroñeros mostró diferencias significativas (ANCOVA $p < 0.05$) en la distribución de su abundancia, concentrándose en la zona media de la playa y en los estratos E5 y E10. Sólo la biomasa del gremio de carroñeros mostró diferencias significativas entre estratos a lo largo de la playa.

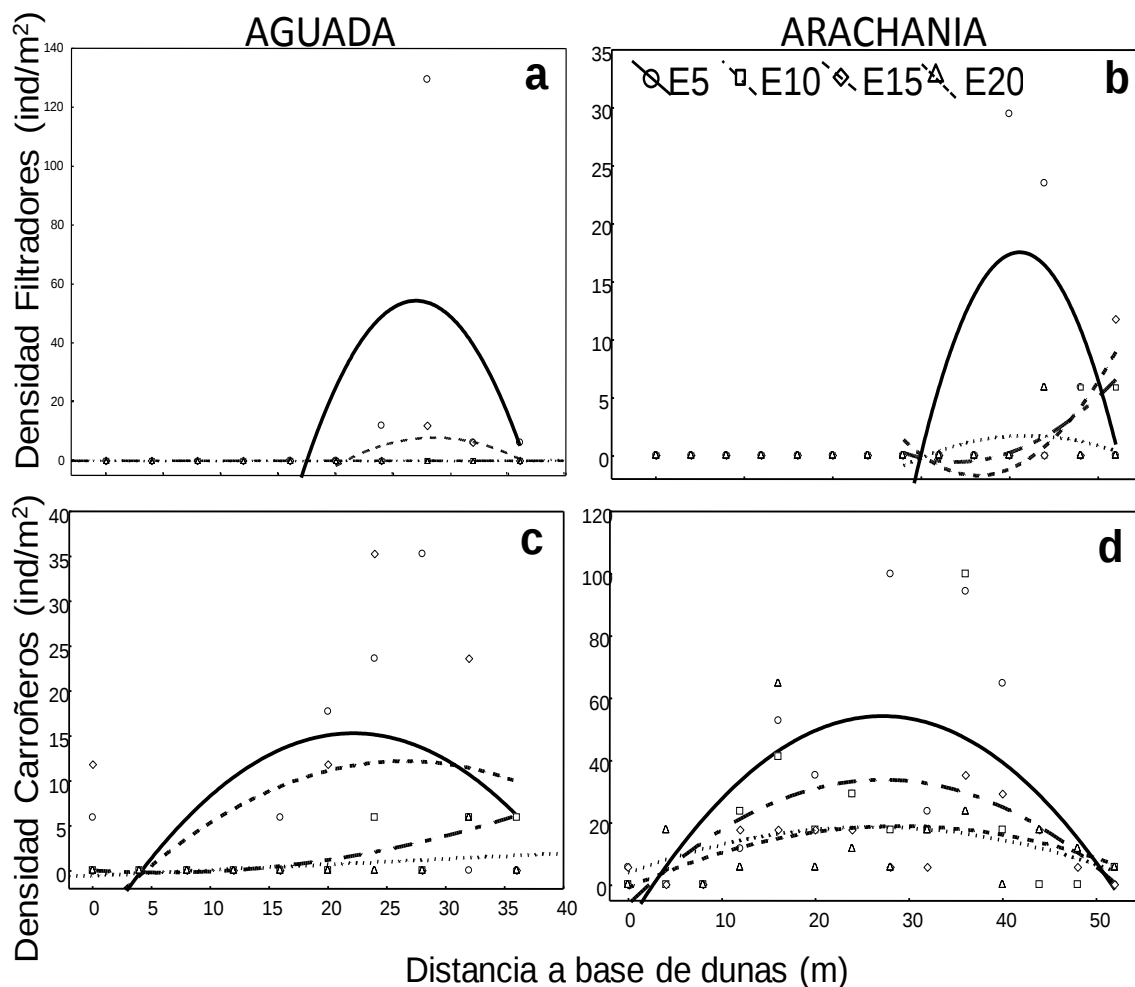


Figura 5. Variación transversal de la densidad de: (a-b) filtradores; y (c-d) carroñeros en los estratos de 5, 10, 15 y 20 cm de profundidad de sedimento (E5, E10, E15 y E20 respectivamente) para Aguada y Arachania. Se muestran los mejores modelos ajustados ($p < 0.05$) en cada caso, cuyos detalles estadísticos se aportan en la Tabla 6.

Tabla 6. Modelos ajustados para la densidad de los gremios en Aguada y Arachania en función a la distancia a la base de dunas, en forma discriminada por estrato (ver Figura 5). Coeficiente de determinación: R^2 . * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$, n.s.: no significativo.

Gremio	Estrato (cm)	AGUADA	R^2	ARACHANIA	R^2
Filtradores	5	$y = -2.02x^2 + 327.15x + 1388$	0.48 **	$y = -0.31x^2 + 21.06x + 329.32$	0.64 ***
	10	$y = 0$		$y = 0.03x^2 - 2.03x + 30.28$	0.79 ***
	15	$y = -0.28x^2 + 18.76x - 295.8$	0.55 **	$y = 0.008x^2 - 0.65x + 11.87$	0.58 **
	20	$y = 0$		$y = -0.007x^2 + 0.57x - 10.6$	0.17 *
Carroñeros	5	$y = -0.03x^2 + 1.54x - 2.65$	0.27 **	$y = -0.09x^2 + 4.90x - 12.2$	0.47 **
	10	$y = 0.007x^2 - 0.08x + 0.03$	0.63 **	$y = -0.05x^2 + 2.49x - 6.08$	0.38 *
	15	$y = -0.01x^2 + 0.64x + 1.12$	0.11 *	$y = -0.02x^2 + 1.37x - 0.83$	0.28 n.s.
	20	$y = 0.003x^2 - 0.04x$	0.21 n.s.	$y = -0.02x^2 + 1.11x + 4.20$	0.11 n.s.

3.2.4. Correlación de la abundancia con variables físicas

En Aguada los filtradores ocuparon el primer estrato de profundidad (E5) y según el algoritmo BIOENV los factores físicos que mejor explicaron esta distribución fueron la temperatura, la humectación y el contenido de materia orgánica del sedimento ($p=0.65$). Los carroñeros de esta playa ocuparon los primeros dos estratos (E5 y E10) y los aspectos físicos que mejor explicaron esta distribución fueron el tamaño de grano y el contenido de materia orgánica ($p=0.40$).

Para Arachania, el gremio de filtradores también ocupó el primer estrato de profundidad (E5) y los factores que mejor se correlacionaron con esta distribución fueron el tamaño de grano y la humectación del sedimento ($p=0.54$). Los carroñeros ocuparon mayoritariamente los estratos E5 y E10 y en menor medida E15 y E20. El factor físico que explicó mejor la distribución de este gremio fue el contenido de materia orgánica en el sedimento ($p=0.56$).

4. DISCUSIÓN

El presente trabajo mostró que Aguada se caracterizó como un ambiente disipativo, de pendiente suave, granos finos y alto contenido de agua y materia orgánica en los sedimentos. Arachania por otra parte se clasificó como una playa típicamente reflectiva con pendiente pronunciada, sobre todo en la zona de swash, grano grueso y bajo contenido de agua y materia orgánica en los sedimentos. La caracterización del ambiente físico por medio del índice de playa BDI fue consistente con otros estudios para dichas playas (Gómez & Defeo 1999, Defeo & Gómez 2005, Celentano & Defeo 2006, Lozoya *et al.* 2010), que definieron ambientes disipativos y reflectivos para Aguada y Arachania, respectivamente.

El gradiente transversal de las variables físicas fue consonante con la clasificación otorgada a cada playa. En Aguada, tanto el contenido de agua como el de materia orgánica en el sedimento aumentaron abruptamente desde los primeros metros de playa hasta la zona de swash, indicando sedimentos saturados de agua a lo ancho de la playa y dando cuenta de la baja tasa de filtrado de este tipo de ambiente morfodinámico (McLachlan & Brown 2006). La temperatura descendió desde las dunas hasta la zona de swash, probablemente debido a la presencia de agua en los sedimentos. El rango de tamaño de grano en los sedimentos varió poco a lo ancho de la playa, tal vez debido a la acción de un suave pero extenso swash y una amplia zona de surf que actúan homogeneizando y seleccionando los sedimentos depositados en la playa (McArdle & McLachlan 1992). Arachania, por su parte, mostró un aumento marcado en el contenido de agua hacia los últimos metros de playa y bajo contenido de materia orgánica en todo el ancho de la playa, probablemente como consecuencia de las altas tasas de filtrado que presentan los ambientes reflectivos que impiden la acumulación de materia orgánica en el sedimento (McArdle & McLachlan 1992, Defeo & McLachlan 2011). La temperatura del sedimento disminuyó en los últimos metros de playa, solapándose con la zona que presentó la máxima humectación, siendo este factor el posible causante de dicho descenso (McLachlan & Brown 2006). El tamaño de grano del sedimento mostró pequeñas fluctuaciones a lo ancho de la playa, alcanzando mayores tamaños en la zona de swash, debido a la acción de las olas que rompen directamente en la cara de la playa, seleccionando sólo los sedimentos de tamaños mayores (McLachlan & Brown 2006).

Se detectaron gradientes verticales (i.e. entre estratos de profundidad) en las variables del

sedimento de ambas playas. Para las dos playas el tamaño de grano aumentó en general con la profundidad, esto relacionado posiblemente a la acción del swash sobre los sedimentos y al mayor peso de los sedimentos gruesos. En el caso de la temperatura ocurrió lo opuesto, registrándose los valores más altos en el primer estrato (E5) y descendiendo verticalmente. Este gradiente puede ser explicado por la acción del sol sobre la capa más superficial de arena, que a su vez fue la que presentó la menor humectación. La temperatura del sedimento suele igualar aquella del agua de mar (McLachlan & Brown 2006). No obstante, el contenido de materia orgánica en el sedimento no mostró un patrón vertical claro en ninguna de las playas, lo cual contrasta con los resultados de Rodil *et al.* (2008), quienes encontraron valores mayores en los estratos más superficiales.

La composición de los gremios estudiados, filtradores y carroñeros, difirió en riqueza y abundancia de especies entre las dos playas analizadas. Los filtradores fueron el gremio menos abundante en ambas playas, pero presentaron mayor riqueza y abundancia en la playa disipativa, probablemente por tratarse del ambiente más propicio para la filtración, debido a la extensa zona de swash de la cual dependen los filtradores (Lercari & Defeo 2006) y por tener bajas tasas de transporte de sedimentos, que en general dificulta a la macrofauna que se alimenta mediante este mecanismo (Sanders 1958). Por otra parte, los carroñeros fueron muy abundantes, sobre todo en la playa reflectiva, dando cuenta de su habilidad para colonizar todos los tipos morfodinámicos (McLachlan & Brown 2006, Defeo & McLachlan 2011).

Los filtradores de Aguada presentaron mayor riqueza de moluscos (*Donax hanleyanus* y *Mesodesma mactroides*) que los de Arachania, siendo este un patrón bien documentado (Arruda *et al.* 2003, McLachlan *et al.* 1995, Defeo & McLachlan 2011). Los crustáceos filtradores estuvieron representados por una sola especie (*Emerita brasiliensis*) en ambas playas, pero con mayor abundancia en la disipativa ya que se trata de un ambiente más benigno para este crustáceo durante todo el año (Defeo *et al.* 1992b, Delgado & Defeo 2008, Celentano *et al.* 2010). Defeo *et al.* (2001) no encontraron esta especie durante el invierno y primavera en Arachania.

Los carroñeros de Aguada estuvieron representados por dos especies de isópodos cirolánidos (*Excirolana armata* y *Excirolana brasiliensis*), con *E. armata* como la más abundante, lo cual era esperable por su marcada preferencia por ambientes disipativos (Lozoya & Defeo 2006, Lozoya *et al.* 2010). En Arachania, los carroñeros estuvieron

conformados, además de las dos especies de isópodos antes mencionadas, por un anfípodo, *Atlantorchestoidea brasiliensis*. De acuerdo con las predicciones de la Hipótesis de Seguridad Ambiental (HSH por sus siglas en Inglés: Defeo & Gómez 2005) esta especie es más abundante en ambientes reflectivos, ya que habita zonas supralitorales y la combinación de una empinada pendiente y swashes angostos en este tipo de playa genera zonas supralitorales estables y seguras que no son inundadas por el swash (Defeo & Gómez 2005, Fanini *et al.* 2009, Defeo & McLachlan 2011). Dentro de los isópodos, *E. brasiliensis* fue el más abundante en esta playa, tal como fuera observado en estudios previos (Defeo *et al.* 1992, Defeo & Martínez 2003, Cardoso & Defeo 2004), aunque el éxito de esta especie en ambientes reflectivos puede estar relacionado con el desplazamiento competitivo que sufre en playas disipativas por parte de la congénica *E. armata* (de Álava & Defeo 1991, Defeo *et al.* 1997).

Con respecto a la distribución transversal de los gremios, los filtradores tendieron a ocupar las zonas más próximas al swash (últimos 10 m) en ambas playas. En Aguada se registró un pico de abundancia del berberecho *Donax hanleyanus* en la zona de swash, denotando una distribución agregada, propia de la macrofauna (Giménez & Yannicelli 2000). En Arachania los filtradores también mostraron un marcado aumento hacia la zona de swash, disminuyendo en el submareal somero. Este hecho se debe posiblemente a la presencia del fuerte y rápido swash, el cual convierte a esa zona en un área de fuertes corrientes y turbulencia que imposibilitan el asentamiento y alimentación de los filtradores (Giménez & Yannicelli 2000, Defeo & McLachlan 2011). Por otra parte, el gremio de los carroñeros no se distribuyó de la misma forma en las dos playas. En Aguada éstos ocuparon las estaciones correspondientes a los últimos 20 m de playa, posiblemente distribuyéndose en la zona que presentó el mayor contenido de materia orgánica y tamaños intermedios de grano en el sedimento, ya que se trata de factores clave en la determinación de la distribución de algunos carroñeros (Lozoya *et al.* 2010). En Arachania, los carroñeros ocuparon la zona media de la playa, aunque era de esperarse que se distribuyeran de manera uniforme en el eje duna-mar exceptuando la zona de cara a la pendiente, por ser ésta el área que recibe los swashes turbulentos y que por lo tanto la convierten en un ambiente hostil para la macrofauna (McArdle & McLachlan 1992, Defeo & Martínez 2003, Fanini *et al.* 2009). Si bien no es claro por qué se registraron bajas densidades de carroñeros en la zona más cercana a las dunas (primeros 10 m), es posible que este hecho esté relacionado con la presencia de granos gruesos y baja humectación del sedimento que aumentan el riesgo de deshidratación de las especies

supralitorales (Fanini *et al.* 2009) o con el bajo contenido de materia orgánica que limitaría la cantidad de alimento disponible para las mismas (Lercari & Defeo 2006).

En cuanto a la distribución vertical de los gremios, los filtradores tendieron a ocupar el primer estrato de profundidad (E5) en ambas playas. Esto puede deberse a que dicho estrato recibe mayor aporte de alimento por parte del swash y presenta una temperatura superior a los otros estratos, la cual sería un factor que regula y estimula el metabolismo de las especies de la macrofauna (McLachlan & Brown 2006). Asimismo, la humectación fue uno de los factores que mejor explicó la distribución observada, hecho relacionado con la dependencia en el contenido de agua del sedimento que tienen las especies filtradoras (Celentano & Defeo 2006). El gremio de los carroñeros ocupó principalmente los primeros 10 cm de profundidad en ambas playas y minoritariamente los estratos más profundos (15 y 20 cm) en Arachania. Debido a que se trata de especies más independientes del swash y de las características del sedimento que las especies filtradoras, posiblemente el contenido de materia orgánica (como fuente alimenticia) sea el principal factor que module la distribución vertical de este gremio (McLachlan & Brown 2006, Rodil *et al.* 2008, Lozoya *et al.* 2010, Defeo & McLachlan 2011). No obstante, el grado en que las interacciones bióticas (competencia, depredación) afectan la distribución vertical no ha sido estudiado y posiblemente sea, junto con los factores abióticos, los principales moduladores que expliquen estos patrones de ocurrencia. (Yannicelli *et al.* 2001, Korpinen & Westerbomb 2010).

Vale resaltar también la ausencia generalizada de especies en el estrato más profundo (E20) en ambas playas. Si bien la literatura sobre la distribución vertical de las especies en playas arenosas es escasa, McLachlan & Brown (2006) plantean que toda la macrofauna se distribuye en los primeros 20 cm de profundidad del sedimento, posiblemente relacionado a los bajos contenidos de materia orgánica, oxígeno y bajas temperaturas que se presentan en dicho estrato. Nuestro estudio estaría reafirmando esta observación.

5. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

1. Aguada se caracterizó como una playa disipativa y Arachania como una reflectiva.
2. El ambiente disipativo (Aguada) presentó mayor densidad y riqueza de filtradores que el reflectivo.
3. El gremio de los carroñeros fue más abundante que el de filtradores en ambas playas y presentó mayor densidad y riqueza en el ambiente reflectivo, lo cual condice con las predicciones de las hipótesis planteadas.
4. La distribución transversal de los gremios mostró que los filtradores ocurrieron en ambas playas en las zonas próximas al swash y con mayor humectación, siguiendo las predicciones de las hipótesis planteadas en esta tesis. Los carroñeros ocuparon, en Aguada la zona media y el swash y en Arachania la zona media de la playa, aunque no el supralitoral superior, como era esperable según las predicciones planteadas.
5. En ambas playas los filtradores ocurrieron mayoritariamente en el primer estrato de profundidad (5 cm) y esta distribución estuvo relacionada al contenido de agua y alimento disponible en los sedimentos.
6. Los carroñeros ocuparon los tres primeros estratos de profundidad (hasta 15 cm) y el contenido de materia orgánica fue el factor que mejor explicó dicha distribución.
7. El estrato más profundo analizado en este estudio (20 cm) prácticamente no presentó individuos, lo cual refuerza la idea de que la macrofauna de las playas arenosas se aloja principalmente en los primeros 15 cm de la columna de sedimento, debido posiblemente a la prevalencia de un ambiente con menos oxígeno, poco alimento y con temperaturas inferiores a los estratos superficiales.
8. Más estudios que contemplen el rol de las interacciones intra e interespecíficas deben ser realizados a fin de determinar todos los factores que modulan la distribución de los gremios en la columna de sedimento.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Arruda, E. P., Domaneschi, O., Amaral, A. C. Z. (2003). Mollusc feeding guilds on sandy beaches in Sao Paulo State, Brazil. *Mar Biol* 43: 691–701.
- Blott, S.J., Pye, K. (2001). Gradistat: a grain size distribution and statistics package for the analysis of unconsolidated sediments. *Earth Surf Process. Landforms* 26: 1237–1248.
- Brazeiro, A. (2001). Relationship between species richness and morphodynamics in sandy beaches: what are the underlying factors? *Mar Ecol Prog Ser* 224: 35-44.
- Cardoso, R.S., Defeo, O. (2004). Biogeographic patterns in life history traits of the pan-American sandy beach isopod *Excirolana braziliensis*. *Estuar Coast Shelf Sci* 61:559–568.
- Celentano, E., Defeo, O. (2006). Habitat harshness and morphodynamics: life history traits of the mole crab *Emerita brasiliensis* in Uruguayan sandy beaches. *Mar Biol* 149: 1453–1461.
- Celentano, E., Gutiérrez, N.L., Defeo, O. (2010). Effects of morphodynamic and estuarine gradients on the demography and distribution of a sandy beach mole crab: implications for a source-sink habitat dynamics. *Mar Ecol Prog Ser* 398:193-205.
- Clarke, K. R., Warwick, R.M. (1994). Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. Natural Environment Research Council, Plymouth. 144 pp.
- Crocker, R.A., Hatfield, E.B. (1980). Space partitioning and interactions in an intertidal sand-burrowing amphipod guild. *Mar Biol* 61: 79-88.
- de Álava, A., Defeo, O. (1991). Distributional pattern and population dynamics of *Excirolana armata* (Isopoda: Cirolanidae) in a Uruguayan sandy beach. *Estuar Coast Shelf Sci* 33: 433-444.
- Defeo, O. (1993). The effect of spatial scales in population dynamics and modelling of

- sedentary fisheries: the yellow clam *Mesodesma mactroides* of an Uruguayan exposed sandy beach. PhD dissertation, CINVESTAV-IPN, Merida. 308 pp.
- Defeo, O. (1996). Recruitment variability in sandy beach macroinfauna: much to learn yet. *Rev Chil de Hist Nat* 69: 615-630.
- Defeo, O. (1996a). Experimental management of an exploited sandy beach bivalve population. *Rev Chil Hist Nat* 69: 605–614.
- Defeo, O., Arreguín-Sánchez, F., Sánchez, J. (1992b). Growth study of the yellow clam *Mesodesma mactroides*: a comparative analysis of three length-based methods. *Sci Mar* 56: 53-59.
- Defeo, O., Brazeiro, A., de Alava, A., Riestra, G. (1997). Is sandy beach macrofauna only physically controlled? Role of substrate and competition in isopods. *Estuar Coast Shelf Sci* 45: 453-462.
- Defeo, O., Gómez, J. (2005). Morphodynamics and habitat safety in sandy beaches: life-history adaptations in a supralittoral amphipod. *Mar Ecol Prog Ser* 293: 143-153.
- Defeo, O., Gómez, J., Lercari, D. (2001). Testing the swash exclusion hypothesis in sandy beach populations: the mole crab *Emerita brasiliensis* in Uruguay. *Mar Ecol Prog Ser* 212: 159-170.
- Defeo, O., Jaramillo, E., Lyonnet, A. (1992). Community structure and intertidal zonation of the macroinfauna on the Atlantic coast of Uruguay. *J Coast Res* 8: 830-839.
- Defeo, O., Martínez, G. (2003). The habitat harshness hypothesis revisited: life history of the isopod *Excirolana brasiliensis* in sandy beaches with contrasting morphodynamics. *J Mar Biol Assoc UK* 83: 331-340.
- Defeo, O., McLachlan, A. (2005). Patterns, processes and regulatory mechanisms in sandy beach macrofauna: a multi-scale analysis. *Mar Ecol Prog Ser* 295: 1-20.
- Defeo, O., McLachlan, A. (2011). Coupling between macrofauna community structure and beach type: a deconstructive meta-analysis. *Mar Ecol Prog Ser* 433: 29-41.

- Delgado, E., Defeo, O. (2008). Reproductive plasticity in mole crabs, *Emerita brasiliensis*, in sandy beaches with contrasting morphodynamics. *Mar Biol* 153: 1065-1074.
- Emery, K.O. (1961). A simple method of measuring beach profiles. *Limnol Oceanog* 6: 90-93.
- Fanini, L., Defeo, O., Do Santos, C., Scapini, F. (2009). Testing the Habitat Safety Hypothesis with behavioural field experiments: amphipod orientation on sandy beaches with contrasting morphodynamics. *Mar Ecol Prog Ser* 392: 133-141.
- Folk, R. (1980). *Petrology of Sedimentary Rocks*. Hemphil Publishing Co., Austin, Texas. 184pp.
- Giménez, L., Yannicelli, B. (2000). Longshore patterns of distribution of macroinfauna on a Uruguayan sandy beach: an analysis at different spatial scales and of their potential causes. *Mar Ecol Prog Ser* 199: 111-125.
- Gómez, J., Defeo, O. (1999) Life history of the sandhopper *Pseudorchestoidea brasiliensis* (Amphipoda) in Sandy beaches with contrasting morphodynamics. *Mar Ecol Prog Ser* 182: 209-220.
- Jaramillo, E., McLachlan, A., Coetzee, P. (1993). Intertidal zonation patterns of macroinfauna over a range of exposed Sandy beaches in south- central Chile. *Mar Ecol Prog Ser* 101: 105-118.
- Korpinen, S., Westerborn, M. (2010). Microhabitat segregation of the amphipod genus *Gammarus* (Crustacea: Amphipoda) in the Northern Baltic Sea. *Mar Biol* 157: 361-370.
- Lercari, D., Defeo, O. (2006). Large-scale diversity and abundance trends in Sandy beach macrofauna along full gradients of salinity and morphodynamics. *Estuar Coast Shelf Sci* 68: 27-35.
- Lozoya, J.P., Defeo, O. (2006). Effects of a freshwater canal discharge on an ovoviviparous isopod in an exposed Sandy beach. *Mar Freshwater Res* 57: 421-428.
- Lozoya, J.P., Gómez, J., Defeo, O. (2010). Modelling large-scale effects of estuarine and

- morphodynamic gradients on distribution and abundance of the sandy beach isopod *Excirolana armata*. Estuar Coast Shelf Sci 87: 472-478.
- McArdle, S.B, McLachlan, A. (1991). Dynamics of the swash zone and effluent line on sandy beaches. Mar Ecol Prog Ser 76: 91-99.
- McArdle, S. B., McLachlan, A. (1992). Sandy beach ecology: swash features relevant to the macrofauna. J Coas Res 8: 398-407.
- McLachlan, A., Brown, A.C. (2006). The ecology of sandy shores. Elsevier, 2nd Ed. 374pp.
- McLachlan, A., Dorvlo, A. (2005). Global patterns in sandy beach macrobenthic communities. J Coast Res 21: 674-687.
- McLachlan, A., Dorvlo, A. (2007). Global patterns in sandy beach macrobenthic communities: biological factors. J Coast Res 23:1 081-1087.
- McLachlan, A., Jaramillo, E., Defeo, O., Dugan, J., de Ruyck, A., Coetzee, P. (1995). Adaptations of bivalves to different beach types. J Exp Mar Biol Ecol 187: 147-160.
- Rodil, I.F., Cividanes, S., Lastra, M., López, J. (2008). Seasonal variability in the vertical distribution of benthic macrofauna and sedimentary organic matter in an estuarine beach (NW Spain). Estuar Coasts 31: 382-395.
- Sanders, H. (1958). Benthic studies in Buzzards Bay. 1. Animal-Sediment Relationships. Limnol Oceanogr 3: 245-258.
- Soares, A.G. (2003). Sandy beach morphodynamics and macrobenthic communities in temperate, subtropical and tropical regions – a macroecological approach. PhD thesis, University of Port Elizabeth, South Africa. 155pp.
- Yannicelli, B., Palacios, R., Giménez, L. (2001). Activity rhythms of two cirolanid isopods from an exposed microtidal sandy beach in Uruguay. Mar Biol 138: 187-197.