



Tesina de grado

Licenciatura en Ciencias Biológicas - Opción Oceanografía

Variabilidad longitudinal de la comunidad macrobentónica de una playa arenosa: efectos del gradiente morfodinámico

María Pedragosa

Orientador: Dr. Omar Defeo

Tribunal:

Msc. Eleonora Celentano

Dr. Diego Lercari

Dr. Omar Defeo

UNDECIMAR

Facultad de Ciencias

Universidad de la República

2012

A mi abuela Leonor

Agradecimientos:

Agradezco enormemente a mi abuela por brindarme el espacio y la comodidad para estudiar, y por los chocolates y el besito de suerte en la nariz antes de cada instancia importante en mi carrera.

Agradezco a Omar Defeo por aceptarme como pasante y por alentarme y guiarme a lo largo de este trabajo, y a Eleonora Celentano, Diego Lercari y Leandro Bergamino por su buena disposición a ayudarme siempre.

ÍNDICE

1 – RESUMEN.....	1
2 – INTRODUCCIÓN.....	2
2.1 - Patrones de macroescala en playas arenosas.....	2
2.2 - Patrones de mesoescala en playas arenosas.....	4
2.3 - Objetivo general e hipótesis.....	5
2.4 - Objetivos específicos.....	6
3 - MATERIALES Y MÉTODOS.....	7
3.1 - Área de estudio.....	7
3.2 - Método de muestreo.....	8
3.3 - Análisis de laboratorio.....	8
3.4 - Análisis estadístico.....	10
4 – RESULTADOS.....	11
4.1 - Variables físicas.....	11
4.2 - Estructura comunitaria.....	14
4.3 - <i>Emerita brasiliensis</i>	16
4.4 - <i>Donax hanleyanus</i>	17
4.5 - <i>Atlantorchestoidea brasiliensis</i>	18
4.6 - <i>Excirolana braziliensis</i>	18
5 – DISCUSIÓN.....	20
5.1 - El ambiente físico.....	20
5.2 - Comunidad macrobentónica.....	22
5.3 - <i>Emerita brasiliensis</i>	25
5.4 - <i>Donax hanleyanus</i>	26
5.5 - <i>Atlantorchestoidea brasiliensis</i>	27
5.6 - <i>Excirolana braziliensis</i>	28
5.7 - Macroescala vs. Mesoescala.....	30
6 - CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES.....	33
7 – BIBLIOGRAFÍA.....	35

1 – RESUMEN

Un patrón general de macroescala en ecología de playas arenosas está dado por la disminución en riqueza, abundancia y biomasa de especies macrobentónicas desde playas disipativas a playas reflectivas. Dicho patrón ha sido explicado por la presencia de un clima de swash más severo en playas reflectivas, hecho en el cual se basa la Hipótesis de Exclusión de Swash (SEH por sus siglas en inglés). El mayor tamaño de grano y menor ancho de playa en playas reflectivas también inciden en la disminución de riqueza y abundancia de la comunidad. A su vez, las respuestas poblacionales a la morfodinámica resultan en una mayor adecuación biológica hacia playas disipativas para especies intermareales (Hipótesis de Severidad de Hábitat, HHH) y hacia playas reflectivas para especies supralitorales (Hipótesis de Seguridad de Hábitat, HSH). A nivel de mesoescala, la Hipótesis de Favorabilidad de Hábitat (HFH) explica la contracción o expansión de la distribución de una especie de forma que en períodos de buen reclutamiento, la especie se expande desde el sector favorable donde es más abundante hacia los ambientes marginales, más rigurosos. Sin embargo, no hay estudios que evalúen estas hipótesis a lo largo de un continuo morfodinámico definido dentro de un único arco de playa. El objetivo de este estudio fue evaluar la variabilidad de la comunidad macrobentónica en función del gradiente morfodinámico de un arco de playa. Se tomaron muestras abióticas y biológicas en tres sectores de dicho arco a los efectos de verificar el gradiente morfodinámico y caracterizar la composición de la comunidad macrobentónica de cada sector en términos de abundancia, biomasa, densidad, peso individual medio e índices de diversidad. El arco de estudio presentó un gradiente morfodinámico marcado en el sentido de la deriva litoral. Sin embargo, el ancho de playa no siguió la tendencia esperada de un mayor ancho de playa hacia el sector disipativo debido a eventos erosivos que modifican dicho sector. En este estudio, la severidad del clima de swash y el tamaño de grano mayor hacia áreas reflectivas excluyó las especies intermareales. En este sentido, la SEH se cumple. Sin embargo, la abundancia y la biomasa no siguieron el patrón predicho por dicha hipótesis. La morfodinámica y el ancho de playa, en conjunto con evidencias de impacto ambiental en el sector disipativo, se conjugaron de forma tal que el centro del arco, sector de morfodinámica intermedia, resultó ser el ambiente más favorable. Para las especies intermareales estudiadas, se postula una dispersión longitudinal en el sentido de la deriva litoral desde el sector disipativo hacia el reflectivo donde los organismos tendrían menor éxito lo que se demuestra por su ausencia. Sin embargo, debido al afloramiento de la napa freática en el sector disipativo, existió una abundancia de organismos intermareales menor a lo esperado en dicho sector según su morfodinámica. Por ésto, no se puede descartar el cumplimiento de la HHH a mesoescala. Por su parte, la abundancia de crustáceos supralitorales mostró relación con la cantidad de espacio disponible más que con la morfodinámica, la HSH no se cumple en este estudio. En el marco de la HFH el sector más reflectivo sería el ambiente más favorable para ellos durante mareas altas mientras, el intermedio, tendría más espacio disponible durante marea baja disminuyendo la competencia por el espacio. Dada la capacidad de desplazamiento de los crustáceos supralitorales estudiados, se postula una hipótesis de dispersión longitudinal que alteraría el pico de distribución de abundancia en función de las ventajas o desventajas que cada sector ofrece en cada momento. Se desprende de este estudio la necesidad de probar la incidencia independiente del ancho de playa sobre los parámetros comunitarios y poblacionales de crustáceos supralitorales tanto a macro como a mesoescala. Dichos efectos se sumarían a los efectos independientes de la morfodinámica y del impacto ambiental. Además, se concluye que al comparar sectores de playa a mesoescala como a macroescala, debería considerarse cada sector dentro del contexto (arco de playa) en el que está inserto. En arcos de playa con gradientes morfodinámicos, tratar cada sector como una playa aislada, podría conducir a error.

2 - INTRODUCCIÓN

2.1 - Patrones de macroescala en playas arenosas

Las playas arenosas son sistemas dinámicos que responden a las variaciones en la acción de las olas, régimen de vientos, mareas y corrientes, las cuales generan a su vez cambios en las propiedades del sedimento (Defeo et al. 2006). En las playas micromareales (rango de marea astronómica menor a 2 m), la energía de la ola incidente, el tamaño del grano y la topografía interactúan y determinan una amplia variedad de estados morfodinámicos que van de playas disipativas a reflectivas (Short 1999). Las playas disipativas son anchas, de grano fino, pendiente suave, baja penetrabilidad del sustrato, alto contenido de agua y materia orgánica en el sedimento, así como menor frecuencia y velocidad de swash, entendiendo este último como el movimiento de agua sobre la cara de la playa luego de que la ola colapsa en la arena (McArdle & McLachlan 1991, 1992). Por el contrario, las playas reflectivas se caracterizan por ser más angostas, tener grano más grueso, alta pendiente, alta penetrabilidad de sustrato, bajo contenido de agua y materia orgánica en el sedimento, y mayor frecuencia y velocidad de swash (Defeo et al. 2001, 2003, Brazeiro 2001, Defeo & McLachlan 2005).

La macrofauna bentónica de las playas arenosas presenta un bajo número de especies con un alto grado de especialización (Defeo & McLachlan 2005), e incluye especies de diversos phyla, predominando los crustáceos, moluscos y poliquetos (McLachlan & Brown 2006). Desde la base dunar hacia el límite inferior del swash se pueden distinguir tres zonas: supralitoral, litoral y sublitoral (Dahl 1952, McLachlan & Brown 2006; ver patrones de mesoescala más abajo). Algunas especies de crustáceos altamente móviles son capaces de colonizar todo el espectro morfodinámico incluyendo playas reflectivas (McLachlan & Brown 2006). En este contexto, los estudios de la comunidad macrobentónica han llevado a formular la Hipótesis de Exclusión de Swash (SEH por sus siglas en inglés, McArdle & McLachlan 1991, 1992) que predice una disminución en riqueza de especies, abundancia y biomasa desde playas disipativas hacia playas reflectivas, postulando que en el extremo reflectivo persisten solamente las especies supralitorales (Defeo et al. 1992, 2003, McLachlan et al. 1995) como consecuencia del clima de swash más severo (alta frecuencia y velocidad).

Estudios recientes concluyen que la exclusión de especies hacia el extremo reflectivo del gradiente morfodinámico se explica por una combinación de arenas más gruesas, clima de swash más riguroso (directamente vinculado a la pendiente) y un incremento en la dinámica de erosión-acreción (Brazeiro 2001, McLachlan & Dorvlo 2005). Brazeiro (2001) sugiere que estos tres factores están interrelacionados, pero podrían tener influencia independiente sobre los diferentes procesos biológicos de las especies. Por tanto, la disminución de especies hacia playas reflectivas resultaría de un efecto aditivo de sus efectos independientes al aumentar la severidad del ambiente.

El aumento de la riqueza de especies, abundancia y biomasa hacia el extremo disipativo, también ha sido correlacionado positivamente con el ancho de playa (Nel et al. 2001, McLachlan & Dorvlo 2005). Sin embargo McLachlan & Dorvlo (2007) concluyen que estos cambios no son una simple respuesta al aumento del ancho de playa tal como lo postula la regla de Darlington (un aumento de 10 veces en el área de distribución implica un aumento del doble en la riqueza de especies; Darlington 1957, Neigel 2003), sino que el ambiente progresivamente más benigno hacia playas disipativas permite más especies, mayores abundancias y formas más pequeñas (tamaño corporal menor). Mientras el ancho de playa aumenta un orden de magnitud a través del rango morfodinámico, la abundancia aumenta varios órdenes, lo cual significa densidades de macrofauna mayores hacia playas disipativas. A su vez, el aumento de la densidad de la comunidad, va acompañado de la disminución del tamaño corporal medio (McLachlan & Dorvlo 2007).

Las respuestas poblacionales a las variaciones del estado morfodinámico no son las mismas en las especies litorales y del sublitoral somero (ambas afectadas por la dinámica del swash, en conjunto se denominan intermareales) que en las especies supralitorales (con menor incidencia del swash). Las primeras parecen relacionarse con la morfodinámica y el clima de swash en el mismo sentido que las comunidades (Defeo & McLachlan 2011): menor abundancia y biomasa, y menor tamaño corporal hacia playas reflectivas. Un ambiente más severo fuerza a los organismos intermareales a invertir más energía en sobrevivir que en reproducción y crecimiento resultando en menor abundancia, crecimiento y fecundidad hacia playas reflectivas (Hipótesis de Severidad de Hábitat: HHH por sus siglas en inglés, Defeo et al. 2003). Los crustáceos supralitorales muestran el patrón inverso (Defeo & McLachlan 2011): mayor abundancia y biomasa hacia reflectivas. La combinación de una zona de swash más angosta, restringida a la zona baja de la playa, junto a una pendiente más pronunciada,

hacen de las playas reflectivas un ambiente más seguro para las especies supralitorales que evitan el riesgo de ser arrastradas por el swash hacia el mar (Hipótesis de Seguridad de Hábitat: HSH, Defeo & Gómez 2005). Para insectos supralitorales esta tendencia no es tan clara (Defeo & McLachlan 2011).

2.2 - Patrones de mesoescala en playas arenosas

Los patrones de mesoescala son aquellos que ocurren entre 1 y 1000 km (Mann & Lazier 2006). A nivel de playas arenosas, la mesoescala se refiere a las variaciones que existen dentro de una playa, es decir, dentro de un cinturón arenoso ininterrumpido, tanto en dirección longitudinal como perpendicular (i.e. transversal) a la costa (Defeo & McLachlan 2005).

A nivel transversal existe una zonación en la disposición de los organismos. Si bien ésta no es rígida (los mismos se mueven en función de las mareas), cuando el nivel del mar es bajo en playas de poca pendiente, puede observarse con mayor claridad las tres zonas definidas: supralitoral, litoral y sublitoral (Dahl 1959, McLachlan & Brown 2006). La zona supralitoral se caracteriza por crustáceos altamente móviles que viven en arena seca, pero excursionan a la zona intermareal y ocasionalmente a la zona de swash con fines alimenticios o reproductivos. La zona litoral se caracteriza por algunos crustáceos y poliquetos que viven por debajo de la línea de resaca en arena húmeda pero no saturada y en general no se observan en playas reflectivas de grano grueso. La zona sublitoral posee arena saturada o casi saturada e incluye especies que también pueden vivir en la zona de surf (crustáceos, poliquetos y moluscos) (McLachlan & Jaramillo 1995, McLachlan & Brown 2006).

En el caso de los patrones longitudinales de mesoescala, se ha observado que la riqueza de especies, diversidad, equitatividad y abundancia, aumenta significativamente desde sitios sometidos a disturbio por descarga de agua dulce hacia sitios no afectados (Lercari et al. 2002, Lercari & Defeo 2003). También se ha documentado que las poblaciones tienden a agregarse en parches elípticos de metros a kilómetros, con el eje mayor paralelo a la costa (Defeo et al. 1986, Defeo 1993, Giménez & Yannicelli 1997). La distribución de las poblaciones tiende a ser unimodal, con forma de campana dentro de la playa y con la moda ubicada al centro de la distribución o hacia alguno de los extremos si hay disturbios (Defeo et al. 1986, Defeo 1993, Defeo & de Álava 1995, Schoeman 1997, Schoeman & Richardson 2002). Las observaciones anteriores llevaron

a formular la Hipótesis de Favorabilidad del Hábitat (HFH) para explicar la contracción o expansión de la distribución de una especie a mesoescala (Defeo & McLachlan 2005). Dicha hipótesis postula que en ambientes más benignos (playas disipativas o sistemas sin disturbios), las poblaciones poseen un importante mecanismo de regulación poblacional por denso-dependencia (interacciones intra- e interespecíficas), mientras que en ambientes más rigurosos (playas reflectivas o afectadas por diversas fuentes de disturbio humano) son controladas en mayor medida por factores físicos. Así, en años de buen reclutamiento, la especie aumenta su abundancia y se expande desde el ambiente favorable hacia los ambientes más rigurosos, mientras que en años de bajo reclutamiento, la especie queda confinada a los ambientes más favorables (Caddy & Defeo 2003).

A pesar de los numerosos estudios a nivel de macroescala sobre la influencia de la morfodinámica en la comunidad macrobentónica, en ninguno de los estudios de mesoescala antes mencionados se ha documentado el efecto de un gradiente continuo de las condiciones morfodinámicas sobre la macrofauna que habita un cinturón de playa. En este contexto, las playas de Uruguay son, en su mayoría, arcos comprendidos entre puntas rocosas que muestran un gradiente morfodinámico que evoluciona desde el tipo disipativo al reflectivo (Panario & Gutiérrez 2006). En consecuencia, constituyen modelos ideales para evaluar variaciones longitudinales en descriptores comunitarios y poblacionales a lo largo de un arco ininterrumpido de playa.

2.3 - Objetivo general e hipótesis

El objetivo principal de este trabajo fue evaluar las variaciones longitudinales de los descriptores comunitarios en función del gradiente morfodinámico existente en un cinturón de playa ininterrumpido. A tales efectos, se toma como modelo de estudio el arco de playa comprendido entre las localidades de La Aguada y La Pedrera (Departamento de Rocha, Uruguay). Se plantea como hipótesis que la riqueza de especies, abundancia total y biomasa total presentan variabilidad longitudinal y, de acuerdo a lo documentado en estudios previos a macroescala, se predice un incremento en los tres descriptores comunitarios desde el extremo más reflectivo al más disipativo.

2.4 - Objetivos específicos

1. Caracterizar variaciones longitudinales en las variables físicas del cinturón de playa estudiado.
2. Identificar las especies encontradas a lo largo del mismo.
3. Estimar variaciones longitudinales en la riqueza de especies, abundancia total, biomasa total, diversidad, peso individual medio y densidad.
4. Relacionar las variables físicas del ambiente con descriptores biológicos comunitarios.
5. Analizar la variabilidad longitudinal de la abundancia, biomasa, largo y peso individual para especies representativas del piso supralitoral (*Excirolana braziliensis* y *Atlantorchestoidea brasiliensis*) e intermareal (*Emerita brasiliensis* y *Donax hanleyanus*) del cinturón de playa.

3 - MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 - Área de estudio

Las playas de la costa Atlántica de Uruguay son en su mayoría arcos comprendidos entre puntas rocosas donde la deriva litoral está determinada por el ángulo de incidencia del mar de fondo (*swell*) que llega del SE (MTOP-PNUD-UNESCO 1980). Cada uno de estos arcos muestra un gradiente morfodinámico que evoluciona desde el tipo disipativo al reflectivo en el sentido de la deriva litoral, lo que a su vez se acompaña de un gradiente de sedimentos finos a gruesos (Panario & Gutiérrez 2006).

El sitio de estudio comprende el arco de playa ininterrumpido que se extiende en dirección NE desde el Cabo Santa María ($34^{\circ}39'S$, $54^{\circ}09'W$) hasta la punta rocosa conocida como Punta Rubia ($34^{\circ}35'S$, $54^{\circ}07'W$) (Departamento de Rocha – Uruguay) (Fig. 1). La deriva litoral responsable del transporte de sedimentos en este arco tiene dirección NE, por lo que existiría un gradiente morfodinámico que aumenta la reflectividad en ese sentido (MTOP-PNUD-UNESCO 1980, Panario & Gutiérrez 2006).



Figura 1. Área de estudio con los tres sectores de playa (círculos) analizados.

3.2 - Método de muestreo

Las muestras fueron colectadas en un único día durante la primavera de 2009, en tres sectores del arco de estudio separados aproximadamente 3 km entre sí. De Oeste a Este del arco, dichos sectores fueron Aguada, Arachania y La Pedrera (Fig. 1). En cada uno se trazaron tres transectos perpendiculares a la costa separados 8 m entre sí para muestras biológicas. Las muestras se colectaron cada 4 m (estaciones de muestreo) desde la base de las dunas hasta el límite inferior del swash (LIS) en cada transecto, con un cilindro metálico de 27 cm de diámetro y 40 cm de profundidad. Cada muestra se filtró por una malla de 0.5 mm de abertura y los organismos retenidos fueron fijados con formaldehído al 10%, para posterior recuento e identificación de especies en el laboratorio.

A los efectos de evaluar la influencia de la morfodinámica sobre la macrofauna bentónica, algunos estudios demostraron que la pendiente predice mejor la variabilidad espacial en las condiciones del clima de swash que el parámetro de Dean (McArdle & McLachlan 1991, 1992; Brazeiro 2001), haciéndolas más rigurosas a mayor reflectividad. Por eso, en este trabajo se utilizó la pendiente como indicadora de las condiciones morfodinámicas de cada sector de playa. Por tanto, de forma adyacente a cada una de las estaciones de muestreo de uno de los transectos biológicos, se tomaron medidas para calcular la pendiente según Emery (1961). También se midió la penetrabilidad del sustrato, definida como la profundidad de penetración vertical de una barra metálica de 163 g de peso dentro de la arena (5 réplicas por estación), y se tomaron muestras de sedimento, que fueron envueltas en papel de aluminio, para posterior análisis de granulometría, materia orgánica y humectación del sustrato.

Por su parte, el ancho de playa en cada sector, fue determinado por la distancia (m) comprendida desde la base de las dunas hasta el LIS.

3.3 - Análisis de laboratorio

Se determinó el contenido de agua de las muestras de sedimento por diferencia de peso húmedo y seco, luego de colocar las muestras a 100°C durante 24 h. El contenido de materia orgánica se determinó por diferencia entre peso seco e incinerado luego de exponer las muestras a 500°C en una mufla durante 5 h. Para el análisis

granulométrico se utilizó un rot-up para separar fracciones de sedimento por tamaño. Los tamices utilizados fueron de 2000, 1000, 710, 500, 355, 250, 180, 125, 90 y 63 µm de abertura y las fracciones retenidas en cada uno fueron pesadas. Luego se utilizó el programa Gradistat (Blott & Pye 2001) para calcular el tamaño medio de grano y la selección del sedimento para cada estación según Folk (1980).

Para describir la comunidad macrobentónica presente en la playa se identificaron los organismos hasta el nivel de especie cuando fue posible y se los clasificó por su forma de vida en supralitorales e intermareales, según McLachlan & Jaramillo (1995) y Brown & McLachlan (2006). En este trabajo se entiende como especies intermareales aquellas de la franja litoral y sublitoral, si bien las especies verdaderamente intermareales son aquellas de la franja litoral. Los poliquetos fueron clasificados en función de la zonación que presentaron en este estudio, ya que no pudieron identificarse a nivel de especie. Los insectos no fueron considerados en este estudio.

Se estimó la abundancia por transecto (IST: ind·m⁻¹, Brazeiro & Defeo 1996) y la densidad total (ind·m⁻²) de organismos en cada sector de playa y se calcularon los siguientes índices ecológicos:

a) Riqueza de Margalef:

$$R = S - 1/\ln(n)$$

donde S representa el número total de especies en la comunidad y n el número total de individuos observados en ella.

b) Diversidad de Shannon – Weaver:

$$H' = \sum p_i \times \ln p_i$$

con S y $i = 1$; donde p_i representa la proporción de organismos observados de la especie i en la comunidad.

c) Equitatividad de Shannon:

$$J = -\sum p_i \times \ln p_i / \ln S$$

Los organismos fueron pesados luego de colocarlos en una estufa a 80° durante 24 h para determinar su peso seco. A partir de estos valores, y para cada sector de playa, se estimó la biomasa por transecto lineal (BST: g·m⁻¹) y peso individual medio (mg·ind⁻¹).

Para evaluar variaciones longitudinales a nivel poblacional, se seleccionaron dos especies supralitorales (*Atlantorchestoidea brasiliensis* y *Excirolana braziliensis*) y dos

especies intermareales (*Emerita brasiliensis* y *Donax hanleyanus*). Además de la abundancia (IST: ind·m⁻¹), se estimó biomasa (BST: g·m⁻¹), peso individual medio (mg·ind⁻¹) y largo medio (mm) para cada especie por sector de playa. El largo corporal de los organismos fue medido con una precisión de 0.01 mm.

3.4 - Análisis estadístico

Se evaluó la variabilidad de los parámetros físicos entre sitios mediante Análisis de Covarianza (ANCOVA) de una vía, usando el sector de playa como factor fijo y la distancia en metros desde la base dunar como covariable (se atribuye valor cero a la base de la duna y aumenta en el eje transversal hacia el mar). Cuando se detectaron diferencias significativas, se utilizó la prueba a posteriori de comparaciones múltiples de Tukey HSD.

La variabilidad de los parámetros comunitarios (IST, densidad, BST, peso individual medio e índices de diversidad) entre sectores de playa se evaluó mediante Análisis de Varianza (ANOVA) de una vía, usando el sector de playa como factor fijo. En los casos en que no se cumplió el supuesto de homogeneidad de varianza, se transformaron los datos. Cuando se detectaron diferencias significativas, se utilizó la prueba a posteriori de comparaciones múltiples de Tukey HSD.

La variabilidad de los parámetros poblacionales (IST, BST, peso individual medio y largo) fue evaluada por diferentes test según la especie. Para *Excirolana brasiliensis* se utilizó un ANOVA de una vía, usando el sector de playa como factor fijo. Para las otras tres especies (*Atlantorchestoidea brasiliensis*, *Emerita brasiliensis* y *Donax hanleyanus*) se utilizó una prueba de t de Student, debido a que se registraron organismos solo en dos de los tres sectores.

4 - RESULTADOS

4.1 - Variables físicas

La caracterización física de los tres sectores de playa se resume en la Tabla 1. El ancho de playa fue máximo en el sector medio del arco (Arachania) y mínimo en Aguada. El sedimento clasificó como arena fina bien seleccionada en Aguada, arena media moderadamente seleccionada en Arachania y arena gruesa a muy gruesa moderadamente bien seleccionada en La Pedrera. Se observó un gradiente creciente desde Aguada a La Pedrera en tamaño de grano, pendiente y penetrabilidad de sustrato, y decreciente para humectación y materia orgánica en sedimento (Fig. 2).

Tabla 1. Variables físicas (media $\pm$ error estándar) por sector del arco de playa.

	Ancho de playa (m)	Pendiente (cm·m ⁻¹)	Grano medio (μ m)	Selección	Humectación (%)	Materia Orgánica (%)	Penetrabilidad (cm)
Aguada	40	4.41	162.6 $\pm$ 3.0	1.29	11.75 $\pm$ 1.70	0.28 $\pm$ 0.03	3.62 $\pm$ 0.85
Arachania	52	5.33	354.3 $\pm$ 18.6	1.73	5.11 $\pm$ 1.03	0.14 $\pm$ 0.02	6.27 $\pm$ 0.57
La Pedrera	44	8.34	820.7 $\pm$ 59.3	1.57	2.57 $\pm$ 1.51	0.11 $\pm$ 0.02	9.04 $\pm$ 0.22

En la Tabla 2 se resumen los resultados del ANCOVA para las variables físicas. Existieron diferencias significativas entre los tres sectores para tamaño de grano, selección y penetrabilidad, mientras que humectación y materia orgánica no presentaron diferencias significativas entre Arachania y La Pedrera, pero sí ambas frente a Aguada.

Tabla 2. ANCOVA y comparaciones múltiples (Prueba de Tukey) entre sectores de playa para variables abióticas. Todas las variables presentaron $p < 0.01$.

Variables abióticas	Prueba F	Comparaciones múltiples
Tamaño de grano	87.69	Aguada < Arachania < La Pedrera
Selección	31.19	Aguada < La Pedrera < Arachania
Penetrabilidad	53.14	Aguada < Arachania < La Pedrera
Humectación	24.79	Aguada > Arachania = La Pedrera
Materia orgánica	17.24	Aguada > Arachania = La Pedrera

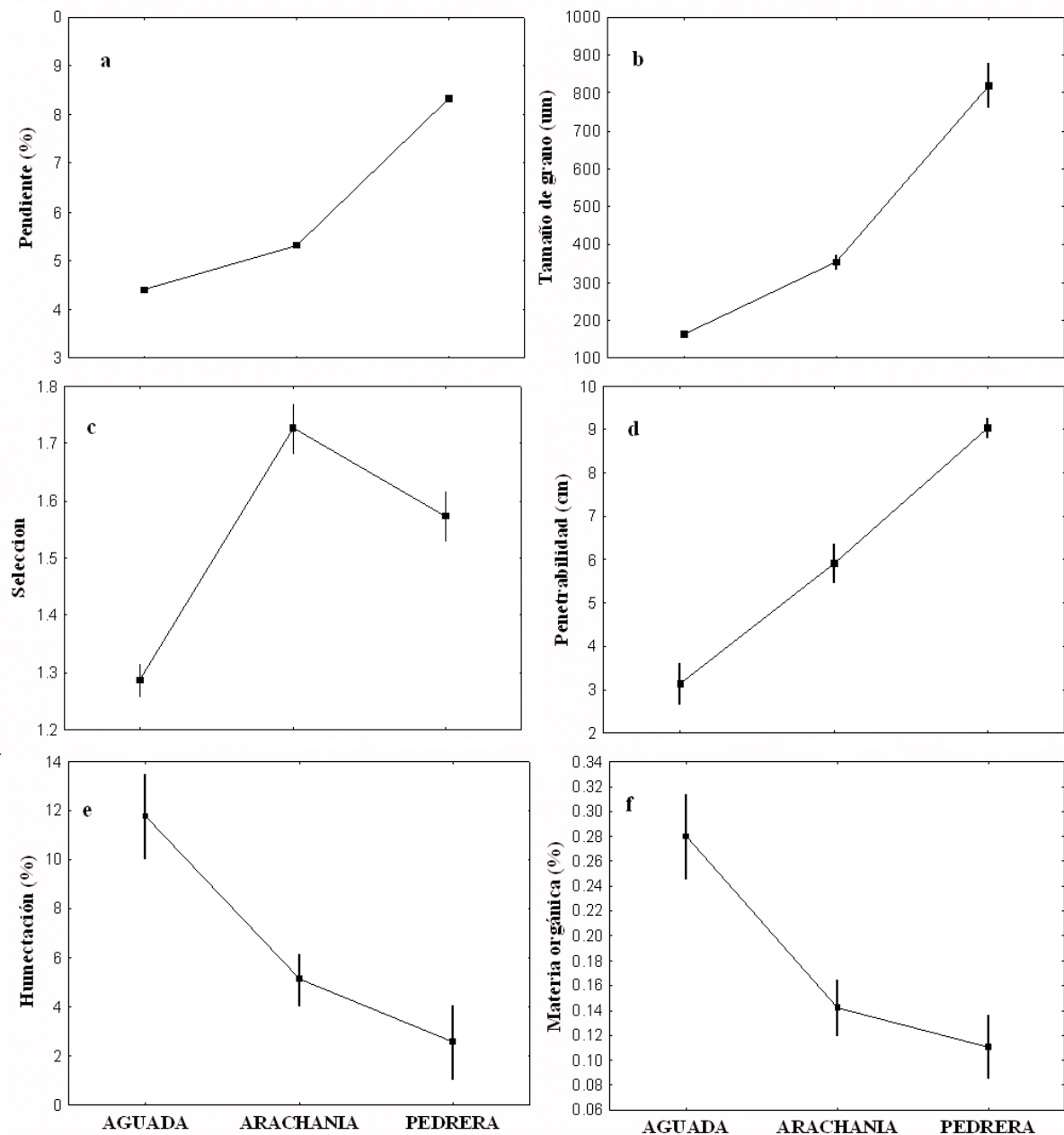


Figura 2. Media $\pm$ error estándar de las variables físicas por sector de playa: a) pendiente, b) tamaño de grano, c) selección del sedimento, d) penetrabilidad, e) humectación, y f) materia orgánica en sedimento.

La variabilidad de los parámetros físicos en el eje transversal de playa se observa en la Figura 3. La pendiente fue mayor en La Pedrera que en Arachania y Aguada (Fig. 3a). Particularmente, la pendiente de La Pedrera cambió abruptamente a los 36 m, generando una diferencia de altura entre el LIS y la base dunar mucho mayor que en las otras dos playas. El tamaño de grano (Fig. 3b) se mantuvo aproximadamente constante a lo largo del eje transversal en Aguada y Arachania y, en La Pedrera, aumentó hacia el LIS y presentó un máximo a los 28 m. La selección del sustrato (Fig. 3c) tendió a disminuir hacia el LIS en los tres sectores. La penetrabilidad (Fig. 3d) mostró un

comportamiento disímil entre sectores, tendiendo a disminuir hacia el LIS en Aguada y a aumentar en Arachania y La Pedrera. La humectación del sustrato (Fig. 3e) aumentó hacia el LIS y presentó niveles similares en la base dunar de los tres sectores. En Aguada aumentó abruptamente próximo a la base dunar (8 m) y se mantuvo elevado hacia el LIS. En Arachania y La Pedrera se encontraron bajos niveles de humectación hasta los 32 y 36 m respectivamente, donde empezó a aumentar. La materia orgánica (Fig. 3f) también aumentó hacia el LIS, con algunas oscilaciones en las curvas que, en el caso de Arachania y La Pedrera, se entrecruzaron en varios puntos.

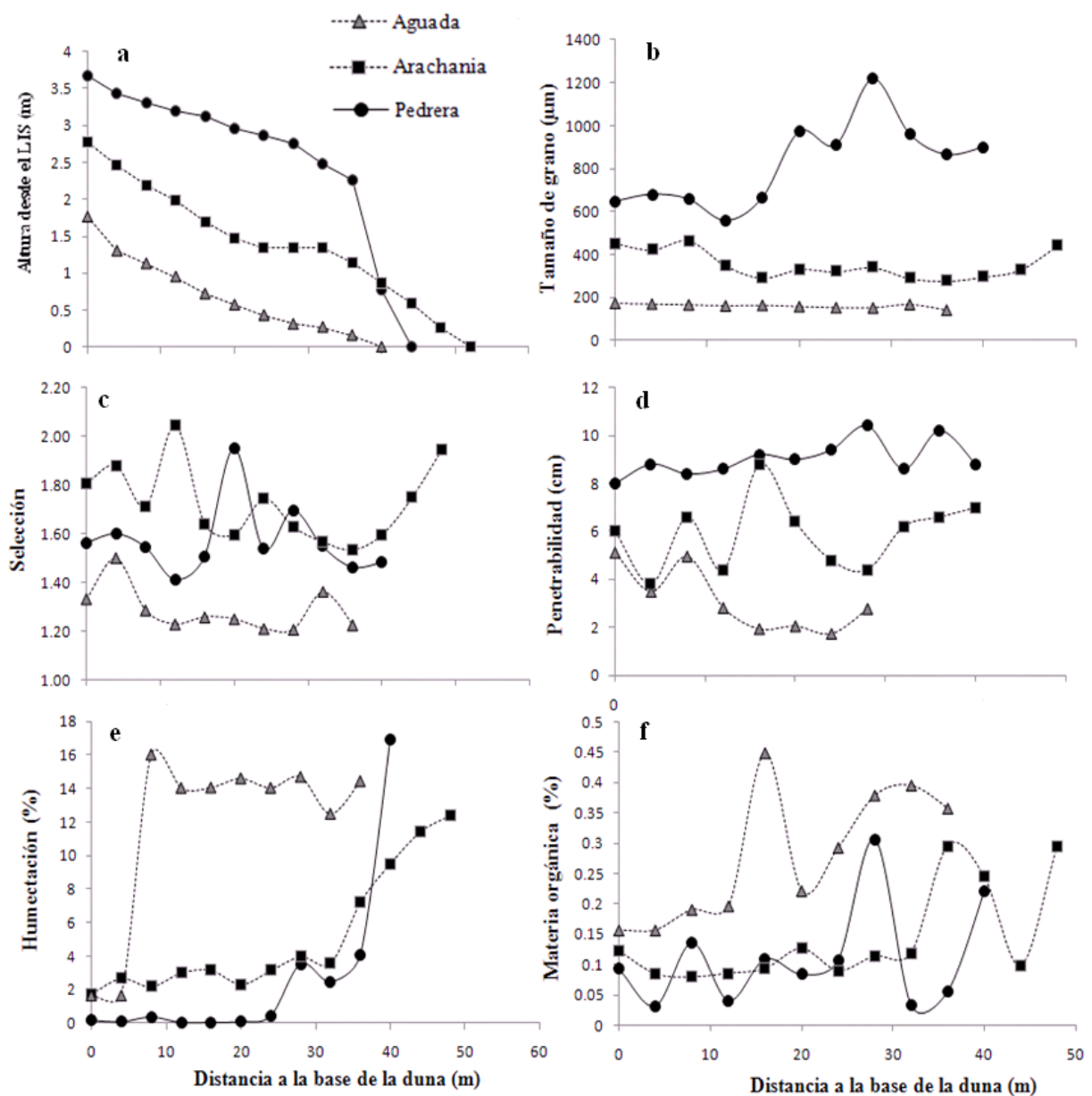


Figura 3. Variabilidad transversal (distancia a la base de la duna, m) de los parámetros físicos para cada sector de playa: a) perfil de playa (la altura cero corresponde a LIS), b) tamaño de grano, c) selección del sedimento, d) penetrabilidad, e) humectación, y f) materia orgánica en sedimento.

4.2 - Estructura comunitaria

En la Tabla 3 se detalla la estructura de la comunidad para los tres sectores de playa. Las variables bióticas se muestran en la Tabla 4 y los resultados del ANOVA para las mismas figuran en la Tabla 5. Se encontraron diferencias significativas para la abundancia ($\text{ind}\cdot\text{m}^{-1}$), siendo en Aguada menor que en los otros dos sectores. La riqueza de Margalef fue menor en La Pedrera frente a los otros sectores. En la Figura 4 se muestran las variaciones de la abundancia, densidad media, biomasa, peso individual y riqueza de Margalef por sector de playa.

Tabla 3. Forma de vida y abundancia media (IST) $\pm$ error estándar de las especies macrobentónicas presentes en cada sector de playa.

Especie	Forma de vida	Abundancia ($\text{ind}\cdot\text{m}^{-1}$)		
		Aguada	Arachania	La Pedrera
<i>Emerita brasiliensis</i>	Intermareal	70.6 $\pm$ 23.5	94.2 $\pm$ 13.5	0
<i>Excirolana braziliensis</i>	Supralitoral	211.9 $\pm$ 62.3	3061.1 $\pm$ 59.2	1271.5 $\pm$ 122.3
<i>Excirolana armata</i>	Intermareal	541.6 $\pm$ 71.9	117.7 $\pm$ 36.0	0
<i>Atlantorchestoidea brasiliensis</i>	Supralitoral	0	965.4 $\pm$ 95.2	353.2 $\pm$ 47.1
<i>Machrochiritodea giambiagiae</i>	Intermareal	0	0	117.7 $\pm$ 68.0
<i>Mesodesma mactroides</i>	Intermareal	47.1 $\pm$ 27.1	0	0
<i>Donax hanleyanus</i>	Intermareal	588.7 $\pm$ 339.9	282.6 $\pm$ 62.3	0
<i>Poliqueto NI.</i>	Intermareal	164.8 $\pm$ 36.0	282.6 $\pm$ 23.5	988.9 $\pm$ 509.9

Tabla 4. Variables bióticas comunitarias (media $\pm$ error estándar) por sector de playa: IST (abundancia por transecto), densidad, BST (biomasa por transecto), peso individual, riqueza de Margalef, equitatividad de Shannon (E) y diversidad de Shannon-Weaver (H').

Variables bióticas	Aguada	Arachania	La Pedrera
Nº especies	6	6	4
IST ($\text{ind}\cdot\text{m}^{-1}$)	1654 $\pm$ 696	4803 $\pm$ 318	2731 $\pm$ 720
Densidad ($\text{ind}\cdot\text{m}^{-2}$)	37.6 $\pm$ 15.8	85.7 $\pm$ 5.7	62.1 $\pm$ 16.4
BST ($\text{g}\cdot\text{m}^{-1}$)	116.1 $\pm$ 107.1	92.0 $\pm$ 51.6	10.3 $\pm$ 1.65
Peso individual ($\text{mg}\cdot\text{ind}^{-1}$)	42.8 $\pm$ 33.9	18.5 $\pm$ 9.8	4.5 $\pm$ 1.5
Riqueza de Margalef	0.496 $\pm$ 0.095	0.550 $\pm$ 0.035	0.295 $\pm$ 0.032
Equitatividad (E)	0.764 $\pm$ 0.071	0.616 $\pm$ 0.042	0.655 $\pm$ 0.041
Diversidad (H')	1.117 $\pm$ 0.064	1.071 $\pm$ 0.106	0.769 $\pm$ 0.095

Tabla 5. Resultados del ANOVA para las variables bióticas comunitarias y prueba de Tukey para comparaciones múltiples. IST, densidad, BST, peso individual medio, riqueza de Margalef, equitatividad de Shannon, diversidad de Shannon-Weaver (H'). * $p < 0.05$.

Variables bióticas	F	Comparaciones múltiples
IST ($\text{ind}\cdot\text{m}^{-1}$)	6.94*	Aguada < Arachania = Pedrera
Densidad ($\text{ind}\cdot\text{m}^{-2}$)	3.16	-
BST ($\text{g}\cdot\text{m}^{-1}$)	1.47	-
Peso individual ($\text{mg}\cdot\text{ind}^{-1}$)	2.04	-
Riqueza de Margalef	5.18*	Aguada = Arachania > Pedrera
Equitatividad	2.06	-
Diversidad (H')	3.93	-

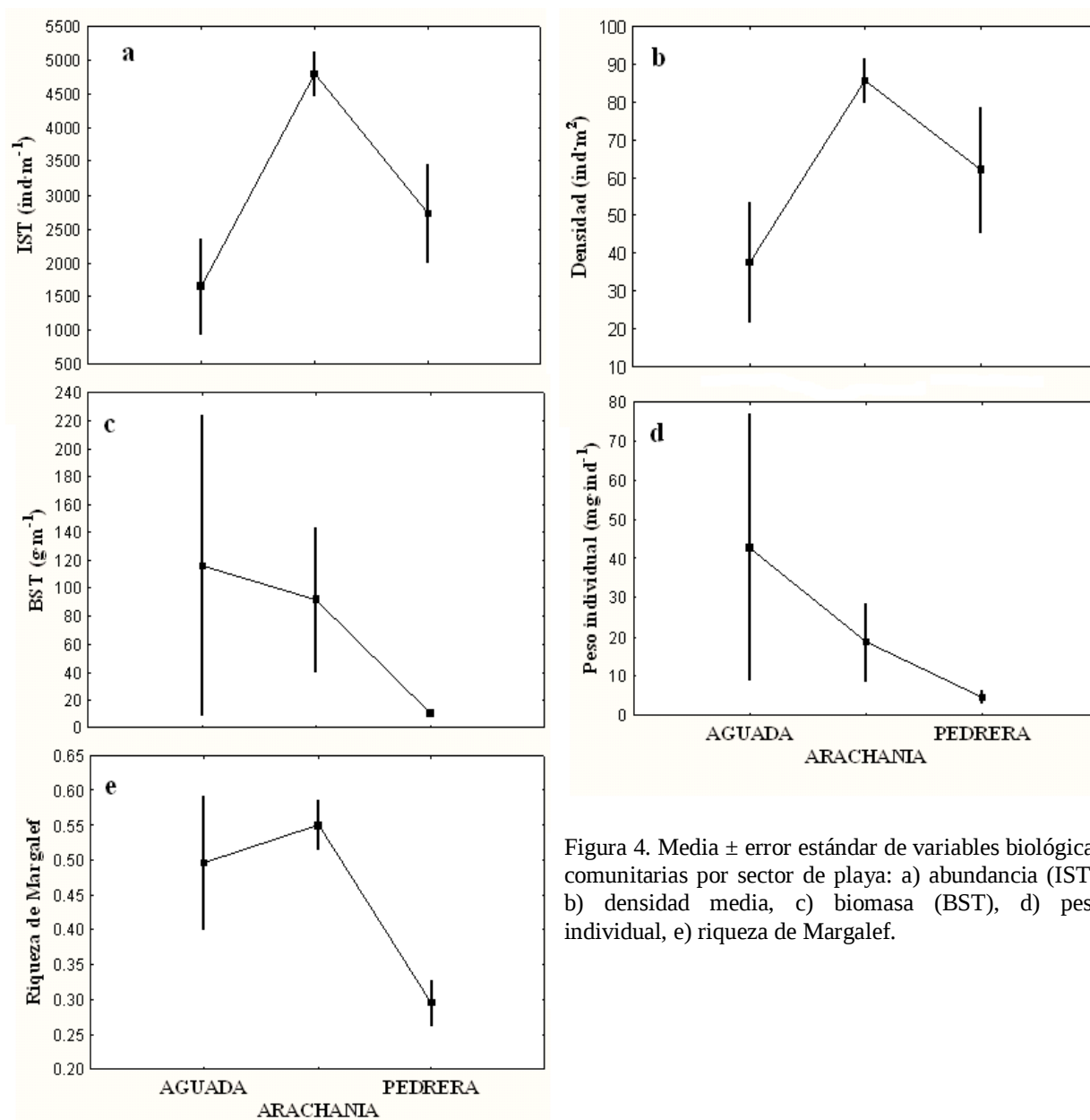


Figura 4. Media $\pm$ error estándar de variables biológicas comunitarias por sector de playa: a) abundancia (IST), b) densidad media, c) biomasa (BST), d) peso individual, e) riqueza de Margalef.

4.3 - *Emerita brasiliensis*

La Figura 5 muestra las variaciones en abundancia (IST) y biomasa (BST) por sector de playa para *Emerita brasiliensis*. No se registraron individuos de esta especie en La Pedrera. El valor medio de IST fue mayor en Arachania mientras que la BST medio fue levemente mayor en Aguada. No hubo diferencias significativas para IST ($F=3.25$, $p > 0.05$) y BST ($F=1.44$, $p > 0.05$) entre ambos sectores. La Tabla 6 muestra resultados estadísticos para el largo y peso individual. Si bien no hubo diferencias significativas entre sectores, ambas variables fueron mayores en Aguada, donde el error estándar fue más elevado, sobretodo en el peso individual.

Tabla 6. Resultado se análisis estadístico y media $\pm$ error estándar de largo y peso individual de *Emerita brasiliensis*, *Donax hanleyanus*, *Atlantorchestoidea brasiliensis*, *Excirolana braziliensis* por sector de playa. t-valor: estadístico de prueba de Student, F: estadístico de ANOVA, $p > 0.05$ en todos los casos.

	Aguada	Arachania	La Pedrera	Estadístico
<i>E. brasiliensis</i>				t-valor
Largo carapacho (mm)	16.78 $\pm$ 2.39	15.24 $\pm$ 0.03	-	0.86
Peso individual (mg·ind ⁻¹)	80.13 $\pm$ 35.62	63.3 $\pm$ 3.3	-	0.62
<i>D. hanleyanus</i>				t-valor
Largo (mm)	12.54 $\pm$ 0.09	10.31 $\pm$ 0.81	-	1.36
Peso individual (mg·ind ⁻¹)	161.74	191.54 $\pm$ 139.45	-	-0.11
<i>A. brasiliensis</i>				t-valor
Largo (mm)	-	5.41 $\pm$ 0.43	7.47 $\pm$ 1.48	-1.63
Peso individual (mg·ind ⁻¹)	-	1.19 $\pm$ 0.27	4.10 $\pm$ 1.44	-1.98
<i>E. braziliensis</i>				F
Largo (mm)	6.75 $\pm$ 0.56	7.60 $\pm$ 0.06	7.27 $\pm$ 0.35	1.45
Peso individual (mg·ind ⁻¹)	6.53 $\pm$ 1.36	6.47 $\pm$ 0.31	6.71 $\pm$ 0.24	0.22

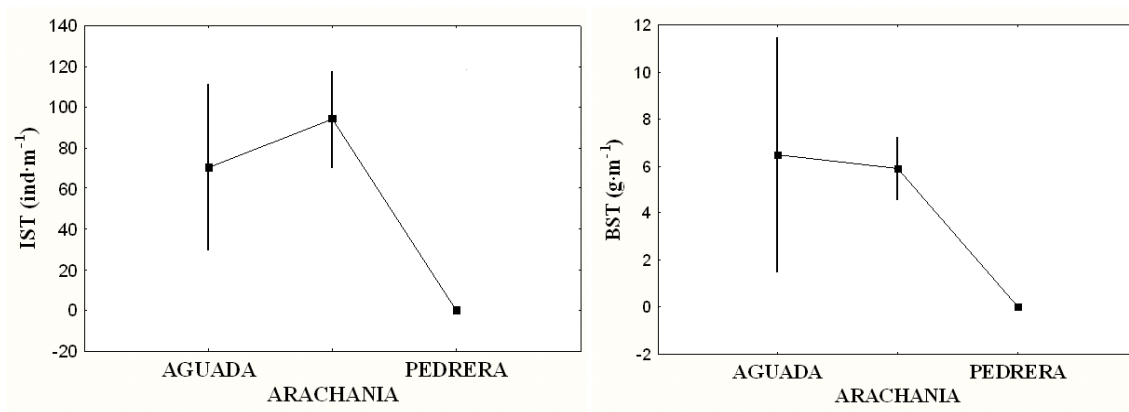


Figura 5. Media $\pm$ error estándar de a) IST y b) BST de *Emerita brasiliensis* para los tres sectores de playa.

4.4 - *Donax hanleyanus*

La Figura 6 muestra las variaciones en abundancia (IST) y biomasa (BST) por sector de playa para *Donax hanleyanus*. No se registraron individuos de esta especie en La Pedrera (IST y BST = 0 en dicho sector). El valor medio de IST y BST fue mayor en Aguada, aunque no existieron diferencias significativas entre sectores debido a la variabilidad observada ($F = 0.72$, $p > 0.05$; $F = 0.59$, $p > 0.05$ respectivamente). Tampoco hubo diferencias significativas en el largo medio de los individuos, aunque el valor medio fue mayor en Aguada, mientras que el peso individual medio fue mayor en Arachania, pero frente a un único valor (de un solo transecto) en Aguada (Tabla 6).

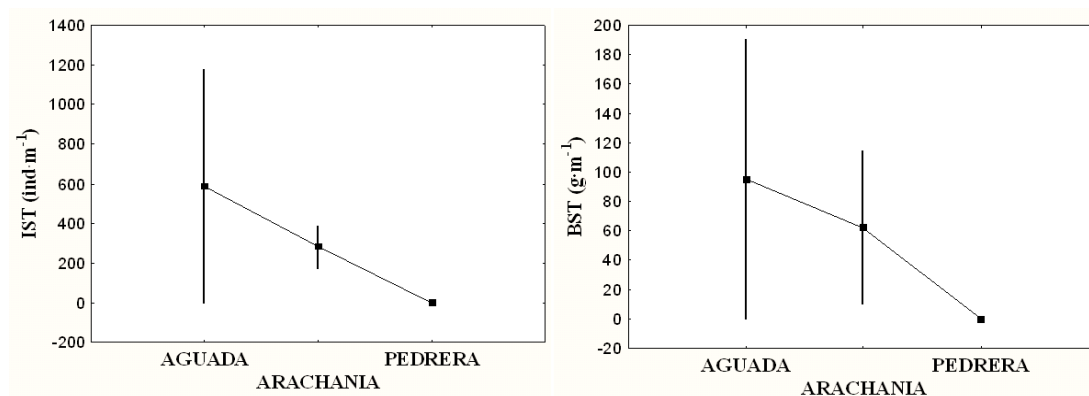


Figura 6. Media $\pm$ error estándar de a) abundancia (IST) y b) biomasa (BST) de *Donax hanleyanus* para los tres sectores de playa.

4.5 - *Atlantorchestoidea brasiliensis*

La Figura 7 muestra las variaciones en abundancia (IST) y biomasa (BST) por sector de playa para *Atlantorchestoidea brasiliensis*. No se registraron individuos de esta especie en Aguada. El valor IST medio fue mayor en Arachania mientras que el BST medio fue mayor en La Pedrera. El ANOVA determinó diferencias significativas en IST ($F=21.16$, $p < 0.05$) y ausencia de diferencias significativas para BST ($F=4.61$, $p > 0.05$) entre playas. En el caso de IST, el análisis de comparaciones múltiples (prueba de Tukey) mostró el siguiente patrón: Arachania > La Pedrera = Aguada. La Tabla 6 muestra resultados de la prueba t de Student para el largo y peso individual medio. Estos últimos presentaron valores medios mayores en La Pedrera, aunque no hubo diferencias significativas entre sectores. La Pedrera mostró además un error estándar más elevado en relación a la media.

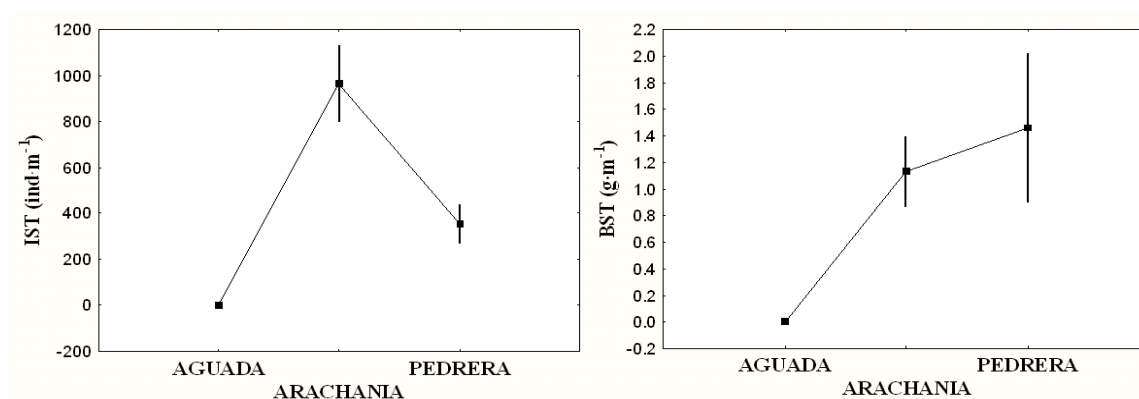


Figura 7. Media $\pm$ error estándar de a) abundancia (IST) y b) biomasa (BST) de *Atlantorchestoidea brasiliensis* para los tres sectores de playa

4.6 - *Excirolana brasiliensis*

La Figura 8 muestra las variaciones en abundancia (IST) y biomasa (BST) por sector de playa para *Excirolana brasiliensis*. Se observó el mismo patrón en ambos casos, con el máximo en Arachania y el mínimo en Aguada. El ANOVA determinó diferencias significativas tanto en abundancia ($F = 92.73$, $p < 0.05$), como en biomasa ($F = 52.26$, $p < 0.05$), y la prueba de comparaciones múltiples mostró el siguiente patrón para ambas variables: Arachania > La Pedrera > Aguada. Las variaciones en el largo y peso individual, así como los resultados del ANOVA para estas variables, se muestran en la Tabla 6. El largo medio fue máximo en Arachania, mientras que el peso individual

medio fue máximo en La Pedrera, aunque no se observaron diferencias significativas entre sectores de playa.

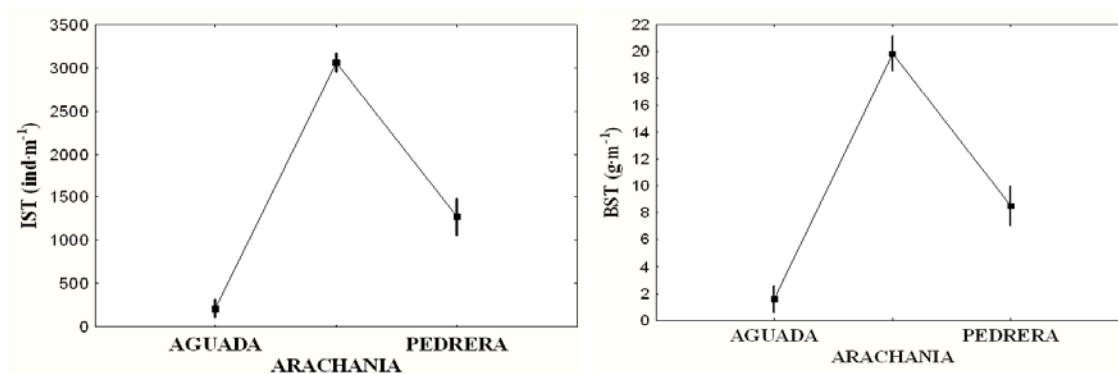


Figura 8. Media $\pm$ error estándar de a) abundancia (IST) y b) biomasa (BST) de *Excirolana braziliensis* para los tres sectores de playa.

5 - DISCUSIÓN

5.1 - El ambiente físico

Por definición (Short 1999, McLachlan & Brown 2006), en una playa reflectiva predomina la acreción frente a la erosión y por ende posee una gran pendiente, mientras que, en el otro extremo del gradiente morfodinámico, las playas disipativas poseen pendiente suave debido al predominio de la erosión. Según este criterio, los valores de pendiente obtenidos confirmaron un aumento en la reflectividad desde Aguada hacia La Pedrera, lo cual provoca un aumento en la rigurosidad del clima de swash en el mismo sentido.

Las variaciones espaciales en el tamaño de grano apoyaron una reflectividad creciente hacia La Pedrera, ya que aumentó significativamente en este sentido. Una vez depositada en la zona de swash por la ola, la arena gruesa favorece la condición de acreción (reflectividad) frente a la arena fina, ya que determina una mayor permeabilidad del sustrato, que al filtrar agua, disminuye la energía de “*backswash*” y por tanto, la capacidad de arrastre del sedimento grueso de vuelta al mar (Short 1999, McLachlan & Brown 2006). En este trabajo, además, la penetrabilidad acompañó el aumento en el tamaño de grano, siendo mínima en Aguada y máxima en La Pedrera, lo que corrobora una mayor permeabilidad del sustrato en esta última.

Las características del oleaje, junto con el tipo de sedimento heredado, son responsables de la variabilidad espacial en el tipo morfodinámico (Short 1999). Panario & Gutiérrez (2006) plantean que los arcos de playa de la costa uruguaya evolucionan aumentando la reflectividad en el sentido de la deriva litoral producida por el mar de fondo. En este trabajo, por todo lo antes expuesto, se corroboró que el arco de playa estudiado se ajusta a dicho patrón, aumentando la reflectividad hacia el NE, sentido que toma la deriva litoral en dicho arco (MTOP-UNESCO-PNUD 1980).

Los valores medios de humectación y materia orgánica disminuyeron hacia el extremo reflectivo del arco (La Pedrera), tal como se esperaría en función del gradiente morfodinámico existente (Incera et al. 2003, McLachlan & Brown 2006). Sin embargo, no existieron diferencias significativas entre Arachania y La Pedrera para ninguna de las dos variables. La materia orgánica significativamente mayor en Aguada, concuerda con las observaciones de Incera et al. (2003), que demuestran que las concentraciones de carbono biopolimérico en sedimento son significativamente mayores a menor pendiente

y grano fino. Respecto a la humectación, en Aguada el valor medio fue significativamente más alto que en los otros dos sectores y, además, el valor de humectación en el LIS (por lo tanto, valor de saturación), se mantuvo a lo largo de casi todo el eje transversal de la playa, descendiendo abruptamente próximo a las dunas (estación 4 m: Fig. 3e). Esto indica que la napa freática emerge en algún punto entre los 4 y 8 m de distancia del casi inexistente cordón dunar.

El ancho de playa mostró ser mayor en el centro del arco (Arachania) y disminuyó hacia ambos extremos. En el caso de La Pedrera esto no resulta extraño, ya que las playas de mayor pendiente tienden a ser más angostas. Sin embargo, dado que Aguada presentó características de mayor disipatividad que Arachania, se hubiera esperado un ancho de playa similar, o en todo caso mayor, que el ancho de Arachania. En efecto, las condiciones del viento del día del muestreo podrían haber provocado un aumento del nivel del mar, lo cual, en Aguada, se reflejaría en una disminución del ancho de playa en mayor grado que en los otros dos sectores debido a su menor pendiente. Sin embargo, Celentano & Defeo (2006) mostraron que el ancho de playa en Aguada, medido en forma sistemática cada 2 meses durante 2 años, osciló entre 32 y 45 m, y entre 38 y 45 m para Arachania. Por lo tanto, se puede concluir que, a pesar de que hubiese algún efecto de marea, el ancho de playa menor de Aguada no es un evento puntual del día del muestreo, sino su condición permanente. En este contexto, si se considera que en Aguada el afloramiento de la napa freática ocurre próximo al cordón dunar, se puede inferir que se está en presencia de un sector de playa sujeto a fuertes eventos erosivos. Gómez Pivel (2006) menciona que a principios del siglo XX, un campo dunar ocupaba el actual Parque Andresito del cabo Santa María (La Paloma). Su fijación por forestación y posterior urbanización es responsable de la alteración, o total interrupción, del aporte de sedimentos por vía aérea que ocurre desde el arco de playa del lado Oeste del Cabo hacia el arco de playa del lado Este (sitio de estudio), impulsado por los vientos del SW (Panario 1999). En efecto, el transporte eólico de sedimentos juega un rol importante en los cabos prominentes. La arena es transportada por el viento a través de campos dunares desde un arco de playa a otro “por encima” del Cabo a modo de “*by pass*” (Panario & Gutiérrez 2005, 2006). Sin embargo, no sólo el aporte eólico de arena está hoy interrumpido sino que, según Panario & Gutiérrez (2006), la posterior construcción del puerto de la Paloma alteró el transporte litoral de sedimentos.

La línea de costa en playas con forma de arco, mantiene una posición de equilibrio dinámico cuando la pérdida de sedimento por deriva se balancea con la entrada. Cuando el aporte sedimentario no compensa las pérdidas por deriva, como parece ocurrir en el arco de estudio, la línea de costa empieza a remodelarse por erosión, hasta llegar a una posición de equilibrio estático, donde la incidencia de las olas no produce deriva y, por tanto, pérdida de sedimento. Esta erosión es máxima en un extremo y disminuye a lo largo del arco en el sentido de la deriva (Short & Masselink 1999). En el caso de estudio, los sedimentos son transportados por la deriva litoral desde Aguada hacia La Pedrera (MTOP-UNESCO-PNUD 1980). Esta pérdida de sedimento por deriva no sería balanceada por un aporte suficiente de los mismos, debido a las causas mencionadas más arriba, lo que causa una erosión que se traduce en un recorte del ancho de playa y en el afloramiento de la napa freática en Aguada.

Giménez & Yannicelli (1997) estudiaron un arco de playa de la costa atlántica uruguaya (Cabo Polonio), que posee las mismas características morfodinámicas y de transporte sedimentario que las que originalmente presentaba el arco de este estudio. Documentaron que la deriva litoral toma el mismo sentido y el principal aporte de sedimentos se hace por transporte eólico por encima del cabo donde comienza el arco (Cabo Polonio; Panario & Gutiérrez 2005). En este arco, donde la urbanización es escasa y la forestación no alcanza a interrumpir totalmente el aporte sedimentario, el sector disipativo es el más ancho (60 m) frente al intermedio y el reflectivo (48 m y 44 m, Giménez & Yannicelli 1997) a diferencia de lo que ocurre en este estudio. Esto apoya la teoría de erosión expuesta arriba.

5.2 - Comunidad macrobentónica

La existencia de diferencias significativas en la abundancia entre sectores de playa y la presencia de menor número de especies en La Pedrera respecto a Arachania y Aguada, permite apoyar la hipótesis de trabajo (variabilidad longitudinal). Sin embargo, el patrón de abundancia no se ajustó al predicho por la SEH (McArdle & McLachlan 1991, 1992), y además, la ausencia de diferencias significativas en la biomasa entre sectores, tampoco coincide con lo predicho por dicha hipótesis.

Según la SEH, y sobre la base de la existencia de un gradiente morfodinámico en el arco de estudio, se esperaría que la riqueza de especies fuera máxima en Aguada y disminuyera hacia La Pedrera, ya que la reflectividad aumenta en ese sentido. Sin

embargo, a pesar que La Pedrera presentó el menor número de especies (4), lo cual coincide con lo esperado, Aguada y Arachania presentaron igual número de especies (6) a pesar de sus diferencias morfodinámicas.

En Aguada se presentó una sola especie supralitoral frente a dos especies en Arachania y La Pedrera. Esto coincide con lo hallado a nivel de macroescala por Defeo & McLachlan (2011) quienes concluyen que la riqueza de especies supralitorales aumenta hacia playas reflectivas. Sin embargo, debe tenerse en cuenta que en Aguada, el ancho de playa menor sumado a la saturación del sustrato por la napa freática, reduce la zona seca de la playa a una pequeña franja delante del erosionado cordón dunar. Esto podría explicar la ausencia de una especie. La riqueza de especies intermareales presentó claramente un patrón inverso. El número de especies fue mayor en Aguada (5) y disminuyó progresivamente hacia Arachania (4) y La Pedrera (2). Esto también coincide con Defeo & McLachlan (2011), apoyando la exclusión de especies intermareales hacia playas reflectivas. En suma, si bien el número total de especies no sigue el patrón predicho por SEH en función de la morfodinámica del arco de estudio, la cantidad de especies intermareales disminuyó a lo largo del arco desde Aguada a La Pedrera, lo que se corresponde con un aumento de la severidad del clima de swash por una mayor pendiente y un aumento en el tamaño de grano hacia La Pedrera (McArdle & McLachlan 1991, 1992; Brazeiro 2001).

La abundancia fue mayor en el centro del arco (Arachania) disminuyendo hacia ambos extremos, pero sólo existieron diferencias significativas entre Arachania y Aguada, que presentó el valor más bajo. Este hecho es destacable ya que se hubiese esperado, según SEH, que Aguada presentara la mayor abundancia y ésta disminuyera hacia La Pedrera. Según los resultados, el IST más bajo no solo se debería al ancho de playa menor de este sector, sino que además la densidad media de organismos es más baja de lo que se hubiese esperado. Según McLachlan & Dorvlo (2007), se esperaría que el sector mas disipativo presentara una mayor densidad ($\text{ind}\cdot\text{m}^{-2}$) de organismos debido a que la pendiente más suave y el grano más fino hacen de este ambiente más benigno. Sin embargo, la densidad media en Aguada no superó la de los otros sectores e incluso mostró un valor medio más bajo. Esto indicaría que no solo la pérdida de playa por erosión afecta la abundancia de organismos de la comunidad, sino que otros factores incidirían, haciendo este sector de playa menos benigno que lo esperado según su caracterización morfodinámica. En este sentido, Lercari et al. (2002) y Lercari & Defeo (2003) mostraron que a nivel comunitario la incidencia de agua dulce sobre los

organismos afecta negativamente la riqueza de especies, diversidad y abundancia, hecho también comprobado a nivel poblacional para algunas especies (Defeo 1993, Defeo & de Álava 1995, Lercari & Defeo 1999). Por lo tanto, el afloramiento de la napa freática, junto al reducido ancho de playa en Aguada, podría ser responsable de su menor abundancia.

Arachania y La Pedrera no presentaron diferencias significativas en abundancia. La continuidad del arco evitaría que cada sector de diferente morfodinámica se comporte como un compartimento estanco, permitiendo el flujo de organismos con alta capacidad de movimiento (Scapini et al. 1992, Giménez & Yannicelli 1997) o de larvas planctónicas por deriva (se detalla explicación en discusión por especies).

De los índices de diversidad, sólo la Riqueza de Margalef mostró diferencias significativas entre sectores de playa, lo cual se explica por el menor número de especies en La Pedrera. Los otros índices no presentaron diferencias a pesar de que, cualitativamente, los sectores presentaron diferencias en la composición de especies y sus proporciones relativas. El máximo de abundancia en Arachania fue producido por la abundancia de dos especies supralitorales, *Excirolana braziliensis* y *Atlantorchestoidea brasiliensis*, que juntas representaron más del 80% de la abundancia total de este sector del arco. En Aguada por su parte, las especies más abundantes fueron *Excirolana armata* y *Donax hanleyanus* (intermareales), mientras que en La Pedrera las más abundantes fueron *Excirolana braziliensis* y una especie de poliqueto no identificada (supralitoral e intermareal respectivamente). Cabe destacar igualmente, que los valores medios de equitatividad y diversidad de Shannon-Weaver fueron máximos en Aguada, el extremo mas disipativo del arco lo que concuerda con la SEH.

La biomasa tampoco presentó diferencias significativas entre sectores de playa, pero los valores medios siguieron el patrón predicho por la SEH, disminuyendo desde el extremo disipativo al reflectivo. Sin embargo, el peso individual medio de la comunidad no se ajustó a lo expuesto por McLachlan & Dörvlo (2007), quienes mostraron que la arena fina y menor pendiente permite la existencia de formas corporales más delicadas y que el peso individual medio disminuye con el aumento de la disipatividad. En Aguada, a pesar de sus condiciones más disipativas, la reducción de la zona alta de playa con la consecuente baja abundancia de organismos supralitorales, provoca el predominio de especies intermareales de elevada masa corporal (*Donax hanleyanus*, *Mesodesma mactroides* y *Emerita brasiliensis*) que sesgan el peso individual medio hacia valores

más elevados. Siguiendo el arco hacia La Pedrera, las especies intermareales disminuyeron progresivamente su valor medio de peso individual.

5.3 - *Emerita brasiliensis*

Emerita brasiliensis es una especie de filtradores intermareales con desarrollo indirecto y larva planctónica (Brown & McLachlan 2006). A nivel de macroescala, el patrón predicho por la HHH para organismos intermareales fue comprobado para esta especie por Celentano & Defeo (2006) y Celentano et al. (2010).

En este estudio, La Pedrera (sector más reflectivo) no presentó organismos de *E. brasiliensis*, lo que podría significar que este sector resulta extremadamente severo para esta especie intermareal. Esto apoya la HHH, aunque la ausencia de diferencias significativas en abundancia y biomasa entre Aguada y Arachania no permite concluir a favor del cumplimiento de HHH a mesoescala. Según dicha hipótesis, se hubiese esperado una mayor abundancia y biomasa en Aguada; sin embargo, las condiciones particulares del arco de estudio estarían distorsionando este patrón. Defeo et al. (2001) mostraron que la abundancia de *E. brasiliensis* no presentó diferencias significativas entre Arachania y una playa altamente disipativa (Barra del Chuy), a pesar de que la media de hembras ovígeras fue significativamente mayor en esta última. De igual forma, en este estudio, Arachania no presentó diferencias significativas respecto a la abundancia de Aguada (más disipativa), lo que no concuerda con HHH. Dado que *E. brasiliensis* posee un estadio larval planctónico, esto implica potencial para la dispersión por corrientes marinas (Sorte et al. 2001, Yannicelli et al. 2006, Dhiel et al. 2007). Así, la deriva litoral (corriente) del arco de estudio probablemente actúe como agente transportador de larvas, y favorecería inclusive la dispersión de adultos, desde Aguada hacia Arachania. Esta hipótesis ya fue postulada por Giménez & Yanicelli (1997), explicando que la dirección oblicua del *upswash* en el mismo sentido de la deriva litoral, empujaría los organismos en ese sentido. Esto explicaría que, a pesar de una menor adecuación biológica de *E. brasiliensis* en Arachania, la abundancia se sustentaría gracias al aporte de reclutas desde el sector contiguo (Aguada) en el sentido de la deriva. Esta propuesta se adecua a la aplicación a mesoescala de la “Hipótesis fuente – sumidero” de Caddy & Defeo (2003). Además, el afloramiento de la napa freática en Aguada incidiría negativamente en la abundancia de *E. brasiliensis* en este sector por disminución de la salinidad del agua intersticial. El efecto del agua dulce en

esta especie fue demostrado en Lercari & Defeo (1999) y para otras especies intermareales en Defeo (1993) y Defeo & de Álava (1995). Así, los adultos reproductivos de Aguada aportarían nuevos reclutas hacia el sector contiguo, en donde la napa freática no emerge pero el clima de swash es más severo, estableciéndose una suerte de equilibrio en las abundancias. Mientras en Aguada la abundancia sería más baja que lo esperado según HHH por efecto del agua dulce, en Arachania sería más alta de lo esperado por la dispersión de organismos o transporte larval.

A pesar de la ausencia de diferencias significativas, la media y el desvío estándar del largo y el peso individual fue mayor en Aguada, lo que significa que en dicho sector, los organismos alcanzan tamaños mayores que en Arachania. Este patrón apoya la HHH, lo cual es razonable debido a que en playas disipativas existe una mayor disponibilidad de alimento provisto por una mayor abundancia de fitoplancton de la zona de barrido o surf (Defeo & Scarabino 1990, Soares 2003, Brown & McLachlan 2006, Defeo & McLachlan 2011).

5.4 - *Donax hanleyanus*

D. hanleyanus es también una especie intermareal filtradora con larva planctónica y siguió las mismas tendencias en los descriptores poblacionales que *E. brasiliensis*. No hubo organismos de dicha especie en La Pedrera, apoyando la SEH, pero existió ausencia de diferencias significativas entre Aguada y Arachania para abundancia y biomasa, lo cual no apoya la HHH. Así, la misma explicación que daría cuenta de los patrones de *E. brasiliensis* sería válida para *D. hanleyanus* (ver arriba). Esta especie también presenta un estadio larval planctónico y se ve afectada por la descarga de agua dulce (Defeo & de Álava 1995). La dispersión de organismos adultos de *Donax serra* por deriva fue demostrada por Dugan & McLachlan (1999) en una bahía de la costa sureste de África. Estos autores demuestran que existe un leve movimiento longitudinal neto de organismos mayores a un año de edad, impulsado por las corrientes longitudinales (deriva litoral). Por esto, en este estudio, la dispersión de adultos de la especie congénica *Donax hanleyanus*, no puede descartarse.

A pesar de la ausencia de diferencias significativas, en Arachania el largo corporal medio del berberecho fue menor pero el peso individual mayor. Esto implica que habría una tendencia hacia organismos más pequeños pero más pesados, es decir, más densos, al aumentar la reflectividad (de Aguada a Arachania), lo que concuerda con

lo hallado por McLachlan et al. (1995) para varios tipos de bivalvos. Esto favorecería el enterramiento de estos organismos en un clima de swash más severo y un tamaño de grano mayor.

5.5 - *Atlantorchestoidea brasiliensis*

Atlantorchestoidea brasiliensis es un crustáceo supralitoral con desarrollo directo. Se ha postulado que las especies supralitorales no siguen el mismo patrón predicho por la HHH para las intermareales. Por el contrario, parecerían seguir el patrón inverso según la HSH (Defeo & Gómez 2005). Esta hipótesis fue probada a macroescala para esta especie por Defeo et al. (2003) y Defeo & Gómez (2005) y, para crustáceos supralitorales de dos ecorregiones de la Provincia Templada del Suroeste Atlántico (WTSA) de América del Sur por Defeo & McLachlan (2011). Sin embargo, en este trabajo a mesoescala, dicha especie no siguió ese patrón. La especie mostró su pico de abundancia en el centro del arco, donde la playa posee características morfodinámicas intermedias y mayor ancho respecto a los otros dos sectores. En Aguada, la ausencia de organismos de esta especie sería atribuida a la falta del piso supralitoral por efecto de la erosión y afloramiento de la napa freática, pero la baja abundancia en La Pedrera respecto a la Aguada no sería fácilmente explicable.

La dispersión de los organismos supralitorales podría explicarse por movimientos propios entre sectores de playa. Se ha demostrado que *Talitrus saltator*, crustáceo supralitoral del Mediterráneo, es capaz de moverse paralelo a la costa, favoreciendo el intercambio de genes entre poblaciones (Scapini et al. 1992). Por su parte Giménez & Yannicelli (1997), plantean que *A. brasiliensis* presentaría alta variabilidad en los patrones de distribución porque puede saltar 10 cm o más, lo que permite cubrir un área mayor aprovechando condiciones favorables o evitando adversas. Por lo tanto, en el marco de la HFH, podría postularse un movimiento longitudinal de organismos en función de las variaciones en la favorabilidad del ambiente. Desde el punto de vista de la morfodinámica, La Pedrera sería el ambiente más favorable para crustáceos supralitorales. Sin embargo, parecería que el ancho de playa tuviera influencia en la abundancia poblacional. En efecto, en condiciones de marea baja como el día de muestreo, *Arachania* presenta una disponibilidad de espacio mayor debido a su mayor ancho, lo que permitiría la dispersión de *A. brasiliensis* en sentido La Pedrera – *Arachania*, aumentando su abundancia en ese sentido del arco. Ante fuertes vientos, el

mar alcanza niveles más altos de la playa en Arachania que en La Pedrera debido a su menor pendiente. Esto provocaría el solapamiento de la distribución de especies en la zona alta de la playa (Giménez & Yannicelli 1997) aumentando la competencia por el espacio. En estas condiciones, la dispersión de *A. brasiliensis* sería en sentido Arachania - La Pedrera, alterando nuevamente los patrones de abundancia. Así, La Pedrera seguiría siendo el ambiente más favorable en el sentido de la HSH pero, en condiciones de marea baja, *A. brasiliensis* se dispersaría en sentido longitudinal de la misma forma que lo hace en sentido transversal, disminuyendo potenciales efectos de competencia.

Habría que evaluar si la velocidad de movimiento de estos crustáceos permite que la dispersión longitudinal ocurra a la misma escala temporal que las variaciones del nivel del mar. En caso de que la escala temporal a la cual estos organismos se dispersan longitudinalmente fuera mayor, de todos modos parece claro que el ancho de playa influye en la favorabilidad del ambiente permitiendo mayores abundancias.

Estos resultados concuerdan con los de Giménez & Yannicelli (1997), donde se sugiere que el ancho de playa es un parámetro importante en determinar la variabilidad de los patrones de zonación. Ellos encuentran que el número de zonas fue máximo en la playa más ancha del estudio, que no fue precisamente la más disipativa, disminuyendo así la competencia por el espacio.

El tamaño individual medio fue mayor en La Pedrera, aunque no existieron diferencias significativas. Si la hipótesis de desplazamiento longitudinal en función de la favorabilidad de hábitat fuera cierta, los resultados del día de muestreo (marea baja), indicarían que los organismos de mayor tamaño permanecen en la playa reflectiva mientras que los más pequeños se desplazarían al bajar la marea. Tal vez el gasto energético de desplazarse, mayor para los organismos más grandes, conlleve a que los mismos encuentren más propicio permanecer en el mismo sitio en lugar de moverse, y en este caso, la playa reflectiva es el más seguro, tal como postula la HSH.

5.6 - *Excirolana brasiliensis*

Excirolana brasiliensis es una especie supralitoral con desarrollo directo que se adapta a todo el gradiente morfodinámico (Cardoso & Defeo 2004). Esta especie normalmente comparte zonas altas de la playa con *Atlantorchestoidea brasiliensis* pero se ubica más abajo que ella en el límite con el intermareal (McLachlan & Jaramillo 1995, Jaramillo et al. 1993; McLachlan & Brown 2006). Su relación con la

morfodinámica no es clara, ya que existen resultados opuestos a nivel de macroescala. Defeo et al. (1997) y Defeo & Martínez (2003) encontraron que la especie presenta una mayor adecuación biológica hacia playas reflectivas, mientras que Jaramillo & McLachlan (1993) y Caetano et al. (2006) observaron el patrón inverso. Sin embargo, Cardoso & Defeo (2004) concluyen que esta especie tiene una alta plasticidad fenotípica para adaptar su dinámica poblacional a los gradientes latitudinales de su rango de distribución. Por lo tanto, los estudios a macroescala que incluyan playas distantes, podrían verse sesgados por efectos latitudinales, conduciendo a resultados opuestos como los mencionados arriba. En estudios a mesoescala como este, no se corre el riesgo de dicho sesgo.

E. braziliensis fue la única especie que apareció en los tres sectores del arco. Abundancia y biomasa presentaron diferencias significativas, con su máximo en el centro del arco (Arachania) y descendiendo hacia los extremos con un patrón similar a la otra especie supralitoral. La baja abundancia en Aguada podría deberse a la reducción del piso supralitoral, hecho que también afectó la abundancia de *A. brasiliensis* en Aguada. Por otra parte, Defeo et al. (1997) mostraron ausencia de preferencia por tamaño de sedimento; sin embargo, en simpatria con *Excirolana armata*, que tiene preferencia por sedimento fino, la última desplaza a la primera hacia sedimentos más gruesos y niveles de playa más altos. Como Aguada presentó la mayor abundancia de *E. armata* en relación al sedimento más fino, *E. braziliensis* podría ser desplazada hacia los niveles superiores (limitado) y probablemente al sector contiguo (Arachania) donde la abundancia de *E. armata* es más baja y el ancho de playa es mayor, disminuyendo potenciales efectos competitivos por espacio y/o alimento.

E. braziliensis, a diferencia de *A. brasiliensis*, no posee capacidad saltatoria pero posee capacidad de caminar y de nadar en el swash. Sin embargo, su natación no sería tan buena como la de *E. armata* (Yannicelli et al. 2002) debido a que *E. braziliensis* excursiona a la zona de swash con menor frecuencia que la anterior. Sin embargo, existiría un componente activo en su movimiento mediado por el swash (Giménez & Yannicelli 1997). Por tanto, la posibilidad de movimientos en sentido longitudinal dentro del arco no debería ser descartada. Esto se apoya por el hecho de que no hubo diferencias significativas en humectación y materia orgánica entre La Pedrera y Arachania y que, además, el tamaño de grano de la zona supralitoral difiere mucho menos que el de la zona intermareal.

En el caso de existir movimientos longitudinales, lo cual habría que verificar, podría postularse la misma hipótesis que para *A. brasiliensis* en el marco de la HFH. *E. brasiliensis* presentaría mayores abundancias en el centro del arco en ausencia de mareas eólicas, así como una mayor biomasa como resultado de la elevada abundancia. La ausencia de diferencias significativas para el largo y el peso individual, sumado al patrón de abundancia y biomasa encontrado, demuestra, también para esta especie, la ausencia de sustento de la HSH a nivel de mesoescala.

5.7 - Macroescala vs. mesoescala

El arco comprendido entre Aguada y Arachania presentó un gradiente morfodinámico marcado en el sentido de la deriva litoral. Sin embargo, el ancho de playa no siguió la tendencia esperada de un mayor ancho de playa hacia el sector disipativo, lo cual parece conducir a patrones comunitarios y poblacionales diferentes a lo esperado según las hipótesis a macroescala.

Aguada, a pesar de sus características más disipativas, presentó un ancho de playa menor a los otros sectores debido a una fuerte erosión, lo cual a su vez provoca el afloramiento de la napa freática. Esto explicaría la baja riqueza de especies y densidades menores a lo esperado, así como abundancias significativamente menores que en Arachania. Sin embargo, debido a la proporción elevada de especies intermareales grandes, la biomasa y el tamaño corporal medio tendieron a ser los mayores del arco.

El centro del arco, Arachania, es capaz de sostener más nichos ecológicos debido a su mayor ancho (área), a sus características morfodinámicas intermedias que la hacen capaz de albergar tanto organismos intermareales como supralitorales, y a su aparente falta de impacto ambiental severo. Por eso presenta las mayores abundancias y un número de especies igual al sector más disipativo.

La Pedrera, por sus características más reflectivas, resulta en un ambiente más severo que excluye las especies intermareales pero sostiene abundancias y densidades intermedias respecto a los otros sectores, ya que tampoco muestra indicios de impacto ambiental severo.

A mesoescala, al igual que a macroescala, la severidad del ambiente hacia condiciones reflectivas excluye las especies intermareales. En este sentido, la SEH se cumple. Sin embargo, la abundancia y la biomasa no siguieron el patrón predicho por dicha hipótesis. Morfodinámica, ancho de playa e impacto ambiental (afloramiento de

napa en Aguada) se conjugan de forma tal que el centro del arco resulta ser el ambiente más favorable en ausencia de marea alta por vientos fuertes (condiciones del día de muestreo). En consecuencia, la comunidad como un todo y las dos especies supralitorales (*E. braziliensis* y *A. brasiliensis*) presentaron su máximo de abundancia en Arachania. Dado que el 80% de la comunidad en Arachania estuvo intergrada por especies supralitorales, se concluye que el ancho de playa tendría un rol muy importante determinando la abundancia de los organismos supralitorales y por tanto, de la comunidad.

Las teorías en ecología de playas a macroescala tienden a considerar las playas disipativas como las playas más anchas del espectro morfodinámico. Sin embargo, se desprende de este estudio a mesoescala, que esa consideración no aplica en este caso específico y no debe ser objeto de generalización. Cuando la dinámica sedimentaria resulta en un balance negativo, el sector disipativo del arco no necesariamente será mas ancho que los otros sectores, modificando así los patrones comunitarios que se vinculan al ancho de playa como la abundancia (IST) y la biomasa (BST). Esto sería responsable de las desviaciones observadas con respecto a las predicciones de la HSH en este estudio, ya que la abundancia de crustáceos supralitorales mostró relación con la cantidad de espacio disponible más que con la morfodinámica. En el marco de la HFH, La Pedrera sería el ambiente más favorable durante mareas altas, pero Arachania tendría más espacio disponible durante marea baja. Dada la capacidad de desplazamiento de los organismos supralitorales, habría que evaluar la posibilidad de que los mismos se desplazaran alterando sus patrones de abundancia con el tiempo, en función de las ventajas o desventajas que cada sector ofrece en cada momento, cambiando el máximo de la distribución. En el caso de Arachania, de morfodinámica intermedia, la abundancia de estos organismos en el día del muestreo podría ser consecuencia de una dispersión en el sentido La Pedrera-Arachania. Es decir, si Arachania formara parte de un arco de playa donde la morfodinámica fuera constante a lo largo de él, quizás no se hubiesen encontrado semejantes abundancias. En este caso, estaría incidiendo la presencia de un sector reflectivo lindero que favorece las especies supralitorales.

Una de las flaquezas de este estudio fue que se basó en un único muestreo. Un muestreo sistemático a lo largo del tiempo hubiera arrojado resultados más robustos y probablemente hubiera permitido formular la hipótesis anterior con mejor base. Para comprobar esta hipótesis, podría realizarse un estudio alternando muestreos en condiciones de marea baja y marea alta por vientos en este arco o en otro de similares

características. Otra alternativa más directa, sería a través de la utilización de técnicas de marcación de organismos en un sector, seguido de un muestreo sistemático que permita evaluar la presencia o ausencia de dichos organismos en el otro sector. A los efectos de evaluar la influencia independiente del ancho de playa, se podrían comparar playas de igual morfodinámica pero diferente ancho.

Las especies intermareales se dispersarían hacia sectores contiguos en el sentido de la deriva litoral. Sin embargo, como la reflectividad aumenta en ese mismo sentido, menos especies intermareales tienen éxito hacia el final del gradiente morfodinámico del arco. Para las dos especies intermareales estudiadas, en el marco de la HFH, el afloramiento de la napa en Aguada y la reflectividad en La Pedrera hacen de Arachania el sector más favorable. El recorte de playa en Aguada no parecería afectar estas especies, ya que el mismo sería a expensas de la zona supralitoral, no de la intermareal. Por tanto, si bien no se puede concluir a favor de la HHH en este estudio, como consecuencia de la incidencia de la napa en el sector disipativo, no se descarta la posibilidad de cumplimiento a mesoescala. Se recomienda evaluar estas hipótesis en otros arcos sin impacto humano aparente.

6 – CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

El número de especies disminuyó hacia el sector de playa más reflectivo, lo cual permitió apoyar la SEH a mesoescala en el sentido de la exclusión de especies intermareales. Sin embargo, la abundancia y biomasa no siguieron las predicciones de la SEH, en parte debido a evidencias de impacto ambiental en el sector disipativo. Los patrones comunitarios de cada sector deben entenderse como resultado de la superposición en el espacio de poblaciones que se acomodan dentro del arco según la HFH. En el caso de los crustáceos supralitorales, se postula como hipótesis el desplazamiento longitudinal de los organismos en función de la variabilidad en el tiempo de la ubicación del hábitat favorable, alterando los picos de la distribución de abundancia de dichas poblaciones y por tanto de la comunidad.

No se cumplió la HSH a mesoescala, debido a que la abundancia de las especies supralitorales fue mayor en el medio del arco de playa (Arachania) y no en el sector más reflectivo (La Pedrera). Por lo anteriormente expuesto, no se descarta la posibilidad de que las playas reflectivas sean ambientes más seguros para especies supralitorales en cuanto a evitar su arrastre al mar, pero la influencia de los sectores linderos podría modificar los patrones esperados según HSH.

No se descarta el cumplimiento de HHH para especies intermareales a mesoescala. La ausencia de diferencias significativas en abundancia y biomasa entre Aguada y Arachania no permite concluir a favor del cumplimiento de HHH en este estudio. Sin embargo, es probable que el impacto ambiental evidenciado en Aguada sea responsable de alterar el patrón esperado según dicha hipótesis disminuyendo la abundancia de organismos en este sector. Por otro lado, se postula movimiento longitudinal de larvas y organismos intermareales en sentido de la deriva litoral, desde el sector disipativo hacia los otros. Esta sugerencia constituye una versión a mesoescala de la Hipótesis Fuente – Sumidero.

El ancho de playa podría incidir de forma independiente en los parámetros comunitarios y los poblacionales de crustáceos supralitorales. Esto también debería tenerse en cuenta en los estudios a macroescala que buscan comparar playas de diferente morfodinámica. Su incidencia en las especies intermareales no queda clara.

Los efectos del ancho de playa se sumarían a los efectos independientes de la morfodinámica y de impacto ambiental tanto a macro como a mesoescala. Esta hipótesis debería ser evaluada.

En los estudios a macroescala, debería tomarse en cuenta los efectos a mesoescala que podrían estar incidiendo cuando “una playa” (sector), está inserta en un arco con gradiente morfodinámico. Tratar cada sector como una playa aislada, podría conducir a error.

7 - BIBLIOGRAFÍA

- Blott SJ, Pye K (2001) Gradistat: a grain size distribution and statistics package for the analysis of unconsolidated sediments. *Earth Surf Proc Landforms* 26: 1237-1248
- Brazeiro A (2001) The relationship between species richness and morphodynamics in sandy beaches: which are the underlying factors? *Mar Ecol Prog Ser* 224:35-44
- Brazeiro A, Defeo O (1996) Macroinfauna Zonation in microtidal sandy beaches: is it possible to identify patterns in such variable environments? *Estuar Coast Shelf Sci* 42:523-536
- Caddy JF, Defeo O (2003) Enhancing or restoring the productivity of natural populations of shellfish and other marine invertebrate resources. *FAO Fish Tec Pap* 448, FAO, Roma
- Caetano CHS, Cardoso RS, Veloso VG, Silva ES (2006) Population biology and secondary production of *Excirolana braziliensis* (Isopoda: Cirolanidae) in two sandy beaches of southeastern Brazil. *J Coast Res* 22: 825-835
- Cardoso RS, 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
- Dahl E (1952) Some aspects of the ecology and zonation of the fauna on sandy beaches. *Oikos* 4:1-27
- Darlington PJ (1957) *Zoogeografía: la distribución geográfica de los animals*. Wiley. Nueva York, EEUU. 675pp
- Defeo O (1993) The effect of spatial scales in population dynamics and modeling of sedentary fisheries: the yellow clam *Mesodesma mactroides* of an Uruguayan exposed sandy beach. PhD dissertation, CINVESTAV-IPN, Mérida, México
- Defeo O, de Álava A (1995) Effects of human activities on long-term trends in sandy beach populations: the wedge clam *Donax hanleyanus* in Uruguay. *Mar Ecol Prog Ser* 123:73-82
- 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, Scarabino V (1990) Ecological significance of a possible deposit-feeding strategy in *Mesodesma mactroides* (Deshayes, 1854) (Mollusca: Pelecypoda). *Atlantica* 12:55-65
- 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
- Defeo O, Layerle C, Masello A (1986) Spatial and temporal structure of the yellow clam *Mesodesma mactroides* in Uruguay. *Medio Ambiente (Chile)* 8:48-57
- Defeo O, Jaramillo E, Lyonnet A (1992) Community structure and intertidal zonation of the macroinfauna in the Atlantic coast of Uruguay. *J Coast Res* 8:830-839
- Defeo O, Gómez J, Lercari D (2001) Testing the swash exclusion hypothesis in sandy beaches populations: the mole crab *Emerita brasiliensis* in Uruguay. *Mar Ecol Prog Ser* 212:159-170
- Defeo O, Lercari D, Gómez J (2003) The role of morphodynamics in structuring sandy beach populations and communities: what should be expected? *J Coast Res (Spec Iss)* 35: 352-362
- Defeo O, Lercari D, de Álava A, Gómez J, Martínez G, Celentano E, Lozoya JP, Saucó S, Carrizo D, Delgado E (2006) Ecología de playas arenosas de la costa uruguaya: una revisión de 25 años de investigación. En: Menafrá R, Rodríguez-Gallego L, Scarabino F, Conde D (eds.), Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya. Vida Silvestre, Montevideo: pp. 363-370
- Diehl JM, Toonen RJ, Botsford LW (2007) Spatial variability of recruitment in the sand crab *Emerita analoga* throughout California in relation to wind-driven currents. *Mar Ecol Prog Ser* 350: 1-17
- Dugan JE, McLachlan A (1999) An assessment of longshore movement in *Donax serra* Röding (Bivalvia: Donacidae) on an exposed sandy beach. *J Exp Mar Biol Ecol* 234: 111-124
- Emery KO (1961) A simple method of measuring beach profiles. *Limnol Oceanogr* 6:90-93
- Folk R (1980) Petrology of Sedimentary Rocks. Hemphill Publishing Co. Austin, Texas. 148pp
- Giménez L, Yannicelli B (1997) Variability of zonation patterns in temperate microtidal Uruguayan sandy beaches with different morphodynamics types. *Mar Ecol Prog Ser* 160:197-207
- Gómez Pivel MA (2006) Geomorfología y procesos erosivos en la costa atlántica uruguaya. En: Menafrá R, Rodríguez-Gallego L, Scarabino F, Conde D (eds.), Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya. Vida Silvestre: pp. 35-43
- Incera M, Cividanes SP, López J, Costas R (2003) Role of hydrodynamic conditions on quantity and biochemical composition of sediment organic matter in sandy

- intertidal sediments (NW Atlantic coast, Iberian Peninsula). *Hydrobiologia* 497:39-51
- 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
- Lercari D, Defeo O (1999) Effects of freshwater discharge in sandy beach populations: the mole crab *Emerita brasiliensis* in Uruguay. *Estuar Coast Shelf Sci* 49:457-468
- Lercari D, Defeo O (2003) Variation of a sandy beach macrobenthic community along a human- induced environmental gradient. *Estuar Coast Shelf Sci* 58:17-24
- Lercari D, Defeo O, Celentano E (2002) Consequences of a freshwater canal discharge on the benthic community and its habitat on an exposed sandy beach. *Mar Pollut Bull* 44:1397-1404
- Mann KH, Lazier JRN (2006) *Dynamics of Marine Ecosystems*. Blackwell Scientific Publications, Third Edition, 496pp
- McArdle S, McLachlan A (1991) Dynamics o the swash zone and effluent line on sandy beaches. *Mar Ecol Prog Ser* 76:91-99
- McArdle S, McLachlan A (1992) Sandy beach ecology: swash features relevant to the macrofauna. *J Coast Res* 8:398-407
- McLachlan A, Brown A (2006) *The ecology of sandy shores*. Second edition. Acad. Press, New York, 373 pp
- 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 features. *J Coast Res* 23:5:1081-1087
- McLachlan A, Jaramillo E (1995) Zonation on sandy beaches. *Oceanogr Mar Biol Annu Rev* 33: 305-335
- 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
- MTOP-PNUD-UNESCO 1980 Conservación y mejora de playas-URU 73.700. 593 pp. + 4 apéndices. UNESCO, Montevideo
- Neigel JE (2003) Species-area relationships and marine conservation. *Ecol Appl* 13:138-145
- Panario D (1999) Dinámica de la costa atlántica uruguaya. En: PROBIDES (ed), Serie: Documentos de Trabajo-Nº 21, Seminario Costa Atlántica: Estado actual del conocimiento y estrategia de investigación sobre la dinámica de la costa y sus

barras lagunares (Rocha, marzo 1997), pp 23-39

- Panario D, Gutierrez O (2005) La vegetación en la evolución de las playas arenosas. El caso de la costa Uruguaya. *Ecosistemas* 14 (2): 150-161
- Panario D, Gutiérrez O (2006) Dinámica y fuentes de sedimentos de las playas uruguayas. En: Menafrá R, Rodríguez-Gallego L, Scarabino F, Conde D (eds.), Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya. Vida Silvestre, Montevideo: pp. 21-34
- Pearson TH, Rosenberg R (1978) Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and the marine environment. *Oceanogr Mar Biol Ann Rev* 16:339-311
- Scapini F, Chelazzi L, Colombini I, Fallaci M (1992) Surface activity, zonation and migrations of *Talitrus saltator* on a Mediterranean beach. *Mar Biol* 112:573-581
- Schoeman, DS (1997) Spatial and temporal dynamics of *Donax serra* in St. Francis Bay: implications for a potential fishery. Disertación Doctoral, Departamento de Zoología, University of Port Elizabeth, South Africa
- Schoeman DS, Richardson AJ (2002) Investigating biotic and abiotic factors affecting the recruitment of an intertidal clam on an exposed sandy beach using a generalized additive model. *J Exp Mar Biol Ecol* 276. 67-81
- Short AD (1999) Wave-dominated beaches. En: Short (ed) Handbook of beach and shoreface morphodynamics. John Wiley and Sons, London: pp. 173-203
- Short AD, Masselink G (1999) Embayed and structurally controlled beaches. En: Short (ed) Handbook of beach and shoreface morphodynamics. John Wiley and Sons, London: pp. 230-249
- Soares A (2003) Sandy beach morphodynamics and macrobenthic communities in temperate, subtropical and tropical regions – a macroecological approach. Tesis Doctoral, University of Port Elizabeth, Sudáfrica
- Sorte CJ, Peterson WT, Morgan CA, Emmett RL (2001) Larval dynamics of the sand crab, *Emerita analoga*, off the central Oregon coast during a strong El Niño period. *J Plankton Res* 23: 939-944
- Yannicelli B, Palacios R, Gimenez L (2002) Swimming ability and burrowing time of two cirolanid isopods from different levels of exposed sandy beaches. *J Exp Mar Biol Ecol* 273: 73-88
- Yannicelli B, Castro LR, Schneider W, Sobarzo M (2006) Crustacean larvae distribution in the coastal upwelling zone off central Chile. *Mar Ecol Prog Ser* 319: 175-189