



Universidad de la República
Facultad de Ciencias



UNIVERSIDAD
DE LA REPUBLICA
URUGUAY

**TESINA PARA OPTAR POR EL GRADO DE LICENCIADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS**

**Riqueza macrofaunística de playas arenosas del Uruguay:
un análisis deconstructivo de macroescala**

Rafael Barboza

Orientador: Dr. Omar Defeo

UNDECIMAR – FACULTAD DE CIENCIAS

Tribunal:

**Dr. Omar Defeo
Dr. Diego Lercari
Dr. Julio Gómez**

Junio 2011

A mi madre y mi padre...

Agradecimientos

Quiero agradecer a mi madre, mi padre y mi hermana que incondicionalmente me apoyaron en todo momento. Doy gracias a mis amigos por los momentos compartidos y el cariño de siempre. Agradezco muy especialmente a Omar Defeo por la oportunidad que me dio, el tiempo dedicado al desarrollo de este trabajo, los conocimientos transmitidos y los incontables consejos que contribuyeron a mi crecimiento personal y profesional. A Julio Gómez, gracias por la ayuda en la elaboración y revisión de esta tesina, y sobre todo por el interés demostrado. A Diego Lercari, gracias por la corrección de este trabajo y las recomendaciones realizadas. Agradezco también a Eleonora Celentano, Sebastián Sauco, Leandro Bergamino y Diego Caballero por siempre tener una respuesta a mis preguntas y por las extensas charlas mantenidas al respecto. Gracias Florencia Cabrera por la lectura crítica de esta tesina.

Índice

1. Resumen	1
2. Introducción	2
2.1. Patrones de riqueza específica en ecología	2
2.2. Playas arenosas: patrones de riqueza de especies.....	3
2.3. El problema: patrones de riqueza resultantes del efecto simultáneo de la morfodinámica y la salinidad	4
2.4. Objetivos	5
2.5. Hipótesis	5
2.6. Predicciones	5
3. Materiales y métodos	7
3.1. Área de estudio	7
3.2. Toma y procesamiento de muestras.....	7
3.3. Análisis de datos	9
4. Resultados.....	12
4.1. Variables ambientales	12
4.2. Patrones integrados de riqueza de especies.....	12
4.3. Deconstrucción taxonómica	13
4.4. Deconstrucción basada en la zona de la playa ocupada	14
4.5. Deconstrucción basada en el modo de desarrollo	15
4.6. Deconstrucción basada en el modo de alimentación.....	16
5. Discusión	33
5.1. Patrones integrados de riqueza de especies.....	33
5.2. Deconstrucción taxonómica	35
5.3. Deconstrucción basada en la zona de la playa ocupada	37
5.4. Deconstrucción basada en el modo de desarrollo	39
5.5. Deconstrucción basada en el modo de alimentación.....	40
6. Conclusiones y perspectivas.....	42
Bibliografía.....	44
ANEXO	50

1. Resumen

La biodiversidad y los procesos generales vinculados a su variación espacio-temporal han sido objeto de numerosas hipótesis y teorías. Particularmente, el estudio de la macrofauna de playas arenosas ha permitido describir patrones generales y elaborar hipótesis dirigidas a explicarlos. Sin embargo, la mayor parte de los procesos involucrados en la determinación de los mismos continúan siendo inciertos. Al igual que en otros ecosistemas, las dificultades existentes en la identificación y explicación de los patrones observados radican en la implementación de variables agregadas como la riqueza de especies. Estas variables, lejos de hacer énfasis en la singularidad de las distintas especies consideradas, opacan la variabilidad natural existente, haciendo prácticamente imposible discernir con detalle qué factores bióticos y abióticos están involucrados en los cambios de diversidad. El presente estudio analizó en forma deconstructiva los patrones espaciales de riqueza de la macrofauna de playas arenosas de Uruguay, en relación a los gradientes morfodinámico y salino, este último generado por el Río de la Plata. Para ello se utilizó la información obtenida del muestreo de 16 playas arenosas del Uruguay durante 2 años, considerándose la afiliación taxonómica, la zona de la playa ocupada, el modo desarrollo y de alimentación como criterios de deconstrucción. Las respuestas obtenidas para las distintas categorías faunísticas en relación a las variables ambientales, evidencian el importante rol que presentan las distintas estrategias de historia de vida en la determinación de los patrones comunitarios. La riqueza total de especies aumentó de playas estuarinas a oceánicas, si bien existió una tolerancia diferencial de los distintos grupos a los cambios de salinidad, reconociéndose el hábitat y el modo de desarrollo como características determinantes de la mayor o menor sensibilidad frente al estrés osmótico. A su vez, se observó un claro incremento de la riqueza en el estuario interno del Río de la Plata, producto del incremento del número de especies intermareales filtradoras, debido a las propicias condiciones existentes en esta porción del sistema para el establecimiento de estos organismos. El número de especies de todas las categorías aumentó en dirección a playas disipativas. Sin embargo, la respuesta de los distintos grupos frente a rasgos morfodinámicos, tales como el tamaño del grano y la pendiente, variaron como consecuencia de las marcadas diferencias en las características de las especies. Este análisis deconstructivo sienta las bases para futuros trabajos, dando cuenta del gran número de rasgos que aún quedan por entender sobre la ecología de las comunidades biológicas de playas arenosas.

2. Introducción

2.1. Patrones de riqueza específica en ecología

Las variaciones de la biodiversidad en espacio y tiempo, y los procesos que a éstas subyacen, son parte fundamental del dominio de la ecología (Scheiner & Willing 2008). La vida no se distribuye al azar, sino que por el contrario, pueden evidenciarse patrones de diversidad a diferentes escalas espaciales. Los patrones de riqueza específica a escala continental (e.g. el gradiente latitudinal) han sido descritos desde comienzos del siglo XIX (Hawkins 2001). No obstante, poco se sabe sobre los procesos involucrados en los cambios de diversidad a esta escala, más allá de los claros indicios existentes acerca de la importancia del clima en el establecimiento de los mismos (Hawkins et al. 2003, 2005). A nivel regional y local, los patrones de riqueza se tornan más complejos y menos predecibles como consecuencia de intrincadas interacciones entre procesos ecológicos, evolutivos y factores de naturaleza estocástica, como la dispersión (Brown & Lomolino 1998, Willis & Whittaker 2002).

Uno de los problemas más sobresalientes en la determinación de una explicación integradora sobre las causas de los patrones de riqueza es la variable en sí misma (Marquet et al. 2004). La riqueza de especies es una variable compleja que reduce a un único valor las particularidades de un conjunto de especies, el cual resulta de la interacción de variados procesos biológicos y físicos que actúan en distintas escalas espacio-temporales. Esta integración en una sola variable opaca la singularidad de las especies consideradas, haciendo prácticamente imposible la determinación de los procesos responsables de las tendencias observadas (Blamires et al. 2008, Terribile et al. 2009). Es así que Marquet et al. (2004) sostienen la necesidad de analizar en forma deconstructiva la biodiversidad, es decir, considerar separadamente los patrones de riqueza para diferentes grupos de especies. Por ejemplo, las especies pueden ser agrupadas por afiliación taxonómica, tamaño corporal, modo de dispersión o movilidad. Estos grupos pueden responder en forma diferente con respecto al ambiente y exhibir patrones de riqueza contrastantes, lo que tendría una interpretación poco clara cuando se considera a la riqueza de especies como un mero estadígrafo sintético epifenoménico. Una clara ventaja del análisis deconstructivo es la posibilidad de aplicarlo a cualquier patrón que resulte del análisis de un gran número de especies, no necesariamente vinculado a la riqueza. De esta manera, los patrones comunitarios de abundancia (e.g. Lercari & Defeo 2006), tamaño corporal (e.g. Gaston et al. 2001) y

biomasa son plausibles de deconstrucción.

En ambientes marinos, la amplia variabilidad observada en los patrones generales de diversidad justifica el uso de análisis deconstructivos. Por ejemplo, la disminución de la riqueza del ecuador a los polos exhibe numerosas excepciones, entre las cuales resaltan los organismos bentónicos (Myers 1996; Clarke & Crame 1997; Valdovinos et al. 2003). En este contexto, los patrones de riqueza de equinodermos, poliquetos y moluscos (entre otros) difieren en forma significativa entre zonas geográficas (Lancellotti & Vásquez 2000; Valdovinos et al. 2003; Hernández et al. 2005). En consecuencia, las causas propuestas para explicarlos también varían de una región a otra, lo que dificulta de sobremanera el entendimiento de los procesos generales (Blackburn & Gaston 2003). Por tales razones, Fernández et al. (2009) enfatizaron la necesidad de abordar deconstructivamente estos patrones, poniendo especial interés en el vínculo entre los rasgos de historia de vida y el contexto ambiental en el que se desenvuelven los organismos.

2.2. Playas arenosas: patrones de riqueza de especies

Las playas arenosas son ecosistemas que dominan la línea costera de zonas tropicales y templadas de todo el mundo. Éstas son definidas por la interacción entre las mareas, la energía de las olas y el tamaño de las partículas de arena disponibles para el transporte por acción de los dos primeros factores. Dicha interacción produce un rango morfodinámico de playas, que va desde sistemas reflectivos (estrechos y con pendientes empinadas) a disipativos (anchos y con pendientes suaves). Las playas reflectivas presentan grano grueso y una reducida zona de barrido, a diferencia de las disipativas que se caracterizan por tener grano fino y una extensa zona de barrido (Short 1996).

La biodiversidad de la macrofauna bentónica de playas arenosas ha comenzado a recibir creciente atención hace solo dos décadas. En este período se han hecho importantes avances en su caracterización, acumulándose un notable cuerpo de conocimiento y un gran número de hipótesis dirigidas a explicar los patrones observados (Defeo & McLachlan 2005). Uno de los principales paradigmas sostiene que la riqueza de especies de la macrofauna que habita estos ecosistemas aumenta de playas reflectivas a disipativas (McLachlan et al. 1981, 1993, Defeo et al. 1992, Jaramillo et al. 1995, Brazeiro 1999, McLachlan 2001, Nel 2001, Soares 2003, Rodil & Lastra 2004, McLachlan & Dorvlo 2005). Un meta-análisis reciente a nivel mundial mostró que la riqueza de especies aumenta de playas reflectivas micromareales a

playas disipativas macromareales y de zonas templadas a tropicales (McLachlan & Dorvlo 2005). La riqueza de las especies macrobentónicas también aumenta con el ancho de la playa (McLachlan & Dorvlo 2007), lo que sugiere que las playas actúan de forma aislada con respecto a los ambientes contiguos. A su vez, el aumento de la riqueza en respuesta al ancho de la playa es más rápido que lo esperado por un modelo lineal, indicando que las playas más anchas (disipativas) presentan una mayor cantidad de ambientes favorables para la macrofauna bentónica. Así, las playas tropicales presentan en general un mayor “pool” de especies y las playas anchas (macromareales disipativas) son más benignas y tienen una mayor proporción de especies por unidad de área (Soares 2003).

2.3. El problema: patrones de riqueza resultantes del efecto simultáneo de la morfodinámica y la salinidad

Más allá de los patrones generales de riqueza encontrados en playas arenosas, sus causas se mantienen inciertas. En este contexto, los trabajos anteriormente mencionados, desarrollados a un nivel organizacional de comunidades, raramente consideran la afiliación taxonómica de los organismos o las características del ciclo de vida de las especies. Esto toma relevancia si se considera que estudios recientes han encontrado patrones contrastantes entre las especies supralitorales e intermareales (Defeo & McLachlan 2005). Las primeras habitan la zona seca de la playa, siendo comunes en sistemas reflectivos, los cuales poseen una berma que rara vez se inunda (Defeo & Gómez 2005). Por el contrario, las especies intermareales son escasas en este tipo de sistemas (Celentano et al. 2010). De esta manera, diferentes componentes de la comunidad pueden responder de manera contrastante frente a los distintos tipos de playa, siendo fundamental considerar las características propias de cada grupo en el entendimiento de los patrones observados.

Aunado a las variaciones que impone el régimen morfodinámico, el efecto de otras variables críticas, como la salinidad, conlleva a variaciones en los patrones observados (Lercari & Defeo 2006). En este contexto, las playas arenosas de Uruguay ubicadas a lo largo del gradiente estuarino generado por el Río de la Plata (RdlP) y que al mismo tiempo cubren un amplio rango morfodinámico (Defeo et al. 1992), establecen un marco ideal para evaluar la acción simultánea de ambos gradientes en los patrones de riqueza específica, tanto integrada como discriminada en sus distintos componentes. En este contexto, se ha documentado que la riqueza de especies aumenta desde playas estuarinas a oceánicas y de reflectivas a disipativas (Lercari & Defeo 2006). Sin embargo, la susceptibilidad diferencial a variaciones de salinidad que

poseen especies con diferente modo de desarrollo podría generar divergencias en los patrones observados. Por ejemplo, se ha mencionado que en especies con desarrollo directo (e.g. peracáridos), la incubación interna les permitiría sobrellevar variaciones importantes de salinidad (Lozoya & Defeo 2006, Lozoya et al. 2010), mientras que especies con desarrollo indirecto se verían afectadas en mayor grado por el gradiente salino (Celentano et al. 2010). En consecuencia, los procesos subyacentes a los patrones generales continúan siendo poco claros, lo que hace necesario el abordaje de los mismos desde una perspectiva deconstructiva, analizando en forma simultánea los efectos generados por los gradientes salino y morfodinámico como determinantes de la distribución de la biodiversidad a nivel espacial en playas arenosas.

2.4. Objetivos

Objetivo general

Analizar en forma deconstructiva los patrones espaciales de riqueza de especies de la macrofauna de playas arenosas de Uruguay, en relación a las características morfodinámicas y las variaciones generadas por el gradiente estuarino.

Objetivos específicos

Analizar deconstructivamente los patrones de riqueza específica, en términos de diferentes atributos y rasgos de la historia de vida de las especies, tales como: 1) atributos taxonómicos; 2) zona de la playa ocupada; 3) modo de desarrollo; y 4) modo de alimentación.

2.5. Hipótesis

La riqueza aumenta de playas estuarinas a oceánicas y de reflectivas a disipativas, aunque los distintos componentes de la comunidad difieren en sus respuestas frente a los gradientes estuarino y morfodinámico, como consecuencia de las diferencias que exhiben en sus estrategias de historia de vida.

2.6. Predicciones

Se predice un aumento del número de especies de playas estuarinas a oceánicas y de reflectivas a disipativas, aunque es posible que este efecto sea menos marcado en especies supralitorales con desarrollo directo, pudiendo incluso responder en forma contraria. Se predice asimismo, una disminución del número de especies

intermareales con desarrollo indirecto en sistemas con importantes rangos de salinidad.

3. Materiales y métodos

3.1. Área de estudio

El RdIP se ubica en la costa oeste del Atlántico Sur y es considerado el estuario más ancho del mundo (Fig. 1). Sus aguas, provenientes de los ríos Uruguay y Paraná, fluyen hacia la plataforma continental de Uruguay y Argentina (Simionato et al. 2001). Esta descarga de agua dulce, al encontrarse con el agua oceánica, genera un marcado gradiente de salinidad que se extiende a lo largo de la costa uruguaya. De esta manera, Uruguay presenta aproximadamente 320 km de costas estuarinas y 210 km de oceánicas (Lercari & Defeo 2006). En este sistema, los vientos son el principal factor determinante de las variaciones en el nivel del agua. En cambio, el régimen de mareas astronómicas tiene un efecto menos relevante, estableciendo una amplitud micromareal de aproximadamente 0.5 m (Balay 1961). La salinidad presenta un rol preponderante en el control de la densidad del agua, mientras que la temperatura interviene en el establecimiento de gradientes horizontales (Guerrero et al. 1997). De esta manera, la distribución de nutrientes y organismos está fuertemente influenciada por la pluma de baja salinidad generada por las aguas del RdIP (Möller et al. 2008).

3.2. Toma y procesamiento de muestras

Este trabajo utilizó los datos ecológicos recabados durante el proyecto de investigación PDT FCE 4034 llevado a cabo por la Unidad de Ciencias del Mar (UNDECIMAR) de la Facultad de Ciencias. En el mismo, se implementaron muestreos bimestrales durante un período de 2 años (de junio de 1999 a mayo de 2001), abarcándose la casi totalidad de los gradientes estuarino y morfodinámico. Para ello, se seleccionaron 16 playas arenosas ubicadas entre la zona interna del estuario (playa 1) y la zona plenamente marina (playa 16; Fig. 1). En cada una se realizaron 3 transectos perpendiculares a la costa, separados 8 m entre sí. Las unidades de muestreo (UM) en cada transecto se tomaron por medio de un cilindro metálico de 27 cm de diámetro y 40 cm de profundidad, comenzando en la base de las dunas y continuando en dirección al agua hasta el límite inferior del swash. El sedimento extraído fue tamizado a través de una malla de 0.5 mm, y los organismos retenidos se llevaron al laboratorio, donde fueron clasificados a nivel taxonómico de especie (siempre que fuese posible).

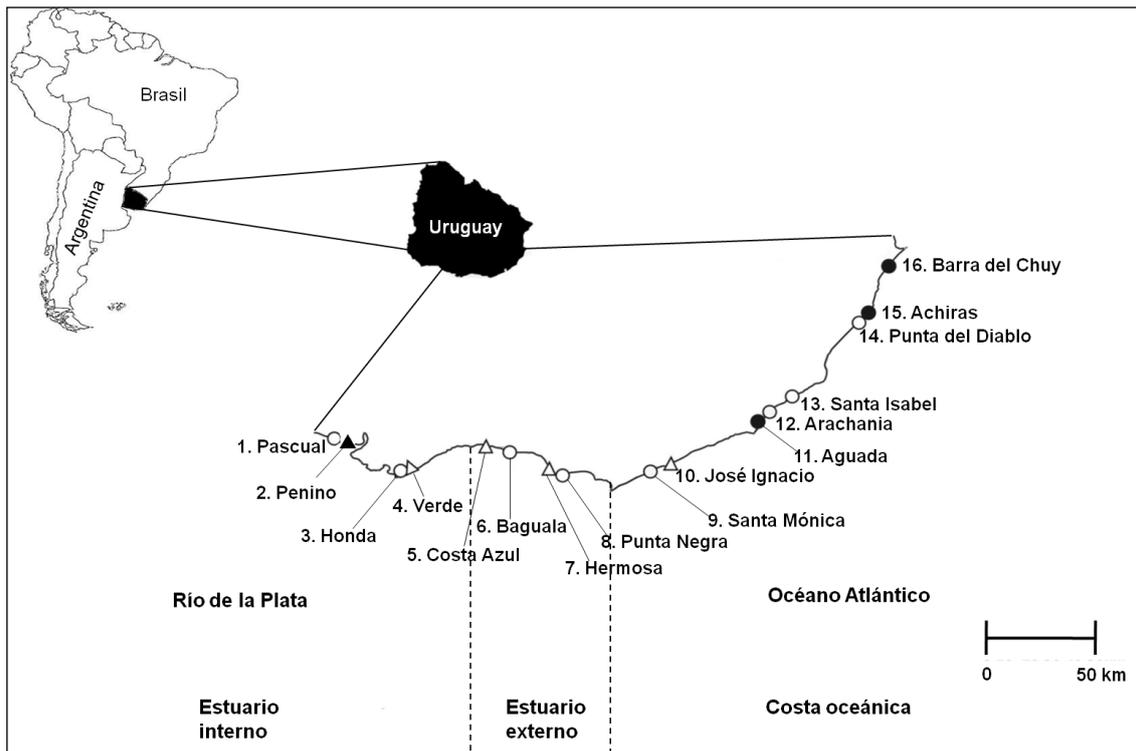


Fig. 1. Localización del área de estudio donde se indica la ubicación de las 16 playas muestreadas durante un período de 2 años. Las mismas son categorizadas en reflectivas (○), disipativas (●) e intermedias (△) en base al valor promedio del parámetro de Dean (Ω). La playa 2 (▲) no fue clasificada según este criterio (ver detalles en el texto). A su vez, se detallan las zonas dentro del estuario (interno y externo) y la costa oceánica.

Conjuntamente con los muestreos de macrofauna, se obtuvo información de las características ambientales de cada playa. La temperatura y la salinidad del agua se midieron en la zona de swash con un termosalinómetro YSI 33. Asimismo, se determinó la pendiente de la playa según Emery (1961), la altura de la ola mediante registro visual y el período de la ola a través de un cronómetro. El ancho del swash fue medido como la distancia recorrida por el agua sobre la cara de la playa luego que la ola colapsa sobre la arena, mientras que el ancho de la playa se midió desde la base de las dunas hasta el límite inferior de la zona de swash. La compactación de la arena se determinó en campo mediante un penetrómetro (Herrick & Jones 2002), tomándose 5 réplicas por sitio de muestreo.

En cada UM se colectó una muestra de sedimento que fue conservada en bolsas plásticas para el análisis sedimentológico. Una porción de la muestra se pesó (peso húmedo) con una precisión de 0.01 g y se secó a 60 °C durante 24 horas. Transcurrido este tiempo, el sedimento se pesó nuevamente (peso seco) obteniéndose por diferencia de peso el grado de humectación. Posteriormente, la muestra fue incinerada a 500 °C durante 12 horas para determinar el contenido de materia orgánica (también

por diferencia de peso). La fracción restante del sedimento fue destinada para el análisis granulométrico. A partir de ésta, se lavó y secó hasta peso constante una submuestra de 100 g que fue pasada durante 10 minutos por una columna vibrante de tamices con mallas de 0.064, 0.125, 0.250, 0.500, 1.000 y 2.000 mm (Folk 1980). Los porcentajes de sedimento retenidos en cada tamiz se utilizaron para estimar el tamaño medio del grano, la selección, la asimetría y la curtosis (Folk & Ward 1957, Folk 1980). El sedimento fue clasificado en base a la escala granulométrica de Wentworth (1922) y a la clasificación de Folk & Ward (1957).

3.3. Análisis de datos

Una vez determinadas y tabuladas las variables físicas para cada una de las playas, se calculó el parámetro de Dean Ω (Short 1996) mediante la siguiente expresión:

$$\Omega = \frac{Hb}{WsT}$$

donde Hb es la altura de ruptura de la ola (m), Ws es la velocidad de sedimentación de la arena ($m \cdot s^{-1}$) y T es el período de la ola (s). A partir de los valores del Ω , las playas fueron clasificadas (siempre que fuese posible) en reflectivas ($\Omega < 2$), intermedias ($2 < \Omega < 5$) y disipativas ($\Omega > 5$). El rango de salinidad para cada sitio de muestreo se determinó como la diferencia entre los valores máximos y mínimos de salinidad registrados a lo largo del período de estudio.

A partir de los datos biológicos, la diversidad α (riqueza de especies) en cada playa se determinó como el número total de especies identificadas en cada sitio durante todo el período de muestreo. De esta manera, se eliminaron fluctuaciones debidas a la estacionalidad y a características intrínsecas de las especies.

Las categorías faunísticas consideradas para la deconstrucción de los patrones de riqueza se definieron en función de cuatro estrategias de análisis:

1. Taxonomía: se evaluaron los patrones en función de la afiliación taxonómica de los organismos muestreados, reconociéndose cuatro categorías: moluscos, poliquetos, crustáceos e insectos.
2. Zona de la playa ocupada: dentro de cada playa se consideraron dos zonas, intermareal y supralitoral, separándose de esta manera los organismos que

respiran dentro del agua de aquellos que los hacen fuera de ella.

3. Modo de desarrollo: para las especies que forman parte de la macrofauna, el modo de desarrollo larval es un importante rasgo de historia de vida (Brown 1983, Ansell 1983). En base a este criterio las especies se agruparon en dos grandes categorías: 3.1) especies con desarrollo directo, con potencial de aislamiento por su escasa capacidad de dispersión, generalmente ovovivíparas, con fertilización interna y ausencia de estadios larvales pelágicos (e.g. peracáridos). 3.2) Especies con desarrollo indirecto y larva planctónica, donde se agruparon indistintamente: a) especies que desovan en forma masiva con fertilización externa, alta fecundidad y larva planctónica libre que puede permanecer en la columna de agua durante períodos de días a meses (e.g. bivalvos); b) especies con un limitado cuidado parental y larva planctónica (e.g. *Emerita brasiliensis*); y c) especies con formas larvales lecitotróficas. En a y b se incluyeron especies cuyos estadios larvales pelágicos planctotróficos les confieren un marcado flujo génico y un escaso potencial de aislamiento, lo que se traduce en una baja tasa de especiación (Fernández et al. 2009).
4. Modo de alimentación: se reconocieron tres categorías, definidas como carroñeros/depredadores, depositívoros y filtradores.

Se evaluó la relación entre la riqueza de especies (total y deconstruida) y las variables físicas (incluido el parámetro de Dean Ω) mediante modelos lineales y no lineales. Los mejores modelos fueron seleccionados en función del coeficiente de determinación (R^2) y la significancia estadística. Para este análisis se consideró la media de las variables físicas, resultante del promedio de los valores parciales obtenidos a lo largo del período de estudio.

La importancia y el efecto relativo de las distintas variables físicas sobre la riqueza de especies (esta vez solo total) se determinaron mediante la implementación de un modelo aditivo generalizado (GAM por sus siglas en inglés; Hastie & Tibshirani 1990). Los predictores potenciales incluidos en el modelo fueron elegidos utilizando la información obtenida del análisis univariado descrito anteriormente. Se utilizó explícitamente la información generada en cada evento de muestreo, tanto en lo referido a la riqueza de especies como a las variables físicas, para dar cuenta de la variación existente dentro de cada playa y de las relaciones globales entre el descriptor biológico y las variables ambientales. El GAM fue construido utilizando la función "step-gam" del S-Plus (Venables & Ripley 1999), la cual permitió la elección del

conjunto de variables que mejor explicaban la variación espacial de la riqueza de especies, reduciendo problemas de colinealidad durante el desarrollo del modelo. Para impedir la inclusión de variables redundantes, pero conservando toda la información ambiental importante, fue utilizado el criterio de información de Akaike (McCullagh & Nelder 1989) en un procedimiento bidireccional por pasos, determinándose el modelo más parsimonioso mediante la evaluación de cada término en el modelo. Se evaluó el efecto de la inclusión de manera lineal y no lineal (splines cúbicos con 3 grados de libertad) y de la ausencia de los potenciales predictores. En el modelo se incluyó una variable categórica de sitio, como estrategia para abarcar aquella varianza no aleatoria, explicada por características propias de cada sitio que no fueron evaluadas directamente por la estrategia de muestreo (e.g. grado de exposición, contaminación).

4. Resultados

4.1. Variables ambientales

La variación a gran escala de las variables ambientales de las playas incluidas en el estudio se presenta en la Fig. 2. La salinidad aumentó de oeste a este, variando entre 4.4 (playa 1) y 29.2 (playa 16). La variación en la salinidad fue máxima en la playa 5 (ubicada en la zona externa del estuario del RdIP) y mínima en la playa 16 (ubicada en condiciones plenamente marinas). El valor promedio del parámetro de Dean Ω varió entre 1.3 (playa 3) y 6.3 (playa 16), incluyéndose de esta manera playas reflectivas, intermedias y disipativas (Figura 2a). No fue posible calcular un valor para el parámetro de Dean Ω en la playa 2, puesto que el período de la ola en este sistema tendió a cero (fue prácticamente nulo durante los dos años de muestreo). La pendiente y el tamaño del grano alcanzaron sus valores máximos (8.82% y 0.66 mm, respectivamente) en la playa 8, y sus mínimos en las playas 2 (1.42%) y 4 (0.15 mm; Fig. 2b). En cuanto al período de la ola, el valor promedio más bajo fue de 0.00 s (playa 2) y el más alto de 7.79 s (playa 11). El ancho del swash fue mínimo en la playa 2 (1.27 m) y máximo en la playa 16 (12.73 m; Fig. 2c). La compactación de la arena y la humectación fueron máximas en las playas 11 (4.60 kg·cm⁻²) y 2 (19.9%), y mínimas en las playas 9 (2.20 kg·cm⁻²) y 3 (5.2%), respectivamente (Fig. 2d).

4.2. Patrones integrados de riqueza de especies

La distribución a gran escala de la riqueza de especies aumentó de playas estuarinas a oceánicas, alcanzando su mínimo en la playa 3 (4 especies) y su máximo en la 16 (34 especies). Cabe destacar los altos valores registrados en las playas 2 (17 especies) y 11 (25 especies; Fig. 3). La variación espacial de la riqueza de especies se correlacionó, mediante modelos lineales y no lineales, con numerosas variables ambientales. En relación a la salinidad, la riqueza de especies respondió en forma cuadrática, alcanzando su mínimo a valores intermedios de salinidad (entre 10 y 14), a partir de donde creció en dirección a condiciones plenamente dulceacuícolas y oceánicas (Fig. 4a). Por otra parte, decreció exponencialmente con el rango de salinidad (Fig. 4b), la pendiente (Fig. 4c) y el tamaño del grano (Fig. 4d). Al igual que con la salinidad, se relacionó en forma cuadrática con el ancho del swash (Fig. 4e), la humectación (Fig. 4f) y el período de la ola (Fig. 4g), teniendo el modelo concavidad negativa solo para el caso de la humectación. Con respecto al parámetro de Dean Ω , la riqueza de especies aumentó de manera exponencial (Fig. 4h), lo que

conjuntamente con los resultados obtenidos para la pendiente y el tamaño medio del grano, evidencia un claro incremento de este descriptor biológico de playas reflectivas a disipativas. Los detalles estadísticos de los modelos mencionados se presentan en la Tabla 1.

Tabla 1. Mejores modelos lineales y no lineales estimados entre la riqueza de especies de la comunidad en su totalidad y las variables abióticas consideradas en el estudio.*p < 0.05, **p < 0.01, ***p < 0.001, n.s.: no significativo.

Variable abiótica	Modelo	a	b	c	R ²
Salinidad	$y = a - x + cx^{2***}$	14.22***		0.04***	0.47
Rango de salinidad	$y = ae^{-bx***}$	48.55*	0.06**		0.41
Pendiente (%)	$y = ae^{-bx***}$	25.59**	0.11 n.s.		0.19
Tamaño del grano (mm)	$y = ae^{-x***}$	21.02***			0.15
Ancho del swash (m)	$y = a - bx + cx^{2***}$	18.78**	3.96*	0.39**	0.69
Humectación (%)	$y = bx - cx^{2***}$		2.28***	0.07*	0.28
Período de la ola (s)	$y = a - bx + cx^{2***}$	15.75***	5.22*	0.85**	0.72
Parámetro de Dean Ω	$y = ae^{bx***}$	5.77***	0.28***		0.77

Los resultados del GAM mostraron que un modelo semi-paramétrico con distribución gamma y función log de enlace explica el 88% de la devianza de la distribución de la riqueza de especies a gran escala. De las 9 variables incluidas en el análisis, solo 5 fueron retenidas en el modelo y en todos los casos quedaron incluidas como predictores lineales (Fig. 5). En orden decreciente, la importancia relativa de las distintas variables en el modelo fue: variable categórica de sitio (Fig. 5a), salinidad (Fig. 5b), pendiente (Fig. 5c), compactación de la arena (Fig. 5d) y período de la ola (Fig. 5e). La riqueza de especies aumentó con la salinidad, la compactación de la arena (a partir de valores superiores 1 kg·cm⁻²) y el período de la ola, decreciendo solamente en respuesta al aumento de la pendiente de la playa.

4.3. Deconstrucción taxonómica

La riqueza de especies de las categorías faunísticas definidas taxonómicamente exhibió una amplia gama de respuestas en relación a las distintas variables ambientales. De esta manera, frente a una misma variable física, se observaron respuestas tanto coincidentes como contrastantes. En relación a la salinidad, la riqueza de crustáceos e insectos creció de manera exponencial, alcanzando su máximo en condiciones plenamente oceánicas (Fig. 6a, d). A diferencia de esto, la riqueza de moluscos y poliquetos respondió en forma cuadrática, siendo menor a salinidades intermedias y mayor en playas dulceacuícolas y oceánicas (Fig. 6b, c). Esto permitió observar un claro predominio de crustáceos e insectos en playas oceánicas, mientras que los moluscos prevalecieron en las playas dentro del estuario

interno del RdIP (con excepción de la playa 3, dominada por crustáceos). El número total de especies de crustáceos, moluscos y poliquetos decreció exponencialmente con el rango de salinidad (Fig. 6e, f, g), ajustándose a un modelo cuadrático con concavidad positiva para el caso de los insectos (Fig. 6h). En función de la pendiente de la playa, la riqueza de moluscos decreció exponencialmente (Fig. 7b). Se obtuvieron modelos cuadráticos para poliquetos e insectos, presentando concavidad negativa para el segundo grupo (Fig. 7c, d). En contraste, la riqueza de crustáceos decreció en forma logarítmica con la pendiente (Fig. 7a), si bien es importante notar que, al igual que para los insectos, la varianza explicada por el mejor modelo obtenido fue muy baja (Tabla 1S Anexo). Las cuatro categorías faunísticas respondieron al tamaño del grano, en términos generales, de la misma manera descrita para la pendiente (Fig. 7e, f, g, h). La riqueza de crustáceos e insectos se ajustó a un modelo exponencial creciente en relación al ancho del swash (Fig. 8a, d), a diferencia de moluscos y poliquetos que presentaron modelos cuadráticos positivos (Fig. 8b, c). La riqueza de crustáceos, poliquetos e insectos se relacionó en forma cuadrática con la humectación, teniendo su máximo en playas con valores intermedios de saturación de agua (Fig. 8e, g, h). Solo los moluscos presentaron un crecimiento exponencial como consecuencia del aumento del grado de humectación (Fig. 8f). En relación al período de la ola, se registraron patrones exponenciales crecientes para crustáceos e insectos (Fig. 9a, d), siendo cuadráticos positivos para moluscos y poliquetos (Fig. 9b, c). La totalidad de los grupos taxonómicos se relacionaron positivamente con el parámetro de Dean Ω mediante modelos exponenciales, explicándose en todos los casos más del 40% de la varianza (Fig. 9e, f, g, h). Las características y significancia estadística de los modelos mencionados se presentan en la Tabla 1S (Anexo).

4.4. Deconstrucción basada en la zona de la playa ocupada

Los patrones espaciales de riqueza de especies intermareales y supralitorales mostraron marcadas diferencias en sus respuestas a las variables ambientales (Tabla 1S). En lo concerniente a la salinidad, el número total de especies intermareales se ajustó a un modelo cuadrático positivo, creciendo de manera exponencial en el caso de las especies supralitorales (Fig. 10a). Las comunidades de la mayor parte de las playas oceánicas (10, 11, 12, 16) y de aquellas que se encuentran en el estuario interno del RdIP (1, 2, 3, 4) estuvieron dominadas por especies que habitan el intermareal. La riqueza de estas especies decreció exponencialmente con el rango de salinidad, convergiendo a un modelo cuadrático positivo para las especies supralitorales (Fig. 10b). En función de la pendiente de la playa, el número total de

especies intermareales decreció exponencialmente, mientras que la riqueza de especies supralitorales se ajustó marginalmente a un modelo cuadrático con concavidad negativa (Fig. 10c). Las respuestas obtenidas en relación al tamaño del grano fueron similares a las anteriormente mencionadas para la pendiente, con la salvedad de que en este caso la riqueza de especies intermareales decreció en forma potencial (Fig. 10d). El número de especies intermareales exhibió un patrón cuadrático positivo en respuesta al ancho del swash, distinguiéndose del crecimiento exponencial registrado para las especies supralitorales (Fig. 11a). En relación al grado de humectación de la playa, la riqueza de especies intermareales creció exponencialmente, mientras que la de especies supralitorales se ajustó a un modelo cuadrático negativo (Fig. 11b). El número total de especies de ambas categorías faunísticas respondió al período de la ola en forma semejante a lo descrito para el ancho del swash (Fig. 11c) y creció exponencialmente en respuesta al parámetro de Dean Ω (Fig. 11d).

4.5. Deconstrucción basada en el modo de desarrollo

La riqueza de las categorías faunísticas definidas a partir del modo de desarrollo exhibió respuestas contrastantes frente a las variables ambientales (Tabla 1S). La riqueza de especies con desarrollo directo creció exponencialmente con la salinidad, mientras que aquellas con desarrollo indirecto siguieron un modelo cuadrático, con un mínimo a valores medios de salinidad (Fig. 12a). El número de especies con desarrollo directo decreció en forma logarítmica con el rango de salinidad, mientras que en las especies con desarrollo indirecto se ajustó a un modelo exponencial decreciente (Fig. 12b). La riqueza de especies con desarrollo directo se ajustó a un modelo cuadrático negativo en respuesta a la pendiente de la playa, decreciendo en forma potencial para las especies con desarrollo indirecto (Fig. 12c). La riqueza de ambos grupos decreció con el tamaño del grano, ajustándose a un modelo exponencial para las especies con desarrollo directo y a uno potencial para las de desarrollo indirecto (Fig. 12d). Cabe resaltar los bajos valores de varianza explicada por los modelos obtenidos para las especies con desarrollo directo en relación a la pendiente y el tamaño del grano (Tabla 1S). Frente al ancho del swash, la riqueza de especies con desarrollo directo creció exponencialmente, ajustándose a un modelo cuadrático positivo para el caso de las especies con desarrollo indirecto (Fig. 13a). En respuesta a la humectación, el patrón exhibido por el número total de especies con desarrollo directo convergió a un modelo cuadrático con concavidad negativa. Esto se diferencia claramente del crecimiento exponencial evidenciado para la riqueza de especies con desarrollo indirecto (Fig.

13b). Ambas categorías faunísticas se relacionaron con el período de la ola, en forma general, de la manera anteriormente mencionada para el ancho del swash (Fig. 13c). Finalmente, la riqueza de especies con desarrollo directo e indirecto aumentó exponencialmente en relación al parámetro de Dean Ω (Fig. 13d).

4.6. Deconstrucción basada en el modo de alimentación

La riqueza de carroñeros/depredadores aumentó de manera exponencial con la salinidad (Fig. 14a), ajustándose a un modelo cuadrático positivo en el caso de depositívoros y filtradores (Fig. 14b, c). El número total de especies en los tres grupos decreció con el rango de salinidad, convergiendo a un modelo logarítmico para carroñeros/depredadores y depositívoros (Fig. 14d, e) y a un modelo exponencial para filtradores (Fig. 14f). En respuesta a la pendiente de la playa, se obtuvieron modelos cuadráticos con concavidad positiva para carroñeros/depredadores y filtradores (Fig. 15a, c). Solo la riqueza de depositívoros disminuyó en forma logarítmica con la pendiente (Fig. 15b). Se obtuvieron patrones cuadráticos positivos en respuesta al tamaño del grano para la riqueza de carroñeros/depredadores y filtradores (Fig. 15d, f). A diferencia de esto, el número total de depositívoros decreció en forma lineal con el tamaño del grano (Fig. 15e). La riqueza de carroñeros/depredadores creció exponencialmente con el ancho del swash (Fig. 16a), mientras que se ajustó a un modelo cuadrático positivo para depositívoros y filtradores (Fig. 16b, c). Con respecto a humectación, la riqueza de carroñeros/depredadores y depositívoros se ajustó a un modelo cuadrático con concavidad negativa, lo que implica valores de riqueza más elevados en playas con valores intermedios de humectación (Fig. 16d, e). En contraste, el número de especies filtradoras creció exponencialmente con el grado de humectación (Fig. 16f). En función del período de la ola, la riqueza de las tres categorías faunísticas siguió tendencias similares al ancho del swash (Fig. 17a, b, c), ajustándose a un modelo exponencial en función del parámetro de Dean Ω (Fig. 17d, e, f). Los modelos referidos en esta sección se detallan en la Tabla 1S.

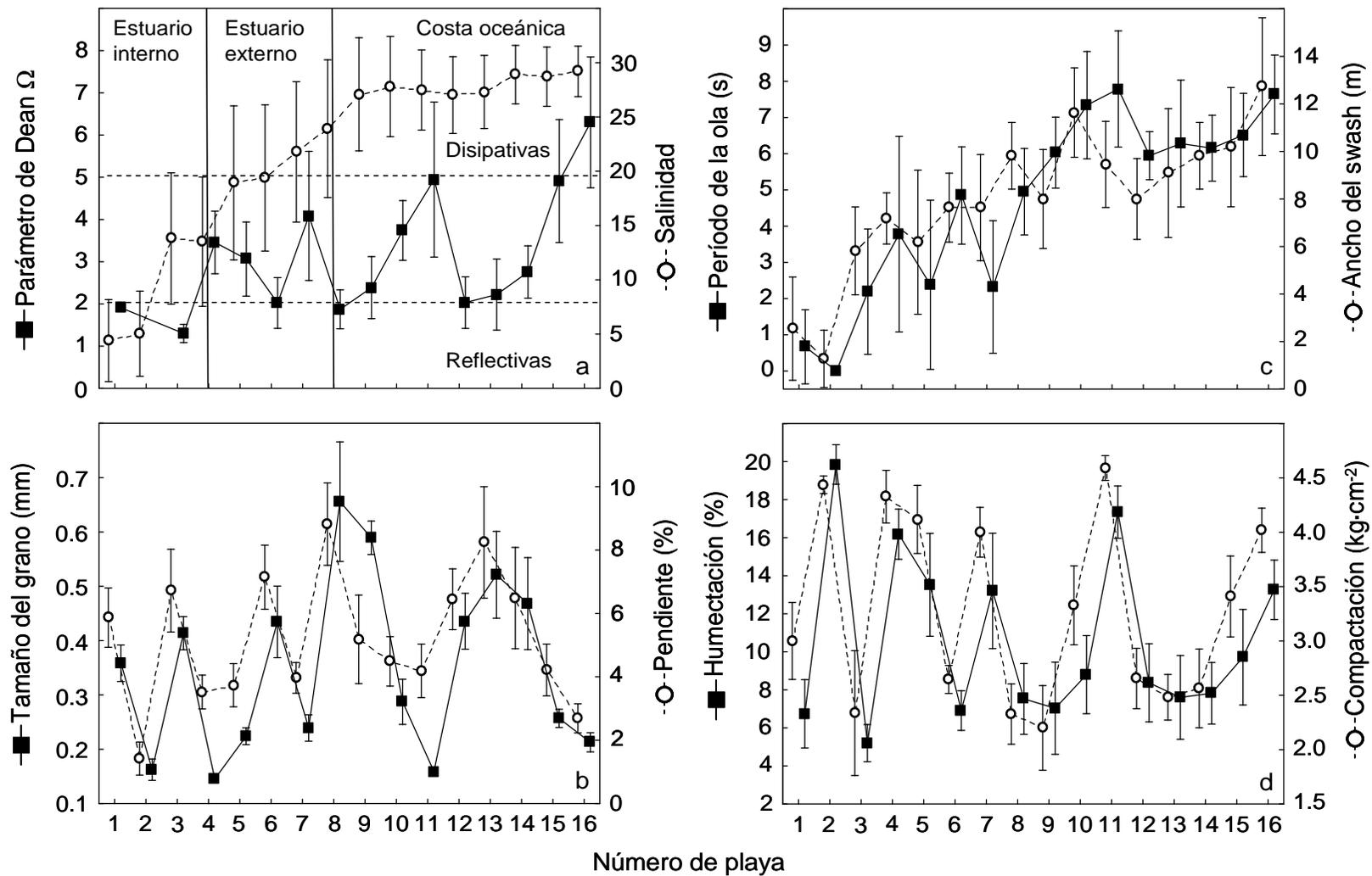


Fig. 2. Variación espacial (media \pm intervalo de confianza al 95%) de las variables ambientales para 16 playas arenosas de la costa uruguaya: (a) parámetro de Dean Ω y salinidad, (b) tamaño del grano y pendiente, (c) período de la ola y ancho del swash y (d) humectación y compactación de la arena. En (a), se muestra la clasificación morfodinámica de las playas (con excepción de la playa 2, ver detalles en el texto) y su ubicación dentro del área de estudio. Las playas se listan de oeste a este y se numeran siguiendo la Fig. 1.

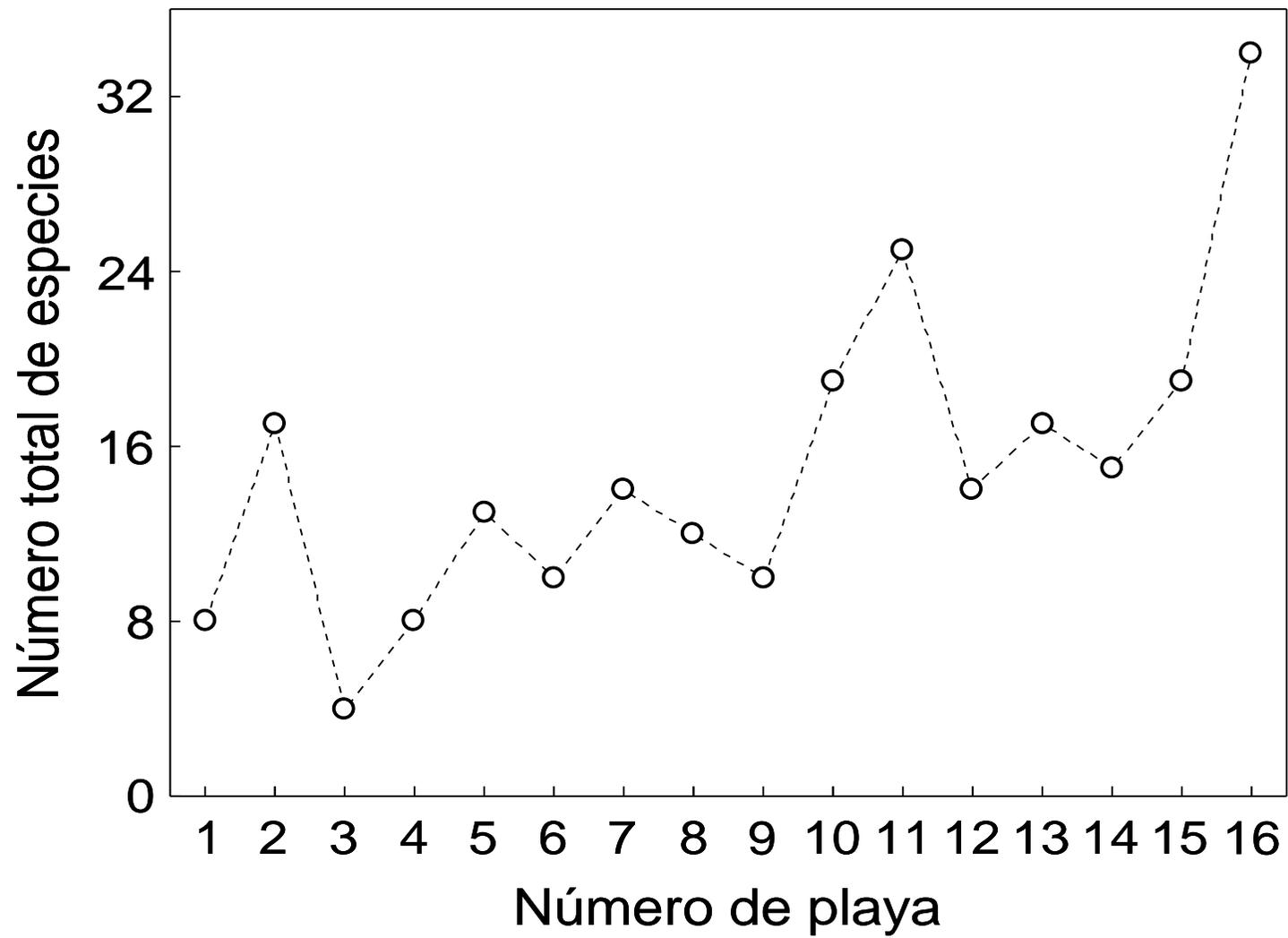


Fig. 3. Distribución de la riqueza de especies de la macrofauna de playas arenosas en la costa uruguaya. Las playas se listan de oeste a este y se numeran siguiendo la Fig. 1.

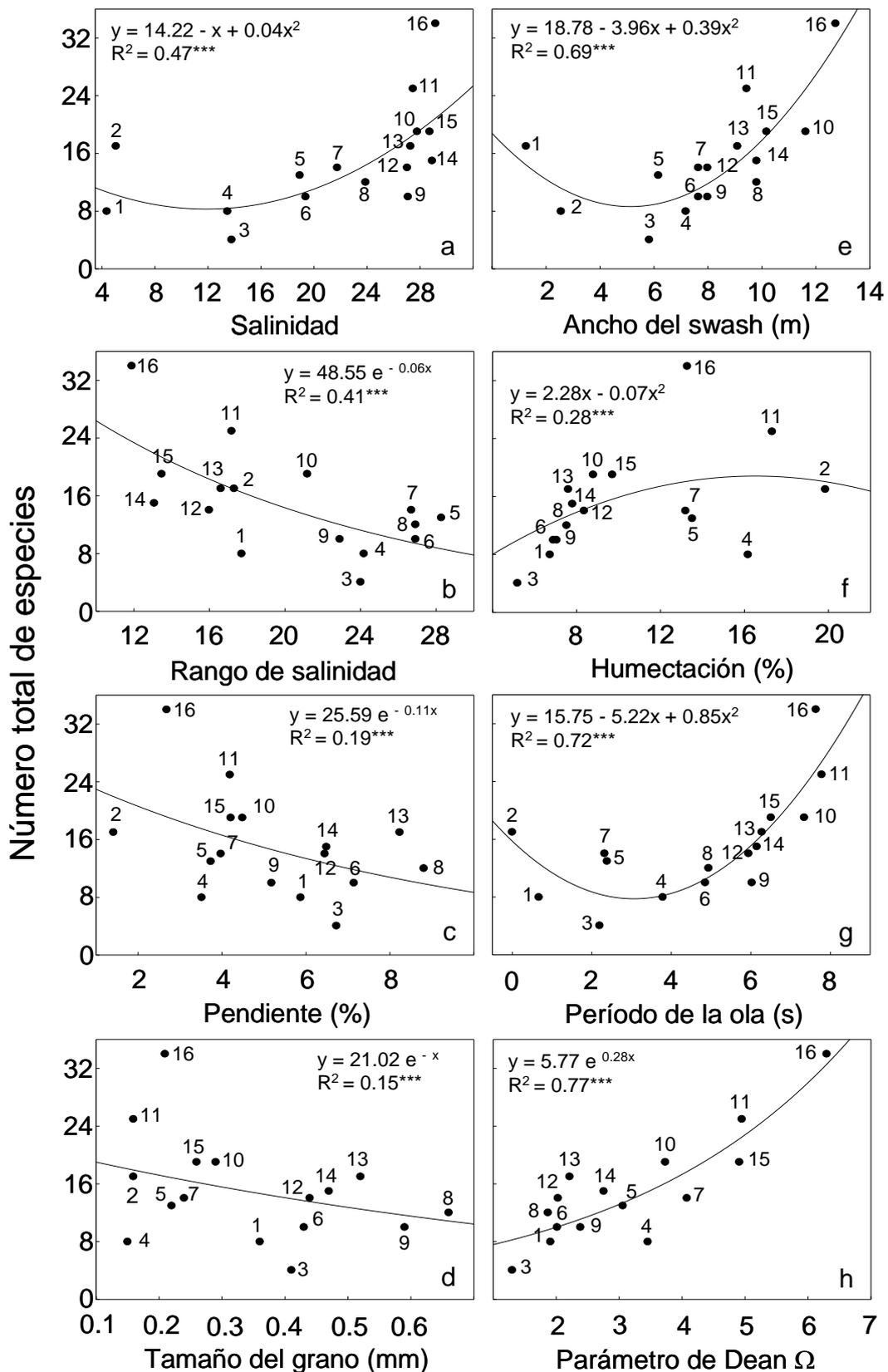


Fig. 4. Relación entre riqueza total de especies y: (a) salinidad, (b) rango de salinidad, (c) pendiente, (d) tamaño del grano, (e) ancho del swash, (f) humectación, (g) período de la ola y (h) parámetro de Dean Ω . Se muestran los mejores modelos ajustados en cada caso. Las playas se numeran siguiendo la Fig. 1. En (h) no se incluye la playa 2 (ver detalles en el texto). *** $p < 0.001$.

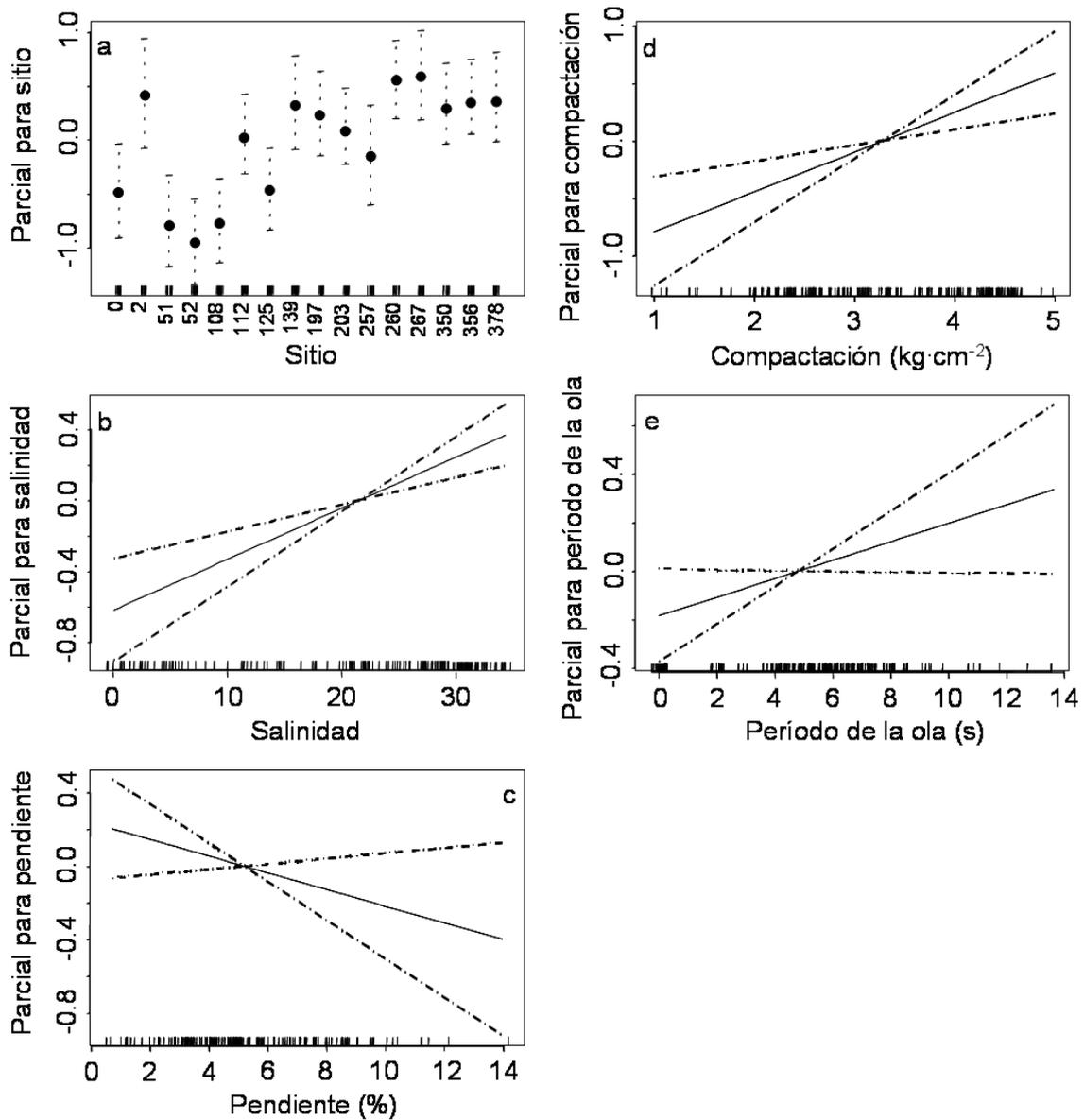


Fig. 5. Resultados del GAM mostrando la relación (línea sólida) entre la riqueza de especies y los 5 predictores ambientales retenidos en el modelo. El eje Y representa el efecto parcial de la variable independiente representada en el eje X. En orden decreciente, la importancia de los predictores en el modelo fue: (a) variable categórica de sitio, (b) salinidad, (c) pendiente, (d) compactación de la arena y (e) período de la ola. Las líneas punteadas indican dos veces el error estándar, mientras que las marcas en el eje X indican la distribución de las muestras para cada predictor.

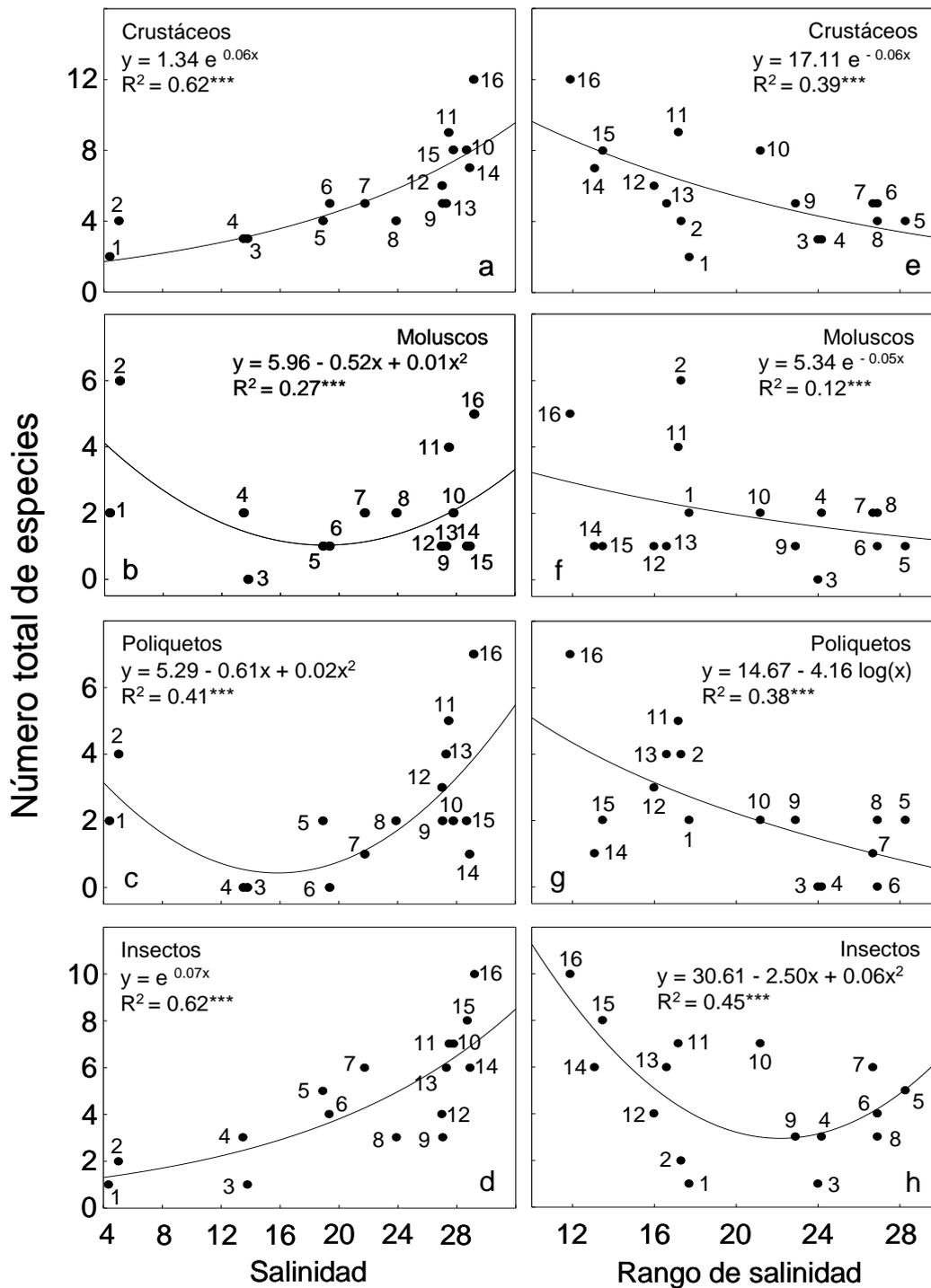


Fig. 6. Deconstrucción taxonómica. Relación entre la riqueza de especies de cada grupo taxonómico y: la salinidad (a-d) y el rango de salinidad (e-h). Las playas se numeran siguiendo la Fig. 1. *** $p < 0.001$.

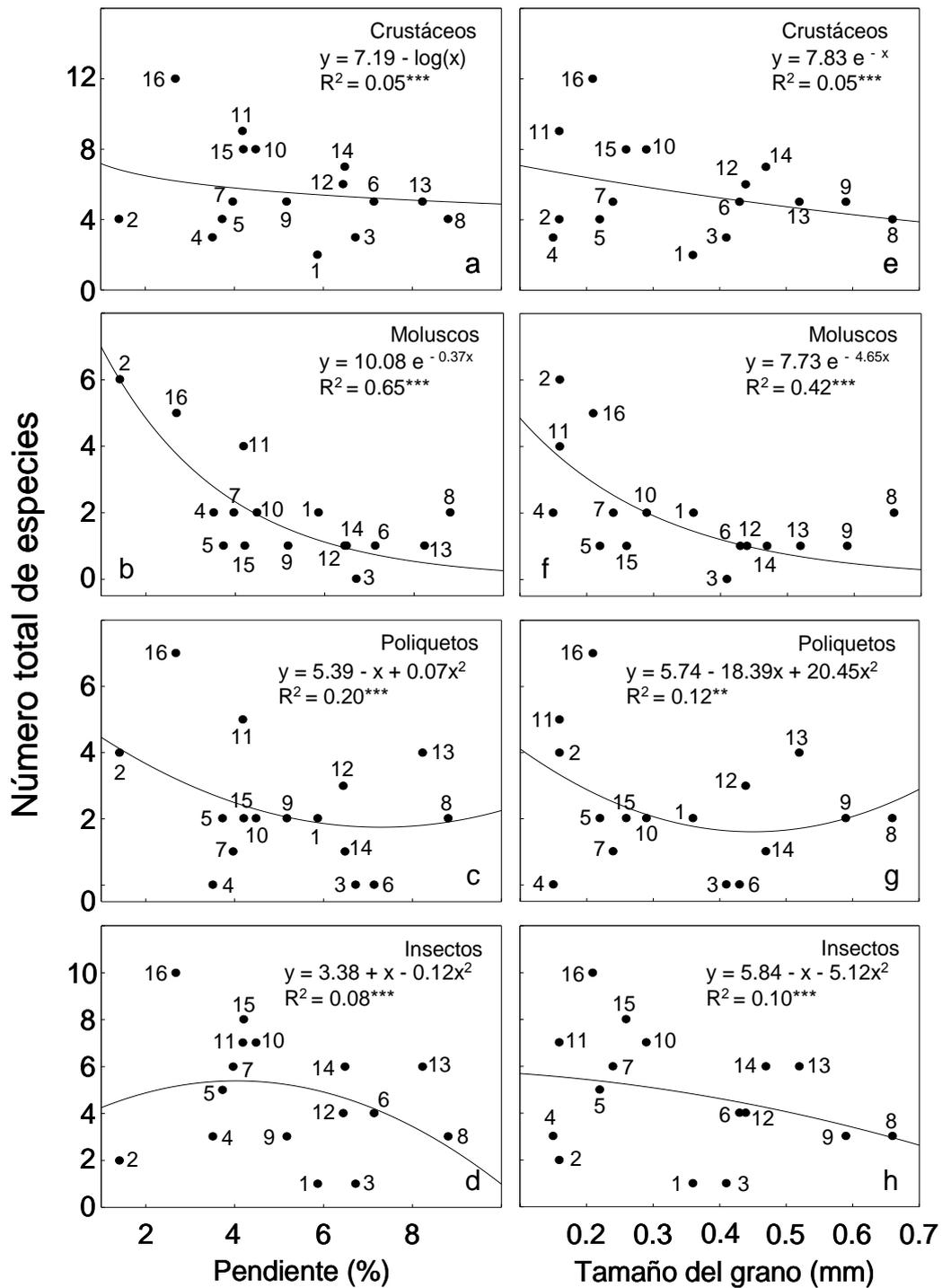


Fig. 7. Deconstrucción taxonómica. Relación entre la riqueza de especies de cada grupo taxonómico y: la pendiente de la playa (a-d) y el tamaño del grano (e-h). Las playas se numeran siguiendo la Fig. 1. $^{**}p < 0.01$, $^{***}p < 0.001$.

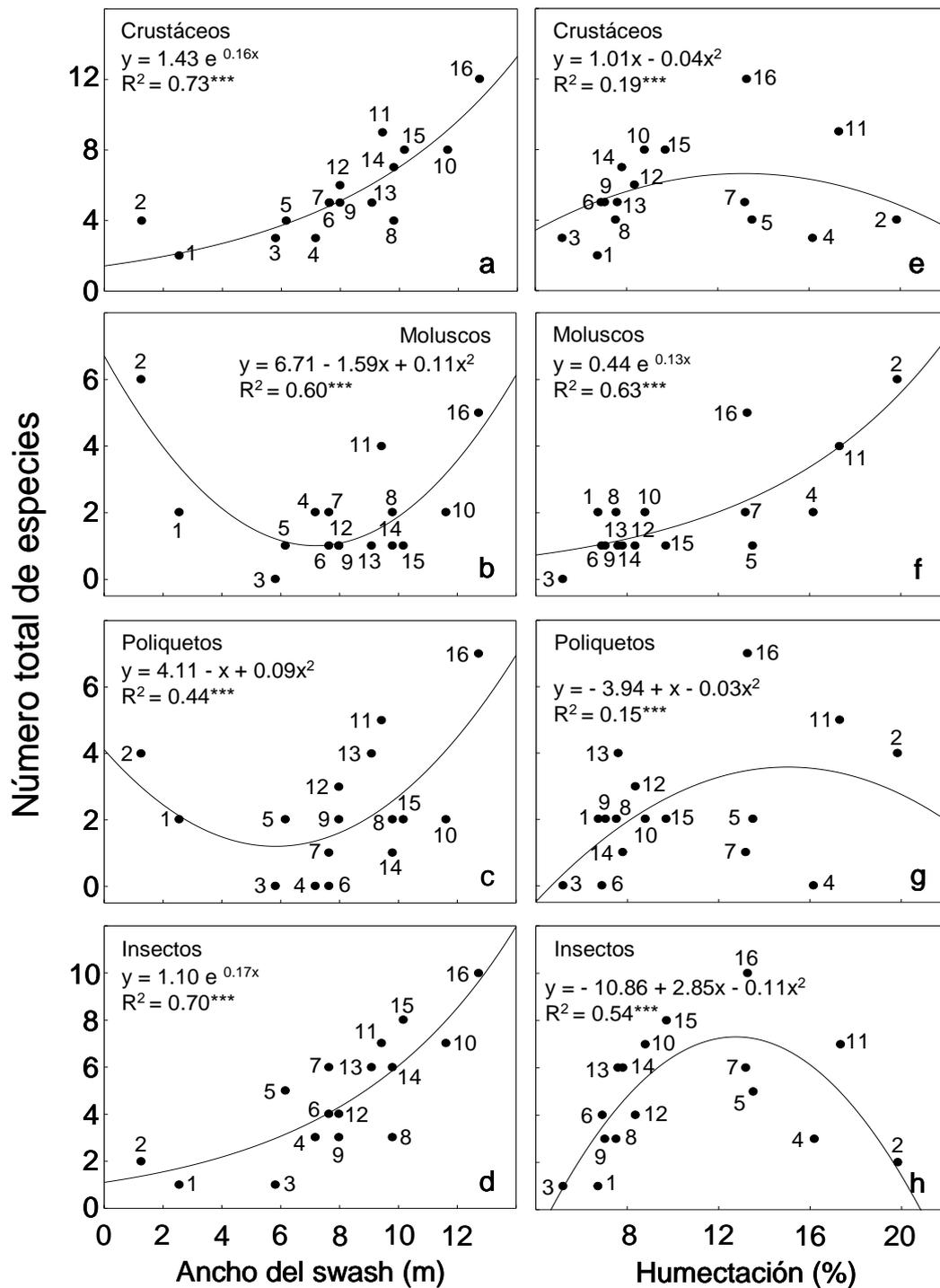


Fig. 8. Deconstrucción taxonómica. Relación entre la riqueza de especies de cada grupo taxonómico y: el ancho del swash (a-d) y la humectación (e-h). Las playas se numeran siguiendo la Fig. 1. ***p < 0.001.

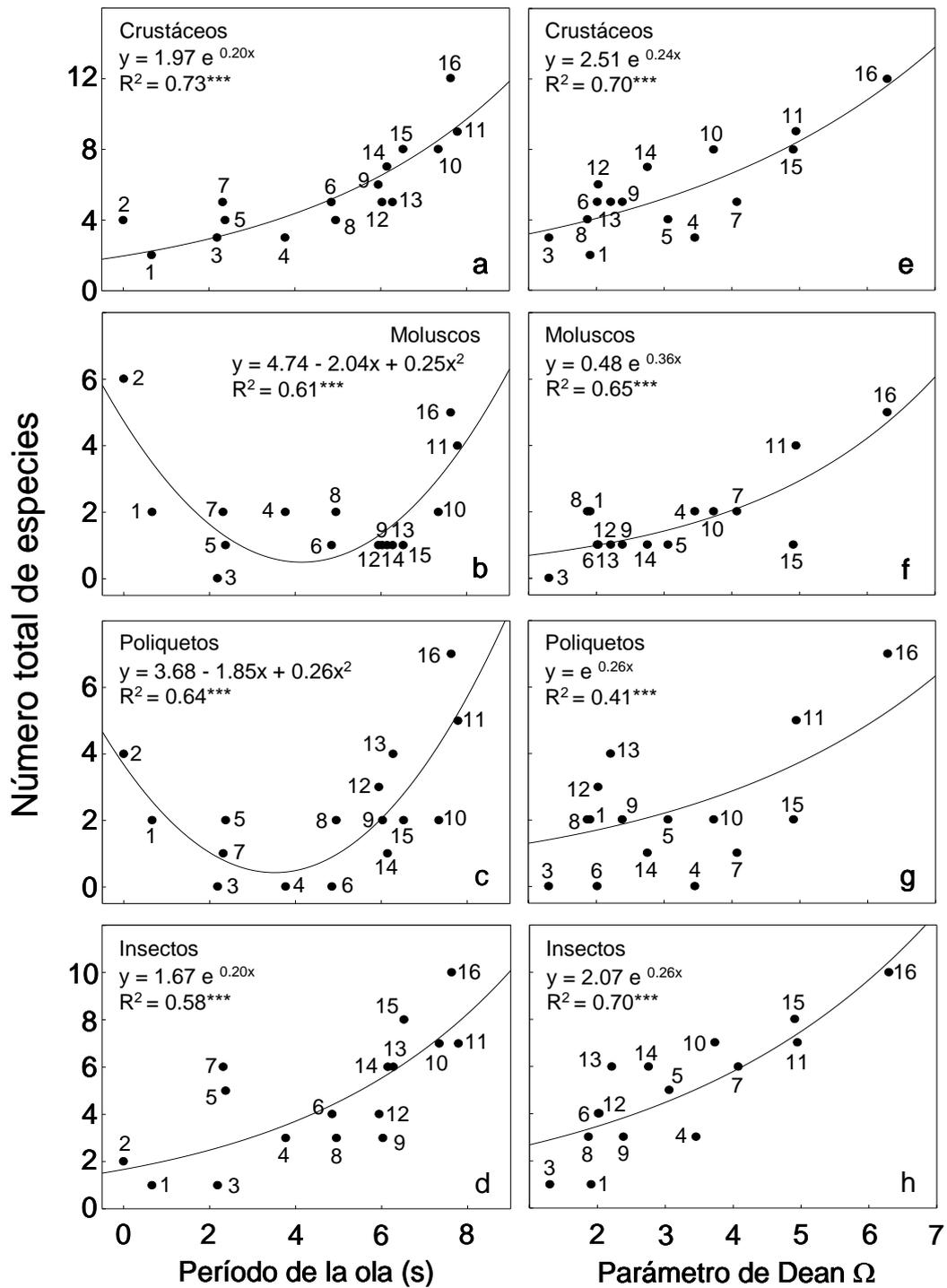


Fig. 9. Deconstrucción taxonómica. Relación entre la riqueza de especies de cada grupo taxonómico y el período de la ola (a-d) y el parámetro de Dean Ω (e-h). Las playas se numeran siguiendo la Fig. 1. En (e), (f), (g) y (h) no se incluye la playa 2 (ver detalles en el texto). *** $p < 0.001$.

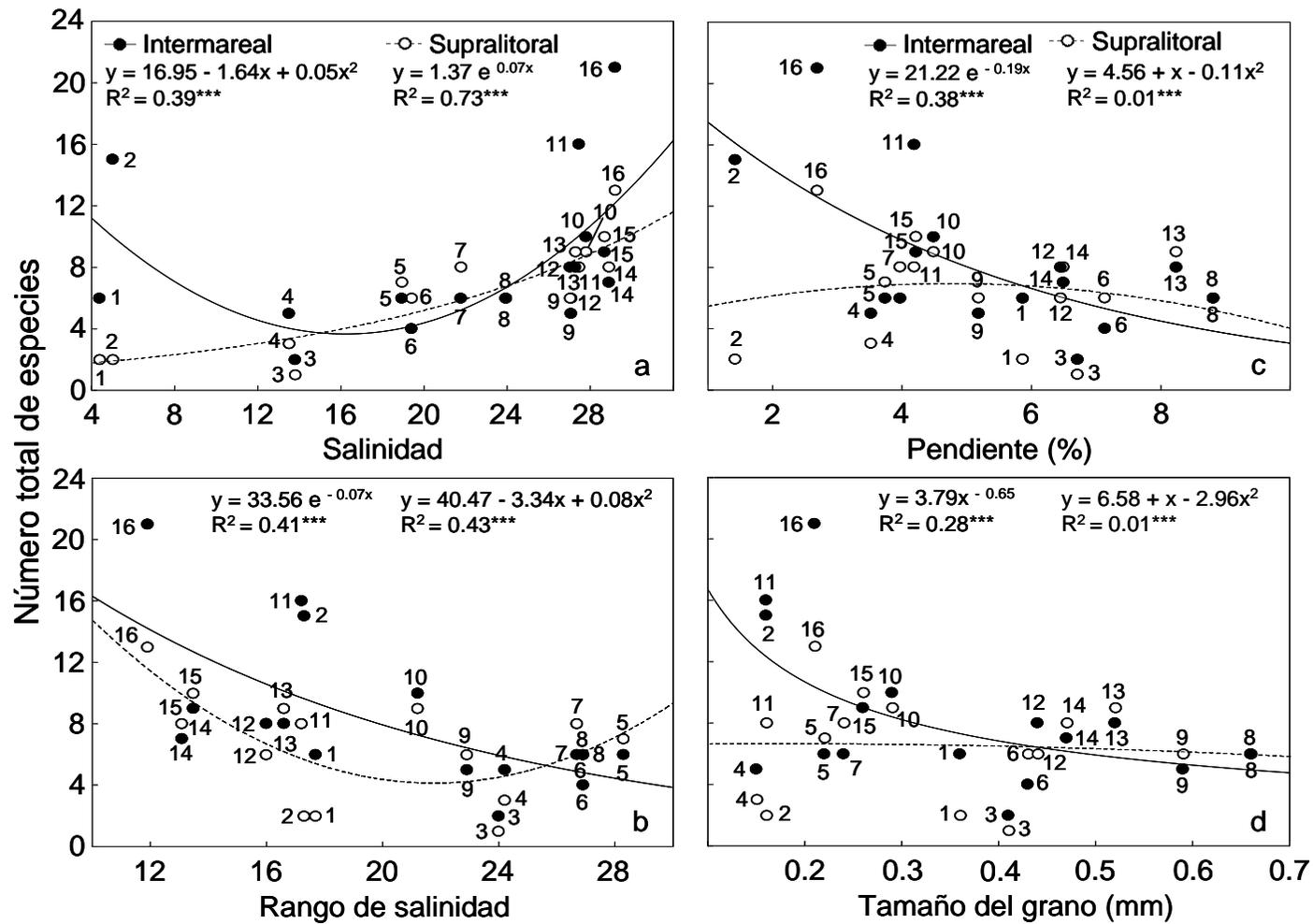


Fig. 10. Deconstrucción basada en la zona de la playa ocupada. Relación entre la riqueza de especies intermareales y supralitorales y: (a) la salinidad, (b) el rango de salinidad, (c) la pendiente de la playa y (d) el tamaño del grano. Las playas se numeran siguiendo la Fig. 1. ***p < 0.001.

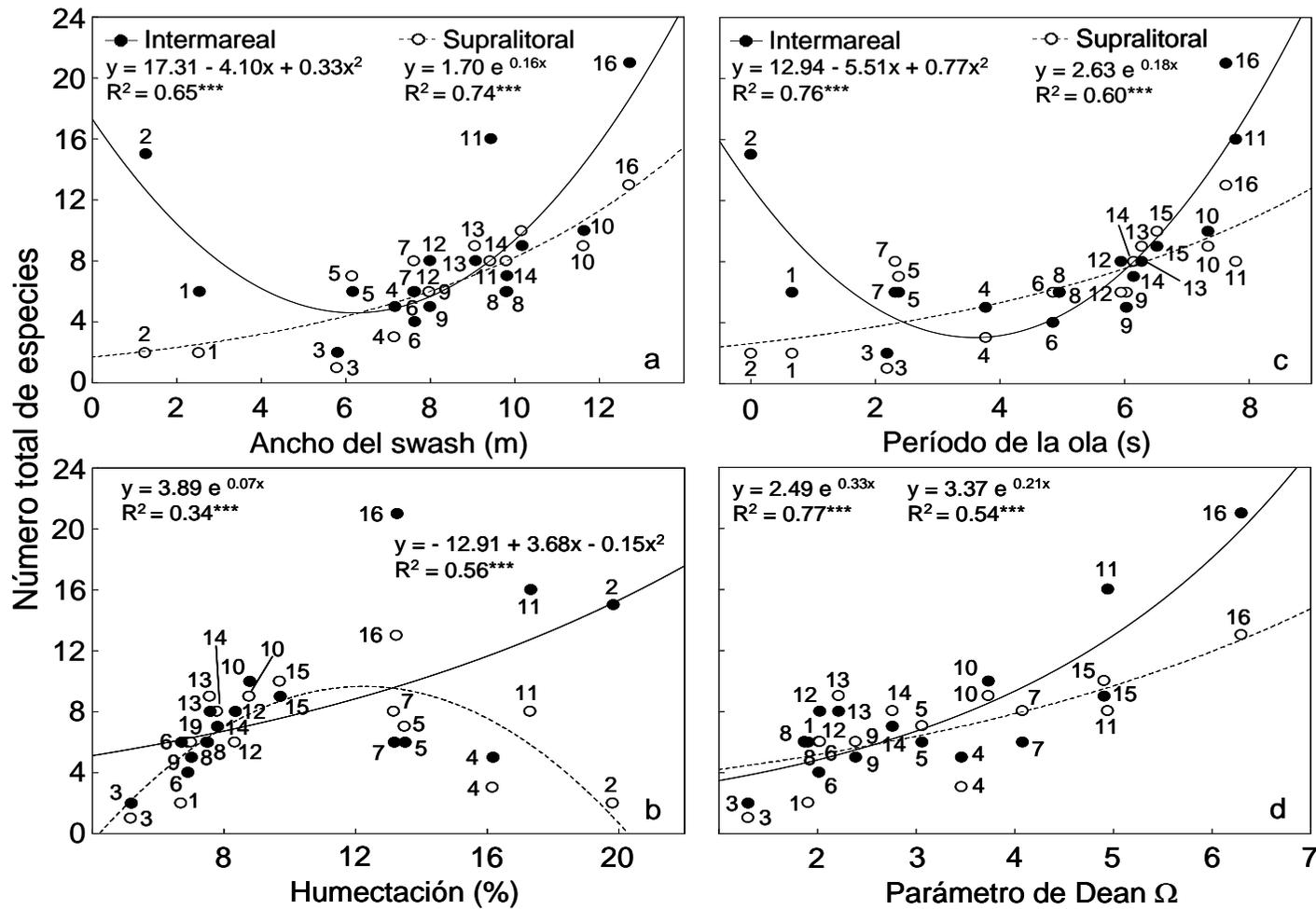


Fig. 11. Deconstrucción basada en la zona de la playa ocupada. Relación entre la riqueza de especies intermareales y supralitorales y: (a) el ancho del swash, (b) la humectación, (c) el período de la ola y (d) el parámetro de Dean Ω . Las playas se numeran siguiendo la Fig. 1. En (d) no se incluye la playa 2 (ver detalles en el texto). $***p < 0.001$.

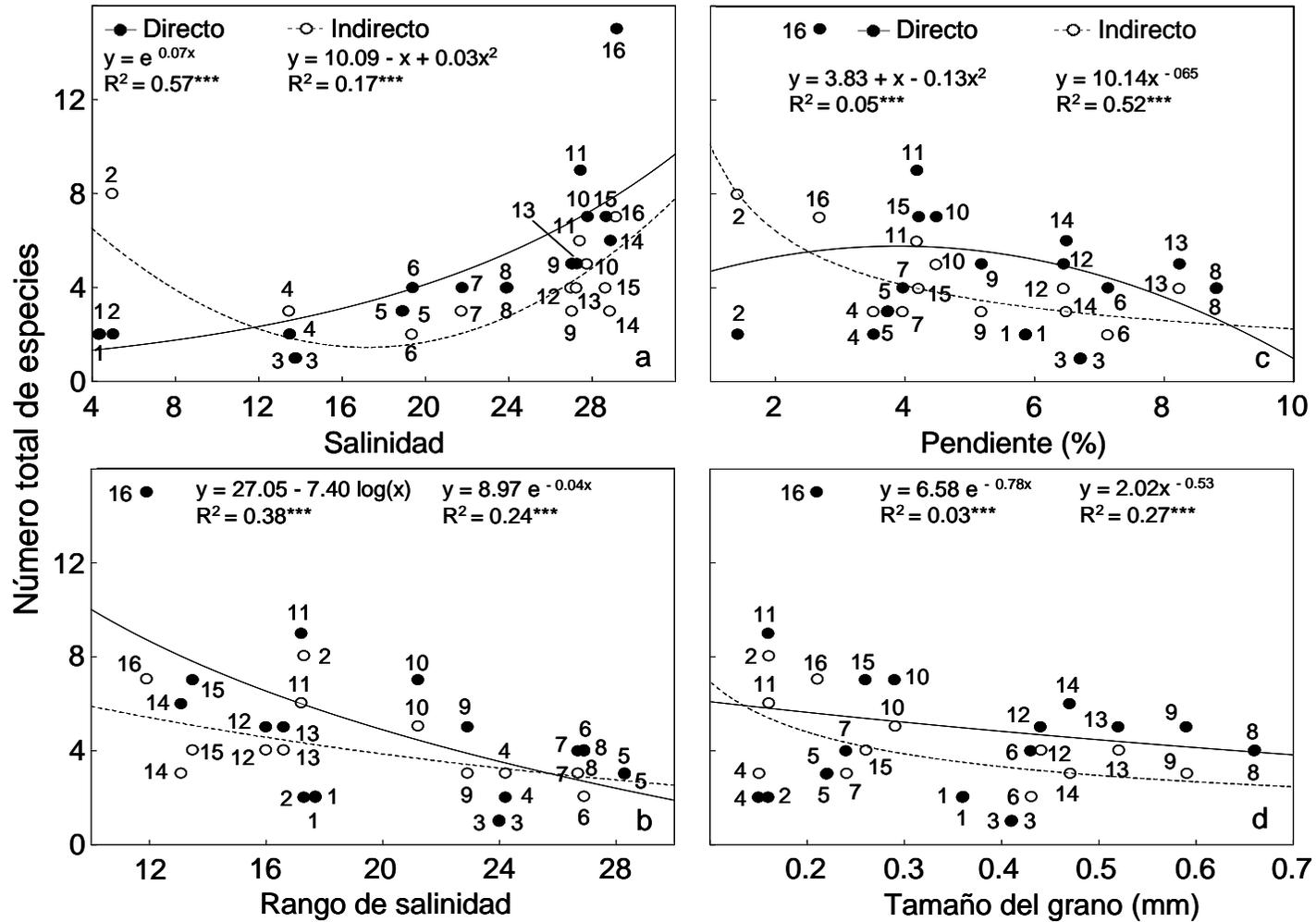


Fig. 12. Deconstrucción basada en el modo de desarrollo. Relación entre la riqueza de especies con desarrollo directo e indirecto y: (a) la salinidad, (b) el rango de salinidad, (c) la pendiente de la playa y (d) el tamaño del grano. Las playas se numeran siguiendo la Fig. 1. ***p < 0.001.

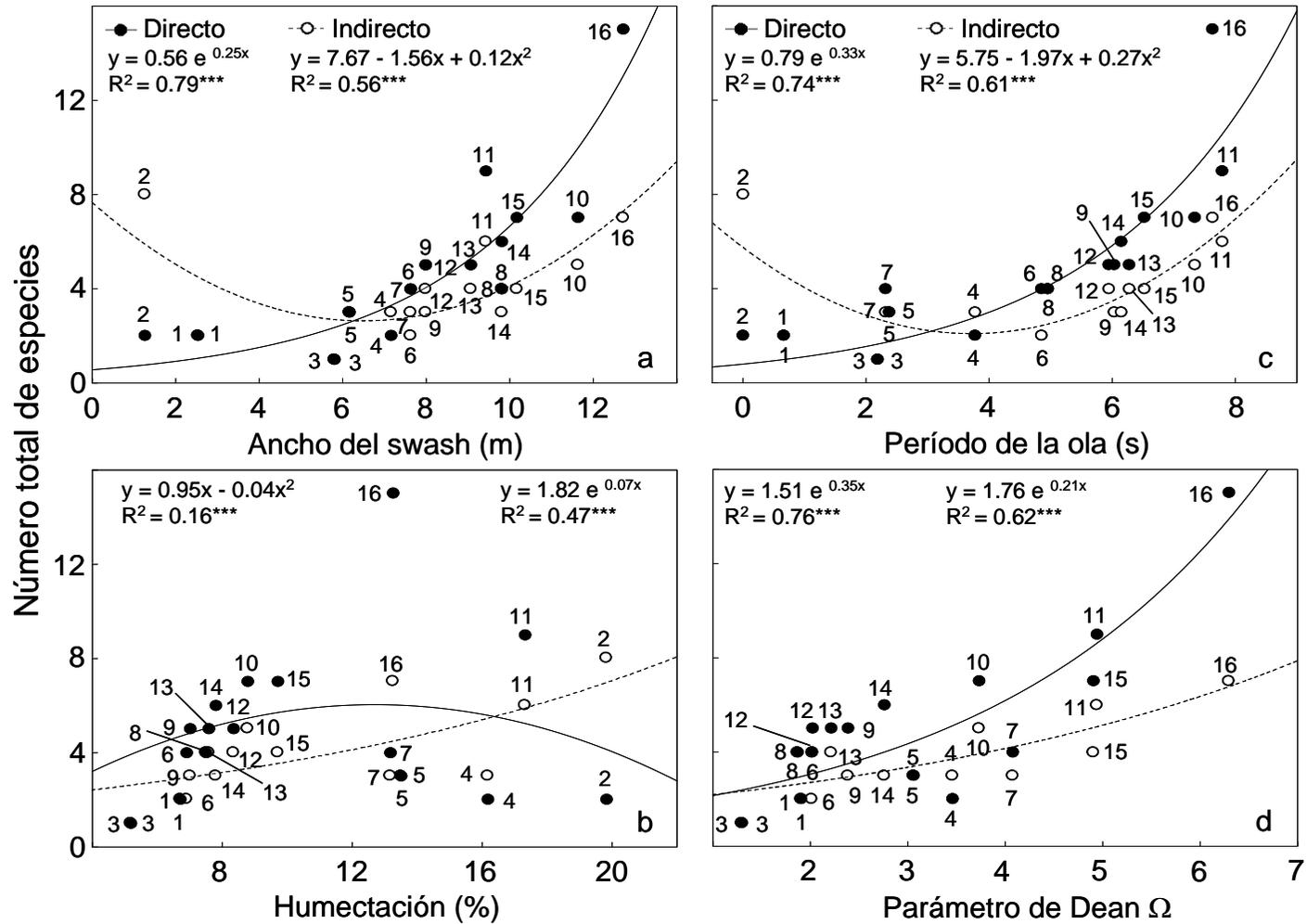


Fig. 13. Deconstrucción basada en el modo de desarrollo. Relación entre la riqueza de especies con desarrollo directo e indirecto y: (a) el ancho del swash, (b) la humectación, (c) el período de la ola y (d) el parámetro de Dean Ω . Las playas se numeran siguiendo la Fig. 1. En (d) no se incluye la playa 2 (ver detalles en el texto). $^{***}p < 0.001$.

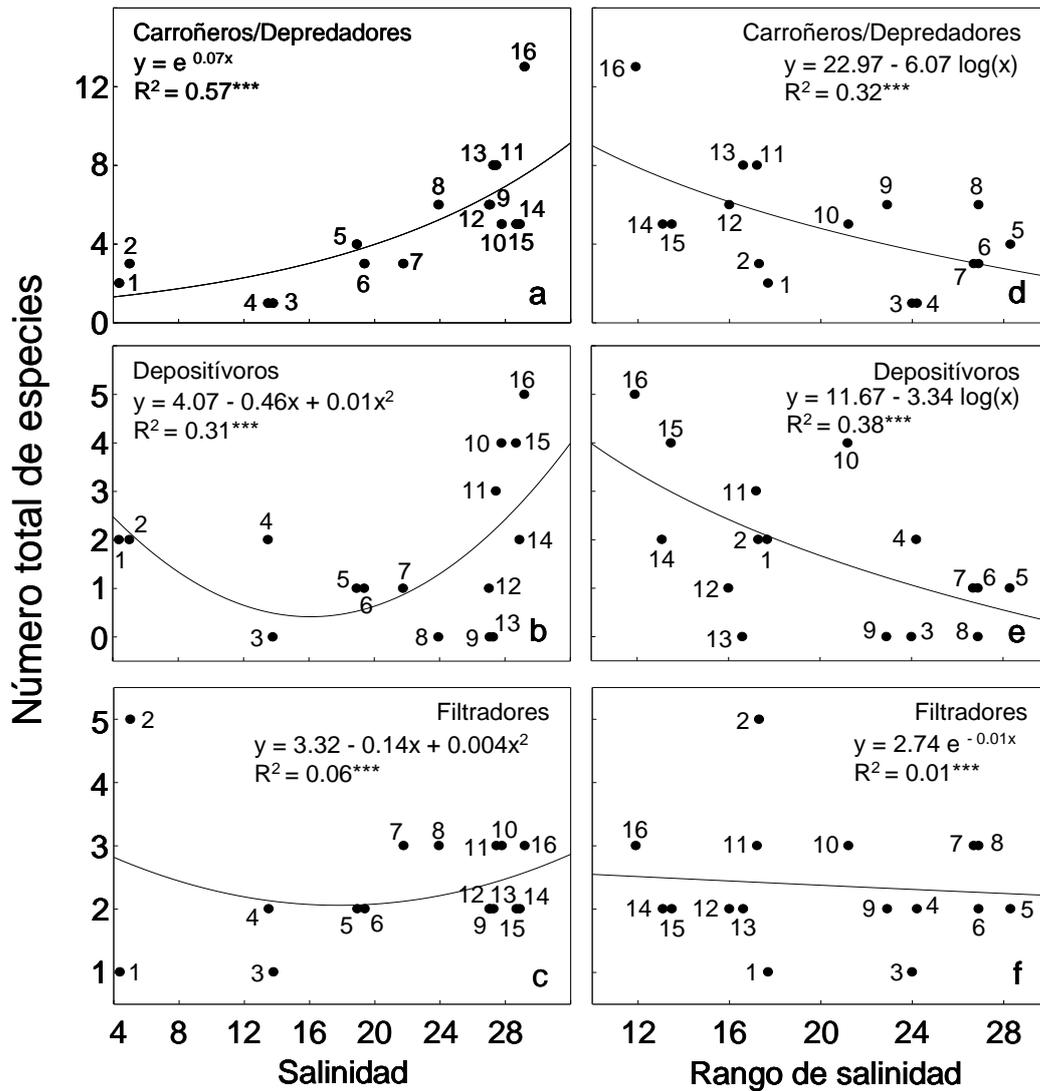


Fig. 14. Deconstrucción basada en el modo de alimentación. Relación entre la riqueza de carroñeros/depredadores, depositívoros y filtradores y: la salinidad (a-c) y el rango de salinidad (d-f). Las playas se numeran siguiendo la Fig. 1. $^{***}p < 0.001$.

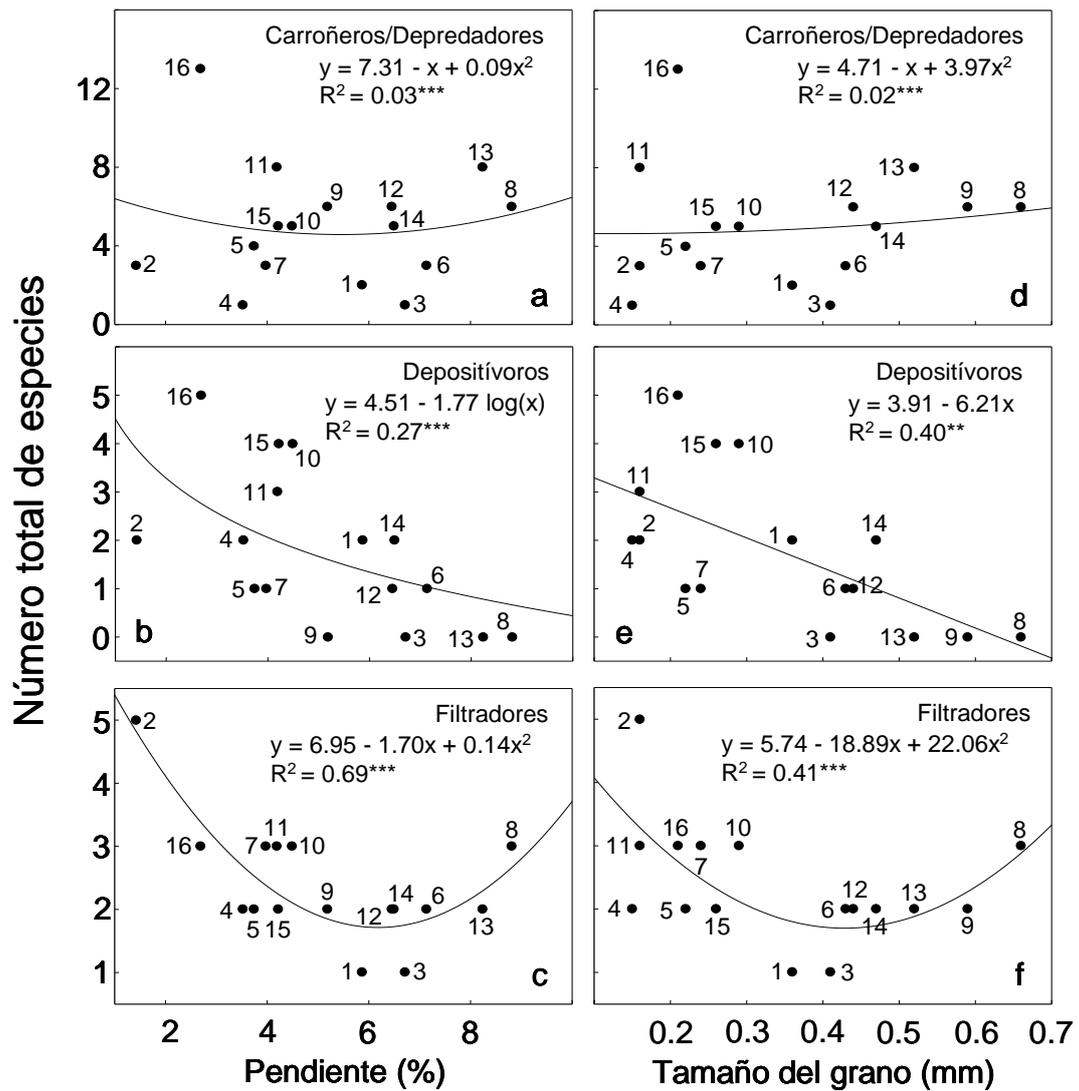


Fig. 15. Deconstrucción basada en el modo de alimentación. Relación entre la riqueza de carroñeros/depredadores, depositívoros y filtradores y: la pendiente de la playa (a-c) y el tamaño del grano (d-f). Las playas se numeran siguiendo la Fig. 1. **p < 0.01, ***p < 0.001.

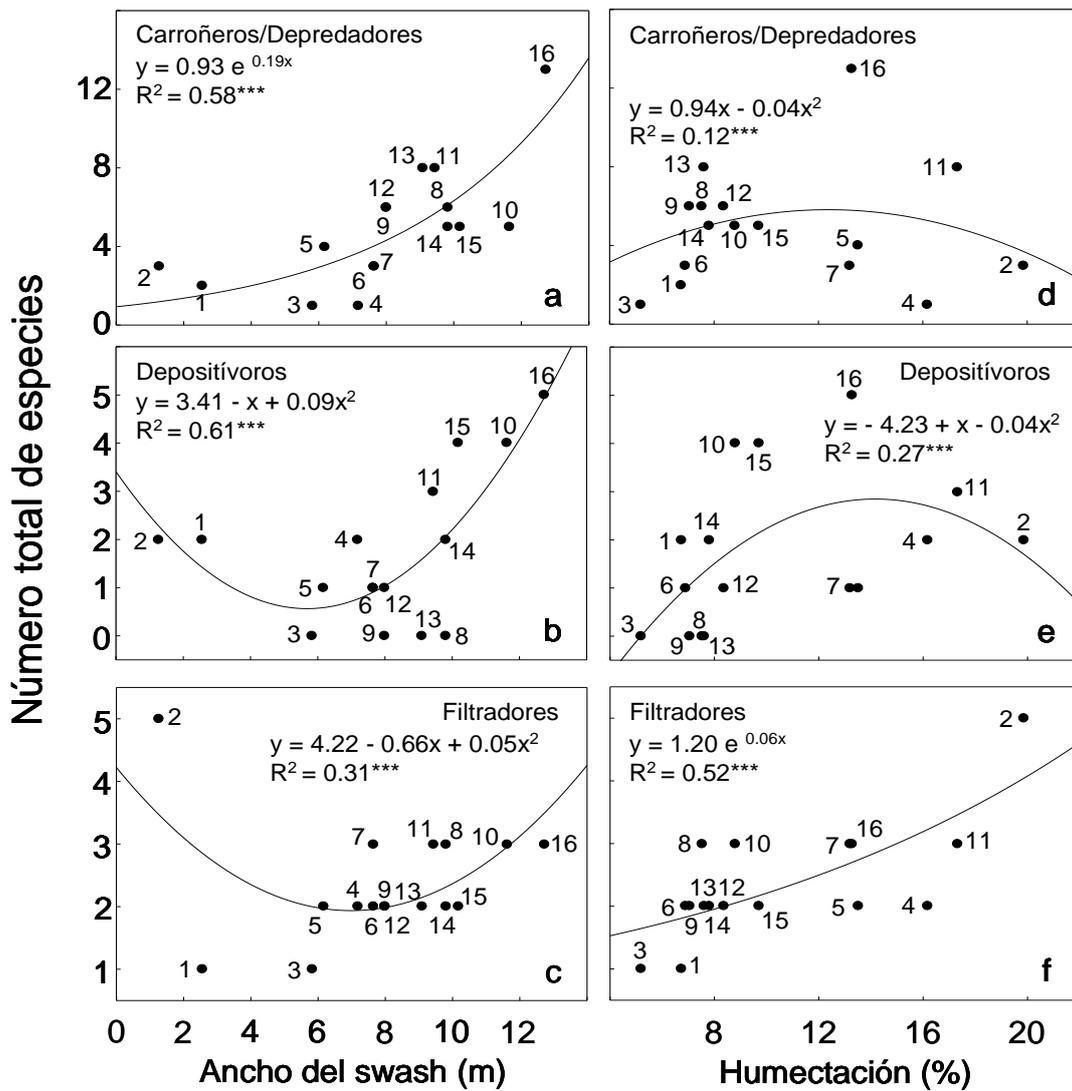


Fig. 16. Deconstrucción basada en el modo de alimentación. Relación entre la riqueza de carroñeros/depredadores, depositivos y filtradores y: el ancho del swash (a-c) y la humectación (d-f). Las playas se numeran siguiendo la Fig. 1. *** $p < 0.001$.

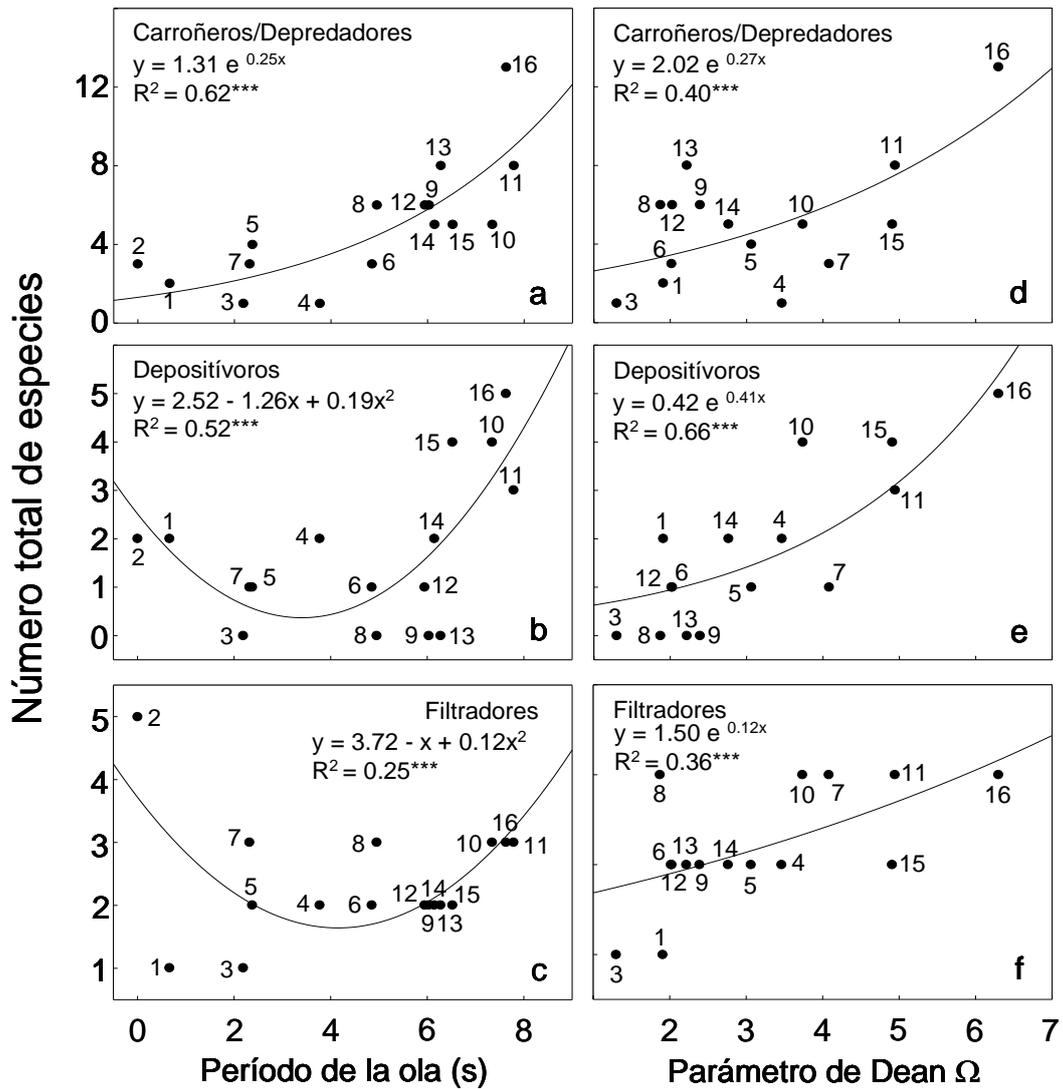


Fig. 17. Deconstrucción basada en el modo de alimentación. Relación entre la riqueza de carroñeros/depredadores, depositívoros y filtradores y: el período de la ola (a-c) y el parámetro de Dean Ω (d-f). Las playas se numeran siguiendo la Fig. 1. En (d), (e) y (f) no se incluye la playa 2 (ver detalles en el texto). $^{***}p < 0.001$.

5. Discusión

5.1. Patrones integrados de riqueza de especies

La distribución a gran escala de la macrofauna de playas arenosas de Uruguay está condicionada por los gradientes estuarino y morfodinámico. La riqueza de especies alcanzó su mínimo en playas estuarinas, desde donde aumentó en dirección a condiciones plenamente dulceacuícolas y oceánicas, concordando con lo establecido por Remane (1934), Atrill (2002) y Lercari & Defeo (2006). En relación con esto, se observó una clara disminución de la riqueza con el rango de salinidad, reafirmando las predicciones del modelo lineal de Atrill (2002), así como los resultados de Lercari & Defeo (2006) para la misma zona de estudio que este trabajo. Sin embargo, a diferencia de la relación lineal descrita por estos autores, los resultados anteriormente mostrados exhibieron una disminución exponencial del número de especies en relación al rango de salinidad. Es importante destacar que Lercari & Defeo (2006) estimaron la diversidad α como el número promedio de especies para cada playa, lo que podría explicar el hecho de que hayan obtenido una respuesta atenuada en comparación a la presentada en este estudio. Más allá de esto, y en concordancia con los trabajos anteriormente mencionados, la reducida riqueza de especies en playas estuarinas sugiere que la macrofauna de playas arenosas es menos tolerante a ambientes con importantes variaciones de salinidad. Es así que, tanto la salinidad como la variación de esta variable ambiental son reconocidas como factores fundamentales en el entendimiento de la distribución espacial de la comunidad biológica de estos ecosistemas (Lercari & Defeo 2006, Celentano et al. 2010, Lozoya et al. 2010).

Los modelos obtenidos son concluyentes acerca de la relevancia de los rasgos morfodinámicos en la determinación de los patrones de riqueza en playas arenosas. El aumento de la riqueza de especies en relación al parámetro de Dean Ω y su disminución con la pendiente y el tamaño del grano, mostraron un claro incremento de este descriptor biológico de playas reflectivas a disipativas, en concordancia con resultados obtenidos a nivel mundial (ver McLachlan et al. 1981, 1993, Defeo et al. 1992, Jaramillo et al. 1995, Brazeiro 1999, McLachlan 2001, Nel 2001, Soares 2003, Rodil & Lastra 2004, McLachlan & Dorvlo 2005). De esta manera, playas con pendientes menos pronunciadas y grano fino albergaron una mayor cantidad de especies en comparación con playas de grano grueso y pendientes empinadas, siendo estos resultados consistentes con las predicciones de la Hipótesis de Exclusión del

Swash (McArdle & McLachlan 1991, 1992). La variación espacial de la riqueza de especies fue explicada en gran medida por el período de la ola, teniendo una respuesta similar a la exhibida en relación a la salinidad. Este hecho puede ser atribuido al importante efecto que presenta la descarga del RdIP sobre la hidrodinámica del sistema. Lercari & Defeo (2006) mostraron una relación significativa entre la salinidad y el período de la ola, dando cuenta del aumento de este rasgo morfodinámico de playas estuarinas a oceánicas y de los patrones semejantes exhibidos por la riqueza en respuesta a estas dos variables ambientales. Al igual que con la salinidad y el período de la ola, la riqueza de especies se ajustó a un modelo cuadrático positivo con el ancho del swash. La salinidad ha sido identificada como un predictor fundamental del aumento de esta variable ambiental hacia playas oceánicas. En consecuencia, la disminución del número de especies de playas oceánicas a estuarinas es también causada por la disminución en la disponibilidad de hábitat (principalmente para especies que se encuentran en la zona de swash, aunque no exclusivamente) como consecuencia de los cambios hidrodinámicos generados por el influjo de agua dulce (Lercari & Defeo 2006). La humectación fue otra variable relevante en la explicación de la variación de la riqueza dentro del sistema de estudio. Particularmente, el modelo cuadrático negativo al que se ajustó el número total de especies en relación a esta variable física, evidencia la existencia de un valor óptimo de humectación en el cual la riqueza se maximiza. Sin embargo, para lograr una comprensión a cabalidad de este patrón y los restantes, descritos para la comunidad en su totalidad, es necesario analizar el comportamiento de los grupos obtenidos del análisis deconstructivo (ver siguientes secciones).

De acuerdo con la teoría morfodinámica de playas arenosas, la playa 2 se comporta como una planicie de inundación, siendo la playa más ancha, con el mayor contenido de agua en sedimento y la menor pendiente (Short 1996). Estas características, sumadas a las prácticamente invariadas condiciones dulceacuícolas registradas en el sistema, resultan particularmente propicias para el establecimiento de especies intermareales que no se encuentran en otros ambientes (e.g. *Erodona mactroides*), explicando el incremento de la riqueza en el estuario interno del RdIP.

Los resultados del análisis univariado fueron confirmados por el GAM. La salinidad, pendiente de la playa, compactación de la arena y período de la ola fueron incluidas en el modelo más parsimonioso, dando cuenta del importante rol que presentan los gradientes estuarino y morfodinámico en la determinación de los patrones espaciales de riqueza en playas arenosas. El aumento en respuesta a la compactación de la

arena y el período de la ola, conjuntamente con la disminución en relación a la pendiente de la playa, evidencian una vez más el incremento de la riqueza de especies de playas reflectivas a disipativas. La relevancia que presentó la variable categórica de sitio dentro del modelo, pone de manifiesto la importancia de considerar variables agregadas que contienen fuentes de variación que trascienden aquellas aportadas por las variables medidas en el estudio (ver Gutiérrez et al. 2008). En este sentido, y teniendo en cuenta la fuerte cercanía de estos ecosistemas a centros urbanos de los más diversos tamaños, una variable a considerar puede ser el grado de impacto antropogénico al que están sometidas las distintas playas.

5.2. Deconstrucción taxonómica

Los patrones de riqueza de las categorías faunísticas definidas en base a los distintos criterios de deconstrucción, ponen de manifiesto la importancia de considerar los rasgos de historia de vida en los estudios comunitarios. La deconstrucción realizada en función de la afiliación taxonómica de las especies incluidas en este trabajo, evidencia de manera particular este hecho.

La riqueza de crustáceos e insectos creció de manera exponencial con la salinidad, distinguiéndose del modelo cuadrático positivo al que se ajustaron moluscos y poliquetos. Esta respuesta diferencial evidencia la mayor tolerancia de crustáceos e insectos a salinidades intermedias en comparación con los otros dos grupos faunísticos. En el caso de los crustáceos, existen algunos grupos que poseen adaptaciones que les permiten habitar sistemas con importantes cambios de salinidad. Los peracáridos (e.g. *Excírolana armata*) se caracterizan por presentar un prolongado cuidado parental (i.e. incubación interna), lo que ha sido reconocido como una ventaja evolutiva en pro de la protección de su descendencia frente al estrés osmótico (Klapow 1970, Charmantier & Charmantier-Daures 1994, Lozoya & Defeo 2006, Lozoya et al. 2010). De esta manera, la persistencia y prevalencia de los crustáceos en playas con salinidades intermedias se debió principalmente a la presencia de especies pertenecientes a este superorden. Los insectos por su parte, a pesar de ser un grupo con varias especies fuertemente vinculadas al ambiente marino litoral (Endrab 1976, Teskey 1991), habitan preferencialmente la zona de transición con el ambiente terrestre (Camus & Barahona 2002). En consecuencia, al tener una menor dependencia con el medio acuático, se ven menos afectados por las variaciones de salinidad. Los resultados obtenidos en relación al rango de salinidad, sustentan lo anteriormente mencionado. La riqueza de crustáceos, moluscos y poliquetos decreció con el rango de salinidad. No obstante, e independientemente de la respuesta común

exhibida por estos tres grupos, la riqueza de crustáceos en playas con importantes variaciones de salinidad superó la de moluscos y poliquetos. El modelo cuadrático positivo al que se ajustó el número total de especies de insectos, en comparación con la disminución exhibida por las otras tres categorías faunísticas, evidenciaría un efecto menos pronunciado de los cambios de salinidad sobre este grupo de organismos.

La riqueza de moluscos y poliquetos decreció con la pendiente y el tamaño del grano. Estos resultados, sumado al aumento registrado en respuesta al parámetro de Dean Ω , evidencian un claro incremento del número de especies de playas reflectivas a disipativas. La riqueza de crustáceos también aumentó hacia condiciones disipativas, a pesar de las débiles relaciones decrecientes encontradas en función del tamaño del grano y la pendiente. El menor efecto del aumento de estos rasgos morfodinámicos sobre este grupo de organismos podría deberse a dos razones. Por un lado, la mayor parte de las especies intermareales de crustáceos poseen gran movilidad y capacidad de excavación, lo que les permite tolerar de mejor manera el embate de las olas, además de la presencia de un exoesqueleto que reduce el efecto abrasivo que posee el grano grueso. Por otra parte, existe un pequeño "pool" de especies de crustáceos supralitorales que resulta exitoso en playas reflectivas, estando estas especies fuertemente adaptadas a vivir en sistemas con grano grueso y pendientes pronunciadas (Defeo & McLachlan 2011, ver también sección 5.3).

Los resultados obtenidos en este trabajo muestran que las especies intermareales de crustáceos y moluscos aumentan hacia playas disipativas. Esto está en consonancia con otras investigaciones a nivel poblacional que describen un incremento en la abundancia, el tamaño corporal y los períodos de reproducción y reclutamiento hacia estos ecosistemas (e.g. Celentano & Defeo 2006, Delgado & Defeo 2007, Lozoya et al. 2010, Celentano et al. 2010). Estos estudios remarcan que la existencia de condiciones morfodinámicas menos severas, así como una mayor disponibilidad de hábitat y alimento permitirían la persistencia de poblaciones intermareales y explicarían el mayor número de especies de crustáceos, moluscos y posiblemente también de poliquetos en playas disipativas.

La riqueza de insectos, no solo se relacionó de manera marginal con la pendiente y el tamaño del grano, sino que en cierta medida pudo observarse una respuesta contraria a la exhibida por las otras tres categorías faunísticas, dando cuenta del escaso efecto que presentan estos rasgos morfodinámicos sobre la presencia de estos organismos en playas arenosas. El hecho de que la distribución de insectos se extienda en mayor

grado tierra adentro, y que no se haya muestreado el cordón de dunas, pudo haber incidido en las estimaciones (Defeo & McLachlan 2011). Asimismo, las técnicas de muestreo empleadas en este trabajo (cuadrantes) y el hecho de que los muestreos se realizaron durante el día, podrían haber afectado la capturabilidad de este grupo (Fanini et al. 2009, Colombini et al. 2011). En base a lo obtenido en respuesta al parámetro de Dean Ω , la riqueza de insectos aumentó hacia condiciones disipativas. De esta manera, y considerando el aumento exponencial obtenido en respuesta al ancho del swash, resulta clara la importancia ecológica que tiene para este grupo la disponibilidad de hábitat existente en playas disipativas, independientemente de la menor o mayor severidad del sistema. En este sentido, es relevante resaltar que los insectos se alimentan en toda la zona litoral activa y cordón terrestre, existiendo numerosas especies que llegan hasta el nivel superior del swash durante la noche.

La variación en los valores de riqueza de crustáceos, moluscos y poliquetos, al igual que para el caso de los insectos, fue explicada en gran medida por el ancho del swash. En todos los casos se observaron respuestas similares a las obtenidas para la salinidad, sustentando lo mencionado en la sección 5.1. En íntima relación con esto, se obtuvieron ajustes semejantes para el período de la ola y la salinidad, reafirmando que la descarga del RdIP tiene una fuerte influencia sobre la hidrodinámica del sistema y en consecuencia sobre la riqueza de la macrofauna de playas arenosas. El marcado incremento del número de moluscos en relación a la humectación se debe principalmente a la gran cantidad de especies de bivalvos filtradores encontradas en la playa 2 (ver sección 5.5). En contraste, los crustáceos y los insectos disminuyeron en esta playa, debido a la ausencia de especies supralitorales como posible efecto de la anegación del sistema.

5.3. Deconstrucción basada en la zona de la playa ocupada

Las especies intermareales y supralitorales respondieron de manera diferencial a las variables físicas, mostrando las importantes desigualdades existentes entre los rasgos de historia de vida de uno y otro grupo. El modelo exponencial al que se ajustó la riqueza de especies supralitorales, en contraste con el ajuste cuadrático registrado para las especies intermareales, pondría de manifiesto una mayor resistencia de este grupo a valores intermedios de salinidad. Esto resulta claro si se tiene en consideración que la gran parte de los organismos supralitorales pertenecen a la clase Insecta (ver sección 5.2). En relación al rango de salinidad, la riqueza de especies intermareales decreció en forma exponencial con dicho rango, sugiriendo una menor

tolerancia de este grupo a cambios importantes de salinidad (Celentano et al. 2010). El ajuste cuadrático obtenido para las especies supralitorales resulta de su menor dependencia con el ambiente acuático, teniendo una respuesta menos pronunciada al estrés osmótico. Futuros estudios experimentales contribuirán a contrastar esta hipótesis.

La reducción de la riqueza de especies intermareales en relación al tamaño del grano y la pendiente de la playa, conjuntamente con el incremento observado en respuesta al parámetro de Dean Ω , muestran una tendencia al aumento del número de especies de playas reflectivas a disipativas. Esto es consistente con resultados obtenidos a nivel poblacional para especies intermareales, lo cual reafirma la Hipótesis de Severidad de Hábitat (HHH por sus siglas en inglés; Defeo et al. 2001, 2003). Según esta hipótesis, que resulta de la extensión de las predicciones de la Hipótesis de Exclusión del Swash (de naturaleza comunitaria) al nivel poblacional, los organismos en ambientes severos (playas reflectivas) invierten más energía en mantenimiento, lo que determina una menor fecundidad, abundancia y tasa de crecimiento individual en comparación con lo observado en playas disipativas. En efecto, el riguroso clima de swash en playas reflectivas (McArdle & McLachlan 1991, 1992): 1) reduce el tiempo de alimentación debido a la presencia de swashes cortos y frecuentes; 2) aumenta el riesgo de remoción de los organismos del sustrato con el incremento de la frecuencia de swash; y 3) aumenta el riesgo de varamiento de organismos por encima de la línea de efluente, donde no pueden enterrarse, disminuyendo su sobrevivencia. Así, las condiciones morfodinámicas más severas que caracterizan a las playas reflectivas limitan el éxito reproductivo de los organismos, restringiendo el desarrollo de poblaciones y el número de especies intermareales que pueden estar presentes en estos ecosistemas.

En contraste con el grupo anterior, el número total de especies supralitorales respondió débilmente al tamaño del grano y la pendiente de la playa, dando cuenta de la escasa relevancia que presentan estas variables físicas en la determinación de la distribución espacial de dichas especies. A pesar de esto, el número de especies supralitorales aumentó hacia playas disipativas, tal como lo evidencian los ajustes exponenciales crecientes obtenidos en relación al parámetro de Dean Ω , el ancho del swash y el período de la ola. El predominio de los insectos dentro de esta categoría faunística, explica nuevamente los patrones observados (ver sección 5.2). Es relevante mencionar que existen algunas especies supralitorales de crustáceos que responden de manera sistemáticamente opuesta a lo predicho por la HHH (Defeo et al.

1992, 1997, Gómez & Defeo 1999, Veloso & Cardoso 2001, Contreras et al. 2003, Defeo & Martínez 2003, Cardoso & Defeo 2004). Los peracáridos *Atlantorchestoidea brasiliensis* y *Excirolana brasiliensis* presentan un claro incremento de la abundancia, el tamaño corporal y los niveles de reclutamiento de playas disipativas a reflectivas (Defeo & Martínez 2003, Defeo & Gómez 2005). Esta observación, sumada a las mayores mortalidades registradas en playas disipativas como consecuencia de los aumentos bruscos de la marea (principalmente por vientos y tormentas), permitieron proponer la Hipótesis de Seguridad de Hábitat (Defeo & Gómez 2005), la cual afirma que la combinación de swashes cortos y pendientes empinadas convierten a las playas reflectivas en ambientes que mitigan la intrusión de agua, protegiendo a las especies adaptadas a vivir fuera de la zona de swash.

5.4. Deconstrucción basada en el modo de desarrollo

Fue clara la relevancia que presenta el modo de desarrollo en la respuesta de los patrones de riqueza a variaciones salinas y morfodinámicas, hecho evidenciado a través de las diferencias entre las estrategias de historia de vida de las especies con desarrollo directo e indirecto.

La brusca disminución de la riqueza de especies con desarrollo indirecto en sistemas con valores intermedios de salinidad, evidencia la importante sensibilidad de estas especies al estrés osmótico (Celentano et al. 2010). Estas especies, caracterizadas por presentar estadios larvales de vida libre, están expuestas a los cambios de las condiciones ambientales a lo largo de todo su ciclo de vida, siendo particularmente vulnerables en las etapas tempranas de su desarrollo (McLachlan & Brown 2006). En consecuencia, no es extraña la casi desaparición de las especies con desarrollo indirecto en las playas del estuario externo del RdIP, donde se evidencian importantes cambios en los valores de salinidad. A diferencia de esto, las especies con desarrollo directo, producto del prolongado cuidado parental que poseen, son menos afectadas por el estrés osmótico en etapas tempranas de su ciclo vital, lo que les permite establecerse y proliferar en sistemas con grandes variaciones de salinidad (Lozoya et al. 2010).

La riqueza de ambas categorías faunísticas creció hacia condiciones disipativas, exhibiendo un claro incremento en relación al parámetro de Dean Ω . En respuesta al tamaño del grano y la pendiente de la playa, el número de especies con desarrollo indirecto decreció. La escasa respuesta exhibida por la riqueza de especies con desarrollo directo frente a estos rasgos morfodinámicos posiblemente se deba al gran

número de especies de crustáceos intermareales y supralitorales que forman parte de esta categoría faunística (ver también sección 5.2). Los modelos obtenidos en respuesta al ancho del swash y el período de la ola, son semejantes a los obtenidos en respuesta a la salinidad, reforzando una vez más lo afirmado en la sección 5.1.

5.5. Deconstrucción basada en el modo de alimentación

La tolerancia diferencial de los distintos grupos alimenticios al estrés salino, si bien no fue estimada por aproximaciones experimentales sino interpretada a partir de los patrones obtenidos en respuesta a la salinidad y el rango de salinidad, estuvo fuertemente vinculada al modo de desarrollo que exhiben las distintas especies. La mayor resistencia de carroñeros/depredadores, evidenciada por el dominio de esta categoría faunística en playas del estuario externo del RdIP, puede ser entendida si se considera que gran parte de estos organismos presentan desarrollo directo (ver sección 5.4). Por su parte, la riqueza de especies depositívoras, a la que contribuyen organismos con desarrollo directo e indirecto, decreció en sistemas con importantes variaciones de salinidad como consecuencia de la desaparición de aquellas especies que poseen formas larvales de vida libre. La riqueza de las especies filtradoras, si bien mostró una pequeña disminución en el estuario externo, prácticamente no varió en respuesta a la salinidad y el rango de salinidad, dando cuenta de los ajustes marginales obtenidos.

El número total de especies de las tres categorías faunísticas creció en dirección a condiciones disipativas, tal como lo evidenciaron los patrones obtenidos en respuesta al parámetro de Dean Ω , el ancho del swash y el período de la ola. No obstante, se observaron diferencias entre grupos. Los carroñeros/depredadores, más allá del mayor número de especies registradas en sistemas disipativos, estuvieron presentes en todos los tipos de playas. El fuerte componente de crustáceos existente en este grupo, explica en gran medida la existencia de carroñeros/depredadores en playas reflectivas y los débiles ajustes obtenidos en respuesta al tamaño del grano y la pendiente de la playa. En contraste, los depositívoros llegaron incluso a desaparecer en playas reflectivas. En estos sistemas, el grano grueso y el importante drenado existente imposibilitan la acumulación de materia orgánica en el sedimento, restringiendo el establecimiento de estas especies. El crecimiento exponencial menos pronunciado de la riqueza de filtradores en respuesta al parámetro de Dean Ω , sugiere el potencial que presentan estos para colonizar playas reflectivas, más allá del pequeño número de especies que se adicionan en dirección a playas disipativas (Defeo & McLachlan

2011). Estos organismos, intermareales en su totalidad, como consecuencia de la estrategia alimenticia que presentan requieren que la zona en la que se encuentran esté sumergida, lo que explica el crecimiento del número de filtradores conforme aumenta la humectación del sistema (McLachlan & Brown 2006). A diferencia de esto, el número de especies carroñeras/depredadoras y depositívoras decreció en sistemas con altísimos valores de saturación de agua (playa 2). En el primer caso, la total desaparición de los crustáceos supralitorales da cuenta de la disminución observada, mientras que la disminución del número de especies depositívoras en la playa 2 puede deberse a la fuerte presión a la que están sometidas como consecuencia de las altas abundancias de organismos filtradores presentes en este sistema. Cabe resaltar que depositívoros y filtradores consumen básicamente el mismo alimento, diferenciándose solamente en la estrategia que utilizan para obtenerlo (McLachlan & Brown 2006).

6. Conclusiones y perspectivas

El abordaje deconstructivo llevado a cabo evidencia el importante rol que presentan los rasgos de historia de vida en la comprensión de los patrones de riqueza en playas arenosas. Si bien no caben dudas sobre la relevancia de los gradientes estuarino y morfodinámico en la estructuración de la comunidad de estos ecosistemas, los patrones presentados evidencian profundas diferencias en las estrategias de historia de vida de los grupos que la constituyen. El hábitat ocupado y el modo de desarrollo de las especies fueron reconocidas como características determinantes de la sensibilidad de los distintos grupos al estrés osmótico. En este sentido, aquellas categorías faunísticas con un componente de especies con desarrollo directo (crustáceos y depredadores/carroñeros) o que habitan la zona de transición con el ambiente terrestre (insectos), muestran una menor sensibilidad frente los cambios de salinidad, prevaleciendo en el estuario externo del RdIP. La riqueza de todas las categorías faunísticas aumentó de playas reflectivas a disipativas, inclusive la de especies supralitorales (si bien las especies supralitorales de crustáceos son una clara excepción). Sin embargo, las razones que explicaron esta tendencia y el mayor o menor efecto de rasgos morfodinámicos como la pendiente y el tamaño del grano no siempre fueron las mismas, estando estrechamente vinculadas con la características propias de cada grupo. Los resultados dan sustento al marco teórico generado para playas arenosas y estuarios, analizando en detalle los patrones comunitarios de riqueza descritos para el sistema de estudio (Fig. 18).

Este trabajo establece una línea de base para futuros estudios. Resta mucho por conocer sobre la biología de las especies que integran las comunidades de playas arenosas. Se ignora la relevancia de los organismos que habitan en fuerte vínculo con el sistema terrestre (insectos), dada la falta de información de lo que ocurre más allá del límite de las dunas. Por otra parte, se requiere profundizar en el entendimiento de los patrones de abundancia, biomasa y tamaño corporal. Un abordaje de características similares al implementado en este trabajo, puede facilitar el análisis de la variación a macroescala de estos descriptores biológicos. El desarrollo de líneas de base, en conjunto con monitoreos de largo plazo, se vuelve fundamental, si se tiene en cuenta la fuerte dinámica a la que están sometidos los sistemas costeros, principalmente como consecuencia de la importante actividad antrópica. La profundización de este conocimiento fortalecerá la generación de políticas de conservación y manejo, garantizando la conservación y uso sustentable de los recursos naturales de playas arenosas.

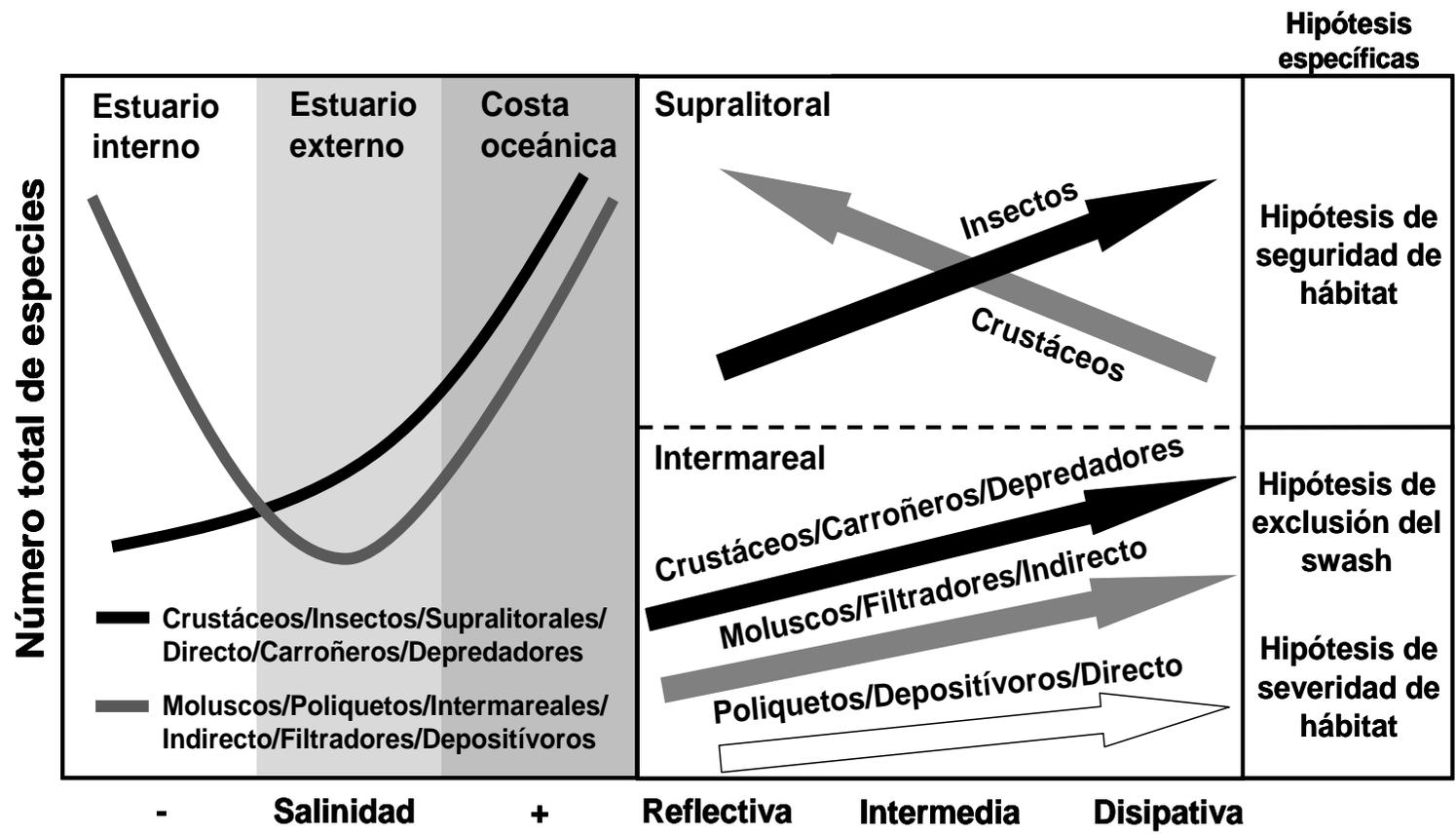


Fig. 18. Modelos conceptuales de la respuesta de la riqueza de especies a los gradientes estuarino y morfodinámico. Se representa el comportamiento general de cada uno de los grupos definidos en el análisis deconstructivo. Las hipótesis desarrolladas para playas arenosas son incluidas en el esquema (ver detalles en el texto).

Bibliografía

- Ansell A. D. (1983). Biology of the genus *Donax*. In: McLachlan A. & Erasmus T. (Eds.), Sandy beaches as ecosystems. Junk, The Hague, pp. 607–636.
- Atrill M. (2002). A testable linear model for diversity trends in estuaries. *Journal of Animal Ecology* 71: 262–269.
- Balay M. A. (1961). El Río de la Plata, entre la atmósfera y el mar. Servicio de Hidrografía Naval, Argentina, Buenos Aires, Publ. H-621, pp. 153.
- Blackburn T. & Gaston K. J. (2003). *Macroecology: Concepts and Consequences*. Blackwell Science, Oxford.
- Blamires D., de Oliveira G., de Souza Barreto B. & Diniz-Filho J. A. F. (2008). Habitat use and deconstruction of richness patterns in Cerrado birds. *Acta Oecologica* 33: 97–104.
- Brazeiro A. (1999). Community patterns in sandy beaches of Chile: richness, composition, distribution and abundance of species. *Revista Chilena de Historia Natural* 72: 93–105.
- Brown A. C. (1983). The ecophysiology of sandy beach fauna: a partial review. In: McLachlan A. & Erasmus T. (Eds.), *Sandy beaches as ecosystems*. Junk, The Hague, pp. 575–605.
- Brown J. H. & Lomolino M. (1998). *Biogeography*. 2nd ed. Sinauer Press, Sunderland, MA.
- Camus P. A. & Barahona R. M. (2002). Insectos del intermareal de Concepción, Chile: perspectivas para la investigación ecológica. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 793–803.
- Cardoso R. S. & Defeo O. (2004). Biogeographic patterns in life history traits of the pan-American sandy beach isopod *Excirolana braziliensis*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 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. *Marine Biology* 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 source–sink habitat dynamics. *Marine Ecology Progress Series* 398: 193–205.
- Charmantier G. & Charmantier-Daures M. (1994). Ontogeny of osmoregulation and salinity tolerance in the isopod crustacean *Sphaeroma serratum*. *Marine Ecology Progress Series* 114: 93–102.

- Clarke A. & Crame J. A. (1997). Species richness, latitude and time: patterns in the shallow sea. In: Ormond R. F., Gage J. D. & Angel M. V. (Eds.), *Marine Biospecies Richness*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 122–147.
- Colombini I., Brilli M., Fallaci M., Gagnarli E. & Chelazzi L. (2011). Food webs of a sandy beach macroinvertebrate community using stable isotopes analysis. *Acta Oecologica*: doi:10.1016/j.actao.2011.05.010.
- Contreras H., Jaramillo E., Duarte C. & McLachlan A. (2003). Population abundances, growth and natural mortality of the crustacean macroinfauna at tow sand beach morphodynamic types in southern Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 76: 543–561.
- Defeo O., Brazeiro A., de Álava A. & Riestra G. (1997). Is sandy beach macroinfauna only physically controlled? Role of substrate and competition in isopods. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 45: 453–462.
- Defeo O. & Gómez J. (2005). Morphodynamics and habitat safety in sandy beaches: life-history adaptations in a supralittoral amphipod. *Marine Ecology Progress Series* 293: 143–153.
- Defeo O., Gómez J. & Lercari D. (2001). Testing the swash exclusion hypothesis in sandy beach population: the mole crab *Emerita brasiliensis* in Uruguay. *Marine Ecology Progress Series* 212: 159–170.
- Defeo O., Jaramillo E. & Lyonnet A. (1992). Community structure and intertidal zonation of the macroinfauna in the Atlantic coast of Uruguay. *Journal of Coastal Research* 8: 830–839.
- Defeo O., Lercari D. & Gómez J. (2003). The role of morphodynamics in structuring sandy beach populations and communities: what should be expected?. *Journal of Coastal Research* 35: 352–362.
- Defeo O. & Martínez G. (2003). The habitat harshness hypothesis revisited: life history of the isipod *Excirolana brasiliensis* in sandy beaches with contrasting morphodynamics. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 83: 331–340.
- Defeo O. & McLachlan A. (2005) Patterns, processes and regulatory mechanisms in sandy beach macrofauna: a multiscale analysis. *Marine Ecology Progress Series* 295: 1–20.
- Defeo O. & McLachlan A. (2011). Coupling between macrofauna community structure and beach type: a deconstructive meta-analysis. *Marine Ecology Progress Series*: en prensa.
- Delgado E. & Defeo O. (2007). Tisular and population level responses to habitat harshness in sandy beaches: the reproductive strategy of *Donax hanleyanus*.

- Marine Biology 152: 919–927.
- Emery K. O. (1961). A simple method of measuring beach profiles. *Limnology and Oceanography* 6: 90–93.
- Endrab U. (1976). Physiological adaptations of a marine insect. II. Characteristics of swimming and sinking egg-masses. *Marine Biology* 34: 361–368.
- Fanini L., Marchetti G., Scapini F. & Defeo O. (2009). Effects of beach nourishment and groynes building on population and community descriptors of mobile arthropodofauna. *Ecological Indicators* 9: 167–178.
- Fernández M., Astorga A., Navarrete S. A., Valdovinos C. & Marquet P. A. (2009). Deconstructing latitudinal species richness patterns in the ocean: does larval development hold the clue ? *Ecology Letters* 12: 601–611.
- Folk R. (1980). *Petrology of Sedimentary Rocks*. Hemphill Publishing Co., Austin, pp. 184.
- Folk R. L. & Ward W. C. (1957). Brazos river bar: a study of significance of grain size parameters. *Journal of Sedimentary Petrology* 27: 3–26.
- Gaston K. J., Chown S. L. & Mercer R. D. (2001). The animal species-body size distribution on Marion Island. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 98: 14493–14496.
- Gómez J. & Defeo O. (1999). Life history of the sandhopper *Pseudorchestoidea brasiliensis* (Amphipoda) in sandybeaches with contrasting morphodynamics. *Marine Ecology Progress Series* 182: 209–220.
- Guerrero R. A., Acha E. M., Framiñan M. B. & Lasta C. A. (1997). Physical oceanography of the Río de la Plata estuary, Argentina. *Continental Shelf Research* 17: 727–742.
- Gutiérrez N., Martínez A. & Defeo O. (2008). Identifying environmental constraints at the edge of a species distribution: the scallop *Psychrochlamys patagonica* in the Southwestern Atlantic Ocean. *Marine Ecology Progress Series* 353: 147-156.
- Hastie T. & Tibshirani R. (1990). *Generalized additive models*. Chapman & Hall, London.
- Hawkins B. A. (2001). Ecology's oldest pattern ? *Trends in Ecology and Evolution* 16: 470.
- Hawkins B. A., Diniz-Filho J. A. F. & Soeller S. A. (2005). Water links the historical components of the Australian bird diversity gradient. *Journal of Biogeography* 32: 1035–1042.
- Hawkins B. A., Field R., Cornell H. V., Currie D. J., Guegan J. F., Kaufman D. M., Kerr J. T., Mittelbach G. G., Obedorff T., O'Brien E. M., Porter E. E. & Turner J. R. G. (2003). Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness.

- Ecology 84: 3105–3117.
- Hernández C. E., Moreno R. A. & Rozbaczylo N. (2005). Biogeographical patterns and Rapoport's rule in southeastern Pacific benthic polychaetes of the Chilean coast. *Ecography* 28: 363–373.
- Herrick J. E. & Jones T. L. (2002). A dynamic cone penetrometer for measuring soil penetration resistance. *Soil Science Society of America Journal* 66: 1320–1324.
- Jaramillo E., McLachlan A. & Dugan J. (1995). Total sample area and estimates of species richness in exposed sandy beaches. *Marine Ecology Progress Series* 119: 311–314.
- Klapow L. A. (1970). Ovoviviparity in the genus *Excirolana* (Crustacea: Isopoda). *Journal of Zoology* 162: 359–369.
- Lancellotti D. A. & Vásquez J. A. (2000). Zoogeografía de macroinvertebrados bentónicos de la costa de Chile: contribución para la conservación marina. *Revista Chilena de Historia Natural* 73: 99–129.
- Lercari D. & Defeo O (2006). Large-scale diversity and abundance trends in sandy beach macrofauna along full gradients of salinity and morphodynamics. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 68: 27–35.
- Lozoya J. P & Defeo O (2006). Effects of a freshwater canal discharge on an ovoviviparous isopod in an exposed sandy beach. *Marine and Freshwater Research* 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*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 87: 472–478.
- Marquet P. A., Fernández M., Navarrete S. A. & Valdovinos C. (2004). Diversity emerging: toward a deconstruction of biodiversity patterns. In: Lomolino, M., Heaney, L.R. (Eds.), *Frontiers of Biogeography: New Directions in the Geography of Nature*. Sinauer Associates, Massachusetts, pp. 191–209.
- McArdle S. & McLachlan A. (1991). Dynamics of the swash zone and effluent line on sandy beaches. *Marine Ecology Progress Series* 76: 91–99.
- McArdle S. & McLachlan A. (1992). Sandy beach ecology: swash features relevant to the macrofauna. *Journal of Coastal Research* 8: 398–407.
- McCullagh P. & Nelder J. A. (1989). *Generalized linear models*. Chapman & Hall, London.
- McLachlan A. (2001). Coastal beach ecosystems. In: Lewin R. (Ed.), *Encyclopedia of Biodiversity*. Academic Press, New York, pp. 741–751.
- McLachlan A. & Brown A. C. (2006). *The ecology of sandy shores*. Elsevier, Burlington.
- McLachlan A. & Dorvlo A. (2005). Global patterns in sandy beach macrobenthic

- communities. *Journal of Coastal Research* 21:674–687.
- McLachlan A. & Dorvlo A. (2007). Species area relationships for sandy beach macrobenthos in the context of intertidal width. *Oceanologia* 49: 1–15.
- McLachlan A., Erasmus T., Dye A. H., Wooldridge T., van der Horst G., Rossouw G., Lasiak T. A. & McGwynne L. (1981). Sand beach energetics: an ecosystem approach towards a high energy interface. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 13: 11–25.
- McLachlan A., Jaramillo E., Donn E. & Wessels F. (1993). Sandy beach macrofauna communities and their control by the physical environment: a geographical comparison. *Journal of Coastal Research* 15: 27–38.
- Möller O. O. Jr., Piola A. R., Freitas A. C. & Campos E. J. D. (2008). The effects of river discharge and seasonal winds on the shelf off southeastern South America. *Continental Shelf Research* 28: 1607–1624.
- Myers A. A. (1996). Species and generic gamma-scale diversity in shallow-water marine amphipoda with particular reference to the Mediterranean. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 76: 195–205.
- Nel P. (2001). Physical and biological factors structuring sandy beach macrofauna communities. PhD thesis, University of Cape Town, South Africa.
- Remane A. (1934). Die Brackwasserfauna. *Zoologischer Anzeiger (Supplement)* 7, pp. 34–74.
- Rodil I. F. & Lastra M. (2004). Environmental factors affecting benthic macrofauna along a gradient of intermediate sandy beaches in northern Spain. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 61: 37–44.
- Scheiner S. M. & Willig. M. R. (2008). A general theory of ecology. *Theoretical Ecology* 1: 21–28.
- Short A. D. (1996) The role of wave height, slope, tide range and embaymentisation in beach classification: a review. *Revista Chilena de Historia Natural* 69: 589–604.
- Simionato C. G., Nuñez M. N. & Engel M. (2001). The salinity front of the Río de la Plata – a numerical case study for winter and summer conditions. *Geophysical Research Letters* 28: 2641–2644.
- 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.
- Terribile L. C., Diniz-Filho J. A. F., Rodriguez M. A. & Rangel T. F. L. V. B. (2009). Richness patterns, species distributions and the principle of extreme deconstruction. *Global Ecology and Biogeography* 18: 123–136.
- Teskey H. J. (1991). Key to families of larvae. In: Stehr W. F. (Ed.), *Inmature insects*.

- Kendal/Hund Publishing Company, Vol.2, pp.708–876.
- Valdovinos C., Navarrete S. A. & Marquet P. A. (2003). Mollusk species richness in the southeastern Pacific: why are there more species towards the pole ? *Ecography* 26: 139–144.
- Veloso V. G. & Cardoso R. S. (2001). The effect of morphodynamics on the spatial and temporal variation of the macrofauna of three sandy beaches on the Rio de Janeiro state, Brazil. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 81: 369–375.
- Venables W. N. & Ripley B. D, (1999). *Modern applied statistics with S-Plus*. 2nd ed. Springer-Verlag, London.
- Wentworth C. K. (1922). A scale of grade and class terms for clastic sediments. *Journal of Geology* 30: 377–392.
- Willis K. J. & Whittaker R. J. (2002). Species diversity-Scale Matters. *Science* 295: 1245–1248.

ANEXO

Tabla 1S. Mejores modelos lineales y no lineales estimados entre la riqueza de especies de las categorías faunísticas definidas en base a los distintos criterios de deconstrucción y las variables abióticas consideradas en el estudio.*p < 0.05, **p < 0.01, ***p < 0.001, n.s.: no significativo.

Criterio de deconstrucción	Categoría faunística	Variable abiótica	Modelo	a	b	c	R ²		
Afiliación taxonómica	Crustáceos	Salinidad	$y = ae^{bx***}$	1.34*	0.06**		0.62		
		Rango de salinidad	$y = ae^{-bx***}$	17.11*	0.06**		0.39		
		Pendiente (%)	$y = a - \log(x)***$	7.19***			0.05		
		Tamaño del grano (mm)	$y = ae^{-x***}$	7.83***			0.05		
		Ancho del swash (m)	$y = ae^{bx***}$	1.43**	0.16***		0.73		
		Humectación (%)	$y = bx - cx^{2***}$		1.01***	0.04**	0.19		
		Período de la ola (s)	$y = ae^{bx***}$	1.97***	0.20***		0.73		
		Parámetro de Dean Ω	$y = ae^{bx***}$	2.51***	0.24***		0.70		
		Moluscos	Salinidad	$y = a - bx + cx^{2***}$	5.96**	0.52 n.s.	0.01 n.s.	0.27	
			Rango de salinidad	$y = ae^{-bx***}$	5.34 n.s.	0.05 n.s.		0.12	
	Pendiente (%)		$y = ae^{-bx***}$	10.08***	0.37***		0.65		
	Tamaño del grano (mm)		$y = ae^{-bx***}$	7.73*	4.65*		0.42		
	Ancho del swash (m)		$y = a - bx + cx^{2***}$	6.71***	1.59***	0.11***	0.60		
	Humectación (%)		$y = ae^{bx***}$	0.44*	0.13***		0.63		
	Período de la ola (s)		$y = a - bx + cx^{2***}$	4.74***	2.04***	0.25***	0.61		
	Parámetro de Dean Ω		$y = ae^{bx***}$	0.48*	0.36***		0.65		
	Poliquetos		Salinidad	$y = a - bx + cx^{2***}$	5.29*	0.61*	0.02*	0.41	
			Rango de salinidad	$y = a - b\log(x)***$	14.67**	4.16*		0.38	
		Pendiente (%)	$y = a - x + cx^{2***}$	5.39***		0.07**	0.20		
		Tamaño del grano (mm)	$y = a - bx + cx^{2**}$	5.74 n.s.	18.39 n.s.	20.45 n.s.	0.12		
		Ancho del swash (m)	$y = a - x + cx^{2***}$	4.11***		0.09***	0.44		
		Humectación (%)	$y = -a + x - cx^{2***}$	3.94***		0.03***	0.15		
		Período de la ola (s)	$y = a - bx + cx^{2***}$	3.68**	1.85**	0.26***	0.64		
		Parámetro de Dean Ω	$y = e^{bx***}$		0.26***		0.41		
		Insectos	Salinidad	$y = e^{bx***}$		0.07***		0.62	
			Rango de salinidad	$y = a - bx + cx^{2***}$	30.61**	2.50*	0.06*	0.45	
	Pendiente (%)		$y = a + x - cx^{2***}$	3.38**		0.12**	0.08		
	Tamaño del grano (mm)		$y = a - x - cx^{2***}$	5.84***		5.12 n.s.	0.10		
	Ancho del swash (m)		$y = ae^{bx***}$	1.10*	0.17***		0.70		
	Humectación (%)		$y = -a + bx - cx^{2***}$	10.86*	2.85**	0.11**	0.54		
	Período de la ola (s)		$y = ae^{bx***}$	1.67*	0.20**		0.58		
	Parámetro de Dean Ω		$y = ae^{bx***}$	2.07***	0.26***		0.70		
	Zona de la playa ocupada		Intermareal	Salinidad	$y = a - bx + cx^{2***}$	16.95**	1.64*	0.05*	0.39
				Rango de salinidad	$y = ae^{-bx***}$	33.56**	0.07*		0.41
		Pendiente (%)		$y = ae^{bx***}$	21.22**	0.19**		0.38	
		Tamaño del grano (mm)		$y = ax^{-b***}$	3.79*	0.65*		0.28	
		Ancho del swash (m)		$y = a - bx + cx^{2***}$	17.31***	4.10**	0.33***	0.65	
		Humectación (%)		$y = ae^{bx***}$	3.89*	0.07*		0.34	
		Período de la ola (s)		$y = a - bx + cx^{2***}$	12.94***	5.51***	0.77***	0.76	

	Supralitoral	Parámetro de Dean Ω	$y = ae^{bx^{***}}$	2.49***	0.33***		0.77
		Salinidad	$y = ae^{bx^{***}}$	1.37*	0.07***		0.73
		Rango de salinidad	$y = a - bx + cx^{2***}$	40.47**	3.34*	0.08*	0.43
		Pendiente (%)	$y = a + x - cx^{2***}$	4.56**		0.11*	0.01
		Tamaño del grano (mm)	$y = a + x - cx^{2***}$	6.58		2.96 n.s.	0.01
		Ancho del swash (m)	$y = ae^{bx^{***}}$	1.70**	0.16***		0.74
		Humectación (%)	$y = -a + bx - cx^{2***}$	12.91*	3.68**	0.15**	0.56
		Período de la ola (s)	$y = ae^{bx^{***}}$	2.63**	0.18**		0.60
		Parámetro de Dean Ω	$y = ae^{bx^{***}}$	3.37***	0.21**		0.54
Modo de desarrollo	Directo	Salinidad	$y = e^{bx^{***}}$		0.07***		0.57
		Rango de salinidad	$y = a - \log(x)^{***}$	27.05**	7.40*		0.38
		Pendiente (%)	$y = a + x - cx^{2***}$	3.83*		0.13**	0.05
		Tamaño del grano (mm)	$y = ae^{-bx^{***}}$	6.58*	0.78 n.s.		0.03
		Ancho del swash (m)	$y = ae^{bx^{***}}$	0.56*	0.25***		0.79
		Humectación (%)	$y = bx - cx^{2***}$		0.95**	0.04*	0.16
		Período de la ola (s)	$y = ae^{bx^{***}}$	0.79*	0.33***		0.74
		Parámetro de Dean Ω	$y = ae^{bx^{***}}$	1.51**	0.35***		0.76
	Indirecto	Salinidad	$y = a - x + cx^{2***}$	10.09***		0.03***	0.17
		Rango de salinidad	$y = ae^{-bx^{***}}$	8.97*	0.04 n.s.		0.24
		Pendiente (%)	$y = ax^{-b^{***}}$	10.14***	0.65***		0.52
		Tamaño del grano (mm)	$y = ax^{-b^{***}}$	2.02*	0.53*		0.27
		Ancho del swash (m)	$y = a - bx + cx^{2***}$	7.67***	1.56**	0.12**	0.56
		Humectación (%)	$y = ae^{bx^{***}}$	1.82**	0.07**		0.47
		Período de la ola (s)	$y = a - bx + cx^{2***}$	5.75***	1.97**	0.27***	0.61
		Parámetro de Dean Ω	$y = ae^{bx^{***}}$	1.76***	0.21***		0.62
Modo de alimentación	Carroñeros/Depredadores	Salinidad	$y = e^{bx^{***}}$		0.07***		0.57
		Rango de salinidad	$y = a - \log(x)^{***}$	22.97**	6.07*		0.32
		Pendiente (%)	$y = a - x + cx^{2***}$	7.31***		0.09*	0.03
		Tamaño del grano (mm)	$y = a - x + cx^{2***}$	4.71**		3.97 n.s.	0.02
		Ancho del swash (m)	$y = ae^{bx^{***}}$	0.93 n.s.	0.19***		0.58
		Humectación (%)	$y = bx - cx^{2***}$		0.94***	0.04*	0.12
		Período de la ola (s)	$y = ae^{bx^{***}}$	1.31*	0.25**		0.62
		Parámetro de Dean Ω	$y = ae^{bx^{***}}$	2.02*	0.27**		0.40
	Depositivos	Salinidad	$y = a - bx + cx^{2***}$	4.07*	0.46 n.s.	0.01*	0.31
		Rango de salinidad	$y = a - \log(x)^{***}$	11.67**	3.34*		0.38
		Pendiente (%)	$y = a - \log(x)^{***}$	4.51**	1.77*		0.27
		Tamaño del grano (mm)	$y = a - bx^{**}$	3.91***	6.21**		0.40
		Ancho del swash (m)	$y = a - x + cx^{2***}$	3.41***		0.09***	0.61
		Humectación (%)	$y = -a + x - cx^{2***}$	4.23***		0.04***	0.27
		Período de la ola (s)	$y = a - bx + cx^{2***}$	2.52*	1.26*	0.19**	0.52

Filtradores	Parámetro de Dean Ω	$y = ae^{bx^{***}}$	0.42*	0.41***		0.66
	Salinidad	$y = a - bx + cx^{2***}$	3.32*	0.14 n.s.	0.004 n.s.	0.06
	Rango de salinidad	$y = ae^{-bx^{***}}$	2.74*	0.01 n.s.		0.01
	Pendiente (%)	$y = a - bx + cx^{2***}$	6.95***	1.70***	0.14**	0.69
	Tamaño del grano (mm)	$y = a - bx + cx^{2***}$	5.74***	18.89*	22.06*	0.41
	Ancho del swash (m)	$y = a - bx + cx^{2***}$	4.22***	0.66*	0.05*	0.31
	Humectación (%)	$y = ae^{bx^{***}}$	1.20***	0.06***		0.52
	Período de la ola (s)	$y = a - x + cx^{2***}$	3.72***		0.12***	0.25
	Parámetro de Dean Ω	$y = ae^{bx^{***}}$	1.50***	0.12*		0.36

