



**LA TERCERA DIMENSIÓN EN ECOLOGÍA DE PLAYAS ARENOSAS:
DISTRIBUCIÓN VERTICAL DE MACROFAUNA Y FACTORES ABIÓTICOS
EN UNA PLAYA OCEÁNICA DE URUGUAY**

Pablo Rodríguez Baranda

Orientador: Dr. Omar Defeo

Co-orientador: Dr. Diego Lercari

Licenciatura en Ciencias Biológicas

Profundización Ecología

UNDECIMAR, Facultad de Ciencias

Universidad de la República - Uruguay

Tribunal:

Dr. Omar Defeo

Dr. Diego Lercari

Dra. Eleonora Celentano

2016

A mi madre y mi familia...

Agradecimientos

Muy especialmente a mi madre por estar siempre, por su incondicional apoyo y sostén en todo y a mi padre que siempre estará. A mis hermanos por el total respaldo. También muy especialmente, y primeramente en el plano personal, a Omar Defeo por su infinita generosidad que trasciende lo académico y por la oportunidad de realizar este trabajo. A Omar Defeo y a Diego Lercari les agradezco la paciencia, su sabia orientación y transmisión de saberes y el estímulo para explorar y aprehender nuevos conocimientos; ambos son absolutos responsables por todo mérito, pero inocentes de cualquier falencia, que presente este trabajo. Agradezco a Eleonora Celentano por su invalorable aporte y orientación, así como por su excelente disposición siempre y su asistencia en el trabajo de laboratorio. A todo el equipo de UNDECIMAR. A Pablo Maneiro y Gerardo Parodi, y con ellos a todos mis amigos...por eso.

A todos: muchas gracias.

ÍNDICE

Resumen	1
1. Introducción	
1.1. Múltiples escalas en ecología de playas arenosas	3
1.2. Objetivos	6
1.3. Hipótesis	6
2. Materiales y métodos	
2.1. Área de estudio	7
2.2. Muestreo biológico	7
2.3. Muestreo físico	8
2.4. Análisis de datos	9
3. Resultados	
3.1. Variables físicas	11
3.2. Variables biológicas	15
4. Discusión	
4.1. Variables físicas	26
4.2. Variables biológicas y el papel del ambiente	28
5. Conclusiones y perspectivas	
5.1. Conclusiones	36
5.2. Perspectivas	37
Referencias	38

Resumen

Si bien el ambiente experimentado por la macrofauna de playas arenosas es tridimensional, la casi totalidad de los estudios han considerado prioritariamente variaciones en las dimensiones longitudinal y transversal para describir y analizar patrones, procesos y mecanismos que operan en estos ecosistemas a diferentes escalas espaciales. Existe una notoria falta de investigaciones que examinen la partición vertical del espacio (i.e. profundidad) a nivel de microescala espacial. Por primera vez se ofrece para un ecosistema de playas arenosas de Uruguay un abordaje a microescala espacial, que analizó y cuantificó explícitamente la variación en profundidad de descriptores físicos y comunitarios a lo largo del eje transversal de la playa. La distribución vertical de la macrofauna a lo largo del eje duna-mar se cuantificó discriminando los primeros 20 cm de profundidad del sedimento en cuatro estratos sucesivos de 5 cm cada uno, a lo largo tres transectos paralelos entre sí que se extendieron desde la duna hasta la zona de swash, con estaciones de muestreo cada cuatro metros. Las muestras biológicas se colectaron con un corer cilíndrico dividido en cuatro estratos sucesivos de 5 cm de altura cada uno; cada unidad de muestreo biológico abarcó un área de 0.064 m^2 y cada compartimiento un volumen de 0.001 m^3 . Las muestras obtenidas se tamizaron a través de una malla de 0.5 mm, los organismos retenidos fueron fijados en formol y, en el laboratorio, identificados y pesados (peso húmedo). Las características físicas del sedimento se analizaron siguiendo igual diseño de muestreo, pero solo para uno de los transectos utilizados en el muestreo biológico; se utilizó un corer de igual diseño que para el muestreo biológico pero con un diámetro de 10 cm y un volumen de 39.1 cm^3 por compartimiento. La temperatura fue la única variable ambiental que mostró diferencias significativas entre estratos de profundidad a lo largo del eje duna-mar y exhibió un claro gradiente vertical dentro de estaciones, donde a mayor profundidad correspondieron, siempre, temperaturas menores. La distribución de la abundancia, riqueza y biomasa macrofaunística varió significativamente entre estratos de profundidad. La mayor abundancia y riqueza de especies se concentró consistentemente entre los primeros 10 cm de profundidad a lo largo del eje transversal, lo que podría atribuirse: 1) a la influencia de factores físicos en la zona supralitoral; y 2) a un potencial efecto conjunto de factores físicos y biológicos en la zona intermareal, donde ocurrieron las mayores densidades. Los dos estratos más profundos ($> 10 \text{ cm}$) concentraron en promedio la mayor biomasa total, aunque esto varió teniendo en cuenta el nivel de playa considerado. El tamaño promedio corporal global (i.e. el total de la comunidad), de crustáceos y de moluscos aumentó significativamente con la profundidad. Los patrones verticales globales de biomasa y del tamaño corporal estuvieron supeditados al significativo aumento exponencial en profundidad del tamaño corporal promedio de la almeja amarilla *Mesodesma mactroides*. Esta especie, que dominó la zona intermareal, presenta una capacidad diferencial de enterramiento en función de la talla, sugiriendo la

selección de un microhábitat favorable por parte de cada componente poblacional. El enterramiento diferencial de los componentes macrofaunísticos representaría una estrategia dirigida a particionar los recursos (e.g. espacio) a microescala y a evitar la depredación, el estrés físico e interacciones competitivas por espacio o alimento. La significativa estratificación vertical del tamaño corporal indicaría la preferencia (y selección activa) de especies e individuos de mayor tamaño por estratos más profundos. El grado de correlación de los factores bióticos con los abióticos tendió a disminuir con la profundidad: en el estrato más superficial (< 5 cm) la abundancia y la biomasa mostraron una fuerte correlación con la humectación del sedimento y entre 5 y 10 cm ambas variables estuvieron significativamente correlacionadas con la humectación y la temperatura del sedimento. Bajo condiciones ambientales óptimas y de alta densidad, la distribución diferencial en profundidad de la comunidad macrofaunística en Barra del Chuy estaría influenciada por procesos y mecanismos biológicos de microescala.

1. Introducción

1.1. Múltiples escalas en ecología de playas arenosas

Las playas oceánicas arenosas son ambientes altamente dinámicos en la interfase tierra-mar donde la interacción entre el régimen de mareas, el patrón de olas y el tipo de sedimento produce un amplio gradiente morfodinámico que abarca desde playas micromareales reflectivas hasta macromareales disipativas y presentando un continuo de estados intermedios entre ambos extremos (Defeo & McLachlan 2005). Estos tres factores físicos actuando conjuntamente determinan la textura y movimiento del sedimento, el gradiente de exposición-humedad sobre la superficie de la playa y el patrón de swash (zona de la playa intermitentemente bañada por la ola), definiendo el ambiente experimentado por la macrofauna (Brown & McLachlan 1990, McLachlan 2001, Defeo & McLachlan 2005). Las playas reflectivas se caracterizan por olas que rompen directamente en la cara de la playa donde dispersan toda su energía; presentan swashes dinámicos y turbulentos, zonas de barrido reducidas o inexistentes, pendientes más pronunciadas y sedimentos más gruesos, así como bajo contenido de materia orgánica y agua en el sedimento (McArdle & McLachlan 1992, Defeo et al. 1992, 2001, Defeo & McLachlan 2005). Las playas disipativas presentan una amplia zona de barrido o surf (área entre la rompiente de la ola y la orilla) donde se disipa gran parte de la energía (el resto alcanza la zona intermareal de la playa en forma de swash), zonas de swash benignas, pendiente suave, tamaño de grano fino y alto contenido de materia orgánica y agua en los sedimentos. La macrofauna de invertebrados es el componente más conspicuo de la biota en estos ecosistemas. Los taxa representativos son poliquetos, moluscos y crustáceos. Los crustáceos dominan a menudo en playas reflectivas expuestas de grano grueso, los moluscos en playas disipativas expuestas de grano fino, y los poliquetos en las más protegidas (Dexter 1983, Brown & McLachlan 1990). Una adaptación clave para muchas de las especies que habitan estos ambientes es la habilidad de enterrarse rápidamente en el sedimento (McLachlan et al. 1996a, Nel et al. 1999, Dugan et al. 2000a, Lastra et al. 2002). Especies excavadoras, tales como crustáceos de la familia Hippidae y bivalvos de los géneros *Mesodesma* y *Donax*, dominan usualmente las comunidades macrofaunísticas en un amplio rango de tipos morfodinámicos (Jaramillo & McLachlan 1993, Dugan et al. 2000b, 2003, 2004).

A macroescala (cientos de km), en ecología de playas se describen patrones biogeográficos así como también aquellos generados de variaciones entre playas con diferente morfodinámica (Defeo & McLachlan 2005). En este contexto, la riqueza específica se incrementa desde playas templadas hacia las tropicales (Hacking 1997, McLachlan et al. 1998, Soares 2003, McLachlan & Dorvlo 2005, Barboza & Defeo 2015). La abundancia y biomasa, por el contrario, aumentan desde playas tropicales hacia templadas (Soares 2003, McLachlan & Dorvlo 2005) y desde playas micromareales reflectivas hacia las macromareales disipativas (Defeo et al. 1992, McLachlan et al. 1981, 1993, 1996b, McLachlan 1990, 2001, Jaramillo et al. 1995, Defeo & McLachlan 2013). En relación con esta respuesta de los descriptores biológicos a la morfodinámica, la riqueza específica disminuye a medida que disminuye el rango mareal y aumentan el tamaño de grano y la pendiente de playa (McLachlan & Dorvlo 2005, Defeo & McLachlan 2013, Barboza & Defeo 2015), mientras que la abundancia y biomasa disminuyen exponencialmente con el aumento de la pendiente y tamaño de grano (Defeo & McLachlan 2005, McLachlan & Dorvlo 2005, ver también Defeo et al. 1992, Nel 2001, Brazeiro 2001). A gran escala y en condiciones reflectivas, la riqueza es principalmente controlada por factores físicos del ambiente (Defeo & McLachlan 2005), mientras que a escalas menores y bajo condiciones más disipativas los factores biológicos cobran mayor importancia (Defeo et al. 2003, Defeo & McLachlan 2005, McLachlan & Dorvlo 2005).

A mesoescala (variaciones dentro de una misma playa), la riqueza de especies se incrementa con el largo de playa (Brazeiro 1999). En el eje longitudinal se ha observado una disminución en la abundancia de especies al aumentar el tamaño de grano y la pendiente y al disminuir el ancho de playa (Degraer et al. 2003). Las poblaciones tienden a estar agregadas en parches elípticos (m a km) con el eje mayor paralelo a la línea de costa (Defeo et al. 1986, Defeo 1993, Giménez & Yannicelli 1997). La distribución tiende a ser normal, con la abundancia decreciendo desde las regiones centrales hacia los límites de la distribución (Defeo et al. 1986, Defeo 1993, Defeo & Álava 1995, Schoeman & Richardson 2002). En el eje transversal, que define la zonación de la fauna en el eje tierra-mar, la posición y estructura de los parches varían de acuerdo a la susceptibilidad de cada especie o componente poblacional a cambios en la topografía de la playa, morfodinámica, contenido de humedad del sedimento y temperatura (Giménez & Yannicelli 2000, Defeo & Rueda 2002). Las variaciones en la

zonación de la fauna pueden deberse a factores físicos y biológicos operando a diferentes escalas espacio-temporales (Defeo & McLachlan 2005).

A estas dos escalas se ha propuesto la Hipótesis de la Favorabilidad del Hábitat (Defeo & McLachlan 2005), la cual sostiene que en ambientes benignos y libres de disturbios, los factores bióticos son más importantes como estructuradores de poblaciones y comunidades; en tanto que en ambientes más severos y fluctuantes, la fauna está físicamente controlada.

La microescala o escala de cuadrante (Defeo 1996a) refiere a variaciones y procesos que espacialmente abarcan de mm a m, cubre interacciones en parches de gran densidad y abarca el área de influencia de un individuo (Hall 1983, Orensanz et al. 1998). A esta pequeña escala espacial las poblaciones son afectadas por pequeños gradientes ambientales, así como también por interacciones intra e interespecíficas (Defeo 1996a, 1996b, 1998). Estudios a esta escala documentan que el asentamiento de juveniles es inhibido en parches con alta densidad de adultos (Hall 1983, Defeo 1998). Potenciales mecanismos que explicarían este proceso, por ejemplo en bivalvos, son el filtrado activo de larvas por parte de los adultos durante su actividad de alimentación, y la competencia por espacio y alimento (Hall 1983, Defeo & McLachlan 2005). Defeo (1996a) documentó que las mayores densidades de reclutas de la almeja amarilla *Mesodesma mactroides* nunca coincidieron con altas densidades de adultos; a densidades de adultos $> 400 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ casi nunca se registraron reclutas, sugiriendo la existencia de mecanismos compensatorios. Dugan et al. (2004) reportaron relaciones negativas de microescala entre la abundancia de *Mesodesma donacium* y *Emerita analoga*, donde el solapamiento espacial entre estas dos especies intermareales decreció significativamente al aumentar la densidad, y sugieren que las interacciones competitivas afectan la zonación y la dinámica poblacional y comunitaria de la macroinfauna de playas arenosas expuestas.

Una reciente revisión global acerca de los patrones, procesos y mecanismos que operan a diferentes escalas espaciales en playas arenosas (Defeo & McLachlan 2005), mostró una marcada ausencia de estudios de distribución tridimensional, es decir, aquellos que integran la profundidad a la cual se encuentran los organismos en el sustrato. En este contexto, aún no se han realizado investigaciones que examinen la partición vertical del espacio (i.e. profundidad) a nivel de microescala espacial, así como los potenciales mecanismos explicativos de los patrones encontrados (Defeo &

McLachlan 2005). A esta escala es posible que los factores biológicos y gradientes en las características del sedimento (i.e. materia orgánica, tamaño de grano, humectación y temperatura) influyan en la distribución vertical de las macrofauna (Defeo et al. 1997, Dugan et al. 2004).

1.2. Objetivos

El presente estudio tuvo como objetivo evaluar patrones de variación vertical a microescala de la fauna y su hábitat en una playa arenosa de la costa atlántica uruguaya, considerando como tercera dimensión a la profundidad a la cual se encuentran enterrados los organismos en el sedimento a lo largo del gradiente transversal definido por el eje duna-mar. Con esta finalidad, se analizaron distintas características físicas del sedimento (temperatura, humectación, tamaño de grano, y materia orgánica), y se estimó la riqueza, abundancia y biomasa de la comunidad bentónica, así como el tamaño corporal de sus componentes. Junto a lo anterior, en procura de identificar y caracterizar potenciales procesos y mecanismos físico-biológicos explicativos de los patrones encontrados, se determinó el grado de correlación entre los descriptores comunitarios y las variables físicas.

1.3. Hipótesis

Los antecedentes antes mencionados muestran una relación estrecha entre descriptores faunísticos y variables ambientales en playas arenosas, tanto a macro como a mesoescala. Por tanto, a microescala es dable esperar diferencias en la estructura y composición de la comunidad macrofaunística y en los parámetros físicos: a) entre estratos de diferente profundidad en el sedimento; y b) entre dichos estratos, pero a lo largo del gradiente transversal de la playa (duna-mar). Esta hipótesis se evalúa sometiendo a refutación la Hipótesis Nula (H_0) de ausencia de diferencias significativas en la composición y estructura de la comunidad y los parámetros físicos a nivel vertical así como entre estratos de diferente profundidad a lo largo del gradiente transversal.

2. Materiales y métodos

2.1. Zona de estudio

El estudio se llevó a cabo en diciembre 2007 en la playa de Barra del Chuy (33°45' S; 53°27' W) (Figura 1A). Ésta es una playa micromareal expuesta de la costa oceánica uruguaya que presenta arenas finas a muy finas, buena selección de grano, suave pendiente, fuerte acción de la ola con una amplia zona de barrido y amplio rango de mareas eólicas (Defeo & Gómez 2005, Celentano & Defeo 2006). La posición de la línea de costa es fuertemente modificada por la dirección e intensidad del viento (de Álava & Defeo 1991). Barra del Chuy ha sido definida, en base a sus características morfodinámicas, como una playa disipativa, presentando la mayor riqueza de especies, diversidad y densidad de todas las playas de la costa atlántica uruguaya (Defeo et al. 1992, Lercari & Defeo 2006, 2015).

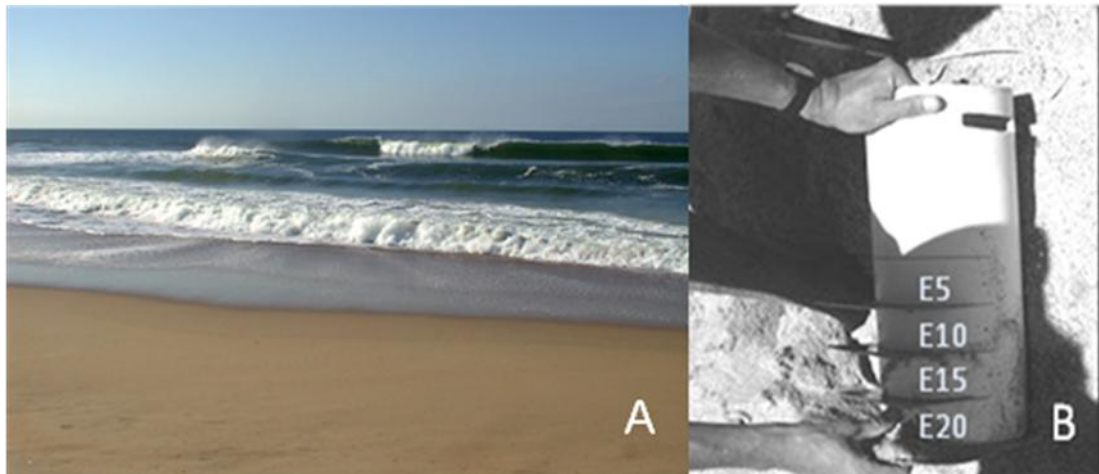


FIGURA 1. A) Playa de Barra del Chuy en la costa oceánica de Uruguay. B) Corer utilizado para el muestreo biológico (16.5 cm de diámetro). Se observan las cuatro ranuras que definen cada estrato de 5 cm de altura, caracterizados como: estrato 5 (E5), estrato 10 (E10), estrato 15 (E15) y estrato 20 (E20) de acuerdo a la profundidad respectiva, en cm, desde la superficie. Para el muestreo físico se utilizó un corer con el mismo diseño pero con un diámetro de 10 cm.

2.2. Muestreo biológico

Se siguió un diseño sistemático de muestreo con 3 transectos perpendiculares a la línea de costa separados 8 m entre sí. A lo largo de cada transecto se establecieron Unidades de Muestreo biológico (UMb) cada 4 m desde la base de la duna hacia el nivel inferior de la zona de swash, hasta que en dos UMb sucesivas no se colectaron organismos. El límite superior del swash (LSS) se determinó como la línea superior

bañada por el mar durante el tiempo de muestreo. Para cada UMb se definieron 4 estratos verticales sucesivos de 5 cm de altura y se caracterizaron como: estrato 5 (E5), estrato 10 (E10), estrato 15 (E15) y estrato 20 (E20) de acuerdo a la profundidad respectiva, en cm, desde la superficie. Cada UMb cubrió un área de 0.064 m^2 . El corer, dividido en 4 compartimentos de 5 cm de altura cada uno, abarcó un volumen de arena de 0.001 m^3 por compartimiento (Figura 1B).

El sedimento obtenido de cada estrato fue tamizado a través de una malla de 0.5 mm, los organismos retenidos fueron colectados, fijados en formol al 10% en el campo y, posteriormente en el laboratorio, identificados a nivel de especie y pesados (peso húmedo; precisión de 0.001g).

2.3. Muestreo físico

Las Unidades de Muestreo físico (UMf) se situaron cada 4 m a lo largo de uno de los transectos utilizados para el muestreo biológico, definiéndose además 4 estratos verticales con los mismos criterios adoptados para dicho muestreo. El sedimento fue recolectado con un corer cilíndrico de plástico con igual diseño que el utilizado para el muestreo biológico pero con un diámetro de 10 cm, que cubrió un área de 7.83 cm^2 y abarcó un volumen de 39.10 cm^3 para cada estrato. Se midió la temperatura de sedimento de cada estrato con un termómetro digital con precisión de 0.1°C . Las muestras de sedimento colectadas de cada estrato de profundidad fueron almacenadas en papel de aluminio y conservadas en frío para su posterior análisis en el laboratorio. A efectos de completar la caracterización física de la playa se midió la penetrabilidad (P) del sedimento, definida como la penetración en centímetros dentro de la arena, de una barra metálica de 163 g de peso al dejarla caer desde 1 m de altura, en posición vertical, a través de un tubo plástico. Los valores de penetrabilidad fueron transformados a valores de compactación (C) mediante: $(C = 5.46 - 0.39 \cdot P)$, Celentano, com. pers.) y se determinó la compactación promedio del sedimento. También se determinó la pendiente de la playa mediante el método de Emery (1961). Ambas variables, dada su naturaleza, no fueron medidas para cada estrato de profundidad, sino para cada nivel o estación en el eje transversal duna-mar.

En el laboratorio, las muestras de sedimento de cada estrato se tamizaron a través de mallas de 2.0, 1.0, 0.71, 0.5, 0.35, 0.275, 0.18, 0.12, 0.009 y 0.0063 mm de abertura; cada fracción retenida fue pesada. El tamaño medio de grano y su desviación estándar (ambas expresadas en mm) se determinaron por el método de Folk (1980) usando el

programa GRADISTATv6 (Blott & Pye 2001). El contenido de agua del sedimento se determinó por diferencia de peso entre la muestra húmeda y luego de secada a 80°C durante 24 h y el contenido de materia orgánica por la diferencia de peso entre la muestra seca e incinerada a 500°C durante 5 h.

2.4. Análisis de datos

Para describir la comunidad macrobentónica de Barra del Chuy en ambas dimensiones (i.e. transversal y vertical), los datos fueron analizados en términos de biomasa ($\text{g}\cdot\text{m}^{-3}$), abundancia ($\text{ind}\cdot\text{m}^{-3}$), riqueza de especies (número de especies) y tamaño corporal individual ($\text{g}\cdot\text{ind}^{-1}$).

Se evaluó la variabilidad de los parámetros comunitarios y físicos entre estratos a través del gradiente transversal de la playa mediante análisis de covarianza (ANCOVA). Con este fin se empleó la estratificación en profundidad como factor fijo y la distancia desde la base de la duna como covariable. En consecuencia, se tomó como punto de referencia y estandarización este punto al que se le atribuyó el nivel de 0 m, dándose valores positivos crecientes conforme aumentó la distancia al mismo y abarcando el ancho de playa hasta el nivel inferior del swash (64 m); el límite superior del swash (LSS) se identificó a 56 m desde la base de la duna. Se evaluó el supuesto de homocedasticidad de varianzas y se transformaron los datos cuando fue requerido. Cuando se detectaron diferencias significativas, se utilizó la prueba a posteriori de comparaciones múltiples de Tukey HSD con un nivel de significancia de 0.05. Se empleó un análisis de varianza (ANOVA) para evaluar la variabilidad vertical de los valores globales de los descriptores comunitarios por estrato de profundidad. Cuando se detectaron diferencias significativas se utilizó la prueba a posteriori de comparaciones múltiples de Tukey HSD con un nivel de significancia de 0.05.

Se modeló el comportamiento de las variables físicas y biológicas a lo largo del eje transversal mediante Modelos Lineales Generalizados (GLM por sus siglas en inglés). De la misma manera se evaluaron las tendencias verticales de los valores medios por estrato de profundidad para los descriptores biológicos y la variabilidad de la temperatura en el eje transversal, empleando el desvío estándar como descriptor de dicha variabilidad, para cada nivel o estación de muestreo.

Se evaluó la correlación entre las diferentes variables biológicas y físicas por estrato de profundidad mediante técnicas multivariadas. Para ello, los datos de biomasa

y abundancia fueron transformados (raíz-raíz) y los de las variables físicas fueron normalizados. Las matrices de similitud de Bray Curtis de los datos biológicos (por estrato de profundidad) se compararon con matrices de distancia Euclídeas de los datos físicos, de acuerdo al coeficiente de rangos de Spearman (Rho), utilizando la rutina BIOENV incluida en el programa estadístico PRIMER 6.1.4 (Plymouth Laboratory; Clarke & Warwick 2005). Mediante el mismo paquete estadístico, las matrices de similitud de Bray Curtis de abundancia y biomasa por especie (previamente transformados en forma logarítmica), se compararon mediante la rutina SIMPER para determinar el porcentaje de similitud y disimilitud dentro y entre estratos respectivamente. Las especies que contribuyeron con porcentajes mayores al 10% de similitud intra-grupos se definieron como tipificantes de dichos estratos, mientras que aquellas que contribuyeron con un porcentaje de disimilitud inter-grupos mayor al 5%, se definieron como discriminantes entre estratos.

3. RESULTADOS

3.1. Variables físicas

Barra del Chuy presentó un ancho de playa de 68 m, baja penetrabilidad (media \pm error estándar: 2.4 ± 0.2 cm), un valor medio de compactación del sedimento de 4.52 ± 0.12 kg·cm⁻², suave pendiente (3.81 cm·m⁻¹) y un ancho de la zona de swash de 8 m. En términos medios el tamaño medio de grano se caracterizó como fino (0.20 ± 0.01 mm) y el sedimento presentó altos contenidos de humedad ($11.48 \pm 0.59\%$) y reducidos valores de materia orgánica ($0.37 \pm 0.02\%$). La temperatura del agua de mar registrada en el submareal fue de $23.1 \pm 0.1^\circ\text{C}$.

El ANCOVA (Tabla 1), elaborado con la distancia a la duna como covariable y el estrato de profundidad como factor fijo, reveló que la temperatura difirió significativamente en profundidad a lo largo del eje transversal de la playa ($F_{(3,63)} = 32.3$; $p < 0.01$). Por el contrario, la humectación, el tamaño de grano y el contenido de materia orgánica del sedimento no presentaron variaciones significativas en profundidad a lo largo del eje duna-mar.

Tabla 1. Resultados de ANCOVA para los diferentes descriptores físicos del sedimento de Barra del Chuy, con la profundidad como factor fijo y la distancia a la duna como covariable. Se resalta el valor significativo obtenido para la temperatura del sedimento.

	SS	MS	F_{3,63}	p
Humectación	16.792	5.597	0.673	0.572
Materia orgánica	0.022	0.007	0.534	0.661
Tamaño de grano	0.002	0.001	0.598	0.619
Temperatura	0.018	0.006	32.3	<< 0.01

SS: Suma de Cuadrados; *MS*: Cuadrados Medios

La variabilidad en la humectación del sedimento a lo largo del eje duna-mar fue mejor explicada por un modelo exponencial asintótico (Figura 2A) cuyos parámetros y estadísticos asociados se muestran en la Tabla 2. A partir de los niveles superiores de la playa (0-8 m desde la duna) se registraron los valores más bajos del contenido de humedad en el sedimento, constatándose un sostenido aumento hacia las zonas intermedias de la playa (24 m desde la duna), a partir de la cual dichos valores mostraron un comportamiento asintótico hacia la zona de swash. Los valores medios

por estación (i.e. media de los cuatro estratos de profundidad) registraron su máximo (16.39 ± 1.29 %) a 24 m de la duna y el mínimo (2.37 ± 0.37 %) a 4 m de la duna.

La variación del tamaño de grano en el eje transversal de la playa se modeló mediante una ecuación cuadrática (Tabla 2). El tamaño de grano se incrementó desde las zonas centrales hacia ambos extremos del gradiente duna-mar; este incremento fue mucho más acentuado hacia la zona de swash, la cual presentó valores promedialmente mayores que los del resto de la playa (Figura 2B). El valor máximo se registró a 64 m de la duna (0.32 ± 0.02 mm). Las zonas intermedias presentaron un grano más fino que el resto de la playa, constatándose el valor mínimo a 24 m de la duna (0.16 ± 0.01 mm).

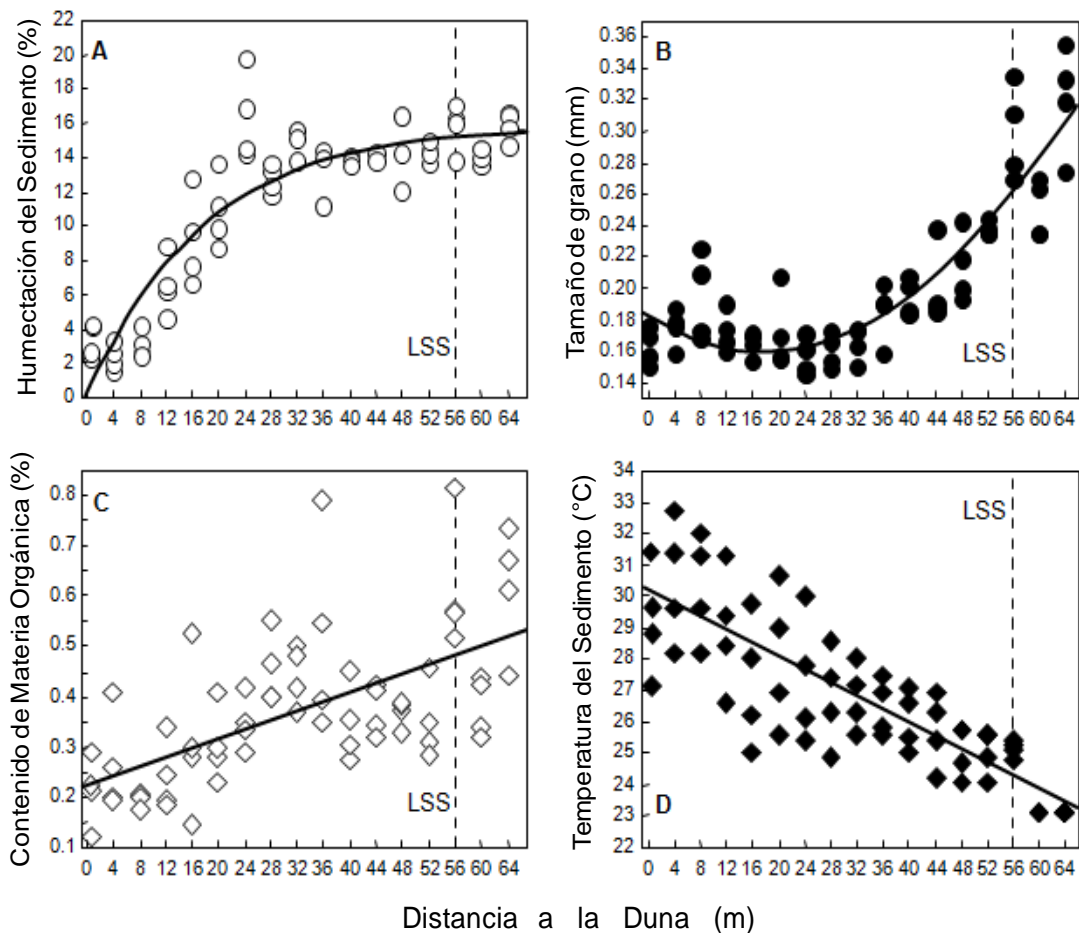


FIGURA 2. Distribución de las características físicas del sedimento de la playa Barra del Chuy en función de la distancia a la base de la duna. Las líneas representan el modelo que mejor explicó la variación observada: A) humectación del sedimento (\circ); B) tamaño medio de grano (\bullet); C) contenido de materia orgánica del sedimento (\diamond); y D) temperatura (\blacklozenge). LSS; límite superior de swash.

El contenido de materia orgánica del sedimento aumentó en forma lineal y significativa con la distancia a la duna (Tabla 2; Figura 2C), con un valor máximo (0.62 ± 0.07 %) a 56 m (en el LSS) y el mínimo (0.20 ± 0.01 %) a 8 m de la duna.

Tabla 2. Parámetros estimados y estadísticos asociados de los modelos lineales y no lineales que mejor explicaron ($p < 0.001$ en todos los casos) la relación entre descriptores físicos y la distancia a la duna en la playa Barra del Chuy. EE = Error Estándar; $n = 68$ datos en cada caso.

Variable física	Modelo	a (EE)	b (EE)	c (EE)	R ²
Humectación	$y = a(1-e^{-bx})$	15.936(0.629)	0.057 (0.007)	-----	0.82
Tamaño de grano	$y = a+bx+cx^2$	0.185(0.008)	-0.003 (0.001)	7×10^{-5} (0)	0.79
Materia orgánica	$y = a + bx$	0.223(0.027)	0.005 (0.001)	-----	0.39
Temperatura	$y = a + bx$	30.078(0.324)	-0.104 (0.009)	-----	0.69

La temperatura decreció en forma lineal (Figura 2D) y significativa (Tabla 2) desde el nivel superior de la playa hacia el mar. La temperatura máxima (32.3 ± 0.2 C°) se registró a 4 m de la duna, mientras que las más bajas (23.1 ± 0.1 C°) se registraron en la zona inferior de swash (64 y 68 m desde la duna), con valores cercanos a la temperatura del agua. No sólo la temperatura promedio presentó un gradiente espacial en el eje duna-mar, sino también la variabilidad (evaluada por el desvío estándar) respecto a la media para cada estación de muestreo. Dicha variabilidad disminuyó gradualmente desde la duna hacia la zona de swash, siguiendo un modelo exponencial (Figura 3A), cuyos parámetros y estadísticos asociados fueron altamente significativos ($p < 0.01$ en todos los casos).

La temperatura, además de haber mostrado diferencias significativas entre estratos de profundidad a lo largo del eje duna-mar, exhibió un claro gradiente vertical dentro de estaciones de muestreo, donde a mayor profundidad correspondieron, siempre, valores menores (Figura 3B). Este patrón se mantuvo constante a lo largo del eje duna-mar, con excepción de la zona de swash, donde las diferencias de temperaturas entre estratos de profundidad se redujeron hasta desaparecer.

La temperatura global media por estrato, cuyos valores oscilaron entre 28.3 ± 0.73 C° (E5) y 25.3 ± 0.37 C° (E20), descendió progresivamente con la profundidad. El análisis de comparaciones múltiples mostró que estas diferencias fueron significativas entre todos los estratos de profundidad (Tukey HSD: $p < 0.05$).

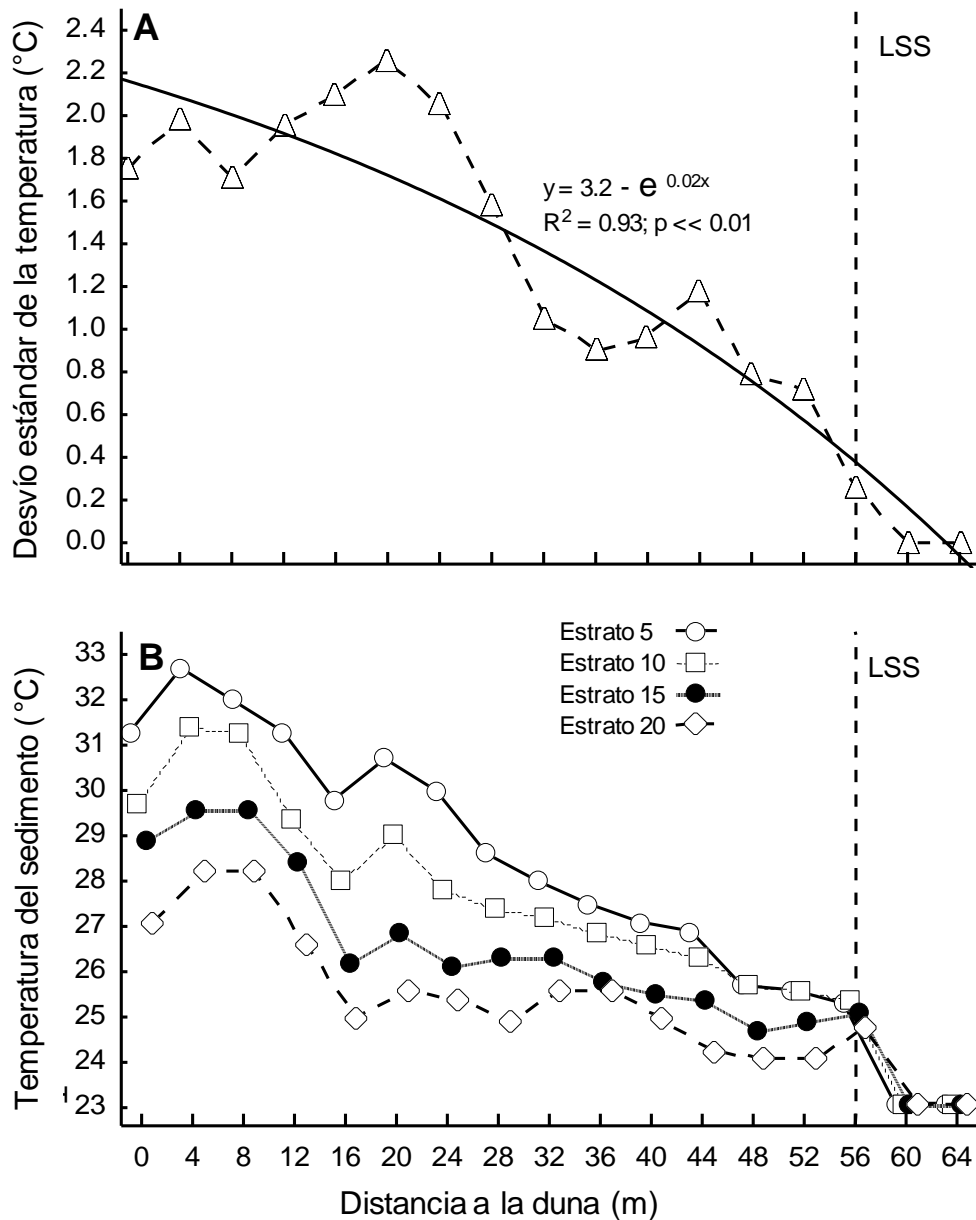


FIGURA 3. A) Variabilidad (desvío estándar) de la temperatura en función a la distancia desde la duna. La línea sólida representa el modelo que mejor explicó dicho comportamiento ($p << 0.01$). B) Temperatura por estrato de profundidad en relación con la distancia a la duna, donde se evidencia el gradiente vertical a lo largo del eje transversal de la playa. LSS: límite superior de swash.

Los restantes descriptores físicos sólo mostraron diferencias marginales entre estratos de profundidad. La humectación del sedimento presentó registros levemente superiores hacia los estratos más profundos (E15 y E20) que los estimados a menor profundidad (E5 y E10).

3.2. Variables biológicas

La comunidad estuvo representada por moluscos, poliquetos y crustáceos, totalizando 10 especies (Tabla 3). Los crustáceos estuvieron mayormente representados (5 especies) y dieron cuenta de la mayor abundancia, siendo el isópodo *Excirolana armata* y los anfípodos *Phoxocephalopsis spp* las especies más abundantes en la comunidad. La mayor fracción de biomasa dentro de la comunidad correspondió a los moluscos, mayormente representados por el bivalvo *Mesodesma mactroides* (almeja amarilla) tanto en abundancia como biomasa. *Euzonus furciferus* dio cuenta de la mayor abundancia y biomasa entre los poliquetos.

Tabla 3. Abundancia y biomasa (media \pm error estándar) de las diferentes especies presentes en la comunidad macrofaunística de Barra del Chuy.

Especie	Biomasa ($\text{g}\cdot\text{m}^{-3}$)	Abundancia ($\text{ind}\cdot\text{m}^{-3}$)
<i>Excirolana armata</i>	15 \pm 3	811.9 \pm 171.7
<i>Mesodesma mactroides</i>	585 \pm 259	160.9 \pm 51.8
<i>Euzonus furciferus</i>	11 \pm 3	521.1 \pm 138.3
<i>Phoxocephalopsis spp</i>	1 \pm 0.3	649.5 \pm 188.5
<i>Bathyporeiapus ruffoi</i>	0.08 \pm 0.04	42.6 \pm 23.4
<i>Macrochiridotea giambiagiae</i>	0.2 \pm 0.08	32.5 \pm 15.1
<i>Atlantorchestoidea brasiliensis</i>	0.2 \pm 0.1	15.9 \pm 7.1
<i>Hemipodus olivieri</i>	0.2 \pm 0.1	33.9 \pm 16.7
<i>Donax hanleyanus</i>	0.6 \pm 0.6	1.4 \pm 1.4
<i>Scolecopsis gaucha</i>	0.08 \pm 0.07	5.1 \pm 3.0
TOTAL	550 \pm 238	1962.3 \pm 226.0

La variabilidad de la riqueza de especies en el eje transversal de la playa fue mejor explicada por un modelo exponencial (Tabla 4). Se constató un aumento en el número de especies desde la zona superior de la playa (0-8 m desde la duna) hacia la zona intermedia, a partir de la cual continuó creciendo hacia la zona de swash (Figura 4A). El mayor número de especies se registró en la zona de swash (7 especies, 60 m desde la duna), mientras que no se registró presencia de especies en la base de la duna (0 m).

La abundancia a lo largo del eje transversal de la playa aumentó con la distancia a la duna de acuerdo a una relación logarítmica (Tabla 4). La zona cercana a la duna presentó valores de abundancia sensiblemente inferiores a los observados para las demás zonas de la playa; la abundancia aumentó en la zona media y mantuvo esta tendencia hacia la zona de swash (Figura 4B). La zona cercana a la duna (a 0 m de su

base) presentó el menor valor de abundancia ($0.0 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-3}$), mientras que la mayor abundancia ($4280.5 \pm 1094.3 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-3}$) se registró a 44 m de la base dunar.

Tabla 4. Parámetros estimados y estadísticos asociados de los modelos que mejor explicaron ($p < 0.01$) la relación entre los descriptores biológicos y la distancia a la duna en la playa Barra del Chuy. EE = Error Estándar; $n = 16$ datos en cada caso.

Descriptor biológico	Modelo	a (EE)	b (EE)	R ²
Riqueza de especies	$y = a(1 - e^{-bx})$	7.36 (1.96)	0.02 (0.01)	0.82
Abundancia ($\text{ind}\cdot\text{m}^{-3}$)	$y = a + b \cdot \ln(x)$	-2382.4 (942.8)	1302.9 (278.1)	0.61
Biomasa ($\text{g}\cdot\text{m}^{-3}$)- $y = \log(\text{biomasa} + 1)$	$y = ax^2 + bx$	-0.003 (0.001)	0.249 (0.038)	0.56

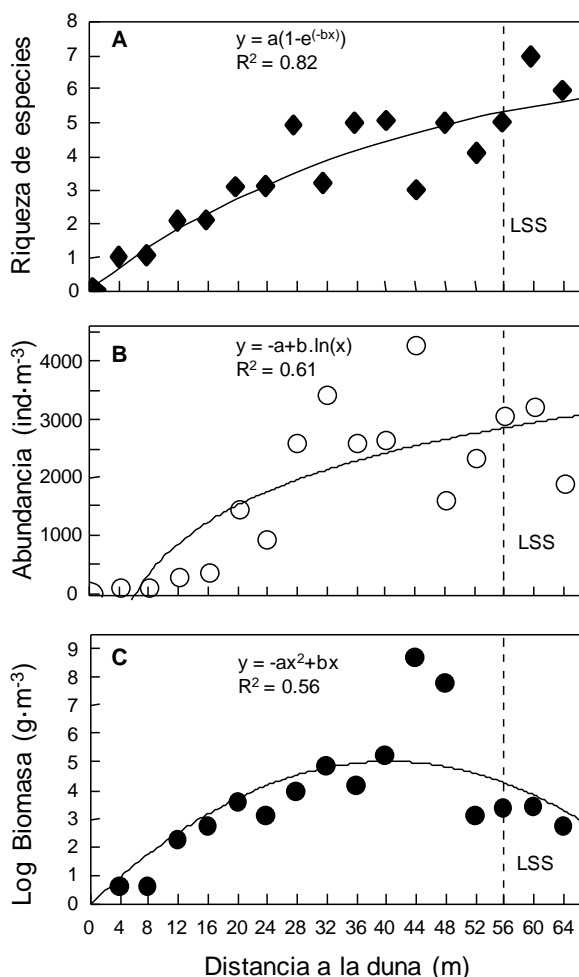


FIGURA 4. Variación transversal de los descriptores biológicos en la playa Barra del Chuy. A) Riqueza; B) abundancia; y C) biomasa ($y = \log(\text{biomasa} + 1)$). Las líneas sólidas muestran el modelo que mejor explicó dicha variación. LSS: límite superior de swash.

Las variaciones transversales de biomasa mostraron un máximo (superior en casi 3 órdenes de magnitud al resto de la playa) a 44 m ($5878 \pm 3005 \text{ g}\cdot\text{m}^{-3}$) de la duna (a 8 m del nivel superior del swash), decreciendo hacia ambos extremos del eje duna-mar (Figura 4C). Previa transformación logarítmica [$\log(\text{biomasa} + 1)$], las variaciones de biomasa en el eje transversal de la playa se ajustaron mejor a un modelo cuadrático (Tabla 4). Al igual que para la riqueza de especies y abundancia, en la zona más próxima a la duna se obtuvieron los menores guarismos para la biomasa, con un mínimo de $0 \text{ g}\cdot\text{m}^{-3}$ a 0 m.

La riqueza de especies, abundancia y biomasa variaron significativamente en profundidad a lo largo del eje duna-mar de acuerdo al ANCOVA, realizado con la distancia a la duna como covariable y el estrato de profundidad como factor fijo (Tabla 5). Por tanto, se rechazó la hipótesis nula de no existencia de diferencias significativas en profundidad a lo largo del gradiente vertical de la playa, y entre estratos de profundidad para estos descriptores comunitarios.

Tabla 5. ANCOVA, con la profundidad como factor fijo y la distancia a la duna como covariable, para los diferentes descriptores biológicos de Barra del Chuy. $p < 0.01$ en todos los casos.

	SS	MS	F(3;188)
Riqueza	10.453	3.484	14.961
Abundancia	74.803	24.934	17.475
Biomasa	15.760	5.253	6.606

SS: Suma de Cuadrados; MS: Cuadrados Medios

La riqueza de especies y abundancia de los dos estratos superficiales (E5 y E10) fueron significativamente mayores a lo largo del eje transversal de la playa que en los dos estratos más profundos (E15 y E20). Este contraste se hizo evidente a partir de la zona intermedia, luego de no presentar mayores diferencias en la zona cercana a la duna, y se acentuó más hacia la zona de swash donde se observó la mayor disparidad entre estratos de profundidad para ambos descriptores (Figuras 5A, 5B).

Los estratos E5 y E10 dieron cuenta del 100% de la riqueza registrada en la zona de swash y próxima a ella. Dicha zona presentó los valores medios más altos para toda la playa (Figura 4A). La riqueza en E15 y E20 presentó un máximo (a 36 m) de 4 y 2 especies respectivamente y descendió hasta volverse 0 a partir de los 52 m desde la duna. Por el contrario, el estrato superior (E5) tuvo la mayor riqueza a partir de los 28 m

desde la duna y aumentó hacia la zona de swash. En esta región de la playa, sus tres estaciones (56, 60 y 64 m desde la duna) presentaron los valores máximos (5 especies).

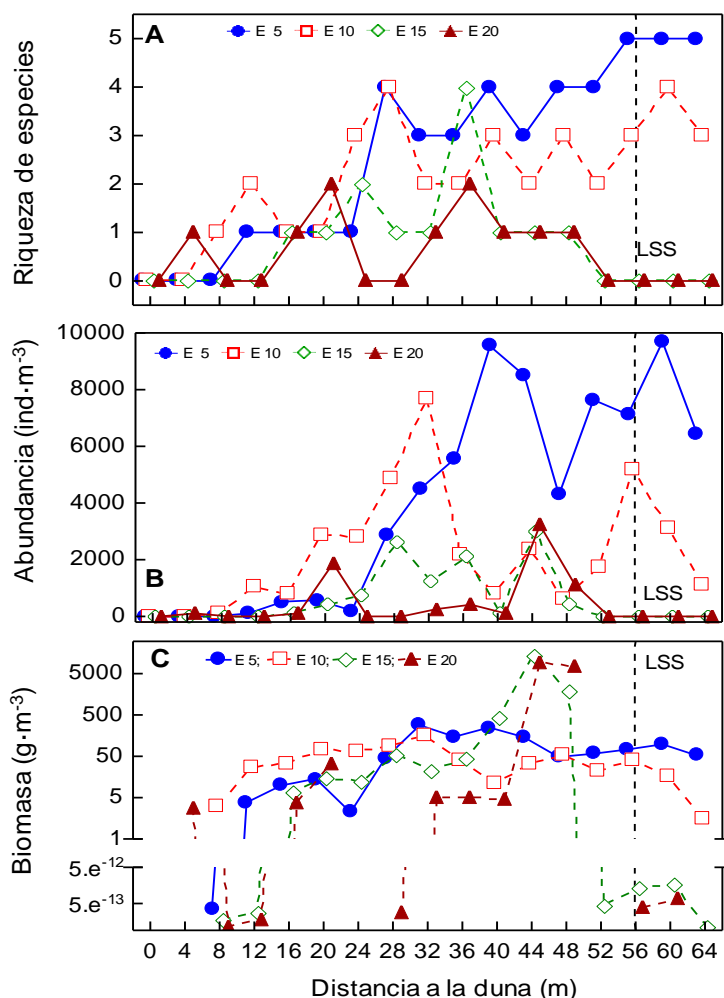


FIGURA 5. Variación de los descriptores biológicos discriminados por estrato de profundidad en relación con la distancia a la base de la duna en Barra del Chuy: A) número total de especies; B) abundancia y C) biomasa (eje Y en escala logarítmica). LSS: límite superior de swash.

La abundancia de los estratos superiores (E5 y E10), al igual que lo descrito para la riqueza, dió cuenta del total de la abundancia observada en la zona de swash y próxima a ésta. Dichos estratos presentaron un comportamiento bimodal a lo largo del continuo duna-mar. La abundancia en E10 aumentó considerablemente entre los niveles de 16 y 32 m desde la duna y registró la mayor abundancia media a lo largo de esta zona, con un valor máximo a 32 m ($7690.6 \pm 1530.9 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-3}$). Su abundancia disminuyó hacia niveles inferiores de la playa y presentó un nuevo pico en el límite superior de swash. La abundancia de E5 aumentó sostenidamente entre 24 y 40 m. A partir de 32 m y hasta la zona de swash, dicho estrato tuvo la mayor abundancia y exhibió el mayor valor ($9691.2 \pm 1472.3 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-3}$ a 60 m) entre estratos de profundidad para la playa. La

abundancia de los estratos más profundos fue mayor en la zona media de la playa y se redujo sensiblemente hacia ambos extremos de la misma (Figura 5B).

La zona central de la playa (20 a 48 m) presentó la mayor biomasa para los cuatro estratos de profundidad, mientras que, hacia los extremos superior e inferior, los registros de biomasa disminuyeron en todos ellos (Figura 5C), concordando con la tendencia general para los valores medios por estación descrita anteriormente (ver Figura 4C). Para la biomasa, contrariamente a lo observado para la riqueza y abundancia, el aporte e importancia relativa de los diferentes estratos de profundidad se alternó dependiendo del nivel de la playa considerado. Entre los 40 y 48 m desde la duna (cercano al límite superior del swash) el aporte relativo de los estratos más profundos a la biomasa total fue aproximadamente un 98%, mientras que en otras zonas de la playa dicho aporte fue exiguo. La biomasa en el estrato de profundidad E20 mostró un fuerte aumento entre los 44 y 48 m y registró el máximo valor para toda la playa ($9332 \pm 2649 \text{ g}\cdot\text{m}^{-3}$) en 44 m. De igual forma, la biomasa en E15 aumentó considerablemente entre los 36 y 48 m, con un máximo a 44 m ($3116 \pm 1703 \text{ g}\cdot\text{m}^{-3}$). El estrato E10, cuyo máximo registro se constató a 32 m ($167 \pm 39 \text{ g}\cdot\text{m}^{-3}$), presentó valores de biomasa sensiblemente superiores a los demás estratos de profundidad entre los 12 y 28 m, decayendo luego su importancia relativa hasta llegar a la zona de swash. El estrato más somero (E5) registró su valor máximo ($282 \pm 144 \text{ g}\cdot\text{m}^{-3}$) a 32 m; y si bien sus registros de biomasa descendieron moderadamente hacia el extremo inferior de la playa, dió cuenta de alrededor del 78% de la biomasa en la zona de swash y próximo a ésta y del 100% conjuntamente con E10.

El comportamiento a lo largo del eje transversal de la playa del tamaño de cuerpo de crustáceos (Figura 6A) y poliquetos (Figura 6B) se evaluó promediando los valores por estación de cada transecto separadamente, teniendo en cuenta sólo estaciones de muestreo que registraron al menos un individuo. El tamaño corporal de crustáceos descendió exponencial y significativamente en el eje duna-mar y registró su valor máximo ($0.035 \pm 0.004 \text{ g}\cdot\text{ind}^{-1}$) en el supralitoral, a 16 m de la duna (Figura 6A). El comportamiento del tamaño de cuerpo de los poliquetos siguió una tendencia lineal y disminuyó significativamente desde la zona superior de la playa hacia la zona de swash; el mayor tamaño ($0.024 \pm 0.004 \text{ g}\cdot\text{ind}^{-1}$) para este taxón se registró a 28 m desde la base de la duna (Figura 6B).

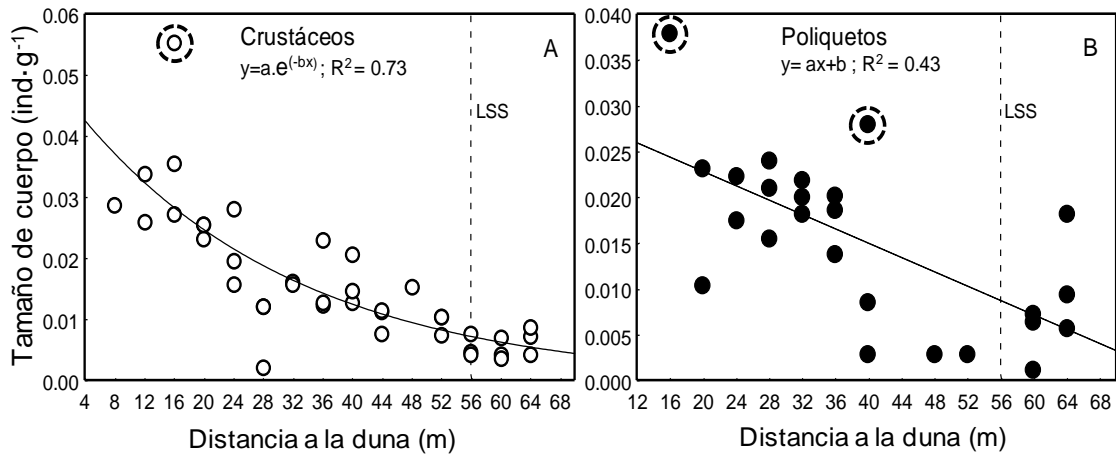


FIGURA 6. Distribución del tamaño corporal individual de A) crustáceos (○; n=38) y B) poliquetos (●; n=23) en el eje duna-mar. Valores promedio por estación para cada transecto. Se tuvo en cuenta estaciones de muestreo que registraron al menos un individuo. Todos los parámetros y modelos fueron altamente significativos ($p < 0.001$). Los círculos representan outliers que no fueron incluidos en la modelación. LSS; límite superior del swash. Nótese las diferentes escalas en el eje Y en cada caso.

La riqueza media de especies descendió exponencialmente con la profundidad (Tabla 6 y Figura 7A) y exhibió su máximo en E5 con un valor medio de 1.7 ± 0.2 especies, que difirió significativamente con los registrados en los dos estratos de mayor profundidad (Tukey HSD: $p < 0.05$). De igual manera, E10, que no reflejó diferencias significativas con E5, presentó una riqueza de 1.2 ± 0.2 especies que se diferenció significativamente (Tukey HSD: $p < 0.05$) de la registrada en E15 (0.4 ± 0.1 especies) y E20 (0.3 ± 0.1 especies).

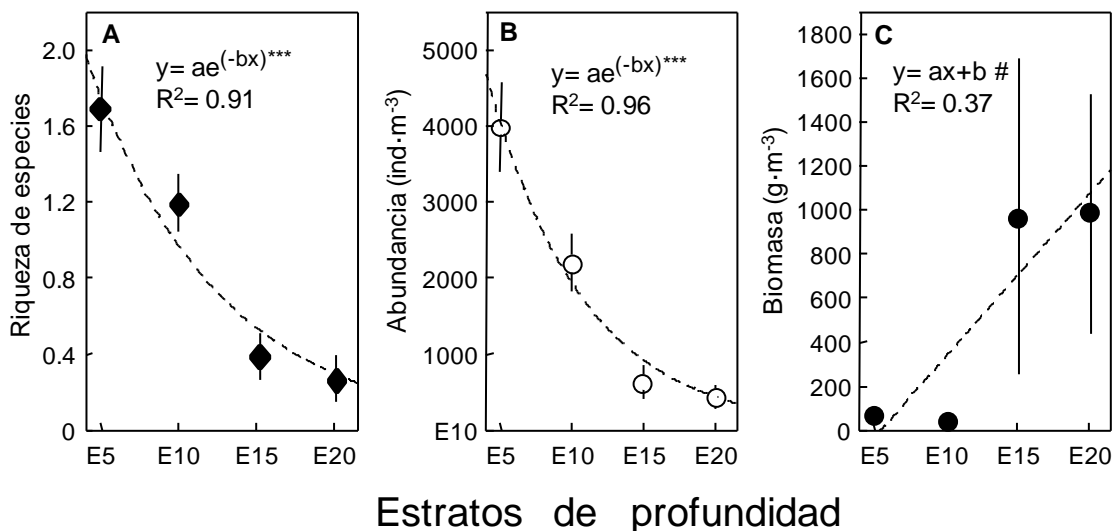


FIGURA 7. Valores medios (\pm error estándar) de los descriptores comunitarios en Barra del Chuy por estrato de profundidad: A) riqueza de especies; B) abundancia; y C) biomasa. Las líneas punteadas indican el modelo ($n = 12$ en cada caso), que mejor explicó la variación en profundidad de los descriptores biológicos (***: $p < 0.01$, #: no significativo).

La abundancia mostró una tendencia exponencial decreciente con el aumento de la profundidad (Tabla 6). Mientras que los valores de abundancia (Figura 7B) de E5 ($3975 \pm 587 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-3}$) y de E10 ($2198 \pm 378 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-3}$) no variaron significativamente entre sí, ambos presentaron diferencias significativas con los dos estratos más profundos (Tukey HSD: $p < 0.05$). Los estratos E20 ($425 \pm 156 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-3}$) y E15 ($636 \pm 227 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-3}$) no evidenciaron diferencias significativas entre sí.

La biomasa mostró una tendencia inversa a la riqueza y abundancia (Tabla 6 y Figura 7C) y aumentó con la profundidad. El estrato inferior E20 presentó la mayor biomasa ($990 \pm 543 \text{ g}\cdot\text{m}^{-3}$), la cual fue significativamente mayor que la registrada en los estratos más someros. La biomasa estimada en E15 ($967 \pm 710 \text{ g}\cdot\text{m}^{-3}$) fue marginalmente superior a la observada en E10 (Tukey HSD: $p > 0.05$) y significativamente superior a la estimada para E5 (Tukey HSD: $p < 0.05$). Los estratos superficiales no variaron significativamente entre sí y presentaron valores medios de $72 \pm 15 \text{ g}\cdot\text{m}^{-3}$ (E5) y $40 \pm 8 \text{ g}\cdot\text{m}^{-3}$ (E10).

Tabla 6. Parámetros estimados y estadísticos asociados de los modelos que mejor explicaron la relación entre los descriptores biológicos y la profundidad en Barra del Chuy. EE = Error Estándar; n = 12 datos en cada caso. *** $p < 0.01$; * $p < 0.05$; # no significativo

Descriptor biológico	Modelo	a (EE)	b (EE)	R ²
Riqueza de especies	$y = ae^{-bx}$ ***	3.16 (0.37)***	0.12 (0.02)***	0.91
Abundancia	$y = ae^{-bx}$ ***	8489.4 (813.3)***	0.15 (0.01)***	0.96
Biomasa	$y = ax + b$ *	73.6 (30.7)*	-402.5 (420.1)#	0.37

El tamaño corporal individual mostró una significativa segregación espacial en profundidad, cuando se examinó tanto a nivel comunitario como taxonómico. El tamaño corporal individual global (i.e. considerando todos los taxones) (Figura 8A), de crustáceos (Figura 8B) y de moluscos (Figura 8C) aumentó de forma exponencial y significativa con la profundidad (Tabla 7). Por el contrario, los poliquetos mostraron una disminución significativa con la profundidad y un máximo en estratos intermedios (Figura 8D), y dicha tendencia fue ajustada por una ecuación cuadrática (Tabla 7).

El tamaño de cuerpo total en E20 ($3.906 \pm 0.292 \text{ g}\cdot\text{ind}^{-1}$) y E15 (1.379 ± 0.330

$\text{g}\cdot\text{ind}^{-1}$) fue mayor en dos órdenes de magnitud al registrado para E5 (0.011 ± 0.001 $\text{g}\cdot\text{ind}^{-1}$) y E10 (0.017 ± 0.001 $\text{g}\cdot\text{ind}^{-1}$).

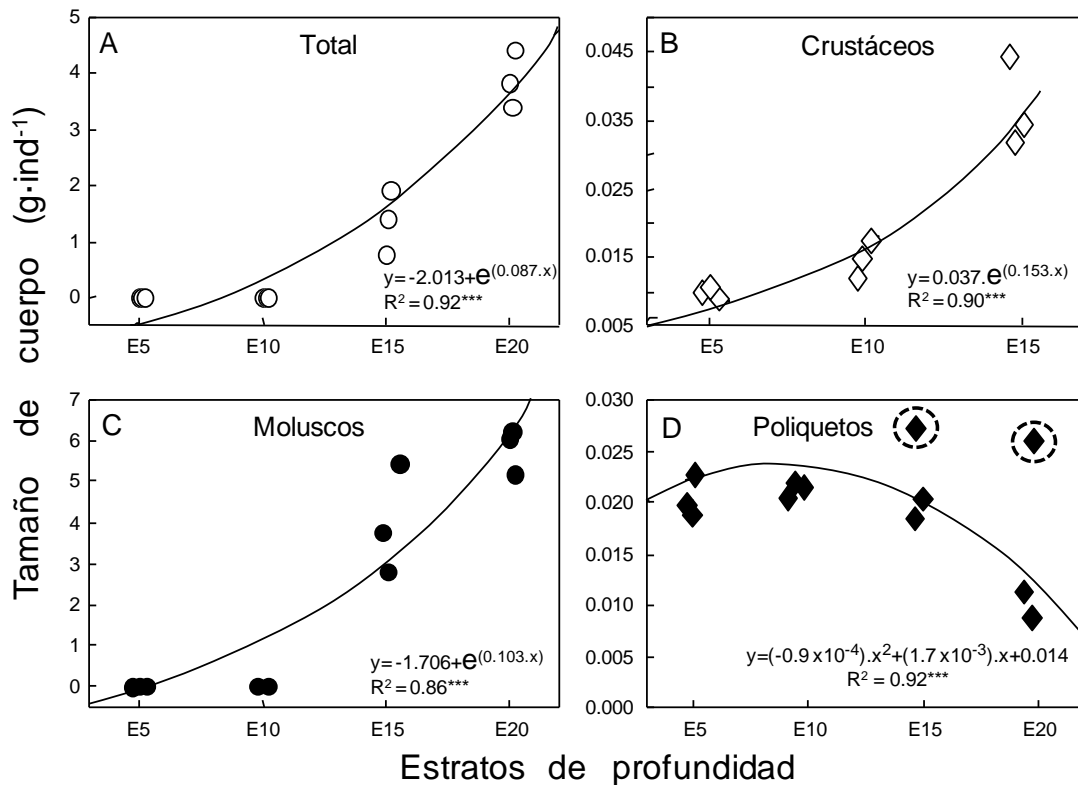


FIGURA 8. Distribución del tamaño corporal individual por estrato de profundidad en Barra del Chuy: A) total (considerando todos los taxones), $n = 12$; B) crustáceos, $n = 9$ (no se registraron individuos en E20); C) moluscos (*M. mactroides* exclusivamente), $n = 11$ y D) poliquetos, $n = 10$. Las líneas indican el modelo que mejor explicó la variación en profundidad del tamaño de cuerpo (***: $p < 0.01$). Los círculos representan outliers que no fueron incluidos en la modelación. Nótese las diferentes escalas en el eje Y en cada caso.

Tabla 7. Parámetros estimados y estadísticos asociados de los modelos lineales y no lineales que mejor explicaron ($p < 0.01$) la relación entre el tamaño corporal individual ($\text{g}\cdot\text{ind}^{-1}$) y la profundidad en Barra del Chuy. EE = Error Estándar; *** : $p < 0.01$; ** : $p < 0.01$; * : $p < 0.05$

Tamaño corporal	Modelo	a (EE)	b (EE)	c (EE)	R ²	n
Total	$y = a + e^{(bx)}$	-2.013(0.236)***	0.087(0.004)***	-----	0.92	12
Crustáceos	$y = ae^{(bx)}$	0.037(0.001)*	0.153(0.024)***	-----	0.90	9
Moluscos	$y = a + e^{(bx)}$	-1.706(0.494)**	0.103(0.005)***	-----	0.86	11
Poliquetos	$y = a + bx + cx^2$	0.014(0.003)***	$1.7 \times 10^{-3}(5 \times 10^{-4})^{**}$	$9 \times 10^{-5}(1 \times 10^{-5})^{***}$	0.92	10

De los factores físicos considerados, la humectación y la temperatura del sedimento fueron los que mostraron, por sí solos o conjuntamente, una mayor y más consistente correlación con las variables biológicas analizadas (Tabla 8).

Tabla 8. Coeficientes de correlación que mejor explicaron la asociación entre variables físicas y biológicas por estrato de profundidad, usando el procedimiento BIOENV, mediante el cual se compararon matrices de similitud por el coeficiente de correlación por rangos de Spearman (Rho). $p = 0.01$ en todos los casos.

	Variables Biológicas	Variables Físicas	Rho
E5	Abundancia	Humedad	0.715
	Biomasa	Humedad	0.703
E10	Abundancia	Temperatura-Humedad	0.722
	Biomasa	Temperatura-Humedad	0.674
E15	Abundancia	Temperatura-Grano	0.548
	Biomasa	Temperatura-Grano	0.489
E20	Abundancia	Temperatura	0.385
	Biomasa	Temperatura	0.394

La abundancia y biomasa exhibieron un comportamiento similar en profundidad respecto a su asociación con los factores físicos, correlacionándose en similar grado con idénticas variables físicas en cada estrato de profundidad (Tabla 8). El grado de correlación de los factores bióticos con los abióticos tendió a disminuir con la profundidad; los dos estratos superficiales (E5 y E10) mostraron una mayor correlación físico-biológica, mientras que en E15 esa asociación fue menor y el estrato más profundo exhibió una moderada correlación entre ambos tipos de variables. En el estrato más superficial, E5, la abundancia ($Rho = 0.715$, $p=0.01$) y la biomasa ($Rho = 0.703$, $p=0.01$) mostraron una fuerte correlación con la humectación del sedimento (Tabla 8). En E10 ambas variables también estuvieron fuertemente correlacionadas con la humectación del sedimento en conjunción con la temperatura (abundancia, $Rho = 0.722$, $p=0.01$; biomasa $Rho = 0.674$, $p=0.01$). La temperatura, junto al tamaño de grano, en E15, se correlacionaron con la abundancia ($Rho = 0.548$, $p=0.01$) y la biomasa ($Rho = 0.489$, $p=0.01$), mientras que en E20 se correlacionaron moderadamente con la temperatura (abundancia, $Rho = 0.385$, $p=0.01$; biomasa $Rho = 0.394$, $p=0.01$) (Tabla 8).

Todos los estratos de profundidad presentaron bajos valores de similitud promedio y una alta disimilitud promedio cuando se evaluaron en relación a la abundancia (Tabla 9A) y biomasa (Tabla 9B). Tanto en términos de biomasa (4.1%) como de abundancia (5.8%), E20 fue el estrato de profundidad que presentó los valores más bajos de similitud promedio, a la vez que exhibió siempre valores mayores a 90% de disimilitud con los restantes estratos. Por el contrario, E10 presentó la similitud promedio más alta en biomasa (36.5%) y abundancia (34.0%) y, para ambos casos, presentó la menor disimilitud promedio cuando se contrastó con E5.

Tabla 9. Porcentajes de contribución, en abundancia y biomasa, de las especies a los promedios de similitud dentro de estratos de profundidad (especies tipificantes >10%) y a los promedios de disimilitud entre estratos de profundidad (especies discriminantes >5%), determinados mediante la rutina SIMPER, basada en matrices de similitud de Bray Curtis.

A) ABUNDANCIA						
Especies tipificantes	E5	E10	E15	E20		
<i>Excirrolana armata</i>	63.6	69.6	33.3			
<i>Phoxocephalopsis spp</i>	24.2	18.1				
<i>Euzonus furciferus</i>			44.3	83.5		
<i>Mesodesma mactroides</i>			22.4	16.5		
Similitud Promedio	32.0	34.0	9.0	5.8		
Especies discriminantes	E5 vs. E10	E5 vs. E15	E5 vs. E20	E10 vs. E15	E10 vs. E20	E15 vs. E20
<i>Excirrolana armata</i>	30.9	38.4	38.4	36.4	37.2	19.4
<i>Phoxocephalopsis spp.</i>	24.2	19.3	18.9	17.7	17.3	
<i>Euzonus furciferus</i>	18.7	18.3	17.5	21.2	20.0	41.0
<i>Mesodesma mactroides</i>		13.3	11.	11.1	8.9	19.1
<i>Atlantorchestoidea brasiliensis</i>		6.0	6.3	9.1	9.3	
Disimilitud Promedio	65.7	88.3	95.9	87.4	95.7	92.6
B) BIOMASA						
Especies tipificantes	E5	E10	E15	E20		
<i>Excirrolana armata</i>	72.5	75.6	16.8			
<i>Phoxocephalopsis spp</i>	15.9	13.5				
<i>Euzonus furciferus</i>			52.8	69.5		
<i>Mesodesma mactroides</i>			30.4	30.5		
Similitud Promedio	31.6	36.5	7.1	4.1		
Especies discriminantes	E5 vs. E10	E5 vs. E15	E5 vs. E20	E10 vs. E15	E10 vs. E20	E15 vs. E20
<i>Excirrolana armata</i>	35.8	38.5	41.9	38.2	41.7	14.0
<i>Phoxocephalopsis spp.</i>	17.1	11.8	12.2	12.6	13.5	
<i>Euzonus furciferus</i>	20.7	17.9	16.0	21.1	19.3	38.2
<i>Mesodesma mactroides</i>	6.6	17.8	14.3	17.0	12.9	41.5
<i>Atlantorchestoidea brasiliensis</i>	10.0	5.4	6.2	8.0	8.8	
Disimilitud Promedio	65.1	90.4	97.2	89.5	97.1	93.1

E. armata dominó ampliamente en abundancia y biomasa los dos estratos superficiales, contribuyendo respectivamente con 63.6% y 72.5% a la similitud de E5 y con 69.6% y 75.6%, también respectivamente, a la similitud de E10. Asimismo, *E. armata* fue la especie que mejor discriminó entre estratos de profundidad, considerando ambos descriptores biológicos, excepto para E20 vs E15. En este caso, la almeja amarilla *M. mactroides* fue la especie que mejor discriminó en términos de biomasa, mientras que *E. furciferus* fue la mejor especie discriminante en términos de abundancia. *E. furciferus* también tipificó los dos estratos más profundos cuando se consideró tanto la abundancia (E15 = 44.3%; E20 = 83.5%) como la biomasa (E15 = 52.8%; E20 = 69.5%).

La contribución de *E. armata* a la similitud y disimilitud dentro y entre estratos fue consistente (i.e. no solo contribuyó a tipificar y discriminar estratos, sino que lo hizo en un alto número de muestras) a lo largo del eje transversal de la playa, debido al amplio rango de distribución que mostró esta especie en el eje duna-mar. Por el contrario, los aportes de *E. furciferus* y *M. mactroides* en este aspecto estuvieron limitados a la acotada distribución transversal que presentaron ambas especies, restringidas fundamentalmente a la zona intermareal.

4. DISCUSIÓN

4.1. Variables físicas

La temperatura del sedimento fue la única variable física que presentó diferencias significativas en profundidad a lo largo del eje duna-mar y que, simultáneamente, disminuyó consistentemente a lo largo de este eje. Por el contrario, el contenido de materia orgánica y de humedad del sedimento, así como el tamaño de grano, aumentaron hacia el mar, aunque no presentaron diferencias significativas entre estratos de profundidad en el eje transversal de la playa.

La temperatura del sedimento descendió lineal y significativamente desde la duna hacia el mar. En las zonas relativamente cercanas a la duna, la temperatura del sedimento es mayor que en el resto de la playa, debido al efecto de la radiación solar al que está expuesto el sedimento, y que no puede ser atenuado por el bajo contenido de humedad que posee esta zona (Defeo et al. 1997, McLachlan & Brown 2006). Por el contrario, como consecuencia del aumento del contenido de humedad en el sedimento hacia niveles inferiores de la playa, los efectos de la radiación solar sobre la temperatura disminuyen progresivamente hasta que finalmente, en la zona de swash, la temperatura del sedimento se iguala con la temperatura del agua de mar. Este efecto homogeneizador del agua explicaría también que la variabilidad transversal descienda consistentemente desde la duna hacia el mar, a medida que aumenta la humectación del sedimento. En este contexto, la influencia de la radiación solar y su interacción con el grado de humectación del sedimento, explicarían el marcado gradiente vertical de temperatura, con temperaturas consistentemente menores a mayor profundidad (i.e., de E5 a E20) a lo largo de todo el eje duna-mar. En estratos superficiales, la mayor incidencia de la radiación solar explicaría las mayores temperaturas en comparación con las capas más profundas y protegidas del sedimento que, por lo tanto, estarían menos expuestas a la evaporación, perdiendo calor más lentamente. La excepción la representa la zona de swash, debido al efecto homogeneizador de la humectación antes mencionado.

La humectación del sedimento aumentó desde la duna hacia el mar, llegando a una asíntota en niveles medios e inferiores de la playa. Este modelo asintótico (ver Fig. 2A) ha sido documentado en trabajos previos (Defeo et al. 1997). El sedimento se saturó con un contenido de agua de ca. 16% de su masa total, a partir de unos 20 m de distancia del límite superior del swash, hecho atribuible a la acción de mareas eólicas

precedentes en el tiempo, y en menor grado a la niebla marina generada por la acción del viento (McGwynne & McLachlan 1992, McLachlan & Brown 2006) y a la menor profundidad a la que se encuentra la napa (Lercari com. pers.). Por otro lado, las características benignas del swash, con largos períodos, flujo laminar y baja turbulencia sobre la superficie de la playa, mantienen la mayoría de la playa saturada de agua debido al lento drenaje. Si bien se observó un gradiente continuo en la humectación, a grandes rasgos pudieron percibirse tres zonas : 1) una con muy bajo contenido de humedad, cercana a las duna; 2) una zona con un incremento progresivo y marcado de la humectación, debido a una creciente exposición a la dinámica de la marea y a la niebla marina en zonas medias de la playa; y 3) una zona de saturación, que ocurrió a partir de 24 m de distancia al swash en dirección hacia el mar. Estas tendencias transversales en la humectación del sustrato generarían a su vez variaciones espaciales en la zonación macrofaunística, lo cual ha llevado a la generación de uno de los esquemas de zonación más importantes en estos ecosistemas (Salvat 1964).

El contenido de materia orgánica del sedimento aumentó en forma lineal y significativa hacia el mar, reflejando un aumento en esta dirección del depósito de materia orgánica causado por la acción del oleaje y las mareas, así como de la influencia de los procesos biológicos que rigen las tramas tróficas de diverso origen hacia la zona húmeda, donde aumenta la riqueza y abundancia macrofaunística (McLachlan & Brown 2006, Lercari et al. 2010).

El tamaño de grano aumentó hacia ambos extremos de la playa, y de forma más drástica hacia la zona de swash. Este mismo patrón fue encontrado a nivel mundial (McLachlan & Brown 2006), así como para playas uruguayas, incluyendo Barra del Chuy (Defeo et al. 1992, 1997). La constante acción de las olas ocasiona que las partículas más gruesas predominen en la zona de rompiente, mientras que las partículas más finas quedan suspendidas en el agua y son depositadas en zonas más alejadas de la influencia mecánica de las olas (McLachlan & Brown 2006). Asimismo, una vez que el sedimento fino se seca, el viento las transporta hacia niveles superiores de la playa. Al mismo tiempo, la zona cercana a las duna actúa como depósito de granos relativamente gruesos durante tormentas o marejadas importantes, siendo más dificultosa su posterior remoción por acción del viento.

4.2. Variables biológicas y el rol del ambiente

Si bien los patrones generales de distribución de la comunidad macrofaunística encontrados para el eje transversal de la playa Barra del Chuy, han sido documentados en trabajos anteriores (Defeo et al. 1992, Brazeiro & Defeo 1996, Jaramillo et al. 1993, de Ruyck & Hacking 1996, Giménez & Yanicelli 1997, 2000), este estudio fusiona una nueva dimensión (vertical) cuantificando la combinación de la distribución transversal y vertical de la comunidad. En este trabajo se rechaza la hipótesis nula de ausencia de patrones diferenciales verticales en la distribución de la fauna en el eje transversal de la playa.

La significativa partición vertical del espacio cuantificada en este trabajo, sugiere fuertemente que la distribución en profundidad de la fauna no ocurre al azar. Por el contrario, los patrones observados sugieren que, también a esta escala y en esta dimensión, podrían estar operando procesos y mecanismos físico-biológicos en la estructuración de la comunidad. Esto concuerda con lo propuesto a nivel de microescala espacial por Defeo & McLachlan (2005), quienes sugieren que en playas disipativas la composición de la comunidad puede ser afectada por los sutiles gradientes ambientales, las altas densidades, a la vez que por interacciones intra e interespecíficas y conductas específicas que ocurren a nivel de esta fina escala espacial.

Tanto las condiciones del sedimento (compactación, tamaño de grano (Botto & Iribarne 2000, Nel et al. 2001)) como el tamaño de los organismos (McLachlan et al. 1995, Defeo et al. 2001, Dugan et al. 2000a) y la temperatura asociada con funciones fisiológicas (Donn & Els 1990, Eshky et al. 1995) determinan la capacidad de enterramiento. Ésta se considera como una estrategia fundamental para evitar el riesgo de desecación (McLachlan et al. 1995 y referencias contenidas en éste), limitar o evitar la potencial competencia inter e intraespecífica (Croker & Hatfield 1980), y la depredación (Haddon et al. 1987, Smith et al. 1999). Las condiciones extremas (o subóptimas) de tolerancia para la fauna, incluyendo altas temperaturas, pobre humectación del sedimento y mayor tamaño de grano que aumentan el riesgo de desecación (Fanini et al. 2009), unido a la escasa disponibilidad y variabilidad de recursos y materia orgánica que limita la cantidad de alimento disponible (Lercari & Defeo 2006), explicarían los bajos valores de riqueza, abundancia y biomasa que presentó la comunidad macrofaunística en la zona cercana a la duna. Esta zona está

generalmente ocupada por crustáceos supralitorales e insectos en playas disipativas (Defeo & McLachlan 2011).

En el litoral, aumentó gradualmente la disponibilidad de materia orgánica y los factores de estrés ambiental se atenuaron transversalmente, al aumentar la humectación y descender la temperatura. Estos efectos se propagan simultáneamente en profundidad, también en forma progresiva, posibilitando condiciones ambientales mínimas que permiten la paulatina ocurrencia de organismos en ambas dimensiones (i.e. transversal/vertical). La distribución vertical de los organismos, y por ende la abundancia, riqueza y biomasa de la comunidad, estuvieron restringidas a los 10 cm superiores del sedimento, probablemente debido al grueso tamaño de grano presente en esta zona litoral y que limita la capacidad de enterramiento (dependiente del tamaño corporal) de las especies e individuos que ocurrieron en este nivel de la playa. La fauna estuvo mayormente representada por crustáceos, cuyo tamaño corporal medio decreció exponencialmente en el eje duna-mar (ver Figura 6A), reflejando probablemente una sucesión de especies en esta dimensión y la variabilidad de tamaño en este taxón. En el eje vertical, el tamaño corporal promedio de crustáceos aumentó exponencialmente con la profundidad. Este marcado patrón de segregación por tamaño indicaría la posible preferencia de los individuos y especies más grandes y competitivamente dominantes por estratos más profundos. Esto estaría posiblemente ligado no solo a la mayor capacidad de enterramiento de los organismos de mayor talla, sino también a factores como la ocupación preferencial del espacio en procura de evitar tanto la depredación como el estrés físico (Haddon et al. 1987, Smith et al. 1999), interacciones competitivas, como ya han reportado investigaciones anteriores mediante resultados de campo y laboratorio (de Álava & Defeo 1991, Defeo et al. 1997), así como la ocurrencia de interferencias negativas durante el enterramiento que acontecerían frecuentemente a pequeñas escalas espaciales y representarían un mecanismo esperable de competencia interespecífica en estos ecosistemas (Dugan et al. 2004). Según Defeo & McLachlan (2005), las interacciones biológicas juegan un rol importante en la estructuración de las comunidades en playas disipativas.

La abundancia, biomasa y el número de especies se incrementó en la zona media de la playa y en el intermareal. Las condiciones físicas menos severas, junto a la mayor disponibilidad de hábitat y alimento, posibilitarían la persistencia y coexistencia de poblaciones (Celentano & Defeo 2006, Delgado & Defeo 2007, Lozoya et al. 2010,

Celentano et al. 2010). El sedimento se saturó con la humectación, previniendo la desecación y disminuyendo la temperatura. El menor tamaño de grano en estas zonas y el lento drenaje en el intermareal posibilitarían un tiempo relativamente largo de filtrado y representarían condiciones ambientales favorables para el asentamiento de diversas especies con variadas estrategias de alimentación. Dichas estrategias están representadas por: 1) filtradores, que requieren que la zona en la que se encuentran esté sumergida (McLachlan & Brown 2006) para poder alimentarse; 2) carroñeros, para los cuales el aumento del contenido de materia orgánica como fuente alimenticia probablemente regule su distribución (McLachlan & Brown 2006, Rodil et al. 2008, Lozoya et al. 2010, Defeo & McLachlan 2011); y 3) depositívoros, que son más prevalentes en sitios con granos más finos y alto contenido de materia orgánica. Por otra parte, la estructura comunitaria puede estar vinculada estrechamente a los depósitos de resaca (Griffiths & Stenton-Dozey 1981, Griffiths et al. 1983, McLachlan 1985, Colombini & Chelazzi 2003, Dugan et al. 2003, de la Huz et al. 2005), ya que éstos representan una fuente de alimentos y un microhábitat de refugio contra la desecación (Colombini & Chelazzi, 2003). Bajo estas condiciones, crustáceos (omnívoros), poliquetos (depositívoros) y moluscos (filtradores) mostraron su máxima abundancia y biomasa en esta zona, donde todos los estratos de profundidad mostraron un aumento marcado de los registros de abundancia, biomasa y riqueza.

Los moluscos, casi exclusivamente representados por la almeja amarilla *M. mactroides* (filtrador), presentaron mayor abundancia, biomasa y tamaño de cuerpo en el centro de la zona intermareal (12 m del límite superior de swash) y disminuyeron abruptamente desde el centro de esta distribución hacia ambos extremos de la playa, lo que define a la especie como un integrante típico de la zona intermareal (Defeo et al. 1986, Defeo 1993), donde dominó en términos de biomasa. Este patrón de distribución podría dar cuenta, de acuerdo a Defeo & McLachlan (2005), de un desplazamiento de los individuos de menor tamaño (reclutas) por parte de los competidores intraespecíficos (más grandes y dominantes) hacia condiciones subóptimas en uno o ambos extremos del rango de la distribución transversal de la especie. Éstos, bajo condiciones ambientales óptimas, ocuparían el centro del rango de distribución (o alguno de sus extremos). Esta tendencia se mantendría para el caso de interacciones interespecíficas (Defeo & McLachlan 2005). La prevalencia de interacciones biológicas por sobre las físicas como estructuradoras de la comunidad ocurrirían en playas

disipativas bajo condiciones ambientales favorables y de alta densidad (Defeo & McLachlan 2005) lo que explicaría, en parte, la segregación en el eje transversal de la abundancia máxima entre estratos dentro de esta zona, así como también las bruscas caídas de abundancia en los dos niveles superficiales. Dugan et al. (2004) demostraron para dos especies intermareales (*Mesodesma donacium* y *Emerita analoga*) que, a pequeña escala espacial, las zonas de mayor densidad de cada especie estuvieron notoriamente separadas y que el solapamiento espacial decreció significativamente con el aumento de la densidad, sugiriendo interacciones denso-dependientes. Suplementariamente, encontraron que en presencia de *M. donacium* (a diferentes densidades experimentales) *E. analoga* disminuyó significativamente su velocidad de enterramiento, a la vez que desplazó a las almejas de menor talla durante esta actividad, sugiriendo dos mecanismos posibles de interferencia directa con potenciales efectos negativos (Dugan et al. 2004).

La almeja amarilla *M. mactroides* fue la especie de mayor talla promedio y la única de gran tamaño corporal registrada. Los registros notablemente superiores de biomasa en E15 y E20 en el intermareal, comparados con E5 y E10, se debieron principalmente a la presencia dominante de *M. mactroides*. Dicha especie, que salvo excepciones (*E. furciferus*) fue la única capaz de enterrarse profundamente, presenta una capacidad diferencial de enterramiento en función de la talla de los individuos (Defeo et al. 1986; Defeo, 1993). Evidencia adicional ha sido aportada recientemente en este aspecto por un estudio que cuantificó la combinación de la distribución transversal y vertical de *M. mactroides* en Barra del Chuy (Maneiro 2015): En dicha investigación se reporta un patrón de enterramiento diferencial de acuerdo a la talla y componentes poblacionales, según el cual los reclutas se distribuyeron en estratos superficiales mientras que los juveniles y particularmente los adultos lo hicieron en los estratos más profundos. Esta gran capacidad de enterramiento representaría una forma de dividir el espacio y los recursos a microescala, tendiente a evitar la competencia intraespecífica (McLachlan et al. 1995) y también constituye un mecanismo dirigido a evitar la depredación por parte de gasterópodos, aves y peces (Lercari et al. 2010, Bergamino et al. 2011).

Los factores físicos se correlacionaron con la biomasa y abundancia fuertemente en E5 (humectación) y E10 (humectación-temperatura) y moderadamente en E15 (temperatura) y E20 (temperatura-grano) a lo largo del eje transversal. Bajo estas

condiciones óptimas y al aumentar la abundancia en ambas dimensiones, se podría esperar que los factores biológicos sean más relevantes en estructurar la comunidad (Defeo & McLachlan 2005, Defeo et al. 2003, 2009, McLachlan & Dorvlo 2005).

Los patrones verticales globales (toda la comunidad incluida) de biomasa y del tamaño corporal individual estuvieron supeditados al significativo aumento exponencial en profundidad del tamaño corporal promedio de moluscos (almeja amarilla *M. mactroides*). Los moluscos presentaron el mayor tamaño corporal y la mayor biomasa individual: sus valores promedios de biomasa y tamaño corporal, por sí solos, superaron en órdenes de magnitud a los del resto de la comunidad en su conjunto, dando cuenta así de las diferencias significativas de biomasa entre estratos de profundidad y del aumento exponencial del tamaño corporal total conforme aumentó la profundidad. Consecuentemente, la significativa segregación vertical del tamaño corporal podría indicar una preferencia de hábitat de especies e individuos de mayor tamaño por estratos profundos del sedimento, como se ha observado en componentes de la fauna de playas arenosas (Defeo et al. 1986, de Alava 1993, Defeo 1993, Jaramillo et al. 1994, McLachlan & Jaramillo 1995, Cardoso & Veloso 2003). En condiciones ambientales óptimas, el enterramiento es una estrategia fundamental en procura de evitar la potencial competencia intra e interespecífica (Croker & Hatfield 1980), el estrés físico y la depredación (Haddon et al. 1987, Smith et al. 1999). En este contexto, los organismos y especies de menor tamaño se verían potencialmente desplazados por los más grandes hacia los estratos más superficiales, a fin de evitar o reducir la competencia inter e intraespecífica, incrementando la abundancia y riqueza de éstos en valores muy por encima de los registrados en los más profundos.

Los poliquetos (depositívoros-suspensívoros) dominaron en términos de biomasa y abundancia la zona intermareal superior, a la vez que en el intermareal y submareal mostraron valores considerablemente bajos. Esto último podría deberse a la fuerte presión a la que están sometidos como consecuencia de la presencia dominante de *M. mactroides* (filtrador) en el intermareal, ya que depositívoros y filtradores consumen básicamente el mismo alimento, diferenciándose solamente en la estrategia que utilizan para obtenerlo (McLachlan & Brown 2006). Otro factor que condicionaría esta distribución estaría dado por la inhibición del enterramiento debido al pequeño tamaño y al alto grado de compactación del sedimento en zonas inferiores de la playa. El tamaño corporal de poliquetos disminuyó desde el intermareal superior, (donde mostró

la mayor abundancia) hacia la zona de swash. Contrariamente al resto de los taxones, su tamaño corporal promedio descendió en forma cuadrática con la profundidad. Esto podría ser una estrategia para evitar la competencia intraespecífica e interespecífica (Croker & Hatfield 1980), dado que, debido a su pequeña talla, podrían ser desplazados por especies más robustas. *E. furciferus* ocurrió en los cuatro estratos de profundidad, exhibiendo un amplio rango vertical. Dominó (i.e. tipificó) en términos de abundancia y biomasa los dos estratos más profundos (E15 y E20), a la vez que fue un buen discriminante entre ellos, aunque no lo hizo consistentemente (ver Clarke & Warwick 1994) debido a su acotado rango transversal.

La fauna en la zona del swash estuvo constituida por especies e individuos de pequeño tamaño. Tanto la riqueza de especies como la abundancia exhibieron una tendencia creciente en el eje vertical hacia esta zona, donde la riqueza de especies alcanzó su máximo. Los dos estratos superiores (E5 y E10) soportaron toda la riqueza, abundancia y biomasa en esta zona. Aunque no se deben descartar preferencias por el ambiente, las características de la fauna, el aumento de la abundancia y las condiciones físicas explicarían que la distribución vertical de los organismos en la zona de swash estuviera restringida a las capas superficiales del sedimento.

El pequeño tamaño de las especies e individuos que ocurrieron en la zona de swash limitaría su enterramiento, ya que esta capacidad está condicionada por el tamaño de los organismos (McLachlan et al. 1995, Defeo et al. 2001, Dugan et al. 2000a). La presencia de los individuos más pequeños en la zona de swash sería, en ocasiones, consecuencia de mecanismos compensatorios intra e interespecíficos (McLachlan et al. 1995, Defeo 1996a, 1996b, Defeo & McLachlan 2005). Por otra parte, mientras los adultos pueden regular su posición sobre la playa mediante una mayor movilidad y adaptaciones conductuales, incluyendo el rápido enterramiento, los individuos más pequeños tienden a permanecer en la zona de swash, cercanos a la superficie y más dependientes del transporte pasivo por medio del oleaje (McLachlan & Young 1982, Defeo et al. 1986, Veloso & Cardoso 1999, Defeo & McLachlan 2005, Maneiro 2015). Por otra parte, la posible interferencia o desplazamiento por otros organismos durante el enterramiento podría inhibir dicha capacidad de enterramiento, exponiendo a la fauna a un mayor número de swashes y a un mayor transporte potencial fuera de su zona óptima desde un punto de vista fisiológico (Dugan et al. 2004). Adicionalmente, bajo las condiciones benignas del swash en playas disipativas, es esperable que puedan ocurrir

animales con un amplio rango de adaptaciones, incluyendo enterradores lentos, como por ejemplo bivalvos (McLachlan et al. 1995).

Conjuntamente con lo anterior, varios factores físicos podrían estar actuando, no excluyentemente, e inhibirían el enterramiento a mayores profundidades, incluyendo: el mayor tamaño de grano (Alexander et al. 1993, Botto & Iribarne 2000, Nel et al. 2001); la muy baja penetrabilidad (mayor compactación) del sedimento (Alexander et al. 1993) debido a su alto contenido de agua; la relativamente baja temperatura en esta zona que afecta las tasas de enterramiento (Ansell 1983, Donn & Els 1990, Eshky et al. 1995); y el hecho de que la resistencia al enterramiento aumentaría con la profundidad (Brown & Trueman 1991).

Los crustáceos (carroñeros-depredadores) fueron el taxón con mayor riqueza y abundancia y mostraron un amplio rango de distribución bajo diversas condiciones ambientales. Ocurrieron desde el supralitoral hasta la zona del swash inclusive y verticalmente su distribución también mostró un amplio rango (dentro de esta escala) que abarcó los 15 cm superficiales de sedimento. La presencia de un exoesqueleto que protege de la abrasión (Defeo & McLachlan 2011), su alta capacidad de enterramiento y la gran movilidad general de estas especies, les permite responder activamente a las variaciones mareales diarias (de Alava & Defeo 1991, Giménez & Yannicelli 1997, Yannicelli et al. 2001). Por otra parte, su estrategia de alimentación les permite explotar un amplio eje de nicho definido por el espacio (Defeo & McLachlan 2011). Específicamente, *Exciorolana armata* (carroñero) mostró un amplio rango de distribución en las dos dimensiones, donde estuvo representada en toda esta distribución (excepto entre 0 m y 8 m desde la duna). *E. armata* tipificó en términos de biomasa y abundancia los dos estratos superficiales y, excepto en E20 vs. E15, también fue la especie que mejor discriminó entre el resto de los estratos de profundidad considerando ambas variables biológicas. Lo anterior resalta el importante rol de la especie en la estructura comunitaria de esta playa.

La mayor concentración global de riqueza y abundancia en E5 y E10 se podría atribuir a la alternancia (i.e. covarianza en profundidad) en la importancia relativa de los factores abióticos y bióticos en la determinación de sus patrones verticales. En la zona supralitoral los patrones de riqueza y abundancia estarían regidos en mayor grado por factores físicos, mientras que en la zona inferior de la playa existiría una mayor incidencia de factores biológicos. En el intermareal, bajo condiciones ambientales más

estables y de alta abundancia, las interacciones biológicas explicarían en gran medida este patrón, como así también los mayores registros de la biomasa global en E15 y E20 y el aumento del tamaño corporal promedio con la profundidad. Respecto a la segregación vertical por tamaño, otros mecanismos biológicos (ya descritos para otras dimensiones) tales como la disponibilidad de alimento y espacio podrían influir también en los patrones verticales. Dichos factores han sido considerados como potenciales recursos limitantes en comunidades de fondos blandos (Wilson 1991, Peterson & Black 1987), con mecanismos competitivos indirectos gobernando las relaciones entre adultos y reclutas. En la escala del cuadrante y a ciertas densidades de adultos, la limitación del espacio disponible propiciaría la ocurrencia de mecanismos compensatorios (Defeo 1996b y referencias contenidas en éste). La selección activa del microhábitat por parte de los adultos podría constituir una evidencia de buenas condiciones de sobrevivencia (Defeo 1996b, Defeo et al. 1986) y podría ocurrir con el fin de evitar la depredación o de procurar concentraciones de alimento (Defeo & McLachlan 2005). McLachlan (1998) y Dugan et al (2004) proveen evidencia adicional del rol de las interacciones competitivas intra e interespecíficas mediante experimentos en los cuales se evaluó el desempeño en el enterramiento de una especie a diferentes densidades. Yu et al. (2002) encontraron que los hábitos alimenticios en cuatro anfípodos sublitorales podrían explicar variaciones en la zonación, ya que cuando la composición de la dieta se solapa, la segregación espacial reduce la competencia por alimento. La segregación por tamaño también indicaría la diferente capacidad de cada componente poblacional para seleccionar un microhábitat favorable y posiblemente constituya un mecanismo evolutivo mediante el cual particionar el espacio y evitar interacciones intraespecíficas por espacio o alimento (Defeo et al. 1986, de Alava 1993, Defeo 1993, Jaramillo et al. 1994, McLachlan & Jaramillo 1995, Cardoso & Veloso 2003, Defeo & McLachlan 2005).

5. Conclusiones y Perspectivas

5.1 Conclusiones

- A) Por primera vez, para un ecosistema de playas arenosas en Uruguay, un estudio a microescala espacial aborda con especial énfasis la variación en profundidad de descriptores físicos y comunitarios a lo largo del eje transversal de la playa. La metodología usada para particionar verticalmente el espacio es un aporte relevante en sí mismo, ya que permite el abordaje de una dimensión prácticamente inexplorada en la ecología de playas arenosas.
- B) Se constató la existencia, a microescala espacial, de patrones significativos de variación vertical en la estructura y composición de la comunidad macrofaunística, así como en la temperatura del sedimento a lo largo de la dimensión transversal.
- C) La mayor abundancia y riqueza de especies se concentró consistentemente en los primeros 10 cm de profundidad a lo largo del eje duna-mar y los respectivos valores globales medios por estrato disminuyeron exponencialmente conforme aumentó la profundidad; el aporte relativo de biomasa de cada estrato varió de acuerdo al nivel de playa considerado mientras que sus valores globales medios por estrato aumentaron con la profundidad. El tamaño corporal promedio; global, de moluscos y crustáceos creció exponencial y significativamente con el aumento de la profundidad, mientras que el de poliquetos presentó valores máximos en estratos intermedios.
- D) Los resultados sugieren que a nivel de microescala, bajo condiciones ambientales óptimas y de alta densidad (e.g., zona intermareal), factores e interacciones biológicas denso-dependientes intra e interespecíficas análogas a las de otras escalas espaciales (e.g., mecanismos compensatorios, interferencias directas entre individuos y, potencialmente, exclusión competitiva), podrían determinar la distribución vertical del macrobentos en la playa Barra del Chuy. Estos mecanismos condicionarían la estructura y composición de la comunidad y surgirían como consecuencia de la limitación del espacio tridimensional óptimo para alimentarse, reproducirse y/o procurar refugio.
- E) La significativa segregación vertical por tamaño detectada en este trabajo sería indicativa de la preferencia, por parte de especies e individuos de mayor tamaño y

competitivamente dominantes, por estratos profundos del sedimento, mediante una selección activa del microhábitat.

- F) En zonas inferiores de la playa habría una mayor incidencia de los mecanismos biológicos, los cuales, actuando en concierto con factores físicos, determinarían la distribución vertical de la macrofauna. En el supralitoral, caracterizado por condiciones de alto estrés físico, la distribución de las especies estaría físicamente controlada.

5.2 Perspectivas

- A) Los patrones hallados e hipótesis implícitas planteadas acerca de posibles mecanismos y factores explicativos, resaltan la necesidad e importancia de conducir estudios complementarios con el objeto de someter a prueba las mismas, dotándolos de mayor solidez estadística al explorar la dimensión vertical a mayor escala temporal y espacial.
- B) Análisis estadísticos de la escala y graduación usados (5 cm) permitirían determinar la eficacia del uso de ésta u otras escalas en la identificación de patrones relevantes, con el fin de perfeccionar los niveles de resolución y optimizar los esfuerzos de recolección y procesamiento de muestras.
- C) Lo anterior, junto a la contrastación de patrones entre playas que abarquen las diferentes categorías del rango morfodinámico, es imprescindible para aportar una visión más abarcativa y holística de los procesos y mecanismos que gobiernan los ecosistemas de playas arenosas.
- D) El estudio de la dimensión vertical aportaría a un mayor conocimiento teórico de los ecosistemas de playas arenosas, a la vez que tendría consecuencias prácticas para su conservación, manejo y uso recreativo o explotación económica. Contribuiría con evidencia adicional acerca de la importancia en la protección de los estratos superficiales del sedimento y las posibles consecuencias que su alteración o trastorno acarrearía para la fauna de estos ecosistemas y de aquellos adyacentes con los cuales mantiene un importante vínculo trófico.

Referencias

- Alexander R, Stanton R, Dodd J (1993) Influence of sediment grain size on the burrowing of bivalves: correlation with distribution and stratigraphic persistence of selected neogene clams. *Palaios* **8**: 289-303
- Ansell A (1983) The biology of the genus *Donax*. En: A McLachlan & Erasmus T (eds) *Sandy beaches as ecosystems*. W. Junk, The Hague, pp 607-653
- Barboza F, Defeo O (2015) Global diversity patterns in sandy beach macrofauna: a biogeographic analysis. *Sci Rep* **5**: 14515
- Bergamino L, Lercari D, Defeo O (2011) Food web structure of sandy beaches: Temporal and spatial variation using stable isotope analysis. *Estuar Coast Shelf Sci* **91**: 536-543
- Blott SJ, Pye K (2001) Gradstat: a grain size distribution and statistics package for the analysis of unconsolidated sediments. *Earth Surf Process Landf* **26**: 1237-1248
- Botto F, Iribarne O (2000) Contrasting effects of two burrowing crabs (*Chasmagnathus granulata* and *Uca uruguayensis*) on sediment composition and transport in estuarine environments. *Estuar Coast Shelf Sci* **51**:141-151
- Brazeiro A (1999) Community patterns in sandy beaches of Chile: richness, composition, distribution and abundance of species. *Rev Chil Hist Nat* **72**: 93-105
- Brazeiro A (2001) The relationship between species richness and morphodynamics in sandy beaches: which are the underlying factors? *Mar Ecol Prog Ser* **224**: 35-44
- Brazeiro A, Defeo O (1996) Macroinfauna zonation in microtidal sandy beaches: is it possible to identify patterns in such variable environments? *Estuar Coast Shelf Sci* **42(4)**: 523-536
- Brown A, McLachlan A (1990) Ecology of sandy shores. Elsevier, Amsterdam, 338 pp
- Brown A, Trueman E (1991) Burrowing of Sandy beaches molluscs in relation to penetrability of the substratum. *J Moll Stud* **57**: 134-136
- Cardoso R, Veloso V (2003) Population dynamics and secondary production of the wedge clam *Donax hanleyanus* (Bivalvia: Donacidae) on a high-energy, subtropical beach of Brazil. *Mar Biol* **142**:153-162
- Celentano E, Defeo O (2006) Habitat harshness and morphodynamics: life history traits of the mole crab *Emerita brasiliensis* in Uruguayan sandy beaches. *Mar Biol* **149**: 1453-1461
- Celentano E, Gutiérrez N, 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. *Mar Ecol Prog Ser* **398**: 193-205
- Clarke K, Warwick R (1994) Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation. Plymouth Marine Laboratory, Natural Environmental Research Council, Plymouth, UK, 144 pp
- Clarke K, Warwick R (2005) PRIMER 6.1.4. Plymouth Marine Laboratory, Natural Environmental Research Council, Plymouth, UK
- Colombini I, Chelazzi L (2003) Influence of marine allochthonous input on sandy beach communities. *Oceanogr Mar Biol Annu Rev* **41**: 115-159
- Croker R, Hatfield E (1980) Space partitioning and interactions in an intertidal sand-burrowing amphipod guild. *Mar Biol* **61**: 79-88
- de Álava A (1993) Interdependencias ecológicas entre dos bivalvos simpátricos en una playa arenosa de la costa atlántica uruguaya. *Tesis de Maestría, CINVESTAV-IPN, Mérida*
- de Álava A, Defeo O (1991) Distributional patterns and population dynamics of *Excirolana armata* (Isopoda: Cirolanidae) in a Uruguayan sandy beach. *Estuar Coast Shelf Sci* **33**:

- de la Huz R, Lastra M, Junoy J, Castellanos C, Vieitez J (2005) Biological impacts of oil pollution and cleaning in the intertidal zone of exposed sandy beaches: Preliminary study of the “Prestige” oil spill. *Estuar Coast Shelf Sci* **65**: 19-29
- de Ruyck A, Hacking N (1996) Community structure on sandy beaches: patterns of richness and zonation in relation to tide range and latitude. *Rev Chil Hist Nat* **69**: 451-467
- Defeo O (1993) The effect of spatial scales in population dynamics and modelling of sedentary fisheries: the yellow clam *Mesodesma mactroides* of a Uruguayan exposed sandy beach. *PhD dissertation, CINVESTAV-IPN, Mérida*
- Defeo O (1996a) Experimental management of an exploited sandy beach bivalve population. *Rev Chil Hist Nat* **69**: 605-614
- Defeo O (1996b) Recruitment variability in Sandy beach macroinfauna: much to learn yet. *Rev Chil Hist Nat* **69**: 615-630
- Defeo O (1998) Testing hypotheses on recruitment, growth and mortality in exploited bivalves: an experimental perspective. *Can Spec Publ Fish Aquat Sci* **125**: 257-264
- Defeo O, de Álava A (1995) Effects of human activities on long-term trends in sandy beach populations: the wedge clam *Donax hanleyanus* in Uruguay. *Mar Ecol Prog Ser* **123**:73-82
- Defeo O, Gómez J (2005) Morphodynamics and habitat safety in sandy beaches: life history adaptations in a supralittoral amphipod. *Mar Ecol Prog Ser* **293**:143-153
- Defeo O, McLachlan A (2005) Patterns, process and regulatory mechanisms in sandy beach macrofauna: a multi-scale analysis. *Mar Ecol Prog Ser* **295**: 1-20
- Defeo O, McLachlan A (2011) Coupling between macrofauna community structure and beach type: a deconstructive meta-analysis. *Mar Ecol Prog Ser* **433**: 29-41
- Defeo O, McLachlan A (2013) Global patterns in sandy beach macrofauna: species richness, abundance, biomass and body size. *Geomorphology* **199**: 106-114.
- Defeo O, Rueda M (2002) Spatial structure, sampling design and abundance estimates in sandy beach macroinfauna: some warnings and new perspectives. *Mar Biol* **140**: 1215-1225
- Defeo O, Brazeiro A, de Alava A, Riestra G (1997) Is sandy beach macroinfauna only physically controlled? Role of substrate and competition in isopods. *Estuar Coast Shelf Sci* **45**: 453-462
- Defeo O, Gómez J, Lercari D (2001) Testing the swash exclusion hypothesis in sandy beach populations: the mole crab *Emerita brasiliensis* in Uruguay. *Mar Ecol Prog Ser* **212**: 159-170
- Defeo O, Jaramillo E, Lyonnet A (1992) Community structure and intertidal zonation of the macroinfauna in the Atlantic coast of Uruguay. *J Coast Res* **8**: 830-839
- Defeo O, Layerle C, Masello A (1986) Spatial and temporal structure of the yellow clam *Mesodesma mactroides* (Deshayes, 1854) in Uruguay. *Medio Ambiente (Chile)* **8**: 48-57
- Defeo O, Lercari D, Gómez J (2003) The role of morphodynamics in structuring sandy beach populations and communities: what should be expected? *J Coast Res (Spec Iss)* **35**: 352-362
- Defeo O, McLachlan A, Schoeman D, Schlacher T, Dugan J, Jones A, Lastra M, Scapini F (2009) Threats to sandy beach ecosystems: A review. *Estuar Coast Shelf Sci* **81**: 1-12
- Degraer S, Volckaert A, Vincx M (2003) Macrobenthic zonation patterns along a morphodynamical continuum of macrotidal, row bar/rip and ultradissipative sandy beaches. *Estuar Coast Shelf Sci* **56**: 459-468

- Delgado E, Defeo O (2007) Tisular and population level responses to habitat harshness in sandy beaches: the reproductive strategy of *Donax hanleyanus*. *Mar Biol* **152**: 919-927
- Dexter D (1983) Community structure of intertidal sandy beaches in New South Wales, Australia. En: A McLachlan & Erasmus T (eds) *Sandy beaches as ecosystems*. W. Junk, The Hague, pp 461-472
- Donn T, Els S (1990) Burrowing times of *Donax serra* from the south and west coasts of south Africa. *Veliger* **33**: 355-358
- Dugan J, Hubbard D, Lastra M (2000a) Burrowing abilities and swash behaviour of three crabs, *Emerita analoga* Stimpson, *Blepharipoda occidentalis* Randall and *Lepidopa californica* Efford (Anomura, Hippoidea), of exposed sandy beaches. *J Exp Mar Biol Ecol* **255**: 229-245
- Dugan J, Hubbard D, Engle J, Martin D, Richards D, Davis G, Lafferty K, Ambrose R (2000b) Macroinfauna communities of exposed sandy beaches on the Southern California mainland and Channel Islands. *Fifth California Islands Symposium. OCS study, MMS 99-0038*: 339-346
- Dugan J, Hubbard D, McCrary M, Pierson M (2003) The response of macrofauna communities and shorebirds to macrophyte wrack subsidies on exposed sandy beaches of southern California. *Estuar Coast Shelf Sci* **58S**: 25-40
- Dugan J, Jaramillo E, Hubbard D, Contreras H, Duarte C (2004) Competitive interactions in macroinfaunal animals of exposed sandy beaches. *Oecologia* **139**: 630-640
- Emery K (1961) A simple method of measuring beach profiles. *Limnol Oceanog* **6**: 90-93
- Eshky A, Atkinson R, Taylor A (1995) Physiological ecology of crabs from Saudi Arabian mangrove. *Mar Ecol Prog Ser* **126**: 83-95
- Fanini L, Defeo O, Do Santos C, Scapini F (2009) Testing the Habitat Safety Hypothesis with behavioural field experiments: amphipod orientation on sandy beaches with contrasting morphodynamics. *Mar Ecol Prog Ser* **392**: 133-141
- Folk R (1980) Petrology of Sedimentary Rocks. *Hemphil Publishing Company, Texas*
- Giménez L, Yannicelli B (1997) Variability of zonation patterns in temperate microtidal Uruguayan beaches with different morphodynamics types. *Ecol Prog Ser* **160**: 197-207
- Giménez L, Yannicelli B (2000) Longshore patterns of distribution of macroinfauna on an Uruguayan sandy beach: an analysis at different spatial scales and of their potential causes. *Mar Ecol Prog Ser* **199**: 111-125
- Griffiths C, Stenton-Dozey J (1981) The fauna and rate of degradation of stranded kelp. *Estuar Coast Shelf Sci* **12**: 645-653
- Griffiths C, Stenton-Dozey J, Koop K (1983) Kelp wrack and energy flow through a sandy beach. En: A McLachlan & Erasmus T (eds) *Sandy beaches as ecosystems*, W. Junk, The Hague, pp 547-556
- Hacking N (1997) Sandy beach macrofauna of eastern Australia: a geographical comparison. *PhD thesis, University of New England, Armidale*
- Haddon M, Wear R, Packer H (1987) Depth and density of burial by the bivalve *Paphies vermicosa* as refuges from predation by the crab *Ovalipes catharus*. *Mar Biol* **94**: 25-30
- Hall M (1983) A spatial approach to the population dynamics of the Manila clam (*Tapes philippinarum*). *PhD thesis, University of Washington, Seattle*
- Jaramillo E, McLachlan A (1993) Community and population responses of the macroinfauna to physical factors over a range of exposed sandy beaches in south-central Chile. *Estuar Coast Shelf Sci* **37**:615-624

- Jaramillo E, McLachlan A, Coetzee P (1993) Intertidal zonation patterns of macroinfauna over a range of exposed sandy beaches in south-central Chile. *Mar Ecol Prog Ser* **101**:105-118
- Jaramillo E, McLachlan A, Dugan J (1995) Total sample area and estimates of species richness in exposed sandy beaches. *Mar Ecol Prog Ser* **119**: 311-314
- Jaramillo E, Pino M, Filún L, González M (1994) Longshore distribution of *Mesodesma donacium* (Bivalvia: Mesodesmatidae) on a sandy beach of the south of Chile. *Veliger* **37**:192-200
- Lastra M, Dugan J, Hubbard D (2002) Burrowing and swash behavior of the Pacific mole crab, *Hippa pacifica* (Anomura, Hippidae) on tropical sandy beaches. *J Crustacean Biol* **22**:53-58
- Lercari D, Bergamino L, Defeo O (2010) Trophic models in sandy beaches with contrasting morphodynamics: Comparing ecosystem structure and biomass flow. *Ecol Model* **221**: 2751-2759
- Lercari D, Defeo O (2006) Large-scale diversity and abundance trends in sandy beach macrofauna along full gradients of salinity and morphodynamics. *Estuar Coast Shelf Sci* **68**: 27-35
- Lercari D, Defeo O (2015) Large-scale dynamics of sandy beach ecosystems in transitional waters of the Southwestern Atlantic Ocean: species turnover, stability and spatial synchrony. *Estuar Coast Shelf Sci* **154**: 184-193
- Lozoya J, Gómez J, Defeo O (2010) Modelling large-scale effects of estuarine and morphodynamic gradients on distribution and abundance of the sandy beach isopod *Excirrolana armata*. *Estuar Coast Shelf Sci* **87**: 472-478
- Maneiro P (2014) Patrones de distribución vertical y transversal de la almeja amarilla *Mesodesma mactroides* en una playa disipativa de Uruguay. *Tesina de Grado, Lic Ciencias Biológicas, Universidad de la República, Uruguay*: pp 30
- McArdle S, McLachlan A (1992) Sandy beach ecology: swash features relevant to the macrofauna. *J Coast Res* **8**: 398-407
- McGwyne L, McLachlan A (1992) Ecology and management of sandy coasts. *Institute for Coastal Research, University of Port Elizabeth, South Africa, Report N° 30*: 1-83
- McLachlan A (1985) The biomass of macro and interstitial fauna on clean and wrack-covered beaches in Western Australia. *Estuar Coast Shelf Sci* **21**: 587-599
- McLachlan A (1990) Dissipative beaches and macrofauna communities on exposed intertidal sands. *J Coast Res* **6**: 57-71
- McLachlan A (1998) Interactions between two species of *Donax* on a high energy beach: an experimental approach. *J Molluscan Stud* **64**:492-495
- McLachlan A (2001) Coastal beach ecosystems. En: Lewin R (ed) *Encyclopedia of Biodiversity*; *Academic Press, New York*, pp 741-751
- McLachlan A, Brown A (2006) The ecology of sandy shores. Elsevier, 2nd Ed. 374 pp
- McLachlan A, Dorvlo A (2005) Global patterns in sandy beach macrobenthic communities. *J Coast Res* **21**: 674-687
- McLachlan A, Young N (1982) Effects of low temperature on the burrowing rates of four sandy beach molluscs. *J Exp Mar Biol Ecol* **65**: 275-284
- McLachlan A, Jaramillo E (1995) Zonation on sandy beaches. *Oceanogr Mar Biol Annu Rev* **33**: 305-335
- McLachlan A, Dugan J, Defeo O, Ansell A, Hubbard D, Jaramillo E, Penchaszadeh P (1996a) Beach clam fisheries. *Oceanogr Mar Biol Annu Rev* **34**:163-232.

- McLachlan A, De Ruyck A, Hacking N (1996b) Community structure on sandy beaches: patterns of richness and zonation in relation to tide range and latitude. *Rev Chil Hist Nat* **69**: 451-467
- McLachlan A, Fisher M, Al-Habsi H, Al-Shukairi S, Al-Habsi A (1998) Ecology on sandy beach in Oman. *J Coast Conserv* **4**: 181-190
- McLachlan A, Jaramillo E, Defeo O, Dugan J, de Ruyck A, Coetzee P (1995) Adaptations of bivalves to different beach types. *J Exp Mar Biol Ecol* **187**: 147-160
- McLachlan A, Jaramillo E, Donn T, Wessels F (1993) Sand beach macrofauna communities: a geographical comparison. *J Coast Res* **15**: 27-38
- McLachlan A, Woodridge T, Dye A (1981) The ecology of sandy beaches in southern Africa. *S Afr J Zool* **16**: 219-231
- Nel P (2001) Physical and biological factors structuring sandy beach macrofauna communities. *PhD dissertation, University of Cape Town, Cape Town*
- Nel R, McLachlan A, Winter D (1999) The effect of sand particle size on the burrowing ability of the beach mysid *Gastrosaccus psammodytes* Tattersall. *Estuar Coast Shelf Sci* **48**:599-604
- Nel R, McLachlan A, Winter D (2001) The effect of grain size on the burrowing of two *Donax* species. *J Exp Mar Biol Ecol* **265**: 219-238
- Orensanz J, Parma A, Hall M (1998) The analysis of concentration and crowding in shellfish research. *Can Spec Publ Fish Aquat Sci* **125**: 143-157
- Peterson C, Black R (1987) Resource depletion by active suspension feeders on tidal flats: influence of local density and tidal elevation. *Limnol Oceanogr* **32**: 143-166
- Rodil I, Cividanes S, Lastra M, López J (2008) Seasonal variability in the vertical distribution of benthic macrofauna and sedimentary organic matter in an estuarine beach (NW Spain). *Estuar Coasts* **31**: 382-395
- Salvat B (1964) Les conditions hydrodynamiques interstitielles des sédiments meubles intertidaux et la répartition verticale de la faune endogée. *CR Acad Sci Paris* **259**: 1576-1579
- Schoeman D, Richardson A (2002) Investigating biotic and abiotic factors affecting recruitment of an intertidal clam on an exposed sandy beach using a generalized additive model. *J Exp Mar Biol Ecol* **276**: 67-81
- Smith T, Ydenberg R, Elnor R (1999) Foraging behaviour of an excavating predator, the red rock crab (*Cancer productus* Randall) on soft-shell clam (*Mya arenaria* L.). *J Exp Mar Biol Ecol* **238**: 185-197
- Soares A (2003) Sandy beach morphodynamics and macrobenthic communities in temperate, subtropical and tropical regions-a macroecological approach. *PhD thesis, University of Port Elizabeth, Port Elizabeth*
- Veloso V, Cardoso R (1999) Population biology of the mole crab *Emerita brasiliensis* (Decapoda: Hippidae) at Urca beach, Brazil. *J Crust Biol* **19**: 147-153
- Wilson W (1991) Competition and predation in marine soft sediment communities. *Annu Rev Ecol Syst* **21**: 221-241
- Yannicelli B, Palacios R, Giménez L (2001) Activity rhythms of two cirrolanid isopods from an exposed microtidal sandy beach in Uruguay. *Mar Biol* **138**: 187-197
- Yu O, Soh H, Suh H (2002) Seasonal zonation patterns of benthic amphipods in a sandy shore surf zone of Korea. *J Crust Biol* **22**: 459-466