

**EFFECTOS DE LA DESCARGA DE AGUA  
DULCE SOBRE *EMERITA BRASILIENSIS*  
(CRUSTACEA) EN PLAYAS ARENOSAS  
DISIPATIVAS**

**Diego LERCARI BERNIER**

**Tesis de Maestría en Biología, Opción Zoología**

**Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas**

**(PEDECIBA)**

**Facultad de Ciencias**

**Universidad de la República**

**Montevideo**

**2000**

Aprobación de la Tesis

**EFFECTOS DE LA DESCARGA DE AGUA  
DULCE SOBRE *EMERITA BRASILIENSIS*  
(CRUSTACEA) EN PLAYAS ARENOSAS  
DISIPATIVAS**

**Orientador:** \_\_\_\_\_

**Dr. Omar Defeo Gorospe**

**Aprobada por:** \_\_\_\_\_

**Dr. Alice Altesor**

\_\_\_\_\_  
**Dr. Néstor Mazzeo**

\_\_\_\_\_  
**Dr. Dimitri Severov**

Montevideo, mayo 24 de 2000

## **AGRADECIMIENTOS**

Deseo agradecer en primer instancia al PEDECIBA por hacer posible esta investigación, y a los miembros del Tribunal, Dr. Dimitri Severov, Dra. Alice Altesor y Dr. Néstor Mazzeo por su lectura crítica e invaluable comentarios en la etapa final de la redacción de mi Tesis.

Agradezco también al CONICYT y al proyecto Fondo Clemente Estable N° 1018 por haberme dado la oportunidad de trabajar sobre muestras y datos tomados en su contexto.

También agradezco a la CSIC por su apoyo para la realización de una pasantía en México de gran significancia para el desarrollo de esta Tesis y al INAPE por brindar su infraestructura de laboratorios.

Les agradezco profundamente la lectura, correcciones y comprensión a mi mujer Diana Szteren y a mi amigo y colega Danilo Calliari.

También fueron invaluable los aportes realizados por todo el grupo de investigación de playas arenosas en UNDECIMAR, Julio Gómez, Enrique Peluffo, Anita de Álava, Patricia Curbelo, Gastón Martínez, Juan Pablo Lozoya, Daniel de Alava, Daniel Carrizo, María José Olivero y en INAPE, Gustavo Riestra, Carmen Mesones, Ana Martínez y Leonardo Ortega. Especialmente le debo mi mas profundo agradecimiento al Dr. Omar Defeo por orientarme en forma humana y sensible durante el desarrollo de esta investigación y por sobre todas las cosas por haberme enseñado en carácter de amigo los primeros pasos en lo que entiendo la auténtica forma de hacer Ciencia.

## **RESUMEN**

### **EFFECTOS DE LA DESCARGA DE AGUA DULCE SOBRE *EMERITA BRASILIENSIS* (CRUSTACEA) EN PLAYAS ARENOSAS DISIPATIVAS**

Las playas arenosas se encuentran entre los ecosistemas costeros mayormente afectados por actividades humanas. Entre éstas, las descargas artificiales de agua dulce han cambiado los regímenes de salinidad, temperatura y nutrientes, degradando los ambientes costeros. Sin embargo, poco se conoce acerca de los efectos de esta clase de disturbio en la fauna de playas arenosas. Se llevó a cabo una investigación anual para evaluar los efectos espaciales de la descarga de un canal artificial (Canal Andreoni) en la abundancia, estructura poblacional y características reproductivas del cangrejo de arena *Emerita brasiliensis* (tatucito). Se observó una marcada variabilidad en la estructura poblacional y abundancia a lo largo de los 22 km de playa arenosa muestreada. Las variaciones espaciales en la abundancia de los diferentes componentes poblacionales (juveniles, machos, hembras y hembras ovígeras) se correlacionaron significativamente con las fluctuaciones en salinidad. La estructura poblacional por sexo y tamaño, el peso individual, la fecundidad y los patrones de madurez sexual de las hembras, también mostraron una respuesta no lineal a la distancia de la descarga del canal. Únicamente la estructura de tamaños de machos no siguió este patrón. En este caso la heterogeneidad espacial potenció la detección de denso-dependencia en los sitios con menor disturbio. Los resultados muestran de forma contundente que las descargas artificiales de agua dulce pueden influenciar significativamente la distribución, abundancia y aspectos de la historia de vida en poblaciones de playas arenosas. Por tanto, futuras investigaciones en estos ecosistemas deberían incluir las actividades humanas como factores determinantes en la variación espacio-temporal de las características poblacionales.

## **ABSTRACT**

### **EFFECTS OF FRESHWATER DISCHARGE IN SANDY BEACH POPULATIONS: THE MOLE CRAB *EMERITA BRASILIENSIS* IN URUGUAY**

Sandy beaches are ecosystems most heavily affected by human activities. Amongst these, freshwater discharges are known to change salinity, temperature and nutrient regimes and degrade nearshore environments; however, the effects of this kind of disturbance on sandy beach fauna have been little studied. This paper analyses the spatial effects of a man-made freshwater canal discharge on the population structure, abundance and reproductive characteristics of the sandy beach mole crab *Emerita brasiliensis*. The mole crab showed a marked longshore variability in population structure and abundance along the 22 km of sandy beach sampled. Abundance of different population components (juveniles, males, females and ovigerous females) significantly decreased towards the canal. Population structure by sex and size, individual weight, fecundity and female maturity patterns at size also displayed a nonlinear response to the distance from the freshwater discharge. Only the size structure of males did not follow this pattern. For males, spatial heterogeneity enhanced the detection of density-dependence at less disturbed sites. The evidence indicate that artificial freshwater discharges could significantly influence the distribution, abundance and life-history traits of the biota of sandy beaches, and that further study of these ecosystems should include human activities as important factors affecting spatial and temporal trends. The need to consider different spatial and temporal scales in order to detect the effect of anthropogenically-driven impacts in sandy beach populations is stressed.

## **INDICE**

INDICE.....	i
LISTA DE FIGURAS.....	ii
LISTA DE TABLAS .....	iii
INTRODUCCION .....	1
MATERIALES Y METODOS .....	6
ZONA DE ESTUDIO .....	6
MUESTREO.....	8
ANALISIS DE LABORATORIO.....	9
ANALISIS DE DATOS .....	10
SALINIDAD Y TEMPERATURA .....	10
ABUNDANCIA.....	11
TALLAS Y PESOS .....	11
FECUNDIDAD .....	12
RESULTADOS .....	14
SALINIDAD Y TEMPERATURA.....	14
ABUNDANCIA.....	15
ESTRUCTURA POBLACIONAL: TALLAS Y PESOS.....	17
FECUNDIDAD, TAMAÑO DE MADUREZ Y POTENCIAL REPRODUCTIVO .....	21
DISCUSION .....	26
ABUNDANCIA Y ESTRUCTURA POBLACIONAL.....	26
FECUNDIDAD, TAMAÑO DE MADUREZ Y POTENCIAL REPRODUCTIVO .....	29
LA IMPORTANCIA DE LAS ESCALAS DE ESPACIO Y TIEMPO.....	31
CONCLUSIONES .....	34
PERSPECTIVAS.....	36
REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS .....	38
ANEXO .....	46

## **LISTA DE FIGURAS**

	Página
1. Ubicación geográfica de la zona de estudio y esquema del diseño de muestreo.....	7
2. Variabilidad de la salinidad media y desvío estándar de la salinidad en función de la distancia al Canal Andreoni.....	15
3. Modelo asintótico relacionando la abundancia total de <i>E. brasiliensis</i> y la distancia de la descarga de agua dulce.....	16
4. Distribuciones de frecuencias de talla de machos y hembras a diferentes distancias de la descarga de agua dulce.....	18
5. Largos modales de machos de <i>E. brasiliensis</i> en función de: a. distancia al Canal Andreoni y b. abundancia total.....	19
6. Modelo asintótico relacionando la distancia desde la descarga de agua dulce y el peso seco individual de hembras de <i>E. brasiliensis</i> .....	20
7. Variabilidad en el porcentaje de hembras ovígeras de <i>E. brasiliensis</i> en función de la distancia de la descarga de agua dulce.....	22
8. Distribuciones de frecuencias de talla de hembras ovígeras de <i>E. brasiliensis</i> a distancias seleccionadas de la descarga de agua dulce.....	23
9. Variabilidad en fecundidad y largo de hembras ovígeras de <i>E. brasiliensis</i> en función de la distancia de la descarga de agua dulce.....	25

## **LISTA DE TABLAS**

1. Parámetros estimados y estadísticos asociados del modelo no lineal, relacionando la abundancia de *E. brasiliensis* y la distancia desde el Canal Andreoni.....16
2. Parámetros de la función de madurez y talla media de madurez  $L_{50\%}$ . Se presentan los tamaños mínimos y máximos de hembras ovígeras.....24

## **INTRODUCCION**

El impacto humano en la zona costera puede tomar varias formas, variando desde gradual a repentino, local a extenso y premeditado a inadvertido (Carter, 1991). Numerosos usos de la zona costera, tales como la urbanización y recreación, así como aquellos relacionados a la producción, tales como industriales, agrícolas y pesqueros, conducen a trastornos directos o indirectos no deseables en el ambiente costero. Entre estas alteraciones resaltan los cambios (mas allá de sus niveles naturales) en las concentraciones de sustancias en el agua, sedimentos u organismos (contaminación *sensu* Clarke, 1992), la erosión costera (alteración morfológica de la línea de costa por remoción de sedimentos) y los efectos directos e indirectos de la pesca sobre la biodiversidad y el hábitat que la alberga. Estas perturbaciones inducidas por el hombre alteran la fauna a diferentes niveles de organización, desde el ecosistémico y comunitario (riqueza específica, diversidad), hasta el poblacional e individual (abundancia, crecimiento, fecundidad, reproducción, mortalidad) (Lubchenco *et al.*, 1995; Defeo & de Alava, 1995; Defeo, 1998).

Entre las numerosas fuentes de impacto humano en las costas, las descargas artificiales de agua dulce y el incremento de las descargas de efluentes urbanos, industriales y agrícolas, han sido identificadas como fuertes modificadores de la calidad ambiental, produciendo la alteración de los regímenes salinos y de nutrientes en ambientes marinos costeros (Hall *et al.*, 1997; Serafi *et al.*, 1997; Irlandi *et al.*, 1997; Carpenter *et al.*, 1998). Los embalses y represas en el continente también afectan los sistemas costeros, modificando el volumen y la distribución de la descarga de agua dulce en el mar (Ardisson & Bourget, 1997). En particular, existe una notoria falta de información sobre las consecuencias de descargas artificiales de

agua dulce en las comunidades y poblaciones faunísticas de playas arenosas marinas. Este efecto es de gran importancia, considerando que la salinidad es uno de los principales factores ambientales que condicionan los procesos fisiológicos y controlan la distribución y abundancia de los organismos estuarinos y marinos. (Kinne, 1971, Davenport, 1979; Defeo *et al.*, 1986, Navarro, 1988).

Más de la mitad de la población mundial vive en la costa, donde las playas de arena comprenden tres cuartos de la línea costera. En Uruguay, las últimas estadísticas indican que el 70 % de la población habita en los departamentos con costa al Río de la Plata y al Océano Atlántico. El litoral costero tiene alrededor de 670 km, presentándose como una sucesión de playas arenosas separadas esporádicamente por puntas rocosas u otros accidentes geográficos, constituyendo las playas la mayor parte de la costa nacional (UNESCO, 1980). Teniendo en cuenta estos hechos, no es extraño que el hombre sea considerado como el factor fundamental en el cambio de los sistemas costeros a diferentes escalas. Consecuentemente, la fauna de estos ambientes debería ser incluida en cualquier programa de monitoreo ambiental costero. Aún así, las playas arenosas han recibido relativamente poca atención sobre las consecuencias de alteraciones inducidas por humanos en la estructura y dinámica de las poblaciones faunísticas que las habitan (Defeo & de Alava, 1995, Lercari & Defeo, 1999).

Los hábitats de playas arenosas pueden ser monitoreados efectivamente si se utiliza la aproximación adecuada con los organismos adecuados. Los estudios ecológicos tradicionales basados en distribución, abundancia y diversidad pueden ser complementados e incluso sustituidos por otras aproximaciones que incluyan estudios de biología poblacional, tales como crecimiento en longitud y peso, reproducción, fecundidad y estructura poblacional. Estos

pueden revelar la existencia de efectos sub-letales, producidos por las perturbaciones del hábitat.

Relativamente pocos organismos o tipos de organismos han sido identificados como indicadores biológicos adecuados para detectar perturbaciones ambientales en playas arenosas. Entre los candidatos se incluye a la meiofauna (metazoarios menores a 0.5 mm) y entre la macrofauna (mayores de 0.5 mm) a los moluscos, anélidos y crustáceos (Wenner, 1988). Defeo & de Alava (1995) propusieron al berberecho *Donax hanleyanus* como una especie sensible a la identificación de perturbaciones en playas arenosas. En adición, los crustáceos, que son organismos abundantes y comúnmente encontrados en todo el mundo, han sido considerados aptos para el monitoreo biológico de estos sistemas (Wenner, 1988; Peterson *et al.*, en prensa).

La familia Hippidae posee 4 géneros que habitan exclusivamente ambientes intermareales arenosos. Los géneros *Emerita*, *Hippa*, *Albunea* y *Lepidopa* viven en la zona de "swash" de playas tropicales y subtropicales de todo el mundo y reciben nombres comunes, tales como: tatucitos, taturas, cangrejos topo ("mole crabs") o cangrejos de arena ("sand crabs") (Peluffo, 1998). El género *Emerita* con sus 9 especies (Efford, 1976), ha sido relativamente bien estudiado, existiendo trabajos referentes a distribución, fisiología, reproducción, alimentación, crecimiento y mortalidad (Efford, 1965; Cubit, 1968; Barnes & Wenner, 1968; Cox & Dudley, 1968; Dillery & Knapp, 1970; Trueman, 1970; Subramoniam, 1979; Perry, 1980; Siegel & Wenner, 1984; Bowman & Dolan, 1985; Wenner *et al.*, 1987; Sastre, 1990; Dugan *et al.*, 1991; Harvey, 1993; Cerisola & González, 1996; Conteras *et al.*, 1999; Veloso & Cardoso, 1999; Lercari & Defeo, 1999). Las especies del género *Emerita* presentan como rasgo principal alta plasticidad de sus características de historia de vida, lo que determina diferentes

respuestas de acuerdo a la variabilidad ambiental en diferentes escalas espacio - temporales (Dugan *et al.*, 1991, 1994; Contreras *et al.*, 1999). Esto los vuelve indicadores sensibles de polución y de otros tipos de perturbaciones naturales o antrópicas (Wenner *et al.*, 1987; Wenner, 1988; Peterson *et al.*, en prensa).

El "tatucito" *Emerita brasiliensis* habita en playas arenosas disipativas y reflectivas (*sensu* Short & Wright, 1983) a lo largo de la costa atlántica de América de Sur, desde Venezuela hasta Uruguay (Efford, 1976; Peluffo, 1998). Este filtrador intermareal alcanza un tamaño adulto máximo de 30 mm, medido como el largo de carapacho (LC) y vive aproximadamente dos años (Defeo, no publicado). En Uruguay, *E. brasiliensis* es particularmente abundante en la franja costera arenosa de 22 km comprendida entre Barra del Chuy y La Coronilla (Defeo *et al.*, 1992). La macrofauna bentónica que habita esta playa es afectada por una perturbación antrópica producida por la descarga de agua dulce (Canal Andreoni) desde una amplia cuenca utilizada para agricultura y pastoreo (Defeo, 1993). Defeo *et al.* (1986) y Defeo & de Alava (1995) documentaron un fuerte impacto de la reducción de salinidad en la abundancia y estructura poblacional de las almejas intermareales *Mesodesma mactroides* y *Donax hanleyanus*. Sin embargo, estas investigaciones no tomaron en cuenta los efectos del agua dulce en aspectos de historia de vida de estas poblaciones, como la producción de huevos, el tamaño de madurez sexual, el porcentaje de hembras maduras y el crecimiento individual. Estos aspectos críticos de la historia de vida, conjuntamente con estimaciones de abundancia poblacional, pueden ser usados para cuantificar la extensión de los impactos inducidos por la acción humana (Wenner, 1988).

En esta Tesis se exploran las siguientes preguntas:

- (1) ¿Es importante la perturbación antrópica producida por la descarga de agua dulce del Canal Andreoni en la determinación de variaciones en abundancia en la población de *E. brasiliensis* a lo largo del cinturón costero comprendido entre el Canal Andreoni y Barra del Chuy?
- (2) ¿Cómo afectan las variaciones de salinidad sobre los patrones espaciales de estructura poblacional, fecundidad, peso individual y patrones de madurez de *E. brasiliensis*?

En este marco, el **objetivo general** de esta Tesis fue cuantificar el efecto espacial de la descarga artificial de agua dulce derivada del Canal Andreoni sobre la población de *E. brasiliensis* en el cinturón de playa arenosa comprendida entre La Coronilla - Barra del Chuy.

Como **objetivos específicos** se plantearon:

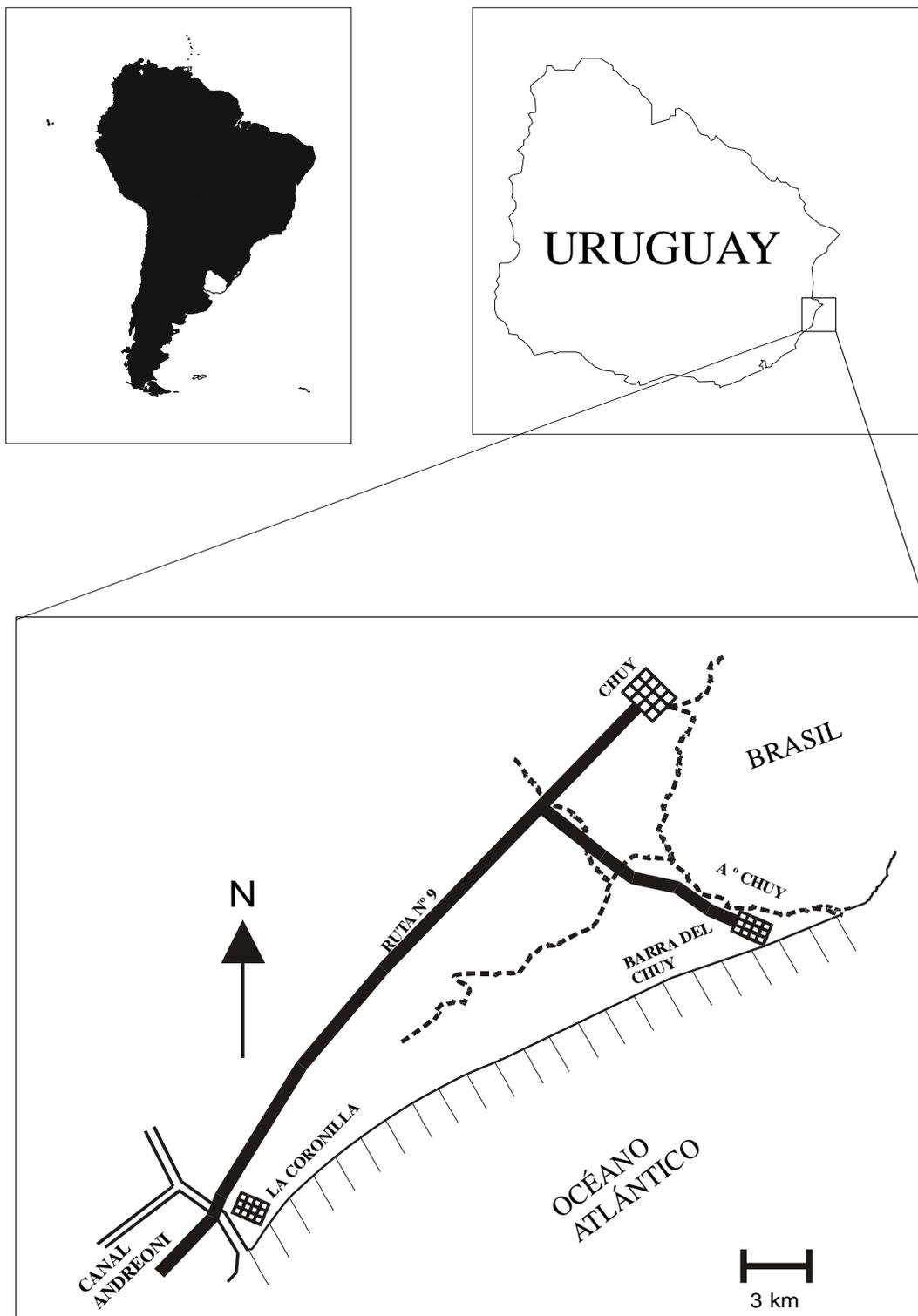
- (1) Describir la variabilidad de la salinidad a lo largo del cinturón costero estudiado.
- (2) Analizar el efecto de las variaciones en salinidad en las siguientes variables poblacionales de *E. brasiliensis*: abundancia, talla, peso individual, fecundidad, tamaño de madurez sexual y potencial reproductivo.

La hipótesis general a ser falsificada afirma que las variaciones espaciales en la abundancia y atributos de la historia de vida de *E. brasiliensis* no están correlacionadas con la descarga de agua dulce producida por el Canal Andreoni.

## **MATERIALES Y METODOS**

### ***ZONA DE ESTUDIO***

El estudio se llevó a cabo en la playa arenosa expuesta comprendida entre La Coronilla (33°50'S; 53°27' W) y la Barra del Chuy (33°40'S; 53°20' W) (Fig. 1). Esta playa de la costa atlántica uruguaya se extiende por 22 km, teniendo en toda su extensión características morfológicas disipativas. En esta playa, la presencia de diatomeas adaptadas fisiológicamente a la zona de rompiente de ola (como *Asterionellopsis glacialis*) conduce a una elevada producción primaria local (Baysse *et al.* 1989; Defeo & Scarabino, 1990). Entre los factores que favorecen el desarrollo masivo de las algas unicelulares, se encuentran la topografía de la costa (McLachlan, 1980), la dirección de viento predominante, el suministro y reciclaje de nutrientes y la advección inducida por olas (Lewin & Scheafer, 1983). La trama trófica que se desarrolla en estos ecosistemas está por tanto sustentada en el fitoplancton de la zona de barrido. Las playas que presentan estas características han sido definidas como ecosistemas semi-cerrados (*sensu* McLachlan, 1980), y por tanto las comunidades faunísticas que habitan estos ecosistemas, en especial los suspensívoros, no necesitan suministro de alimento desde el mar abierto. Esta franja arenosa se encuentra delimitada por dos descargas de agua dulce: el Arroyo Chuy en el norte y el Canal Andreoni, 800 m al sur de La Coronilla (Fig. 1). El Canal Andreoni es un cauce artificial construido en la cuenca de la laguna Merin. Su longitud actual es de 68 km y la cuenca de drenaje se extiende hacia el norte por 270000 ha.



**Figura 1:** Ubicación geográfica de la zona de estudio y esquema del diseño de muestreo. El largo de los transectos desde el Canal Andreoni al A° Chuy no se muestra a escala.

El Canal Andreoni forma parte de un antiguo sistema de canales destinados en un principio al drenaje de tierras húmedas y en la actualidad al suministro de agua para pastoreo y cultivo de arroz, principal producción de la región. Debido al uso actual, el caudal del canal es sumamente variable, dependiendo de las precipitaciones en la cuenca y a las necesidades hídricas del cultivo. La descarga del canal en la playa tiene una dirección predominante NE, siguiendo las tendencias generales de la deriva litoral en la costa Atlántica Uruguaya (UNESCO, 1980).

### **MUESTREO**

El muestreo fue realizado en forma bimestral entre febrero y diciembre de 1997. Para la estimación de variaciones espaciales en la fecundidad, se realizó un muestreo adicional en abril de 1997, durante el máximo del período reproductivo, colectando al menos 30 hembras ovígeras por transecto. Se establecieron transectos perpendiculares a la costa, separados 1 km entre sí, desde el Canal Andreoni hacia el NE hasta Barra del Chuy, totalizando 23 transectos (Fig. 1). No se realizó colecta de organismos al SW del Canal Andreoni debido a que la descarga se produce hacia el NE. Tampoco se consideró pertinente la realización de transectos de control en la playa ubicada al SW del Canal ya que existen sustanciales diferencias morfológicas entre esta región y la ubicada al NE (Coronilla - Barra del Chuy). Estas marcadas diferencias en el tipo de playa podrían solapar los efectos del Canal en la población de *E. brasiliensis* y anularían el papel de control de dichos transectos.

Durante cada período de muestreo se tomaron más de 200 unidades muestrales (UM), dependiendo del nivel de la marea, utilizando un cilindro de metal de 27 cm de diámetro por 40 cm de profundidad. Las UM de cada transecto se realizaron cada 4 m, desde la base de las

dunas hacia la zona de barrido. El muestreo se extendió hasta no obtener organismos en dos UM consecutivas. Cada muestra fue tamizada en agua de mar, utilizando una bolsa de malla plástica de 1 mm de abertura. Los organismos retenidos fueron colectados y posteriormente fijados utilizando una solución de formaldehído al 10% neutralizado con tetraborato de sodio y preparado con agua de mar. Simultáneamente a la extracción de las UMs, se midieron la salinidad y temperatura en cada transecto por medio de un termosalinómetro YSI.

### ***ANALISIS DE LABORATORIO***

En el laboratorio, los tatucitos fueron clasificados como juveniles (no adultos) y adultos. Los juveniles incluyeron larvas megalopas e individuos cuyos caracteres sexuales secundarios estaban ausentes o eran difíciles de reconocer (e.g. pleópodos bien desarrollados en hembras y espermatóforo o poros genitales abultados en machos). Entre los adultos se distinguieron machos, hembras sin huevos (de aquí en adelante hembras) y hembras ovígeras.

Cada individuo fue medido por medio de un calibre Vernier con una precisión de 0.5 mm, tomándose como medida estándar el largo del cefalotórax (LC), desde el rostro hasta el comienzo del abdomen. Los organismos fueron posteriormente secados en una estufa de laboratorio a 50° C por 24 horas, luego de lo cual fueron pesados utilizando una balanza electrónica de 0.001 g de precisión.

Para la estimación de la fecundidad, las hembras ovígeras colectadas en cada transecto fueron lavadas con abundante agua corriente. Los huevos fueron removidos de los pleópodos, utilizando pinzas metálicas pequeñas y verificando bajo lupa estereoscópica el grado de desarrollo y el estado de conservación de los huevos. De cada masa ovígera se seleccionaron

30 huevos esféricos, a los cuales se les midió su diámetro bajo microscopio, utilizando un micrómetro ocular. Asumiendo una forma esférica perfecta, se calculó un volumen medio de huevo para cada masa ovígera. El volumen de cada masa fue determinado mediante una técnica basada en desplazamiento de volumen. La masa de huevos fue lavada por inmersión en agua destilada y posteriormente drenada sobre una malla fina de nylon de 25  $\mu$  de apertura. Se utilizó una bomba de vacío a 0.3 atm por 1 min a efectos de extraer el agua remanente (Díaz *et al.*, 1983). La masa de huevos, totalmente escurrida, se colocó en un matraz aforado de 10 ml y 0.01 ml de precisión, el cual fue llenado inmediatamente hasta su aforo utilizando una bureta electrónica de precisión. El volumen total de la masa de huevos fue calculado como la diferencia entre el volumen del matraz aforado y la cantidad de agua adicionada para completar el aforo. El número total de huevos por hembra se estimó como la razón entre el volumen de la masa de huevos y el volumen medio de un huevo estimado previamente.

### ***ANALISIS DE DATOS***

Para evaluar los efectos de la descarga de agua dulce del Canal Andreoni en la población del tatucito *E. brasiliensis*, se cuantificó la variación espacial de las siguientes variables de respuesta a la descarga del canal: salinidad, temperatura, abundancia, tallas, pesos, fecundidad y tamaño de madurez. Para esto se comparó estadísticamente las variables entre transectos y se modeló matemáticamente la relación entre las variables de respuesta y la distancia desde el Canal Andreoni por métodos no lineales. Esta aproximación fue considerada más apropiada que las comparaciones múltiples, ya que la distancia desde el Canal Andreoni es asumida como un factor cuantitativo y en tales casos el análisis de regresión es la técnica apropiada para contrastar los diferentes tratamientos. Si la regresión es significativa no es necesario el procedimiento de comparación múltiple (que conllevaría

a la contrastación de 23 factores entre si), ya que todos los tratamientos (transectos) son significativamente diferentes en sus efectos (Chew, 1976).

#### SALINIDAD Y TEMPERATURA

Las diferencias de salinidad y temperatura entre transectos fue evaluada por medio de un Análisis de Varianza (ANOVA) de una vía .

#### ABUNDANCIA

La abundancia específica fue estimada como número de individuos por metro o transecto lineal ( IST, *individuals per strip transect*), utilizando la ecuación (Brazeiro & Defeo, 1996):

$$IST = \frac{\sum_{i=1}^m q_i}{n} W \quad (1)$$

donde  $q$  es la densidad (ind·m<sup>-2</sup>) en cada UM  $i$  de todas las  $m$  UM pertenecientes al transecto  $r$  y  $w$  es el ancho (m) de la distribución de *E. brasiliensis* en cada transecto. Los datos se analizaron por componentes poblacionales (i.e. juveniles, machos, hembras, hembras ovígeras y totales).

Las abundancias estimadas en cada muestreo bimestral fueron normalizadas (estandarizadas) en cada transecto, con la finalidad de reducir el efecto de fluctuaciones temporales y para liberar a los datos del efecto de la escala (Austin & Greig-Smith, 1968; Green, 1979).

#### TALLAS Y PESOS

Se construyeron distribuciones de frecuencias de largos (DFLs) y se exploraron comparaciones entre transectos para examinar diferencias espaciales en la estructura

poblacional, reflejadas en las DFLs. La estructura de tamaños fue determinada para cada sexo distinguiendo componentes normalmente distribuidos en las DFLs. Se aplicó un procedimiento de medias móviles sobre 3 clases de tamaño, con el fin de suavizar irregularidades derivadas de errores de medición. Posteriormente, los valores modales fueron estimados utilizando máxima verosimilitud por medio de la rutina NORMSEP (Gayanilo *et al.*, 1996).

Se exploraron diferencias espaciales en los pesos secos individuales de *E. brasiliensis* utilizando Análisis de Covarianza (ANCOVA), con el peso seco como variable dependiente y LC como covariable. Este análisis se hizo en forma discriminada por sexo.

#### FECUNDIDAD

Se empleó Análisis de Covarianza (ANCOVA) para comparar la fecundidad individual (en cada talla) entre transectos, utilizando el largo individual de las hembras ovígeras como covariable a efectos de remover el efecto del tamaño sobre la fecundidad.

La relación talla - madurez fue modelada utilizando la proporción de hembras ovígeras en cada clase de tamaño, estimada para cada transecto en función del cociente de éstas con respecto a la abundancia total de hembras en cada transecto (*IST*: Ec. 1) durante la estación reproductiva. Se ajustó una función logística de madurez (Restrepo & Watson, 1991):

$$O_L = \frac{\beta}{1 + e^{(\alpha_1 - \alpha_2 L)}} \quad (2)$$

donde  $O_L$  es la fracción de hembras ovígeras en cada clase de talla  $L$ ,  $\beta$  representa el valor asintótico (considerado un indicador del potencial reproductivo de la población) y  $\alpha_1$ , y  $\alpha_2$

son parámetros de ajuste. Un punto final adicional con un valor de proporción 0.0 se incluyó al final de la distribución (Trippel & Harvey, 1991). La función no lineal fue ajustada por mínimos cuadrados usando el algoritmo cuasi-Newton. El procedimiento de ajuste no lineal incluyó una función de penalización en el algoritmo de minimización, por medio de la cual la asíntota  $\beta$  fue limitada a valores  $\leq 1$ , a efectos de que la fracción máxima de hembras ovígeras fuera como máximo 1, es decir, todas las hembras encontradas en un transecto fueran ovígeras.

La talla media de madurez sexual ( $L_{50\%}$ ) para cada transecto, se obtuvo por :

$$L_{50\%} = -\frac{\alpha_1}{\alpha_2} \quad (3)$$

donde  $\alpha_1$  y  $\alpha_2$  fueron definidos en la Ec. (2).

## **RESULTADOS**

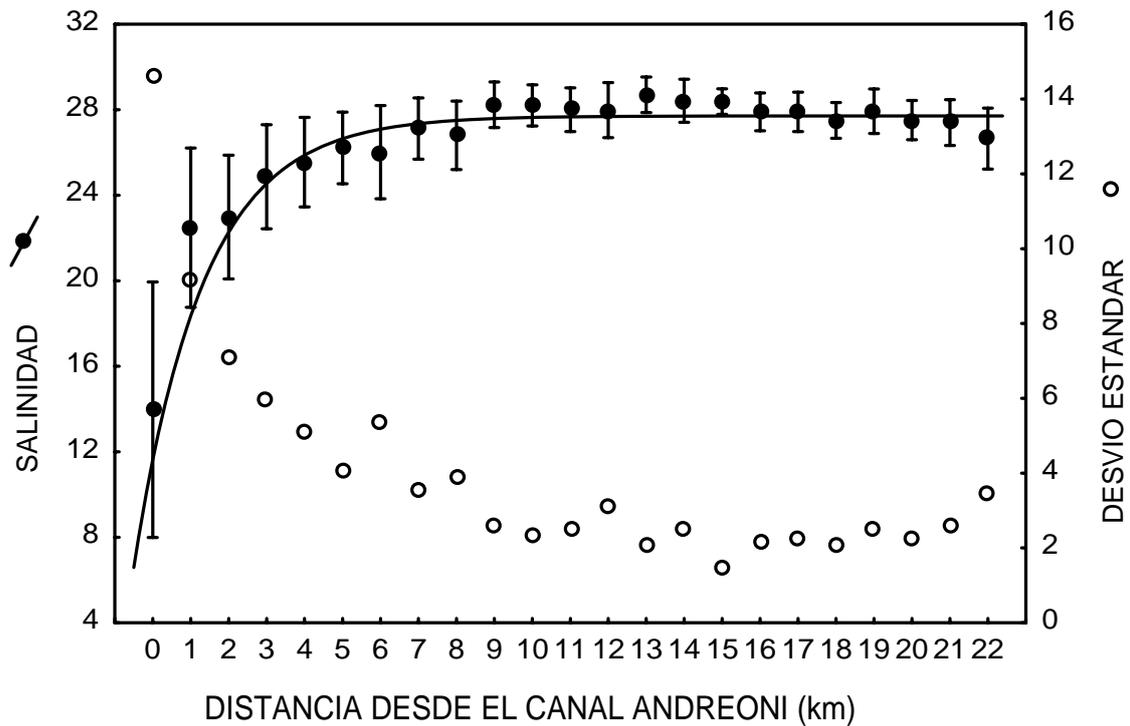
### ***SALINIDAD Y TEMPERATURA***

Se detectó un gradiente espacial continuo en la salinidad de la zona de rompiente de la playa Barra del Chuy, debido a la presencia de descargas de agua dulce en ambos extremos del área de estudio (Figs. 1 y 2). Los valores medios de salinidad difirieron significativamente entre transectos (ANOVA  $F_{22,111} = 1.97$ ;  $p = 0.01$ ). La salinidad mostró poca variabilidad en los transectos situados a distancias de 9 a 22 km del Canal Andreoni, donde los valores medios fueron cercanos a 28. Se observó un gradiente salino abrupto en los 3 km adyacentes al canal, así como una suave disminución en el otro extremo del área de estudio, causado por la descarga del A° Chuy (Fig. 2). Sin embargo, en este caso únicamente se detectó un efecto local a 21 km (27.4) y 22 km (26.7) del Canal Andreoni.

La variabilidad espacial en salinidad a lo largo de la playa se explicó de mejor forma ( $R^2 = 0.94$ ;  $p < 0.001$ ) por el siguiente modelo asintótico (línea sólida, Fig. 2):

$$S = a + b \cdot (1 - c^D) \quad (4)$$

donde  $S$  es la salinidad,  $D$  es la distancia desde el Canal Andreoni en km, y  $a$  ( $14.89 \pm 0.81$ ),  $b$  ( $12.82 \pm 0.80$ ) y  $c$  ( $0.58 \pm 0.05$ ) son parámetros significativos ( $p < 0.001$ ). No solo los valores de salinidad media mostraron un marcado gradiente espacial, también la variabilidad en las estimaciones de la media (desvío estándar) siguieron una función exponencial monotonía decreciente a la distancia del canal (Fig. 2 eje derecho).



**Figura 2.** Variabilidad de la salinidad media ( $\pm$  ES) y desvío estándar de la salinidad en función de la distancia al Canal Andreoni. La línea sólida muestra el ajuste del modelo asintótico (Ec. 4).

No se detectó ningún patrón espacial en temperatura, por lo que no se procedió a relacionar esta variable con las variables respuesta.

### **ABUNDANCIA**

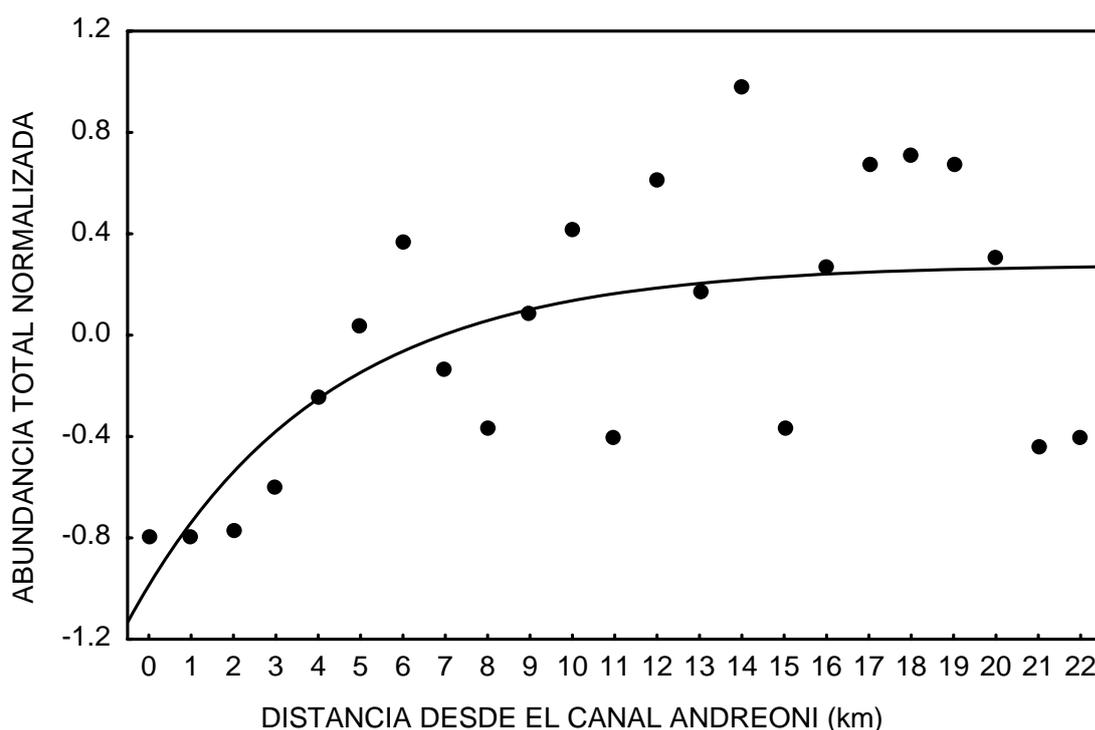
La abundancia (datos normalizados considerando todas las muestras) de *E. brasiliensis* mostró un claro patrón de distribución a lo largo de la costa. Este patrón fue seguido por todos los componentes poblacionales y el modelo que mejor lo explicó fue, al igual que en la salinidad, uno asintótico no lineal (Fig. 3, Tabla 1):

$$A = a + b \cdot (1 - c^D) \tag{5}$$

donde *A* es la abundancia normalizada de un componente poblacional dado (machos, hembras, hembras ovígeras y juveniles).

**Tabla 1.** Parámetros estimados y estadísticos asociados del modelo no lineal (Ec. 5), que relaciona la abundancia normalizada de diferentes componentes poblacionales de *E. brasiliensis* y la distancia desde la descarga de agua dulce. Los errores estándar se muestran entre paréntesis. \*  $p < 0.05$ ; \*\*  $p < 0.01$ ; \*\*\*  $p < 0.001$ .

	TOTAL	JUVENILES	MACHOS	HEMBRAS	HEMBRAS OVIGERAS
<b>a</b>	-0.987 (0.315)**	-0.647 (0.353)	-0.746 (0.339)*	-0.831 (0.366)*	-0.595 (0.304)
<b>b</b>	1.267 (0.330)**	0.775 (0.367)*	0.910 (0.348)*	1.065 (0.359)**	0.984 (0.430)**
<b>c</b>	0.804 (0.086)***	0.737 (0.177)***	0.759 (0.147)***	0.803 (0.140)***	0.900 (0.091)***
<b>R<sup>2</sup></b>	0.433***	0.195*	0.271**	0.317**	0.248**



**Figura 3.** Modelo asintótico (Ec. 5) relacionando la abundancia total de *E. brasiliensis* y la distancia desde la descarga de agua dulce.

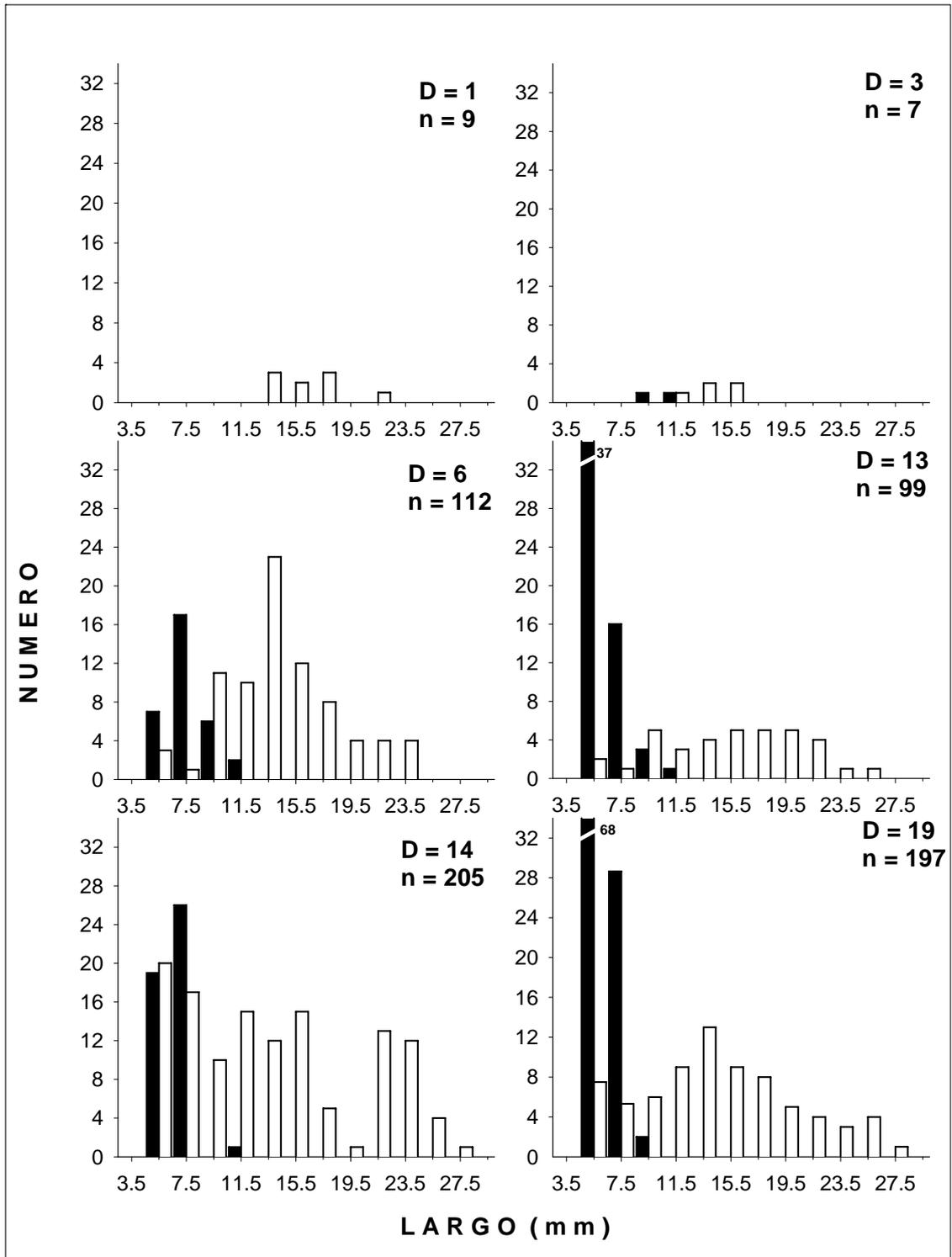
Asimismo, se obtuvo una correlación positiva significativa ( $r = 0.72$ ;  $p < 0.001$ ) entre la abundancia total ( $A$ ) y la salinidad ( $S$ ) por transecto  $r$  durante el año del período de estudio, de forma:

$$\ln A^r = -1.11 + 0.25 \cdot S^r \quad (6)$$

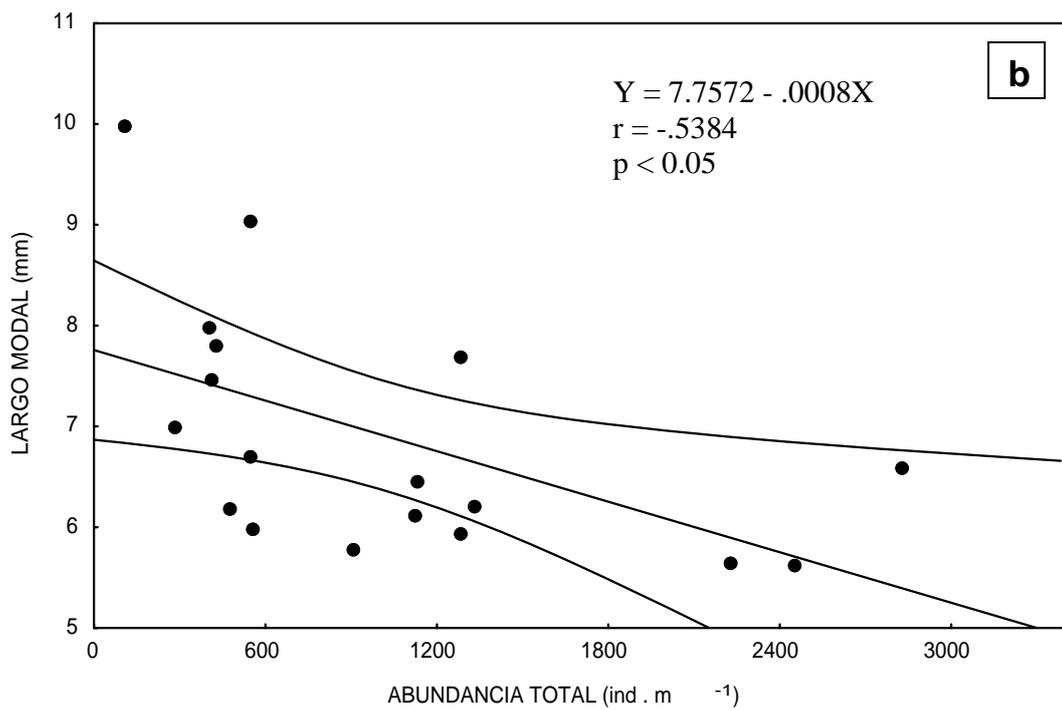
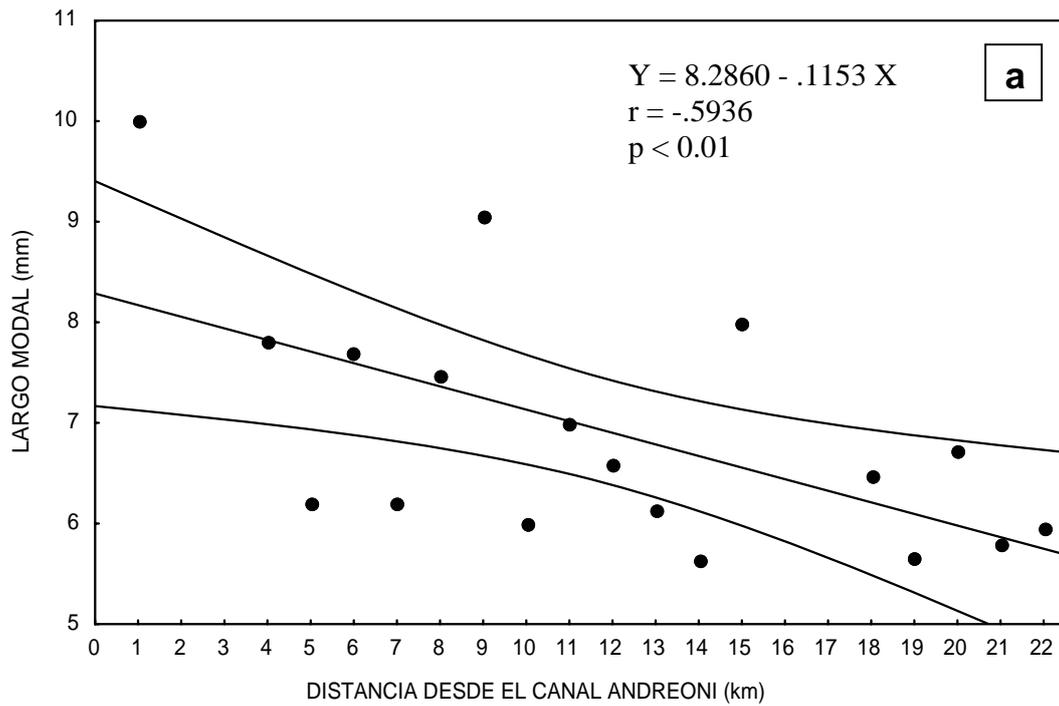
### ***ESTRUCTURA POBLACIONAL: TALLAS Y PESOS***

La estructura poblacional de hembras presentó una desaparición virtual de organismos mayores de 22 mm LC y menores de 12 mm LC en las cercanías del canal, generando DFLs unimodales (Fig. 4). Por el contrario, al incrementarse la distancia desde la descarga de agua dulce, las hembras fueron mayores y exhibieron estructuras poblacionales polimodales. Las DFLs de machos siempre fueron unimodales. Al igual que en las hembras, en los machos no se encontraron tallas pequeñas a distancias menores de 3 km de la descarga de agua dulce.

Las DFLs de machos mostraron una tendencia opuesta (Fig. 5a), es decir, los valores modales decrecieron con la distancia al Canal Andreoni ( $r = -0.59$ ;  $p < 0.01$ ). Una hipótesis alternativa al factor ambiental como determinante en el crecimiento de los machos, sería la ocurrencia de un componente biótico limitando las tasas de crecimiento, es decir, las diferencias entre transectos podrían ser explicadas por denso - dependencia. Esto fue corroborado por una correlación inversa significativa ( $r = -0.51$ ;  $p < 0.05$ ) entre los tamaños modales de los machos y la correspondiente abundancia total por transecto lineal (ambos sexos juntos) en cada uno de los 22 transectos (Fig. 5b).



**Figura 4.** Distribuciones de frecuencias de talla de machos (■) y hembras (□) a diferentes distancias (*D*, en km) de la descarga de agua dulce. Nótese la ausencia de tamaños menores y mayores en las cercanías del Canal Andreoni.

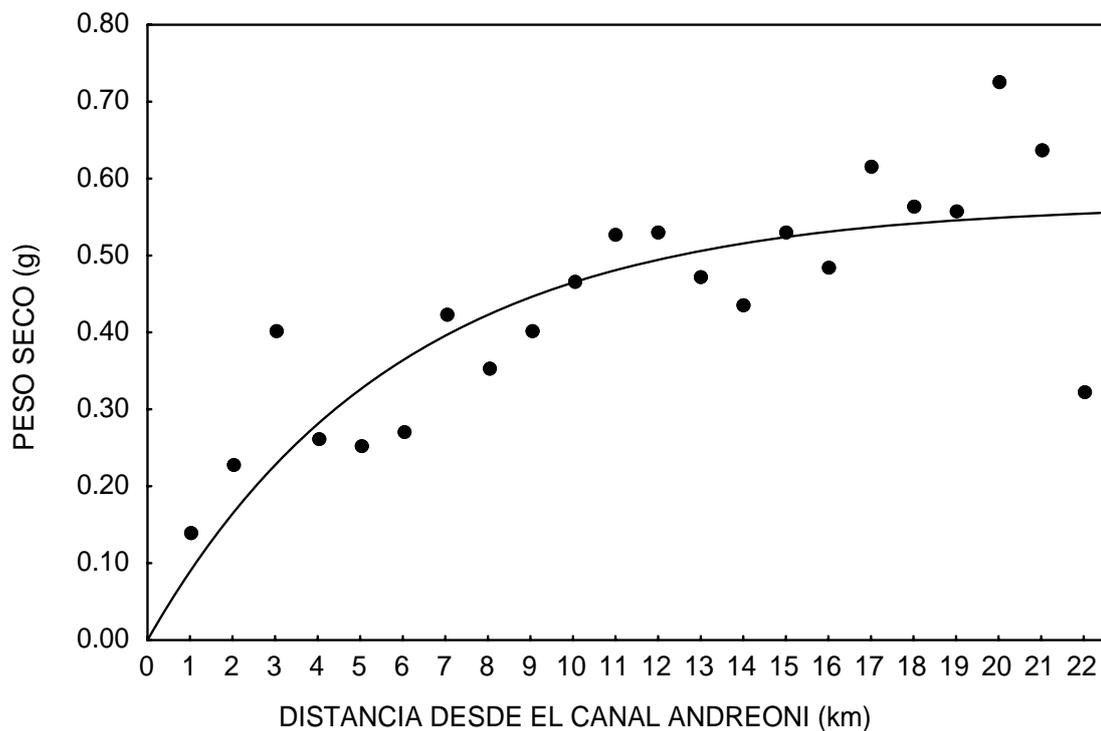


**Figura 5.** Largos modales de machos de *E. brasiliensis* en función de: a. distancia (*D*) al Canal Andreoni y b. abundancia total. La línea sólida representa la regresión lineal y la punteada el intervalo de confianza (95%).

Las diferencias espaciales en el peso seco individual ( $W$ ) de las hembras, ponderado por el correspondiente LC, también mostraron un claro efecto de la descarga de agua dulce (Fig. 6) y fueron explicadas por un modelo no lineal asintótico de forma ( $R^2 = 0.63$ ;  $p < 0.001$ ):

$$W = 0.568 \cdot (1 - e^{-0.171 \cdot D}) \quad (7)$$

con ambos parámetros altamente significativos ( $p < 0.001$ ). El ANCOVA, realizado con el largo individual como covariable, reveló diferencias espaciales significativas en el peso seco ( $F_{1,20} = 2.38$ ;  $p < 0.001$ ). En machos, el modelo asintótico proporcionó diferencias significativas marginales entre transectos ( $F_{1,20} = 1.51$ ;  $p = 0.08$ ).



**Figura 6.** Modelo asintótico (Ec. 7) relacionando la distancia desde la descarga de agua dulce y el peso seco individual de hembras de *E. brasiliensis*, ponderado por el correspondiente largo individual.

### ***FECUNDIDAD, TAMAÑO DE MADUREZ Y POTENCIAL REPRODUCTIVO***

Tanto la abundancia como el porcentaje de hembras ovígeras ( $O\%$ ) mostraron un claro patrón a lo largo de la costa que siguió la variación espacial en salinidad (Fig. 7). Un modelo asintótico de forma:

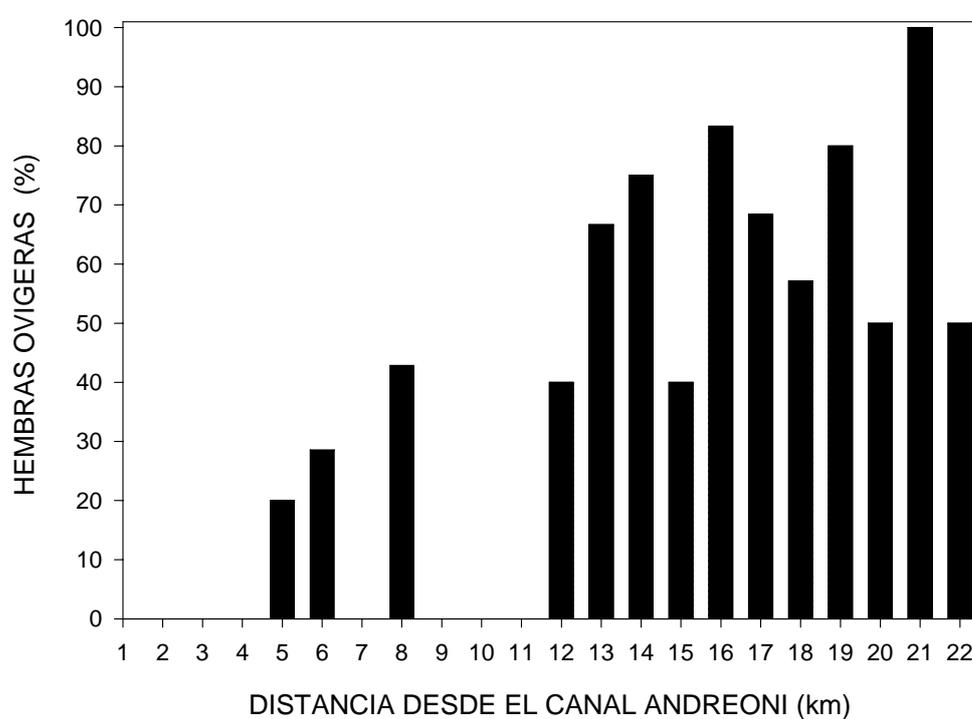
$$O\% = 91.51 \cdot (1 - e^{-0.0726 \cdot D}) \quad (8)$$

fue el que mejor explicó la relación entre  $O\%$  y  $D$  ( $R^2 = 0.44$ ;  $F_{1,12} = 9.42$ ;  $p < 0.01$ ).

La estructura de tamaños de las hembras maduras de *E. brasiliensis* presentó una variabilidad significativa entre transectos. A fin de ilustrar las diferencias espaciales entre frecuencias de tamaños de las hembras maduras, se seleccionaron distribuciones de madurez de 6 transectos cubriendo un amplio rango de distancias desde la descarga de agua dulce (Fig. 8). El tamaño de las hembras ovígeras fue consistentemente menor cerca del Canal Andreoni, donde las hembras no alcanzaron el 100 % de madurez en ninguna clase de tamaño. A  $D = 5$  y  $6$  km, únicamente estuvieron representados tamaños comprendidos entre 15 y 19 mm LC, la menor hembra ovígera encontrada midió 15 mm LC y los tamaños máximos encontrados fueron 23 y 18 mm LC respectivamente (Tabla 2).

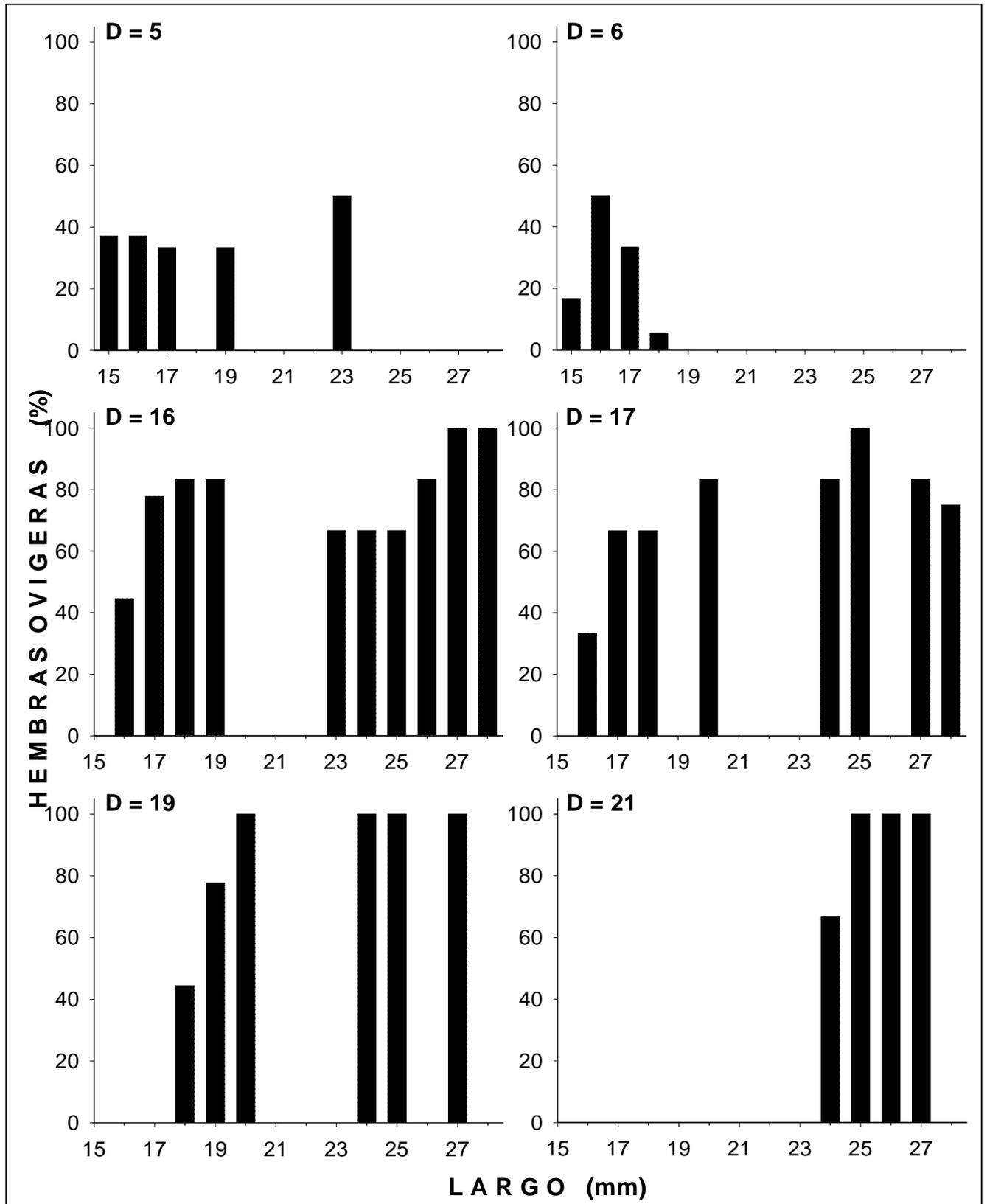
La estructura poblacional de las hembras ovígeras mostró un rango de tamaños significativamente mayor al aumentar la distancia desde la descarga de agua dulce (i.e. de 16 a 28 mm LC entre  $D = 16$  y  $D = 17$  km, ver Fig. 8), donde también las clases de talla mayores tendieron a alcanzar el 100% de madurez (ver por ejemplo a  $D = 16$  km). Los transectos situados a 19 y 21 km de la descarga de agua dulce, mostraron un claro

incremento en el tamaño mínimo de hembras ovígeras (18 mm y 24 mm LC, respectivamente), y en casi todos los tamaños se alcanzó el 100 % de madurez (Fig. 8). Debe resaltarse que la ausencia de individuos entre 20 y 23 mm en las DFLs fue consistente para todas las distancias y no debe atribuirse a problemas de muestreo sino a variabilidad en la naturaleza polimodal de la estructura poblacional de las hembras.



**Figura 7.** Variabilidad en el porcentaje de hembras ovígeras de *E. brasiliensis* en función de la distancia desde la descarga de agua dulce.

La relación madurez - talla se explicó exitosamente por la función sigmoideal de 3 parámetros (Ec. 2, Tabla 2) corroborando las tendencias observadas en la Fig. 8.



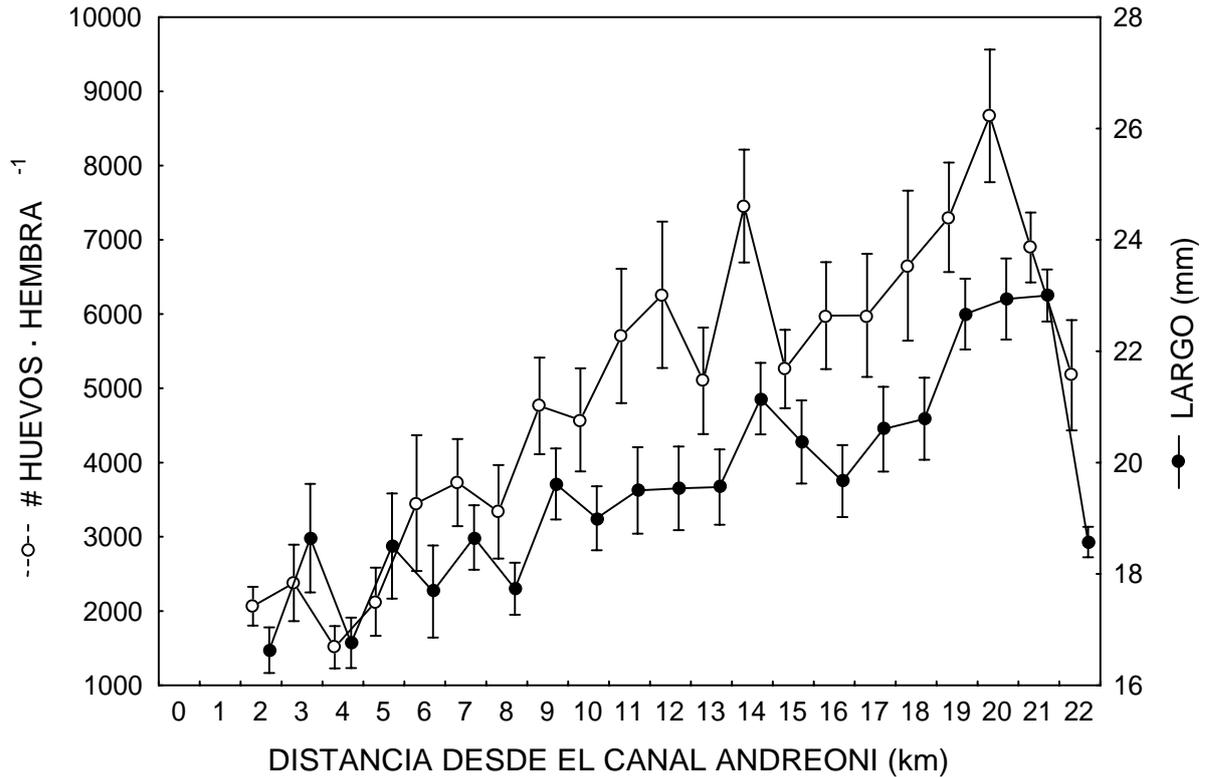
**Figura 8.** Distribuciones de frecuencias de talla de hembras ovígeras de *E. brasiliensis* a distancias seleccionadas (*D*, en km) desde la descarga de agua dulce.

La asíntota  $\beta$  de la función sigmoide, considerada un indicador del potencial reproductivo de la población, fue mayor en los transectos más distantes del Canal Andreoni (Tabla 2). El parámetro  $\beta$  alcanzó su máximo ( $\beta = 1$ ) a  $D = 16, 19$  y  $21$  km, siendo tres veces menor a  $5$  ( $\beta = 0.30$ ) y  $6$  km ( $\beta = 0.38$ ) del Canal.

El tamaño medio de madurez  $L_{50\%}$  (Ec. 3) también mostró un incremento exponencial con la distancia del Canal Andreoni.  $L_{50\%}$  se incrementó en  $62\%$  en  $16$  km, i.e. desde  $14.75$  mm en  $D = 5$  km hasta  $23.96$  mm en  $D = 21$  km (Tabla 2). Como resultado de las tendencias descritas, tanto el número de huevos por hembra como el tamaño individual de las hembras ovígeras se incrementaron significativamente con la distancia desde la descarga de agua dulce (Fig. 9). Únicamente el efecto local producido por el A° Chuy, en el otro extremo del área de estudio, interrumpió este incremento sistemático (ver también efecto en peso seco en Fig. 6).

**Tabla 2.** *E. brasiliensis*. Parámetros de la función de madurez (Ec. 2) y talla media de madurez  $L_{50\%}$  (Ec. 3) estimados por regresión no lineal, para distancias seleccionadas ( $D$ , en km) desde el Canal Andreoni. También se presentan los tamaños mínimos y máximos (LC en mm) de hembras ovígeras.

	<b>D = 5</b>	<b>D = 6</b>	<b>D = 16</b>	<b>D = 17</b>	<b>D = 19</b>	<b>D = 21</b>
$\beta$	0.38	0.30	1.00	0.83	1.00	1.00
$\alpha_1$	196.42	3346.37	3.47	28.18	36.67	459.26
$\alpha_2$	13.31	223.11	0.21	1.73	2.01	19.16
$L_{50\%}$ (mm)	14.75	15.00	16.44	16.32	18.22	23.96
$R^2$	0.87	0.40	0.44	0.92	0.99	1.00
Menor LC	15	15	15	15	18	24
Mayor LC	23	18	28	28	27	27



**Figura 9.** Variabilidad en fecundidad y largo de hembras ovígeras (media  $\pm$  ES) de *E. brasiliensis* en función de la distancia desde la descarga de agua dulce.

La relación entre la fecundidad media ponderada por el largo ( $FL$ ) y la distancia desde la descarga de agua dulce ( $D$ ) fue explicada satisfactoriamente por un modelo asintótico de forma ( $R^2 = 0.87$ ;  $p < 0.001$ ):

$$FL = 8655 \cdot (1 - e^{-0.0955 \cdot D}) \quad (9)$$

El potencial de producción de huevos, estimado como el producto de las estimaciones de abundancia de hembras ovígeras ( $IST$ ) por la fecundidad individual media por transecto, fue máximo a  $D = 16$  km ( $6,377,742$  huevos·m<sup>-1</sup>) y a  $D = 17$  km ( $6,104,492$  huevos·m<sup>-1</sup>). Dicho potencial decreció marcadamente hacia las cercanías del Canal Andreoni ( $D = 1$  km:  $48,622$  huevos·m<sup>-1</sup>), siendo cero en las adyacencias de la descarga. El efecto también fue percibido cerca al A° Chuy ( $D = 22$  km:  $365,769$  huevos·m<sup>-1</sup>).

## **DISCUSION**

El estudio llevado a cabo en esta Tesis ha permitido cuantificar el efecto de la descarga de agua dulce sobre ciertos atributos de la historia de vida de una población de playas arenosas. La abundancia, estructura poblacional y fecundidad del “tatucito” *E. brasiliensis* fueron afectadas por las variaciones en salinidad generadas por la descarga de agua dulce del Canal Andreoni. Esto puede ser interpretado como una reducción en el “*fitness*” (adecuación) i.e. los individuos más exitosos (*sensu* Begon *et al.*, 1990), medidos en términos de número de descendientes (individuos reclutados a la playa), fecundidad individual, potencial reproductivo total y tasas de crecimiento, fueron aquellos encontrados más alejados de la descarga de agua dulce.

### ***ABUNDANCIA Y ESTRUCTURA POBLACIONAL***

*E. brasiliensis* mostró una marcada variabilidad en abundancia a lo largo de los 22 km de playa arenosa muestreada. La abundancia total de *E. brasiliensis* se incrementó significativamente con la distancia al Canal Andreoni. Por su parte, la descarga del A° Chuy, ubicado en el otro extremo de la playa, ejerció un efecto local en los km contiguos a su descarga. Esta tendencia fue altamente consistente para machos, hembras, hembras ovígeras y juveniles, en los cuales las variaciones espaciales de abundancia mostraron una respuesta común a ambientes adversos. En contraposición, existiría una cierta capacidad de carga en sitios no perturbados, en los cuales puede incrementarse la probabilidad de ocurrencia de mecanismos compensatorios (denso-dependencia), tal como se observó para machos (ver abajo).

La distribución a lo largo de la costa de *E. brasiliensis* puede ser considerada como hábitat - dependiente, con una disminución de la abundancia hacia las cercanías del canal. La ausencia de tatucitos cerca de la descarga de agua dulce puede ser atribuida a inadecuadas características físicoquímicas del hábitat e insuficiente disponibilidad de alimento, que también ha sido mencionada como factor clave en la distribución y/o éxito de *Emerita analoga* en la costa de California (Wenner *et al.*, 1987). Defeo (1993, 1998) y Defeo & de Alava (1995) también mostraron que cambios en variables físicoquímicas (salinidad, nutrientes, seston) del agua costera cercana al Canal Andreoni, fueron responsables de la abrupta disminución en la abundancia de la almeja amarilla *Mesodesma mactroides* y del berberecho *Donax hanleyanus*. Bayssé *et al.* (1989) y Defeo (1993) también documentaron un decremento en la abundancia del fitoplancton marino hacia el Canal Andreoni, el cual constituye una fuente de alimento básica para los suspensívoros de playas arenosas (Gianuca, 1983; Defeo & Scarabino, 1990). La descarga de agua dulce en el océano podría influir en el crecimiento algal, disminuyendo la producción primaria y la disponibilidad de alimento para *E. brasiliensis*. Además, la gran cantidad de sedimento transportado por la descarga de agua dulce, y la erosión constante del sitio (Defeo, 1993; Defeo & de Alava, en prensa) sugieren un ambiente inestable y un hábitat menos adecuado para el desarrollo de la población de *E. brasiliensis*.

La estructura poblacional por tallas también mostró marcadas diferencias espaciales. La virtual desaparición de hembras mayores que 22 mm LC y menores que 12 mm LC en las cercanías del Canal, sugiere respectivamente altas tasas de mortalidad y fallas en el reclutamiento. El rango de salinidad en el cual un organismo puede sobrevivir se incrementa a través de la ontogenia hasta el estado adulto, para luego decrecer cuando el

adulto se vuelve senescente (Brown *et al.*, 1992). La ausencia de tatucitos más viejos cerca del canal puede ser causada por insuficiente alimento o por inaptitud del hábitat (Wenner *et al.*, 1993), mientras que la ausencia de juveniles puede ser atribuida a efectos hidrodinámicos, actuando conjuntamente con altas tasas de mortalidad, tanto en preasentamiento como postasentamiento temprano. Efectivamente, la fuerte descarga de agua dulce genera corrientes costeras hacia el otro extremo (A° Chuy), pudiendo actuar como una barrera hidrodinámica que impediría el asentamiento de las larvas de *E. brasiliensis*. La descarga del canal también podría modificar la textura sedimentaria, afectando el contacto de las larvas con el sustrato (Defeo, 1996), lo cual explicaría el gradiente decreciente de abundancia hacia el canal. Lo antedicho posee implicancias reproductivas inmediatas: la sobrevivencia de individuos longevos puede reducirse por lo que la producción de huevos es llevada a cabo únicamente por las hembras más jóvenes (Wenner, 1988), disminuyendo la producción local de huevos, tomada como indicador del suceso reproductivo. Defeo (1993) también encontró altas tasas de mortalidad, baja longevidad y bajo reclutamiento en la almeja amarilla *Mesodesma mactroides* cerca del Canal Andreoni.

El modelo asintótico que explicó significativamente las relaciones entre la abundancia poblacional, el peso individual y la fecundidad con la distancia desde el Canal Andreoni, sugiere la existencia de mecanismos compensatorios (*i.e.* denso-dependencia) en los sitios no perturbados por la descarga del canal. Esto fue evidente en machos, en los cuales las clases modales de tamaños decrecieron con la distancia al Canal Andreoni y estuvieron inversamente correlacionadas con la abundancia total (Fig. 5), por lo que la denso-dependencia sería más intensa en sitios menos afectados. Esta observación sugiere que el crecimiento en machos no

solo es afectado por factores ambientales (abióticos), sino que las tasas de crecimiento de este componente poblacional podrían estar limitadas por una interacción biótica intraespecífica. Las mayores tasas de crecimiento individual y la superior capacidad de filtración de las hembras (ver e.g., Contreras *et al.*, 1999) podrían limitar la disponibilidad y accesibilidad al alimento a los machos de menor tamaño, los cuales podrían considerarse como competidores por alimento subordinados intraespecíficos. En este caso, la heterogeneidad espacial potenció la detección de denso-dependencia en la regulación de la población de *E. brasiliensis* (ver Mountford, 1988).

### ***FECUNDIDAD, TAMAÑO DE MADUREZ Y POTENCIAL REPRODUCTIVO***

La abundancia de las hembras ovígeras del tatucito *E. brasiliensis* decreció hacia la descarga de agua dulce, siguiendo las variaciones espaciales en salinidad. Los rangos adecuados de salinidad para la reproducción son usualmente menores que los compatibles con el crecimiento y la sobrevivencia (Begon *et al.*, 1990). Por tanto, la maduración gonadal podría estar limitada por los bajos valores y las bruscas variaciones de salinidad cerca del Andreoni. Esto confirma la fuerte relación existente entre la variabilidad de la salinidad y la abundancia bentónica (Montague & Ley, 1993).

La estructura de tamaños de las hembras ovígeras también difirió entre transectos de salinidad estable y aquellos adyacentes al Canal Andreoni, con una tendencia significativa a disminuir en los sitios cercanos a la descarga de agua dulce. La talla de madurez ( $L_{50\%}$ ) se incrementó exponencialmente con la distancia a la descarga de agua dulce (ver Tabla 2). Por el contrario, en los sitios más afectados, donde el crecimiento, la sobrevivencia y la fecundidad individual fueron menores, la maduración se produjo a tallas menores, resultando en un potencial

reproductivo menor. Dugan *et al.* (1994) también encontraron un incremento en el tamaño de las hembras ovígeras de *E. analoga* en ambientes naturalmente más benignos, definidos por la morfodinámica del sitio y la mayor disponibilidad de alimento (clorofila *a* de zona de rompiente de ola). Estas variaciones espaciales a escala local de las características reproductivas, sugieren plasticidad en la historia de vida de *E. brasiliensis*, también mencionada para *E. analoga* en una mayor escala espacial por Dugan *et al.* (1991, 1994).

La forma de la función logística de madurez de *E. brasiliensis* difirió espacialmente, presentándose dos tipos distintos de distribución: (1) lejos del canal, hubo un incremento en la proporción de hembras maduras hacia tallas mayores. Para estos sitios la relación madurez - talla fue caracterizada por una distribución Tipo II (*sensu* Trippel & Harvey, 1991), que sugiere una población estable con transición gradual de inmadurez a madurez. (2). Por otro lado, los tatucitos hembra cercanos al canal no alcanzaron el 100 % de madurez en ninguna clase de talla, siendo este porcentaje menor al 50 %. Esto indica una distribución Tipo VI (*sensu* Trippel & Harvey, 1991), que caracteriza a poblaciones afectadas por alguna clase de disturbio y/o carencia en el suministro de alimento, que limita la maduración gonadal. Esto fue reflejado en los elevados valores de la asíntota  $\beta$  de la Ecuación 2 para las hembras alejadas del Canal Andreoni.

Las condiciones locales podrían ejercer una fuerte influencia en las características reproductivas de la población del tatucito. En este contexto, la fuerte disminución en la fecundidad individual hacia el Canal Andreoni puede ser explicada por una menor disponibilidad de alimento. Las hembras bajo estrés pueden no ser capaces de convertir la

energía de los alimentos en huevos, ya que la energía debe ser derivada al mantenimiento de las funciones vitales en detrimento de la reproducción (Siegel & Wenner, 1984; Wenner, 1988). De esta forma, a  $D = 16$  km la producción potencial de huevos fue 131 veces mayor que a  $D = 1$ . El efecto del A° Chuy también fue marcado: el potencial reproductivo disminuyó 17 veces entre  $D = 17$  y  $D = 22$  km. El retardo de la madurez, conjuntamente con elevada fecundidad y peso individual en ambientes con menor disturbio, podrían ser considerados como mecanismos dirigidos a generar una descendencia más numerosa y de mayor calidad (Gómez & Defeo, 1999).

### ***LA IMPORTANCIA DE LAS ESCALAS DE ESPACIO Y TIEMPO***

La escala espacial del análisis es relevante. Las diferencias espaciales en aspectos de la historia de vida podrían originarse de acuerdo a la extensión espacial del disturbio. Cuando las escalas espaciales de los impactos físicos y ecológicos no son las mismas, podría registrarse equívocamente una carencia de respuesta de las especies a la perturbación (Thrush *et al.*, 1996; Raimondi & Reed, 1996). Por ejemplo, Ardisson & Bourget (1997) no encontraron ninguna evidencia de relación entre la descarga de agua dulce y el bentos a una escala espacial amplia (cientos de km), y se preguntaron si la descarga efectivamente influye en la fauna marina bentónica de una manera que pudiera ser cuantificable. Ellos sugirieron que la influencia de la descarga de agua dulce, si existe, podría ser examinada de mejor forma a una escala espacial local. Montague & Ley (1993) mencionaron que las evidencias de laboratorio y terreno no son suficientes para reflejar la variedad de regímenes salinos encontrados en sitios particulares, y su efecto en la fauna bentónica. Los resultados obtenidos en esta Tesis muestran que la relación espacial entre las variables abióticas

(salinidad) y ecológicas (aspectos de la historia de vida) afectadas por un impacto, pueden ser detectables a una escala poblacional local.

La escala temporal del análisis también es relevante. La mayoría de los estudios en playas arenosas se basan en estudios a corto plazo u observaciones puntuales. La información experimental y las correlaciones disponibles destinadas a establecer el efecto de la descarga de agua dulce en sitios particulares son escasas y fragmentarias. Esto es de suma importancia, ya que la magnitud del cambio esperado en la distribución, abundancia, estructura y dinámica poblacional, derivada de cambios en la salinidad u otra condición abiótica, es difícil de predecir a partir de un estudio puntual y varía de una especie a otra (Irlandi *et al.*, 1997). Los diferentes aspectos de la historia de vida analizados en la población del tatucito de costas uruguayas a lo largo de un año, también reflejan diferentes escalas temporales (*sensu* Wenner *et al.*, 1987). La ausencia de clases modales grandes en las hembras que habitan cerca del Canal Andreoni podría representar un efecto acumulativo a lo largo del tiempo en el crecimiento y las tasas de sobrevivencia, y por lo tanto podría ser interpretado como un efecto a largo plazo de la descarga de agua dulce. Por otra parte, el gradiente espacial en la fecundidad individual durante el período reproductivo podría indicar la respuesta a eventos de corta duración, tales como la variabilidad en la disponibilidad de alimento.

En resumen, los resultados indican claramente que la descarga de agua dulce proveniente de un canal artificial juega un papel crítico en la magnitud de las fluctuaciones de poblaciones de macroinvertebrados de playas arenosas. El tatucito *E. brasiliensis* estaría físicamente controlado por variaciones de salinidad causadas por el Canal Andreoni. En el

caso de las hembras, la importancia relativa de la rigurosidad del ambiente sería mayor que potenciales efectos denso-dependientes. Por el contrario, los machos, definidos como competidores intraespecíficos subordinados por alimento, estarían en mayor grado sujetos a mecanismos compensatorios en zonas menos afectadas por el agua dulce. Considerando que los sistemas costeros están siendo crecientemente perturbados por diferentes fuentes de impacto humano, el estudio de las poblaciones faunísticas de playas arenosas debería incluir el efecto de actividades humanas como factor crítico en la regulación de sus fluctuaciones espacio-temporales. La definición de las escalas de análisis relevantes, las cuales variarán de acuerdo a la magnitud del impacto y a la especie en cuestión, y el reconocimiento tácito de un acoplamiento físico-biológico a diferentes escalas, debiera ser considerada la aproximación adecuada para detectar impactos ecológicos en estos ambientes dinámicos y rigurosos.

## **CONCLUSIONES**

La abundancia, estructura poblacional y fecundidad de *E. brasiliensis* estuvieron significativamente correlacionadas con las variaciones en salinidad generadas por la descarga del Canal Andreoni.

La abundancia total de *E. brasiliensis* se incrementó significativamente con la distancia al Canal Andreoni. Por su parte, el A° Chuy, ubicado en el otro extremo de la playa, ejerció un efecto local en los km contiguos a su descarga. Esta tendencia fue consistente para machos, hembras, hembras ovígeras y juveniles.

La estructura poblacional por tallas mostró marcadas diferencias espaciales. La ausencia de hembras mayores que 22 mm LC y menores que 12 mm LC en las cercanías del canal, sugiere respectivamente altas tasas de mortalidad y fallas en el reclutamiento.

La abundancia poblacional, el peso individual y la fecundidad se relacionaron con la distancia al Canal Andreoni mediante un modelo asintótico. Esto sugiere la existencia de mecanismos compensatorios en los sitios no perturbados por la descarga del canal. Esto fue evidente en machos, en los cuales las tallas decrecieron con la distancia al Canal Andreoni y estuvieron inversamente correlacionadas con la abundancia total.

La abundancia de hembras ovígeras de *E. brasiliensis* decreció hacia la descarga de agua dulce, siguiendo las variaciones espaciales en salinidad. La estructura de tamaños de las hembras ovígeras también tendió a disminuir en los sitios cercanos a dicha descarga.

La talla de madurez  $L_{50\%}$  se incrementó exponencialmente con la distancia a la descarga de agua dulce. Por el contrario, en los sitios más afectados, la maduración se produjo a tallas menores, resultando en un potencial reproductivo menor. Estas variaciones sugieren plasticidad en la historia de vida de *E. brasiliensis*.

La función logística de madurez de *E. brasiliensis* difirió espacialmente, presentándose dos tipos distintos de distribución: (1) lejos del canal, hubo un incremento en la proporción de hembras maduras hacia tallas mayores, sugiriendo una transición gradual de inmadurez a madurez; (2) cerca del canal, las hembras no alcanzaron el 100% de madurez en ninguna clase de talla, lo cual caracteriza a poblaciones afectadas por alguna clase de disturbio que limita la maduración gonadal.

Considerando que los sistemas costeros están siendo crecientemente perturbados por diferentes fuentes de impacto humano, el estudio de las poblaciones faunísticas de playas arenosas debería incluir el efecto de actividades humanas como factor crítico en la regulación de sus fluctuaciones espacio-temporales.

## **PERSPECTIVAS**

La realización de este trabajo de Tesis deja abiertas nuevas interrogantes, tanto referidas a la especie en estudio, como acerca de los efectos particulares del Canal Andreoni en la fauna de invertebrados de la playa de arena en la que desemboca.

El efecto del Canal Andreoni sobre *E. brasiliensis* podría ser analizado en una escala temporal mayor que contemple variaciones de largo plazo en ciertas características de la descarga del Canal, tales como el nivel o caudal, así como en variables climáticas, tales como las precipitaciones en la cuenca del mismo. El análisis temporal debería considerar además el uso del agua proveniente del Canal en función de las necesidades hídricas de las actividades agrícolas realizadas en su cuenca, como el cultivo de arroz.

El efecto del Canal Andreoni sobre la fauna de invertebrados está siendo investigado a nivel, incluyendo todas las especies bentónicas de la playa mayores a 0.5 mm. La finalización de este nuevo análisis permitirá comparar ambas aproximaciones (poblacional y comunitaria) para la evaluación del efecto de un impacto antropogénico local en una playa arenosa. El impacto marcado de la salinidad en los atributos poblacionales de *E. brasiliensis* a una escala local (decenas de km) podría ser evaluado a una escala regional (cientos de km) a efectos de cuantificar el efecto del gradiente salino natural producido por el Río de la Plata en la costa arenosa. Este análisis podría tener repercusiones adicionales a efectos de generar líneas de base para conservación y monitoreo biológico.

El estudio en detalle de la incidencia de procesos bióticos (denso-dependencia) y de variables abióticas en *E. brasiliensis* aportaría información más completa para determinar

cuando las variaciones en las características poblacionales son “naturales”, causadas por efectos ambientales o por actividades antropogénicas . El desarrollo de experimentos en laboratorio podría ser una herramienta útil para evaluar dichos efectos ante condiciones controladas.

## **REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS**

- Ardisson, P-L. & Bourget, E. 1997 A study of the relationship between freshwater runoff and benthos abundance: a scale-oriented approach. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **45**, 535-545.
- Austin, M.P. & Greig-Smith, P. 1968 The applications of quantitative methods to vegetation survey. II. Some methodological problems of data from rain forest. *Journal of Ecology* **56**, 827-844.
- Barnes, N.P. & Wenner, A.M. 1968 Seasonal variation in the sand crab *Emerita analoga* (Decapoda, Hippidae) in the Santa Barbara area of California. *Limnology and Oceanography* **13**, 465-475
- Bayssé, C., Elgue, J.C. & Burone, F. 1989 Variaciones en la distribución y relaciones interespecíficas del fitoplancton en una playa arenosa de la costa atlántica uruguaya. *Frente Marítimo* **5**, 95-114.
- Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, C.R. 1990 Ecology. Individuals, populations and communities. Blackwell Scientific Publications, Boston, 945 pp.
- Bowman, M.L. & Dolan, R. 1985 The relationship of *Emerita talpoida* to beach characteristics. *Journal of Coastal Research* **1**, 151-163.
- Brazeiro, A. & Defeo, O. 1996 Macroinfauna zonation in microtidal sandy beaches: is it possible to identify patterns in such variable environments? *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **42**, 523-536.

- Brown, S. D., Bert, T. M., Tweedale, W. A., Torres, J. J. & Lindberg, W. J. 1992 The effect of temperature and salinity on survival and development of early stage Florida stone crabs *Menippe mercenaria* (Say). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **152**, 115-136.
- Carpenter, S.R., Caraco, N.F., Correl, D.L., Howarth, R.W., Sharpley, A.N. & Smith, V.H. 1998 Nonpoint pollution of surface waters with phosphorous and nitrogen. *Ecological Applications* **8**, 559-568.
- Carter, R. G. W. 1991 Coastal environments. Academic Press, Londres, 617 pp.
- Cerisola, H. & González, M. 1996 Maduración ovocitaria en *Emerita analoga* (Stimpson, 1857) (Decapoda: Anomura). *Biología Pesquera* (Chile) **25**, 17-25.
- Chew, V. 1976 Comparing treatment means: a compendium. *Hort Science* **11**, 348-356.
- Clark, R. B. 1992 Marine Pollution. Clarendon Press, Oxford, 171 pp.
- Contreras, H., Defeo, O. & Jaramillo, E. 1999 Life history of *Emerita analoga* (Stimpson) (Anomura, Hippidae) in a sandy beach of south central Chile. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **48**, 101-112.
- Cox, G.W. & Dudley, G.H. 1968 Seasonal pattern of reproduction of reproduction of the sand crab *Emerita analoga*, in Southern California. *Ecology* **49**, 746-751.
- Cubit, J. 1968 Behavior and physical factors causing migration and aggregation of the sand crab *Emerita analoga* (Stimpson). *Ecology* **50**, 118-123.
- Davenport, J. 1979 The isolation response of mussels (*Mytilus edulis* L.) exposed to falling sea water concentrations. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **59**, 123-132.

- Defeo, O. 1993 The effect of spatial scales in population dynamics and modelling of sedentary fisheries: the yellow clam *Mesodesma mactroides* of an Uruguayan exposed sandy beach. Ph.D. thesis, CINVESTAV-IPN, Mérida (México), xxi + 308 pp.
- Defeo, O. 1996 Recruitment variability in sandy beach macrofauna: much to learn yet. *Revista Chilena de Historia Natural* **69**, 615-630.
- Defeo, O. 1998 Testing hypotheses on recruitment, growth, and mortality in exploited bivalves: an experimental perspective. En *Proceedings of the North Pacific Symposium on Invertebrate Stock Assessment and Management* (Jamieson, G. S. & Campbell, A., eds.). Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences **125**, pp. 257-264.
- Defeo, O. & de Alava, A. 1995 Effects of human activities on long term trends in sandy beach populations: the wedge clam *Donax hanleyanus* in Uruguay. *Marine Ecology Progress Series* **123**, 73-82.
- Defeo, O. & de Alava, A. (en prensa) Impacto humano en la biodiversidad de playas arenosas. Un estudio de caso. En *Manejo de zonas costeras y su impacto en la biodiversidad: estudios de caso* (Moreno-Casasola, P., Martínez, M.L. & Defeo, O., eds.). Red Iberoamericana de Biodiversidad de Ecosistemas Costeros CYTED-Instituto de Ecología, Xalapa, Veracruz, México.
- Defeo, O. & Scarabino, V. 1990 Ecological significance of a possible deposit-feeding strategy in *Mesodesma mactroides* (Deshayes, 1854) (Mollusca: Pelecypoda). *Atlántica* **12**, 55-65.
- Defeo, O., Jaramillo, E. & Lyonnet, A. 1992. Community structure and intertidal zonation of the macroinfauna in the Atlantic coast of Uruguay. *Journal of Coastal Research* **8**, 830-839.

- Defeo, O., 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.
- Díaz, H., Conde, J. E. & Bevilacqua, M. 1983 A volumetric method for estimating fecundity in decapoda. *Marine Ecology Progress Series* **10**, 203-206.
- Dillery, D.C. & Knapp, L. 1969 Longshore movements of the sand crab *Emerita analoga* (Decapoda, Hippidae). *Crustaceana* **18**, 233-240.
- Dugan, J.E., Hubbard, D.M. & Wenner, A.M. 1994 Geographic variation in life history of the sand crab, *Emerita analoga* (Stimpson) on the California coast: relationships to environmental variables. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **181**, 255-278.
- Dugan, J.E., Wenner, A.M. & Hubbard, D.M. 1991 Geographic variation in the reproductive biology of the sand crab, *Emerita analoga* (Stimpson) on the California coast. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **150**, 63-81.
- Efford, I. 1965 Aggregation in the sand crab *Emerita analoga* (Stimpson). *Journal of Animal Ecology* **34**, 63-75.
- Efford, I. 1976 Distribution of the sand crabs in the Genus *Emerita* (Decapoda, Hippidae). *Crustaceana* **30**, 169-183.
- Gayanilo, F.C. Jr, Sparre P. & Pauly, D. 1996 *The FAO-ICLARM stock assessment tools (FISAT) user's guide*. FAO Computerized Information Series (Fisheries) N° 8. Rome, FAO, 126 pp.

- Gianuca, N.M. 1983 A preliminary account of the ecology of sandy beaches in Southern Brazil. En *Sandy beaches as ecosystems* (McLachlan, A. & Erasmus, T., eds.). W. Junk, The Hague, pp. 413-419.
- Gómez, J. & Defeo, O. 1999 Life history of the sandhopper *Pseudorchestoidea brasiliensis* (Amphipoda) in sandy beaches with contrasting morphodynamics. *Marine Ecology Progress Series* **182**, 209-220.
- Green, R.H. 1979 Sampling design and statistical methods for environmental biologists. J. Wiley & Sons, New York, 257 pp.
- Hall, J.A., Frid, C.L.J. & Gill, M.E. 1997 The response of estuarine fish and benthos to an increasing discharge of sewage effluent. *Marine Pollution Bulletin* **34**, 527-535.
- Harvey, A.W. 1993 Larval settlement and metamorphosis in the sand crab *Emerita talpoida* (Crustacea: Decapoda: Anomura). *Marine Biology* **117**, 575-581.
- Irandi, E., Maciá, S. & Serafy, J. 1997 Salinity reduction from freshwater canal discharge: effects on mortality and feeding of an urchin (*Lytechinus variegatus*) and a gastropod (*Lithopoma tectum*). *Bulletin of Marine Science* **61**, 869-897.
- Kinne, O. 1971 Salinity. En *Marine Ecology* (Kinne, O. ed.). Vol. 1. Wiley-Interscience, New York, pp. 683-995.
- Lercari, D. & Defeo, O. 1999 Effects of freshwater discharge in sandy beach populations: the mole crab *Emerita brasiliensis* in Uruguay. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **49**, 457-468.
- Lewin, J. & Schaefer, C.T. 1983 The role of fitoplancton in surf ecosystems. En *Sandy beaches as ecosystems* (McLachlan, A. & Erasmus, T. eds.). W. Junk, The Hague, pp 381-389.
- Lubchenco, J., Allison, G.W., Navarrete, S.A., Menge, B.A., Castilla, J.C., Defeo, O., Folke, C., Kussakin, O., Norton, T. & Wood, A.M. 1995 Coastal systems. En *Global Biodiversity*

- Assessment. Section 6: Biodiversity and ecosystem functioning: ecosystem analyses* (United Nations Environment Programme, ed.). Cambridge University Press, Cambridge, U.K., pp. 370-381.
- McLachlan, A. 1980 Exposed sandy beaches as semi-closed ecosystems. *Marine Environmental Research* **4**, 59-63.
- Montague, C. L. & Ley, J. A. 1993 A possible effect of salinity fluctuation on abundance of benthic vegetation and associated fauna in northeastern Florida Bay. *Estuaries* **16**, 703-717.
- Mountford, M.D. 1988 Population regulation, density dependence, and heterogeneity. *Journal of Animal Ecology* **57**, 845-858.
- Navarro, J.M. 1988 The effects of salinity on the physiological ecology of *Choromytilus chorus* (Molina, 1782) (Bivalvia: Mytilidae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **122**, 19-33.
- Peluffo, E. 1998 Distribución espacio-temporal, estructura poblacional y reproducción del tatucito *Emerita brasiliensis* (Decapoda, Hippidae) en las playas de Cabo Polonio, Rocha, Uruguay. M.Sc. thesis, PEDECIBA Facultad de Ciencias, Montevideo (Uruguay), vi + 86 pp.
- Peterson, C.H., Hickerson, D.H.M. & Grissom Johnson, G. Short-term consequences of nourishment and bulldozing on the dominant large invertebrates of a sandy beach. *Journal of Coastal Research* **15** (en prensa).
- Perry, D.M. 1980 Factors influencing aggregation patterns in the sand crab *Emerita analoga* (Crustacea: Hippidae). *Oecologia* **45**, 379-384.
- Raimondi, P.T. & Reed, D.C. 1996 Determining the spatial extent of ecological impacts caused by local anthropogenic disturbances in coastal marine habitats. En *Detecting*

- Ecological Impacts: concepts and applications in coastal habitats* (Schmitt, R.J. & Osenberg, C.W. eds.). Academic Press, London, pp. 179-198.
- Restrepo, V.R. & Watson, R.A. 1991 An approach to modeling crustacean egg-bearing fractions as a function of size and season. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **48**, 1431-1436.
- Sastre, M.P. Relationships between life history stages and population fluctuations in *Emerita portoricensis*. *Bulletin of Marine Science* **47**, 526-535.
- Serafy, J.E., Lindeman, K.C., Hopkins, T.E., & Ault, J.S. 1997 Effects of freshwater canal discharge on fish assemblages in a subtropical bay: field and laboratory observations. *Marine Ecology Progress Series* **160**, 161-172.
- Siegel, R. P. & Wenner, A. M. 1984 Abnormal reproduction of the sand crab *Emerita analoga* in the vicinity of a nuclear generating station in Southern California. *Marine Biology* **80**, 341-345.
- Short, A.D. & Wright, L.D. 1983 Physical variability of sandy beaches. En *Sandy beaches as ecosystems* ( McLachlan, A. & Erasmus, T. eds.). W. Junk, The Hague, pp 133-144.
- Subramoniam, T. 1979 Some aspects of reproductive ecology of a mole crab, *Emerita asiatica*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **36**, 259-268.
- Trippel, E.A. & Harvey, H.H. 1991 Comparison of methods used to estimate age and length of fishes at sexual maturity using populations of White Sucker (*Catostomus commersoni*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **48**, 1446-1459.
- Thrush, S.F., Pridmore, R.D. & Hewitt, J.E. 1996 Impacts on soft-sediment macrofauna. The effects of spatial variation on temporal trends. En *Detecting Ecological Impacts: concepts and applications in coastal habitats* (Schmitt, R.J. & Osenberg, C.W. eds.). Academic Press, London, pp. 49-66.

- Trueman, E.R. 1970 The mechanism of burrowing of the mole crab, *Emerita*. *Journal of Experimental Biology* **53**, 701-710.
- UNESCO, 1980 Conservación y mejora de playas. Proyecto UNDP/URU/73/007, Informe Técnico, 593 pp.
- Veloso, V. G. & Cardoso, R.S. 1999 Population biology of the mole crab *Emerita brasiliensis* (Decapoda: Hippidae) at Fora Beach, Brazil. *Journal of Crustacean Biology* **19**, 147-153.
- Wenner, A.M. 1988 Crustaceans and other invertebrates as indicators of beach pollution. En *Marine Organisms as Indicators* (Soule, D.F. & Kleppel, G.S., eds.). Springer – Verlag New York, pp. 199-229.
- Wenner, A.M., Ricard, Y. & Dugan, J. 1987 Hippid crab population structure and food availability on pacific shorelines. *Bulletin of Marine Science* **4**, 221-233.
- Wenner, A.M., Dugan, J.E. & Hubbard, D.M. 1993 Sand crab population biology on the California Islands and mainland. En *Third California Islands Symposium: Recent advances in Research on the California Islands* (Hochberg, F.G., ed.). Santa Barbara Museum of Natural History, California, pp. 335-348.

## ANEXO

Lercari, D. & Defeo, O. 1999 Effects of freshwater discharge in sandy beach populations: the mole crab *Emerita brasiliensis* in Uruguay. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **49**, 457-468.