

Efecto de la morfodinámica en la abundancia
e historia de vida del “tatucito” *Emerita brasiliensis*
(Decapoda, Hippidae) en playas arenosas de
Uruguay



Eleonora Celentano Campodónico

Tesis de Maestría en Biología

Opción Ecología

Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas

(PEDECIBA)

Facultad de Ciencias

Universidad de la República

Montevideo, 2005

TABLA DE CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS	iii
RESUMEN	iv
ABSTRACT	v
LISTA DE TABLAS	vi
LISTA DE FIGURAS	vii
1. INTRODUCCIÓN	
1.1 Playas arenosas	1
1.2 Morfodinámica de playas arenosas	2
1.3 Marco teórico conceptual en ecología de playas arenosas.....	4
1.4 Propósito del estudio	
1.4.1 <i>El “tatucito” Emerita brasiliensis de la costa uruguaya.....</i>	8
1.4.2 <i>Hipótesis general, objetivo y estrategia de investigación.....</i>	9
2. MATERIALES Y MÉTODOS	
2.1 Área de estudio.....	11
2.2 Muestreo	12
2.3 Análisis de laboratorio	13
2.4 Análisis de datos	14
3. RESULTADOS	
3.1 Playas	17
3.2 Abundancia	18
3.3 Períodos reproductivo y de reclutamiento	24
3.4 Tallas máximas individuales.....	25
4. DISCUSIÓN	28
5. CONCLUSIONES	31
6. PERSPECTIVAS	32
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	34
ANEXO	40

AGRADEIMIENTOS

Quisiera expresar mi profundo agradecimiento a todas aquellas personas que me apoyaron y ayudaron en la realización de esta tesis.

Al Dr. Omar Defeo por su orientación científica y estímulo para seguir ampliando mis conocimientos. Gracias por todo el tiempo y esfuerzo en inculcarme la búsqueda continua de preguntas.

A mis compañeros de UNDECIMAR: Diego Lercari, Julio Gómez, Estela Delgado, Juan Pablo Lozoya, Gastón Martínez, Sebastián Horta, Sebastián Sauco y Anita de Alava, por todos los momentos compartidos en salidas de campo, procesamiento de muestras y por su apoyo en diferentes fases de la elaboración de esta tesis.

A las personas del sexto piso de DINARA, en particular a Gustavo Riestra y Fabrizio Scarabino, por su colaboración y asesoramiento en el procesamiento de las muestras.

A los Doctores Alejandro Brazeiro, Daniel Conde, Flavio Scasso, integrantes del tribunal de esta tesis, por sus valiosas sugerencias que mejoraron esta tesis.

A CONICYT por la financiación del proyecto N° 4034 “Diversidad biológica y pautas para su conservación en sistemas litorales arenosos de la costa uruguaya”, y a PEDECIBA por el apoyo económico a través de una beca de Maestría.

A mi familia, en especial a los Cocos, quienes siempre me apoyan incondicionalmente. Gracias por la escucha y el intento de comprender lo que hago.

RESUMEN

Las playas arenosas constituyen uno de los ambientes físicamente más estresantes de todos los ecosistemas marinos. Numerosos factores físicos, tales como pendiente y ancho de la playa, tamaño de grano, altura y período de la ola, interactúan para dar un amplio rango de estados morfodinámicos que se extiende de playas disipativas a reflectivas. La Hipótesis de Rigurosidad Ambiental (HHH por sus siglas en inglés) postula que en playas reflectivas, los organismos requieren más energía para adaptarse y mantenerse en un ambiente riguroso y por lo tanto tienen menor abundancia y tasas más bajas de fecundidad, crecimiento y sobrevivencia, que en playas disipativas. La mayoría de las investigaciones han evaluado esta hipótesis mediante comparaciones entre solo dos playas, por lo que las tendencias observadas en variables poblacionales no podrían atribuirse indiscutiblemente a la morfodinámica sino solo a características particulares de los sitios considerados. En este trabajo se compara la abundancia, reproducción, reclutamiento y tamaño corporal del “tatucito” *Emerita brasiliensis* entre poblaciones de ocho playas arenosas expuestas micromareales con morfodinámica contrastante, a través de 180 km de la costa atlántica de Uruguay. Para categorizar las playas arenosas, se utilizaron variables físicas e índices de estado morfodinámico. Los resultados de este análisis bianual de macroescala fueron consistentes con las predicciones del HHH: la abundancia (total y de componentes poblacionales), la duración de las estaciones de reclutamiento y de reproducción, y la talla individual de megalopas y hembras de *E. brasiliensis* disminuyeron desde playas disipativas a reflectivas. Esto se vio reflejado en relaciones lineales y mayoritariamente no lineales entre variables físicas y biológicas: tanto las variables físicas aisladas como los índices compuestos del estado morfodinámico de playa fueron predictores útiles de tendencias espaciales en los rasgos de vida y demografía del “tatucito”. Estos indicadores inequívocos del aumento de la adecuación biológica (“fitness”) con la disipatividad de la playa sustentan las predicciones de la HHH. En conclusión, este estudio provee una fuerte evidencia de una respuesta consistente de la abundancia y rasgos de vida de una especie intermareal a las características morfodinámicas del ambiente que habita, en la dirección predicha por la HHH.

ABSTRACT

Sandy beaches are among the physically harshest habitats of all marine environments. Several physical factors like beach width and slope, sand grain size, wave height and period, interact to give a wide variety of morphodynamic states ranging from dissipative to reflective beaches. The Habitat Harshness Hypothesis (HHH) postulates that in reflective beaches, the harsh environment forces organisms to divert more energy towards maintenance and they therefore present lower abundance, fecundity, growth and survival rates than in dissipative beaches. Recent investigations have tested this hypothesis through single comparisons of two beaches, and thus the observed trends in population-level variables cannot be attributed incontestably to beach state, but only to location. Here, abundance, reproduction, recruitment and body size of the intertidal mole crab *Emerita brasiliensis* were compared between populations from eight microtidal exposed sandy beaches with contrasting morphodynamics, sampled bimonthly during almost two years, throughout the 180 km Uruguayan Atlantic coast. Physical variables and compound indices of beach state were used to categorize the sandy beaches. The results of this large scale analysis were fully consistent with the predictions of the HHH: abundance (total and population components), duration of the reproduction and recruitment seasons, and individual size of megalops and females of *E. brasiliensis* decreased from dissipative to reflective beaches. This was reflected by linear and, mostly, nonlinear relationships between biological and both physical variables and compound indices of beach state. These unambiguous indicators of increasing fitness towards beach dissipativeness are in agreement with the HHH. In conclusion, this multi-beach sampling during two consecutive years provides a compelling evidence of a consistent response of demographic and life history traits features of an intertidal beach species to morphodynamic characteristics of the environment.

LISTA DE TABLAS

Tabla 1 Caracterización física de las ocho playas de la costa atlántica uruguaya analizadas en este estudio, mediante los niveles superior e inferior del intervalo de confianza del 95% de las principales variables registradas	17
Tabla 2 <i>Emerita brasiliensis</i> . Modelos lineales y no lineales, estadísticamente significativos, estimados entre los atributos poblacionales y variables físicas o índices compuestos (Ω , BDI y BI).....	19
Tabla 3 <i>Emerita brasiliensis</i> . Valores de los parámetros y r^2 de los modelos lineales y no lineales, estadísticamente significativos, estimados entre abundancia (total y de componentes poblacionales) y variables físicas o índices compuestos (Ω , BDI y BI).	20
Tabla 4 <i>Emerita brasiliensis</i> . Resultados del análisis de regresión lineal múltiple efectuado entre la abundancia total (datos logaritmizados) y las variables abióticas aisladas	24
Tabla 5 <i>Emerita brasiliensis</i> . Valores de los parámetros y r^2 de los modelos lineales y no lineales, estadísticamente significativos, estimados entre la ocurrencia de componentes reproductivos y de reclutamiento y variables físicas o índices compuestos (Ω , BDI y BI).....	24
Tabla 6 <i>Emerita brasiliensis</i> . Valores de los parámetros y r^2 de los modelos lineales y no lineales, estadísticamente significativos, estimados entre las tallas individuales (mm) máximas (LC_{max}) y correspondientes al percentil 90 (LC_{90}) de las distribuciones de frecuencias de tallas de los componentes reproductivos y de reclutamiento y variables físicas o índices compuestos (Ω , BDI y BI).....	26

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 Esquema mostrando playas reflectivas y disipativas (modificado de Short 1999).	3
Figura 2 Mapa de la costa atlántica uruguaya, indicando la ubicación de las ocho playas analizadas en este estudio.....	11
Figura 3 Caracterización morfodinámica de las playas mediante un esquema bivariado determinado por el intervalo de confianza al 95% del Índice de Playa (BI) y Parámetro de Dean (Ω).....	18
Figura 4 <i>Emerita brasiliensis</i> . Modelos con mayor ajuste entre la abundancia total ($\text{ind}\cdot\text{m}^{-1}$) y las variables físicas.....	21
Figura 5 <i>Emerita brasiliensis</i> . Modelos con mayor ajuste entre abundancia total ($\text{ind}\cdot\text{m}^{-1}$) y los índices compuestos Ω , BDI y BI.	22
Figura 6 <i>Emerita brasiliensis</i> . Modelos con mayor ajuste entre la abundancia de componentes poblacionales reproductivos (hembras ovígeras y machos con espermatóforo) y de reclutamiento (megalopas) y variables físicas o índices compuestos.....	23
Figura 7 <i>Emerita brasiliensis</i> . Modelos con mayor ajuste entre la ocurrencia de componentes poblacionales reproductivos (hembras ovígeras y machos con espermatóforo) y de reclutamiento (megalopas) e índices compuestos	25
Figura 8 <i>Emerita brasiliensis</i> . Modelos con mayor ajuste entre la talla máxima de: (a) hembras ovígeras y contenido de materia orgánica en el sedimento; y (b) megalopas y tamaño medio de grano	27

1. INTRODUCCIÓN

1.1 Playas arenosas

Las playas arenosas ocurren en todas las costas sedimentarias expuestas a las olas y constituyen una interfase dinámica entre el mar y la tierra. Se las considera entre los sistemas físicos más dinámicos de la Tierra y se forman cuando existe sedimento suficiente para que las olas lo depositen sobre el nivel del mar (Short 1999). Las playas están presentes en todas las latitudes, climas, rangos mareales, y en todas las formas de costa. Localmente están influenciadas por procesos como marea y viento, así como por parámetros físico-químicos como tamaño y tipo de sedimento, temperatura del aire y agua, corrientes, exposición al oleaje y salinidad (Short 1999).

Las playas se pueden categorizar en un continuo que va desde aquellas de muy baja energía, angostas y someras, otras dominadas por corrientes de retorno, producidas por olas moderadas a fuertes, hasta playas de alta energía, amplias y con múltiples bancos (Short 1999). McLachlan (1980) propuso un sistema de categorización de acuerdo a la exposición, tomando en cuenta la acción de las olas, la amplitud de la zona de barrido de la ola (“surf”), el porcentaje de arena fina, la pendiente, la profundidad de las capas de reducción (capas profundas de arena que contienen compuestos tóxicos reducidos y donde el oxígeno está ausente, Brown & McLachlan 1990) y la presencia de especies macrofaunales que habitan sobre y dentro del sedimento. De esta manera, McLachlan (1980) definió playas protegidas, expuestas y muy expuestas, siendo consideradas las dos últimas como sistemas altamente rigurosos donde la biota se encuentra controlada principalmente por la variabilidad de las condiciones físicas (McLachlan 1983; Defeo *et al.* 1992, 1997; McArdle & McLachlan 1992; Jaramillo & McLachlan 1993).

1.2 Morfodinámica de playas arenosas

Numerosos factores físicos (e.g., tamaño de grano, altura y período de la ola) interactúan para generar estados morfodinámicos que se extienden en un gradiente desde playas reflectivas a disipativas. Las playas reflectivas presentan una estrecha zona de barrido que produce que las olas (de tipo “surging”) rompan directamente en la playa, mientras que las disipativas presentan una amplia zona de barrido donde gran parte de la energía de la ola incidente (de tipo “spilling”) es disipada antes de alcanzar la playa (McArdle & McLachlan 1992). Como resultado de las variaciones dinámicas en la zona de barrido, las playas disipativas se caracterizan por arenas finas, pendientes suaves, baja penetrabilidad del sustrato y alto contenido de agua; en el otro extremo del continuo morfodinámico, las playas reflectivas presentan arena gruesa, pendiente pronunciada, alta penetrabilidad del sustrato y bajo contenido de materia orgánica (Figura 1) (Short 1996, 1999).

Short & Wright (1983) mostraron que el estado morfodinámico de las playas resulta de la interacción de la pendiente de la playa, la acción de las olas y el tamaño medio de grano, describiendo dicha interacción mediante un índice de estado morfodinámico denominado parámetro de Dean (Ω). Así, valores de $\Omega > 6$ definen playas disipativas, valores de Ω entre 2 y 5 definen playas intermedias, y playas con $\Omega > 6$ se definen como reflectivas (Short 1996).

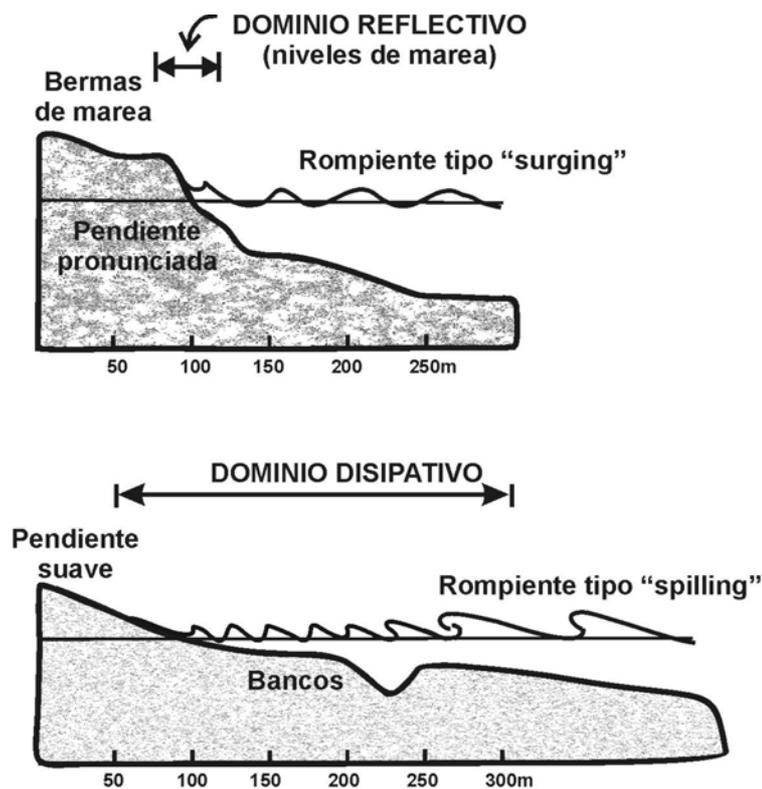


Figura 1. Esquema de playas reflectivas y disipativas (modificado de Short 1999). Nótese la diferencia en el ancho de playa, el cual se incrementa sensiblemente hacia el dominio disipativo (panel inferior).

Para cuantificar el estado morfodinámico de una playa considerando simultáneamente el rango de mareas, se propuso el Índice de Estado de Playa (BSI por sus siglas en inglés: McLachlan *et al.* 1993). El rango de marea abarca desde sitios micromareales, que presentan una amplitud menor a 2 m entre nivel de marea alta y baja (como las playas de la costa atlántica uruguaya), hasta sitios macromareales, con una amplitud mayor a 6 m. De este modo, considerando la interacción entre la energía de la ola, el rango de marea y el tamaño medio de grano, McLachlan (1996) definió cuatro tipos morfodinámicos de playas: reflectivas micromareales, intermedias micro/mesomareales, disipativas micro/mesomareales y ultradisipativas macromareales.

Recientemente, Soares (2003) desarrolló el Índice de Depósito de Playa (BDI por sus siglas en inglés) considerando la pendiente de la playa y el tamaño medio de grano. El

BDI ha probado ser efectivo para comparar playas micromareales bajo un amplio rango de condiciones.

Finalmente, McLachlan y Dorvlo (2005) definieron el Índice de Playa (BI por sus siglas en inglés), para comparar playas que difieren en rango mareal. El BI ha probado ser útil también para evaluar la relación entre las características físicas y biológicas de estos sistemas, aún en casos de rango mareal uniforme (Defeo & Gómez 2005), a causa de la relación entre las variables críticas de playas arenosas: Tamaño medio de grano y Pendiente.

1.3 Marco teórico-conceptual en ecología de playas arenosas

La mayoría de los phyla de invertebrados están presentes en las comunidades macrofaunísticas (organismos > 0.5 mm) de las playas, aunque se destacan por su abundancia y biomasa los poliquetos, moluscos (bivalvos y gasterópodos) y crustáceos (isópodos, anfípodos y decápodos) (Brown & McLachlan 1990). Los crustáceos, por su gran movilidad y habilidad para enterrarse, son capaces de habitar todo el rango morfodinámico, los moluscos son menos exitosos en playas reflectivas de arena gruesa mientras que los poliquetos estarían casi confinados a playas de arena fina con energía media a baja (Brown & McLachlan 1990).

Bally (1981), analizando los resultados de 105 trabajos publicados sobre macrofauna de playas arenosas, concluyó que mientras la diversidad, riqueza y abundancia de especies disminuyen con el grado de exposición de una playa, los tamaños individuales de los organismos se incrementan. Al relacionar estos descriptores comunitarios con los estados morfodinámicos de las playas, Brown & McLachlan (1990) encontraron que la diversidad y abundancia disminuyen desde playas disipativas a playas reflectivas, mientras que el tamaño individual de los organismos aumenta. Este patrón ha sido

ampliamente reportado (Defeo *et al.* 1992; Jaramillo & McLachlan 1993; Borzone *et al.* 1996; McLachlan *et al.* 1996) y se propone como un paradigma para la ecología de playas arenosas. Actualmente se discute si estos patrones son ciertos tanto a nivel poblacional como comunitario (Gómez & Defeo 1999).

En la última década se han postulado varias hipótesis ecológicas para explicar patrones en la estructura comunitaria y la composición de la macrofauna en playas arenosas, así como para entender la influencia de la morfodinámica en la historia de vida de las especies (McLachlan 2001). En primer lugar, una adaptación de la Hipótesis Autoecológica (AH por sus siglas en inglés; Noy-Meir 1979) para playas arenosas, sostiene que las comunidades están estructuradas por respuestas independientes de las especies al ambiente físico, siendo mínimas las interacciones biológicas (McLachlan 1990). Posteriormente, en consonancia con esta hipótesis pero restringida a la zona intermareal, la Hipótesis de Exclusión de Swash (SEH por sus siglas en inglés) predice un consistente incremento en la riqueza de especies, abundancia y biomasa desde playas reflectivas a disipativas (McArdle & McLachlan 1991, 1992). El swash, definido como el movimiento de avance y retroceso del agua en la playa luego de que la ola rompe y colapsa en la arena (McArdle & McLachlan 1991, 1992), incrementa su rigurosidad hacia condiciones reflectivas, determinando una progresiva exclusión de especies, hasta que en el extremo reflectivo del gradiente morfodinámico, no ocurren especies intermareales y sólo persisten especies supralitorales (McLachlan *et al.* 1995). Esta exclusión de especies hacia el extremo reflectivo del continuo morfodinámico ha sido explicada por una combinación de factores físicos, tales como arena gruesa, alta frecuencia y velocidad de barrido de la ola, y un incremento en las dinámicas de acreción-erosión en la playa (Brazeiro 2001). La acción múltiple y simultánea del tamaño de grano, la dinámica de acreción-erosión y las condiciones del swash sobre la

macrofauna de playas arenosas dio lugar a la Hipótesis de Severidad Ambiental Multicausal (Brazeiro 2001).

Recientemente, Gómez & Defeo (1999) y Defeo *et al.* (2001, 2003) incorporaron predicciones a nivel poblacional a las originales AH y SEH, postulando la Hipótesis de Rigurosidad Ambiental (HHH por sus siglas en inglés). La HHH postula que en playas reflectivas el ambiente riguroso fuerza a los organismos a emplear más energía en el mantenimiento y adaptación al ambiente, presentando así menor abundancia, fecundidad, crecimiento, tasas de supervivencia y reproducción que en playas disipativas. Se postula asimismo que procesos de post- asentamiento impiden que algunas especies establezcan poblaciones en playas reflectivas. Estos autores postulan que las hipótesis a nivel comunitario en ecología de playas arenosas no proveen explicaciones satisfactorias para las fluctuaciones espacio-temporales en abundancia, estructura y dinámica poblacional. Asimismo, postulan que los mecanismos bióticos pueden ser de mayor importancia en playas disipativas, mientras que las poblaciones en playas reflectivas pueden ser reguladas por respuestas individuales al ambiente.

Diversos trabajos proveen un fuerte apoyo a las principales predicciones de la SEH, reflejado por relaciones significativas entre atributos comunitarios y factores físicos o índices de estado de playa (McLachlan 1990; Defeo *et al.* 1992; Hacking 1997; McLachlan *et al.* 1993, 1995; Brazeiro 1999; Jaramillo *et al.* 2000; Nel 2001; Soares 2003; Rodil & Lastra 2004; McLachlan & Dorvlo 2005). En todos los casos, dichas relaciones se traducen en un aumento de la riqueza específica, diversidad ecológica, abundancia y biomasa de las comunidades macrofaunísticas desde playas reflectivas a disipativas.

A nivel poblacional, recientes evaluaciones de la HHH mostraron que especies que co-ocurren en playas con morfodinámica contrastante no se comportan como lo predice la teoría. Defeo *et al.* (1997) mostraron que la abundancia y el tamaño corporal de *Excirolana braziliensis*, a través de su rango de distribución de miles de kilómetros, no podía ser explicado por una simple relación animal-sedimento. Más aún, varios experimentos de laboratorio dirigidos a evaluar competencia entre dicha especie y el isópodo simpátrico *Excirolana armata* (Defeo *et al.* 1997), así como evidencias correlacionales en las fluctuaciones de largo plazo entre dos bivalvos simpátricos (Defeo & de Álava 1995), sugirieron que la competencia tiene un rol notable como fuerza estructuradora en poblaciones de playas arenosas. Gómez & Defeo (1999) mostraron que el anfípodo *Atlantorchestoidea brasiliensis* en una playa reflectiva presentó mayor abundancia, fecundidad, niveles de reclutamiento y sobrevivencia que en una playa disipativa, no encontrándose diferencias significativas en el crecimiento individual y otros aspectos de la historia de vida. Jaramillo *et al.* (2000) mostraron que *Emerita analoga* en playas disipativas alcanzaba mayores tamaños que en playas reflectivas y se enterraba a similares tasas en ambas playas. Contreras *et al.* (2003) encontraron que la abundancia poblacional y características de la historia de vida de crustáceos que habitan dos playas con morfodinámica contrastante del sur de Chile no eran consecuentes con las predicciones de la HHH.

Como conclusión de los estudios antes mencionados, otros factores adicionales a la morfodinámica, notablemente interacciones intra e interespecíficas, explicarían variaciones en las características demográficas y de historia de vida, indicando que las diferentes especies pueden ser controladas por diferentes factores limitantes (Defeo *et al.* 1997, 2003; Cardoso & Veloso 2003; Brazeiro 2005; Defeo & Gómez 2005).

Las investigaciones detalladas anteriormente proveen pruebas limitadas, y en muchos casos erróneas, de las predicciones de la HHH a nivel poblacional, debido al uso de inadecuadas escalas temporales y espaciales de muestreo (Defeo et al. 2002; Brazeiro 2005; Defeo & Gómez 2005): 1) algunos resultados se basan en uno o pocos eventos de muestreo, y así los efectos de la morfodinámica en los rasgos de vida pueden estar sesgados por un esquema de muestreo instantáneo; y 2) la mayoría de dichos estudios proveen comparaciones simples entre solo dos playas, una reflectiva y otra disipativa, y en consecuencia las tendencias poblacionales pueden no ser rigurosamente explicadas por la morfodinámica de las playas sino por las características particulares de los sitios seleccionados.

1.4 Propósito del estudio

*1.4.1 El “tatucito” *Emerita brasiliensis* de la costa uruguaya*

El crustáceo *Emerita brasiliensis* Schmitt 1935 (Anomura, Hippidae) es un filtrador característico de la zona intermareal de playas arenosas expuestas que presenta ciclo de vida complejo, caracterizado por una fase larval planctónica y una fase adulta bentónica. Se encuentra tanto en playas reflectivas como disipativas de la costa atlántica de América del Sur, desde Venezuela hasta Uruguay (Efford 1976; Defeo *et al.* 1992; Defeo & Cardoso 2002). Trabajos previos en *E. brasiliensis* han demostrado el rol del ambiente en la estructuración de sus poblaciones a una escala latitudinal, encontrando un incremento en la abundancia y largo corporal desde playas templadas a subtropicales en la costa atlántica de América del Sur (Defeo & Cardoso 2002, 2004). Asimismo, las poblaciones de playas disipativas templadas presentaron períodos reproductivos más extensos y mayor crecimiento, fecundidad y peso corporal por talla que en playas reflectivas subtropicales (Defeo & Cardoso 2002).

En la costa atlántica uruguaya, *Emerita brasiliensis* ocurre en playas arenosas con diferente morfodinámica, lo cual permite evaluar la respuesta poblacional a variaciones en dicho factor. Localmente, Defeo *et al.* (2001, 2003) encontraron que la abundancia del “tatucito” *E. brasiliensis* no difería entre una playa reflectiva y otra disipativa de la costa atlántica y que la población de la primera presentaba mayores tasas de crecimiento y menor mortalidad para machos, lo cual contradice las predicciones de la HHH. Sin embargo, estos estudios estuvieron basados en la comparación de una playa reflectiva (Arachania) y otra disipativa (Barra del Chuy), por lo cual los resultados de la evaluación de las predicciones de la HHH pueden estar sesgados por dicho esquema de muestreo.

1.4.2 Hipótesis general, objetivo y estrategia de investigación

Los diferentes tipos morfodinámicos de playas arenosas generan variaciones en la abundancia, demografía y características de la historia de vida de la macrofauna bentónica, esperándose un incremento en la abundancia, crecimiento y tallas individuales, sobrevivencia, reproducción y reclutamiento desde playas reflectivas a disipativas (HHH: Defeo *et al.* 2003). Esta hipótesis general se evalúa en esta tesis usando como objeto de estudio a *Emerita brasiliensis*. En consecuencia, la hipótesis de trabajo afirma que existen variaciones en los atributos poblacionales y las características de la historia de vida de *E. brasiliensis* a lo largo del gradiente morfodinámico, permitiendo así la adecuación de la especie a condiciones ambientales cambiantes. Más específicamente, se predice que la abundancia, la duración de las estaciones reproductiva y de reclutamiento, así como el tamaño corporal de *E. brasiliensis*, se incrementan desde playas reflectivas a disipativas en la costa atlántica uruguaya.

En este contexto, el objetivo general de esta Tesis fue evaluar las principales predicciones de la HHH a nivel poblacional, comparando durante dos años consecutivos, la abundancia y atributos de historia de vida de *Emerita brasiliensis* en 8 playas arenosas oceánicas expuestas micromareales de Uruguay, cubriendo el rango completo de condiciones morfodinámicas. Esta cobertura espacio-temporal de muestreo elimina las limitaciones metodológicas observadas en trabajos anteriores.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1 Área de estudio

La costa atlántica de Uruguay se presenta como una sucesión de arcos de playas arenosas micromareales separadas por puntas rocosas (UNESCO 1980), que cubren todo el espectro morfodinámico. Para este estudio se consideraron poblaciones de *Emerita brasiliensis* de ocho playas arenosas ubicadas a lo largo de 180 km de costa atlántica uruguaya, desde Santa Mónica (Maldonado) a Barra del Chuy (Rocha) (Figura 2). Las playas fueron seleccionadas en un muestreo piloto a fin de obtener, en lo posible, playas vecinas con morfodinámica contrastante. Las mismas fueron muestreadas cada dos meses desde julio de 1999 hasta abril de 2001, recolectándose información biológica y ambiental simultáneamente en cada ocasión.

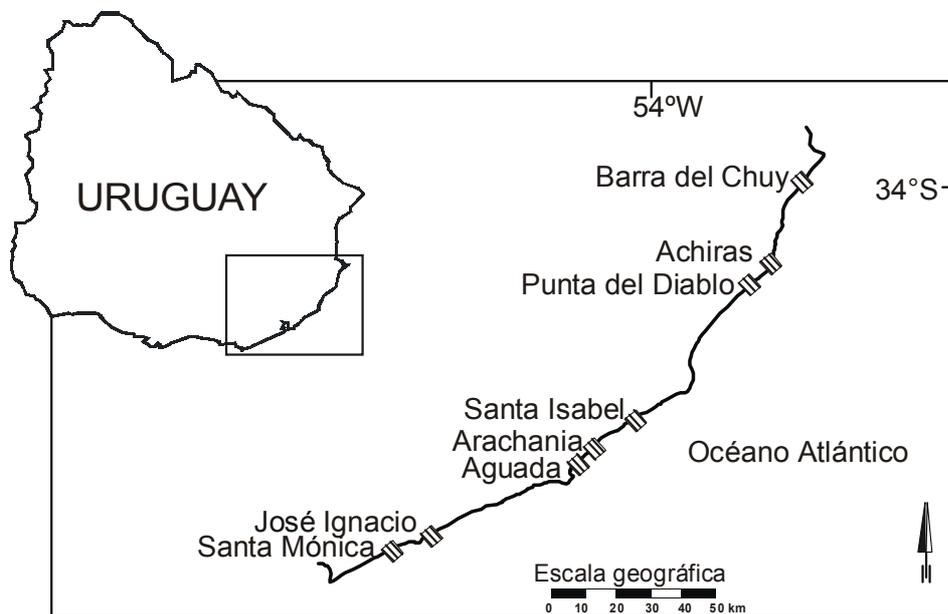


Figura 2. Mapa de la costa atlántica uruguaya, indicando la ubicación de las ocho playas analizadas en este estudio.

2.2 Muestreo

En cada playa se trazaron tres transectos perpendiculares a la línea de costa, separados 8 m entre sí, ubicando las unidades de muestreo (UM) cada 4 m, desde la base de las dunas hacia la zona de swash, hasta no obtener organismos en dos UM consecutivas. En cada UM se utilizó un cilindro metálico de 27 cm de diámetro para remover el sedimento hasta una profundidad de 40 cm. El sedimento retirado fue tamizado por una malla de 0.5 mm de abertura y los organismos colectados fueron fijados en formaldehído al 10% neutralizado con tetraborato de sodio, preparado con agua de mar, para ser procesados posteriormente en el laboratorio.

En cada playa se registró la altura (m) y período (s) de ola. La pendiente de la playa de cada sitio (%), se midió por el coeficiente:

$$P = \frac{a}{l} \times 100$$

donde a es la diferencia de alturas entre la estación más alta y la más baja y l es la distancia entre ambas estaciones (Defeo *et al.* 1992).

El ancho de la zona de swash se estimó como la distancia en m del avance y retroceso de la ola en el momento del muestreo, y a su vez, el ancho de la playa se determinó en función de la distancia desde la base de las dunas hasta el nivel inferior de swash (McArdle & McLachlan 1991). En cada UM fueron extraídas muestras de sedimento mediante un cilindro de 5 cm de diámetro, desde la superficie hasta 10 cm de profundidad (aprox. 100 g), las cuales se almacenaron en papel aluminio y se conservaron en frío, para la determinación en el laboratorio del tamaño medio de grano, y contenido de agua y materia orgánica en el sedimento. En el mismo nivel de marea en que se extrajeron las UM se realizaron mediciones *in situ* de la compactación del sedimento ($\text{kg}\cdot\text{cm}^{-2}$) usando un penetrómetro de mano.

2.3 Análisis de laboratorio

Las muestras de sedimento fueron tamizadas por mallas de 2.0, 1.0, 0.71, 0.5, 0.35, 0.25, 0.18, 0.12, 0.09 y 0.06 mm de abertura y cada fracción retenida fue pesada con una precisión de 0.001 g. El cálculo del tamaño medio de grano se realizó utilizando el software ACES (Leenknecht *et al.* 1992) expresando los valores en mm o ϕ (utilizado en el cálculo de BDI), como:

$$\phi = \log_2 d$$

siendo d el diámetro del grano en mm.

A partir del tamaño medio de grano se utilizaron las tablas de Gibbs *et al.* (1971) para calcular la velocidad de caída del sedimento, requerida en el cálculo del parámetro de Dean Ω . El contenido de agua del sedimento fue determinado por la diferencia en peso de la muestra húmeda y secada a 80°C durante 24 h. El contenido de materia orgánica se calculó por la diferencia de pesos entre la muestra seca e incinerada a 500 °C durante 5 h.

Los organismos fueron clasificados en megalopas y adultos. Las megalopas son aquellas sin pedúnculo ocular desarrollado y con presencia de pleópodos plumosos (Veloso & Cardoso 1999). Cada adulto fue sexado y discriminado en machos con y sin espermatóforo, hembras sin huevos y hembras ovígeras. La abundancia (total y por componente poblacional) fue estimada por el número de individuos por transecto lineal (IST, ind·m⁻¹) de acuerdo con Brazeiro & Defeo (1996), como:

$$IST_r = \frac{\sum_{i=1}^n q_i}{n} \cdot AB$$

donde q es la densidad promedio ($\text{ind}\cdot\text{m}^{-2}$) en cada UM i de todas las n UM pertenecientes al transecto r y AB es el ancho del banco (m) donde la especie (o cada componente poblacional) fue registrada.

La duración de los períodos reproductivo y de reclutamiento fueron inferidos a partir de la frecuencia de ocurrencia de hembras ovígeras, machos con espermatóforo y megalopas, respectivamente, en todo el período de muestreo (%) (Defeo & Cardoso 2002). A su vez, todos los organismos clasificados en cada componente poblacional fueron medidos con una precisión de 0.01 mm, desde la punta del rostro al borde distal del cefalotórax (LC), reteniendo dicha información para el análisis del largo máximo de cefalotórax (LC_{max}) y del percentil 90 de las tallas poblacionales (LC_{90}) por playa.

2.4 Análisis de datos

Las variables físicas fueron tratadas en forma aislada o agrupadas en los índices morfodinámicos antes comentados, los cuales fueron calculados como sigue:

Parámetro de Dean (Ω , Short & Wright 1983):

$$\Omega = \frac{Hb \cdot 100}{W \cdot T}$$

donde Hb es la altura (m) y T el período de la ola (s), y W es la velocidad de caída del sedimento ($\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$, de acuerdo a la Ley de Stokes).

BDI (Soares 2003):

$$BDI = \frac{1}{P} \cdot \frac{a}{Mz}$$

donde P es la pendiente de la playa, a es una constante (1.03125 mm) que denota la mediana en el tamaño de grano en la clasificación de la arena y Mz es el tamaño medio de grano (mm).

BI (McLachlan & Dorvlo 2005):

$$BI = \log_{10} \left(\frac{Mz \cdot RM}{P} \right)$$

donde Mz es el tamaño medio de grano, en este caso expresado en unidades de $\phi + 1$

La relación entre las variables poblacionales y físicas (aisladas o agrupadas en índices), fue promediada sobre los 22 meses para reflejar patrones espaciales suavizados como producto de la intensa cobertura temporal. Estas relaciones fueron modeladas por procedimientos de ajuste lineal y no lineal. Estos procedimientos son más apropiados para predecir patrones que comparaciones múltiples a través de categorías discretas (e.g., ANOVAs) de variables continuas (e.g., tamaño de grano, pendiente, Ω , BDI) (Defeo & Cardoso 2002, 2004). El modelo que mejor explicó cada relación entre las variables físicas y biológicas fue seleccionado de acuerdo a su coeficiente de determinación (r^2). También se utilizó un análisis de regresión lineal múltiple para estimar el efecto de las variables físicas en la abundancia total, considerando los promedios mensuales para cada variable física aislada como entradas en el análisis, descartándose los índices compuestos (i.e., Ω BDI y BI). Los datos fueron transformados para cumplir con los supuestos de linealidad y homoscedasticidad, realizándose el análisis de residuales para determinar si las transformaciones eran apropiadas. Se eligieron a priori valores de F de 1 y 0 para la entrada y remoción de variables respectivamente, hasta obtener el mejor modelo de regresión. También fueron analizadas las correlaciones parciales y la redundancia de variables independientes:

cuando dos variables significativas se mostraron estadísticamente redundantes, se excluyó la variable con menor contribución al modelo. Los análisis estadísticos descritos y gráficos resultantes se realizaron utilizando el programa STATISTICA (StatSoft Inc., 1999).

3. RESULTADOS

3.1 Playas

La caracterización física de las ocho playas estudiadas se muestra en la Tabla 1. De acuerdo a la clasificación de Short (1996) basada en Ω , Barra del Chuy se presentó como playa disipativa durante la mayor parte del período analizado, Achiras y Aguada presentaron características morfodinámicas intermedio-disipativas, José Ignacio y Punta del Diablo presentaron estados intermedios durante todo el período analizado, mientras que Arachania, Santa Mónica y Santa Isabel mostraron claras tendencias hacia el extremo reflectivo del continuo morfodinámico (Figura 3).

Tabla 1. Caracterización física de las ocho playas de la costa atlántica uruguaya analizadas en este estudio, mediante los niveles superior e inferior del intervalo de confianza del 95% de las principales variables registradas. Las playas están ordenadas en orden creciente de disipatividad (según el parámetro de Dean Ω). AP: ancho de playa; AS: ancho de la zona de swash; P: pendiente de la playa; CH₂O: contenido de agua en el sedimento; Cmo: contenido de materia orgánica en el sedimento; Mz: tamaño medio de grano; CT: compactación del sedimento.

Playa	AP (m)	AS (m)	P (%)	CH ₂ O (%)	Cmo (%)	Mz (mm)	CT (kg·cm ⁻²)
Arachania	38.71 - 45.66	6.30 - 9.70	5.49 - 7.41	6.31 - 9.05	0.16 - 0.32	0.38 - 0.49	2.38 - 2.93
Santa Isabel	29.76 - 42.24	6.38 - 11.80	6.46 - 8.88	5.56 - 8.01	0.31 - 0.39	0.44 - 0.6	2.27 - 2.55
Santa Mónica	41.41 - 51.68	6.13 - 8.27	4.08 - 5.12	4.88 - 7.31	0.11 - 0.15	0.56 - 0.62	1.81 - 2.59
Punta del Diablo	32.18 - 41.42	8.41 - 11.22	4.89 - 8.08	6.20 - 9.44	0.35 - 0.47	0.39 - 0.48	2.40 - 2.94
José Ignacio	42.61 - 53.79	9.75 - 13.52	3.69 - 4.78	6.75 - 10.86	0.15 - 0.3	0.25 - 0.33	3.25 - 3.67
Aguada	32.43 - 45.39	7.64 - 11.27	3.37 - 4.40	15.97 - 18.72	0.19 - 0.32	0.15 - 0.17	4.48 - 4.71
Achiras	41.23 - 49.97	7.67 - 12.69	3.40 - 5.03	7.21 - 12.23	0.20 - 0.37	0.24 - 0.27	3.04 - 3.78
Barra del Chuy	59.39 - 66.21	9.83 - 15.63	2.23 - 3.15	13.57 - 14.85	0.17 - 0.29	0.20 - 0.23	3.81 - 4.22

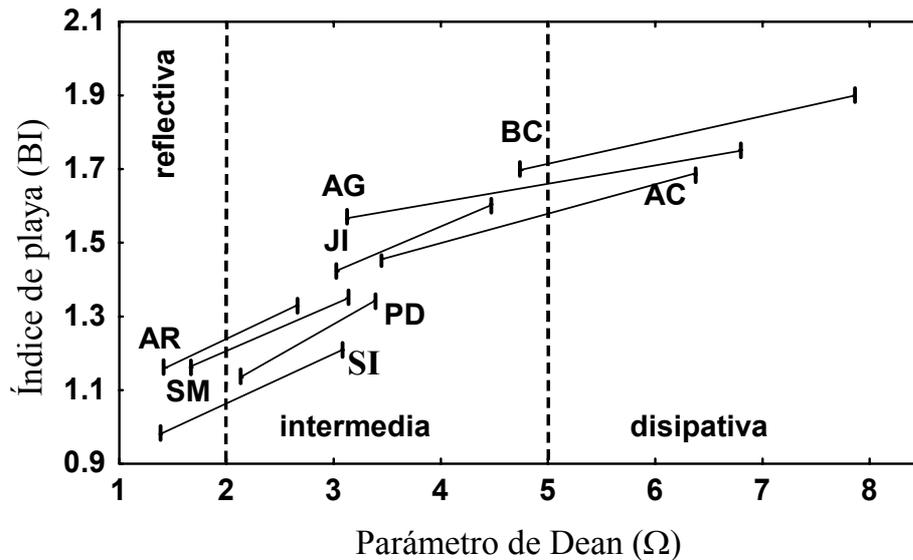


Figura 3. Caracterización morfodinámica de las playas mediante un esquema bivariado determinado por el intervalo de confianza al 95% del Índice de Playa (BI) y Parámetro de Dean (Ω). AC: Achiras; AG: Aguada; AR: Arachania; BC: Barra del Chuy; JI: José Ignacio; PD: Punta del Diablo; SM: Santa Mónica; SI: Santa Isabel.

3.2 Abundancia

La abundancia total de *Emerita brasiliensis* se incrementó significativamente desde las playas reflectivas hacia las disipativas ($0.99 < r^2 < 0.61$; $p < 0.05$). Este incremento se reflejó a través de funciones decrecientes lineales y no lineales significativas con las variables físicas y con los índices compuestos del estado de playa (Tablas 2 y 3; Figuras 4 y 5).

La abundancia de los componentes reproductivos (hembras ovígeras y machos con espermatóforo) de *Emerita brasiliensis* se incrementó hacia los dominios disipativos, lo cual se vio reflejado en las relaciones significativas con las variables físicas o los índices compuestos del estado de playa (Tablas 2 y 3; Figuras 6a y 6b).

La abundancia de megalopas se incrementó linealmente con el contenido de agua en el sedimento, BDI, BI, y Ω , y disminuyó exponencialmente con el tamaño de grano y la compactación del sedimento ($0.96 < r^2 < 0.68$; $p < 0.05$; Tablas 2 y 3; Figura 6c).

Tabla 2. *Emerita brasiliensis*. Modelos lineales y no lineales estadísticamente significativos, estimados entre los atributos poblacionales y variables físicas o índices compuestos (Ω , BDI y BI). LC_{max}: talla máxima * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$; #: relaciones marginalmente significativas ($p \approx 0.05$). Las abreviaciones fueron definidas en la Tabla 1.

Atributo biológico	Variable física						
	Mz (mm)	P (%)	CT (kg·cm ⁻²)	AS (m)	AP (m)	CH ₂ O (%)	Cmo (%)
Abundancia total (ind·m ⁻¹)	$y=ae^{-bx^{**}}$	$y=ae^{-bx^{***}}$	$y=-a+bx^{**}$	$y=ax^{b^{**}}$	$y=ax^{b^{**}}$	$y=-a+bx^{**}$	
Hembras ovígeras (ind·m ⁻¹)	$y=ae^{-bx^{**}}$	$y=ae^{-bx^{*}}$	$y=-a+bx^{**}$			$y=-a+bx^{***}$	
Hembras ovígeras (%)		$y=ax^{-b^{**}}$		$y=ae^{bx^{*}}$	$y=ae^{bx^{*}}$	$y=ax^{b^{*}}$	
LC _{max} Hembras (mm)							$y=a[1-e^{-b(x-c)}]^{***}$
LC ₉₀ Hembras (mm)							$y=a[1-e^{-b(x-c)}]^{***}$
Machos con Espermatóforo (ind·m ⁻¹)		$y=ax^{-b^{***}}$	$y=ax^{b^{\#}}$	$y=ae^{bx^{***}}$	$y=ax^{b^{***}}$		
Machos con espermatóforo (%)		$y=ax^{-b^{***}}$				$y=ax^{b^{***}}$	
Megalopas (ind·m ⁻¹)	$y=ae^{-bx^{***}}$		$y=ax^{b^{***}}$			$y=-a+bx^{***}$	
LC _{max} Megalopas (mm)	$y=ae^{-bx^{***}}$	$y=ax^{-b^{***}}$	$y=a(1-e^{-bx})^{***}$	$y=ax^{b^{***}}$		$y=ax^{b^{***}}$	
<i>Índice compuesto</i>							
		Ω		BDI			BI
Abundancia total (ind·m ⁻¹)		$y=ae^{bx^{***}}$		$y=-a+bx^{***}$			$y=ax^{b^{***}}$
Hembras ovígeras (ind·m ⁻¹)		$y=-a+bx^{**}$		$y=ax^{b^{***}}$			$y=ax^{b^{**}}$
Hembras ovígeras (%)		$y=ae^{bx^{**}}$		$y=ae^{bx^{**}}$			$y=ae^{bx^{**}}$
Machos con Espermatóforo (ind·m ⁻¹)		$y=ae^{bx^{***}}$		$y=ax^{b^{*}}$			$y=ax^{b^{**}}$
Machos con espermatóforo (%)		$y=a+bx^{*}$		$y=ae^{bx^{***}}$			$y=a+bx^{*}$
Megalopas (ind·m ⁻¹)		$y=-a+bx^{*}$		$y=-a+bx^{**}$			$y=-a+bx^{**}$
Megalopas (%)		$y=ae^{bx^{***}}$					
LC _{max} Megalopas (mm)		$y=ax^{b^{***}}$		$y=ax^{b^{***}}$			$y=ae^{bx^{***}}$

Tabla 3. *Emerita brasiliensis*. Valores de los parámetros y r^2 de los modelos lineales y no lineales, estadísticamente significativos, estimados entre abundancia (total y de componentes poblacionales) y variables físicas o índices compuestos (Ω , BDI y BI). * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$. EE = Error Estándar. Las abreviaciones fueron definidas en la Tabla 1.

Abundancia (ind·m ⁻¹)	Variable física	Modelo	a (EE)	b (EE)	R ²
Total	Mz (mm)	$y = ae^{-bx^{**}}$	12975.41 (6677.317)	5.86 (2.317)	0.71
	P (%)	$y = ae^{-bx^{***}}$	40986.75 (16774.39)	0.685 (0.121)	0.89
	CT (kg·cm ⁻²)	$y = -a + bx^{**}$	5362.89 (1810.824)	2325.690 (551.913)	0.75
	AS (m)	$y = ae^{bx^{**}}$	17.618 (33.824)	0.456 (0.159)	0.65
	AP (m)	$y = ae^{bx^{**}}$	64.063 (87.584)	0.07 (0.023)	0.61
	CH ₂ O (%)	$y = -a + bx^{**}$	2500.87 (1328.410)	464.77 (126.804)	0.69
Hembras ovígeras	Mz (mm)	$y = ae^{-bx^{**}}$	171.995 (99.941)	9.247 (3.012)	0.82
	P (%)	$y = ae^{-bx^*}$	255.517 (250.212)	0.696 (0.298)	0.62
	CT (kg·cm ⁻²)	$y = -a + bx^{**}$	43.851 (12.821)	17.518 (3.907)	0.77
	CH ₂ O (%)	$y = -a + bx^{***}$	26.073 (6.203)	3.886 (0.592)	0.88
Machos con espermatóforo	P (%)	$y = ax^{-b^{***}}$	8884.602 (5218.678)	2.961 (0.528)	0.88
	CT (kg·cm ⁻²)	$y = ax^{b^{\#}}$	14.167 (30.237)	1.936 (1.584)	0.28
	AS (m)	$y = ae^{bx^{***}}$	0.207 (0.168)	0.607 (0.066)	0.96
	AP (m)	$y = ax^{b^{***}}$	0.00001 (0.000005)	4.198 (0.783)	0.87
Megalopas	Mz (mm)	$y = ae^{-bx^{***}}$	10338.80 (2662.83)	9.341 (1.340)	0.96
	CT (kg·cm ⁻²)	$y = ax^{b^{***}}$	4.040 (4.990)	4.200 (0.847)	0.89
	CH ₂ O (%)	$y = -a + bx^{***}$	1347.22 (327.925)	210.76 (31.302)	0.88
Índice Compuesto					
Total	Ω	$y = ax^{b^{***}}$	56.883 (30.677)	2.558 (0.312)	0.96
	BDI	$y = -a + bx^{***}$	850.139 (289.289)	32.427 (2.650)	0.98
	BI	$y = ax^{b^{***}}$	139.005 (33.518)	6.527 (0.470)	0.98
Hembras ovígeras	Ω	$y = -a + bx^{**}$	22.102 (7.347)	9.325 (1.861)	0.81
	BDI	$y = ax^{b^{***}}$	0.0025 (0.006)	1.827 (0.473)	0.90
	BI	$y = ax^{b^{**}}$	0.639 (0.809)	7.103 (2.315)	0.80
Machos con espermatóforo	Ω	$y = ae^{bx^{**}}$	6.621 (6.859)	0.670 (0.175)	0.80
	BDI	$y = ax^{b^{**}}$	0.229 (0.782)	1.385 (0.659)	0.62
	BI	$y = ax^{b^{**}}$	4.019 (5.505)	7.993 (2.471)	0.78
Megalopas	Ω	$y = -a + bx^*$	986.089 (504.116)	465.861 (127.737)	0.69
	BDI	$y = -a + bx^{**}$	326.354 (281.528)	11.668 (2.579)	0.77
	BI	$y = -a + bx^{**}$	3532.40 (1144.426)	2992.86 (795.036)	0.68

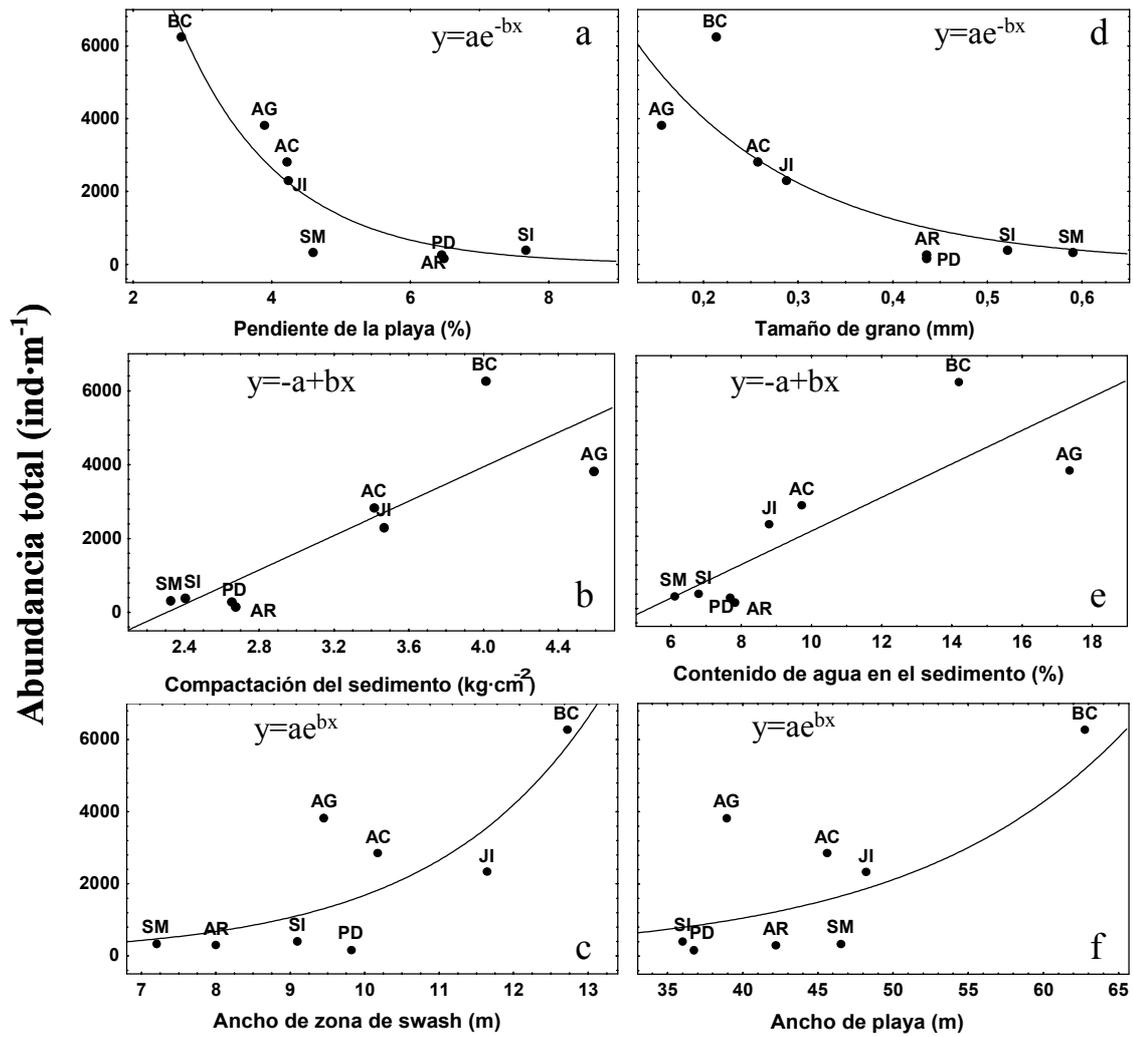


Figura 4. *Emerita brasiliensis*. Modelos con mayor ajuste entre la abundancia total (ind·m⁻¹) y las variables físicas. Las abreviaciones fueron definidas en la Figura 3. Los detalles estadísticos de cada modelo representado se brindan en la Tabla 3.

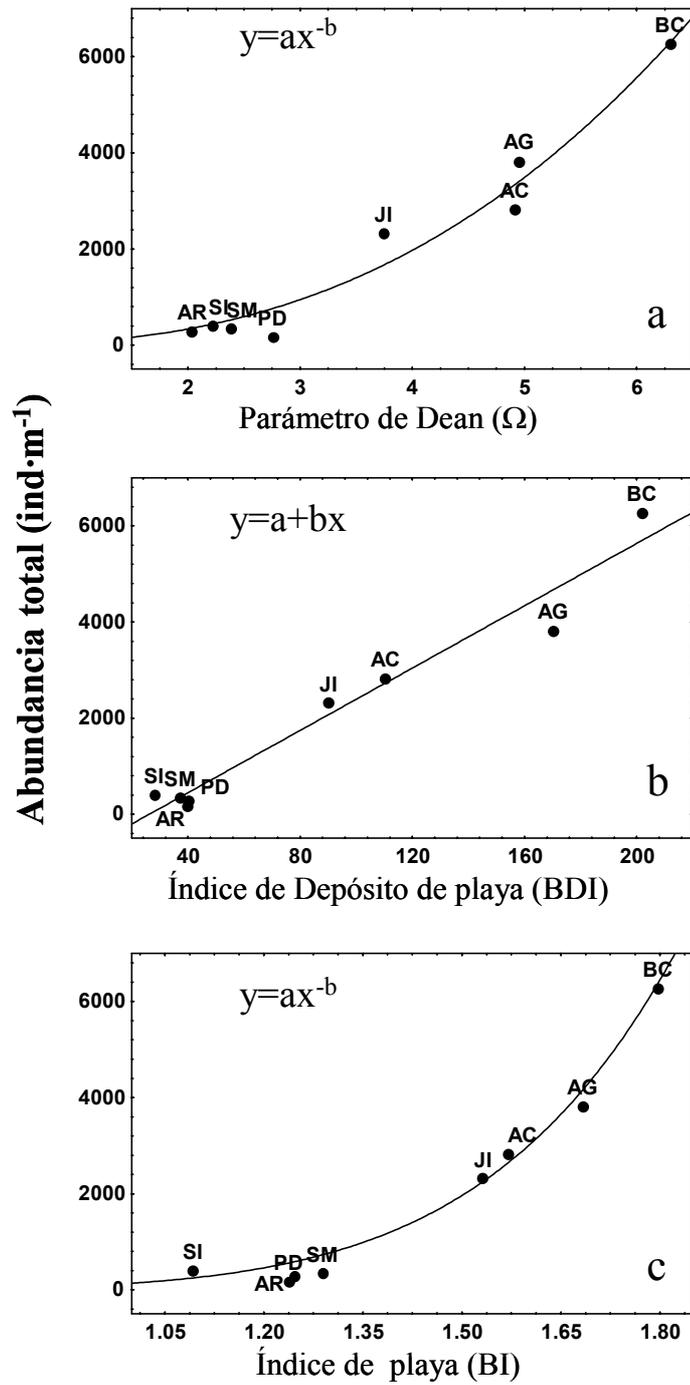


Figura 5. *Emerita brasiliensis*. Modelos con mayor ajuste entre abundancia total (ind·m⁻¹) y los índices compuestos Ω , BDI y BI. Las abreviaciones fueron definidas en la Figura 3. Los detalles estadísticos de cada modelo representado se brindan en la Tabla 3.

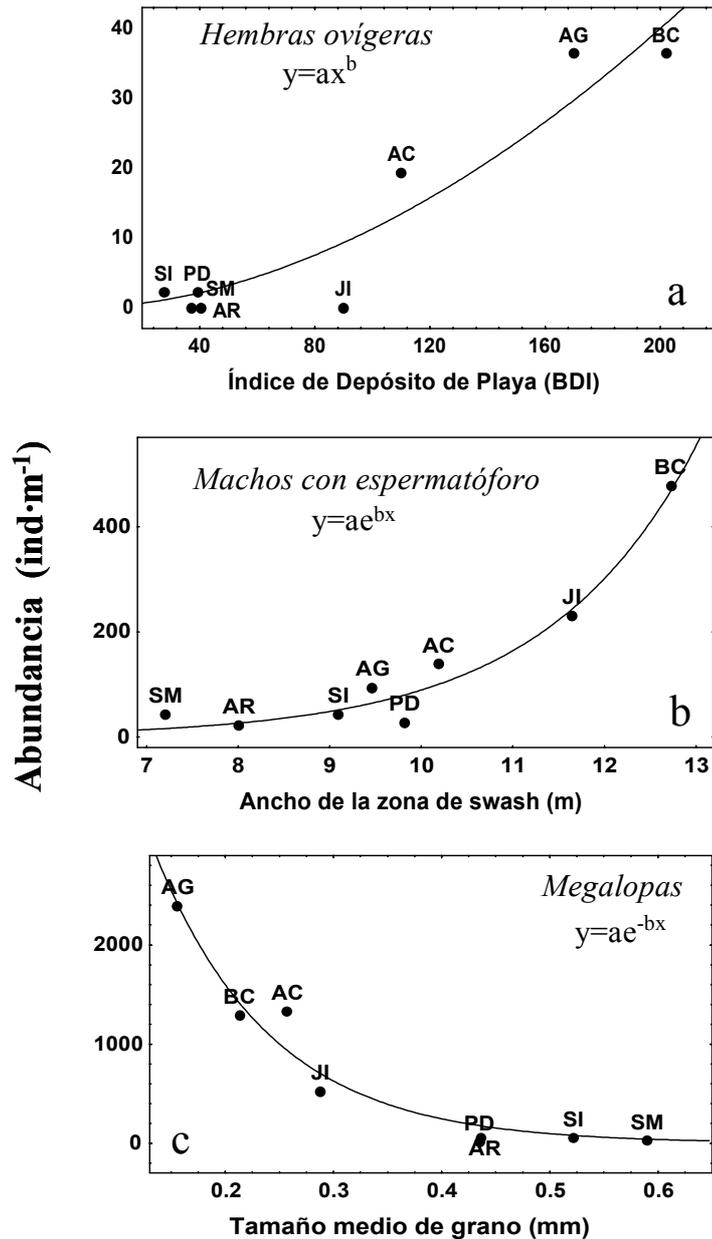


Figura 6. *Emerita brasiliensis*. Modelos con mayor ajuste entre la abundancia de componentes poblacionales reproductivos (hembras ovígeras y machos con espermátóforo) y de reclutamiento (megalopas) y variables físicas o índices compuestos (BDI). Las abreviaciones fueron definidas en la Figura 3. Los detalles estadísticos de cada modelo representado se brindan en la Tabla 3.

El análisis de regresión lineal múltiple mostró que el tamaño de grano (coeficiente $\beta = -0.61$; $p < 0.05$) fue el mejor predictor de la variación espacial de la abundancia total (datos logaritmizados) de *E. brasiliensis* (R^2 ajustado = 0.15; $p < 0.004$) (Tabla 4).

Tabla 4. *Emerita brasiliensis*. Resultados del análisis de regresión lineal múltiple efectuado entre la abundancia total (datos logaritmizados) y las variables abióticas aisladas. Las abreviaciones fueron definidas en la Tabla 1.

	Beta (EE)	B (EE)	t	p
Mz (mm)	-0.61 (0.19)	-13.36 (4.10)	-3.255	0.001
AS (m)	-0.20 (0.11)	-0.19 (0.11)	-1.714	0.090
AP (m)	0.15 (0.12)	0.04 (0.04)	1.234	0.221
Cmo (%)	0.09 (0.11)	2.83 (3.12)	0.906	0.367
CH ₂ O (%)	-0.15 (0.18)	-0.12 (0.14)	-0.849	0.398
CT (kg·cm ⁻²)	-0.11 (0.23)	-0.44 (0.92)	-0.481	0.631
P (%)	-0.02 (0.14)	-0.04 (0.23)	-0.181	0.856
Intercepto		10.49 (4.34)	2.413	0.018

3.3 Períodos reproductivo y de reclutamiento

El período reproductivo (hembras ovígeras y machos con espermatóforo) se incrementó en forma exponencial desde playas reflectivas a disipativas con BDI, BI, Ω , anchos de playa y de swash, y contenido de agua en el sedimento, disminuyendo con la pendiente de la playa ($0.78 < r^2 < 0.38$; $p < 0.05$). Por otro lado, el período de reclutamiento se incrementó significativamente con Ω ($r^2 = 0.39$, $p < 0.001$, Tablas 2 y 5; Figura 7).

Tabla 5. *Emerita brasiliensis*. Valores de los parámetros y r^2 de los modelos lineales y no lineales, estadísticamente significativos, estimados entre la ocurrencia de componentes reproductivos y de reclutamiento y variables físicas o índices compuestos (Ω , BDI y BI). * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$. EE = Error Estándar. Las abreviaciones fueron definidas en la Tabla 1.

Ocurrencia (%)	Variable física	Modelo	a (EE)	b (EE)	r^2
Hembras ovígeras	P (%)	$y = ax^{-b^{**}}$	305.164 (327.796)	2.715 (0.945)	0.61
	AS (m)	$y = ae^{bx^*}$	0.147 (0.355)	0.369 (0.204)	0.39
	AP (m)	$y = ae^{bx^*}$	0.170 (0.321)	0.075 (0.032)	0.41
	CH ₂ O (%)	$y = ax^{b^*}$	0.133 (0.272)	0.170 (0.771)	0.53
Machos con espermatóforo	P (%)	$y = ax^{-b^{***}}$	109.865 (58.475)	1.165 (0.389)	0.55
	CH ₂ O (%)	$y = ax^{b^{***}}$	2.709 (2.221)	0.864 (0.331)	0.53
Índice compuesto					
Hembras ovígeras	Ω	$y = ae^{bx^{**}}$	0.541 (0.495)	0.581 (0.157)	0.78
	BDI	$y = ae^{bx^{**}}$	1.317 (0.928)	0.013 (0.003)	0.78
	BI	$y = ae^{bx^{**}}$	0.004 (0.010)	4.786 (1.565)	0.73
Machos con espermatóforo	Ω	$y = a + bx^*$	1.743 (5.807)	4.786 (1.471)	0.64
	BDI	$y = ae^{bx^{***}}$	10.480 (2.244)	0.005 (0.001)	0.75
	BI	$y = -a + bx^*$	20.482 (15.219)	27.980 (10.577)	0.54
Megalopas	Ω	$y = ae^{bx^{***}}$	8.564 (1.820)	0.101 (0.048)	0.39

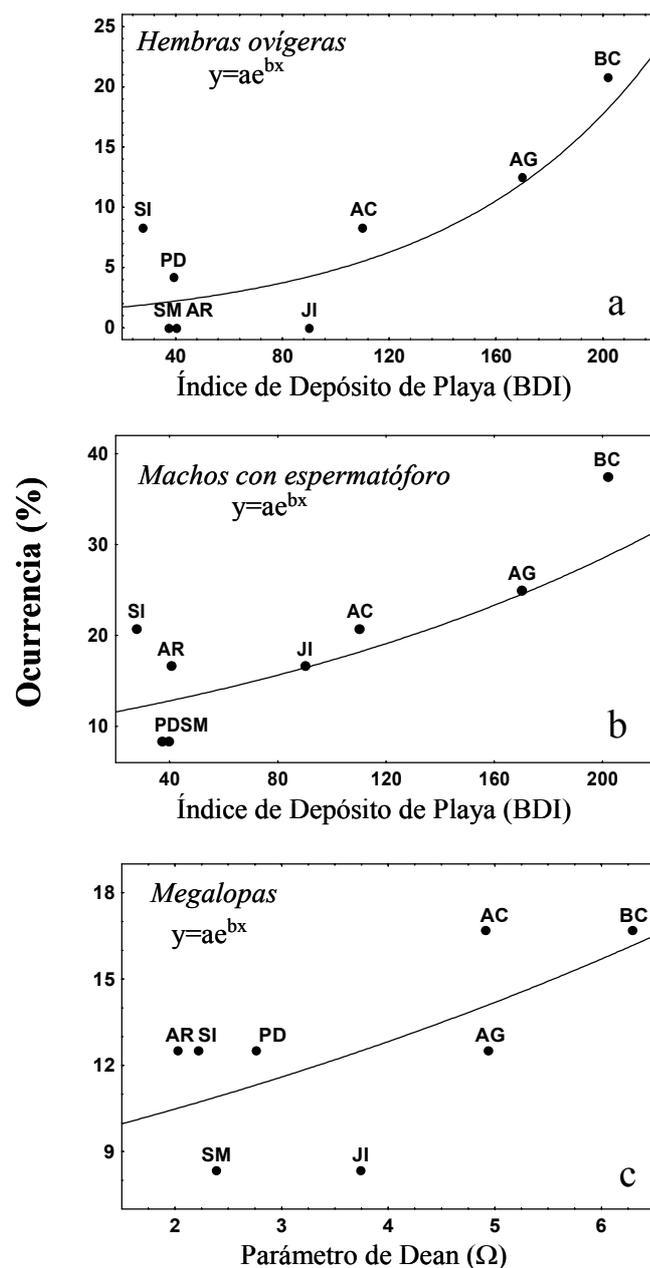


Figura 7. *Emerita brasiliensis*. Modelos con mayor ajuste entre la ocurrencia de componentes poblacionales reproductivos (hembras ovígeras y machos con espermátóforo) y de reclutamiento (megalopas) e índices compuestos. Las abreviaciones fueron definidas en la Figura 3. Los detalles estadísticos de cada modelo representado se brindan en la Tabla 4.

3.4 Tallas máximas individuales

Los largos máximos de hembras y megalopas se relacionaron significativamente con las variables físicas a través de modelos decrecientes no lineales (Tablas 2 y 6). La variable física que mejor describió las variaciones espaciales en los largos máximos de hembras

fue el contenido de materia orgánica en el sedimento, mientras que para el largo máximo de megalopas la mejor relación fue con el tamaño de grano a través de un modelo exponencial monótono decreciente (Figura 8). Los resultados obtenidos con LC_{max} fueron recurrentes con los obtenidos para el análisis LC_{90} , aunque usando este parámetro disminuyó el número de relaciones estadísticamente significativas así como el porcentaje de varianza explicada (Tabla 6), debido, entre otros factores, a la variación natural de la estructura poblacional en cada playa, como reflejo de variaciones en el reclutamiento.

Tabla 6. *Emerita brasiliensis*. Valores de los parámetros y r^2 de los modelos lineales y no lineales, estadísticamente significativos, estimados entre las tallas individuales (mm) máximas (LC_{max}) y correspondientes al percentil 90 (LC_{90}) de las distribuciones de frecuencias de tallas de los componentes reproductivos y de reclutamiento y variables físicas o índices compuestos (Ω , BDI y BI). * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$. EE = Error Estándar. Las abreviaciones fueron definidas en la Tabla 1.

Tallas individuales (mm)	Variable física	Modelo	a (EE)	b (EE)	r^2
LC_{max} Hembras	Cmo (%)	$y = a[1 - e^{-b(x-c)}]^{***}$	26.897 (3.987)	10.992 (8.604)	0.69
				0.068 (0.050)	
LC_{90} Hembras	Cmo (%)	$y = a[1 - e^{-b(x-c)}]^{***}$	23.211 (11.198)	4.991 (8.942)	0.52
				-0.18 (0.201)	
LC_{max} Megalopas	Mz (mm)	$y = ae^{-bx}^{***}$	6.671 (0.406)	0.797 (0.170)	0.79
	P (%)	$y = ax^{-b}^{***}$	7.935 (1.385)	0.293 (0.113)	0.52
	CT ($kg \cdot cm^{-2}$)	$y = a(1 - e^{-bx})^{***}$	7.098 (0.847)	0.410 (0.098)	0.82
	AS (m)	$y = ax^b^{***}$	1.172 (0.436)	0.640 (0.161)	0.73
	CH ₂ O (%)	$y = ax^b^{***}$	2.614 (0.531)	0.292 (0.087)	0.64
Índice Compuesto					
LC_{max} Megalopas	Ω	$y = ax^b^{***}$	3.625 (0.366)	0.264 (0.074)	0.68
	BDI	$y = ax^b^{***}$	2.575 (0.419)	0.156 (0.036)	0.75
	BI	$y = ae^{bx}^{***}$	2.553 (0.453)	0.473 (0.119)	0.72

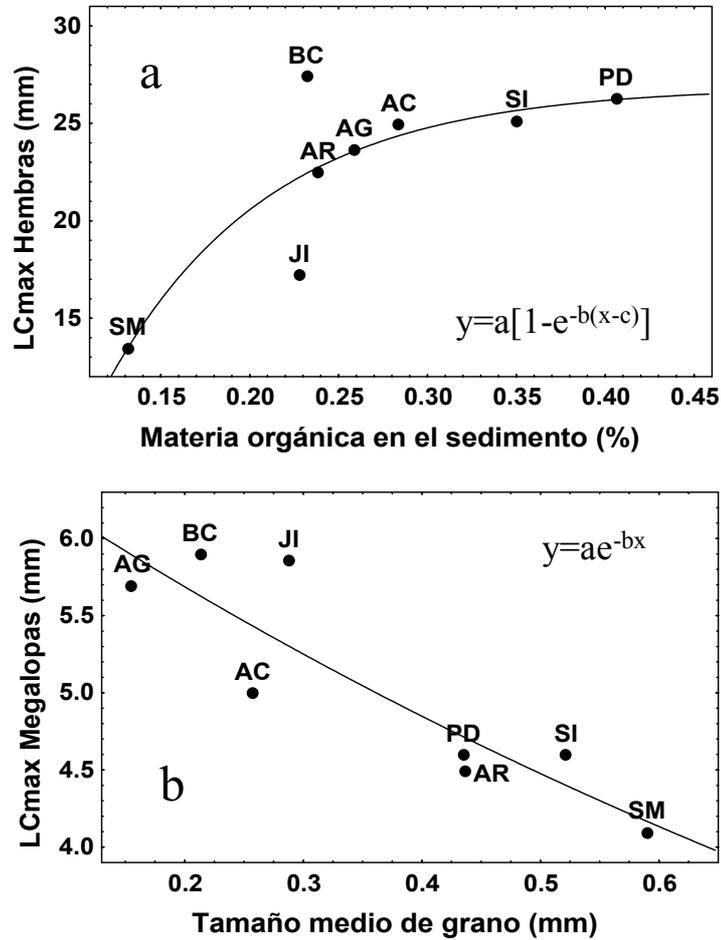


Figura 8. *Emerita brasiliensis*. Modelos con mayor ajuste entre la talla máxima de: (a) hembras ovígeras y contenido de materia orgánica en el sedimento; y (b) megalopas y tamaño medio de grano. Las abreviaciones fueron definidas en la Figura 3. Los detalles estadísticos de cada modelo representado se brindan en la Tabla 5.

4. DISCUSIÓN

Los resultados de este análisis bianual a gran escala fueron consistentes con las predicciones de la HHH: la abundancia, reproducción, reclutamiento y el largo individual (hembras y megalopas) del “tatucito” *Emerita brasiliensis* disminuyeron hacia el extremo reflectivo del gradiente morfodinámico en la costa atlántica de Uruguay. Estos resultados dan fuerte apoyo a la HHH y contradicen los reportados en un estudio previo conducido en la misma especie en sólo dos (Arachania y Barra del Chuy) de las ocho playas aquí analizadas (Defeo *et al.* 2001), resaltando la necesidad de evaluar hipótesis a escalas espacio-temporales adecuadas (ver Defeo & Gómez 2005; Defeo & McLachlan 2005). El análisis multivariado resaltó el rol del tamaño de grano como factor explicativo determinante de las tendencias espaciales en la abundancia total de *E. brasiliensis*, como ya fuera documentado para otras especies suspensívoras intermareales (Nel *et al.* 2001; de la Huz *et al.* 2002). Estos resultados también concuerdan con aquellos encontrados para la especie congénérica *Emerita analoga* en costas de Chile (Brazeiro 2005). Dicho autor documentó diferencias fenotípicas significativas entre poblaciones locales de esta especie, en particular aquellas relacionadas con el crecimiento, biología reproductiva y capacidad de enterramiento, las cuales se vieron negativamente afectadas por la alta rigurosidad de las playas reflectivas.

En concordancia con las predicciones de la HHH, *Emerita brasiliensis* presentó un consistente incremento en la abundancia de los componentes reproductivos (machos con espermatóforo y hembras ovígeras) y de reclutamiento (megalopas) desde playas reflectivas a disipativas, así como períodos reproductivos y de reclutamiento más extendidos hacia el dominio disipativo. Incluso, no se registraron hembras ovígeras en

las playas reflectivas Arachania y Santa Mónica en los 22 meses analizados. Más aún, los meses con ocurrencia de megalopas en las playas disipativas fueron el doble de los que presentaron megalopas en playas reflectivas. En un contexto metapoblacional, se propone que las playas disipativas podrían actuar como poblaciones "fuente", mientras que las poblaciones de ambientes reflectivos constituirían poblaciones "receptoras", donde el patrón reproductivo dentro de la playa es insuficiente para balancear la mortalidad (Pulliam 1988). Estas poblaciones "receptoras" pueden persistir localmente gracias a la dispersión larval planctónica; así, las playas disipativas cercanas, más productivas, podrían proveer de larvas a las playas reflectivas (ver Caddy & Defeo 2003). La identificación precisa de las poblaciones fuentes y receptoras deberá ser considerada en futuros estudios de conservación de especies de playas arenosas, particularmente en aquellas como *E. brasiliensis*, con una fase larval planctónica y un grado desconocido de conexión entre poblaciones locales (Efford 1970; Defeo 1996). Esta estructura poblacional debe ser considerada también para evitar conclusiones erróneas como resultado de estudios realizados sólo en ambientes receptores de larvas, especialmente cuando una especie en dichos ambientes puede ocurrir y reproducirse exitosamente (Pulliam 1988).

Además de las diferencias en la morfodinámica de las playas, la mayor duración del período reproductivo, así como la mayor abundancia y largo individual de hembras en playas disipativas, podrían estar relacionadas con variaciones concurrentes en la productividad en dichas playas. En este contexto, las playas disipativas han sido definidas como ecosistemas semi-cerrados o auto-sostenidos en los cuales la disponibilidad de alimento es provista en grandes cantidades por la propia playa y por una zona de barrido extremadamente rica en fitoplancton superficial (McLachlan 1980; Lewin & Schaefer 1983; Campbell 1996). En el área de estudio, este fenómeno ha sido

documentado para la playa disipativa de Barra del Chuy (Defeo & Scarabino 1990). Dugan *et al.* (1991, 1994) también mostraron que la talla de hembras, hembras ovígeras y la talla máxima de los machos de *Emerita analoga* en playas arenosas de California, se relacionaron inversamente con la temperatura del agua en la zona de barrido y positivamente con la disponibilidad de alimento en sistemas disipativos.

Las tallas máximas de hembras y megalopas se incrementaron exponencialmente hacia las playas disipativas, siendo el contenido de materia orgánica en el sedimento y el tamaño medio de grano, respectivamente, los mejores predictores ambientales. Estas relaciones van en la dirección predicha por la HHH, ya que estas variables están asociadas con la morfodinámica. Por el contrario, no se observaron relaciones estadísticamente significativas en el caso de la talla máxima de machos de *Emerita brasiliensis*. Esto es consistente con hallazgos anteriores para esta especie a escalas espaciales macro (Defeo & Cardoso 2002, 2004) y meso (Defeo *et al.* 2001). Estos estudios no encontraron relaciones significativas entre las variables ambientales y las tallas individuales de machos o incluso registraron patrones contrarios, como mayores largos de cefalotórax o mayores tasas de crecimiento en playas reflectivas. En este contexto, dichos estudios postularon que este hecho podría ser explicado por efectos de competencia intraespecífica asimétrica entre sexos. La ausencia de patrones claros en el caso de los machos documentada en este estudio podría aportar evidencias indirectas adicionales que sustentan las observaciones previas de Defeo & Cardoso (2002, 2004) y Defeo *et al.* (2001).

5. CONCLUSIONES

La HHH predijo exitosamente las variaciones en la abundancia e historia de vida del “tatucito” *Emerita brasiliensis* la costa atlántica uruguaya. Estos resultados refuerzan la visión de que las poblaciones intermareales capaces de mantener poblaciones en un amplio espectro morfodinámico están fuertemente afectadas por variaciones en la morfodinámica de la playa y las variables relacionadas con el swash.

Tanto las variables físicas como los índices compuestos del estado de playa que mejor explicaron las tendencias espaciales en las características poblacionales, variaron de acuerdo al atributo poblacional examinado, sugiriendo que diferentes variables ambientales pueden predecir variaciones espaciales en la dinámica poblacional e historia de vida de *Emerita brasiliensis*. Esto hace necesario emplear diferentes descriptores físicos para modelar variaciones espaciales de atributos biológicos en playas arenosas, e idealmente realizar experimentación en terreno o laboratorio a efectos de entender los mecanismos causales que sustentan dichas relaciones.

Los resultados obtenidos en este estudio contradicen los reportados en un estudio previo en la misma especie (Defeo *et al.* 2001) y refuerzan la noción de que una simple comparación entre dos playas con diferente morfodinámica no puede ser usada para evaluar hipótesis ecológicas en playas arenosas como la HHH, pues las variaciones en propiedades poblacionales pueden no ser atribuidas necesariamente a la morfodinámica sino a características particulares de los sitios analizados.

6. PERSPECTIVAS

La realización de este trabajo de Tesis abre nuevas interrogantes sobre la respuesta de *Emerita brasiliensis* a las variaciones morfodinámicas, en términos de su estructura poblacional, fecundidad, tasa de mortalidad y crecimiento. Debería examinarse en detalle la respuesta en dichos atributos poblacionales a las variaciones temporales de largo plazo en las características morfodinámicas de cada playa, lo cual no fue abordado en esta Tesis.

Un estudio en donde se analice el grado de conexión larval entre poblaciones locales de *Emerita brasiliensis* aportaría información relevante acerca de su dinámica metapoblacional. La aplicación de modelos “fuente-receptor” ayudaría a entender la respuesta de esta especie a la variación en la morfodinámica de las playas que habita, distinguiendo entre poblaciones “fuente” y “receptora” de larvas y al mismo tiempo evaluando la hipótesis propuesta en este trabajo sobre la definición de playas disipativas como "fuentes" y reflectivas como "receptoras". Esta distinción tendría implicaciones no sólo en ecología de poblaciones de playas arenosas en general, sino también desde el punto de vista de la asignación de prioridades de conservación de esta y otras especies de playas arenosas con fase larval planctónica y un grado desconocido de conexión entre poblaciones.

Teniendo en cuenta resultados recientemente obtenidos para playas uruguayas (Defeo & Gómez 2005), será importante evaluar la respuesta de especies con diferente ciclo de vida que habitan playas arenosas con respecto a variaciones en la morfodinámica. El análisis comparativo de especies con ciclos de vida diferentes al aquí analizado (*e.g.*, desarrollo directo), así como la posición transversal (*i.e.*, zonación) que ocupan en la

playa, determinando diferentes efectos e influencia del clima de swash, aparece como una estrategia metodológica robusta para evaluar ampliamente la HHH.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Bally, R. 1981 The ecology of three sandy beaches on the west coast of South Africa. Tesis Doctoral., University of Cape Town, Sudáfrica.
- Borzone, C., Souza, J., Soares, A. 1996 Morphodynamic influence on the structure of inter and subtidal macrofaunal communities of subtropical sandy beaches. *Revista Chilena de Historia Natural* **69**, 565-577.
- Brazeiro, A. 1999 Community patterns in sandy beaches of Chile: richness, composition, distribution and abundance of species. *Revista Chilena de Historia Natural* **72**, 93-105.
- Brazeiro, A. 2001 The relationship between species richness and morphodynamics in sandy beaches: which are the underlying factors? *Marine Ecology Progress Series* **224**, 35-41.
- Brazeiro, A. 2005 Geomorphology induces life history changes in invertebrates of sandy beaches: the case of the mole crab *Emerita analoga* in Chile. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **85**, 113-120.
- 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, A., McLachlan, A. 1990 *Ecology of sandy shores*. Elsevier 328 p, Amsterdam.
- Caddy, J., Defeo, O. 2003 Enhancing or restoring the productivity of natural populations of shellfish and other marine invertebrate resources. FAO Fisheries Technical Paper 448. 159p, Rome.
- Campbell, E. 1996 The global distribution of surface diatom accumulations. *Revista Chilena de Historia Natural* **69**, 495-501.
- 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. *Marine Biology* **142**, 153-162.
- Cardoso, R., Veloso, V., Caetano, H. 2003 Life history of *Emerita brasiliensis* (Decapoda: Hippidae) on two beaches with different morphodynamic characteristics. *Journal of Coastal Research* (Special Issue) **35**, 392-401.
- Contreras, H., Jaramillo, E., Duarte, C., McLachlan, A. 2003 Population abundances, growth and natural mortality of the crustacean macroinfauna at two sand beach morphodynamic types in southern Chile. *Revista Chilena Historia Natural* **76**, 543-561.
- de la Huz, R., Lastra, M., López, J. 2002 The influence of sediment grain size on burrowing, growth and metabolism of *Donax trunculus* L. (Bivalvia: Donacidae). *Journal of Sea Research* **47**(2), 85-95.
- Defeo, O. 1996 Experimental management of an exploited sandy beach bivalve population. *Revista Chilena de Historia Natural* **69**, 605-614.
- Defeo, O., Cardoso, R. 2002 Macroecology of population dynamics and life history traits of the mole crab *Emerita brasiliensis* in Atlantic sandy beaches of South America. *Marine Ecology Progress Series* **239**, 169-179.
- Defeo, O., Cardoso, R. 2004 Latitudinal patterns in abundance and life-history traits of the mole crab *Emerita brasiliensis* on South American sandy beaches. *Diversity and Distributions* **10**, 89-98.
- 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., Gómez, J. 2005 Morphodynamics and habitat safety in sandy beaches: life history adaptations in a supralittoral amphipod. *Marine Ecology Progress Series* **293**,

143-153.

- Defeo, O., McLachlan, A. 2005 Patterns, processes and regulatory mechanisms in sandy beach macrofauna: a multi-scale analysis. *Marine Ecology Progress Series* **295**, 1-20.
- Defeo, O., Scarabino, V. 1990 Ecological significance of a possible deposit-feeding strategy in *Mesodesma mactroides* (Deshayes, 1854) (Mollusca: Pelecypoda). *Atlantica* **12**(1), 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., Brazeiro, A., de Alava, A., Riestra, G. 1997 Is sandy beach macroinfauna only physically controlled? Role of substrate and competition in isopods. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **45**, 453-462.
- Defeo, O., Gómez, J., Lercari, D. 2001 Testing the swash exclusion hypothesis in sandy beach populations: the mole crab *Emerita brasiliensis* in Uruguay. *Marine Ecology Progress Series* **212**, 159-170.
- Defeo, O., Lercari, D., Gómez, J. 2003 The role of morphodynamics in structuring sandy beach populations and communities: what should be expected? *Journal of Coastal Research* (Special Issue) **35**, 352-362.
- Dugan, J., Wenner, A., Hubbard, D. 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.
- Dugan, J., Hubbard, D., Wenner, A. 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.

- Efford, I. 1976 Distribution of the sand crabs in the genus *Emerita* (Decapoda, Hippidae). *Crustaceana* **30**, 169-183.
- Gibbs, R., Matthews, M., Link, D. 1971 The relationship between sphere size and settling velocity. *Journal of Sedimentary Petrology* **41**, 7-18.
- 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.
- Hacking, N. 1997 Sandy beach macrofauna of eastern Australia: a geographical comparison. Tesis Doctoral, University of New England, Armidale.
- 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. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **37**, 615-624.
- Jaramillo, E., Duarte, C., Contreras, H. 2000 Sandy beach macroinfauna from the coast of Ancud, Isla de Chiloe, Southern Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* **73**, 771-786.
- Leenknecht, D., Szuwalski, A. and Sherlock, A. 1992 Automated Coastal Engineering System: User's Guide. US Army Corps of Engineers, Washington DC.
- Lewin, J., Schaefer, T. 1983 The role of phytoplankton in surface ecosystems. En: *Sandy Beaches as Ecosystems* (McLachlan, A. Erasmus, T., Eds.). W. Junk Publisher, The Hague, pp. 381-389.
- McArdle, S., McLachlan, A. 1991 Dynamics of the swash zone and effluent line on sandy beaches. *Marine Ecology Progress Series* **76**, 91-99.
- McArdle, S., McLachlan, A. 1992 Sandy beach ecology: swash features relevant to the macrofauna. *Journal of Coastal Research* **8**, 398-407.

- McLachlan, A. 1980 Exposed sandy beaches as semi-closed ecosystems. *Marine Environmental Research* **4**, 59-63.
- McLachlan A. 1983 Sandy beach ecology a review. En: *Sandy Beaches as Ecosystems* (McLachlan A., Erasmus T., Eds.). W. Junk, The Hague, pp. 321-380.
- McLachlan, A. 1990 Dissipative beaches and macrofauna communities on exposed intertidal sands. *Journal of Coastal Research* **6**, 57- 71.
- McLachlan, A. 1996 Physical factors in benthic ecology: effects of changing sand particle size on beach fauna. *Marine Ecology Progress Series* **131**, 205-217.
- McLachlan, A. 2001 Coastal beach ecosystems. En: *Encyclopedia of Biodiversity* (Lewin, R., Ed.). Academic Press, New York, pp. 741-751.
- McLachlan, A., Dorvlo, A. 2005 Global patterns in sandy macrobenthic communities. *Journal of Coastal Research* **21**, 674-687.
- McLachlan, A., Jaramillo, E., Donn, T., Wessels, F. 1993 Sandy beach macrofauna communities: a geographical comparison. *Journal of Coastal Research* **15**, 27-38.
- McLachlan, A., Jaramillo, E., Defeo, O., Dugan, J., de Ruyck, A., Coetzee, P. 1995 Adaptations of bivalves to different beach types. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **187**, 147-160.
- McLachlan, A., De Ruyck, A., Hacking, N. 1996 Community structure on sandy beaches: patterns of richness and zonation in relation to tide range and latitude. *Revista Chilena de Historia Natural* **69**, 451-467.
- Nel, P. 2001 Physical and biological factors structuring sandy beach macrofauna communities. Disertación Doctoral, University of Port Elizabeth, Sudáfrica.
- Nel, P., McLachlan, A., Winter, D. 2001 The effect of grain size on the burrowing of two *Donax* species. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **265**, 219-238.

- Noy-Meir, I. 1979 Structure and function of desert ecosystems. *Israel Journal of Botany* **28**, 1-19.
- Pulliam, H. 1988 Sources, sinks, and population regulation. *American Naturalist* **132**, 652-661.
- Rodil, I., Lastra, M. 2004 Environmental factors affecting benthic macrofauna along a gradient of intermediate sandy beaches in northern Spain. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **61**, 37-44.
- Schmitt, W. 1935 Crustacea Macrura and Anomura of Puerto Rico and the Virgin Islands. *Scientific Survey of Puerto Rico and the Virgin Islands* **159**(2): 125-227.
- Short, A. 1996 The role of wave height, period, slope, tide range and embaymentisation in beach classifications: a review. *Revista Chilena de Historia Natural* **69**, 589-604.
- Short, A. 1999 *Handbook of Beach and shoreface morphodynamics*. John Wiley and Sons Ltd. 392 p, Chichester.
- Short, A. Wright, L. 1983 Physical variability of sandy beaches. En: *Sandy Beaches as Ecosystems* (McLachlan, A. Erasmus, T., Eds.). W. Junk Publisher, The Hague, pp. 133-134.
- Soares, A. 2003 Sandy beach morphodynamics and macrobenthic communities in temperate, subtropical and tropical regions – a macroecological approach. Tesis Doctoral, University of Port Elizabeth, Sudáfrica.
- StatSoft, Inc. 1999 STATISTICA for Windows. Computer Program Manual.
- UNESCO 1980 *Conservación y mejora de playas*. Proyecto UNDP/URU/73/007, Informe Técnico, 593 pp.
- Veloso, V., Cardoso, R. 1999 Population biology of the mole crab *Emerita brasiliensis* (Decapoda: Hippidae) at Fora Beach, Brazil. *Journal of Crustacean Biology* **19**, 147-153.

ANEXO

Celentano, E. Defeo, O. Habitat harshness and morphodynamics: life history traits of the mole crab *Emerita brasiliensis* in Uruguayan sandy beaches

Sometido a *Marine Biology*