



PATRONES DE DISTRIBUCIÓN VERTICAL Y TRANSVERSAL DE LA ALMEJA AMARILLA *Mesodesma mactroides* EN UNA PLAYA DISIPATIVA DE URUGUAY

Pablo Maneiro Luska

Orientador: Dr. Omar Defeo

UNDECIMAR – FACULTAD DE CIENCIAS

Tribunal:

**Dr. Omar Defeo
Dra. Eleonora Celentano
Dr. Diego Lercari**

2014

A mi familia...

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a mis padres, mi hermana y a Karina por el apoyo incondicional en todo momento y por alentarme para que lleve a cabo mis sueños y metas.

A Omar Defeo por la oportunidad de realizar este trabajo, por orientarme, por su apoyo y su paciencia a lo largo de esta etapa.

A Eleonora Celentano y Diego Lercari a por estar siempre dispuestos a brindarme su ayuda y por enriquecer este trabajo con sus aportes.

A todos los que me han acompañado, a los amigos de la vida por estar siempre

¡MUCHÍSIMAS GRACIAS!

ÍNDICE

Resumen	1
1. Introducción	
1.1. Múltiples escalas en ecología de playas arenosas	2
1.2. Distribución vertical a microescala de la fauna en playas arenosas	4
1.3. La almeja amarilla (<i>Mesodesma mactroides</i>)	5
1.4. Objetivos	6
1.5. Hipótesis	7
2. Materiales y métodos	
2.1. Área de estudio	8
2.2. Muestreo físico	8
2.3. Muestreo biológico	9
2.4. Análisis de datos	10
3. Resultados	
3.1. Caracterización ambiental	11
3.1.1. Variación transversal	12
3.1.2. Estratos de profundidad	14
3.2. Biológicos	16
3.2.1. Densidad y biomasa	16
3.2.2. Tallas	17
3.3. Relación especie-ambiente: caracterización del nicho de <i>M. mactroides</i>	21
4. Discusión	
4.1. El ambiente	22
4.2. Almeja amarilla: distribución espacial y su relación con el ambiente	23
4.2.1. Densidad y biomasa	24
4.2.2. Segregación espacial de tallas	24
5. Conclusiones y recomendaciones	26
Referencias	27

Resumen

Existen numerosos estudios sobre los patrones de distribución longitudinal y transversal de la macrofauna de playas arenosas. Sin embargo, hasta el momento poco se ha investigado sobre la distribución faunística a microescala, considerando la profundidad a la cual se encuentran enterrados los organismos en el sedimento como una tercera dimensión. En este estudio se describe el patrón de distribución vertical en el sedimento a microescala de la almeja amarilla *Mesodesma mactroides* que habita en la playa de Barra del Chuy (Rocha, Uruguay). Para llevar a cabo el estudio se realizó un muestreo puntual con un diseño sistemático, el cual consistió en 3 transectas paralelas que se extendieron desde la base de la duna hasta la zona de swash. Se analizaron las características físico-químicas del sedimento y sus gradientes a lo largo del perfil de la playa y también en profundidad, discriminando los primeros 20 cm de sedimento en cuatro estratos de 5 cm cada uno. La temperatura y la humedad del sedimento variaron significativamente, tanto a lo largo del eje duna-mar (transversal) como en profundidad (vertical). Se observó una clara segregación espacial de la almeja amarilla por tallas o componentes poblacionales, tanto a lo largo del eje duna-mar como en profundidad. En el eje transversal, la especie estuvo acotada entre 28 y 60 m desde las dunas. Los mayores valores de densidad y biomasa ocurrieron a los 44 m desde la base de las dunas, donde se concentró la mayor cantidad de adultos (tallas mayores). En cambio, la mayor cantidad de reclutas se concentró en las cercanías del límite superior del swash (56 m de la base de las dunas). La distribución vertical de *M. mactroides* presentó un patrón de segregación en profundidad según la talla. Los reclutas (< 10 mm de largo total) estuvieron presentes principalmente en los primeros 5 cm, mientras que la mayor densidad de juveniles (entre 10 y 43 mm) se ubicó en estrato 10-15 cm y la de adultos (> 43 mm) en el estrato más profundo (>15 cm). Como resultado de dicha segregación vertical, los dos estratos más profundos (10-15 cm y > 15 cm) englobaron el 99% de la biomasa. La distribución diferencial, tanto transversal como vertical, podría obedecer a dos causas no excluyentes: 1) un mecanismo activo por parte de los adultos de enterrarse a mayor profundidad a efectos de mitigar efectos ambientales adversos y de depredación; y 2) un transporte pasivo de los reclutas dado por un efecto del hidrodinamismo y una menor capacidad de enterramiento, que los ubica en la zona de swash. Esta distribución diferencial por tallas podría representar una forma de partición del espacio y de los recursos a microescala que disminuiría efectos de una potencial competencia intraespecífica asimétrica. El análisis de los diferentes descriptores biológicos con respecto a las variables ambientales permitió caracterizar algunas dimensiones del nicho realizado (y su amplitud) de *M. mactroides*. La densidad y biomasa de individuos fue máxima a temperaturas entre 24 y 26°C, tamaños de grano entre 0.22 y 0.24 mm, humectación entre 13 y 14% y materia orgánica entre 0.3 y 0.4%. Se recomienda realizar un estudio estacional a efectos de evaluar variaciones tridimensionales en factores bióticos como abióticos.

1. Introducción

1.1. Múltiples escalas en ecología de playas arenosas

Las playas oceánicas expuestas son definidas como ambientes físicamente dinámicos y estresantes para la biota que los habita (McLachlan 1998), donde ocurren importantes gradientes físicos. La interacción del rango de marea, el tamaño de grano y el clima del swash genera diferentes estados morfodinámicos que abarcan desde playas micromareales reflectivas a playas macromareales disipativas (Short 1999). Las playas reflectivas se caracterizan por poseer pendiente pronunciada, arena gruesa, una mínima zona de barrido de la ola, y swash cortos y frecuentes, mientras que las disipativas presentan suave pendiente, arena fina, la energía de la ola es disipada en una amplia zona de swash y el swash es menos frecuente y con un periodo mayor que en las reflectivas. Varios estados intermedios pueden ser definidos entre ambos extremos (Defeo & McLachlan 2005).

Numerosos estudios han mostrado que los patrones ecológicos están directamente relacionados con el concepto de la escala espacial (Levin 1992, Thrush et al. 1997, McGill 2010), que a su vez cambia según la escala de observación. En los últimos años, los estudios en ecología de playas arenosas se han enfocado sus esfuerzos en realizar análisis a múltiples escalas, con el objeto de identificar los principales procesos que operan en cada una de ellas y su influencia en los patrones observados (Defeo & McLachlan 2005), permitiendo detectar patrones a diferentes niveles organizacionales, así como los potenciales mecanismos que los explicarían. Específicamente a nivel de poblaciones, se han detectado los patrones que se describen a continuación (ver también Defeo & McLachlan 2005):

1) La **macroescala** comprende la identificación y el análisis de los grandes patrones biogeográficos, incluyendo variaciones entre playas con diferente morfodinámica. Se ha demostrado que los organismos a lo largo del gradiente latitudinal poseen cierta plasticidad en sus historias de vida, lo cual les permite tolerar las diferencias en los factores ambientales, modulando la diferenciación fenotípica (Defeo & McLachlan 2005). También se ha encontrado que en los patrones demográficos existen diferentes respuestas ante el ambiente físico, habiendo sido postuladas la Hipótesis de Exclusión del Swash (McLachlan et al. 1993) y de Severidad del Hábitat (Defeo et al. 2001, 2003) para especies intermareales y la Hipótesis de Seguridad de Hábitat (Defeo & Gómez 2005) para especies supralitorales.

Dichas hipótesis predicen respuestas diferenciales en la historia de vida y en la dinámica poblacional según la morfodinámica.

La *Hipótesis de Exclusión del Swash*, originalmente propuesta a nivel comunitario, propone que la ausencia de especies en el extremo reflectivo del gradiente morfodinámico se debe a la “severidad” del clima del swash y al mayor tamaño de sedimento, reflejando de esta forma relaciones más fuertes entre atributos comunitarios, índices de estado de playas o factores físicos individuales. Esta hipótesis fue planteada a nivel poblacional a través de la *Hipótesis de Severidad del Hábitat* (Defeo et al. 2001, 2003), la cual propone que las variaciones de atributos poblacionales como abundancia, talla, peso, talla de madurez, potencial y duración de los ciclos reproductivos, son una forma de adaptación para reducir los efectos adversos del clima del swash en playas reflectivas (Defeo et al. 2001). Así, en playas de tipo reflectivo, la severidad del clima del swash provoca que los organismos inviertan más energía en su propio mantenimiento para sobrevivir, y por tanto los individuos verán disminuida su fecundidad y crecimiento individual, aumentando su mortalidad.

2) A **mesoescala**, es decir dentro de una playa (Defeo & McLachlan 2005), las poblaciones exhiben patrones transversales y longitudinales bien definidos (James & Fairweather 1996). Transversalmente, se distinguen diferentes patrones de zonación, los cuales han sido clasificados de diferentes formas: según el tipo de respiración que poseen los organismos (aérea o acuática) o por contenido de humedad del sedimento (Salvat 1964), o según las diferentes zonas (sublitoral, litoral y supralitoral: Dahl 1952, Brazeiro & Defeo 1996), las cuales presentan cada una de ellas su fauna característica. Sin embargo, dichas zonas faunísticas muchas veces no son claramente identificables debido a su fuerte dinámica temporal y estacional. La variación en la distribución de las diferentes poblaciones en el eje transversal responde a factores físicos y biológicos que actúan a escalas diarias (e.g., mareas, vientos, tormentas), mensuales o estacionales (de Alava & Defeo 1991, Brazeiro & Defeo 1996, Defeo & Rueda 2002).

Longitudinalmente, dentro de una playa, la distribución de los organismos tiende a ser unimodal, disminuyendo en abundancia desde el centro hacia los bordes (Defeo et al. 1986, Defeo 1993, Defeo & Alava 1995, Schoeman 1997, Schoeman & Richardson 2002). Se ha observado que la distribución en organismos intermareales poco móviles es afectada por el arrastre de la circulación del swash, generando agregaciones en forma de parches

elípticos, con dimensiones de metros a kilómetros, cuyo mayor eje es el paralelo a la orilla (Defeo et al. 1986, Defeo 1993, Giménez & Yannicelli 2000). Como resultado de los patrones antes mencionados, se ha formulado la *Hipótesis de Favorabilidad del Hábitat* a mesoescala para poblaciones de playas arenosas (Defeo & McLachlan 2005), la cual postula que en hábitats benignos, las altas abundancias promueven interacciones intraespecíficas, mientras que en hábitats marginales el ambiente es más fluctuante y hostil y las poblaciones están físicamente controladas, determinando una menor abundancia y por lo tanto menos interacciones biológicas.

3) Los estudios a **microescala** abarcan gradientes ambientales que van desde milímetros hasta metros, conjuntamente con las interacciones biológicas intra e interespecíficas que determinan el patrón de distribución de los organismos (Defeo 1996a). Estudios comunitarios han mostrado que diferencias en la distribución a microescala contribuyen a disminuir las interacciones intra e interespecíficas por medio de la partición del espacio (Croker & Hatfield 1980). Algunos estudios poblacionales han evidenciado la interacción negativa entre adultos y reclutas a esta escala y han determinado la existencia de competencia por espacio y alimento. En la almeja amarilla *Mesodesma mactroides* se ha documentado que la distribución de reclutas es más agregada que en adultos, evidenciando que la posición espacial que ocupa un individuo está directamente relacionada con su talla (Defeo 1993). También se ha encontrado a esta escala que cuando las densidades de reclutas son altas, las de adultos no lo son, sugiriendo una segregación espacial entre adultos y reclutas a microescala, posiblemente explicada por un mecanismo de filtración de las larvas por parte de los adultos, condicionando e inhibiendo la posibilidad de establecerse y reclutarse (Defeo 1998, Caddy & Defeo 2003).

1.2. Distribución vertical a microescala de la fauna en playas arenosas

La distribución vertical de los organismos en la arena, es decir, su profundidad de enterramiento, es la tercera dimensión de estudio en el ecosistema de playas arenosas: ésta es una característica propia de los ambientes de fondos blandos y constituye otra forma de partición del espacio de los organismos que tiende a disminuir las interacciones intra e interespecíficas (Croker & Hatfield 1980).

Las investigaciones a microescala para determinar los patrones en las poblaciones pueden llevarse a cabo de diferentes formas (Defeo & McLachlan 2005): 1) contando cantidad de organismos en un cuadrante; 2) midiendo distancias entre organismos y sus vecinos más cercanos; y 3) obteniendo la posición de los individuos en un mapa tridimensional. A pesar de su importancia, en general, existen muy pocos estudios a microescala para determinar y describir los patrones espaciales de distribución de organismos. En esta escala ciertas características físicas (e.g., tamaño y composición del sedimento, temperatura, compactación y contenido de agua) serían de importancia para explicar los patrones de la distribución vertical de los organismos (Defeo 1998).

1.3. La almeja amarilla *Mesodesma mactroides*

La almeja amarilla *Mesodesma mactroides* (Deshayes 1854) es un molusco bivalvo filtrador que habita en la zona intermareal de playas arenosas disipativas de la costa atlántica de América del Sur, siendo una de las especies que presenta mayor tamaño y cumpliendo un rol ecológico clave, principalmente en términos de biomasa (Defeo et al. 1992; McLachlan et al. 1996). Su distribución abarca las playas disipativas de la zona templada-cálida del océano Atlántico al sureste de América del Sur, extendiéndose desde de San Pablo, Brasil, hasta el sur de la Provincia de Buenos Aires, Argentina (Fiori & Defeo 2006). En Uruguay, esta especie se distribuye principalmente a lo largo de 22 km de costas arenosas comprendidas entre Barra del Chuy y La Coronilla, en el Departamento de Rocha (Brazeiro & Defeo 1996).

Numerosas investigaciones han sido realizadas sobre la almeja amarilla, tanto en su rol comunitario como en su dinámica poblacional, a través de múltiples escalas espaciales y temporales. A macroescala, se han analizado características de su ciclo de vida, demografía y dinámica poblacional, determinando sus patrones biogeográficos (Defeo & Fiori 2006). A mesoescala, se han descrito sus patrones de zonación y sus tendencias de agregación, las cuales tienden a ser en parches que responden a un ambiente cuya estructura posee marcados gradientes físicos (e.g., tamaño de grano, clima del swash, concentración de alimento, salinidad), así como por la combinación de éstos con interacciones inter e intraespecíficas (Defeo et al. 1986, Defeo & de Álava 1995). Longitudinalmente dentro de la playa, se ha observado que la almeja amarilla se distribuye de forma unimodal, disminuyendo en abundancia desde el centro hacia los extremos del arco de playa (Defeo et al. 1986, Defeo

1993, Defeo & de Álava 1995). Dado el valor que posee esta especie como recurso pesquero, también se ha investigado el efecto de la explotación en su dinámica y estructura poblacional de mesoescala (Defeo & Brazeiro 1999). Asimismo, se han encontrado diferencias en los patrones de zonación transversal para los distintos componentes poblacionales. Se ha observado una segregación por tallas, donde los individuos juveniles tienden a situarse en zonas superiores del swash, mientras que los adultos son mayoritariamente encontrados en la zona inferior de swash hacia al mar (Bergonci & Thomé 2008). Sin embargo, otros estudios mostraron patrones de distribución variables (Coscarón 1959, Gianuca 1985, Defeo et al. 1986), lo que indica que cada población tiende a responder de manera diferente según las variables ambientales del lugar donde habita.

A microescala, se ha observado una relación negativa entre la densidad de reclutas y la de adultos de *M. mactroides* (Defeo 1996a, b, 1998, Caddy & Defeo 2003). También se ha documentado que los reclutas se distribuyen en forma más agregada que los adultos, sugiriendo que los individuos tienden a segregarse en parches diferenciados de adultos y reclutas (Defeo 1993). En el sentido vertical (profundidad de enterramiento), se observó una distribución diferencial de tamaños, con los organismos más grandes enterrados más de 20 cm en el sedimento (Defeo et al. 1986). No obstante, no existe información cuantitativa que brinde apoyo a estas observaciones, lo cual es de importancia si se considera que McLachlan & Brown (2006) plantean que un porcentaje significativo (> 90%) de la macrofauna presente en playas arenosas se distribuye principalmente los primeros 10 cm de profundidad en el sedimento. En el contexto anterior, existe escasa y fragmentada información sobre los patrones de distribución tridimensional de *M. mactroides*, es decir, integrando la profundidad a la cual los organismos se encuentran en el sustrato, así como papel de los factores físicos en dicha distribución.

1.4. Objetivo

El objetivo general del presente estudio consistió en determinar y caracterizar el patrón de distribución vertical de la almeja amarilla *M. mactroides* a microescala, considerando como tercera dimensión a la profundidad a la cual se encuentra enterrado el organismo en el sedimento a lo largo del gradiente transversal definido por el eje duna-mar. A tales efectos, se analizaron distintos factores físicos (sedimento, materia orgánica, temperatura y humectación), y se estimó la densidad y biomasa en los ejes transversal y vertical, así como la relación talla-profundidad de enterramiento. Asimismo, se caracterizaron algunas dimensiones del nicho realizado (y su amplitud) de la especie.

1.5. Hipótesis

De acuerdo al conocimiento existente y a las evidencias previamente mencionadas, en este trabajo se plantea la siguiente hipótesis:

Existe una distribución vertical diferencial según la composición por tallas de la almeja amarilla, definida por una diferente capacidad de enterramiento de los organismos. En este contexto, se predice que las tallas mayores se encontrarán a mayores profundidades que las tallas menores, debido a que los individuos de mayor tamaño (adultos) pueden regular su posición en el sedimento de acuerdo a movimientos propios direccionales (activos), mientras que los individuos pequeños (reclutas) están sometidos en mayor grado a la influencia que genera la dinámica del swash (movimientos pasivos). Lo anterior determina una distribución diferencial de componentes poblacionales (adultos, reclutas) en el eje duna-mar. Se predice asimismo una mayor densidad y biomasa a mayor profundidad en el sedimento, debido a la presencia de individuos adultos.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1. Área de estudio

El estudio se desarrolló en la playa Barra del Chuy (33°45'S; 53°27'W), ubicada en el Departamento de Rocha, Uruguay (ver Figura 1A). Ésta es una playa de tipo micromareal expuesta que se caracteriza por su morfodinámica disipativa con una pendiente suave, arena entre fina y muy fina, bien seleccionada, y por poseer una amplia zona de swash (Lercari & Defeo 2006). El muestreo fue realizado en diciembre del 2007, en base a un diseño sistemático (Defeo et al. 1992).



Figura 1. A) Playa Barra del Chuy en Uruguay; B) corer estratificado utilizado en muestreo.

2.2. Muestreo físico

Se determinó un transecto perpendicular a la línea de costa que abarcó desde la base de la duna hasta el límite inferior del swash (LIS), la cual se dispuso en forma paralela al muestreo biológico (entre los transectos biológicos). Las unidades de muestreo (UM) se determinaron cada 4 m a lo largo del transecto y cada uno contó con los mismos cuatro estratos verticales definidos para el muestreo biológico. Para la obtención de muestras se utilizó un corer plástico estratificado de 10 cm de diámetro y 30 cm de altura, con un volumen de 0.0038 m^3 (Figura 1B).

En cada UM se midió la temperatura para cada estrato de profundidad y se obtuvo una fracción del volumen de sedimento, la cual fue conservada en frío y envuelta en papel aluminio para su posterior análisis en laboratorio. También fue medida la penetrabilidad en sedimento mediante balón de 163 g arrojado de altura de 1 m y luego los datos fueron convertidos a unidades de kg/cm^2 (Defeo com. pers.) para expresarlos en términos de compactación del sustrato. La pendiente de la playa fue determinada mediante el método de Emery (1961). El estudio granulométrico fue realizado mediante el tamizado del sedimento en columna de tamices de 2.0, 1.0, 0.71, 0.5, 0.35, 0.275, 0.18, 0.12, 0.009 y 0.006 mm de malla, para el análisis estadístico de la granulometría se utilizó software GRADISTAT. El contenido de agua en sedimento fue determinado por diferencia de peso entre la muestra húmeda y la muestra secada a 80°C por 24 h en estufa, mientras que el contenido de materia orgánica también se determinó por diferencia entre peso de muestra seca y luego de incinerarla a 500°C por 5 horas.

2.3. Muestreo biológico

Se definieron tres transectos perpendiculares a la línea de costa con una separación de 8 m entre sí. Las UM se obtuvieron cada 4 m a lo largo de cada transecto, desde la base de las dunas hacia la costa, hasta que no se registraran almejas en 2 UM consecutivas. Cada UM fue fraccionada en cuatro estratos verticales de 5 cm de alto cada uno, a fin de determinar la presencia de organismos en un intervalo de profundidad conocido. Los cuatro estratos fueron nombrados como estrato 0-5 cm, estrato 5-10 cm, estrato 10-15 cm y estrato >15 cm, de acuerdo a la profundidad abarcada desde la superficie. Cada UM consistió en 3 colectas de sedimento mediante un corer cilíndrico de PVC de 16.5 cm diámetro, el cual fue subdividido en 4 partes cada 5 cm de altura, correspondiendo por tanto a 4 estratos diferentes en el sedimento: 1) 0-5 cm; 2) 5-10 cm; 3) 10-15 cm; y 4) > 15 cm.

El sedimento obtenido para cada estrato fue tamizado a través de malla de 0.5 mm y los organismos retenidos fueron fijados en formol al 10% y luego en laboratorio fueron contados, medidos y pesados. En cada muestra se contó el número de almejas colectado y a cada organismo se le midió la longitud máxima de la valva (0.1 mm de precisión) y el peso húmedo (0.01 g de precisión).

2.4. Análisis de datos

Para evaluar las diferencias en los parámetros físico-químicos medidos en sedimento (tamaño de grano, temperatura, contenido de agua y materia orgánica) se realizó un Análisis de Covarianza (ANCOVA), en el cual se utilizó la profundidad de cada estrato (0-5, 5-10, 10-15, >15 cm) como factor fijo y la distancia a la base de las dunas (0–64 m) como covariable. En caso de encontrarse diferencias significativas entre tratamientos (estratos de profundidad), se aplicó una Prueba de Tukey de comparaciones múltiples (Sokal & Rohlf 1997, Zar 1999).

Para evaluar diferencias en la densidad, biomasa y talla de almeja amarilla se realizaron ANCOVAs, utilizándose la profundidad del estrato como factor fijo y la distancia a la duna como covariable. En caso de detectarse diferencias significativas entre tratamientos, se aplicó una Prueba de Tukey de comparaciones múltiples.

En todos los ANCOVAs se evaluaron los supuestos básicos del procedimiento, incluyendo normalidad, linealidad, homogeneidad de varianzas y de pendientes. Se emplearon además modelos lineales o no lineales para evaluar las tendencias observadas según los estratos de profundidad y/o la distancia a las dunas, seleccionándose en todos los casos aquel modelo que maximizó el índice de bondad de ajuste dado por el coeficiente de determinación (R^2). Esta misma estrategia se empleó para evaluar la relación entre los descriptores biológicos con las variables ambientales.

En algunos análisis, los organismos colectados fueron agrupadas según su talla en tres componentes poblacionales (Defeo 1998): (1) reclutas, individuos < 10 mm; (2) juveniles, con tamaño comprendido entre 10 y 43 mm; y (3) adultos, definidos como aquellos > 43 mm (Masello & Defeo 1986). Esta estrategia fue empleada para evaluar cambios en la profundidad de enterramiento y en la segregación por tallas de acuerdo a las categorías definidas por componente poblacional.

3. RESULTADOS

3.1. Caracterización ambiental

La playa Barra del Chuy presentó un ancho de 68 m desde la base de las dunas al LIS, una pendiente de 3.81 cm/m y un valor medio global ($\pm$ error estándar) de compactación del sedimento de 4.17 ± 0.36 kg/cm². El sedimento de Barra del Chuy se caracterizó como grano fino con un tamaño medio de 0.20 ± 0.01 mm. El contenido de materia orgánica en sedimento mostró un valor medio de $0.38 \pm 0.02\%$, y los valores de contenido de agua en las muestras de sedimento presentaron un valor medio de $11.45 \pm 0.59\%$.

El análisis estadístico reveló diferencias significativas a lo largo del eje transversal de la playa en la temperatura, materia orgánica, tamaño de grano y humectación. Sin embargo, la temperatura fue el único parámetro que varió significativamente entre estratos de profundidad (ANCOVA: $F = 4.27$, $p = 0.008$), a diferencia del contenido de materia orgánica, humectación, selección de grano y tamaño de grano (Tabla 1).

Tabla 1- Resultados de ANCOVA de las variables físico-químicas medidas en Barra del Chuy, empleando la distancia a la duna como covariable y de profundidad de estrato como factor fijo. Los datos de temperatura fueron transformados a log (x+1) para cumplir con el requisito de homoscedasticidad. Se resaltan en negritas los resultados significativos (** $p < 0.01$).

	Humedad (%)		Materia orgánica (%)		Temperatura (°C)		Tamaño de grano (mm)		Selección de grano	
	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p
Distancia a la duna (m)	126.3	0.00**	41.15	0.00**	28.58	0.00**	82.2	0.00**	33.3	0.00**
Estrato (cm)	0.69	0.55	0.53	0.66	4.27	0.008**	0.590	0.62	0.279	0.84

3.1.1. Variación transversal

La temperatura del sedimento disminuyó significativamente a lo largo del eje transversal (eje duna-mar) de la playa, presentando un patrón lineal decreciente (Tabla 2). Los valores fueron mayores en la base de las dunas, con un máximo de $30.5 \pm 1.0^{\circ}\text{C}$, y disminuyeron hacia el LIS hasta igualar la temperatura del agua en 23.1°C (Figura 2A).

El tamaño de grano varió considerablemente a lo largo del perfil de la playa. La arena presentó tamaños de grano menores hacia la base de las dunas y en la parte media de la playa (0.15 mm), y luego se incrementaron hacia la zona de swash donde se obtuvieron los valores máximos (0.36 mm; Figura 2B). La variación de tamaño de grano fue modelada a partir de una ecuación polinómica de segundo grado (Tabla 2).

El contenido de agua en el sedimento se incrementó en forma exponencial a lo largo del eje vertical de la playa (Tabla 2, Figura 2C). Los menores valores correspondieron a las estaciones adyacentes a la base de las dunas ($2.37 \pm 0.36\%$), aumentando exponencialmente a partir de los 24 m de la base de la duna hasta alcanzar un máximo a los 56 m con $16 \pm 1\%$ en la zona media de la playa. Los valores tendieron a estabilizarse hacia la zona de swash (56 m a la base de la duna), indicando que el porcentaje de agua al cual se satura el sedimento estaría en el entorno de 16% -17% del peso de la muestra de sedimento húmeda.

El contenido de materia orgánica aumentó en forma lineal y significativa desde la base de las dunas hacia la zona de swash (Tabla 2, Figura 2D). A los 8 m de la base de las dunas se obtuvo el valor mínimo ($0.20 \pm 0.05\%$) y hacia el límite superior del swash (LSS) en los 65 m se obtuvo el valor máximo ($0.61 \pm 0.07\%$). Dicho patrón respondió a un modelo lineal simple (Tabla 2, Figura 2D).

La selección de grano mostró una tendencia creciente desde la base de las dunas hacia el mar, con un aumento considerable a partir de los 36 m y presentando valores máximos (2.08) a los 60 m, por debajo del LSS (56 m). Esta tendencia fue ajustada a un modelo cuadrático (ver Tabla 2, Figura 2E).

La compactación del sedimento presentó valores máximos en la zona cercana al LSS, con una clara tendencia a disminuir hacia la base las dunas de acuerdo a un modelo logarítmico (Tabla 2, Figura 2F).

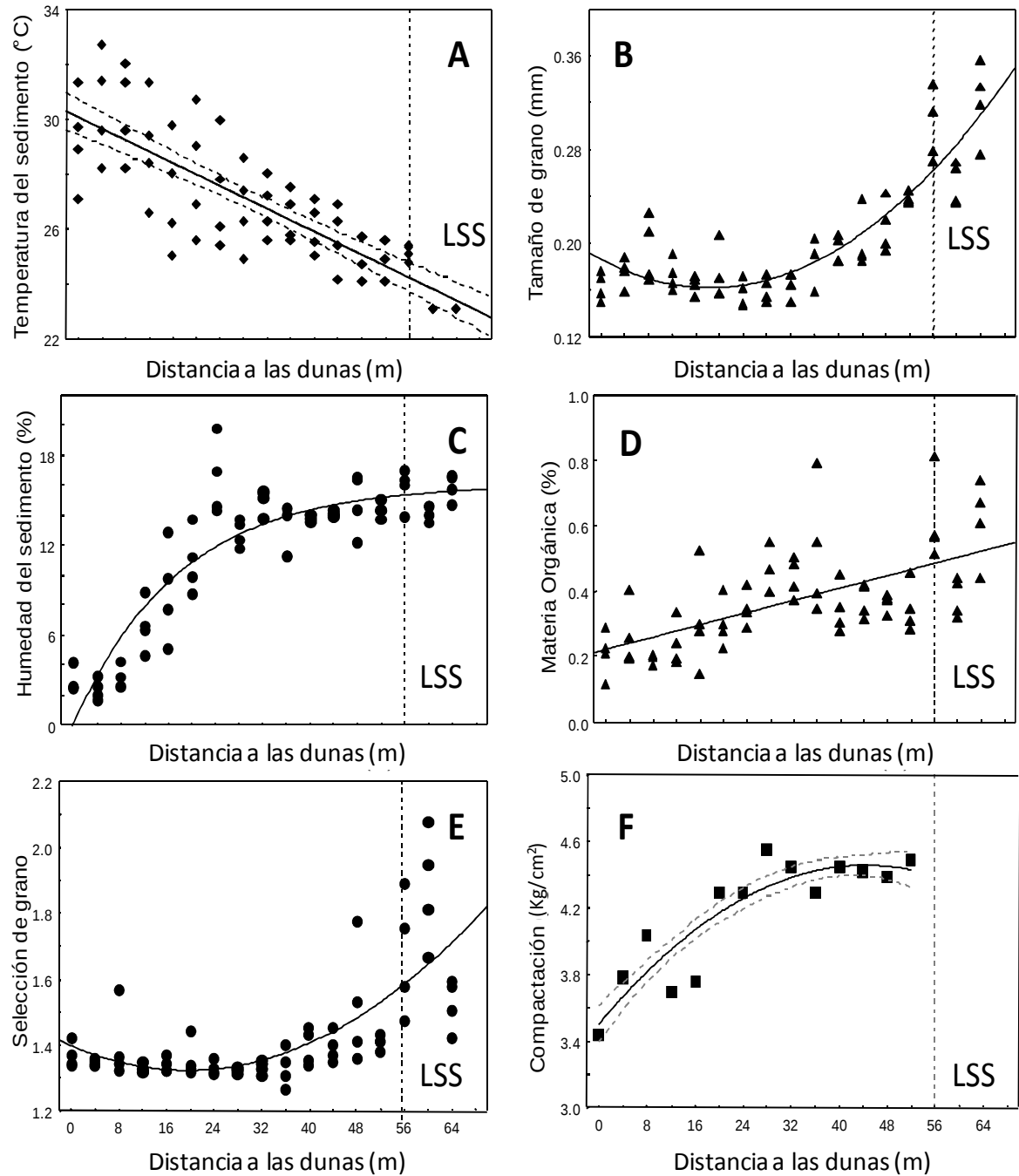


Figura 2. Variación transversal de las variables físico-químicas del sedimento a lo largo del eje transversal en la playa Barra del Chuy: A) temperatura; B) tamaño de grano; C) humectación; D) materia orgánica; E) selección de grano; y F) compactación. Se muestran los mejores modelos ajustados, cuyos detalles estadísticos se incluyen en la Tabla 2. La línea LSS define al límite superior de swash. Nótese las diferentes escalas en el eje y.

Tabla 2. Estimación de modelos lineales y no lineales en las distintas variables físicas del sedimento (temperatura, tamaño de grano, humedad, materia orgánica, selección y compactación) a lo largo del eje transversal de la playa (duna-mar) Barra del Chuy. La variable y define en cada caso a las variables relacionadas con el sedimento y la variable x está definida por la distancia a la zona de dunas. EE: error estándar. Todos los modelos fueron significativos. * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$.

Variable ambiental	Modelo	A (EE)	b (EE)	c (EE)	N	R ²
Temperatura (°C)	$y = ax + b$	-0.104 (0.008)	30.079 (0.324)	-----	68	0.69***
Tamaño de grano (mm)	$y = ax^2 + bx + c$	0.00007 (0.001)	-0.003 (0.0006)	0.186 (0.008)	68	0.79**
Humedad sedimento (%)	$y = a(1 - e^{-bx})$	15.978 (0.653)	0.056 (0.007)	-----	68	0.81***
Materia orgánica (%)	$y = ax + b$	0.0047 (0.0007)	0.223 (0.027)	-----	68	0.39**
Selección	$y = ax^2 + bx + c$	0.0002 (0.00004)	-0.008 (0.003)	1.396 (0.038)	68	0.51*
Compactación (kg/cm ²)	$y = a \cdot \log(x) + b$	0.41 (0.103)	3.68 (0.332)	-----	52	0.65***

3.1.2. Estratos de profundidad

La temperatura disminuyó con la profundidad a lo largo del eje transversal de la playa, y todos los estratos difirieron entre sí (Prueba de Tukey, $P < 0.05$) (Figura 3C y 4).

Tabla 3. Análisis de comparaciones múltiples (p-valores según Test HSD de Tukey) de la temperatura entre estratos de profundidad en la playa Barra del Chuy. Grados de libertad = 63

Estratos de profundidad (cm)	0-5	5-10	10-15	>15
0-5	-	0.031832	0.000154	0.000154
5-10		-	0.005853	0.000154
10-15			-	0.024807

El contenido de materia orgánica no varió significativamente entre estratos a lo largo del eje duna – mar (ANCOVA: $p = 0.66$), al igual que el contenido de agua ($p = 0.57$), el tamaño de grano ($p = 0.62$) y la selección del grano ($p = 0.84$; Tabla 1, Figuras 3A, 3B y 3D, respectivamente).

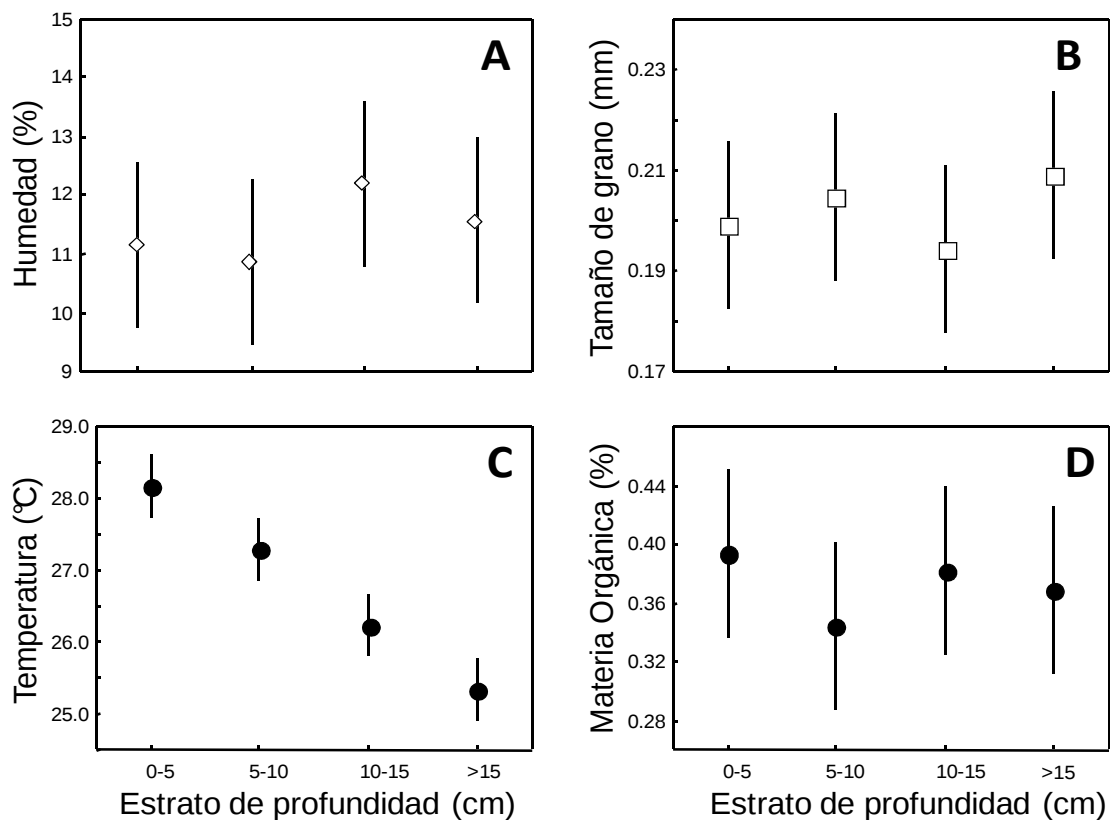


Figura 3. Variación de las variables ambientales (media $\pm$ IC 95%) estimadas en los diferentes estratos de profundidad, en la playa Barra del Chuy: A) humectación; B) tamaño de grano; C) temperatura; y D) materia orgánica.

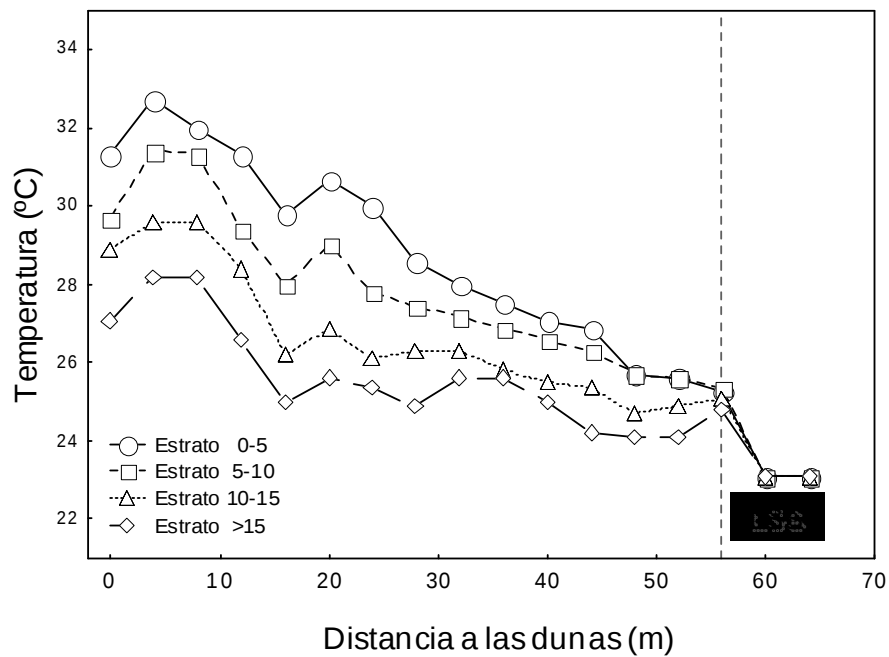


Figura 4. Variación de temperatura por estrato de profundidad a lo largo del eje transversal de la playa (dunamar) en la playa Barra del Chuy. La línea LSS define al límite superior de swash.

3.2. Patrones biológicos

3.2.1. Densidad y biomasa

La presencia de *M. mactroides* a lo largo del eje duna-mar estuvo acotada entre 28 y 60 m de distancia a las dunas. Los mayores valores, tanto de densidad como de biomasa, se obtuvieron a los 44 m de la base de las dunas y alcanzaron 1237 ind/m³ y 7154 g/m³, respectivamente (Figuras 6A y 6B). No se obtuvieron diferencias significativas en densidad de organismos, tanto en el eje transversal de la playa ($p = 0.078$) como entre estratos de profundidad ($p = 0.716$). Sin embargo, ambos descriptores poblacionales aumentaron con respecto a la profundidad de enterramiento en función de un modelo polinómico de segundo grado (Figura 6).

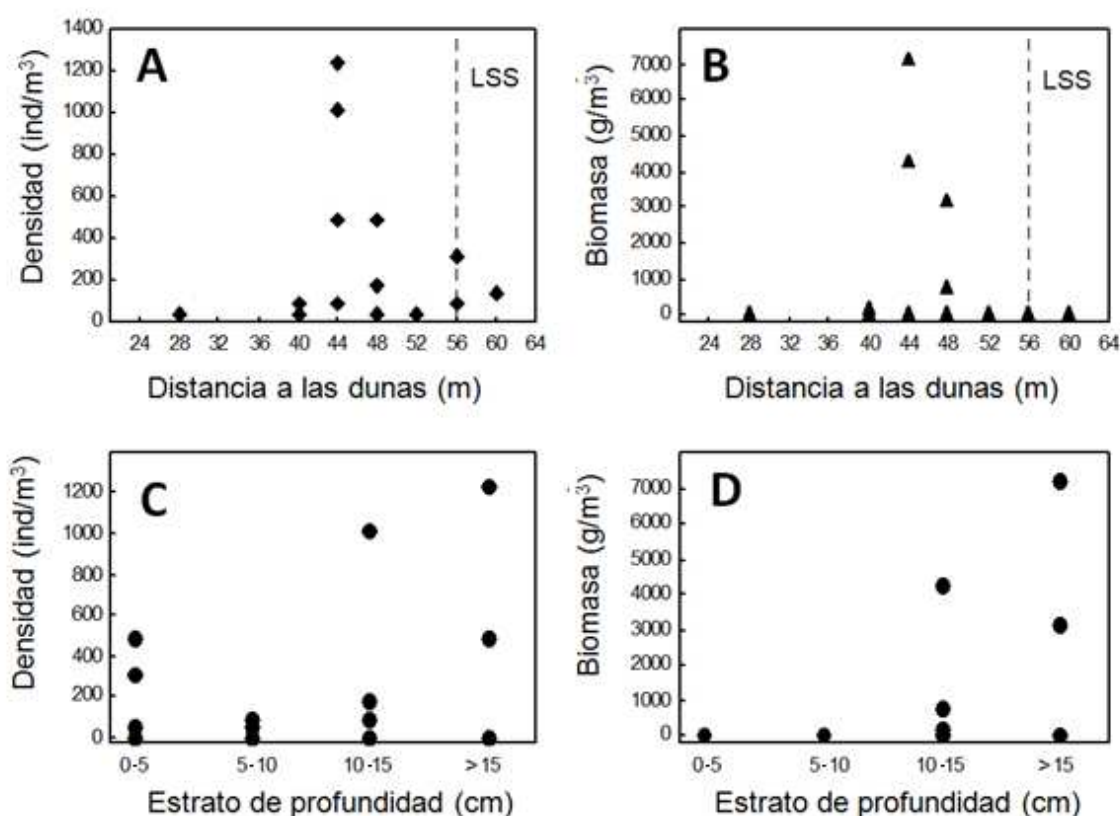


Figura 5. Variación de la densidad y la biomasa de la almeja amarilla *M. mactroides* en el eje duna-mar (A y B) y en estratos de profundidad (C y D) en la playa Barra del Chuy. La línea LSS define al límite superior de swash. Nótese las diferentes escalas en el eje y.

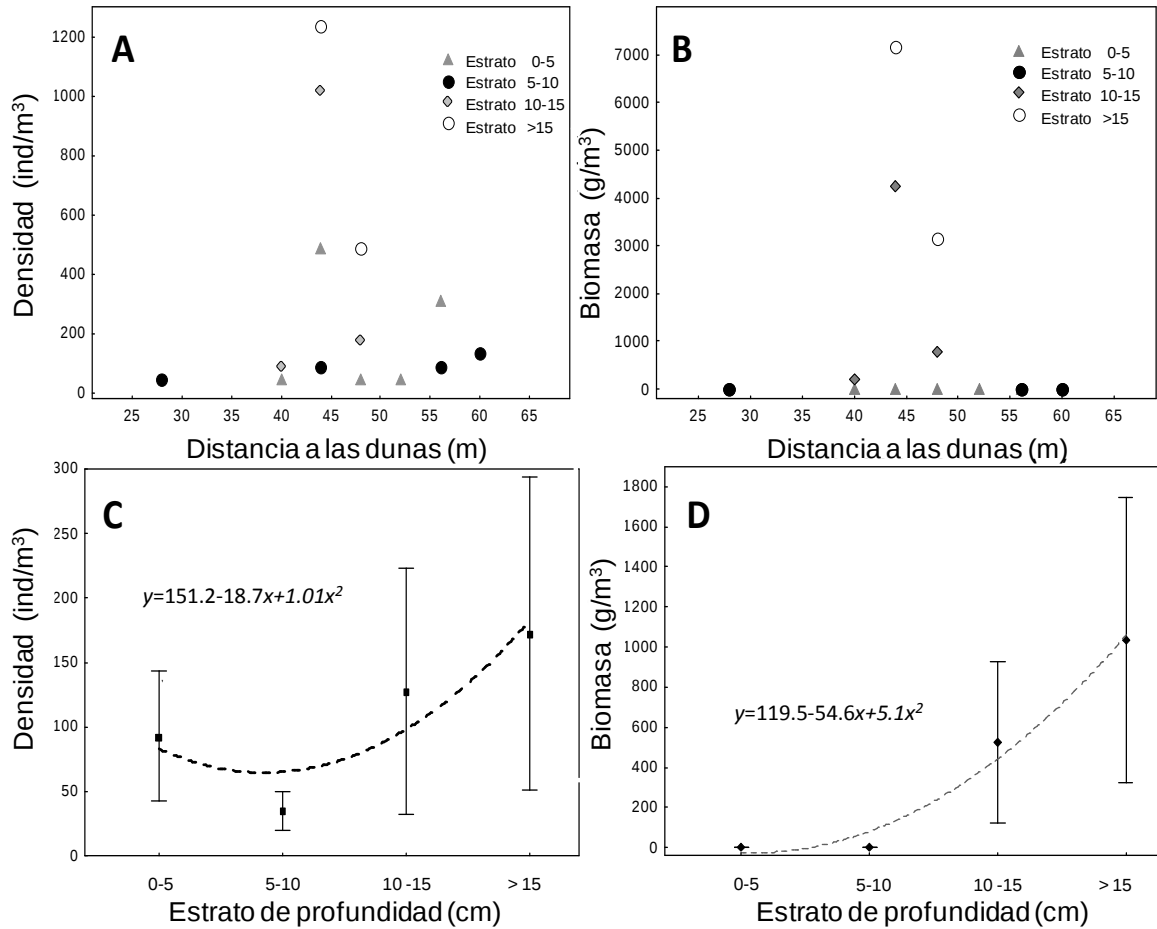


Figura 6. Variación en densidad y biomasa de la almeja amarilla *M. mactroides*: en el eje duna-mar (A y B) y por estrato de profundidad (C y D). En éstas, se muestran valores medios $\pm$ error estándar de los estimadores en relación con la profundidad de sedimento, así como los modelos ajustados a los datos individuales.

3.2.2. Tallas

Las tallas de *M. mactroides* variaron significativamente de acuerdo estrato de profundidad en que se encontraron en el sedimento. En el estrato más superficial (0-5 cm), gran parte de los ejemplares obtenidos fueron reclutas con tallas entre 2 y 4 mm y solo se obtuvo solo un individuo juvenil de 11 mm. La talla media ($\pm$ error estándar) registrada para dicho estrato fue 3.3 ± 0.4 mm.

En el estrato 5-10 cm se obtuvo una menor cantidad de individuos que en el estrato anterior, con un total de 6 reclutas cuyas tallas estuvieron comprendidas entre 2 y 5 mm. La talla media para este estrato fue 3.1 ± 0.2 mm, siendo menor que para el anterior. Los estratos más profundos (10-15 cm y >15 cm) tuvieron tallas significativamente mayores.

Para el estrato de profundidad 10-15 cm, las tallas de los individuos variaron entre 26 y 50 mm, con una media de 39.3 ± 1.1 mm. El estrato de mayor profundidad (>15 cm) presentó las mayores tallas, comprendidas en un rango entre 30 y 65 mm y con un valor medio de 43.7 ± 0.8 mm (Figura 9).

Como resultado de lo anterior, el ANCOVA mostró diferencias significativas en la talla entre estratos de profundidad (Tabla 4). El test de Tukey determinó que las tallas en los estratos 0-5 y 5-10 cm fueron significativamente menores que aquellas encontradas en los estratos 10-15 y >15 cm (ver Figura 8).

Tabla 4. Estadísticos básicos (N, media, error estándar, máximo y mínimo) de la tallas individuales de almeja amarilla *M. mactroides* en los diferentes estratos de profundidad en la playa Barra del Chuy. Los estimadores de las tallas están dados en mm.

Estrato (cm)	N	Media (mm)	Min. (mm)	Max. (mm)	Desvío Estándar	Error Estándar
>15	39	43.7	31.0	63.3	0.7	0.38
10- 15	27	22.7	5.0	48.6	2.3	0.32
5-10	6	3.1	2.4	4.0	0.2	0.84
0-5	21	3.3	2.2	12.0	0.4	0.50

Tabla 5. ANCOVA de las tallas de *M. mactroides* en la playa Barra del Chuy, empleando el estrato de profundidad como factor fijo y la distancia a la duna como covariable. Las tallas fueron transformadas por una función Log (talla+1) para cumplir el supuesto de homogeneidad de varianza. GL – grados de libertad, SC suma de los cuadrados, CM cuadrado medio (SC/GL).

	SC	GL	CM	F	p-valor
Intercepto	3.3	1	3.28	116.7	0.0001
Dist. a las dunas	0.15	1	0.15	5.4	0.0219
Estrato de profundidad (cm)	88.7	3	29.58	1053.4	0.0001
Error	2.5	88	0.02		

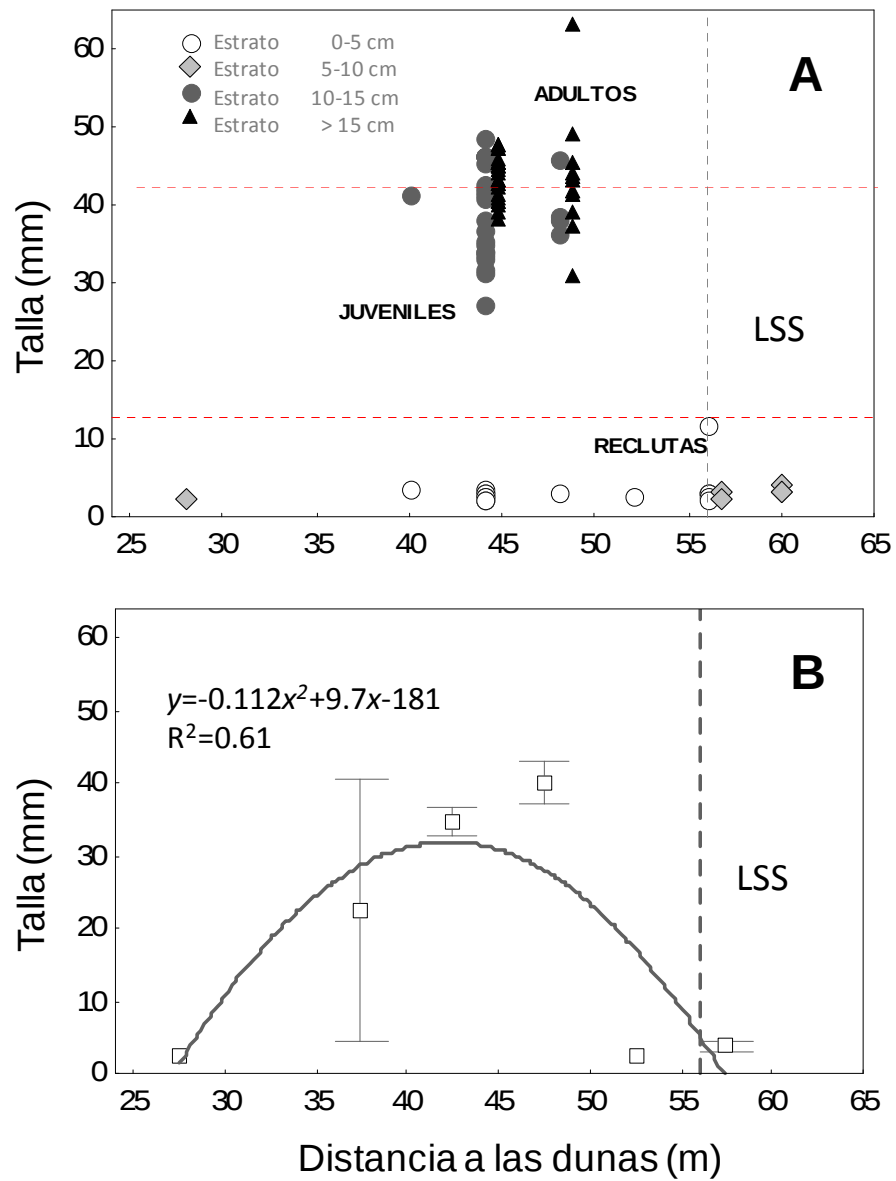


Figura 7. Variaciones en la talla individual de la almeja amarilla *M. mactroides*: A) en los diferentes estratos de profundidad; y B) a lo largo del eje duna mar, donde se incluye el modelo polinómico ajustado a los valores medios de tallas $\pm$ error estándar ($n = 98$ individuos). LSS: límite superior del swash.

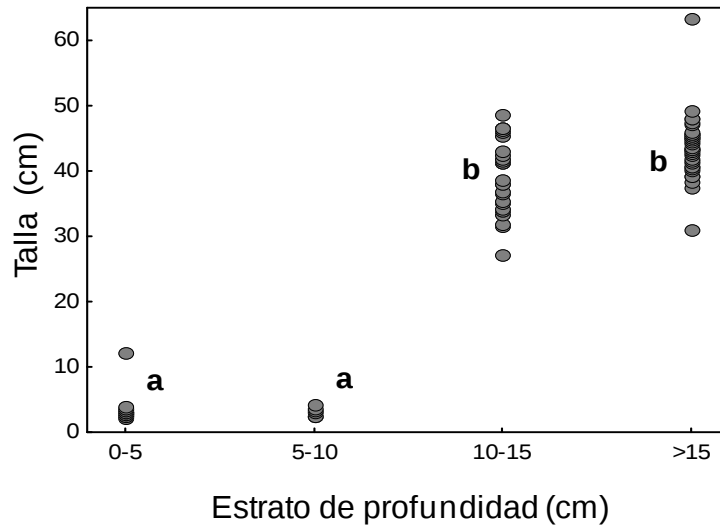


Figura 8. Tallas individuales de la almeja amarilla *M. mactroides* por estrato de profundidad. Las letras a y b indican grupos homogéneos de acuerdo a la prueba de comparaciones múltiples de Tukey.

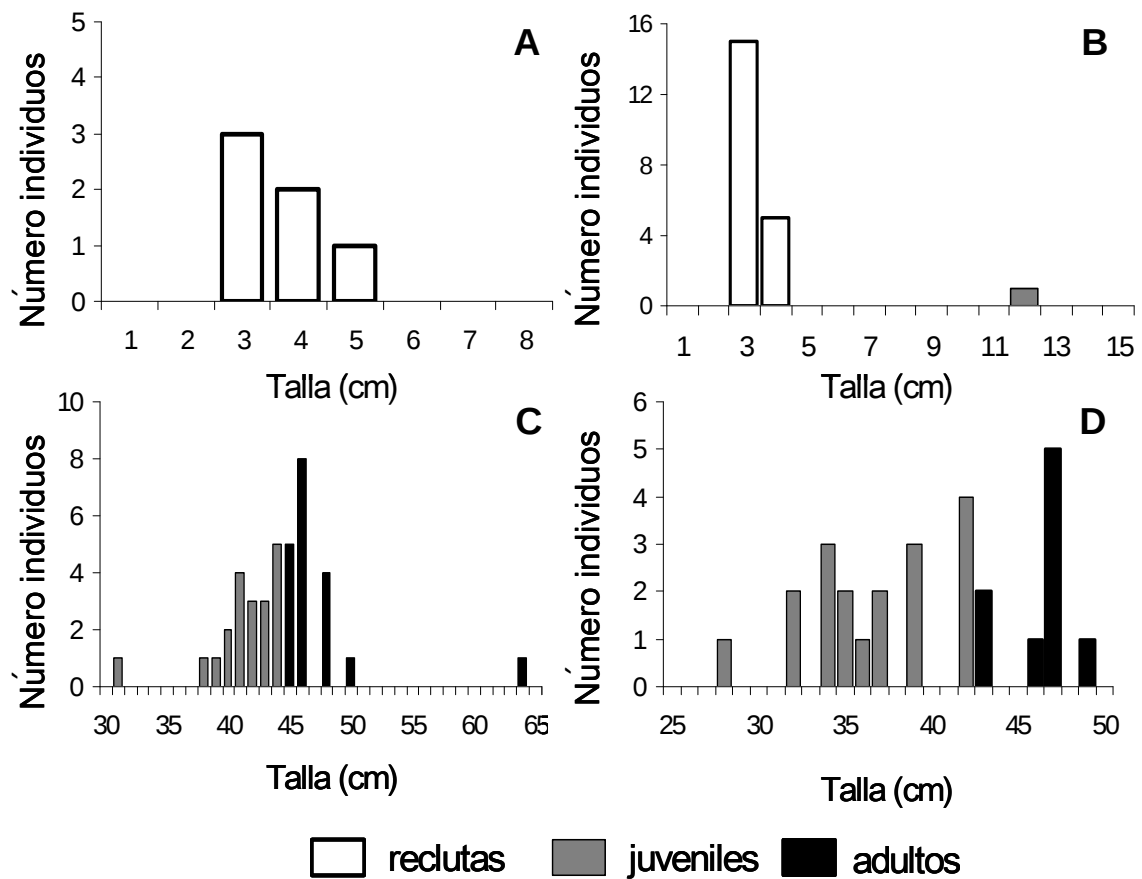


Figura 9. Histogramas de frecuencias de tallas de la almeja amarilla *M. mactroides* para los distintos estratos de profundidad: A) 0-5 cm; B) 5-10 cm; C) 10-15 cm; y D) >15 cm. Se discriminan los componentes poblacionales (reclusas, juveniles y adultos). Nótese las diferentes escalas en los ejes x e y.

4.3. Relación especie-ambiente: caracterización del nicho en *Mesodesma mactroides*

El análisis de los diferentes descriptores biológicos con respecto a las variables ambientales permitió caracterizar algunas dimensiones del nicho realizado (y su amplitud) de *M. mactroides*. La densidad de individuos se maximizó en valores de temperatura entre 24 y 26°C, tamaños de grano entre 0.22 y 0.24 mm, humectación entre 13 y 14% y materia orgánica entre 0.3 y 0.4% (Figura 10). Los valores máximos de biomasa presentaron los mismos rangos que los mencionados para densidad, pero también se observó que la biomasa más baja (que respondió a la ocurrencia de reclutas) en general presentó rangos más amplios para todas las variables ambientales. Las tallas máximas se obtuvieron entre 24 y 25.5°C y las mínimas se distribuyeron en rangos de temperaturas más amplios.

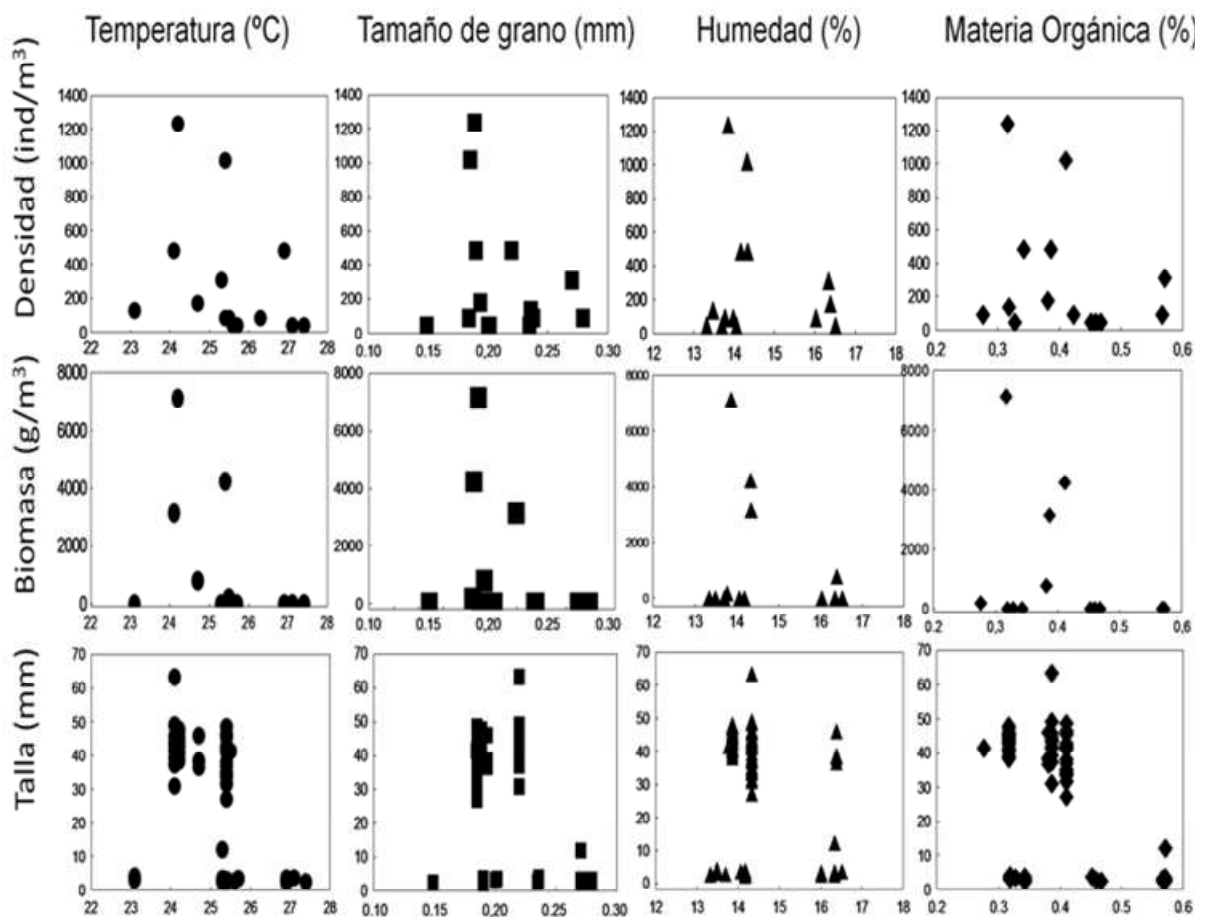


Figura 10. Caracterización del nicho realizado de *M. mactroides* en Barra del Chuy. Se grafican en conjunto las principales variables ambientales (temperatura, tamaño de grano, humedad y contenido de materia orgánica) en función de las variables biológicas (densidad, biomasa y talla).

4. DISCUSIÓN

4.1. El ambiente

Barra del Chuy presentó características típicas de una playa disipativa, con tamaño de grano fino, suave pendiente, alto contenido de humedad y materia orgánica y una amplia zona de swash.

El tamaño de grano aumentó hacia la zona de swash, lo cual puede ser explicado por la acción del viento y fundamentalmente de las olas, las cuales depositan sedimento de diferentes tamaños según la energía del swash, generando este gradiente (Defeo et al. 1992). La temperatura del sedimento disminuyó desde la base de la duna hacia la zona de swash, hasta igualar los valores de temperatura del agua. Esto está directamente relacionado con el porcentaje de humedad en sedimento. El alto calor específico que presenta el agua, así como el efecto homogeneizador y refrigerante de la zona de swash, hacen que la temperatura decrezca desde la base de las dunas hasta llegar al punto de la playa donde la saturación de agua en sedimento es máxima y donde la temperatura se iguala con la del agua (McLachlan & Brown 2006). En este trabajo se vio que el contenido de agua al cual el sedimento de la playa Barra del Chuy se satura es cercano al 16%, consistentemente con estudios anteriores realizados en la misma playa (Defeo et al. 1997). Tanto la humectación del sedimento como el contenido de materia orgánica aumentaron desde la base de las dunas hacia la zona de swash, indicando saturación de agua en el sedimento en dirección al mar y dando cuenta de la baja tasa de filtrado de este tipo de ambiente morfodinámico (McLachlan & Brown 2006).

Se encontraron variaciones verticales en los diferentes parámetros físicos. No obstante, la temperatura fue la única variable que presentó diferencias significativas entre estratos y la prueba a posteriori de Tukey HSD indicó diferencias significativas entre los dos estratos más superficiales con respecto a los de mayor profundidad, con una clara tendencia a disminuir con la profundidad. Este patrón pudiera ser explicado por la acción directa de la radiación solar en el estrato superficial y la disminución de la transferencia de calor con la profundidad. El porcentaje de humectación aumentó hacia los estratos más profundos, debido a que en estratos superficiales el contacto con el viento y los efectos de la radiación solar son más directos que en estratos más profundos. El contenido de materia orgánica no

mostró tendencia clara con respecto a la profundidad en el sedimento, aún cuando otros trabajos han mostrado que los estratos más superficiales presentan mayores valores de materia orgánica (Rodil et al. 2008).

4.2. Almeja amarilla: distribución espacial y su relación con el ambiente

4.2.1 Densidad y biomasa

La distribución transversal de *M. mactroides* estuvo acotada entre los 28 y los 60 m desde las dunas, es decir, en zonas cercanas al LSS (56 m), con mayores porcentajes de humedad y menores temperaturas. Se obtuvieron diferencias significativas en la densidad de organismos a lo largo del eje transversal de la playa, con un patrón de distribución en forma de campana, reafirmando lo expuesto por Defeo & Rueda (2002). Los valores mayores, tanto de densidad como de biomasa, ocurrieron a los 44 m desde la base de la duna, en la zona intermareal (ver Figuras 3A y 3B). Esta mayor concentración de individuos en el intermareal confirma resultados anteriores (Defeo et al. 1986, Defeo 1993), que caracterizan a la especie como un integrante típico de la zona intermareal.

La densidad aumentó hacia los estratos más profundos (10-15 cm y > 15 cm), posiblemente debido a que dichos estratos de profundidad proveen un ambiente físico adecuado y al mismo tiempo proporciona refugio para evitar la depredación por parte de peces, aves y gasterópodos, los cuales constituyen los predadores de la almeja amarilla (Lercari et al. 2010, Bergamino et al. 2011). La biomasa también aumentó con la profundidad del estrato, lo cual era esperable debido a que estudios anteriores postulan la capacidad de estos organismos a situarse en el espacio en función de su talla (Defeo 1993). Los organismos de tallas mayores se enterraron a mayor profundidad, restringiéndose al estrato >15 cm, lo que explica los altos valores en biomasa.

La caracterización del nicho realizado de *M. mactroides* mostró que los reclutas tuvieron una distribución transversal más amplia que los adultos, sugiriendo una mayor tolerancia ambiental, reflejada en los cuatro ejes del nicho analizados. Esta tendencia estaría dada por las características intrínsecas de los componentes poblacionales, que en el caso de

los reclutas se reflejan en una mayor susceptibilidad a las fuerzas de dispersión generadas por la acción del swash. En contraposición, los adultos de almeja amarilla ocurrieron en rangos más restringidos de las variables ambientales analizadas, por lo que su ocurrencia estaría definida por la capacidad de dichos organismos de posicionarse en el sedimento de acuerdo a sus preferencias ambientales a través de movimientos direccionales propios que determinan la profundidad de enterramiento y niveles transversales de la playa en que se encuentran. Estas características diferenciales de los componentes poblacionales de almeja amarilla fueron mencionadas también por Coscarón (1959), Olivier et al. (1971), Defeo et al. (1986) y Defeo & Rueda (2002), aunque en este trabajo se cuantifica en forma explícita por primera vez la combinación de la distribución transversal y vertical de la especie.

4.2.2. Tallas

Las tallas individuales de *M. mactroides* en la playa Barra del Chuy mostraron un patrón transversal diferencial, ocurriendo una segregación espacial por tallas o clases de edad. Estudios previos (Oliver et al. 1971, Defeo et al. 1992) mostraron que los reclutas se hallaron en diferentes zonas que aquellas ocupadas por altas concentraciones de adultos (ver también Caddy & Defeo 2003). Esta distribución diferencial podría obedecer a dos razones principales, no excluyentes entre sí: 1) un mecanismo activo por parte de los adultos, a efectos de mitigar efectos ambientales adversos y de depredación; y 2) un transporte pasivo de los reclutas dado por un marcado efecto del hidrodinamismo del swash sobre este componente poblacional, el cual no tiene capacidad para regular su posición en el espacio, a diferencia de los adultos con mayor tamaño y movilidad (Defeo 1993, Defeo & McLachlan 2005). Esta capacidad diferencial de distintas tallas o componentes poblacionales para habitar diferentes profundidades, favorece una partición del espacio y de los recursos a microescala, pudiendo ser efectiva además para disminuir potenciales efectos de una competencia intraespecífica asimétrica (Croker & Hatfield 1980).

La distribución vertical de *M. mactroides* en la playa Barra del Chuy presentó un patrón de segregación en profundidad según las diferentes clases de tallas o componentes poblacionales, como se esperaba por la hipótesis de trabajo planteada inicialmente. En este sentido, los reclutas (< 10 mm) estuvieron presentes principalmente en la capa más superficial (primeros 5 cm) y disminuyeron consistentemente en el estrato siguiente (entre 5-10 cm), mientras que estuvieron ausentes por completo en los estratos más profundos (10-15

cm y > 15 cm). Los individuos juveniles (entre 10 y 43 mm) estuvieron presentes exclusivamente en los estratos de mayor profundidad (10-15 cm y >15), pero la mayor densidad se ubicó en estrato 10-15 cm. Los individuos adultos (> 43 mm) estuvieron representados en mayor grado en el estrato más profundo (>15 cm de profundidad), y en menor grado en el estrato de 10-15 cm. Como resultado de dicha segregación vertical de los individuos, los últimos dos estratos englobaron poco más del 99% de la biomasa y 70% de los individuos muestreados, mientras que los dos estratos más superficiales (0-5 y 5-10 cm) representaron menos del 1% de la biomasa total y 30% de la abundancia total. Este patrón se debería principalmente a la capacidad diferencial de enterramiento de *M. mactroides* según la talla del individuo (Coscaron 1959, Olivier et al. 1971, Defeo et al. 1986, Defeo 1993), lo cual podría representar una forma de partición del espacio y de los recursos a microescala (Coscarón 1959, McLachlan et al. 1995). Asimismo, y tal como fuera mencionado anteriormente, la mayor ocurrencia y abundancia de tallas mayores a mayores profundidades en el sedimento podría constituir un mecanismo dirigido a evitar la depredación por parte de peces, aves y gasterópodos (Lercari et al. 2010, Bergamino et al. 2011). Este mecanismo ha sido mencionado en otros estudios (Virnstein 1977, Blundon & Kennedy 1982, Zaklan & Ydenberg 1997, Smith et al. 1999, Seitz et al. 2001), donde se resalta que la probabilidad de depredación disminuye con el aumento en la profundidad de enterramiento (Haddon et al. 1987, Smith et al. 1999).

5. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

1. La temperatura fue la única variable ambiental que presentó diferencias significativas entre estratos de profundidad, mostrando una clara tendencia a disminuir en el eje vertical hacia estratos más profundos.
2. Se observó un patrón de segregación de tallas en *M. mactroides* en el eje transversal, así como un patrón de segregación según las tallas y componentes poblacionales con respecto a la profundidad de enterramiento en el sustrato. En tal sentido, los reclutas se distribuyeron en estratos superficiales, mientras que los juveniles y particularmente los adultos lo hicieron en los estratos más profundos. La capacidad diferencial en la profundidad de enterramiento de los adultos generó una mayor concentración de la biomasa y densidad en dichos estratos.
3. La abundancia y biomasa de *Mesodesma mactroides* aumentaron hacia estratos más profundos, los cuales proveen un ambiente físico más estable (en especial en temperatura y humedad), proporcionando refugio y disminuyendo la probabilidad de depredación.
4. El presente trabajo resultó de un muestreo puntual. Se recomienda realizar un muestreo estacional para cuantificar la variabilidad intra-anual a microescala (tercera dimensión: profundidad en sedimento), tanto en aspectos bióticos como abióticos. Esto permitiría evaluar como se modificaría la distribución de la almeja amarilla a lo largo del año en función de la variabilidad en el ambiente. Asimismo, se sugiere evaluar variaciones de los patrones observados luego de eventos extremos de tormentas o vientos intensos hacia la costa (sudestadas), los cuales podrían generar patrones de distribución transversal y vertical disímiles entre componentes poblacionales, teniendo en cuenta la capacidad diferencial de éstos de responder a las características hidrodinámicas.

REFERENCIAS

- Bergamino L, Lercari D, Defeo O (2011) Food web structure of sandy beaches: Temporal and spatial variation using stable isotope analysis. *Estuar Coast Shelf Sci* 91: 536-543.
- Blundon JA, Kennedy VS (1982) Refuges for infaunal bivalves from blue crab, *Callinectes sapidus* (Rathbun), predation in Chesapeake Bay. *J Exp Mar Biol Ecol* 65: 67-81
- Brazeiro A, Defeo O (1996) Macroinfauna zonation in microtidal sandy beaches: is it possible to identify patterns in such variable environments? *Estuar Coast Shelf Sci* 42: 523-536.
- Brazeiro A, Defeo O (1999) Effects of harvesting and density dependence on the demography of sandy beach populations: the yellow clam *Mesodesma mactroides* of Uruguay. *Mar Ecol Prog Ser* 182: 127-135.
- Caddy JF, Defeo O (2003) Enhancing or restoring the productivity of natural populations of shellfish and other marine invertebrate resources. *FAO Fish Tech Pap* 448, FAO, Rome: 159 pp.
- Coscarón S (1959) La almeja amarilla (*Mesodesma* (T.) *mactroides* Deshayes) de la costa de la Provincia de Buenos Aires. Dirección de Agricultura e Industrias: Publicaciones Técnicas 1(3): 1-66.
- Crocker RA, Hatfield EB (1980) Space partitioning and interactions in an intertidal sand-burrowing amphipod guild. *Mar Biol* 61: 79-88.
- Dahl E (1952) Some aspects of the ecology and zonation of the fauna on sandy beaches. *Oikos* 4:1-27.
- de Alava A, Defeo O (1991) Distributional pattern and population dynamics of *Excirolana armata* (Isopoda: Cirolanidae) in an Uruguayan sandy beach. *Estuar Coast Shelf Sci* 33: 433-444.
- 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. PhD dissertation, CINVESTAV- IPN, Merida.
- Defeo O (1996a) Experimental management of an exploited sandy beach bivalve population. *Rev Chil Hist Nat* 69: 605-614.
- Defeo O (1996b) Recruitment variability in sandy beach macroinfauna: much to learn yet. *Rev Chil Hist Nat* 69: 615-630.
- Defeo O (1998) Testing hypotheses on recruitment, growth and mortality in exploited bivalves: an experimental perspective. *Can Spec Publ Fish Aquat Sci* 125: 257-264.

- Defeo & de Álava (1995) Effect of human activities on long term trends in sandy beach populations: the wedge clam *Donax hanleyanus* in Uruguay. *Mar Ecol Prog Ser* 123:73-82.
- Defeo O, Gómez J (2005) Morphodynamics and habitat safety in sandy beaches: life history adaptations in a supralittoral amphipod. *Mar Ecol Prog Ser* 293:143-153.
- Defeo O, McLachlan A (2005) Patterns, processes and regulatory mechanisms in sandy beach macrofauna: a multi-scale analysis. *Mar Ecol Prog Ser* 295: 1-20.
- Defeo O, Rueda M (2002) Spatial structure, sampling design and abundance estimates in sandy beach macroinfauna: some warnings and new perspectives. *Mar Biol* 140: 1215-1225.
- Defeo O, Layerle C, Masello A (1986) Spatial and temporal structure of the yellow clam *Mesodesma mactroides* (Deshayes, 1854) in Uruguay. *Medio Ambiente* 8: 48-57.
- Defeo O, Jaramillo E, Lyonnet A (1992) Community structure and intertidal zonation of the macroinfauna in the Atlantic coast of Uruguay. *J Coast Res* 8: 830-839.
- Defeo O, Brazeiro A, de Alava A, Riestra G (1997) Is sandy beach macroinfauna only physically controlled? Role of substrate and competition in isopods. *Estuar Coast Shelf Sci* 45: 453-462.
- Defeo O, Gómez J, Lercari D (2001) Testing the swash exclusion hypothesis in sandy beach populations: the mole crab *Emerita brasiliensis* in Uruguay. *Mar Ecol Prog Ser* 212: 159-170.
- Defeo O, Gómez J, Lercari D (2003) The role of morphodynamics in structuring sandy beach populations and communities: what should be expected? *J Coast Res*, SI 35: 352-362.
- Emery KO (1961) A simple method of measuring beach profiles. *Limnol Oceanogr* 6: 90-93.
- Fiori S, Defeo O (2006) Biogeographic patterns in life-history traits of the yellow clam, *Mesodesma mactroides*, in sandy beaches of South America. *J Coast Res* 22: 872-880.
- Giménez L, Yannicelli B (2000) Longshore patterns of distribution of macroinfauna on a Uruguayan sandy beach: an analysis at different spatial scales and of their potential causes. *Mar Ecol Prog Ser* 199: 111-125.
- Haddon M, Wear RG, Packer HA (1987) Depth and density of burial by the bivalve *Paphies vernticosa* as refuges from predation by the crab *Ovalipes catharus*. *Mar Biol* 94: 25-30.
- James RJ, Fairweather PG (1996) Spatial variation of intertidal macrofauna on a sandy ocean beach in Australia. *Estuar Coast Shelf Sci* 43: 81-107.
- Masello A, Defeo O (1986) Determinación de la longitud de primera madurez sexual en *Mesodesma mactroides* (Deshayes, 1854). *Com Soc Malac Uruguay* 6(51): 387-395.
- McLachlan A, Fisher M, Al-Habsi HN, Al-Shukairi S, Al-Habsi AM (1998) Ecology of sandy beaches in Oman. *J Coast Conserv* 4: 181-190.

- McLachlan A, Brown AC (2006). The ecology of sandy shores. Elsevier, 2nd Ed. 374 pp.
- McLachlan A, Jaramillo E, Donn TE, Wessels F (1993) Sand beach macrofauna communities: a geographical comparison. J Coast Res 15: 27-38.
- McLachlan A, Jaramillo E, Defeo O, Dugan J, de Ruyck A, Coetzee P (1995) Adaptations of bivalves to different beach types. J Exp Mar Biol Ecol 187: 147-160.
- McLachlan A, Dugan JE, Defeo O, Ansell AD, Hubbard DM, Jaramillo E, Penchaszadeh P (1996) Beach clam fisheries. Oceanogr Mar Biol Annu Rev 34: 1963-232.
- Lercari D, Defeo O (2006) Large-scale diversity and abundance trends in sandy beach macrofauna along full gradients of salinity and morphodynamics. Estuar Coast Shelf Sci 68: 27-35.
- Lercari D, Bergamino L, Defeo O (2010) Trophic models in sandy beaches with contrasting morphodynamics: Comparing ecosystem structure and biomass flow. Ecol Model 221: 2751-2759.
- Levin SA (1992) The problem of pattern and scale in ecology. Ecology 73: 1943-1967.
- McGill BJ (2010) Matters of scale. Science 328: 575-576.
- Olivier S, Capezzani D, Carreto J, Christiansen H, Moreno V, De Moreno JA, Penchaszadeh P (1971) Estructura de la comunidad, dinámica de la población y biología de la almeja amarilla (*Mesodesma mactroides*) en Mar Azul. Proyecto Desarrollo Pesquero FAO, Servicio Información Técnica, 27: 90 pp.
- Rodil IF, Cividanes S, Lastra M, López J (2008) Seasonal variability in the vertical distribution of benthic macrofauna and sedimentary organic matter in an estuarine beach (NW Spain). Estuar Coast 31: 382-395.
- Seitz RD, Lipcius RN, Hines AH, Eggleston DB (2001) Density dependent predation, habitat variation, and the persistence of marine bivalve prey. Ecology 82: 2435-2451.
- Schoeman DS (1997) Spatial and temporal dynamics of *Donax serra* in St. Francis Bay: implications for a potential fishery. PhD thesis, University of Port Elizabeth.
- Schoeman & Richardson 2002 Schoeman DS, Richardson AJ (2002) Investigating biotic and abiotic factors affecting recruitment of an intertidal clam on an exposed sandy beach using a generalized additive model. J Exp Mar Biol Ecol 276: 67-81.
- Short AD (1996) The role of wave height, slope, tide range and embaymentisation in beach classification: a review. Rev Chil Hist Nat 69: 589-604.
- Smith TE, Ydenberg RC, Elner RW (1999) Foraging behaviour of an excavating predator, the red rock crab (*Cancer productus* Randall) on soft-shell clam (*Mya arenaria* L.). J Exp Mar Biol Ecol 238: 185-197.
- Sokal RR, Rohlf FJ (1997). Biometry. 3 ed. New York: Freeman, WH. 887 pp.

Thrush SF, Schneider DC, Legendre P, Whitlatch RB, Dayton PK, Hewitt JE, Hines AH, Cummings VJ, Lawrie SM, Grant J, Pridmore RD, Turner SJ, McArdle BH (1997) Scaling-up from experiments to complex ecological systems: Where to next? *J Exp Mar Biol Ecol* 216: 243-254.

Virnstein RW (1977) The importance of predation by crabs and fishes on benthic infauna in Chesapeake Bay. *Ecology* 58: 1199-1217.

Zaklan SD, Ydenberg R (1997) The body size-burial depth relationship in the infaunal clam *Mya arenaria*. *J Exp Mar Biol Ecol* 215: 1-17.

Zar JH, (1999) *Biostatistical Analysis*. 4 ed New Jersey: Prentice Hall. 663 pp.