

Tesis de Doctorado

PEDECIBA

Ecología poblacional del crustáceo *Emerita brasiliensis*
(Decapoda, Hippidae) en la costa uruguaya: un análisis a
múltiples escalas espaciales y temporales

M.Sc. Eleonora Celentano

Director: Omar Defeo

Tribunal:

Dr. Fernando Pérez-Miles - Presidente

Dr. Daniel Conde - vocal

Dr. Diego Lercari - vocal

Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas

2014



*A la tía y a Belén, que con su fuerza fueron testigos del comienzo y final de este proceso,
recordándome siempre la importancia de disfrutar cada momento*

Agradecimientos

Quiero agradecer la colaboración de todas las personas que brindaron su apoyo para que este trabajo saliera adelante de la mejor manera posible.

Agradezco especialmente a mi director de tesis, el Dr. Omar Defeo. Gracias Omar por haberme recibido en tu grupo de trabajo y abrirme las puertas de un mundo tan interesante y apasionante como el de la ecología de playas. Gracias por compartir tu gran calidad científica y humana.

Por supuesto, a todos y cada uno de los compañeros de UNDECIMAR, a los que estuvieron y a los que están, gracias por compartir tantos momentos gratos en la playa, el laboratorio o en Facultad aportando comentarios y ayudándome a crecer en este proyecto constante. A Diego Lercari, Juan Pablo Lozoya, Estela Delgado, Gastón Martínez, Sebastián Sauco, Sebastián Horta, Anita de Álava, Leandro Bergamino, Julio Gómez, Rafael Barboza, Javier, Paula Milanesi, Virginia Mourglia, Luis Orlando, Ignacio Gianelli y Diego Caballero por su apoyo y su amistad.

A Ana Martínez, Leonardo Ortega, Fabrizio Scarabino, Andrés de la Rosa y Arianna Masello por compartir en DINARA tantos ratos de laboratorio, almuerzos y por el intercambio constante de conocimiento.

A PEDECIBA, CSIC y ANII por el apoyo financiero.

Por último y no menos importante, a mi familia y mis amigos, mil gracias por el aguante y el apoyo incondicional en este camino; que aunque muchas veces les sea difícil de entender, con su contención y cariño se hace más fácil de andar.

Contenido

Lista de Tablas y Figuras	5
RESUMEN GENERAL	7
CAPÍTULO 1 - Introducción general.....	8
1.1 Ecología de playas arenosas	8
1.2 Propósito del estudio	24
CAPÍTULO 2 - Metodología general	29
2.1 Área de estudio	29
2.2 Alcance del estudio y diseño de muestreo	30
CAPÍTULO 3 - Distribución y demografía del tatucito: efectos de los gradientes morfodinámico y estuarino e implicancias en su dinámica metapoblacional.....	36
3.1 Resumen	36
3.2 Introducción	37
3.3 Materiales y métodos	39
3.4 Resultados.....	44
3.5 Discusión	52
CAPÍTULO 4 - Efectos de la variabilidad climática en la morfodinámica de dos playas arenosas de Uruguay	58
4.1 Resumen	58
4.2 Introducción	59
4.3 Materiales y métodos	61
4.4 Resultados.....	65
4.5 Discusión	70
CAPÍTULO 5 - Demografía y estructura poblacional de <i>Emerita brasiliensis</i> en playas con morfodinámica contrastante: análisis de largo plazo	74
5.1 Resumen	74
5.2 Introducción	75
5.3 Materiales y métodos	80
5.4 Resultados.....	82
5.5 Discusión	93
CAPÍTULO 6 - Discusión general y conclusiones	100
6.1 Macroescala espacial y mediano plazo	101
6.2 Mesoescala espacial y largo plazo	103
6.3 Perspectivas	107
BIBLIOGRAFÍA GENERAL	109

Lista de Tablas y Figuras

Tablas

Tabla 3.1. <i>Emerita brasiliensis</i> . Mejores modelos lineales y no lineales estimados entre características poblacionales y variables abióticas.....	46
Tabla 3.2. <i>Emerita brasiliensis</i> . Selección de modelos (GLM y GAM) para la abundancia total del tatucito ($\text{ind}\cdot\text{m}^{-1}$)..	48
Tabla 3.3. <i>Emerita brasiliensis</i> . Mejores modelos no lineales estimados entre el índice de Recurrencia de Clases de Tamaño (IRSC) y las variables abióticas.....	52
Tabla 4.2. Características generales de los índices climáticos y principales modos de Funciones Ortogonales Empíricas.....	66
Tabla 5.1. <i>Emerita brasiliensis</i> . Relaciones entre abundancia o biomasa media anual de Reclutas y Adultos para cada playa analizada.....	87

Figuras

Figura 1.1. Principales zonas de playa.....	10
Figura 1.2. Esquema de los principales estados morfodinámicos.....	11
Figura 1.3. Relación entre escalas espaciales y temporales de características morfológicas y movimientos de fluidos asociados con las playas arenosas.....	13
Figura 2.1. Mapa de la costa uruguaya.....	30
Figura 2.2. Esquema del muestreo de playa.....	30
Figura 3.1. Mapa de la costa uruguaya, con la ubicación de las 16 playas analizadas.....	40
Figura 3.2. Distribución de variables abióticas analizadas en 16 playas arenosas de Uruguay.....	45
Figura 3.3. <i>Emerita brasiliensis</i> . Mejores modelos ajustados para la abundancia total (paneles superiores) o biomasa total (paneles inferiores) y variables ambientales o Ω	45
Figura 3.4. <i>Emerita brasiliensis</i> . Mejores modelos ajustados entre abundancia media u ocurrencia de componentes poblacionales reproductivos y variables ambientales o Ω	47
Figura 3.5. <i>Emerita brasiliensis</i> . Resultado gráfico del GAM: relación entre la abundancia y cada predictor ambiental significativo: salinidad, tamaño de grano y Ancho de Swash.....	48
Figura 3.6. <i>Emerita brasiliensis</i> . Distribución de tallas discriminadas por playa y sexo.....	50
Fig. 3.7. <i>Emerita brasiliensis</i> . Mejores modelos ajustados entre el Índice Medio de Recurrencia de Clases de tamaño (IRSC) y variables abióticas o Ω	51
Figura 3.8. <i>Emerita brasiliensis</i> . Mejores modelos ajustados entre salinidad y largos máximos individuales para hembras y machos.....	51

Figura 4.1. Área de estudio, mostrando la ubicación geográfica de Arachania y Barra del Chuy, y los puntos donde fue obtenida la información de SSTA y velocidad y dirección del viento.	62
Figura 4.2. Índice de Oscilación Multidecadal del Océano Atlántico y media móvil de 5 años.	65
Figura 4.3. Variaciones a largo plazo en SSTA y sumas acumuladas de AMO y SSTA en el área de estudio.	65
Figura 4.4. Variaciones a largo plazo en el Océano Atlántico Sudoccidental durante 1982-2010.	67
Figura 4.5. Variaciones a largo plazo de los parámetros físicos e índices compuestos del estado de playa en Arachania y Barra del Chuy.	68
Figura 4.6. Mejores modelos ajustados para la relación entre anomalía de la velocidad de viento y las variables físicas o índices compuestos en Arachania y Barra del Chuy.	69
Figura 5.1. Relación entre componentes reproductivos y de reclutamiento según los modelos de Ricker (1954) y Beverton & Holt (1957).	77
Figura 5.2. <i>Emerita brasiliensis</i> . Abundancia y biomasa total en cada playa.	83
Figura 5.3. <i>Emerita brasiliensis</i> Abundancia y biomasa total anual en Arachania y Barra del Chuy y temperatura superficial del agua de mar durante el período de estudio.	84
Figura 5.4. <i>Emerita brasiliensis</i> . Medias estacionales de abundancia total y discriminada por componente poblacional para ambas playas. Temperatura superficial del mar	85
Figura 5.5. <i>Emerita brasiliensis</i> . Relación stock-reclutamiento en Barra del Chuy y Arachania, con los correspondientes modelos ajustados.	86
Figura 5.6. <i>Emerita brasiliensis</i> . Distribución de frecuencias de tallas totales para Arachania y Barra del Chuy en cada año de la serie analizada.	88
Figura 5.7. <i>Emerita brasiliensis</i> . Variación temporal del Índice Medio de Recurrencia de Clases de Tamaño mensual (IRSCm) y temperatura del agua en la zona de swash	89
Figura 5.8. <i>Emerita brasiliensis</i> . Extensión de período de reclutamiento y reproductivo.	90
Figura 5.9. <i>Emerita brasiliensis</i> . Variación temporal de parámetros de crecimiento estimados a partir de los modelos clásico y estacional de von Bertalanffy en Barra del Chuy.	91
Figura 5.10. <i>Emerita brasiliensis</i> . Relación entre los parámetros de crecimiento y la temperatura superficial del agua de mar en Barra del Chuy	92
Figura 5.11. <i>Emerita brasiliensis</i> . Relación entre los parámetros de crecimiento y el parámetro de Dean Ω en Barra del Chuy	93
Figura 5.11. <i>Emerita brasiliensis</i> . Comparación de los resultados obtenidos en este estudio y los reportados por Veloso & Cardoso (1999).	99
Figura 6.1. Diagrama conceptual: principales patrones observados en <i>Emerita brasiliensis</i> y su hábitat y procesos que podrían modificarlos a diferentes escalas espacio-temporales.	100
Figura 6.2. Esquema conceptual: principales factores y procesos que determinan la distribución y dinámica poblacional de <i>Emerita brasiliensis</i> .	101

RESUMEN GENERAL

Las playas arenosas son ecosistemas físicamente controlados, en especial por la interacción de tres variables: tamaño de grano, olas y mareas. En playas estuarinas, la salinidad incorpora otra fuente de variabilidad ambiental. En esta Tesis se evalúa el efecto de los gradientes morfodinámico y estuarino (generado por la descarga del Río de la Plata), junto con variabilidad climática a largo plazo, en aspectos demográficos del crustáceo intermareal *Emerita brasiliensis*. Para explicar las variaciones a macroescala espacial, se estudiaron 16 playas arenosas de la costa uruguaya (> 400 km) durante 2 años. A su vez, se evaluó el efecto de la variabilidad climática y del hábitat, junto con factores de regulación poblacional en la demografía y dinámica poblacional de la especie durante 15 años consecutivos, en una playa disipativa (Barra del Chuy) y otra reflectiva (Arachania). La reproducción, reclutamiento (abundancia y biomasa) y tamaño corporal de *E. brasiliensis* se incrementaron significativamente desde playas estuarinas reflectivas a playas oceánicas disipativas. La salinidad, el tamaño de grano y el ancho de la zona de swash fueron los principales factores explicativos de las variaciones espacio-temporales en su abundancia. Los reproductores y megalopas estuvieron casi ausentes en playas estuarinas y reflectivas, mientras que las playas oceánicas disipativas mostraron estructuras de talla polimodales con todos los componentes poblacionales representados, así como extensos períodos reproductivos y de reclutamiento. Por tanto, los gradientes estuarinos y morfodinámicos están complejamente ligados, afectando la demografía de *E. brasiliensis*. En un contexto de metapoblaciones, las playas estuarinas y oceánicas reflectivas operarían como hábitats “sumidero” donde las poblaciones no prosperan, mientras que las playas oceánicas disipativas actuarían como hábitats “fuente”. Esta propuesta debe ser complementada con estudios genéticos para una comprensión más profunda de la dinámica metapoblacional. En cuanto a la variabilidad climática, se detectó un cambio de régimen en la Oscilación Multidecadal del Océano Atlántico hacia una fase cálida desde 1995, resultando en un incremento de la temperatura superficial del mar en la zona. Las anomalías de viento superficial y la velocidad de vientos del sur también se incrementaron en el tiempo, particularmente después de 1997. En la playa disipativa se incrementaron el ancho de swash y de playa, el parámetro de Dean y el Índice de Playa y disminuyó la pendiente, aumentando las características disipativas en el tiempo. En Arachania aumentó la pendiente y ancho de swash, y disminuyó el Índice de Playa, intensificando su carácter reflectivo. Los cambios morfodinámicos a largo plazo fueron más evidentes en la playa disipativa y se relacionaron con el forzante climático (viento). Estas variaciones ambientales en el largo plazo incidieron en la abundancia de *E. brasiliensis*, que aumentó a mayores temperaturas. La magnitud del reclutamiento se relacionó positivamente con la abundancia o biomasa de adultos (modelo exponencial en reflectiva y lineal en disipativa). El parámetro de curvatura de la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy aumentó con la temperatura superficial del mar y el parámetro de Dean, mientras que el largo asintótico disminuyó en ambos sexos. Un aumento de temperatura en la región podría ampliar la distribución de esta especie hacia el sur (borde colonizador), aunque esto estará condicionado a variaciones locales en características físicas o ambientales (morfodinámica, flujos de agua dulce). Se sugiere considerar la historia de vida y el modo de desarrollo en estudios ecológicos y filogeográficos de especies marinas que habitan playas arenosas, al evaluar efectos de macroescala (gradientes morfodinámico y estuarino) y de largo plazo (variaciones climáticas). Esto permitirá reforzar el entendimiento de cómo permanecen y diversifican genéticamente estas especies en sistemas tan dinámicos.

CAPÍTULO 1 - Introducción general

1.1 Ecología de playas arenosas

1.1.1 *El ambiente físico de playas arenosas*

Las playas arenosas ocurren en todas las costas sedimentarias expuestas a oleaje, donde hay sedimento suficiente para que las olas lo depositen sobre el nivel del mar (Short 1999). Se encuentran comúnmente asociadas con dunas costeras y ocupan el 20% de extensión de costa mundial (Masselink & Kroon 2006). Desde el punto de vista geológico la playa es un ambiente de sedimentación que se caracteriza por sus dimensiones (ancho y largo), forma (rectilínea o curva), pendiente, materiales que la componen (granulometría, mineralogía) y por la energía del oleaje que actúa sobre los materiales disponibles (MTOP 1979, Short 1999, Brown & McLachlan 2002). Las playas arenosas son ambientes dinámicos donde la estructura física de los hábitats está determinada por la interacción entre la arena, olas y mareas (McLachlan & Brown 2006, Schlacher et al. 2008). Varían ampliamente en tamaño, desde playas protegidas, micromareales o playas de puerto, que se caracterizan por presentar una extensión de unos pocos metros en el sentido transversal (dunas-orilla), hasta playas expuestas macromareales que pueden presentar hasta más de 1 km de ancho (Masselink & Kroon 2006). Mientras que las playas están presentes en todas las latitudes, climas, rangos mareales, y sobre todas las formas de costa, localmente están influenciadas por procesos como marea y viento y parámetros físico-químicos, tales como tamaño y tipo de sedimento, temperatura del aire y agua, corrientes y salinidad (Short 1999).

Las playas se pueden categorizar 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). El

grado de exposición que presenta una playa, en relación a su forma, extensión y orientación con respecto a las olas, es también importante en la definición de sus características. Las playas marinas expuestas han sido definidas como ambientes físicamente estresantes para la biota (McLachlan 1988) y la mejor manera de entender la variabilidad poblacional de las especies que habitan estos ecosistemas es analizando respuestas a factores abióticos (Jaramillo & McLachlan 1993).

Las playas arenosas micromareales (rango de marea astronómica < 2 m y dominadas principalmente por la energía de la ola), como las playas oceánicas uruguayas, constituyen uno de los ambientes físicamente más estresantes de todos los ecosistemas marinos (Short 1999). En estos sistemas, los cambios en el nivel de agua relacionados a la altura de ola son de gran extensión a nivel costero (Sanderson et al. 2000). El área de la playa que es periódicamente cubierta por el agua cambiante es conocida como la zona intermareal. El “swash” se define entonces 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). Por encima de ésta se encuentra la zona supralitoral, que nunca está totalmente inundada pero recibe “spray” y “splash” de la acción de las olas. El área hacia el mar que está permanentemente cubierta por agua es el submareal (Dahl 1952). El ancho de cada zona está determinado por el nivel de marea, las olas y la forma de la playa (Fig. 1.1), con una fuerte influencia de la zona de barrido de ola (o surf) y dunas costeras a través del almacenamiento, transporte e intercambio de arena (Komar 1998).

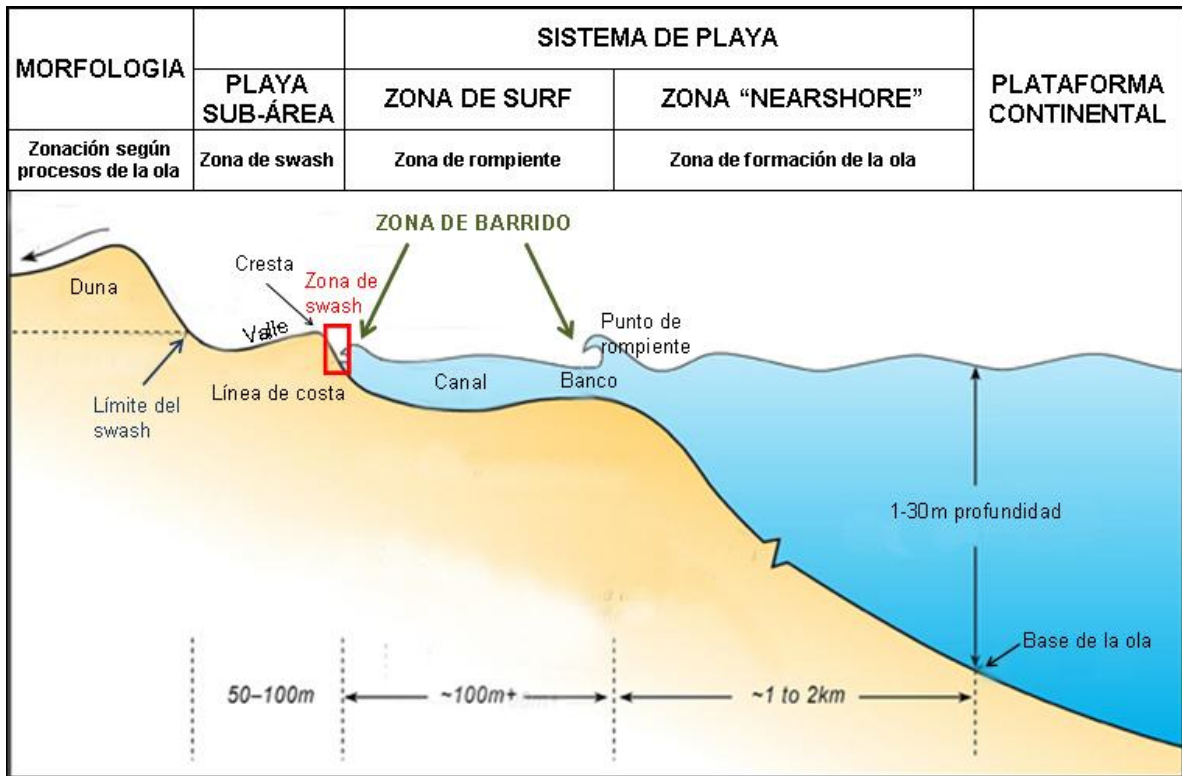


Figura 1.1. Principales zonas de playa mencionadas en el texto. Modificado de Short (2012).

La morfodinámica de las playas arenosas puede definirse como un ajuste mutuo entre la morfología de la playa y la hidrodinámica costera que involucra el transporte de sedimento (Masselink & Kroon 2006). Numerosos factores, como tamaño de grano, pendiente, altura y período de la ola, interactúan para determinar una amplia variedad de estados morfodinámicos que se extiende de playas disipativas a reflectivas (Short 1996). Las playas disipativas están definidas por arenas finas, pendientes suaves, baja penetrabilidad del sustrato y alto contenido de agua, mientras que las playas reflectivas en cambio, presentan arena gruesa, pendiente pronunciada, alta penetrabilidad del sustrato y bajo contenido de materia orgánica. Las playas reflectivas, en el extremo del continuo morfodinámico, no tienen zona de surf, mientras que las disipativas tienen extensas zonas de surf (Fig. 1.2, Short & Wright 1983, Short 1999, Nordstrom & Jackson 2012).

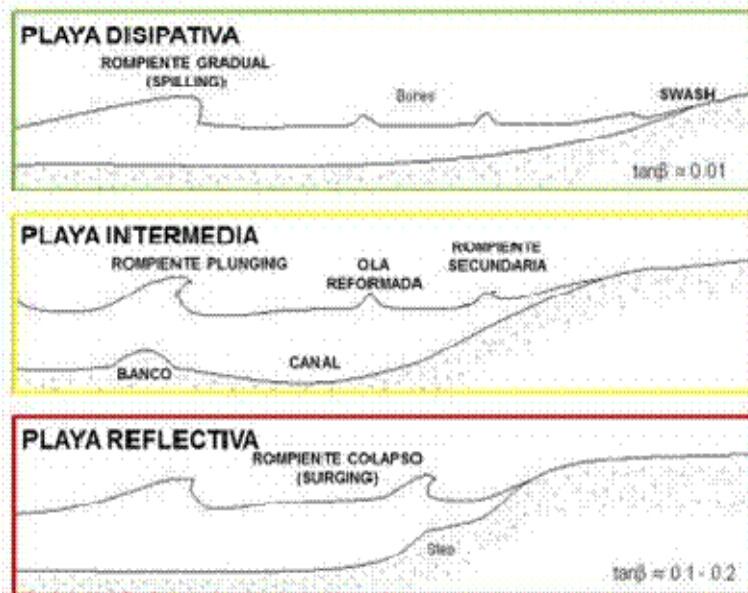


Figura 1.2. Esquema de los principales estados morfodinámicos. Adaptado de Short (1999).

La pendiente de las playas arenosas está influenciada por interacciones entre el sustrato y los procesos hidrodinámicos locales, y puede cambiar en pequeñas escalas espaciales y temporales (McArdle & McLachlan 1992, Borzone et al. 1996). Playas con pendiente pronunciada tienden a tener swashes de corta duración, angosta zona intermareal y alta frecuencia de swashes por encima de la línea de efluente, tienen alto grado de infiltración y bajos niveles de saturación. Al contrario, playas de poca pendiente que tienden a mostrar largos infrecuentes swashes, con grandes áreas de saturación y un potencial menor de filtración (McArdle & McLachlan 1992).

1.1.2 Fuentes de variabilidad a diferentes escalas de espacio y tiempo

La dinámica de los ambientes costeros se refleja en una amplia variación de los procesos hidrodinámicos sobre diferentes escalas espaciales y temporales (Davis & Hayes 1984, Brown & McLachlan 1990, Short 1999). Esta variación se refleja en diferencias en características geomorfológicas y físico-químicas, como la morfología, distribución del tamaño de grano, presencia de vegetación, cantidad de materia orgánica

en sedimento, salinidad, oxígeno disuelto y turbidez (Brown & McLachlan 1990, Jackson & Nordstrom 1992, McArdle & McLachlan 1992, Incera et al. 2003, Tanaka & Fosca 2003, Baldó et al. 2006).

Las características morfológicas de las playas arenosas rara vez son el resultado de un único proceso, sino que responden a un espectro de procesos que actúan a diferentes escalas espaciales y temporales (Larson & Kraus 1995, Stive et al. 2002, Masselink & Kroon 2006, Anfuso et al. 2007). La importancia de la escala de estudio en estos sistemas es fundamental, ya que el comportamiento varía desde interacciones entre granos en segundos, a la evolución de las líneas de costa en siglos (Fig. 1.3, ver también Masselink & Kroon 2006). El concepto de morfodinámica implica además que los procesos físicos (olas, mareas, corrientes y transporte de sedimento) que controlan y son afectados por la morfología de la playa ocurran probablemente en escalas espaciales y temporales similares a la característica morfológica de interés. La escala de tiempo en la que actúa el clima de swash por ejemplo varía de segundos a minutos, dependiendo del tipo de playa: en playas disipativas de pendiente más suave, la duración es mayor. Debido a la escala-dependencia, los estudios en playas arenosas expuestas deben incorporar un número de escalas jerárquicas para un mejor entendimiento los patrones de distribución de la macrofauna (Defeo & Cardoso 2002).

Las playas arenosas se caracterizan por el transporte de arena mediado por la ola en la parte anterior y por transporte aéreo (por viento) en la parte posterior y dunas (McLachlan & Brown 2006). La morfología de playas arenosas es altamente dinámica, donde rápidos ajustes ocurren bajo condiciones de alta energía, mientras que los cambios morfológicos por olas de baja energía son relativamente lentos (Masselink & Kroon 2006). Durante eventos de tormenta, la acción de las olas aumenta y representa uno de los mayores peligros naturales para las playas arenosas, pudiendo cambiar radicalmente sus

características físicas y biológicas (Aubrey 1983, Brown 1996, McLachlan & Brown 2006). Como resultado de estos eventos pueden ocurrir procesos erosivos, pero la magnitud de estos procesos depende del estado morfodinámico de la playa (Short 1999). La energía de ola necesaria para inducir erosión, así como los mecanismos que controlan cada estado morfodinámico, son distintos, lo que implica que el mismo clima de ola que actúa sobre estados morfodinámicos diferentes puede producir diferentes respuestas en términos de cambios morfológicos (Short & Wright 1983).

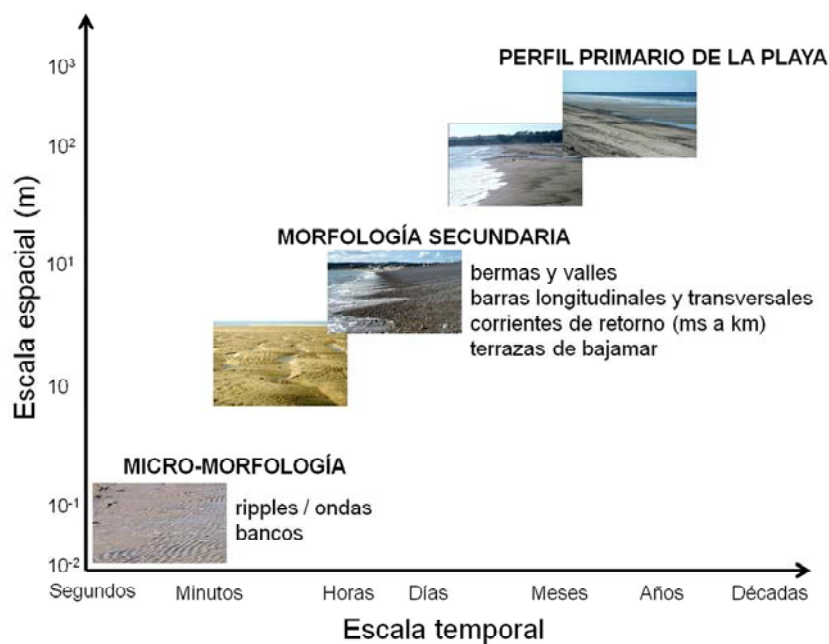


Figura 1.3. Relación entre escalas espaciales y temporales de las características morfológicas y movimientos de fluidos asociados con las playas arenosas (modificado de Masselink & Kroon 2006).

La macrofauna de playas arenosas experimenta el ambiente antes descrito por medio de 3 factores físicos principales: textura y movimiento del sedimento, clima de swash y el gradiente de exposición/humedad en la pendiente de la playa (Brown & McLachlan 1990). La textura y movimientos del sedimento incluyen tamaño de partícula, clasificación, fluidez y dinámicas de acreción-erosión. El clima de swash incluye el período de swash, velocidad, turbulencia y movimiento de agua sobre y hacia la pendiente de la playa. El gradiente intermareal incluye el grado de exposición aérea de la superficie de

sedimento y el cambio de humedad de la arena durante el ciclo mareal (Defeo & McLachlan 2005).

1.1.3 Playas arenosas y variabilidad climática

En sistemas templados, la variabilidad climática se expresa con mayor intensidad en la variación estacional de la temperatura. Vientos oceánicos, corrientes y olas, así como acciones biológicas y químicas, dependen directamente de la energía solar, mientras que indirectamente las masas de aire regionales por medio de la pluviosidad y temperatura afectan la erosión y liberación de sedimentos a la costa (Short 1999). Las olas oceánicas, producidas por la acción del viento sobre la superficie del agua, son la mayor fuente de energía para las costas, y su naturaleza está inicialmente ligada al tamaño y la forma de las cuencas oceánicas y los vientos zonales y regionales (Short 1999). La posición en la interfase tierra-mar hace a las playas de arena muy vulnerables al cambio climático, estando en riesgo de significativa pérdida de hábitat e impactos ecológicos por el calentamiento, acidificación y erosión causada por el aumento del nivel del mar y el incremento de tormentas (Dugan et al. 2010).

De todos los ecosistemas marinos, los efectos del cambio climático pueden sentirse más inmediata y profundamente en playas arenosas (Schlacher et al. 2008). Cambios en procesos atmosféricos y erosivos, como patrones de viento, aumentos en las anomalías de temperatura superficial (SSTA por su sigla en inglés), o acción de las olas que alteran el depósito de sedimento, han sido reportados en el Océano Atlántico Sur (SAO por su sigla en inglés), lo que parece ser un proceso natural agravado por el cambio climático (Codignotto et al. 2012, Ortega et al. 2012). Ortega et al. (2012) registraron en la costa uruguaya, un cambio desde una fase fría a una cálida después de 1994 y un aumento sostenido de temperatura en el Atlántico sudoccidental, planteando la hipótesis

de patrones de circulación cambiantes sostenida por el cambio de rango hacia el sur de especies tropicales (Segura et al. 2009, Izzo et al. 2010), y mortalidades masivas de componentes de la macrofauna, observadas desde 1993 en la región. A su vez, se ha observado una mayor frecuencia de vientos del Este sobre la región del Río de la Plata y la plataforma adyacente (Simionato et al. 2005).

1.1.4 *Biota de playas arenosas y ambiente físico*

Gradientes en factores físicos, tales como exposición, tamaño de grano, clima de swash, morfodinámica y salinidad, han sido empleados para explicar patrones biológicos en playas arenosas a diferentes escalas de espacio y tiempo (Wade 1967, Bally 1981, Ansell 1983, McLachlan 1983, McLachlan & Hesp 1984, Defeo et al. 1986, Donn 1987, Lastra & McLachlan 1996, McLachlan 1996, Dugan & McLachlan 1999, Schoeman & Richardson 2002). Fuentes adicionales de variación incluyen actividades humanas, tales como pesquerías, las cuales afectan a las especies objetivo (Defeo 1996, Schoeman 1996, Sims-Castley 1997, Defeo 1998, Schoeman et al. 2000) y otros componentes de la macrofauna, en especial especies simpátricas (Defeo & de Alava 1995). Otras fuentes antropogénicas son las estructuras hechas por el hombre y regeneración de playas (Nelson 1989, Lercari & Defeo 1999, Peterson et al. 2000, Brown & McLachlan 2002, Degraer et al. 2003, Lercari & Defeo 2003).

La composición y abundancia de los ensambles de invertebrados están controladas principalmente por el ambiente físico, en especial el clima de swash y las condiciones del sedimento, los cuales son más benignos en playas disipativas. En consecuencia, más especies pueden colonizar las playas disipativas, mientras que pocas especies, principalmente crustáceos, pueden establecer poblaciones en playas reflectivas (McLachlan & Dorvlo 2005). Los efectos de las interacciones biológicas (i.e. competencia,

depredación) se encuentran atenuados por factores físicos en playas reflectivas, mientras que tienen una mayor influencia en estructurar las comunidades de playas disipativas (Defeo & McLachlan 2005). Estudios recientes demuestran que las playas disipativas soportan tramas tróficas más complejas, con un número mayor de presas y depredadores tope que en playas reflectivas (Bergamino et al. 2011). Las playas disipativas a su vez presentan un alto grado de retención de nutrientes y fitoplancton en la zona de barrido o surf, que sostiene una fauna más diversa y abundante que playas reflectivas (Bergamino et al. 2011).

En las últimas décadas 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 (Defeo & McLachlan 2013). Entre ellas, la Hipótesis de Exclusión de Swash (SEH por su sigla en inglés) predice un incremento en la riqueza de especies, abundancia y biomasa desde playas reflectivas a disipativas (McArdle & McLachlan 1991, 1992). El swash es cada vez más riguroso hacia condiciones reflectivas, determinando una progresiva exclusión de especies, hasta que en el extremo reflectivo del gradiente morfodinámico no ocurren especies intermareales y solo persisten especies supralitorales (McLachlan et al. 1995). Esta exclusión de especies hacia el extremo reflectivo fue 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 (McArdle & McLachlan 1991, Brazeiro 2001). Gómez & Defeo (1999) y Defeo et al. (2001, 2003) incorporaron predicciones a nivel poblacional a las hipótesis originales, en la Hipótesis de Rigurosidad Ambiental (HHH por su sigla en inglés), que postula que en playas reflectivas el ambiente riguroso fuerza a los organismos a emplear más energía para adaptarse y mantenerse en el ambiente, presentando así menos

abundancia, fecundidad, crecimiento, tasas de supervivencia y reproducción que en playas disipativas. Se postula asimismo que procesos de post-asetamiento impiden que algunas especies establezcan poblaciones en playas reflectivas.

Resultados documentados mundialmente 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 (Defeo et al. 1992, McLachlan et al. 1993, 1995, Brazeiro 1999, Soares 2003, 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 de playas reflectivas a disipativas. Sin embargo, a nivel poblacional, recientes evaluaciones de la HHH mostraron que las especies que co-ocurren en playas con morfodinámica contrastante no se comportan como lo predice la teoría. 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 (Defeo et al. 1997, Brazeiro 2001, 2003, Cardoso & Veloso 2003, Brazeiro 2005, Defeo & Gómez 2005). No obstante, las investigaciones antes mencionadas proveen evidencias limitadas de las predicciones de la HHH a nivel poblacional, debido al uso de inadecuadas escalas temporales y espaciales de muestreo, basándose en uno o pocos eventos de muestreo o en comparaciones entre solo dos playas con morfodinámica contrastante, por lo que las tendencias poblacionales pueden no ser rigurosamente atribuidas a la morfodinámica, sino solo a las condiciones al momento de muestreo o la ubicación de los sitios estudiados (Brazeiro 2005, Defeo & Gómez 2005). En base a lo anterior, Celentano (2005) y Celentano & Defeo (2006) evaluaron el efecto de la morfodinámica en poblaciones del crustáceo *Emerita brasiliensis* en 8 playas arenosas oceánicas expuestas

micromareales de Uruguay, comparando la abundancia y atributos de historia de vida de *E. brasiliensis* durante dos años consecutivos. Estos trabajos registraron un aumento en la abundancia desde playas reflectivas a disipativas, así como también períodos reproductivos y de reclutamiento más extensos en las últimas, apoyando las predicciones de la HHH.

Las playas ubicadas en estuarios muestran fuertes gradientes físico-químicos que se originan principalmente por la interacción entre aguas marinas y de río, pudiendo variar sobre relativamente cortas escalas espaciales. La mezcla de descarga continental de agua dulce con aguas marinas produce un gradiente espacial de salinidad que modela la distribución de especies estuarinas en general (Day et al. 1989) y de playas arenosas en particular (Lercari & Defeo 2006, Barboza et al. 2012). Varios parámetros de calidad del agua exhiben pronunciadas variaciones a corto plazo entre la boca del estuario y la zona de influencia mareal (Day et al. 1989) como lo son oxígeno disuelto, materia orgánica particulada, turbidez, nutrientes disueltos, fuerza del flujo mareal y de río, y acción de las olas (Cabeçadas et al. 1999, Nagy et al. 2002, Lopes & Silva 2006, Nitsche et al. 2007). Dentro de los estuarios, la cantidad de lluvia, morfología y número de ríos adyacentes, así como la extensión de la vegetación de la cuenca y el tipo de piso rocoso, también influyen la mineralogía y tamaño de grano del sedimento (Nordstrom 1992, Ingram & Lin 2002, Turner et al. 2004).

Estudios recientes en la costa uruguaya registraron un gradiente espacial continuo en la salinidad de la zona de swash en 400 km de costa comprendida entre Playa Pascual (San José) y Barra del Chuy (Rocha), cuantificado mediante un modelo asintótico entre la salinidad y la distancia desde el punto inicial de muestreo (Playa Pascual), típico de un sistema estuarino (Lercari & Defeo 2006). Este estudio reveló una alta correlación entre variables ambientales, mostrando un fuerte incremento en los anchos de playa y swash,

altura y período de ola hacia playas oceánicas y sugiriendo una modulación del ambiente de playa gobernada por la descarga de agua dulce, que actúa como barrera hidrodinámica atenuando la energía de la zona de surf. Lercari & Defeo (2006) concluyeron que: 1) las condiciones estuarinas afectan la morfodinámica de las playas y modelan a macroescala patrones en riqueza y abundancia de especies; y (2) la estructura de las comunidades macrofaunísticas está principalmente determinada por el grado de cambio en los rangos de salinidad, lo que se convierte en un factor ecológico principal que rige la distribución de la macrofauna de playas arenosas.

Muy recientemente, a nivel poblacional y abarcando un amplio rango geográfico, Ortega et al. (2012) aportaron fuerte evidencia de que tendencias a largo plazo en la abundancia de la almeja amarilla *Mesodesma mactroides* se relacionan con la intensidad pesquera y la SSTA: 1) El esfuerzo pesquero aplicado en años anteriores así como la SSTA fueron los mejores predictores de la abundancia de almeja amarilla; 2) el calentamiento regional también podría haber provocado drásticos cambios a largo plazo en la estructura de las comunidades de playa de arena del Atlántico: mortalidades masivas de la almeja amarilla promovieron un incremento exponencial de especies favorecidas por dicho calentamiento, como el berberecho *Donax hanleyanus* y el tatucito *Emerita brasiliensis*, que son competidores subordinados por espacio y comida en este gremio de suspensívoros (Defeo 2003).

1.1.5 Ciclos de vida complejos y reclutamiento en la macrofauna intermareal

Muchos invertebrados bentónicos costeros poseen un ciclo de vida complejo que involucra una fase planctónica temprana (Thorson 1950), en la cual la larva es afectada por procesos de dispersión en una amplia variedad de escalas temporales y espaciales (Tremblay & Sinclair 1990) así como por variaciones (a corto y largo plazo) en condiciones

ambientales y oceanográficas, como vientos, corrientes, salinidad y temperatura (Botsford 1986, Strathman 1986, Arntz et al. 1987, Veloso & Valentin 1993, Murray-Jones & Ayre 1997, Sorte et al. 2001, Diehl et al. 2007, Shanks et al. 2010). Estas variaciones influyen su dinámica poblacional (Thorson 1950, Young 1995).

La larva pelágica juega un papel importante en la distribución y el mantenimiento de la variación genética en cada especie, y las variaciones en su sobrevivencia durante esta etapa constituyen parte sustancial en la explicación de las fluctuaciones temporales en el tamaño, estructura y dinámica de las poblaciones (Sastry 1983). Así, la dinámica poblacional de especies con ciclo de vida complejo involucra procesos en diferentes hábitats que deben acoplarse por algún mecanismo de transporte (Roughgarden et al. 1988). Muchas especies que habitan playas arenosas exploran el sustrato antes de asentarse y pueden incluso retrasar la metamorfosis hasta encontrar condiciones favorables, dependiendo de las características sedimentológicas (Brown 1983, Harvey 1993). Estudios en especies de fondos duros, playas protegidas de sedimento fino, lagunas o estuarios (Woodin 1976, Peterson 1977, 1982, Young 1986, André & Rosenberg 1991, Shanks et al. 2010), asocian la variabilidad en el asentamiento de poblaciones intermareales a la mortalidad en la fase de dispersión y/o mecanismos que afectan el transporte cercano al sustrato. En playas arenosas, estos factores afectan tanto el asentamiento larval como las interacciones larva-adulto, en altas densidades pueden disminuir la magnitud del asentamiento y posterior reclutamiento (Defeo 1996).

La relación entre el tamaño del stock desovante y el reclutamiento en invertebrados bentónicos con larva planctónica es el resultado de diversos procesos desacoplados en diferentes escalas espacio-temporales (Orensanz 1986, Orensanz & Jamieson 1998) introduciendo una importante fuente de variabilidad en las poblaciones (Loosanoff 1966, Pascual & Caswell 1991). A su vez, la variabilidad en el reclutamiento puede ser

considerada como el principal factor que afecta la abundancia de adultos, con fluctuaciones gobernadas por la variabilidad en el ambiente físico que muchas veces contrarrestan la influencia del tamaño del stock (Coe 1956, Hannock 1973, Connell 1985, Raimondi 1990). En playas arenosas en particular, la relación entre el stock reproductivo y el reclutamiento generado a partir de éste, así como la variabilidad intrínseca de ambos componentes en el largo plazo y los mecanismos que explican dicha relación, han sido aspectos poco estudiados en invertebrados bentónicos (Defeo 1996, Caddy & Defeo 2003). Defeo (1993) propuso un mecanismo de filtración pasiva de larvas de la columna de agua por parte de adultos establecidos en el sedimento, para explicar la ocurrencia de una relación stock-reclutamiento sobrecompensatoria en la almeja amarilla de costas uruguayas, aunque debido a la falta de experimentos de campo y laboratorio, este mecanismo aun no ha sido evaluado.

El análisis simultáneo de información físico-oceanográfica en la detección de patrones de dispersión larval, así como de las variaciones del stock parental en la explicación de las variaciones en éste y el reclutamiento, han sido definidas recientemente como tópicos críticos en ecología de playas arenosas (Defeo & McLachlan 2005). Esto tiene una importancia crucial para definir si las poblaciones de playas arenosas expuestas pueden ser consideradas como autosostenidas, con un relativo aislamiento (en cuanto a conectividad larval y deriva genética) de otras poblaciones (Caddy & Defeo 2003) o si deben ser consideradas como metapoblaciones con diferente grado de conectividad entre poblaciones locales.

Las escalas de tiempo y espacio de los procesos físicos y biológicos que operan en poblaciones de playas arenosas pueden no siempre ser las mismas. Eventos estocásticos y ambientales episódicos pueden alterar los patrones temporales y espaciales de abundancia (Arntz et al. 1987, Lima et al. 2000), mientras que las variaciones climáticas

regulares decadales pueden también dar como resultado cambios interanuales de distribución, tal como fueran observadas en otras poblaciones bentónicas (Caddy 1979, Botsford 1986). Las especies con ciclo de vida complejo tienden a presentar mayores fluctuaciones en abundancia (fundamentalmente como resultado de la gran variabilidad en estadios larvales planctónicos) que las comparadas con otras especies ovíparas o vivíparas donde los estados larvales están reducidos en rango y duración. Esto las ha llevado a su reconocimiento como poblaciones resurgentes (Coe 1953, 1956, Mikkelsen 1981, Ansell 1983). A gran escala, factores físicos, químicos y biológicos afectan dispersión de estados planctónicos tempranos, determinando el éxito en el reclutamiento y en consecuencia el tamaño poblacional de la fase adulta bentónica (Caddy & Defeo 2003). Se han observado mortandades masivas y amplias fluctuaciones poblacionales, particularmente en el reclutamiento (poblaciones resurgentes) que no son atribuidas a variaciones en el stock parental (e.g. Defeo 1996) sino a efectos conjuntos de cambios drásticos en la morfodinámica o bien derivados la variabilidad climática (Lima et al. 2000, Ortega et al. 2012). Mortandades masivas ocurridas en la almeja amarilla *Mesodesma mactroides* en miles de kilómetros de playas arenosas de Brasil, Uruguay y Argentina fueron atribuidas a: 1) acumulaciones extremadamente densas de dinoflagelados en la zona de surf debido al pasaje de frentes fríos atmosféricos (Méndez 1995, Odebrecht et al. 1995); 2) la alta vulnerabilidad a parásitos concurrentemente con altas temperatura, salinidad y densidad, durante los meses de verano (Fiori 2002, Fiori et al. 2004, Fiori & Defeo 2006); y 3) el aumento sistemático en las SSTA, asociado a una migración hacia el sur de la isoterma crítica cálida, lo cual ha agravado la influencia negativa de aguas oceánicas cálidas con efectos crecientes de enfermedades y deformidades observadas en esta almeja (Fiori et al. 2004, Ortega et al. 2012).

1.1.6 Los crustáceos del género *Emerita*

Dentro de los componentes más conspicuos en los ecosistemas de playas arenosas, los “mole crab”, “cangrejos de arena” o “tatucitos” son crustáceos bentónicos de tamaño mediano de la familia Hippidae (Anomura: Hippoidea; Subramoniam & Gunamalai 2003) e incluyen 9 especies del género *Emerita* Scopoli 1777 (Haye et al. 2002). Están bien adaptados a la vida en playas arenosas tropicales y templadas de todo el mundo (Dugan et al. 1995, Subramoniam & Gunamalai 2003), debido tanto a su comportamiento excavador y su alimentación por filtración (modificación de anténulas plumosas), como por su biología reproductiva, rápido crecimiento corporal y alta fecundidad (Subramoniam & Gulamai 2003), que les permite habitar zonas de swash y sublitoral somero de playas arenosas expuestas de alta energía (Defeo & Cardoso 2002, Subramoniam & Gulamai 2003). Junto con moluscos bivalvos y gasterópodos dominan las comunidades macrofaunísticas de playas arenosas en cuanto a biomasa y productividad secundaria (McLachlan & Brown 2006, Petracco et al. 2012, Barboza et al. 2012). El ciclo de vida de *Emerita* consiste de dos fases: 1) una fase pelágica que incluye estados larvales dispersivos en el mar abierto y que siguen una metamorfosis de zoeas larvales nadadoras hacia el estado de megalopa (Subramoniam & Gulamai 2003); y 2) una fase sedentaria residente en la playa, a partir del estado megalopa. Las especies del género *Emerita* poseen un alto potencial de dispersión, debido a la extensión del período larval (Veloso & Valentin 1993, Dawson et al. 2011), promoviendo sus grandes rangos de distribución (Efford 1976, Dugan et al. 1994, Tam et al. 1996).

Las propiedades antes mencionadas permiten definir al ciclo de vida de las especies de *Emerita* como complejo sujeto a una gran variabilidad en la magnitud de las poblaciones en el tiempo y espacio. Se han registrado cambios latitudinales en su composición de sexos, patrones reproductivos y demográficos en playas del océano

Pacífico (Dugan et al. 1991) y Atlántico (Defeo & Cardoso 2004). A su vez, se ha observado en este género cambios demográficos en respuesta a variaciones en condiciones climáticas de corto (Jaramillo et al. 2012. Sorte et al. 2001) y mediano (Diehl et al. 2007) plazo.

1.2 Propósito del estudio

1.2.1 Planteamiento del problema: Emerita brasiliensis en la costa uruguaya

El “tatucito” *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 liberada en la zona intermareal, ocurriendo su desarrollo en las zonas cercanas a la costa durante 2 a 3 meses (Otegui & Soares-Gomes 2007), pasando luego a 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 & Cardoso 2002).

En la costa atlántica uruguaya, *E. brasiliensis* habita playas con estados morfodinámicos muy disímiles. Estudios previos a mesoescala (i.e. una playa) mostraron el efecto negativo de la descarga de agua dulce sobre la población de *E. brasiliensis* en la franja arenosa comprendida entre La Coronilla y Barra del Chuy (Lercari & Defeo 1999). En esta escala específica (i.e. mesoescala), la salinidad fue identificada como una variable agregada que explicó las variaciones longitudinales en la abundancia, pudiendo conducir a efectos en cascada en el resto del ecosistema (Lercari & Defeo 1999, 2003). También a mesoescala, la comparación de la dinámica poblacional e historia de vida entre una playa disipativa y otra reflectiva mostró una mayor fecundidad y peso individual, así como un período reproductivo más extenso, en la playa disipativa (Defeo et al. 2001, Delgado & Defeo 2008). Asimismo, en el límite sur de distribución la especie presenta la

ocurrencia de diferentes formas sexuales dentro de una población, acoplada con una marcada variabilidad temporal en abundancia, lo que sugiere una alta complejidad en su ciclo de vida sexual (Delgado & Defeo 2006). Se han registrado patrones de variación geográfica en esta especie en 2700 km que abarcan playas de Brasil y Uruguay, registrándose desde playas subtropicales a templadas: 1) una reducción en abundancia, 2) un cambio de reproducción de continua a estacional, 3) un incremento de hembras ovígeras, fecundidad, tamaño individual y proporción de hembras, 4) una disminución en el peso de machos, 5) disminución en la tasa de mortalidad, y 6) aumento en la talla media de madurez sexual (Defeo & Cardoso 2002, 2004).

En otro estudio a macroescala más reciente en 8 playas oceánicas de la costa uruguaya comprendidas entre Santa Mónica y Barra del Chuy (Celentano 2005, Celentano & Defeo 2006), *Emerita brasiliensis* presentó períodos reproductivos y de reclutamiento de menor extensión hacia el extremo reflectivo, en concurrencia con una menor abundancia total y de los componentes poblacionales reproductivos y de reclutamiento. También se registró un consistente aumento de abundancia desde condiciones reflectivas a disipativas (Celentano 2005, Celentano & Defeo 2006). No obstante, el trabajo anterior consistió en evaluar exclusivamente el papel de la morfodinámica en aspectos poblacionales de *E. brasiliensis*. No se ha evaluado, a macroescala espacial, el efecto salino que ocasiona la descarga del Río de la Plata, ni el efecto concurrente que pudiera existir entre el gradiente salino y el morfodinámico, en la demografía y dinámica poblacional de esta especie. Tampoco se han evaluado las variaciones de largo plazo en la relación entre el stock parental y el reclutamiento, ya sea en playas reflectivas como disipativas. Teniendo en cuenta que la dinámica poblacional de *E. brasiliensis* puede ser considerada como una metapoblación (Celentano & Defeo 2006), no se han definido ni identificado los componentes “fuente” y “receptor”. Caddy &

Defeo (2003) postularon que las poblaciones “fuente” tenderían a presentar una buena representación de las clases de edad como resultado de reclutamientos exitosos anuales, mientras que las poblaciones “receptoras” están constituidas por uno o algunos grupos de edad, que ocurren irregularmente en el tiempo. Esta hipótesis aun no ha sido evaluada para poblaciones de playas arenosas en general ni para *E. brasiliensis* en particular.

1.2.2 Hipótesis generales

La variación en condiciones ambientales producida por los gradientes morfodinámico y salino en la costa uruguaya genera respuestas de macroescala en la estructura y dinámica poblacional de *Emerita brasiliensis*. Teniendo en cuenta antecedentes previos reportados para la especie en cuanto a su preferencia de hábitats (Delgado & Defeo 2006, 2008, Celentano & Defeo 2006) así como las propiedades ecológicas que tipifican su ciclo de vida marino (Lercari & Defeo 1999, 2006) en la costa uruguaya, se predice que la abundancia, el reclutamiento, los períodos reproductivos, así como el crecimiento y peso individual, aumentarán de playas estuarinas reflectivas hacia playas oceánicas disipativas.

Considerando que especies intermareales del género *Emerita* han demostrado ser muy sensibles a cambios en las condiciones ambientales (clima y calidad del hábitat) (Sorte et al. 2001, Lercari & Defeo 1999, Celentano & Defeo 2006, Veas et al. 2013), en esta Tesis se postula que las fluctuaciones de largo plazo en la magnitud del reclutamiento de *Emerita brasiliensis* no solo dependerán de la abundancia del stock parental que la generó, sino también de variaciones en el ambiente físico.

1.2.3 *Objetivo general*

El objetivo general de la presente Tesis consistió en realizar un análisis comparativo de macroescala (espacial y temporal) en el hábitat, demografía, dinámica poblacional e historia de vida de *Emerita brasiliensis* en la costa uruguaya.

1.2.4 *Objetivos específicos*

Evaluar variaciones espacio-temporales en la estructura y dinámica poblacional (e.g. abundancia, reproducción, reclutamiento) de *Emerita brasiliensis* en función del gradiente de macroescala producido por la descarga del Río de la Plata.

Cuantificar el efecto del gradiente morfodinámico de macroescala en la dinámica poblacional (crecimiento, reclutamiento) y biología reproductiva de *E. brasiliensis*.

Determinar la variabilidad ambiental de largo plazo de playas reflectivas y disipativas de la costa atlántica uruguaya y su potencial influencia sobre la calidad del hábitat para *E. brasiliensis*.

Cuantificar variaciones temporales de largo plazo en la relación entre el reclutamiento y la población reproductiva adulta (stock parental) de *E. brasiliensis*, incorporando variables ambientales relevantes que puedan afectarla.

1.2.5 *Organización de la Tesis*

En el Capítulo 2 de la Tesis se describe la Metodología General utilizada para recabar y analizar los datos necesarios para cumplir con los objetivos planteados. Los Capítulos 3 al 5 fueron elaborados como trabajos autocontenidos para dar respuesta a objetivos particulares, bajo el formato estándar de un artículo científico. En el Capítulo 3 se analiza el efecto de la morfodinámica y el gradiente estuarino a mesoescala en la ecología de *E. brasiliensis*. En el Capítulo 4 se analiza la variación del hábitat del tatucito

en el largo plazo (15 años) en 2 playas con morfodinámica contrastante, así como su potencial dependencia de variables ambientales tales como temperatura y velocidad del viento. El Capítulo 5 analiza variaciones de largo plazo en *E. brasiliensis* en las playas oceánicas de la costa uruguaya analizadas en el Capítulo precedente. Finalmente, en el Capítulo 6 se sintetizan los resultados y conclusiones de los Capítulos anteriores, integrándolos en una discusión general en el contexto global del estudio.

CAPÍTULO 2 - Metodología general

2.1 Área de estudio

Uruguay tiene un litoral costero de 670 km, de los cuales 220 corresponden a costa atlántica entre Punta del este y el Arroyo Chuy (MTOP 1979). La costa uruguaya se presenta como una sucesión de arcos arenosos limitados por puntas rocosas u otros accidentes geográficos, y desembocaduras de arroyos (MTOP 1979). Las playas presentan generalmente formas arqueadas de curvatura variable, según la orientación frontal a la dirección media del oleaje si es oblicua, la curvatura es más acentuada en el extremo más próximo a esa dirección. El patrón de corriente de deriva litoral en la costa atlántica uruguaya es hacia el NE desde La Paloma al N; y hacia el W desde el Cabo de Santa María al sur (Goso Aguilar et al. 2011). El régimen dinámico de la costa atlántica uruguaya se encuadra como micromareal según la clasificación de Davies (1980), por lo que las olas constituyen el proceso hidrodinámico dominante (Gómez Pivel et al. 2001). El clima de la zona presenta humedad relativa alta e intensas precipitaciones y evaporación, con variaciones estacionales de temperatura bien marcadas y riesgo de sequias pronunciadas (MTOP 1979).

El área de estudio comprende 400 km de costa uruguaya (16 playas), desde Playa Pascual (San José) hasta Barra del Chuy (Rocha), abarcando la zona de influencia estuarina y oceánica (Fig. 2.1). Para la realización de esta Tesis se incorporó información generada a largo plazo en los proyectos desarrollados por la Unidad de Ciencias del Mar (Facultad de Ciencias). La metodología de muestreo empleada durante todo el periodo fue exactamente la misma (e.g. muestreo sistemático cubriendo toda la distribución transversal de la especie en cada playa en cada evento de muestreo).

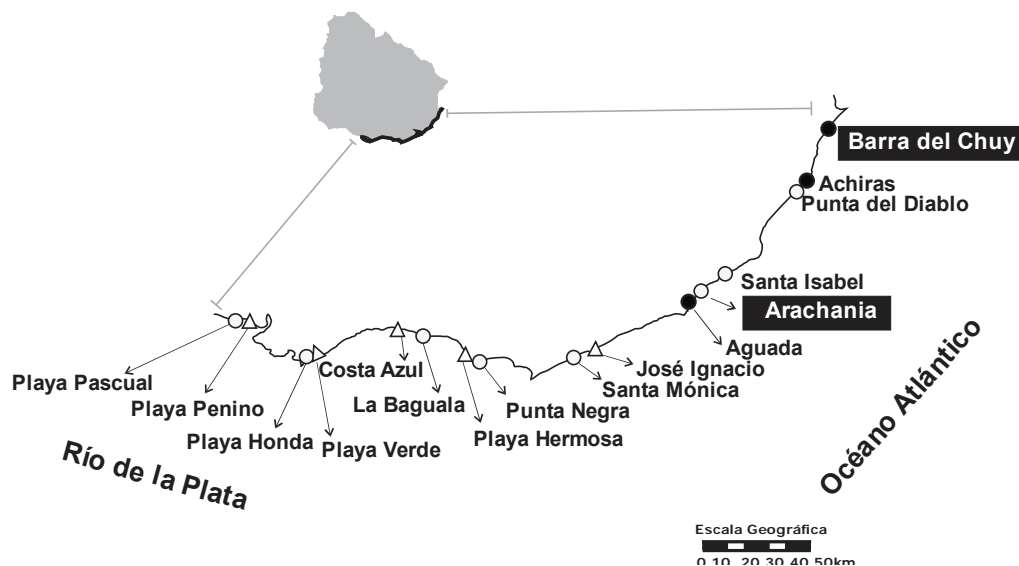


Figura 2.1. Mapa de la costa uruguaya con la ubicación del área de estudio de esta Tesis. Se destaca la condición morfodinámica predominante de cada playa: reflectiva (○), intermedia (△) y disipativa (●). A su vez se destacan las 2 playas estudiadas a largo plazo (15 años) en negro.

2.2 Alcance del estudio y diseño de muestreo

Cada evento de muestreo comprendió el trazado de 4 transectos perpendiculares a la línea de costa donde se ubicaron las unidades muestrales (UM) cada 4 m, desde la base de las dunas hasta el límite inferior de la zona de barrido de la ola. Tres transectos se utilizaron para extraer muestras biológicas y sobre el transecto restante se realizaron las estimaciones ambientales correspondientes para caracterizar cada playa (Fig. 2.2).

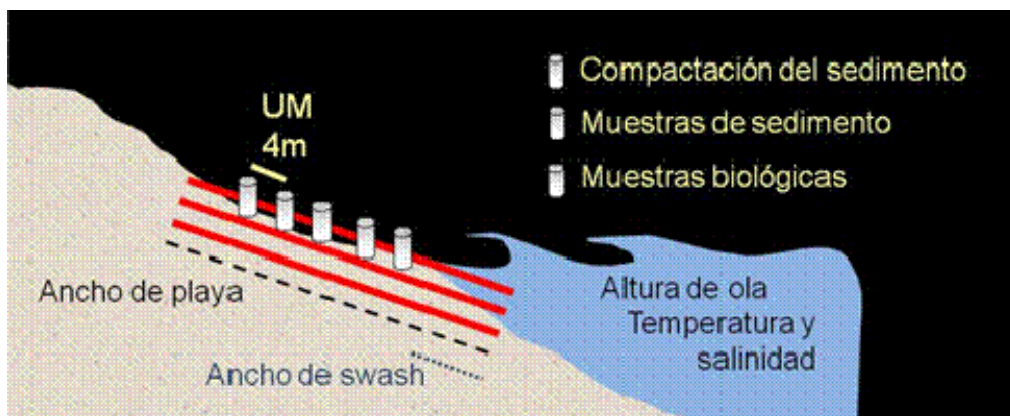


Figura 2.2. Esquema del muestreo de playa, con la ubicación de las unidades muestrales (UM) y de las principales medidas realizadas.

2.2.1 Datos ambientales

En cada evento de muestreo se midió temperatura y salinidad de agua de mar más próxima a la costa así como la pendiente de la playa por el coeficiente:

$$P = \frac{a}{l} \times 100 \quad (2.1)$$

donde a es la diferencia de alturas entre la estación más alta y la más baja y l es la distancia entre estos dos puntos (Defeo et al. 1992). El ancho de la playa se midió como la distancia entre la base de las dunas y el límite inferior de la zona de swash, donde el agua se mueve sobre la pendiente de la playa luego de que la ola colapsa en la arena. El ancho de la zona de swash fue medido como la distancia (en m) del avance y retroceso de la ola en el momento del muestreo (McArdle & McLachlan 1991). Se extrajeron muestras de sedimento (100 g) en cada UM, mediante un cilindro de 4 cm de diámetro, desde la superficie hasta 10 cm de profundidad, las cuales se almacenaron y conservaron en papel aluminio en frío para su posterior análisis (granulometría, contenido de agua y materia orgánica) en el laboratorio (Fig. 2.2).

Para el análisis granulométrico, las muestras de sedimento fueron tamizadas por mallas de 2.0 a 0.006 mm de abertura (Folk, 1980) y cada fracción retenida fue pesada con una precisión de 0.001g para estimar el tamaño medio del grano en base a la escala granulométrica de Wentworth (1922) como:

$$\phi = \log_2 d \quad (2.2)$$

siendo d el diámetro en mm. El contenido de agua del sedimento se determinó por diferencia de pesos entre la muestra húmeda y secada a 80°C durante 24 h, y el contenido de materia orgánica por diferencia de pesos entre la muestra seca e incinerada a 500°C durante 5 h.

Para la caracterización morfodinámica de las playas se calcularon índices compuestos. Estos índices se basan en 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, entre otras variables físicas relevantes. Se emplearon los siguientes índices:

Parámetro de Dean Ω (Short 1996):

$$\Omega = \frac{Hb \cdot 100}{W \cdot T} \quad (2.3)$$

donde Hb es la altura (m) y T el período de la ola (s) y W es la velocidad de caída del sedimento ($m \cdot s^{-1}$, de acuerdo a la Ley de Stokes). 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, 1999).

Índice de Depósito de Playas BDI (Soares 2003):

$$BDI = \frac{1}{P} \cdot \frac{a}{Mz} \quad (2.4)$$

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). El BDI ha probado ser efectivo para comparar playas micromareales bajo un amplio rango de condiciones (Celentano & Defeo 2006).

Índice de Playa BI (McLachlan & Dorvlo (2005):

$$BI = \log_{10} \left(\frac{Mz \cdot RM}{P} \right) \quad (2.5)$$

donde Mz es el tamaño medio de grano, en este caso expresado en unidades de $\phi + 1$, RM es el rango mareal. El BI fue desarrollado para comparar playas que difieren en rango mareal. No obstante, 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.

2.2.2 Datos biológicos

Los transectos para extraer las muestras biológicas se separaron 8 m entre sí, extendiéndose 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 (Fig. 2.2). El sedimento retirado fue tamizado por una malla de 0.5 mm de abertura en agua de mar, y los organismos recolectados fueron fijados en formaldehído al 10% neutralizado con tetraborato de sodio y preparado con agua de mar, para ser procesados posteriormente en el laboratorio.

i. Determinación de sexo y estados de desarrollo

Cada tatucito recolectado fue sexado utilizando una lupa binocular, siguiendo los siguientes caracteres (Delgado & Defeo 2006):

MACHO: gonoporos masculinos en el ápice de papilas genitales no calcificadas ubicadas en las coxas del 5to par de pereiópodos

MACHO CON ESPERMATÓFORO: caracteres de machos y espermátóforos adheridos a los gonoporos masculinos

HEMBRA: gonoporos genitales femeninos en base del 3er par de pereiópodos y presencia de pleópodos maduros para adherir e incubar huevos.

HEMBRA OVÍGERA: caracteres de hembras, con huevos adheridos a los pleópodos maduros

MEGALOPA: 4 pares de pleópodos plumosos larvales. En esta categoría también se incluyeron “machos neoténicos” y “hembras tempranas” por poseer pleópodos larvales.

Todos los organismos clasificados en cada componente poblacional se midieron con una precisión de 0.01 mm, desde la punta del rostro al borde distal del cefalotórax, y fueron pesados (peso húmedo y seco) con precisión de 0.001 g.

ii. Abundancia

La abundancia de *Emerita brasiliensis* se estimó en base al número de individuos (IST, ind·m⁻¹) y biomasa (BST, g·m⁻¹) por transecto, para lo cual se promedió la densidad o biomasa q (ind·m⁻² o g·m⁻²) en cada UM (unidad de muestreo) i de todas las m UM pertenecientes al transecto r (q_m), multiplicándola por el correspondiente ancho de la playa (w) en el cual la especie fue registrada (Defeo 1993, Brazeiro & Defeo 1996):

$$IST, BST = \frac{\sum_{i=1}^m q_i}{n} W \quad (2.6)$$

Las variaciones espaciales y temporales en abundancia fueron evaluadas por métodos de regresión lineal múltiple paso a paso, empleando variables ambientales (e.g. morfodinámicas) como explicativas de dicha variación. Se utilizaron asimismo modelos correlacionales lineales o no lineales, así como modelos aditivos generalizados (Defeo & Gómez 2005)

iii. Biología reproductiva y reclutamiento

Se llevaron a cabo estudios tendientes a analizar la biología reproductiva, así como a establecer diferencias en la talla de primera madurez, período de reclutamiento y

fecundidad de la especie, en función de fenómenos de denso-dependencia y de los gradientes ambientales generados por las variaciones en salinidad y morfodinámica. Para ello se siguió la metodología propuesta por Lercari & Defeo (1999, 2006) y Defeo & Gómez (2005).

CAPÍTULO 3 - Distribución y demografía del tatucito: efectos de los gradientes morfodinámico y estuarino e implicancias en su dinámica metapoblacional¹

3.1 Resumen

En ecología de playas arenosas se han desarrollado varios modelos conceptuales relacionando variables biológicas y morfodinámicas. En playas arenosas estuarinas, el principal factor ambiental que influencia la distribución de la macrofauna es la salinidad. Sin embargo, el rol concurrente a macroescala de gradientes estuarinos y morfodinámicos en la modelación de patrones demográficos es todavía incierto. Para explicar las variaciones a gran escala en aspectos demográficos del tatucito *Emerita brasiliensis*, se caracterizaron 16 playas arenosas distribuidas a lo largo del gradiente morfodinámico y estuarino generado por la descarga del Río de la Plata en la costa uruguaya en términos de morfología de la playa, sedimento y salinidad, durante 2 años. La abundancia (total y discriminada por componentes reproductivos y de reclutamiento), la biomasa y el tamaño corporal de *E. brasiliensis* se incrementaron significativamente desde playas estuarinas y reflectivas hasta playas oceánicas disipativas. Además, los modelos generalizados (tanto aditivos como lineales) mostraron que la salinidad, el tamaño de grano y el ancho de la zona de swash fueron los principales factores explicativos de las variaciones espacio-temporales en la abundancia. Los individuos sexualmente maduros y las megalopas estuvieron casi ausentes en playas estuarinas y reflectivas, mientras que las playas oceánicas disipativas mostraron estructuras de talla polimodales con los componentes poblacionales totalmente representados, junto con períodos reproductivos y de reclutamiento extendidos. Se concluye que (1) los gradientes estuarinos y morfodinámicos están complejamente ligados, afectando la demografía de los tatucitos; y (2) las playas estuarinas y oceánicas reflectivas operan como hábitats “sumidero” donde las poblaciones no prosperan, mientras que las playas oceánicas disipativas actúan como hábitats “fuente”. Se provee así soporte empírico a la hipótesis “fuente-sumidero” desarrollada recientemente para playas arenosas. Estas variaciones en procesos demográficos deben ser complementadas con estudios de conectividad y análisis genéticos para obtener una comprensión más profunda de las dinámicas metapoblacionales en playas arenosas.

1. Celentano E, Gutiérrez NL, Defeo O (2010) Effects of morphodynamic and estuarine gradients on the demography and distribution of a sandy beach mole crab: implications for source–sink habitat dynamics. Marine Ecology Progress Series 398: 193-205

3.2 Introducción

Las playas arenosas son ecosistemas dinámicos habitados por comunidades estructuradas principalmente por fuerzas físicas (McLachlan & Brown 2006). Se han postulado varias hipótesis ecológicas para entender la influencia del ambiente en la macrofauna de la playa (Defeo & McLachlan 2005, McLachlan & Defeo 2013). A nivel comunitario, la Hipótesis de Exclusión de Swash (SEH por su sigla en inglés; McLachlan 1990, McLachlan et al. 1995) propone un incremento en la riqueza de especies desde playas reflectivas (angosta, pendiente pronunciada y arena gruesa) a disipativas (amplia y aplanada, con arena fina, McLachlan et al. 1995). A nivel poblacional, la Hipótesis de Rigurosidad Ambiental (HHH por su sigla en inglés; Defeo et al. 2003) predice que el ambiente riguroso en playas reflectivas fuerza a los organismos a invertir más energía en mantenimiento que en reproducción y crecimiento, resultando en menor abundancia y tasas de fecundidad, crecimiento y sobrevivencia que en playas disipativas. De acuerdo con las predicciones de estas hipótesis, estudios realizados en todo el mundo han mostrado una consistente disminución en indicadores comunitarios (eg. Defeo et al. 1992, McLachlan et al. 1993, Soares 2003, McLachlan & Dorvlo 2005) y poblacionales (especies intermareales: de la Huz et al. 2002, Cardoso & Veloso 2003, Contreras et al. 2003, Celentano & Defeo 2006, Delgado & Defeo 2008) desde playas disipativas a reflectivas (pero ver Herrmann et al. 2009). El swash es cada vez más riguroso hacia condiciones reflectivas, determinando una progresiva exclusión de especies, hasta que en el extremo reflectivo del gradiente morfodinámico no ocurren especies intermareales y solo persisten especies supralitorales (McLachlan et al. 1995).

En relación a los patrones encontrados a nivel poblacional, se ha postulado que procesos de post-asentamiento impiden que las especies intermareales se establezcan y persistan en playas reflectivas. Más aun, se ha planteado la hipótesis de que las playas

disipativas pueden actuar como hábitats “fuente”, mientras que playas reflectivas pueden constituir hábitats “sumidero” donde los patrones reproductivos de las especies residentes son insuficientes para balancear la mortalidad. Esto ha sido llamado la hipótesis “fuente-sumidero” para poblaciones intermareales de playas arenosas (Caddy & Defeo 2003, Defeo & McLachlan 2005), que es un refinamiento de la teoría desarrollada para explicar efectos morfodinámicos en la macrofauna de las playas. A pesar de lo anterior, pocos intentos se han hecho para caracterizar a las playas arenosas en un contexto de dinámica fuente-sumidero, particularmente para especies intermareales de playas con larva planctónica que tienden a tener un amplio flujo génico debido a las corrientes costeras (Murray-Jones & Ayre 1997, Sorte et al. 2001, Diehl et al. 2007).

En playas arenosas estuarinas, la mezcla de agua dulce y marina produce un gradiente espacial que causa diferentes efectos simultáneos en la playa y en la fauna residente, impactando varios niveles de organización ecológica, desde individuos y poblaciones (abundancia y tasas de crecimiento, sobrevivencia y fecundidad reducidas: Defeo & de Álava 1995, Lercari & Defeo 1999, Schoeman & Richardson 2002) hasta comunidades (diversidad reducida: Defeo et al. 2009 y referencias contenidas en éste). En este sentido, un estudio reciente conducido en todo el gradiente generado por el estuario del Río de la Plata en el Océano Atlántico Sudoccidental mostró que la morfodinámica de las playas está afectada por las condiciones estuarinas (rango de salinidad sobre todo) que modelan a macroescala patrones en riqueza y abundancia de especies de macrofauna en playas arenosas (Lercari & Defeo 2006).

Los tatucitos o mole crabs (*Emerita* spp), están bien adaptados a vivir en playas arenosas de todo el mundo (ver Capítulo 1). En la costa atlántica de América del sur, *Emerita brasiliensis* habita playas reflectivas y disipativas, desde Venezuela a Uruguay (Defeo & Cardoso 2004, Celentano & Defeo 2006). *E. brasiliensis* posee estadíos larvales

planctónicos y adultos bentónicos. Las hembras incuban sus huevos debajo de su abdomen durante unas semanas. La larva planctónica es liberada en la zona intermareal y su desarrollo transcurre en las zonas cercanas a la costa durante 2 a 3 meses, pasando por 5 a 8 estados de zoea (Otegui & Soares-Gomes 2007). Los estados larvales intermedios se alejan de la costa, para luego aproximarse a la costa nuevamente durante los últimos estados planctónicos (Veloso & Valentin 1993). La fase sedentaria incluye juveniles, que derivan del estado megalopa que se asienta en la playa, y diferentes etapas del desarrollo que lo llevan a la vida adulta (Delgado & Defeo 2006, 2008).

Observaciones preliminares mostraron que la especie también habita playas estuarinas afectadas por el gradiente salino generado por la descarga del Río de la Plata. Sin embargo, no ha sido evaluado el rol simultáneo de los gradientes morfodinámico y estuarino en los patrones demográficos de macroescala. En este Capítulo se describen los resultados de un estudio a gran escala (~400 km) de 2 años dirigido a evaluar los efectos concurrentes de la descarga del Río de la Plata y la morfodinámica de las playas en la demografía de *Emerita brasiliensis* en 16 playas arenosas de Uruguay. También se provee evidencia para identificar hábitats fuente y sumidero y se discute si las diferencias en calidad entre fuentes y sumidero pueden explicar las diferencias entre los extremos reflectivo y disipativo del gradiente morfodinámico descrito para playas expuestas arenosas.

3.3 Materiales y métodos

3.3.1 Sistema de estudio

La costa uruguaya incluye 320 km que bordean al estuario y 210 km de costa oceánica (ver Capítulo 2). El área de estudio comprende 400 km de costa uruguaya,

desde Playa Pascual (San José) hasta Barra del Chuy (Rocha), abarcando la zona de influencia estuarina y oceánica de la costa uruguaya (Fig. 3.1).

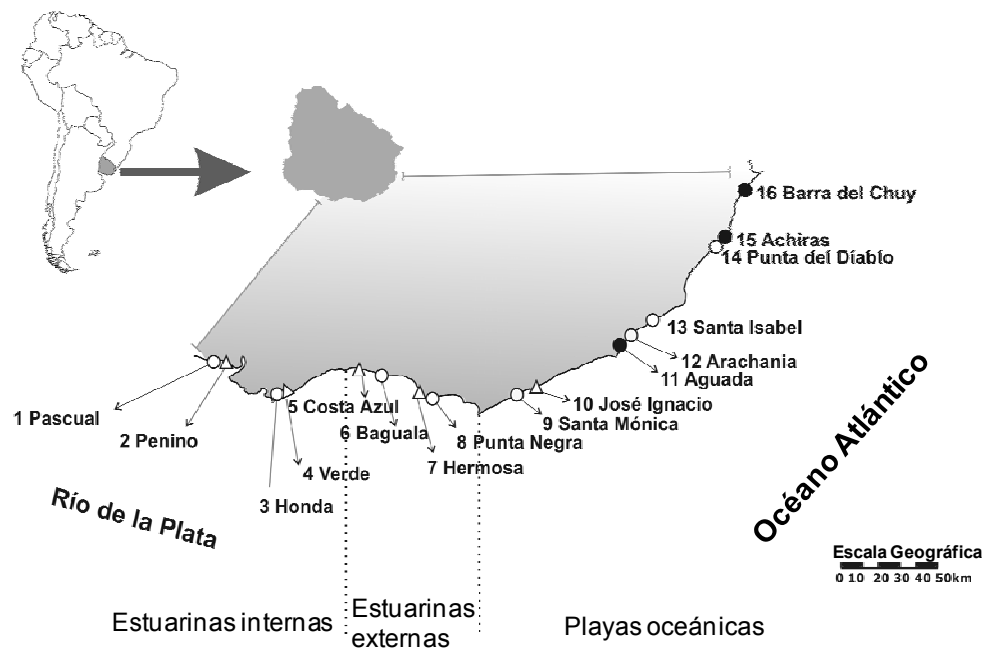


Figura 3.1. Mapa de la costa uruguaya, con la ubicación de las 16 playas analizadas. Se destaca la condición morfodinámica predominante de cada playa: reflectiva (○), intermedia (△) y disipativa (●).

3.3.2 Estudio de campo

La respuesta de *Emerita brasiliensis* a los gradientes estuarinos y morfodinámicos fue evaluada en 16 playas arenosas micro-mareales (rango mareal: 0.5 m), representando playas del estuario interno y externo y playas estrictamente oceánicas (Fig. 3.1). Los sitios de muestreo en el estuario principal fueron seleccionados, considerando cuando fue posible, pares cercanos de playas con el mismo rango de salinidad pero diferentes características morfodinámicas (Lercari & Defeo 2006). Estas playas fueron muestreadas bimestralmente de julio de 1999 a abril de 2001. En cada playa se registró la salinidad de la zona de swash, la altura (m) y el período de la ola (s), la pendiente de la playa (%) y anchos de playa y zona de swash (m) y se estimó el parámetro de Dean Ω (ver Ecuación 2.3). La extracción de muestras, medición y estimación de variables abióticas se realizó según la metodología descrita en el Capítulo 2. Los tatucitos fueron recolectados, fijados y

medidos con la metodología descrita en el Capítulo 2. Se identificaron los componentes poblacionales de reclutamiento (megalopas sensu Veloso & Cardoso 1999) y los componentes reproductivos (hembras ovígeras y machos con espermatóforo) para poder establecer los períodos de reclutamiento y reproducción, respectivamente.

3.3.3 *Análisis de datos*

La abundancia y biomasa de la especie (total y por componente poblacional) fueron estimadas como el número de individuos por metro lineal (IST, ind·m⁻¹) y biomasa por transecto lineal (BST, g·m⁻¹), respectivamente (Defeo et al. 2001; ver Capítulo 2). Los períodos reproductivos y de reclutamiento fueron inferidos, respectivamente, del porcentaje derivado del número de meses con ocurrencia de adultos reproductores y de megalopas en el número total eventos de muestreo en la playa (11). Para el análisis de distribución de frecuencias de talla (LFDs por su sigla en inglés) discriminada por sexos, los tatucitos fueron agrupados en clases de 1 mm de tamaño. Se estimó el Índice de Recurrencia en el Reclutamiento (IRR: Caddy & Defeo (2003) basado en la estructura de la población en cada sitio de muestreo:

$$IRR = \frac{Nedades}{Medad} \quad (3.1)$$

donde *Nedades* define el número de clases de edad y *Medad* la edad máxima observada. El valor de este índice varía de 1 a 0: valores de 1 indican un patrón de reclutamiento anual, cuando todas las clases de edad están presentes, mientras que valores de 0 indican un patrón de reclutamiento ocasional que puede ser espasmódico, cíclico o irregular (sensu Caddy & Defeo 2003). Aquí se desarrolló un Índice de Recurrencia de Clases de Tamaño (IRSC, por su sigla en inglés), modificando el IRR de Caddy & Defeo (2003) como sigue:

$$IRSC = \frac{N_L}{NT_L} \quad (3.2)$$

donde N es el número de L clases de tamaño en un mes dado y NT es el número total de clases de tamaño observadas en todas las playas uruguayas. Los valores de IRSC están entre 0 y 1 (todas las clases presentes). La estimación del IRSC medio se obtuvo promediando las estimaciones mensuales, mientras que se estimó un IRSC global (IRSCg) para cada playa como la relación entre el número de clases de tamaño de todo el período y NTL.

Las variaciones espaciales y temporales en abundancia fueron evaluadas por métodos de regresión lineal múltiple paso a paso (Stepwise Regression), empleando variables ambientales (e.g. morfodinámicas) como explicativas de dicha variación. Se utilizaron asimismo modelos correlacionales lineales o no lineales, así como modelos aditivos generalizados (Defeo & Gómez 2005).

Las estimaciones de las variables físico-químicas individuales y Ω se utilizaron para modelar variaciones espaciales en los atributos poblacionales de *E. brasiliensis*. Las variables fueron promediadas para todo el período de muestreo a efectos de reflejar una tendencia espacial suavizada y, al mismo tiempo, retener la información de la intensiva cobertura temporal. Se emplearon Modelos Lineales Generalizados (GLM) y Modelos Aditivos Generalizados (GAM; Hastie & Tibshirani 1990, Guisan & Thuiller 2005) para examinar la relación entre la abundancia de los tatucitos y las variables ambientales, considerando para este propósito toda la información generada en los 11 eventos de muestreo de las 16 playas. Debido a la sobredispersión en los datos de abundancia, se utilizaron modelos binomiales negativos tanto para GLMs como para GAMs; además, se utilizaron curvas suavizadas (splines) basándose en sus propiedades de optimización e idoneidad para set de datos relativamente chicos (Wood 2006).

Los GAMs ajustaron funciones no paramétricas para estimar las relaciones entre variables predictoras y de respuesta sin imponer limitaciones en la forma de las relaciones subyacentes. Los parámetros de suavizado así como los grados e libertad (grado de no linealidad) de las funciones de los datos, fueron estimados usando el criterio de validación cruzada generalizada (GCV). Una variable explicativa (término) en el modelo fue removida (según Wood 2006) si (1) los grados de libertad estimados (gl) para el término eran cercanos a 1; (2) la banda de confianza graficada para el término incluía 0 en todas partes; y (3) el GCV score disminuía y la devianza explicada se incrementaba cuando el término fue eliminado. A causa de las correlaciones potenciales entre covariables, los términos fueron eliminados de a uno, comenzando con el término para el cual la línea de 0 estuvo más en la banda de confianza, lo que significa que la parte no lineal de la tendencia es relativamente plana (Wood 2006). La co-linealidad fue analizada usando el factor de inflación de varianza (VIF por su sigla en inglés: Montgomery & Peck 1992). Los valores de VIF fueron siempre menores a 5, lo cual indicó que ninguna de las variables fueron candidatas para su eliminación. Cada ajuste de los modelos fue analizado con respecto al nivel de devianza explicada (0 a 100%; cuánto más grande mejor), el criterio de GCV (cuanto menor, mejor) y la región para el suavizado (que no debería incluir ceros en todo el rango del predictor). El Criterio de Información de Akaike (AIC por su sigla en inglés) también fue usado para evaluar el ajuste de cada modelo y la parsimonia (Chambers & Hastie 1992). El AIC fue calculado en R (<http://cran.r-project.org/>) como $-2 \ln(\text{likelihood}) + 2 \text{ npar}$, donde npar representa el número de parámetros en el modelo ajustado. Se evaluaron los supuestos del modelo en base a la evaluación de los residuales. Para estimar cuándo los términos de suavizado no paramétrico debían ser simplificados a términos lineales, se construyeron GLMs binomiales negativos utilizando las mismas variables que fueron seleccionadas para los GAMs. Ambas aproximaciones

fueron comparadas utilizando AIC, y las diferencias significativas en la devianza fueron evaluadas usando test de χ^2 (Hastie & Tibshirani 1990). Todos los modelos fueron estimados usando la función GAM en las librerías mgcv y MASS de R.

3.4 Resultados

La caracterización ambiental de las 16 playas estudiadas se muestra en la Figura 3.2. La salinidad media se incrementó de Oeste a Este, presentando valores entre 4.4 (playa 2) a 29.9 (playa 16). Los estados morfodinámicos de las playas oceánicas fluctuaron de disipativos (playas 11, 15 y 16) a intermedio-reflectivos (playas 9, 12 y 13), mientras que las playas estuarinas externas e internas fueron mayoritariamente intermedio-reflectivas (Fig. 3.2a). La playa 3 presentó el valor más bajo del parámetro de Dean Ω (1.3) y el valor más alto se registró en la playa 16 (6.3). La pendiente y el tamaño de grano no siguieron una tendencia espacial evidente (Fig. 3.2b); la playa reflectiva y de estuario externo Punta Negra (playa 8) fue la más angosta y empinada, presentando el sedimento más grueso (37 m, 8.82% y 0.64 mm, respectivamente). Por el contrario, Penino (playa 2: estuario interno) fue la playa más amplia y plana con la zona de swash más angosta y el mayor contenido de materia orgánica en el sedimento (108 m, 1.42%, 1 m y 20%, respectivamente), comportándose como una planicie de marea (Fig. 3.2b–d). La zona de swash más amplia se encontró en la playa disipativa oceánica situada más al Este: Barra del Chuy (playa 16, 13 m).

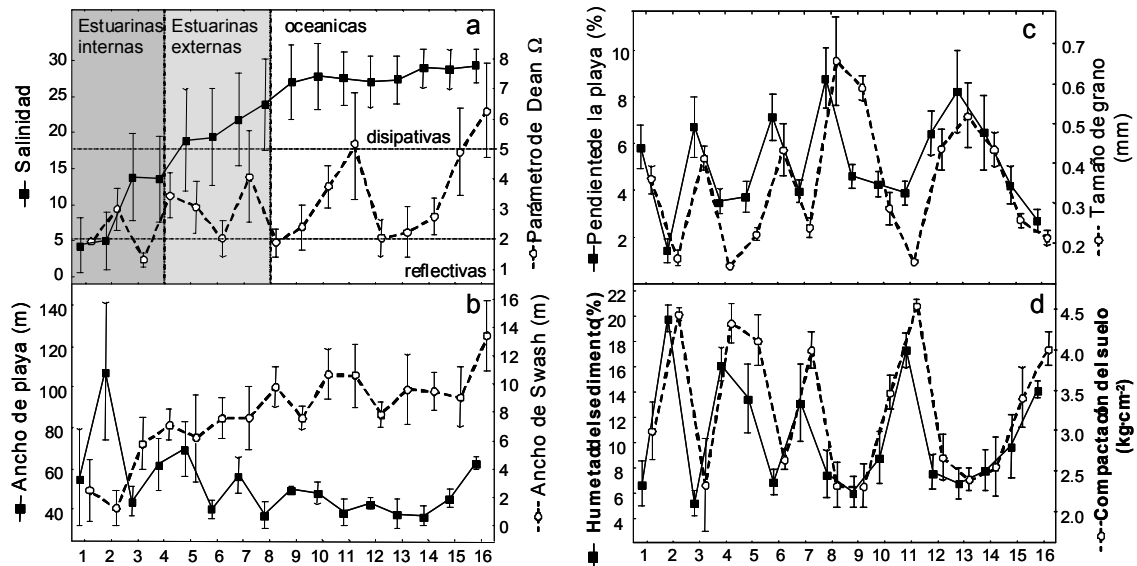


Figura 3.2. Distribución de las variables abióticas analizadas en las 16 playas arenosas de la costa uruguaya. Media \pm Intervalo de Confianza al 95%. En el eje x se numeran las playas ordenadas geográficamente como en la Fig. 3.1.

La abundancia y biomasa de *Emerita brasiliensis* (total y por componente poblacional) se incrementó significativamente desde playas reflectivas a disipativas y desde estuarinas a oceánicas (Figs. 3.3 y 3.4, Tabla 3.1). La abundancia y biomasa total de *E. brasiliensis* se relacionaron significativamente ($p < 0.001$) con la salinidad y el ancho de swash y el parámetro de Ω por medio de funciones lineales y no lineales (Fig. 3.3, Tabla 3.1).

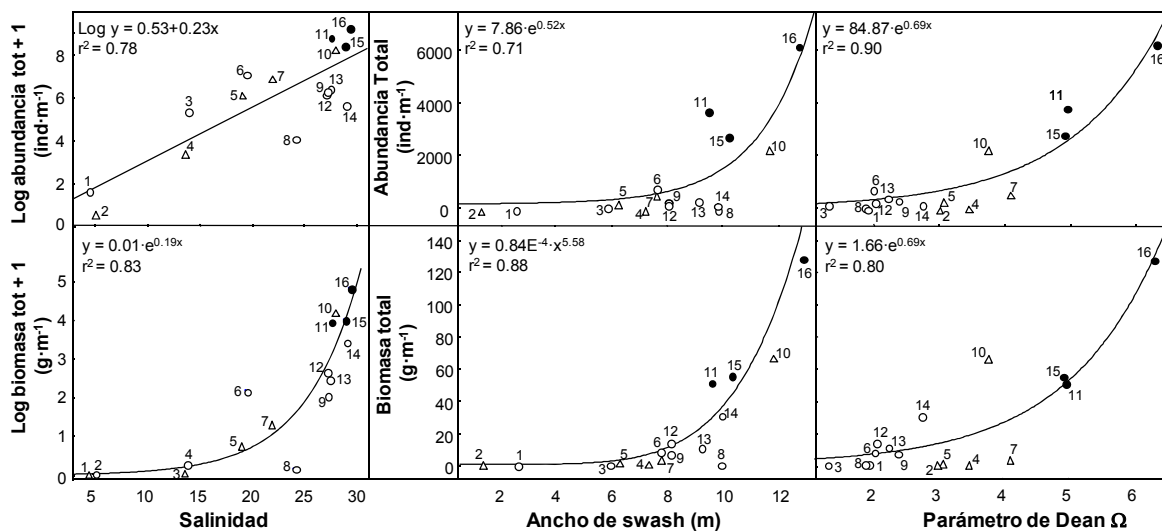


Figura 3.3. *Emerita brasiliensis*. Mejores modelos ($p < 0.001$) ajustados para la abundancia total (paneles superiores) o biomasa total (paneles inferiores) y variables ambientales o parámetro de Dean Ω . Las playas están numeradas y categorizadas como reflectivas (○), intermedias (△) o disipativas (●) como en la Fig. 3.1.

Tabla 3.1. *Emerita brasiliensis*. Mejores modelos lineales y no lineales ($p < 0.001$) estimados entre características poblacionales y variables abióticas. Ω : Parámetro de Dean; SW: ancho de swash (m); E: Error estándar. Todos los modelos son $y = ae^{bx}$, a menos que se denote por $\log y + 1 = a + bx$, $y = ax^b$ o $\log y + 1 = ae^{bx}$.

	Variable abiótica	a(ES)	b(ES)	r ²
Abundancia (ind·m⁻¹)				
Total	Ω	84.87 (41.90)	0.69 (0.08)	0.90
	SW	7.86 (10.64)	0.52 (0.11)	0.71
	Salinidad*	0.53 (1.19)	0.23 (0.05)	0.78
Hembras	SW	0.35 (0.37)	0.69 (0.08)	0.91
	Salinidad**	3.95E ⁻⁶² (0.00)	5.11 (2.02)	0.65
Hembras ovígeras	Ω **	0.08 (0.12)	3.30 (0.85)	0.70
Machos	Ω	14.40 (8.49)	0.81 (0.98)	0.89
	Salinidad	1.18E ⁻⁶⁵ (0.00)	5.38 (2.48)	0.54
Machos con espermátóforo	SW**	0.88E ⁻⁵ (2.2E ⁻⁵)	6.99 (1.01)	0.87
	Ω	3.92 (3.01)	0.75 (0.13)	0.78
	Salinidad	1.23E ⁻¹² (0.00)	1.14 (0.52)	0.48
Megalopas	Ω **	16.47 (22.01)	2.57 (0.79)	0.59
Biomasa (g·m⁻¹)				
Total	SW**	8.44E ⁻⁵ (1.57E ⁻⁴)	5.58 (0.74)	0.88
	Salinidad***	0.01 (0.02)	0.19 (0.04)	0.83
	Ω	1.66 (1.06)	0.69 (0.11)	0.80
Hembras	SW	0.10 (0.09)	0.53 (0.07)	0.85
	Ω	0.97 (0.59)	0.72 (0.10)	0.84
	Salinidad	7.12E ⁻¹⁰ (0.00)	0.86 (0.23)	0.77
Machos	SW**	3.01E ⁻⁵ (7.27E ⁻⁵)	5.36 (0.98)	0.80
	Ω	0.64 (0.65)	0.54 (0.18)	0.42
	Salinidad	1.67E ⁻⁴ (1.24E ⁻³)	0.38 (0.26)	0.41
Machos con espermátóforo	SW**	4.35E ⁻⁵ (1.36E ⁻⁴)	4.70 (0.93)	0.74
	Salinidad	4.98E ⁻⁵ (3.36E ⁻⁴)	0.38 (0.23)	0.45
Megalopas	Ω **	0.04 (0.05)	2.45 (0.74)	0.60
Ocurrencia (%)				
Hembras ovígeras	Ω **	1.31E ⁻² (1.95E ⁻²)	4.02 (0.83)	0.78
	Salinidad	9.05E ⁻¹¹ (0.00)	0.88 (0.36)	0.58
Machos con espermátóforo	Salinidad	3.03E ⁻² (7.4E ⁻²)	0.23 (0.08)	0.69
	SW**	4.26E ⁻³ (7.03E ⁻³)	0.29 (0.06)	0.65
	Ω	0.47 (0.24)	0.46 (0.09)	0.59
Megalopas	Salinidad	0.82 (0.42)	0.09 (0.02)	0.83

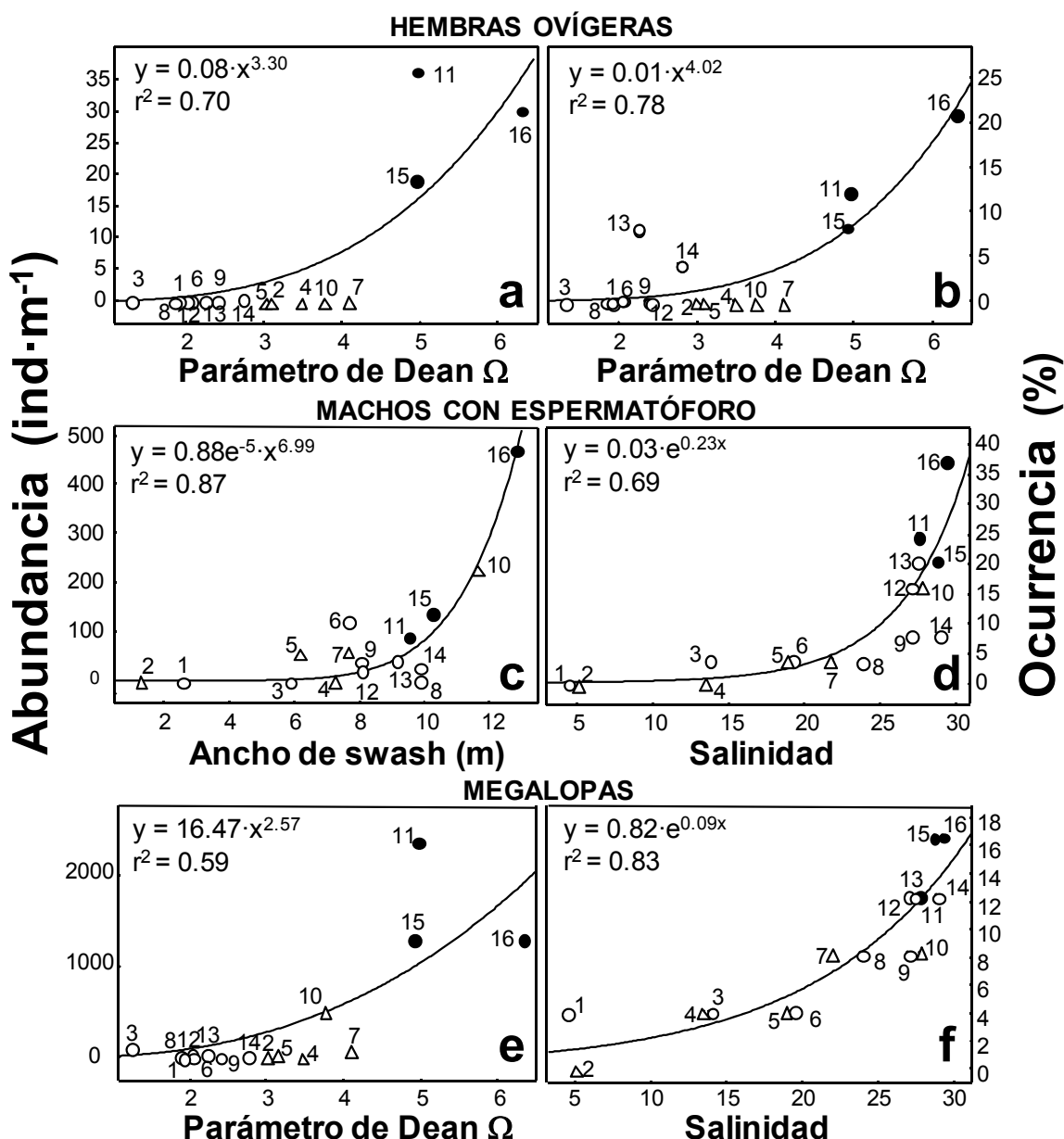


Figura 3.4. *Emerita brasiliensis*. Mejores modelos ($p < 0.001$) ajustados entre (a, c, e) abundancia media u (b,d,f) ocurrencia de los componentes poblacionales reproductivos (hembras ovígeras o machos con espermatóforo) y de reclutamiento (megalopas), y variables ambientales o Parámetro de Dean Ω . Las playas están numeradas y categorizadas como reflectivas (○), intermedias (△) o disipativas (●) como en la Fig. 3.1.

Los resultados del GAM mostraron que la salinidad, el ancho de la zona de swash y el tamaño de grano fueron los mejores predictores ($p < 0.001$) de la variación de gran escala en la abundancia de *Emerita brasiliensis*, evidenciado por el consistente incremento en r^2 y la devianza explicada, concurrentemente con una disminución en los valores GCV y de AIC entre GAMs (Tabla 3.2, Fig. 3.5).

Tabla 3.2. *Emerita brasiliensis*. Selección de modelos (GLM y GAM) para la abundancia del tatucito ($\text{ind}\cdot\text{m}^{-1}$). Los términos que no fueron significativos ($p > 0.05$) fueron eliminados del modelo. Se brindan también: el porcentaje de devianza explicada, el r^2 ajustado, la Validación Cruzada Generalizada (GCV) y el Criterio de Información de Akaike (AIC). gle: grados de libertad estimados; S: salinidad; Mz: tamaño medio de grano (mm); SW: ancho de swash (m); BS: pendiente (%). El mejor modelo está identificado con cursiva y negrita.

Modelo	Términos	gle	Devianza Explicada (%)	r^2	GCV	AIC
GLM Lineal	Abundancia $\sim S + Mz + SW$			0.15		599
GLM Cuadrático	Abundancia $\sim S + (S)^2 + Mz + (Mz)^2 + SW + (SW)^2$			0.26		593
GAM	Abundancia $\sim s(S)$	4.11	31.9	0.27	1.04	592
GAM	Abundancia $\sim s(S) + s(Mz)$	6.64	37.9	0.36	1.04	580
GAM	Abundancia $\sim s(S) + s(Mz) + s(SW) + s(BS)$	9.34	40.7	0.30	1.06	579
GAM	Abundancia $\sim s(S) + s(Mz) + s(SW)$	8.33	41.2	0.36	1.03	576

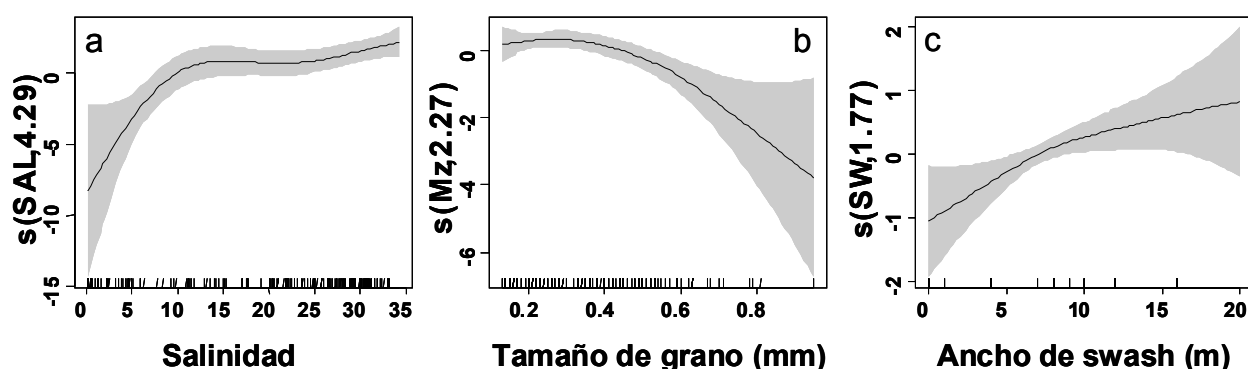


Figura 3.5. *Emerita brasiliensis*. Resultado gráfico del GAM mostrando la relación (línea sólida) entre la abundancia y cada predictor ambiental significativo: (a) salinidad (SAL), (b) tamaño de grano (Mz) y (c) Ancho de Swash (SW). Las áreas sombreadas indican 2EE encima y debajo de la curva.

Los componentes poblacionales reproductivos (hembras ovígeras y machos con espermatóforo) de *Emerita brasiliensis* estuvieron casi ausentes en playas estuarinas tanto internas como externas en todo el período de 2 años. En playas oceánicas, éstos se incrementaron consistentemente en abundancia y biomasa desde sistemas reflectivos a disipativos. Las hembras ovígeras estuvieron ausentes en playas oceánicas intermedio-reflectivas 9, 12 y 13 (Fig. 3.4a y b). El reclutamiento (megalopas, abundancia y biomasa) también se incrementó exponencialmente con Ω (Tabla 3.1, Fig. 3.4e). Estos patrones generales para componentes reproductivos y de reclutamiento se reflejaron en la relación significativa entre abundancia y variables ambientales notablemente Ω y el ancho de la

zona de swash (Tabla 3.1, Fig. 3.4a, c, e). Más aun, la ocurrencia de hembras ovígeras, machos con espermatóforo y megalopas se incrementó exponencialmente con Ω y la salinidad, indicando consistentemente estaciones reproductivas y de reclutamiento más extendidas hacia playas oceánicas disipativas (Tabla 3.1, Fig. 3.4b,d,f).

El análisis de las LFDs y la determinación concurrente de IRSC discriminado por sexo, mostró que la representación de tamaño de *Emerita brasiliensis* se incrementó marcadamente desde playas estuarinas reflectivas a oceánicas disipativas (Figs. 3.6 y 3.7). No se registraron tatucitos en las playas del estuario interno hacia el Oeste (playas 1 y 2, solo 1 megalopa en la primera), mientras que en el estuario interno y externo (playas 2 a 9) tuvieron pocas clases de talla representadas por individuos pequeños que no llegan a adultos reproductivamente activos. En consecuencia, el IRSCg se incrementó hacia playas oceánicas con 2 patrones distintos (Fig. 3.7): (1) las playas reflectivas 12, 13 y 14 presentaron mejor representación relativa de mayores tamaños individuales que las playas estuarinas ($0.52 < \text{IRSCg} < 0.77$); y (2) las playas disipativas 11, 15 y 16 mostraron una estructura polimodal de tallas con los componentes poblacionales completamente representados (incluyendo hembras más grandes que sus respectivas ausentes en playas reflectivas), lo que determinó los mayores valores de IRSCg. Consecuentemente el IRSC se relacionó significativamente con el ancho de swash, Ω y el rango de salinidad a través de modelos exponenciales (Tabla 3.3, Fig. 3.7). Siguiendo el mismo patrón, los tatucitos machos y las hembras más grandes se incrementaron significativamente desde playas estuarinas a oceánicas y, en menor grado, de playas reflectivas a disipativas. Además, el largo máximo del cefalotórax se relacionó exponencialmente con la salinidad y el ancho de swash (Fig. 3.8, Tabla 3.3).

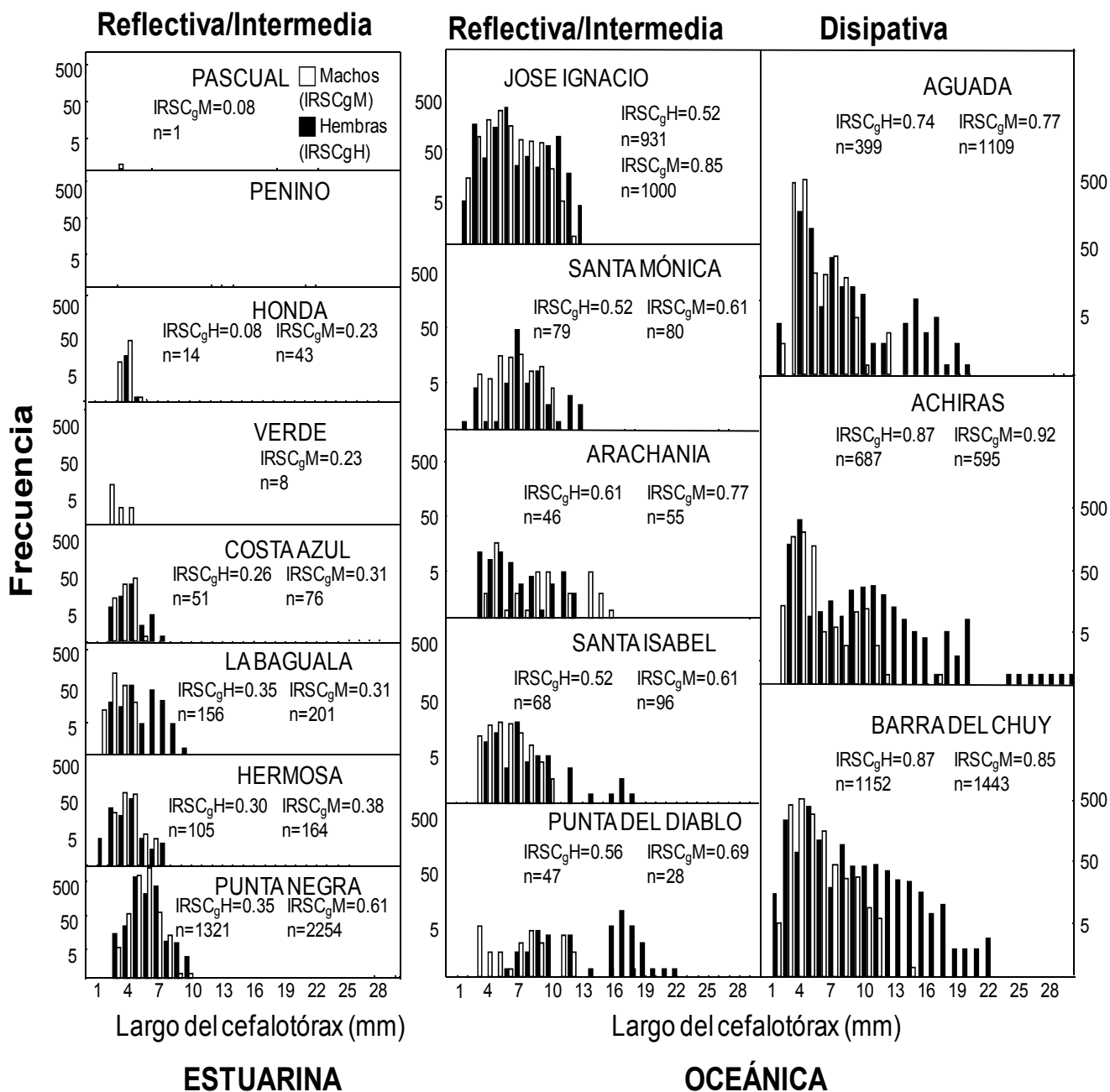


Figura 3.6. *Emerita brasiliensis*. Análisis de distribución de tallas (combinadas para todo el estudio) discriminadas por playa y sexo (negro: hembras; blanco: machos). IRSC_g: índice global de recurrencia de tamaño de clases para machos (M) y hembras (H). No se recolectaron organismos en la playa Penino.

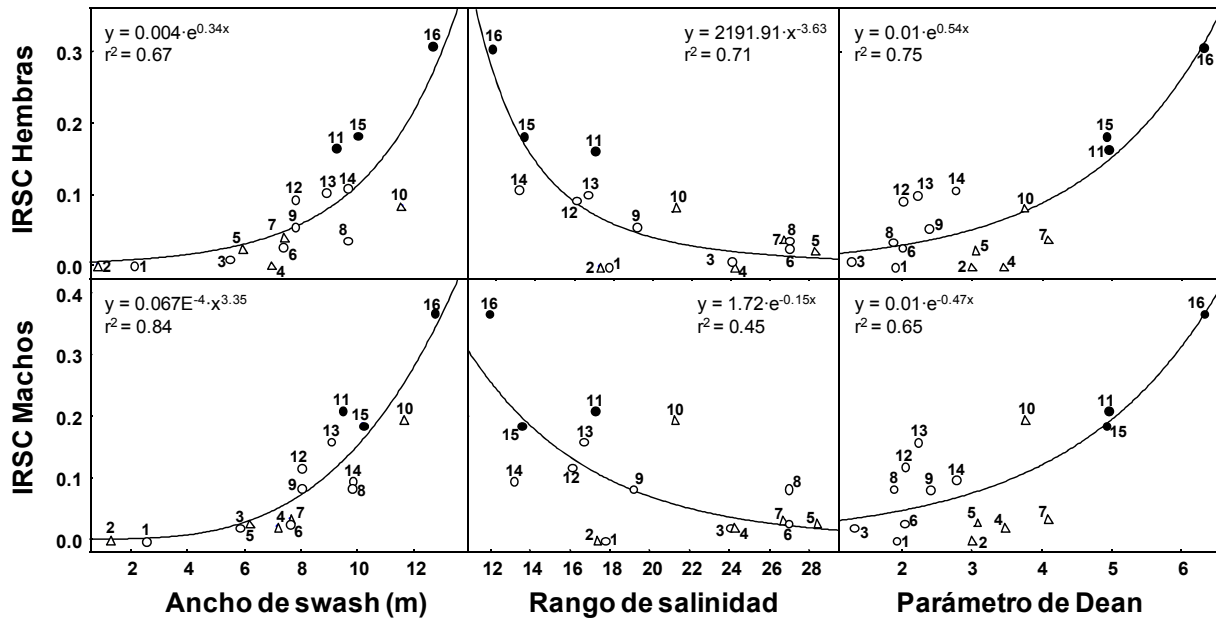


Fig. 3.7. *Emerita brasiliensis*. Mejores modelos ajustados entre el Índice Medio de Recurrencia de Clases de tamaño (IRSC) y variables abióticas o parámetro de Dean Ω . Todos los modelos son altamente significativos ($p < 0.001$). Las playas están numeradas y categorizadas como reflectivas (○), intermedias (△) o disipativas (●) como en la Fig. 3.1.

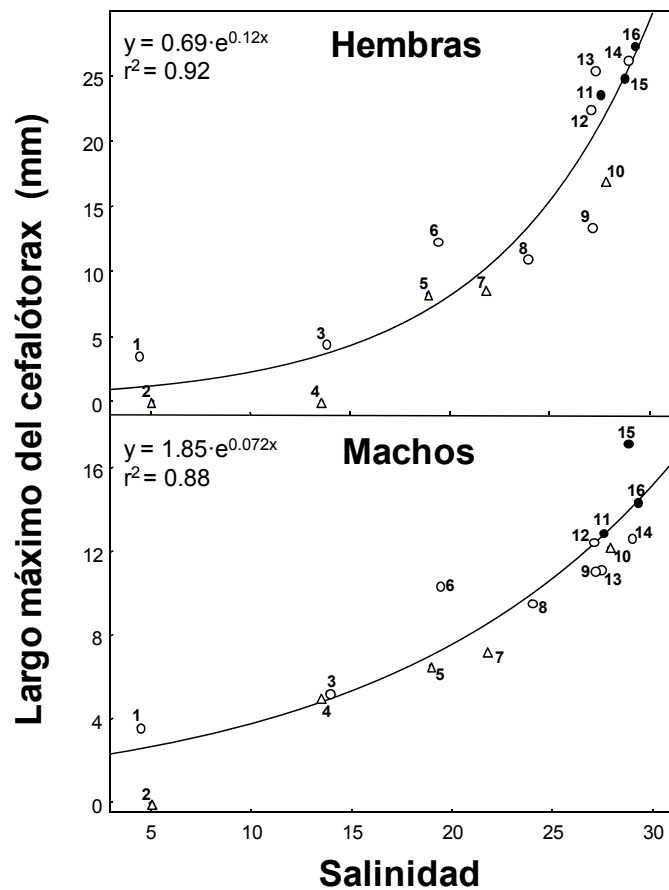


Figura 3.8. *Emerita brasiliensis*. Mejores modelos ($p < 0.001$) ajustados entre salinidad y largos máximos individuales para hembras y machos. Las playas están numeradas y categorizadas como reflectivas (○), intermedias (△) o disipativas (●) como en la Fig. 3.1.

Tabla 3.3. *Emerita brasiliensis*. Mejores modelos no lineales ($p < 0.001$) estimados entre el índice de Recurrencia de Clases de Tamaño (IRSC) y las variables abióticas. Ω : Parámetro de Dean; SW: ancho de swash (m). Todos los modelos son $y=ae^{bx}$, a menos que se denote por $* y=ax^b$.

Variable abiótica		a (ES)	b (ES)	r ²
IRSC				
Hembras	Salinidad	4.01E ⁻² (0.00)	0.46 (0.13)	0.75
	Ω	0.01 (6.8E ⁻³)	0.53 (0.09)	0.75
	Rango de Salinidad*	2191.91 (4420.24)	-3.63 (0.77)	0.71
	SW*	4.44E ⁻³ (0.11E ⁻⁵)	0.34 (0.07)	0.67
Machos	SW*	6.73E ⁻⁵ (8.03E ⁻⁵)	3.35 (0.49)	0.84
	Salinidad	4.93E ⁻⁴ (7.57E ⁻⁴)	0.20 (0.05)	0.82
	Ω	1.77E ⁻² (8.55E ⁻⁵)	0.47 (0.09)	0.65
	Rango de Salinidad	1.72 (0.42)	-0.15 (0.05)	0.45
Largo máximo del cefalotórax (mm)				
Hembras	Salinidad	0.69 (0.34)	0.12 (0.01)	0.92
	SW*	0.53 (0.58)	1.56 (0.47)	0.61
Machos	Salinidad	1.85 (0.50)	0.07 (0.01)	0.88
	SW*	0.99 (0.53)	1.08 (0.24)	0.77

3.5 Discusión

Este estudio de 2 años a gran escala mostró un incremento en la abundancia (total y discriminada por componentes reproductivos y de reclutamiento), biomasa y tamaño corporal del tatucito *Emerita brasiliensis* desde playas estuarinas reflectivas a playas disipativas oceánicas.

Así, la interacción entre los gradientes morfodinámico (e.g. características del swash, tamaño medio de grano y altura de ola) y estuarino (e.g. salinidad) afectó un amplio espectro de procesos ecológicos. Las variaciones espaciales en abundancia reflejaron ampliamente el rango en el cual las playas arenosas locales satisfacen los

requerimientos de nicho para los tatucitos. En particular, los atributos del swash caracterizan la zona activa de vida de *E. brasiliensis* en la playa y junto con las características del sedimento, afectan su patrón de distribución a una escala local, proveyendo un fuerte soporte a la HHH. Así, la distribución a gran escala de *E. brasiliensis* puede verse como en un mosaico de playas ubicadas en los gradientes morfodinámico y estuarino, caracterizadas por un set de variables ambientales que modulan las variaciones demográficas locales.

El GAM fue útil para modelar las relaciones de *E. brasiliensis* y el hábitat. Los mejores ajustes obtenidos con GAM se compararon con aquellos obtenidos con GLM lineales y cuadráticos (Tabla 3.2) basados en el racional de que la respuesta de la abundancia del tatucito a predictores ambientales no es lineal ni monotónica. Por lo tanto, este marco más flexible resultó en modelos más realistas e informativos. Muchas de las relaciones entre características ambientales y la abundancia de *E. brasiliensis* fueron no lineales (Tabla 3.1). El GAM más parsimonioso incluyó el ancho de playa, el tamaño de grano y la salinidad: las primeras dos variables reflejan la morfodinámica del hábitat a mesoescala (i.e. playas individuales, ver Defeo & McLachlan 2005 para el desarrollo del concepto), mientras que la salinidad representa la influencia de macroescala del gradiente estuarino.

El análisis de sitios múltiples durante 2 años mostró que *E. brasiliensis* no ocurre en playas estuarinas (playas 1 y 2) o bien ocurre esporádicamente en éstas (playas 3 a 8). En efecto, las LFDs de los tatucitos en estos sistemas estuvieron representados por pequeños individuos (<10 mm CL, ver Fig. 3.6) que reclutaron en los meses de verano concurrentemente con: (1) la intrusión de masas de agua cálidas y salinas de la corriente tropical de Brasil durante su flujo hacia el Sur en esta estación; y (2) los niveles menores de descarga de agua dulce de los ríos Paraná y Uruguay que generan una menor

influencia en el gradiente estuarino por el Río de la Plata (Ortega & Martínez 2007). Nunca se observaron individuos adultos en estas playas, sugiriendo que las altas tasas de mortalidad post asentamiento pueden ser causadas por cambios en la calidad del hábitat, particularmente en los meses de otoño o invierno que se caracterizan por bajas temperaturas y salinidades, así como por alimento insuficiente (Lercari & Defeo 2006). Siguiendo la misma tendencia que en playas estuarinas, los componentes poblacionales reproductivos y de reclutamiento estuvieron prácticamente ausentes en las playas oceánicas reflectivas (e.g. playas 12 a 14) en todo el período estudiado. En contraste, las playas disipativas se caracterizaron por una mayor abundancia de esos componentes poblacionales, y la presencia de todas las posibles clases de talla (e.g. playas 11, 15 y 16), como reflejan los altos valores de IRSC. La creciente abundancia de estos componentes poblacionales desde playas estuarinas a oceánicas (gradiente estuarino), y desde reflectivas a disipativas (gradiente morfodinámico), favorece el reconocimiento de las playas oceánicas disipativas como “hábitat fuente”, mientras que las playas estuarinas y reflectivas constituyen “hábitats sumidero” donde la reproducción puede ser insuficiente para balancear la mortalidad. Estas afirmaciones están soportadas por otros estudios multianuales: (1) Defeo et al. (2001) encontraron pocas (<5) hembras ovígeras en la playa reflectiva Arachania (playa 12 en este estudio), y solo en uno de los 22 meses muestreados entre 1996 y 1997, mientras que la población de la playa disipativa Barra del Chuy (playa 16) presentó una alta abundancia de hembras ovígeras en 8 meses, así como mayores tasas de crecimiento de hembras, fecundidad, potencial para la producción de huevos, talla de madurez y peso individual que en la playa reflectiva. (2) En un estudio de 18 meses realizado entre 2003 y 2004, Delgado & Defeo (2008) también encontraron tendencias similares a nivel tisular y poblacional en respuesta a la rigurosidad del hábitat: el ciclo reproductivo (e.g. ovogénesis y cuidado parental por la hembra) y el período de

reclutamiento estuvo más comprimido en las playas reflectivas que en las disipativas, mientras que el comienzo de la vitelogénesis, madurez ovárica, diferenciación sexual de los machos y el final de la espermatogénesis ocurrió en tamaños corporales más chicos en condiciones disipativas.

El modelo “fuente-sumidero” propuesto aquí sugiere que las diferencias entre los tipos de playas son extremas. Las poblaciones de *Emerita brasiliensis* en hábitats “fuente” de alta calidad (playas disipativas) tienen una representación polimodal que reflejan un reclutamiento periódico y una tasa positiva de incremento poblacional, como fue sugerido en recientes estudios de macroescala de la especie en su rango de distribución (Defeo & Cardoso 2002, 2004). Estas playas disipativas son consideradas como sistemas autosostenidos o ecosistemas semi-cerrados, con una zona de surf extremadamente rica en fitoplancton que constituye el alimento esencial (Defeo & McLachlan 2005) para especies filtradoras intermareales como *E. brasiliensis*. En contraposición, las playas reflectivas constituyen hábitats de menor calidad que han sido definidas como interfases de baja productividad subsidiadas desde el mar por aportes orgánicos (McLachlan & Brown 2006).

Las playas disipativas semi-cerradas tienen un patrón de circulación de agua y estructuras oceanográficas estables que, además de favorecer el crecimiento y retención del fitoplancton (McLachlan & Brown 2006), permiten una mayor retención larval en la zona de surf (Efford 1970, Defeo 1996), sugiriendo una mayor probabilidad de asentamiento cercano al sitio donde las larvas de *E. brasiliensis* fueron liberadas. Esto puede ser importante para invertebrados marinos con larva pelágica (como *E. brasiliensis*), donde la disponibilidad local de alimentos en el plancton podría afectar los beneficios de retrasar la metamorfosis en ausencia de señales para el asentamiento (Elking & Marshall 2007). A su vez, las playas reflectivas pueden ser definidas como

hábitats “sumidero”, pues reciben más asentantes de los que generan (Chockley et al. 2008) y su estructura poblacional no indicaría procesos continuos de retención de larvas y de reclutamiento.

Identificar fuentes y sumideros en playas arenosas requiere la cuantificación de la importancia relativa de los procesos pre vs. procesos post-asentamiento. Este trabajo se enfocó en varias propiedades demográficas de *Emerita brasiliensis* con el fin de proporcionar información acerca de la dinámica fuente-sumidero. Sin embargo, los patrones de conectividad entre poblaciones de playas arenosas, así como los mecanismos que influyen en la distribución larval, han sido campos poco abordados en ecología de playas arenosas (Defeo & McLachlan 2005). Aunque se ha sugerido que especies del género *Emerita* son autosostenidas (Efford 1970), el estado larval planctónico sugiere un potencial de dispersión (Sorte et al. 2001, Yannicelli et al. 2006, Diehl et al. 2007) y un grado variable de flujo génico entre poblaciones. En este sentido, los efectos oceanográficos (hidrodinámica costera), atmosféricos (viento) y topográficos (puntas rocosas) en la dispersión larval y los procesos de asentamiento aun no han sido elucidados. Más aún, las relaciones larva-adulto sobrecompensatorias (i.e. inhibición del reclutamiento por altas densidades de adultos) a través de filtración pasiva de larvas asentantes por adultos puede también explicar la inhibición del asentamiento para suspensívoros bentónicos de playas arenosas (Defeo 1996). Otros mecanismos compensatorios (e.g. tasas denso-dependientes de fecundidad, crecimiento y sobrevivencia) también podrían dar cuenta de la variabilidad espacio-temporal del reclutamiento (Lima et al. 2000). Estos aspectos deben ser objeto de futuros estudios.

En resumen, combinando estimaciones de abundancia con un análisis de estructura de tallas, en este Capítulo se mostró que: (1) las variaciones espaciales de gran escala en los gradientes estuarino y morfodinámico pueden afectar la demografía de

Emerita brasiliensis: los atributos poblacionales fueron afectados localmente por la morfodinámica de la playa, siguiendo las principales predicciones de la HHH, y regionalmente por el gradiente estuarino causado por la descarga del Río de la Plata; y (2) las playas estuarinas y reflectivas pueden ser definidas como hábitats sumidero, mientras que las playas disipativas pueden considerarse como hábitats fuente. Se sugiere que hábitats sumidero pueden persistir localmente por conectividad continua entre playas a través de dispersión larval, e inmigración desde playas disipativas cercanas. Para un entendimiento más profundo de la dinámica fuente-sumidero son necesarios estudios de conectividad (e.g.: Varela & Haye 2012, Pavesi et al. 2013 para peracáridos) y variaciones a largo plazo en procesos demográficos, así como análisis genéticos y ecología larval de poblaciones que habitan playas arenosas.

CAPÍTULO 4 - Efectos de la variabilidad climática en la morfodinámica de dos playas arenosas de Uruguay²

4.1 Resumen

Se analizaron los efectos de la variabilidad climática a largo plazo en la morfodinámica de dos playas arenosas: una disipativa y una reflectiva en la costa atlántica uruguaya (Océano Atlántico Sudoccidental). La Oscilación Multidecadal del Océano Atlántico (AMO, por su sigla en inglés) alternó entre ciclos cálidos y fríos con una periodicidad de cerca de 70 años: desde 1995 se detectó un cambio de régimen hacia una fase cálida (incremento de la temperatura superficial del mar) en el área de estudio. Las Anomalías de Velocidad de Viento (WSA, por su sigla en inglés) también se incrementaron en el tiempo y se asociaron con un incremento en la velocidad de vientos del sur, particularmente después de 1997. La morfodinámica de las playas no mostró tendencias estadísticamente significativas en tamaño de grano, pero los patrones morfodinámicos a largo plazo difirieron entre playas: la playa disipativa mostró un incremento en los anchos de swash y de playa, en el parámetro de Dean Ω , y en el Índice de playa (BI). Al mismo tiempo, la pendiente disminuyó en el tiempo, aumentando las características disipativas de la playa. La playa reflectiva mostró un incremento en pendiente y el ancho de swash con el tiempo, y una disminución en el BI, indicando una intensificación de sus características reflectivas. Los cambios morfodinámicos a largo plazo fueron más evidentes en la playa disipativa y se relacionaron con el forzante climático (e.g. WSA). Se observó una mayor resiliencia en la playa reflectiva, aún ante el incremento en la frecuencia de tormentas que afecta ambas playas. Un incremento de los impactos en la costa uruguaya, debido a la erosión acelerada, al aumento del nivel del mar y a la expansión del desarrollo urbanístico, puede generar la pérdida de biodiversidad local, productividad y hábitats críticos. Se requiere de la implementación de estrategias multidisciplinarias de investigación y conservación para mitigar los efectos antropogénicos negativos en estos ecosistemas.

² Ortega L, Celentano E, Finkl C, Defeo O (2013) Effects of climate variability on the morphodynamics of Uruguayan sandy beaches. *Journal of Coastal Research* 29: 747-755

4.2 Introducción

Los impactos humanos en playas arenosas tienen una larga historia (Nordstrom 2000) y se predice que se intensificarán exponencialmente en las próximas décadas (Brown et al. 2008). Los efectos del cambio climático pueden ser más inmediatos y adversos en playas arenosas, un ecosistema de importancia crítica en costas abiertas de todo el mundo (Schlacher et al. 2007, Defeo et al. 2009). Dichos efectos pueden generar pérdida de hábitats e impactos ecológicos por calentamiento, así como efectos de erosión causados por el aumento del nivel del mar (“*sea level rise*”: SLR) y la intensificación de tormentas (Dugan et al. 2010).

La relación positiva de largo plazo entre las temperaturas medias globales y SLR (Rahmstorf 2007), y el hecho de que el aumento de la temperatura del aire y del mar se traduce en tormentas más frecuentes y severas (IPCC 2007), pueden probablemente modificar las características morfodinámicas de playas arenosas. SLR es una amenaza para las costas en general, y las playas de arena, en particular (Schlacher et al. 2008, Defeo et al. 2009, Aiello-Lammens et al. 2011). Globalmente, el nivel del mar creció a una tasa de 1.7 ± 0.3 mm por año de 1950 a 2009 y a una tasa medida por satélite de 3.3 ± 0.4 mm por año entre 1993 y 2009 (Nicholls & Cazenave 2010). Más que una tendencia global media del nivel del mar, debido a la gran variabilidad espacial en las tasas de hundimiento de la corteza terrestre, clima de ola y regímenes de marea, el conjunto de condiciones locales (en especial el aumento del nivel del mar relativo) determina la vulnerabilidad de cada localidad (Gornitz 1995, ver Houston & Dean 2012 para una discusión reciente).

Las regresiones y transgresiones marinas son procesos geológicos naturales, como lo muestra el registro fósil y los datos de perforaciones. Los impactos del aumento del nivel del mar en playas arenosas, notablemente el angostamiento, erosión y pérdida

de hábitat, están modulados por factores geológicos como el ajuste isostático (Brown & Fisher 1977, Monroe & Wicander 2005). Además, la temperatura oceánica está influenciada por condiciones climáticas como la Oscilación Multidecadal del Océano Atlántico (AMO, por su sigla en inglés), que modula el clima en América del Norte y del Sur (McCabe et al. 2004, Seager et al. 2007). El AMO, un índice de anomalías de temperatura superficial del mar sin tendencia (SSTA, por su sigla en inglés), promediado sobre el Atlántico Norte de 0°N a 70°N, es una oscilación climática natural ligada a la variabilidad interna océano-atmósfera, la cual ha prevalecido a lo largo del Holoceno (Knudsen et al. 2011). Las fases cálidas ocurrieron en los períodos 1860 a 1880 y 1930 a 1960, y las fases frías de 1905 a 1925 y de 1970 a 1990. Desde 1995, el AMO ha sido positivo, en una nueva fase cálida. Estas oscilaciones en la temperatura superficial del Océano Atlántico Norte son probablemente causadas por variaciones internas naturales en la fuerza de la circulación oceánica termohalina y el transporte meridional de calor asociado (Collins & Sinha 2003, Sutton & Hodson 2003), los cuales podrían afectar a la circulación de la cuenca Atlántica.

Las intervenciones antropogénicas son amenazas adicionales a las playas arenosas, incluyendo la construcción de puertos, espigones, muelles, malecones, la retención de limo y arena por embalses aguas arriba, la interrupción de la deriva litoral por rompeolas, la contaminación de aguas subterráneas y la extracción de arena de la playa. Estos efectos antropogénicos han aumentado la erosión y degradación ambiental en sistemas arenosos (Finkl 1993, Esteves & Finkl 1998, Finkl & Krupa 2003, Defeo et al. 2009).

Se han desarrollado pocos estudios sobre los efectos del clima en playas de arena, por lo que muchas de las predicciones de los impactos posibles derivan de otros sistemas (Defeo et al. 2009, Dugan et al. 2010). Particularmente, en el Océano Atlántico

Sudoccidental (SAO) se ha observado un aumento significativo en la frecuencia y la altura de las olas que se propagan desde el Este a Este-Sureste (Codignotto et al. 2012). Esto es importante para las playas arenosas uruguayas, que están expuestas al swell que viene del Sureste.

En este capítulo se evalúan cambios interanuales en la morfodinámica de 2 playas arenosas uruguayas y su relación con forzantes climáticos, principalmente velocidad del viento, en los últimos 30 años. También se analiza la conexión potencial entre la tendencia de SSTA en la plataforma del SAO y la región oceánica adyacente, con el índice de gran escala AMO. Se hipotetiza que el incremento en los valores de SSTA conduce a cambios en velocidad del viento, afectando la morfodinámica de playas arenosas.

4.3 Materiales y métodos

4.3.1 Área de estudio

El estudio se realizó en 2 playas arenosas oceánicas expuestas micromareales de Uruguay separadas por 100 km (Fig. 4.1a), orientadas hacia el Noreste (Goso Aguilar et al. 2011): (1) Arachania (34°36'S, 53°44'W), una playa reflectiva con pendiente pronunciada y sedimento grueso (Fig. 4.1b); y (2) Barra del Chuy (33°45'S, 53°27'W), una playa amplia disipativa con pendiente suave, arena de fina a muy fina, expuesta a una fuerte acción de olas y con una amplia zona de surf con bancos longitudinales, particularmente vulnerable al SLR (Fig. 4.1c).

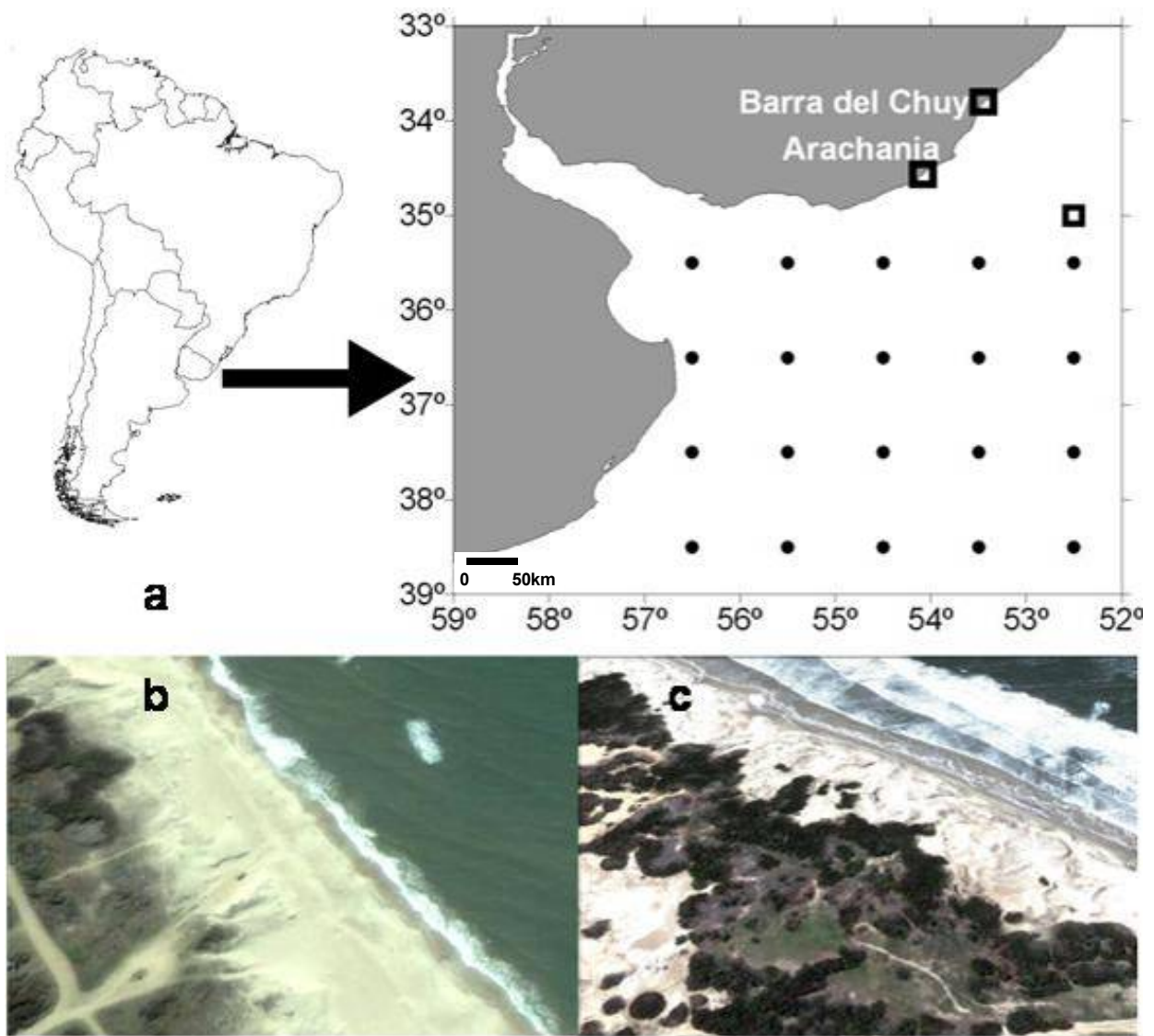


Figura 4.1. Área de estudio, mostrando la ubicación geográfica de Arachania y Barra del Chuy, y los puntos donde fue obtenida la información de SSTA (●) y velocidad y dirección del viento (□); (b) Arachania; y (c) Barra del Chuy.

Se registraron parámetros físicos desde 1988 a 2010 en Barra del Chuy (120 eventos de muestreo) y desde 1996 a 2010 en Arachania (75 eventos de muestreo). Se obtuvo información adicional en 1982 (Defeo et al. 1992). En cada sitio se midió la pendiente (%), anchos de playa y zona de swash (m), altura (m) y período de ola (s); y se extrajeron muestras de sedimento según la metodología descrita en el Capítulo 2.

Las estimaciones de altura y período de ola, y tamaño de grano se usaron para calcular 2 índices compuestos del estado de la playa (ver Capítulo 2): (1) Parámetro de

Dean (Ω : Short, 1996); y (2) una versión modificada del Índice de Playa (BI) originalmente desarrollado por McLachlan & Dorvlo (2005), como:

$$BI = \frac{Marea}{Pendiente \cdot Mz} \quad (4.1)$$

donde *Marea* es el rango máximo de marea de primavera (m), y *Mz* es el tamaño medio de grano (mm).

4.3.2 Anomalías de temperatura superficial del mar y velocidad del viento

Las Anomalías de Temperatura Superficial del Mar (SSTA por su sigla en inglés) se calcularon en base a las series de datos de Reynolds et al. (2002), promediando celdas de 4° x 3° en la plataforma del Atlántico Sudoccidental y la región oceánica adyacente (SAO, Fig. 4.1a). El índice AMO fue utilizado para representar procesos de gran escala que pueden influenciar las condiciones climáticas. Las series de tiempo de AMO se obtuvieron de la Administración Nacional Oceánica y Atmosférica (NOAA; <http://www.esrl.noaa.gov/psd/data/correlation/amon.us.data>). Los datos de SSTA para el análisis empírico de función ortogonal se obtuvieron de la Reconstrucción de la Temperatura Superficial del Mar Extendida, set de datos versión 3 (ERSST_V3) basado en IRI/LDEO Biblioteca de Datos Climáticos. Las Anomalías de Velocidad de Viento (WSA por su sigla en inglés) mensuales y los componentes meridional (v) y zonal (u) del viento para un punto fijo (35° S; 52.5° W a 1000 mb nivel de presión) se obtuvieron de IRI/LDEO Biblioteca de Datos Climáticos (<http://iridl.ldeo.columbia.edu/expert/SOURCES/NOA.NCEP-CAR/CDAS-1>; Kalnay et al. 1996).

4.3.3 *Análisis de datos*

Las variaciones en el largo plazo de los descriptores físicos de las playas arenosas, WSA y SSTA, se modelaron por procedimientos lineales y no lineales, seleccionando luego el modelo que maximizó la bondad de ajuste (r^2). También se modelaron relaciones bivariadas entre variables climáticas y físicas con ajustes lineales y no lineales. Con este fin, los datos climáticos (SSTA y WSA) y físicos de playa fueron suavizados calculando una media móvil con un período de 4 y 3 años, respectivamente.

La velocidad y dirección del viento se calcularon a partir de los componentes v y u. Las velocidades de viento S, SSE y SE se extrajeron filtrando las direcciones de viento de una base de datos mensuales de largo plazo (1982-2010). Ya que los vientos de componente Sur son menos frecuentes que otros (e.g. del Norte), se producen vacíos en la serie de medias mensuales de velocidad de vientos del sector Sur al promediar los componentes v y u. Las sumas acumuladas del índice anual AMO (AMOCs) y SSTA (SSTAcS, por su sigla en inglés) fueron usadas para detectar cambios sostenidos en el clima, marcados por cambios en la pendiente del diagrama de suma acumulada (Fiedler 2002 y referencias incluidas). Fue realizado un análisis de la Función Ortogonal Empírica (EOF, por su sigla en inglés) de SSTA sin tendencias y estandarizadas, de las series de tiempo del Atlántico Norte y SAO (Fig. 4.1), a efectos de investigar las correlaciones potenciales entre los principales modos de variabilidad (EOF1). Los análisis se realizaron usando un lenguaje basado en "PostScrip" provisto por el IRI Data Library. La correlación entre EOF1 (Nor - Atlántico y SAO) y AMO se realizó con medias anuales.

4.4 Resultados

4.4.1 Variabilidad Climática

El AMO se ha incrementado desde los años 1970's, con un cambio hacia una fase cálida a fines de los 90' (Fig. 4.2), de acuerdo con la tendencia de aumento de SSTA en el área de estudio. SSTA y AMO se correlacionaron positivamente ($r^2= 0.55$, $p<0.001$), mostrando el mejor ajuste con un retraso de 3 años (i.e. $SSTA_{(t+3)}$ vs. $AMO_{(t)}$) que fue notorio también en AMOCs y SSTAcS (Fig. 4.3).

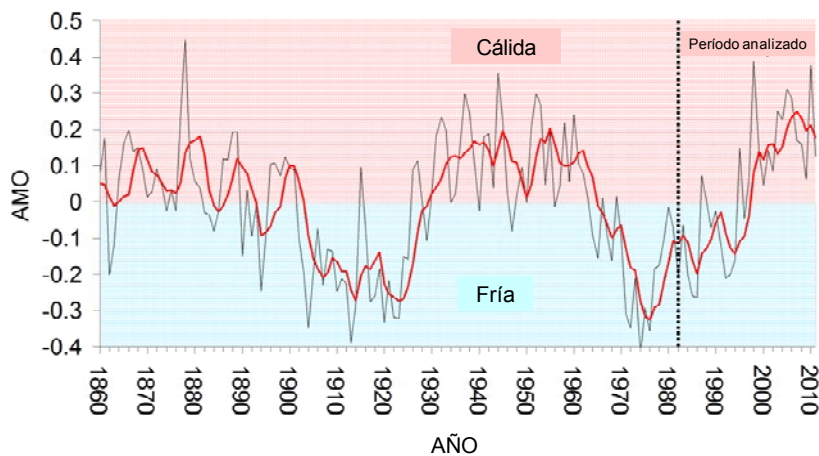


Figura 4.2. Índice de Oscilación Multidecadal del Océano Atlántico (AMO, —) y media móvil de 5 años estimada (—). Se resalta el período de tiempo analizado en este trabajo.

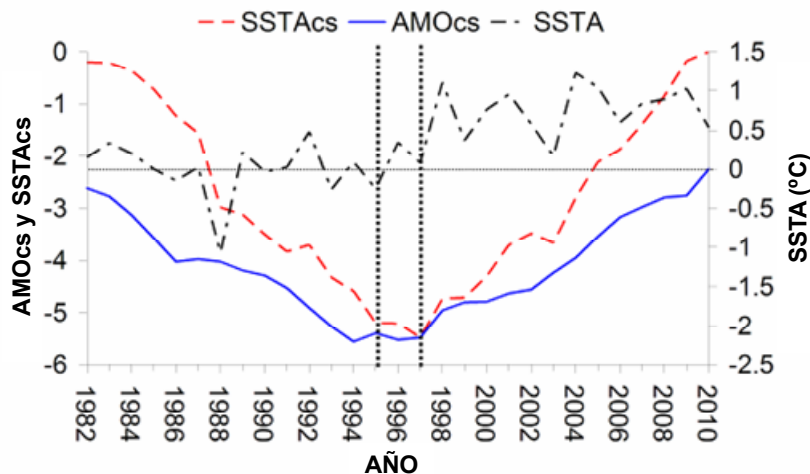


Figura 4.3. Variaciones a largo plazo en SSTA y sumas acumuladas de AMO (AMOCs) y SSTA (SSTAcS) en el área de estudio. Las barras punteadas indican el cambio de régimen de un periodo frío a uno cálido desde 1995 (AMOCs) y luego de 1997, en la plataforma del Atlántico Sudoccidental y la región oceánica adyacente.

El modo principal EOF (EOF1) del SAO (Tabla 4.1) se correlacionó positivamente con el AMO, presentando el mejor ajuste con un desfase de 4 años ($r^2= 0.25$; $p<0.05$). El EOF1 SAO también se correlacionó positivamente con EOF1 del Atlántico Norte, presentando el mejor ajuste con 4 años de desfase ($r^2= 0.21$; $p<0.05$).

Tabla 4.2. Características generales de los índices climáticos y principales modos de Funciones Ortogonales Empíricas.

Índice Climático	Coordenadas	EOF1 % varianza explicada
AMO	70° N – 0°	
EOF1 Atlántico Norte	70° N – 0° 85° W – 20W	23
EOF1 SAO	34° S – 40° S 56 °.5W – 52°.5W	84

Velocidad del viento

Tanto el SSTA como la media anual de WSA se incrementaron con el tiempo (SSTA = $0.05(\text{año}) - 93.60$, $r^2= 0.79$, $p<0.001$; WSA = $0.01(\text{año}) - 29.32$, $r^2= 0.53$, $p<0.001$) y se correlacionaron positivamente (Fig. 4.4a). Esta tendencia se asoció con un aumento de la velocidad de vientos del Sur en el tiempo [velocidad de viento = $0.04(\text{año}) - 72.20$, $r^2= 0.44$, $p<0.001$], particularmente desde los sectores S, SSE y SE, mostrando fluctuaciones anuales tanto en velocidad como en frecuencia mensual. Luego de 1997 se observó un aumento en la frecuencia de estos vientos (Fig. 4.4b).

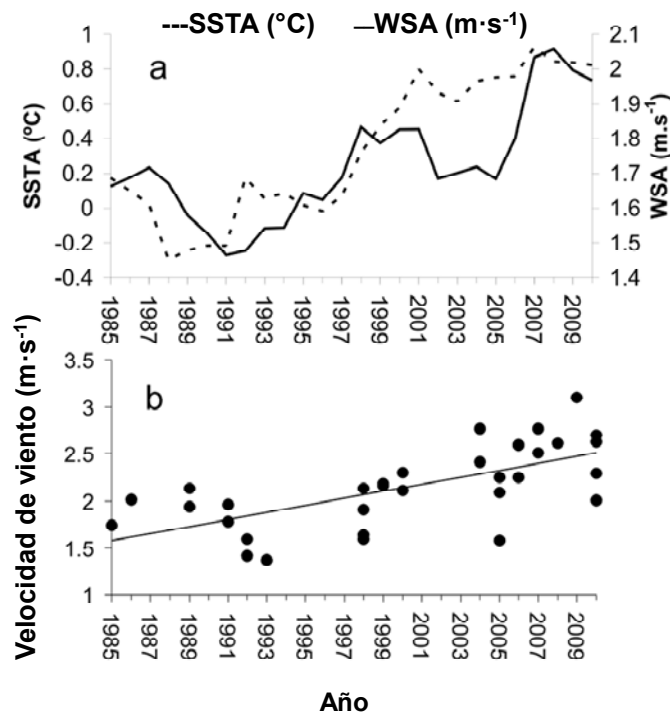


Figura 4.4. Variaciones a largo plazo en el Océano Atlántico Sudoccidental durante 1982-2010: (a) SSTA y WSA, positivamente correlacionados [$WSA = 0.31(SSTA) + 1.61$; $r^2 = 0.60$, $p < 0.001$]; (b) componentes sur de la velocidad del viento (S, SSE y SE) derivados de los valores medios mensuales. Los primeros años de la serie de tiempo se computaron por medias móviles.

4.4.2 Morfodinámica de las playas

Arachania presentó valores medios (\pm error estándar) de ancho de playa de 41 ± 7 m, una zona de swash de 11.7 ± 4.7 m, sedimento grueso (tamaño medio de grano = 0.45 ± 0.08 mm), pendiente pronunciada (6.5 ± 1.6 $\text{cm}\cdot\text{m}^{-1}$), una zona de surf angosta y un campo dunar relativamente bien desarrollado (Fig. 4.1b). Barra del Chuy presentó un ancho de playa de 69 ± 12 m, ancho de zona de swash de 16.3 ± 6.3 m, arena fina (0.20 ± 0.03 mm) y bien clasificada pendiente suave (2.9 ± 0.5 $\text{cm}\cdot\text{m}^{-1}$), una amplia zona de surf con más de 5 líneas de rompiente, grandes olas y grandes dunas transgresivas y vegetadas (Fig. 4.1c).

En Barra del Chuy, se obtuvieron los siguientes patrones morfodinámicos: (1) el tamaño de grano no mostró una tendencia evidente de cambio con el tiempo (Fig. 4.5a); (2) la pendiente de la playa disminuyó linealmente en el tiempo (Fig. 4.5b); y (3) el ancho

de la zona de swash (Fig. 4.5c), ancho de playa (Fig. 4.6d), parámetro de Dean Ω (Fig. 4.5e) y BI (Fig. 4.5f) aumentaron. Con la excepción del tamaño de grano, las tendencias fueron muy significativas. En Arachania, se observaron los siguientes patrones temporales: (1) tamaño de grano (Fig. 4.5a), ancho de playa (Fig. 4.5c) y parámetro de Dean Ω (Fig. 4.5e) no mostraron tendencias significativas; (2) la pendiente de la playa (Fig. 4.5b) y el ancho de la zona de swash (Fig. 4.5c) aumentaron significativamente; y (3) BI disminuyó significativamente (Fig. 4.5f).

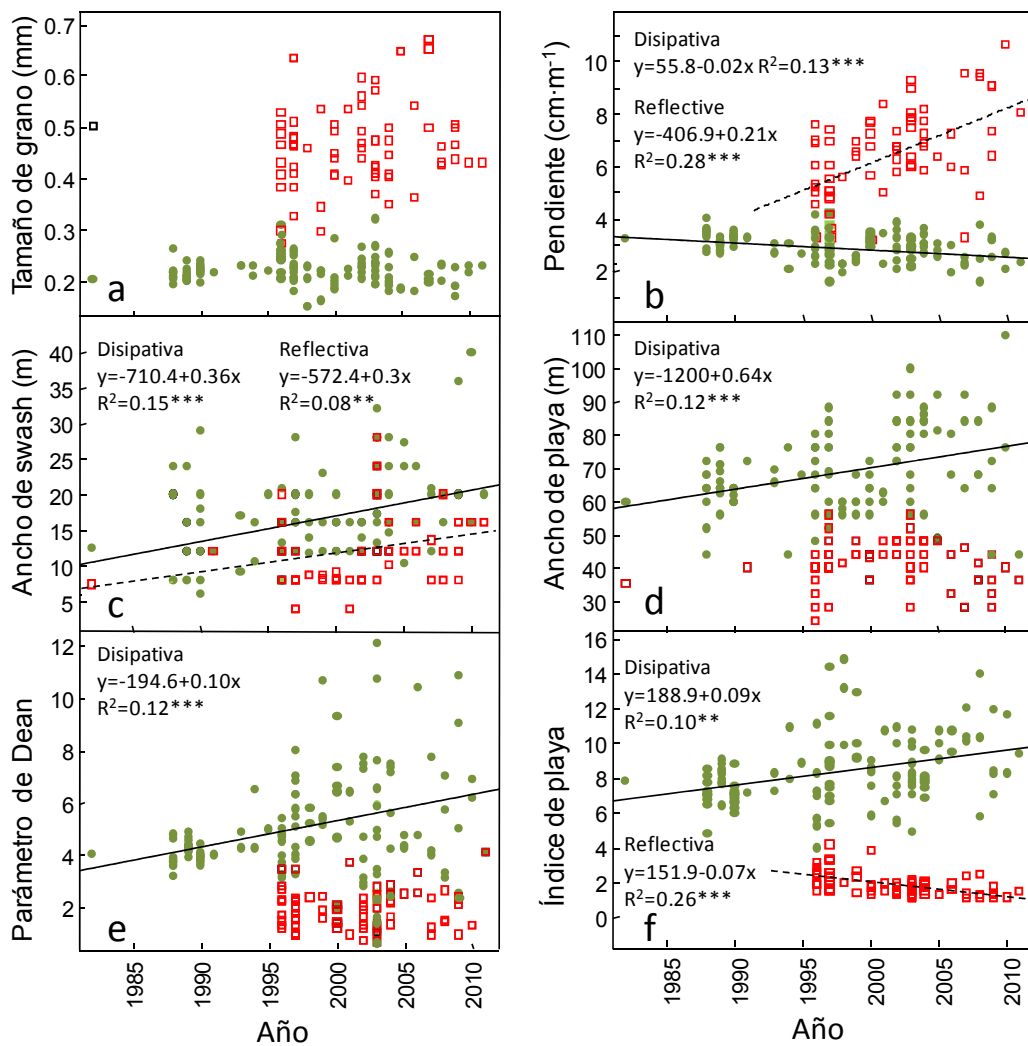


Figura 4.5. Variaciones a largo plazo de los parámetros físicos e índices compuestos del estado de playa en Arachania (\square) y Barra del Chuy (\bullet): (a) tamaño de grano; (b) pendiente de playa; (c) ancho de la zona de swash; (d) ancho de la playa; (e) Parámetro de Dean Ω ; y (f) Índice de Playa BI. Solo se muestran los ajustes significativos. $^{**} p<0.01$; $^{***} p<0.001$.

WSA fue la variable que mejor explicó las tendencias a largo plazo en tamaño de grano, anchos de la zona de swash y de playa, y pendiente en la playa disipativa (Fig. 4.6a-d). En la playa reflectiva, el tamaño de grano (Fig. 4.6a) y el ancho de playa (Fig. 4.6d) siguieron patrones opuestos a los encontrados en la playa disipativa. Sólo en la playa disipativa los índices compuestos de estado de la playa (Parámetro de Dean y BI) aumentaron significativamente con WSA (Fig. 4.6e y f).

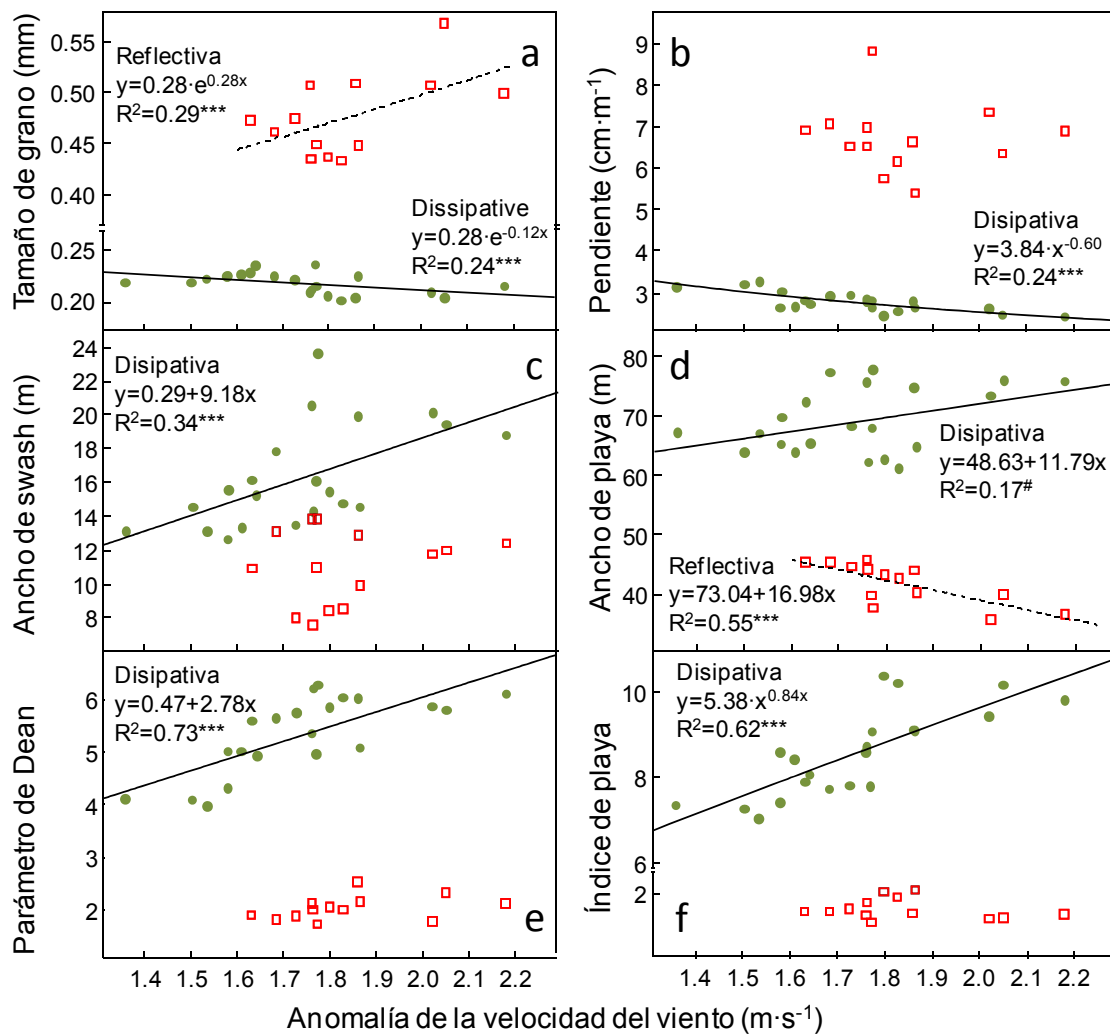


Figura 4.6. Mejores modelos ajustados para la relación entre anomalía de la velocidad de viento y las variables físicas o índices compuestos en Arachania (□) y Barra del Chuy (●). Para los ajustes se utilizó una media móvil de 3 años.

4.5 Discusión

4.5.1 Variabilidad climática

La correlación positiva entre SSTA y el SAO EOF1 con AMO, así como con el Atlántico Norte EOF1, sugiere que la variabilidad en el Atlántico Norte afecta la temperatura del SAO. Incluso la variabilidad en AMO está ligada con la Circulación Atlántica Meridional de Retorno (AMOC, por su sigla en inglés; Wei & Lohmann 2012), por lo cual cambios en la circulación oceánica pueden determinar la tendencia observada en SSTA en el SAO. La propagación hacia los polos de SSTA por corrientes de borde reforzadas por el calentamiento atmosférico regional (Reid & Beaugrand 2012) coincide con las tendencias observadas en la región, i.e. un cambio a una fase cálida después de 1997 y la plausible conexión mediante una mayor advección de las aguas transportadas por la corriente de Brasil.

El incremento en la frecuencia de tormentas en el área de estudio (Bischoff 2005) puede asociarse con una SSTA positiva, lo que fue confirmado por un aumento significativo en WSA y velocidad de los vientos del cuadrante Sur, especialmente después de 1997. Las tormentas del Sudeste en el Río de la Plata constituyen anomalías significativas de las tendencias medias, ya que la región está dominada por vientos del Norte. Las tormentas del Sudeste fueron mínimas en las décadas del 1951/60 y 1961/70, aumentando después (Bischoff 2005). Escobar et al. (2004) observaron una tendencia positiva en la frecuencia absoluta de tormentas del Sudeste durante las últimas décadas, pasando de 44 casos en los años 60 a 79 en los años 90. D'Onofrio et al. (2008) también revelaron que la frecuencia y duración de ondas positivas de tormenta se han incrementado en los últimos 30 años. El mismo patrón se ha observado en la costa sur de Brasil, donde frentes fríos con fuertes vientos del Sur producen olas de alta energía que

inducen cambios morfológicos en las playas arenosas del sur de Brasil (Calliari et al. 1998, Klein & Menezes 2001, Alves & Pezzuto 2009).

4.5.2 Variabilidad física en playas arenosas

La playa reflectiva mostró un aumento de la pendiente y el ancho de la zona de swash en el tiempo, una disminución del BI y del ancho de playa y un incremento en el tamaño de grano con el incremento de WSA (ver Fig. 4.6). Evaluadas en conjunto, estas tendencias a largo plazo indican una intensificación de las características reflectivas, resultando en una pendiente de playa más pronunciada y en una costa más angosta. Esto incrementa el riesgo de erosión ya que playas más angostas proveen menos protección frente a tormentas (Benedet et al. 2004). Las playas reflectivas son más susceptibles a olas mayores y experimentan procesos erosivos rápidos e intensos. Cualquier aumento en la energía de la ola en estas playas puede inducir erosión, a causa de la disipación de la energía de la ola directamente en la orilla (Short 1999). Alves & Pezzuto (2009) observaron intensos procesos erosivos en una playa reflectiva del sur de Brasil durante tormentas, y una rápida recuperación del perfil de playa. La marcada variabilidad en la pendiente de la playa y el ancho de la zona de swash observada en la playa reflectiva Arachania, contrastó con ausencia de cambios evidentes en el tamaño de grano. En este contexto, este estudio de largo plazo demostró que el tamaño medio de grano puede ser definido como una variable conservativa en playas arenosas (Valesini et al. 2010), ya que no sufre cambios sustanciales en el tiempo cuando se compara con otras variables del hábitat, tales como la pendiente de la playa, el clima de ola o procesos del swash. Sin embargo, esta caracterización del tamaño de grano no puede aplicarse siempre, ya que la tasa de aporte de los sedimentos en la playa, la fuente de sedimentos y el grado de conectividad entre las bahías de playa pueden alterar estos patrones.

La playa disipativa mostró una tendencia temporal de incremento en el ancho de swash y playa y los índices compuestos Ω y BI, concurrentemente con una disminución en la pendiente, indicando una disminución de las características disipativas. Nuevamente en este caso, el tamaño de grano no mostró cambios sustanciales en el tiempo, reforzando su rol como variable conservadora. Los perfiles de playa son modificados por la acción del viento, cuando la arena es desplazada a lo largo y ancho de la playa, aplanando algunas partes y elevando otras (Bird 2011). Esto coincide con la correlación inversa observada entre WSA y pendiente de la playa, indicando características disipativas acentuadas cuando se incrementa la velocidad del viento. La tendencia de aumento en la velocidad del viento Sur puede influenciar el clima de ola e impactar la cara de la playa, aunque el resultado de los procesos erosivos derivados dependerá del estado morfodinámico de la playa (Short 1999). Los procesos erosivos relativos a las tormentas en una playa disipativa, operan de manera suave y progresiva en el perfil sub-aéreo. Los cambios morfológicos que resultan de estos procesos erosivos tienden a persistir, indicando para este tipo de playas una capacidad reducida de recuperación de su perfil sub-aéreo (Alves & Pezzuto 2009). Los cambios en el ancho de la zona de swash y playa, Ω , pendiente y BI, y las correlaciones significativas encontradas entre estas variables y el incremento de WSA, sugieren que estos forzantes climáticos están modelando la morfodinámica de la playa disipativa. Esta diferencia en las tendencias a largo plazo en playas con morfodinámica contrastante sugiere una mayor susceptibilidad al forzante climático en la playa disipativa, reflejado por el incremento a largo plazo de Ω , BI y ancho de playa y la correlación entre varias variables físicas y WSA. La diferencia observada entre playas está probablemente favorecida por el ajuste isostático durante el Holoceno, con un elevamiento de los continentes y una retracción del mar. En efecto, en la ubicación de la playa reflectiva fue encontrado un elevamiento relativo mayor del bloque continental que

en la disipativa (Bossi & Ortiz 2011).

Los ciclos de acreción/erosión del sedimento y las señales resultantes en el tamaño de grano de la arena y en los anchos de playa pueden también magnificarse por forzantes climáticos, afectando fuertemente la dinámica costera (Barnard et al. 2012), las funciones de hábitat de la playa (biodiversidad, tramas tróficas, reciclado de nutrientes, construcción de dunas) y valores recreacionales y económicos (Schlacher et al. 2007, Defeo et al. 2009). Las playas disipativas albergan una significativamente mayor biodiversidad que las reflectivas (Defeo & McLachlan 2005, McLachlan & Dorvlo 2005, Munilla & San Vicente 2005, Lercari & Defeo 2006, Defeo & McLachlan 2011, Lock et al. 2011). La exclusión de especies intermareales hacia el límite reflectivo se explica por una combinación de arena gruesa, alta frecuencia y velocidad del swash y un incremento en las dinámicas de acreción/erosión (McArdle & McLachlan 1991, Brazeiro 2001). En este trabajo, la pendiente de la playa reflectiva se incrementó en el tiempo (alcanzando $10 \text{ cm}\cdot\text{m}^{-1}$ en 2010) y el BI disminuyó i.e., la playa se hizo más reflectiva. Estas tendencias pueden causar pérdida de biodiversidad en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas (Yamanaka et al. 2010, Bergamino et al. 2011). En la playa disipativa, el aumento significativo del ancho de swash en el tiempo y su relación positiva con WSA sugiere un ambiente erosivo inestable con una potencial pérdida del hábitat para especies intermareales (especialmente bivalvos y crustáceos filtradores), que usualmente dominan estas comunidades macrofaunales (McLachlan & Brown 2006, Barboza et al. 2012). Estos resultados enfatizan el valor de información de base en ecosistemas costeros e ilustra las respuestas diferenciales a largo plazo de playas reflectivas y disipativas a forzantes climáticos. Se requiere la implementación de estrategias de investigación y conservación multidisciplinarias para mitigar los efectos negativos climáticos y antropogénicos en estos ecosistemas.

CAPÍTULO 5 - Demografía y estructura poblacional de *Emerita*

***brasiliensis* en playas con morfodinámica contrastante:**

análisis de largo plazo

5.1 Resumen

Los ecosistemas de playas arenosas son el tipo de costa más extenso del mundo. Su posición en la interfase entre el mar y la tierra las hace altamente vulnerables al aumento del nivel del mar y las tormentas causadas por el calentamiento global, especialmente en playas disipativas de pendiente suave y arena fina. En particular, se esperan considerables efectos en la macrofauna de playas arenosas debido a la pérdida de área intermareal y a cambios en las propiedades físicas como el sedimento o el perfil de la playa. En este capítulo se evalúa el efecto de la variabilidad climática y del hábitat, junto con algunos factores de regulación poblacional, en el tatucito intermareal *Emerita brasiliensis* durante 15 años consecutivos, en 2 playas uruguayas con morfodinámica contrastante: una disipativa (Barra del Chuy) y otra reflectiva (Arachania). La abundancia del *E. brasiliensis*, total y discriminada por componentes poblacionales, mostró gran variabilidad en el tiempo, presentando los valores más altos en verano, en concurrencia con mayores temperaturas. En particular, máximos de abundancia se dieron con los máximos de temperatura en los 15 años analizados. La magnitud del reclutamiento se relacionó positivamente con la abundancia del stock parental y fue mejor modelada por una función exponencial en la playa reflectiva y por una función lineal en la playa disipativa. Las variables más importantes en explicar la variabilidad a largo plazo en abundancia fueron la temperatura, el ancho de swash (megalopas) y pendiente de la playa (adultos) para ambas playas. El parámetro de curvatura de Von Bertalanffy, estimado para Barra del Chuy, aumentó con la temperatura superficial del mar y el parámetro de Dean, mientras que el largo asintótico disminuyó para ambos sexos. Un aumento de temperatura en la región podría ampliar la distribución de esta especie hacia el sur (borde colonizador), aunque esto estará condicionado a variaciones locales en características físicas o ambientales (morfodinámica, flujos de agua dulce).

5.2 Introducción

Como fue mencionado en el Capítulo 1, muchos invertebrados bentónicos costeros poseen un ciclo de vida complejo con diferentes fases, afectadas por procesos y factores que actúan en una variedad de escalas temporales y espaciales (Strathman 1986, Tremblay & Sinclair 1990, Veloso & Valentin 1993) y que influyen su dinámica poblacional (Thorson 1950, Young 1995). En este contexto, el reclutamiento representa la adición de nuevos individuos a las poblaciones o a sucesivos estados del ciclo de vida (Caley et al. 1996). A su vez, ejerce gran influencia en el tamaño, composición y dinámica poblacional en todas las escalas (e.g. Gaines & Roughgarden 1985, Hughes 1990, Karlson & Levitan 1990, Caley et al. 1996, Connell et al. 1997, Hughes & Tanner 2000). El rol del reclutamiento puede depender de la especie, las condiciones ambientales y la localización geográfica (Fairweather 1988, Roughgarden et al. 1988, Raimondi 1990, Menge 1991). En particular, la variabilidad en el reclutamiento generalmente se incrementa en especies con alta fecundidad, poblaciones en el límite de su rango de distribución, y en regiones con menos estabilidad oceanográfica (Haldane 1956, Myers 2001).

El acoplamiento de procesos oceanográficos, transporte y abundancia larval y posteriores estados bentónicos ha recibido mucha atención (Roughgarden et al. 1988, Underwood & Fairweather 1989, Doherty & Fowler 1994, Sammarco & Heron 1994, McEdward 1995). La fuerza de este acoplamiento depende de procesos que influyen la mortalidad y dispersión pre y post-asentamiento (e.g. Keough & Downes 1982, Orensanz 1986, Pearce & Phillips 1994, Eggleston & Armstrong 1995, Pile et al. 1996, Orensanz & Jamieson 1998). En efecto, la asociación entre variaciones en el reclutamiento y en la población adulta pueden estar enmascarada por agentes de post-asentamiento que incluyen la depredación, herbivoría y la desecación en ambientes rocosos (Connell 1985, Petraitis 1987, Menge 2000, Dethier & Schoch 2005). En las últimas 2 décadas, muchos estudios ecológicos en cangrejos y langostas se han enfocado en determinar la

Capítulo 5 – Demografía y estructura poblacional de *E. brasiliensis* a largo plazo

importancia relativa de procesos de pre y post-asentamiento al reclutamiento (e.g. Caputi & Brown 1993, Eggleston & Armstrong 1995, Pile et al. 1996, Wahle & Incze 1997). Ambos tipos de procesos pueden influenciar la demografía de poblaciones demersales, y su importancia relativa puede variar de un año a otro. Sin embargo, la evaluación de la contribución relativa de dichos procesos a las poblaciones adultas no ha sido abordada en profundidad (Defeo 1996, Sano 1997, Menge 2000, Wahle 2003). La fuerza de los controles denso-dependientes varía con las especies e incluso dentro del rango geográfico que éstas ocupan (Wahle 2003).

Para determinar la relación entre el stock desovante y el reclutamiento (SRR) se han desarrollado diferentes modelos que predicen niveles de reclutamiento diferentes a altas densidades de adultos (Ricker 1954, Beverton & Holt 1957). El modelo de Beverton & Holt (1957) se expresa como sigue:

$$R = \frac{\alpha S}{\beta S} \quad (5.1)$$

donde R es reclutamiento, S es el stock desovante (expresado tanto en abundancia como biomasa), α expresa la mortalidad denso-dependiente, y β la mortalidad denso independiente.

La segunda aproximación es la de Ricker (1954):

$$R = aSe^{-bS} \quad (5.2)$$

donde a es la tasa de sobrevivencia a la mortalidad no compensadora, y b coeficiente de mortalidad compensadora.

En éstos se consideran que hay dos componentes de mortalidad, uno denso-independiente y otro denso-dependiente (Beverton & Holt 1957). En especial, Ricker (1954) postula que en la SRR existe un componente de mortalidad stock-dependiente

causado por mecanismos como canibalismo, agregación de depredadores y competencia (Fig. 5.1).

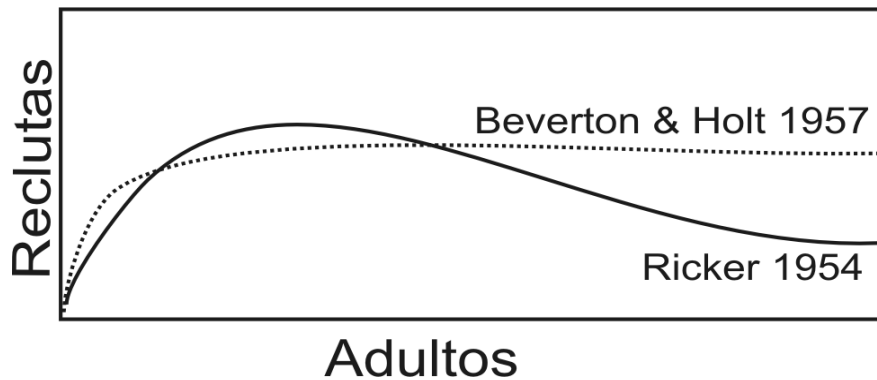


Figura 5.1. Relación entre componentes reproductivos y de reclutamiento según los modelos de Ricker (1954) y Beverton & Holt (1957).

Las correlaciones entre el reclutamiento y el ambiente son más probables de persistir en el tiempo en los límites del rango geográfico de una especie (Myers 1998). Myers (2001) sugiere que la alta variabilidad en sobrevivencia a bajos niveles de abundancia se debe a la fuerte mortalidad denso-dependiente que opera en el estado juvenil, luego de que opere la mortalidad estocástica denso-independiente en huevos o larvas. La importancia relativa de los 2 tipos de mortalidad en cada fase del ciclo de vida, puede determinar la variabilidad en las diferentes densidades poblacionales.

El concepto de "supply-side ecology" (Lewin 1986), o "ecología del abastecimiento" (ver Underwood & Fairweather 1989) permitió lograr un entendimiento más completo de los patrones a escala local y reconocer que en muchos casos los sistemas ecológicos son abiertos (Lewin 1986, Young 1987, Underwood & Fairweather 1989). En este contexto, se ha demostrado que el ambiente puede afectar ampliamente el reclutamiento y por tanto enmascarar las SRR subyacentes (Caputi 1993). En particular, se han considerado relaciones SRR que integran variabilidad ambiental para algunas especies de decápodos (Tang 1985) como camarones en particular (Tang et al. 1989, Penn et al. 1989).

La relación entre el stock reproductivo y el reclutamiento en poblaciones de playas arenosas, así como la variabilidad intrínseca de ambos componentes a largo plazo y los

mecanismos que explican dicha relación, han sido aspectos poco estudiados (Defeo 1993, 1996, Caddy & Defeo 2003). Las SRR antes desarrolladas asumen poblaciones cerradas autosostenidas (Defeo 1996). Para poblaciones de playas arenosas se ha propuesto que la zona de rompiente podría actuar como una trampa de larvas que explicaría la retención larval en las cercanías de cada playa (Efford 1970; Defeo 1996, 1998), de tal manera que pudieran cumplirse los supuestos inherentes a la SRR, en especial aquellos referidos a las características de poblaciones cerradas. En estos sistemas son escasos los estudios dirigidos a evaluar la variabilidad en el reclutamiento a largo plazo (Defeo & de Alava 1995, Defeo 1998, Brazeiro & Defeo 1999), única escala temporal relevante para detectar variables ambientales o biológicas y predecir patrones de variación en dicho proceso poblacional (Hilborn & Walters 1992).

Un componente importante en la explicación de las variaciones demográficas en poblaciones de playas arenosas es la variabilidad ambiental (Defeo 1996, Defeo & McLachlan 2005, McLachlan & Brown 2006). Los factores ambientales actúan simultáneamente a escalas espaciales macro (e.g. corrientes) o micro (e.g. combinación de temperatura, salinidad, humedad y oxígeno), afectando el asentamiento y reclutamiento en estos sistemas. En este contexto, se han desarrollado pocos estudios ecológicos de largo plazo sobre los efectos del clima en la macrofauna de playas arenosas (Lima et al. 2000, Revell et al. 2011), lo que conduce a que muchas predicciones de los posibles impactos procedan de otros ecosistemas (Defeo et al. 2009, Dugan et al. 2010). Parte de la escasez de estudios en playas arenosas se debe a la falta de información a largo plazo necesaria para evaluar los efectos de factores estresantes críticos en procesos y patrones locales.

La definición de escalas de análisis relevantes, las cuales variarán con la pregunta en cuestión, así como el reconocimiento de un acoplamiento físico-biológico en las diferentes escalas de espacio y tiempo, indican una aproximación alternativa al estudio de

la regulación y dinámica de poblaciones de playas de arena (Defeo & McLachlan 2005). En este sentido, el estudio en series temporales de abundancia junto con variables físico-oceanográficas permitiría predecir variaciones en el reclutamiento al bentos en el largo plazo (Defeo 1996, 2003, Defeo & McLachlan 2005). Esta idea tiene importancia crucial para definir si las poblaciones de playas arenosas expuestas pueden ser consideradas como autosostenidas, con un relativo aislamiento (en cuanto a conectividad larval y deriva genética) de otras poblaciones (Caddy & Defeo 2003, ver Capítulo 3).

Un enfoque de interacción entre escalas (sensu Peters et al. 2008) que analice fenómenos a escala fina (e.g. variaciones locales en la morfodinámica de la playa y los descriptores de la población) combinado con los de gran escala (e.g. temperatura y rangos de distribución), es necesario para lograr un mejor entendimiento de la dinámica ecosistémica de playas arenosas (Lima et al. 2001, Defeo et al. 2009). Esto también es trascendental para entender cómo la macrofauna de playas arenosas responderá al cambio ambiental sin precedentes ocasionado por condiciones oceanográficas y climáticas y cambios simultáneos en las características físicas y morfodinámicas del ambiente en playas arenosas (ver Capítulo 4).

Emerita es uno de los géneros más conspicuos que habitan las playas arenosas (ver Capítulo 1). Estudios anteriores en *Emerita brasiliensis* han revelado a corto y mediano plazo una alta variabilidad en abundancia, patrones reproductivos e historia de vida en relación a la temperatura y salinidad de la zona de barrido de la ola (Veloso & Cardoso 1999, Defeo & Cardoso 2002, Lercari & Defeo 1999) así como a la morfodinámica (Delgado & Defeo 2006, Celentano & Defeo 2010, ver Capítulo 1). En particular, Defeo & Cardoso (2002) detectaron una correlación significativa a macroescala (2700 km) entre los parámetros de crecimiento de hembras de *E. brasiliensis* y la temperatura superficial del agua (inversa con el largo asintótico y directa con el parámetro de curvatura K) en la costa atlántica de Sudamérica. Estudios en otras especies que

habitan playas arenosas como bivalvos filtradores como *Donax* spp o *Mesodesma* spp (Laudien et al. 2003, Cardoso & Veloso 2003, Herrmann et al. 2009) o incluso crustáceos (Defeo & Martínez 2003, Contreras et al. 2003, Cardoso & Defeo 2004) también detectaron variaciones en los parámetros de crecimiento en función de variables ambientales. Sin embargo, no se ha analizado el efecto a largo plazo del ambiente (forzantes locales y climáticos) sobre la abundancia, crecimiento y estructura poblacional de esta especie.

En este capítulo se analizan los efectos de largo plazo de la variabilidad climática y de hábitat, junto con factores de regulación poblacional, en el tatucito *Emerita brasiliensis*, en 2 playas uruguayas con morfodinámica contrastante: una disipativa (Barra del Chuy) y otra reflectiva (Arachania). En particular se desarrollan SRR incluyendo variables ambientales y se evalúa la hipótesis planteada por Caddy & Defeo (2003) en el largo plazo (ver Capítulo 3 para detalles sobre dicha hipótesis). Finalmente, se analiza la variación de los patrones de crecimiento de *E. brasiliensis* en el tiempo y la influencia que el ambiente puede ejercer sobre éstos.

5.3 Materiales y métodos

5.3.1 Abundancia

Se analizó la abundancia (IST , $\text{ind}\cdot\text{m}^{-1}$) y biomasa (BST , $\text{g}\cdot\text{m}^{-1}$) de reclutas y componentes poblacionales reproductivamente activos de *E. brasiliensis* (ver Capítulo 2 por diferenciación sexual de la especie). A tales efectos, se incorporó información generada a largo plazo, cubriendo un período de tiempo de 15 años. La metodología de muestreo empleada durante los 15 años ha sido exactamente la misma (ver Capítulo 2). Se realizó un estudio temporal del reclutamiento y se evaluó la relación con la abundancia de componentes poblacionales adultos, integrando variables ambientales a los modelos SRR. Los períodos reproductivos y de reclutamiento en cada playa fueron estimados,

respectivamente, del porcentaje derivado del número de meses con ocurrencia de adultos reproductores y de megalopas en aquellos intervalos de tiempo en los cuales hubo una mayor frecuencia de muestreo (1996-1997; 1999-2001; 2002-2004; 2008-2010).

5.3.2 Estructura poblacional y crecimiento

Se analizó la distribución de frecuencias de talla de *Emerita brasiliensis* en cada playa, en forma discriminada por sexo. Los organismos se agruparon en clases de 1 mm de tamaño para determinar el Índice de Recurrencia de Clases de Tamaño (*IRSC*, ver Capítulo 3) para cada playa. La estimación del *IRSC* mensual se obtuvo en base al número total de clases por año, mientras que el *IRSC* anual se estimó como la relación entre el número de clases de tamaño en cada año y el número total obtenido para la especie en todo el período analizado.

Para determinar los parámetros de crecimiento de *E. brasiliensis*, se utilizaron distribuciones mensuales de frecuencias de talla discriminadas por sexo, agrupando a las hembras en clases de talla de 2 mm y a los machos en clases de 1 mm (megalopas y juveniles fueron asignados a estos componentes según la proporción de adultos en cada muestra). Dichos análisis fueron realizados para los períodos 1988-89, 1996-97, 2000, 2003-04 y 2008-09. A tales efectos se llevó a cabo un Análisis de Progresión de Clases Modales mediante la rutina NORMSEP contenida en el software FISAT (Gayanilo & Pauly 1997). Con las modas identificadas se ajustó la ecuación de crecimiento clásica de von Bertalanffy (VBGF: Gayanilo & Pauly 1997) y la de crecimiento estacional (Pauly & Gaschutz 1979), siguiendo el procedimiento sugerido por Gómez & Defeo (1999):

$$L_t = L_\infty (1 - e^{-k(t-t_0)}) \quad (5.3)$$

$$L_t = L_\infty (1 - e^{-k(t-t_0) + \left(\frac{KC}{2\pi}\right)\text{sen}2\pi(t-t_s) - \left(\frac{KC}{2\pi}\right)\text{sen}2\pi(t_0-t_s)}) \quad (5.4)$$

donde L_t es la longitud en el tiempo t , L_∞ es la longitud asintótica, K es el parámetro de curvatura que mide la velocidad a la cual los organismos alcanzan la longitud asintótica, t_0 es el largo teórico a edad 0, C es la amplitud de oscilación en el crecimiento estacional y $t_{s-0.05}$ es el punto de invierno (*WP* por su sigla en inglés). *WP* es el momento del año en el cual el crecimiento es mínimo o se detiene y se expresa como la fracción decimal del año. El índice de crecimiento ϕ' = $2 \log_{10}(L_\infty) + \log_{10}K$ (Pauly & Munro 1984, Vakily 1990, Defeo et al. 1992) fue utilizado para medir el desempeño global del crecimiento (Sparre et al. 1989), ya que es un índice unificado y no muestra las grandes variaciones como los valores de K o L_∞ (Gómez & Defeo 1999, Defeo et al. 2001, Contreras et al. 2003). Estos parámetros fueron evaluados a largo plazo en concurrencia con variables ambientales de relevancia (temperatura, morfodinámica).

Las variables ambientales locales medidas en cada playa, tales como tamaño de grano, pendiente y parámetro de Dean (ver Capítulo 2), así como variables climáticas como temperatura superficial y velocidad del viento o sus anomalías, fueron incluidas en los modelos de SRR, y fueron relacionadas con las estimaciones de los parámetros de crecimiento. Se utilizaron datos de temperatura superficial del agua de mar publicados por Reynolds et al. (2002), promediando celdas de 4° x 3° en la plataforma del Atlántico Sudoccidental y la región oceánica adyacente a ambas playas estudiadas (IRI/LDEO Biblioteca de Datos Climáticos: http://iridl.ldeo.columbia.edu/expert/SOURCES/NOAA/NCEP/EMC/CMB/GLOBAL/Reyn_SmithOlv2/monthly/ssta/).

5.4 Resultados

La abundancia y biomasa de *Emerita brasiliensis* variaron en forma marcada en el tiempo (Fig. 5.2) y mostraron una tendencia al aumento con la temperatura del agua de la zona de swash en ambas playas, siendo menor en la playa reflectiva para la mayoría de los años analizados (Fig. 5.3). La abundancia de reclutas presentó aumentos estivales (diciembre a marzo), alcanzando valores máximos en 2002 y 2006 para Arachania y 2000,

2002 y 2007 para Barra del Chuy y mínimos en verano de 1998, que mostró las temperaturas mínimas para esta temporada en todo el período de tiempo analizado (Fig. 5.4a). Por otro lado, la abundancia de adultos fue mayor en los veranos 1996, 2001 y 2002 para Barra del Chuy y 2005 y 2006 para Arachania (Fig. 5.4b).

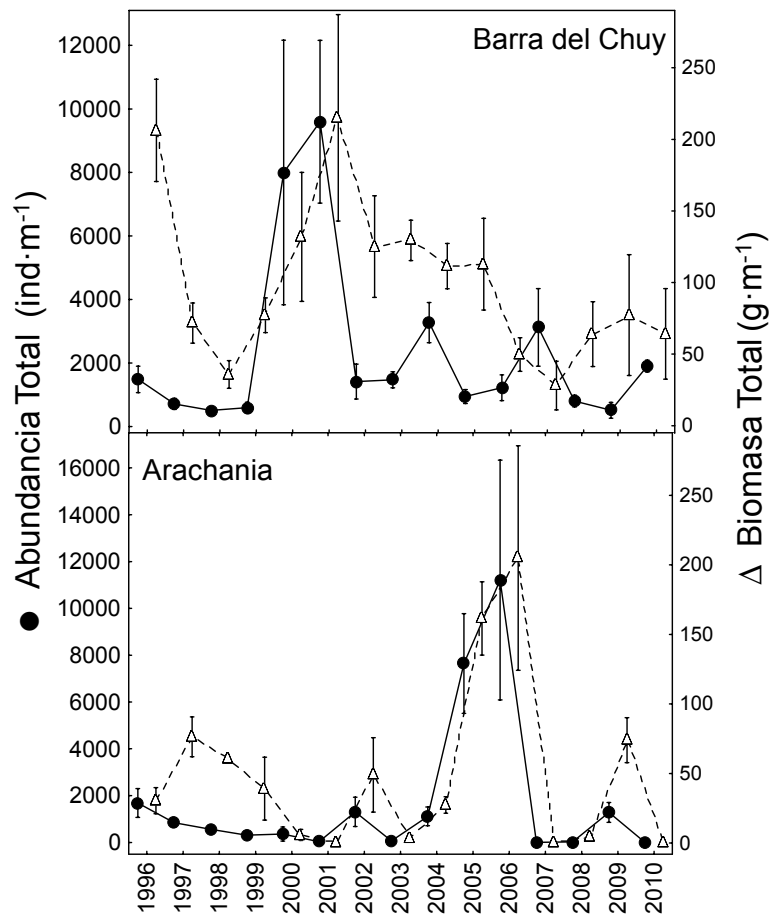


Figura 5.2. *Emerita brasiliensis* Abundancia y biomasa total (media \pm Error Estándar) para cada playa.

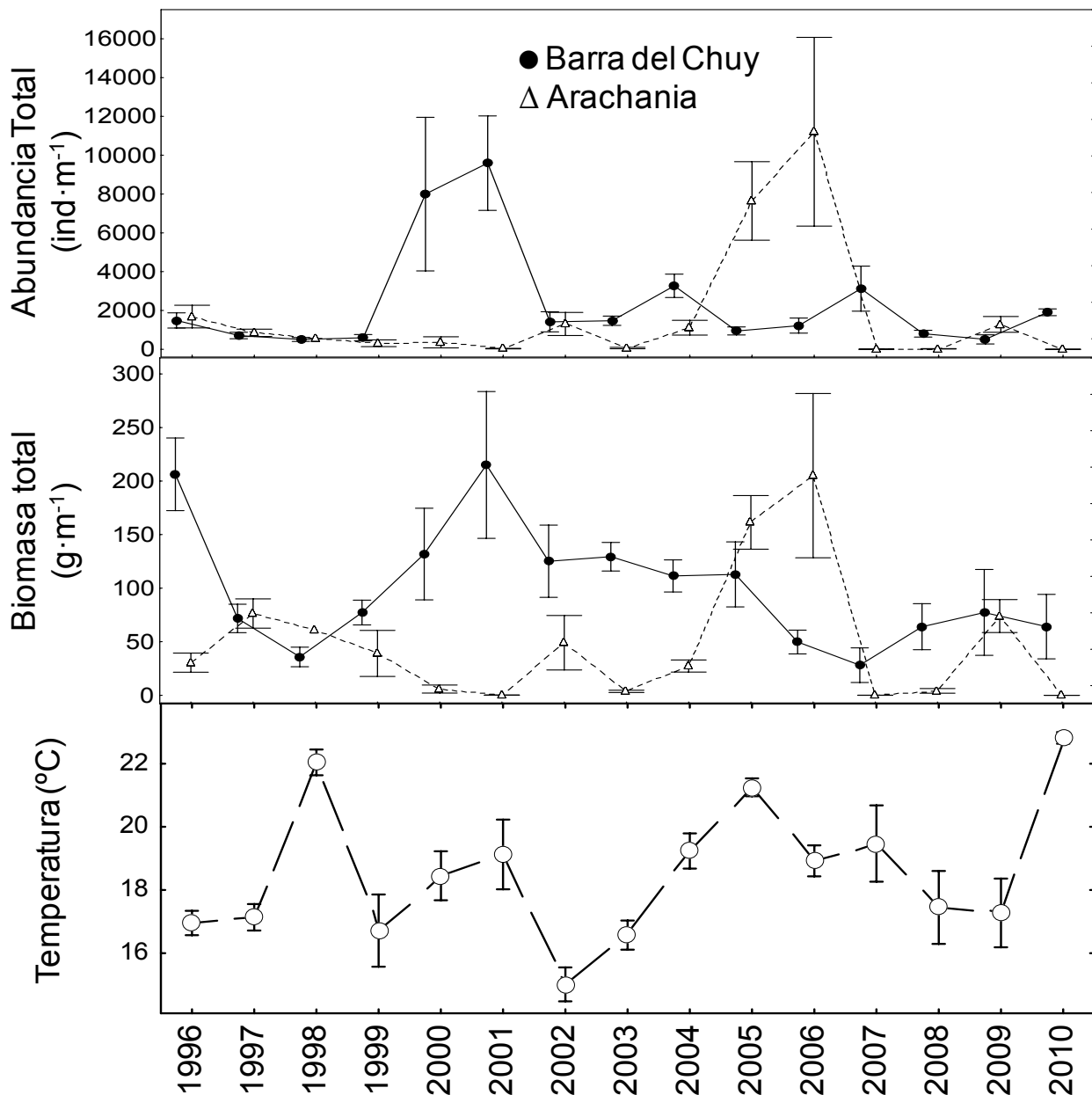


Figura 5.3. *Emerita brasiliensis* (a) Abundancia y (b) biomasa total anual en Arachania y Barra del Chuy; (c) temperatura superficial del agua de mar según Reynolds et al. (2002). Media anual \pm Error Estándar.

La relación entre la abundancia del stock adulto y de reclutas fue mejor representada por un modelo lineal en la playa disipativa Barra del Chuy (Fig. 5.5a). Para el caso de la playa reflectiva Arachania la relación entre la biomasa de adultos y megalopas fue exponencial (Fig. 5.5b y Tabla 5.1). En particular, estas relaciones obtuvieron un mejor ajuste al incorporar la Anomalía de Temperatura Superficial del Agua (SSTA, Tabla 5.1).

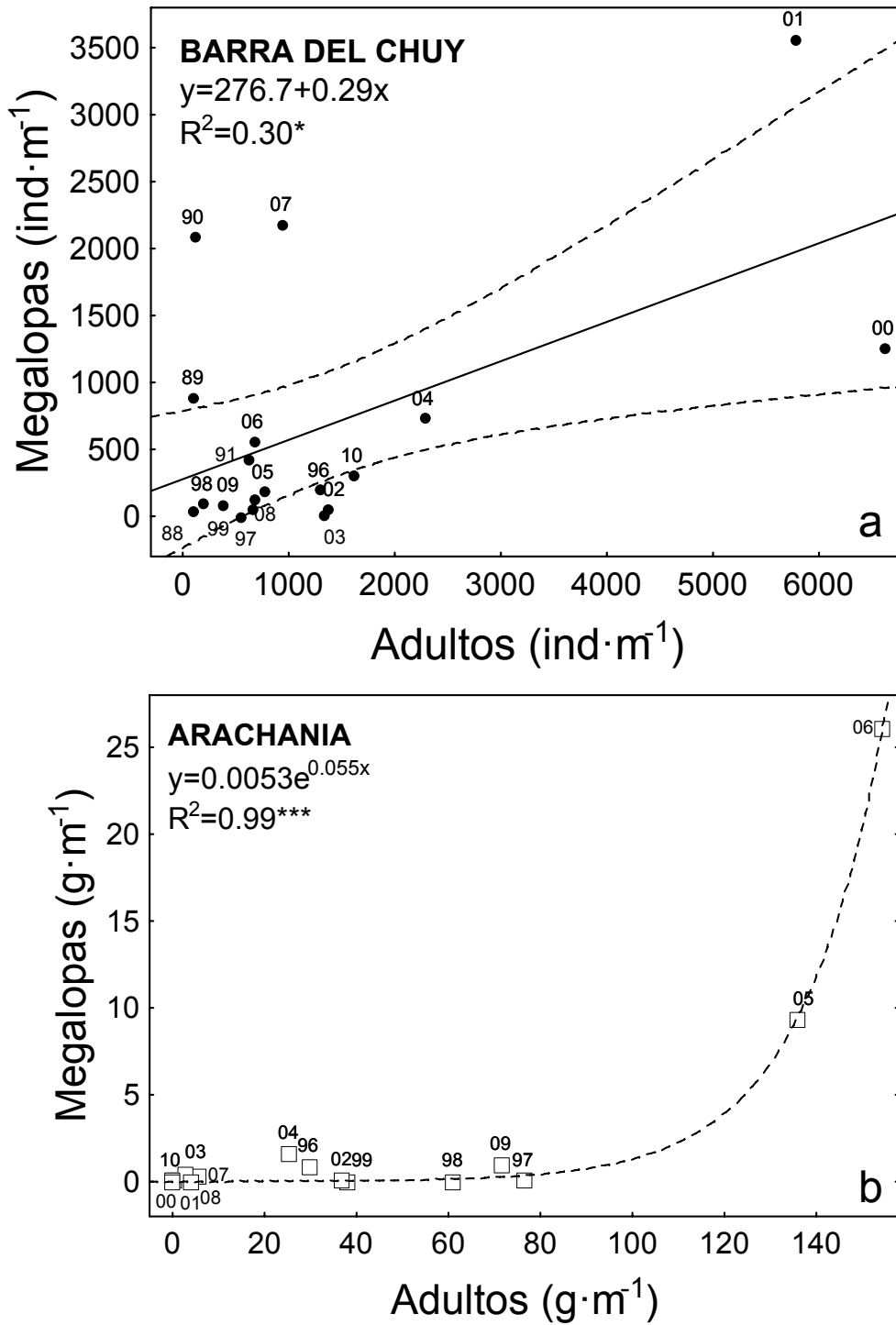


Figura 5.5. *Emerita brasiliensis*. Relación stock-reclutamiento en (a) Barra del Chuy y (b) Arachania, con los correspondientes modelos ajustados. Nótese las diferentes unidades en ambos casos. Los números al lado de cada punto hacen mención a los años respectivos.

Tabla 5.1. *Emerita brasiliensis*. Relaciones entre abundancia o biomasa media anual de Reclutas (R: Megalopas) y Adultos (S) para cada playa analizada. SSTA: Anomalía Anual de Temperatura Superficial del Mar, WSA: Anomalía de Velocidad de Viento ES: Error Estándar, * p<0.05, *** p<0.001.

Barra del Chuy						
Modelo		a(ES)	b(ES)	c(ES)	F _(1,17)	R ²
<i>Abundancia</i>						
Lineal	R=a+bS	276.70(241.63)	0.29(0.11)		7.29	0.30*
Ricker	R=aSe ^{-bS}	0.56(0.27)	7E ⁻⁰⁵ (9E ⁻⁰⁵)		11.09	0.34***
Ricker con SSTA	R=aSe ^{-bS+cSSTA}	0.02(0.04)	5E ⁻⁰⁵ (9E ⁻⁰⁵)	0.17(0.11)	9.27	0.45***
Ricker con WSA	R=aSe ^{-bS+cWSA}	0.006(0.016)	6E ⁻⁰⁵ (1E ⁻⁰⁴)	2.27(0.10)	7.78	0.38***
<i>Arachania</i>						
Modelo		a(ES)	b(ES)	c(ES)	F _(1,13)	R ²
<i>Abundancia</i>						
Exponencial	R=ae ^{-bS}	80.19(121.75)	5E ⁻⁰⁴ (2E ⁻⁰⁴)		22.00	0.72***
Lineal	R=a+bS	-93.33(164.56)	0.38(0.06)		33.13	0.72***
Ricker con SSTA	R=aSe ^{-bS+cSSTA}	0.23(0.14)	-3.9E ⁻⁰⁴ (9.7E ⁻⁰⁵)	-2.63(0.31)	213.87	0.97***
Ricker con WSA	R=aSe ^{-bS+cWSA}	1.7E ⁻⁰⁵ (1.8E ⁻⁰⁵)	-1.3E ⁻⁰⁴ (5E ⁻⁰⁵)	4.97(0.48)	307.25	0.98***
<i>Biomasa</i>						
Exponencial	R=ae ^{-bS}	0.005(0.002)	0.0055(0.003)		1282.56	0.99***

El IRSC mostró una evolución temporal asociada a la temperatura del agua de la zona de swash en ambas playas, mostrando en casi todas las fechas evaluadas menor representación de clases de talla en la playa reflectiva que en la disipativa (Figs. 5.6 y 5.7).

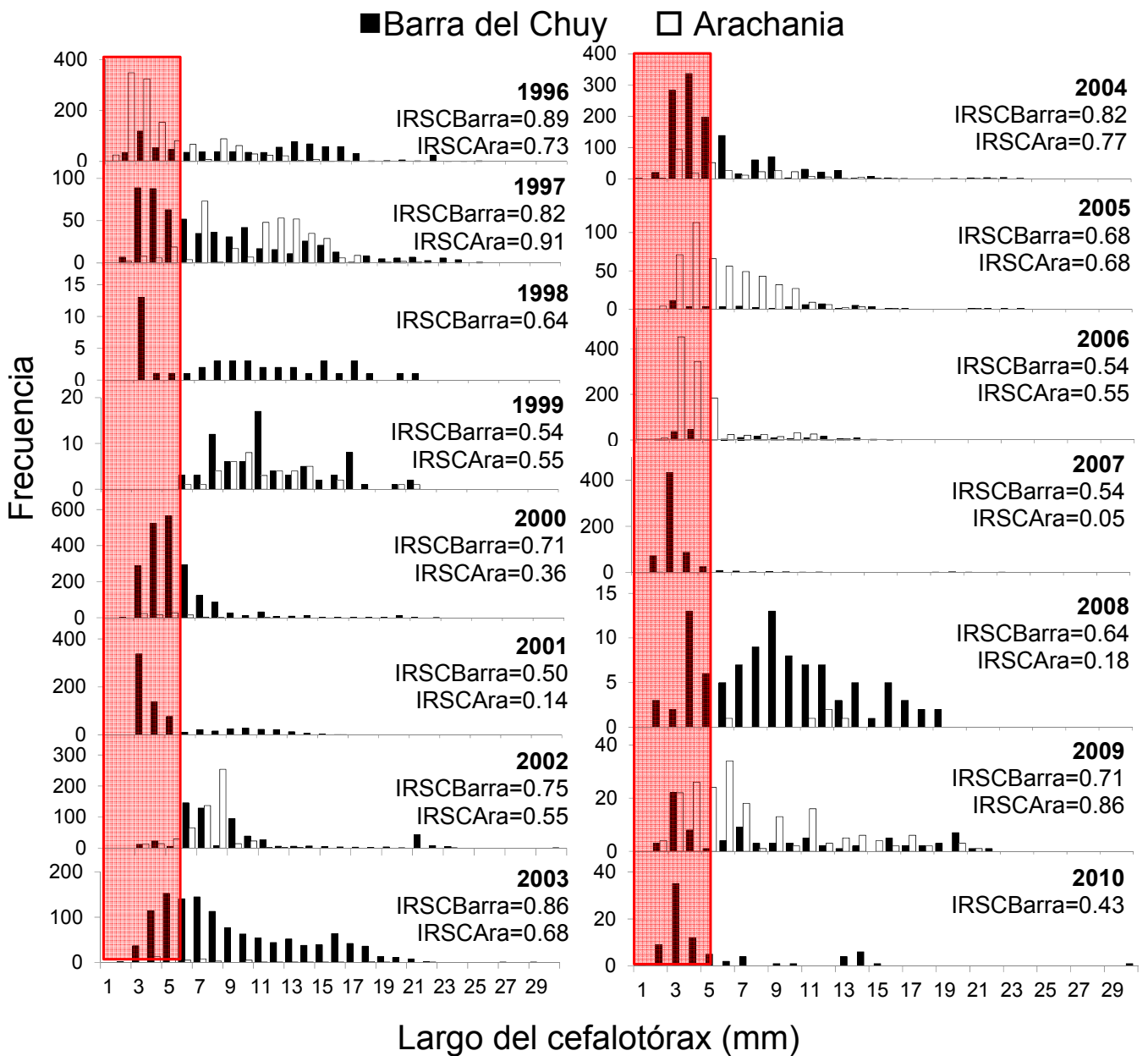


Figura 5.6. *Emerita brasiliensis*. Distribución de frecuencias de tallas totales para Arachania y Barra del Chuy en cada año de la serie analizada. Se muestran los valores del Índice Medio de Recurrencia de Clases de Tamaño anual (IRSCa) para cada playa. En rojo se señala el rango de tallas de reclutas (megalopas).

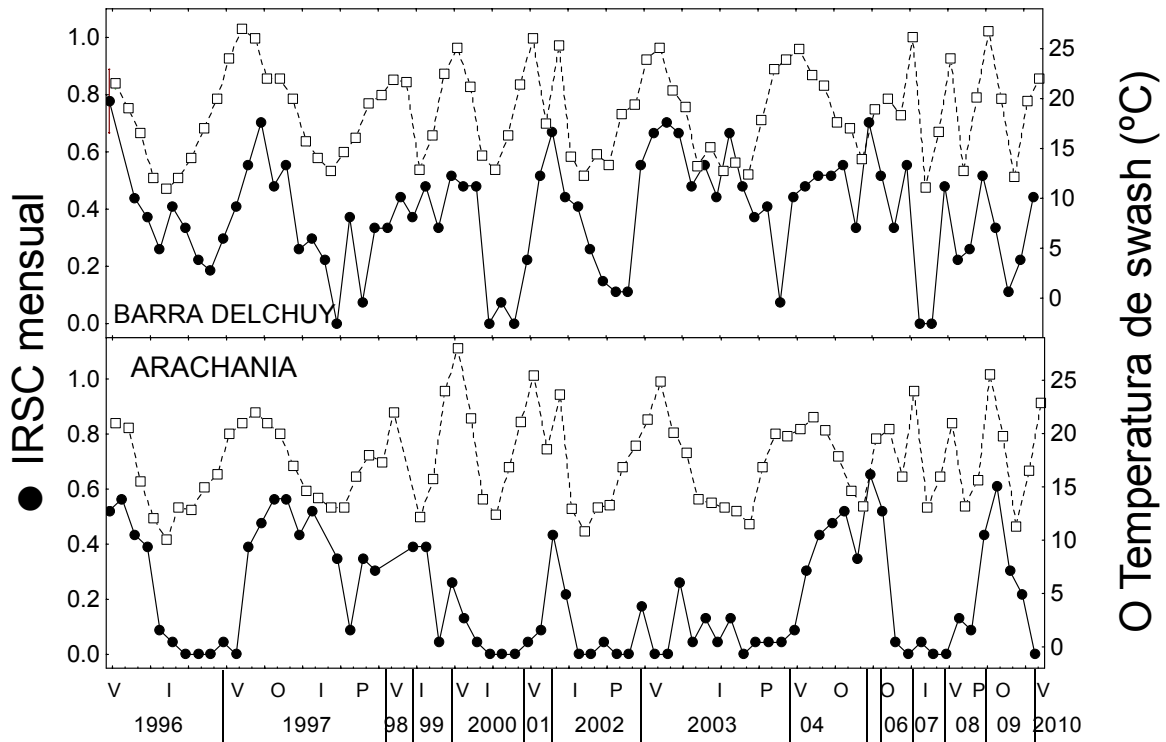


Figura 5.7. *Emerita brasiliensis*. Variación temporal del Índice Medio de Recurrencia de Clases de Tamaño mensual (IRSCm) y temperatura del agua en la zona de swash medida en campo.

La distribución de frecuencia de tallas obtenida para la playa reflectiva Arachania no permitió estimar significativamente los parámetros poblacionales según los modelos de crecimiento de Von Bertalanffy (VBGE) y VBGE estacional (ecuaciones 5.3 y 5.4). Para la playa disipativa, tanto hembras como machos mostraron una disminución de la longitud asintótica estimada para cada periodo en el tiempo (Fig. 5.9a) y con el aumento de la temperatura y de las características disipativas de la playa, estimadas por el parámetro de Dean (Fig. 5.10a y 5.11a). A su vez, los parámetros de crecimiento K y Phi prima (ϕ') aumentaron con la temperatura (Figs. 5.10b y c) y con el parámetro de Dean (Figs. 5.11b y c).

La extensión de los períodos reproductivo y de reclutamiento de *Emerita brasiliensis* aumentó en el tiempo para ambas playas estudiadas (Fig. 5.8), a una tasa mayor en la playa disipativa para el caso del período de reclutamiento (Fig. 5.8a).

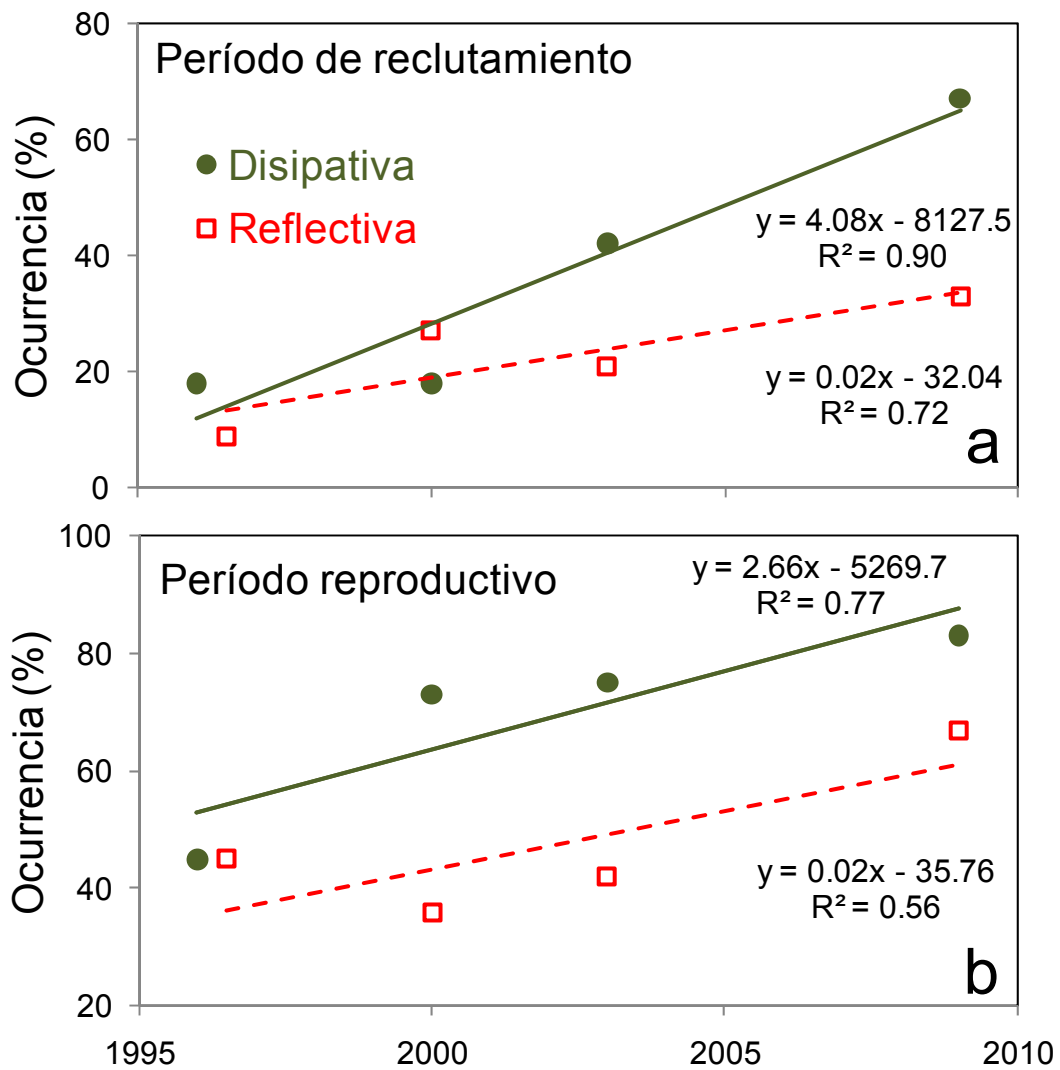


Figura 5.8. *Emerita brasiliensis*. Extensión de los períodos (a) de reclutamiento y (b) reproductivo. Reflectiva: Arachania, Disipativa: Barra del Chuy.

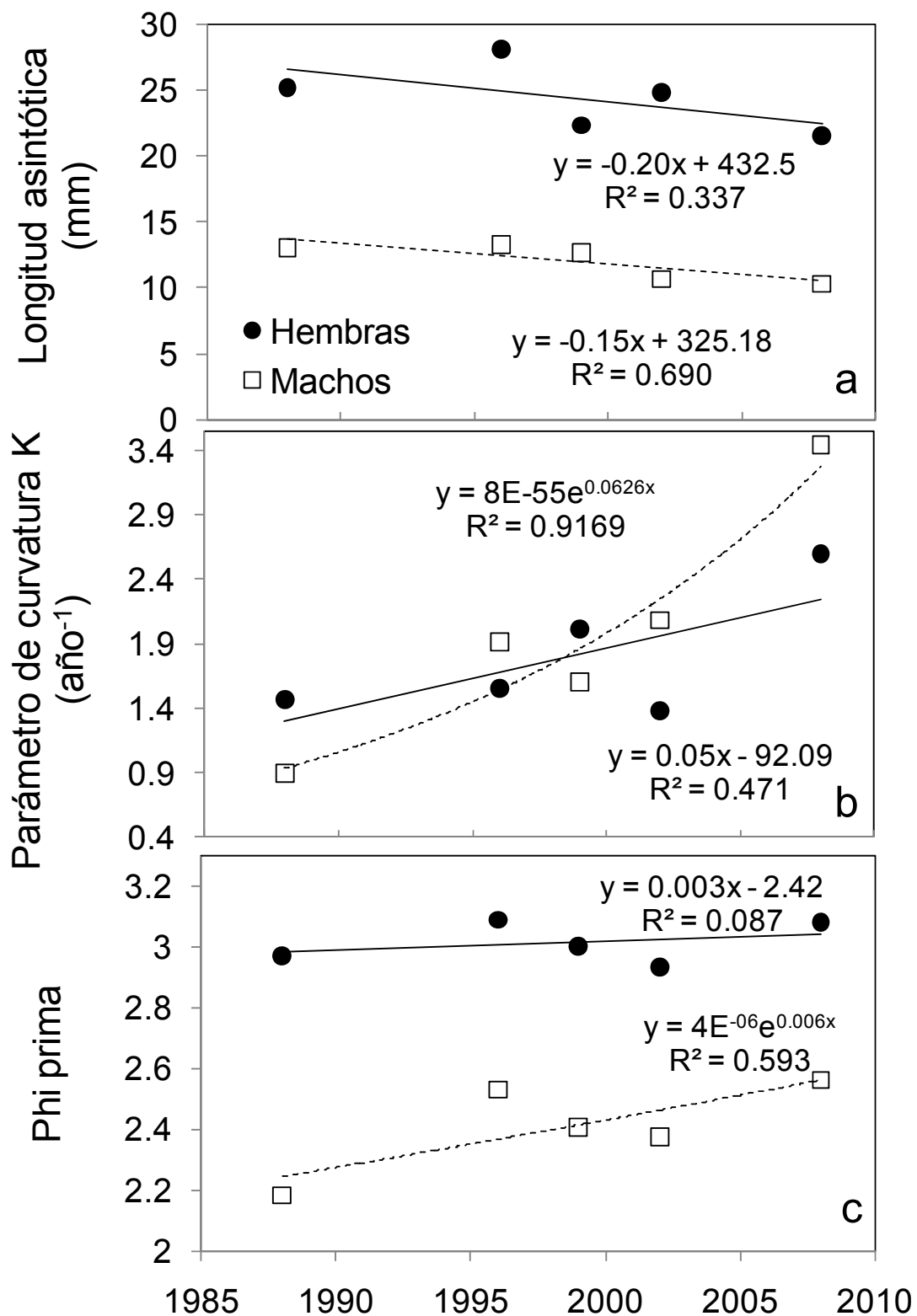


Figura 5.9. *Emerita brasiliensis*. Variación temporal de parámetros de crecimiento estimados a partir de los modelos clásico y estacional de von Bertalanffy en Barra del Chuy: (a) longitud asintótica; (b) parámetro de curvatura; y (c) Phi prima.

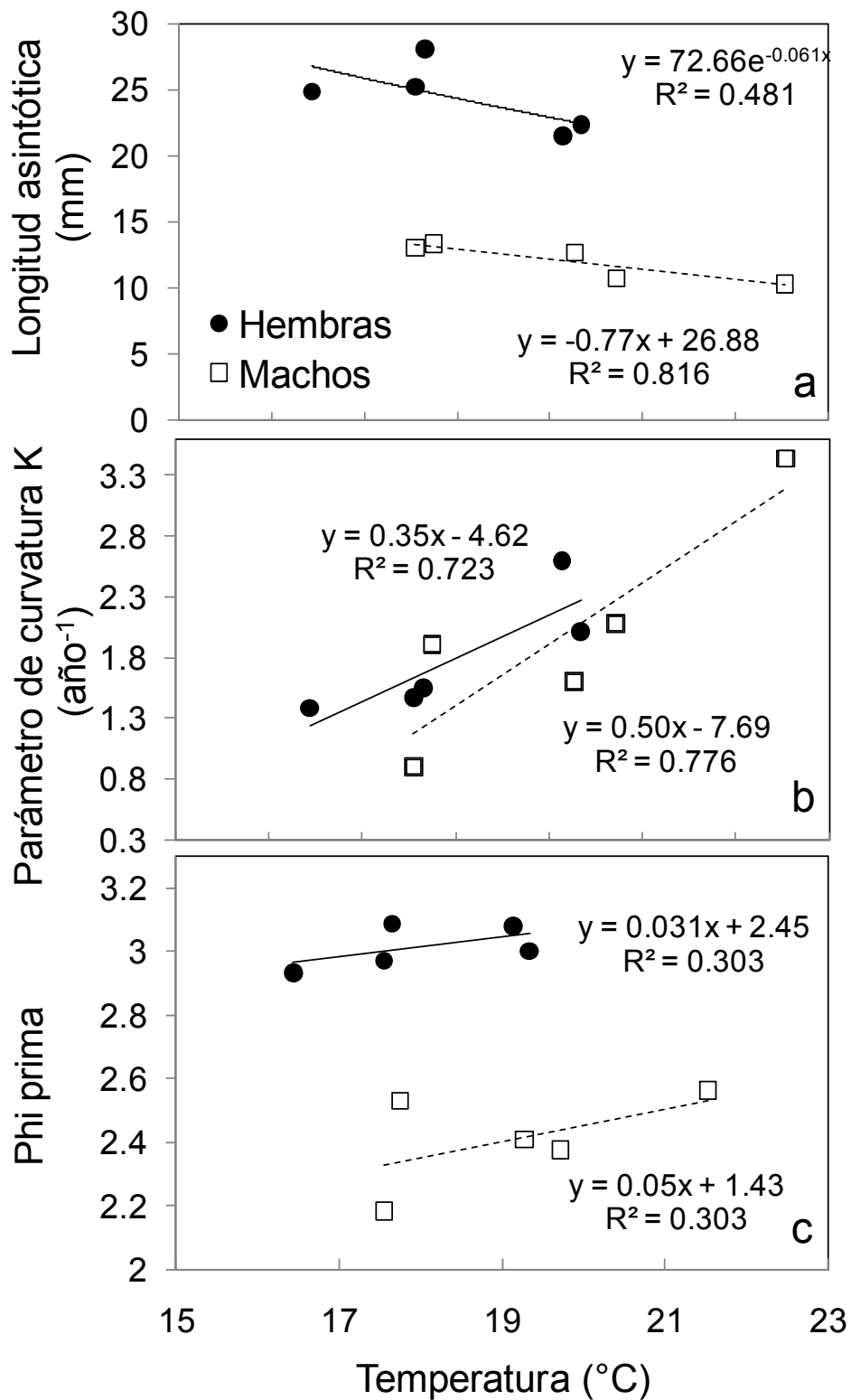


Figura 5.10. *Emerita brasiliensis*. Relación entre los parámetros de crecimiento y la temperatura superficial del agua de mar (tomada de Reynolds et al. 2002) en Barra del Chuy: (a) longitud asintótica; (b) parámetro de curvatura; y (c) Phi prima.

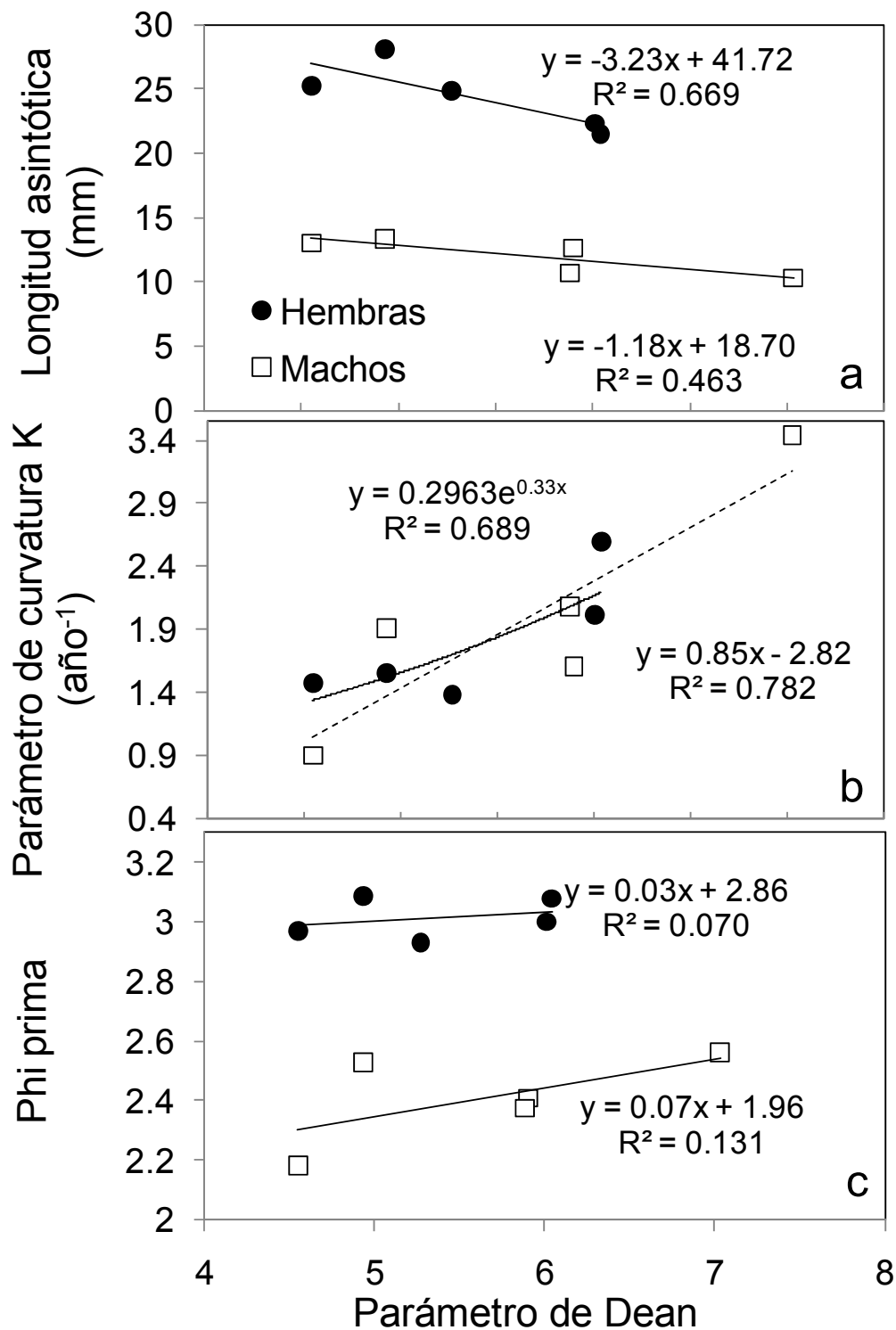


Figura 5.11. *Emerita brasiliensis*. Relación entre los parámetros de crecimiento y el parámetro de Dean Ω en Barra del Chuy: (a) longitud asintótica; (b) parámetro de curvatura; y (c) Phi prima.

5.5 Discusión

Los resultados de largo plazo obtenidos para *Emerita brasiliensis* denotan una correlación positiva significativa entre sus descriptores poblacionales (abundancia, Capítulo 5 – Demografía y estructura poblacional de *E. brasiliensis* a largo plazo

composición de tallas y crecimiento) y la temperatura del agua de mar, así como con la morfodinámica de las playas que habita. En la playa reflectiva Arachania, *E. brasiliensis* mostró tallas menores y menor abundancia, salvo eventos de reclutamiento extremo pero de corta duración (e.g. año 2006, ver Fig. 5.4). Esto sugiere la presencia de procesos posteriores al asentamiento y reclutamiento, que pueden tener fuerte influencia en los patrones poblacionales (Caddy & Defeo 2003, Defeo & McLachlan 2005). En Barra del Chuy, *E. brasiliensis* se vio beneficiada por un aumento de las características disipativas de la playa y el comienzo de una fase cálida desde 1997 (Capítulo 4). Esto contrasta con los hallazgos recientes que muestran una disminución de la abundancia y de otros descriptores poblacionales en la almeja amarilla *Mesodesma mactroides*, especie de origen frío que integra el gremio intermareal de suspensívoros junto con *E. brasiliensis*. En este sentido, Ortega et al. (2012) plantean que el calentamiento regional pudo haber activado cambios drásticos en el gremio de filtradores de Barra del Chuy, disminuyendo la población de *Mesodesma mactroides* por mortalidades masivas y favoreciendo el incremento de especies como *E. brasiliensis* y *Donax hanleyanus*, que son competidoras subordinadas por espacio y alimento (Defeo 2003). Esto apoya la percepción de que el efecto del cambio climático se evidencia por respuestas opuestas de especies con origen biogeográfico diferente, incluyendo cambios en su rango de distribución (Poloczanska et al. 2013).

Cambios en variables climáticas oceanográficas, incluyendo el patrón de corrientes o temperatura, alteran la alimentación, crecimiento y patrones migratorios de la fauna marina (Miller-Rushing et al. 2010). En América del Sur, la mayor influencia la ejerce la variabilidad inter-anual (e.g. El Niño Oscilación Sur [ENSO]) y multi-decadal (e.g. Oscilación Decadal del Pacífico [PDO] y la Oscilación Multi-Decadal del Atlántico [AMO]), que modifica corrientes y propiedades de masas de agua a gran escala (Grimm 2011, Capítulo 4). En este sentido, el cambio de régimen climático-oceánico de un periodo frío a

uno cálido observado en el Océano Atlántico entre 1994 y 1995 (Goldenberg et al. 2001), así como en el régimen de vientos desde 1997 (incremento de velocidad de vientos de componente Sur: Capítulo 4), asociados a cambios concurrentes en la morfodinámica, pueden explicar las tendencias observadas en la abundancia de *E. brasiliensis*. Los cambios morfodinámicos a largo plazo reportados en el Capítulo 4 fueron más evidentes en la playa disipativa (Barra del Chuy) y se relacionaron con el forzante climático (viento). A su vez, Diaz et al. (1998) encontraron fuerte correlación entre las SSTA asociadas con el ENSO en el Océano Atlántico sudoccidental y las anomalías de precipitación para Uruguay. En particular, en los períodos 1988-1989 y 1999-2000 se registraron fuertes eventos La Niña (Baethgen & Giménez 2001), que provocaron registros mínimos de precipitación y mayor incidencia de la corriente de Brasil en la zona, concurrentes con máximos de abundancia de *E. brasiliensis* registrados sobre todo en Barra del Chuy en los años posteriores (ver Fig. 5.4).

La relación entre la temporalidad de eventos del ciclo de vida y patrones climáticos estacionales (i.e. fenología) es la mayor fuerza conductora en determinar las dinámicas poblacionales, interacción de especies, y la evolución de las historias de vida (Schwartz 2013, Møller et al. 2008). La temperatura es identificada frecuentemente como el principal conductor de cambios fenológicos en la vida marina desde células hasta ecosistemas (Pauly 1980, Clarke 2003, Chambers et al. 2012), debiendo considerarse a su vez las variaciones latitudinales así como la estacionalidad en los patrones locales (Baumann & Doherty 2013). El calentamiento puede adelantar eventos poblacionales (e.g. comienzo de la temporada reproductiva) o aumentar la extensión de la temporada de crecimiento estival (Parmesan 2007). A macroescala, Defeo y Cardoso (2002, 2004) identificaron a la temperatura del agua como factor clave en explicar los patrones poblacionales en *Emerita brasiliensis*. A escala local, en la costa uruguaya, Peluffo (2006) sugirió un incremento de

patrones reproductivos del tatucito (abundancia de hembras ovígeras y número de huevos) con la temperatura del agua durante el año.

El aumento en la extensión de los períodos reproductivos y de reclutamiento de *E. brasiliensis* con el tiempo, conjuntamente con la disminución de la longitud asintótica, podrían indicar una respuesta positiva al aumento de temperatura, lo cual es consistente con origen tropical de la especie. Estudios de series de tiempo más prolongadas podrán confirmar esta tendencia.

Los modelos SRR evaluados para ambas playas no evidenciaron denso-dependencia en *Emerita brasiliensis*. En la playa reflectiva, de mayor rigurosidad ambiental para *E. brasiliensis* (Celentano & Defeo 2006, Delgado & Defeo 2008), la SRR fue exponencial, con una fuerte influencia de años con poca o nula presencia de la especie (Fig. 5.4). Para la playa disipativa, el mejor modelo que explicó la SRR fue lineal, sugiriendo también en este caso la ausencia de efectos denso-dependientes. Estudios anteriores han identificado relaciones denso-dependientes en las poblaciones simpátricas de moluscos bivalvos *Donax hanleyanus* y *Mesodesma mactroides* (Defeo 1993, Defeo & de Alava 1995). Defeo (1993) propuso el mecanismo de filtración pasiva de larvas de la columna de agua por parte de adultos establecidos en el sedimento, aunque debido a la falta de experimentos de campo y laboratorio, este mecanismo no ha sido evaluado aun. Aspectos particulares de la biología de las especies pueden afectar la habilidad de modelos de reclutamiento que reflejen las dinámicas del stock apropiadamente. Por ejemplo, una alta fecundidad disminuye la eficacia de modelos de SRR (Fogarty 1993), lo cual puede explicar la tendencia lineal o exponencial directa observada en *E. brasiliensis*. A una escala biogeográfica, Dobzhansky (1950) y MacArthur (1984) han sugerido que interacciones bióticas tienden a limitar la distribución y abundancia de las poblaciones a bajas latitudes, mientras que factores abióticos limitan dichos descriptores a altas latitudes. Esto aportaría sustento adicional a la importante influencia del ambiente en la

explicación de las tendencias de largo plazo de *E. brasiliensis* en el extremo sur de su distribución geográfica. En este sentido, los cambios detectados en las condiciones ambientales pueden limitar la aplicabilidad de los modelos tradicionales SRR (Needle 2002), por lo cual las variables ambientales podrán tener una creciente influencia en la explicación de las tendencias futuras en dichos modelos (Fogarty 1989).

En esta Tesis se demostró que los más altos niveles de reclutamiento se correlacionaron en forma significativa con las abundancias o biomásas más altas del stock parental, aportando evidencias de una SRR donde el reclutamiento generado es proporcional a la abundancia del stock parental. Las claras relaciones entre el stock parental y el reclutamiento en esta especie intermareal proveen evidencias adicionales de la existencia de sólidas SRR en estos ecosistemas (ver Defeo 1996, 1998), aún a pesar de una alta variabilidad en el reclutamiento y eventual estocasticidad en parámetros demográficos. Esto demuestra que las densidades de adultos y reclutas no solo se correlacionaron positivamente ante bajos niveles de abundancia (Connell 1985, Menge 2000) sino para todo el rango de abundancia observado en este estudio de largo plazo.

El índice de de Recurrencia de Clases de Talla (IRSC, Celentano et al. 2010, ver Capítulo 3), derivado a partir del Índice de Recurrencia en el Reclutamiento (IRR, Caddy & Defeo 2003) permitió un análisis simple y rápido de la estructura poblacional de la especie (ver también Veas et al. 2013). Esta aproximación permitió apoyar a la hipótesis fuente-sumidero (Caddy & Defeo 2003, Defeo & McLachlan 2005) y detectar la calidad diferencial del hábitat según su morfodinámica. En este sentido, la estructura poblacional de *Emerita brasiliensis*, analizada en intervalos temporales específicos con representación mensual, dio soporte a la hipótesis planteada por Caddy & Defeo (2003) y reformulada por Celentano et al. (2010) que indica que playas disipativas poseen una buena representación de tallas (IRR o IRSC mayor que en playas reflectivas) actuando como fuentes de larva para playas reflectivas, las cuales funcionarían como hábitats receptores.

Veas et al. (2013), en un estudio de *E. analoga* en 10 playas de la costa Pacífica de América del Sur, también proveyeron evidencias a favor de esta hipótesis, no solo con análisis de los componentes poblacionales bentónicos sino también relevando el aporte larval en estas playas.

Este estudio de largo plazo reveló variaciones en los parámetros de crecimiento de *Emerita brasiliensis* en la playa disipativa de Barra del Chuy, que en líneas generales se tradujeron en una disminución de L_{∞} y un aumento del parámetro de curvatura K en el tiempo, así como con el aumento de temperatura y del parámetro de Dean Ω . Estas tendencias son consistentes con los resultados de estudios previos a macroescala (Defeo & Cardoso 2002, 2004), los cuales reportaron un incremento del tamaño de machos del tatucito en playas templadas y una correlación significativa entre los parámetros de crecimiento de hembras y la temperatura superficial del agua. En particular, Veloso & Cardoso (1999) detectaron un incremento de K y una disminución de L_{∞} con el aumento de la temperatura para ambos sexos en una playa subtropical, comparable al obtenido aquí para la misma especie (Fig. 5.11). Patrones similares fueron detectados en *Emerita analoga* en el sur de Chile, donde las hembras presentaron un mayor crecimiento en una playa disipativa que una reflectiva, sin encontrar significancia estadística para el crecimiento de machos (Contreras et al. 2003).

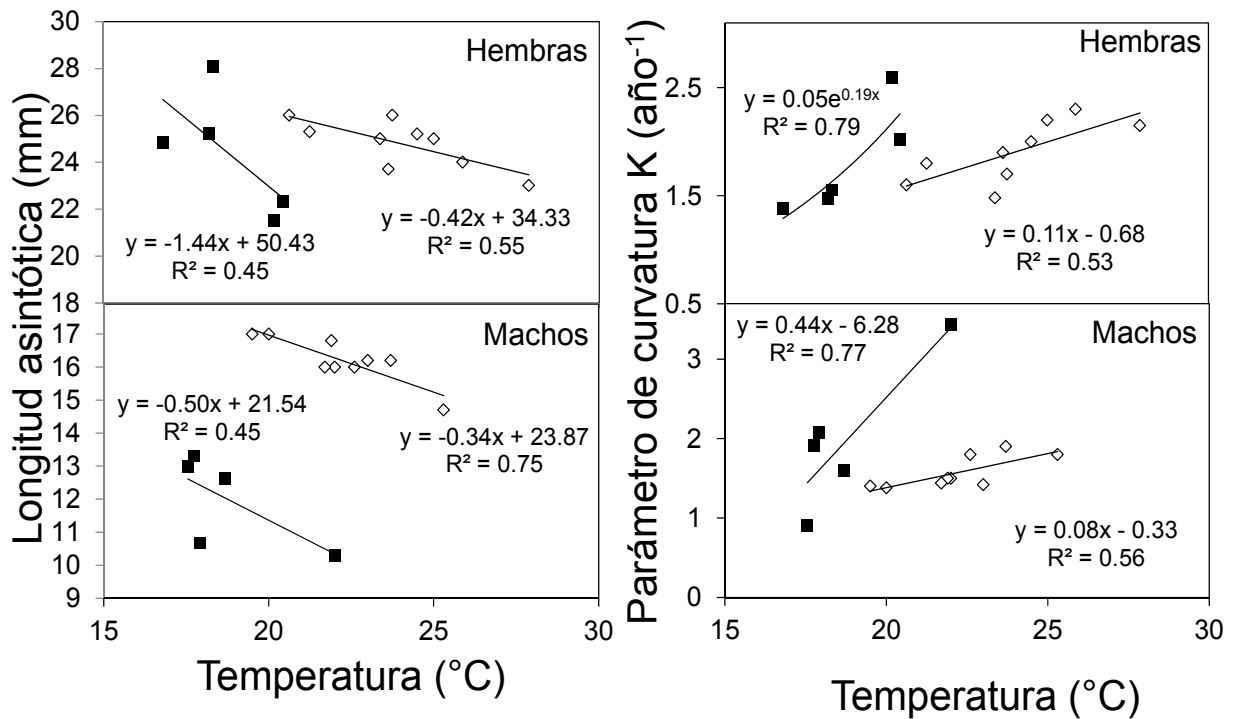


Figura 5.11. *Emerita brasiliensis*. Comparación de los resultados obtenidos en este estudio (■) y los reportados por Veloso & Cardoso (1999) en Praia da Fora, Rio de Janeiro, Brasil (◇).

En resumen, las variaciones de largo plazo en la abundancia, estructura poblacional y crecimiento individual de *Emerita brasiliensis* estuvieron influenciadas por variables ambientales, en particular la temperatura superficial del agua de mar y su anomalía correspondiente (SSTA). Esto fue válido tanto para la playa disipativa como para la reflectiva, aunque en este último caso la ausencia sistemática de componentes poblacionales, debido a su naturaleza de hábitat receptor o sumidero (ver Capítulo 3) impidió determinar algunos de sus parámetros poblacionales. Teniendo en cuenta el incremento sostenido de las SSTA en el largo plazo en la zona de estudio (Ortega et al. 2012), así como el origen tropical de la especie en cuestión, podría predecirse que dicha especie expanda su extremo sur de distribución pionero o colonizador (“leading edge” sensu Poloczanska et al. 2013; ver Capítulo. 6 para desarrollo del concepto) en el tiempo.

CAPÍTULO 6 - Discusión general y conclusiones

En esta Tesis se demostró la influencia conjunta de la morfodinámica, salinidad y variabilidad climática sobre poblaciones de *Emerita brasiliensis* en la costa uruguaya, a diferentes escalas de análisis (Fig. 6.1). Se aportó sustento para apoyar las hipótesis propuestas: 1) a macroescala espacial (< 400 km), *E. brasiliensis* respondió significativamente a los gradientes morfodinámico y estuarino de la zona de estudio; y 2) la variabilidad a largo plazo (15 años) observada en los patrones poblacionales del tatucito a mesoescala espacial (2 playas), respondió directamente a la morfodinámica y forzantes climáticos como la temperatura superficial del mar y el viento (Fig. 6.2).



Figura 6.1. Diagrama conceptual resumiendo los patrones observados en *Emerita brasiliensis* y su hábitat en la costa uruguaya, así como los procesos potenciales que podrían explicarlos a diferentes escalas espacio-temporales.

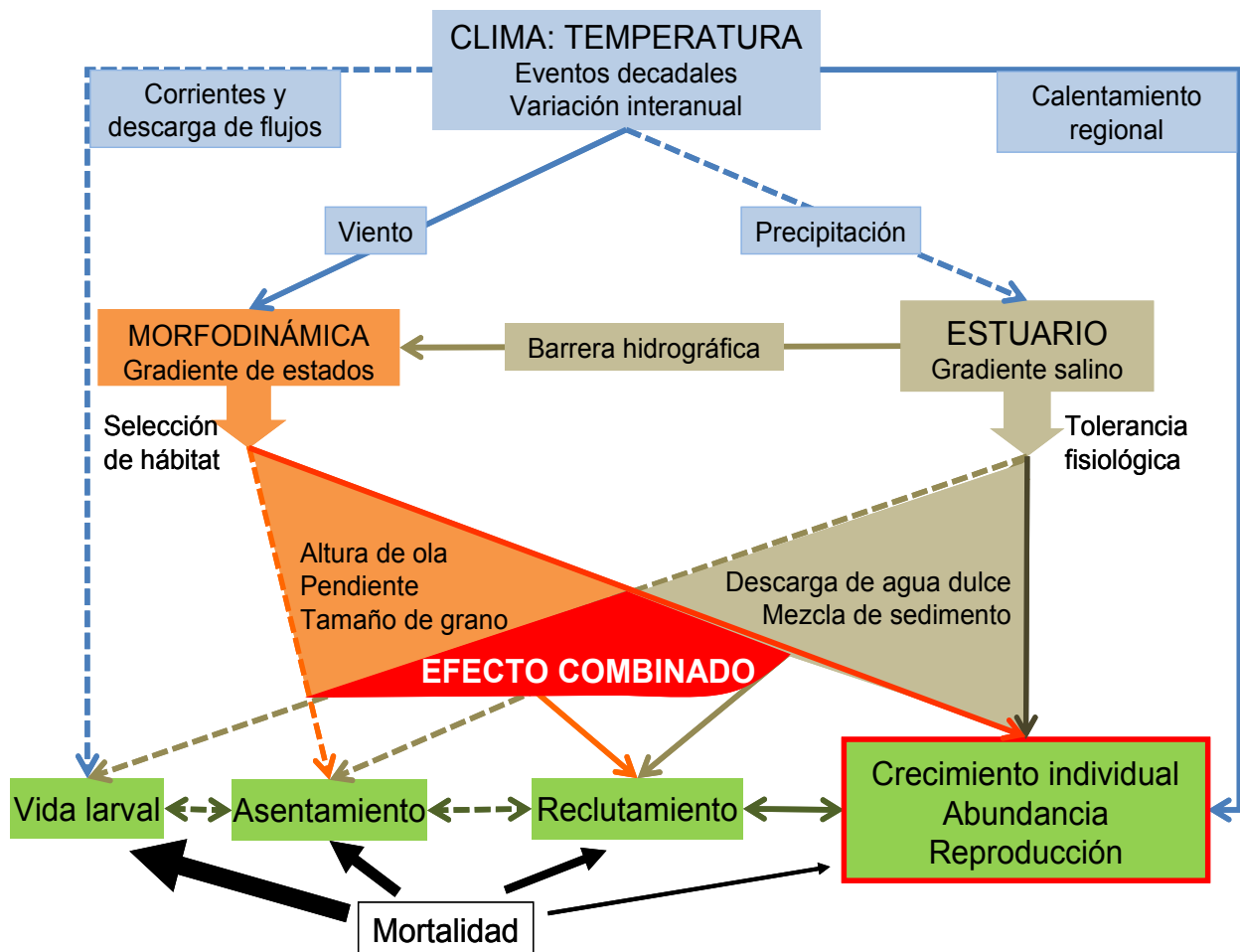


Figura 6.2. Esquema conceptual que muestra los principales factores y procesos que determinan la distribución y dinámica poblacional de *Emerita brasiliensis*. En líneas punteadas o negras se muestran forzantes y procesos no analizados en esta Tesis.

6.1 Macroescala espacial y mediano plazo

La caracterización de las playas uruguayas obtenida en esta Tesis permitió identificar, por su ubicación geográfica y estado morfodinámico predominante, a playas: 1) oceánicas disipativas y reflectivas; y 2) estuarinas (Río de la Plata) intermedias y reflectivas. Esta Tesis demostró que la combinación de los gradientes morfodinámico y estuarino tuvo efectos marcados en la explicación de patrones espaciales de la demografía y estructura poblacional del tatucito *Emerita brasiliensis* en playas arenosas de la costa uruguaya reafirmando la hipótesis de trabajo planteada inicialmente.

La salinidad y su variación han sido identificadas como factores críticos en los procesos fisiológicos y en la distribución espacio-temporal de los organismos (Kinne 1971, Davenport 1979, Navarro 1988, Irlandi et al. 1997). A nivel comunitario, Atrill (2002) para sistemas submareales, y Lercari & Defeo (2006) para playas arenosas en particular, distinguieron al rango de salinidad como fuerte modelador de la riqueza de especies. En este sentido, las playas del estuario (interno y externo) del Río de la Plata presentaron mayores rangos de salinidad, albergando poblaciones de *E. brasiliensis* menos duraderas y poco representadas (componentes poblacionales y estructura de tallas) que playas oceánicas, lo que confirma el efecto de la variabilidad en la salinidad en esta especie (Lercari & Defeo 1999, Fig. 6.1). A su vez, cambios concurrentes en variables sedimentológicas y clima de ola provocados por la descarga de caudales de agua dulce afectan también la macrofauna de playas arenosas (Defeo et al. 1986, McLachlan 1996, Lastra & McLachlan 1996, Lercari & Defeo 2006). En este sentido, la descarga del Río de la Plata tiene un efecto hidrodinámico, actuando como barrera que disminuye la altura y período de ola (Lercari et al. 2002, Lercari & Defeo 2006) y disminuyendo asimismo la calidad del hábitat para *E. brasiliensis*, lo que reafirma la influencia negativa de ambos factores combinados (salinidad y morfodinámica) en la ocurrencia y abundancia de este filtrador suspensívoro intermareal (Fig. 6.2).

De acuerdo con la teoría metapoblacional (Levins 1969) modificada para pesquerías (Caddy & Defeo 2003) y actualizada a playas arenosas (Defeo & McLachlan 2005), en esta Tesis se sugiere que las playas estuarinas y oceánicas reflectivas operan como hábitats “sumidero”, donde las poblaciones de *E. brasiliensis* están supeditadas a la deriva larval (y correspondiente flujo génico) desde playas oceánicas disipativas que actúan como hábitats “fuente” (ver Capítulo 3 y Fig. 6.1). Esta predicción debe ser evaluada por medio de: 1) estudios genéticos que analicen la metapoblación de *E. brasiliensis* en esta región; y 2) estudios de conectividad larval, que consideren la

dinámica de corrientes y flujos de agua dulce en la costa uruguaya, conjuntamente con variaciones locales en las condiciones físicas de las playas. Dichos factores afectarían al transporte larval, asentamiento y procesos de post-asentamiento de esta especie, que posee una larva planctónica con una duración de 2 a 3 meses, pasando por 5 a 8 estados de zoea (Otegui & Soares-Gomes 2007), previos al asentamiento en la playa. Este tipo de análisis complementarían el conocimiento del efecto del ambiente sobre organismos con desarrollo indirecto (e.g., moluscos, crustáceos decápodos) en playas arenosas. A gran escala (cientos de km), las corrientes oceanográficas y giros actúan directamente sobre la dirección total de la dispersión de larvas pelágicas (Caley et al. 1996), las cuales en general son vulnerables a corrientes y condiciones oceanográficas (e.g. Broitman et al. 2005). Diferencias en la dirección de corrientes, viento, energía de la ola pueden también influenciar sitio a sitio las diferencias en el reclutamiento (Bertness et al. 1996, Jonsson et al. 2004). Todos estos factores podrían explicar las variaciones en el suministro de larvas y en el reclutamiento de *E. brasiliensis* en particular y de las poblaciones que habitan playas arenosas en general (Pineda et al. 2010).

6.2 Mesoescala espacial y largo plazo

En esta Tesis se comprobó el aumento de la temperatura del mar, así como el aumento de la velocidad y frecuencia de los vientos del cuadrante Sur (i.e. en dirección a la costa) en la zona costera de Uruguay. Dichas variaciones influyeron en la morfodinámica de las playas, acentuándose las características reflectivas de Arachania y las disipativas de Barra del Chuy (ver Capítulo 4). En este contexto, se pudo constatar una mayor resiliencia frente a la variabilidad climática de la playa reflectiva respecto a la disipativa, lo cual coincide con otros estudios realizados en la región (e.g Alves & Pezzuto 2009). El tamaño de grano del sedimento de las playas estudiadas a largo plazo actuó como una variable perdurable (Valesini et al. 2010) ya que no mostró cambios frente a los

forzantes climáticos. Por contraposición, las variaciones a largo plazo en la pendiente, ancho de swash y de playa fueron importantes y podrían causar pérdida en la biodiversidad y cambios en la estructura del ecosistema. Estos cambios afectarían las poblaciones de *E. brasiliensis*, que mostraron una consistente relación directa con estas variables en la costa uruguaya (ver Capítulo 3).

Las variaciones climáticas decadales presentan ciclos (e.g. Chavez et al. 2003). Los eventos El Niño se relacionan con cambios en la circulación oceánica, y generan aumentos significativos de la temperatura del océano en las costas del Pacífico, así como variaciones en la concentración de oxígeno y del nivel del mar. También producen anomalías positivas de precipitación e inundaciones que afectan a las zonas costeras con agua dulce cargada de sedimentos (Thatje 2008). Estas variaciones climáticas y oceánicas tienen impacto sobre las precipitaciones en América del Sur, pudiendo afectar mayormente a las especies estuarinas, disminuyendo su reclutamiento debido a la dispersión y transporte de sus huevos y larvas a zonas no favorables para su sobrevivencia durante anomalías positivas de descarga fluvial (Acha et al. 2008) o cambios en la salinidad. En general, un aumento de 1°C de la temperatura global se asocia a un incremento del 4 % en la descarga de los ríos (FAO 2010). Análogamente, los eventos La Niña pueden causar efectos de variada magnitud en el ambiente y a diferentes niveles organizacionales (desde poblaciones hasta ecosistemas). En Uruguay, en los períodos 1988-1989 y 1999-2000 se registraron fuertes eventos La Niña (Baethgen & Giménez 2001) que provocaron registros mínimos de precipitación y mayor incidencia de la corriente de Brasil en la zona. En este contexto, en el verano de 2000 se observó una elevada abundancia del tatucito *Emerita brasiliensis* en playas oceánicas, así como la ocurrencia (por única vez en 2 años) de componentes de reclutamiento en playas intermedias del estuario interno y externo (ver Capítulo 3), reforzando así la hipótesis de deriva larval esporádica hacia hábitats sumidero.

El mayor efecto de la variabilidad climática a largo plazo se detectó en la playa disipativa, donde las poblaciones de *Emerita brasiliensis* mostraron mayor abundancia (total y por componente poblacional), crecimiento individual y una estructura de tallas polimodal y adecuadamente representada para todo el rango de tallas observado (Fig. 6.1). A su vez, la relación directa entre adultos y reclutas para ambas playas registrada en esta Tesis, reforzada por el aumento de la temperatura superficial del mar, sugiere que el ambiente físico tiene más influencia en estructurar las poblaciones de *E. brasiliensis* (Hipótesis Autoecológica), actuando tanto a nivel de pre-asentamiento (dinámica costera y clima de ola) como en los componentes ya residentes en la playa (cambios morfológicos, morfodinámica y vientos).

Los límites de los rangos biogeográficos se expanden y contraen en el tiempo (Brown et al. 1996, Davis & Shaw 2001, Gaston 2003), denotando la relevancia de estudios de dinámica poblacional y capacidad de migración (Gaston & Blackburn 2002). En rangos biogeográficos amplios, los límites están influenciados por múltiples variables aisladas o en interacción con otras, reflejando evolución temporal gradual del nicho (Brown & Gibson 1983, Pfenninger & Schwenk 2007). Así, el modelo de borde colonizador o pionero (“*leading edge*”) afirma que la expansión del área de distribución involucra una dispersión de “larga” distancia seguida por un crecimiento poblacional exponencial (Hewitt 1996). En el borde de posterior o de rezago (“*trailing edge*”) de distribución de las especies, el estrés y la perturbación pueden demandar tanta energía metabólica que el crecimiento y la reproducción estén limitadas (Hewitt 1996, Lescroel et al. 2009), haciendo a las poblaciones muchas veces más aisladas y transitorias, con mayor probabilidad de extinción (Carter & Prince 1981, Brown et al. 1996, Kark et al. 2004). Las variaciones de atributos poblacionales de *Emerita brasiliensis* registradas en esta Tesis sugieren que el aumento de temperatura podría ampliar la distribución de esta especie hacia el borde colonizador (sur), aunque esto estará condicionado a las variaciones locales en las

características físicas o ambientales (morfodinámica, flujos de agua dulce, etc.). En este contexto, es importante resaltar que se prevé un aumento de precipitaciones de hasta 20% en el Sureste de Sudamérica como resultado del incremento de la temperatura del agua de mar (IPCC 2013), lo que aumentaría los niveles de descarga los ríos Paraná y Uruguay afectando el gradiente estuarino del Río de la Plata (Ortega & Martínez 2007). Esto podría oficial como barrera biogeográfica potente que limitaría la expansión del rango geográfico del tatucito.

El origen biogeográfico de *Emerita brasiliensis* (con afinidad por las zonas tropicales y subtropicales) debe ser considerado a la hora de evaluar los posibles efectos de un aumento en la temperatura superficial del mar. En este contexto, el cambio climático podría afectar rasgos de su historia de vida no abordados en esta Tesis, tales como la fecundidad. Se ha observado una relación inversa entre la temperatura del agua y el tamaño de madurez en decápodos en general (e.g. Templeman 1936, Davis 1975, Annala et al. 1980) y en particular para *Emerita* spp, en este caso asociada a una reproducción continua durante el año en bajas latitudes (Dugan et al. 1991, Defeo & Cardoso 2002, 2004). En el contexto de “sustitución de tiempo por espacio” (Pickett 1989), potenciales incrementos de temperatura asociados con el cambio climático podrían aumentar la fecundidad y periodicidad reproductiva en playas uruguayas situadas en el extremo sur de la distribución de la especie.

Estudios a largo plazo como el realizado en esta Tesis son de vital importancia, ya que demuestran que años “malos” no capturados en estudios a corto plazo son importantes para la dinámica de poblaciones marginales (Sexton et al. 2009), así como estadíos de vida no examinados (Kellman 2004). En este sentido, el crecimiento y los componentes reproductivos han recibido mayor atención, mientras que relativamente pocos estudios examinan el reclutamiento o la sobrevivencia en las poblaciones marginales que pueden estar cerca de los límites de tolerancia ambiental y exhibiendo

mayor variabilidad temporal en algunos años. Desajustes entre las escalas temporales y espaciales de datos de temperatura y el clima local al que la especie responde, pueden provocar diferencias entre la respuesta esperada y observada (Poloczanska et al. 2013), que se deben muchas veces al pobre entendimiento de los mecanismos subyacentes (Parmesan et al. 2013).

6.3 Perspectivas

Atendiendo los resultados obtenidos en esta Tesis (Capítulos 3 y 5), se sugiere considerar la historia de vida y el modo de desarrollo de especies marinas en playas arenosas al evaluar los efectos potenciales de los gradientes morfodinámico y estuarino así como de las variaciones climáticas. Ciertas variables oceanográficas y producción primaria, que han mostrado predecir la estructura bentónica marina en otros tipos de costas (Belanger et al. 2012), podrían afectar la alimentación y el crecimiento de organismos suspensívoros como *Emerita brasiliensis*, vía tasas de flujo y concentración de alimento (Frechette 1989, Grizzle & Morin 1989). Esto a su vez contribuye a la variación específica local en el reclutamiento y densidad. La inclusión de estas variables en estudios poblacionales de especies con hábitos suspensívoros o filtradores con desarrollo indirecto y dependencia del flujo larval como *E. brasiliensis* en playas arenosas, ampliará el entendimiento de los procesos que regulan su permanencia en estos sistemas dinámicos.

En especies intermareales que viven en hábitats estresantes como las playas arenosas expuestas, cambios en factores ambientales que actúan simultáneamente a escalas espaciales macro (e.g. corrientes) o micro (e.g. combinación de temperatura, salinidad, humedad y oxígeno) constituyen fuentes de variabilidad (McLachlan 1983, Brown & McLachlan 1990) que podrían explicar variaciones en el asentamiento y reclutamiento a meso y macroescala (Defeo 1996, Defeo & McLachlan 2005). En este

contexto, teniendo en cuenta que estos ecosistemas marinos costeros son sistemas abiertos, es necesario profundizar en aquellos factores físicos y/o biológicos que afectan los estados larvales en la columna de agua, que podrían ser tanto o más importantes que los que las interacciones biológicas que afectan a adultos en escala local.

El potencial de dispersión dado por el modo de desarrollo de especies que habitan playas arenosas debe ser analizado en conjunto con la variabilidad física y oceanográfica que experimentan estos sistemas. En tal sentido, es necesario llevar a cabo estudios filogeográficos que consideren especies con diferentes ciclos de vida, incluyendo aquellas con desarrollo indirecto y larva planctónica y otras con desarrollo directo y menor potencial de dispersión, a efectos de entender cómo permanecen y diversifican genéticamente las especies en estos ecosistemas abiertos y dinámicos.

BIBLIOGRAFÍA GENERAL

- Acha EM, Mianzan H, Guerrero R, Carreto J, Giberto D, Montoya N, Carignan M (2008) An overview of physical and ecological processes in the Rio de la Plata Estuary. *Cont Shelf Res* 28: 1579-1588
- Aiello-Lammens ME, Chu-Agor, ML, Convertino M, Fischer RA, Linkov I, Akcakaya HR, (2011) The impact of sea-level rise on Snowy Plovers in Florida: integrating geomorphological, habitat, and metapopulation models. *Global Change Biol* 17: 3644-3654
- Alves S, Pezzuto PR (2009) Effect of cold fronts on the benthic macrofauna of exposed sandy beaches with contrasting morphodynamics. *Braz J Oceanogr* 57: 73-96
- AMO <http://www.esrl.noaa.gov/psd/data/climateindices/list/>
- Andre C, Rosenberg R (1991) Adult-larval interactions in the suspension-feeding bivalves *Cerastoderma edule* and *Mya arenaria*. *Mar Ecol Prog Ser* 71: 227-234
- Anfuso G, Benavente J, Del Río L, Gracia FJ (2007) An approximation to short - term evolution and sediment transport pathways along the littoral of Cadiz Bay (SW Spain). *Environ Geol* 56: 69-79
- Annala JH, McKoy JL, Booth JD, Pike RB (1980) Size at onset of sexual maturity in female *Jasus edwardsii* (Decapoda: Palinuridae) in New Zealand. *NZJ Mar Freshwater Res* 14: 217-227
- Ansell A (1983) The biology of the genus *Donax*. En: McLachlan A, Erasmus T (eds) *Sandy Beaches as Ecosystems*. The Hague, W. Junk, p 607-636
- Arntz WE, Brey T, Tarazona J, Robles A (1987) Changes in the structure of a shallow sandy-beach community in Peru during an El Niño event. *S Afr J Mar Sci* 5: 645-658
- Atrill M (2002) A testable linear model for diversity trends in estuaries. *J Anim Ecol* 71: 262-269
- Baethgen WE, Giménez A (2001) Applying Seasonal Climate Forecasts and Satellite Information for Improving Decisions in the Agricultural Sector: the 1999-2000 Drought in Uruguay. *Open Meeting of the Human Dimensions of Global Environmental Change Research Community*, 1- 17
- Baldo L, Dunning Hotopp JC, Jolley KA, Bordenstein SR, Biber SA, Choudhury, RR, Hayashi C, Maiden MC, Tettelin H, Werren JH (2006) Multilocus sequence typing system for the endosymbiont *Wolbachia pipientis*. *Appl Environ Microbiol* 72: 7098-7110
- Bally R (1981) The ecology of three sandy beaches on the west coast of South Africa. PhD dissertation, University of Cape Town, South Africa
- Barboza F, Gómez J, Lercari D, Defeo O (2012) Disentangling diversity patterns in sandy beaches along environmental gradients. *PLoS ONE* 7: e40468
- Barnard PL, Hubbard DM, Dugan JE (2012) Beach response dynamics of a littoral cell using a 17-year single-point time series of sand thickness. *Geomorphology* 139/140: 588-598
- Baumann H, Doherty O (2013) Decadal changes in the world's coastal latitudinal temperature gradients. *PLoS ONE* 8: e67596.
- Belanger CL, Jablonski D, Roy K, Berkeas SK, Kruga AZ, Valentine JW (2012) Global

- environmental predictors of benthic marine biogeographic structure. *P Natl Acad Sci* 109: 14046-14051
- Benedet L, Finkl CW, Klein AHF (2004) Morphodynamic classification of beaches on the Atlantic coast of Florida: geographical variability of beach types, beach safety, and coastal hazards. *J Coast Res (Spec Issue)* 39: 360-365
- 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
- Bertness MD, Gaines SD, Wahle RA (1996) Wind-driven settlement patterns in the acorn barnacle *Semibalanus balanoides* *Mar Ecol Prog Ser* 137: 103-110
- Beverton R, Holt S (1957) On the dynamics of exploited fish populations. U.K. Ministry of Agriculture and Fisheries, London, Fisheries Investigation Series II, 19: 533pp
- Bird E (2000) Coastal Geomorphology: An Introduction. John Wiley & Sons. Chichester, 436pp
- Bird E (2011) Changes on the Coastline of Port Phillip Bay. Victorian Government Department of Sustainability and Environment, 64pp
- Bischoff S (2005) Sudestadas. En: Barros V, Menéndez A, Nagy G (eds) El Cambio Climático en el Río de la Plata. Buenos Aires, UBA, pp 53-67
- Borzone CA, Souza JRB, Soares AG (1996) Morphodynamic influence of the structure of inter and subtidal macrofaunal communities of subtropical sandy beaches. *Rev Chil Hist Nat.* 69: 565-577
- Bossi J, Ortiz A (2011) Geología del Holoceno. En: García-Rodríguez F (ed) El Holoceno en la Zona Costera de Uruguay. Montevideo: Tradinco, pp 13-48
- Botsford LW (1986) Effects of environmental forcing on age structured populations: northern California Dungeness crab (*Cancer magister*) as an example. *Can J Fish Aquat Sci* 43: 3245-2352
- Brazeiro A (1999) Community patterns in sandy beaches of Chile: richness, composition, distribution and abundance of species. *Rev Chil Hist Nat* 72: 93-105
- Brazeiro A (2001) Relationship between species richness and morphodynamics in sandy beaches: what are the underlying factors? *Mar Ecol Prog Ser* 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. *J Mar Biol Ass UK* 85: 113-120
- 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
- Broitman BR, Blanchette CA, Gaines SD (2005) Recruitment of intertidal invertebrate and oceanographic variability at Santa Cruz Island, California. *Limnol Oceanogr* 50: 1473-1479
- Brown AC (1983) The ecophysiology of sandy beach animals - a partial review En: McLachlan A, Erasmus T (eds) Sandy Beaches as Ecosystems. The Hague, W. Junk 575-605pp
- Brown A (1996) Behavioural plasticity as a key factor in the survival and evolution of the macrofauna on exposed sandy beaches. *Rev Chil Hist Nat* 69: 469-474
- Brown A, McLachlan A (1990) Ecology of sandy shores. Elsevier, Amsterdam. 328pp
- Brown A, McLachlan A (2002) Sandy shore ecosystems and the threats facing them: some

- predictions for the year 2025. *Environ Conserv* 29: 62-77
- Brown A, Nordstorm K, McLachlan A, Jackson NL, Sherman DJ (2008) Sandy shores of the near future. En: Polunin NVC (ed) *Aquatic Ecosystems; Trends and Global Prospects*. New York: Cambridge University Press, pp 263-280
- Brown JH, Gibson AC (1983) *Biogeography*. CV Mosby Co., St. Louis Missouri, 643pp
- Brown JH, Stevens GC, Kaufman DM (1996) The geographic range: size, shape, boundaries, and internal structure. *Annu Rev Ecol Syst* 27: 597-623
- Brown LF, Fisher WL (1977) Seismic-stratigraphic interpretation of depositional systems: Examples from Brazilian rift and pull-apart basins. En: Payton CE (ed) *Seismic Stratigraphy-Applications to Hydrocarbon Exploration*, AAPG Memoir 26: 213-248
- Cabeçadas G, Nogueira M, Brogueira MJ (1999) Nutrient dynamics and productivity in three European estuaries. *Mar Pollut Bull* 38: 1092-1096
- Caddy J (1979) Some considerations underlying definitions of catchability and fishing effort in shellfish fisheries and their relevance for stock assessment purposes. *Fish Mar Serv* 1489: 22pp
- 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: 159pp
- Caley MJ, Carr MH, Hixon MA, Hughes TP, Jones GP, Menge BA (1996) Recruitment and the local dynamics of open marine populations. *Annu Rev Ecol Syst* 27: 477-498
- Calliari LJ, Tozzi HAM, Klein AHF (1998) Beach morphology and coastline erosion associated with storm surges in southern Brazil – Rio Grande to Chuí, RS. *An Acad Bras Ciênc* 70: 231-247
- Caputti N (1993) Aspects of Spawner-Recruit Relationships, with Particular Reference to Crustacean Stocks; a Review. *Aust J Mar Freshwater Res* 44: 589-607
- Caputti N, Brown RS (1993) The effect of environment on puerulus settlement of the western rock lobster (*Panulirus cygnus*) in Western Australia. *Fish Oceanogr* 2: 1-10
- Cardoso R, Veloso V (2003) Population dynamics and secondary production of the wedge clam *Donax hanleyanus* (Bivalvia: Donacidae) on a high-energy, subtropical beach of Brazil. *Mar Biol* 142: 153-162
- Carter RN, Prince SD (1981) Epidemic models used to explain biogeographical distribution limits. *Nature* 293: 644-45
- Celentano E (2005) Efecto de la morfodinámica en la abundancia e historia de vida del “tatucito” *Emerita brasiliensis* (Decapoda, Hippidae) en playas arenosas de Uruguay. Tesis de Maestría PEDECIBA – Universidad de la República, Uruguay. 40pp
- Celentano E, Defeo O (2006) Habitat harshness and morphodynamics: life history traits of the mole crab *Emerita brasiliensis* in Uruguayan sandy beaches. *Mar Biol* 149: 1453-1461
- Chambers DP, Merrifield MA Nerem RS (2012) Is there a 60-year oscillation in global mean sea level? *Geophys Res Lett* 39: L18607
- Chambers J, Hastie T (1992) *Statistical models in S*. Wadsworth & Brooks/Cole Advanced Books and Software, Pacific Grove, CA
- Chavez FP, Ryan J, Lluch-Cota SE, Ñiquen MN (2003) From Anchovies to Sardines and Back: Multidecadal Change in the Pacific Ocean. *Science* 299: 217-221
- Chockley BR, St. Mary CM, Osenberg CW (2008) Population sinks in the Upper Florida

- Keys: the importance of demographic variation in population dynamics of the marine shrimp *Stenopus hispidus*. *Mar Ecol Prog Ser* 360: 135-145
- Clarke A (2003) Costs and consequences of evolutionary temperature adaptation. *Trends Ecol Evol* 18: 573–581
- Codignotto JO, Dragani WC, Martin PB, Simionato CG, Medina RA, Alonso G, (2012) Wind-wave climate change and increasing erosion in the outer Río de la Plata, Argentina. *Cont Shelf Res* 38: 110-116
- Coe WR (1956) Fluctuations in populations of littoral marine invertebrates. *J Mar Res* 15: 212-232
- Collins M, Sinha B (2003) Predictability of decadal variations in the thermohaline circulation and climate. *Geophys Res Lett* 30: 1306
- Connell JH (1985) The consequences of variation in initial settlement vs. post-settlement mortality in rocky intertidal communities. *J Exp Mar Biol Ecol* 93: 11-45
- Connell JH, Hughes TP, Wallace CC (1997) A 30-year study of coral abundance, recruitment and disturbance at several sites in space and time. *Ecol Monogr* 67: 461-488
- 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. *Rev Chil Hist Nat* 76: 543-561
- D'Onofrio EE, Fiore ME, Pousa JL (2008) Changes in the regime of storm surges at Buenos Aires, Argentina. *J Coast Res* 24: 260-265
- Dahl E (1952) Some aspects of the ecology and zonation of the fauna on sandy beaches. *Oikos* 4: 1-27
- Davenport J (1979) The isolation response of mussels (*Mytilus edulis* L) exposed to falling sea water concentrations. *J Mar Biol Ass UK* 59: 123-132
- Davies J (1980) *Geographical Variation in Coastal Development*. Londres & New York: Longman. 224pp
- Davies MB, Shaw RG (2001) Range shifts and adaptive responses to quaternary climate change. *Science* 292: 673-679
- Davis E (1975) Minimum size of mature spiny lobsters, *Panulirus argus* at Dry Tortugas, Florida. *Trans Am Fish Soc* 104: 675-676
- Davis Jr. RA, Hayes MO (1984) What is a wave dominated coast? *Mar Geol* 60: 313-329
- Dawson TP, Jackson ST, House JI, Prentice IC, Mace GM (2011) Beyond predictions: biodiversity conservation in a changing climate. *Science* 332: 53-58
- Day JW, Hall CA, Kemp WM, Yañez-Arancibia A (1989) *Estuarine Ecology*. Wiley & Sons, New York, 558pp.
- 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). *J Sea Res* 47: 85-95
- 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. *Disertación Doctoral*, Cinvestav – IPN Unidad Mérida, México, 308pp
- Defeo O (1996) Recruitment variability in sandy beach macroinfauna: much to learn yet. *Rev Chil Hist Nat* 69: 615-630

- Defeo O (1998) Testing hypotheses on recruitment, growth and mortality in exploited bivalves: an experimental perspective. *Can Spec Publ Fish Aquat Sci* 125: 257-264
- Defeo O (2003) Marine invertebrate fisheries in sandy beaches: an overview. *J Coast Res* 35: 56-65
- 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. *Mar Ecol Prog Ser* 123: 73-82
- 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. *Mar Ecol Prog Ser* 239: 169-179
- Defeo O, Martínez, G (2003) The habitat harshness hypothesis revisited: life history of the isopod *Excirrolana brasiliensis* in sandy beaches with contrasting morphodynamics. *J Mar Biol Ass UK* 83: 331-340
- Defeo O, Cardoso R (2004) Latitudinal patterns in abundance and life-history traits of the mole crab *Emerita brasiliensis* on South American sandy beaches. *Divers Distrib* 10: 89-98
- 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, McLachlan A (2011) Coupling between macrofauna community structure and beach type: a deconstructive meta-analysis. *Mar Ecol Prog Ser* 433: 29-41
- Defeo O, McLachlan A (2013) Global patterns in sandy beach macrofauna: Species richness, abundance, biomass and body size. *Geomorphology* 199: 106-114
- Defeo O, Layerle C, Masello A (1986) Spatial and temporal structure of the yellow clam *Mesodesma mactroides* (Deshayes, 1854) in Uruguay. *Medio Ambiente (Chile)* 8: 48-57
- Defeo O, Jaramillo E, Lyonnet A (1992) Community structure and intertidal zonation of the macroinfauna on 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, Lercari D, Gómez J (2003) The role of morphodynamics in structuring sandy beach populations and communities: what should be expected? *J Coast Res (Spec Issue)* 35: 352-362
- Defeo O, McLachlan A, Schoeman DS, Schlacher T, Dugan J, Jones A, Lastra M, Scapini F (2009) Threats to sandy beach ecosystems: a review. *Estuar Coast Shelf Sci* 81: 1-12
- Degraer S, Volckaert A, Vincx M (2003) Macrobenthic zonation patterns along a morphodynamical continuum of macrotidal, low bar/rip and ultradissipative sandy beaches. *Estuar Coast Shelf Sci* 56: 459-468
- Delgado E, Defeo O (2006) A complex sexual cycle in Sandy beaches: the reproductive

- strategy of *Emerita brasiliensis* (Decapoda: Anomura). J Mar Biol Assoc UK 86: 361-368
- Delgado E, Defeo O (2008) Reproductive plasticity in mole crabs, *Emerita brasiliensis*, in sandy beaches with contrasting morphodynamics. Mar Biol 153: 1065-1074
- Dethier MN, Schoch GC (2005) The consequences of scale: Assessing the distribution of benthic populations in a complex estuarine fjord. Estuar Coast Shelf Sci 62: 253-270
- Diaz A, Studzinski CD, Mechoso CR (1998) Relationships between precipitation anomalies in Uruguay and Southern Brazil and sea surface temperature in the Pacific and Atlantic oceans. J Climate 11: 251-271
- Diehl J, Toonen R, Botsford L (2007) Spatial variability of recruitment in the sand crab *Emerita analoga* throughout California in relation to wind-driven currents. Mar Ecol Prog Ser 350: 1-17
- Doherty P, Fowler T (1994) An empirical test of recruitment limitation in a coral reef fish. Science 263: 935-939
- Donn JE (1987) Longshore distribution of *Donax serra* in two log spiral bays in the Eastern Cape, South Africa. Mar Ecol Prog Ser 35: 217-222
- Dugan JE, McLachlan A (1999) An assessment of longshore movement in *Donax serra* Röding (Bivalvia: Donacidae) on an exposed sandy beach. J Exp Mar Biol Ecol 234:111-124
- Dugan JE, Wenner AM, Hubbard DM (1991) Geographic variation in the reproductive biology of the sand crab, *Emerita analoga* (Stimpson) on the California coast. J Exp Mar Biol Ecol 150: 63-81
- Dugan JE, Hubbard DM, Wenner AM (1994) Geographic variation in life history of the sand crab, *Emerita analoga* (Stimpson) on the California coast: relationships to environmental variables. J Exp Mar Biol Ecol 181: 255-278
- Dugan JE, Defeo O, Jaramillo E, Jones AR, Lastra M, Nel R, Peterson CH, Scapini F, Schlacher T, Schoeman DS (2010) Ocean beaches under assault of climate change. Science 329: 1146
- Eckman J (1983) Hydrodynamic processes affecting benthic recruitment. Limnol Oceanogr 28: 241-257
- Efford I (1976) Distribution of the sand crab in the genus *Emerita* (Decapoda, Hippidae). Crustaceana 30: 169-183
- Eggleston DB, Armstrong DA, (1995) Pre- and post-settlement determinants of estuarine Dungeness crab recruitment. Ecol Monogr 65: 193-216
- Elkin C, Marshall DJ (2007) Desperate larvae: influence of deferred costs and habitat requirements on habitat selection. Mar Ecol Prog Ser 335: 143-153
- Emery KO (1961) A simple method of measuring beach profiles. Limnol Oceanogr 6: 90-93
- Escobar G, Vargas W, Bischoff S (2004) Wind tides in the Río de la Plata estuary: meteorological conditions. Int J Climatol 24: 1159-1169
- Esteves LS, Finkl CW (1998) The problem of critically eroded areas (CEA): An evaluation of Florida beaches. J Coast Res (Spec Issue) 26: 11-18
- Fairweather PG (1988) Predation creates haloes of bare space among prey on rocky shores in New South Wales. Aust J Ecology 13: 401-409
- Fiedler P (2002) Environmental change in the eastern tropical Pacific Ocean: review of

- ENSO and decadal variability. *Mar Ecol Prog Ser* 244: 265-283
- Finkl CW (1993) Pre-emptive strategies for enhanced sand bypassing and beach replenishment activities: A geological perspective. En: Mehta A (ed) Conference on Beach-Inlet Interactions (Jacksonville, Florida 1992). *J Coast Res (Spec Issue)* 18: 59-89
- Finkl CW, Krupa S (2003) Environmental impacts of coastal-plain activities on sandy beach systems: Hazards, perception and mitigation. *J Coast Res* 35: 132-150
- Fiori S (2002) Ecología de las poblaciones de almeja amarilla (*Mesodesma mactroides*) en el extremo austral de distribución de la especie. Tesis de doctorado, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Argentina, 138p.
- 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
- Fiori S, Vidal-Martínez VM, Simá-Álvarez R, Rodríguez-Canul R, Aguirre-Macedo ML, Defeo O (2004) Field and laboratory observations of the mass mortality of the yellow clam *Mesodesma mactroides* in South America: the case of Isla del Jabalí, Argentina. *J Shellfish Res* 23: 451-455
- Fogarty MJ (1993) Recruitment in randomly varying environments. *ICES J. Mar. Sci.* 50: 247-260
- Folk R (1980) Petrology of Sedimentary Rocks. Austin, Texas: Hemphill, 148p.
- Fréchette M (1989) Effet de l'orientation au courant sur la croissance du pétoncle géant, *Placopecten magellanicus* (Gmelin). *Nat. Can.* 116:79-85
- Gaines S, Brown S, Roughgarden J (1985) Spatial variation in larval concentrations as a cause of spatial variation in settlement for the barnacle, *Balanus glandula*. *Oecologia* 67: 267-272
- Gaston KJ (2003) The Structure and Dynamics of Geographic Ranges. Oxford University Press, 266pp
- Gaston KJ, Blackburn TM (2002) Large-scale dynamics in colonization and extinction for breeding birds in Britain. *J Anim Ecol* 71: 390-399
- Gayanilo F, Pauly D (1997) FAO-ICLARM stock assessment tools. Reference Manual. FAO Computerized Information Series (Fisheries) N° 8. Rome.
- Gibbs RJ, Mathews MD, Link DA (1971) The relationship between sphere size and settling velocity. *J Sediment Petrol* 44: 7-18
- Goldenberg S, Landsea C, Nuñez A, Gray YW (2001) The recent increase in Atlantic hurricane activity: Causes and implications. *Science* 293: 474-479
- Gómez J, Defeo O (1999) Life history of the sandhopper *Pseudorchestoidea brasiliensis* (Amphipoda) in sandy beaches with contrasting morphodynamics. *Mar Ecol Prog Ser* 182: 209-220
- Gómez J, Barboza F, Defeo O (2013) Environmental drivers defining linkages among life-history traits: mechanistic insights from a semiterrestrial amphipod subjected to macroscale gradients. *Ecol Evol* 3: 3918-3924
- Gornitz V (1995) Sea-level rise: A review of recent past and near-future trends. *Earth Surf Process Landf* 20: 7-20
- Goso Aguilar C, Mesa V, Alvez M (2011) Sinopsis geológico-ambiental de la costa platense y atlántica de Uruguay. En: Marcomini S, López R (eds), Problemática

Costera en Provincia de Buenos Aires, Uruguay y Río Grande del Sur. Buenos Aires.
Croquis: 59-76

- Grimm A (2011) Interannual climate variability in South America: impacts on seasonal precipitation, extreme events, and possible effects of climate change. *Stoch Environ Res Risk Assess* 25: 537-554
- Grizzle RE, Morin PJ (1989) Effect of tidal currents, seston, and bottom sediments on growth of *Mercenaria mercenaria*: results of a field experiment. *Mar. Biol.* 102: 85-93
- Guisan A, Thuiller W (2005) Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecol Lett* 8: 993-1009
- Haldane JBS (1956) The relation between density regulation and natural selection. *Proc Roy Soc Lond (B)* 145: 305-308
- Hancock DA (1973) The relationship between stock and recruitment in exploited invertebrates. *Rapp P-V Reun Cons Int Explor Mer* 164: 113-131
- Harvey A (1993) Larval settlement and metamorphosis in the sand crab *Emerita talpoida* (Crustacea: Decapoda: Anomura). *Mar Biol* 117: 575-581
- Hastie T, Tibshirani R (1990) Generalized additive models. Chapman & Hall, London 352p
- Haye PA, Tam YK, Kornfield I (2002) Molecular phylogenetics of mole crabs (Hippidae: Emerita). *J Crust Biol* 22: 903-915
- Herrmann M (2009) Population dynamics of the surf clams *Donax hanleyanus* and *Mesodesma mactroides* from open-Atlantic beaches off Argentina. *Rep Pol Mar Res* 585: 235 p
- Herrmann M, Lepore ML, Laudien J, Arntz WE, Penchaszadeh PE (2009) Growth estimations of the Argentinean wedge clam *Donax hanleyanus*: A comparison between length-frequency distribution and size-increment analysis. *J Exp Mar Biol Ecol* 379: 8-15
- Hewitt GM (1996) Some genetic consequences of ice ages, and their role, in divergence and speciation. *Biol J Linnean Soc* 58: 247-276
- Hilborn R, Walters CJ (1992) Quantitative fisheries stock assessment: Choice, dynamics and uncertainty. *Rev Fish Biol Fisher* 2: 177-178
- Houston JR, Dean RG (2012) Comparisons at tide-gauge locations of glacial isostatic adjustment predictions with global positioning system measurements. *J Coast Res* 28: 739-744
- Hughes TP (1990) Recruitment limitation, mortality, and population regulation in open systems: a case study. *Ecology* 71: 12-20
- Hughes TP, Tanner JE (2000) Recruitment failure, life histories, and long-term decline of Caribbean corals. *Ecology* 81: 2250- 2264
- Incera M, Cividanes SP, López J, Costas R (2003) Role of hydrodynamic conditions on quantity and biochemical composition of sediment organic matter in sandy intertidal sediments (NW Atlantic coast, Iberian Peninsula). *Hydrobiologia* 497: 39-51
- Ingram BL, Lin JC (2002) Geochemical tracers of sediment sources to San Francisco Bay. *Geology* 30: 575-578
- IPCC (2007) Climate Change En: Pachauri RK, Reisinger A (eds) Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change Core Writing Team. Geneva, Switzerland, 104p
- IPCC 2013 Climate Change. The Physical Science Basis Working Group I Contribution to

the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Summary for Policymakers. 27pp

IRI/LDEO XXX Climate Data Library. URL: <http://iridl.ldeo.columbia.edu/expert/SOURCES/NOAA.NCEP-CAR/CDAS-1>

Irlandi E, Maciá S, Serafy JE (1997) Salinity reduction from freshwater canal discharge: effects on mortality and feeding of an urchin (*Lytechinus variegatus*) and a gastropod (*Lithopoma tectum*). Bull Mar Sci 61: 869-879

Izzo P, Milessi AC, Ortega L, Segura AM (2010) First record of *Aluterus scriptus* Monacanthidae) in Mar del Plata, Argentina. Mar Biodivers Rec 3: e40

Jackson NL, Nordstrom KF (1992) Site-specific controls on wind and wave processes and beach mobility on estuarine beaches. J Coast Res 8: 88-98

Jaramillo E, McLachlan A (1993) Community and population responses of the macroinfauna to physical factors over a range of exposed sandy beaches in south-central Chile. Estuar Coast Shelf Sci 37: 615-624

Jaramillo E, Dugan JE, Hubbard DM, Melnick D, Manzano M, Duarte C, Campos C, Sanchez R (2012) Ecological Implications of Extreme Events: Footprints of the 2010 Earthquake along the Chilean Coast. PLoS ONE 7: e35348

Jonsson PR, Berntsson KM, Larsson AI (2004) Linking larval supply to recruitment: flow-mediated control of initial adhesion of barnacle larvae. Ecology 85: 2850-2859

Kalnay EM, Kanamitsu R, Kistler W, Collins D, Deaven L, Gandin M, Iredell S, Saha G, White J, Woollen Y, Zhu M, Chelliah W, Ebisuzaki W, Higgins J, Janowiak KC, Mo C, Ropelewski J, Wang A, Leetmaa R, Reynolds RJ, Dennis J (1996) The NCEP/NCAR 40-Year Reanalysis Project. B Am Meteorol Soc 77: 437-471

Kark S, Lens L, Van Dongen S, Schmidt E (2004) Asymmetry patterns across the distribution range: Does the species matter? Biol J Linnean Soc 81: 313-324

Karlson RH, Levitan DR (1990) Recruitment limitation in open populations of *Diadema antillarum*: an evaluation. Oecologia 82: 40-44

Kellman M (2004) Sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.) establishment in boreal forest: results of a transplantation experiment. J. Biogeogr. 31: 1515-1522

Keough MJ, Downes BJ (1982) Recruitment of marine invertebrates: the role of active larval choices and early mortality. Oecologia 54: 348-352

Kinne O (1971) Salinity. En: Kinne O (ed) Marine Ecology. Wiley-Interscience, New York, pp 683-995

Klein AHF, Menezes JT (2001) Beach morphodynamics and profile sequence for a headland bay coast. J Coast Res 17: 812-835

Knudsen MF, Seidenkrantz MS, Jacobsen BH, Kuijpers A (2011) Tracking the Atlantic Multidecadal Oscillation through the last 8.000 years. *Nature communications* 2: 178

Komar PD (1998) Beach Processes and Sedimentation. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ, 544 pp

Larson M, Kraus NC (1995) Prediction of cross-shore sediment transport at different spatial and temporal scales. Mar Geol 126: 111-127

Lastra M, McLachlan A (1996) Spatial and temporal variations in recruitment of *Donax serra* Röding (Bivalvia: Donacidae) on an exposed sandy beach of South Africa. Rev Chil Hist Nat 69: 631-639

Laudien J, Brey T, Arntz WE (2003) Population structure, growth and production of the surf

- clam *Donax serra* (Bivalvia, Donacidae) on two Namibian sandy beaches. *Estuar Coast Shelf Sci* 58S: 105-115
- Lercari D, Defeo O (1999) Effects of freshwater discharge in sandy beach populations: the mole crab *Emerita brasiliensis* in Uruguay. *Estuar Coast Shelf Sci* 49: 457-468
- Lercari D, Defeo O (2003) Variation of a sandy beach macrobenthic community along a human-induced environmental gradient. *Estuar Coast Shelf Sci* 58S: 17-24
- Lercari D, Defeo O (2006) Large-scale diversity and abundance trends in sandy beach macrofauna along full gradients of salinity and morphodynamics. *Estuar Coast Shelf Sci* 68: 27-35
- Lercari D, Defeo O, Celentano E (2002) Consequences of a freshwater canal discharge on the benthic community and its habitat on an exposed sandy beach. *Mar Pollut Bull* 44: 1397-1404
- Lescroël A, Dugger KM, Ballard G, Ainley DG (2009) Effects of individual quality, reproductive success and environmental variability on survival of a long-lived seabird. *J Anim Ecol* 78: 798-806
- Levins R (1969) Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bull Entomol Soc Am* 15: 237-240
- Lewin R (1986) Supply-side ecology. *Science* 234: 25–27
- Lima M, Brazeiro A, Defeo O (2000) Population dynamics of the yellow clam *Mesodesma mactroides*: recruitment variability, density-dependence and stochastic processes. *Mar Ecol Prog Ser* 207: 97-108
- Lock K, Mess J, Vinerown M, Goethals PL (2011) Did global warming and alien invasions affect surf zone hyperbenthic communities on sandy beaches in Belgium? *Hydrobiologia* 664: 173-181
- Loosanoff VL (1966) Time and intensity of setting of the oyster, *Crassostrea virginica*, in Long Island Sound. *Biol Bull* 130: 211–227
- Lopes JF, Silva C (2006) Temporal and spatial distribution dissolved oxygen in the Ria de Aveiro lagoon. *Ecol Model* 197: 67-88
- MacArthur RH (1984) *Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species*. New York: Harper & Row. Princeton University Press, 269pp
- Masselink G, Kroon A (2006) Sandy beaches - description. En: *Encyclopedia of Life Support Systems*. EOLSS.
- McArdle S, McLachlan A (1991) Dynamics of the swash zone and effluent line on sandy beaches. *Mar Ecol Prog Ser* 76: 91-99
- McArdle S, McLachlan A (1992) Sandy beach ecology: swash features relevant to the macrofauna. *J Coast Res* 8: 398-407
- McCabe GJ, Palecki MA, Betancourt JL (2004) Pacific and Atlantic Ocean influences on multidecadal drought frequency in the United States. *P Natl Acad Sci* 101: 4136-414
- McEdward LR (1995) *Ecology of Marine Invertebrate Larvae*, CRC Press LLC Boca Raton, Florida, 464pp
- McLachlan A (1983) Sandy beach ecology – a review. En: McLachlan A, Erasmus T (eds) *Sandy Beaches as Ecosystems*. The Hague, W. Junk, pp 321-380
- McLachlan A (1988) Behavioral adaptations of sandy beach organisms: an ecological perspective. En: Chelazzi G, Vannini M (eds) *Behavioral Adaptation to Intertidal Life*. Plenum, New York, pp 449-475

- McLachlan A (1990) Dissipative beaches and macrofauna communities on exposed intertidal sands. *J Coast Res* 6: 57-71
- McLachlan A (1996) Physical factors in benthic ecology: effects of changing sand particle size on beach fauna. *Mar Ecol Prog Ser* 131: 205-217
- McLachlan A, Hesp D (1984) Faunal response to morphology and water circulation of a sandy beach with cusp. *Mar Ecol Prog Ser* 19:133-144
- McLachlan A, Dorvlo A (2005) Global patterns in sandy beach macrobenthic communities. *J Coast Res* 21: 674-681
- McLachlan A, Brown AC (2006) *The ecology of sandy shores*. Burlington, MA, USA: Academic Press, 373pp
- McLachlan A, Jaramillo E, Donn T, Wessels F (1993) Sandy 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
- Méndez S (1995) Bivalve mortality on southwest Atlantic shores. *Harmful Algae News* 10/11: 1-12
- Menge BA (1991) Relative importance of recruitment and other causes of variation in rocky intertidal community structure. *J Exp Mar Biol Ecol* 146: 69-100
- Menge BA (2000) Top-down and bottom-up community regulation in marine rocky intertidal habitats. *J Exp Mar Biol Ecol* 250: 257-289
- Myers RA (2001) Stock and recruitment: generalizations about maximum reproductive rate, density dependence, and variability using meta-analytic approaches. *ICES Journal of Marine Science* 58: 937-951
- Mikkelsen PS (1981) A comparison of two Florida populations of the coquina clam, *Donax variabilis* Say, 1822. (Bivalvia: Donacidae). I. Intertidal density, distribution and migration. *Veliger* 23: 230-239
- Miller-Rushing A, Høye T, Inouye D, Post E (2010) The effects of phenological mismatches on demography. *Phil Trans R Soc B, Biol Sci* 365: 3177
- Møller AP, Rubolini D, Lehikoinen E (2008) Populations of migratory bird species that did not show a phenological response to climate change are declining. *P Natl Acad Sci* 105: 16195-16200
- Monroe JS, Wicander R (2005) *Physical Geology: Exploring the Earth*. Belmont, Thomson Brooks/Cole, 644p
- Montgomery DC, Peck EA (1992) *Introduction to Linear Regression Analysis*. John Wiley & Sons, New York, 812pp
- MTOP – PNUD - UNESCO (1980) *Conservación y mejora de playas-URU 73.700*. 593 pp. + 4 apéndices. UNESCO, Montevideo
- Munilla T, San Vicente C (2005) Suprabenthic biodiversity of Catalan beaches (NW Mediterranean). *Acta Oecol* 27: 81-91
- Murray-Jones S, Ayre D (1997) High levels of gene flow in the surf bivalve *Donax deltoides* (Bivalvia: Donacidae) on the east coast of Australia. *Mar Biol* 128: 83-89
- Myers RA (1998) When do environment-recruitment correlations work? *Rev Fish Biol Fisher* 8: 285-305
- Myers RA (2001) Stock and recruitment: Generalizations about maximum reproductive rate, density dependence, and variability using meta-analytic approaches. *ICES J Mar*

Sci 58: 937-951

- Nagy GJ, Gómez-Erache M, López CH, Perdomo AC (2002) Distribution patterns of nutrients and symptoms of eutrophication in the Río de la Plata estuarine system. *Hydrobiologia* 475/476: 125-139
- National Oceanic and Atmospheric Organization. URL: <http://www.esrl.noaa.gov/psd/data/correlation/amon.us.data>
- Navarro JM (1988) The effects of salinity on the physiological ecology of *Choromytilus chorus* (Molina, 1782) (Bivalvia: Mytilidae). *J Exp Mar Biol Ecol* 122: 19-33
- Needle CL (2002) Recruitment models: diagnosis and prognosis. *Rev Fish Biol Fisher* 11: 95-111
- Nelson WG (1989) An overview of the effects of beach nourishment on the sand beach fauna. En: Tait LS (ed) *Beach Preservation Technology '88: Problems and Advances in Beach Nourishment*. Florida Shore and Beach Preservation Association, Tallahassee, Florida, pp 295–310
- Nicholls RJ, Cazenave A (2010) Sea-level rise and its impact on coastal zones. *Science* 328: 1517-1520
- Nitsche FO, Ryan WBF, Carbotte SM, Bell RE, Slagle A, Bertinado C, Flood R, Kenna T, McHugh C (2007) Regional patterns and local variations of sediment distribution in the Hudson River Estuary. *Estuar Coast Shelf Sci* 71: 259-277
- Nordstrom KF (1992) *Estuarine beaches: an introduction to the physical and human factors affecting use and management of beaches in estuaries, lagoons, bays and fjords*. Elsevier, London 225 pp
- Nordstrom KF (2000) *Beaches and Dunes on Developed Coasts*. Cambridge: Cambridge University Press, UK, 338pp
- Nordstrom KF, Jackson NL (2012) Physical processes and landforms on beaches in short fetch environments in estuaries, small lakes and reservoirs: A review. *Earth-Science Rev* 111: 232-247
- Odebrecht C, Rörig L, Garcia VT, Abreu PC (1995) Shellfish mortality and a red tide event in southern Brazil. En: Lassus P, Arzul G, Erard E, Gentien P, Marcaillou C (eds) *Harmful Marine Algal Blooms. Technique et Documentation*, Lavoisier, Intercept Ltd, Paris, pp 213–218
- Orensanz J (1986) Size, Environment, and density: regulation of a scallop stock and its management implications. En: Jamieson G, Bourne N (eds) *North Pacific Workshop on Stock Assessment and Management of Invertebrates*. *Can Spec Publ Fish Aquat Sci* 92: 195-227
- Orensanz J, Jamieson G (1998) The assessment and management of spatially structured stocks: an overview of the North Pacific Symposium on Invertebrate Stock Assessment and Management. En: Jamieson G, Bourne, N (eds) *Proceedings of the North Pacific Symposium on Invertebrate Stock Assessment and Management*. *Can Spec Publ Fish Aquat Sci* 125: 441-459
- Ortega L, Martínez A (2007) Multiannual and seasonal variability of water masses and fronts over the Uruguayan shelf. *J Coast Res* 23: 618-629
- Ortega L, Castilla JC, Espino M, Yamashiro C, Defeo O (2012) Effects of fishing, market price, and climate on two South American clam species. *Mar Ecol Prog Ser* 469: 71-85
- Otegui ACP, Soares-Gomes A (2007) Desenvolvimento 'in vitro' de larvas e juvenis de

- Emerita brasiliensis* Schmitt (Crustacea, Decapoda, Hippidae) sob diferentes condições de temperatura, salinidade e regime alimentar. Rev Brasil Zool 24: 277-282
- Parmesan C (2007) Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming. Glob Change Biol 13: 1860-1872
- Parmesan C, Burrows MT, Duarte CM, Poloczanska ES, Richardson AJ, Schoeman DS, Singer MC. (2013) Beyond climate change attribution in conservation and ecological research. Ecol Lett 1: 58-71
- Pascual M, Caswell H (1991) The dynamics of a size-classified benthic population with reproductive subsidy. Theor Popul Biol 39: 129-147
- Pauly D (1980) On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. J Cons CIEM 39: 175-192
- Pauly D, Gaschutz G (1979) A simple method for fitting growth curve data, with a program for pocket calculators. International Council for the exploration of the Sea. Demersal Fish Committee: 26pp
- Pauly D, Munro J (1984) Once more on growth comparison and invertebrates. Fishbyte 2(1): 21
- Pavesi L, Tiedemann R, De Matthaeis E, Ketmaier V (2013) Genetic connectivity between land and sea: The case of the beach flea *Orchestia montagui* (Crustacea, Amphipoda, Talitridae) in the Mediterranean Sea. Front Zool 10: 21
- Pearce AF, Phillips BF 1994. Oceanic processes, puerulus settlement and recruitment of the western rock lobster *Panulirus cygnus*. En: Sammarco PW, Heron ML (eds) The Biophysics of Marine Larval Dispersal, American Geophysical Union, Washington, DC, pp 279–306
- Peluffo E (2006) Estructura poblacional y reproducción del tatucito *Emerita brasiliensis* (Decapoda: Hippidae) en playas de Cabo Polonio (Rocha, Uruguay). En: Menafrá R, Rodríguez-Gallego L, Scarabino F, Conde D (eds) Bases para la Conservación y el Manejo de la Costa Uruguaya. Vida Silvestre Uruguay, Montevideo: pp 515-521
- Penn JW, Hall NG, Caputi N (1989) Resource assessment and management perspectives of the penaeid prawn fisheries of western Australia. En: Jamieson GS, Bourne N (eds) North Pacific Workshop on Stock Assessment and Management of Invertebrates. Can Spec Publ Fish Aquat Sci 92: 115-140
- Peters DPC, Groffman PM, Nadelhoffer KJ (2008) Living in an increasingly connected world: a framework for continental-scale environmental science. Front Ecol Environ 6: 229-237
- Peterson C (1977) Competitive organization of the soft-bottom macrobenthic communities of southern California lagoons. Mar Biol 43: 343-359
- Peterson C (1982) The importance of predation and intraspecific competition in the population biology of two in faunal suspension-feeding bivalves, *Protothaca staminea* and *Chione undatella*. Ecol Monogr 52: 437-475
- Peterson CH, Hickerson DHM, Grissom-Johnson G (2000) Short-term consequences of nourishment and bulldozing on the dominant large invertebrates of a sandy beach. J Coast Res 16: 368-378
- Petracco M, Cardoso RS, Corbisier TN, Turra A (2012) Brazilian sandy beach macrofauna production: a review. Braz J Oceanogr 60: 473-484
- Petratits PS (1987) Immobilization of the predatory gastropod, *Nucella lapillus*, by its prey,

Mytilus edulis. Biol Bull 172: 307-314

- Pfenninger M, Schwenk K (2007) Cryptic animal species are homogeneously distributed among taxa and biogeographical regions. BMC Evol Biol 7: 121
- Pickett S (1989) Space-for-time substitution as an alternative to long-term studies. En: Likens GE (Ed) Long-term studies in ecology: approaches and alternatives. Springer, New York, pp 110-135
- Pile AJ, Lipcius RN, van Montfrans J, Orth RJ (1996) Density-dependant settler-recruit-juvenile relationships in blue crabs. Ecol Monogr 66: 277-300
- Poloczanska E, Brown CJ, Sydeman WJ, Kiessling W, Schoeman DS, Moore J, Brander K, Bruno JF, Buckley LB, Burrows MT, Duarte CM, Halpern BS, Holding J, Kappel CV, O'Connor MI, Pandolfi JM, Parmesan C, Schwing F, Thompson SA, Richardson JA (2013) Global imprint of climate change on marine life. Nat Climate Change 3: 919-925
- Rahmstorf S (2007) A semi-empirical approach to projecting future sea-level rise. Science 315: 368-370
- Raimondi PT (1990) Patterns, mechanisms, consequences of variability in settlement and recruitment of an intertidal barnacle. Ecol Monogr 60: 283-309
- Reid PC, Beaugrand G (2012) Global synchrony of an accelerating rise in sea surface temperature. J Mar Biol Ass UK 92: 1435-1450
- Revell DL, Dugan JE, Hubbard DM (2011) Physical and ecological responses of sandy beaches to the 1997-98. J Coast Res 27: 718-730
- Reynolds RW, Rayner NA, Smith TM, Stokes DC, Wang W (2002) An improved in situ and satellite SST analysis for climate. J Climate 15: 1609-1625
- Ricker W (1954) Stock and recruitment. J Fish Res Board Can 11: 559-623
- Roughgarden J, Gaines S, Possingham H (1988) Recruitment dynamics in complex life cycles. Science 241: 1460-1466
- Sammarco PW, Heron ML (1994) The Bio-Physics of Marine Larval Dispersal, Coastal and Estuarine Studies, 45. Washington, D.C.: American Geophysical Union, 352 pp
- Sanderson PG, Eliot I, Hegge B, Maxwell S (2000) Regional variation of coastal morphology in southwestern Australia: a synthesis. Geomorphology 34: 73-88
- Sano M (1997) Temporal variation in density dependence: recruitment and postrecruitment demography of a temperate zone sand goby. J Exp Mar Biol Ecol 214: 67-84
- Sastry N (1983) Pelagic larval ecology and development. En: Vernberg F, Vernberg W (eds) The Biology of Crustacea, 7: Behaviour and Ecology. Academic Press, New York, pp 213-282
- Schlacher TA, Dugan J, Schoeman D, Lastra M, Jones A, Scapini F, Defeo O (2007) Sandy beaches at the brink. Divers Distrib 13: 556-560
- Schlacher TA, Schoeman DS, Dugan J, Lastra M, Jones A, Scapini F, McLachlan A (2008) Sandy beach ecosystems: key features, sampling issues, management challenges and climate change impacts. Mar Ecol 29: 70-90
- 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
- Schoeman D (1996) An assessment of a recreational beach clam fishery: Current fishing pressure and opinions regarding the initiation of a commercial clam harvest S Afr J Wildl Res 26: 160-170
- Schoeman DS, Richardson AJ (2002) Investigating biotic and abiotic factors affecting the

- recruitment of an intertidal clam on an exposed sandy beach using a generalized additive model. *J Exp Mar Biol Ecol* 276: 67-81
- Schoeman DS, McLachlan A, Dugan JE (2000) Lessons from a disturbance experiment in the intertidal zone of an exposed sandy beach. *Estuar Coast Shelf Sci* 50: 869-884
- Schwartz MD (2013) Phenology: an integrative environmental science. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 610pp
- Seager R, Ting M, Held I, Kushnir Y, Lu J, Vecchi G, Huang HP, Harnik N, Leetmaa A, Lau NC, Li C, Velez J, Naik N (2007) Model projections of an imminent transition to a more arid climate in Southwestern North America. *Science* 316: 1181-1184
- Segura AM, Carranza A, Rubio LE, Ortega L, García M (2009). *Stellifer rastrifer* (Pisces: Sciaenidae): first Uruguayan records and a 1200 km range extension. *Mar Biodiv Rec* 2: e67
- Sexton JP, McIntyre OJ, Angert AL, Rice KJ (2009) Evolution and ecology of species limits. *Annu Rev Ecol Syst* 40: 415-436
- Shanks AL, Morgan SG, MacMahan J, Reniers JHM (2010) Surf zone physical and morphological regime as determinants of temporal and spatial variation in larval recruitment. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 392: 140-150
- Short A (1996) The role of wave height, period, slope, tide range and embaymentisation in beach classifications: a review. *Rev Chil Hist Nat* 69: 589-604
- Short A (1999) Handbook of Beach and Shoreface Morphodynamics. London: Wiley, 379 pp
- Short A, Wright L (1983) Physical variability of sandy beaches. En: McLachlan A, Erasmus T (eds) *Sandy Beaches as Ecosystems*. The Hague, W. Junk, 133-134
- Simionato CG, Vera C, Siegismund F (2005) Surface wind variability on seasonal and interannual scales over Río de la Plata area. *J Coast Res* 21: 770-783
- Sims-Castley R (1997) Resource economics of *Donax serra* in the Eastern Cape: evaluation of a small scale clam fishery. Tesis de Maestría, University of Port Elizabeth
- Soares A (2003) Sandy beach morphodynamics and macrobenthic communities in temperate, subtropical and tropical regions – A macroecological approach. Tesis de Doctorado, University of Port Elizabeth, Sudáfrica.
- Sorte C, Peterson T, Morgan C, Emmett R (2001) Larval dynamics of the sand crab, *Emerita analoga*, off the central Oregon coast during a strong El Niño period. *J Plankton Res* 23: 939-944
- Stive MJF, Aarnikhof SGJ, Hamm L, Hanson H, Larson M, Wijnberg KM, Nicholls RJ, Copobianco M (2002) Variability of shore and shoreline evolution. *Coast En* 47: 211-235
- Strathmann R (1986) What controls the type of larval development? Summary statement for the evolution session. *Bull Mar Sci* 39: 616-622
- Subramoniam T, Gunamalai V (2003) Breeding biology of the intertidal sand crab, *Emerita* (Decapoda: Anomura). *Adv Mar Biol* 46: 91-182
- Sutton RT, Hodson DLR (2003) Influence of the ocean on North Atlantic climate variability 1871-1999. *J Climate* 16: 3296-3313
- Tam YK, Kornfield I, Ojeda FP (1996) Divergence and zoogeography of mole crabs, *Emerita* spp. (Decapoda: Hippidae), in the Americas. *Mar Biol* 125:489-4997

- Tanaka MO, Fosca PPL (2003) Spatial scaling in the distribution of macrofauna associated with *Sargassum stenophyllum* (Mertens) Martius: analysis of faunal groups, gammarid life habits and assemblage structure. *J Exp Mar Biol Ecol* 293: 1-22
- Tang Q (1985) Modification of the Ricker stock recruitment model to account for environmentally induced variation in recruitment with particular reference to the blue crab fishery in Chesapeake Bay. *Fish Res* 3: 13-21
- Tang Q, Deng J, Zhu J (1989) A family of SRR curves of the prawn (*Penaeus orientalis*) under different environmental conditions and its enhancement potential in the Bohai Sea. En: Beamish RJ, McFarlane GA (eds) *Effects of Ocean Variability on Recruitment and an Evaluation of Parameters used in Stock Assessment Models*. *Can Spec Publ Fish Aquat Sci* 108: 335-339
- Templeman W (1936) Local differences in the life history of the lobster (*Homarus americanus*) on the coast of the maritime provinces of Canada. *J Biol Board Can* 2: 41-88
- Thatje S (2008) Organismal biology joins climate research: the example of ENSO. *Helgol Mar Res* 62 (Suppl 1): S1-S3
- Thorson G (1950) Some factors influencing the recruitment and establishment of marine benthic communities. *Neth J Sea Res* 3: 267-293
- Tremblay M, Sinclair M (1990) Sea scallop larvae *Placopecten magellanicus* on Georges Bank: vertical distribution in relation to water column stratification and food. *Mar Ecol Prog Ser* 61: 1-15
- Turner RE, Swenson EM, Milan CS, Lee JM, Oswald TA (2004) Below-ground biomass in healthy and impaired salt marshes. *Ecol Res* 19: 29-35
- Underwood AJ, Fairweather PG (1989) Supply-side ecology and benthic marine assemblages. *Trends Ecol Evol* 4: 16-20
- Vakily JM (1990) Determination and comparison of growth in bivalves with emphasis on the tropics and Thailand. Tesis de Doctorado, Christian-Albrechts. University Št, Germany. 116pp
- Valesini F, Hourston M, Wildsmith M, Coen N, Potter I (2010) New quantitative approaches for classifying and predicting local-scale habitats in estuaries. *Estuar Coast Shelf Sci* 86: 645-664
- Varela A, Haye PA (2012) The marine brooder *Exciorolana brasiliensis* (Crustacea: Isopoda) is also a complex of cryptic species on the coast of Chile. *Rev Chil Hist Nat* 85: 495-502
- Veas R, Hernández-Miranda E, Quiñones RA, Díaz-Cabrera E, Rojas JM, Fariña JM (2013) The influence of environmental factors on the abundance and recruitment of the sand crab *Emerita analoga* (Stimpson 1857): Source-sink dynamics? *Mar Environ Res* 89: 9-20
- Veloso V, Valentin J. 1993 Larval distribution and seasonal abundance of *Emerita brasiliensis* Schmitt, 1935 (Decapoda, Hippidae) in southern Brazil. *Rev Bras Biol* 53: 131-141
- Veloso V, Cardoso R (1999) Population biology of the mole crab *Emerita brasiliensis* (Decapoda: Hippidae) at Fora Beach, Brazil. *J Crust Biol* 19: 147-153
- Wade BA (1967) Studies on the biology of the West Indian beach clam *Donax denticulatus* Linne: I. Ecology. *Bull Mar Sci* 17: 149-174
- Wahle RA (2003) Revealing stock-recruitment relationships in lobsters and crabs: Is

- experimental ecology the key? Fish Res 65: 3-32
- Wahle RA, Incze LS (1997) Pre- and post-settlement processes in recruitment of the American lobster. J Exp Mar Biol Ecol 217: 179-207
- Wei W, Lohmann G (2012) Simulated Atlantic Multidecadal Oscillation during the Holocene. J Climate 25: 6989-7002
- Wentworth C (1922) A scale of grade and class terms for clastic sediments. J Geol 30: 377-392
- Wood S (2006) Generalized additive models: an introduction with R. Chapman & Hall, London, 31pp
- Woodin S (1976) Adult-larval interactions in dense infaunal assemblages: patterns of abundance. J Mar Res 34: 25-41
- Woodin S (1986) Direct observations of field swimming behavior in larvae of the colonial ascidian, *Ecteinascidia turbinata*. Bull Mar Sci 39: 279-289
- Yamanaka T, Raffaelli D, White P (2010) Physical determinants of intertidal communities on dissipative beaches: Implications of sea-level rise. Estuar Coast Shelf Sci 88: 267-278
- Yannicelli B, Castro LR, Schneider W, Sobarzo M (2006) Crustacean larvae distribution in the coastal upwelling zone off central Chile. Mar Ecol Prog Ser 319: 175-189
- Young CM (1987) Novelty of "supply-side ecology". Science 235: 415-416
- Young C (1995) Behavior and locomotion during the dispersal phase of larval life. En: McEdward L (ed) Ecology of Marine Invertebrate Larvae. CRC Press, Inc, Boca Raton, Florida. pp 249-277