

## Tesis de Posgrado

# Ecología de los moluscos del infralitoral raso de una playa arenosa expuesta del sur del Brasil

Borzone, Carlos Alberto

1991

Tesis presentada para obtener el grado de Doctor en Ciencias Biológicas de la Universidad de Buenos Aires

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en [digital.bl.fcen.uba.ar](http://digital.bl.fcen.uba.ar). Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in [digital.bl.fcen.uba.ar](http://digital.bl.fcen.uba.ar). It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

**Cita tipo APA:**

Borzone, Carlos Alberto. (1991). Ecología de los moluscos del infralitoral raso de una playa arenosa expuesta del sur del Brasil. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. [http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis\\_2434\\_Borzone.pdf](http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_2434_Borzone.pdf)

**Cita tipo Chicago:**

Borzone, Carlos Alberto. "Ecología de los moluscos del infralitoral raso de una playa arenosa expuesta del sur del Brasil". Tesis de Doctor. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 1991.  
[http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis\\_2434\\_Borzone.pdf](http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_2434_Borzone.pdf)

**EXACTAS** UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



**UBA**

Universidad de Buenos Aires

UNIVERSIDAD NACIONAL DE BUENOS AIRES  
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

Tema de Tesis

ECOLOGIA DE LOS MOLUSCOS DEL INFRALITORAL RASO DE UNA PLAYA  
ARENOSA EXPUESTA DEL SUR DEL BRASIL.

Autor

Carlos Alberto Borzone  
Fundação Universidade do Rio Grande

Director de Tesis: Norton Mattos Gianuca  
Departamento de Oceanografía, Fundação Universidade  
do Rio Grande.

Co-Director de Tesis: Graciela Esnal  
Departamento de Biología, Facultad de Ciencias  
Exactas y Naturales, UBA.

Trabajo de Tesis realizado para optar al título de  
Doctor en Ciencias Biológicas

1991

*Tesis.*  
*2434*  
*ej. 2.*

*To do science is to search for repeated patterns,  
not simply to accumulate facts,.....  
but not all naturalists want to do science;  
many take refuge in nature's complexity  
as a justification to oppose any search patterns.*

**Robert H. Mac Arthur, 1972.**

## CONTENIDO

RESUMEN .....	i
AGRADECIMIENTOS	iv
INTRODUCCION	1
CAPITULO 1: El ambiente fisico .....	6
1.1 MATERIAL Y METODOS .....	7
1.1.1 Muestreo .....	7
1.1.2 Análisis del sedimento .....	8
1.2 CARACTERISTICAS DE LA MASA DE AGUA .....	10
1.3 CARACTERISTICAS DE LOS SEDIMENTOS SUPERFICIALES	12
1.3.1 Antecedentes .....	12
1.3.2 Análisis de los parámetros estadísticos	13
1.3.3 Carbonato de calcio y materia orgánica .....	15
1.3.4 Clasificación textural .....	17
1.3.5 Distribución espacial y temporal de los grupos texturales .....	20
1.4 VIENTOS, OLAS Y CORRIENTES .....	23
1.5 ZONACION FISICA Y MORFODINAMISMO DE LA PLAYA .....	30
CAPITULO 2: Los moluscos. Distribución y zonación .....	36
2.1 MATERIAL Y METODOS .....	37
2.2 COMPOSICION ESPECIFICA Y ABUNDANCIAS	42
2.3 ANALISIS NUMERICO	45
2.3.1 Clasificación y ordenación .....	45
2.3.2 Riqueza y diversidad específica .....	66
2.4 RELACION CON LAS VARIABLES AMBIENTALES .....	70
2.4.1 Correlación entre las variables	70
2.4.2 Relación con los grupos faunísticos	70

<b>CAPITULO 3: Características del desarrollo .....</b>	<b>78</b>
<b>3.1 MATERIAL Y METODOS .....</b>	<b>81</b>
3.1.1 Terminología .....	82
3.1.2 Criterio .....	82
<b>3.2 RESULTADOS .....</b>	<b>85</b>
3.2.1 Ovicápsulas y desarrollo en gasterópodos .....	85
3.2.2 Desarrollo en bivalvos .....	109
<b>CAPITULO 4: Características demográficas .....</b>	<b>135</b>
<b>4.1 MATERIAL Y METODOS .....</b>	<b>136</b>
<b>4.2 RESULTADOS .....</b>	<b>139</b>
4.2.1 Variación estacional de la abundancia .....	139
4.2.2 Histogramas de frecuencia de tallas .....	144
4.2.3 Zonación por tallas .....	152
4.2.4 Estimación del crecimiento en algunas especies .....	155
<b>DISCUSION .....</b>	<b>162</b>
<b>BIBLIOGRAFIA .....</b>	<b>198</b>
<b>APENDICE .....</b>	<b>215</b>

## RESUMEN

Se analizó la composición, distribución y variación temporal de las especies de moluscos del infralitoral raso de una playa arenosa expuesta, en relación con las características texturales de los sedimentos y su estabilidad temporal. El grado de estructuración y predictabilidad del ambiente físico fue relacionado, a su vez, con algunas características del ciclo de vida de las diferentes especies.

El material estudiado provino de dragados realizados en el área adyacente a la desembocadura de la Lagoa dos Patos, Rio Grande, Brasil. Esta desembocadura está formada por dos muelles de piedra que irrumpen en una extensa playa arenosa del litoral marítimo. Los muestreos fueron realizados en seis transectos perpendiculares a la línea de costa, durante abril y agosto de 1986. Dos transectos, uno al norte y otro al sur de la barra, fueron muestreados mensualmente a lo largo de un ciclo anual (6/87 a 5/88), y en junio de 1990. Las muestras de sedimento fueron obtenidas con un extractor del tipo "Dietz-La Fond" y las muestras biológicas con una draga ancla del tipo "Spatangue".

El análisis granulométrico del sedimento reveló la existencia de una gran heterogeneidad textural, desde arenas muy finas y muy bien seleccionadas hasta limos finos y muy mal seleccionados. Un análisis de agrupamiento utilizando los valores porcentuales de cada intervalo de clase  $\phi$ , mostró la existencia de cuatro grupos texturales de sedimento. Estos grupos se distribuyeron en relación al gradiente batimétrico y evidenciaron las discontinuidades del gradiente físico producido por la acción de las olas sobre el substrato. Se reconocen tres zonas: una zona de rompiente ("surf zone"), donde la turbulencia es máxima debido al quiebre de la ola en varias rompientes, los sedimentos están constituidos por arenas puras, con valores máximos de selectividad y distribuciones simétricas o asimétricas negativas; una zona de aguas rasas ("nearshore"), por detrás de la última rompiente ("break point"), donde la interacción de la ola con el substrato disminuye con el aumento de la profundidad, los

sedimentos son más heterogéneos, aumentando el contenido de material fino en un lento gradiente; una zona de aguas profundas ("offshore"), donde la interacción ola-substrato es inexistente u ocasional. La mayor influencia del drenaje de la Lagoa es hacia el sur de la barra, en donde se forman importantes bancos fangosos, inmediatamente por detrás de la última rompiente.

La playa presenta un morfodinamismo típicamente disipativo, con épocas de mayor energía de ola durante el otoño, y de menor energía durante el verano. En la zona de rompiente, donde existe una gran homogeneidad en la textura de los sedimentos, el dinamismo físico es alto, pero los procesos físicos son predecibles. En la zona de aguas rasas, la dinámica es más compleja, existe un fuerte gradiente sedimentológico en dirección a la desembocadura, y los procesos físicos son poco predecibles debido a la particular dinámica de formación y movilización de los bancos fangosos.

La distribución de los moluscos, analizada por métodos numéricos de clasificación y ordenación, mostró una clara relación con la zonación física mencionada. Esta zonación mantuvo su identidad al cabo de cuatro años, existiendo solamente diferencias estacionales en relación a importantes reclutamientos de algunas de las especies de gasterópodos, ocurridos durante el verano. La discriminación ambiental entre los grupos de estaciones fue buena, mostrando que la profundidad, medida indirecta de la velocidad orbital de la ola, es importante en la discriminación entre la zona de rompiente y la zona de aguas rasas.

El tipo de desarrollo larval fue estudiado a partir de las características morfológicas de la conchilla larval. En los gasterópodos, el estudio de la encapsulación y del desarrollo larval mostró la existencia de una relación entre el tamaño del huevo, la duración y el tipo de desarrollo larval, y la especificidad en la elección de un substrato para la ovipostura. Aquellas especies que mostraron una clara zonación en su distribución, presentaron huevos grandes, entre 600 y 1.000 micrones, desarrollo "directo" con supresión de la fase de larva pelágica, y una alta especificidad en la elección del substrato.

Las restantes especies, con desarrollo planctotrófico, tuvieron huevos pequeños, de 125 micrones, un corto tiempo de desarrollo y una baja especificidad en la elección del substrato. En dos especies hubo incubación y desarrollo "directo" a partir de la ingestión de huevos nutricios. En los bivalvos, con una excepción, todas las especies mostraron planctotrofia.

Los histogramas de frecuencia de tallas mostraron que la mayoría de las especies posee un ciclo de vida largo, con varias clases anuales. Es común, tanto en bivalvos como en gasterópodos, el fenómeno de clase dominante. Las especies en las cuales fue reconocido un ciclo de vida corto, presentaron planctotrofia.

La particular dinámica sedimentaria del área, muestra que la zona de aguas rasas está sujeta a frecuentes perturbaciones provocadas por la deposición y movilización de bancos fangosos. Al sur de la barra, estas perturbaciones son mayores, produciendo un mosaico de locales en diferentes estadios de recolonización. En la mayoría de estos locales dominan aquellas especies con características oportunistas (r-estrategas), asociadas a un ciclo de vida corto y un desarrollo larval planctotrófico. Las especies con desarrollo "directo" y ciclo de vida largo, están prácticamente ausentes de toda esta área, revelando sus características de especies de equilibrio (K-estrategas). Se sugiere que la presencia de estas especies pueda ser utilizada para el monitoreamiento ambiental de áreas con composiciones faunísticas similares.



## AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Norton Mattos Gianuca debo la orientación del trabajo de Tesis y la desinteresada facilitación de la infraestructura disponible en el laboratorio por el cual es responsable. A la Dra. Graciela Esnal debo la co-orientación del trabajo de Tesis y su colaboración en todos los trámites realizados en la Universidad de Buenos Aires.

Un agradecimiento y homenaje al Profesor Eliézer de Carvalho Rios, fundador del Museo Oceanográfico de la FURG, quien no solamente colaboró en la determinación taxonómica de los moluscos sino que puso a mi entera disposición la biblioteca y demás instalaciones.

Al Dr. Manuel Haimovici, por su incentivo en la realización del doctorado y por la disposición de instalaciones en el Laboratorio de Mamíferos Marinos.

Al comandante y tripulación de la lancha oceanográfica "Larus", por su buena disposición en la realización de los muestreos; y al laboratorista Nilton Araujo de Abreu, por su colaboración en gran parte de los cruceros.

A todas las personas del Laboratorio de Comunidades Bentónicas de la FURG, quienes me brindaron la posibilidad de realizar mi trabajo en un clima de respeto, afecto y cordialidad, con un continuo intercambio de ideas y sugerencias que enriquecieron enormemente mi trabajo. Deseo destacar especialmente a los Profesores Ricardo Capitoli y Carlos E. Benvenuti.

A los oceanólogos Gilberto Henrique Griep y Lauro Julio Calliari, por las sugerencias y críticas en la interpretación de los datos sedimentológicos. El procesado de las muestras geológicas fue realizado con la colaboración de Neuza Maria Neubert Teixeira.

Las fotografías fueron obtenidas en el microscópio de barrido de la Universidade Federal do Rio Grande do Sul (Porto Alegre), con la inestimable colaboración del Dr. Kiss. Las revelaciones y ampliaciones fueron realizadas por el Sr. Deoclecio Rembowski, en el laboratorio fotográfico de la FURG.

A todos los colegas y amigos, argentinos y brasileros, que me ayudaron durante estos casi seis años de mi pasaje por la FURG, mi más sincero agradecimiento.

Este trabajo de Tesis fue financiado por el gobierno del Brasil, a través del otorgamiento de una beca de estudio por parte de la Coordenação de Aperfeiçoamento do Pessoal (CAPES), y en una etapa posterior, con fondos del proyecto N<sup>o</sup>. 297/90 de la Fundação de Apoio a Pesquisa do Rio Grande do Sul (FAPERGS).

## **INTRODUCCION**

A pesar de la existencia de extensas playas arenosas a lo largo de todo el litoral del océano Atlántico sur, son relativamente escasos los estudios bentológicos en dichos ambientes. Escofet *et al.* (1979) realizaron una primera revisión de los antecedentes sobre el bentos de las playas arenosas del sur de Brasil, Uruguay y norte de Argentina, describiendo de una forma general las principales especies y su zonación. Hasta ese entonces, los pisos meso y supralitoral de dichos ambientes eran los más conocidos, en gran parte debido a la presencia de bivalvos de interés comercial (Olivier *et al.*, 1971; Scarabino *et al.*, 1974; Penchaszadeh & Olivier, 1975). Recientemente, los trabajos de Gianuca (1983; 1985) y Santos (1990) en el sur de Brasil, y de Defeo (1985) en el Uruguay, aumentaron el conocimiento de la ecología general de estos pisos y de la dinámica poblacional de algunas de las especies características.

La fauna bentónica infralitoral fue conocida, durante muchos años, apenas por aquellas especies que eran depositadas por temporales y tormentas, en la parte subaérea de la playa. Largas listas taxonómicas fueron utilizadas para describir las comunidades infralitorales, sin que se tuviese un conocimiento más aproximado de la estructura de las mismas. Los primeros muestreos consistieron en dragados realizados en la plataforma continental adyacente y en profundidades mayores de los 12 metros (Buckup & Thomé, 1962; Olivier *et al.*, 1968; Olivier & Scarabino, 1972; Orensanz & Gianuca, 1974; Milstein *et al.*, 1976), trabajos en los cuales prevaleció el listado taxonómico de las especies muestreadas.

El infralitoral más raso, que se halla sometido a la influencia de la acción de las olas, recibió una menor atención, debido fundamentalmente a las dificultades inherentes del muestreo. Los estudios en este ambiente son más recientes, destacándose los trabajos de Bremec (1986a,b) en playas de la Argentina, Demicheli (1984) en playas del Uruguay, y Borzone (1988), Paes (1989) y Borzone & Gianuca (1990) en playas del sur de Brasil. En estos últimos estudios quedó evidenciada la importancia de los moluscos como componentes fundamentales de la macrofauna bentónica infralitoral.

Por varios motivos este grupo ha sido siempre de especial interés para los ecólogos. Por un lado, los moluscos son un grupo bien conocido desde el punto de vista taxonómico. La malacofauna del infralitoral raso de la costa bonaerense, uruguaya y sur del Brasil, se halla bien descripta en los trabajos de Carcelles & Parodiz (1939), Carcelles (1944, 1947, 1953), Klapenbach (1961, 1965), Castellanos & Fernandez (1964, 1965), Castellanos (1967, 1970, 1971, 1982), y Rios (1966, 1972/73, 1985).

Por otro lado, es uno de los grupos que mejor refleja, a través de las particularidades biológicas de la especie, las características físicas generales del ambiente en que habitan. Según Thorson (1950), los moluscos, particularmente los gasterópodos prosobranquios, actúan como finos "barómetros" de las condiciones ecológicas del ambiente. Este autor fue uno de los primeros en mostrar la importancia de los aspectos reproductivos y del desarrollo larval en los estudios de invertebrados bentónicos (Thorson, 1935, 1946, 1950, 1966).

El tipo de desarrollo larval, básicamente la presencia o no de una fase larval planctotrófica, es un componente importante de la estrategia reproductiva global de una especie (Todd, 1986), constituyendo un buen indicador de las relaciones ecológicas entre un organismo y su ambiente. A través de esta fase del ciclo de vida se condiciona la capacidad de dispersión de los individuos, lo cual ha sido relacionado con el grado de estabilidad o predictabilidad del habitat de una especie y con su capacidad para recolonizar nuevos espacios disponibles (Mileikovsky, 1971; Obreski, 1979).

Una especie que incluye en su desarrollo un estadio larval planctotrófico, con una larga vida pelágica, tiene buenas posibilidades de dispersarse; mientras que una especie con un estadio larval no planctotrófico, con una larva de corta o nula vida pelágica, acaba reclutándose en lugares próximos a los de los progenitores. En estos casos, la dispersión de la especie queda generalmente limitada a los estadios de reptación de juveniles y adultos. Es de esperar, por otro lado, que la tendencia a la diversificación sea mayor en especies con poca dispersión larval, ya que la posibilidad de aislamiento de una población, por cambios mínimos en las condiciones ambientales, aumenta considerablemente (Shuto, 1974).

Las playas arenosas son, de una manera general, ambientes típicamente controlados por factores físicos. La agitación y movilización constante de agua y sedimentos por la acción de las olas, ha llevado a considerar estos ambientes como inestables, con una estructura y heterogeneidad espacial pobre, en donde las especies que lo habitan poseen nichos amplios, siendo generalmente poco especializadas, y en donde las interacciones biológicas constituyen un fenómeno despreciable (McLachlan, 1983; McGwynne & McLachlan, 1985).

El presente trabajo de Tesis tiene como primer objetivo el de conocer la composición, distribución y variación temporal de las especies de moluscos que habitan el infralitoral raso de una playa arenosa expuesta, en relación con las particularidades físicas del ambiente, con especial énfasis en las características texturales de los sedimentos y en su estabilidad temporal. El segundo objetivo es el de relacionar las características del ciclo de vida de las diferentes especies, en especial la presencia o no de un desarrollo larval

planctotrófico, con el grado de estructuración y predictabilidad del ambiente físico que habitan.

El trabajo ha sido organizado en cuatro capítulos y una discusión final. La metodología de muestreo está desarrollada en el primer capítulo, dejando para los restantes una breve descripción metodológica particular de cada uno. En el Capítulo 1 se describen las particularidades físicas del ambiente estudiado, mostrando la relación entre los sedimentos y el morfodinamismo de una playa arenosa expuesta. En el Capítulo 2 se describe la composición y abundancia de las especies de moluscos halladas, y se realiza un análisis, por métodos numéricos, de la distribución de las especies y su relación con las características físicas del ambiente. En el Capítulo 3 se describen algunas de las características reproductivas, básicamente el fenómeno de encapsulación en gasterópodos y la determinación del tipo de desarrollo larval a través del estudio de la morfología de la concha larval. En el Capítulo 4 se desarrolla un estudio demográfico en aquellas especies numéricamente mejor representadas, a través del estudio de la distribución de frecuencias de tallas. Finalmente, se incluye un Apéndice con los datos originales utilizados en los diferentes tratamientos numéricos y estadísticos.

Es evidente que un conocimiento completo de la estructura y funcionamiento de una comunidad surge a través de la realización de prolongados y continuos estudios. El conocimiento, tanto geológico como biológico, de las extensas playas que se distribuyen a lo largo de todo litoral del Atlántico sur, es actualmente bastante reducido. Muchas de estas playas se encuentran en las proximidades de polos de desarrollo industrial y urbano, o próximas a puertos o vías navegables, en donde son comunes los trabajos de dragado. No hay estudios realizados con el objeto de conocer los efectos de las remociones de sedimento y su deposición en el área costera, siendo fundamental para estos estudios un buen conocimiento básico de la fauna de los ambientes afectados.

La falta casi total de continuidad en las investigaciones desarrollados en el litoral marítimo de Sudamérica, especialmente en las costas de Brasil, Uruguay y Argentina, ha constituido siempre una limitación para el desarrollo y profundamiento de nuevos estudios. La necesidad de

realizar nuevas investigaciones, tanto teóricas como orientadas a la evaluación del impacto ambiental producido por el desarrollo industrial y urbano, es evidente. La presente contribución espera aumentar el conocimiento que actualmente se posee de nuestras playas, para que en un futuro, no tan lejano, pueda disponerse de información suficiente para planificar un correcto uso de las mismas.

## **CAPITULO 1**

### **El ambiente físico**

El litoral del estado de Rio Grande do Sul (Brasil), comprendido entre la ciudad de Torres y el Chui (frontera con Uruguay) está formado por una de las más extensas playas arenosas expuestas del mundo (Delaney, 1965). Presenta, a lo largo de 660 km, dos interrupciones importantes: la desembocadura de Tramandaí y la de Rio Grande. Esta última es la conexión con el océano Atlántico de la Lagoa dos Patos, principal cuerpo de agua del sistema hidrológico Patos-Mirim, que drena una área aproximada de 198.600 km<sup>2</sup> (Herz, 1977).

La desembocadura está formada por una barra que presentaba, hasta inicios de siglo, grandes variaciones de profundidad y localización, moviéndose de norte a sur (Calliari, 1980). La construcción de dos grandes muelles, concluidos en 1915, dieron estabilidad al régimen de barra, sin embargo, tuvieron un efecto pronunciado en la sedimentación externa (Motta, 1969). Los muelles de la barra de Rio Grande están



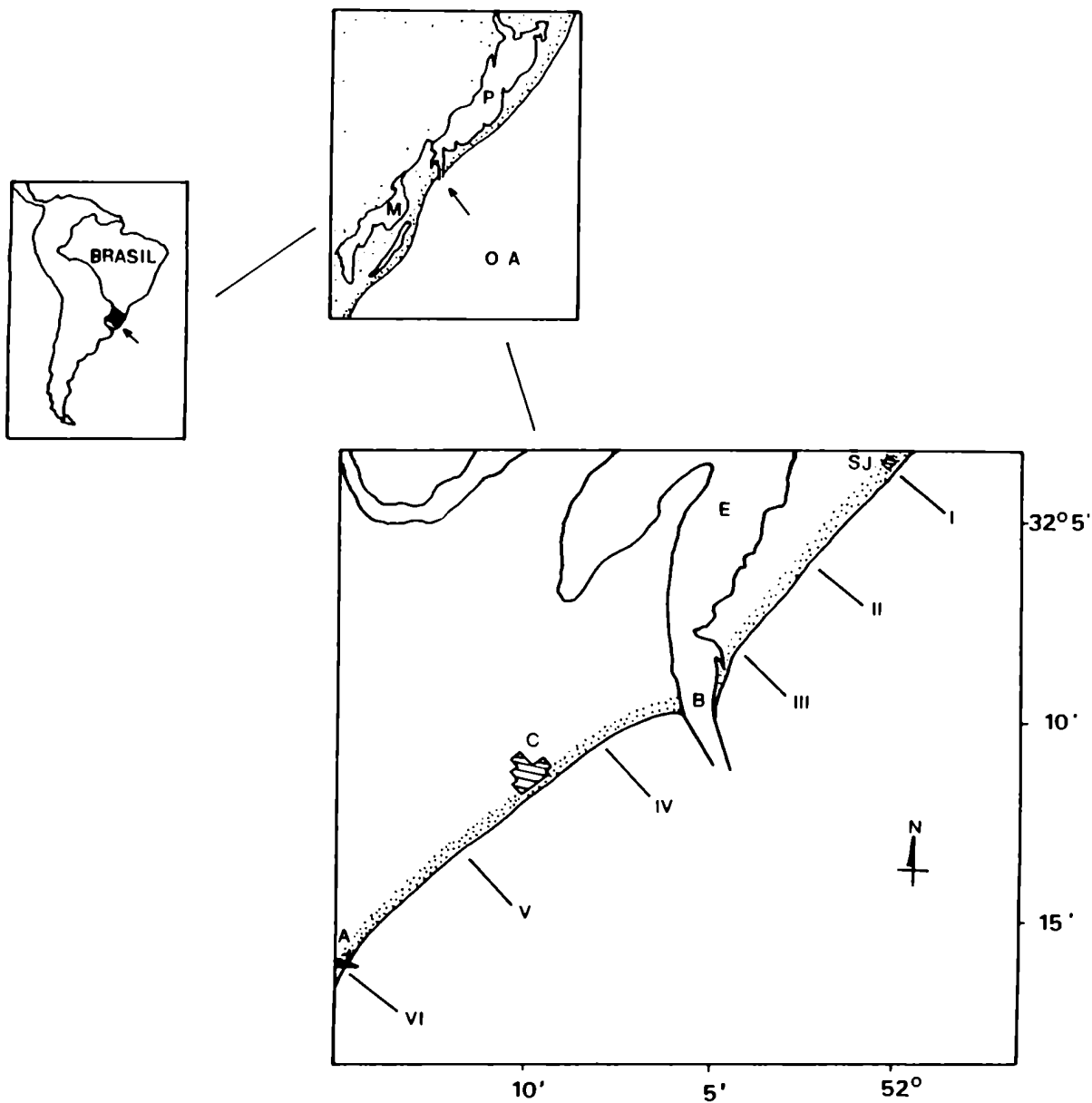
formados por dos barreras de piedra que prolongan el canal de Rio Grande a una distancia de 4 km en dirección al mar y con una orientación SSE (Fig. 1.1). La región estuarial quedó delimitada y separada del litoral con la construcción de estos muelles, extendiéndose desde la Ilha da Feitoria (dentro de la Lagoa dos Patos) hasta el final del mencionado canal de navegación.

La región costera adjacente a la barra de Rio Grande es un ambiente con características marinas, similar al resto del litoral. Posee una playa de arena sometida a la continua acción de las olas e influenciada por el sistema lagunar Patos-Mirim. Esta influencia se ve reflejada en las particularidades hidrológicas y sedimentológicas que caracterizan al litoral adyacente a la barra de Rio Grande, y que serán descriptas en el presente capítulo.

## 1.1 MATERIAL Y METODOS

### 1.1.1 Muestreo

El material estudiado fue colectado en cruceros realizados con la lancha oceanográfica "Larus" de la Fundação Universidade do Rio Grande, durante los meses de: abril y agosto de 1986; junio, julio, agosto, noviembre y diciembre de 1987; enero, marzo, abril y mayo de 1988; y junio de 1990. Los cruceros del año de 1986 abarcaron seis transectos perpendiculares a la costa y distanciados unas 3 millas náuticas entre sí, el primero (I) frente al balneário de São José do Norte ( $32^{\circ} 04' S$ ;  $52^{\circ} 00' W$ ) y el último (VI) frente a los restos del navío "Altair", varado 20 km al sur de la Barra de Rio Grande ( $32^{\circ} 16' S$ ;  $52^{\circ} 15' W$ ) (Fig. 1.1). En cada transecto se dispusieron cuatro estaciones de muestreo abarcando profundidades entre 3 y 10 metros. Los restantes cruceros fueron realizados en los transectos I y V, al norte y al sur de la barra



**Fig. 1.1:** Area de estudio. A: navio Altair; B: barra de Rio Grande; C: balneario Cassino; E: região estuarial; M: Lagoa Mirim; OA: oceano Atlântico; P: Lagoa dos Patos; SJ: balneario São José do Norte, I a VI: transectos.

respectivamente. En cada uno de estos transectos las estaciones de muestreo fueron dispuestas a distancias fijas de la costa en 0,25 (A), 0,5 (B), 0,75 (C), 1 (D), 1,5 (E), 2 (F), 2,5 (G) y 3 (H) millas náuticas. No todas las estaciones fueron realizadas en cada crucero, quedando esto supeditado al tiempo disponible y a las condiciones meteorológicas.

En cada estación fue registrada la profundidad con una ecosonda marca SIMRAD-EY, la distancia de la costa con un radar marca DECCA-modelo 110, y la temperatura del agua superficial. Se obtuvo una muestra de sedimento con un extractor del tipo "Dietz-La Fond" de 35 kg de peso y un volumen de mordida aproximado de 440 cm<sup>3</sup>, y una muestra de agua de fondo con botella "Van Dorn" para el posterior registro de la salinidad con refractómetro. Se obtuvo también en cada estación una muestra biológica utilizando una draga ancla del tipo "Spatangue" modificada (Bellan, 1962; Jacquotte, 1962), con un marco rectangular de 40 x 15 cm y malla de 1 mm. Los arrastros de la draga, de 1,5 minutos de duración y con réplica, fueron realizados paralelos a la línea de la costa y en maniobras que fueron padronizadas.

### 1.1.2 Análisis del sedimento

El análisis granulométrico del sedimento consistió en la separación de la fracción arenosa por tamizado, para el posterior análisis de la fracción menor con técnica estándar de pipeteo. La fracción retenida en el tamiz de 0,062 mm fue secada y pasada por juego de tamices con intervalos de medio  $\phi$  ( $\phi$ ) según la escala Wentworth ( $\phi = -\log_2$  diámetro en mm). Los parámetros estadísticos de media, mediana, desviación estándar, curtosis gráfica y asimetría fueron obtenidos con el programa ANGRA para microcomputador-PC (Griep & Moraes, 1985), que utiliza las formulaciones de Folk & Ward (1957), y expresados como valores de  $\phi$ .

El contenido de carbonato de calcio y de materia orgánica en la muestra total fue determinado gravimétricamente

para las 45 estaciones realizadas durante los cruceros de 1986; el primero después del tratamiento de 10 g de muestra con HCL 2N, y el segundo después del tratamiento de 5 g de muestra en mufla (550°C, 6 hs.). Los resultados, expresados como porcentaje, fueron relacionados con el porcentaje de arena y de limo, y con los valores estadísticos de media, desviación estándar y asimetría, a través de un análisis de componentes principales (PCA), utilizando una matriz de correlación centrada.

Para definir asociaciones texturales de sedimento fue realizado un análisis de agrupamiento del tipo jerárquico combinatorio (Davis, 1973), utilizando como atributo los valores porcentuales de cada intervalo de clase  $\phi$ . Como medida de similaridad fue utilizado el índice de Bray-Curtis (Clifford & Stephenson, 1975) (ver CAPITULO 2, Material y métodos). Este tipo de análisis, usado por la primera vez en sedimentos por Parks (1966), fue una de las técnicas multivariadas examinadas por Doyle & Feldhausen (1981) en un estudio de sedimentos de la plataforma del golfo de México.

## 1.2 CARACTERISTICAS DE LA MASA DE AGUA

Las aguas de la plataforma continental de Rio Grande do Sul son el resultado de la interacción de aguas subtropicales de la corriente de Brasil, aguas subantárticas de la corriente de Malvinas y aguas de origen continental (Emilsson, 1961; Miranda, 1971; Signorini, 1975; Castello & Moller, 1977). La influencia de cada masa de agua esta en función de la época del año (Maglioca *et al.*, 1982). En el otoño y el invierno existe influencia costera de origen sur con disminución de la salinidad; la presencia de aguas originadas en el Rio de la Plata está evidenciada por la alta concentración de silicatos asociados a baja salinidad (22 %). Durante la primavera y el verano aparecen las aguas transportadas por la corriente del Brasil, con salinidades mayores de 35 %.

La influencia de las aguas de la Lagoa dos Patos está restringida a una estrecha faja junto a la costa, tanto al norte como al sur de la barra, y hasta una distancia de 20 millas náuticas mar adentro. Esta faja sería una zona de interrelación entre el estuario y la plataforma interna, con los parámetros ambientales bastante influenciados por las condiciones de viento en el litoral y de lluvias en la cuenca de drenaje (Calliari et al., 1983).

Durante los muestreos del período 87/88 fueron registrados valores mínimos de salinidad de 17,6 ‰ en el mes de julio y máximos de 30 ‰ en el mes de abril (Fig. 1.2). En la mayoría de los cruceros fue registrado un aumento de la salinidad con la profundidad, siendo esta diferencia máxima (10 ‰) durante los meses de junio, julio y agosto. No existen diferencias claras de la salinidad entre las estaciones al norte y al sur de la barra.

Estudios intensivos sobre la variación estacional de los parámetros físicos realizados en el canal de la barra de Rio Grande (Kantin, 1983; Abreu, 1986), mostraron la existencia de grandes fluctuaciones en los valores de salinidad, con variaciones diarias tan grandes cuanto estacionales. Sin embargo, estas variaciones son menores fuera del estuario, y en la rompiente del balneario de Cassino no excederían del 10 ‰. (Baptista, 1986). Según Santos (1990), las variaciones de la salinidad en la rompiente siguen un ciclo estacional bien marcado que responde a las variaciones de la salinidad de la masa de agua costera adyacente. La influencia de las precipitaciones en la salinidad, produciendo valores mínimos de hasta 6,1 ‰. (Baptista, *op.cit.*), tendría un efecto momentáneo y restringido a dicha zona de rompiente.

La temperatura del agua de mar varió entre 13°C en julio y 23°C en enero (Fig. 1.2). Esta fluctuación está estrechamente relacionada a la variación estacional de la temperatura del aire, existiendo nuevamente una mayor influencia en las aguas de la rompiente, donde pueden registrarse variaciones diarias de 7°C en respuesta a la entrada brusca de frentes frías (Baptista, *op.cit.*).

### 1.3 CARACTERISTICAS DE LOS SEDIMENTOS SUPERFICIALES

#### 1.3.1 Antecedentes

La plataforma continental de Rio Grande do Sul presenta una faja de sedimentos superficiales de textura arenosa fina paralela a la línea de costa, extendiéndose en frente a Rio Grande hasta una profundidad de 50 metros (Lelugeur, 1977; Martins & Urien, 1977, Tomazelli, 1979; Urien & Martins 1979). Estos sedimentos, con propiedades similares a los de la región costera formados por arenas cuarzosas muy finas, serian la principal fuente de arena de las playas del litoral, ya que el aporte fluvial actual es prácticamente inexpresivo. (Martins, 1967; Silva, 1976).

Esta faja arenosa está interrumpida por dos deposiciones de sedimentos finos, una externa y otra interna. La externa, que no tiene su origen en sedimentos aportados por el Río de la Plata, representa una deposición de origen fluvial previa a la formación de la "barrier island" que actualmente separa la Lagoa dos Patos del océano Atlántico (Martins *et al.*, 1967).

La deposición interna se encuentra en las adyacencias de la barra de Rio Grande, y tiene su origen en material fino aportado por el drenado del sistema Patos-Mirim. Estudios en la región estuarial de la Lagoa dos Patos (Calliari, 1980) muestran texturas limo-arcillosas y arcillo-limosas correspondientes a sedimentos traídos en suspensión por el complejo fluvial. Parte de estos sedimentos son depositados en la región estuarial, principalmente en las zonas protegidas y canales, donde la baja hidrodinámica facilita este proceso. Otra parte, junto con material resuspendido por los continuos dragados del canal principal de la barra, es depositada fuera del estuario, en el infralitoral de la región costera adyacente, formando importantes depósitos fangosos.

Las ocasionales y esporádicas deposiciones de fango que ocurren sobre las limpias arenas del meso y supralitoral de

la playa de los balnearios Cassino y Querencia, al sur de la barra de Rio Grande, sugirieron la existencia de estos depósitos en profundidades menores que 10 metros. Estos sedimentos serían erosionados y colocados en suspensión durante las grandes tempestades (Villwock & Martins, 1972; Martins *et al.*, 1979, 1983). Muestreos realizados entre los 14 y los 20 metros de profundidad (Calliari *et al.*, 1983) revelaron la existencia de dichos depósitos fangosos, los cuales mostraron las mayores espesuras en dirección a la playa y enfrente al balneario Querencia. No existía, hasta este entonces, información sobre la extensión de estos depósitos a menores profundidades.

### 1.3.2 Análisis de los parámetros estadísticos

Los resultados del análisis granulométrico mostraron una gran variación en todos los parámetros estadísticos. La media varió entre 3,07 y 10  $\phi$ , con los valores más frecuentes, 66 % de las muestras, entre 3 y 4  $\phi$ , correspondientes a arenas muy finas (Fig. 1.3a). Los valores de desviación estándar variaron entre 0,156 y 3,381  $\phi$ , abarcando desde sedimentos muy bien seleccionados (52 %), hasta sedimentos muy mal seleccionados (Fig. 1.3b). La asimetría tuvo valores de tendencia central (simetría) en 34 % de las muestras, existiendo una tendencia a los sedimentos finos (asimetría positiva) en el 57 % (Fig. 1.3c). La curtosis gráfica mostró un 64 % de sedimentos plati y mesocúrticos, siendo el resto leptocúrticos (Fig. 1.3d).

La menor cantidad de sedimentos con distribuciones leptocúrticas no se correspondió con la proporción de sedimentos que presentaron valores altos de selección. Según Folk & Ward (1957), un ambiente con alta selectividad produce sedimentos con desviaciones mínimas y valores extremos de curtosis. Sin embargo, Martins (1965) observó que los valores de curtosis estaban estrechamente relacionados a la escala de intervalo de  $\phi$  utilizada en el tamizado, dando resultados muy discrepantes para un mismo sedimento, caso éste sea procesado con diferente número

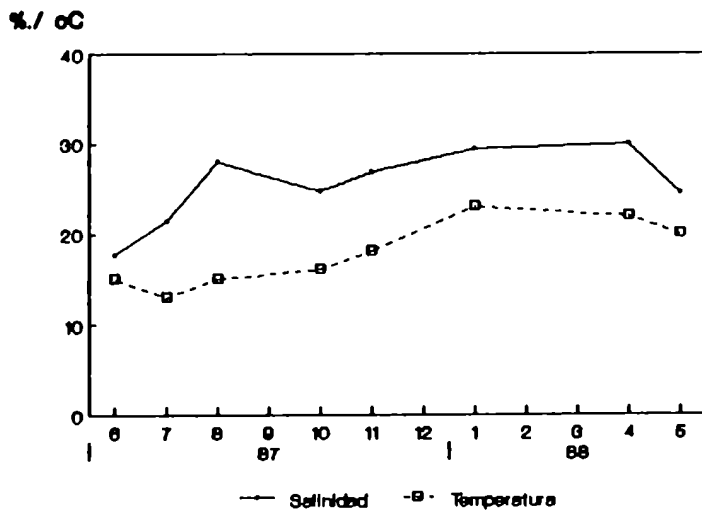


Fig. 1.2: Variación de la salinidad y la temperatura del agua durante el periodo 87/88.

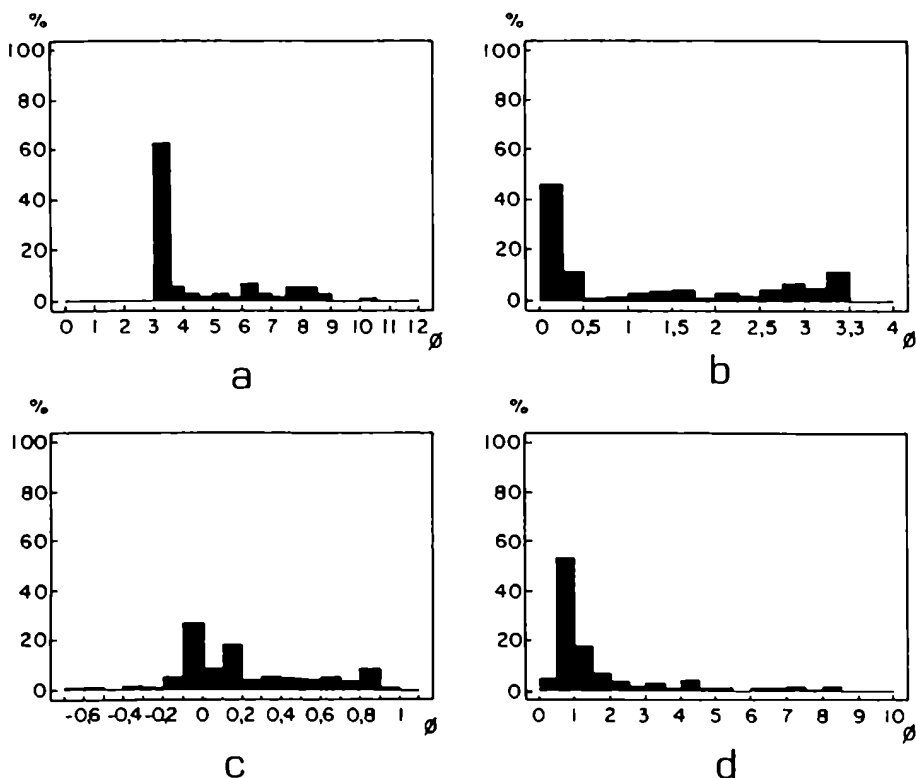


Fig. 1.3: Histogramas de frecuencia relativa de los parámetros estadísticos. a: media; b: desviación estándar; c: asimetría y d: curtosis gráfica.



de tanices. El intervalo de 0,5  $\phi$  utilizado en este trabajo para la fracción gruesa determinó que una gran cantidad de sedimentos tuvieran más del 90 % del peso en la fracción de 3,5  $\phi$ , originando distribuciones no normales. Los valores de curtosis reflejaron, en estos casos, la falta de normalidad de la distribución. Por este motivo la curtosis gráfica no fue considerada en los posteriores análisis.

### 1.3.3 Carbonato de calcio y materia orgánica

El contenido en carbonato de calcio varió entre 0,35 y 12,62 %. La mayoría de los valores (80 %) fueron menores del 5 %, mostrando que el aporte de biodetritos calcáreos es relativamente pobre. El contenido en materia orgánica varió entre 0,11 y 3,94 %, siendo en la mayoría de las muestras (80 %) inferior al 2 %. Estos valores pueden considerarse bajos si los comparamos con los obtenidos en sedimentos del interior del estuario (Saco do Justino), entre 1,38 y 4,71 % (Bemvenuti, 1987). También existen valores mayores en la plataforma continental, con sedimentos en profundidades de 20 a 30 metros con hasta 15 % de materia orgánica (Absalão, 1986).

El análisis de componentes principales (PCA) mostró que los primeros dos componentes son responsables por el 76 % de la variación total. En el primer componente el porcentaje de arena tuvo los mayores pesos positivos contra los pesos negativos de desviación, media y limo, parámetros altamente correlacionados (Tabla 1.1 y Fig. 1.4). El segundo componente mostró a la asimetría como principal responsable de la variación. Tanto materia orgánica como carbonato de calcio tuvieron poca relación con las restantes variables. Considerando que el primer componente explica la mayor variación de los datos, ambos parámetros estarían más asociados a valores negativos de este componente, o sea a sedimentos con mayor porcentaje de material fino y con valores de desviación y media altos.

	Componente I	Componente II
(% de variación)	(61,3)	(14,7)
Arena	0,471	0,130
Materia orgánica	-0,176	-0,242
Asimetría	-0,192	0,871
Carbonato de calcio	-0,289	-0,277
Desviación estándar	-0,456	0,245
Media	-0,457	-0,167
Limo	-0,459	-0,041

Tab. 1.1: Pesos para los dos primeros componentes del PCA.

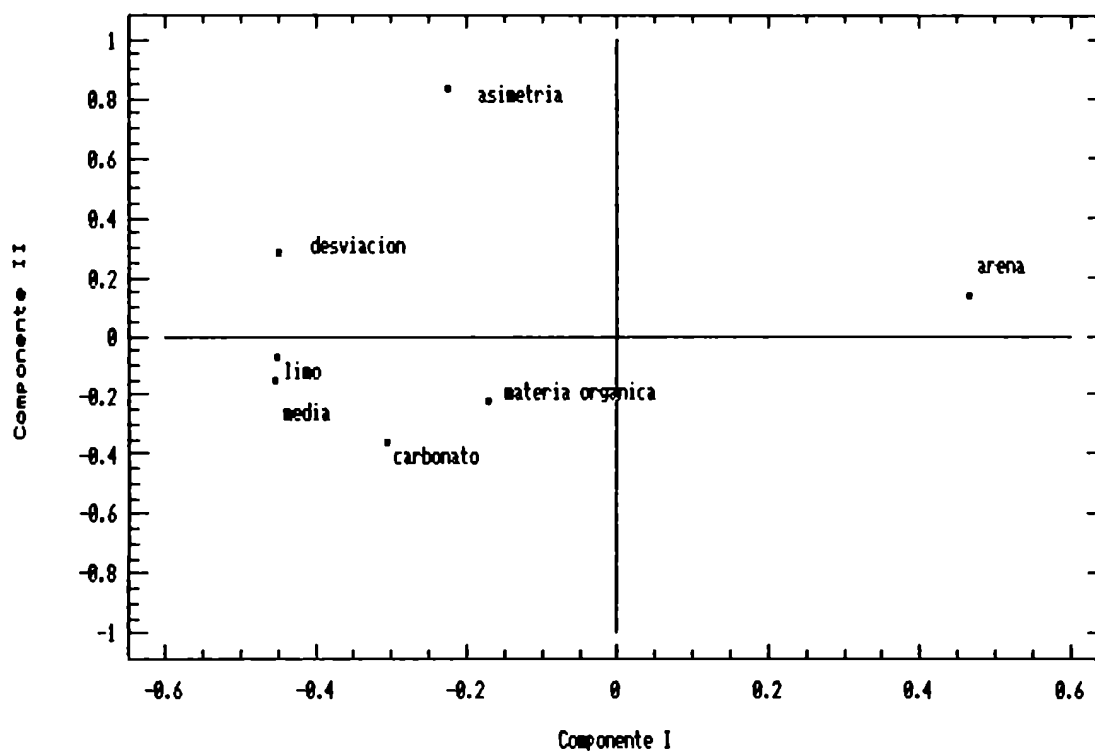


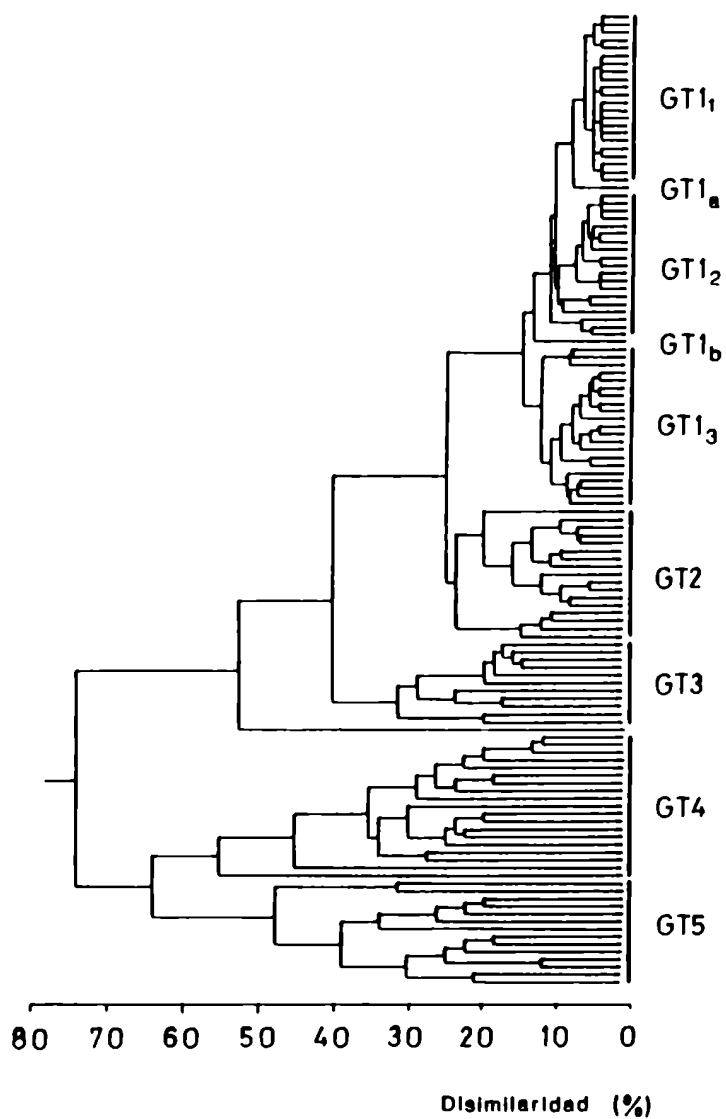
Fig. 1.4: Parámetros analizados en el PCA según los valores de los dos primeros componentes.

### 1.3.4 Clasificación textural

El resultado del análisis de agrupamiento realizado con 126 muestras (no fueron incluidas las muestras del último crucero de 1990) mostró la formación de cinco grupos texturales principales (Fig. 1.5). Estos grupos presentaron diferencias significativas entre los valores medios de los porcentajes de arena y limo, de la profundidad y de los parámetros estadísticos de media, mediana, desviación estándar y asimetría (Tab. 1.2). El primer grupo (GT1), compuesto por el 50 % de las estaciones, presentó los mayores valores de similaridad ( $> 90 \%$ ). Está formado por arenas muy finas y muy bien seleccionadas, con bajo contenido de material fino (1,2 %) y distribución simétrica. Este grupo puede ser subdividido en tres subgrupos, los cuales presentaron diferencias significativas entre los valores de asimetría y de media, aumentando del subgrupo 1<sub>1</sub> al 1<sub>3</sub>. Existe también un aumento del contenido de material fino y de la desviación estándar, el cual fue significativo solamente en el subgrupo 1<sub>3</sub> (Tab. 1.3).

El GT2 está formado por arenas muy finas, pero moderadamente seleccionadas. Estos sedimentos tienen una mayor contribución de material fino (10 %) y consecuentemente un valor de asimetría positivo. El GT3 es un grupo de arenas muy finas y mal seleccionadas, con un nuevo aumento del material fino (25 %) y un máximo valor de asimetría positiva.

Los GT4 y GT5 constituyen grupos de estaciones con sedimentos fangosos, bien discriminados en el dendrograma de las restantes estaciones de sedimentos arenosos. El GT4 presenta un aumento considerable de la fracción fina, que alcanza al 60 %, los valores de media y desviación indican limos finos muy mal seleccionados. El valor de asimetría disminuye y la desviación, que es la más alta, indica que son los sedimentos con menor seleccionamiento. Finalmente, el GT5 representa un grupo relativamente homogéneo de estaciones con alta predominancia de material fino (94 %), está constituido por arcillas muy mal seleccionadas. La desviación es menor que en el grupo anterior y los valores de asimetría negativos indican la tendencia de la distribución hacia sedimentos más gruesos.



**Fig. 1.5:** Dendrograma y grupos texturales resultantes del análisis de agrupamiento.

		Arena	Limo	Prof.	Media	Mediana	Desviación	Asim.
GT1	x	98,81	1,03	6,34	3,26	3,26	0,21	0,08
64	(de)	(1,66)	(1,25)	(2,72)	(0,01)	(0,01)	(0,01)	(0,12)
GT2	x	90,23	6,00	7,60	3,54	3,32	0,85	0,49
17	(de)	(6,40)	(3,71)	(2,32)	(0,36)	(0,03)	(0,63)	(0,27)
GT3	x	75,18	15,23	8,08	4,30	3,49	1,95	0,73
11	(de)	(9,21)	(5,47)	(1,13)	(0,82)	(0,10)	(0,72)	(0,13)
GT4	x	40,35	27,13	8,35	6,66	5,55	3,24	0,44
19	(de)	(13,37)	(9,09)	(1,62)	(0,70)	(1,54)	(0,22)	(0,35)
GT5	x	5,75	46,64	8,36	8,42	8,67	2,71	-0,17
14	(de)	(3,70)	(4,74)	(1,06)	(0,53)	(0,85)	(0,28)	(0,21)

**Tab. 1.2:** Valor medio (x) y desviación estándar (de) del porcentaje de arena y limo, de la profundidad y de los parámetros estadísticos en los grupos texturales principales (GT). El número de muestras se indica debajo de cada GT.

		Arena	Limo	Prof.	Media	Mediana	Desviación	Asim.
GT1 <sub>1</sub>	x	99,61	0,41	4,50	3,25	3,25	0,16	0,00
22	(de)	(0,46)	(0,49)	(1,51)	(0,00)	(0,00)	(0,00)	(0,00)
GT1 <sub>2</sub>	x	99,30	0,72	5,79	3,26	3,26	0,19	0,05
19	(de)	(0,91)	(0,92)	(2,70)	(0,01)	(0,01)	(0,01)	(0,08)
GT1 <sub>3</sub>	x	97,60	1,94	8,75	3,28	3,28	0,28	0,19
21	(de)	(2,18)	(1,55)	(1,92)	(0,01)	(0,01)	(0,15)	(0,12)
GT1 <sub>a</sub>		96,41	2,14	8,36	3,27	3,27	0,20	0,17
GT1 <sub>b</sub>		99,92	0,08	4,56	3,22	3,22	0,22	-0,17

**Tab. 1.3:** *Ibidem* Tabla 1.2, para los subgrupos del GT1.

Las frecuencias acumuladas medias para cada GT (Fig. 1.6) muestran importantes diferencias entre las curvas, existiendo una clara diferenciación entre los grupos arenosos (GT1, GT2 y GT3) y los grupos fangosos (GT4 y GT5). En el diagrama de Shepard (Fig. 1.7), la composición de las fracciones de arena, limo y arcilla para cada muestra, identificada con el grupo textural, muestra la buena discriminación entre los grupos texturales. Los grupos arenosos, con mayor superposición entre sí, presentan un aumento gradual de material fino del GT1 al GT3; mientras que los grupos fangosos GT4 y GT5 aparecen con una menor superposición.

### 1.3.5 Distribución espacial y temporal de los grupos texturales

Las estaciones de muestreo identificadas con el grupo textural y mapeadas para los dos cruceros del año de 1986 (Fig. 1.8), revelan la distribución espacial de los sedimentos en el área estudiada. Existe una clara tendencia de distribución de los grupos en relación al gradiente batimétrico, estando ordenados en cada transecto de menor a mayor contenido de fango. Los grupos texturales con mayor contenido de material fino (GT3, GT4 y GT5) aparecen con el aumento de la profundidad, siendo más frecuentes en proximidades de la barra, tanto al norte como al sur (transectos II, III, IV y V).

Esta distribución es una respuesta al efecto del principal agente seleccionador del ambiente, las olas. Estas actúan sobre el fondo produciendo una remoción de los sedimentos, aumentando su acción a medida que disminuye la profundidad. En los locales próximos a la costa (A y B) encontramos sedimentos arenosos con los máximos valores de selectividad (menores desviaciones) y distribuciones simétricas o asimétricas negativas, por contribución de material grueso. Estos locales se encuentran en la primera línea de rompiente o rompiente externa. Los valores de media y de desviación disminuyen en dirección a la playa, siendo menores en las rompientes internas y alcanzando en el mediolitoral valores medios de  $2,8 \sigma$  de media y de  $0,36 \sigma$

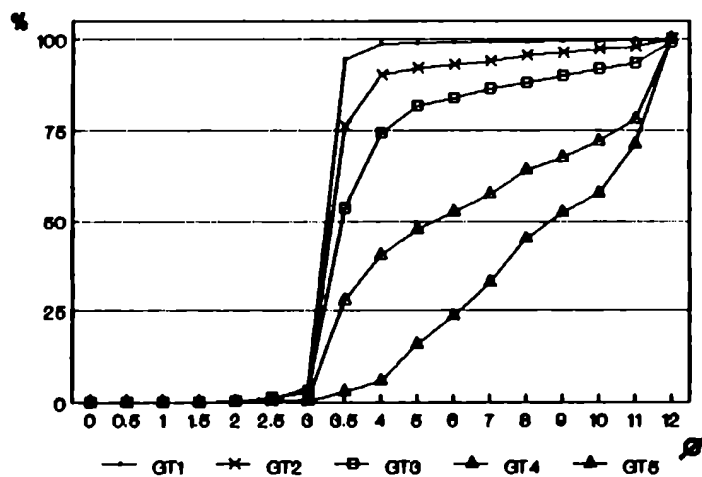


Fig.1.6: Distribución de frecuencias acumuladas (valores medios) para cada Grupo Textural.

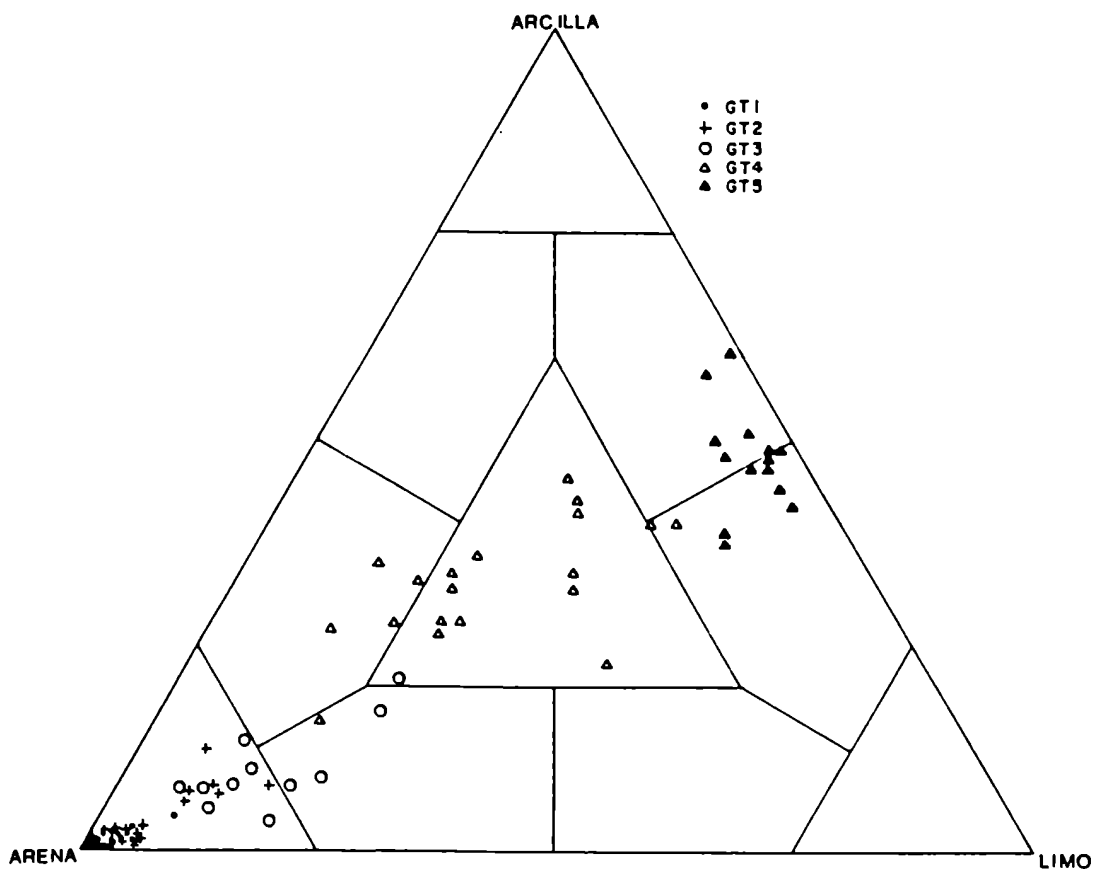


Fig. 1.7: Diagrama de Shepard de las muestras identificadas con el Grupo Textural.

	A	B	C	D	E	
Abril	I		1 <sub>1</sub>	1 <sub>2</sub>	1 <sub>a</sub>	
	II		1 <sub>1</sub>	1 <sub>1</sub>	2	
	III		1 <sub>1</sub>	2	4	
	IV	2	2		5	4
	V	1 <sub>1</sub>	3	3	3	
	VI	1 <sub>2</sub>	3		1 <sub>3</sub>	3
Agosto	I		1 <sub>2</sub>	1 <sub>3</sub>	2	2
	II		1 <sub>2</sub>	1 <sub>2</sub>	4	4
	III		2	2	3	3
	IV		1 <sub>1</sub>	4	3	
	V		1 <sub>3</sub>	1 <sub>3</sub>	2	3
	VI		1 <sub>2</sub>	2	2	3

**Fig. 1.8:** Distribución esquemática de las estaciones muestreadas durante los cruceros de 1986, identificadas con el Grupo Textural.



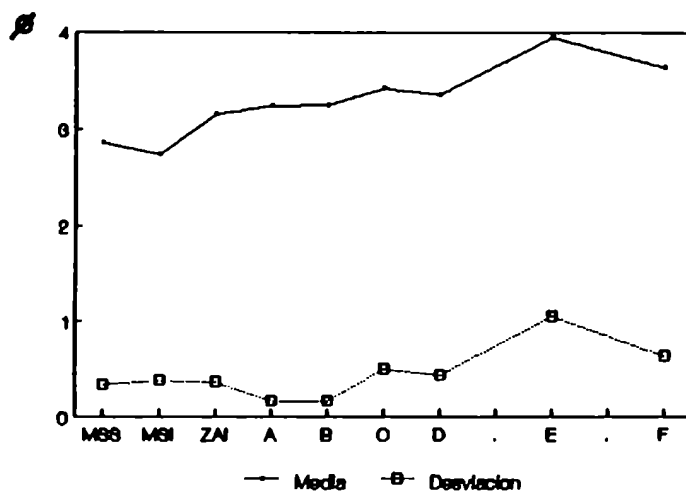
de desviación estándar, y asimetrías generalmente negativas (Paes, 1989; Santos, 1990) (Fig. 1.9).

Este mismo patrón de distribución se repite en los cruceros del periodo 87/88 (Fig. 1.10). Las diferencias entre el transecto norte (I) y sur (V) son evidentes, los sedimentos fangosos estuvieron presentes en el primero durante los meses de junio y julio, mientras que en el segundo durante prácticamente todo el periodo estudiado. El GT5, sedimentos con 95 % de fango, es frecuente en el sur y puede hallarse bien próximo de la costa. Existe, aparentemente, un ciclo temporal en los dos transectos; los sedimentos fangosos ocuparon profundidades menores en junio (puntos C, D y E) y se desplazaron a profundidades mayores en los meses subsiguientes. Este ciclo se interrumpe en el transecto sur en el mes de noviembre con una nueva aparición de sedimentos finos a menores distancias. Los sedimentos del último crucero de junio de 1990, que fueron designados a un GT por comparación de los valores de los parámetros estadísticos, muestran la repetición de este patrón temporal, con aumento de material fino en las estaciones profundas del transecto norte.

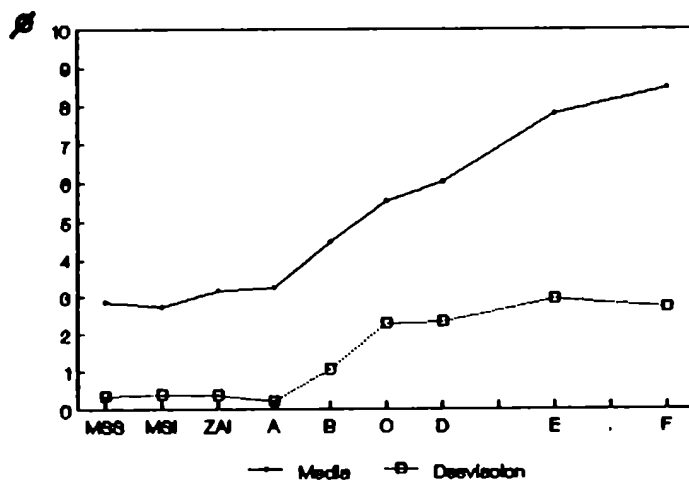
Dos factores intervienen, por lo tanto, en la distribución de sedimentos en esta área. Por un lado, el aporte de material fino proveniente de la descarga del sistema Patos-Mirin; y por otro, las olas y las corrientes que intervienen en la remoción y redistribución tanto de sedimentos arenosos como fangosos. Estos dos factores, relacionados a su vez con el régimen de vientos en el litoral y de lluvias en la cuenca de drenaje, son los principales determinantes de las características morfodinámicas de la playa.

#### 1.4 VIENTOS, OLAS Y CORRIENTES

Los vientos están entre los principales responsables del régimen hidrológico de la Lagoa dos Patos, influyendo también en el clima de olas de la región costera. El régimen de vientos es relativamente irregular y variable, tanto



a



b

**Fig. 1.9:** Variación de la media y de la desviación estándar a lo largo del perfil de playa. a: transversal norte (I); b: transversal sur (V). Los datos obtenidos en la bibliografía corresponden a valores medios de registros anuales. MSS: mesolitoral superior y MSI: mesolitoral inferior, según Santos (1990) para el Terminal Turístico, en las proximidades del balneario de Cassino (sur de la barra). ZRI: zona de rompiente interna según Paes (1989) para el mismo local anterior. De A a F: locales muestreados en el presente trabajo.

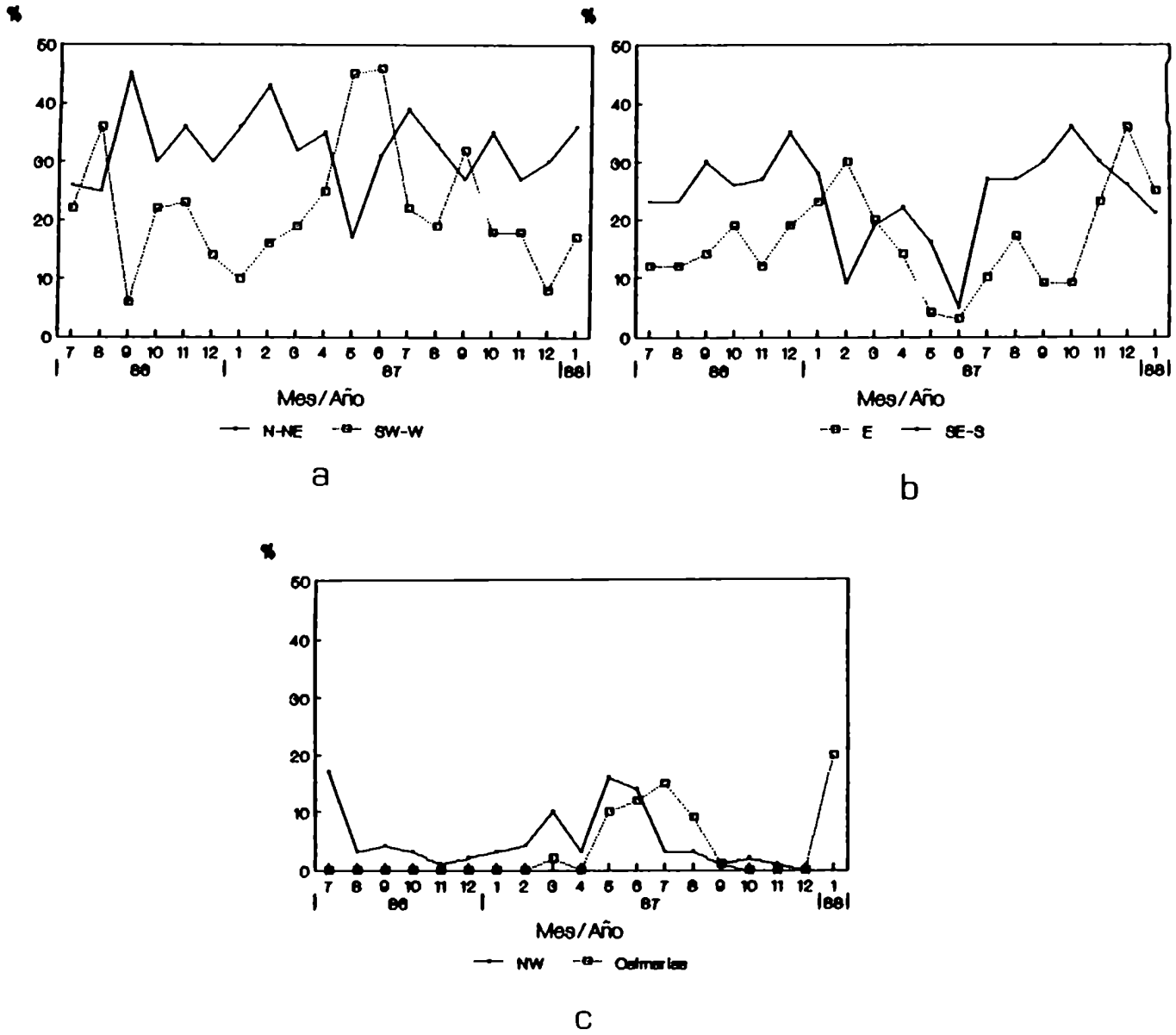
	Fecha	A	B	C	D	E	F	G	H
NORTE	06/87		1 <sub>1</sub>	1 <sub>3</sub>	2	4	2		
	07/87		1 <sub>1</sub>	1 <sub>3</sub>	1 <sub>3</sub>	4	4		
	08/87		1 <sub>1</sub>	1 <sub>1</sub>	1 <sub>2</sub>	1 <sub>3</sub>	1 <sub>3</sub>		
	10/87		1 <sub>2</sub>	1 <sub>2</sub>	1 <sub>2</sub>	1 <sub>3</sub>	1 <sub>3</sub>		
	11/87	1 <sub>1</sub>	1 <sub>1</sub>	2	1 <sub>2</sub>	1 <sub>3</sub>	1 <sub>3</sub>		
	01/88	1 <sub>2</sub>	1 <sub>1</sub>	1 <sub>1</sub>	1 <sub>3</sub>	1 <sub>3</sub>	1 <sub>3</sub>		
	03/88	1 <sub>1</sub>	1 <sub>1</sub>						
	04/88		1 <sub>1</sub>	1 <sub>2</sub>	1 <sub>2</sub>	1 <sub>2</sub>	1 <sub>3</sub>		
	05/88		1 <sub>1</sub>	1 <sub>1</sub>	1 <sub>3</sub>	1 <sub>2</sub>	1 <sub>3</sub>	2	4
	06/90	1 <sub>2</sub>	1 <sub>1</sub>	1 <sub>3</sub>	2	3	3		
SUR	06/87		1 <sub>b</sub>	4	4	5	5		
	07/87		1 <sub>1</sub>	2	2	5	5		
	08/87		1 <sub>1</sub>	1 <sub>3</sub>		3	4		
	10/87		1 <sub>1</sub>	1 <sub>2</sub>	5	5	5		
	11/87	1 <sub>2</sub>	1 <sub>3</sub>	4	4	5	5		
	01/88		4		4	4	5		
	04/88	1 <sub>2</sub>	5	4	5	5	4		
	06/90	1 <sub>b</sub>	2	4	4	5	4		

**Fig. 1.10:** Distribución de la estaciones muestreadas durante los los cruceros de 1987, 1988 y 1990, identificadas con el Grupo Textural.

durante el año como de un año para otro. De julio de 1986 a enero de 1988 (datos de la "Estação Rádio Costeira da Marinha do Rio Grande"), los vientos más frecuentes fueron los del cuadrante N-NE, con máximos durante la primavera, fines del verano y el otoño. Le siguen los vientos de los cuadrantes SW-W y SE-S, asociados a la entrada de frentes frías, las cuales serían más frecuentes durante los meses de otoño, invierno y primavera. Los vientos del cuadrante E presentan un ciclo bien marcado, con frecuencias máximas en el verano, lo que podría estar asociado al fenómeno conocido como brisa marina. Las calmarías son poco frecuentes, pudiendo ocurrir en verano y otoño (Fig. 1.11).

Los vientos del cuadrante N-NE, paralelos al eje mayor de la Lagoa dos Patos, facilitan las descargas del sistema hidrológico, y serían responsables por la mayor influencia hacia el sur de la pluma de sedimentos en la región costera. Estas descargas también estarían asociadas a las épocas más lluviosas, que usualmente son en otoño e invierno. Durante el periodo de noviembre de 1985 a junio de 1988, las lluvias mostraron un patrón bastante irregular y variable de un año a otro (Fig. 1.12). El ciclo observado en la distribución de los sedimentos fangosos está poco relacionado con las lluvias caídas durante el periodo muestreado, las cuales no presentan una clara estacionalidad.

El conocimiento del clima de olas de la costa brasilera, como del resto de Sudamérica, es bien limitado (Honsi, 1983). Esto es debido a que la mayoría de los registros de olas existentes fueron realizados, generalmente, en periodos de corta duración. Uno de los pocos registros abarcando un ciclo anual fue realizado en Tramandai (Wainer *et al.*, 1963; Motta, 1967), al norte del estado de Rio Grande do Sul. Motta (1969) y Honsi (1979) sugirieron que las condiciones climáticas de olas de Tramandai y de Rio Grande son similares o presentan diferencias despreciables, caracterizando el clima de Rio Grande de la siguiente forma: olas con periodos variando entre 5 y 17 segundos, siendo el más frecuente de 9 segundos, y estando los mayores periodos asociados a olas del cuadrante SE, características de las tempestades de otoño e invierno; altura significativa más frecuente de 1,5 metros, siendo la altura máxima de ocurrencia anual de 4,5 metros y de ocurrencia cada treinta años de 7 metros; las calmarías son muy raras. Finalmente



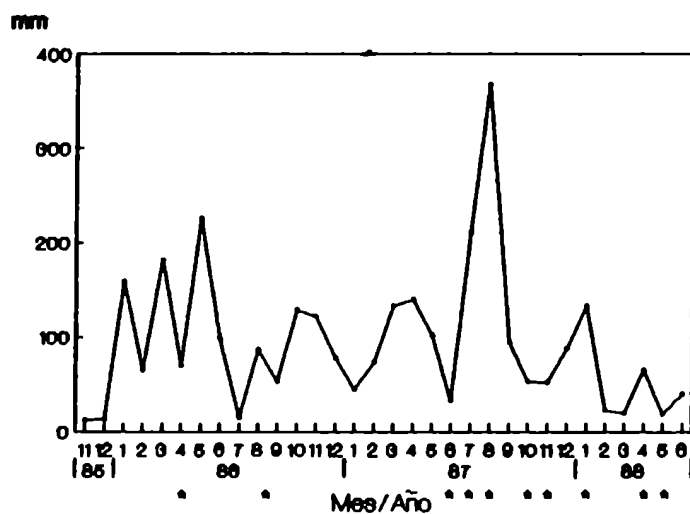
**Fig. 1.11:** Frecuencia relativa de los vientos, según datos de la "Estação Rádio Costeira da Marinha do Rio Grande". a: vientos del cuadrante N-NE y SW-W; b: vientos del cuadrante E y SE-S; c: vientos del cuadrante NW y calmarías.

concluyen que la costa sur de Brasil se caracteriza por tener una agitación constante y con el mayor índice energético de toda la costa brasilera.

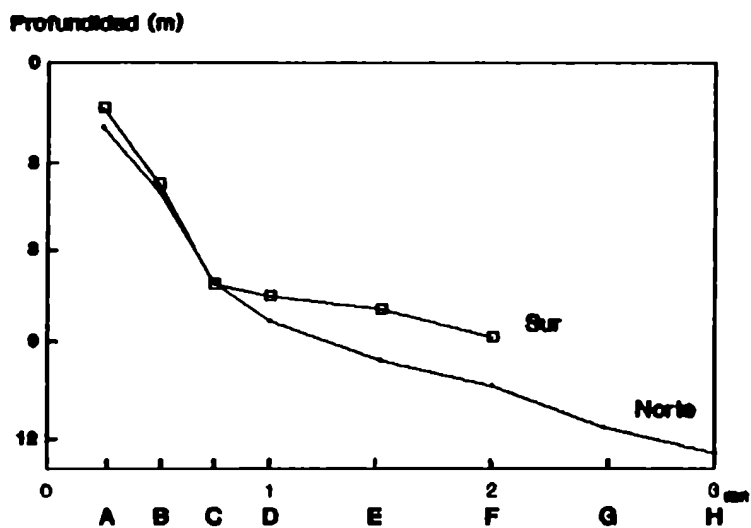
Los vientos locales no tendrían una relación directa con el clima de olas, ya que gran parte de este clima está dominado por la propagación de mar de fondo ("swell") provocado por temporales del cinturón depresionario subpolar, y que llega al continente sudamericano proveniente del SE (Laborde, 1987). Santos (1990) calculó, basado en los ya mencionados registros de Tramandai, la energía y el grado de erosión de las olas (King, 1972), concluyendo que la máxima energía y el mayor poder erosivo ocurriría a inicios del otoño, debido a olas provenientes del cuadrante SE-S. Según este autor, los vientos del NE tendrían una influencia indirecta importante, ya que reducirían la angulosidad de las olas producidas por el mar de fondo, disminuyendo considerablemente su poder erosivo.

Las corrientes más importantes en el área de estudio son las litorales ("longshore") y las corrientes de retorno ("rip-currents") (Gianuca, 1985), ambas inducidas por la acción de las olas. Las corrientes de marea son despreciables teniendo en vista que la marea astronómica es de pequeña amplitud (0,47 m), debido a la proximidad de un punto anfidrómico (Herz, 1977). Las corrientes litorales son un importante agente en el transporte de sedimento a lo largo de la playa y están estrechamente relacionadas a los vientos predominantes y al ángulo de ataque de las olas. En el área existe un transporte de sedimentos dominante de SW a NE y un transporte secundario de NE a SW (Motta, 1969).

Este transporte dominante, combinado al mayor aporte de sedimentos finos hacia el sur de la barra, sería el responsable de las diferencias en el perfil batimétrico entre los dos transectos (Fig. 1.13). La pendiente media entre los puntos A y C es similar en los dos transectos (1:200) apareciendo posteriormente diferencias, con un perfil más suave en el sur (1:1.450) que en el norte (1:833). Los locales menos profundos presentan las mayores desviaciones de los valores medios de cada profundidad (Tab. 1.4). Esto podría deberse a la existencia de una topografía accidentada en la zona de rompiente, por la formación de bancos de arena o "bars", característicos de playas expuestas (Swart, 1983).



**Fig. 1.12:** Precipitaciones (en mm) registradas durante el periodo muestreado. Con asterisco se indica el mes de los cruces realizados.



**Fig. 1.13:** Perfil batimétrico medio durante el periodo 87/88.

Distancia	Norte			Sur		
	x	(de)	n	x	(de)	n
A	2,9	(0,47)	3	2,3	(0,33)	2
B	4,8	(0,72)	9	4,6	(1,07)	7
C	7,5	(0,76)	8	7,5	(0,50)	5
D	8,6	(0,66)	8	7,9	(0,39)	7
E	9,8	(0,29)	8	8,2	(0,28)	7
F	10,5	(0,30)	8	9,1	(0,50)	7
G	11,8		1			
H	12,5		1			

**Tab. 1.4:** Profundidades registradas durante el periodo 87/88. **x:** media; **(de):** desviación estándar; **n:** número de observaciones.

### 1.5 ZONACION FISICA Y MORFODINAMISMO DE LA PLAYA

Una playa puede ser definida como aquella área litoral que es activamente retrabajada por la acción de las olas. El tipo de procesos que produce este retrabajamiento no es el mismo en todo el ancho de la playa, siendo posible establecer ciertas divisiones o zonas. A pesar de que según Swart (1983) no es recomendable establecer una zonación estricta en el estudio de los procesos costeros, la descripción e interpretación de dichos procesos puede ser mejorada a través del reconocimiento y de la diferenciación de unidades discretas con límites dinámicos. En el presente trabajo se adaptó la ya clásica zonación del sistema bental de Pérès (1961, 1982a), a la zonación utilizada por Wright *et al.* (1979) y Short & Wright (1983) en sus trabajos de dinámica sedimentaria de playas.



Un ambiente de playa puede ser dividido en tres grandes zonas: el supralitoral, también denominado de "backshore", es aquella zona que permanece emersa y bajo la influencia del "spray" marino, pudiendo sufrir inmersiones durante las grandes tempestades; el mesolitoral, o "foreshore" corresponde a aquella zona que sufre periódicas inmersiones y emersiones, debidas a las mareas, a condiciones meteorológicas cíclicas o al propio barrido de las olas ("swash"); y por último el infralitoral comprende aquella parte de la playa que permanece continuamente sumergida. Las dos primeras zonas, meso y supralitoral, serán referidas en este estudio como la parte subaérea de la playa.

El infralitoral puede ser subdividido a su vez en una zona de rompiente ("surf-zone") próxima a la costa y donde la turbulencia del agua es máxima debido al quiebre de las olas en una o más líneas de rompiente. Su límite externo está dado por el punto donde la ola quiebra ("break-point"), también llamado de primera profundidad crítica por Riedl (1964). En este punto, cuya profundidad es aproximadamente de  $2,5 \times H$  (altura de la ola), la energía de transporte de sedimento es máxima y el flujo de agua es multidireccional (Riedl & McMahan, 1974; Hiscock, 1983). Por detrás de esta zona se extiende la zona de aguas rasas ("nearshore"), con límite externo en el punto donde el movimiento orbital de la ola comienza a interactuar con el fondo, también conocido como segunda profundidad crítica (Riedl, *op.cit.*). Este punto se halla en profundidades de aproximadamente  $1/2$  de  $\lambda$  (longitud de onda). Dentro de esta zona el movimiento en el fondo es bidireccional, y la interacción de la ola con el sedimento aumenta gradualmente con la disminución de la profundidad y en dirección a la costa, alcanzando el máximo de interacción cuando la ola rompe (Short & Wright, 1983). Finalmente, la zona de aguas profundas ("offshore") es aquella zona que se extiende por detrás de la anterior, en donde la ola no interactúa con el fondo y los sedimentos son retrabajados por otro tipo de procesos (Fig. 1.14).

En un ambiente de playa, el factor de "stress" o el "superparámetro" que controla la gran parte de los restantes parámetros físicos y químicos, es la acción de las olas (McLachlan, 1980; Riedl, 1982). Las propiedades de las olas actuando en una playa, básicamente período, altura y ángulo de

ataque, son determinantes de las características físicas y de la zonación resultante. Dado que las olas producen un continuo transporte de sedimentos, existe un gran dinamismo en la morfología de la playa en función de la variabilidad cíclica de la energía de las olas. La identificación de este morfodinamismo, así como el conocimiento de su variabilidad temporal y espacial, constituye un prerequisite importante en el estudio de las relaciones entre los organismos y el ambiente (Flenning & Fricke, 1983).

Un esquema de clasificación de los estados morfodinámicos de una playa fue propuesta por Wright *et al.* (1982) y Short & Wright (1983), basados en la forma en que la energía de la ola actúa sobre la playa. Según estos autores existirían dos condiciones extremas: una condición reflectiva, donde la energía de la ola es reflejada (generalmente asociada a periodos de baja energía); y una condición disipativa, donde la energía de la ola es disipada en sucesivas rompientes (asociada a periodos de alta energía). Entre estas dos condiciones, existen 4 estados intermedios. Una playa puede pasar de un estado a otro, como consecuencia de la variación de la energía de la ola, variando a su vez la anchura y las características morfológicas de cada zona.

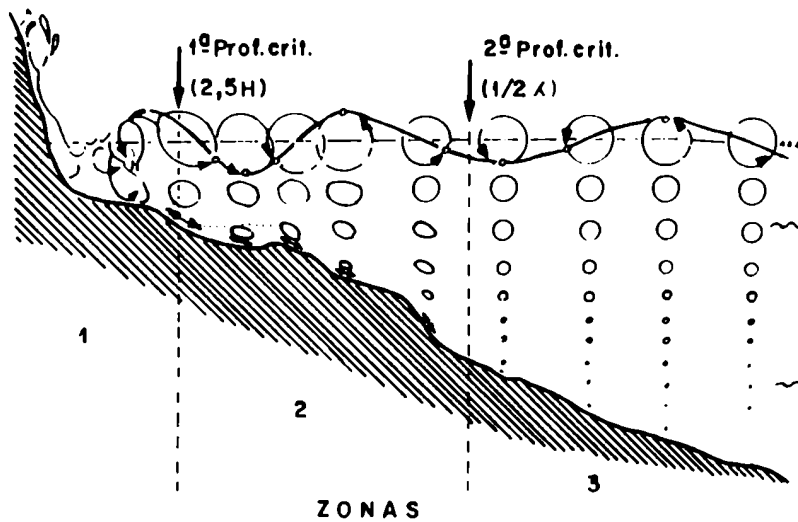
La playa estudiada presenta, la mayor parte del tiempo, estados morfodinámicos típicamente disipativos (Borzzone, 1988), resultado de la combinación de olas con energía moderada a alta actuando sobre sedimentos formados por arena fina en abundancia. En condiciones de baja energía (periodos de calma) la playa podría mostrar una tendencia a estados intermedios del tipo banco-canal. Estudios realizados en el mesolitoral de la playa (Santos, 1990) mostraron que dicha clasificación se corresponde con las mudanzas halladas en el perfil subaéreo de la playa. Condiciones de máxima erosión, durante el otoño, producen un perfil suave; mientras que estados constructivos, durante la primavera y el verano, producen un perfil de ondulación, típico de estados morfodinámicos intermedios.

En estados morfodinámicos disipativos las olas quiebran a grandes distancias de la costa, formando una zona de rompiente ancha y con una topografía constituida por bancos de arena ("bars") paralelos a la línea de la costa. La formación de estos bancos es determinante en la disipación de la energía de

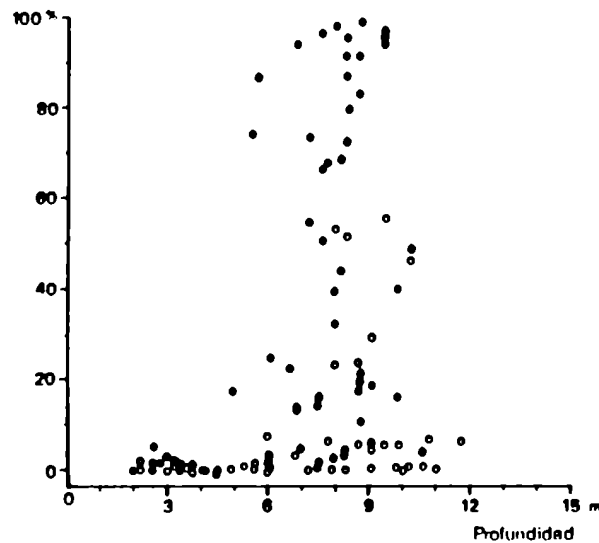
las olas (Greenwood & Davidson-Arnott, 1975). La localización de la primera rompiente o rompiente externa es variable, y con el aumento de la altura de la ola tiende a moverse de forma significativa en dirección al mar, alcanzando distancias superiores a los 500 m (>0,25 millas náuticas). En estos casos la zona de rompiente puede subdividirse en una zona de rompiente interna, donde la agitación es continua, y otra externa, donde quiebran las olas con mayor energía. En toda esta zona los sedimentos están formados por arenas limpias y con valores máximos de selección, pudiéndose relacionar el punto de rompiente medio con aquella profundidad a partir de la cual los sedimentos finos encuentran condiciones ocasionales de deposición, que sería de cinco metros al sur de la barra y de seis metros al norte (Fig. 1.15).

Los bancos de arena que se forman en la zona de rompiente participan activamente en el intercambio de sedimentos con el mesolitoral, funcionando como verdaderos depósitos de arena para los continuos ciclos de erosión y acreción. Son formas de equilibrio dinámico, con gran estabilidad en su morfología externa, pero con altas tasas de transporte de sedimento, lo que determina importantes migraciones de los mismos en sentido perpendicular a la línea de la costa (Greenwood & Sherman, 1984). En el o los canales entre bancos de arena, se acumulan sedimentos gruesos, pobremente seleccionados, los que son continuamente zarandeados por las corrientes oscilatorias producidas por las olas (Greenwood & Mittler, 1979).

La zona de aguas rasas en playas con un típico morfodinamismo disipativo presenta sedimentos relativamente uniformes y con un lento aumento del material fino en dirección al mar (Short, 1983). Esta distribución correspondería a la encontrada al norte de la barra. Al sur de la barra, donde existe una mayor influencia del drenaje de la Lagoa, la zona de aguas rasas muestra la presencia abrupta de sedimentos con una importante cantidad de material fino (> 80 %) (Fig. 1.15). La formación de bancos fangosos en un ambiente con moderada a alta energía de ola constituye un fenómeno poco conocido y que contradice el concepto tradicional de que limos y arcillas se acumulan en ambientes de bajo dinamismo, libres de la acción de las olas.



**Fig. 1.14:** Profundidades críticas y zonación física del infralitoral de una playa arenosa expuesta en relación con la interacción ola-substrato. 1: zona de rompiente; 2: zona de aguas rasas; 3: zona de aguas profundas (adaptado de Hiscock, 1983).



**Fig. 1.15:** Distribución de material fino (% de fango) en relación con la profundidad para el total de las muestras de sedimento analizadas, o: estaciones al norte de la barra, ●: estaciones al sur de la barra.

Los bancos fangosos poseen una dinámica particular, tanto en su formación y migración, como en su relación con el "fango fluido" (Wells & Coleman, 1981). Este último, también conocido como "creme de vase", es una suspensión densa de sedimentos en el agua con valores mayores de 10.000 mg/l. A pesar de que su formación en el área nunca fue comprobada, la posibilidad de su existencia fue registrada en el canal de Rio Grande por Calliari (1980) y Kantin (1983). Es probable que el material que se deposita esporádicamente en la parte subaérea de las playas al sur de la barra, donde el sedimento en suspensión alcanza concentraciones de 200.000 mg/l (Martins *et al.*, 1983), tenga el comportamiento del fango fluido. La formación del mismo es un proceso rápido y de alto dinamismo, siendo las olas las principales responsables de su formación y transporte. A su vez, el material en suspensión produce una gran atenuación en la energía de las olas, alterando la amplitud y contorno de las mismas y facilitando la redeposición (Wells & Coleman, *op.cit.*). Es así como, a pesar de estar expuestos a la energía de las olas, estos bancos infralitorales podrían mantener su identidad durante años, siendo la principal fuente de fango fluido que, en algunas ocasiones y en respuesta a una combinación desconocida de factores climáticos, se deposita en la parte subaérea de la playa.

## **CAPITULO 2**

### **Los moluscos**

#### **Distribución y zonación**

A pesar de la estrecha relación que existe entre la zonación física de una playa expuesta y las características de sedimentos y estructuras sedimentarias (Wright *et al.*, 1978; Short, 1983), la distribución de la fauna bentónica en relación con dicha zonación a sido motivo de discusión y controversia.

Day *et al.* (1971), utilizando análisis numérico en la interpretación de los datos biológicos, diferenciaron dos zonas faunísticas en el infralitoral de la plataforma continental de South Carolina (USA). La primera, localizada entre los 3 y 20 metros de profundidad, fue denominada de "zona turbulenta", y la segunda, entre los 40 y los 200 metros de profundidad, de "plataforma externa". Ya Field (1971), Christie (1976), McLachlan *et al.* (1984), Fleischack (1985) y Fleischack & Freitas (1989), trabajando en diferentes playas de Sudáfrica, subdividieron la zona turbulenta de Day en diferentes subzonas, las cuales recibieron variadas, y por momentos confusas, denominaciones.

La macrofauna bentónica infralitoral del área adyacente a la barra de Rio Grande, estudiada con material obtenido en el crucero de agosto de 1988, mostró una clara relación con la zonación física característica de una playa arenosa expuesta (Borzzone, 1988; Borzzone & Gianuca, 1990). La distribución de las especies de moluscos en relación a esta zonación, su variación temporal a lo largo de un ciclo anual, y su persistencia al cabo de cuatro años, será analizada en el presente capítulo.

## 2.1 MATERIAL Y METODOS

Las muestras biológicas, previamente fijadas en formalina 10 %, fueron lavadas en un tamiz de 1 mm, separados los organismos por unidades específicas bajo lupa estereoscópico y contado el número de individuos. El material malacológico fue conservado posteriormente en alcohol 70 %. Para el análisis numérico, las réplicas de cada estación de muestreo fueron sumadas y los valores de abundancia (número de individuos) fueron padronizados por muestra según:

$$X_i = \frac{x_i}{\text{SUM } x_i}$$

siendo:

$x_i$  = valor de la especie  $i$  para una muestra  $j$ , y

SUM = sumatoria de  $i = 1$  hasta  $n$

(Clifford & Stephenson, 1975; Boesoh, 1977), y cada valor posteriormente transformado en raíz cuadrada de raíz cuadrada

(Field *et al.*, 1982).

Fueron utilizadas dos técnicas de análisis multivariado: una clasificatoria, para la determinación de grupos de estaciones y de especies; y otra ordenatoria, para la visualización de la disposición espacial entre los grupos previamente determinados, probando al mismo tiempo la consistencia en la formación de los mismos (Gauch, 1982).

Como técnica clasificatoria fue realizado un análisis de agrupamiento normal o modo-Q (entre estaciones) y uno inverso o modo-R (entre especies) del tipo jerárquico combinatorio, utilizando para la unión entre objetos la media aritmética no ponderada (UPGMA). Como medida de similaridad entre objetos fue utilizado el índice de Bray-Curtis (Clifford & Stephenson, 1975) expresado como disimilaridad según:

$$D_{jk} = \frac{\text{SUM} [ Y_{ij} - Y_{ik} ]}{\text{SUM} [ Y_{ij} + Y_{ik} ]}$$

siendo:

$D_{jk}$  = disimilaridad entre el objeto i y el objeto k,

$Y_{ij}$  = valor del atributo i en el objeto j,

$Y_{ik}$  = valor del atributo i en el objeto k,

SUM = sumatoria de  $i = 1$  hasta  $n$ .

Los grupos-especie y los grupos-estación resultantes del análisis de agrupamiento fueron interrelacionados a través de un análisis nodal (Boesch, 1977). Este análisis define las relaciones entre los grupos utilizando los conceptos clásicos de constancia y de fidelidad. La constancia, o grado de presencia de un grupo-especie en un grupo-estación, está definida por:



$$C_{ij} = \frac{A_{ij}}{(N_i * N_j)}$$

siendo:

$C_{ij}$  = constancia del grupo-especie i en el grupo-estación j,

$A_{ij}$  = número de ocurrencias del grupo-especie i en el grupo-estación j,

$N_i$  y  $N_j$  = número total de atributos o entidades del grupo-especie i y del grupo-estación j, respectivamente.

Este índice tiene valores iguales a 1 cuando todas las especies del grupo-especie están presentes en todas las estaciones del grupo-estación, y 0 cuando ninguna está presente.

La fidelidad, o grado en que las especies de un grupo-especie seleccionan o limitan su presencia a un grupo-estación, está definida por:

$$F_{ij} = \frac{(A_{ij} * \text{SUM}_j N_j)}{(N_j * \text{SUM}_j A_{ij})}$$

siendo:

$F_{ij}$  = fidelidad del grupo-especie i en el grupo-estación j,

$\text{SUM}_j$  = sumatoria de  $i = 1$  hasta  $n$ ,

y restantes términos iguales que en la fórmula anterior.

Este último índice tiene un valor igual a 1 cuando la constancia de un grupo-especie es equivalente en todos los grupos-estación, menor que 1 cuando es menor que la constancia de los demás, y mayor que 1 cuando es mayor. Valores mayores que 2 sugieren una fuerte preferencia de las especies de un grupo por un determinado grupo-estación, mientras que valores menores que 1 indicarian una relación negativa entre estas especies y las estaciones de ese grupo (Boesch, *op.cit.*).

Como técnica de ordenación fue utilizado un análisis de correspondencia, según el método desarrollado por Hill (1979) y conocido como "Detrended Correspondence Analysis" (DCA). Este análisis tiene por objetivo representar las relaciones entre las entidades u objetos en un espacio donde pocas dimensiones resuman de la forma más real posible las características de los atributos. El DCA realiza una ordenación simultánea de las estaciones y de las especies, siendo el resultado gráfico la posición de una estación en un espacio multiespecífico resumido, y viceversa. En el presente trabajo los valores obtenidos en el eje 1 fueron multiplicados, en aquellos casos que era necesario, por -1, obteniéndose de esta forma un mismo efecto gráfico.

Estos análisis fueron realizados, en primer lugar, con los datos correspondientes al muestreo de agosto de 1986, abarcando toda el área de estudio (ver CAPITULO 1, Muestreo). Posteriormente fueron utilizados los datos del período 87/88, realizados apenas en un transecto al norte de la barra (I) y en otro al sur (V), considerando por separado cada transecto, y considerando posteriormente todo el conjunto de datos del período, incorporando a este último análisis los datos correspondientes al crucero de junio de 1990.

Una medida de diversidad específica ( $H'$ ) y de equitatividad ( $E'$ ) para cada muestra fue obtenida utilizando el índice de Shannon-Wiener según:

$$H' = - \sum p_i \log_2 p_i$$

$$E' = \frac{H'}{\log_2 S}$$

siendo:

$$p_i = n^{\circ} \text{ de individuos de la especie } i,$$

$$S = n^{\circ} \text{ total de especies, y}$$

$$\text{SUM} = \text{sumatoria de } i = 1 \text{ hasta } S$$

(Pielou, 1969).

Las diferencias entre el número de especies (riqueza específica), el número de individuos, la diversidad específica y la equitatividad de los grupos-estación determinados, fueron determinadas en un análisis de varianza (ANOVA), utilizando en la comparación *a posteriori* el método de Scheffé, con un nivel de significación del 95 % .

La relación entre los grupos-estación y las variables ambientales fue determinada a través de un análisis discriminante múltiple (MDA). Este análisis calcula una función (función discriminante) que maximiza las variaciones observadas entre los grupos establecidos *a priori*. Cuando estos grupos fueron determinados a partir de atributos biológicos, y el análisis se realiza con atributos ambientales, los resultados indican cuanto de la variación biológica esta asociada a los parámetros ambientales considerados, y cual de estos parámetros tiene una mayor importancia en la discriminación (Polgar, 1975; Shin, 1982).

Esto último está relacionado al valor, independiente del signo, que asumen los coeficientes o pesos padronizados de las diferentes variables en la función discriminante. Sin embargo, cuando existen variables con una alta correlación, estos coeficientes no siempre reflejan la importancia de la variable en la discriminación de los grupos (Hair *et al.*, 1979).

Por este motivo fueron consideradas en el MDA apenas aquellas variables ambientales que presentasen una baja correlación entre sí. El grado de correlación de las variables: profundidad, distancia de la costa, porcentaje de arena y de lama, media, mediana, desviación estándar, asimetría y grupo

textural (ver CAPITULO 1) fue evaluado a partir de un análisis de componentes principales (PCA), utilizando una matriz de correlación centrada.

Los análisis de agrupamiento fueron realizados con el programa NTSYS (ver. 1.5), los DCA fueron realizados con una versión para PC del programa original de Hill (1979), los cálculos de diversidad con el programa MVSP (ver. 1.3), y los ANOVA, MDA y PCA con el programa STATGRAPHICS (ver. 4.0).

## 2.2 COMPOSICION ESPECIFICA Y ABUNDANCIAS

Sobre un total aproximado de 126 especies componentes de la macrofauna bentónica, los moluscos fueron, después de los crustáceos, el segundo grupo en importancia contribuyendo con el 32 % de las especies (Tab. 2.1), seguido de los poliquetos con el 26 % y de los equinodermos con el restante 3 % (Borzzone, 1988). La importancia de los moluscos entre la restante macrofauna bentónica no es debido solamente al número de especies, sino también a las altas abundancias presentadas. En el muestreo de agosto de 1986, un bivalvo y un gasterópodo, ambos de pequeño tamaño, tuvieron las más altas abundancias junto con dos especies de crustáceos (Tab. 2.2).

Entre las 40 especies de moluscos, 15 correspondieron a la clase PELECYPODA y 25 a la clase GASTROPODA. Entre los primeros, las familias representadas por más de una especie fueron Mactridae, Tellinidae y Veneridae. Los gastrópodos de la subclase PROSOBRANCHIA estuvieron representados por una especie del Orden ARCHAEOGASTROPODA, de ocurrencia ocasional (familia Trochidae), una especie del Orden MESOGASTROPODA (familia Naticidae) y las restantes especies correspondientes al Orden NEOGASTROPODA, siendo la familia Olividae la mejor representada con seis especies, cinco de las cuales pertenecientes al género *Olivancillaria*. Por último la subclase OPISTHOBANCHIA estuvo representada por una especie de la familia Acteonidae y cuatro de la familia Pyramidellidae (Tab. 2.1).

GASTROPODA

CG	Familia	Especie
	<b>Trochidae</b>	
		aff. <i>Solarrella</i> sp.
	<b>Naticidae</b>	
(Nali)		<i>Natica limbata</i> Orbigny, 1840
	<b>Colymbellidae</b>	
(Pais)		<i>Parvanachis isabellei</i> (Orbigny, 1841)
-		<i>Costoanachis sertulariarum</i> Orbigny, 1841
	<b>Colubrariidae</b>	
(Budu)		<i>Buccinanops duartei</i> Klappenbach, 1961
(Buno)		<i>Buccinanops moniliferum</i> (Valenciennes, 1834)
	<b>Olividae</b>	
(Olpl)		<i>Olivella plata</i> (Ihering, 1909)
(Olde)		<i>Olivancillaria deshayesiana</i> (Duclos, 1857)
(Olui)		<i>Olivancillaria uretai</i> Klappenbach, 1965
(Olau)		<i>Olivancillaria auricularia</i> (Lamarck, 1810)
(Oluc)		<i>Olivancillaria urceus</i> (Röding, 1798)
(Olca)		<i>Olivancillaria carcellesi</i> Klappenbach, 1965
	<b>Volutidae</b>	
		<i>Adelomelon brasiliana</i> (Lamarck, 1811)
	<b>Terebridae</b>	
(Tege)		<i>Terebra gemulata</i> Kiener, 1838
	<b>Turridae</b>	
(Kudo)		<i>Kurtziella dorvillae</i> (Reeve, 1845)
(Crad)		<i>Cryoturris adamsi</i> (E.A. Smith, 1884)
	<b>Epitonidae</b>	
-		<i>Epitonium candeanum</i> (Orbigny, 1842)
(Cyac)		<i>Cylindriscala acus</i> (Watson, 1883)
-		<i>Epitonium georgettina</i> (Kiener, 1839)
(Epan)		<i>Epitonium angulatum</i> (Say, 1830)
	<b>Pyramidellidae</b>	
(Odja)		<i>Odostomia jadisi</i> Olsson & McGinty, 1958
-		<i>Eulinastona engonim surinamensis</i> Van Registeren Altena, 1975
(Tuur)		<i>Turbonilla uruguayensis</i> Pilsbry, 1897
-		<i>Turbonilla</i> sp.
	<b>Acteonidae</b>	
(Acpe)		<i>Acteon pelecais</i> Marcus, 1971

Tab. 2.1: Lista de las especies de moluscos colectados en el área de estudio. CG: código utilizado en los gráficos para la identificación de las especies. (Clasificación de los taxa según Rios, 1985)

PELECYPODA

CS	Familia	Especie
	<b>Nuculanidae</b>	
(Adpa)		<i>Adrana patagonica</i> (Orbigny, 1846)
	<b>Nactridae</b>	
(Nais)		<i>Nacra isabelleana</i> Orbigny, 1846
(Naja)		<i>Nacra janeiroensis</i> E.A.Smith, 1915
(Rapl)		<i>Raeta plicatella</i> (Lamarck, 1818)
	<b>Solenidae</b>	
(Sote)		<i>Solen tehuelchus</i> Orbigny, 1843
	<b>Tellinidae</b>	
(Stca)		<i>Strigilla carmaria</i> (Linnaeus, 1758)
(Tesa)		<i>Tellina sandix</i> Boss, 1968
(Tepe)		<i>Tellina petitiana</i> Orbigny, 1846
	<b>Donacidae</b>	
(Doge)		<i>Donax gemula</i> Morrison, 1971
	<b>Senellidae</b>	
(Abli)		<i>Abra lioica</i> (Dall, 1881)
	<b>Veneridae</b>	
(Ampu)		<i>Amiantis purpuratus</i> (Lamarck, 1818)
(Tive)		<i>Tivela ventricosa</i> (Gray, 1838)
	<b>Corbulidae</b>	
(Coca)		<i>Corbula caribaea</i> Orbigny, 1842
	<b>Pholadidae</b>	
(Cyla)		<i>Cyrtopleura lanceolata</i> (Orbigny, 1846)
	<b>Periplomatidae</b>	
(Pepl)		aff. <i>Periploma</i> sp.

Tab. 2.1: (Continuación).

Considerando la totalidad de las estaciones muestreadas, las mayores abundancias correspondieron a un pequeño gasterópodo, *Parvanachis isabellei*, el cual alcanzó el 63 % del total de individuos colectados; siendo también la especie más frecuente. Le siguen en abundancia los bivalvos *Donax gemmula*, *Amiantis purpuratus* y *Mactra isabelleana*, con 8, 7 y 4 % , y los gasterópodos *Olivancillaria deshayesiana* y *Natica limbata*, con 5 y 4 %, respectivamente (Tab. 2.3).

Si consideramos las estaciones correspondientes a los cruceros del periodo 87/88, abarcando un ciclo anual, podemos observar que existen diferencias en las abundancias entre los transectos norte y sur de la barra. En el transecto norte (I), las mayores abundancias correspondieron nuevamente a *Parvanachis isabellei* (75 %) seguido de *O. deshayesiana*, *N. limbata* y *A. purpuratus* (Tab. 2.4). En el transecto sur (V) *A. purpuratus*, *M. isabelleana* y *P. isabellei* reparten abundancias similares (entre 22 y 29 %), alcanzando el 90 % con la suma de *Abra lioica* y *D. gemmula* (Tab. 2.5). Además de las diferencias en dominancia, ciertas especies estuvieron presentes en solamente uno de los dos transectos. Los gasterópodos *O. carcellesi*, *Cryoturris adamsi*, *Acteon pelecais*, *Terebra gemmulata*, *Odostomia jadisi* y *Cylindriscalia acus*, y los bivalvos aff. *Periploma* sp., *M. janeiroensis* y *Adrana patagonica* fueron exclusivos del transecto norte, mientras que el gasterópodo *Olivella plata* y los bivalvos *Cyrtopleura lanceolata* y *Raeta plicatella*, fueron exclusivos del transecto sur. Ninguna de estas especies exclusivas mostró valores de abundancia o de frecuencia de ocurrencia importantes.

## 2.3 ANALISIS NUMERICO

### 2.3.1 Clasificación y ordenación

El análisis de agrupamiento de las estaciones del crucero de agosto de 1986 mostró, para el nodo-Q, la formación de

Especie	NI	Z	ZA	F	Z
<i>Donax gemmula</i> (M)	4260	14	14	7	29
<i>Diastylis sympterigiae</i> (C)	4256	14	29	23	96
<i>Ancinus gaucho</i> (I)	3955	13	42	24	100
<i>Parvanachis isabellei</i> (M)	3677	12	55	24	100
<i>Mellita quinquiesperforata</i> (E)	2179	7	62	16	67
<i>Amphioplus</i> sp. (E)	1547	5	67	19	79
<i>Olivancillaria deshayesiana</i> (M)	1033	4	71	13	54
<i>Synidotea marplatensis</i> (I)	1023	3	74	24	100
<i>Sthenelais limicola</i> (P)	937	3	78	18	75
<i>Magelona riojai</i> (P)	797	3	80	21	88
<i>Parandalia americana</i> (P)	611	2	82	20	83
<i>Odontosyllis hetero-falchaeta</i> (P)	440	1	84	16	67
<i>Abra lioica</i> (M)	396	1	85	15	63
<i>Serolis bonaerensis</i> (I)	382	1	86	16	67
<i>Macrochiridotea liliana</i> (I)	313	1	88	7	29
<i>Mactra isabelleana</i> (M)	296	1	89	14	58
<i>Buccinanops moniliferum</i> (M)	293	1	90	16	67

**Tab. 2.2:** Especies más abundantes de la macrofauna, obtenidas en el crucero del mes de agosto de 1986 (Borzzone, 1988). NI: número de individuos, porcentaje y porcentaje acumulado sobre el total de individuos colectados; F: frecuencia de ocurrencia y porcentaje sobre un total de 24 estaciones; P: poliqueto; I: isópodo; C: cumáceo; M: molusco; E: equinodermo.

Especie	NI	Z	ZA	F	Z
<i>Parvanachis isabellei</i>	68038	63	63	114	97
<i>Donax gemmula</i>	8535	8	71	29	25
<i>Amiantis purpuratus</i>	7380	7	78	86	74
<i>Olivancillaria deshayesiana</i>	5995	5	83	72	62
<i>Mactra isabelleana</i>	4687	4	87	63	54
<i>Matica limbata</i>	4082	4	91	72	62
<i>Buccinanops moniliferum</i>	2431	2	93	73	62
<i>Kurtziella dorvillae</i>	1688	2	95	48	41
<i>Abra lioica</i>	1440	1	96	54	46
<i>Tellina sandix</i>	815	1	97	51	44

**Tab. 2.3:** Especies de moluscos más abundantes considerando la totalidad de los cruceros. NI: número de individuos, porcentaje y porcentaje acumulado sobre el total de individuos colectado, F: frecuencia de ocurrencia y porcentaje sobre el total de 117 estaciones.



Especie	NI	Z	ZA	F	Z
<i>Parvanachis isabellei</i>	59288	75	75	45	98
<i>Olivancillaria deshayesiana</i>	4519	6	81	40	87
<i>Natica limbata</i>	3765	5	86	31	67
<i>Amiantis purpuratus</i>	3382	4	90	44	96
<i>Buccinanops moniliferum</i>	2042	3	93	44	96
<i>Kurtziella dorvillae</i>	1472	2	95	29	63
<i>Macra isabelleana</i>	1431	2	97	22	48
<i>Abra lioica</i>	411	1	98	17	37
<i>Tellina sandix</i>	381	0	98	27	59
<i>Olivancillaria uretai</i>	347	0	98	32	70

**Tab. 2.4:** Especies de moluscos más abundantes considerando los cruceros al norte de la barra del periodo 87/88. NI: número de individuos, porcentaje y porcentaje acumulado sobre el total de individuos colectado, F: frecuencia de ocurrencia y porcentaje sobre el total de 48 estaciones.

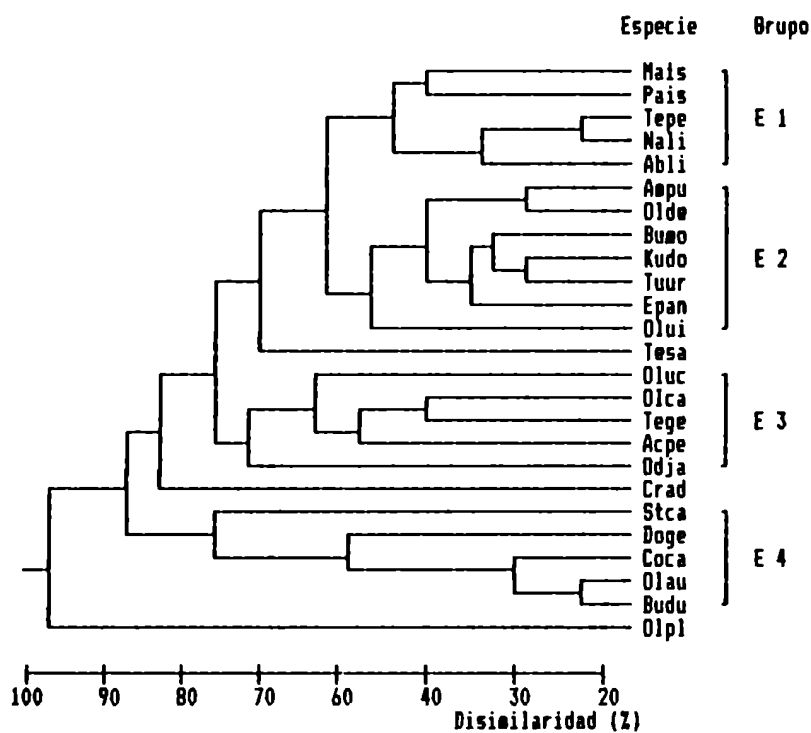
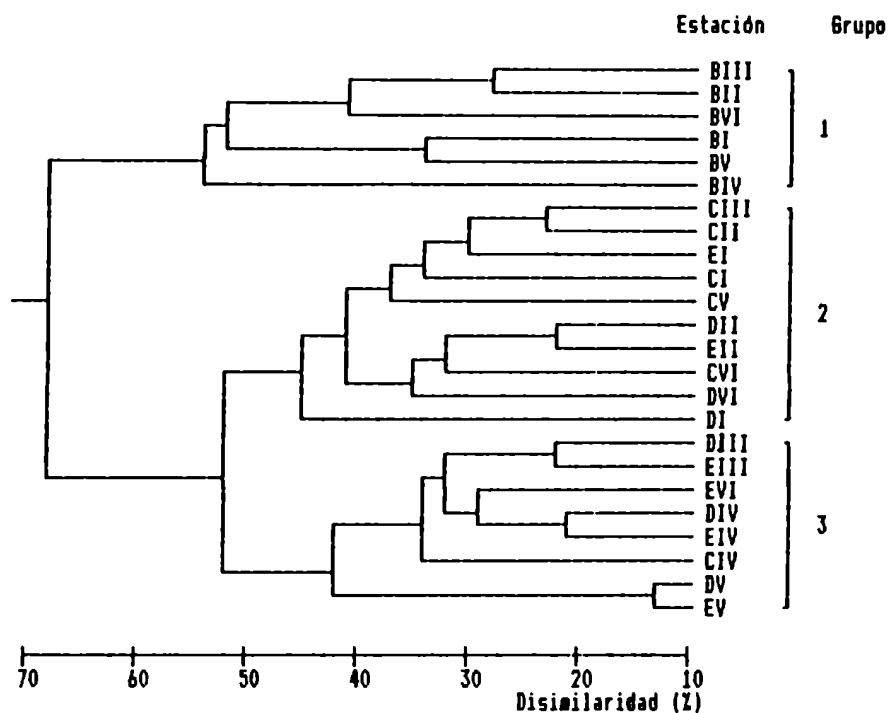
Especie	NI	Z	ZA	F	Z
<i>Amiantis purpuratus</i>	3032	29	29	18	51
<i>Macra isabelleana</i>	2940	28	57	22	63
<i>Parvanachis isabellei</i>	2306	22	79	33	94
<i>Abra lioica</i>	603	6	85	17	49
<i>Donax gemmula</i>	603	6	91	10	29
<i>Tellina sandix</i>	255	2	93	11	31
<i>Tellina petitiana</i>	243	2	95	20	57
<i>Olivancillaria uretai</i>	142	1	96	9	26
<i>Olivancillaria deshayesiana</i>	99	1	97	10	29
<i>Cyrtopleura lanceolata</i>	98	1	98	2	6

**Tab. 2.5:** Especies de moluscos más abundantes considerando los cruceros al sur de la barra del periodo 87/88. NI: número de individuos, porcentaje y porcentaje acumulado sobre el total de individuos colectado, F: frecuencia de ocurrencia y porcentaje sobre el total de 35 estaciones.

tres grupos de estaciones (Fig. 2.1a). El grupo 1 está formado por las estaciones menos profundas de cada transecto, tanto al norte como al sur de la barra. En el grupo 2 se agruparon las estaciones intermedias, quedando en el grupo 3 las estaciones más profundas de los transectos II, III, IV, V y VI. En los transectos próximos a la barra se ubicaron gran parte de las estaciones pertenecientes al grupo 3, con una mayor presencia al sur de la barra, en los transectos IV y V (Fig. 2.2).

En el dendrograma nodo-R fueron considerados cuatro grupos de especies (Fig. 2.1b), los cuales fueron relacionados con las estaciones en un análisis nodal (Fig. 2.3). El grupo-estación 1 está caracterizado por las especies del E1, con constancia y fidelidad muy alta. Estas especies son prácticamente exclusivas de este grupo 1, ocurriendo ocasionalmente en algunas estaciones del grupo 2. El grupo E2 mostró una constancia alta en las estaciones del grupo 1, y una muy alta constancia en el grupo 2. Este último grupo de estaciones podría caracterizarse por una presencia importante del grupo E2, y casi exclusiva de las especies del E3, con el cual mostró el máximo valor de fidelidad. Finalmente, las especies del E1 tuvieron una constancia moderada en el grupo 1 pero muy alta en los grupos 2 y 3, siendo especies con una amplia distribución en toda el área estudiada.

La representación gráfica en un espacio tridimensional utilizando los resultados de los tres primeros ejes del DCA, nos muestra la posición relativa y el grado de superposición entre los diferentes grupos. Los grupos-estación tuvieron una buena diferenciación, con una pequeña superposición entre los grupos 2 y 3 (Fig. 2.4a). Las estaciones se distribuyeron a lo largo de un gradiente principal formado por el eje 1, ocupando los grupos 1 y 3 los extremos del mismo. La dispersión a lo largo del eje 2 también fue importante, siendo mayor para las estaciones del grupo 1. Los grupos-especie (Fig. 2.4b), con una disposición coincidente con los grupos-estación que caracterizan, mostraron una menor superposición entre ellos. Tres especies no fueron incluidas dentro de los grupos-especie; dos de ellas, *Olivella plata* y *Cryoturris adamsi*, aparecieron en el gráfico junto a las especies del E2, mientras que *Tellina sandix* mostró mayores similitudes con las especies de los grupos E3 y E1.



**Fig. 2.1:** Dendrogramas del análisis de agrupamiento del muestreo de agosto de 1988. a: modo-Q, cada estación está identificada por la distancia a la costa en letra mayúscula y el transecto en número romano; b: modo-R, las especies están identificadas con el código gráfico de la Tabla 2.1.

	A	B	C	D	E
I		1	2	2	2
II		1	2	2	3
III		1	2	3	3
IV		1	3	3	3
V		1	2	3	3
VI		1	2	2	3

Fig. 2.2: Distribución esquemática de las estaciones del cruce de agosto de 1986, identificadas con el grupo-estación.

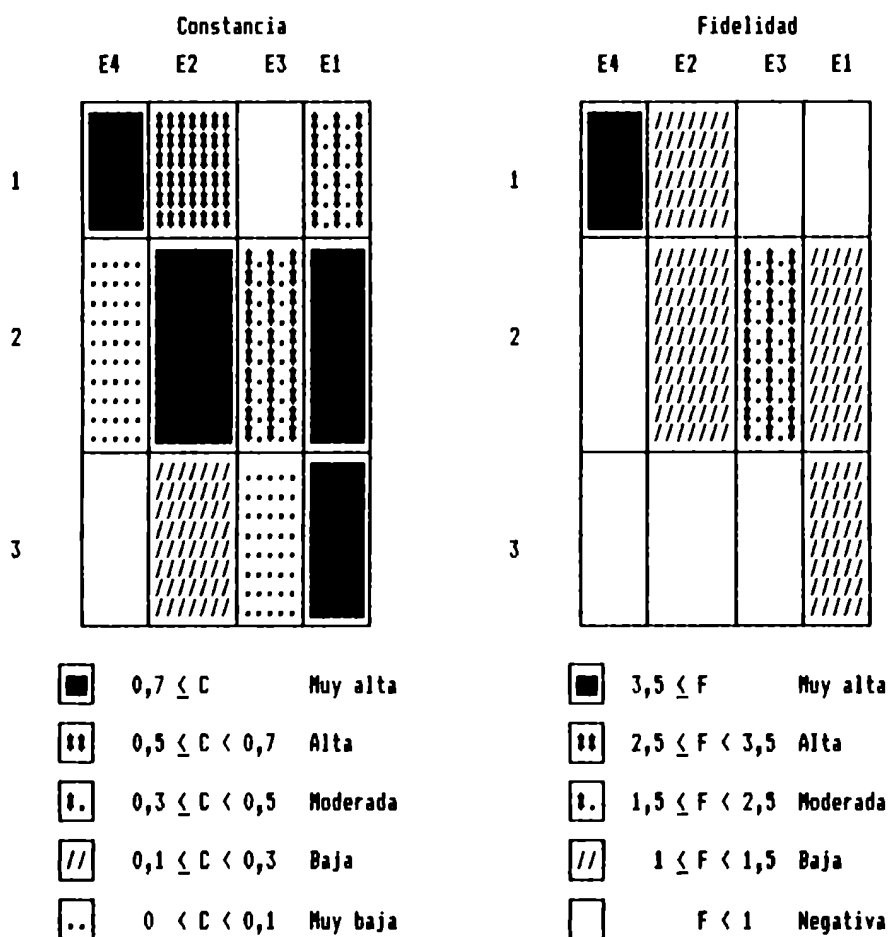
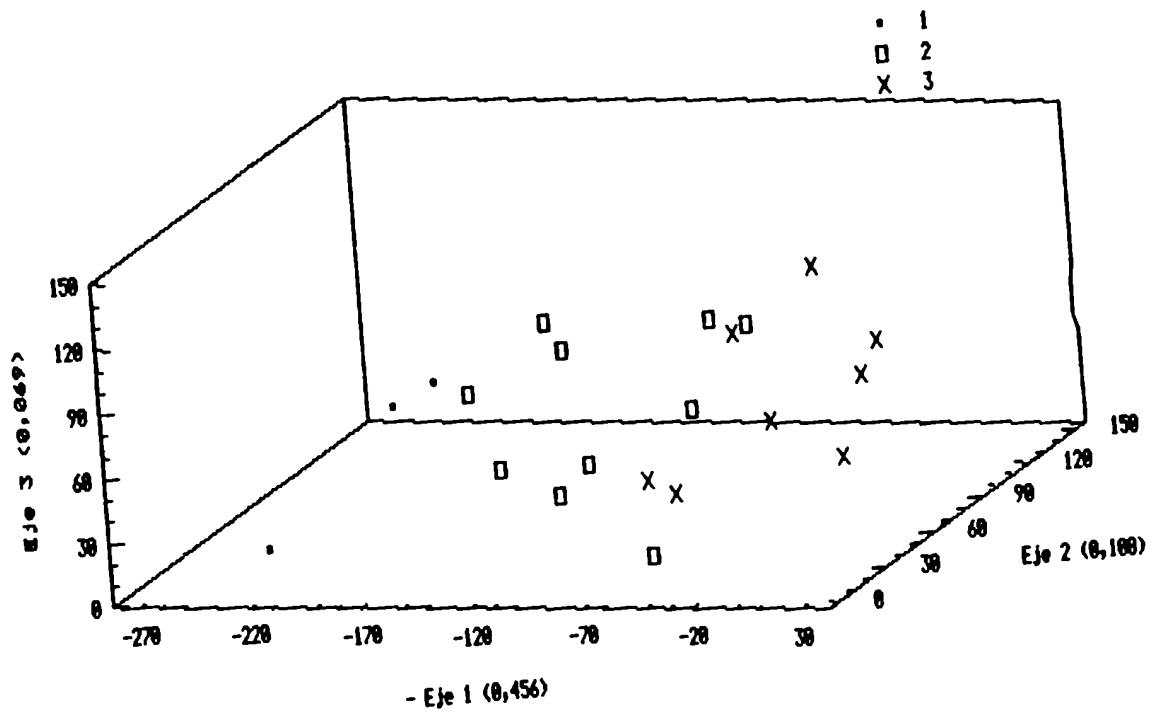
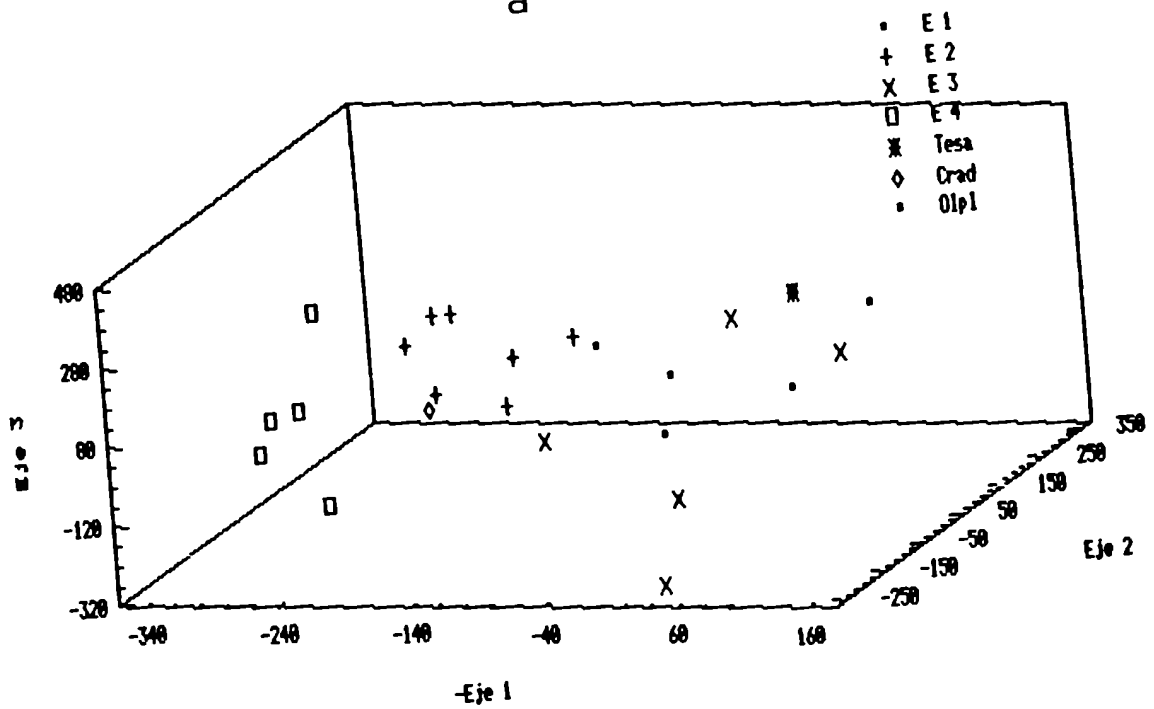


Fig. 2.3: Análisis nodal para los agrupamientos del muestreo de agosto de 1986.



a

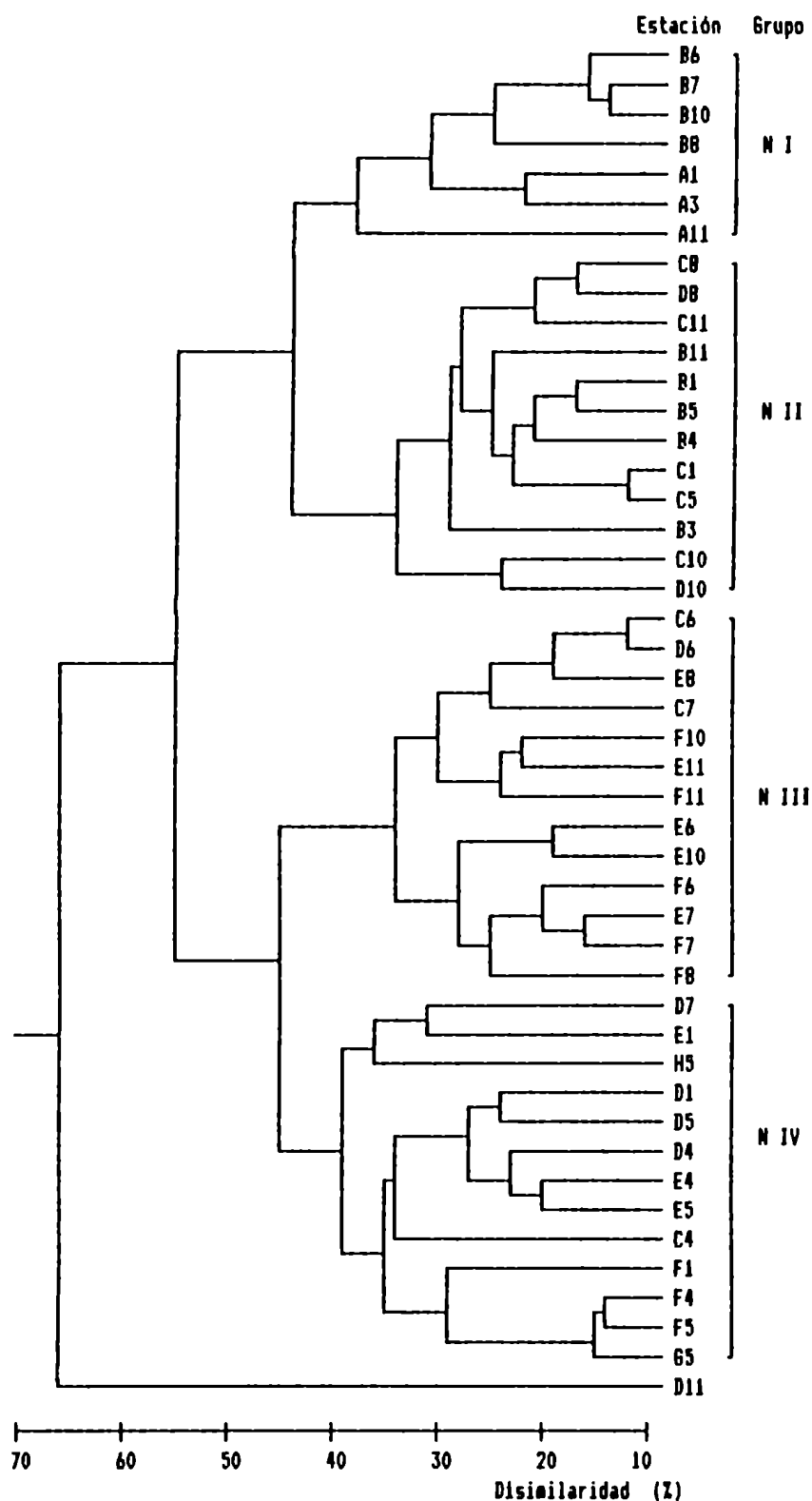


b

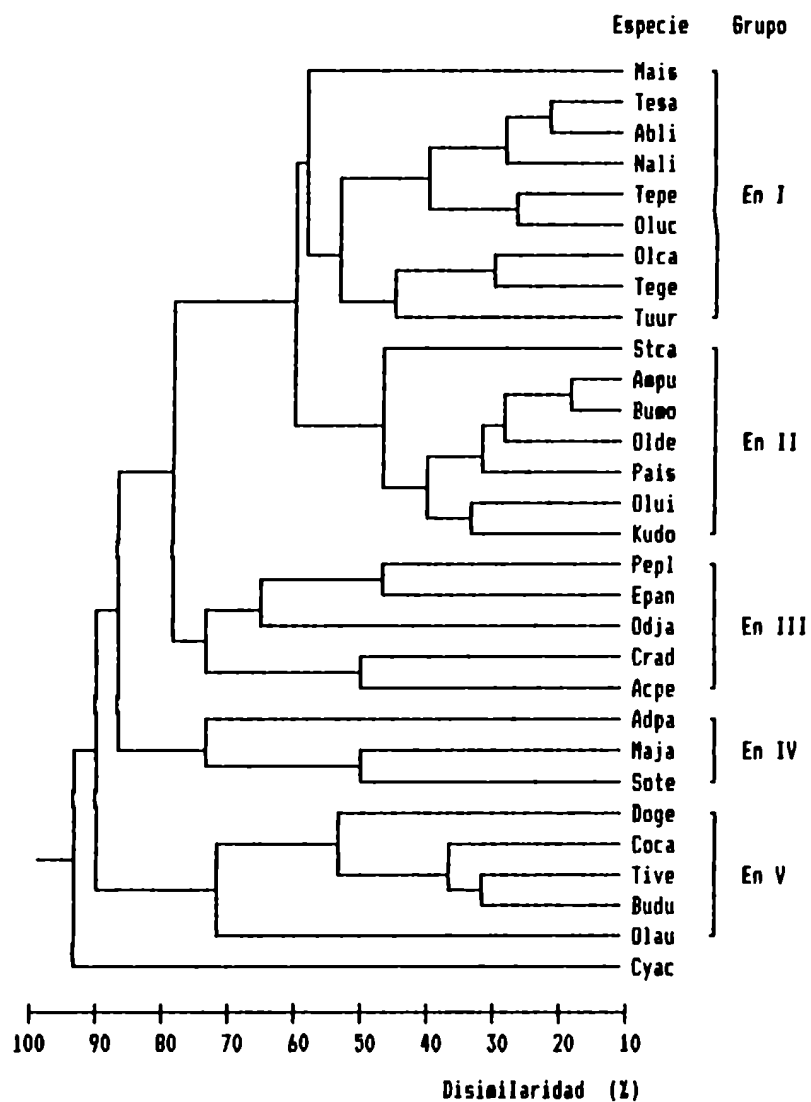
Fig. 2.4: Resultados del DCA para el muestreo de agosto de 1986.  
a: modo-Q, en cada eje figura el eigenvalue; b: modo-R.

Los resultados del análisis de agrupamiento, modo-Q, considerando las estaciones al norte de la barra durante el período 87/88, mostró la formación de cuatro grupos-estación (Fig. 2.5). El grupo NI está formado por las estaciones más próximas de la costa (A) y las estaciones a 0,5 millas náuticas (B) correspondientes a los meses de invierno y primavera. Este grupo de estaciones está caracterizado por la presencia de las especies del grupo EnV del análisis inverso (Fig. 2.6), con una muy alta constancia y una máxima fidelidad (Fig. 2.7). El grupo NII está formado por las restantes estaciones B, junto con las estaciones C de primavera y verano, y D de primavera. Posee, como el resto de los grupos, una muy alta constancia del EnII y una constancia moderada del EnI, teniendo una fidelidad baja del primero junto con el EnV. Las estaciones del NIII corresponden a los locales más profundos de invierno y primavera, poseen una muy alta constancia de los EnII y EnI, pero solamente una fidelidad moderada de este último grupo-especie junto con el EnIV. El NIV, formado por las estaciones profundas de verano y otoño, posee una alta constancia del EnI, pero solamente una fidelidad moderada del EnIV. Una estación, D11, no agrupó con las demás por presentar una muy alta abundancia de una sola especie de bivalvo.

El dendrograma de las estaciones al sur de la barra (Fig. 2.8) mostró un grupo de estaciones, SI, bien diferenciado del resto. Este grupo fue subdividido en dos subgrupos, el SIa formado por las estaciones más próximas de la costa de cada crucero y las estaciones B de invierno y primavera, repite el patrón hallado al norte de la barra. El subgrupo SIb incluye dos estaciones C y una B. Las diferencias entre estos dos subgrupos se refleja en las relaciones con los grupos-especie, donde sólo fueron considerados dos grandes grupos (Fig. 2.9). El SIa posee una moderada constancia y una fidelidad muy alta del EsII, mientras que el SIb presenta una constancia alta del EsI (Fig. 2.7). El grupo SII incluye la mayoría de las estaciones profundas de invierno y primavera, y las estaciones del crucero de enero. Puede subdividirse en un subgrupo SIIa, más raso y con una alta constancia y fidelidad moderada del EsI; y un subgrupo SIIb, con una constancia moderada y fidelidad baja del mismo EsI. Por último, el grupo SIII incluye estaciones con baja o muy baja constancia de los grupos-especie considerados, esto debido a



**Fig. 2.5:** Dendrograma del análisis de agrupamiento, modo-Q, de las estaciones al norte de la barra, periodo 87/88. Cada estación está identificada por la distancia de la costa en letra mayúscula y el mes de muestreo en número arábigo.



**Fig. 2.6:** Dendrograma del análisis de agrupamiento, modo-R, de las estaciones al norte de la barra, periodo 87/88. Las especies están identificadas con el código gráfico de la Tabla 2.1.



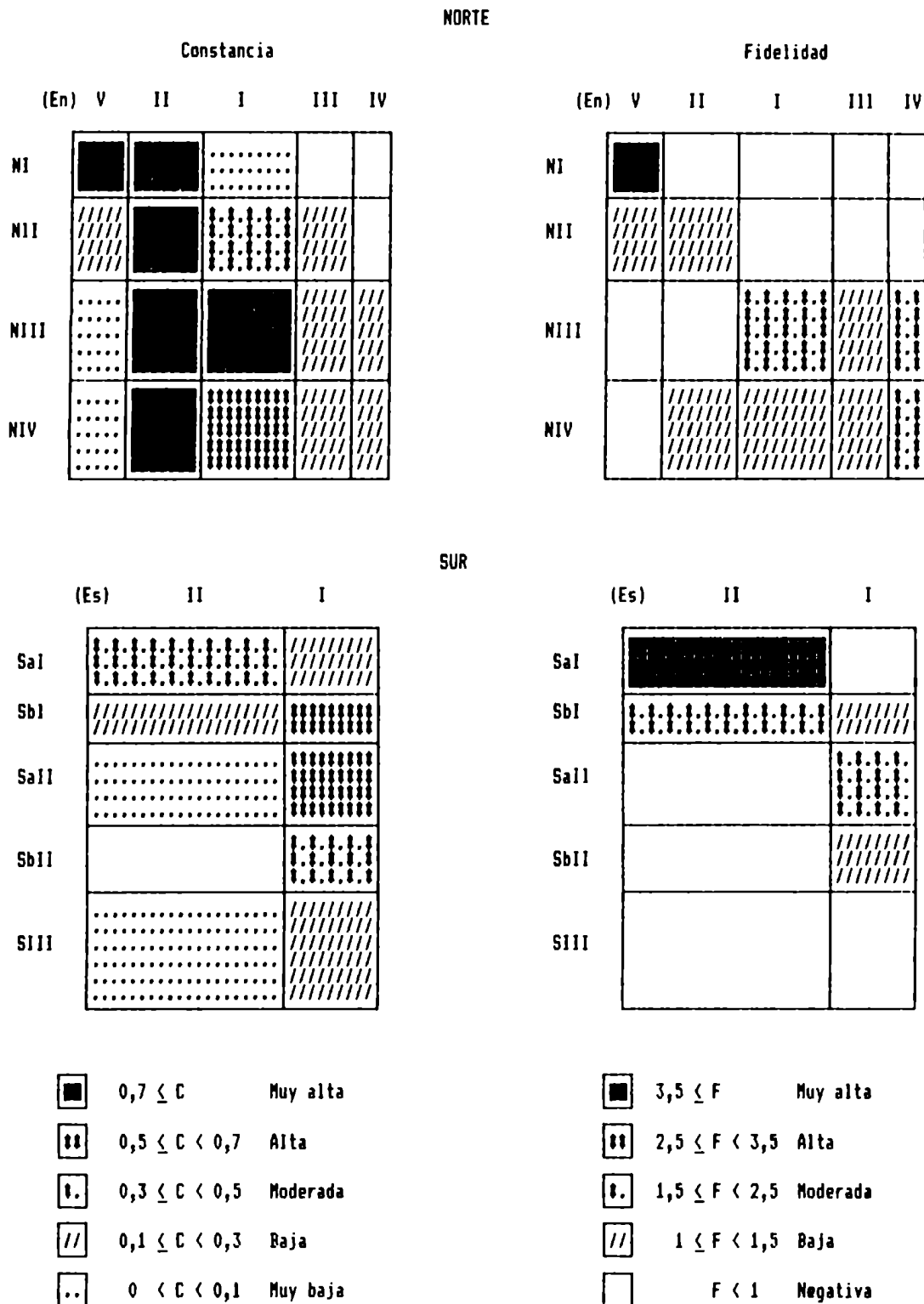
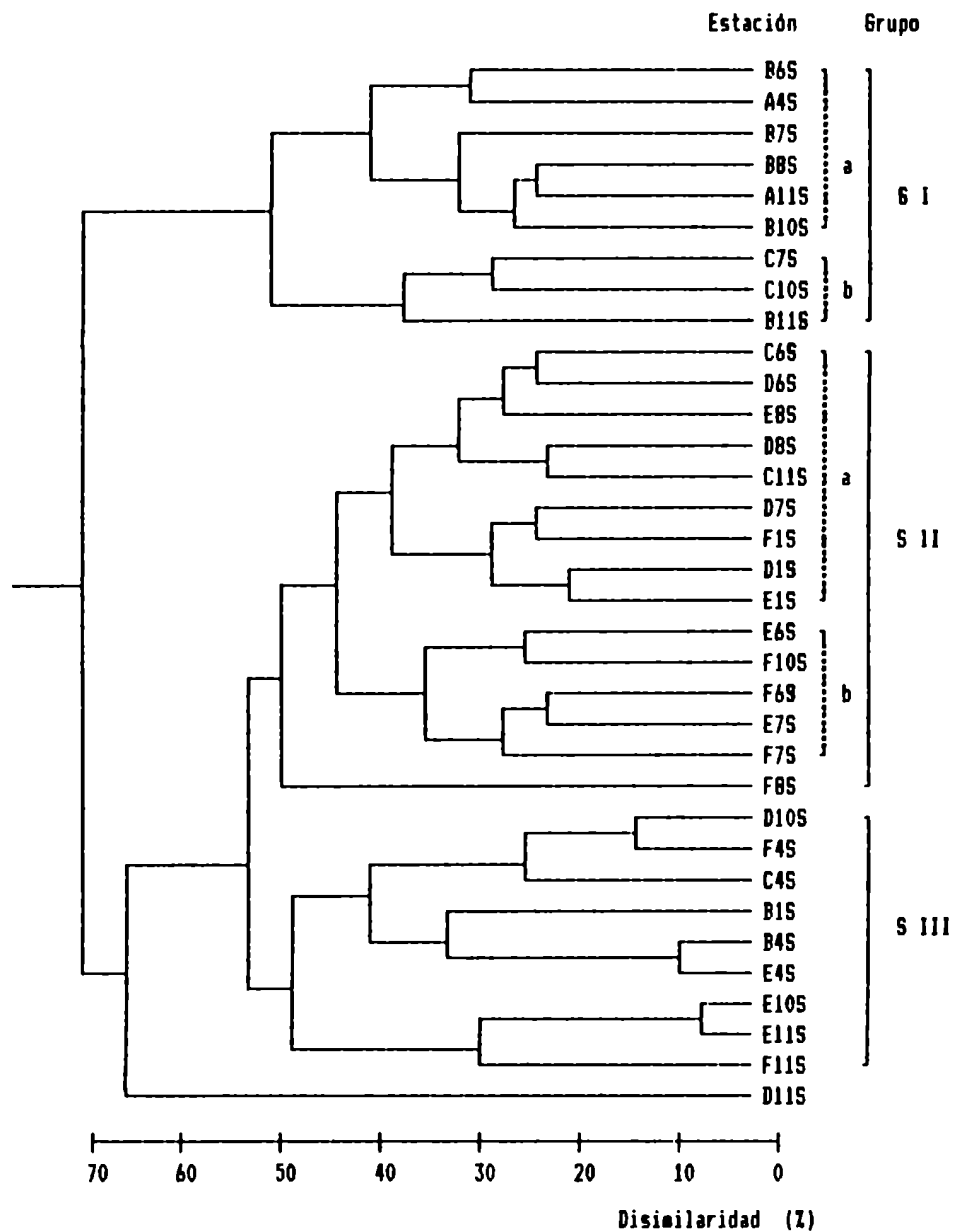
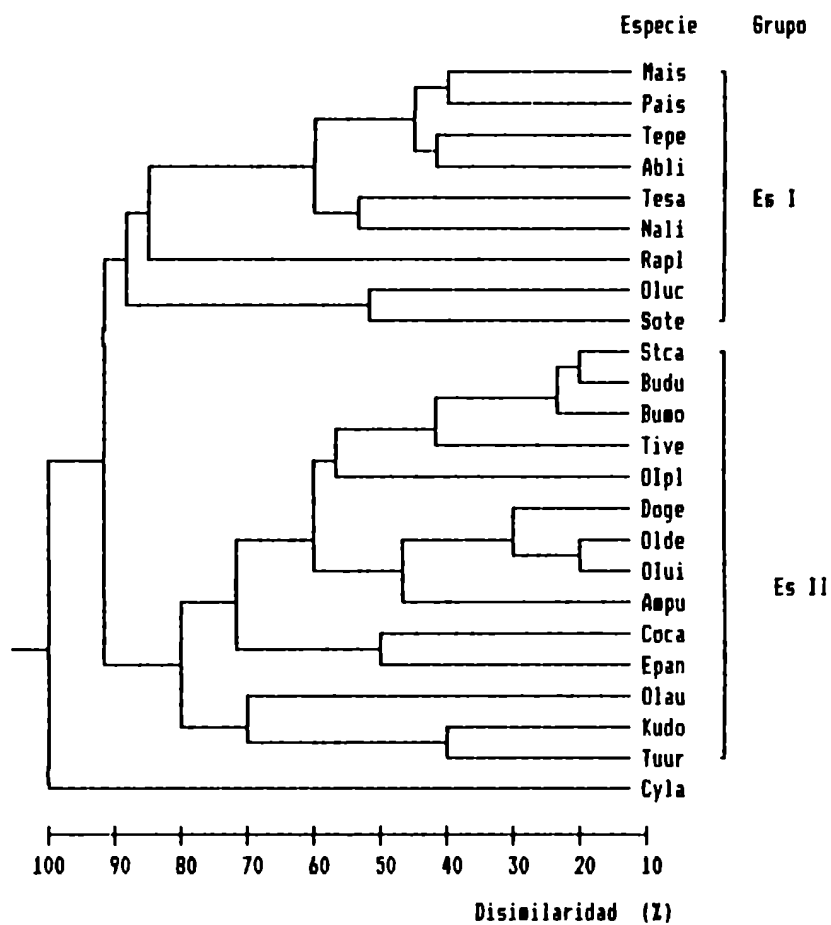


Fig. 2.7: Análisis nodal para los agrupamientos norte y sur, periodo 87/88.



**Fig. 2.8:** Dendrograma del análisis de agrupamiento, modo-Q, de las estaciones al sur de la barra, periodo 87/88. Las estaciones están identificadas por la distancia de la costa, primera letra mayúscula, y el mes de muestreo en número arábigo. La segunda letra mayúscula (S), identifica el transecto sur.



**Fig. 2.9:** Dendrograma del análisis de agrupamiento, modo-R, de las estaciones al sur de la barra, periodo 87/88. Las especies están identificadas por el código gráfico de la Tabla 2.1.

presentar un escaso número de especies. Incluye las restantes estaciones de abril y algunas de las estaciones profundas de octubre y noviembre. La estación D11S fue considerada independiente de los restantes grupos, mostrando mayores afinidades con los SII y SIII.

Los resultados del DCA mostraron que, tanto al norte como al sur de la barra, las estaciones se distribuyeron a lo largo de un fuerte gradiente principal formado por el eje 1. En los grupos del norte (Fig. 2.10a), la mejor diferenciación corresponde a los NI y NII, existiendo una mayor superposición y dispersión en los otros ejes para los grupos NIII y NIV. La disposición de los grupos-especie (Fig. 2.10b), presentó nuevamente una menor superposición entre ellos, coincidiendo con los grupos-estación que caracterizan. En el sur, los subgrupos S1a y S1b aparecen bien definidos y separados, existiendo una mayor superposición entre los restantes grupos. Parte de las estaciones del grupo SIII ocuparon los valores extremos del gradiente (Fig. 2.10c). Los grupos-especie se hallan bien diferenciados, con las especies del EsII ocupando el extremo izquierdo del gradiente, al igual que las estaciones del SI (Fig. 2.10d). En ambos casos, la dispersión a lo largo del segundo y tercer eje del DCA fue menor para las estaciones más rasas, contrariamente a lo ocurrido con la distribución de las estaciones considerando toda el área (Fig. 2.4a).

El dendrograma del total de las estaciones correspondientes al periodo 87/88, junto con las realizadas en junio de 1990 (Fig. 2.11), puede ser dividido en seis grupos principales de estaciones. Los primeros cuatro grupos, bien separados de los restantes, mostraron una distribución similar al dendrograma del norte de la barra. El primer grupo, T1, incluye todas las estaciones del NI más cuatro estaciones del S1a y las dos estaciones A del muestreo del 90. Presenta una alta constancia y una máxima fidelidad el grupo-especie EtIV (Fig. 2.12 y 2.13), este último compuesto por las mismas especies del EnIV, más una especie de ocurrencia exclusiva del sur. El TII está compuesto por las estaciones del NII, más las restantes dos estaciones del S1a y las estaciones B y D norte del 90. En los dos dendrogramas, norte y total, este grupo de estaciones mostró mayores afinidades con el grupo anterior; posee una constancia baja del EtIV y una muy alta constancia y fidelidad moderada del

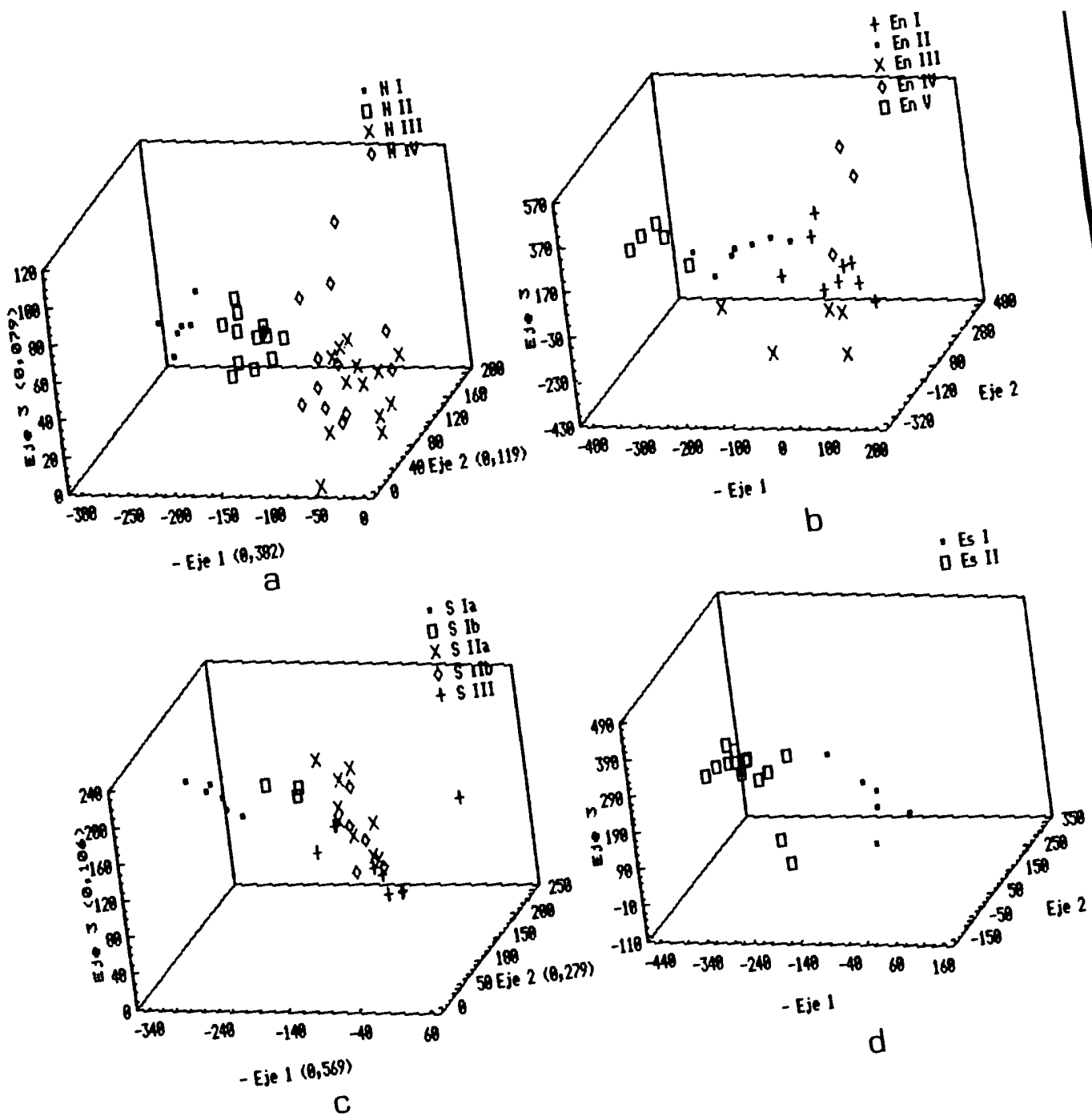
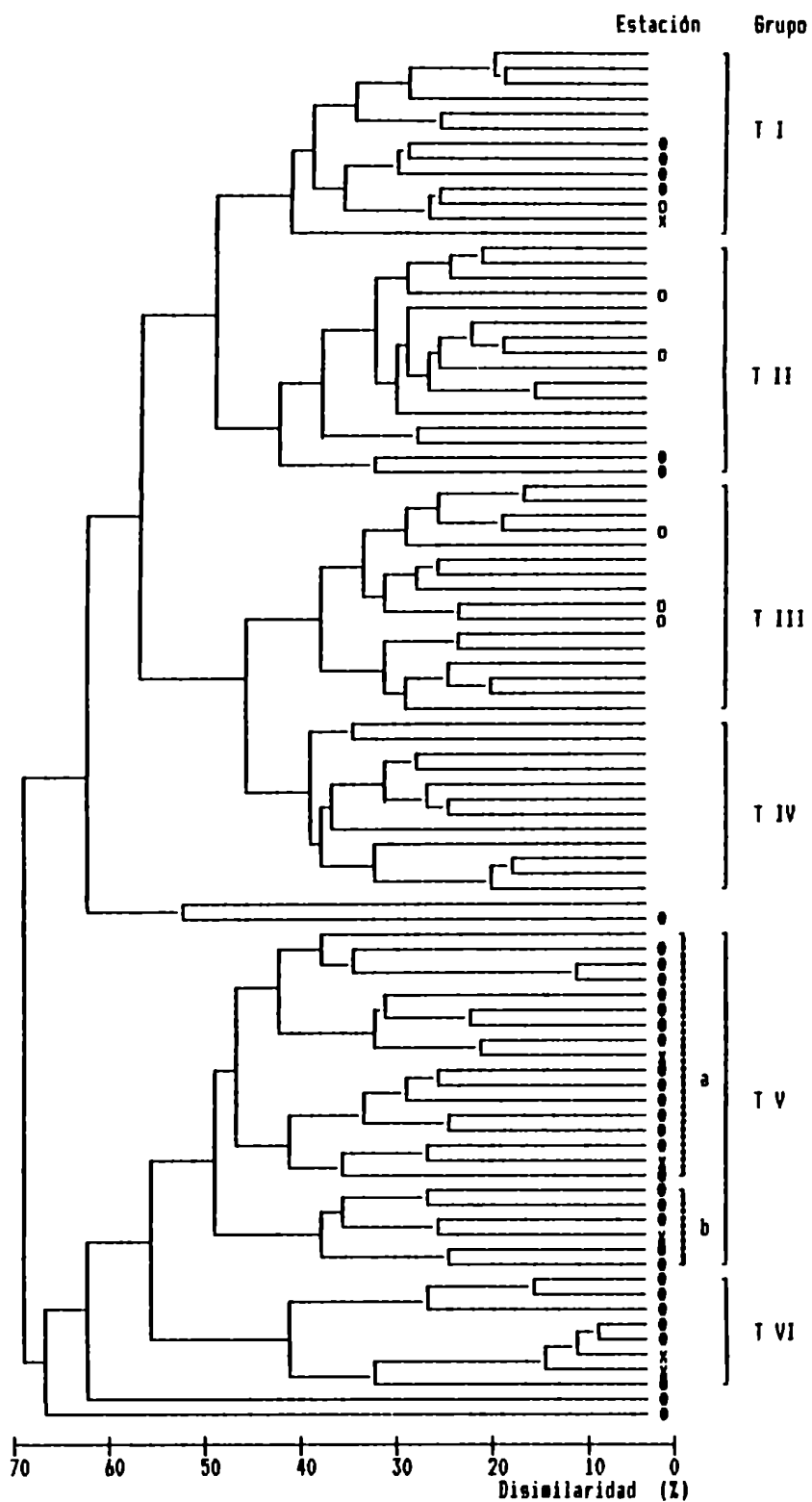


Fig. 2.10: Resultados del DCA para el periodo 87/88. En cada eje figura, entre paréntesis, el eigenvalue. a: norte modo-Q; b: norte modo-R; c: sur modo-Q; d: sur modo-R.

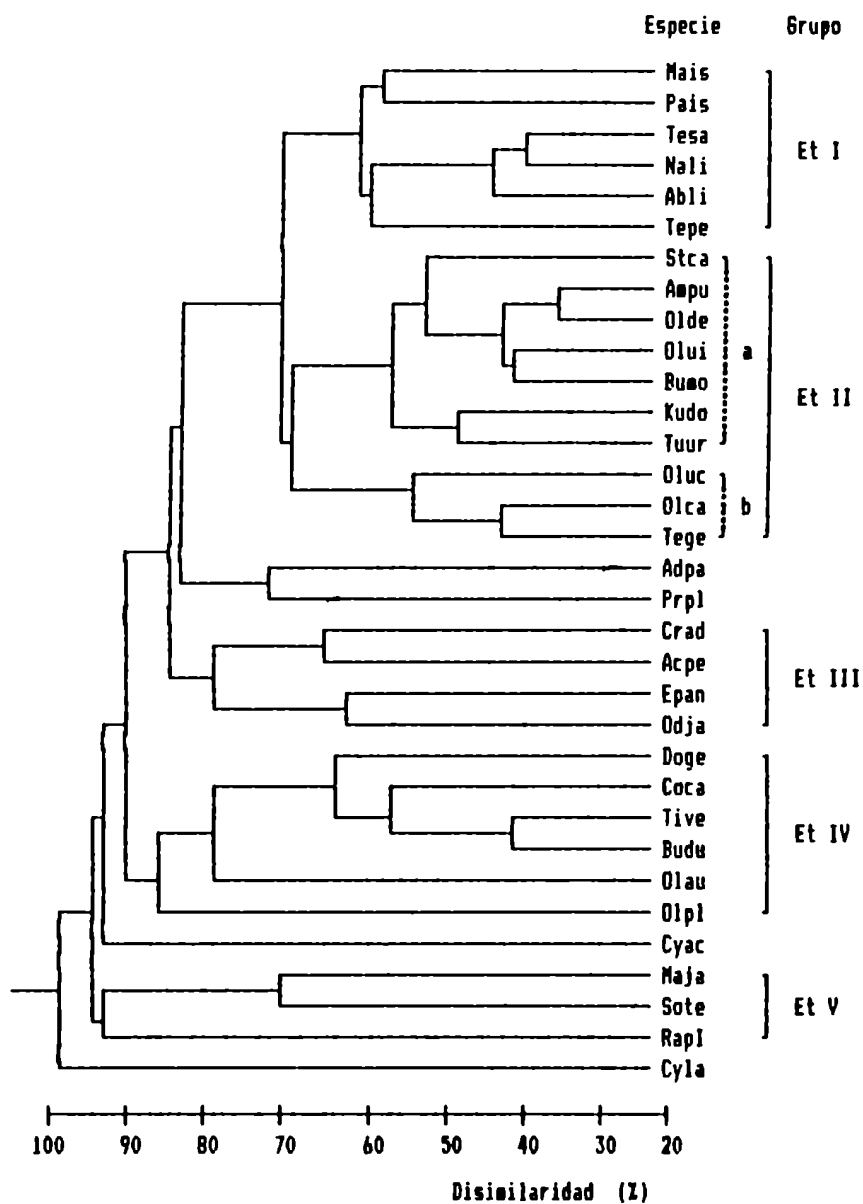
EtIIa. Este último subgrupo, formado por la mayoría de las especies del EnII, también está presentes en los TIII y TIV, con una alta y muy alta constancia respectivamente. El TIII está formado por las estaciones del NIII y las restantes estaciones del 90, repitiendo el patrón invernal del periodo 87/88. Comparte, junto con las estaciones del TIV, una muy alta constancia de las especies del subgrupo EtIIb. Estas especies, que formaban parte del EnI, son prácticamente exclusivas de las estaciones profundas del norte de la barra. El grupo TIV está formado por las mismas estaciones del NIV, con excepción de la estación H5, la cual agrupó junto con las restantes estaciones del sur de la barra. Presenta una alta y muy alta constancia de varios grupos de especies, siendo los EtIIb, EtIII y EtV los que poseen una fidelidad alta. Estos dos últimos grupos-especie se corresponden con los EnIII y EnIV, respectivamente, agrupando especies con baja frecuencia de ocurrencia entre estaciones.

Los grupos TV y TVI, formados por las restantes estaciones al sur de la barra, aparecen bien diferenciados de los anteriores. El TV puede ser subdividido en dos subgrupos. El TVa está formado por todas las estaciones del SIIa más tres estaciones del SIII (B1S, B4S y E4S), y las estaciones ES y BS del 90. Posee una constancia muy alta del grupo EtI, aunque una fidelidad alta con el EtV. El grupo TVb está formado por las mismas estaciones del SIIb, más la CS del 90; y el TVI por las restantes estaciones del SIII. En estas estaciones disminuye considerablemente el número de especies, reflejándose en los bajos valores de constancia de todos los grupos-especie. Esto último no es válido para las especies del EtI, las cuales mostraron una amplia distribución en todas las estaciones profundas del norte de la barra (TIII y TIV) y en la mayoría de las estaciones del sur (TV y TVI). Entre las especies que componen este grupo con características de generalista, se destacan *Mactra isabelleana* y *Parvanachis isabellei*.

Cuatro estaciones fueron consideradas por separado, dos presentaron mayores similitudes con los primeros cuatro grupos, D11 y B11S. La primera mantuvo la separación ya observada en el dendrograma del norte de la barra; la segunda, perteneciente al SIb, mostró una composición faunística intermedia, reuniendo algunas de las especies características de estaciones rasas del norte con las de estaciones profundas del

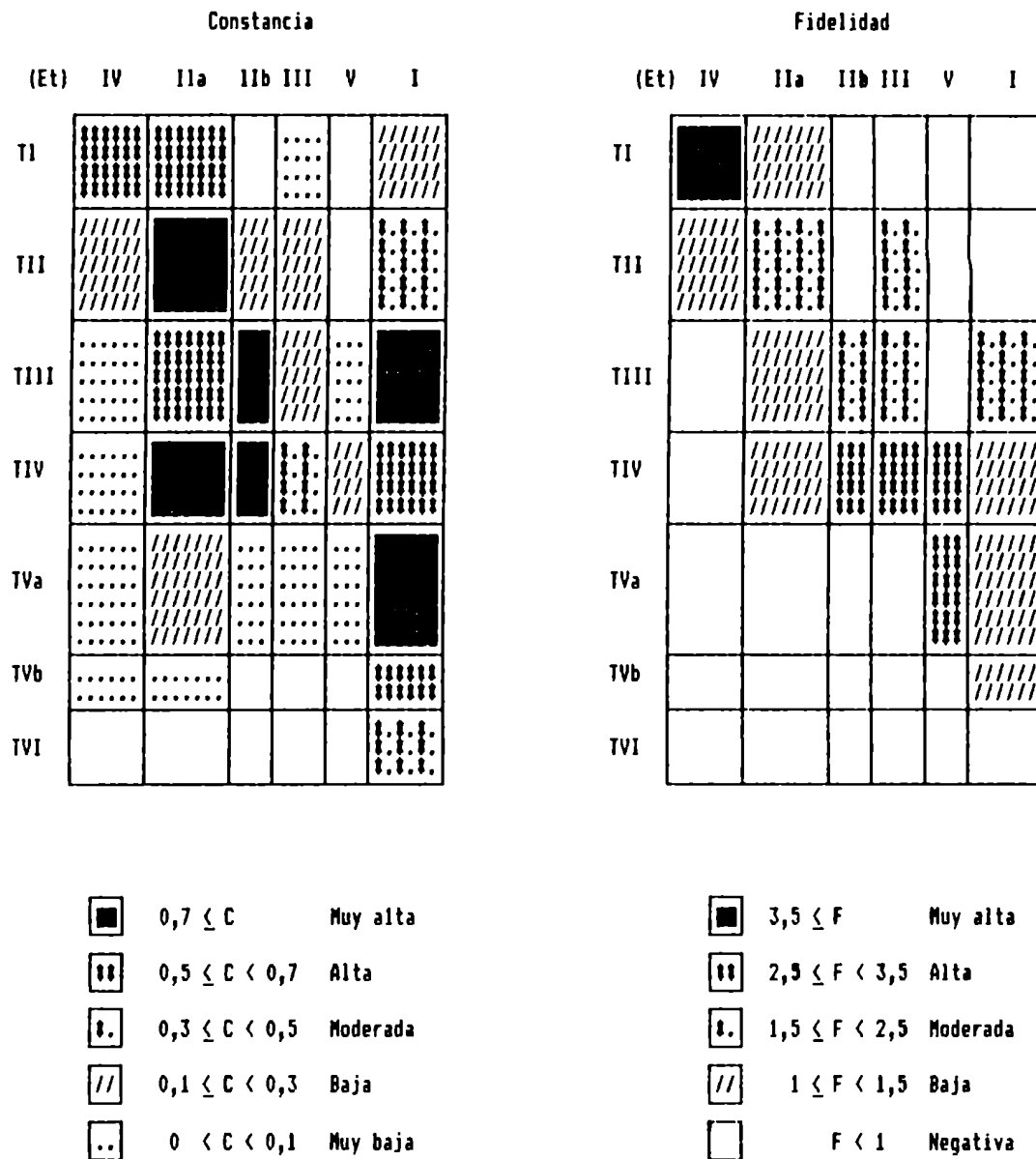


**Fig. 2.11:** Dendrograma del análisis de agrupamiento, modo-Q, del total de las estaciones. Sin símbolo: estaciones norte periodo 87/88, • : estaciones sur periodo 87/88, o : estaciones norte año 1990, x : estaciones sur año 1990.



**Fig. 2.12:** Dendrograma del análisis de agrupamiento, modo-R, del total de las estaciones. Las especies están identificadas con el código gráfico de la Tabla 2.1.



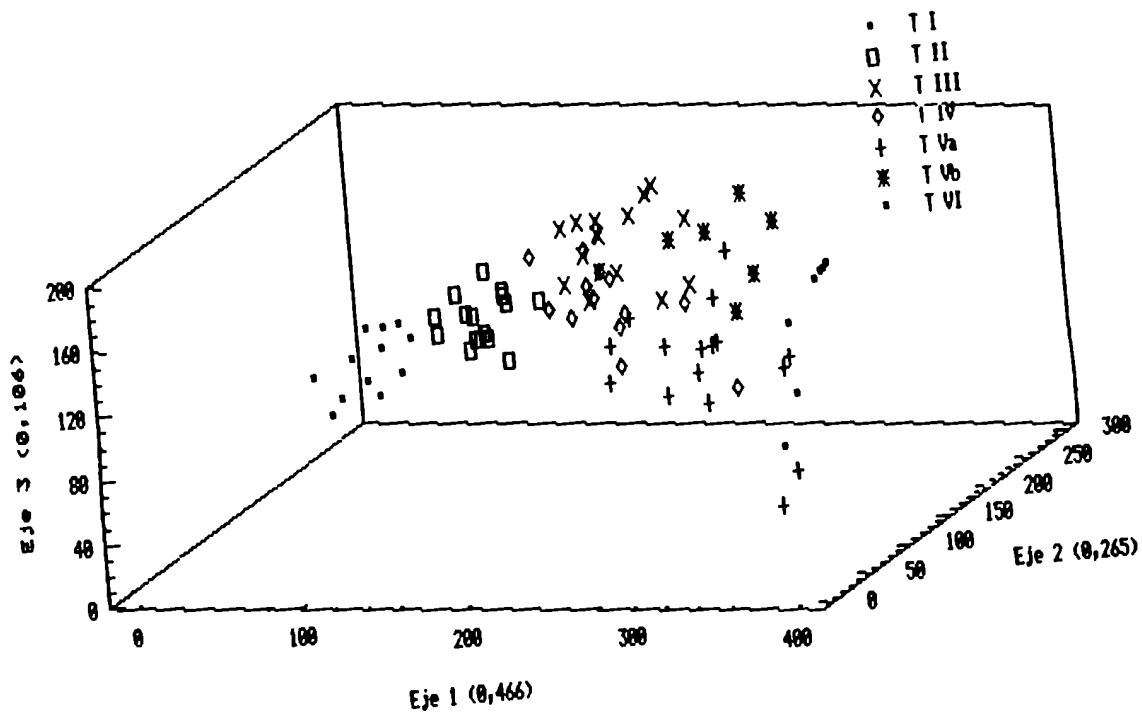


**Fig. 2.13:** Análisis nodal para los agrupamientos del total de las estaciones.

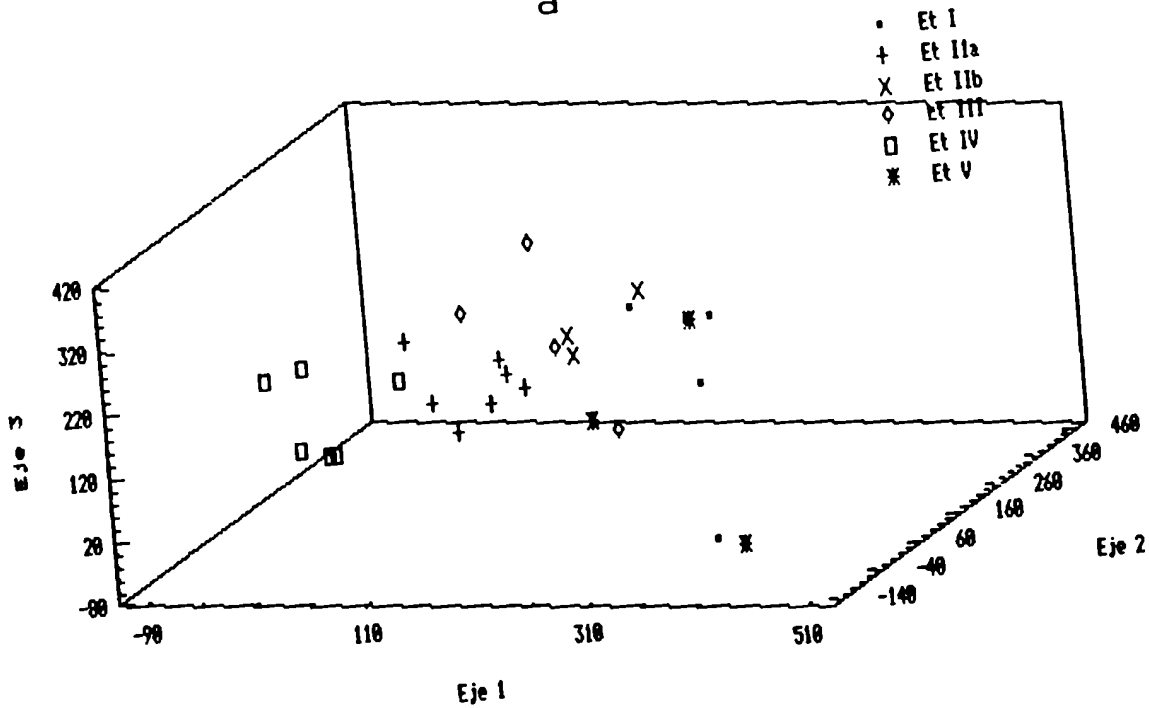
sur. Las estaciones F8S y D11S, ambas con mayores afinidades con los grupos TV y TVI, ya habían agrupado separadamente en el dendrograma del sur de la barra. En el análisis inverso, cuatro especies no fueron incluidas en los grupos determinados: *Adrana patagonica* y aff. *Periploma* sp., que son especies exclusivas del norte de la barra y con ocurrencia ocasional en las estaciones del grupo TIII, y *Cylindriscalia acus* y *Cyrtopleura lanceolatus*, que tuvieron una frecuencia de ocurrencia menor de cuatro estaciones, resultando en una baja similaridad con las restantes especies.

Este análisis global mostró la fuerte consistencia en la formación de los grupos-estación del norte de la barra, los cuales mantuvieron su identidad e incorporaron las estaciones con mayores similaridades del sur de la barra y del crucero de 1990. De igual forma, los grupos-especie totales son similares a los del norte, mejorando la diferenciación con la inclusión de las demás estaciones. Los grupos-estación del sur de la barra, por otro lado, sufrieron un reordenamiento grande, manteniendo alguna consistencia apenas en la formación de los subgrupos. Por otro lado, la clasificación de las especies en el sur resultó en la formación clara de apenas dos grupos, siendo que las similaridades entre las especies cambiaron bastante en el análisis total, especialmente entre aquellas que caracterizaron los grupos de estaciones menos profundos.

El DCA total repite nuevamente un fuerte gradiente en el eje 1, con una buena separación entre los grupos TI y TII, en el extremo izquierdo del gradiente. Los TIII y TIV ocupando posiciones intermedias y una gran superposición entre sí, y con los TVa y TVb. El TVI ocupa el extremo derecho del gradiente y solamente se superpone con las estaciones del TVa (Fig. 2.14a). La disposición de las especies (Fig. 2.14b) muestra que cinco de las especies del EtIV aparecen bien separadas de las restantes, en el extremo izquierdo del gradiente. El grupo EtI, a pesar de sus características de generalista, muestra su preferencia por los grupos-estación TVI y TVa, ocupando el extremo derecho del gradiente, junto con las especies del EtV y del EtIII. La constitución de estos grupos-especie es buena, con alguna superposición entre los EtI y EtV.



a



b

Fig. 2.14: Resultados del DCA para el total de las estaciones. a: modo-Q, en cada eje figura, entre paréntesis, el valor del eigenvalue; b: modo-R.

### 2.3.2 Riqueza y diversidad específica

Considerando el muestreo de agosto de 1986, la riqueza específica (número de especies) y el número individuos mostraron una disminución de los grupos 1 y 2 al 3, diferencia que solamente fue significativa para los valores de riqueza específica entre los grupos 2 y 3 (Scheffe al 95 %) (Tab. 2.6). La diversidad específica, que tuvo un valor máximo en el grupo 2, y la equitatividad no presentaron diferencias significativas entre los grupos.

En contrapartida, los seis grupos resultantes del análisis global mostraron diferencias significativas para los cuatro parámetros mencionados. La riqueza específica aumentó de los grupos I al IV, existiendo diferencias significativas (Scheffe al 95 %) entre el grupo I y los grupos III y IV (Tab. 2.7 y Fig. 2.15a). En los restantes grupos se registró una disminución considerable en el número de especies, teniendo un valor mínimo en el grupo VI.

El número de individuos presentó un valor similar en todos los grupos, con grandes desviaciones en los Vb y VI (Fig. 2.15b). El único grupo con diferencias significativas fue el IV, que presentó las mayores abundancias. Este grupo, formado por las estaciones profundas al norte de la barra de los meses de verano y otoño, mostró importantes reclutamientos en algunas de las especies que lo componen.

A pesar del máximo valor en el número de especies, las importantes abundancias mencionadas determinaron que el grupo IV tuviera un valor mínimo de diversidad (Fig. 2.15c). Esta última refleja, con excepción del grupo mencionado, las tendencias observadas en el número de especies, aumentando del I al III, y con valores mínimos en el VI. Los valores de equitatividad no muestran diferencias significativas entre los grupos, excepto en el grupo IV, con un valor mínimo de equitatividad (Fig. 2.15d), consecuencia de las diferencias halladas en las abundancias.

Número de especies

Grupo	N	Media	DE	Intervalo
1	6	10,0	1,23	7,81 - 12,19
2	10	12,2	0,94	10,50 - 13,89
3	8	6,5	0,50	4,60 - 8,40

Número de individuos

Grupo	N	Media	DE	Intervalo
1	6	911	262	336 - 1486
2	10	431	110	-14 - 876
3	8	151	284	-346 - 649

H'

Grupo	N	Media	DE	Intervalo
1	6	1,36	0,169	1,35 - 2,15
2	10	2,04	0,129	1,53 - 2,24
3	8	1,48	0,163	1,68 - 2,59

E'

Grupo	N	Media	DE	Intervalo
1	6	0,42	0,118	0,22 - 0,62
2	10	0,57	0,056	0,42 - 0,73
3	8	0,57	0,087	0,40 - 0,74

**Tab. 2.6:** Media, desviación estándar (DE) e intervalo de confianza (Scheffe al 95 %) del número de especies, número de individuos, diversidad (H') y equitatividad (E') para cada grupo-estación correspondiente al muestreo de agosto de 1986.

## Número de especies

Grupo	N	Media	DE	Intervalo
I	13	9,6	0,46	7,90 - 11,28
II	16	11,6	0,63	10,12 - 13,13
III	16	13,7	0,67	12,19 - 15,19
IV	12	13,5	0,75	11,77 - 15,23
Va	17	7,1	0,67	5,60 - 6,52
Vb	6	4,5	0,43	2,05 - 6,95
VI	8	2,1	0,23	0,00 - 4,25

## Número de individuos

Grupo	N	Media	DE	Intervalo
I	13	544	262	-844 - 1932
II	16	543	110	-708 - 1794
III	16	827	284	-423 - 2079
IV	12	4844	1413	3399 - 6289
Va	17	490	181	-723 - 1704
Vb	6	70	26	-1973 - 2114
VI	8	26	19	-1743 - 1796

## H'

Grupo	N	Media	DE	Intervalo
I	13	1,75	0,169	1,35 - 2,15
II	16	1,88	0,129	1,53 - 2,24
II	16	2,23	0,163	1,88 - 2,59
IV	12	0,78	0,121	0,36 - 1,19
Va	17	1,45	0,146	1,10 - 1,79
Vb	6	1,28	0,185	0,69 - 1,86
VI	8	0,66	0,156	0,15 - 1,17

## E'

Grupo	N	Media	DE	Intervalo
I	13	0,54	0,047	0,39 - 0,68
II	16	0,54	0,033	0,41 - 0,66
III	16	0,59	0,041	0,47 - 0,72
IV	12	0,20	0,028	0,06 - 0,35
Va	17	0,56	0,052	0,44 - 0,68
Vb	6	0,63	0,109	0,42 - 0,64
VI	8	0,59	0,138	0,41 - 0,77

**Tab. 2.7:** Media, desviación estándar (DE) e intervalo de confianza (Scheffe al 95 %) del número de especies, número de individuos, diversidad (H') y equitatividad (E') para cada grupo-estación total.

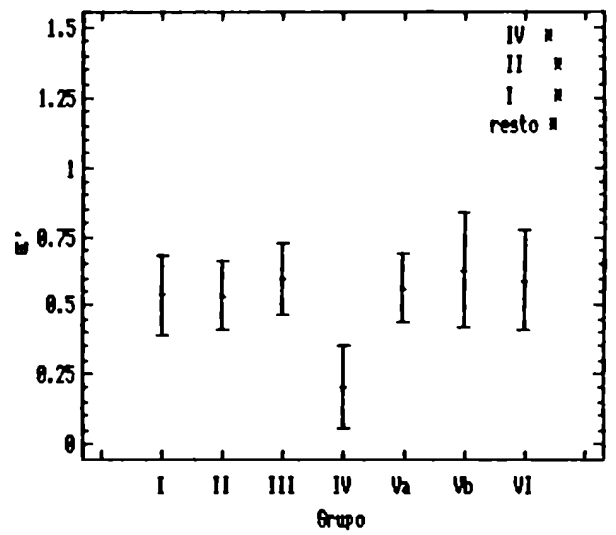
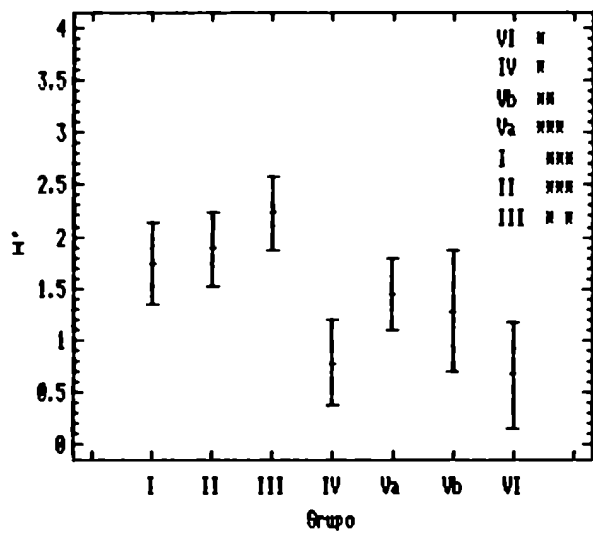
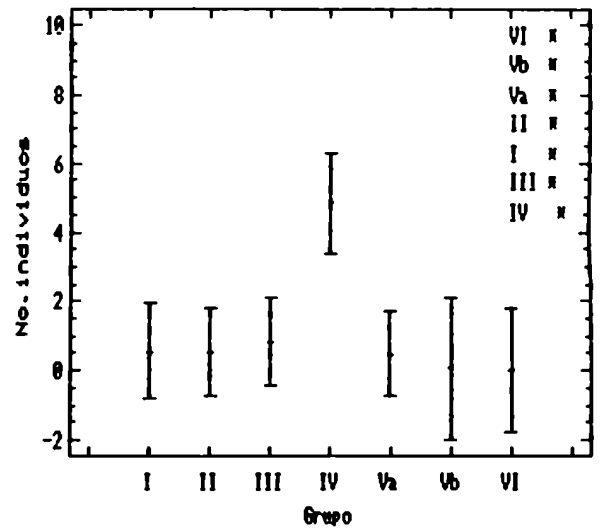
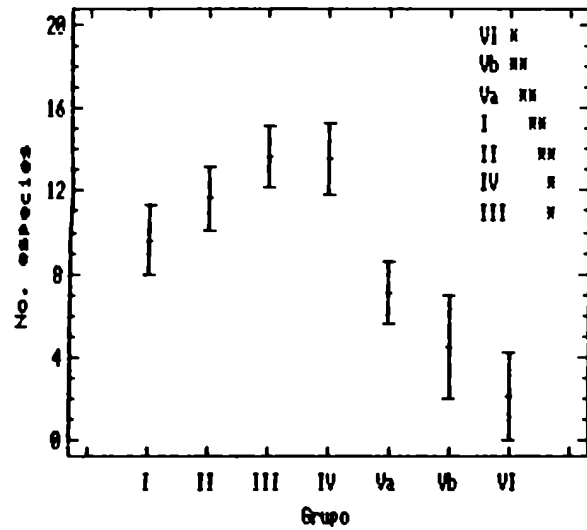


Fig. 2.15: Media, intervalo de confianza y resultados de la comparación *a posteriori* (Scheffe al 95 %) para cada grupo-estación total. a: número de especies; b: número de individuos; c: diversidad específica; d: equitatividad.

## 2.4 RELACION CON LAS VARIABLES AMBIENTALES

### 2.4.1 Correlación entre las variables

Los resultados del PCA mostraron que los dos primeros componentes resumen el 87 % de la variación ambiental entre el total de las estaciones muestreadas (Tab. 2.8). El primer componente tuvo altos pesos negativos del porcentaje de arena, y pesos positivos del porcentaje de limo, el grupo textural y los parámetros estadísticos de media, mediana y desviación estándar. Entre estos últimos, el grupo textural, la media y el porcentaje de limo tuvieron una alta correlación entre sí, con valores muy similares en los dos componentes; y una correlación negativa con el porcentaje de arena (Fig. 2.16). Por este motivo fueron excluidos del análisis de discriminación múltiple, dejando solamente al porcentaje de arena como representante de este grupo de variables altamente correlacionadas.

El segundo componente tuvo altos pesos positivos de la asimetría, la profundidad y la distancia de la costa (Tab. 2.8 y Fig. 2.16). Estas dos últimas variables, como era de esperarse, tuvieron una alta correlación entre sí, escogiéndose la profundidad en los posteriores análisis.

### 2.4.2 Relación con los grupos faunísticos

El MDA, realizado las variables profundidad, porcentaje de arena y estadísticos de mediana, desviación estándar y asimetría (en valores  $\phi$ ) de las estaciones del muestreo de agosto de 1988, mostró una discriminación del 93,6 % solamente para la primera función discriminante (F1) (Tab. 2.9). Esta función posee un alto valor de correlación canónica, medida



	Componente 1	Componente 2
% Variación	(66,3)	(20,5)
Variable:		
Profundidad	0,185	0,589
Distancia	0,220	0,495
Arena (%)	-0,404	0,099
Limo (%)	0,392	-0,091
GT	0,399	-0,030
Media	0,402	-0,117
Mediana	0,376	-0,238
Desviación	0,369	0,067
Asimetría	-0,032	0,560

Tab. 2.8: Porcentaje de variación y pesos de las variables en los dos primeros componentes del PCA.

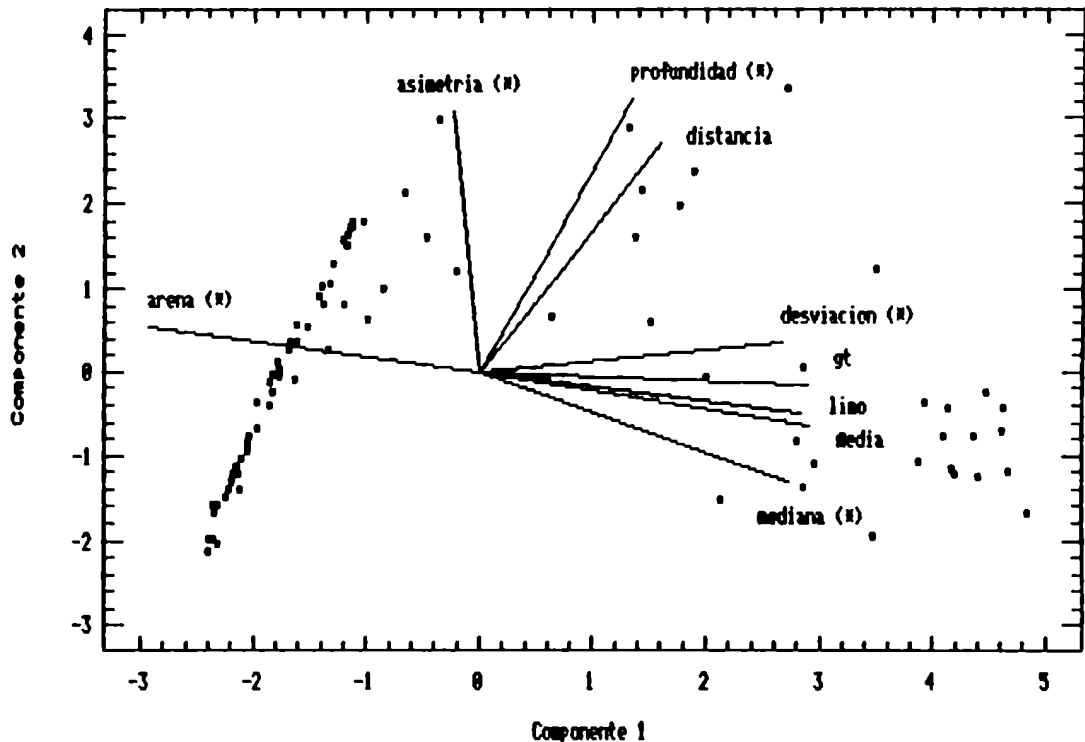


Fig. 2.16: Estaciones y variables según los pesos de los dos primeros componentes del PCA. (\*): variable utilizada en el MDA.

de la habilidad de la función en discriminar los grupos establecidos *a priori*. La segunda función discriminante (F2) tuvo un bajo valor de correlación canónica, siendo responsable por apenas el 6,4 % de la discriminación. El teste de *Chi* cuadrado muestra que la discriminación entre grupos es significativa solamente para la primera función. En ésta, los coeficientes padronizados tuvieron todos valores positivos, siendo el más importante el del contenido de arena.

La discriminación ambiental de los grupos faunísticos es particularmente marcada para las estaciones del grupo 1, totalmentè separadas de las restantes estaciones, en el extremo izquierdo de la función (Fig. 2.17). La clasificación de estas estaciones en el grupo 1, a partir de los valores de las variables ambientales, es total (100 %) (Tab. 2.10). Este grupo está formado por estaciones poco profundas, próximas de la costa y con sedimentos arenosos. Poseen menos del 3,1 % de material fino, un valor mínimo de media y de desviación estándar, y una alta homogeneidad ambiental, expresada en los bajos valores de desviación estándar entre estaciones (Tab. 2.11).

Entre los grupos 2 y 3 la discriminación ambiental no es total, existiendo una mayor superposición y una menor clasificación para las estaciones del grupo 3 (63 %) (Tab. 2.10). El grupo 2 muestra un aumento considerable de material fino, aunque la variación entre estaciones es muy grande; son estaciones más profundas, que pueden presentar desde sedimentos arenosos muy bien seleccionados hasta sedimentos fango arenosos muy mal seleccionados. En el grupo 3 encontramos las estaciones con mayor contenido de material fino (75 %), con máximos valores de media y mediana. La desviación estándar media es máxima, indicando sedimentos mal seleccionados. Nuevamente la heterogeneidad entre estaciones es alta, existiendo desviaciones entre estaciones tan altas como las presentados por el grupo 2 (Tab. 2.11).

El MDA realizado con las estaciones del periodo 86/87 y del muestreo de junio de 1990, mostró una primera función discriminante responsable por el 59,2 % de la separación, y una segunda función con el 35,2 % (Tab. 2.12). Las dos primeras funciones discriminantes tuvieron un alto valor de correlación canónica, siendo la discriminación para ambas altamente significativa ( $p < 0,0001$ ) (Tab. 2.12). En la primera función

Fun: discriminante	F1	F2
Eigenvalue	6,481	0,444
% de separación	93,6	6,4
Correlación canónica	0,931	0,555
Chi cuadrado	45,22	6,99
Grados de libertad	10	4
Nivel de significancia	0,000	0,136

Coeficientes padronizados de:		
Profundidad	1,271	0,514
Arena (%)	2,774	-2,031
Mediana ( $\phi$ )	1,986	-1,794
Desviación ( $\phi$ )	1,556	-0,922
Asimetría ( $\phi$ )	0,021	-1,289

Tab. 2.9: Resultados del MDA para las estaciones del crucero de agosto de 1986.

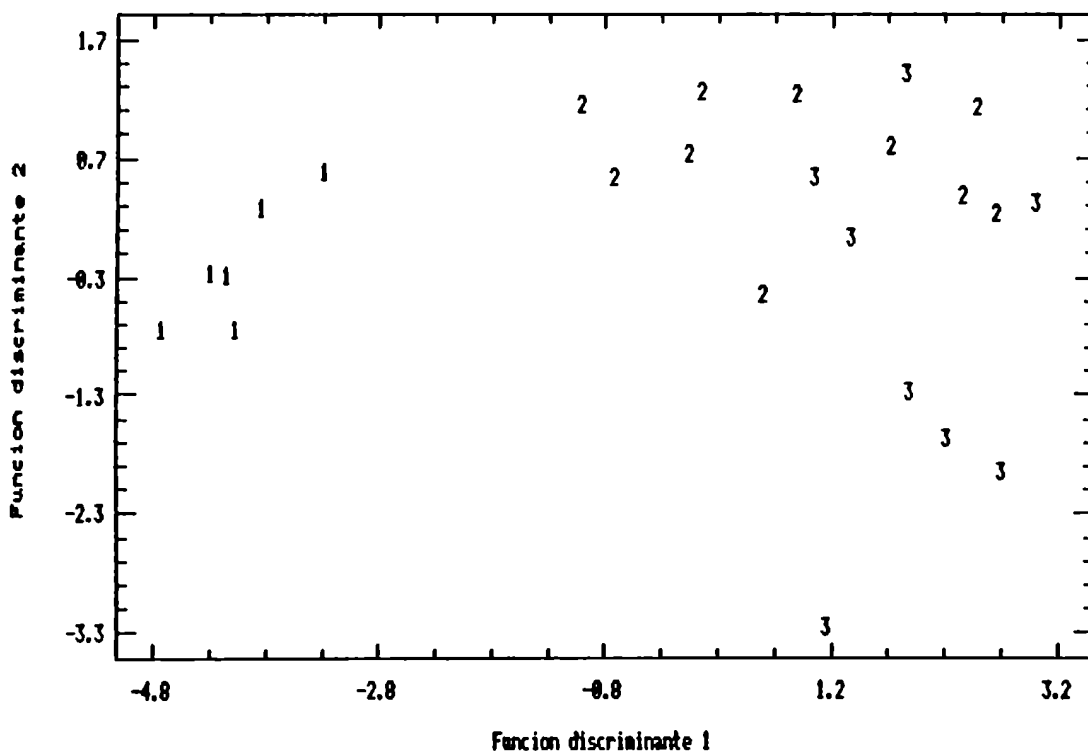


Fig. 2.17: Estaciones del crucero de agosto de 1986, identificadas con el grupo-estación, según los pesos de las dos primeras funciones discriminantes.

Z	1	2	3
1	100	0	0
2	0	80	20
3	0	37	63

**Tab. 2.10:** Clasificación (en porcentaje) de las estaciones en cada grupo-estación del muestreo de agosto de 1986, según los resultados del MDA.

Grupo	1	2	3
No.estaciones	6	10	8
(*) Profundidad (m)	2,91 (0,37) 2,3-3,4	7,84 (1,26) 6,1-9,5	8,26 (1,34) 5,5-9,8
Distancia (m)	0,5 (0,00) -	0,96 (0,29) 0,5-1,5	1,23 (0,38) 0,5-1,5
(*) Arena (%)	98,28 (0,66) 96,9-98,9	85,76 (20,29) 44,2-98,5	72,89 (18,53) 25,9-88,9
Limo (%)	1,75 (0,66) 1,1-3,1	7,48 (8,42) 1,5-25,9	15,60 (7,09) 8,4-30,9
Media (φ)	3,26 (0,00) 3,25-3,27	3,93 (1,22) 3,26-6,4	4,53 (1,34) 3,26-7,68
(*) Mediana (φ)	3,26 (0,00) 3,25-3,27	3,57 (0,55) 3,26-4,87	4,01 (1,57) 3,26-8,14
(*) Desviación (φ)	0,20 (0,05) 0,16-0,31	0,90 (1,21) 0,18-3,32	1,95 (0,77) 1,05-3,33
(*) Asimetría (θ)	0,05 (0,08) -0,10-0,15	0,33 (0,20) 0,09-0,69	0,59 (0,34) -0,16-0,89

**Tab. 2.11:** Media, desviación estándar ( ) y rango de las variables ambientales para cada grupo-estación correspondiente al muestreo de agosto de 1986. (\*): variable utilizada en el MDA.

discriminante la mediana tuvo un alto valor negativo junto con la asimetría, mientras que en la segunda la profundidad y la arena son las variables responsables de la discriminación.

La disposición de las estaciones de muestreo, identificadas con el grupo-estación resultante del dendrograma total (Fig. 2.11), repite las tendencias observadas en el PCA. Un grupo de estaciones se distribuye a lo largo de un fuerte gradiente diagonal resultante de la interacción entre los ejes 1 y 2. Estos análisis mostraron la importancia de la profundidad en la formación de este gradiente, teniendo esta variable un peso importante en la segunda función discriminante. Con esta última función se discriminan los grupos TI, TII y TIV. Estos grupos poseen pocas diferencias sedimentológicas entre sí, están constituidos por estaciones con sedimentos arenosos o con poco contenido de material fino ( $< 2\%$ ) y bien seleccionados (desviación estándar  $< 0,3$ ) (Tab. 2.13). La asimetría muestra, sin embargo, diferencias entre los grupos, aumentando, junto con la profundidad, del TI al TIV, siendo estas dos variables las determinantes de la discriminación.

Los restantes grupos poseen una buena discriminación en la primera función, donde intervienen principalmente, parámetros sedimentológicos. Se observa, entre estos, un aumento del contenido de material fino, siendo máximo (80 a 90 %) en los TVb y TVI (Tab. 2.13). El grupo TIII muestra una considerable superposición con los grupos TIV y TVa, quedando los grupos TVb y TVI en el extremo de la primera función discriminante. Las estaciones profundas del sur de la barra (TV y TVI) mostraron una gran superposición entre sí, como consecuencia de una poca discriminación ambiental. El porcentaje de clasificación de las estaciones en cada grupo-estación, refleja lo señalado anteriormente, estando los valores más altos de clasificación en los grupos TI y TIV ( $> 70\%$ ) seguido del TIII, TII y Vb ( $\geq 50\%$ ) y siendo mínimo en los TVa y TVI (Tab. 2.14).

Función discriminante	F1	F2
Eigenvalue	3,715	2,212
% de separación	59,2	35,2
Correlación canónica	0,888	0,830
Chi cuadrado	245,34	119,71
Grados de libertad	30	20
Nivel de significancia	0,000	0,000

Coeficientes padronizados de:		
Profundidad	-0,408	0,866
Arena (%)	-0,120	1,003
Mediana (#)	-1,251	0,380
Desviación (#)	0,044	0,046
Asimetría (#)	-0,788	0,176

Tab. 2.12: Resultados del MDA para las estaciones totales.

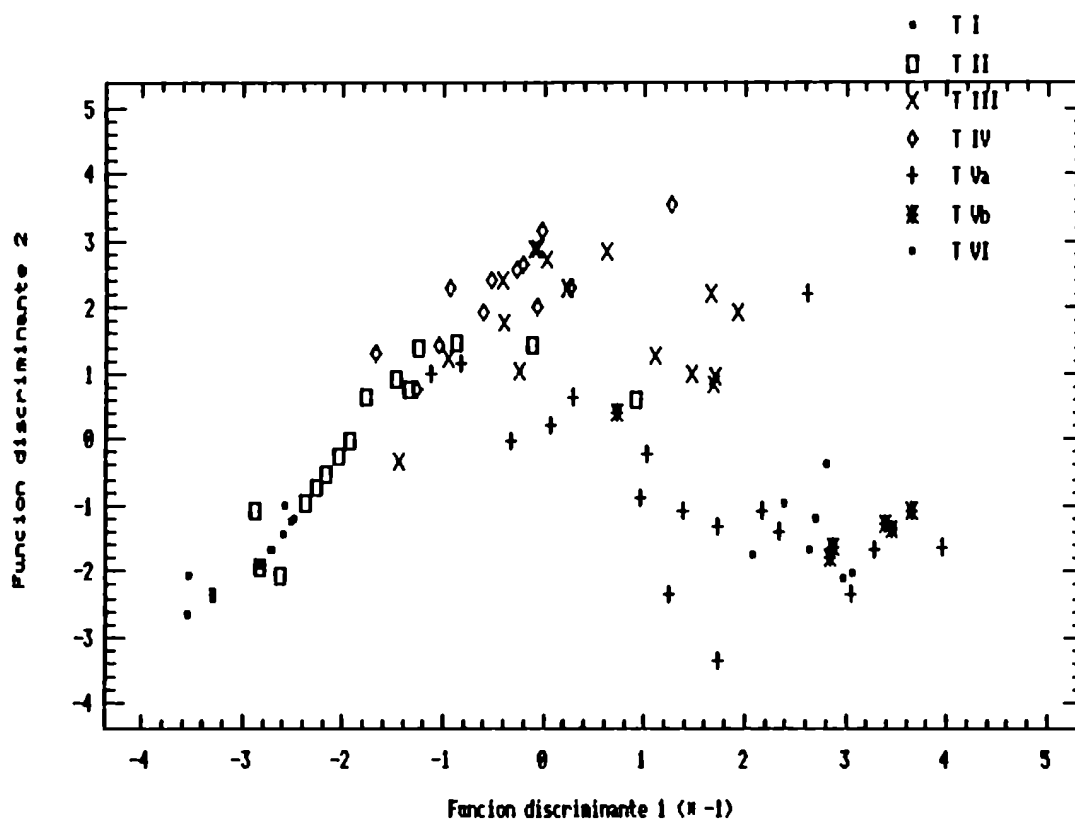


Fig. 2.18: Estaciones totales, identificadas con el grupo-estación, según los pesos de las dos primeras funciones discriminantes.

Grupo	I	II	III	IV	Va	Vb	VI
No.estaciones	13	16	16	12	17	6	8
(*) Profundidad (m)	3,32 (0,75) 2-4,6	6,11 (1,87) 2,6-8,5	9,62 (1,54) 5,3-11,5	9,61 (1,23) 7,2-11,8	7,82 (1,58) 5,3-12,5	9,02 (0,54) 8,3-9,5	8,69 (0,84) 7,2-10
Distancia (mn)	0,38 (0,13) 0,25-0,5	0,66 (0,22) 0,25-1	1,53 (0,48) 0,75-2	1,48 (0,55) 0,75-2,5	1,15 (0,64) 0,5-3	1,62 (0,49) 0,75-2	1,5 (0,52) 0,75-2
(*) Arena (%)	99,89 (0,09) 99,7-99,9	97,92 (5,93) 76,5-99,9	84,29 (18,26) 50,9-99,6	98,16 (2,66) 93-99,9	46,72 (34,36) 0,7-99,7	16,41 (25,31) 4-67,9	13,93 (10,09) 3-29,6
Limo (%)	0,11 (0,09) 0,1-0,3	1,44 (4,04) 0,1-16,2	6,60 (6,21) 0,3-18,9	1,39 (1,83) 0,1-4,7	24,25 (16,24) 0,2-49,7	41,67 (8,98) 27,3-54,3	41,91 (12,34) 17,2-51,6
Media (φ)	3,24 (0,02) 3,18-3,25	3,34 (0,34) 3,22-4,6	4,05 (1,14) 3,27-6,11	3,28 (0,04) 3,25-3,41	6,23 (2,15) 3,27-10	7,76 (1,61) 4,51-8,89	7,94 (0,53) 7,01-8,59
(*) Mediana (φ)	3,24 (0,01) 3,20-3,25	3,26 (0,03) 3,22-3,34	3,41 (0,21) 3,26-3,91	3,27 (0,03) 3,25-3,34	5,79 (2,43) 3,27-11	8,06 (2,19) 3,78-10	7,87 (0,94) 5,74-8,78
(*) Desviación (φ)	0,17 (0,03) 0,15-0,26	0,32 (0,48) 0,16-2,09	1,25 (1,29) 0,20-3,34	0,28 (0,15) 0,18-0,66	2,42 (1,12) 0,19-3,38	2,55 (0,54) 1,63-2,99	3,00 (0,29) 2,66-3,37
(*) Asimetría (φ)	-0,05 (0,07) -0,23-0	0,09 (0,25) -0,17-0,9	0,48 (0,31) 0,14-0,91	0,17 (0,19) -0,15-0,6	0,26 (0,41) -0,62-0,9	-0,10 (0,40) -0,54-0,6	0,00 (0,24) -0,23-0,5

Tab. 2.13: *Ibidem* Tabla 2.11 para el total de estaciones.

%	I	II	III	IV	Va	Vb	VI
I	100	0	0	0	0	0	0
II	25	50	13	11	0	0	0
III	0	6	56	38	0	0	0
IV	0	8	17	75	0	0	0
Va	0	6	12	6	47	18	11
Vb	0	0	17	0	0	50	33
VI	0	0	0	0	25	37	38

Tab. 2.14: *Ibidem* Tabla 2.10 para el total de estaciones.

## **CAPITULO 3**

### **Características del desarrollo**

Diversos esquemas clasificatorios han sido utilizados para describir el tipo de desarrollo larval en los invertebrados marinos bentónicos. Uno de los primeros esquemas fue propuesto Thorson (1946, 1950), quién dividió el desarrollo larval en tres tipos principales: pelágico, directo y vivíparo. Posteriormente, Mileikovsky (1971) acrecentó a los anteriores el tipo demersal, subdividiendo a su vez el desarrollo pelágico en planctotrófico y lecitotrófico, teniendo en cuenta el tipo de alimentación de la larva pelágica. Este último esquema, con algunas pequeñas modificaciones, fue adoptado por la mayoría de los autores para describir el desarrollo larval en los diferentes grupos de organismos.

Shuto (1974) y Jablonski & Lutz (1980), utilizaron un esquema clasificatorio para describir el desarrollo larval en los moluscos, considerando principalmente la morfología de la conchilla larval. En este grupo, las características del desarrollo ontogenético quedan registradas en el exoesqueleto



externo, existiendo una relación definida entre la morfología de la conchilla larval y el modo de desarrollo de las especies, tanto vivas como fósiles.

Según esta clasificación, el desarrollo larval en los moluscos puede ser dividido en dos tipos principales: **planctotrófico** y **no-planctotrófico**. El primero incluye a todos los tipos larvales que, de alguna manera, se alimentan durante su fase de vida libre; esto está generalmente asociado a un prolongado estadio planctónico que favorece la dispersión de la larva. Dentro de este tipo de desarrollo se incluyen las larvas **pelágicas**, que como velíferas nadadoras se alimentan fundamentalmente de organismos planctónicos en las aguas superficiales; y las larvas **demersales**, que como larvas nadadoras o reptadoras (o ambas) se alimentan de detrito orgánico en la capa de agua próxima al fondo.

El tipo de desarrollo **no-planctotrófico** incluye aquellas formas larvales que no necesitan de alimentación externa para completar su desarrollo, alimentándose de las sustancias nutritivas del propio huevo. Dentro de este desarrollo diferenciamos la larva **lecitotrófica**, que puede incluir una fase de vida libre, generalmente de corta duración, o completar el desarrollo dentro de una ovicápsula o estructura análoga; de la larva **incubada**, característica de las especies ovovivíparas, donde el desarrollo se completa dentro del propio organismo parental. Este último desarrollo ha recibido comunmente la denominación de "vivíparo", pese a que en ninguno de los casos conocidos existe un estrecho contacto entre los tejidos maternos y los del embrión.

El desarrollo directo del esquema original de Thorson (*op.cit.*) incluye aquellos casos en los que se ha omitido una fase de vida libre, y se correspondería con algunas formas del denominado desarrollo no-planctotrófico lecitotrófico. Como bien lo plantea Fioroni (1967), este término no es correcto ya que, con excepción de algunos opistobranquios y cefalópodos, este desarrollo incluye una metamorfosis, con pérdida de órganos típicos de la larva velígera. Sin embargo, este término se encuentra tan difundido que se ha mantenido la denominación de desarrollo "directo" (entre comillas) para aquellos casos en que la metamorfosis se completa dentro del organismo parental o de una ovicápsula.

El fenómeno de encapsulación, estrechamente relacionado a la gran plasticidad en el desarrollo larval que presentan los moluscos, ha sido intensamente estudiado. La colocación de huevos envueltos en una ooteca (ovicápsula) formada por el oviducto, está ampliamente difundida entre los gasterópodos, siendo más una regla que una excepción (Pechenik, 1979). Las ovicápsulas son generalmente complejas, tanto de un punto de vista estructural como químico (Tamarin & Carriker, 1967; Bayne, 1968; D'Asaro, 1988), y su formación requiere de una morfología altamente especializada en el adulto (Fretter & Graham, 1962; Webber, 1977). Entre las diferentes características reproductivas de una especie, la encapsulación puede reflejar interesantes relaciones del organismo con su ambiente. Un ejemplo de esto es la especificidad en la elección de un substrato para la colocación de la ovipostura, que pueden presentar algunas especies (D'Asaro, 1988).

Son numerosos los trabajos referentes a la encapsulación en gasterópodos, existiendo una completa revisión del tema en Pechenik (1986). En el Atlántico sur, fueron realizados trabajos descriptivos de ovicápsulas y desarrollo embrionario por Marcus & Marcus (1959; 1962), Penchaszadeh (1971a, b, 1973, 1976), Zaixso (1973), Mahieu et al. (1974), Penchaszadeh & Mahieu (1975, 1976) y Hoagland (1983).

En el presente capítulo será descrito el tipo de desarrollo larval de los moluscos que ocurren en el área, determinado a través del estudio de las características morfológicas de las protoconcha y, en algunas especies de gasterópodos, por la observación directa del desarrollo en laboratorio. Para algunas de las especies de gasterópodos se ha sumado, a estas determinaciones, la descripción de la ovipostura y del tipo de substrato utilizado para la colocación de la misma. En cada especie ha sido incluida en la descripción, la distribución geográfica, según Rios (1985), y el tamaño máximo (longitud en mm) que alcanzan los adultos; para esto último se ha utilizado como referencia el material hallado en el presente trabajo y las dimensiones citadas por Rios (*op.cit.*).

### 3.1 MATERIAL Y METODOS

Parte del material utilizado fue colectado durante los cruceros realizados entre los años de 1986 y 1990 (ver CAPITULO 1, Muestreo). Otra parte del material, cedido por la Bióloga Laura M. Torneiros, fue colectado durante los años de 1988 y 1989, con dragados realizados entre los 0 y los 3 metros de profundidad, en los locales conocidos como Terminal Turístico, Querência y Sarita, todos al sur de la barra de Rio Grande.

Tanto oviposturas como ejemplares adultos de gasterópodos fueron colocados en acuarios para su observación. El desarrollo en algunas especies fue seguido colocando oviposturas en cápsulas de *petri* con agua marina filtrada y esterilizada, renovada día por medio. Una sola especie desovó en acuario; la identificación específica de las restantes oviposturas fue realizada por el análisis conjunto de la co-ocurrencia adulto-ovipostura, las relaciones entre las abundancias de adultos y de oviposturas, y por comparación de las protoconchas de embriones y reclutas eclosionados en acuario, con los reclutas y juveniles obtenidos en el ambiente natural.

En las especies del género *Olivancillaria*, donde la concha de los adultos posee un crecimiento envolvente sobre la espira, fueron realizados cortes con una sierra de diamante, en los que fue posible reconocer los contornos de juveniles y reclutas, y compararlos con material colectado en campo.

En los gasterópodos, las observaciones y mediciones de la protoconcha fueron realizadas bajo lupa estereoscópica con ocular micrométrico, obteniéndose el diámetro máximo (Dm) y el número de vueltas (V) según Taylor (1975, *apud* Jablonski & Lutz (1980) (Fig. 3.1). En los bivalvos, y en algunas especies de gasterópodos, fueron obtenidas fotografías en un Microscopio Electrónico de Barrido (SEM). El montaje del material, previamente secado, fue realizado utilizando esmalte transparente para uñas. Otras metodologías pueden consultarse en Robertson (1971) y Hadfield & Strathmann (1990).

### 3.1.1 Terminología

Diferentes terminologías han sido utilizadas para describir la morfología de la concha en moluscos. Según Jablonsky & Lutz (1980), en los gasterópodos se designa con el nombre de **protoconcha** o **conchilla larval** a toda la concha formada antes de la metamorfosis. Esta, a su vez, comprende la **protoconcha I (PI)**, segregada por la glándula de la concha (conchilla embrionaria en Robertson, 1971 y protoconcha en Fretter & Graham, 1962 y en Fretter & Pilkington, 1971), y la **protoconcha II (PII)**, segregada por el borde del manto de la larva veligera (conchilla postembrionaria en Robertson, *op.cit.* y parte inicial de la teloconcha en Fretter & Pilkington, *op.cit.*). Finalmente la **teloconcha** es la concha postlarval, la cual es segregada, después de la metamorfosis, por el adulto.

En los bivalvos Ockelmann (1965) y Jablonsky & Lutz (1980) utilizaron denominaciones análogas a las de los gasterópodos. La **prodisoconcha** es toda la concha formada antes de la metamorfosis, y comprende la **prodisoconcha I (PdI)**, segregada por la glándula de la concha y el epitelio del manto (Carriker & Palmer, 1979), y la **prodisoconcha II (PdII)**, depositada por el borde del manto a lo largo del margen y por debajo de las valvas de la PdI. Finalmente la **disoconcha** constituye la concha depositada después de la metamorfosis.

Tanto en gasterópodos como en bivalvos existe un límite entre la protoconcha y la teloconcha (P-T), y la prodisoconcha y la disoconcha (P-D), respectivamente. Este límite, conocido también como línea metamórfica (Carriker & Palmer, *op.cit.*), puede estar bien marcado o no, según las características que tuvo el desarrollo.

### 3.1.2 Criterio

En los gasterópodos, los criterios utilizados para diferenciar un tipo de desarrollo larval planctotrófico de uno

no-planctotrófico se basan en la teoría apical de Thorson (1950). Este autor, basado en observaciones de Dall (1924), postuló que un ápice (protoconcha) grande y redondeado indica un desarrollo no pelágico, mientras que un ápice delgado y enrollado, usualmente con una delicada escultura, indica un desarrollo pelágico. Fretter & Graham (1962) también consideraron estas características, acrecentando el hecho de que larvas con desarrollo pelágico sufrirían cambios abruptos en el momento de la metamorfosis, lo que se reflejaría en un límite P-T bien marcado. En contra partida, larvas no pelágicas presentan una metamorfosis gradual, con un límite P-T poco definido.

Posteriormente, Robertson (1971) y Fretter & Pilkington (1971), utilizando un SEM, elaboraron un criterio basado principalmente en las características de la primera vuelta de la concha. Según estos autores, una PI pequeña, con límites discernibles en el SEM, deriva de huevos pequeños (60 a 200 micrones) y pobres en vitelo, que resultan en un desarrollo planctotrófico. En estos casos, la PII posee un mayor desarrollo, existiendo un número alto de vueltas y una ornamentación generalmente presente. Por otro lado, protoconchas con un gran diámetro inicial y límites entre PI y PII poco marcados o indefinidos, derivan de huevos de gran tamaño, ricos en vitelo, originando larvas con desarrollo no-planctotrófico.

Según Shuto (1974), los caracteres a considerar serían, además de los anteriormente mencionados para la primera vuelta, el diámetro máximo de la protoconcha ( $D_m$ ), el número de vueltas totales ( $V$ ) y las características de la ornamentación. Este autor estableció una relación empírica entre el  $D_m$  y el  $V$  de la protoconcha, el cual sería estable entre individuos de una misma población y bien variable entre especies o géneros. Relaciones de  $D_m/V$  menores que 0,3 y con más de 3 vueltas indicarían desarrollo planctotrófico; relaciones  $D_m/V$  entre 0,3 y 1, con un número de vueltas menor que 3, incluiría desarrollos tanto planctotrófico como lecitotrófico, siendo que un número de vueltas menores de 2,25 comprendería solamente a larvas del tipo lecitotrófico. Finalmente una relación  $D_m/V$  mayor que 1 quedaría restringida a un desarrollo lecitotrófico "directo".

Las diferentes ornamentaciones en la protoconcha, que pueden estar presentes solamente en las últimas vueltas y que generalmente difieren de las de la teloconcha, indicarian un desarrollo planctotrófico. A su vez, la presencia de un límite sinusoide entre la protoconcha y la teloconcha correspondería a una larva con extensos lóbulos del velo, característico de velíferas con una larga vida pelágica.

En los bivalvos, Ockelmann (1965) estableció premisas similares a las de gasterópodos para diferenciar los diferentes tipos de desarrollo larval, basado en la estrecha relación hallada entre el tamaño del huevo y el de la concha embrionaria o PdI. Especies con desarrollo larval planctotrófico, el más difundido entre los bivalvos, poseen huevos pequeños con diámetros entre 40 y 85 micrones. La concha presenta umbos elevados, con una PdI pequeña, de 70 a 150 micrones, y con poca variación intraespecífica. La PdII, que se desarrolla mientras la larva se alimenta en el plancton, no posee ornamentación, con excepción de finas líneas de crecimiento. Sus dimensiones cuando alcanza la metamorfosis pueden ser extremadamente variables, de 200 a 600 micrones, existiendo a su vez una gran variabilidad intraespecífica.

Las especies con desarrollo no-planctotrófico del tipo lecitotrófico poseen una PdI mayor, de 135 a 230 micrones, y una PdII pequeña o ausente, reflejando el corto tiempo que pasarían en el plancton. Finalmente, las especies que no poseen estado pelágico (desarrollo "directo") poseen huevos más grandes, produciendo una PdI grande e inflada de 230 a 500 micrones, la que puede presentar ornamentación por pliegues o arrugas. Toda la prodisoconcha posee un contorno ovalado, con una larga y recta línea charnelar.

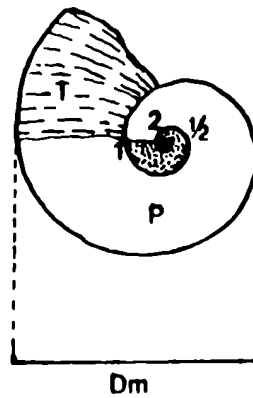
## 3.2 RESULTADOS

### 3.2.1 Ovicápsulas y desarrollo en gasterópodos

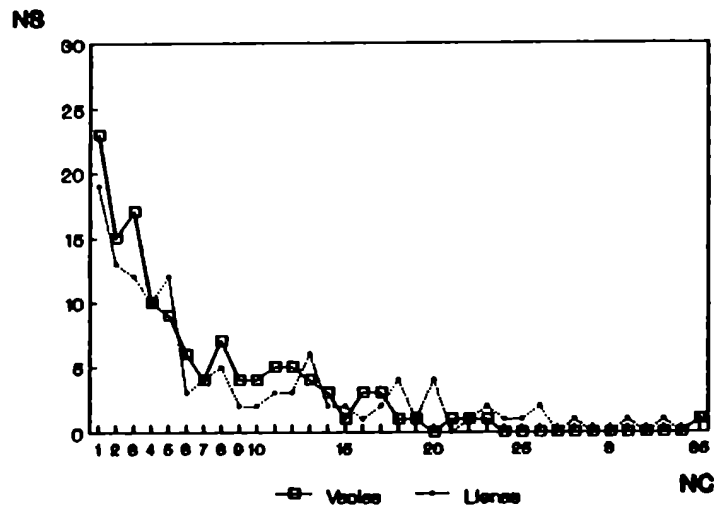
#### *Olivancillaria deshayesiana*

Raramente mayor de los 30 mm, se distribuye de Rio Grande do Sul, Brasil a Bahía Blanca, Argentina. Se han colectado oviposturas durante todo el año, siendo particularmente abundantes durante los meses de primavera. La ovipostura está formada por ovicápsulas adheridas a la concha de ejemplares vivos de *Buccinanops moniliferum* y *B. duartei*. No se han hallado oviposturas en otro tipo de substrato ni en ejemplares muertos de las especies mencionadas. Sobre un total de 129 ejemplares con oviposturas (1.640 ovicápsulas), solamente un 3 % fue hallado en ejemplares de *B. duartei*, existiendo una clara preferencia por ejemplares de *B. moniliferum* mayores de 25 mm (Tab.3.1). Las ovicápsulas se encuentran adheridas a la espira o a la región dorsal del último anfracto. Suelen estar en grupos de 2 a 4 ovicápsulas, sin que exista una clara separación entre estos, y siendo muy común la mezcla de grupos de ovicápsulas llenas con vacías. El número de ovicápsulas por cada ejemplar (Fig. 3.2) muestra que las máximas ocurrencias, tanto de ovicápsulas llenas como vacías, se hallan entre 1 y 4, siendo estos los números de ovicápsulas que más frecuentemente una hembra depositaria por vez. La presencia de ovicápsulas en diferentes estadios de desarrollo sobre una misma concha indica que varias hembras pueden utilizar un mismo substrato para su ovipostura.

La ovicápsula tiene la forma de una semiesfera, con el diámetro máximo en la base de adhesión al substrato. (Fig. 3.3a,b y Tab. 3.2). Presenta una sutura que la divide en una porción basal y una dorsal. Existe una rugosidad en los lados, que se extiende a lo largo de la superficie de la porción dorsal. Esta última, que denominamos de opérculo, se desprende con



**Fig. 3.1:** Determinación del número de vueltas en la protoconcha de un gasterópodo, según Taylor (1975 *apud* Jablonski & Lutz, 1980). El punto de sutura en la línea metamórfica se cuenta como la vuelta 1, adicionando una vuelta cada vez que se encuentra una nueva sutura hacia el centro de la espira. En el esquema se cuentan 2-1/2 vueltas. Dm: diámetro máximo de la protoconcha; P: protoconcha; T: teloconcha.



**Fig. 3.2:** Número de ovicápsulas por sustrato en *Olivancillaria deshayesiana*. NS: número de sustratos (ejemplares de *Buccinanops* spp.); NC: número de ovicápsulas por cada ejemplar.



Substrato	NS	(%)	NC	(%)
<i>B. moniliferum</i> (largo $\geq 25$ mm)	96	(74,4)	1.463	(89,2)
<i>B. moniliferum</i> (10 $\leq$ largo $< 25$ mm)	19	(14,7)	121	(7,4)
<i>B. moniliferum</i> (largo $< 10$ mm)	10	(7,7)	34	(2,1)
<i>B. duartei</i>	4	(3,2)	22	(1,3)
Total	129		1.640	

**Tab. 3.1:** Substratos utilizados por *Olivancillaria deshayesiana* para la colocación de la ovipostura. NS: número de substratos (ejemplares de *Buccinanops* spp.) con oviposturas, NC: número total de ovicápsulas.

Especie	DMX(mm)	DOP(mm)	ALT(mm)
<i>O. deshayesiana</i>	2,66 (0,25) 3,3 - 2,0 28	1,72 (0,08) 1,9 - 1,5 28	1,85 (0,19) 2,3 - 1,5 28
<i>O. auricularia</i>	2,08 (0,15) 2,4 - 1,8 57	1,64 (0,11) 2,0 - 1,4 57	1,72 (0,14) 2,0 - 1,6 50
<i>O. uretai</i>	1,33 (0,07) 1,5 - 1,2 41	1,10 (0,09) 1,3 - 0,9 41	1,14 (0,07) 1,2 - 0,9 32
<i>O. carcellesi</i>	1,76 (0,11) 2,1 - 1,5 43	1,61 (0,11) 1,7 - 1,4 18	1,23 (0,08) 1,4 - 1,1 18
<i>O. urceus ?</i>	1,27	0,93	0,51

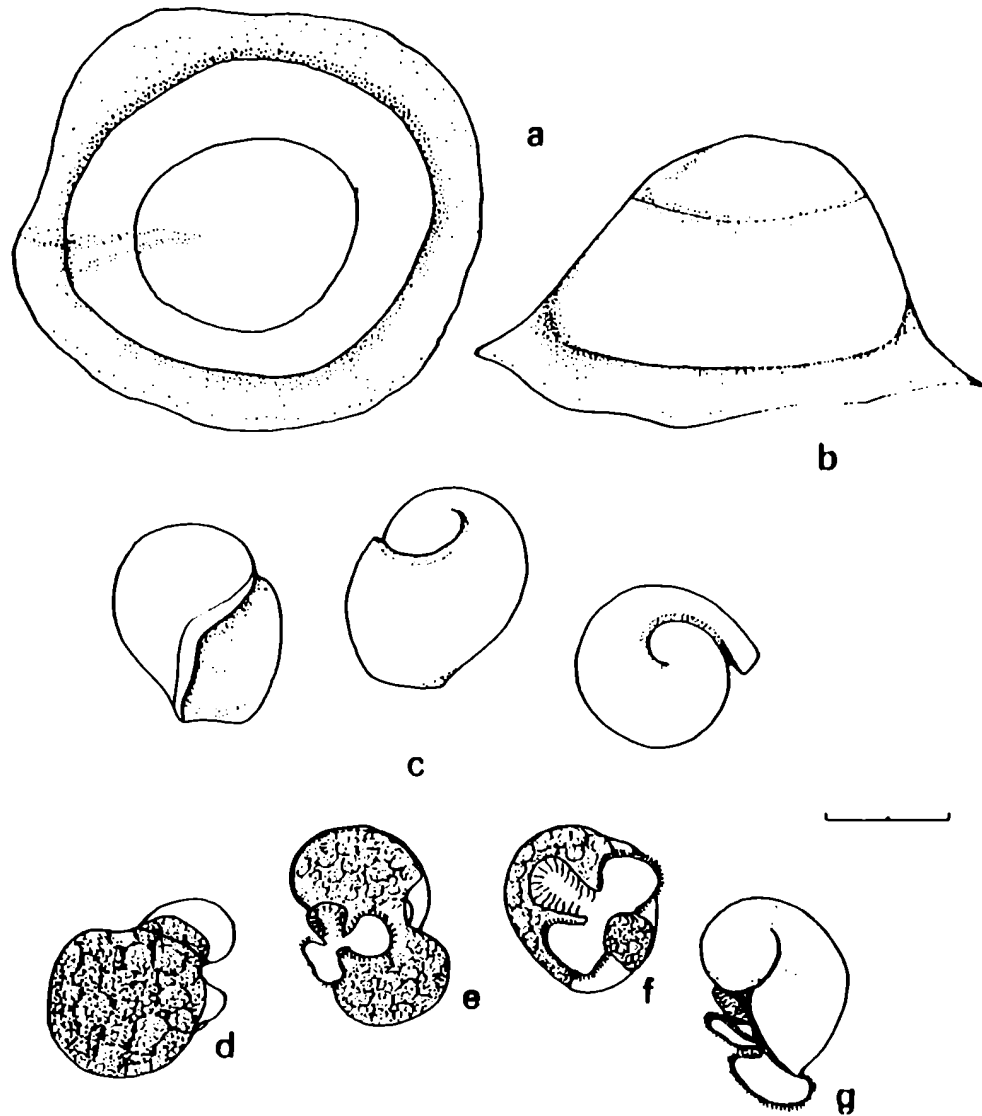
**Tab. 3.2:** Dimensiones de las ovicápsulas en las especies del género *Olivancillaria*. DMX: diámetro máximo, DOP: diámetro máximo del opérculo (en *O. carcellesi* figura el diámetro mínimo de la ovicápsula), ALT: altura. En orden descendente: media, desviación estándar ( ), rango y número de mediciones.

relativa facilidad. Las ovicápsulas son translúcidas a ligeramente blanquecinas, poseen una textura lisa y paredes rígidas que no se deforman cuando son presionadas. La pared presenta una estructura similar en toda la ovicápsula, midiendo entre 100 y 127 micrones en la base, entre 127 y 150 micrones en el opérculo, y estando ligeramente engrosada en la región de la sutura donde alcanza los 177 micrones. Se distinguen claramente tres capas: la capa externa rodea a toda la semiesfera y se extiende en la base hacia los lados, posee una discontinuidad o corte que forma la sutura. Las restantes capas son continuas en toda la ovicápsula y forman una esfera aplanada, la interna es delicada y se desprende fácilmente de la intermedia, que es más gruesa que la anterior y se halla ligeramente espesada a la altura de la sutura.

Existe un único huevo por ovicápsula, con un diámetro variando entre 800 y 900 micrones. El desarrollo embrionario, observado en diferentes grupos de ovicápsulas, mostró la secuencia descrita por Fioroni (1967) para huevos ricos en vitelo (protocéciticos). A la segmentación espiral le sigue la formación de la concha embrionaria (PI) que es visible en un polo del huevo (Fig. 3.3d). La formación de pie y velo en la velígera incipiente, precede a la total incorporación del vitelo, formando un típico estadio donde se distinguen dos grandes masas vitelinas, ligeramente estranguladas a la altura de la boca del embrión (Fig. 3.3e). A medida que se completa el desarrollo, el restante vitelo es incorporado (Fig. 3.3f). La velígera avanzada posee los lóbulos del velo simples y de tamaño pequeño (Fig. 3.3g). El desarrollo se completa hasta la formación de un reptante intracapsular (Fig. 3.3c), produciéndose posteriormente la eclosión con el desprendimiento total del opérculo.

El reptante recién eclosionado, con un largo variando entre 1,4 y 1,6 mm, es muy activo y posee un opérculo vestigial. Ovicápsulas con huevos indiferenciados mostraron eclosión en un estado reptante a los 80 días. Otro material en estado de velígera mostró eclosión entre los 40 y 47 días. Finalmente, material ya en estado reptante, eclosionó entre los 15 y los 23 días.

La protoconcha del recién eclosionado es globosa, posee un diámetro máximo de 1,29 mm y un número de vueltas de



**Fig. 3.3:** Ovipostura y desarrollo de *Olivancillaria deshayesiana*. a y b: vista dorsal y lateral de una ovicápsula; c: reptante intracapsular; d: formación de la protoconcha, primordio de pie y velo; e: desarrollo del velo y pie en una veligera incipiente; f: incorporación del vitelo; g: veligera avanzada. (Escala = 1 mm)

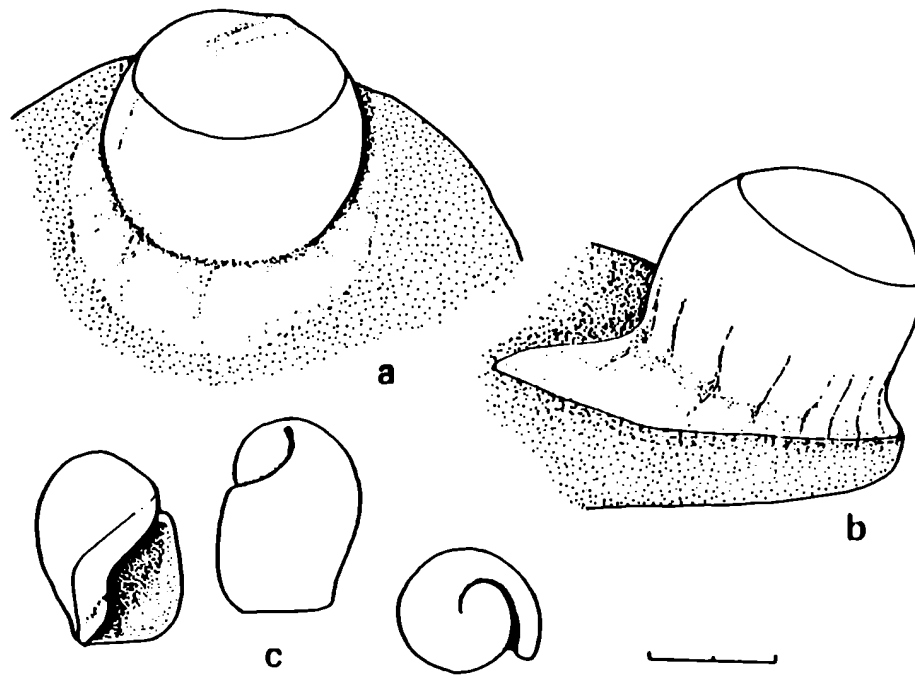
1-3/4 a 2. Las formas reptantes intracapsulares poseen un surco en los últimos 0,2 mm de la sutura, que caracteriza al crecimiento de la telocóncha en el adulto. La aparición de este surco podría relacionarse al momento de la metamorfosis de la velígera en reptante, y su presencia antes de la eclosión indicaría la posible existencia de un corto crecimiento como reptante intracapsular.

*Olivincillaria auricularia*

Con adultos alcanzando los 70 mm, se distribuye desde Sta. Catarina, Brasil, hasta el golfo San Matías, Argentina. Las oviposturas estudiadas provienen de dragados realizados entre los 0 y 3 metros de profundidad, en los mencionados locales al sur de la barra. Si bien aparecen oviposturas durante todo el año, son más abundantes de noviembre a marzo. Están formadas por una, o muy raramente dos, ovicápsulas adheridas a delgados fragmentos calcáreos de moluscos. Estos fragmentos, bastante homogéneos en sus dimensiones, son de forma alargada y poseen los bordes desgastados (Tab. 3.3). La ovicápsula se encuentra siempre en la superficie convexa ocupando una posición cercana al borde.

Las ovicápsulas son redondeadas o esféricas, con una amplia base de adhesión, la cual posee un estrangulamiento de diámetro menor que el resto de la esfera (Fig. 3.4a,b y Tab. 3.2). Presentan una clara sutura y un opérculo, el cual se halla en la superficie dorsal o lateral de la esfera. De color blanquecino y textura apergaminada, se deforman fácilmente cuando son presionadas. La pared posee entre 76 y 120 micrones de espesura, distinguiéndose nuevamente tres capas: una externa, opaca, que presenta la discontinuidad que forma la sutura; las restantes, hialinas y continuas en toda la ovicápsula, poseen un leve engrosamiento a la altura de la sutura.

Existe un único huevo por ovicápsula con un diámetro variando entre 880 y 1.000 micrones. Material en estadio inicial desconocido, presentó eclosión de un reptante después de los 40 días. Estos reclutas, muy similares a los de *O. deshayesiana*, tuvieron entre 1,62 y 1,75 mm de largo y un



**Fig. 3.4:** Ovipostura de *Olivancillaria auricularia*. a y b: vista dorsal y lateral de una ovicápsula; c: reptante intracapsular. (Escala = 1 mm)

diámetro de la protoconcha de 1,25 mm (Fig. 3.4c). Los juveniles de esta especie se caracterizan por presentar una mayor deposición de material en la espira, la cual queda rápidamente oculta y formando una protuberancia más alta que en la especie anterior.

*Olivancillaria uretai*

No mayores de 35 mm, se distribuyen desde Rio de Janeiro, Brasil, hasta Bahía Blanca, Argentina. Las oviposturas fueron colectadas junto con las de *O.auricularia*. Al igual que en esta especie, se las encuentra exclusivamente en fragmentos calcáreos desgastados de conchas, siendo estos de menor tamaño que en la especie anterior (Tab. 3.3). Cada fragmento presenta solamente una ovicepsula ubicada en el borde, y más raramente en la superficie convexa del mismo.

Las ovicepsulas, similares a las de *O.auricularia*, son esféricas, de color blanquecino a levemente translúcidas, de textura flexible apergaminada y con una sutura (Fig. 3.5a y b). Se diferencian de las anteriores por su menor tamaño (Tab. 3.2). La pared es delgada, con una espesura de 37 a 63 micrones, y está formada por dos capas: una externa opaca e interrumpida en la sutura, y otra interna hialina y continua en toda la ovicepsula.

Poseen un único huevo con un diámetro entre 640 y 800 micrones. Se han encontrado embriones reptantes dentro de las ovicepsulas, con una concha de contorno esférico y con un largo entre 0,75 y 0,87 mm (Fig. 3.5c). En reclutas y juveniles, la protoconcha es de color violáceo vítreo, no posee surco en la sutura y su diámetro máximo es de 0,89 mm, con 1-1/2 a 1-3/4 de vuelta. La deposición de carbonato sobre la espira en el adulto es muy tenue, rellenando la sutura de la teloconcha y dejando al descubierto una espira cónica, de base ancha. El color blanco que presenta la teloconcha en los juveniles resalta aún más la coloración violácea que presentaron la mayoría de los ejemplares en la protoconcha. Esta coloración fue mencionada por Klappenbach (1965) en la descripción original de la especie.

*Olivancillaria carcellesi*

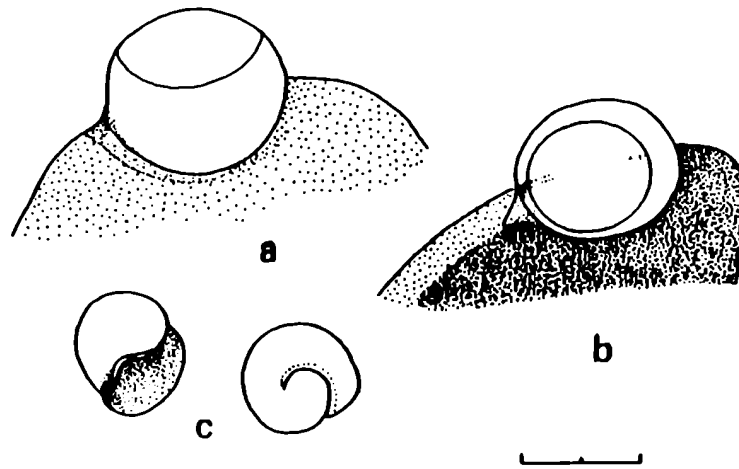
Con adultos midiendo entre 30 y 50 mm, se distribuye desde Rio de Janeiro, Brasil, hasta Bahía Blanca, Argentina. Las oviposturas fueron colectadas durante los meses de noviembre y diciembre, junto con juveniles y adultos de la misma especie. Están formadas por grupos de ovicápsulas adheridas a la superficie de ejemplares vivos de otros gasterópodos, habiéndose registrado oviposturas en tres individuos de *Buccinanops moniliferum* (72 ovicápsulas) y en dos de *Olivella plata* (8 ovicápsulas).

Las ovicápsulas son globosas o esféricas, de textura lisa, y con paredes flexibles y transparentes que permiten la observación del contenido (Fig. 3.6a,b y Tab. 3.2). Poseen una delicada base de adhesión y una sutura, no siempre distinguible, que se ubica en el diámetro máximo de la ovicápsula. La pared, que tiene una espesura de 25 a 35 micrones, está formada por una capa interna muy delicada que rodea al huevo, y otra capa externa transparente y continua, que rodea a la ovicápsula por la base.

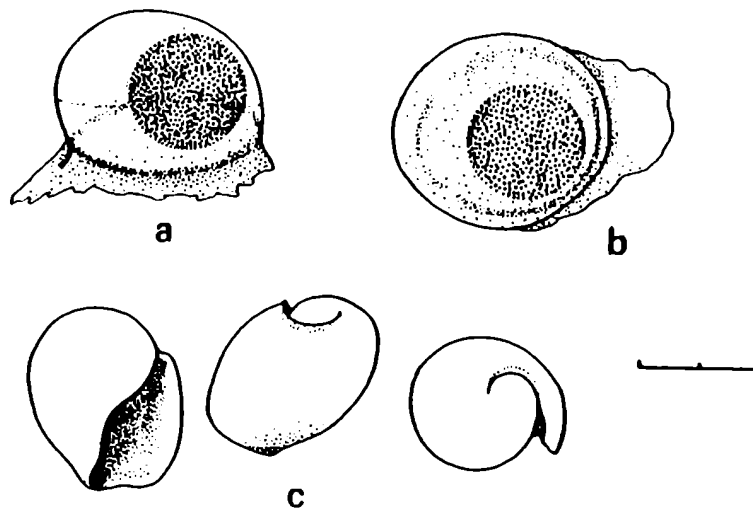
Poseen un único huevo con un diámetro medio de 950 micrones. El desarrollo es similar al descrito para *O. deshayesiana*. Cuatro ovicápsulas con embriones en estadio de trocófora, presentaron una velígera incipiente a los 3 días y una velígera avanzada, con todo el vitelo absorbido, a los 7 días. La eclosión de un reptante se produjo a los 24 días. Los reclutas, similares a los de *O. deshayesiana*, tuvieron un largo de 1,5 a 1,6 mm y una protoconcha con un diámetro mayor de 1,31 mm, con 1-1/2 vuelta. Estos reclutas mostraron una fuerte coloración marrón oscura, característica de juveniles y adultos, al alcanzar los 2 mm de largo.

*Olivancillaria urceus*

Con adultos mayores de 50 mm, se distribuye de Espirito Santo, Brasil, a golfo San Matias, Argentina. A pesar de haberse colectado numerosos juveniles y reclutas, sólo fue



**Fig. 3.5:** Ovipostura de *Olivancillaria uretai*. a y b: vista dorsal y lateral de una ovicápsula; c: reptante intracapsular. (Escala = 1 mm)



**Fig. 3.6:** Ovipostura de *Olivancillaria carcellesi*. a y b: vista lateral y dorsal de una ovicápsula; c: reptante intracapsular. (Escala = 1 mm)



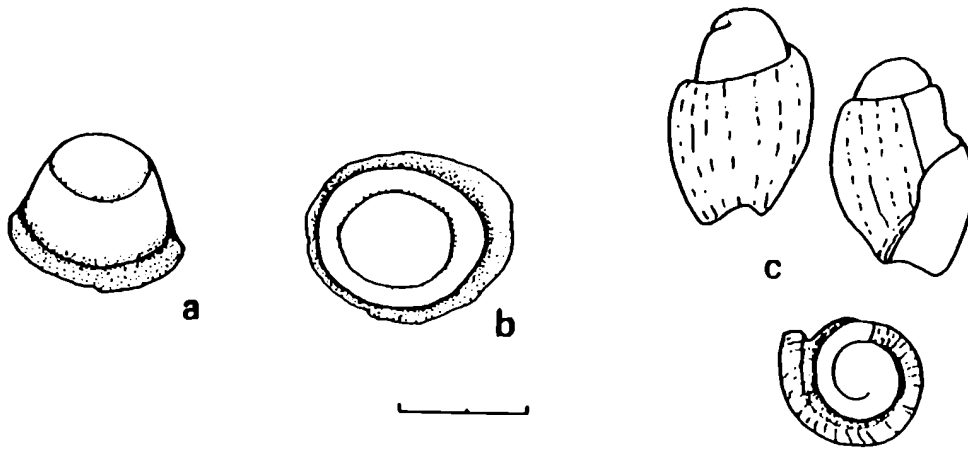
hallada una ovicápsula vacía y desprendida del substrato que, por sus dimensiones y morfología típica del género, podría atribuirse a esta especie. Muy similar a las ovicápsulas de *O. deshayesiana*, se diferencia de éstas por su menor tamaño (Tab. 3.2). Con una sutura que la divide en una porción basal y un opérculo, posee una estrecha base de adhesión y una pared rígida y ligeramente más translúcida que en *O. deshayesiana* (Fig. 3.7a y b).

La protoconcha de juveniles y reclutas, con un diámetro máximo de 0,76 mm y 1-1/2 a raramente 1-3/4 de vuelta, presenta una fuerte coloración amarilla o anaranjada; no posee canal en la sutura y el límite con la teloconcha es bien marcado (Fig. 3.7c). El largo del recién reclutado sería aproximadamente de 1 mm, y todo indica que el desarrollo es no-planctotrófico, siendo probablemente del tipo "directo" con eclosión una forma reptante.

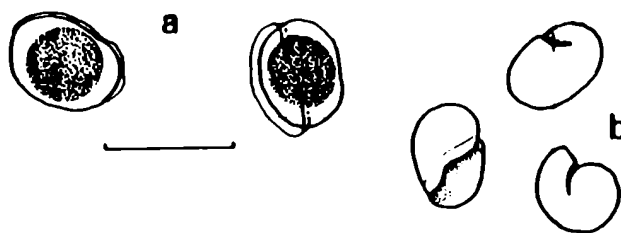
#### *Olivella plata*

Midiendo entre 7 y 12 mm, se distribuye de Rio Grande do Sul, Brasil, a golfo Nuevo, Argentina. El poco material estudiado fue colectado durante el mes de diciembre. La ovipostura se encuentra en el callo del adulto, y está formada por ovicápsulas de forma ovalada, con una delicada base de adhesión y sin una sutura o abertura de escape (Fig. 3.8a). En la pared fue distinguible una sola capa continua y totalmente transparente, con una espesura menor de 25 micrones.

Presentan un único huevo por ovicápsula, con un diámetro aproximado de 600 micrones. Sobre un total de 7 ovicápsulas muestreadas, dos contenían un embrión aparentemente reptante, con una concha de iguales dimensiones a las halladas en la protoconcha de juveniles. Esta midió entre 0,62 y 0,75 mm, y 1-1/4 a 1-1/5 de vuelta (Fig. 3.8b). La eclosión se produciría, aparentemente, en un estado reptante.



**Fig. 3.7:** Ovipostura de *Olivancillaria urceus*. a y b: vista lateral y dorsal de una ovicápsula (?); c: recluta colectado en campo. (Escala = 1 mm)



**Fig. 3.8:** Ovipostura de *Olivella plata*. a: ovicápsula; b: reptante (?) intracapsular. (Escala = 1 mm)

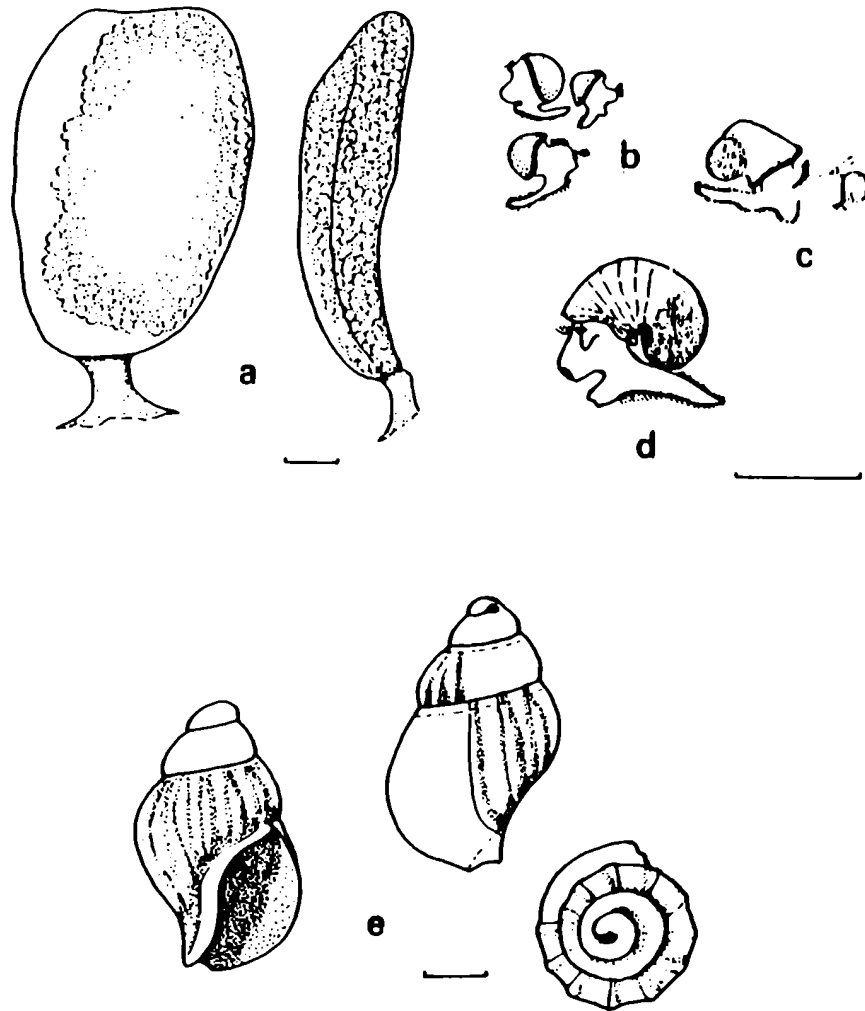
*Buccinanops moniliferum*

Con adultos midiendo entre 30 y 50 mm, se distribuye desde Rio de Janeiro, Brasil, hasta golfo San Matias, Argentina. Observaciones sobre la reproducción y la ecología de esta especie fueron realizadas por Penchaszadeh (1971a) con material proveniente de la región de Mar del Plata, Argentina. La ovipostura está formada por ovi-cápsulas de forma foliácea, adheridas por un corto pedúnculo al callo materno. En el presente trabajo, se obtuvieron 10 ejemplares con ovipostura entre los meses de agosto y noviembre, estando cada ovipostura formada por 5 a 54 ovi-cápsulas. Todas se encontraron llenas y en los mismos estadios de desarrollo.

Las ovi-cápsulas son de contorno ovalado, con un largo entre 5 y 7,5 mm y un ancho entre 3,75 y 5,6 mm (Fig. 3.9a). Enteramente transparentes, poseen una delicada pero consistente pared, con una espesura menor de 25 micrones. En ella son distinguibles dos capas, una externa firme y consistente, y otra interna, tenue y que se desprende fácilmente de la anterior.

Cada ovi-cápsula contiene aproximadamente unos 1.300 huevos, con diámetros entre 250 y 300 micrones. Según Penchaszadeh (*op.cit.*), un solo huevo es viable, siendo el resto huevos nutricios para la alimentación del embrión, el cual se desarrolla hasta una forma reptante. El desarrollo observado en oviposturas colectadas en campo mostró la existencia de más de un huevo viable, llegándose a encontrar, a los seis días y a partir de huevos totalmente indiferenciados, hasta 5 embriones en una misma ovi-cápsula. Estos presentaron tamaños variables, encontrándose también en estadios diferentes, desde trocóforas hasta velígeras incipientes (Fig. 3.9b). A medida que continúa el desarrollo, su número va disminuyendo, existiendo finalmente un solo embrión, en la forma de velígera avanzada por ovi-cápsula (Fig. 3.9d).

El desarrollo se completa a expensas de los restantes huevos (adelfofagia), los cuales son ingeridos individualmente (Fig. 3.9c). A los 15 días ya se observan embriones con 2 mm de largo y rodeados por una gran masa de huevos nutricios. A los cuarenta días el embrión, rodeado todavía de una abundante cantidad de huevos nutricios y en un claro



**Fig. 3.9:** Ovipostura y desarrollo de *Buccinanops moniliferum*. a: ovicápsula con huevos indiferenciados; b: veligeras incipientes de una misma ovicápsula; c: ingestión de huevos nutricios; d: veligera avanzada; e: recluta colectado en campo. (Escala = 1 mm)

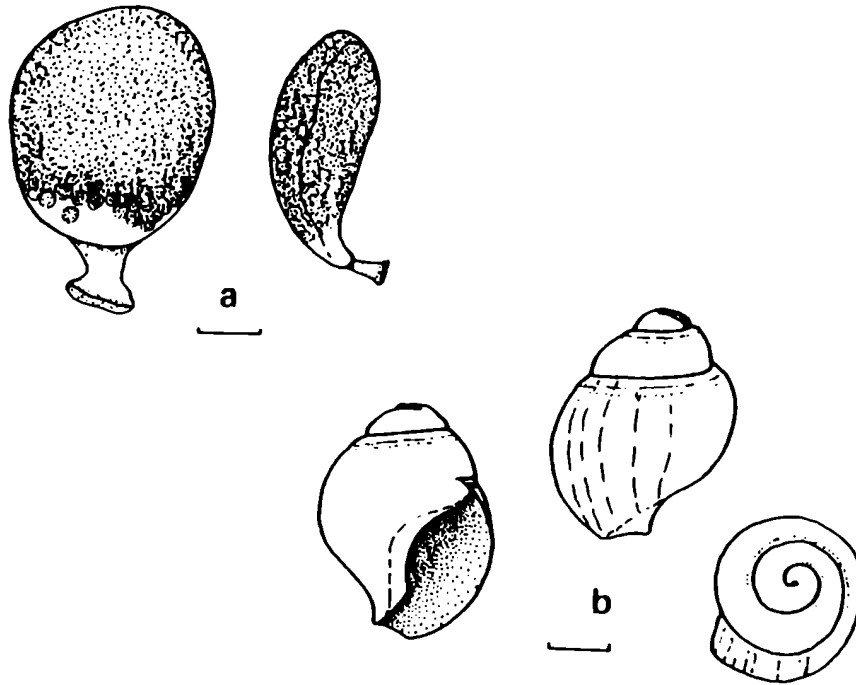
estadio reptante, posee un largo de 3,75 mm, un diámetro máximo de 2,7 mm y un número de vueltas de 3-1/2. No fue posible completar el desarrollo hasta la eclosión en laboratorio. Reclutas colectados en el campo tuvieron largos variando entre 3,75 y 5,37 mm, una protoconcha con un diámetro máximo entre 2 y 2,75 mm y con 3 a 3-1/2 vueltas.

En la morfología de la protoconcha se revelan claramente los diferentes estadios del desarrollo. La protoconcha de la denominada velígera incipiente (PI) aparece nitidamente separada de la PII (Lámina I, a y b). Esta separación está probablemente asociada al cambio en la alimentación de la larva, la cual deja de desarrollarse a expensas del escaso nutricio del propio huevo, para comenzar a hacerlo por ingestión de los huevos nutricios. La PII completa una vuelta y media sin ornamentación, apareciendo posteriormente una ornamentación formada por gruesas costillas axiales. Estas costillas desaparecen en la teloconcha de la forma reptante ya eclosionada, la cual presenta finas líneas de crecimiento y completa por lo menos una vuelta sin la ornamentación típica de juveniles y adultos, formada por fuertes tubérculos (Fig. 3.8e).

*Buccinanops duartei*

Raramente mayor de los 30 mm, se distribuye de Sta. Catarina, Brasil, a Mar del Plata, Argentina. La ovipostura de esta especie, citada por Klappenbach (1961), fué descrita por Penchaszadeh (1971b) con material colectado en La Coronilla, Uruguay. Muy similar a la de *B. moniliferum*, está formada por ovicápsulas de forma foliácea adheridas a la región del callo del individuo materno. En el área de estudio fue encontrado un ejemplar con 11 ovicápsulas durante el mes de noviembre.

Las ovicápsulas son de contorno redondeado y de menor tamaño que las de *B. moniliferum*, poseen una altura máxima media de 3,8 mm y un ancho medio de 3,2 mm (Fig. 3.10a). En su interior se han encontrado entre 500 y 600 huevos con diámetros entre 220 y 270 micrones. Según Penchaszadeh (*op.cit.*) en cada ovicápsula se desarrolla un único embrión, el cual eclosiona en un estado reptante. La protoconcha, observada en reclutas



**Fig. 3.10:** Ovipostura de *Buccinanops duartei*. a: ovicápsula; b: recluta colectado en campo. (Escala = 1 mm)

colectados en el área, es lisa sin ornamentación y de color blanquecino (Fig. 3.10b). El límite P-T es difuso, reconociéndose en algunos ejemplares por un aumento en las líneas de crecimiento. El diámetro máximo varía entre los 2 y los 2,6 mm, con 2-1/2 a 3 vueltas. El largo de los reclutas en el momento de escape es variable, estando entre los 3 y los 4 mm.

*Parvanachis isabellei*

Con adultos menores de 7 mm, se distribuye de Rio Grande do Sul, Brasil, a golfo San Matias, Argentina. Las oviposturas fueron colectadas durante todo el año, siendo especialmente abundantes durante los meses del verano e inicios del otoño. Están compuestas por grupos de ovicápsulas que se disponen continuamente, formando una delgada lámina en la superficie de diferentes substratos (Fig. 3.11a). Sobre un total aproximado de 39.000 ovicápsulas, un 41 % fue hallado en fragmentos o valvas enteras de diferentes especies de bivalvos, siendo las más comunes *Mactra isabelleana*, *Amiantis purpuratus* y *Tellina* spp.. Un 37 % fue hallado sobre la superficie de restos vegetales de macrofitas en diferentes estados de degradación, provenientes de los sacos y lagunas costeras del sistema Patos-Mirim. Otro 14 % fue hallado sobre los tubos de diferentes especies de poliquetos sedentarios, tanto en los fragmentos de conchas de los tubos formados por *Diopatra viridis* y *Australanuphis casamiquelarum*, como sobre los granos de arena aglutinados de los tubos de *Sthenelais limicola*, *Sabellaria bella* y otros. El restante 8 % fue hallado en substratos variados, como huevos de elasmobranquios, hidrozooos y diversos residuos plásticos (Tab. 3.4). La cantidad de ovicápsulas por substrato es muy variable, en una sola concha de *Mactra isabelleana* se han llegado a contar hasta 3.000.

Las ovicápsulas son totalmente transparentes, tienen la forma de un cono truncado, con una base midiendo entre 0,23 y 0,25 mm de diámetro, una altura de 0,17 mm y un diámetro superior entre 0,18 y 0,20 mm (Fig. 3.11b). Poseen una membrana o collar que circunda y delimita la superficie dorsal, la cual presenta una delicada lámina transversal. Toda esta superficie se

Especie	Longitud(mm)	Ancho(mm)	Espesura(mm)
<i>O.auricularia</i>	11,03	6,80	0,94
	(2,45)	(2,16)	(0,25)
	16 - 6	13 - 3	2 - 0,4
	52	52	52
<i>O.uretai</i>	5,92	3,26	0,57
	(1,79)	(1,03)	(0,15)
	10 - 3	6 - 1	0,9 - 0,3
	49	49	49

**Tab. 3.3:** Dimensiones de los fragmentos de concha utilizados por *Olivancillaria auricularia* y *O.uretai* como substrato en la colocación de las oviposturas. (*Ibidem* Tabla 3.2).

Substrato	NS (%)	NC (%)
Conchas	45 (52,3)	15.892 (40,2)
Vegetales	15 (17,4)	14.542 (36,8)
Poliquetos	12 (14,0)	5.510 (13,9)
Varios	14 (16,3)	3.585 (9,1)
Total	86	39.529

**Tab. 3.4:** Substratos utilizados por *Parvanachis isabellei* para la colocación de la ovipostura. NS: número de substratos; NC: número total de ovicápsulas.



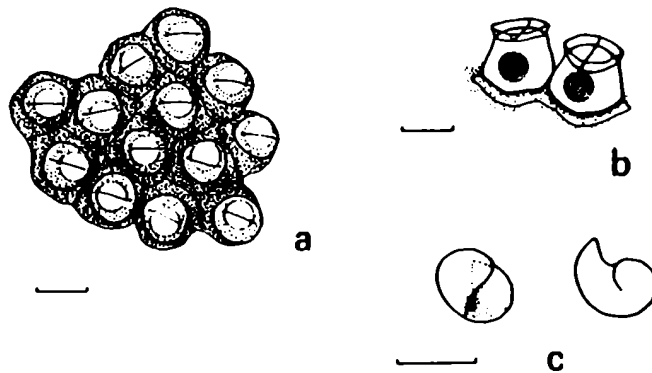
desprende en el momento de la eclosión. Cada ovicápsula posee un único huevo de 125 micrones de diámetro. Adultos colocados en acuario depositaron ovicápsulas tanto en conchas de *M. isabelleana* (colocadas como substrato) como en la propia pared del acuario. El desarrollo mostró las primeras divisiones a las 24 horas, una larva trocófora a los 5 días y la eclosión, que fue masiva, de una larva velígera a los 15 días. Esta midió 0,2 mm de diámetro mayor y presentó 1-1/4 de vuelta (Fig. 3.11c, Lámina I, f).

El desarrollo se completa en el plancton como larva planctotrófica, alcanzando la protoconcha un diámetro máximo de 0,81 mm y un número de vueltas de 4 (Lámina I, c y d). La PII no posee ornamentaciones, y el límite P-T se halla bien marcado, siendo levemente sinusoidal (Lámina I, e). El largo aproximado del recién reclutado varía entre 1,5 y 2 mm.

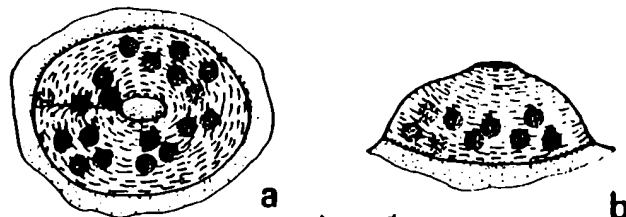
*Kurtziella dorvillae*

No mayor de los 7 mm, se distribuye desde Florida, USA, y a lo largo de toda la costa brasilera. Oviposturas características de la familia Turridae, (Verrill, 1882; Lebour, 1934; Amio, 1983; Penchaszadeh, 1982) fueron halladas entre los meses de verano y otoño, y han sido atribuidas a esta especie por ser el representante de la familia más abundante en el área.

Están formadas por ovicápsulas adheridas, de forma individual, a substratos variados, como fragmentos irregulares de conchas y tubos de poliquetos. Tienen la forma de una semiesfera aplanada, con un diámetro en la base variando entre 0,82 y 1,15 mm, una altura entre 0,25 y 0,45 mm, y una pequeña abertura de escape en la superficie dorsal con un diámetro entre 0,15 y 0,27 mm (Fig. 3.12). En su interior se encuentran de 14 a 34 huevos con un diámetro de 125 micrones, existiendo una relación positiva entre el diámetro mayor de la ovicápsula y el número de huevos. La pared de la ovicápsula posee entre 25 y 51 micrones de espesura, y está formada por dos capas, ambas continuas en la base de la ovicápsula. La más externa, rígida y hialina, posee en su superficie exterior finas rugosidades; mientras que la interna, difusa y opaca, se desprende fácilmente de la anterior.



**Fig. 3.11:** Ovipostura de *Parvanachis isabellei*. a: ovipostura; b: detalle de ovicápsula; c: veligera recién eclosionada. (Escala = 0,2 mm)



**Fig. 3.12:** Ovicápsula de *Kurtziella dorvillae* (?). a: vista dorsal; b: vista lateral. (Escala = 0,5 mm)

En la abertura de escape existe un tapón hialino, separando las capas anteriormente mencionadas.

En la protoconcha de juveniles es posible reconocer una PI, con un diámetro aproximado de 0,22 mm (Lámina II, b), y una PII con una marcada ornamentación cancelada a partir de la 2-1/2 vuelta (Lámina II, a), alcanzando un diámetro máximo de 0,725 mm y de 3-1/2 a 4 vueltas (Tab. 3.5). El límite P-T es bien marcado y fuertemente sinusoidal (Lámina II, c), característico de un desarrollo larval planctotrófico de larga vida pelágica. Los reclutas poseen un largo aproximado de 1,4 mm. Con excepción de *Clavus japonicus* (Amio, 1963), los restantes turrídeos descritos en la bibliografía poseen un desarrollo larval plantotrófico, el cual sería característico de la familia (Fretter & Graham, 1962; Penchaszadeh, 1982).

*Cryoturris adamsi*

Con adultos ligeramente mayores que en la especie anterior, se distribuye desde las Antillas hasta el sur del Brasil. Posee una protoconcha de dimensiones similares a la anterior, pero con una ornamentación diferente. La PII presenta, a partir de la vuelta 2-1/2, unas delicadas costillas longitudinales que se vuelven más pronunciadas en la última vuelta (Lámina II, d). Posee un límite P-T bien marcado y ligeramente sinusoidal (Lámina II, f), alcanzando toda la protoconcha un diámetro máximo de 0,67 mm y entre 3 y 3-1/4 de vueltas (Tab. 3.5). A pesar de no tener una PI claramente diferenciada (Lámina II, e), las demás características morfológicas de la protoconcha y una relación Dm/V similar a la de *P.isabellei* y *K.dorvillae* (Fig. 3.13), indicarian que esta especie posee un desarrollo larval planctotrófico.

*Natica limbata*

Aunque en el presente trabajo no fueron colectados ejemplares mayores de 4,5 mm, los adultos de esta especie

alcanzan, según Rios (1985), los 18 mm. Se distribuye desde Rio de Janeiro, Brasil, hasta el golfo San Matías, Argentina. A pesar de tener una gran abundancia en el área estudiada, no fue encontrado ningún tipo de ovipostura similar al característico de la familia Naticidae, con ovi cápsulas dispuestas en columnas dentro de una masa gelatinosa en forma de collar (Thorson, 1935; Giglioli, 1955). La mala representación de ejemplares adultos explicaría esta ausencia.

La protoconcha, que es lisa y sin ornamentación, alcanza un diámetro máximo de 1 mm y entre 3 y 3-1/4 de vuelta. Presenta una coloración pardo-rojiza característica, y un dibujo formado por franjas paralelas a la sutura. Se diferencia de la teloconcha por presentar esta última un aumento de las líneas de crecimiento y una mayor calcificación (Lámina III, a y b), existiendo además un cambio marcado en el patrón del dibujo, el cual aparece en la teloconcha formado por líneas perpendiculares a la sutura. El ápice en esta especie sufre un rápido desgaste, lo que impide un correcto reconocimiento de la PI. La relación  $Dm/V$  (0,33) es un poco mayor a las halladas en aquellas especies con desarrollo planctotrófico conocido (Tab. 3.5), aunque el mayor número de vueltas la aproxime a estas últimas (Fig. 3.13).

Amio (1963) describe el desarrollo larval en varias especies de *Natica*, presentando dibujos de las protoconchas que permiten estimar las relaciones  $Dm/V$  para cada especie. Tres especies presentaron desarrollo planctotrófico, *N. maculosa*, *N. adamsiana* y *N. severa*, para las cuales se calcularon relaciones de 0,25, 0,39 y 0,32 respectivamente; mientras que el único naticideo con desarrollo "directo", *Neverita vesicalis*, tuvo una relación  $Dm/V$  de 0,65.

#### *Terebra gemmulata*

Adultos alcanzando los 50 mm, se distribuye desde Rio de Janeiro, Brasil, hasta golfo San Matías, Argentina. Posee una protoconcha elevada, sin ornamentación, con el límite P-T marcado por la aparición de costillas en la teloconcha (Lámina III, c y d). La PI no está claramente diferenciada; sin embargo, el diámetro máximo de la protoconcha es de 0,48 mm y presenta 4

vueltas, resultando en una relación  $Dm/V$  aproximada de 0,1, característica de las especies con desarrollo planctotrófico (Tab. 3.5 y Fig. 3.13).

*Epitonium angulatum*

Con adultos de 20 mm, se distribuye desde North Carolina, USA, hasta Uruguay. La protoconcha es elevada y bien diferenciada de la teloconcha (Lámina III, e). Posee una PI de 140 micrones y una PII con una delicada ornamentación formada por finas constillas axiales (Lámina III, f). El límite P-T es bien visible por el cambio de la ornamentación, la cual está formada en la teloconcha por finas pero salientes costillas longitudinales. El diámetro máximo de la protoconcha es de 0,49 mm, alcanzando las 5 vueltas, siendo la relación  $Dm/V$  característica de especies con desarrollo larval planctotrófico.

*Cylindriscala acus*

Con adultos de 15 mm, posee una amplia distribución de Gibraltar a Puerto Rico, y a lo largo de la costa brasilera, con citas en Rio de Janeiro y en Rio Grande. La protoconcha es elevada e inflada (Lámina IV, a y b), con una ornamentación muy similar a la de *E.angulatum*. El límite P-T es bien abrupto, alcanzando un diámetro máximo de 0,35 mm en 4 vueltas. Posee la menor relación  $Dm/V$ , 0,09, característica entre las especies con desarrollo planctotrófico.

*Pyramidellidae y Acteonidae*

En estas dos familias la protoconcha presenta variados grados de heterostrofia, o sea, ángulos diferentes de crecimiento entre la protoconcha y la teloconcha. En el caso de

Especie	DH(micrones)	Dm(mm)	V	Dm/V	Desarrollo
<i>Olivancillaria deshayesiana</i> n=12	900 - 800	1,30 (0,06)	1,5 - 2	0,86 - 0,65	NP ("D")
<i>Olivancillaria auricularia</i> n=3	1000 - 880	1,25 (0)	1,5	0,83	NP ("D")
<i>Olivancillaria uretai</i> n=8	800 - 640	0,89 (0,04)	1,5 - 1,75	0,59 - 0,51	NP ("D" )
<i>Olivancillaria carcellesi</i> n=12	1100 - 870	1,31 (0,06)	1,5 - 1,75	0,87 - 0,75	NP ("D")
<i>Olivancillaria urceus</i> n=10		0,76 (0,04)	1,5 - 1,75	0,51 - 0,44	NP ("D" ?)
<i>Olivella plata</i> n=7	600	0,68 (0,04)	1,2 - 1,25	0,57 - 0,55	NP ("D" ?)
<i>Buccinanops moniliferum</i> n=8	300 - 250 <sup>‡</sup>	2,53 (0,24)	3,5	0,72	NP ("D")
<i>Buccinanops duartei</i> n=10	270 - 220 <sup>‡</sup>	2,17 (0,22)	2,5 - 3	0,87 - 0,72	NP ("D")
<i>Parvanachis isabellei</i> n=7	125	0,81 (0,07)	4 - 4,2	0,20 - 0,19	P
<i>Kurtziella dorvillae</i> n=10	125	0,72 (0,07)	3,5 - 4	0,21 - 0,18	P
<i>Crypturris adamsi</i> n=9		0,67 (0,40)	3 - 3,25	0,22 - 0,21	P
<i>Natica limbata</i> n=10		1,03 (0,06)	3 - 3,25	0,34 - 0,32	P ?
<i>Terebra gemmulata</i> n=10		0,48 (0,01)	4	0,12	P
<i>Epitonium angulatum</i> n=11		0,49 (0,02)	4 - 5	0,12 - 0,1	P
<i>Cylindriscala acus</i> n=8		0,35 (0,15)	4	0,09	P
<i>Turbonilla uruguayensis</i> n=10		0,31 (0,02)	2,5 - 3	0,12 - 0,1	P ?

Tab. 3.5: Diámetro del huevo (DH), diámetro máximo de la protoconcha (Dm), número de vueltas (V), relación Dm/V y tipo de desarrollo larval en las especies de gasterópodos. NP: desarrollo larval no-planctotrófico; "D": "directo" o con supresión de la fase larval pelágica; P: desarrollo larval planctotrófico; \*: con huevos nutricios.

*Turbonilla uruguayensis* (Lámina IV, c), el ángulo es de  $90^\circ$ , permitiendo la casi total observación de la protoconcha. Esta posee un diámetro máximo de 0,31 mm y entre 2-1/2 y 3 vueltas; a pesar de resultar una relación Dm/V típicamente planctotrófica (Tab. 3.5), el menor número de vueltas coloca a esta especie en una posición separada de las restantes especies planctotróficas (Fig. 3.13). Con adultos de 10 mm, su distribución va de Rio Grande do Sul, Brasil, a Necochea, Argentina.

Tanto *Odostomia jadisi* como *Acteon pelecis* poseen ángulos de heterostrofia mayores, existiendo un ocultamiento de la protoconcha con el crecimiento envolvente de la telocóncha (Lámina IV, d). En *Acteon pelecis* la telocóncha forma una falsa espira que oculta totalmente a la protoconcha. Por este motivo, no ha podido ser inferido el tipo de desarrollo larval. La primera, con 4 mm de longitud, se distribuye de Florida, USA, al Uruguay; la segunda alcanza los 9 mm y se distribuye desde el golfo de México hasta el sur de Brasil.

Dentro de estos dos géneros, existen desarrollos tanto planctotrófico como no-planctotrófico. En *O. scalaris*, un ectoparásito de *Mytilus*, se han registrado tanto uno como otro tipo de desarrollo, en decorrencia de la salinidad (Fretter & Graham, 1962).

### 3.2.2 Desarrollo en bivalvos

#### *Adrana patagonica*

Con adultos alcanzando los 40 mm, se distribuye desde Venezuela hasta bahía San Blas, Argentina. Esta especie posee una prodisoconcha de forma ovalada, que se diferencia fácilmente de la disoconcha (Lámina V, a). Está formada por una PdI de grandes dimensiones, de coloración blanca y con una fina ornamentación reticulada (Lámina V, b). La PdII aparece como una franja translúcida entre la anterior y la disoconcha, posee finas

líneas de crecimiento pero carece de las costillas típicas de esta última. (Lámina V, c). Esta especie presenta un desarrollo larval no-planctotrófico, que sería característico de todos los protobranquios (Jablonski & Lutz, 1980). Las particularidades de la prodisoconcha indicarían la posibilidad de un desarrollo "directo". Este desarrollo se encuentra en especies que presentan incubación de la larva dentro de la cavidad paleal, generalmente entre las lamelas branquiales (*Ostrea* spp.); o bien en estructuras externas, como canastas bisales (*Musculus discors* y *M. niger*) o cápsulas (*Astarte* sp.) (Thorson, 1935; Ockelmann, 1965).

*Macra isabelleana*

Adultos entre 50 y 60 mm, se distribuye de Rio de Janeiro, Brasil, a golfo San Matías, Argentina. La prodisoconcha, no se diferencia claramente en todos los ejemplares, presenta una pequeña PdI, y una PdII con finas líneas de crecimiento que, en algunos ejemplares, muestra una línea escalonada en el límite P-D (Lámina V, d, e y f). El desarrollo, según las dimensiones halladas en la PdI (Tab. 3.6), sería planctotrófico.

*Macra janaeroensis*

De menor tamaño que la anterior, se distribuye desde las Guayanas hasta Rio Negro, Argentina. La prodisoconcha se halla bien diferenciada de la disoconcha por presentar esta última una ornamentación formada por delicados cordones concéntricos (Lámina VI, a y b). La PdI es de pequeñas dimensiones, presentando una textura porosa o desgastada. La PdII se halla bien desarrollada, midiendo en total entre 270 y 300 micrones (Tab. 3.6), indicando un desarrollo plantotrófico.



*Solen tehuelchus*

Especie de considerable tamaño, alcanza los 60 mm, se distribuye de Rio de Janeiro, Brasil, a Bahía Blanca, Argentina. En esta especie la PdI, de pequeñas dimensiones, aparece como una protuberancia bien distinguible de la PdII (Lámina VI, d). Esta última presenta finas líneas de crecimiento, distinguiéndose de la telococoncha apenas por un cambio en la secuencia de las mismas (Lámina VI, c). La prodisoconcha alcanza a medir en total cerca de 260 micrones, sugiriendo un desarrollo del tipo planctotrófico.

*Strigilla carnaria*

Pequeño bivalvo, 16 mm, posee una amplia distribución, de North Carolina, USA, a Bahía Blanca, Argentina. Como en *M. janaeroensis*, la ornamentación de la disoconcha delimita fácilmente la prodisoconcha. La PdI, que mide entre 90 y 100 micrones, se diferencia de la PdII por su textura porosa y color ligeramente blanquecino (Lámina VI, e). En total la prodisoconcha mide entre 240 y 260 micrones, sugiriendo un desarrollo planctotrófico.

*Tellina sandix*

Un poco mayor que la anterior, también muestra una amplia distribución, de las Bermudas al Uruguay. En esta especie la separación de la prodisoconcha también está facilitada por la existencia de una ornamentación en la disoconcha (Lámina VI, f). Presenta una PdI pequeña, sugiriendo un desarrollo planctotrófico (Tab. 3.6).

*Tellina petitiana*

Con adultos alcanzando los 45 mm, se distribuye de Rio de Janeiro, Brasil, a golfo San Matias, Argentina. La prodisoconcha aparece, en la mayoría de los ejemplares, bien saliente, translúcida, y diferenciada de la disoconcha por un marcado desnivel (Lámina VII, a). La PdI es de pequeño tamaño y presenta una textura porosa característica. La PdII alcanza un gran tamaño, sugiriendo un desarrollo planctotrófico.

*Donax gemmula*

Donacideo de pequeñas dimensiones, 6 mm, con una distribución conocida de Espírito Santo a Rio Grande do Sul, Brasil. En la mayoría de los ejemplares se observa una prodisoconcha saliente y translúcida, con algunas marcadas líneas de crecimiento (Lámina VII, b y c). La PdI es pequeña pero fácilmente distinguible de la PdII (Lámina VII, d). Al igual que en la especie anterior, la PdII bien desarrollada sugeriría un desarrollo del tipo planctotrófico.

*Abra lioica*

Pequeño bivalvo, 8 mm, que se distribuye desde North Carolina, USA, hasta Mar del Plata, Argentina. La prodisoconcha es extremadamente saliente y globosa, de superficie lisa y translúcida, diferenciándose claramente de la disoconcha con la que posee un límite bien marcado (Lámina VII, e). La PdI es de pequeño tamaño, y se distingue claramente de la PdII por su textura porosa (Lámina VII, f). La PdII es lisa y presenta delicadas líneas de crecimiento, alcanzando uno de los mayores tamaños registrados (Tab. 3.6). El desarrollo sería planctotrófico.

*Corbula caribaea*

Pequeño corbulideo, 9 mm, que se distribuye de North Carolina, USA, a golfo Nuevo, Argentina. Posee una prodisoconcha de pequeño tamaño, pero claramente distinguible de la disoconcha por un marcado desnivel (Lámina VIII, a y b). La PdI presenta en esta especie una textura menos porosa que la PdII (Lámina VIII, c). El desarrollo sería planctotrófico.

*Tivela ventricosa*

Venerideo de gran tamaño, alcanza los 85 mm, se distribuye en la costa brasilera y uruguaya. La protoconcha, con una de las menores dimensiones entre los bivalvos estudiados, aparece bien separada de la disoconcha por un marcado límite P-D (Lámina VIII, d y e). La PdI es relativamente grande (100 micrones), aunque se diferencia con dificultad de la PdII (Lámina VIII, f). El desarrollo sería planctotrófico, con una probable corta vida pelágica.

*Amiantis purpuratus*

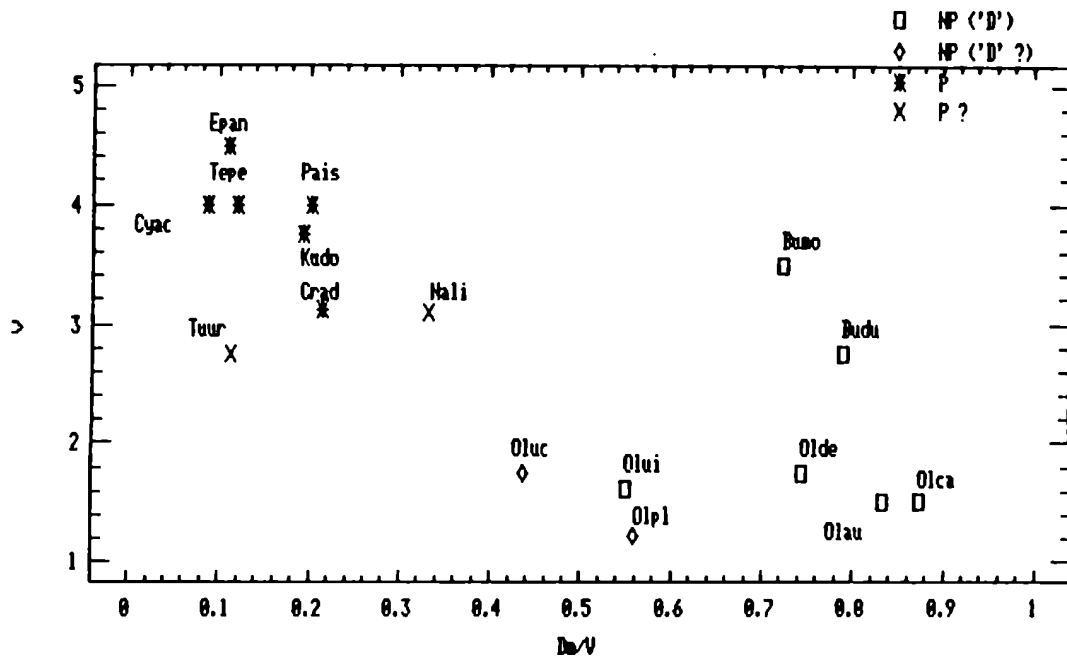
De similar tamaño que la anterior, se distribuye de Espírito Santo, Brasil a golfo San Matías, Argentina. En esta especie la prodisoconcha presenta una tenue ornamentación que dificulta su reconocimiento. Sin embargo, el aumento en el grosor de las líneas concéntricas y un mayor espaciamento indicarían el inicio de la telococoncha (Lámina IX, a, b y d). La PdI presenta las mismas dimensiones y dificultades en el reconocimiento que la especie anterior (Lámina IX, c). El desarrollo sería similar al inferido para *T.ventricosa*.

A pesar de no estar demostrado cuantitativamente, existiría una relación positiva entre el tamaño de la PdII y la duración de la vida planctónica. Podríamos esperar que para dimensiones similares de PdI, aquellas especies con mayores PdII tendrían un mayor tiempo de vida pelágica.

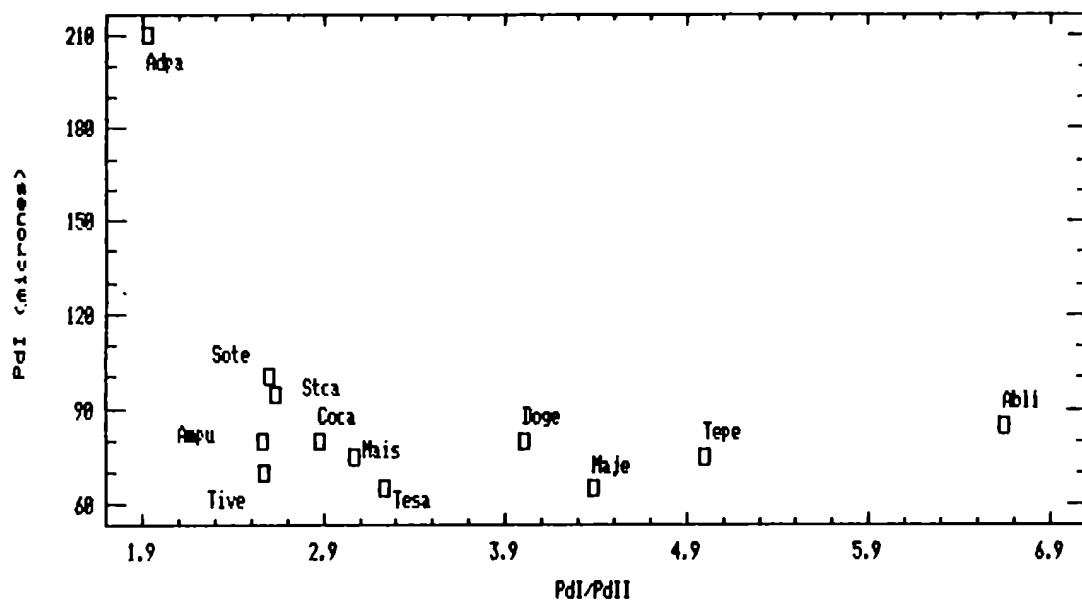
La simple relación entre la proporción de PdI contenida en la PdII (PdII/PdI) y el largo de la PdI (Fig. 3.14), nos muestra que para PdI variando entre los 60 y 100 micrones, existe una gran variación en los valores medios de las PdII. *Abra lioica*, *Tellina petitiana*, *Macra janeiroensis* y *Donax gemmula* muestran los mayores tamaños de PdII, respectivamente, ocupando la mitad derecha del gráfico. *Adrana patagonica*, con un desarrollo no planctotrófico, aparece separada de las restantes especies, con un valor máximo de PdI y mínimo de la relación PdII/PdI. Las restantes especies ocupan una posición intermedia, siendo que *Tivela ventricosa* y *Amiantis purpuratus* presentan los menores valores de la relación, indicando la probable existencia de una corta vida pelágica.

Especie	PdI(micrones)	PdII(micrones)
<i>Adrana patagonica</i>	250	380 - 430
<i>Macra isabelleana</i>	80	220 - 240
<i>Macra janeiroensis</i>	60	270 - 300
<i>Solen tehuelchus</i>	100	260
<i>Strigilla carnaria</i>	100	240 - 260
<i>Tellina sandix</i>	80	200 - 220
<i>Tellina petitiana</i>	80	350 - 400
<i>Donax gemmula</i>	80	300 - 340
<i>Abra lioica</i>	80	550 - 580
<i>Corbula caribaea</i>	80	220 - 240
<i>Tivela ventricosa</i>	100	170 - 190
<i>Amiantis purpuratus</i>	100	190 - 220

**Tab. 3.6:** Dimensiones de la prodisoconcha I (PdI), obtenidas a partir de las fotografías del SEM, y de la prodisoconcha II (PdII), expresadas como rango de 10 mediciones obtenidas bajo lupa estereoscópica, en las especies de bivalvos.



**Fig. 3.13:** Relación entre el cociente  $Dm/V$  y el número de vueltas ( $V$ ) en los gasterópodos considerados. Las especies están identificadas con el código gráfico de la Tabla 2.1. Referencias del desarrollo larval igual que en la Tabla 3.5.

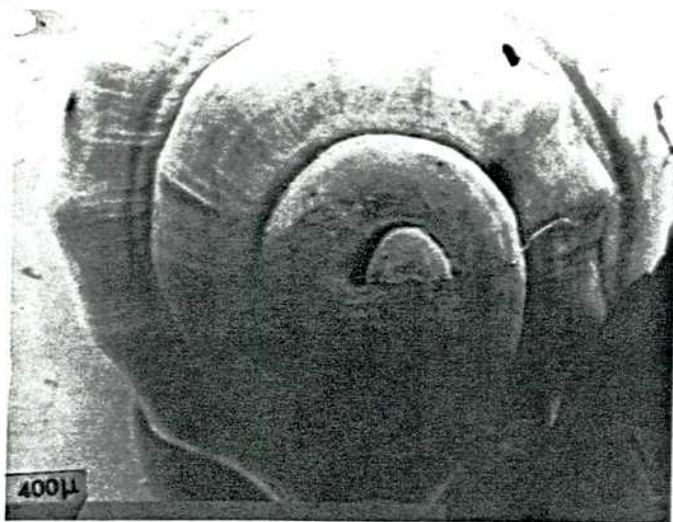


**Fig. 3.14:** Relación entre el cociente  $PdII/PdI$  y las dimensiones de la PdI en los bivalvos considerados. Las especies están identificadas con el código gráfico de la Tabla 2.1.

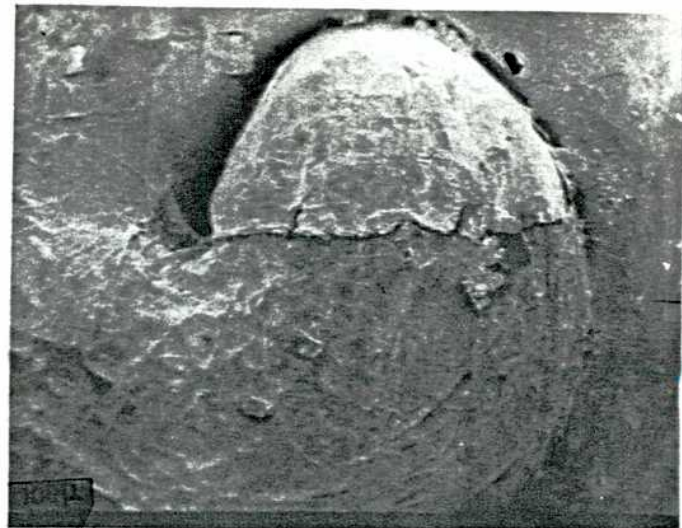
## LAMINA I

- a: protoconcha en un ejemplar recluta de *Buccinanops moniliferum* (Escala = 400 micrones);
- b: detalle de la PI en *B.moniliferum* (Escala = 100 micrones);
- c y d: protoconcha en *Parvanachis isabellei* (Escala = 200 micrones);
- e: detalle del límite P-T en *P.isabellei* (Escala = 100 micrones);
- f: detalle de la PI en *P.isabellei*, la flecha indica el límite PI-PII (Escala = 40 micrones).

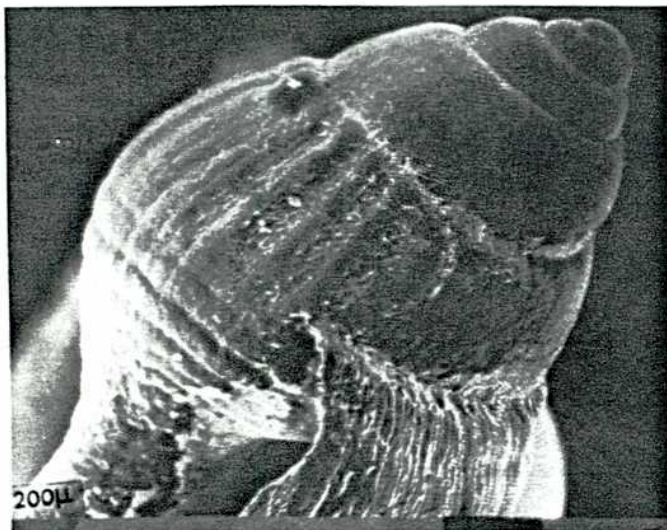
(La escala figura en el margen inferior derecho de cada foto).



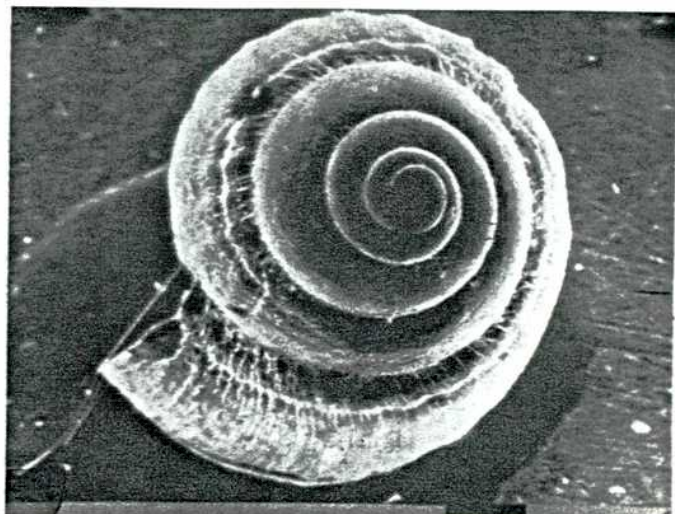
a



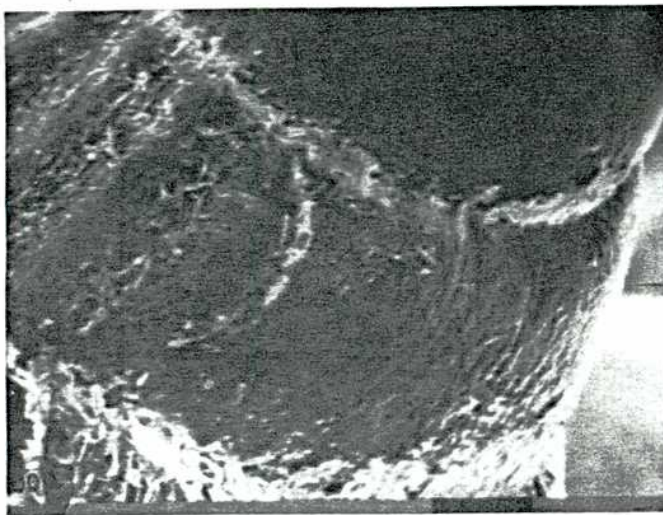
b



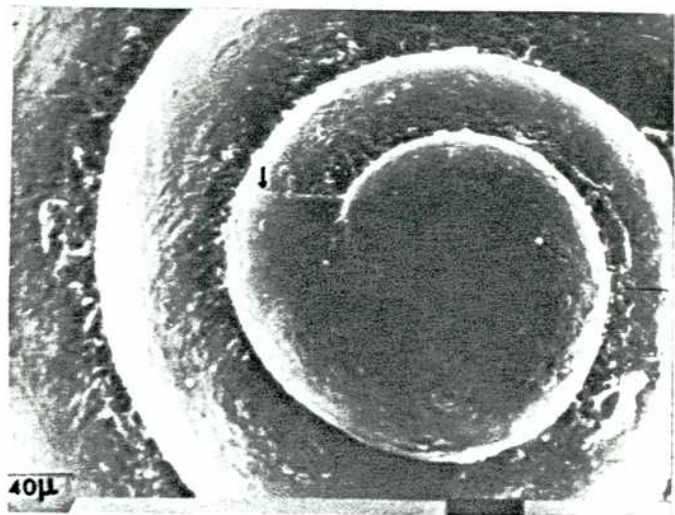
c



d



e



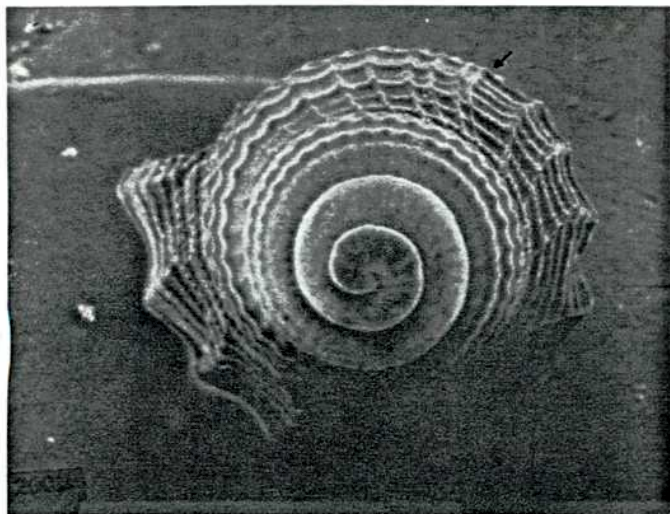
f



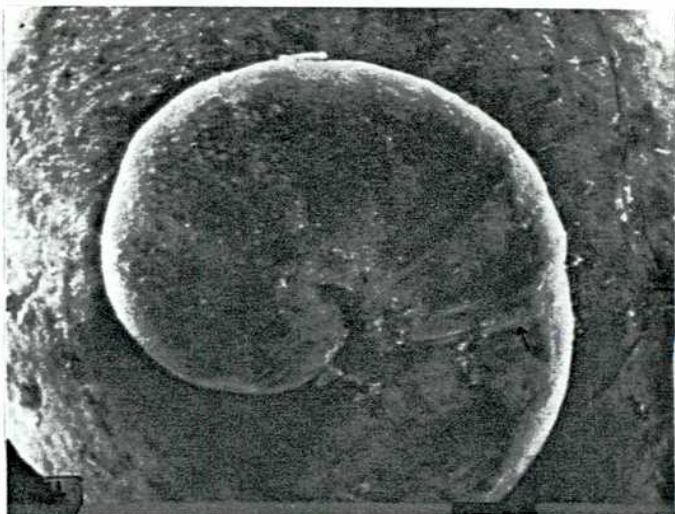
## LAMINA II

- a: protoconcha en *Kurtziella dorvillae*, la flecha indica el límite P-T (Escala = 200 micrones);
- b: detalle de la PI en *K.dorvillae*, la flecha indica el límite PI-PII (Escala = 40 micrones);
- c: detalle del límite P-T en *K.dorvillae* (Escala = 100 micrones);
- d: protoconcha en *Cryoturris adamsi*, la flecha indica el límite P-T (Escala = 200 micrones);
- e: detalle de la PI en *C.adamsi*, con límite PI-PII difuso (Escala = 40 micrones);
- f: detalle del límite P-T en *C.adamsi*, nótese la ornamentación diferente de *K.dorvillae* (Escala = 100 micrones).

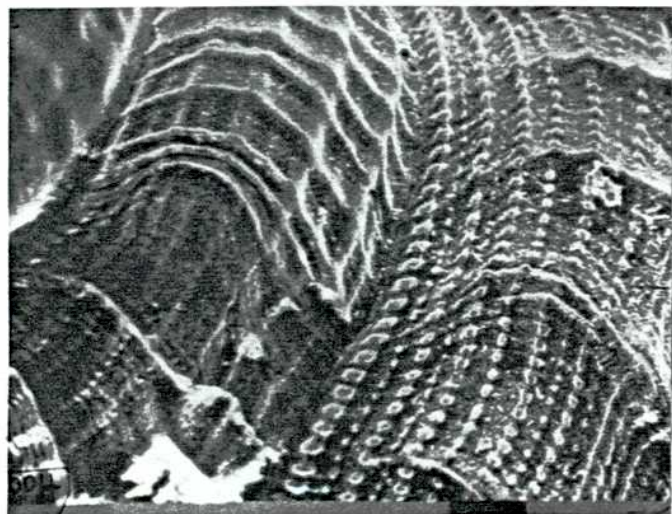
(La escala figura en el margen inferior derecho de cada foto).



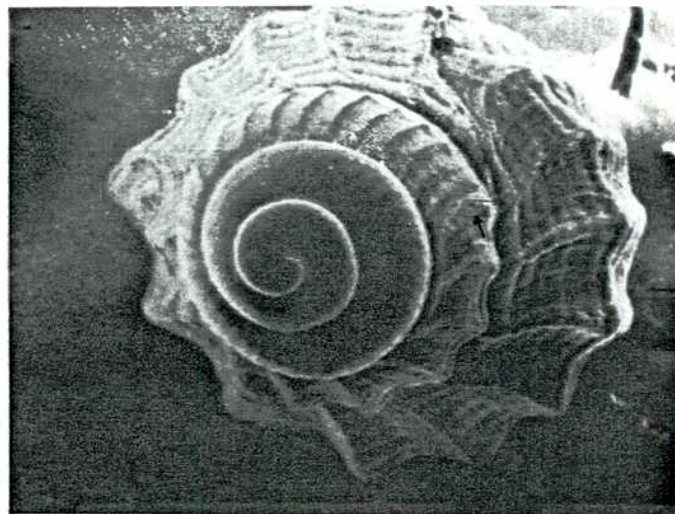
a



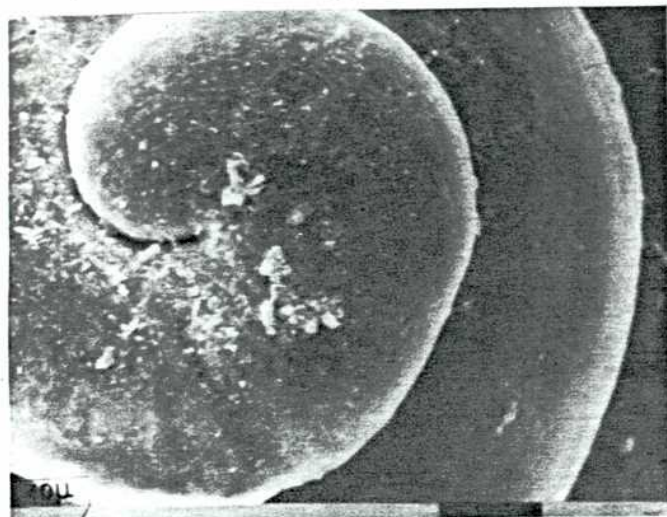
b



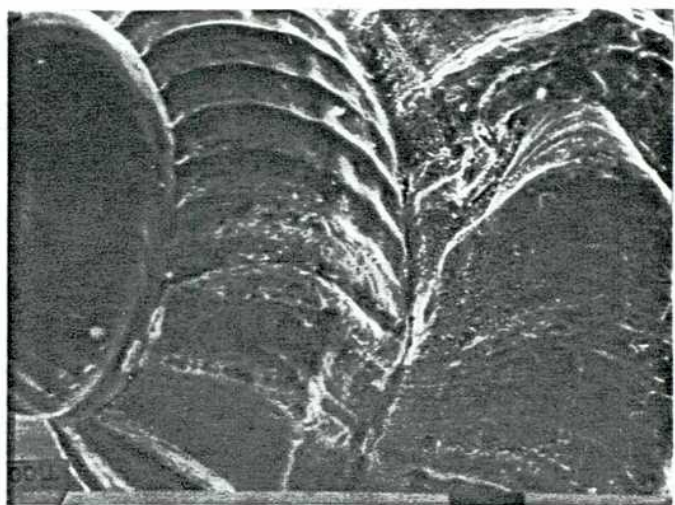
c



d



e

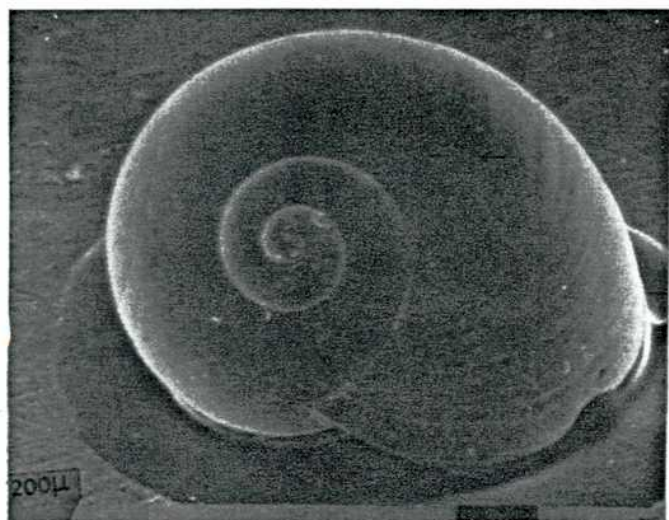


f

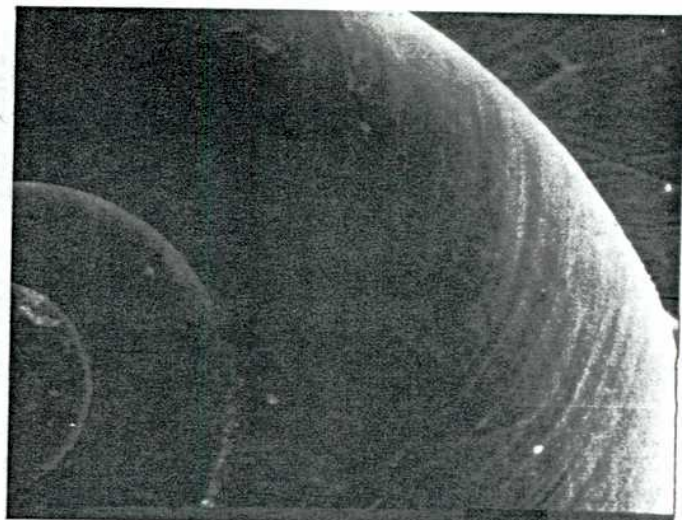
### LAMINA III

- a: protoconcha en *Natica isabelleana*, la flecha indica el límite P-T (Escala = 200 micrones);
- b: detalle del límite P-T en *N. isabelleana* (Escala = 100 micrones);
- c y d: protoconcha en *Terebra gemmulata*, la flecha indica el comienzo de la teloconcha (Escala = 200 y 100 micrones, respectivamente);
- e: protoconcha en *Epitonium angulatum*, la flecha indica el límite P-T (Escala = 200 micrones);
- f: protoconcha en *E. angulatum*, la flecha indica el límite PI-PII (Escala = 100 micrones).

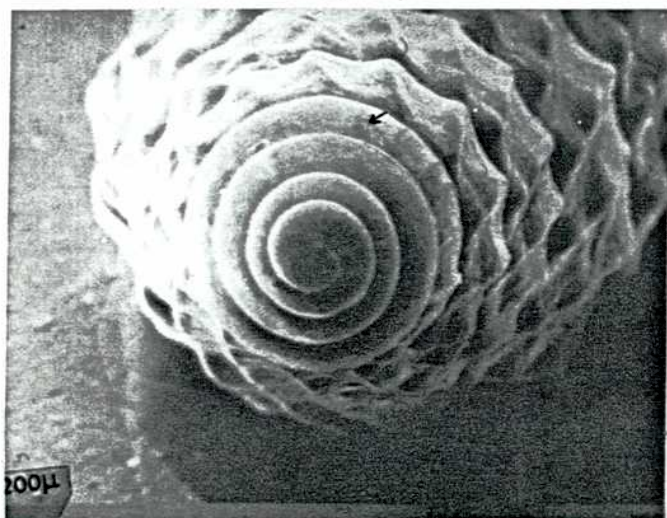
(La escala figura en el margen inferior derecho de cada foto).



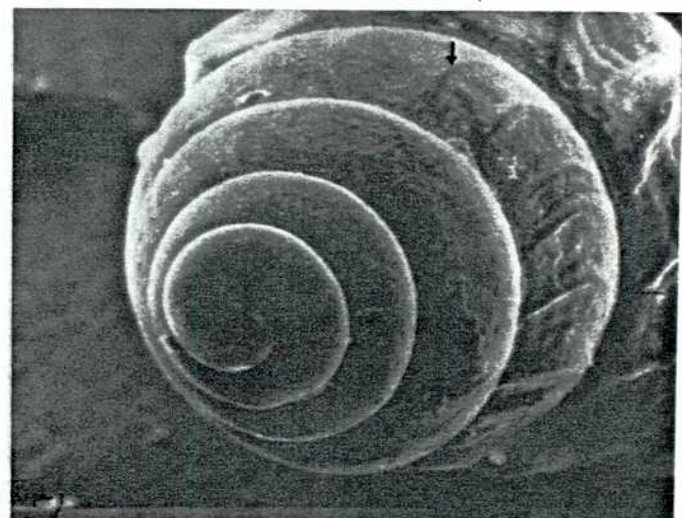
a



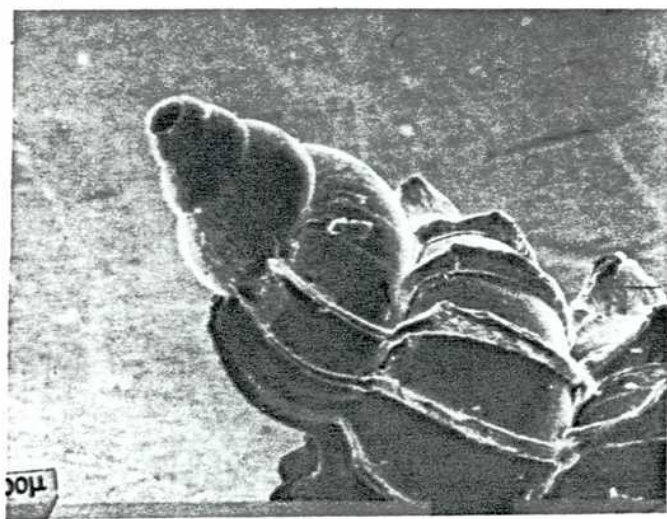
b



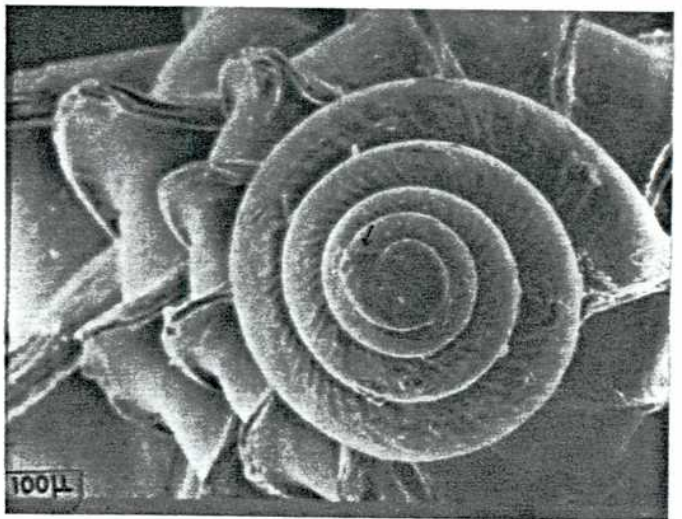
c



d



e



f

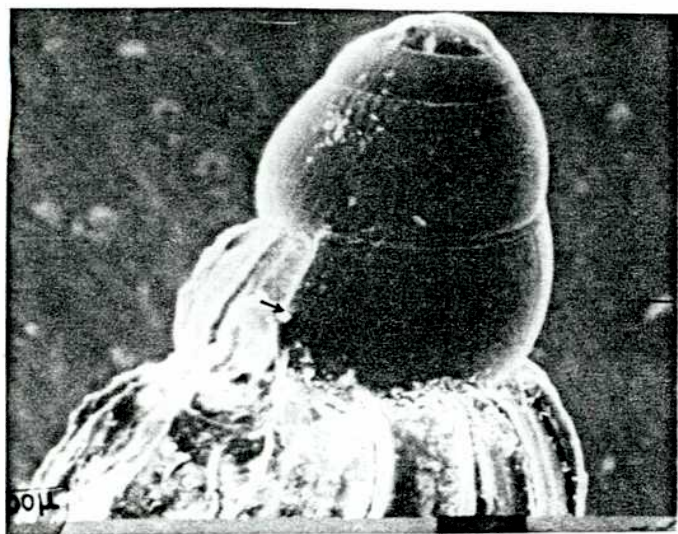
#### LAMINA IV

a y b: protoconcha en *Cylindriscala acus*, la flecha señala el marcado límite P-T (Escala = 100 micrones);

c: protoconcha en *Turbonilla uruguayensis* (Escala = 100 micrones);

d: protoconcha en *Odostomia jadisi* (Escala = 100 micrones);

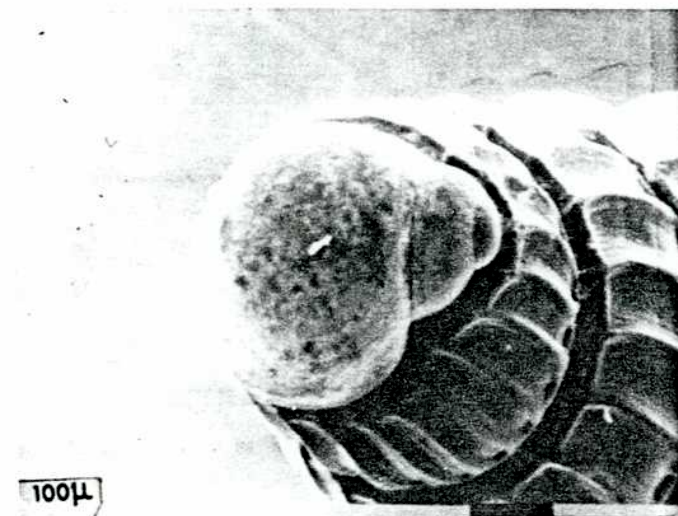
(La escala figura en el margen inferior derecho de cada foto).



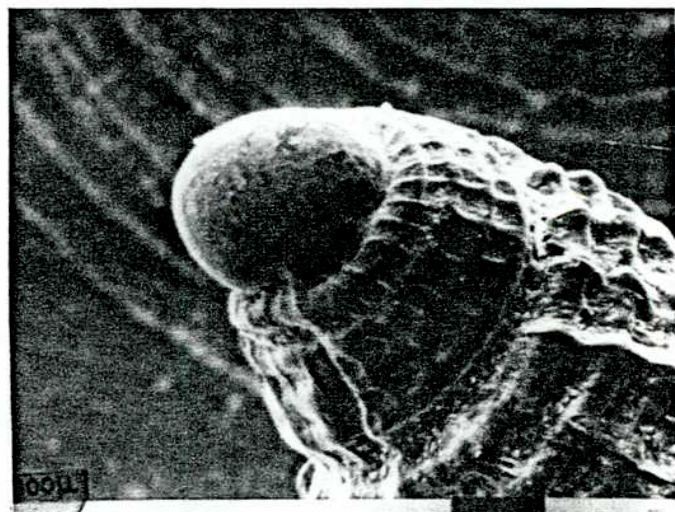
a



b



c

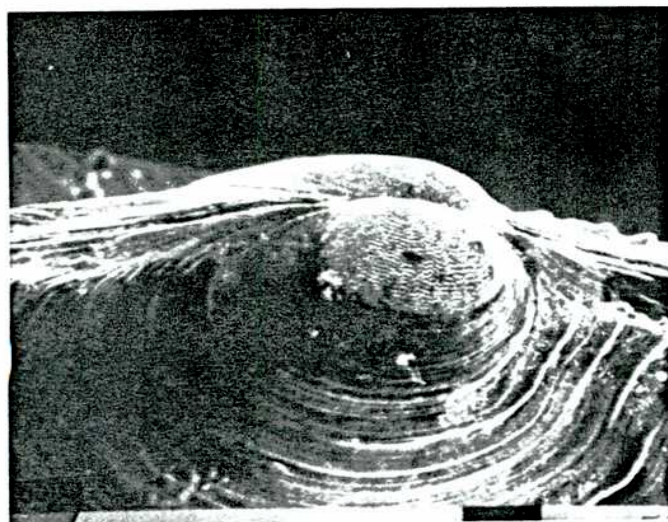


d

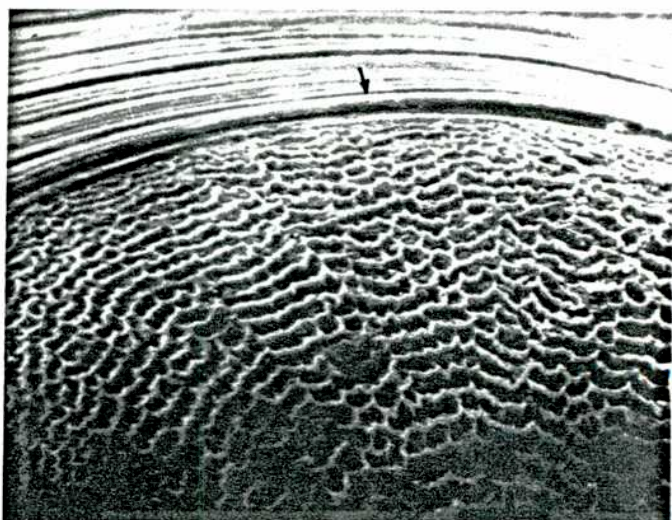
## LAMINA V

- a: prodisoconcha en *Adrana patagonica* (Escala = 100 micrones);
- b: detalle de la PdI en *A.patagonica*, la flecha indica el comienzo de la PdII (Escala = 20 micrones);
- c: PdII en *A.patagonica* (Escala 40 micrones);
- d: prodisoconcha en *Maetra isabelleana*, la flecha indica el limite P-D (Escala = 100 micrones);
- e: detalle de la PdI (flecha) en *M. isabelleana* (Escala = 40 micrones);
- f: detalle del limite P-D en *M.isabelleana* (Escala = 10 micrones).

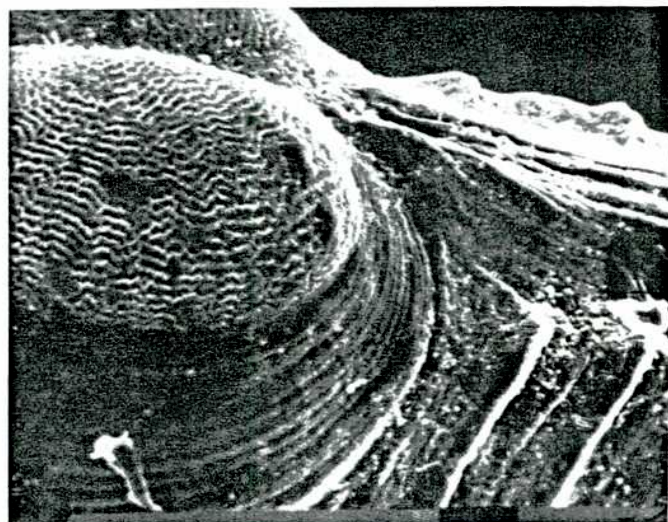
(La escala figura en el margen inferior derecho de cada foto).



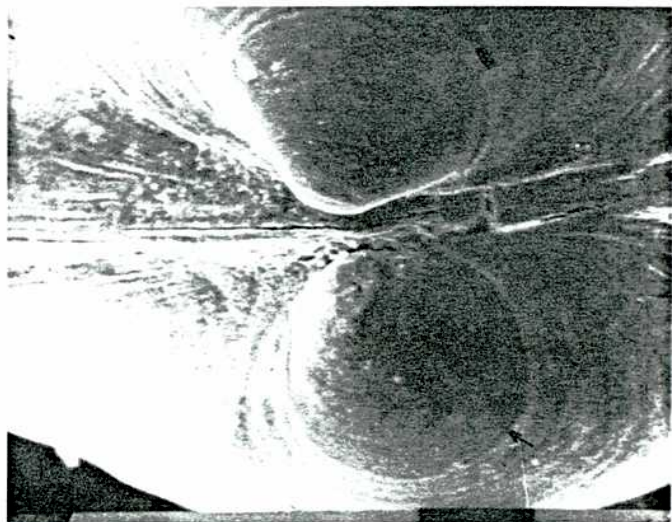
a



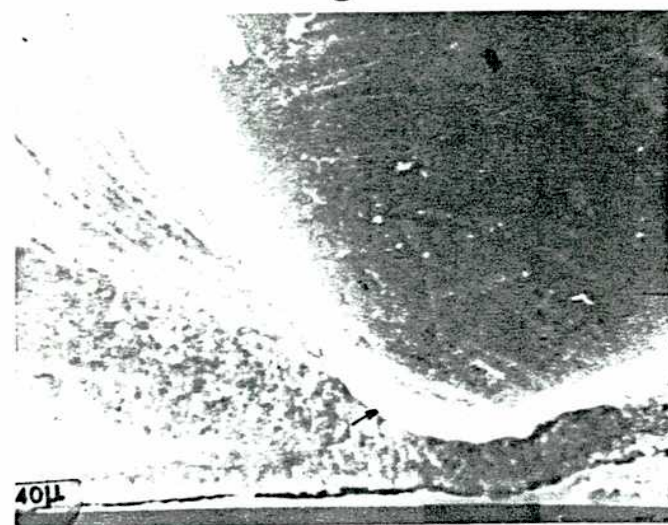
b



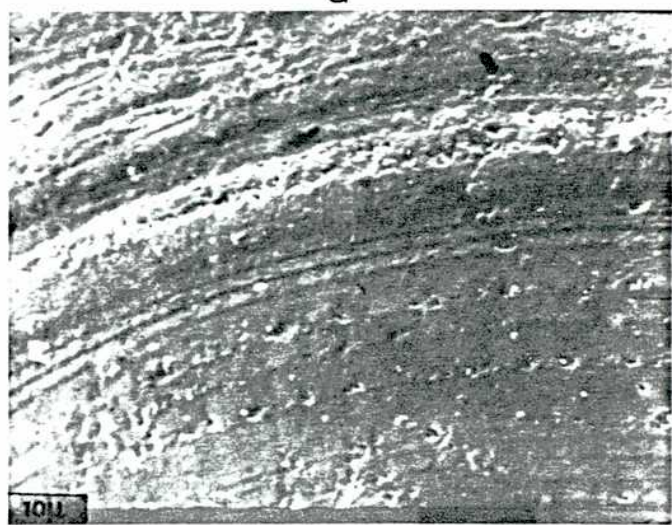
c



d



e



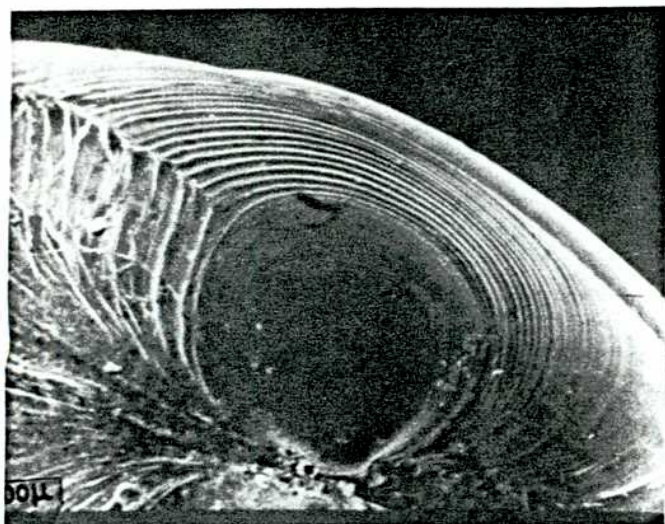
f



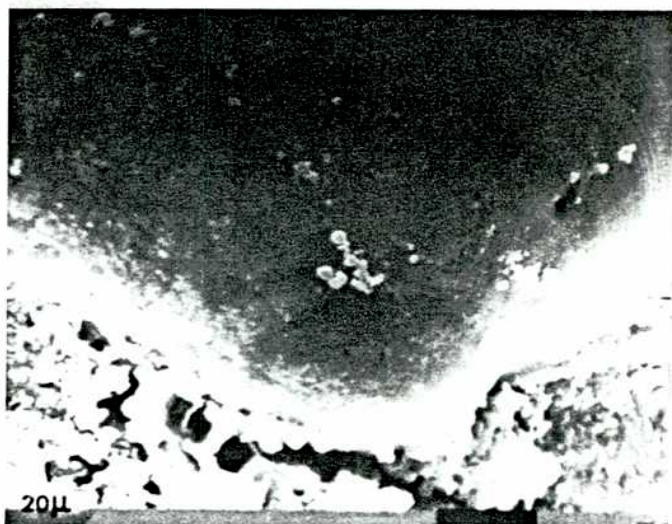
## LAMINA VI

- a: prodisoconcha en *Mactra janeiroensis*  
(Escala = 100 micrones);
- b: detalle de la PdI en *M.janeiroensis*  
(Escala = 20 micrones);
- c: prodisoconcha en *Solen tehuelchus*, la  
flecha indica el límite P-D (Escala =  
100 micrones);
- d: detalle de la PdI en *S.tehuelchus*  
(Escala = 20 micrones);
- e: prodisoconcha en *Strigilla carnaria*,  
la flecha indica el límite PdI-PdII  
(Escala = 40 micrones);
- f: prodisoconcha en *Tellina sandix*, la  
flecha indica el límite PI-PII (Escala  
= 40 micrones).

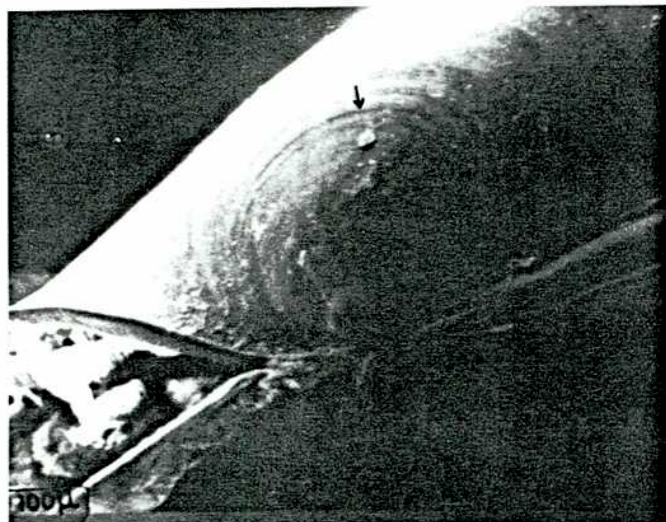
(La escala figura en el margen inferior  
derecho de cada foto).



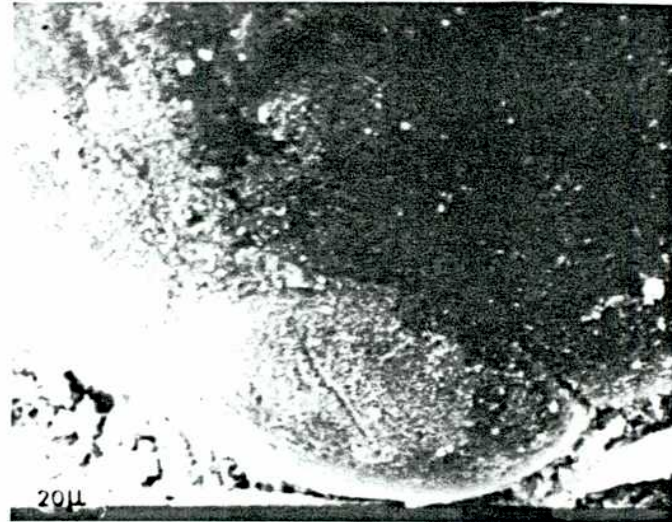
a



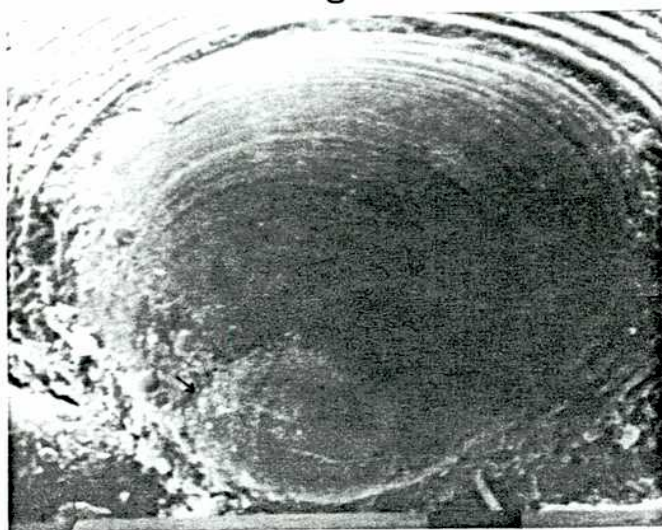
b



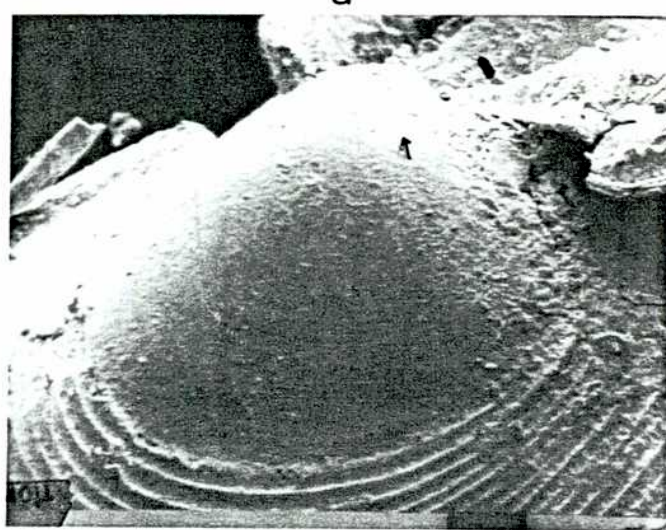
c



d



e

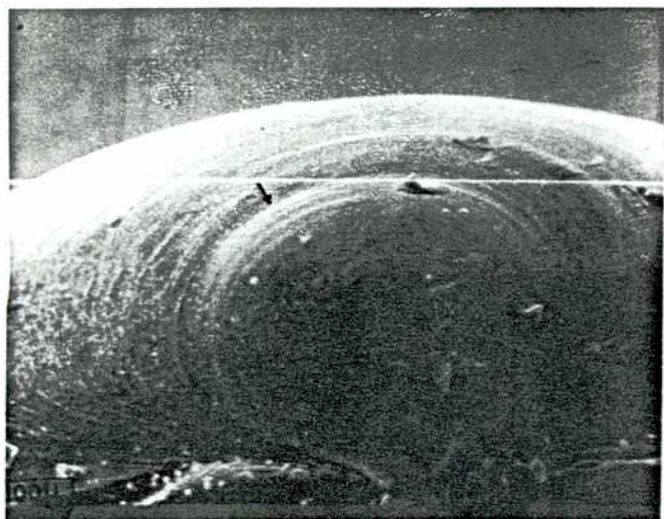


f

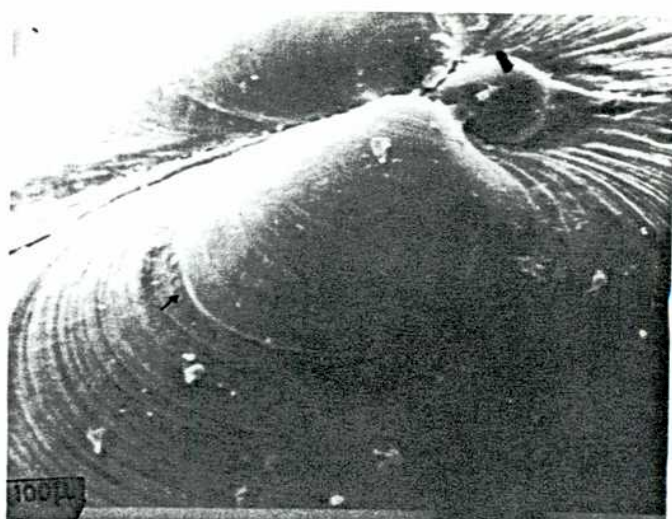
## LAMINA VII

- a: prodisoconcha en *Tellina petitiana*, la flecha indica el límite P-D (Escala = 100 micrones);
- b y c: prodisoconcha en *Donax gemmula*, las flechas indican el límite P-D (Escala = 100 micrones);
- d: detalle de la PdI en *D.gemmula* (Escala = 20 micrones);
- e: prodisoconcha en *Abra lioica*, la flecha indica el límite P-D (Escala = 100 micrones);
- f: detalle de la PdI en *Abra lioica* (Escala = 20 micrones).

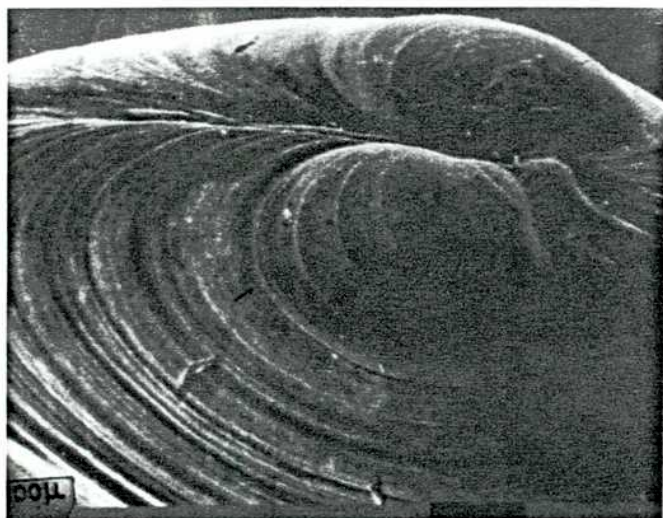
(La escala figura en el margen inferior derecho de cada foto).



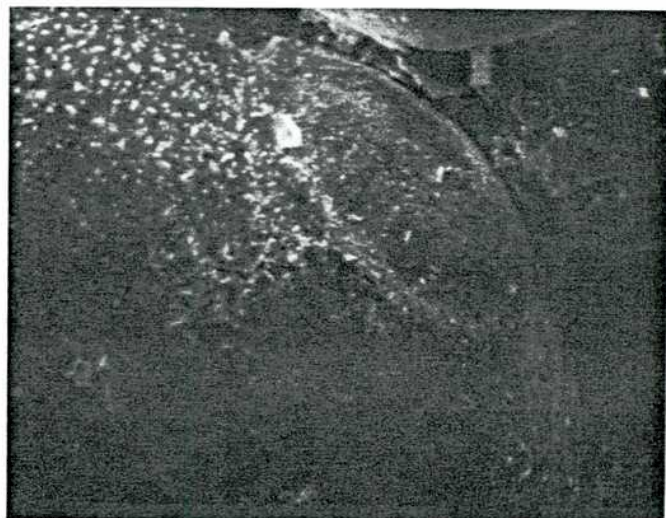
a



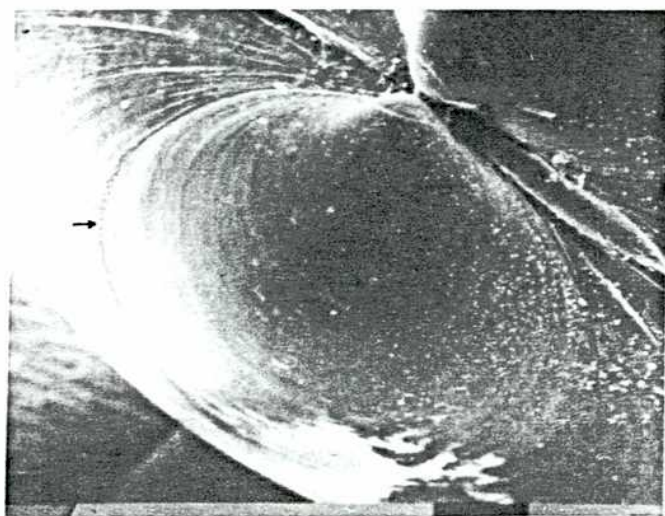
b



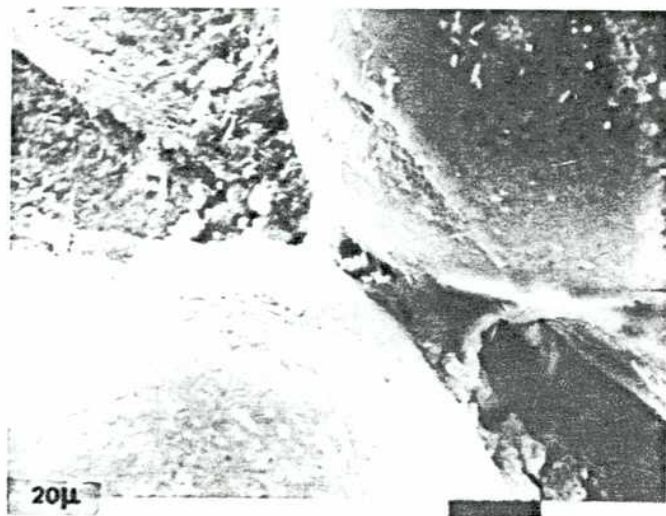
c



d



e



f

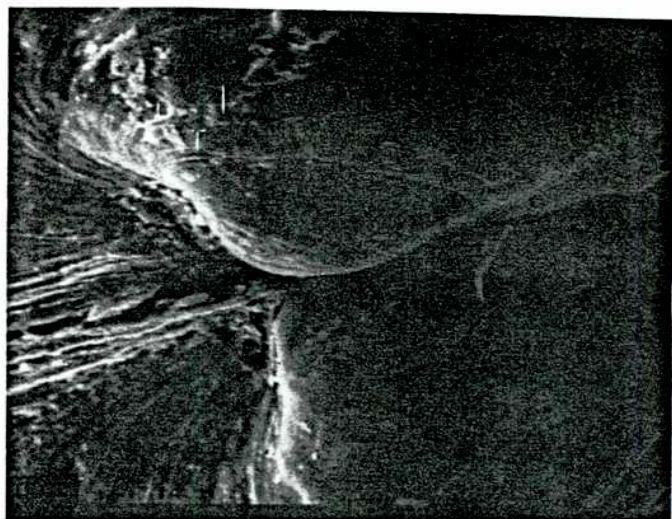
### LAMINA VIII

- a y b: prodisoconcha en *Corbula caribaea*  
(Escala = 100 micrones);
- c: detalle de la PdI en *C.caribaea*  
(Escala = 20 micrones);
- d y e: prodisoconcha en *Tivela ventricosa*, la  
flecha indica el límite P-D (Escala =  
40 y 100 micrones, respectivamente);
- f: detalle de la PdI en *T.ventricosa*, la  
flecha indica el límite PdI-PdII  
(Escala = 20 micrones);

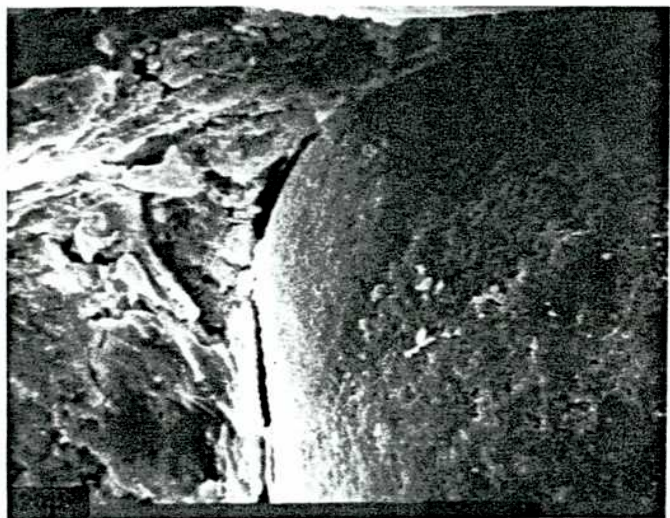
(La escala figura en el margen inferior  
derecho de cada foto).



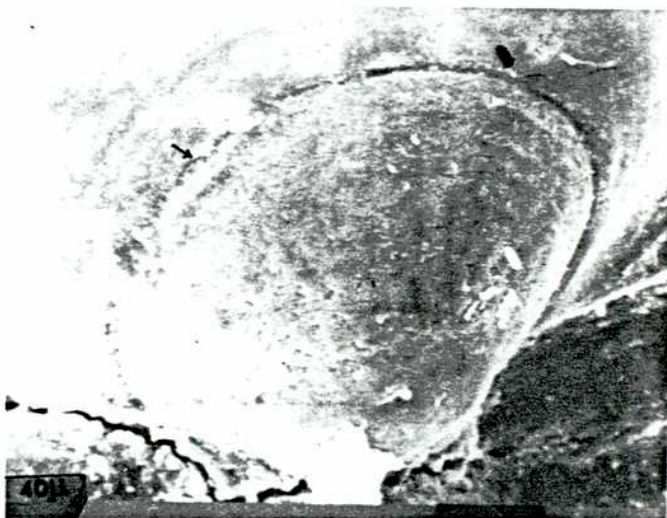
a



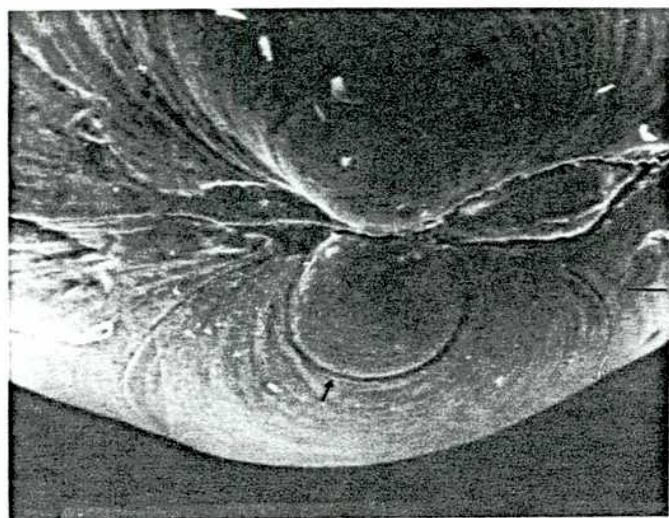
b



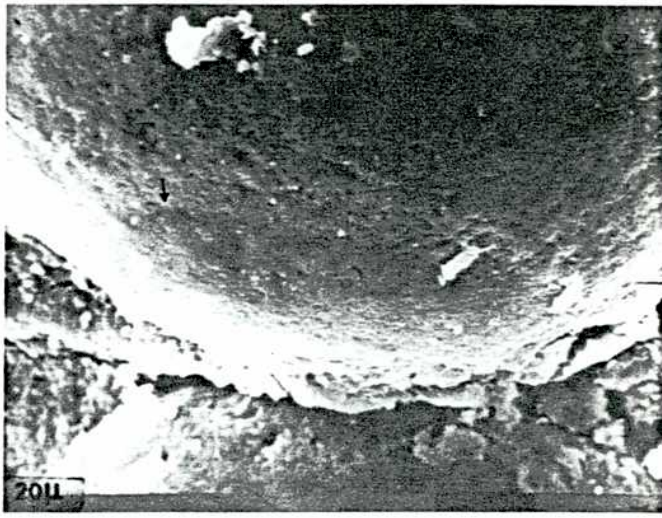
c



d



e

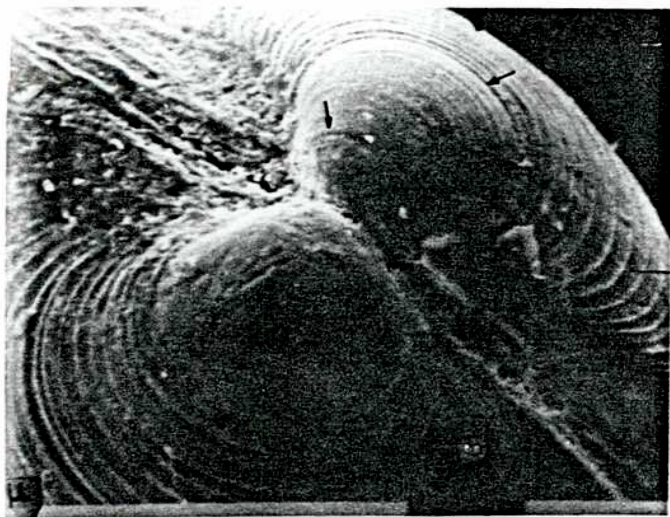


f

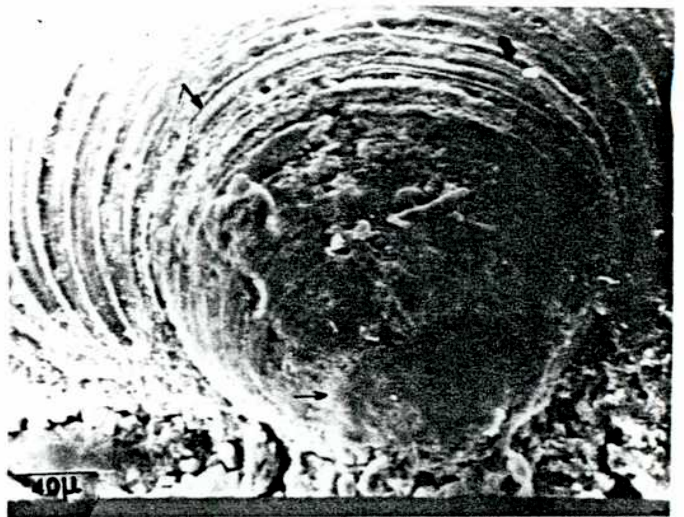
## LAMINA IX

- a y b: prodisoconcha en *Amiantis purpuratus*,  
las flechas indican los límites PdI-PdII  
y P-D (Escala = 100 y 40 micrones,  
respectivamente);
- c: detalle de la PdI en *A.purpuratus*  
(Escala = 20 micrones);
- d: detalle del límite P-D en *A.purpuratus*  
(Escala = 20 micrones).

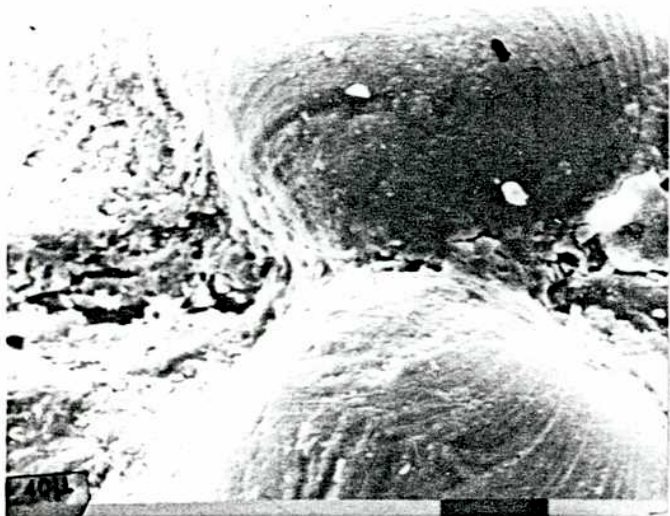
(La escala figura en el margen inferior  
derecho de cada foto).



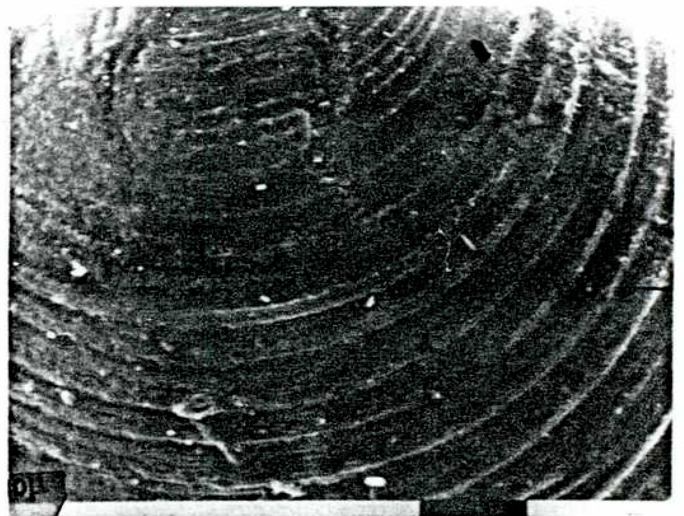
a



b



c



d



## **CAPITULO 4**

### **Características demográficas**

Los atributos poblacionales de las especies representan características específicas que solo pueden expresarse desde un punto de vista estadístico, a través del análisis de un considerable volumen de datos. El conocimiento de estos atributos, que son un reflejo de la ecología de las especies, resulta particularmente apropiado para la interpretación de la estructura y función de un ecosistema (Margalef, 1980). Pueden ser agrupados en dos categorías: demográficos, asociados a la estructura de la población y su mantenimiento (abundancia, estructura de edades, tasas de nacimiento, crecimiento y mortalidad); y genéticos (adaptabilidad, ajuste reproductivo y persistencia) (Cerrato, 1980).

Algunos atributos poblacionales demográficos pueden ser estudiados utilizando los histogramas de frecuencia de tallas, en donde es posible reconocer, a través de la estructura

del propio histograma y de la progresión temporal de las modas, las tasas de crecimiento y de renovación de la población.

El conocimiento demográfico actual de las especies de moluscos de playas arenosas del Atlántico sur se halla limitado a unos pocos bivalvos de interés comercial. *Mesodesma mactroides* y *Donax hanleyanus*, migradores intermareales, han sido estudiados por Olivier *et al.* (1971), Penchazsadeh & Olivier (1975), Gianuca (1985) y Defeo (1985). Recientemente, Paes (1989) realizó un estudio poblacional de *Donax gemmula* en un local próximo al balneario Cassino. Es poco lo que se conoce sobre las características poblacionales de las demás especies que ocurren en estas playas, a pesar de que algunas de ellas podrían tener una gran importancia pesquero-comercial.

En el presente capítulo se analizarán algunas características demográficas de las especies numéricamente mejor representadas, con el principal objetivo de reconocer las particularidades del ciclo de vida y su relación con el tipo de desarrollo larval y la distribución que presentan en el área.

#### 4.1 MATERIAL Y METODOS

Tanto en gasterópodos como en bivalvos fue obtenida una medida de la longitud máxima de la concha (largo) de cada ejemplar, con precisión de 0,1 mm. Para cada especie fueron calculadas las frecuencias de tallas, tomando como intervalo de clase valores entre el 1 y el 5 % del largo máximo hallado (Cerrato, 1980). Se obtuvieron histogramas de frecuencia de tallas para cada mes de muestreo sumando el total de las estaciones muestreadas y utilizando el material colectado en los cruceros de agosto de 1986 (transectos I y V, exclusivamente) a junio de 1990 (Tab. 4.1). Para reconocer la existencia de una zonación por tallas fueron sumadas el total de las distribuciones del periodo mencionado, para cada distancia de la costa (A, B, C, D, E, F y G).

En cuatro especies fue realizada una estimación del crecimiento a partir del análisis de frecuencia de tallas, utilizando diferentes rutinas del programa "Compleat ELEFAN" (versión 1.10, octubre de 1989; Guayanilo et al., 1989). El ajuste de las distribuciones de tallas a un modelo de crecimiento, tuvo la finalidad de probar el patrón hallado en la interpretación subjetiva de los histogramas.

En *Maetra isabelleana* fue realizada una estimación preliminar de crecimiento, que consistió en el reconocimiento de los componentes modales en muestras espaciadas anualmente, según el método de Battacharya modificado por Pauly & Cady (1985) presente en la rutina MPA del mencionado programa. Estos componentes fueron ligados visualmente, y de la relación entre los incrementos y las tallas fue obtenido un valor preliminar de  $L_{\infty}$  y de  $k$ , según el método de Gulland & Holt (1959), presente en la rutina ELEFAN V. Con estos valores como referencia, fue estimado el crecimiento utilizando el programa desarrollado por Pauly & Davis (1981), presente en la rutina ELEFAN I, que ajusta las distribuciones de frecuencia de tallas reestructuradas a un modelo de crecimiento de von Bertalanffy modificado para oscilaciones estacionales (Pauly & Gaschutz, 1979).

Este modelo, que se basa en la formulación original de von Bertalanffy, incorpora un factor de oscilación estacional, y se expresa como:

$$L_t = L_{\infty} ( 1 - e^{-[k (t-t_0) + C k/2n \text{ sen } 2n (t-t_s)]} )$$

donde:

$L_t$  = largo en el tiempo  $t$ ,

$L_{\infty}$  = largo asintótico,

$k$  = constante de crecimiento,

$C$  = constante que expresa la amplitud de la oscilación en el crecimiento,

ts = punto inicial de la oscilación, igual a WP - 0,5, siendo WP ("winter point") el mes de mínimo crecimiento,

to = tiempo en que el largo es igual a 0, y

n = 3,141619.

El ajuste a este modelo es realizado interactivamente, hasta hallar los valores de la curva que unen la mayor cantidad de picos o modas de la distribución de frecuencia de tallas reestructuradas. Este ajuste se expresa a partir de la fórmula:

$$R_n = 10 \text{ ESP/ASP}/10$$

donde:

ESP = suma de picos unidos por la curva, y

ASP = suma de picos disponibles en todos los histogramas.

Finalmente, una estimación de la mortalidad instantánea (Z) fue realizada a través de una curva de captura convertida a largos, utilizando los parámetros de  $L_{\infty}$  y k previamente obtenidos. Este método está presente en la rutina ELEFAN II.

Una detallada descripción de los diferentes métodos mencionados y las fórmulas utilizadas, puede consultarse en Brey & Pauly (1986).

Nº.Muestreo	Día	Mes	Año
1	28	8	1986
2	1	6	1987
3	1	7	1987
4	3	8	1987
5	5	10	1987
6	10	11	1987
7	15	1	1988
8	6	4	1988
9	5	5	1988
10	4	6	1990

Tab. 4.1: Muestreos utilizados en la confección de los histogramas de frecuencia de tallas.

## 4.2 RESULTADOS

### 4.2.1 Variación estacional de la abundancia

#### Gasterópodos

En los gasterópodos, la variación en el número de ovicápsulas muestreadas a lo largo de un ciclo anual fue relacionado con las abundancias totales y el porcentaje de reclutas. Aquellas especies que completan el desarrollo dentro de la ovicápsula ("directo"), mostraron un retardo de por lo menos 1 mes entre los máximos registros de ovicápsulas (época reproductiva) y las máximas abundancias, estas últimas debidas a reclutamientos. Esto es bien marcado en *Olivancillaria carcellesi* y en *Buccinanops maniferum* (Fig. 4.1a y b), con un máximo de ovicápsulas en el mes de noviembre y un importante reclutamiento

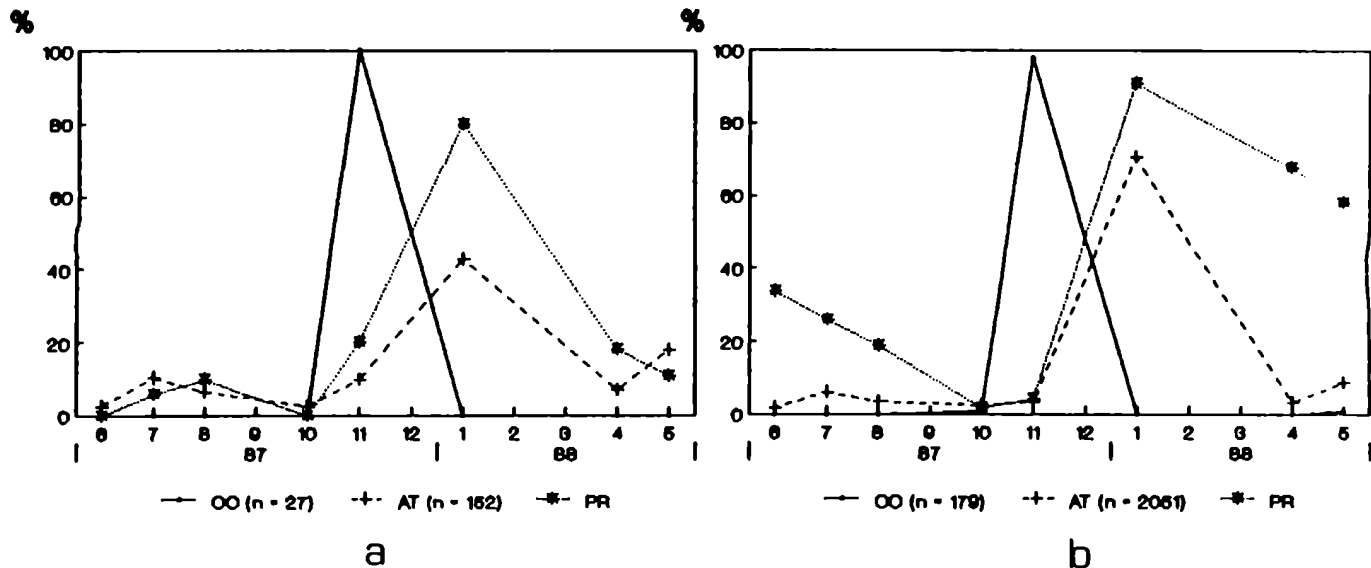


Fig. 4.1: Variación del número de ovcápsulas (OC), de la abundancia total (AT) y del porcentaje de reclutas (PR) durante el periodo 87/88. a: *Olivancillaria carcellesi* (PR = largos < 3 mm); b: *Buccinanops moniliferum* (PR = largos < 7 mm).

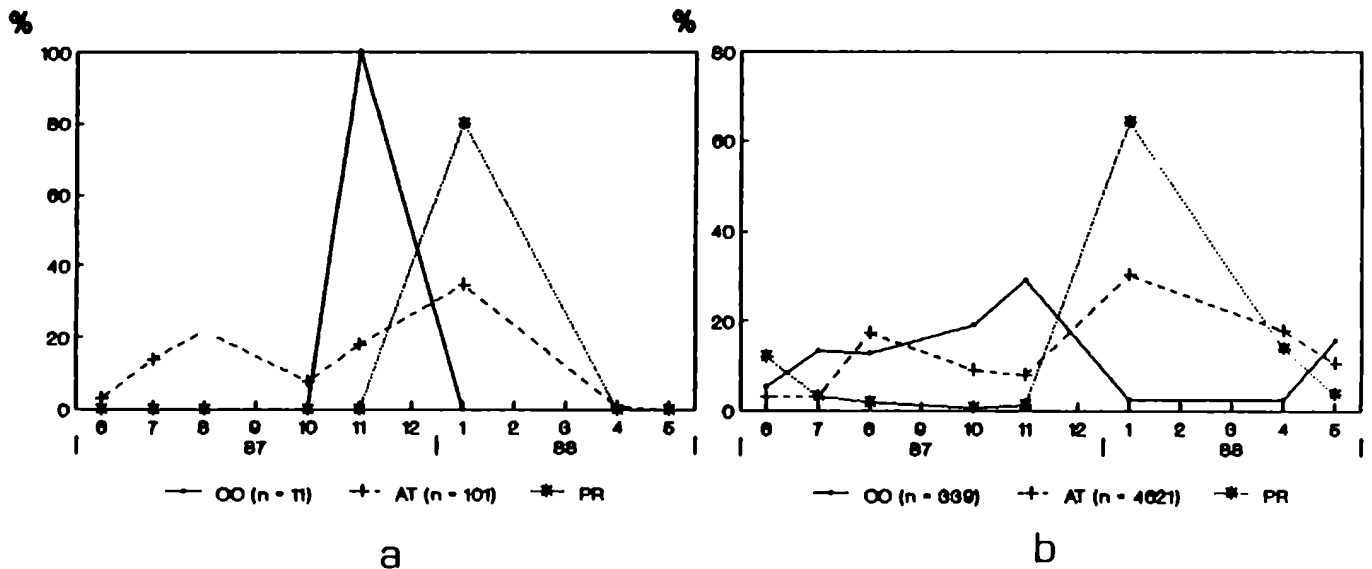


Fig. 4.2: Variación del número de ovcápsulas (OC), de la abundancia total (AT) y del porcentaje de reclutas (PR) durante el periodo 87/88. a: *Buccinanops duartei* (PR = largos < 5 mm); b: *Olivancillaria deshayesiana* (PR = largos < 3 mm).

registrado en el mes de enero. En las dos especies las variaciones de la abundancia están asociadas a porcentajes altos de reclutas, existiendo otro reclutamiento menor durante el invierno, que no estuvo asociado a un registro previo de ovicápsulas.

*B. duartei*, que tuvo un escaso registro de ejemplares con ovicápsulas, repitió el patrón anterior, con reclutamiento y máximas abundancias durante el mes de enero. Esta especie mostró una disminución de las abundancias durante los muestreos de otoño, existiendo una probable migración hacia locales más rasos (Fig. 4.2a). *O. deshayesiana* presentó ovicápsulas durante toda la primavera, con un máximo en noviembre y un importante reclutamiento en enero (Fig. 4.2b).

*O. uretai* mostró altas abundancias en enero, aunque el máximo de ejemplares menores aparece en el muestreo de abril (Fig. 4.3a). Las ovicápsulas de esta especie, muestreadas con regularidad en localidades al sur de la barra (ver CAPITULO 3, Material y métodos), tuvieron un registro máximo durante el mes de marzo, y uno menor en agosto (Fig. 4.3b). Esto mostraría también un retardo de un mes entre la época reproductiva y el reclutamiento, aunque la diferencia de localidad y de ciclo anual entre los dos registros limitaría esta generalización.

*O. urceus* tuvo una ocurrencia ocasional, con un total de 61 individuos muestreados, por lo que no fueron consideradas sus variaciones en la abundancia. Sin embargo la presencia de ejemplares menores de 2 mm fue mayor en los meses de invierno y primavera.

En especies con desarrollo planctotrófico, los valores máximos en el número de ovicápsulas coincidieron con las máximas abundancias, también debidas a reclutamientos. En *Parvanachis isabellei* y en *Kurtziella dorvillae* los máximos de ovicápsulas y de reclutas ocurrieron durante el verano (Fig. 4.4a y b). En estas especies, el tiempo de desarrollo desde la colocación de la ovipostura hasta la metamorfosis y posterior reclutamiento, sería menor que en aquellas con desarrollo "directo".

Finalmente, para *Natica limbata*, con altas abundancias en todo el muestreo, se registraron valores máximos durante los meses de invierno, con un alto porcentaje de reclutas (Fig. 4.5).

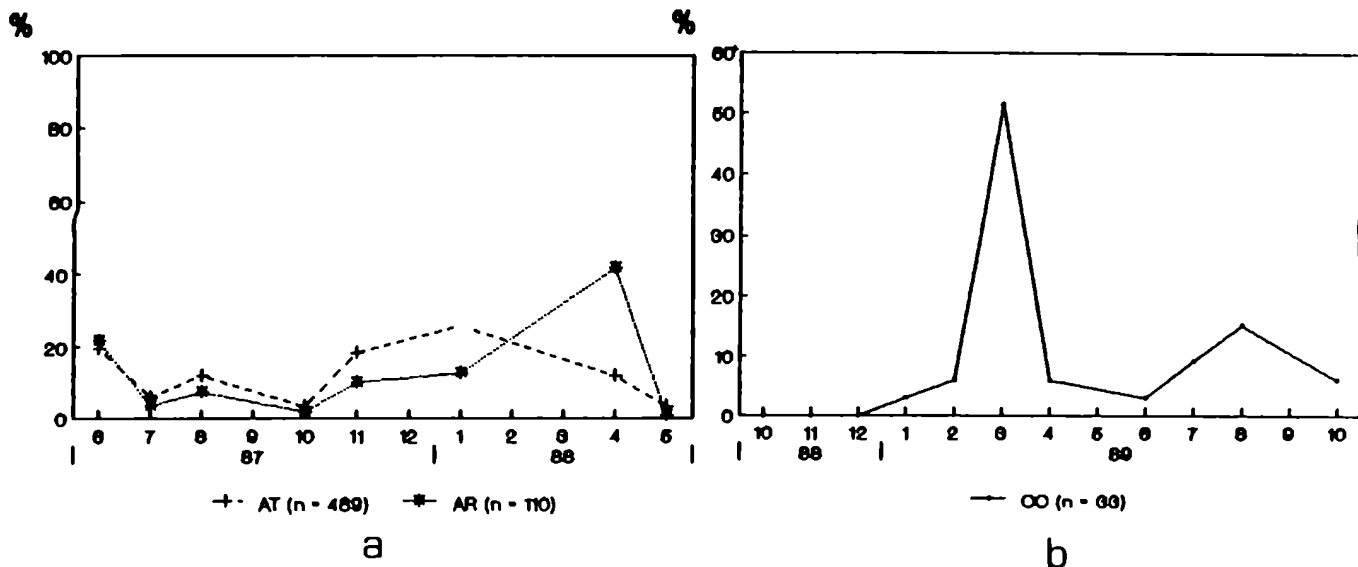


Fig. 4.3: Variación del número de ovicápsulas (OC), de la abundancia total (AT) y del porcentaje de reclutas (PR) en *Olivancillaria uretai*. a: AT y PR = largos < 3 mm durante el período 87/88; b: OC durante el período 88/89 en la localidad de Sarita.

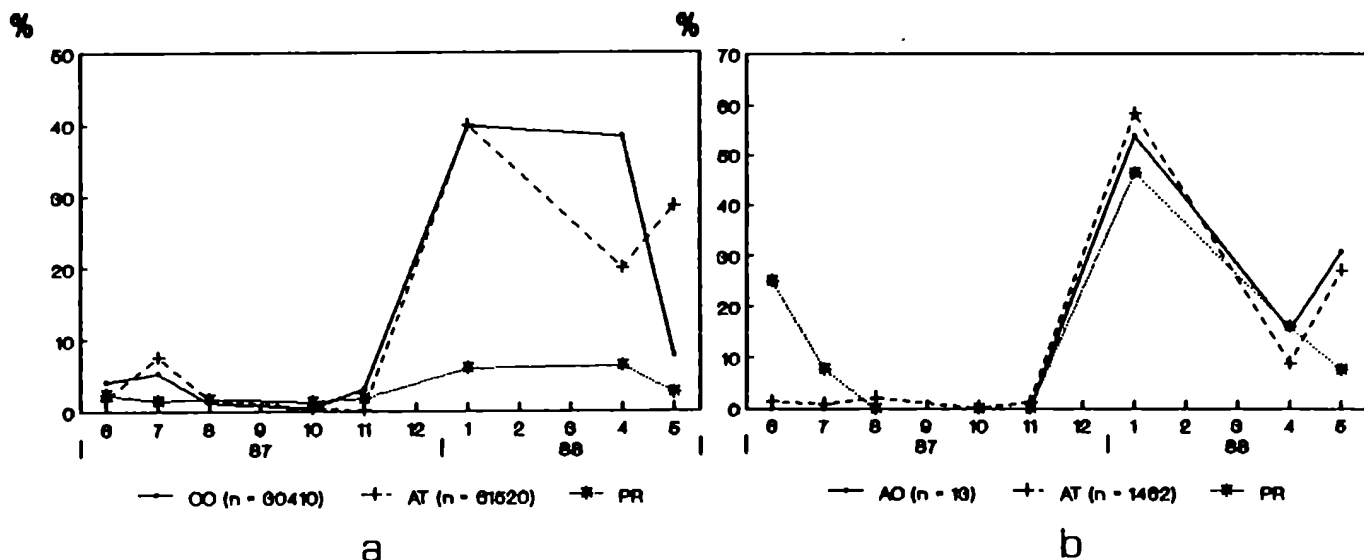


Fig. 4.4: Variación del número de ovicápsulas (OC), de la abundancia total (AT) y del porcentaje de reclutas (PR) durante el período 87/88. a: *Parvanachis isabellei* (PR = largos < 2 mm); b: *Kurtziella dorvillae* (PR = largos < 3 mm).



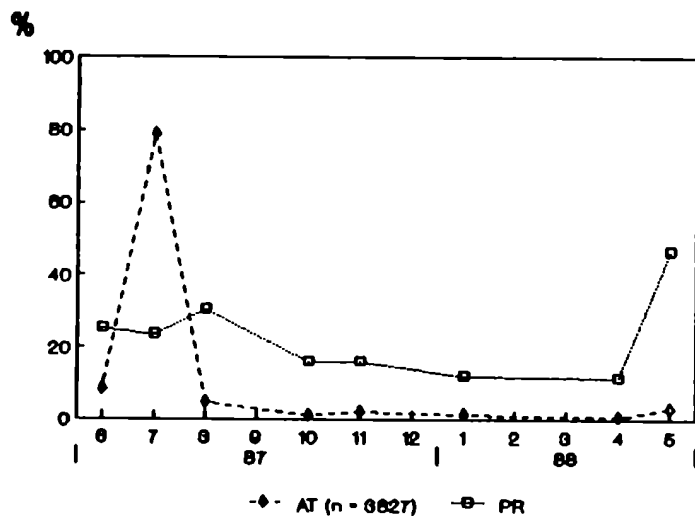


Fig. 4.5: Variación de la abundancia total (AT) y del porcentaje de reclutas (PR = largos < 1,75 mm) para *Natica limbata*.

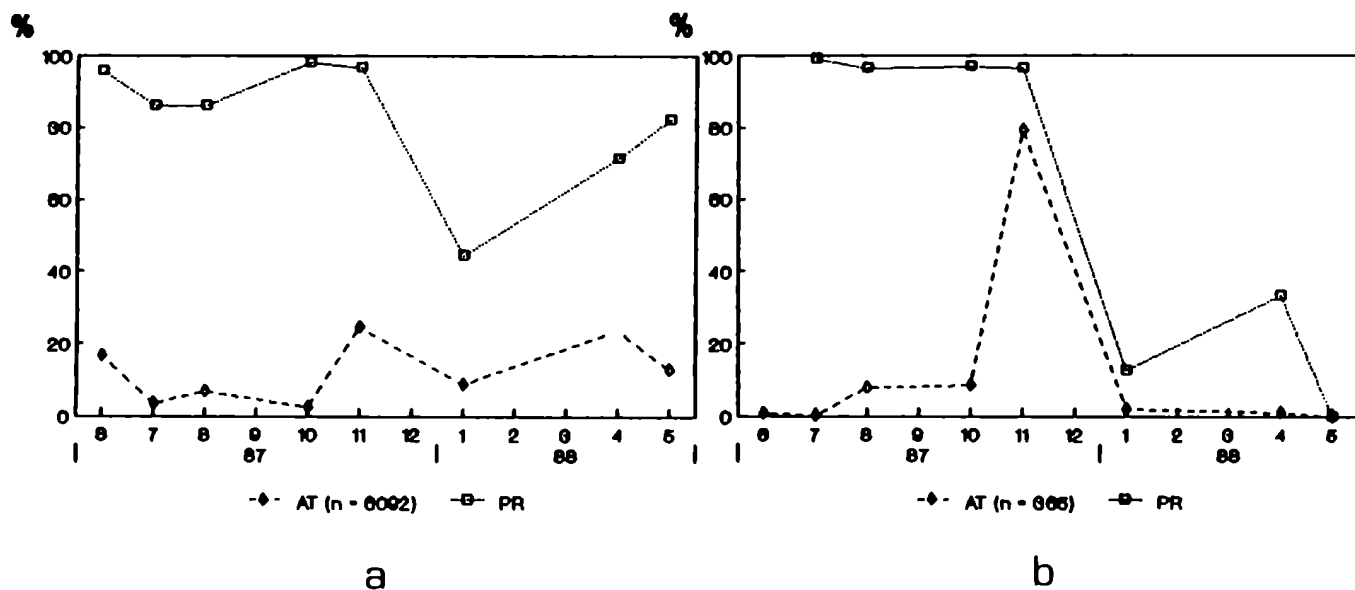


Fig. 4.6: Variación del número de ovicápsulas (OC), de la abundancia total (AT) y del porcentaje de reclutas (PR) durante el período 87/88. a: *Amiantis purpuratus* (PR = largos < 3 mm); b: *Tivela ventricosa* (PR = largos < 3 mm).

## Bivalvos

Las variaciones de la abundancia en los bivalvos mostraron patrones menos definidos y poco relacionados a la presencia de tallas menores o reclutas. Este grupo, con un habitat espacial típicamente infaunal, no siempre tuvo las tallas adultas bien representadas, debido a problemas de muestreo. La limitada profundidad de excavación del muestreador utilizado influyó principalmente en el muestreo de *Amiantis purpuratus* y *Tivela ventricosa*. La primera mostró máximas abundancias en primavera y otoño, con un alto porcentaje de tallas menores durante todo el muestreo (Fig. 4.6a). La segunda tuvo altas abundancias durante los meses de primavera, siendo poco muestreada en los demás meses (Fig. 4.6b).

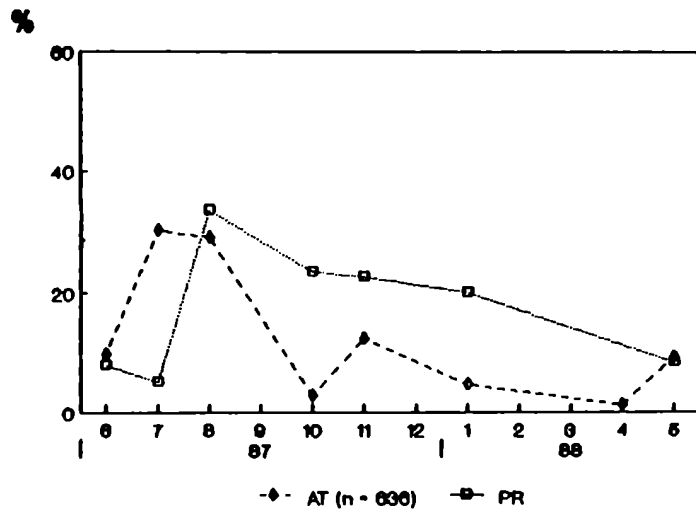
*Tellina sandix* y *Abra lioica* tuvieron importantes abundancias, asociadas a tallas menores, durante los primeros meses de muestreo correspondientes al invierno, disminuyendo hacia el verano (Fig. 4.7a y b). Finalmente, *Macra isabelleana*, *T. petitiana* y *Donax gemmula* mostraron altas abundancias en invierno y verano, en las dos primeras asociado a un alto porcentaje de reclutas, y en *D. gemmula* con reclutas apareciendo en finales del invierno, verano y otoño (Fig. 4.8a,b y Fig. 4.9).

### 4.2.2 Histogramas de frecuencia de tallas

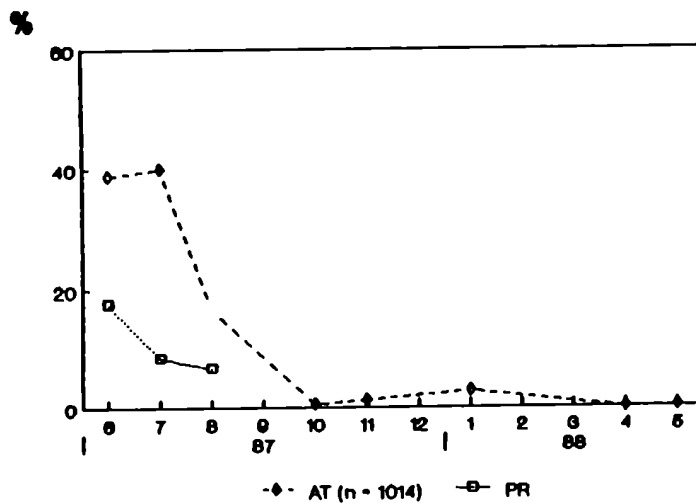
## Gasterópodos

En las especies de *Buccinanops* y de *Olivancillaria* los histogramas mostraron diferentes modas de ejemplares adultos (entre los 25 y los 50 mm) separadas de las restantes modas de reclutas y juveniles, y presentes en todas las muestras.

*B. moniliferum* (Fig. 4.10a) presentó reclutas en todos los muestreos, con un pico marcado en enero del 88 (N<sup>o</sup> 7). Esta moda no tuvo una clara progresión en los muestreos



a



b

**Fig. 4.7:** Variación del número de ovicápsulas (OC), de la abundancia total (AT) y del porcentaje de reclutas (PR) durante el periodo 87/88. a: *Tellina sandix* (PR = largos < 2 mm); b: *Abra lioica* (PR = largos < 2 mm).

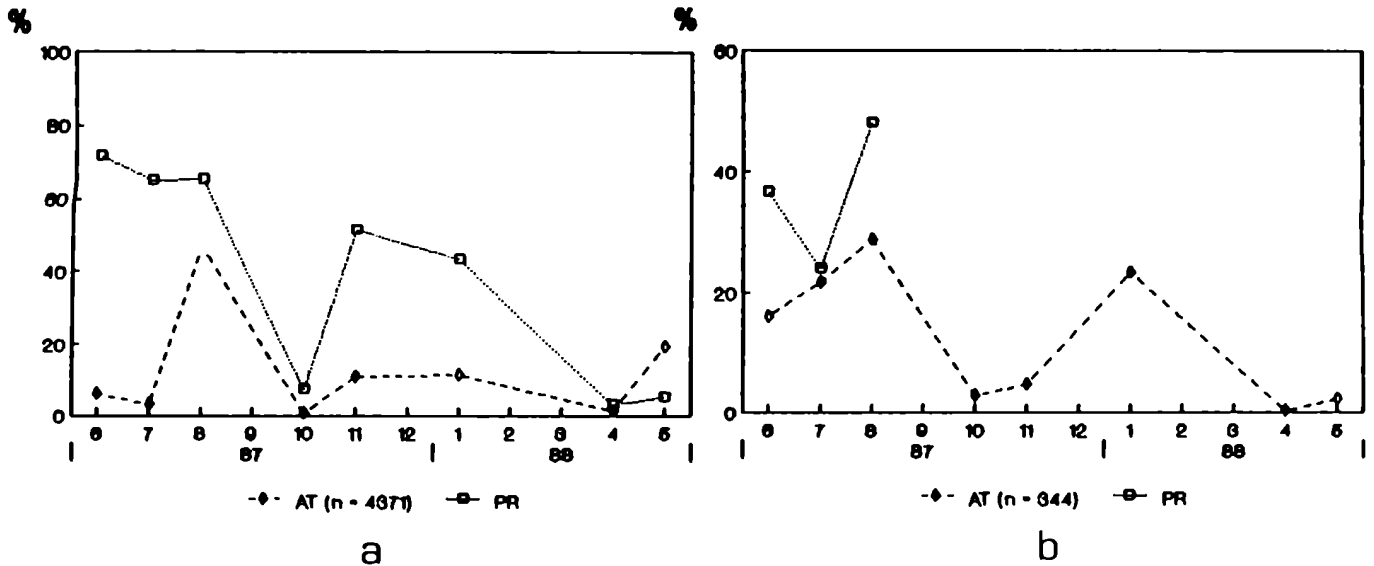


Fig. 4.8: Variación del número de ovcápsulas (OC), de la abundancia total (AT) y del porcentaje de reclutas (PR) durante el periodo 87/88. a: *Mactra isabelleana* (PR = largos < 3 mm); b: *Tellina petitiana* (PR = largos < 3 mm).

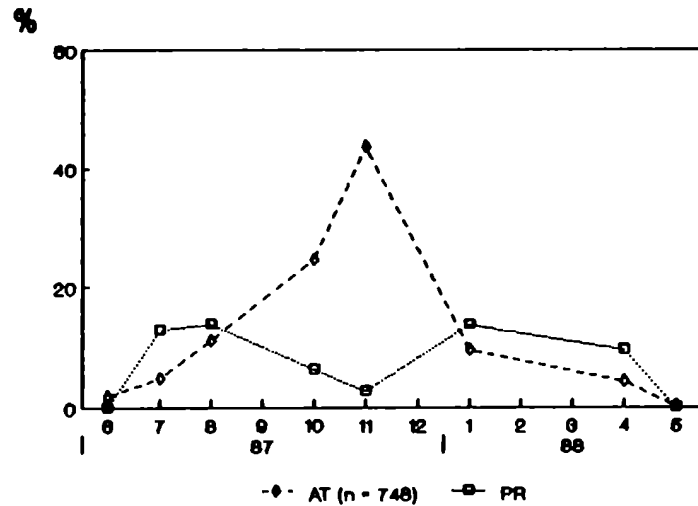


Fig. 4.9: Variación del número de ovcápsulas (OC), de la abundancia total (AT) y del porcentaje de reclutas (PR) durante el periodo 87/88 en *Donax gemmula* (PR = largos < 2 mm).

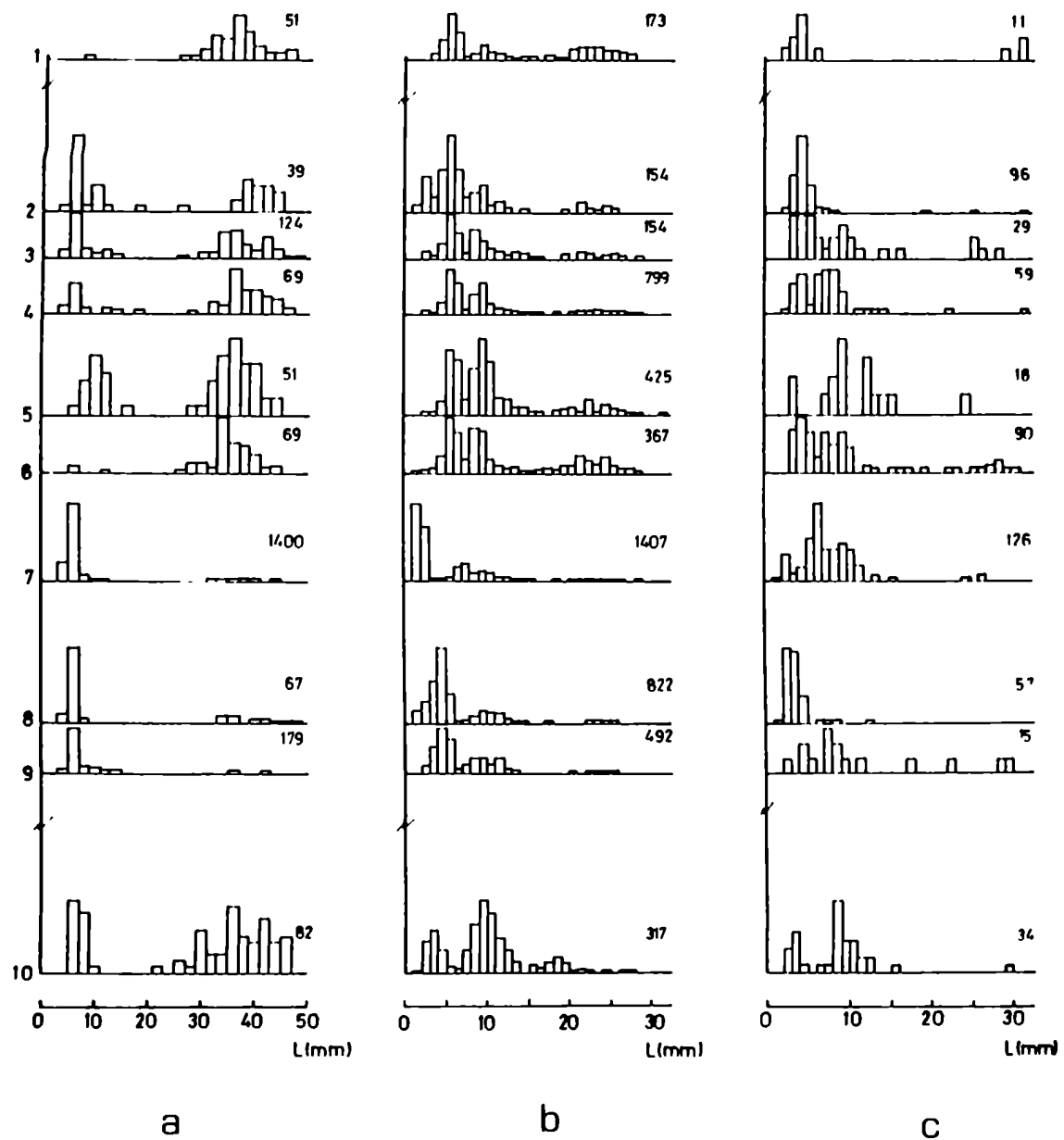


Fig. 4.10: Histogramas de frecuencia de tallas. Los números a la izquierda corresponden al muestreo (ver Tabla 4.1) y los números a la derecha de cada histograma corresponden al número de individuos medidos. a: *Buccinanops maniferum* (intervalos de 2 mm); b: *Olivancillaria deshayesiana* (intervalos de 1 mm); c: *Olivancillaria uretai* (intervalos de 1 mm).

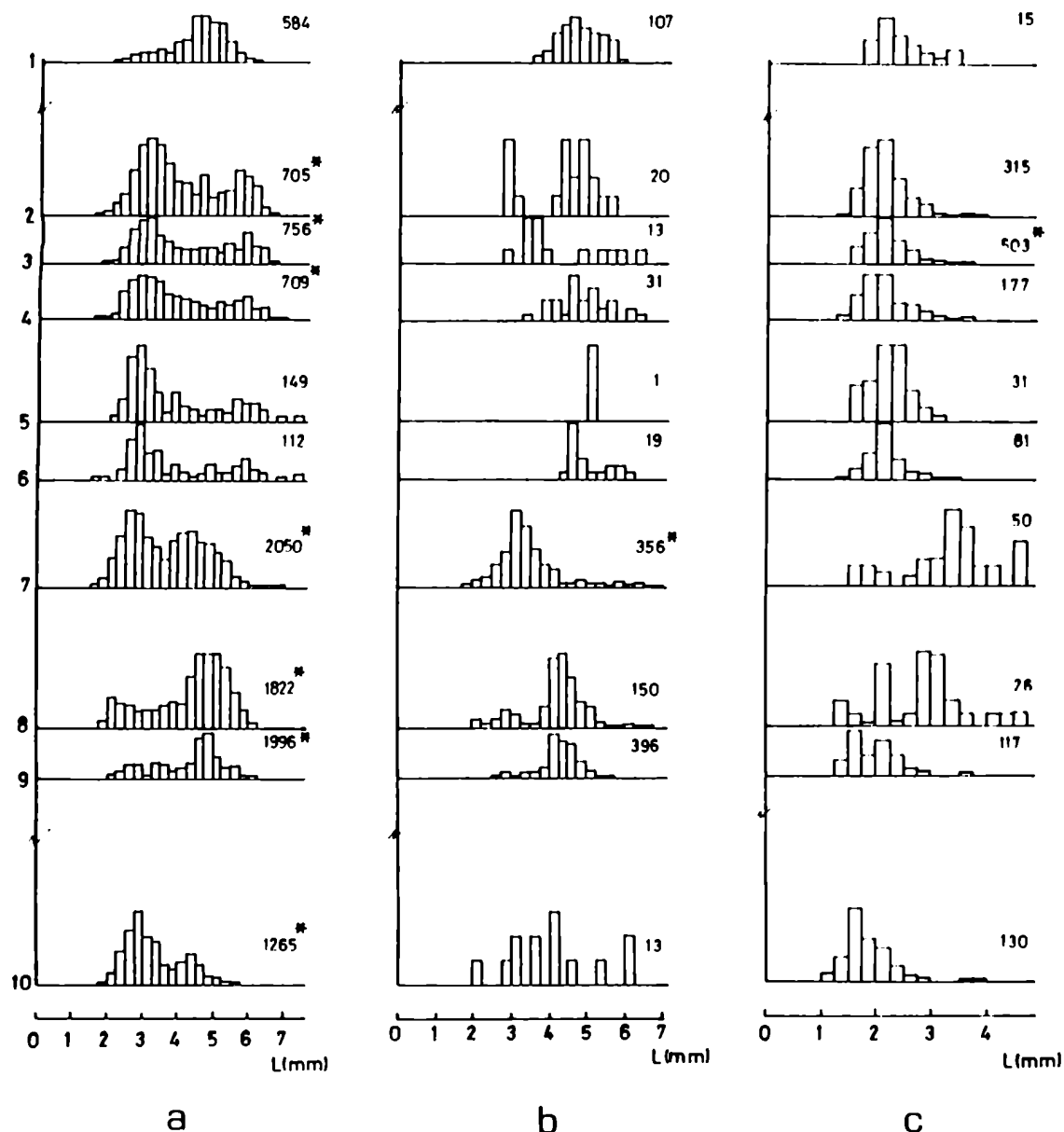
subsiguientes (N<sup>o</sup> 8 y 9). El mantenimiento de una moda de reclutas durante el invierno se confirma en los muestreos de junio del 87 (N<sup>o</sup> 2) y junio del 90 (N<sup>o</sup> 10). En este último, aparecen modas de tallas intermedias que no habían sido registradas en años anteriores, pudiendo estar entre éstas los reclutas de enero del 88. Los histogramas de esta especie indican la existencia de varias clases anuales y un lento crecimiento.

En *Olivancillaria deshayesiana* (Fig. 4.10b), que tuvo las mayores abundancias y mejores representaciones de tallas, se registró un importante reclutamiento en enero del 88 (N<sup>o</sup> 7), el cual mostró un lento crecimiento en los meses subsiguientes. La aparición de una moda recluta en el invierno del 87 y del 90, indicaría la existencia de más de un reclutamiento importante por año.

*O. uretai* (Fig. 4.10c) mostró reclutas durante todo el año, con un pico marcado en abril del 88 (N<sup>o</sup> 8). Este reclutamiento tendría un lento crecimiento durante el invierno, aumentando durante la primavera y el verano. Una progresión modal puede reconocerse de junio del 87 (N<sup>o</sup> 2) a noviembre del 87 (N<sup>o</sup> 6); este crecimiento está enmascarado, en parte, por el ingreso continuo de nuevos reclutas. Como en la especie anterior, existiría un crecimiento lento y varias clases anuales.

Los histogramas de *Parvanachis isabellei* y *Kurtziella dorvillae* mostraron un patrón bien diferente de los anteriores. *P. isabellei* (Fig. 4.11a), muy bien representado en todas las muestras, tuvo la predominancia de un gráfico bimodal, con una continua moda de tallas menores. El reclutamiento sería, por lo tanto, prolongado, con un aparente pico máximo en enero del 88 (N<sup>o</sup> 7). El seguimiento de esta cohorte en los meses subsiguientes muestra un rápido crecimiento durante el verano, con una moda importante en los 5 mm ya en el invierno siguiente al reclutamiento. Esta especie tendría un rápido crecimiento y no más de dos clases anuales.

*K. dorvillae* (Fig. 4.11b) no está numéricamente tan bien representada, sin embargo, los histogramas parecen repetir el mismo patrón anterior. Existe una importante moda en enero del 88 (N<sup>o</sup> 7), que crece rápidamente en los muestreos subsiguientes. Esta especie también tendría un rápido crecimiento y no más de dos clases anuales.



**Fig. 4.11:** Histogramas de frecuencia de tallas. Los números a la izquierda corresponden al muestreo (ver Tabla 4.1) y los números a la derecha de cada histograma corresponden al número de individuos medidos. a: *Parvanachis isabellei* (intervalos de 0,25 mm, \* submuestra correspondiente a 1058, 4605, 1022, 24601, 12312, 17648 y 2767 individuos respectivamente); b: *Kurtziella darvillae* (intervalos de 0,25 mm, \* submuestra de 852 individuos); c: *Natica limbata* (intervalos de 0,25 mm, \* submuestra de 3016 individuos).

*Natica limbata* (Fig. 4.11c) estuvo representada por tallas máximas de 4,5 mm. Según Rios (1985) esta especie alcanza los 18 mm, por lo que se infiere que gran parte de la población no fue muestreada. Esto podría deberse a un mayor enterramiento de los adultos y escape al aparato muestreador, lo que resulta poco probable considerando la buena representación de adultos de otras especies de gasterópodos de mayor tamaño; o bien por migración de las tallas mayores a locales más profundos. Los histogramas presentaron una moda de reclutas durante gran parte de los muestreos, siendo bien marcada durante el otoño del 88 (N<sup>o</sup> 8 y 9) y junio del 90 (N<sup>o</sup> 10). La moda de junio del 87 (N<sup>o</sup> 2) presentaría una progresión durante el verano del 88 (N<sup>o</sup> 7 y N<sup>o</sup> 8), lo cual indicaría, considerando los largos mencionados por Rios (*op.cit.*), que esta especie posee un crecimiento lento y varias clases anuales.

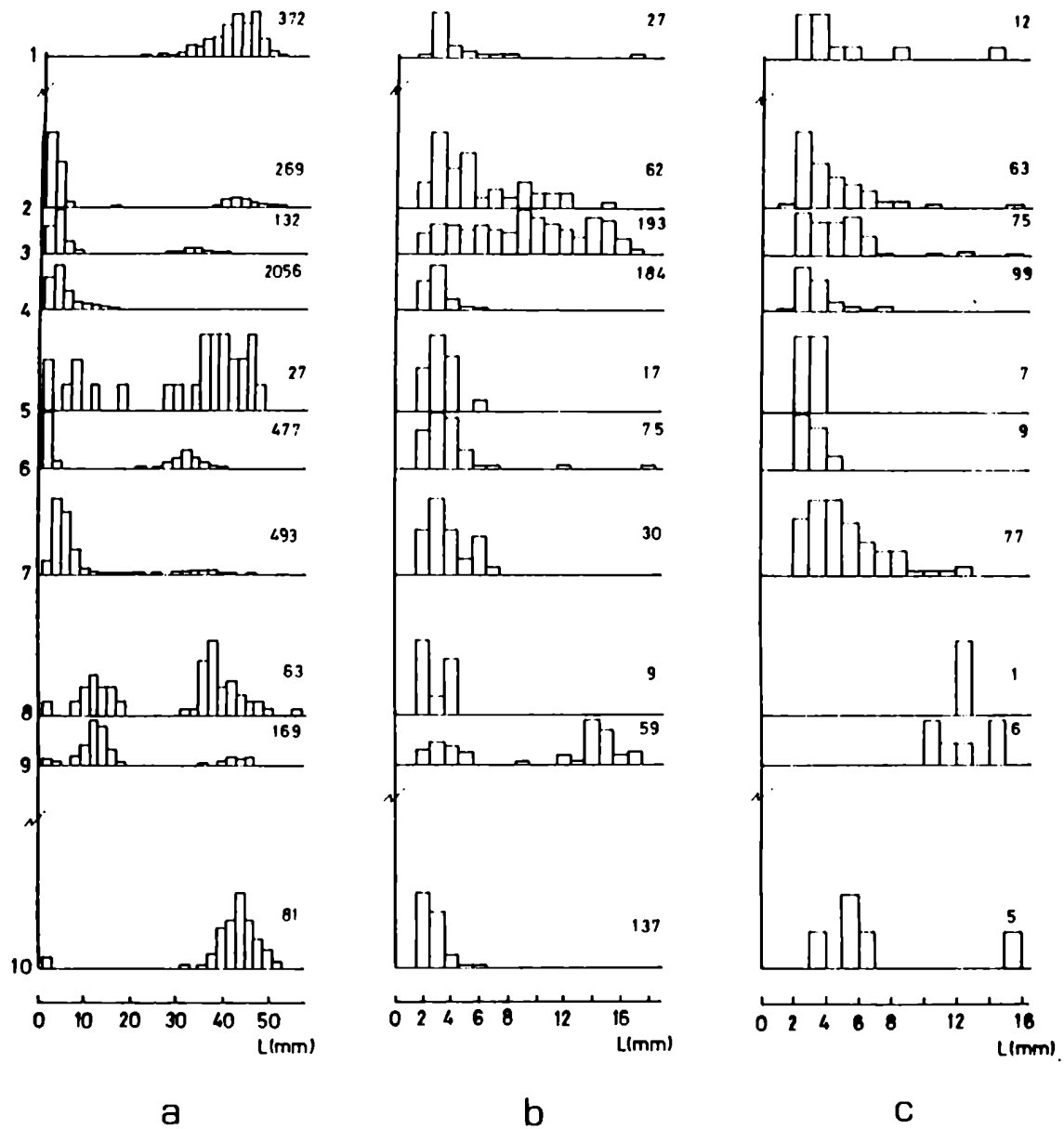
## Bivalvos

Como ya fue mencionado, *Amiantis purpuratus* y *Tivela ventricosa* tuvieron gran parte de la población mal representada por un problema de muestreo. En la primera los adultos alcanzan tallas de 80 mm (Rios, *op.cit.*), siendo muestreadas en este trabajo tallas no mayores de los 10 mm; *T.ventricosa*, con adultos de igual tamaño que la anterior, sólo fue colectada hasta los 20 mm.

*Macra isabelleana*, que por las frecuentes epibiosis que aparecen en sus valvas muestra ser un enterrador superficial, tuvo una buena representación de tallas. Sus histogramas presentaron nuevamente una clase dominante, mayor de los 30 mm, en todos los muestreos (Fig. 4.12a). El reclutamiento sería continuo, con máximos probables en invierno y otoño; existe una clara progresión de una moda recluta en los muestreos de abril y mayo del 88 (N<sup>o</sup> 8 y 9). Esta especie tendría varias clases anuales y un lento crecimiento.

*Tellina sandix* y *T.petitiana* tuvieron histogramas muy similares, con presencia de reclutas durante todo el muestreo (Fig. 4.12b y c). En estas especies no hubo una buena





**Fig. 4.12:** Histogramas de frecuencia de tallas. Los números a la izquierda corresponden al muestreo (ver Tabla 4.1) y los números a la derecha de cada histograma corresponden al número de individuos medidos. a: *Mactra isabelleana* (intervalos de 1 mm); b: *Tellina sandix* (intervalos de 1 mm); c: *Tellina petitiana* (intervalos de 0,5 mm).

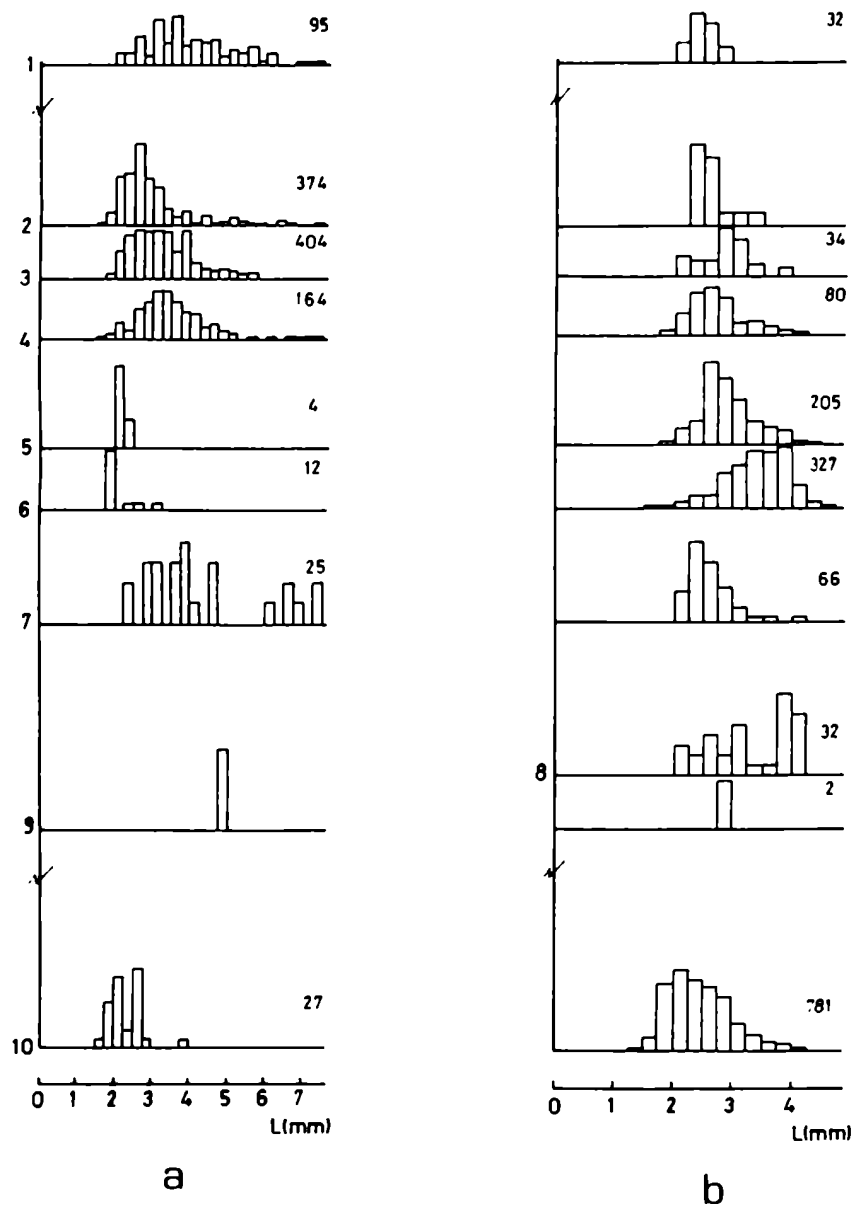
representación numérica, existiendo meses con pocos ejemplares medidos. En *T. sandix*, sin embargo, se registró la presencia de tallas mayores durante gran parte del muestreo. Esto último, junto a las modas presentes en los histogramas de junio y julio del 87 (N<sup>o</sup> 2 y 3), sugiere la existencia de más de dos clases anuales. En ninguna de estas especies es posible reconocer claramente alguna progresión modal.

*Donax gemmula* y *Abra lioica* están entre los bivalvos de menor tamaño muestreados. *A. lioica* estuvo bien representada en los primeros muestreos, disminuyendo considerablemente su abundancia a partir de octubre del 87 (N<sup>o</sup> 5) (Fig. 4.13a). El muestreo de junio del 87 (N<sup>o</sup> 2) presentó una moda de reclutas importante, la cual tuvo una progresión en los meses subsiguientes. La poca representación de estos muestreos limita enormemente la interpretación de los histogramas. La presencia de ejemplares con más de 7 mm durante el invierno (N<sup>o</sup> 1 y 2 a 4) y el verano (N<sup>o</sup> 7) podría indicar la existencia de más de dos clases anuales.

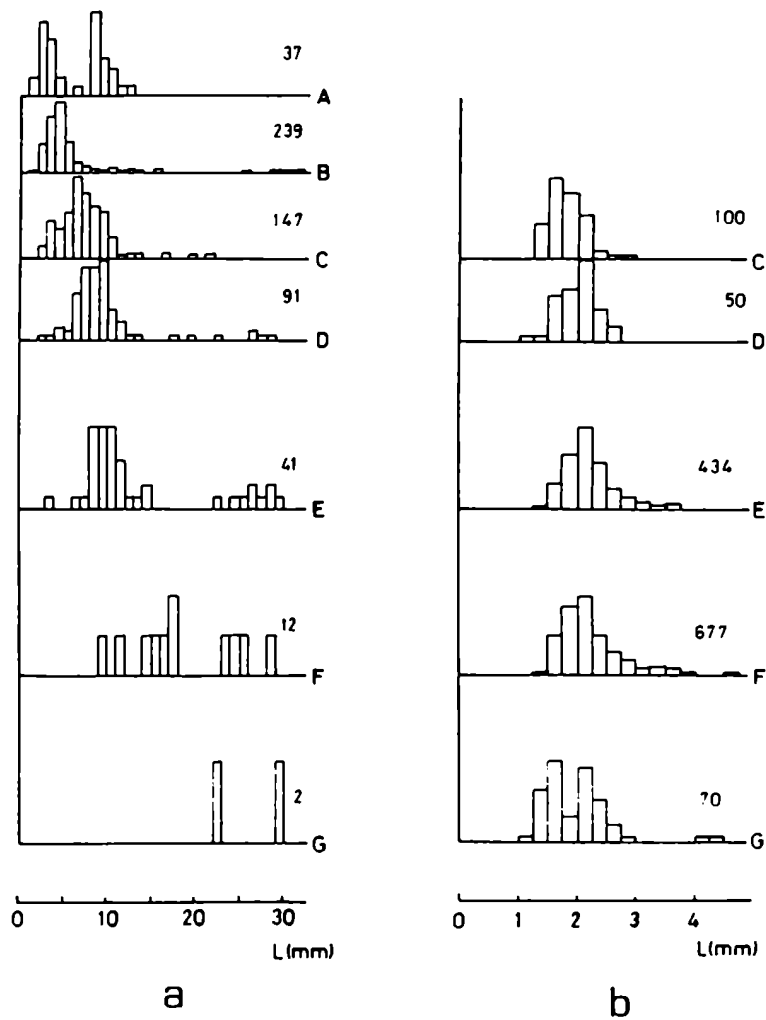
Los histogramas de *D. gemmula* (Fig. 4.13b) muestran claramente la presencia de no más de dos clases anuales. El ciclo en esta especie será discutido, posteriormente, junto con la estimación del crecimiento.

#### 4.2.3 Zonación por tallas

Entre las diferentes especies muestreadas, y dentro del rango ambiental estudiado, la única que mostró una clara zonación por tallas fue *Olivancillaria uretai*. Las tallas menores de esta especie se encontraron en las estaciones más próximas de la costa (0,25 mm); una parte de estos reclutas migrarían hacia locales más profundos a medida que van creciendo (Fig. 4.14a). La presencia de reclutas en las estaciones menos profundas es una respuesta al comportamiento reproductivo de los adultos, los cuales depositan las ovicápsulas sobre fragmentos de conchas que se acumulan entre los bancos de arena de la zona de rompiente.



**Fig. 4.13:** Histogramas de frecuencia de tallas. Los números a la izquierda corresponden al muestreo (ver Tabla 4.1) y los números a la derecha de cada histograma corresponden al número de individuos medidos. a: *Abra lioica* (intervalos de 0,25 mm); b: *Donax gemmula* (intervalos de 0,25 mm).



**Fig. 4.14:** Histogramas de frecuencia de tallas a lo largo del gradiente perpendicular a la línea de costa. De A a G: posición correspondiente a 0,25, 0,5, 0,75, 1, 1,5, 2 y 2,5 millas náuticas respectivamente. a: *Olivancillaria uretai* (intervalos de 1 mm); b: *Natica limbata* (intervalos de 0,25 mm).

*Natica limbata* presentó una mayor proporción de tallas mayores con el aumento de la profundidad (Fig. 4.14b), lo cual explicaría la mala representación de las tallas adultas mencionada anteriormente. En las restantes especies, tanto adultos como juveniles y reclutas ocuparon la misma posición a lo largo del gradiente estudiado.

#### 4.2.4 Estimación del crecimiento en algunas especies

##### *Olivancillaria deshayesiana*

Utilizando la totalidad de los histogramas correspondientes al periodo 87/88, fueron obtenidos los mejores ajustes ( $R_n = 0,090$ , intervalos de 1,5 mm) para valores de  $L_{\infty} = 28$  mm y  $k = 0,425$ , existiendo una pequeña disminución del crecimiento durante el otoño ( $C = 0,5$  y  $WP = 0,250$ ) (Fig. 4.15a y Tab. 4.3). Los bajos valores de  $R_n$  obtenidos se explican por la presencia de más de un reclutamiento anual importante. La curva ajustada sigue el crecimiento de los reclutas correspondientes a enero del 87 y enero del 88, existiendo otras modas correspondientes a reclutamientos de otoño e invierno. Estas modas no pueden ser ajustadas por la misma curva, lo cual determina un valor elevado de picos disponibles (ASP) que no son explicados. La mortalidad, calculada a partir de la curva de captura y de los parámetros mencionados de  $L_{\infty}$  y  $k$ , resultó en un valor de  $Z = 0,588$  (Fig. 4.17a).

##### *Parvanachis isabellei*

En esta especie fue obtenido un buen ajuste ( $R_n = 0,273$ , intervalos de 0,5 mm) para una curva que representó el crecimiento de reclutas de primavera, los cuales formaron una importante moda en los 4,5 mm en el mes de enero del 88 ( $N^{\circ} 7$ ).

Esta curva tuvo valores de  $L_{OO} = 6,4$  mm y  $k = 2,25$ , con un pequeño detenimiento del crecimiento durante el invierno ( $C = 0,5$  y  $WP = 0,55$ ) (Fig. 4.15b, Tab. 4.3). El muestreo de enero del 88, que tuvo un valor máximo de abundancia, también registró otra moda importante en los 2,5 mm. Si se fuerza el pasaje de una curva por esta moda, es posible obtener una curva de crecimiento con valores de  $L_{OO}$  y  $k$  similares a la anterior. Esta curva explicaría el crecimiento de los reclutas del verano, los cuales tendrían un crecimiento inicial elevado y llegarían a juntarse a los reclutas de primavera, con un crecimiento inicial más lento, en el invierno posterior. En esta especie un reclutamiento amplio y una elevada tasa de crecimiento, determinan que exista una gran renovación de la población a lo largo de un ciclo anual. Pocos ejemplares, probablemente los reclutados durante el invierno, superarían el año de edad, alcanzando tallas superiores a los 7 mm. El alto valor de mortalidad obtenido ( $Z = 3,954$ ) a partir de valores medios de  $L_{OO}$  y  $k$  (Fig. 4.17b) confirmaría este patrón.

*Macra isabelleana*

Además de los cruceros ya mencionados, en esta especie fue posible utilizar material proveniente de otros dragados realizados entre los años de 1984 y 1986 (Tab. 4.2). En todos los muestreos quedó evidenciado el fenómeno de clase dominante, tan común en especies de bivalvos. Las distribuciones de frecuencia de tallas muestran la existencia de una sola clase a lo largo de los diferentes años, en respuesta a reclutamientos largos y exitosos seguidos de años donde el reclutamiento es prácticamente suprimido (Cerrato, 1980).

Desde el 84 hasta el 91 es posible reconocer solamente dos importantes reclutamientos, invierno del 84 e invierno del 87. Con los incrementos realizados por estas cohortes la estimación preliminar de crecimiento mostró valores de  $L_{OO} = 53,47$  y  $k = 0,673$ , con un  $r = -0,984$  (Fig. 4.16a). Un ajuste de estos valores a una curva de crecimiento modificada para oscilaciones estacionales fue realizado para las cohortes del 84 y del 87, separadamente (Fig. 4.16b y c, Tab. 4.3), los cuales mostraron una ligera disminución de los valores

preliminares de  $k$  y  $L_{00}$ . Este ajuste tuvo, en ambos casos, una oscilación del crecimiento con disminución del mismo durante los meses de primavera y verano. La mortalidad, calculada solamente para la cohorte del 87, tuvo un valor de  $Z = 2,048$  (Fig. 4.17c).

Nº.Muestreo	Fecha	N	Modas	DE
I	5/11/84	1.084	13,1 26,5 38,4	(2,6) (2,9) (2,7)
II	4/7/85	13.113	27,7 39,6	(3,7) (2,9)
III	28/8/86	372	32,8 41,9	(1,9) (3,2)
IV	1/6/87 + 1/7/87	401	1,5 33,5 42,2 47,4	(2,2) (2,1) (1,9) (2,4)
V	6/4/88 + 5/5/88	232	12,8 38,1 45,2	(2,3) (2,1) (1,5)
VI	4/6/90	81	44,3	(2,9)

**Tab. 4.2:** Muestreos utilizados en la estimación preliminar del crecimiento de *Macra isabelleana*, y modas determinadas por el método de Bhattacharya. N: número total de individuos muestreados; DE: desviación estándar de la moda.

#### *Donax gemmula*

El crecimiento de esta especie fue estudiado por Paes (1989), utilizando el programa ELEFAN I. Este autor, que también realizó un estudio histológico del ciclo reproductivo de la especie, halló valores de  $L_{00} = 7,2$  mm y  $k = 1,2$ , con un detenimiento del crecimiento durante el invierno ( $C = 0,8$  y  $WP = 0,5$ ). Estos valores fueron utilizados como estimativas previas en el análisis de los histogramas obtenidos de junio del 87 a enero del 88. Con estas muestras fue obtenido el mejor ajuste ( $R_n = 0,233$ ) para una curva con valores de  $L_{00} = 6,25$  y  $k = 1,425$ , con

un marcado detenimiento del crecimiento durante el invierno ( $C = 1$  y  $WP = 0,6$ )(Fig. 4.15c, Tab. 4.3). La mortalidad estimada a partir de la curva de captura dió un valor de  $Z = 9,806$  (Fig. 4.17d), siendo superior al estimado por Paes (*op. cit.*) de  $Z = 5,52$ .

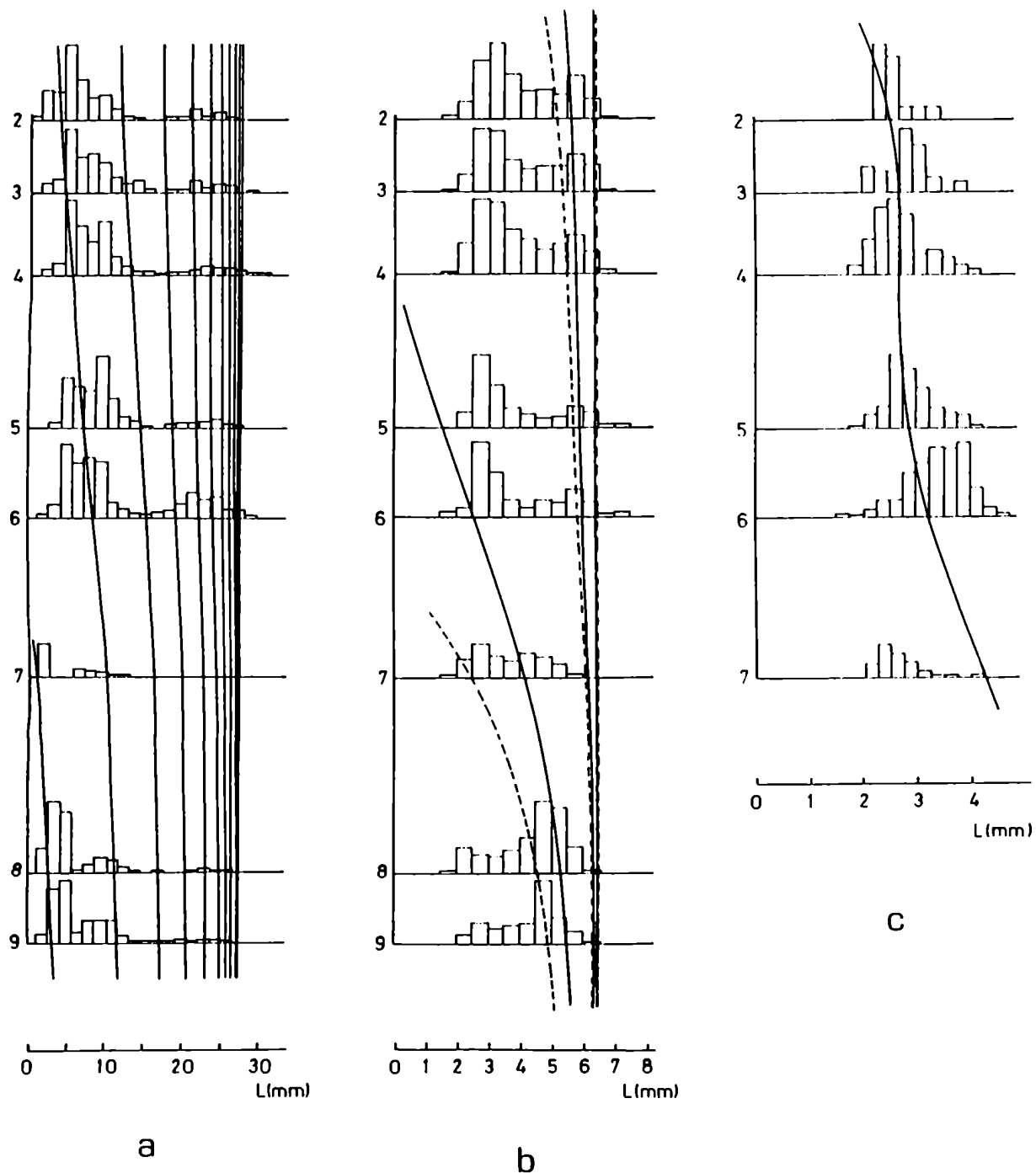
De un modo general, las estimaciones para *D.gemmula* son muy similares a las realizadas por Paes (*op.cit.*), a partir del análisis de dos ciclos anuales. Este autor describe el ciclo de vida de la especie de la siguiente manera: reclutamiento prolongado de septiembre a abril, con un pico en marzo, existe un crecimiento inicial hasta una talla de 2 a 3 mm en otoño, seguido de un detenimiento del crecimiento en invierno, el cuál es retomado en la primavera cuando los individuos alcanzan la madurez sexual y comienzan a reproducirse hasta fines del verano. Pocos individuos pasarían por más de un ciclo gametogénico en su vida.

El poco material analizado en este trabajo (los muestreos de abril y mayo del 88 tuvieron una muy mala representación de tallas), y las mayores estimativas de  $L_{\infty}$  calculadas por Paes (*op.cit*) podrían explicar las diferencias encontradas en el cálculo de la mortalidad, que de cualquier forma resultó elevada, indicando una alta tasa de renovación de la población.

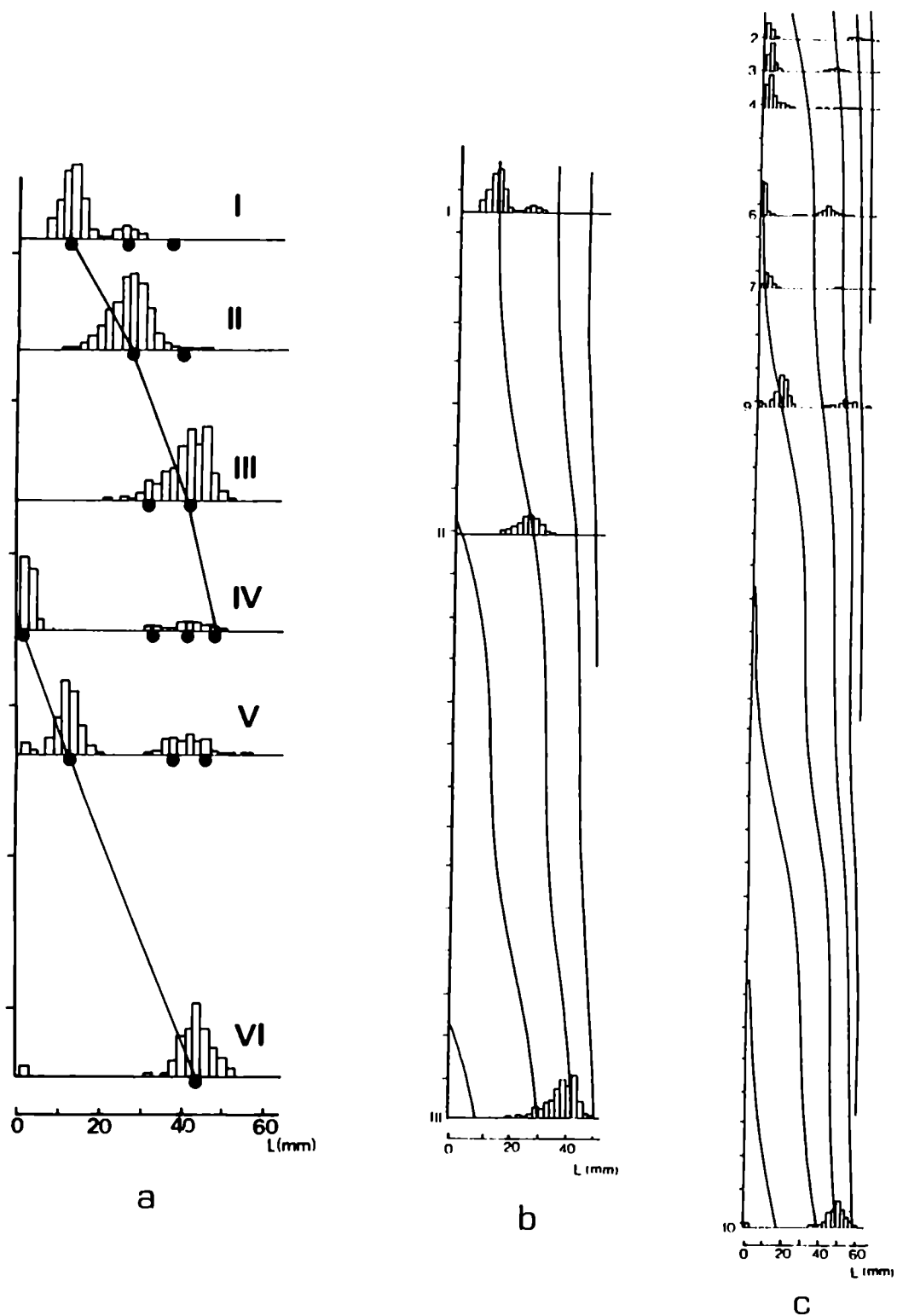
	Olde	Pais	Mais	Doge
		a - b	a - b	
$L_{\infty}$	28	6,4 - 6,5	59 - 58	6,25
k	0,425	2,25 - 2,5	0,62 - 0,54	1,425
C	0,5	0,5	0,84 - 0,79	1
WP	0,25	0,55	0,94	0,6
Rn (x1000)	90	273 - 233	260 - 211	233
Z	0,588	3,954	2,048	9,806

**Tab. 4.3:** Parámetros de crecimiento para *Olivancillaria deshayesiana* (Olde); *Parvanachis isabellei* (Pais), reclutamiento primavera (a) y verano (b); *Mactra isabeleana* (Mais) cohorte 84 (a) y cohorte 87 (b); y *Donax gemmula* (Doge).

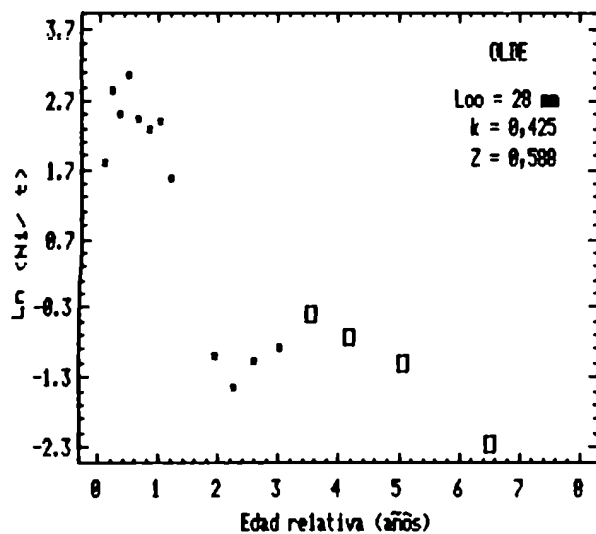




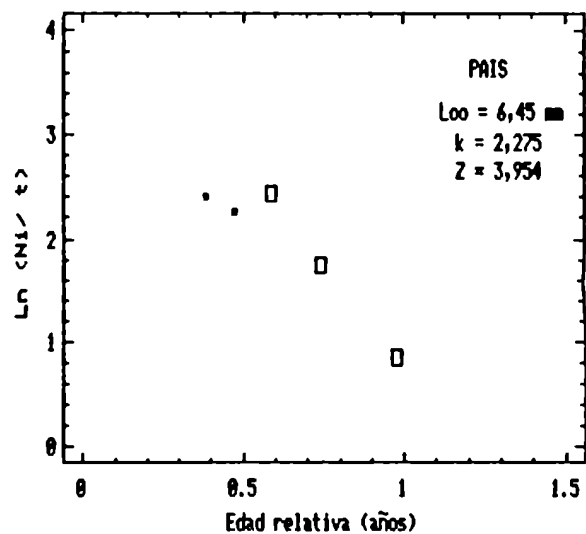
**Fig. 4.15:** Curvas de crecimiento calculadas con la rutina ELEFAN I. a: *Olivancillaria deshayesiana* (intervalos de 1,5 mm); b: *Parvanachis isabellei* (intervalos de 0,5 mm); c: *Donax gemmula* (intervalos de 0,25 mm) (Valores de los parámetros de crecimiento en la Tabla 4.3).



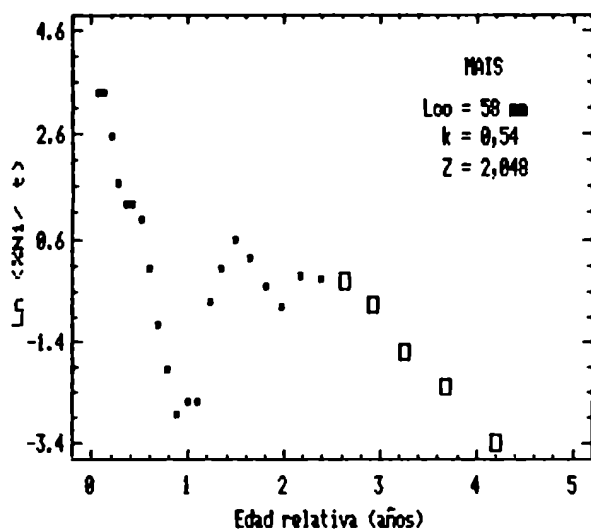
**Fig. 4.16:** Crecimiento en *Mactra isabelleana*. a: crecimiento en las cohortes 84 y 87 (ver Tabla 4.2) (Intervalos de 2 mm); b: curva de crecimiento calculada con la rutina ELEFAN I, para las muestras de los años 84, 85 y 86; c: *Idem* para las muestras de los años 87, 88 y 89 (intervalos de 2 mm).



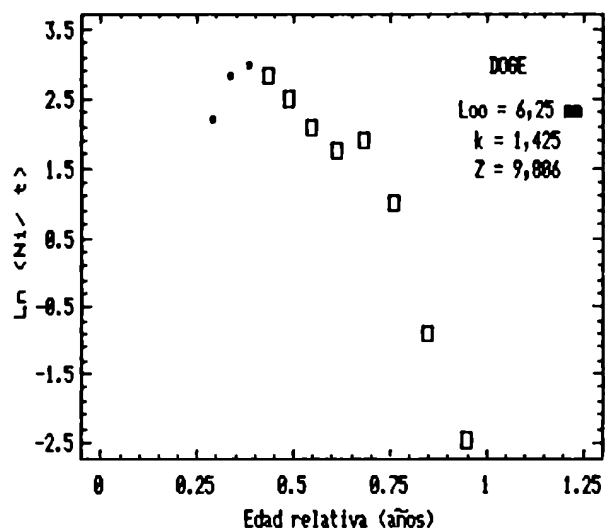
a



b



c



d

**Fig. 4.17:** Estimación de la mortalidad a partir de la curva de captura (Brey & Pauly, 1986). Los cuadrados blancos indican los puntos escogidos para el cálculo de la regresión. a: *Olivancillaria deshayesiana*; b: *Parvanachis isabellei*, valores medios de la Tabla 4.3; c: *Macra isabelleana*, cohorte 87; d: *Donax gemmula*.

## **DISCUSION**

Los ambientes de playa son sistemas que poseen un alto dinamismo físico, resultado de un constante ajuste a las fluctuaciones en los niveles locales de energía. Este ajuste se realiza a través de la erosión y la deposición de los sedimentos, dependiendo la escala de estos procesos de la energía de las olas. La acción de las olas en una playa produce un fuerte gradiente físico perpendicular a la línea de costa, el cual presenta discontinuidades y, como consecuencia, zonas con diferentes características ambientales. A lo largo de un litoral existe, generalmente, otro gradiente perpendicular al anterior, el cual resulta de la acción diferencial de las olas en función de la propia geografía del litoral, o bien por la interrupción causada por vías de drenado de aguas de origen continental.

En el área estudiada, estos dos gradientes están bien representados, el primero por el alto índice energético que caracteriza el litoral, y el segundo por la importante influencia del drenado del sistema Patos-Mirim y por la propia interrupción mecánica de los muelles de la barra.

La influencia hidrológica del drenado tiene un mayor efecto en la columna de agua superficial que en el fondo, debido a la existencia de estratificación vertical. Ella sería responsable apenas por disminuciones bruscas de la salinidad, las que estarían restringidas a la zona de rompiente y a las cercanías de la barra. La salinidad no tendría mayor influencia en la distribución de las especies bentónicas, estando ausentes del área especies características de la región mixohalina de la Lagoa dos Patos (Capitoli & Bemvenuti, 1982).

El aporte de detrito orgánico y de material en suspensión ejerce una mayor influencia en el área adyacente a la barra. El detrito orgánico está formado principalmente por restos vegetales provenientes del estuario que se depositan en el fondo, donde permanecen formando una camada por encima del sedimento y son lentamente degradados. El material en suspensión floccula en contacto con las aguas de mayor salinidad, pasando a formar parte de la fracción fina del sedimento. Este aporte de material fino es, por un lado, el principal responsable de la formación de un gradiente sedimentológico paralelo a la línea de costa, con una mayor influencia en las cercanías y hacia el sur de la barra. Por otro lado, acentúa las discontinuidades del gradiente físico principal perpendicular a la línea de costa, aumentando las diferencias entre las zonas.

En la zona de rompiente, donde la deposición de material fino es prácticamente inexistente, el dinamismo físico responde fundamentalmente al clima de olas, con alternancia de épocas de mayor energía y morfodinamismo típicamente disipativo durante el otoño, y épocas de menor energía y morfodinamismo intermedio durante el verano. Los sedimentos en esta zona son texturalmente más homogéneos, existiendo una mayor heterogeneidad estructural (micro y macrotopografía) por la formación de bancos o barras de arena paralelas a la línea de costa. Es una zona con un alto dinamismo físico, pero donde la mayoría de los procesos son predecibles.

En la zona de aguas rasas, la influencia sedimentológica del sistema Patos-Mirim determina la existencia de una dinámica más compleja. Prueba de esto es el aumento de sedimentos finos en locales menos profundos durante los períodos de mayor energía de olas (otoño e invierno), y sin una clara relación con la pluviosidad; y la existencia y permanencia de bancos fangosos en profundidades sometidas a una considerable acción de las olas, inmediatamente por detrás de la zona de rompiente. En esta zona, donde existe un marcado gradiente en dirección a la desembocadura de la Lagoa, los factores que intervienen en la dinámica sedimentaria son variados y serían responsables por un conjunto de procesos poco predecibles.

#### **El muestreo del bentos en playas expuestas**

Uno de los principales motivos de la escasez de estudios bentónicos en el infralitoral de playas arenosas expuestas es la gran dificultad que presenta el muestreo. La obtención de un determinado volumen de sedimento, y de los organismos que en él habitan, en locales bajo una constante agitación del agua, representa un gran esfuerzo que no todo investigador está en condiciones de realizar.

Un buen ejemplo de este esfuerzo es el realizado por Field (1971), quien muestreó en medio de la rompiente de una playa en False Bay (Sudáfrica) utilizando un helicóptero para obtener muestras con una draga Van Veen. El buceo autónomo, utilizado pioneramente por Brett (1964), Barnett & Hardy (1967) y Massé (1967), resultó ser una solución interesante para muestrear en estos ambientes, desarrollándose diferentes tipos de muestreadores para ser manipulados por un buceador (Borzzone *et al.*, 1990). Sin embargo, el escaso volumen de muestra que es posible obtener con estos aparatos, y la costosa infraestructura necesaria para desarrollar un plan de muestreo utilizando el buceo autónomo, constituyen importantes desventajas.

El muestreo indirecto en sedimentos firmemente compactados, como los encontrados en el infralitoral de playas expuestas, también presenta dificultades (Holme & McIntyre, 1984). En estos sedimentos no siempre son efectivos los muestreadores cuantitativos de mordida, tipo Van Veen, siendo necesarios muestreadores más elaborados, con mecanismos mecánicos de cierre (Smith & McIntyre, 1954). Las desventajas de estos últimos son el escaso volumen de muestra y la mayor dificultad que presenta su maniobra.

Dragas ancla fueron desarrolladas para obtener muestras semicuantitativas en sedimentos de difícil penetración (Foster, 1953; Sanders *et al.*, 1965). La draga ancla utilizada en el presente estudio mostró la ventaja de ser fácil de maniobrar por una embarcación en la proximidad de la rompiente. Posee una profundidad de penetración estimada mayor de 5 cm, y una buena penetración en sedimentos compactados. A pesar de las subestimaciones en las densidades que presentan las dragas anclas comparadas con dragas de mordida como la Smith & McIntyre, las abundancias relativas entre las especies de organismos estrictamente infaunales son iguales para los dos muestreadores (Dickinson & Carey, 1975; Huberdeau & Brunel, 1982).

### **La macrofauna bentónica y los moluscos**

Los ambientes de playas de arena se hallan caracterizados principalmente por tres grupos de organismos bentónicos: crustáceos, moluscos y poliquetos (McLachlan, 1983). Existe una relación entre el grado de exposición de una playa y la dominancia de uno u otro grupo, los crustáceos dominan en las playas expuestas y los poliquetos en las playas protegidas, siendo los moluscos dominantes en los tipos intermedios. Esta relación también se observa con la disminución de la turbulencia por el aumento de la profundidad; es así como Oliver *et al.* (1980) dividieron el infralitoral en una zona de crustáceos, más rasa, y una zona de poliquetos, más profunda.

Knott *et al.* (1983), trabajando en una playa próxima a la construcción de un muelle, encontraron una relación similar entre los crustáceos y los poliquetos, aumentando estos últimos con el aumento de la profundidad. El progreso en la construcción del muelle y la consecuente mayor atenuación de la acción de las olas, fue asociado a un aumento en las abundancias y en el número de especies de poliquetos. Un aumento de la proporción de crustáceos con el aumento del grado de exposición también fue observado por Massé (1972), quien resaltó la importancia de los moluscos en las diferentes playas cuando es considerada la biomasa.

En el área de estudio, considerando el número de especies y sus abundancias, los moluscos tuvieron una importancia ligeramente menor que los crustáceos. En ambos, las mayores abundancias fueron alcanzadas por especies de pequeño tamaño. La superioridad numérica de los crustáceos podría asociarse al alto grado de exposición que posee esta playa. Aunque no fueron realizadas medidas de biomasa, las altas abundancias de gasterópodos con un tamaño mayor que el de las especies de crustáceos, hace suponer que los moluscos superarían a estos últimos en biomasa. La composición específica de la malacofauna fue muy similar en toda el área, existiendo pocas especies, de ocurrencia ocasional, que aparecieron en forma exclusiva al norte o al sur de la barra. La comparación de las abundancias entre los dos sectores mostró, sin embargo, diferencias importantes. En el norte de la barra fueron más abundantes algunas especies de gasterópodos, mientras que en el sur lo fueron de bivalvos.

Los moluscos también son dominantes en los fondos arenosos infralitorales de la Pcia. de Buenos Aires (Olivier *et al.*, 1968, 1973; Bremec, 1986a y b), con una composición específica muy similar a la encontrada en el presente estudio. Escofet *et al.* (1979) asociaron los asentamientos bentónicos infralitorales hasta una profundidad de 12 metros, desde Rio Grande (Brasil) hasta el noroeste del golfo San Matías (Argentina) a lo que Pérès (1961, 1982b) definió de asociación *Venus-Tellina-Mactridae*, característica de fondos de arena fina y bien seleccionada. En líneas generales Bremec (*op.cit.*), para el infralitoral de Monte Hermoso, y Absalão (1986), para el de Rio Grande, concuerdan con esta caracterización, basados en la



presencia de tellínidos y mátridos, erizos irregulares y gasterópodos carnívoros. Sin embargo, los conceptos tradicionales de Petersen (1924) y Thorson (1957), utilizados por Pérès (*op.cit.*) para describir las comunidades bentónicas marinas, constituyen una generalización extrema que acaba subestimando las características propias de cada área en particular. Esto es bien notorio cuando se pretende describir, a partir de estos conceptos, la composición y estructura de las comunidades macrobentónicas en el infralitoral de playas arenosas expuestas.

### La zonación de los moluscos, un análisis multivariado

Las diferentes formas de análisis multivariado, que tuvieron una amplia difusión en el estudio de la estructura de comunidades durante los últimos veinte años, constituyen actualmente una herramienta imprescindible en la interpretación objetiva de los datos numéricos obtenidos por el ecólogo (Pielou, 1984; James & McCulloch, 1990). En el presente estudio, los resultados de estos análisis mostraron la existencia de grupos de estaciones, caracterizados por especies de moluscos co-ocurrentes, dispuestos a lo largo de un fuerte gradiente ambiental. La distribución de los moluscos, al igual que la de la totalidad de la macrofauna bentónica (Borzzone, 1988), mostró estar en estrecha relación con la zonación física característica de una playa arenosa expuesta.

La zona de rompiente (ZR), correspondiente a aquellos locales que se encuentran bajo la turbulencia máxima producida por el quiebre de las olas, quedó bien representada, tanto al norte como al sur de la barra (estaciones del grupo 1 y TI). En esta zona, la acción de las olas es responsable por la gran homogeneidad en las características texturales de los sedimentos, formados por arenas puras con desviaciones mínimas y asimetrías negativas o nulas. Las especies características son los gasterópodos *Olivancillaria auricularia* y *Buccinanops duartei*, y los bivalvos *Donax gemmula*, *Tivela ventricosa* y *Corbula caribaea* (grupos E4 y EtIV).

*Olivella plata*, exclusiva de las estaciones al sur de la barra, mostró su preferencia por locales con máxima turbulencia. Otras especies presentes en la ZR (grupos E2, EtIIa y EtI) alcanzan las máximas abundancias en locales más profundos, siendo menos frecuentes o de ocurrencia ocasional a medida que nos aproximamos al mesolitoral. En consecuencia, la ZR puede ser subdividida en dos subzonas, una zona de rompiente interna (ZRI), que no fue muestreada en el presente trabajo, y una zona de rompiente externa (ZRE).

En la ZRI las olas rompen con regularidad la mayor parte del tiempo, aunque con su energía disipada en la rompiente externa. Se extiende desde el límite con el mesolitoral hasta una profundidad aproximada de 2 metros. Muestreos realizados por Paes (1989) y por Soares (en prep.) en un local al sur de la barra de Rio Grande, mostraron la presencia de los moluscos característicos de la ZR, junto con otras especies que ocupan temporariamente este local pero que son migradores intermareales, como los bivalvos *Mesodesma mactroides* y *Donax hanleyanus*. Esta zona se corresponde a la zona de 2 a 4 metros de Field (1971), a la parte interna del "bar-trough system" de Hill & Hunter (1976), a la "inshore surf zone" de Christie (1976) y a la "inner turbulent zone" o "breaker" de McLachlan *et al.* (1984) y de Fleischack & Freitas (1989) (Fig. D.1).

La ZRE se extiende desde el límite con la ZRI hasta profundidades aproximadas de 5 a 6 metros. A pesar de no existir rompiente en el momento de la realización de los cruceros (condiciones de mar calmo), estos locales se hallarían en el interior de la primera línea de rompiente y próximos, sino entre, bancos de arena. Esta subzona se corresponde al intervalo de 3 a 5 metros de la "turbulent zone" de Day *et al.* (1971), a la estación de 8 metros de Field (1971), a la "offshore surf zone" de Christie (1976) y a la "transition zone" de McLachlan *et al.* (1984) y de Fleischack & Freitas (1989). Estos últimos autores también denominaron a esta zona de "nearshore", aumentando de esta forma la confusión terminológica que ya existía en la descripción de la zonación de playas.

WRIGHT <i>et al.</i> , 1979	SWASH		INGHORE Surf	NEARSHORE	OFFSHORE
SHORT, 1983	UBF	LBF	SURFZONE I O	NEARSHORE	OFFSHORE
DAY <i>et al.</i> , 1971	BEACH		TURBULENT ZONE		OSZ
FIELD, 1971	INTERTIDAL		TURBULENT ZONE Itz Otz		OSZ
CHRISTIE, 1976			SURFZONE I O	OTZ	
HILL & HUNTER, 1976	BEACH Bksh Frsh/Sw		NEARSHORE Bar-Trough System Surf Outer bar		OFFSHORE
McLACHLAN, 1983	INTERTIDAL		NEARSHORE Itz Otz Surf-B		
McLACHLAN <i>et al.</i> , 1984	MIDLITTORAL		SURF-ZONE Itz Otz B/T		OFFSHORE
FLEISCHAK & FREITAS, 1989	MIDLITTORAL Swash		SURF-ZONE Itz Otz B/T o Nearshore		OFFSHORE
BORZONE & GIANUCA, 1990	MESOLITTORAL Mss Msi Barrido		INFRALITTORAL ZR ZAR ZAP Zri Zre		

**Fig. D.1:** Diferentes terminologías utilizadas en la zonación faunística de playas, comparadas con la zonación física de Wright *et al.* (1979) y de Short (1983). B: "break", Bksh: "backshore", Frsh: "foreshore", I: "inner", Itz: "inner turbulent zone", LBF: lower beach face, Msi: mesolitoral inferior, MSS: mesolitoral superior, O: "outer", Otz: "outer turbulent zone", OSZ: "outer shelf zone", Sw: "swash", T: "transition", UBF: upper beach face ZAR: zona de aguas rasas, ZAP: zona de aguas profundas, ZR: zona de rompiente, Zri: zona de rompiente interna, Zre: zona de rompiente externa.

La presencia de especies exclusivas de la zona de rompiente fue solamente mencionada por Field (1971) y Christie (1976), siendo que la zonación propuesta por Christie (*op.cit.*) es la más similar a la observada en el presente estudio.

Por fuera de la ZR se extiende la zona de aguas rasas (ZAR), donde la acción de las olas disminuye con el aumento de la profundidad en un lento gradiente (estaciones de los grupos 2, TII, TIII y TIV). Algunas estaciones, tanto al norte como al sur de la barra (grupo TII), presentaron características transicionales con la ZR, esto debido a la presencia de *Donax gemmula*, *Tivela ventricosa* y *Corbula caribaea*. Pocos individuos de estas especies aparecieron junto a importantes abundancias de especies que caracterizaron a la ZAR, como *Olivancillaria deshayesiana*, *O. uretai*, *Buccinanops moniliferum*, *Kurtziella dorvillae*, *Turbonilla uruguayensis* y *Amiantis purpuratus* (grupos E2 y EtIIa).

La ZAR se extiende, al norte de la barra (transecto I), hasta profundidades de 12 metros, ocupando en el resto del área posiciones intermedias. En el muestreo a lo largo de un ciclo anual es posible reconocer una estacionalidad debida al reclutamiento de algunas de las especies características. Las estaciones profundas del norte de la barra y correspondientes a los meses de verano y otoño (grupo TIV), mostraron grandes abundancias de reclutas de los gasterópodos *B. moniliferum*, *O. deshayesiana*, *K. dorvillae* y *Parvanachis isabellei*. La mayor abundancia de los bivalvos *Abra lioica*, *Tellina sandix* y *T. petitiana*, en las restantes estaciones de invierno y primavera (grupo TIII), contribuye con la estacionalidad observada en esta zona.

A pesar de la estacionalidad, las similitudes entre los dos grupos de estaciones son grandes. Además de las especies características de la ZAR (grupos E2 y EtIIa), algunos gasterópodos son casi exclusivos de esta zona, como *Olivancillaria carcellesi*, *O. urceus*, *Terebra gemmulata*, *Cryoturris adamsi*, *Odostomia jadisi* y *Acteon pelecais* (grupos E3, EtIIb y EtIII). En esta zona los sedimentos mostraron un aumento de material fino que no supera, en media, el 16 %. La mayor discriminación ambiental entre la ZR y la ZAR está asociada al aumento de la profundidad, la cual representa una medida de la interacción ola - substrato.

La ZAR se corresponde a la "outer turbulent zone" de Field (1971), Christie (1976) y McLachlan *et al.* (1984). Este último autor describe una "transition zone" dentro de la "outer turbulent zone" mencionada (McLachlan, 1983) (Fig. D.1).

Las restantes estaciones, correspondientes a los locales más profundos y más cercanos a la desembocadura de la barra (grupos 3, TV y TVI), presentan características propias en relación a la influencia sedimentológica del sistema. Al norte de la barra (transecto I), donde la aparición de material fino sólo ocurre en profundidades mayores de los 12 metros (estación H5), la zonación sería la típica de un sistema disipativo. La interacción ola - sedimento comienza a ser prácticamente nula a partir de la profundidad mencionada, extendiéndose desde ahí la zona de aguas profundas (ZAP). Esta zona es denominada de "outer shelf zone" por Day *et al.* (1971) y Field (1971) y como "offshore" pelos restantes autores mencionados.

Las similitudes presentadas por la estación más profunda del transecto I al norte de la barra (H5), con un grupo de estaciones intermedias del sur de la barra (grupo TVa) indica que estos últimos locales tendrían, a pesar de la menor profundidad, características de una ZAP. Este grupo de estaciones presenta una gran heterogeneidad en las características texturales de los sedimentos, con porcentajes de fango variando entre 0,5 y 99 %. Pese a esto la homogeneidad faunística es grande, principalmente por la disminución de la abundancia o la ausencia de un gran número de especies. Algunas de las especies características de la ZAR, como *Amiantis purpuratus*, *Olivancillaria uretai*, *O. deshayesiana*, *O. urceus* y *Buccinanops moniliferum* (grupo EtII), están presentes aunque con una marcada disminución de sus abundancias. Con las mayores abundancias encontramos las especies *Abra lioica*, *Macra isabelleana* y *Tellina petitiana*, seguidas de *Natica limbata*, *Parvanachis isabellei* y *Tellina sandix* (grupos E1 y EtI).

Las restantes estaciones profundas del sur de la barra (grupos TVb y TVI) presentan sedimentos más homogéneos y con un porcentaje de fango siempre superior al 30 %. En estas estaciones encontramos pocas especies, algunas abundantes, como *P. isabelleis* y *A. lioica*. Existe una buena discriminación ambiental (70-80 %) entre estas estaciones y las restantes de la ZAP, con mayor importancia en las variables sedimentológicas.

La formación de los tres grupos de estaciones de la ZAP no está claramente relacionada a variaciones estacionales en la abundancia de las especies. Estos grupos podrían indicar una distribución faunística en forma de manchones o "patches", los cuales estarían relacionados a sedimentos de texturas diferentes, o bien diferentes estadios de colonización en un mismo tipo de sedimento.

La persistencia de esta zonación faunística a lo largo de cuatro años quedó comprobada con la incorporación de las estaciones del muestreo de junio de 1990 a los demás grupos de estaciones, no existiendo variaciones en la composición de los moluscos que pudieran ser detectadas por el análisis numérico.

Las diferencias faunísticas entre el mesolitoral y el infralitoral de playas arenosas, consideradas durante mucho tiempo como un artefacto del muestreo (Knott *et al.*, 1983), fue confirmada en diferentes trabajos a través de métodos objetivos de análisis numérico (Day *et al.*, 1971; Hill & Hunter, 1976; Fleischack, 1985). En el infralitoral, diferencias faunísticas a lo largo del gradiente perpendicular a la línea de costa fueron observadas por numerosos autores. La existencia de límites reales entre estas zonas ha sido más discutida; por ejemplo, Field (1971) asegura que la aparente zonación en el infralitoral es un resultado del muestreo, estando la fauna dispuesta a lo largo del gradiente con importantes superposiciones en la distribución de las especies. Christie (1976), quien realizó una excelente reseña de los trabajos en playas realizados hasta ese entonces, también sugiere que las especies no se distribuyen formando unidades discretas, siendo las zonas faunísticas abstracciones de un continuo. Pese a esto, ambos autores encuentran especies exclusivas, varias de ellas de moluscos, entre las diferentes zonas.

Según Bally (1981), una zona faunística podría definirse como una área dominada por pocas especies adaptadas óptimamente a las condiciones ambientales. Es así como cada zona puede ser considerada como una unidad ecológica, definida por una biota co-ocurrente, cuyos componentes presentarían diversas estrategias adaptativas como medio de dividir el ecoespacio y los recursos disponibles de la forma más eficiente posible (Scott, 1976).

A lo largo de un gradiente ambiental en donde las discontinuidades no se hallan bien marcadas, las unidades ecológicas surgen de una forma gradual. En estos casos, la zonación de la fauna consiste en un paulatino reemplazo de un grupo de especies por otro (Fleischack, 1985). En una playa expuesta, la acción de las olas crea un gradiente físico cuyas discontinuidades fueron denominadas de profundidades críticas por Riedl (1964). Como la energía de las olas no es constante a lo largo del tiempo, variando entre períodos de máxima a mínima energía, las discontinuidades no se presentan como puntos fijos, dislocándose y creando límites dinámicos. A pesar de esto, existen zonas con características físicas diferentes y faunas óptimamente adaptadas a las condiciones particulares de cada zona.

En el norte de la barra (transecto I) el análisis numérico mostró la existencia de una clara zonación, con una pequeña superposición en la distribución de las especies, estando los límites entre las zonas bien marcados. En el sur (transecto V), la distribución de las especies indicaría que las zonas son más angostas que en el norte. En toda el área la zona de rompiente es la que mantuvo una mayor identidad, siendo la menos alterada por la dinámica sedimentaria particular resultante del aporte de la Lagoa dos Patos.

Al sur de la barra, y por detrás de la rompiente, la aparición de bancos de fango junto con la poca predictabilidad en la formación y movilización de los mismos, determinó una notable disminución en el número de especies. En estos locales, estuvieron prácticamente ausentes los gasterópodos de mayor tamaño (*Olivancillaria* spp. y *Buccinanops moniliferum*) que caracterizaron la zona de aguas rasas al norte de la barra. Esta ausencia no tuvo una relación directa con la falta de sedimentos arenosos, ya que la presencia de estaciones con un alto porcentaje de arena sugiere la existencia de manchones ("patches") arenosos entre los bancos fangosos.

Las variaciones estacionales registradas en el presente estudio fueron una respuesta al aumento de la abundancia de muchas especies características de la zona de aguas rasas, debido a importantes reclutamientos ocurridos a fines de la primavera.

Estas variaciones separaron la ZAR, al norte de la barra, en un grupo de estaciones de invierno-primavera y otro de verano-otoño. También influenciaron en la zona de rompiente, en donde se incorporan, durante el invierno, estaciones más profundas; y quedando restringida, durante el verano, a las estaciones más próximas de la costa, al ampliar su distribución aquellas especies de la ZAR que tuvieron reclutamientos. Esto ya había sido observado en la zona de rompiente interna por Paes (1989) y Soares (em prep.), en donde la presencia de estos reclutas determinó la diferenciación en un grupo faunístico de verano y otro de invierno.

Reclutamientos y migraciones serían los principales responsables de las variaciones estacionales en la distribución de la fauna de playas expuestas. Massé (1972) observó que ciertos organismos tendían a ocupar posiciones más rasas durante los períodos de calmas, migrando para locales profundos durante épocas de mayor exposición. Leber (1982) también halló cambios estacionales en la comunidad macrobentónica de una playa expuesta, los cuales estuvieron asociados a migraciones de organismos entre el infralitoral y el mesolitoral.

Por otro lado, Fleischack (1985) no encontró, en playas de Sudáfrica, variaciones estacionales en las biomásas y en el número de especies, indicando que la distribución en "patches" de los organismos puede inducir a muchos errores en estas estimaciones. Es así como Olivier *et al.* (1973) en una descripción de las comunidades infralitorales de fondos blandos de la Pcia. de Buenos Aires, indicaron la existencia de varias especies de ocurrencia estacional, como *Amiantis purpuratus* y *Solen tehuelchus*, entre otras. Estos bivalvos poseen una escasa movilidad y un ciclo de vida largo, por lo que resulta difícil que sus ocurrencias sean estacionales. Day *et al.* (1971) tampoco encontraron estacionalidad en la composición de la fauna, con excepción del mesolitoral, en donde ocurren drásticas reducciones del número de especies durante el invierno debido a la mayor agitación del agua.



## **Factores ambientales responsables de la distribución de los organismos**

La acción de las olas y las características de los sedimentos han sido considerados como los principales factores físicos afectando la distribución de los organismos en playas. Field (1971) observó, indirectamente por medio del buceo, que el movimiento de los sedimentos producido por la acción de las olas era un factor físico determinante en la zonación faunística. Oliver *et al.* (1980) mostraron la importancia de las características de las olas como determinantes del movimiento de los sedimentos y de la zonación de la comunidad a lo largo del infralitoral de una playa expuesta. McLachlan *et al.* (1984) concluyeron que la energía de las olas controla el ambiente físico y la distribución de los organismos en costas de alta energía. Ninguno de estos autores realizó medidas directas del movimiento del agua y de los sedimentos.

Fleischack & Freitas (1989) calcularon, a partir de datos de altura de olas y de profundidad, valores de velocidad orbital horizontal, velocidad de corrientes y transporte de sedimento a lo largo de costa (long-shore), comprobando a partir de estas mediciones, la importancia del movimiento del agua en la zonación faunística resultante.

La discriminación ambiental entre la ZR y la ZAR mostró como variable física de importancia a la profundidad. A pesar de que ésta no es un factor físico en sí, en un ambiente de playa representa una medida indirecta de la velocidad orbital de la ola actuando sobre el substrato. En la zona de rompiente, donde la turbulencia es máxima, la deposición de material fino es mínima y la bioturbación del sedimento es despreciable, dado que estructuras biogénicas son difíciles de mantener bajo el intenso movimiento del sedimento.

En la zona de aguas rasas, donde disminuye la turbulencia con el aumento de la profundidad, la mayor deposición de material fino y el aumento de la actividad biogénica contribuyen con una mayor heterogeneidad en la textura de los sedimentos. En el local estudiado, la heterogeneidad hallada en los sedimentos de esta zona se debió principalmente al aporte de

material fino por parte del sistema hidrológico. Por fuera de la zona de rompiente, las características texturales del sedimento junto a la estabilidad, en un sentido termodinámico, del mismo, parecen ser los factores determinantes de la distribución de los organismos.

### **Diversidad y estabilidad ambiental**

La diversidad específica, una de las diferentes propiedades estructurales de una unidad ecológica, ha sido relacionada por varios autores con la estabilidad ambiental. Sanders (1968) y Slobodkin & Sanders (1969), en trabajos ya clásicos, definieron dos tipos principales de comunidades: físicamente controladas y biológicamente controladas. En las primeras, el ambiente es inestable y los parámetros físicos fluctúan de forma amplia e impredecible. Las especies de dichos ambientes son euritópicas, poco especialistas y pobres competidores, existiendo bajas tasas de especialización y resultando en una diversidad específica baja. Grassle (1967, *apud* Sanders, 1968) indicó que el éxito de las especies en dichos ambientes se basa en el mantenimiento de una gran flexibilidad genética, siendo especies oportunistas y cosmopolitas, con una escasa tendencia a la especialización. En las comunidades biológicamente controladas la diversidad es alta, existiendo una mayor complejidad en la estructura trófica; estas comunidades se desarrollan en respuesta a una mayor estabilidad ambiental.

Uno de los principales problemas de la comparación entre diversidad y estabilidad ambiental, y de la aplicación de las teorías de Sanders, es la propia ambigüedad de los términos estabilidad y rigurosidad ambiental (Boesch, 1974; Thiery, 1982). Estabilidad fue entendida por Sanders (1968) como constancia, a lo largo del tiempo, de los factores abióticos. Sin embargo, desde un punto de vista termodinámico, un sistema es estable cuando posee capacidad para volver a un determinado estado original cuando es perturbado, preservando una estructura similar a lo largo del tiempo (Boesch, *op.cit.*).

Existen ambientes donde algunos parámetros físicos pueden fluctuar de forma amplia, lo que generalmente ha sido denominado de rigurosidad ambiental, y otros no. A su vez esta fluctuación puede presentarse de una forma predecible o cíclica, siendo esto un factor importante para un determinado organismo que explota ese ambiente, el cuál puede haber adquirido, a lo largo de su historia evolutiva, una respuesta adaptativa a dicha rigurosidad ambiental. Es así como la rigurosidad o "stress" ambiental sólo puede ser entendida desde un punto de vista relativo, o sea uno u otro ambiente puede ser más o menos riguroso para uno u otro organismo (Thiery, 1982).

En playas arenosas, la gran movilización que presentan los sedimentos a llevado a muchos autores a considerar estos ambientes como inestables y rigurosos, estando esta inestabilidad en relación directa con el grado de exposición de la playa (Allen & Moore, 1987). Esta caracterización ha sido utilizada para explicar el aumento de la riqueza específica, número de especies, con el aumento de la profundidad y la consecuente disminución de la turbulencia o de la rigurosidad ambiental (Day *et al.*, 1971; McLachlan *et al.*, 1984; Fleischack & Freitas, 1989).

En el área estudiada, y en el transecto norte, la riqueza específica también mostró un aumento de la zona de rompiente a la zona de aguas rasas. Los valores de diversidad específica, que incorporan la información dada por la abundancia de cada especie, estuvieron afectados por las variaciones en el número de individuos durante las épocas de intenso reclutamiento, teniendo valores mínimos en la zona de aguas rasas durante los meses de verano y otoño. En el transecto sur la tendencia no fue la misma, existiendo una drástica caída de la riqueza específica para la zona de aguas rasas, acompañada también por valores mínimos de diversidad específica.

Las perturbaciones abióticas provocadas por la sedimentación y movilización de material fino proveniente del sistema hidrológico, no afectan solamente a la zona de aguas rasas sino también a la zona de rompiente y a la parte subaérea de la playa; esto último ocurre cuando los bancos fangosos son removidos del infralitoral por las grandes tempestades y depositados en la parte subaérea de la playa (Villwock & Martins, 1972; Martins *et al.*, 1979, 1983).

En la zona de rompiente, a pesar de existir una típica comunidad físicamente controlada y con una baja diversidad, existiría una mayor estabilidad y persistencia frente a estas perturbaciones. La restauración de playas a partir de la deposición de grandes volúmenes de sedimento en la parte subaérea de la misma, mostró tener también efectos mínimos y de corto plazo en la macrofauna bentónica del mesolitoral y de la zona de rompiente (Saloman & Naughton, 1984). Otros sistemas con baja diversidad, generalmente asociados a inestabilidad ambiental, también mostraron poseer una gran persistencia en la composición faunística y una mayor estabilidad a las perturbaciones que aquellos sistemas con una alta diversidad (Boesch, 1972, 1974; Boesch *et al.*, 1976).

En la zona de aguas rasas, en donde la diversidad es más alta, la estabilidad y persistencia de las comunidades frente a estas perturbaciones sería menor, existiendo importantes modificaciones. La recuperación va a depender, por un lado, del tamaño de la perturbación, y por otro, de las características dispersivas de las especies que ocurren en este ambiente. En los moluscos, estas características están, a su vez, especialmente relacionadas con el tipo de desarrollo larval.

### **El fenómeno de encapsulación en gasterópodos**

Entre los gasterópodos, ciertas características reproductivas como: estructura de la desova, tamaño del huevo, estadio de desarrollo en el momento de la eclosión, forma de la velígera y tamaño en el que ocurre la metamorfosis, exhiben poca variación intraespecífica, resultando unos buenos diagnósticos de una determinada especie y de las relaciones de esta especie con el medio ambiente (Robertson, 1971).

La forma de la ovicápsula en los neogasterópodos, suele tener un carácter genérico y/o específico, existiendo dentro de una misma familia formas muy diversas que reflejan una tendencia evolutiva, desde ovicápsulas primitivas (lenticulares con la base adherida al sustrato) hacia ovicápsulas pedunculadas

(Ponder, 1973). Muchos autores han buscado, por este motivo, agrupar las ovicápsulas de diferentes especies en grupos morfológicos determinados.

En cuatro de las cinco especies de *Olivancillaria* descritas en este estudio, existe un patrón morfológico similar al descrito por Bandel (1976), tomando como referencia a *Olivella perplexa*. Estas ovicápsulas se caracterizan por poseer un opérculo que se desprende en el momento de la eclosión. La pared es gruesa y compleja, está formada por varias capas, existiendo una interrupción en las capas externas que permite el desprendimiento del opérculo. Las diferencias entre las cuatro especies se deben a la diferente estructura de la pared, rígida en *Olivancillaria deshayesiana* y *O. urceus*, y flexible en *O. auricularia* y *O. uretai*. Entre estos dos tipos, las diferencias son de tamaño, sin que exista ninguna superposición entre las tres medidas consideradas. Los tamaños de las ovicápsulas están directamente relacionados con las dimensiones del huevo y de la protoconcha de cada especie. Ovicápsulas similares a éstas son producidas por *Olivella verreauxii* (Marcus & Marcus, 1959), *O. pusilla*, *O. mutica* (Paine, 1962), *O. fulgurata* (Amio, 1963) y *O. buplicata* (Edwards, 1968).

A otro grupo pertenecería la ovicápsula de *O. plata*, morfológicamente más simple que las anteriores, lo cual podría asociarse a un cierto grado de protección de la ovipostura por expansión del borde del manto o de la propia superficie lateral del pie materno sobre el callo. Es una esfera ovalada, sin opérculo, con una delgada pared y una pequeña base de adhesión. La ovicápsula de *Olivancillaria carcellesi*, en donde no existe un opérculo bien definido, podría representar una forma intermedia entre estos dos tipos.

Todas las especies de *Buccinanops* descritas hasta el momento (Penchaszadeh, 1971a, 1971b, 1973) poseen el mismo tipo de ovipostura, formado por ovicápsulas foliáceas con un corto pedúnculo y adheridas al callo materno. La presencia de una delicada pared también estaría asociado a un cierto grado de protección de la ovipostura. Esta homogeneidad reproductiva reflejaría una estrecha relación filogenética entre las especies de este grupo (Penchaszadeh, 1988).

Entre los Columbelloidea, la ovicápsula de *Parvanachis isabellei* estaría dentro de un grupo caracterizado por poseer un collar rodeando la abertura de escape (Bandel, 1974). A este grupo pertenecen las ovicápsulas descritas para *Nitidella ocellata*, *Anachis* sp. (Raeihle, 1969), *Anachis obesa*, *Anachis sparsa* (Bandel, 1974), *Columbella fuscata* (Houston, 1976) y *Costoanachis sertulariarum* (Marcus & Marcus, 1962).

El tamaño del huevo ha sido relacionado por diversos autores con la duración y el tipo de desarrollo larval. Vance (1973) sugirió que como el incremento en el tamaño del huevo está asociado a un aumento del período de prealimentación del embrión, esto produciría una disminución del período de alimentación larval y determinaría el tipo de desarrollo. Huevos pequeños tendrían un menor tiempo de desarrollo y derivarían en larvas planctotróficas, mientras que huevos grandes demorarían en completar el desarrollo, y presentarían una disminución o supresión del estadio de larva libre. Strathmann (1977) cuestionó esta relación, ya que, en diferentes especies de crustáceos y poliquetos, el aumento del tamaño del huevo se relacionó simplemente a un aumento del tamaño de la larva, sin supresión o disminución de la fase de larva libre. Sin embargo, esta relación en moluscos está bien documentada en diferentes especies de prosobranquios (Amio, 1963), en los opistobranquios (Thompson, 1967) y en los murícidos (Spight, 1975; Gallardo & Perron, 1982).

Entre las especies de gasterópodos estudiadas en el presente trabajo, existe una relación positiva entre el tamaño del huevo y la duración y el tipo de desarrollo larval. Por un lado, huevos pequeños de 125 micrones, colocados en forma individual (*P. isabellei*) o en número de 10 a 30 por ovicápsula (*Kurtziella dorvillae*) estuvieron asociados a un corto desarrollo (10 a 15 días) con eclosión de una larva velígera planctotrófica.

Por otro lado, huevos grandes, entre 600 y 1000 micrones, sin sustancias alimenticias extravitelinas, estuvieron presentes en especies con un largo tiempo de desarrollo (no menor de 25 días) y eclosión de una forma reptante (*Olivancillaria* spp. y *Olivella plata*).

Este último tipo de desarrollo no estuvo directamente relacionado al tamaño del huevo en aquellas especies en donde el embrión se alimentó de sustancias extravitelinas, en la forma de huevos nutricios (*Buccinanops moniliferum* y *B. duartei*). En estas especies los huevos tuvieron diámetros entre 220 y 300 micrones, y el tiempo de desarrollo fue prolongado, próximo a los 30 días, con eclosión de una forma reptante. En *B. moniliferum*, a pesar de la presencia de más de un huevo viable por ovicápsula, apenas uno completa el desarrollo a expensas de los huevos nutricios. Es posible que en esta especie exista canibalismo, como fue observado para *Buccinum undatum* y *Fasciolaria tulipa* (Webber, 1977). El tamaño del recluta en el momento de la eclosión, para el caso de la alimentación con huevos nutricios, es extremadamente variable (Spight, 1976), lo que podría explicar las diferencias halladas entre este estudio y el de Penchaszadeh (1971a), quien menciona reclutas con largos superiores a los hallados en el área de Rio Grande.

Una de las principales ventajas que ofrecería la encapsulación es la protección del embrión a la predación en el plancton, tanto en aquellas especies que suprimen totalmente su vida larval libre, como en los casos en que de la ovicápsula eclosiona una larva velígera. En este último tipo de desarrollo, denominado por diversos autores de desarrollo mixto, se resguardarían los primeros estadios del desarrollo, los cuales poseen una mayor vulnerabilidad a la predación planctónica por el menor tamaño y la mayor pasividad de los embriones (Pechenick, 1979).

Poco se ha discutido sobre la ventaja que representaría la elección de un substrato para la ovipostura. Según D'Asaro (1986) esta elección no sería un fenómeno aleatorio, ya que en muchas especies ejercería una gran influencia en la sobrevivencia del embrión. La elección de un substrato adecuado para la colocación de las oviposturas en ambientes con una gran movilización de los sedimentos, como es el caso de una playa arenosa expuesta, resultaría necesaria para garantizar la sobrevivencia del embrión durante su desarrollo, especialmente en aquellas especies con un prolongado período intracapsular.

En el presente estudio, la especificidad en la elección de un substrato fue baja en aquellas especies con desarrollo de corta duración y eclosión de una larva pelágica. En *Parvanachis isabellei*, el abundante material muestreado evidenció los variados substratos utilizados por esta especie, estando los grados de preferencia en relación directa con sus abundancias en el ambiente. De la misma forma, el número de ovicápsulas por cada tipo de substrato estuvo relacionado a la superficie disponible.

En contraste, aquellas especies con desarrollo "directo" y de larga duración tuvieron una alta especificidad en la elección del substrato. En una playa de arena expuesta, existe una cierta acumulación de substratos duros que estarían disponibles para la colocación de la ovipostura; sin embargo, la mayoría de estos objetos sufren rodamientos y desplazamientos hacia la parte subaérea de la playa, por efecto de la acción de las olas (Riedl & McMahan, 1974). En estos ambientes, una elección aleatoria de un substrato sería altamente desventajosa, especialmente si consideramos los largos tiempos de desarrollo registrados y el consiguiente aumento de las posibilidades de movilización de las oviposturas a locales desfavorables.

En *Olivancillaria deshayesiana* y *O. carcellesi*, la ovipostura fue depositada en otros gasterópodos, mostrando la primera una gran preferencia por adultos de una única especie, *Buccinanops moniliferum*. La elección de ejemplares vivos de otra especie de gasterópodo co-ocurrente aseguraría la permanencia de la ovipostura en el mismo local de los adultos. Un comportamiento similar fue hallado por Amio (1963) para *Olivella fulgurata*, que deposita sus ovicápsulas en ejemplares vivos de *Proclava kochi*, y también por Bandel (1976) para *O. perplexa* que deposita en ejemplares vivos de *Conus jaspideus pygmaeus*. Este tipo de especificidad en la elección del sustrato está acentuada por el fenómeno de oviposición contagiosa, presente en *Olivancillaria deshayesiana*, y ya mencionado por D'Asaro (1966) para *Thais haemastoma floridiana*.

Por este comportamiento, diferentes hembras contribuyen con sus oviposturas para una misma masa ovígera. Rosenthal (1970) y Chess & Rosenthal (1971) encontraron que en *Kelletia kelletii* y en *Mitra idae*, las ovicápsulas de una hembra servirían de estímulo para la ovipostura de otras hembras maduras.



Este comportamiento no fue hallado en *Olivancillaria auricularia* y *O. uretai*, en donde la alta especificidad en la elección de un único substrato para cada ovicápsula, está básicamente relacionado a comportamientos manipulativos por parte de las hembras. Las características de los fragmentos utilizados indican que estos permanecen rodando y desgastándose entre los bancos de arena de la zona de rompiente, siendo difícilmente transportados afuera del agua. La pared flexible de la ovicápsula evitaría el desprendimiento de la misma durante el continuo zarandeado. Las mayores dimensiones de los fragmentos utilizados por *O. auricularia* se relacionan al mayor tamaño que alcanzan los adultos de esta especie.

En aquellos casos en que las ovicápsulas son colocadas en el callo materno, como es el caso de *B. moniliferum* y *Olivella plata*, el desarrollo también se completaría hasta la eclosión de una forma reptante en el mismo local donde se encuentran los organismos adultos. Este comportamiento tendría la ventaja de una cierta protección parental de la ovipostura, permitiendo la colocación de ovicápsulas con paredes menos elaboradas que las anteriores. Algunas desventajas serían la poca superficie disponible para la ovipostura, callo materno, y el riesgo de desplazamiento del substrato a locales desfavorables, en caso de muerte del organismo materno durante el desarrollo de los embriones.

Penchaszadeh & Mahieu (1976), estudiando la reproducción en diferentes especies de Volutidae, señalaron la ventaja adaptativa de las posturas de *Adelomelan brasiliensis*, las cuales son de forma totalmente esférica y no se hallan adheridas a un substrato como en los demás miembros de la familia. Según estos autores, dicha postura evitaría el enterramiento frente a las continuas movimentaciones de arena. En el área de estudio, esta especie se halla limitada a locales con profundidades mayores de los 12 metros, en donde la acción de las olas en el fondo es ocasional. Este tipo de ovicápsula no representaría un ventaja para aquellas especies que se distribuyen en locales menos profundos, ya que serían fácilmente removidas fuera del agua por las tormentas. Prueba de esto son las frecuentes resacas de ovicapsulas de *A. brasiliensis* que ocurren en locales al sur del balneario de Cassino y en playas de la Pcia. de Buenos Aires (obs.per.).

Es evidente que en los ambientes de playa expuesta donde se distribuyen las especies de gasterópodos estudiadas, la elección de un substrato para la ovipostura ha jugado un papel importante en la separación de habitats y en la especialización de varias de estas especies.

### **Determinación del desarrollo larval a partir de las características de la protoconcha**

Los diferentes criterios utilizados en la determinación del desarrollo larval a partir de las características de la protoconcha, se basan en la idea de que existe una relación definida entre el tamaño del huevo, la morfología de la concha y el modo de desarrollo. Según Fretter & Pilkington (1971), la estructura diferente de la protoconcha en los gasterópodos es debida a la falta de deposición de cristales de carbonato de calcio. En las especies con supresión de la vida libre, esta deposición comienza antes de la metamorfosis, formándose una protoconcha opaca y calcificada que difícilmente se separa de la teloconcha.

La morfología de la concha en los moluscos está muy influenciada por la alimentación, por lo que sería de esperar que un cambio importante en el tipo de alimentación va a producir diferencias marcadas en la estructura de la concha. En huevos ricos en vitelo, como los de las especies de *Glivancillaria*, las diferencias entre la PI y la PII son prácticamente inexistentes; mientras que en aquellos huevos que se desarrollan en una larva velígera con alimentación extraembrionaria, libre o intracapsular, estas diferencias son marcadas. Un buen ejemplo de esto lo constituye la PI de *Buccinanops moniliferum*, la cual se halla bien diferenciada del resto de la protoconcha.

Otro cambio de alimentación importante se produce cuando una larva planctotrófica se metamorfosea y recluta en el bentos. En estos casos la PII aparece, generalmente, bien diferenciada de la teloconcha, con un límite P-T marcado.

Aquellas veligeras que completan su desarrollo dentro de la ovicápsula, suelen presentar una metamorfosis intracapsular, como fue observado en *D. deshayesiana* y *B. moniliferum*. En estos casos, el cambio de la alimentación y de habitat es gradual, y en consecuencia, las diferencias entre la PII y la T son mínimas.

Esto no ocurriría en las larvas lecitotróficas con vida pelágica libre, en donde el reclutamiento al bentos representaría un cambio importante de habitat, produciendo un límite P-T también marcado. En estos casos, una correcta identificación de la PI sería fundamental para la diferenciación entre planctotrofia o no-planctotrofia.

Entre las especies de gasterópodos estudiadas, estos dos tipos de desarrollo están bien representados y repartidos en iguales proporciones. La relación propuesta por Shuto (1974) entre el diámetro máximo de la protoconcha y el número de vueltas, mostró discriminar bien las especies con desarrollo conocido. En las restantes especies, los valores de esta relación, junto con la identificación de la PI, fueron utilizados para inferir el tipo de desarrollo. En el caso de *Natica limbata*, la comparación con otras especies del mismo género con desarrollo conocido, indicó la existencia de un desarrollo planctotrófico.

En los bivalvos, el criterio desarrollado por Ockelmann (1965) mostró la existencia de planctotrofia en todas las especies, con excepción de *Adrana patagonica*, que presentó un desarrollo no-planctotrófico (lecitotrófico ?) que sería característico de todos los protobranquios (Jablonski & Lutz, 1980). Entre las especies con planctotrofia existió, sin embargo, una gran diferencia entre las dimensiones de la PdII, para dimensiones muy similares de PdI. *Abra lioica* tuvo un tamaño máximo de PdII, seguido de *Tellina petitiana*, *Macra janeiroensis* y *Donax gemmula*. Si consideramos que existe una gran uniformidad intraespecífica de los tamaños de la concha en el momento de la metamorfosis (Loosanoff et al., 1966), el tamaño de la PdII podría relacionarse a la duración de la vida planctónica. En este caso, podría esperarse que al menos en *A. lioica*, el tiempo de vida planctónico sea mayor que en las restantes especies de bivalvos estudiadas.

Los criterios expuestos en este estudio fueron utilizados, entre otros, por Rodríguez Babio & Thiriot-Quéreux (1974) en prosobranquios; por Jung (1975), Jablonski (1986) y Jablonski & Lutz (1983), en análisis paleontológicos de asentamientos de moluscos fósiles; por Lutz *et al.* (1986) en un estudio ecológico de los moluscos de las fosas o aberturas hidrotérmicas de mares profundos; y por Houbrick (1987) en un estudio de la biología reproductiva en Planaxidae.

La crítica más importante a la teoría apical, junto con un interesante histórico, fue realizada por Hadfield & Strathmann (1990). Estos autores señalan que, al menos en Trochidae (Archeogastropoda), existen larvas lecitotróficas nadadoras libres y con un gran poder dispersivo, las que poseen protoconchas similares a las de larvas lecitotróficas bentónicas, con menor dispersión que las anteriores. A pesar de realizar una crítica a la teoría apical, estos autores en realidad cuestionan la atribución de un escaso poder dispersivo a las larvas lecitotróficas, y no la inferencia de planctotrofia o no-planctotrofia a través de la teoría apical.

### **Implicaciones ecológicas del tipo de desarrollo larval**

Las relaciones filogenéticas parecen tener una importancia secundaria en la determinación del tipo de desarrollo larval en invertebrados bentónicos, por lo que muchos autores han buscado explicaciones ecológicas a la presencia o no de una larva planctotrófica en el desarrollo de una especie (Jablonski & Lutz, 1980).

Thorson (1950) relacionó la disminución en el número de especies con desarrollo pelágico con el aumento de la latitud (del Ecuador a los polos) y de la profundidad. Esta disminución fue explicada por las mayores fluctuaciones que tendría el alimento disponible para las larvas planctotróficas en altas latitudes y en profundidad, ambientes que favorecerían aquellas especies con desarrollo no-planctotrófico. Aparentemente bien documentada para bivalvos (Ockelmann, 1965) y para

gasterópodos (Thorson, 1965), esta tendencia fue cuestionada por algunos autores (Spight, 1977; Hines, 1986), a partir de las numerosas excepciones surgidas al estudiar otros grupos de invertebrados y en habitats diferentes a los muestreados anteriormente.

Una de las relaciones mejor comprobadas es aquella que considera el grado de dispersión de una especie en función del tipo de desarrollo. Un mayor tiempo de permanencia en el plancton, generalmente asociado a un desarrollo planctotrófico, es determinante de la capacidad dispersiva de una larva (Scheltema, 1986). Las ventajas de este mayor poder dispersivo fueron bien enumeradas por Mileikovsky (1971) y podrían resumirse en: amplia distribución geográfica y una consecuente mayor distribución de las poblaciones adultas; capacidad grande para colonizar habitats nuevos o recientemente perturbados; y menor gasto de energía por prole, al existir una disponibilidad externa de alimento para completar el desarrollo de la larva. Las especies con desarrollo planctotrófico poseen, además, un mayor intercambio genético entre poblaciones, lo cual determina una menor especialización y un mayor registro de vida geológico.

La relación entre el tipo de desarrollo y el rango geográfico de distribución de una especie fue analizada, entre otros, por Scheltema & Williams (1983) y Shuto (1983). Entre los gasterópodos estudiados, aquellas especies con desarrollo "directo" tienen un rango geográfico pequeño, estando distribuidas a lo largo de la costa sur del Brasil y norte de la Argentina. La mayoría de las especies con desarrollo planctotrófico poseen, al contrario, una distribución amplia, a lo largo de todo el océano Atlántico, desde North Carolina (USA) o Caribe hasta el sur del Brasil.

Una excepción a esta mayor amplitud en las especies con planctotrofia, es la distribución presentada por *Natica limbata*, *Terebra gemmulata* y *Parvanachis isabellei*. Esta última especie ha sido muy confundida con *P. obesa* (Marcus & Marcus, 1962), la cual posee una amplia distribución, desde North Carolina (USA) hasta el norte de la patagonia (Argentina). Las oviposturas y el desarrollo de *P. obesa*, descrito por Bandel (1974), son muy similares a los hallados en el presente trabajo para *P. isabellei*. Las diferencias taxonómicas entre estas dos

especies se han basado solamente en características de la ornamentación de la concha (Sá, 1986), las cuales resultaron muy variables dentro de la población estudiada. Nuevos trabajos van a ser necesarios para determinar la correcta posición taxonómica de ambas especies.

En los bivalvos, solamente tres especies poseen una amplia distribución geográfica, desde North Carolina (USA) hasta el sur de la Argentina: *Strigilla carnaria*, *Corbula caribaea* y *Abra lioica*. Todas estas especies presentan desarrollo planctotrófico, aunque solamente a *A.lioica* se le ha atribuido una larga vida planctónica.

El mayor o menor poder dispersivo de cada desarrollo larval a sido también relacionado con las estrategias de historia de vida de una especie, y en especial con los modelos r- y K-. Estos términos, desarrollados por McArthur & Wilson (1967), expresan los extremos de un rango de selección; una selección r- favorece una tasa de incremento poblacional (r) alta, mientras que una selección K- favorece la habilidad competitiva en un ambiente saturado o próximo a su capacidad de soporte (K). Los organismos exhibirían diferentes estrategias para ubicarse dentro de este rango selectivo. En aguas costeras, según este modelo, las especies más generalistas, oportunistas (supuestamente r-estrategas) tendrían una alta tasa de producción de gametas y producirían pequeñas larvas planctotróficas con poco o nada de cuidado parental, estando generalmente caracterizadas por poblaciones con grandes fluctuaciones en sus abundancias. La capacidad de invasión de nuevos biotopos sería muy alta, ya que la gran variabilidad en el genotipo permitiría la colonización de ambientes heterogéneos (Crisp, 1974; Menge, 1975).

Por otro lado, las especies más especialistas, de equilibrio (supuestamente K-estrategas), producirían pocos huevos, de gran tamaño e invertirían en una mayor energía por progenie, teniendo larvas no-planctotróficas y poblaciones estables. Estas especies poseen un menor rango de distribución y una buena capacidad de segregarse espacialmente. La supresión de la fase larval pelágica tendría un claro significado adaptativo, siendo probablemente una respuesta a presiones ambientales (Ponder, 1973).

En una playa expuesta, en donde la zonación física determina la existencia de ambientes delimitados y con características propias, la pérdida de la fase larval aseguraría el reclutamiento en el mismo local donde se encuentra el adulto, y evitaría la pérdida de descendencia por reclutar en locales inadecuados. En las especies de *Olivancillaria* y *Buccinanops*, el desarrollo "directo" ha favorecido la mayor especialización y una clara separación de habitats. Esta segregación de especies por profundidad fue también observada por Shuto (1974), asociada a un desarrollo larval no-planctotrófico.

Este tipo de desarrollo estaría bien difundido entre gasterópodos de playas expuestas. En el género *Bullia*, donde todas las especies poseen un desarrollo "directo" con incubación de las ovicápsulas en el pie de las hembras, la supresión de la fase de larva libre tiene la ventaja de garantizar el reclutamiento en el ambiente parental (Brown, 1982). Otra especie característica del mesolitoral de playas arenosas, *Olivella verreauxii* (= *Olivella minuta*, según Rios, 1985), presenta un desarrollo lecitotrófico, con eclosión de una larva velígera que se metamorfosea en reptante a las pocas horas de eclosionar (Marcus & Marcus, 1959). Un desarrollo similar fue descrito para *O. biplicata* (Edwards, 1968).

Según Gallardo (1980) y Gallardo & Perron (1982), el desarrollo larval planctotrófico en los gasterópodos sería una característica primitiva, que tiende a evolucionar a un desarrollo "directo". En *Conchalepas conchalepas*, un muricido común en el litoral del océano Pacífico, la presencia de una larva planctotrófica fue asociada a un habitat poco predecible y fluctuante. Esta especie presenta una gran dispersión y un mayor flujo genético. Las especies que suprimen este desarrollo, poseen un flujo genético menor, permitiendo la formación de poblaciones aisladas y adaptadas a condiciones microambientales. La pérdida de la larva libre estaría asociada, entonces, a una gran predictabilidad y estabilidad ambiental.

Las estrategias reproductivas en los bivalvos, donde prácticamente todas las especies tuvieron planctotrofia, no parecen seguir los mismos lineamientos que en los gasterópodos. Sin embargo, los criterios de determinación de la planctotrofia en los bivalvos no son tan claros como en los gasterópodos.

Otro factor a considerar es la dificultad en inferir el tiempo que la larva pasa en el plancton, determinante del poder dispersivo de la misma. Si la relación sugerida entre la PdII y la PdI fuese comprobada, varias de las especies que caracterizan este ambiente de playa, como *Amiantis purpuratus* y *Tivela ventricosa*, pasarían poco tiempo en el plancton y evitarían, de esta forma, una dispersión desfavorable.

### Repartición del ambiente playa

La zonación faunística hallada en el ambiente de playa estudiado, indica que las especies están bien adaptadas al medio físico, existiendo diferentes factores determinando la repartición de recursos. Entre las especies de *Olivancillaria*, las diferencias morfológicas de la concha indican que unas especies se encuentran más adaptadas que otras para movilizarse bajo la turbulencia máxima de la zona de rompiente. *O. auricularia* posee una concha aplanada y pesada, bien diferente de la concha de *O. deshayesiana*, más leve y redondeada. Las diferencias halladas en el comportamiento reproductivo también son determinantes de la separación espacial entre estas especies, mostrando a su vez, una interesante adaptación.

Esta repartición espacial también fue observada en especies del género *Bullia* en Sudáfrica, donde unas explotan el mesolitoral y otras el infralitoral. Diferencias en el comportamiento de locomoción determina que aquellas con una mayor capacidad de "barrenar" ("surfear") en las olas, invadan el mesolitoral, más específicamente la zona de barrido (McLachlan & Horst, 1979). Según Brown (1982), estas diferencias en el comportamiento también serían responsables por la distribución de las especies a lo largo de la playa. Como fue mencionado anteriormente, la acción de las olas puede crear un gradiente secundario paralelo a la línea de costa, por diferencias en la energía actuando a lo largo de un litoral con una geografía recortada.



Existe otra forma de repartición del ambiente por migraciones estacionales, debidas a comportamientos tróficos o reproductivos. En la playa estudiada, *Olivancillaria uretai* presentó un comportamiento migratorio reproductivo, por el cual las hembras migran a la zona de rompiente para la colocación de las oviposturas en fragmentos calcáreos que se acumulan entre los bancos de arena. Migraciones similares, aunque inversas, fueron observadas para *Bullia digitales* y *B. pura*, donde las hembras migran a locales más profundos para la ovipostura (McGwynne & Horst, 1985; Silva & Brown, 1985).

Toda migración reproductiva es responsable, secundariamente, de producir una zonación por tallas. En el caso de *O. uretai*, las menores tallas ocurrieron en la zona de rompiente, existiendo una migración por parte de los nuevos reclutas hacia locales más profundos, a medida que van creciendo. Otra zonación por tallas fue mencionada por Fleischack (1985) para un venéreo, *Tivela palita*, en donde el tamaño de los individuos es mayor con la disminución de la profundidad. Esta estrategia sería común en las especies de migradores internareales, donde los adultos, con mayor resistencia a la exhondación, ocupan locales superiores del mesolitoral.

McGwynne & McLachlan (1985) señalaron la importancia que tiene la separación de nichos tróficos en la explotación de una playa. Esta repartición sería importante entre las especies de gasterópodos co-ocurrentes de una misma zona, los cuales exhibirían espectros tróficos diferentes. Entre las especies de *Olivancillaria* y *Buccinanops*, existiría esta repartición, siendo las primeras predadores exclusivos de bivalvos y crustáceos, y teniendo las segundas un espectro alimentar más amplio, que incluiría la necrofagia.

Las migraciones tróficas parecen ser comunes en aquellas especies del infralitoral que invaden el mesolitoral en busca de sus presas. *O. auricularia* y *B. duartei* mostrarían este tipo de migración durante los meses del verano, donde es común hallarlas en el mesolitoral (Klappenbach, 1961; Penchaszadeh, 1971b; Gianuca, 1985).

## Ciclos de vida y estructura de la comunidad

Según Masse (1972), las especies con ciclos de vida largo son importantes en el mantenimiento de la estructura de una comunidad, ya que un ciclo de vida corto presenta generalmente grandes fluctuaciones en la estructura poblacional. Thorson (1950) halló que estas fluctuaciones estaban asociadas a un tipo de desarrollo larval planctotrófico, a través del cual se producían grandes pérdidas durante el prolongado periodo que pasa una larva en el plancton.

En el área de estudio, y considerando el tipo de análisis numérico utilizado, las mayores variaciones en la estructura de la comunidad fueron debidas a fluctuaciones anuales en las poblacionales de algunas especies, producidas por importantes reclutamientos. La composición faunística de cada unidad ecológica determinada, no sufrió mayores variaciones a lo largo de un periodo de cuatro años.

Durante el verano y el otoño se registraron reclutamientos en la mayoría de los gasterópodos. Algunas especies, como *Olivancillaria deshayesiana*, *O. uretai* y *Parvanachis isabellei*, tuvieron otros reclutamientos menores a lo largo del año. En gasterópodos prosobranquios, son comunes las desovas en primavera y verano, como respuesta a un aumento de la temperatura del agua (Anio, 1963; Brown, 1982). En las especies de bivalvos, los reclutamientos fueron más prolongados, con varias especies mostrando picos durante el invierno. Esto podría explicar el reclutamiento registrado para *Natica limbata*, predador perforante de bivalvos, durante el mes de julio.

Entre los gasterópodos, aquellas especies con un desarrollo larval no-planctotrófico tuvieron un ciclo de vida largo, con varias clases anuales. Los histogramas mostraron, a su vez, la falta de clases intermedias, debido a fallas en los reclutamientos o a mortalidades importantes de juveniles. Este ciclo está ejemplificado en *Olivancillaria deshayesiana*, donde el crecimiento estimado mostró ser lento y la mortalidad baja. *Parvanachis isabellei*, con un desarrollo larval planctotrófico, tendría un ciclo de vida corto, con tendencia a una reproducción semelpárica. El registro de ovicápsulas y de reclutas de esta especie fue prácticamente continuo durante todo el año.

Entre los bivalvos, la mayoría de las especies mostró la presencia de más de dos clases anuales. Solamente en una especie, *Donax gemmula*, puede asegurarse que existe un ciclo de vida corto. En este donácido el crecimiento es rápido y existe una alta tasa de mortalidad, mostrando una reproducción típicamente semelpárica.

A pesar de la presencia de algunas especies con un ciclo de vida corto, éstas mantuvieron, al menos durante el período estudiado, una ocurrencia constante en el ambiente. A su vez, existieron reclutamientos relativamente amplios en todas las especies, independientemente del ciclo de vida presentado.

### **Perturbación y sucesión**

Un disturbio natural, ya sea causado por factores físicos o biológicos, puede definirse como un evento que produce una alteración o destruye los recursos de espacio y alimento, afectando un organismo o la comunidad entera (Jaramillo *et al.*, 1987). La heterogeneidad espacio-temporal de los fondos infralitorales sería mantenida por disturbios biológicos, que son de menor escala espacial y de mayor frecuencia que los físicos (Probter, 1984).

En los fondos infralitorales de la zona de aguas rasas o "nearshore", sin embargo, la acción de las olas producidas por las grandes tormentas es responsable por los disturbios y por la heterogeneidad espacial en sedimentos y fauna. En estos fondos, las diferencias espaciales en la composición específica y en las abundancias pueden explicarse por diferentes estadios de recolonización de un desastre o perturbación local pasada (Johnson, 1973).

La secuencia en la recolonización de un local perturbado fue estudiada por varios autores, existiendo una buena revisión en Zajac & Whitlatch (1984). La idea prevaleciente es que, después de una perturbación, la recolonización del habitat defaunado va ser iniciada por especies oportunistas (*sensu* McArthur & Wilson, 1967).

Procesos de recolonización en playas, después de una perturbación natural, fueron estudiados por Jaramillo *et al.* (1987), quienes encontraron que los poliquetos dominaban la macroinfauna durante los primeros pasos de la recolonización. El ciclo de vida, con desarrollo larval pelágico y período reproductivo largo, confirió a estos organismos una prevalencia y pionerismo sobre los anfípodos, con desarrollo no-planctotrófico e incubación. Los mismos resultados fueron observados por Simon & Dauer (1977) después de una defaunación producida por una marea roja.

La capacidad dispersiva de una especie, tanto a través de larvas como de adultos, es una característica determinante en el proceso de recolonización. Santos & Simon (1980) han comprobado que más del 90 % de las especies que colonizan un ambiente defaunado, lo hacen a través de las larvas, siendo mínima la colonización por los adultos y restringida a los bordes del área defaunada. El tamaño de la defaunación y el tipo de organismo disponible en el área determinan el proceso de recolonización.

Las características de la dinámica sedimentaria en el área estudiada, mostraron que la zona de aguas rasas estaría sujeta a frecuentes perturbaciones provocadas por la deposición y movilización de bancos fangosos. Los procesos de sucesión van a estar, entonces, relacionados con el tamaño de la perturbación, en este caso, del banco de fango formado y movilizado, y con las características de historia de vida de los organismos del área.

Entre los gasterópodos estudiados, existió una dominancia de especies con características K-estrategas (*Olivancillaria* spp. y *Buccinanops* spp.). Un ciclo de vida largo, asociado a un desarrollo larval "directo" y a un complejo comportamiento reproductivo debido a una alta especificidad en la elección de un determinado substrato para la oviposición, indicaría que estas especies son características de un estado sucesional avanzado o cercano al climax. La invasión de estas especies a un habitat defaunado se produciría, fundamentalmente, por migración de los adultos desde los bordes de las áreas no afectadas.

Estas últimas especies están ausentes en locales donde hubo importantes perturbaciones por deposición de fango, mismo que estos bancos hayan sido renovados y los sedimentos arenosos reconstituidos. En estos locales, al sur de la barra, la fauna hallada estuvo constituida por especies con características generalistas y oportunistas. Entre éstas se destaca, *Parvanachis isabellei*, el cual presentó una alta tasa de renovación poblacional y, fundamentalmente, una larva con una gran capacidad dispersiva.

La presencia de este gasterópodo en locales perturbados, podría relacionarse a aspectos tróficos de la especie. *P. isabellei* mostró ser un carnívoro voraz, siendo frecuentemente muestreado con poliquetos en su probóscide. Los poliquetos son dominantes en las primeras etapas de una recolonización (Simon & Dauer, 1977). *P. isabellei* estaría adaptado para explotar un recurso alimentar poco predecible y distribuido en forma de "patches" o manchones. Relaciones similares fueron halladas por White *et al.* (1985) para diferentes especies de Pyranidellidae y por Robertson (1983) para los Epitoniidae.

Algunos bivalvos, como *Macra isabelleana* y *Abra lioica*, tuvieron altas abundancias entre las estaciones al sur de la barra. Estos bivalvos tendrían una mayor tolerancia al material en suspensión, sin que sean necesariamente detritívoros exclusivos. La colonización por parte de *M. isabelleana*, de bancos fangosos poco estabilizados, explicaría las masivas resacas de individuos vivos de esta especie, que comunmente ocurren en locales al sur de la barra.

En *Parvanachis isabellei*, la planctotrofia representa claramente la ventaja de un mayor poder dispersivo. Esta especie mostraría que el tamaño del adulto no es determinante del tipo de desarrollo larval. En general, se ha asumido que un pequeño tamaño es limitante para la planctotrofia (Menge, 1975; Strathmann & Strathmann, 1982), lo cual contradice, en lo que respecta a la dispersión, el modelo de r-estratega. De hecho, McCall (1977) propone un modelo de sucesión de infauna en donde las especies oportunistas y colonizadoras tempranas, con varias reproducciones por año y rápido desarrollo, son de pequeño tamaño y presentan lecitotrofia. Para algunos autores (Vance,

1973; Menge, 1975), la lecitotrofia representa un mayor gasto energético que la planctotrofia, por lo que especies con una gran inversión energética en la reproducción (r-estrategas) tendrían este tipo de desarrollo. Existen trabajos, sin embargo, que prueban lo contrario (Grahame, 1977).

Es evidente que fabricar un huevo pequeño y una ovicápsula simple, como en *P. isabellei*, es energéticamente menos costoso que un huevo grande y una ovicápsula compleja, como en *O. deshayesiana*. Sin embargo, el esfuerzo reproductivo no puede ser estimado a partir del gasto para cada progenie sino a partir del gasto total utilizado en la reproducción; de hecho no existe un consenso en cuanto a la forma de medición del esfuerzo reproductivo (Grahame & Branch, 1985).

Las características r-estrategas que presenta *D. gemmula*, especie exclusiva de la zona de rompiente, pueden explicarse a través de la explotación de un recurso trófico que presenta grandes variaciones temporales, como sería el fitoplancton en la zona de rompiente. Todos los donácidos, típicos de ambientes de playa, presentarían características similares (Ansell, 1983).

### Consideraciones finales

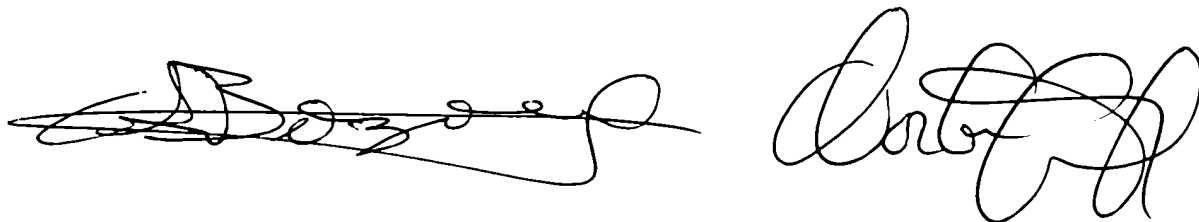
Las características reproductivas y demográficas de los moluscos de la playa expuesta estudiada, indicarían que este ambiente, a pesar de su gran dinamismo físico, es altamente predecible. En él encontramos una fauna especializada en explotar la escasa heterogeneidad espacial, y distribuida en estrecha relación con el gradiente físico y las zonas producidas por sus discontinuidades.

Cada zona presenta respuestas diferentes a las perturbaciones físicas que, en el área estudiada, son acentuadas por el aporte inusual de material fino proveniente de la descarga del sistema hidrológico Patos-Mirim. Esta descarga, que sufrió grandes alteraciones con la construcción de los muelles y con los continuos dragados del canal principal de navegación, es la

responsable por una disminución de la predictabilidad de los procesos físicos, afectando principalmente a la zona de aguas rasas.

El uso de los moluscos para el monitoreo ambiental representa un línea de investigación con una gran aplicación práctica. Estudios en este sentido fueron realizados por Taylor *et al.* (1970) y Sykes & Hall (1970), quienes diagnosticaron, a partir de la composición malacológica, el grado de perturbación causado por los dragados de los canales y por la contaminación doméstica e industrial,.

Para este tipo de monitoreo ambiental es necesario un detallado conocimiento de los procesos de recolonización, los cuales son un reflejo de las capacidades dispersivas de las especies disponibles en el área afectada. Un precepto básico es que las especies con larvas no-planctotróficas, y en especial aquellas sin larvas pelágicas, van a demorar en retornar a un local perturbado. Dado que el repoblamiento de estas especies es un proceso largo y azaroso, la ausencia prolongada de las mismas nos estará indicando el límite de resiliencia de un ambiente, a partir del cual una área afectada no recuperaría su composición faunística inicial.

Two handwritten signatures in black ink. The signature on the left is more elongated and horizontal, while the one on the right is more compact and vertical.

## BIBLIOGRAFIA

- ABREU, P.C., 1986. Variações temporais da biomassa fitoplanctônica no canal de acesso ao estuário da Lagoa dos Fatos. Tese de Mestrado, Fundação Universidade do Rio Grande, Rio Grande, 130 p.
- ABSALAO, R.S., 1986. Discriminação ambiental entre associações de moluscos macro-bentônicos ao largo de Rio Grande, RS, Brasil. Situação inverno-primavera. Tese de Mestrado, Fundação Universidade do Rio Grande, Rio Grande, 126 p.
- AMIO, M., 1963. A comparative embryology of marine gastropods, with ecological considerations. *J. Shimonoseki Univ. Fish.*, 12(2,3): 231-337.
- ANSELL, A.D., 1983. The biology of the genus *Donax*. En: *Sandy Beaches as Ecosystems*. McLachlan & Erasmus eds., The Hague, JUNK, p: 607-636.
- ALLEN, P.L. & J.J. MOORE, 1987. Invertebrate macrofauna as potential indicators of sandy beach instability. *Estuar. coast. Shelf Sci.*, 24: 109-125.
- BALLY, R., 1981. The ecology of three sandy beaches on the west coast of South Africa. PhD Thesis, University of Cape Town, Rondebosch, 404 p.
- BANDEL, K., 1974. Spawning and development of some Columbellidae from the Caribbean Sea of Columbia (South America). *The Veliger*, 16: 271-282.
- BANDEL, K., 1976. Spawning, development and ecology of some higher Neogastropoda from the Caribbean Sea of Colombia (South American). *The Veliger*, 19(2): 176-193.
- BAPTISTA, J.R., 1986. Flutuações diárias e horárias dos elementos nutrientes dissolvidos, do material em suspensão e das características físicas da água na parte sul do estuário da Lagoa dos Fatos e Praia do Cassino - RS. *Acta Limnol. Brasil.*, 1: 29-46.
- BARNETT, F.R.O. & B.L.S. HARDY, 1967. A diver operated quantitative sampler for sand macrofaunas. *Helgolander Meeresunters.*, 15: 390-398.
- BAYNE, C.J., 1968. Histochemical studies on the egg capsules of eight gastropod molluscs. *Proc. malac. Soc. Lond.*, 38: 199-212.
- BELLAN, G., 1962. Note préliminaire sur la microfaune annélidienne de quelques peuplements marins de la baie de marseille. *Recl. Trav. Stn. mar. Endoume*, 25: 5-22.
- BEMENUTI, C.E., 1987. Predation effects on a benthic community in estuarine soft sediments. *Atlântica, Rio Grande*, 9(1): 5-32.
- BORZONE, C.A., 1988. Estudo da macrofauna bentônica infralitoral da região costeira adjacente à barra de Rio Grande, RS, Brasil. Tese de Mestrado, Fundação Universidade do Rio Grande, Rio Grande, 113 p.



- BORZONE, C.A.; FAES, E.T. & A.G. SOARES, 1990. Um novo amostrador de sucção para o estudo quantitativo da fauna bentônica infralitoral em substratos inconsolidados. *NERITICA, Ponta do sul, PR, 5(1): 15-25.*
- BORZONE, C.A. & N.M. GIANUCA, 1990. A zonação infralitoral em praias arenosas expostas. En: *II Simposio de ecossistemas da costa sul e sudeste brasileira*. Vol.3, p: 280-296.
- BOESCH, D.F., 1972. Species diversity of marine macrobenthos in the Virginia area. *Chesapeake Sci., 13(3): 206-211.*
- BOESCH, D.F., 1974. Diversity, stability and response to human disturbance in estuarine ecosystems. *Virg.Inst.Mar.Sc.Contrib. Nº 618, p: 109-114.*
- BOESCH, D.F., 1977. Application of numerical classification in ecological investigations of water pollution. *U.S.Environmental Protection Agency, Special Scientific Report Nº. 77, 113 p.*
- BOESCH, D.F.; DIAZ, R.J. & R.W. VIRNSTEIN, 1976. Effects of tropical storm Agnes on soft bottom macrobenthic communities of the James and York Estuaries and the Lower Chesapeake Bay. *Chesapeake Sci., 17 (4): 246-259.*
- EREMEC, C.S., 1986a. Inventario y ecología del macrobentos marino de un sector de la provincia bonaerense. Tesis de Doctorado, Universidad Nacional de la Plata, La Plata, 202 p.
- EREMEC, C.S., 1986b. Asociaciones del macrobentos infralitoral de Monte Hermoso (39° 00'S-61° 17'W, República Argentina). *SPHENISOLUS, Bahía Blanca, Argentina, 2: 1-18.*
- BRETT, C.E., 1964. A portable hydraulic diver-operated dredge-sieve for sampling subtidal macrofauna. *J.mar.Res., 22(2): 205-209.*
- BREY, T. & D. FALLY, 1986. Electronic Length Frequency Analysis. A revised and expanded user's guide to ELEFAN 0, 1 and 2. *ICLARM Contr. Nº 261.*
- BROWN, A.C., 1982. The biology of sandy beach whelks of the genus *Bullia* (Nassariidae). *Oceanogr.Mar.Biol.a.Rev., 20: 309-361.*
- BROWN, A.C., 1984. Egg capsules and young of *Bullia tenuis* (Nassariidae). *J.Mol.Stud., 50(3): 524-525.*
- BUCKUP, L. & J.W. THOME, 1962. I Campanha Oceanográfica do Museu Riograndense de Cs.Naturais. A viagem do "Pescal II" em julho de 1959. *Iheringia (Zool.), 20, 42 p.*
- CALLIARI, L.J., 1980. Aspectos sedimentológicos e ambientais na região estuarial da Lagoa dos Patos. Tese de Mestrado Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 190 p.
- CALLIARI, L.J.; FAIM, P.S.; MOLLER, O.; NIENSHESKI, L.F. & R.M. PAZ, 1983. Operação Geocosta Sul I. 2a. Etapa. Relatório Técnico-Científico Dto. Geociências, FURG, Rio Grande.

- CAPITOLI, R. & C.E. BEMENUTI, 1982. Soft bottom macrobenthic invertebrates in the mixohaline zone of the Patos Coastal Lagoon (Brazil). Resumos do Simposio Internacional sobre utilização de ecossistemas costeiros: planejamento, poluição e produtividade, *Atlântica, Rio Grande*, 5(2): 22.
- CARCELLES, A., 1944. Catálogo de los moluscos marinos de Puerto Quequen. *Revta. Mus. La Plata*, T-III: 233-309.
- CARCELLES, A., 1947. Notas sobre algunos gasterópodos marinos del Uruguay y Argentina. *Com. Zool. Mus. H. Nat. Montev.*, 2(40), 27 p.
- CARCELLES, A., 1953. Nuevas especies de gasterópodos marinos del Uruguay y Argentina. *Com. Zool. Mus. H. Nat. Montev.*, 4 (70), 16 p.
- CARCELLES, A & J.J. PARODIZ, 1939. Dorsaninae argentinas y uruguayas. *PHYSIS, Buenos Aires*, 17: 745-769.
- CARRIKER, M.R. & R.E. PALMER, 1979. Ultrastructural morphogenesis of prodissoconch and early dissoconch valves of the oyster *Crassostrea virginica*. *Proc. Natl. Shellfish Assoc.*, 69: 103-128.
- CASTELLANOS, Z., 1967. Catálogo de los moluscos marinos bonaerenses. *An. Com. Inv. Cient., La Plata*, VIII: 1-365.
- CASTELLANOS, Z., 1970. Reubicación de algunas especies de Volutidae del Mar Argentino. *Neotropica, La Plata*, 16 (49): 1-4.
- CASTELLANOS, Z., 1971. Faunula de moluscos del complejo bentónico de Mar del Plata. *Revta. Mus. La Plata, Zool.*, XI: 37-57.
- CASTELLANOS, Z.A., 1982. Los Pyramidellidae de la Republica Argentina. *Com. un. Mus. argent. Cienc. nat. Bernardino Rivadavia. (Hidrobiol.)*, II(7): 61-85.
- CASTELLANOS, Z.A. & D. FERNANDEZ, 1964. Nueva distribución para *Buccinanops duartei* Klapp. y *Olivancillaria teaguei* Klapp.. *Neotropica, La Plata*, 10(33): 97-98.
- CASTELLANOS, Z.A. & D. FERNANDEZ, 1965. Consideraciones sobre las especies del género *Olivella* y una nueva especie para Argentina. *Neotropica, La Plata*, 11(36): 101-104.
- CASTELLO, J.P. & O. MOLLER, 1977. Sobre as condições oceanográficas no Rio Grande do Sul. *Atlântica, Rio Grande* 2(2): 25-110.
- CERRATO, R.M., 1980. Demographic analysis of bivalve populations. En: *Skeletal growth of aquatic organism*. Plenum Press, London, p: 417-465.
- CLIFFORD, H. & W. STEPHENSON, 1975. *An introduction to numerical classification*. Academic Press, London, 229 p.
- CRISP, D.J., 1974. Factors influencing the settlement of marine invertebrate larvae. En: *Chemoreception in Marine Organisms*, Grant & Mackie eds., Academic Press, New York, p: 177-265.

- CHESS, J.R. & R.J. ROSENTHAL, 1971. On the reproductive biology of *Mitra idae* (Gastropoda: Mitridae). *The Veliger*, 14(2): 173-176.
- CHRISTIE, N.D., 1976. A numerical analysis of the distribution of a shallow sublittoral sand macrofauna along a transect at Lamberts Bay, South Africa. *Trans. R. Soc. S. Afr.*, 42 (2): 149-172.
- DALL, W.H., 1924. The value of the nuclear characters in the classification of marine gastropods. *J. Wash. Acad. Sci.*, Vol. 14, p: 177-180.
- D'ASARO, C.N., 1966. The egg capsules, embryogenesis and early organogenesis of a common oyster predator, *Thais haemastoma floridiana* (Gastropoda: Prosobranchia). *Bull. mar. Sci.*, 16(4): 884-914.
- D'ASARO, C.N., 1986. Laboratory spawning, egg membranes and egg capsules of 14 small marine prosobranchs from Florida and Bimini, Bahamas. *Am. Mal. Bull.*, 4(2): 185-199.
- D'ASARO, C.N., 1988. Micromorphology of neogastropod egg capsules. *The Nautilus*, 102(4): 134-148.
- DAVIS, J.C., 1973. *Statistics and Data Analysis in Geology*, Wiley & Sons, London, 548 p.
- DAY, J.H.; FIELD, J.G. & M.P. MONTGOMERY, 1971. The use of numerical methods to determine the distribution of the benthic fauna across the continental shelf of North Carolina. *J. Anim. Ecol.*, 40: 93-126.
- DEFEO, O., 1985. Aspectos biocenológicos y de dinámica de población de la "almeja amarilla" *Mesodesma mactroides* (Deshayes, 1854) en la zona de la barra del Chuy, depto. de Rocha, Uruguay. II. Dinámica de la población. *Contrib. Depto. Oceanogr. (FHC), Montevideo*, 2(4): 76-98.
- DELANEY, P.J.V., 1965. Fisiografía e geología de superficie da planície costeira do Rio Grande do Sul. *Esc. Geol. Porto Alegre, Pub. Esp. N.º 6*: 1-105.
- DEMICHELI, M.A., 1984. Estudios exploratorios del infralitoral de las playas arenosas uruguayas. I. Playa Portezuelo. *Com. Soc. Malac. Urug.*, Montevideo, 6(47): 235-249.
- DICKINSON, J.J. & A.G. CAREY Jr., 1975. A comparison of two benthic infauna samplers. *Limnol. Oceanogr.* 20: 900-902.
- DOYLE, L.J. & P.H. FELDHAUSEN, 1981. Bottom sediments of the Eastern gulf of Mexico examined with traditional and multivariate statistical methods. *Mathl. Geol.*, 13: 93-117.
- EDWARDS, D.C., 1968. Reproduction in *Olivella biplicata*. *The Veliger*, 10(4): 297-304.
- EMILSSON, I., 1961. The shelf and coastal waters of southern Brazil. *Bolm. Inst. oceanogr.*, S. Paulo, 11(2): 101-112.

- ESCOFET, A.; GIANUCA, N.M.; MAYTIA, S. & V. SCARABINO, 1979. Playas arenosas del Atlántico sudoccidental entre los 29° y 43° LS, consideraciones generales y esquema biocenológico. En: *Mem. Sem. Ecol. Bentónica y Sed.*, Montevideo, p: 245-259.
- FIELD, J.G., 1971. A numerical analysis of changes in the soft-bottom fauna along a transect across False Bay, South Africa. *J. expl. mar. Biol. Ecol.*, 7: 215-253.
- FIELD, J.C.; CLARKE, K.R. & F. WARWICK, 1982. A practical strategy for analysis multiespecies distribution patterns. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, 8: 37-52.
- FIORONI, P., 1967. Quelques aspects de l'embryogenese des Prosobranches (Mollusca, Gastropoda). *Vie et Milieu*, 18: 153-174.
- FLEISCHACK, P.C., 1985. Aspects of the benthic macrofaunal ecology of three subtidal beaches at Durban, South Africa. M.Sc. Thesis, University of Natal, 150 p.
- FLEISCHACK, P.C. & A.J. de FREITAS, 1989. Physical parameters influencing the zonation of surf zone benthos. *Estuar. coastal Shelf Sci.*, 28: 517-530.
- FLEMING, B.W. & A.H. FRICKE, 1983. Beach and nearshore habitats as a function of internal geometry, primary sedimentary structures and grain size. En: *Sandy Beaches as Ecosystems*. McLachlan & Erasmus eds., The Hague, JUNK. p: 115-132.
- FOLK, R.L. & W.C. WARD, 1957. Brazos River Bar: a study in the significance of grain size parameters. *J. sedim. Petrology*, 27(1): 3-26.
- FOSTER, R., 1953. A new dredge for collecting burrowing animals. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 32: 193-198.
- FRETTER, V. & A.C. GRAHAM, 1962. *British Prosobranch Molluscs—Their Functional Anatomy and Ecology*. Adlar & Son eds., Bartholomew Press, Dorking, England. 755 p.
- FRETTER, V. & M.C. PILKINGTON, 1971. The larval shell of some prosobranch gastropods. *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, 51: 49-62.
- GALLARDO, C.S., (en prep.). Estrategias reproductivas en invertebrados marinos benticos, con especial referencia a moluscos; un enfoque global del problema y sus perspectivas.
- GALLARDO, C.S., 1980. Adaptaciones reproductivas en gasterópodos muricáceos de Chile; conocimiento actual y perspectivas. *Inv. Mar.*, Valparaiso, 8(1-2): 115-128.
- GALLARDO, C.S. & F.E. FERRON, 1982. Evolutionary ecology of reproduction in marine benthic molluscs. *Malacologia*, 22(1-2): 109-114.
- GAUCH, H.G., 1982. *Multivariate analysis in community ecology*. Cambridge University Press, New York, 298 p.

- GIANUCA, N.M., 1983. The ecology of a sandy beach in southern Brazil. En: *Sandy Beaches as Ecosystems*. McLachlan & Erasmus eds., The Hague, JUNK, p: 413-419.
- GIANUCA, N.M., 1985. The ecology of a sandy beach in southern Brazil. PhD Thesis, University of Southampton, 330 p.
- GIGLIOLI, M.E.C., 1955. The egg masses of the Naticidae (Gastropoda). *J. Fish. Res. Bd Can.*, 12: 287-327.
- GRASSLE, J.F., 1967. Influence of environmental variation on species diversity in benthic communities on the continental shelf and slope. PhD. Thesis, Duke University, Durham, N.C.
- GRAHAME, J., 1977. Reproductive effort and r- and K-selection in two species of *Lacuna* (Gastropod: Prosobranchia). *Mar. Biol.*, 40: 217-224.
- GRAHAME, J. & G.M. BRANCH, 1985. Reproductive patterns of marine invertebrates. *Oceanogr. Mar. Biol. a. Rev.*, 23: 373-398.
- GREENWOOD, B. & R.G.D. DAVIDSON-ARNOTT, 1975. Marine bars and nearshore sedimentary processes, Kouchibouguac Bay, New Brunswick, Canada. En: *Nearshore sediment dynamics and sedimentation*. Haisl & Carr eds., John Wiley, London, p: 123-150.
- GREENWOOD, B. & P.T. MITTLER, 1979. Structural indices of sediment transport in a straight, wave-formed nearshore bar. *Mar. Geol.*, 32: 191-203.
- GREENWOOD, B. & D.J. SHERMAN, 1984. Waves, currents, sediment flux and morphological response in a barred nearshore system. *Mar. Geol.*, 60: 31-61.
- GRIEF, G.H. & G.N. MORAES, 1985. ANGRA, Um analisador granulométrico para micros. Resumos do II Encontro Brasileiro de Oceanólogos. Rio Grande, RS.
- GUAYANILO, F.C.; SORIANO, M. & D. PAULLY, 1989. A draft guide to the complete ELEFAN. *ICLARM Software 2*, 67 p.
- GULLAND, J.A. & S.J. HOLT, 1959. Estimation of growth parameters for data at unequal time intervals. *J. Cons. Int. Explor. Mer*, 25(2): 215-222.
- HADFIELD, M.G. & M.F. STRATHMANN, 1990. Heterostrophic shells and pelagic development in trochoideans: implications for classification, phylogeny and palaeoecology. *J. Moll. Stud.*, 56: 239-256.
- HAIR, J.F. Jr.; ANDERSON, R.W.; TATHAM, R.L. & B.J. GRABLOWSKY, 1979. *Multivariate data analysis*. Petroleum Publ. Company, 360 p.
- HERZ, R. 1977. Circulação das águas de superfície da Lagoa dos Patos. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo, 318 p.
- HILL, M.O., 1979. DECORANA-A FORTRAN Program for Detrended Correspondence Analysis and Reciprocal Averaging. Ithaca, N.Y., Cornell University.

- HILL, G.W. & R.E. HUNTER, 1976. Interaction of biological and geological process in the beach and nearshore, northern Padre Island, Texas. En: *Beach and Nearshores Sedimentation*. Soc. Econ. Paleontologists and Mineralogists, Spec. Pub. N<sup>o</sup>. 24. Davis & Ethington eds, Tulsa, Okla, p: 169-187.
- HINES, A., 1986. Larval problems and perspectives in life histories of marine invertebrates. *Bull. mar. Sci.*, 39(2): 506-526.
- HISCOCK, F., 1983. Water movement. En: *Sublittoral Ecology. The ecology of sublittoral benthos*. Earll & Erwin eds., Oxford, p: 58-96.
- HOAGLAND, K.E., 1983. Ecology and larval development of *Crepidula protea* (Prosobranchia: Crepidulidae) from southern Brazil: A new type of egg capsule for the Genus. *The Nautilus*, 97(3): 105-109.
- HOLME, N.A. & A.D. MCINTYRE, 1984. *Methods for the study of Marine Benthos*. Blackwell Sc. Pub., London, 373 p.
- HOMSI, A., 1979. Restauração do cabeço do molhe leste do Rio Grande. INFH-Portobrás.
- HOMSI, A., 1983. A experiência do INFH na medição, análise e utilização dos dados de onda na costa brasileira. INFH-Portobrás, 128/83.
- HOUERICK, R.S., 1987. Anatomy, reproductive biology and phylogeny of the Planaxidae (Cerithiacea: Prosobranchia). *Smithsonian Contr. Zool.*, N<sup>o</sup> 445.
- HOUSTON, R.S., 1976. The structure and function of neogastropod reproductive systems: with special reference to *Columbella fuscata* Sowerby, 1832. *The Veliger*, 19(1): 27-46.
- HUBERDEAU, L. & P. BRUNEL, 1982. Efficacité et séletivité faunistique comparée de quatre appareils de prelevements endo-, épi- et suprabenthiques sur deux types de fonds. *Mar. Biol.*, 69: 331-343.
- JABLONSKI, D., 1986. Larval ecology and macroevolution in marine invertebrates. *Bull. mar. Sci.*, 39(2): 565-587.
- JABLONSKI, D. & R.A. LUTZ, 1980. Molluscan larval shell morphology: Ecological and paleontological applications. En: *Skeletal growth of aquatic organism*. Plenum Press, London, p: 323-363.
- JABLONSKI, D. & R.A. LUTZ, 1983. Larval ecology of marine benthic invertebrates. Paleontological applications. *Biol. Rev.*, 58: 21-69.
- JACQUOTTE, R., 1962. Etude des fonds de mar de Méditerranée. *Recl. Trav. Stn. mar. Endoume*, 26: 141-235.
- JAMES, F.C. & C.E. MCCULLOCH, 1990. Multivariate analysis in ecology and systematics: panacea or pandora's box?. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 21: 129-166.
- JARAMILLO, E.; CROKER, R.A. & E.B. HATFIELD, 1987. Long-term structure, disturbance, and recolonization of macroinfauna in a New Hampshire sand beach. *Can. J. Zool.*, 65: 3024-3031.

- JOHNSON,R.G., 1973. Conceptual models of benthic communities. En: *Models in Paleobiology*. Schopf ed., San Francisco, p: 148-159.
- JUNG,F., 1975. Quaternary larval gastropods from Leg 15, Site 147, Deep Sea Drilling Project, preliminary report. *The Veliger*, 18: 109-126.
- KANTIN,R., 1983. Hydrologie et qualite des eaux de la region sud de la Lagune dos Patos (Bresil) et de la plateforme continentale adjacente.Thèse presente Universite de Bordeaux. I. No.d'enregistrement: 779. 185 p.
- KING,C.A.M., 1972. *Beaches and Coasts*. Arnold ed., London, 570 p.
- KLAFFENBACH,M.A., 1961. Una nueva especie de *Buccinanops* de la costa atlántica uruguaya y sudbrasileña. *Neotropica*, VII (24): 87-91.
- KLAFFENBACH,M.,1965. Consideraciones sobre el género *Olivancillaria* y descripción de dos nuevas especies argentinas y uruguayas. *Com.Zool. Mus.H.Nat.Montev.*, 8(104): 1-10.
- KNOTT,D.M.; CALDER,D.R. & R.F.VAN DOLAH, 1983. Macrobenthos of sandy beach and nearshore environments at Murrells Inlet, South Carolina, U.S.A. *Estuar.coast.Shelf Sci.*, 16: 573-590.
- LABORDE,J.L., 1987. Distribuciones granulométricas e incidencia de olas en las playas del Uruguay. *Geociências, São Paulo*, 5/6: 115-130.
- LEBER,K.M., 1982. Seasonality of macroinvertebrates on a temperate, high wave energy sandy beach. *Bull.mar.Sci.*, 32: 86-98.
- LEBOUR,M., 1934. The eggs and larvae of some British Turridae. *J.mar.biol. Ass.U.K.*, 19: 541-554.
- LELUGEUR,L. 1977. Dinâmica sedimentar das areias da plataforma continental do Rio Grande e possibilidades de seu aproveitamento economico. Tese de Mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 230 p.
- LOOSANOFF,V.L.; DAVIS,H.C. & P.E.CHANLEY, 1966. Dimensions and shapes of larvae of some marine bivalve mollusks. *Malacologia*, 4: 351-435.
- LUTZ,R.A.; BOUCHET,P.; JABLONSKI,D.; TURNER,R.D. & A.WAREN, 1986. Larval ecology of mollusks at deep-sea hydrothermal vents. *Am.Mal.Bull.*, 4(1): 49-54.
- MAGLIOCCA,A.; MIRANDA, L.B.de & E.A.PINHEIRO, 1982. Variação sazonal de oxigênio dissolvido, temperatura e salinidade na costa sul brasileira. *Bolm.Inst.oceanogr., São Paulo*, 31(1): 1-9.
- MAHIEU,G.C. de; FENCHASZADEH,P.E. & A.CASAL, 1974. Algunos aspectos de las variaciones de proteínas y aminoácidos libres totales del líquido intracapsular en relación al desarrollo embrionario en *Adelamelan brasiliana* (Lamarck, 1811) (Gastropoda, Prosobr., Volutidae). *Cah. Biol.mar.*, 15: 215-227.
- MARCUS,E. & E.MARCUS, 1959. On the reproduction of *Olivella*. *Bol.Fac. Fil.Cienc.Letr.S.Paulo*, 22: 180-196.

- MARCUS, E. & E. MARCUS, 1962. Studies on Columbelloidea. *Bol. Fac. Fil. Cien. Letr. S. Paulo*, 24: 11-30.
- MARGALEF, 1980. *Ecologia*. Omega ed., Barcelona, 951 p.
- MARTINS, L.R., 1965. Significance of skewness and kurtosis in environmental interpretation. *J. sedim. Petrology, Notes*: 765-770.
- MARTINS, L.R., 1967. Aspectos texturais e deposicionais dos sedimentos praias e eólicas da planície costeira do Rio Grande do Sul. *Escala Geol. UFRGS, Porto Alegre*, 13, 102 p.
- MARTINS, L.R.; URIEN, C.M. & B. EICHLER, 1967. Distribuição dos sedimentos modernos da plataforma continental sul-brasileira e uruguaia. *Anais do XXI Congresso Brasileiro de Geologia*.
- MARTINS, L. & C. URIEN, 1977. Atlas sedimentológico da plataforma do Rio Grande. *Inst. Geociências, UFRGS, Porto Alegre*.
- MARTINS, L.R.; MARTINS, I.R.; VILLWOCK, J.A. & L.J. CALLIARI, 1979. Ocorrência de lama na praia do Cassino (R.S.). *An. Hidrog. D.H.N., Rio Janeiro*, 33: 1-22.
- MARTINS, L.R.; MARTINS, I.R. & J.A. VILLWOCK, 1983. Mud accumulation on a microtidal open ocean beach. En: *Sandy Beaches as Ecosystems*. McLachlan & Erasmus eds., The Hague, JUNK, p: 743.
- MASSE, H., 1967. Emploi d'une suceuse hydraulique transformée pour les prélèvements dans les substrats meubles infralittoraux. *Helgolander Meeresunters.*, 15: 500-505.
- MASSE, H., 1972. Quantitative investigations of sandbottom macrofauna along the Mediterranean north-west coast. *Mar. Biol.*, 15: 209-220.
- MCCARTHER, R.H. & E.O. WILSON, 1967. *The theory of island biogeography*. Monographs in population biology, N<sup>o</sup>. 1, Princeton Univ. Press, 203 p.
- MCCALL, P.L., 1977. Community patterns and adaptive strategies of the infaunal benthos of Long Island Sound. *J. mar. Res.*, 35: 221-266.
- MCGWYNNE, L.E. & G. van der HORST, 1985. Patterns of reproduction in three sandy beach whelks of the genus *Bullia* Griffith. *J. Moll. Stud.*, 51(2): 190-198.
- MCGWYNNE, L.E. & A. McLACHLAN, 1985. Spatial and temporal distribution and overlap of three species of *Bullia* (Gastropoda: Nassariidae) on exposed sandy beaches. *The Veliger*, 28(1): 28-36.
- McLACHLAN, A., 1980. The definition of sandy beaches in relation to exposure: simple rating system. *S. Afr. J. Sci.*, 76: 137-138.
- McLACHLAN, A., 1983. Sandy beach ecology—a review. En: *Sandy Beaches as Ecosystems*. McLachlan & Erasmus eds., The Hague, JUNK, p: 321-380.
- McLACHLAN, A. & G.V.D. HORST, 1979. Growth and reproduction of two molluscs from an exposed sandy beach. *S. Afr. J. Zool.*, 14(4): 194-201.



- McLACHLAN, A.; COCKCROFT, A.C. & D.E. MALAN, 1984. Benthic faunal response to a high energy gradient. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, 16: 51-63.
- MENGE, B.L., 1975. Brood or broadcast?. The adaptive significance of different reproductive strategies in the two intertidal sea-stars *Leptasterias hexactis* and *Pisaster ochraceus*. *Mar. Biol.*, 31: 87-100.
- MILEIKOVSKY, S.A., 1971. Types of larval development in marine bottom invertebrates, their distribution and ecological significance: a re-evaluation. *Mar. Biol.*, 10: 193-213.
- MILSTEIN, A.; JUANICO, M. & J. OLAZARRI, 1976. Algunas asociaciones bentónicas frente a las costas de Rocha, Uruguay. *Com. Soc. Malac. Uruguay*, IV(30): 143-164.
- MIRANDA, L.B., 1971. Relatório sobre as condições oceanográficas na plataforma continental do Rio Grande do Sul. *Contr. Inst. oceanogr. Univ. S. Paulo*, Nº. 14, 183 p.
- MOTTA, V.F., 1967. Estudo em modelo reduzido da regularização da embocadura lagunar de Tramandaí. 2do. Congresso Nacional de Transporte Marítimo e Construção Naval. En: *Modelos costeiros de fundo móvel*, 1985, Revista Brasileira de Engenharia, p: 67-117.
- MOTTA, V.F., 1969. Relatório-Diagnóstico sobre a melhoria e o aprofundamento do acesso pela barra de R.G. *Inst. Pesq. Hidraul., UFRGS*, 4: 113-123.
- OBRESKI, S., 1979. Larval colonizing strategies in marine benthic invertebrates. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, 1: 293-300.
- OCKELMANN, K.W., 1965. Developmental types in marine bivalves and their distribution along the Atlantic coast of Europe. En: *Proceedings of the First European Malacological Congress*. Cox & Peake eds., London, p: 25-35.
- OLIVER, J.S.; SLATTERY, P.N.; HULBER, L.W. & J.W. NYBAKKEN, 1980. Relationships between wave disturbance and zonation of benthic invertebrate communities along a subtidal high-energy beach in Monterey Bay, California. *Fish. Bull. Calif. Resour. Ag.*, 78(2): 437-454.
- OLIVIER, S.R.; BASTIDA, R. & M.R. TORTI, 1968. Resultados de las campañas oceanográficas Mar del Plata. V. Contribución al trazado de una carta bionómica del área de Mar del Plata. Las asociaciones del sistema litoral entre los 12 y 70 m de profundidad. *Boln. Inst. Biol. mar. UNBA, Mar del Plata*, 16: 3-85.
- OLIVIER, S.R.; CAPEZZANI, D.; CARRETO, J.; CHRISTIANSE, H.; MORENO, V.J.; MORENO, J.A. de & P. FENCHASZADEH, 1971. Estructura de la comunidad, dinámica de la población y biología de la almeja amarilla *Mesodesma mactroides*. *Ser. Contrib. Inst. Biol. Mar., Mar del Plata*, Nº 122, 90 p.

- OLIVIER, S.R. & V. SCARABINO, 1972. Distribución ecológica de algunos moluscos recogidos por la expedición Walter Herwig. *Rev. Bras. Biol.*, 32(2): 235-247.
- OLIVIER, S.R.; BASTIDA, R. & M.R. TORTI, 1973. Las comunidades bentónicas de los alrededores de Mar del Plata. En: *Actas IV Congreso Latinoamericano de Zoología*, Caracas, V.2, p: 559-594.
- ORENSANZ, J.M. & N.M. GIANUCA, 1974. Contribuição ao conhecimento dos anelídeos poliquetas do Rio Grande do Sul, Brasil. I. Lista sistemática preliminar e descrição de três novas espécies. *Comun. Mus. Ci. FUCRS, Porto Alegre*, 4: 1-37.
- PAES, E.T., 1989. Biología e ecología de *Donax gemmula* Morrison, 1971 (Bivalvia, Donacidae) na zona de arrebentação da praia do Cassino, Rio Grande, RS, e observações sobre a fauna acompañante. Tese de Mestrado, Fundação Universidade do Rio Grande, Rio Grande, 181 p.
- FAINE, R.T., 1962. Reproduction of *Olivella mutica*. *The Nautilus*, 75(4): 139-142.
- FARKS, J.M., 1966. Cluster analysis applied to multivariate geologic problems. *J. Geol.*, 74: 703-715.
- PAULY, D. & GASCHUTZ, 1979. A simple method for fitting oscillating length growth data, with a program for pocket calculator. *Int. Council. Explor. Sea., Council Meeting 1979/G:24, Demersal Fish Committee*, 26 p.
- PAULY, D. & N. DAVIS, 1981. ELEFAN I, a BASIC program for the objective extraction of growth parameters from length-frequency data. *Meeresforschung (Repts. mar. Res.)*, 28(4): 205-211.
- PAULY, D. & J.F. CADDY, 1985. A modification of Bhattacharya's method for the analysis of mixtures of normal distributions. *FAO Fish. Circ.*, N° 781, 16 p.
- FECHENIK, J.A., 1979. Role of encapsulation in invertebrate life histories. *Am. Naturalist*, 114: 659-670.
- FECHENIK, J.A., 1986. The encapsulation of eggs and embryos by mollusc: an overview. *Am. Mal. Bull.*, 4(2): 165-172.
- FENCHASZADEH, P., 1971a. Observaciones sobre la reproducción y ecología de *Dorsanum moniliferum* (Valenciennes, 1834), (Gastropoda, Buccinidae) en la región de Mar del Plata. *Neotropica, La Plata*, 17(53): 49-54.
- FENCHASZADEH, P., 1971b. Aspectos de la embriogénesis de algunos gasterópodos del género *Buccinanops* D'Orbigny, 1841. (Gastropoda, Prosobranchiata, Buccinidae). *PHYSIS, Sec. A, Buenos Aires*, 30(81): 475-482.
- FENCHASZADEH, P., 1973. Nuevas observaciones sobre la reproducción de *Buccinanops gradatum* (Deshayes, 1844) (Gastropoda, Prosobranchiata, Dorsaninae). *PHYSIS, Sec. A, Buenos Aires*, 32(84): 15-18.

- FENCHASZADEH,P., 1976. Reproducción de gasterópodos prosobranquios del Atlántico sudoccidental. El género *Trophon*. *PHYSIS, Sec.A, Buenos Aires, 35(90): 69-76.*
- FENCHASZADEH,P., 1982. Reproductive aspects of *Polystira barrettii* (Gastropode:Turridae) from golfo Triste, Venezuela. *The Veliger, 25(2): 160-162.*
- FENCHASZADEH,P., 1988. Reproductive patterns of some South American Prosobranchia as a contribution to classification. *Malacol.Rev., Supplement 4: 284-288.*
- FENCHASZADEH,P. & G.C.de MAHIEU, 1975. Reproducción de gasterópodos prosobranquios del Atlántico sudoccidental. Cymatiidae. *PHYSIS, Sec.A, Buenos Aires, 34(89): 445-452.*
- FENCHASZADEH,P. & S.R.OLIVIER, 1975. Ecología de una población de "berberecho" (*Donax hanleyanus*) en Villa Gesell, Argentina. *Malacologia, 15(1): 133-146.*
- FENCHASZADEH,P. & G.C.de MAHIEU, 1976. Reproducción de gasterópodos prosobranquios del Atlántico sudoccidental. Volutidae. *PHYSIS, Sec.A, Buenos Aires, 35(91): 145-153.*
- FERES,J.M., 1961. *Océanographie biologique et biologie marine. Tome I: La vie benthique.* Presses Universitaires de France, Paris, 541 p.
- FERES,J.M., 1982a. Zonations. En: *Marine Ecology*, Kinne ed., New York, Vol.5 Part 1, p: 9-45.
- FERES,J.M., 1982b. Major benthic assemblages. En: *Marine Ecology*, Kinne ed., New York, Vol.5 Part 8, p: 373-522.
- PETERSEN,C.G.J., 1924. A brief survey of the animal communities in Danish waters. *Am.J.Sci., 7: 343-354.*
- PIELOU,E.C., 1969. *An introduction to mathematical ecology.* Wiley-Interscience, New York, 286 p.
- PIELOU,E.C., 1984. *The interpretation of ecological data.* John Wiley & Sons eds., New York, 262 p.
- FOLGAR,T.T., 1975. Characterization of benthic community responses to environmental variations by multiple discriminant analysis. En: *Fisheries and energy production.* Saila ed., Lexington Books, Massachusetts, p: 267-293.
- FONDER,W.F., 1973. The origin and evolution of the Neogastropoda. *Malacologia, 12(2): 295-338*
- FROBERT,P.L., 1984. Disturbance, sediment stability and trophic structure of soft-bottom communities. *J.mar.Res., 42(4): 893-921.*

- RAEIHLE, D., 1969. Egg cases of *Nitidella ocellata* Gmelin and *Anachis* sp.. *Annual Reports of the American Malacological Union*, p: 25-26.
- RIEDL, R., 1964. Die erscheinungen der wasserbewegung und ihre wirkung auf sedentarien in Mediterranen felslitoral. *Heloglander Meeresunters.*, 10: 155-186.
- RIEDL, R. & E. McMAHAM, 1974. High energy beaches. En *Coastal Ecological Systems of the United States*. Odum, Copeland & McMahon eds., The Conservation Foundation, Washington, DC, p: 180-251.
- RIEDL, R., 1982. Water movement. En : *Marine Ecology*, Kinne ed., New York, Vol.1 Part 2, p: 1085-1090.
- RIOS, E.C., 1966. Provisional list of Rio Grande do sul Marine mollusks. *Notas e Estudos Esc. Geol., Porto Alegre*, 1(2): 15-40.
- RIOS, E.C., 1972/73. Moluscos marinos de la expedición Geomar IV. *Com. Soc. Malac. Urug.*, III(23/24): 193-200.
- RIOS, E.C., 1985. *Seashells of Brazil*. Fundação Universidade do Rio Grande ed., Rio Grande, 327 p.
- ROBERTSON, R., 1971. Scanning electron microscopy of planktonic larval marine gastropod shells. *The Veliger*, 14: 1-2.
- ROBERTSON, R., 1983. Observations on the life history of the wentletrap *Epitonium albidum* in the West Indies. *Am. Mal. Bull.*, 1: 1-13.
- RODRIGUEZ BABIO, C. & C. THIRIOT-QUIEREUX, 1974. Gasterópodes de la région de Roscoff-étude particulière de la protoconque. *Cah. Biol. mar.*, 15: 531-549.
- ROSENTHAL, R.J., 1970. Observation on the reproductive biology of the Kelle's whelk, *Kelletia kelletii* (Gastropoda: Neptuneidae). *The Veliger*, 12(3): 319-324.
- SA, M.R., 1986. Taxonomia e macroanatomia de *Anachis (Anachis) lyrata* (Sowerby, 1832), *Anachis (Costoanachis) sertulariarum* (D'Orbigny, 1839) e *Anachis (Parvanachis) obesa* (C.B. Adams, 1845) (Mollusca, Gastropoda, Columbellidae). Tese de Mestrado, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 67 p.
- SALOMAN, C.H. & S.P. NAUGHTON, 1984. Beach restoration with offshore dredged sand: effects on nearshore macroinfauna. *NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFC-133*, 20 p.
- SANDERS, A., 1968. Marine benthic diversity: A comparative study. *Amer. Naturalist*, 102: 243-282.
- SANDERS, A.L.; HESSLER, R.R. & G.A. HAMPSON, 1965. An introduction to the study of deep-sea benthic faunal assemblages along the Gay Head-Bermuda transect. *Deep-Sea Res.*, 12: 845-867.

- SANTOS, P.J.P., 1990. Ecologia de *Scolelepis gaucha* (Polychaeta: Spionidae) nas praias do Rio Grande do Sul: uma abordagem dinamica da interaçao população ambiente. Tese de Mestrado, Fundação Universidade do Rio Grande, Rio Grande, 167 p.
- SANTOS, S.L. & J.L.SIMON, 1980. Marine soft bottom community establishment following annual defaunation: larval or adult recruitment?. *Mar.Ecol.-Prog.Ser.*, 2: 235-241.
- SCARABINO, V.; MAYTIA, S. & J.C.FAEDO, 1974. Zonación biocenológica de playas arenosas del departamento de Rocha (Uruguay), con especial referencia a la presencia de *Ocypodes quadrata*. *Bol.Com. Nac. de Oceanografía*, 1: 42-52.
- SCOTT, R.W., 1976. Trophic classification of benthic communities. En: *Structure and classification of paleocommunities*, Scott & West eds., Hutchinson & Ross, Pennsylvania, p: 67-86.
- SCHELTEMA, R.S., 1986. On dispersal and planktonic larvae of benthic invertebrates: an eclectic overview and summary of problems. *Bull.mar.Sci.*, 39(2): 290-322.
- SCHELTEMA, R.S. & I.P.WILLIAMS, 1983. Long-distance dispersal of planktonic larvae and the biogeography and evolution of some Polynesian and western Pacific mollusks. *Bull.mar.Sci.*, 33(3): 545-565.
- SHIN, P.K.S., 1982. Multiple discriminant analysis of macrobenthic infaunal assemblages. *J.expl.mar.Biol.Ecol.*, 59: 39-50.
- SHORT, A.D., 1983. Sediments and structures in beach-nearshore environments, South East Australia. En: *Sandy Beaches as Ecosystems*. McLachlan & Erasmus eds., The Hague, JUNK, p: 145-155.
- SHORT, A.D. & L.D.WRIGHT, 1983. Physical variability of sandy beaches. En: *Sandy Beaches as Ecosystems*. McLachlan & Erasmus eds., The Hague, JUNK. p: 145-156.
- SHUTO, T., 1974. Larval ecology of prosobranch gastropods and its bearing on biogeography and paleontology. *Lethaia*, 7: 239-256.
- SHUTO, T., 1983. Larval development and geographical distribution of the Indo-West Pacific *Murex*. *Bull.mar.Sci.*, 33(3): 536-544.
- SIGNORINI, S.R., 1975. Distribuição quase-sinótica da temperatura e da salinidade das águas superficiais sobre a plataforma continental entre Maldonado e Rio Grande. En: *Hidrodinâmica computacional*. Curso de Pós-Graduação em Engenharia Civil. Porto Alegre. UFRGS. 20 p.
- SILVA, M.A.M da, 1976. Mineralogia das areias de praia entre Rio Grande e Chuí. R.S. Tese de Mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 98 p.

- SILVA, F.M.da & A.C.BROWN, 1985. Egg capsules and veligers of the whelk *Bullia digitalis* (Gastropoda:Nassariidae). *The Veliger*, 28(2): 200-203.
- SIMON, J.L. & D.M.DAUER, 1977. Reestablishment of a benthic community following natural defaunation. En: *Ecology of Marine Benthos*. Coull ed., University of South Carolina, p: 139-154.
- SLOBODKIN, L.B. & H.L. SANDERS, 1969. On the contribution of environmental predictability to species diversity. *Brookhaven Symp.* 22: 71-81.
- SMITH, W. & A.D.McINTYRE, 1954. A spring-loaded bottom sampler. *J.mar.biol. Ass.U.K.*, 33: 257-264.
- SOARES, A.G., (en prep.). Composição e estrutura temporal da macrofauna bentônica da zona de arrebenção da Praia do Cassino, Rio Grande, Brasil.
- SPIGHT, T.M., 1975. Factors extending gastropod embryonic development and their selective cost. *Oecologia*, 21: 1-16.
- SPIGHT, T.M., 1976. Ecology of hatching size for marine snails. *Oecologia*, 24: 283-294.
- SPIGHT, T.M., 1977. Latitude, habitat, and hatching type for muricacean gastropods. *The Nautilus*, 91(2): 67-71.
- STRATHMANN, R.R., 1977. Egg size, larval development and juvenile size in benthic marine invertebrates. *Am.Naturalist*, 111: 373-376.
- STRATHMANN, R.R. & M.F.STRATHMANN, 1982. The relationship between adult size and brooding in marine invertebrates. *Am.Naturalist*, 119(1): 91-101.
- SWART, D.H., 1983. Physical aspects of sandy beaches. A review. En: *Sandy Beaches as Ecosystems*. McLachlan & Erasmus eds., The Hague, JUNK. p: 199-202.
- SYKES, J.W. & J.R.HALL, 1970. Comparative distribution of mollusks in dredged and undredged portions of an estuary, with a systematic list of species. *Fish.Bull.*, 68(2): 299-306.
- TAMARIN, A. & M.R.CARRIKER, 1967. The egg capsules of the muricid gastropod *Urosalpinx cinerea*: an integrated study of the wall by ordinary light, polarized light and electron microscopy. *Journal of Ultrastructure Research*, 21: 26-40.
- TAYLOR, J.L.; HALL, J.R. & C.H.SALOMAN, 1970. Mollusks and benthic environments in Hillsborough Bay, Florida. *Fish.Bull.*, 68(2): 191-202.
- THIERY, R.G., 1982. Environmental instability and community diversity. *Biol. Rev.*, 57: 671-710.
- THOMPSON, T.E., 1967. Direct development in a nudibranch *Cadlina laevis* with a discussion of developmental processes in Opisthobranchia. *J.mar.biol. Ass.U.K.*, 47: 1-22.

- THOMSEN, H., 1962. Masas de agua características del Océano Atlántico, Parte Sudoste. *SHN, Buenos Aires, H-632, 27 p.*
- THORSON, G., 1935. Studies on the egg-capsules and development of Arctic marine prosobranchs. *Medd. Om. Gronland Bd., 100(5): 1-71.*
- THORSON, G., 1946. Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates, with special reference to the planktonic larvae in the Sound (Oresund). *Meddr Danm. Fisk. -og Havunders. (Ser. Plankton), 4(1): 1-529.*
- THORSON, G., 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biol. Rev., 25(1): 1-45.*
- THORSON, G., 1957. Bottom communities (sublitoral or shallow shelf). En : *Treatise on marine ecology and paleoecology*. Hedgpeth ed., Mem. Geol. Soc. Am., 67, 461-534.
- THORSON, G., 1965. The distribution of benthic marine Mollusca along the N.E. Atlantic shelf from Gibraltar to Murmansk. En: *Proceedings of the First European Malacological Congress*. Cox & Peake eds, London, p:5-23.
- THORSON, G., 1966. Some factors influencing the recruitment and establishment of marine benthic communities. *Neth. J. Sea Res., 3(2): 267-293.*
- TODD, C.D., 1986. *The Ecology of Rocky Coasts*. Moore & Seed eds., Columbia Univ. Press., p: 203-219.
- TOMAZELLI, L.J., 1979. Origination and dispersal patterns of the Rio Grande do Sul continental shelf superficial sediments. En: *Mem. Sem. Ecol. Bent. y Sed., Montevideo, p: 31-43.*
- URIEN, C.M. & L.R. MARTINS, 1979. Sedimentación marina en América del sur oriental. En: *Mem. Sem. Ecol. Bent. y Sed., Montevideo, p: 43-67.*
- VANDE, R.R., 1973. On reproductive strategies in marine benthic invertebrates. *Am. Naturalist, 107: 339-352.*
- VERRILL, A.E., 1882. Catalogue of marine mollusca, added to the fauna of New England during ten years. Part 1. *Trans. Conn. Acad. Sci. and Arts, 5: 447-586.*
- VILLWOCK, J.A. & L.R. MARTINS, 1972. Depósitos lamíticos de pós-praia, Cassino, R.S. *Pesquisas, Porto Alegre, 1: 69-85.*
- WAINER, I.J.; SOUZA, J.L. & V.F. MOTTA, 1963. Análise e previsão das alturas de ondas em Tramandaí. Porto Alegre, INH-UFRGS, 24 p.
- WEBBER, H.H., 1977. Gastropoda: Prosobranchia. En : *Reproduction of Marine Invertebrates*, Volume IV. Giese & Pearse eds., Academic Press, New York. p: 1-97.

- WELLS, J.T. & J.M. COLEMAN, 1981. Physical processes and fine-grained sediment dynamics, coast of Surinam, South America. *J. sedim. Petrol.*, 51(4): 1053-1068.
- WHITE, M.E.; KITTING, C.L. & E.N. FOWELL, 1985. Aspects of reproduction, larval development, and morphometrics in the pyramidellid *Boonea impressa* (= *Odostomia impressa*) (Gastropoda: Opisthobranchia). *The Veliger*, 28(1): 37-52.
- WRIGHT, L.D.; CHAFFELL, J.; THOM, B.G.; BRADSHAW, M.P. & P. COWELL, 1979. Morphodynamics of reflective and dissipative beach and inshore systems : southeaster Australia. *Mar. Geol.*, 32: 105-140.
- WRIGHT, L.D.; NIELSEN, P.; SHORT, A.D.; CAFFEY, F.C. & M.O. GREEN, 1982. Nearshore and surfzone morphodynamics of a storm wave environment : Eastern Bass Strait, Australia. *Coastal Studies Unit, University of Sydney, Tech. Rept. NP. 82/3, 154 p.*
- ZAIKSO, H.E., 1973. Observaciones sobre el desove y la embriología de *Trophon geversianus* (Pallas, 1774) (Gastropoda, Muricidae). *Neotropica, La Plata*, 19(60): 156-162.
- ZAJAC, R.N. & R.B. WHITLATCH, 1984. A hierarchical approach to modelling soft-bottom successional dynamics. En: *Proc. 19 European Marine Biology Symposium*. Gibbs ed., Cambridge Press, London, p: 265-275.



## APENDICE

Fecha	Arena(%)	Fango(%)	Limo(%)	Arcilla(%)	Prof.(m)	Dist.(m)	Tran.	Md(φ)	Mn(φ)	De(φ)	Asim.(φ)	Curt.gr.(φ)
03/04/86	99,47	0,54	0,54	0	3,6	0,5	I	3,250	3,250	0,156	0	0,738
•	99,45	0,63	0,63	0	5,7	0,75	I	3,264	3,264	0,180	0,083	0,884
•	96,41	3,59	2,14	1,45	8,4	1	I	3,266	3,266	0,200	0,166	1,103
•	99,54	0,55	0,55	0	3,0	0,5	II	3,254	3,254	0,157	0	0,738
•	98,73	1,35	1,35	0	6,1	0,75	II	3,257	3,257	0,162	0	0,738
•	95,51	4,49	2,36	2,12	8,4	1	II	3,431	3,373	0,318	0,275	0,860
•	99,50	0,53	0,53	0	3,2	0,5	III	3,246	3,246	0,162	0	0,738
•	92,42	7,58	5,04	2,54	6,1	0,75	III	3,326	3,302	0,757	0,456	4,342
•	48,31	51,69	23,97	27,71	8,4	1	III	6,232	4,329	3,304	0,712	0,530
10/04/86	99,41	0,74	0,74	0	3,8	0,25	VI	3,252	3,252	0,168	0	0,738
•	85,81	14,19	7,14	7,05	6,8	0,5	VI	3,505	3,426	1,410	0,582	5,193
•	96,42	3,58	3,15	0,43	8,4	1	VI	3,250	3,250	0,278	0,024	1,583
•	80,80	19,20	12,61	6,68	9,1	1,5	VI	3,713	3,437	1,744	0,627	4,723
•	98,94	1,19	1,19	0	2,7	0,25	V	3,254	3,254	0,160	0	0,738
•	74,57	25,43	18,26	7,17	6,1	0,5	V	3,860	3,461	1,609	0,771	3,440
•	83,85	16,15	9,25	6,90	7,6	0,75	V	3,536	3,408	1,243	0,646	4,490
•	60,22	39,78	22,78	16,98	8,0	1	V	5,282	3,478	2,795	0,895	1,636
•	94,80	5,20	2,75	2,44	2,7	0,25	IV	3,342	3,301	0,380	0,325	1,853
•	82,08	17,92	10,18	7,75	4,9	0,5	IV	3,678	3,329	1,588	0,803	8,238
•	5,71	94,29	47,67	46,62	6,8	1	IV	8,026	8,573	2,525	-0,306	0,665
•	33,20	66,80	44,62	22,17	7,6	1,5	IV	6,284	4,979	3,114	0,545	0,829
28/08/86	98,77	1,26	1,26	0	3,4	0,5	III	3,269	3,269	0,313	-0,094	1,740
•	96,45	3,56	1,63	1,93	6,8	0,75	III	3,331	3,295	0,348	0,095	1,539
•	76,30	23,70	10,63	13,39	8,7	1	III	4,832	3,443	2,468	0,887	4,497
•	70,12	29,88	21,34	8,53	9,12	1,5	III	4,167	3,657	1,733	0,729	2,502
•	98,42	1,62	1,62	0	2,3	0,5	II	3,268	3,268	0,185	0,108	0,940
•	96,84	3,18	3,18	0	6,1	0,75	II	3,265	3,265	0,181	0,090	0,900
•	46,40	53,60	25,99	27,60	8,0	1	II	6,305	4,443	3,322	0,690	0,554
•	44,22	55,78	22,04	33,73	9,5	1,5	II	6,441	4,874	3,310	0,587	0,497
•	98,90	1,13	1,13	0	2,7	0,5	I	3,262	3,262	0,171	0,041	0,804
•	98,13	1,91	1,91	0	6,1	0,75	I	3,286	3,286	0,216	0,167	1,109
•	93,91	6,09	5,26	0,83	8,8	1	I	3,369	3,319	0,340	0,399	1,615
•	93,84	6,16	5,65	0,51	9,5	1,5	I	3,375	3,322	0,337	0,395	1,550
29/08/86	96,90	3,13	3,13	0	3,0	0,5	VI	3,263	3,263	0,193	0,115	0,959
•	95,21	4,79	3,96	0,83	7,0	0,75	VI	3,309	3,293	0,271	0,261	1,271
•	94,12	5,88	3,67	2,20	9,1	1	VI	3,373	3,318	0,478	0,480	2,468
•	83,70	16,30	10,68	5,63	9,9	1,5	VI	3,526	3,381	1,292	0,614	4,389
•	98,47	1,55	1,55	0	2,8	0,5	V	3,271	3,271	0,208	0,150	1,053
•	98,46	1,56	1,56	0	7,6	0,75	V	3,276	3,276	0,206	0,154	1,067
•	82,38	17,62	11,06	6,56	8,7	1	V	4,111	3,333	1,720	0,874	8,079
•	78,48	21,52	18,36	3,57	8,7	1,5	V	3,755	3,609	1,053	0,556	2,988
•	98,25	1,83	1,83	0	3,2	0,5	IV	3,251	3,251	0,159	0	0,738
•	25,87	74,13	30,93	43,19	5,5	0,75	IV	7,677	8,144	3,334	-0,164	0,494
•	77,29	22,71	13,40	9,31	6,6	1	IV	5,105	3,425	2,784	0,897	1,389
•	88,98	11,02	8,40	2,61	8,7	1,5	IV	3,071	3,082	1,193	0,306	2,319
01/06/87	99,92	0,08	0,08	0	4,6	0,5	V	3,222	3,222	0,222	-0,169	1,116
•	27,41	72,59	31,87	40,73	8,4	0,75	V	7,283	7,084	3,291	0,081	0,503
•	20,17	79,82	39,72	40,10	8,4	1	V	7,521	7,321	3,178	0,069	0,519
•	8,47	91,53	44,19	47,33	8,7	1,5	V	8,099	8,250	2,898	-0,096	0,605
•	4,05	95,95	44,76	51,19	9,5	2	V	8,478	9,156	2,833	-0,309	0,621
•	99,91	0,09	0,09	0	4,1	0,5	I	3,252	3,252	0,161	0	0,738
•	93,42	6,58	3,07	3,51	7,8	0,75	I	3,292	3,292	0,828	0,445	6,687
•	80,46	19,54	7,07	12,47	8,7	1	I	4,043	3,342	1,902	0,871	7,223
•	59,62	40,38	13,07	27,31	9,9	1,5	I	5,906	3,478	3,300	0,908	0,591
•	92,88	7,12	5,54	1,58	10,8	2	I	3,343	3,307	0,367	0,421	2,047

Tab. A.1: Resultados del análisis granulométrico para el total de las estaciones muestreadas. Prof.: profundidad; Dist.: distancia de la línea de costa; Tran.: transecto; Md: media; Mn: mediana; De: desviación estándar; Asim.: asimetría; Curt.graf: curtosis gráfica.

Fecha	Arena(%)	Fango(%)	Limo(%)	Arcilla(%)	Prof.(m)	Dist.(mn)	Tran.	Md(ø)	Mn(ø)	De(ø)	Asim.(ø)	Curt.gr.(ø)
01/07/87	99,72	0,28	0,28	0	3,4	0,5	V	3,253	3,253	0,163	0	0,738
"	86,02	13,98	8,12	5,86	6,8	0,75	V	3,455	3,339	1,303	0,669	7,375
"	85,42	14,58	7,54	7,03	7,6	1	V	3,476	3,359	1,319	0,664	6,083
"	8,61	91,39	42,63	48,77	8,4	1,5	V	8,150	8,733	2,987	-0,242	0,522
"	5,3	94,70	36,79	57,91	9,5	2	V	8,895	10,044	2,781	-0,544	0,582
"	99,88	0,12	0,12	0	3,8	0,5	I	3,253	3,253	0,159	0	0,738
"	99,33	0,67	0,67	0	8,0	0,75	I	3,268	3,268	0,207	0,151	1,055
"	94,12	5,88	4,31	1,57	9,5	1	I	3,287	3,287	0,319	0,318	2,026
"	53,26	46,74	18,85	27,93	10,3	1,5	I	6,067	3,893	3,287	0,817	0,513
"	50,93	49,07	14,58	34,48	10,3	2	I	6,106	3,912	3,338	0,808	0,546
03/08/87	99,70	0,30	0,30	0	3,4	0,5	V	3,253	3,253	0,163	0	0,738
"	97,16	2,83	2,83	0	8,0	1	V	3,276	3,276	0,221	0,195	1,209
"	55,83	44,17	23,13	21,04	8,2	1,5	V	5,969	3,692	3,279	0,860	0,980
"	31,26	68,74	35,09	33,65	8,2	2	V	6,872	5,924	3,196	0,366	0,545
"	99,89	0,11	0,11	0	4,2	0,5	I	3,250	3,250	0,157	0	0,738
"	99,89	0,11	0,11	0	5,7	0,75	I	3,250	3,250	0,161	0	0,738
"	99,77	0,23	0,23	0	7,2	1	I	3,259	3,259	0,186	0,091	0,902
"	95,25	4,75	3,39	1,35	9,1	1,5	I	3,281	3,281	0,242	0,232	1,375
"	95,48	4,52	3,65	0,85	10,6	2	I	3,285	3,285	0,242	0,225	1,342
05/10/87	99,82	0,18	0,18	0	3,4	0,5	V	3,253	3,253	0,162	0	0,738
"	99,65	0,35	0,35	0	7,6	0,75	V	3,267	3,267	0,194	0,128	0,990
"	13,11	86,89	48,47	38,42	8,3	1	V	7,990	7,872	3,000	-0,009	0,627
"	4,47	95,53	51,64	43,88	8,3	1,5	V	8,305	7,748	2,661	0,170	0,634
"	4,12	95,88	54,28	41,59	9,5	2	V	8,401	8,418	2,178	-0,029	0,663
"	99,99	0,01	0,01	0	4,6	0,5	I	3,237	3,237	0,176	-0,067	0,852
"	99,95	0,05	0,05	0	7,2	0,75	I	3,242	3,242	0,176	-0,059	0,837
"	99,59	0,41	0,41	0	8,4	1	I	3,27	3,270	0,196	0,135	1,012
"	94,18	5,82	5,35	0,46	9,9	1,5	I	3,271	3,271	0,476	0,391	3,373
"	99,04	0,96	0,96	0	10,6	2	I	3,291	3,291	0,229	0,177	1,143
10/11/87	99,95	0,05	0,05	0	3,4	0,25	I	3,247	3,247	0,157	0	0,733
"	99,92	0,08	0,08	0	6,1	0,5	I	3,248	3,248	0,162	0	0,738
"	76,57	23,43	16,2	7,23	8,0	0,75	I	4,601	3,343	2,087	0,897	4,238
"	99,45	0,55	0,55	0	9,1	1	I	3,262	3,262	0,193	0,115	0,958
"	99,48	0,52	0,52	0	9,9	1,75	I	3,268	3,268	0,202	0,142	1,030
"	99,13	0,87	0,87	0	10,6	2	I	3,28	3,280	0,218	0,172	1,124
"	99,95	0,05	0,05	0	2,0	0,25	V	3,229	3,229	0,200	-0,146	1,042
"	99,49	0,51	0,51	0	6,1	0,5	V	3,272	3,272	0,204	0,150	1,053
"	49,21	50,79	24,66	26,12	7,6	0,75	V	6,068	4,111	3,240	0,756	0,524
"	67,58	32,42	17,32	15,10	8,0	1	V	5,108	3,845	2,357	0,855	1,135
"	4,23	95,77	47,94	47,83	8,4	1,75	V	8,494	8,549	2,726	-0,088	0,751
"	3,01	96,99	48,75	48,24	9,5	2	V	8,599	8,776	2,698	-0,141	0,728
15/01/88	99,97	0,03	0,03	0	2,3	0,25	I	3,235	3,235	0,179	-0,086	0,891
"	98,94	1,06	1,06	0	5,3	0,5	I	3,249	3,249	0,162	0	0,738
"	99,82	0,18	0,18	0	8,4	0,75	I	3,257	3,257	0,162	0	0,738
"	99,63	0,37	0,37	0	8,4	1	I	3,247	3,247	0,287	-0,148	1,687
"	94,22	5,78	4,2	1,57	9,9	1,5	I	3,274	3,274	0,498	0,402	3,761
"	99,23	0,77	0,77	0	10,3	2	I	3,283	3,283	0,224	0,173	1,129
"	40,17	59,83	24,03	35,79	5,3	0,5	V	7,158	6,818	3,381	0,134	0,462
"	45,27	54,72	21,52	33,20	7,2	1	V	6,725	5,635	3,354	0,406	0,480
"	32,13	67,87	36,02	31,85	7,8	1,5	V	6,992	6,229	3,320	0,284	0,483
"	0,78	99,23	37,91	61,31	8,7	2	V	10,005	10,77	2,082	-0,619	0,882
18/03/88	99,97	0,03	0,03	0	3,0	0,25	I	3,243	3,243	0,160	0	0,738
"	99,92	0,08	0,08	0	5,7	0,5	I	3,258	3,258	0,160	0	0,738
06/04/88	99,93	0,07	0,07	0	4,6	0,5	I	3,247	3,247	0,161	0	0,738
"	99,66	0,34	0,34	0	7,2	0,75	I	3,265	3,265	0,190	0,114	0,955
"	99,73	0,27	0,27	0	8,4	1	I	3,257	3,257	0,183	0,077	0,871
"	99,75	0,25	0,25	0	9,9	1,5	I	3,264	3,264	0,186	0,100	0,922
"	99,91	0,09	0,09	0	10,1	2	I	3,281	3,281	0,214	0,164	1,098
"	99,64	0,36	0,36	0	2,7	0,25	V	3,264	3,264	0,189	0,110	0,946
"	13,43	86,57	49,66	36,90	5,7	0,5	V	7,843	7,583	3,071	0,049	0,635
"	26,25	73,75	28,61	45,13	7,2	0,75	V	7,538	7,689	3,370	-0,051	0,482
"	3,42	96,58	48,59	47,98	7,6	1	V	7,957	7,971	2,790	-0,010	0,685
"	1,78	98,22	49,66	48,56	8,0	1,5	V	8,614	8,912	2,716	-0,182	0,657
"	17,11	82,89	43,25	39,65	8,7	2	V	7,841	8,179	3,176	-0,143	0,541

Tab. A.1: (continuación).

Fecha	Arena(%)	Fango(%)	Limo(%)	Arcilla(%)	Prof.(m)	Dist.(m)	Tran.	Md(ø)	Mn(ø)	De(ø)	Asim.(ø)	Curt.gr.(ø)
05/05/88	99,86	0,14	0,14	0	4,9	0,5	I	3,253	3,253	0,162	0	0,738
•	99,78	0,21	0,21	0	7,6	0,75	I	3,258	3,258	0,161	0	0,738
•	99,45	0,55	0,55	0	9,1	1	I	3,272	3,272	0,204	0,151	1,057
•	99,68	0,32	0,32	0	9,9	1,5	I	3,248	3,248	0,195	-0,044	0,946
•	99,54	0,46	0,46	0	11,0	2	I	3,272	3,272	0,214	0,160	1,084
•	93,01	6,99	4,71	2,28	11,8	2,5	I	3,408	3,342	0,662	0,551	3,404
•	48,22	51,78	19,33	32,44	12,5	3	I	6,372	4,551	3,314	0,673	0,561
04/06/90	99,93	0,06	0,06	0	2,5	0,25	I	3,234	3,234	0,187	-0,111	0,948
•	99,92	0,07	0,07	0	3,0	0,5	I	3,252	3,252	0,162	0	0,738
•	99,61	0,38	0,38	0	5,3	0,75	I	3,333	3,309	0,255	0,241	1,112
•	93,21	6,77	3,68	3,09	8,5	1	I	3,284	3,284	0,556	0,411	4,124
•	77,15	22,84	11,71	11,12	10,5	1,5	I	4,338	3,554	1,986	0,813	4,661
•	59,36	40,63	15,88	24,74	11,5	2	I	5,398	3,494	2,855	0,889	0,721
•	99,89	0,10	0,10	0	3,0	0,25	V	3,183	3,201	0,255	-0,234	1,145
•	89,61	0,27	0,27	0	6,2	0,5	V	3,359	3,304	1,404	0,604	10,592
•	67,91	78,88	27,39	51,48	8,5	0,75	V	4,514	3,782	1,628	0,622	1,103
•	29,64	70,35	17,22	53,13	9,0	1	V	7,705	8,385	3,368	-0,232	0,468
•	1,973	98,01	35,59	62,41	9,0	1,5	V	8,612	9,236	2,568	-0,326	0,739
•	13,63	86,36	49,43	36,93	10,0	2	V	7,012	5,739	3,016	0,507	0,618

Tab. A.1: (continuación).

GRUPOS est\ <sup>SPP</sup>	E 4					E 2					E 3					E 1					TOTAL				
	Ola	Bud	Dog	Coc	Stc	Olp	Cra	Olu	Amp	Old	Kud	Bun	Tuu	Epa	Acp	Olc	Olu	Odj	Teg	Pai		Ab1	Na1	Mai	Tep
BV	2	19	***	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	1	0	0	0	13438
BVI	34	***	36	3	1	0	0	0	3	0	1	15	1	0	0	0	0	0	47	0	0	0	0	0	250
1 BI	1	10	***	1	0	0	0	1	8	43	1	1	0	0	0	0	0	0	5	0	2	0	0	0	797
BIV	0	0	47	0	0	2	0	0	28	47	0	0	0	0	0	0	0	25	0	0	1	0	0	150	
BJII	2	2	43	3	0	0	0	1	9	***	1	7	1	1	0	0	0	23	14	1	0	0	0	336	
BJI	0	1	1	2	0	0	1	1	11	***	5	6	1	0	0	0	0	***	0	0	0	5	0	0	496
CI	0	0	1	0	0	0	1	7	16	28	47	3	2	2	1	0	0	13	3	0	1	0	0	126	
CVI	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	4	6	1	2	0	0	0	84	0	0	1	0	0	102	
CII	0	0	0	0	1	0	0	1	25	29	10	4	11	3	2	0	0	57	21	1	0	6	0	171	
CV	0	0	0	0	0	0	0	2	12	4	0	2	0	4	0	0	0	27	7	3	0	0	2	63	
2 CIII	0	0	0	0	1	0	2	3	3	***	33	12	64	12	0	9	4	6	***	***	21	1	6	0	735
DI	0	0	0	0	0	0	0	3	0	51	0	13	4	0	0	1	6	0	***	1	0	59	0	0	244
EI	0	0	0	0	0	0	0	0	13	18	71	31	0	18	12	10	0	1	7	***	13	16	0	5	500
DII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	3	17	3	5	0	2	0	0	***	0	4	54	3	2	311
DVI	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	***	3	2	2	0	1	4	5	***	76	12	2	6	1419
EII	0	0	0	0	0	0	0	0	3	1	3	25	7	1	4	14	1	6	***	3	37	67	3	6	641
DIV	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	3	0	0	0	0	0	70	50	1	40	2	0	167	
DV	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	2	***	25	9	0	4	2	410
EVI	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	1	0	0	***	1	1	45	1	0	298
3 CIV	0	0	0	0	0	0	0	0	2	3	0	0	0	0	0	0	0	70	17	1	7	13	19	1	132
EV	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	1	***	3	8	0	4	1	128
EIII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	29	0	5	12	1	0	47	
EIV	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	4	1	2	1	0	10	
DIII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	11	0	1	4	1	2	20	

Tab. A.2: Matriz original de datos utilizados en el análisis numérico. La identificación de las estaciones es la misma de la Figura 2.1. Las especies están identificadas con las tres primeras letras del código gráfico de la Tabla 2.1. Los grupos indicados corresponden a los resultados del análisis para el crucero de agosto de 1986, y tanto especies como estaciones están ordenadas según los resultados del primer eje del DCA. \*\*\* : más de 99 individuos.

GRUPOS est\ SPP	IV				IIa					IIb			III			V			I			TOTAL											
	Rud	Ola	Tiv	Olp	Dog	Coc	Stc	Old	Olu	Amp	Rua	Kud	Tuu	Olc	Teg	Olu	Adp	Pep	Cra	Acc	Epa		Odj	Sot	Maj	Rap	Mal	Pai	Tes	Mai	Ab	Tep	Cyl
A11	9	3	***	0	43	4	6	43	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	354
A11S	9	3	46	0	***	0	5	3	1	22	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	373
A90	1	0	18	0	***	0	0	47	1	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	478	
AS90	2	0	4	4	***	0	13	10	9	***	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	14	0	0	0	0	0	0	3661	
A1	35	0	7	0	66	2	8	***	2	1	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	28	0	0	0	0	0	0	555	
A3	1	0	3	0	27	2	0	***	1	22	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	248	
I B7	9	0	1	0	0	2	14	31	1	26	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	89		
B10S	3	0	30	0	***	1	11	10	0	86	5	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	19	0	0	0	0	0	0	349	
B6S	14	0	14	2	79	0	3	1	2	***	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	22	0	1	0	0	0	0	371	
B10	5	0	1	0	0	0	9	60	0	21	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	102		
B6	2	0	3	0	0	1	11	94	0	51	2	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	179		
B8	9	1	14	0	1	2	5	29	1	28	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	31	0	6	0	0	0	0	134		
B7S	5	0	0	1	33	3	2	38	13	66	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	14	0	0	2	0	0	0	179		
B90	0	1	0	0	2	0	3	69	7	45	6	5	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	21	0	0	0	0	0	0	168		
B6S	1	1	0	0	14	0	5	18	93	***	1	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	50	0	0	0	0	0	0	1089	
B11	0	0	3	0	1	0	24	***	38	70	6	14	0	4	0	1	0	0	2	0	0	0	0	2	4	1	0	0	0	0	0	351	
B5	0	0	0	0	2	0	1	68	3	20	8	6	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	12	1	0	0	0	0	0	122		
C11	0	0	1	0	0	2	2	***	28	9	9	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	11	0	3	0	0	0	0	195		
B4	0	0	0	0	1	0	0	79	7	75	4	8	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	41	0	0	0	0	0	0	216		
AMS	0	0	1	3	4	4	0	19	16	***	1	5	8	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	7	***	0	0	0	0	0	0	1689	
II CB	0	0	1	0	0	3	23	***	16	39	5	9	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	2	71	0	4	0	0	0	0	441	
B1	0	0	1	0	4	0	7	***	12	***	56	86	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	***	0	4	0	0	0	0	770	
C10	0	0	0	0	0	0	0	***	9	16	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	9	0	0	0	0	0	0	277	
B3	0	0	0	0	0	0	2	***	31	***	4	35	12	0	0	0	0	1	6	0	0	0	0	1	***	0	0	0	0	0	7	966	
C1	0	1	0	0	0	0	4	***	59	85	12	***	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	***	1	0	1	0	0	0	883	
C5	0	0	0	0	0	0	3	***	3	55	7	50	5	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	39	0	0	1	0	0	0	336	
D8	0	0	0	0	0	1	15	***	30	25	14	17	2	3	1	1	0	0	5	0	0	0	0	8	***	0	4	0	0	0	0	736	
D10	0	0	0	0	0	0	0	***	2	13	12	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0	147		
D90	0	0	0	0	0	0	6	***	16	67	8	1	12	0	1	0	0	2	3	0	0	0	0	4	51	12	14	0	0	0	307		
F4	0	0	0	0	0	0	0	22	1	***	12	97	0	3	11	1	0	0	1	0	9	0	0	0	14	***	2	2	0	0	0	2300	
E1	0	0	0	0	0	0	0	17	18	30	***	2	1	11	2	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	2	***	4	***	4	0	1	19482
E4	0	0	0	0	0	0	0	1	65	0	***	25	0	13	7	2	0	0	0	0	0	0	1	5	0	0	0	0	0	0	0	4467	
F1	0	0	0	0	0	0	0	2	2	1	*****	6	48	1	1	2	0	0	0	0	0	0	37	86	0	41	***	14	29	9	0	0	3706
D1	0	0	0	0	0	0	0	3	***	34	15	33	3	6	3	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	***	10	1	0	0	0	3528
E5	0	0	0	0	0	0	0	22	0	68	55	13	90	1	1	1	0	0	0	0	0	3	0	0	1	***	1	31	0	0	0	0	6746
IV C4	0	1	0	0	0	0	0	1	***	2	21	19	6	13	0	0	1	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	911	
D4	0	0	0	0	0	0	0	0	***	0	4	4	0	42	0	4	0	0	0	0	1	7	0	0	0	0	0	39	0	0	0	0	4402
F5	0	0	0	0	0	0	0	32	1	***	6	***	2	8	6	1	0	1	0	5	3	0	0	41	***	9	0	0	0	0	0	3714	
D7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	35	0	6	2	0	2	0	0	0	0	1	0	0	4	***	4	27	3	0	0	0	1259
G5	0	0	0	0	0	0	0	0	6	2	***	95	***	6	9	21	11	0	0	6	2	7	0	0	71	***	23	9	0	2	0	0	5288
D5	0	0	0	0	0	0	5	***	6	15	2	12	37	5	15	0	0	0	0	5	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2367	

Tab. A.3: Matriz original de datos utilizados en el análisis numérico. La identificación de las estaciones es la misma de las Figuras 2.5 y 2.8. Las especies están identificadas con las tres primeras letras del código gráfico de la Tabla 2.1. Los grupos indicados corresponden a los resultados del análisis global, y tanto especies como estaciones están ordenadas según los resultados del primer eje del DCA. \*\*\* : más de 98 individuos.



*Olivancillaria deshayesiana*

Lm\Fecha	1/6/87	1/7/87	3/8/87	5/10/87	10/11/87	15/1/88	6/4/88	5/5/88
0,75	2	-	1	-	1	267	21	-
2,25	18	5	14	3	4	635	94	19
3,75	17	8	30	10	13	5	260	115
5,25	45	36	202	70	68	19	222	134
6,75	24	20	133	59	50	150	12	24
8,25	13	22	89	52	56	116	35	47
9,75	15	17	146	100	51	88	58	49
11,25	7	9	47	42	14	44	47	48
12,75	2	6	25	18	8	23	21	16
14,25	1	7	8	11	4	11	8	5
15,75	0	2	8	3	3	7	2	5
17,25	0	1	3	1	6	2	5	3
18,75	1	2	5	7	7	6	2	4
20,25	1	2	6	10	12	5	4	6
21,75	6	7	14	10	24	11	8	2
23,25	2	3	25	11	17	10	15	7
24,75	4	5	18	13	20	5	8	6
26,25	1	4	18	7	8	5	6	4
27,75	-	1	10	2	6	2	-	1
29,25	-	1	3	1	1	1	-	-
30,75	-	-	1	1	-	-	-	-
32,25	-	-	-	1	-	-	-	-
Total	154	154	799	425	368	1407	822	492

Tab. A.4: Frecuencias de tallas utilizadas en la estimación del crecimiento en *Olivancillaria deshayesiana*. Lm: largo medio en mm.

*Parvanachis isabellei*

Lm\Fecha	1/6/87	1/7/87	3/8/87	5/10/87	10/11/87	15/1/88	6/4/88	5/5/88
1,75	5	3	3	-	2	33	24	9
2,25	35	39	57	10	4	239	165	103
2,75	122	152	141	48	36	446	120	223
3,25	156	145	136	28	21	271	112	159
3,75	91	76	82	13	8	226	146	184
4,25	57	56	64	9	4	328	224	210
4,75	61	63	46	6	8	264	442	668
5,25	50	63	56	7	6	180	402	277
5,75	88	90	74	14	13	51	165	132
6,25	41	67	43	10	7	9	21	21
6,75	3	5	6	2	1	3	3	-
7,25	-	-	-	2	2	-	-	-
7,75	-	-	-	-	-	-	-	-
Total	708	758	709	149	112	2050	1822	1986

Tab. A.5: Frecuencias de tallas utilizadas en la estimación del crecimiento en *Parvanachis isabellei*. Lm: largo medio en mm.

		<i>Macra isabelleana</i>									
Lm\	Fecha	15/11/84	3/7/85	28/8/86	1/6/87	1/7/87	3/8/87	10/11/87	15/1/88	5/5/88	4/6/90
2		-	-	-	120	33	563	217	31	6	3
4		-	-	-	73	53	778	28	182	3	0
6		-	-	-	8	15	316	1	148	0	0
8		75	-	-	0	4	136	0	60	9	0
10		144	1	-	0	0	115	0	13	20	0
12		252	4	-	0	0	66	0	5	43	0
14		275	38	-	0	0	39	0	1	37	0
16		151	153	-	1	0	13	1	1	15	0
18		31	417	-	0	0	7	1	1	4	0
20		6	787	-	0	0	3	1	1	1	0
22		6	1243	1	0	0	0	2	1	0	0
24		31	1500	0	0	0	0	0	0	0	0
26		47	2304	3	0	0	1	7	2	0	0
28		36	2389	1	0	2	0	21	0	0	0
30		21	2083	7	0	2	1	42	6	0	0
32		1	1294	18	0	7	0	74	6	0	1
34		2	517	16	0	8	2	44	11	1	0
36		2	219	27	0	4	3	23	9	2	1
38		2	85	29	1	2	2	10	9	0	4
40		0	39	49	14	2	5	4	3	5	11
42		2	22	65	17	-	3	1	2	8	13
44		-	9	51	15	-	1	-	0	6	20
46		-	7	68	9	-	2	-	1	8	13
48		-	1	26	6	-	-	-	-	0	8
50		-	0	9	4	-	-	-	-	0	5
52		-	1	2	1	-	-	-	-	1	2
Total		1084	13113	372	269	132	2056	477	493	169	81

Tab. A.6: Frecuencias de tallas utilizadas en la estimación del crecimiento en *Macra isabelleana*. Lm: largo medio en mm.

		<i>Donax gemmula</i>						
Lm\	Fecha	1/6/87	1/7/87	3/8/87	5/10/87	10/11/87	15/1/88	6/4/88
1,63		-	-	-	-	2	-	-
1,88		-	-	2	2	1	-	-
2,13		-	5	9	11	6	9	3
2,38		6	4	17	17	14	23	2
2,63		5	4	19	57	13	17	4
2,88		1	12	15	46	36	10	2
3,13		1	9	5	31	45	4	5
3,38		1	3	6	16	58	1	1
3,63		-	0	4	12	57	1	1
3,88		-	2	2	10	62	0	8
4,13		-	-	1	2	24	1	6
4,38		-	-	-	1	7	-	-
4,63		-	-	-	-	2	-	-
		14	39	80	205	327	66	32

Tab. A.7: Frecuencias de tallas utilizadas en la estimación del crecimiento en *Donax gemmula*. Lm: largo medio en mm.



## ERRATAS

Página	Parágrafo	Línea	Donde dice:	Debe decir:
i	2	8	mestrados	muestreados
1	1	14	ecología	ecología
24	Fig. 1.9	Ley.	transversal	transecto
25	Fig. 1.10	Ley.	la estaciones	las estaciones
29	Fig. 1.12	Ley.	cruzero	crucero
33	2	6	trasporte	transporte
36	1	5	a sido	ha sido
37	2	3	estereoscópico	estereoscópica
42	4	4	gastropodos	gasterópodos
48	2	4	E1	E4
64	1	7	<i>Cylindriscalia</i>	<i>Cylindriscaia</i>
70	3	1	realizado las	realizado con las
72	3	12	desviacións	desviaciones
83	1	10	contra partida	contrapartida
95	2	7	eclosión una	eclosión de una
110			<i>janaeroensis</i>	<i>janeiroensis</i>
112	2	5	pequeña	pequeña
165	2	8	dragas anclas	dragas ancla
171	4	5	<i>P. isabelleis</i>	<i>P. isabellei</i>
178	4	5	sustrato	substrato
182	1	5	esta especies	esta especie
182	3	11	sustrato	substrato
69	Fig. 2.15b		Los valores del eje y están expresados como: Nº. individuos (x 1000).	
108	Tab. 3.5		Debajo del diámetro máximo de la protoconcha figura el desviación estándar entre paréntesis.	
143	Fig. 4.6		Suprimir de la leyenda: "del número de ovicápsulas (OC)".	
145	Fig. 4.7		<i>Idem.</i>	
146	Fig. 4.8 y 4.9		<i>Idem.</i>	
169	Fig. D1		En la leyenda, donde dice: "MSS" debe decir: "Mss".	
213			En la cita de "TODD, C.D., 1986.", adicionar: "Reproductive strategies of north temperate rocky shore invertebrates. En: "	