



ESTRUCTURA FUNCIONAL DE LA MACROFAUNA BENTÓNICA EN SISTEMAS ESTUARINOS URUGUAYOS

Josefina Villarmarzo¹ , Noelia Kandratavicius¹ , Natalia Venturini¹ , Luis Giménez² ,
Ernesto Brugnoli¹  y Pablo Muniz^{1*} .

¹ Oceanografía y Ecología Marina, Instituto de Ecología y Ciencias Ambientales, Universidad de la República, Iguá 4225, Montevideo 11400, Uruguay

² School of Ocean Sciences, Bangor University, LL59 5AB, Menai Bridge, Anglesey, UK

* Autor para correspondencia: pmmaciell@fcien.edu.uy

Fecha de recepción: 14 de junio de 2021
Fecha de aceptación: 27 de octubre de 2021

RESUMEN

Se estudió la estructura funcional del macrobentos de dos sistemas estuarinos morfológicamente distintos (lagunas costeras y estuarios de desembocaduras de arroyos) con el objetivo de determinar diferencias entre los rasgos funcionales predominantes de ambos sistemas. Se clasificó el macrobentos en grupos y rasgos funcionales a través del análisis de rasgos biológicos (BTA por su sigla en inglés). Dada la dependencia según la escala del macrobentos, se muestreó en dos ocasiones (otoño y primavera) en tres escalas espaciales: hábitat (estuarios y lagunas), sectores del hábitat (internos y externos) y sitios réplica (tres en cada sector). Dos hipótesis fueron planteadas (1) la geomorfología del cuerpo de agua determinaría los rasgos funcionales presentes y (2) el estado trófico de un ambiente condicionaría los rasgos funcionales presentes. Ambas se cumplieron para la mayoría de los casos. Como resultado se observó que temperaturas mayores y sedimentos más finos condicionaron la presencia de materia orgánica más degradada y con menor valor nutricional en los muestreos de abril, lagunas y sectores internos. Estas características seleccionaron la presencia de macrobentos depositívoro de superficie, epifaunal y oportunistas de primer y segundo orden, reflejo típico de sitios perturbados por nutrientes. Por el contrario, los muestreos de octubre, estuarios y sectores externos se caracterizaron por organismos filtradores, infaunales y sensibles al enriquecimiento orgánico, típicos de sitios no perturbados.

Palabras clave: BTA, grupo funcional, macrobentos submareal, escalas espaciales, Uruguay.

ABSTRACT

Functional structure of benthic macrofauna of Uruguayan estuarine systems. The functional structure of the macrobenthos present in two morphologically different estuarine systems (coastal lagoons and estuaries) was studied. The objective was to determine differences between the predominant functional traits of both systems. Macrobenthos were classified into functional traits through the use of the Biological Trait Analysis (BTA). Given the scale-dependence of the macrobenthos, it was sampled in winter and spring at three spatial scales: habitat (streams, lagoons), habitat sectors (internal, external), and replicate sites (three in each sector). Two hypotheses were tested: (1) the geomorphology of the water body would determine the presence of functional traits and (2) the trophic state of the environment would condition the functional traits. Both hypotheses were true for most of the sites. As a result, it was observed that higher temperatures and finer sediments conditioned the presence of more degraded organic matter and with lower nutritional value in April, lagoons, and internal sectors. This conditioned the presence of surface depositivorous, epifaunal and first and second order opportunistic, typical characteristic of sites disturbed by nutrients. On the contrary, in October, estuaries and external sectors were characterized by filter feeders, infaunal, and organism's sensitive to organic enrichment, typical of undisturbed sites.

Key words: BTA, functional group, subtidal macrobenthos, spatial scales, Uruguay.



INTRODUCCIÓN

Dentro de la zona costera, los sistemas estuarinos se destacan por su biodiversidad y por proveer importantes servicios ecosistémicos (Amaral, 2015). Son cuerpos de agua poco profundos caracterizados por ser sitios de conjunción de dos flujos hidrológicos: la descarga de agua dulce continental proveniente de los tributarios y las intrusiones marinas (Kjerfve, 1994). Los estuarios presentan una alta heterogeneidad espacial caracterizada por una asociación compleja entre la biota y las variables ambientales (Alves, Adao, Patrício, Magalhaes Neto y Costa, 2009; Kandravicius, Muniz, Venturini y Giménez, 2015). Son también áreas naturalmente enriquecidas y están caracterizadas por fluctuaciones espaciales y temporales (diarias y estacionales) de las condiciones ambientales (Sigala, Reizopoulou, Basset y Nicolaidou, 2012). Además, estos ambientes transicionales son áreas críticas para la descomposición de la materia orgánica y el ciclado de nutrientes (Levin et al., 2001). En ese sentido son considerados como ambientes naturalmente estresados con bajo número de especies y de diversidad taxonómica (Dauvin, Ruellet, Desroy y Janson, 2007).

Los sistemas estuarinos pueden ser categorizados en varios tipos fisiográficos, como las lagunas costeras, estuarios y fiordos (Kjerfve y Magill, 1989; Day, Ruellet, Desroy y Janson, 2012). Estos hábitats están caracterizados por diferente geomorfología e hidrología que puede llevar a una importante variabilidad en la composición y abundancia de la biota (Kandravicius et al., 2015). Dos tipos fundamentales están presentes a lo largo de la costa sureste de Uruguay, los cuales se conectan con el Río de la Plata y el Océano Atlántico: lagunas costeras y desembocaduras de ríos/arroyos (estuarios) (Giménez, Borthagaray, Rodríguez, Brazeiro y Dimitriadis, 2005). Las lagunas costeras difieren de la desembocadura de los estuarios en tres aspectos importantes (Giménez et al., 2005): (1) su conexión intermitente con el mar, (2) su morfología y (3) la composición del sedimento. La composición del sedimento influencia el tamaño de grano, el contenido de materia orgánica, la química del agua intersticial, el contenido microbiano y el suministro larval (Gray y Elliot, 2009). Todas estas variables pueden influir directa o indirectamente en la distribución de las especies estuarinas (Gray y Elliot, 2009), por lo tanto, influyen en general a la estructura y funcionamiento de la comunidad (Muniz et al., 2012).

Los patrones de distribución dependientes de escala han sido cada vez más evidenciados en estudios de fauna bentónica (Thrush et al., 1997; 2003; Ysebaert y Herman, 2002; Muniz et al., 2012; Giménez et al., 2014, Kandravicius et al., 2015). Debido a su posición en la interface sedimento-agua y su relativamente larga y sedentaria vida, la fauna

bentónica ha sido considerada como un indicador potencialmente poderoso en la caracterización de los ecosistemas acuáticos (Dauer, Ranasinghe y Weisberg, 2000; Muniz et al., 2013). La fauna estuarina bentónica responde a la salinidad (Holland, Shaughnessy y Hiegel, 1987) y a su variación (Attrill, 2002); al tipo de sedimento (Day, Hall, Kemp y Yañez-Arancibia, 1989; Ysebaert y Herman, 2002; Anderson, Ford, Feary y Honeywill, 2004; Giménez, Dimitriadis, Carranza, Borthagaray y Rodríguez, 2006); a contaminantes y enriquecimiento orgánico (Pearson y Rosenberg, 1978), entre otros. La fauna bentónica varía en respuesta a diferencias en el ambiente físico-químico (Giménez et al., 2014) y, por lo tanto, su distribución es dependiente de la escala (Thrush et al., 1997, 2003; Ysebaert y Herman 2002; Giménez et al., 2005, 2006). Los patrones de variabilidad pueden ser más evidentes en algunas escalas que en otras; por lo tanto, para la evaluación del estado ecológico de comunidades naturales debe considerarse la naturaleza escala-dependiente de su estructura (Muniz et al., 2012).

Las lagunas y estuarios a lo largo de la costa uruguaya se pueden dividir, en general, en dos diferentes sectores: interno y externo. Estos presentan diferencias bien marcadas en sus características bióticas y abióticas. En este sentido, las variables abióticas moldean a las comunidades diferencialmente en los sectores externos e internos (Kandravicius, 2011), y se comportan como "mesohábitats" (Giménez et al., 2006, 2014).

El estado trófico de la columna de agua y el del sedimento pueden diferir entre sí. Esto es debido a que los muestreos de la columna de agua representan las condiciones del ambiente en el momento del muestreo, mientras que los del sedimento representan, no solamente las condiciones ambientales sincrónicas, sino del período de tiempo anterior al muestreo (Venturini et al., 2012). A su vez, el estado trófico del sedimento refleja el estado trófico de la columna de agua debido a que los sedimentos acumulan compuestos y elementos de origen antrópico y natural. El contenido de materia orgánica total, proteínas, lípidos, carbono biopolimérico, clorofila a y feopigmentos son indicadores del estado trófico de los ambientes ya que refieren a "contaminantes, tanto naturales como antrópicos, los cuales condicionan la salud ecosistémica" (Pita, 2012).

Tradicionalmente, las relaciones especie-ambiente han sido estudiadas en base a elementos estructurales como la composición taxonómica y la abundancia relativa de los taxa (Tilman, 2001; Aarnio, Mattila, Tornroos y Bonsdorff, 2011). Este tipo de acercamiento, más convencional, describe en gran medida las diferencias temporales y espaciales en la composición y estructura de las comunidades (Van der Linden et al., 2016). Sin embargo, no captura los mecanismos causales subyacentes a las relaciones especie-ambiente (Mouillot et al., 2006) y genera

varios problemas, especialmente en los estuarios (Mouillot et al., 2006; Elliott y Quintino, 2007; Warwick y Somerfield, 2008). Varios estudios han cuestionado la capacidad del uso de solamente el número de especies y otros parámetros básicos para describir un ecosistema y su funcionamiento (Cao, Bark y Williams, 1996; Drobner, Bibby, Smith y Wilson 1998; Mouillot et al., 2006; Warwick and Somerfield, 2008), ya que no son las especies en sí las que son importantes sino su fisionomía, comportamiento y ciclo de vida, al menos en lo que refiere al ecosistema y su funcionamiento (Sigala et al., 2012). En las últimas décadas, la concientización de que cambios en la biodiversidad pueden potencialmente modificar el funcionamiento ecosistémico (Covich et al., 2004; Cardinale et al., 2006) ha llevado al reconocimiento de la importancia de incluir atributos funcionales a la hora de detectar cambios ambientales. El uso de la diversidad funcional ha sido propuesto para estudiar ecosistemas, sus funciones y el impacto de factores naturales y antropogénicos en el mismo (Bady et al., 2005). Las funciones ecosistémicas dependen en gran medida de la diversidad en términos de "características funcionales" (o rasgos biológicos) de los organismos presentes en el ecosistema y de su distribución y abundancia a lo largo de espacio y tiempo (Díaz y Cabido, 2001; Hooper et al., 2005). La diversidad funcional es el componente de la biodiversidad que describe la variedad de funciones desarrolladas por los organismos en una comunidad o ecosistema (Tilman, 2001). Los rasgos funcionales, o atributos, se definen como una propiedad medida a nivel individual utilizada para comparar especies y se relaciona estrechamente con el desempeño del organismo en la comunidad (Lavorel y Garnier 2002; Mlambo, 2014). Los grupos funcionales se definen como grupos de especies con efectos similares sobre un proceso específico del ecosistema o respuestas similares ante una condición ambiental (Hooper et al., 2005). Los grupos funcionales son una aproximación basada en mecanismos morfológicos y comportamentales más que en grupos filogenéticos. La estructura de la comunidad se encuentra gobernada por la variabilidad ambiental y los rasgos biológicos exhibidos por los organismos (Bremner, Rogers, Frid, 2003). Los rasgos que los organismos presenten van a proveer información acerca de cómo se comportan y responden al estrés (Lavorel, McIntyre, Landsber y Forbes, 1997), indicando el estado en el que se encuentra el ambiente (Usseglio-Polatera, Bournard, Richoux y Tachet, 2000). Como varias especies presentan más de un rol funcional, una pérdida en la composición de especies puede llevar a cambios dramáticos de las respuestas funcionales de la comunidad (Chapin, Schulze y Mooney, 1992).

De esta manera, en el presente trabajo se planteó estudiar funcionalmente la macrofauna, a través del análisis de rasgos biológicos (BTA por su sigla en

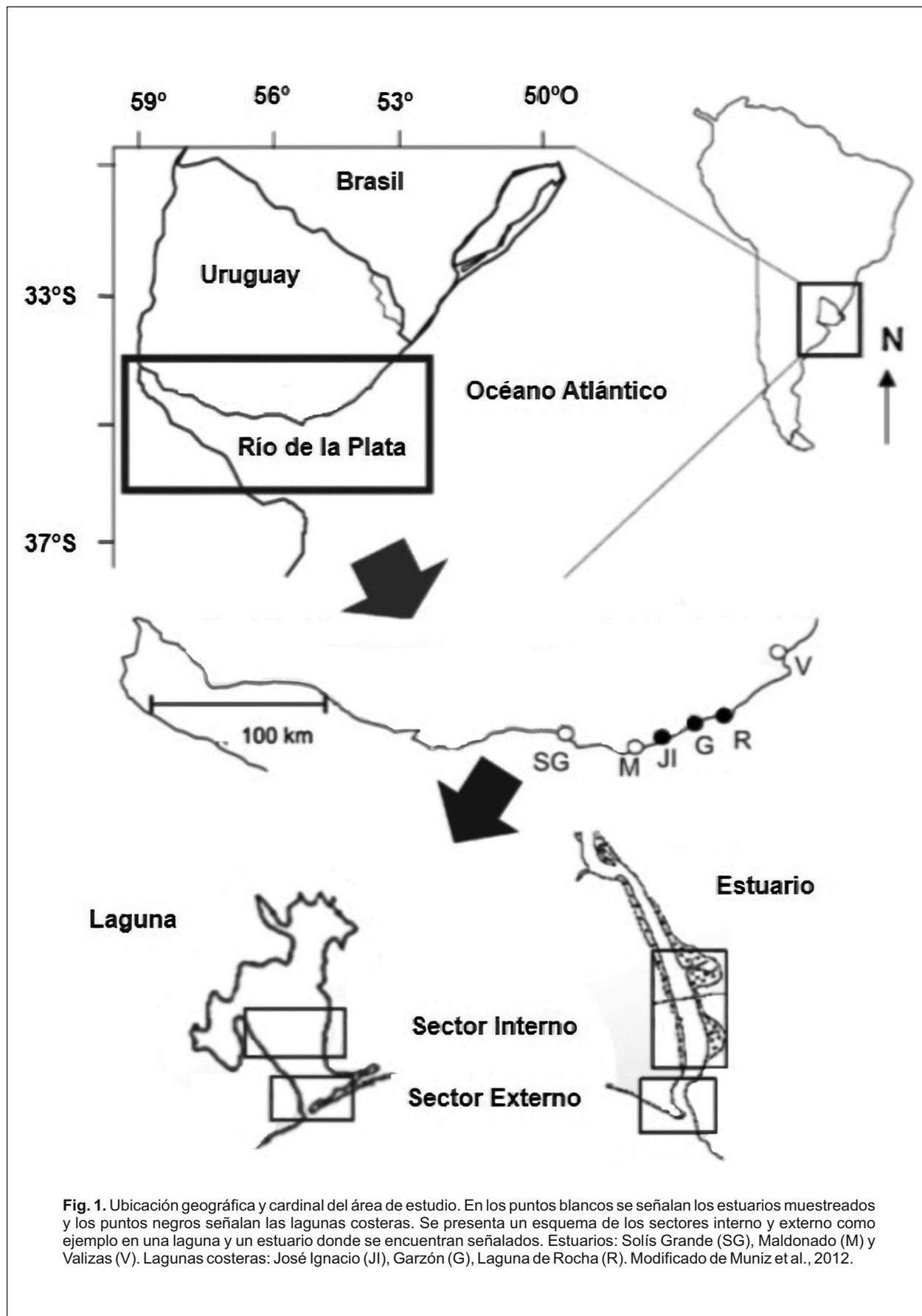
inglés), de dos sistemas estuarinos morfológicamente distintos (lagunas costeras y estuarios) y determinar si existen diferencias entre sus grupos funcionales. El estudio se realizó en dos épocas diferentes del año (otoño y primavera) y fueron planteadas las siguientes hipótesis: i) el grado de exposición a la energía hidrodinámica del ambiente, dependiente de la geomorfología del sitio, va a determinar los rasgos funcionales que se encontrarán presentes en el área de estudio; ii) el estado trófico de un ambiente condiciona los rasgos funcionales presentes en el mismo. En este sentido, esperamos encontrar a mayor energía mayor espectro y variación de grupos funcionales que indican buena salud ambiental. Por otro lado, la presencia de especies oportunistas se espera sea mayor en ambientes más eutróficos reflejándose en los grupos funcionales.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio y obtención de datos

El área de estudio comprende tres estuarios y tres lagunas costeras pertenecientes a la zona sureste de Uruguay, desde Canelones a Rocha (Fig. 1). Las lagunas costeras muestreadas fueron aquellas que presentaron conexión al mar: José Ignacio (54°42'W-34°49'S), Garzón (54°34'W, 34°46'S) y Rocha (54°15'W, 34°37'S). Los estuarios fueron Solís Grande (34°47'S-55°23'W), Maldonado (34°54'S-53°51'W) y Valizas (34°20'S-53°47'W).

Sobre la costa atlántica uruguaya, en el Departamento de Maldonado se ubican las lagunas José Ignacio y Garzón con un espejo de agua de 13 y 18km² respectivamente; y en el Departamento de Rocha la Laguna de Rocha de 72km². Dichos sistemas estuarinos presentan una alta periodicidad de conexión con el océano, producto de la alternancia de aperturas naturales y artificiales de la barra (Conde y Rodríguez-Gallego, 2002). Por otro lado, los estuarios difieren en sus longitudes (Solís Grande: 70km; Maldonado 60km, Valizas: 18km) y en sus superficies de cuenca (1409, 1437 y 1561km² respectivamente). Las lagunas estudiadas son someras y de tipo ahorcado (Kjerfve y Magill, 1989; Conde, Aubriot y Sommaruga, 2000); caracterizadas por una entrada estrecha y largos periodos de residencia. La comunicación con el océano puede darse varias veces al año, cuando la profundidad aumenta y la barra de arena se rompe debido a la acción de las olas. La barra se rompe usualmente en invierno/primavera (julio, octubre). Los estuarios son someros y, generalmente, se encuentran conectados con el océano durante todo el año. Todos los estuarios y lagunas muestreados tienen bajo nivel de impacto antropogénico (Defeo et al., 2009; Muniz et al., 2012) debido, fundamentalmente, a la ausencia de grandes ciudades



en las zonas aledañas.

Para este trabajo, los dos tipos de hábitat estudiados (lagunas costeras y estuarios) se consideran naturalmente replicados (*sensu* Diamond y Case, 1986), dado que la costa uruguaya posee varias lagunas y estuarios. Se diseñó un muestreo jerárquico de varias escalas espaciales con el objetivo de evaluar y comparar las variaciones espaciales de los sistemas estuarinos considerados. Tales escalas fueron: tipo de hábitat (estuarios vs. lagunas), sectores dentro del hábitat (internos vs. externos) y, por último, sitios réplica dentro de cada sector (tres en cada interno y tres en cada externo). En tal sentido, cada hábitat se dividió en dos sectores: 1) Sector Externo: zona de desembocadura al mar, hasta la línea posterior del cordón de dunas, 2) Sector Interno: desde la línea de dunas hacia el interior de la laguna o estuario. A su vez, cada sector se dividió en 10-20 parcelas transversales, de 50 m de extensión y delimitadas por los márgenes de cada arroyo o laguna. Tres de estas parcelas se eligieron aleatoriamente para ser muestreadas. En cada parcela se tomaron tres muestras o réplicas aleatorias. La selección al azar de las parcelas, así como la posición geográfica de las réplicas dentro de estas, se realizó previo al primer muestreo, mediante el uso de imágenes satelitales.

Los datos abióticos que fueron utilizados en este estudio consistieron en la medición de variables *in situ* de salinidad, temperatura y profundidad; así como de la extracción de muestras de sedimento para composición granulométrica, concentración de pigmentos fotosintéticos, materia orgánica total (MOT) y composición bioquímica de la materia orgánica (proteínas (PRT), carbohidratos (CHO), lípidos (LPD) y carbono biopolimérico (CB)). Para esto, las muestras de sedimento fueron colectadas utilizando un corer de 10 cm de diámetro interno, acondicionadas en bandejas de aluminio previamente calcinadas (500°C, 2hs) y almacenadas en ausencia de luz a -20°C hasta su análisis de laboratorio. La determinación de las características granulométricas del sedimento fue realizada por tamizado según Suguio (1973). Se utilizó la escala granulométrica de Wentworth con los correspondientes valores de Phi (Φ) y los parámetros estadísticos fueron calculados según Folk y Ward (1957). Los pigmentos fotosintéticos fueron analizados espectrofotométricamente de acuerdo al método de Lorenzen (1967) modificado por Sündback (1983) para sedimentos. Los resultados fueron expresados en microgramos de pigmentos (Clo a y Feopig) por gramo de sedimento seco ($\mu\text{g g}^{-1}$ ss). La cantidad de MOT se determinó siguiendo la metodología de Byers, Mills y Sewart (1978) y se expresó en porcentaje (%).

Las muestras de macrobentos fueron obtenidas mediante corers de PVC (22,5 cm de diámetro enterrados a 20 cm de profundidad) sacados aleatoriamente de cada transecta. Las muestras fueron luego tamizadas con malla de 0,5 mm y

preservadas en formaldehído al 4%. En el laboratorio, todos los organismos fueron identificados hasta el nivel taxonómico más detallado posible (generalmente hasta nivel de especie) y contabilizados.

Los datos de carbono biopolimérico (BPC), carbohidratos (CHO), lípidos (LPD) y proteínas (PRT) se encuentran publicados en Pita, Giménez, Kandratavicius, Muniz y Venturini (2017) en el marco del mismo proyecto al que ascribe el presente trabajo. Para evaluar el estado trófico del compartimiento bentónico se utilizó por un lado, la clasificación de Dell'Anno, Mei y Danovaro (2002) basada en las concentraciones de CHO, PRT y la razón PRT:CHO y por otro lado, se utilizó la clasificación propuesta por Pusceddu, Gambi, Manini y Danovaro (2011) basada en las concentraciones de BPC y en la contribución algal al BPC (por mayores detalles ver Pita et al., 2017).

Análisis y procesamiento de datos

La selección de los rasgos biológicos estuvo basada en un balance entre su eficacia para describir la variabilidad del funcionamiento ecológico y el esfuerzo requerido para conseguir la información de las características biológicas de los taxones a estudiar, acorde a lo sugerido por Bremner, Rogers y Frid (2006). Se eligieron seis rasgos biológicos (Tabla 1) reflejando la morfología (forma del cuerpo, tamaño del cuerpo, aparato alimenticio), comportamiento (movilidad, hábitat, hábito alimenticio); y el grupo ecológico del índice AMBI que refleja la sensibilidad al aumento de la carga orgánica (Borja, Franco y Pérez, 2000). La información sobre los rasgos biológicos se obtuvo de diferentes fuentes, incluyendo literatura y la consulta a expertos. Cada rasgo se dividió en varios grupos funcionales (Papageorgiou, Sigala y Karakassis, 2009). Los taxones individuales se codificaron en la medida en que presentaban cada una de las categorías utilizando un procedimiento de codificación difusa (Chevenet, Doledec y Chessel, 1994), el cual permite que los taxones exhiban categorías de un rasgo a distintos grados, para considerar variaciones específicas en la expresión del rasgo (Castella y Speight, 1996; Charvet, Statzner, Usseglio-Polatera y Dumont, 2000), utilizando puntuaciones discretas que van de 0 (no afinidad) a 3 (afinidad total). Por ejemplo, si una especie es suspensiva, pero bajo ciertas circunstancias puede también comportarse como depositivo, entonces esa especie se marcará con 2 para filtrador y 1 para depositivo. Si es solamente filtrador, entonces se le adjudicará 3 para filtrador y 0 al resto de las categorías. Los valores de las categorías de rasgos para cada taxón presente en una estación fueron ponderados (multiplicados) por su abundancia en dicha estación. La clasificación utilizada para cada especie en el presente trabajo puede ser observada en la Tabla 1 del Mat. Supl.

Tabla 1. Rasgos funcionales seleccionados y sus diferentes categorías. EO = enriquecimiento orgánico.

Rasgo	Grupo funcional
Movimiento del adulto	Semi-móvil Móvil Sésil
Forma del cuerpo	Shell Vermiforme Globuloso
Hábito alimenticio	Depositívoro subsuperficie Depositívoro superficie Filtrador Carnívoro Herbívoro
Hábitat	Epifauna Epibionte Infauna superficial hasta 2 cm Infauna subsuperficial más de 2 cm
Tamaño	500 micras - 1 cm 1 - 2 cm Mayor a 2 cm
Aparato alimenticio	Rádula Mandíbula Tentáculos Probósida Faringe / mandíbula Sifón
AMBII	Sensibles al enriquecimiento orgánico (EO) II Indiferentes al EO. Bajas densidades de pobl. III Tolerantes. EO estimula crecimiento pobl. IV Oportunistas de 2do orden. EO desbalanceado V Oportunistas de 1er orden. EO elevado y contaminación

Se estudió la composición funcional del macrobentos para los grupos funcionales de cada rasgo funcional para los sitios de muestreo en cada uno de los distintos hábitats muestreados (lagunas: Rocha, Garzón, José Ignacio, y estuarios: Solís, Valizas, Maldonado) para ambas campañas de muestreo (abril, octubre) y sectores (interno, externo) a través de un análisis de componentes principales (PCA). Para verificar la existencia de relación entre los distintos rasgos funcionales y las variables ambientales estudiadas se realizaron análisis de correlación de Pearson (p valor $<0,01$; $N = 72$). Los programas utilizados fueron PAST 3.16., STATISTICA® y Microsoft Excel 2016.

La caracterización del estado trófico según la concentración de proteínas, carbohidratos y la relación

entre estas dos variables, se realizó según la clasificación de Dell'Anno et al. (2002) (Mat. Supl. Tabla 2).

RESULTADOS

Variables ambientales

En el muestreo de abril los valores de temperatura del agua y CHO de sedimentos fueron más altos que los de octubre (Tabla 2). En relación a la granulometría, ambas campañas se mantuvieron con similares porcentajes de las fracciones estudiadas. A su vez, en abril se observaron valores eutróficos e hipereutróficos según los CHO y en la campaña de octubre se presentaron valores de material detrítico fresco según las

Tabla 2. Factores ambientales para los sitios de muestreo en ambas campañas, Abril (arriba) y Octubre (abajo). Solís (S), Maldonado (M), Valizas (V), José Ignacio (J), Garzón (G), Rocha (R). Interno (I) y externo (E). Los factores medidos son temperatura (T), salinidad (S), clorofila a (Clor a), feopigmentos (Feopig), porcentaje materia orgánica total (% MOT), carbohidratos (CHO), lípidos (LPD), proteínas (PRT), carbono biopolimérico CB, porcentaje de arena (%Arena).

Abril	T °C	S	Clor a µg/gss	Feopig µg/gss	MOT %	CHO mg/g	LPD mg/g	PRT mg/g	CB mg/g	Arena %
SI	23,91	16,59	9,13	3,45	1,40	5,30	0,59	1,22	3,15	94,3
SE	23,86	15,69	5,30	3,30	1,35	1,54	0,74	1,33	1,82	98,9
MI	23,12	22,79	14,65	3,38	3,26	4,47	0,43	1,21	2,70	96,8
ME	21,20	24,91	2,38	0,73	0,93	1,68	0,99	0,64	1,73	99,0
VI	23,86	19,21	10,93	13,81	4,32	9,22	0,35	0,96	4,42	94,2
VE	23,19	17,76	4,16	3,87	1,74	4,25	0,78	2,03	3,28	99,9
JI	21,71	14,59	16,99	7,67	1,81	5,70	0,25	0,15	2,549	6,8
JE	20,65	17,86	8,76	1,71	1,12	3,78	0,97	2,17	3,30	96,4
GI	22,42	13,61	7,71	6,20	2,14	10,55	0,87	2,48	6,09	84,9
GE	22,62	13,41	7,80	6,21	1,43	11,14	1,25	4,85	7,77	96,6
RI	23,60	18,87	11,33	10,21	1,92	5,30	1,84	1,45	4,21	97,9
RE	21,77	18,67	5,71	3,31	1,31	6,46	0,59	2,23	4,129	9,1
Octubre	T °C	S	Clor a µg/gss	Feopig µg/gss	MOT %	CHOL mg/g	PD mg/g	PRT mg/g	CB mg/g	Arena %
SI	16,57	10,19	13,81	1,48	1,09	1,24	0,95	1,13	1,76	94,2
SE	15,89	10,06	1,91	0,00	0,15	0,40	0,56	1,78	1,45	99,9
MI	14,70	22,88	11,71	3,07	0,93	2,53	0,97	1,21	2,33	97,8
ME	15,56	23,30	4,14	0,00	0,18	0,53	1,98	2,07	2,71	99,2
VI	16,50	4,31	6,48	4,12	1,73	3,44	0,88	1,71	2,87	96,1
VE	15,23	21,80	7,41	0,00	0,45	0,26	0,56	1,78	1,40	99,7
JI	14,23	20,22	25,39	0,88	1,07	3,13	1,13	1,67	2,91	95,2
JE	13,57	20,48	4,32	0,00	0,23	0,61	0,45	2,63	1,87	100,0
GI	15,63	2,81	5,07	0,05	0,29	0,47	2,18	3,37	3,47	89,0
GE	15,97	2,80	1,13	0,29	0,27	1,16	0,61	1,62	1,72	97,5
RI	17,37	5,79	5,66	4,37	0,55	3,43	3,26	1,35	4,48	99,3
RE	17,17	5,70	1,66	0,45	0,45	0,55	0,55	2,27	1,74	99,8

relaciones PRT:CHO y LPD:CHO (Mat. Supl. Tabla 2).

Las variables ambientales estudiadas no distinguen arroyos de lagunas salvo en el caso de la granulometría, donde las lagunas presentaron un mayor porcentaje de arena gruesa y el doble de grava que los estuarios, y estos presentaron a su vez, altos porcentajes de arena fina, media y fango.

A su vez, los sectores internos se diferencian de los externos por sus mayores valores de clorofila a, MOT, LPD y BPC, así como también por presentar mayores porcentajes de grava, arena fina y fango (Tabla 2). Por otro lado, los sectores externos presentaron mayor porcentaje de arena gruesa y media.

Respecto a la granulometría, los sectores internos casi no presentan variaciones entre las campañas. El sitio Rocha Interno, presentó en ambas campañas casi

idénticos valores granulométricos entre sus tres tipos de sedimentos dominantes (arena fina, media y gruesa). El sitio José Ignacio Externo, en la campaña de abril, presentó el mayor valor de proporción de una fracción granulométrica, correspondiéndole más de 90% a la arena gruesa.

Indicadores de estado trófico

Todos los sitios presentan valores de eutrofia o hipereutrofia considerando el contenido de CHO en alguna o ambas campañas de muestreo, salvo en el caso de los sectores externos de los estuarios Solís y Maldonado que mostraron valores por debajo de la eutrofia en las dos campañas (Mat. Sup. Tabla 2). A su vez, los sectores internos presentaron mayores valores de CHO que los sectores externos para un

mismo cuerpo de agua, salvo en el caso de Rocha. Considerando las PRT, todos los sitios presentaron valores de eutrofia o hipereutrofia en una o ambas campañas de muestreo. Durante la campaña de abril todos los sitios presentaron material detrítico añejo de acuerdo con PRT:CHO. Para la campaña de octubre, todos los sectores externos así como el sector interno de Garzón y Rocha, presentaron material detrítico fresco de acuerdo a PRT:CHO. Todas las lagunas presentaron condiciones eutróficas en ambas campañas, excepto el sector interno de la laguna José Ignacio que fue clasificado como meso-oligotrófico (Mat. Supl. Tabla 2).

Marocafuna bentónica y su composición taxonómica

Se muestrearon en total, para ambas campañas, 24995 organismos distribuidos entre gasterópodos (66.7%), poliquetos (26.4%), malacostracos (4.2%), bivalvos (2.4%) y oligoquetos (0.4%).

En la campaña de abril se muestrearon 21822 individuos distribuidos en 24 especies, mientras que en octubre se colectaron 3173 individuos, correspondiendo a un total de 16 especies. Las especies más abundantes fueron el gasterópodo *Heleobia australis*, que representó el 70.6% de la abundancia de abril y el 35% de octubre; los poliquetos *Heteromastus similis* (11.5% y 37%, respectivamente), *Laeonereis acuta* (4% y 7%), *Nephtys fluviatilis* (2.8% y 6.9%), *Alitta succinea* (en abril 3.8% y 0.09% en octubre, una de las especies con menor abundancia en dicho mes) y el bivalvo *Erodona mactroides* (1.9% y 1.6% respectivamente).

La riqueza muestreada en la campaña del mes de abril representó el 87% de la riqueza total muestreada. Una especie de bivalvo (*Spisula isabelleana*), cinco de poliquetos (*Kinbergonuphis orensanzi*, *Polydora* sp., *Hemipodia californiensis*, *Spio* sp., *Capitella* sp.), y tres de malacostracos (*Cyrtograpsus altimanus*, Portunidae indet. y *Monokalliapseudes schubartii*) fueron muestreadas únicamente en abril. A su vez, el isópodo *Excirrolana braziliensis* fue solo muestreado en octubre. Dichas especies presentaron abundancias bajas, menos del 0.05% de la abundancia total de cada mes, salvo *M. schubartii* que representó el 1.4% de la abundancia para el mes de abril.

Las lagunas presentaron mayor abundancia que los estuarios, representando respectivamente el 73% y 27% de la abundancia total. Los sectores internos presentaron mayor abundancia (67%) que los sectores externos (33%) siendo que entre los sitios más abundantes se destacan Rocha interno (37% de la abundancia total), seguido por Garzón interno (12%).

Los sitios con mayor riqueza de especies fueron José Ignacio externo y Rocha interno con 23 especies cada uno y en Solís interno y externo ocurrieron solo 15 especies, siendo la menor riqueza registrada.

Análisis de Grupos Funcionales y BTA

Los grupos funcionales más abundantes de cada uno de los rasgos funcionales considerados (Tabla 1) fueron: *movil*, con conchilla (de aquí en adelante “*shell*”), *vermiforme*, *depositivo de superficie*, *epifauna*, *infauna subsuperficial*, *más de 2 cm*; *500 micras-1cm*, *rádula*, *probóscide* y *AMBI IV*.

Ambos muestreos coinciden en la dominancia de los mismos rasgos funcionales en todos los grupos funcionales salvo hábitat y aparato alimenticio (Fig. 2). Los grupos dominantes para abril fueron: “*shell*”, *depositivo de superficie*, *epifauna*, *500micras-1cm*, *móvil*, *rádula* y *AMBI IV*. En octubre se destacó *vermiforme*, *infauna subsuperficial*, *más de 2cm* y *probóscide*, además de los mismos grupos dominantes observados en abril (Fig. 2).

Las lagunas presentaron dominancia de los mismos grupos funcionales que el muestreo de abril. Los ambientes laguna y estuario se diferencian entre sí por la dominancia de un solo grupo en el rasgo funcional de forma del cuerpo: “*shell*” en lagunas y *vermiforme* en estuarios (Fig. 3). Para los restantes rasgos funcionales ambos ambientes son dominados por los mismos grupos: *móvil*, *depositivo de superficie*, *500micras-1cm*, *rádula*, *epifauna* y *AMBI IV* (Fig. 3).

Los sectores interno y externo no se diferencian entre sí debido a que son caracterizados por la dominancia de los mismos grupos funcionales: *móvil*, “*shell*”, *depositivo de superficie*, *epifauna*, *500micras-1cm*, *rádula* y *AMBI IV* (Fig. 4).

Los sitios externos de Rocha, Maldonado y Solís se encuentran dominados por los grupos de *globuloso*, *herbívoro* y *mandíbula* (Mat. Supl. Fig. 1). Ambos sectores del arroyo Valizas y los sitios internos de los arroyos Maldonado y Solís se encuentran dominados por los grupos de *vermiforme*, *depositivo de subsuperficie*, *infauna subsuperficial*, *más de 2 cm* y *AMBI II*. A su vez, los grupos “*shell*”, *filtrador*, *epibionte*, *mayor a 2cm* y *faringe mandibulada* dominan únicamente en sectores internos de diferentes ambientes. Los restantes sitios muestreados no presentan patrones identificables (Mat. Supl. Fig. 1).

Los resultados de los PCA (Tabla 3) de los sitios muestreados en ambas campañas fueron interpretados seleccionando únicamente los ejes 1 y 2 debido a que los porcentajes de varianza de los mismos superan en todos los casos el 50%, lo cual se consideró suficiente y representativo.

En el muestreo de abril las lagunas Garzón y Rocha y el arroyo Solís, se encontraron dominadas por los grupos funcionales “*shell*”, *depositivo de superficie*, *epifauna*, *500micras-1cm*, *rádula* y *AMBI IV*. En el sector externo de la laguna José Ignacio y en el arroyo Maldonado dominaron los grupos *globulosos*, *filtradores* y *mayores a 2cm*, siendo que *Infauna superficial hasta 2cm* y *faringe mandibulada*

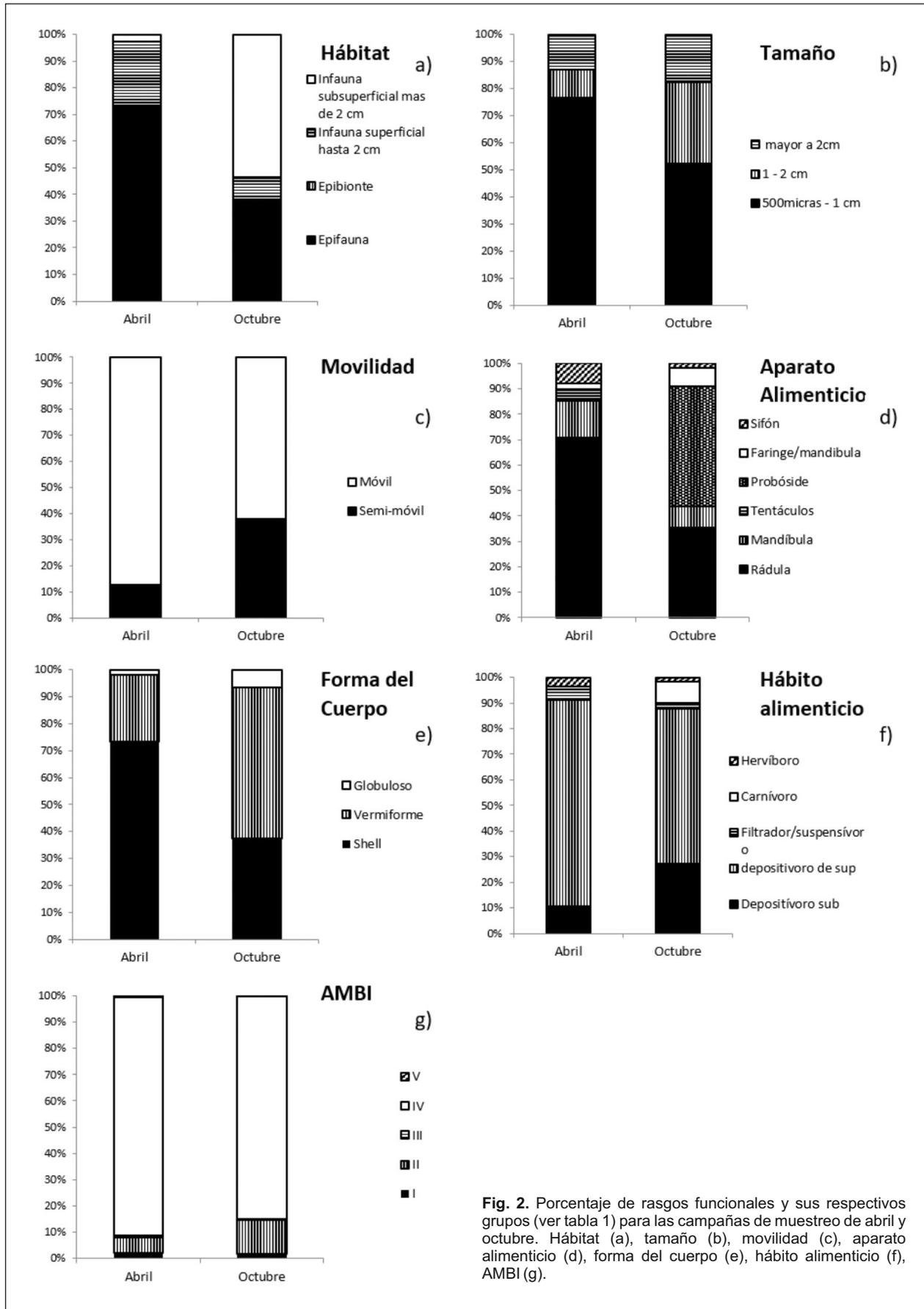


Fig. 2. Porcentaje de rasgos funcionales y sus respectivos grupos (ver tabla 1) para las campañas de muestreo de abril y octubre. Hábitat (a), tamaño (b), movilidad (c), aparato alimenticio (d), forma del cuerpo (e), hábito alimenticio (f), AMBI (g).

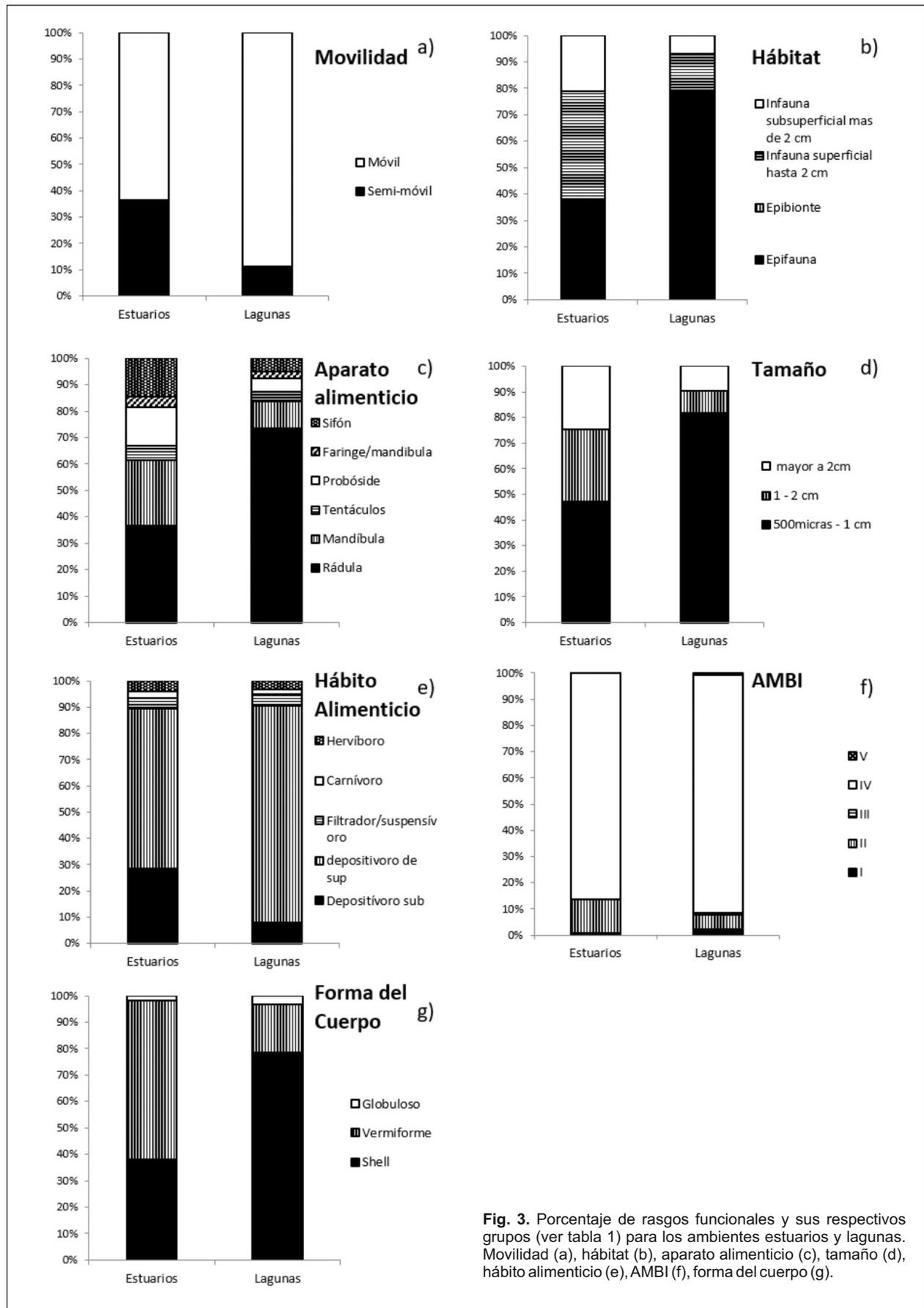


Fig. 3. Porcentaje de rasgos funcionales y sus respectivos grupos (ver tabla 1) para los ambientes estuarios y lagunas. Movilidad (a), hábitat (b), aparato alimenticio (c), tamaño (d), hábito alimenticio (e), AMBI (f), forma del cuerpo (g).



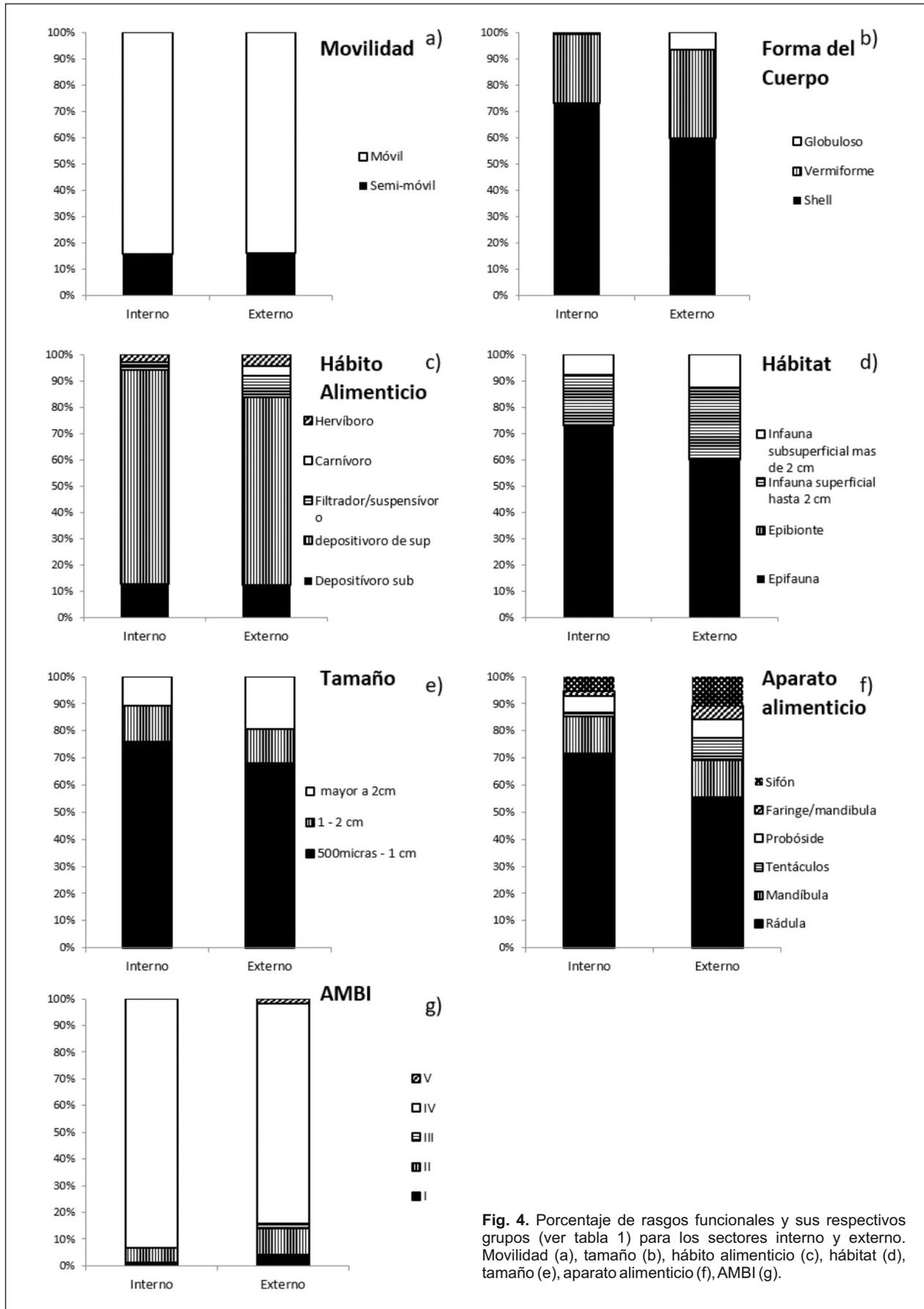


Fig. 4. Porcentaje de rasgos funcionales y sus respectivos grupos (ver tabla 1) para los sectores interno y externo. Movilidad (a), tamaño (b), hábito alimenticio (c), hábitat (d), tamaño (e), aparato alimenticio (f), AMBI (g).

Tabla 3. Porcentaje de varianza de los dos primeros ejes de los análisis de PCA para los distintos grupos funcionales estudiados (los diagramas de los PCAs se encuentran en el Mat. Supl.)

PCA	Varianza eje 1 (%)	Varianza eje 2 (%)
Hábito alimenticio	40,097	27,470
Hábitat	35,896	30,369
Forma del cuerpo	39,292	34,063
Aparato alimenticio	31,891	27,109
AMBI	40,998	28,962
Tamaño del cuerpo	50,300	29,815

dominaron el sector externo de Maldonado y los sectores interno y externo en José Ignacio. Los grupos *vermiformes*, *depositivos de subsuperficie*, *1-2cm* y *proboscide* se encuentran dominando los sectores internos de los arroyos Valizas, Maldonado y Lag. José Ignacio. En abril se destacó el sitio Rocha Interno debido a que se encuentra por fuera de la elipse de 95% de confianza en todos los PCA de rasgos funcionales y no en el rasgo ecológico AMBI- alejado del resto de los sitios al igual que José Ignacio Externo -que se encuentra fuera de la elipse en hábito alimenticio, AMBI y aparato alimenticio.

El análisis de correlación ($p < 0,01$, $n = 72$) (Mat Supl. Tabla 3) mostró que 20 de los 29 grupos funcionales se correlacionaron positivamente con la temperatura. Por otro lado, 13 de ellos se correlacionaron positivamente con los feopigmentos y CHO. Los grupos funcionales *móvil*, *“Shell”*, *depositivos de superficie*, *carnívoro*, *epifauna*, *500micras-1cm*, *rádula*, *sifón*, *AMBI I* y *IV* se correlacionaron positivamente con el BPC. Los grupos funcionales *filtrador*, *mandíbula*, *AMBI III* y *V*, *globuloso* e *infauna superficial hasta 2cm* se correlacionaron positivamente con el contenido de arena gruesa. Estos dos últimos grupos a su vez se correlacionaron negativamente con la arena fina. Los grupos *semi-móvil*, *vermiforme*, *depositivo de subsuperficie*, *infauna subsuperficial*, *más de 2cm*, *1-2cm* y *proboscide* se correlacionan positivamente con el contenido de fango y de MOT. Los grupos *epibionte* y *carnívoro* fueron los únicos que se correlacionan con LPD y grava, respectivamente. Por último, el grupo funcional *sifón* y el grupo ecológico *AMBI I* resultaron ser los únicos que se correlacionaron positivamente con las PRT.

DISCUSIÓN

Las características morfológicas e hidrodinámicas de las lagunas y sectores internos, condicionan su granulometría y sedimentación, debido a que generan ambientes de menor energía, con un menor grado de exposición y mayor protección del viento, olas y de la

marea. Esto se corrobora al ver que sectores internos se caracterizaron por presentar predominancia de las fracciones de arena fina y fango. Dichos sedimentos, de grano fino y muy fino, propician la acumulación y descomposición de la materia orgánica (Incera, Cividanes, Lastra y López, 2003; Pita et al., 2017). Esto se refleja también por las altas concentraciones de MOT y de CHO, estos últimos evidenciando la presencia de materia orgánica en mayor estado de descomposición y menor valor nutricional (Pusceddu, Gambi, Manini y Danovaro, 2007). Además de las características morfológicas e hidrodinámicas, los regímenes de precipitación, mayores en la campaña de abril que la de octubre (Pita, 2012), podrían explicar la mayor cantidad de MOT en dicha campaña, como aportes alóctonos al sistema. A su vez, la laguna de Rocha viene experimentando cambios en su estado trófico desde 1997 según lo evidenciado por Arocena et al. (1996) y Aubriot, Conde, Bonilla, Hein y Britos (2005) donde se infiere que dicha laguna recibe asiduamente aportes altos de nitrógeno y fósforo gracias a los cultivos de los alrededores y también por aportes de la ciudad de Rocha. Aubriot et al. (2005) describen a la laguna de Rocha como vulnerable al aporte alóctono de nutrientes. La suma de las características anteriores explicaría la mayor abundancia de macrobentos en dicha laguna. Aproximadamente un tercio de dicha abundancia se encuentra representada por el molusco *Heleobia australis*, especie considerada oportunista, de pequeño tamaño (*500micras-1cm*) y alta tolerancia a los contaminantes orgánicos (*AMBI IV*) (Venturini, Muniz y Rodríguez, 2004; Echeverría, Neves, Pessoa y Paiva 2010). A su vez, *Heleobia australis* es un organismo depositivo de superficie, epifaunal y móvil siendo que dichos grupos funcionales, se han descrito como característicos de sitios perturbados por enriquecimiento orgánico (Piló et al., 2016). Dicho enriquecimiento es, a su vez, el mayor generador de cambios funcionales en la composición de rasgos de las comunidades macrobentónicas (Piló et al., 2016; Van der Linden et al., 2016; Ellis et al., 2017) junto con la clorofila a. Por lo tanto, la abundancia de *Heleobia australis* en Rocha en el muestreo de abril en el sector

Interno, condicionó el estudio del resultado de los análisis de componentes principales (PCAs) donde los rasgos funcionales característicos de dicha especie se observaron cómo dominantes para los sitios internos, lagunas y la campaña de abril.

La dominancia de organismos de pequeño tamaño en áreas más perturbadas, los cuales generan un bajo impacto en la bioturbación del sedimento comparado con grandes organismos infaunales, interferirá con la oxigenación del sedimento y el intercambio de nutrientes (Piló et al., 2016). Los organismos de pequeño tamaño presentan una ventaja adaptativa en hábitats perturbados debido a que se encuentran asociados a ciclos de vida cortos, permitiéndoles rápidas recolonizaciones de ambientes contaminados, favoreciendo y promoviendo una mayor resiliencia. A su vez, en el caso del tamaño corporal, es generalmente aceptado que, en áreas con menores disturbios, la competencia entre las especies es mayor, llevando a la dominancia de organismos con tamaños corporales grandes y largos ciclos de vida (Goodman, 1982; Murphy, 1968).

Las similitudes entre el arroyo Solís y la laguna Garzón con el sector interno de la laguna de Rocha, se explica también por una, desproporcionadamente, alta abundancia de *Heleobia australis* (el 50% de los individuos muestreados en Solís y el 86% muestreados en Garzón) durante la campaña de abril. La presencia dominante de dicha especie en Solís ocurrió solo en una de las réplicas, para cada sector, siendo que en las restantes réplicas del muestreo no se encontró ningún representante de dicha especie. Esto indica, de cierta manera, la distribución parcheada de la especie, patrón típico de las especies bentónicas (Barry y Dayton, 1991 en Morrissey, Howitt, Underwood y Stark, 1992), que también es característico en los sitios estudiados (Giménez et al., 2014; Pereira et al., 2019). A su vez, el sector interno del arroyo Solís, al igual que las lagunas Garzón y Rocha, y a diferencia de los otros arroyos, fue clasificado como eutrófico (Pita et al., 2017), lo cual reforzaría la abundancia observada de esta especie oportunista.

Los grupos funcionales que caracterizan los sitios internos del arroyo Valizas y Maldonado son típicos de poliquetos y esto se explica por su abundancia (69 y 96% respectivamente), representados predominantemente por la especie *Heteromastus similis*.

Los sectores externos se caracterizan por poseer condiciones hidrodinámicas de mayor energía lo que condiciona la observada dominancia de sedimento grueso (arena gruesa y media) y los menores valores de trofia en comparación con los sectores internos (Pita et al., 2017). Esto se vio reflejado en una mayor diversidad, caracterizada por grupos funcionales sensibles al aumento de cargas de nutrientes (Ellis et al., 2017: *globuloso, mayor a 2cm, infauna superficial y filtrador*), por lo que su dominancia en los sectores externos estaría indicando estabilidad temporal en la carga orgánica del sistema.

En el muestreo de octubre (en primavera), caracterizado por menor temperatura, salinidad y CHO y altos valores de PRT y LPD, se sugiere la presencia de materia orgánica reciente, fresca y de alto valor nutricional en ambos sectores, donde la combinación de grupos funcionales presentes se consideran típicos de ambientes perturbados (*epibionte*) con típicos de sitios más prístinos (*gran tamaño, filtradores, AMBI II*) (Piló et al., 2016).

La relación entre feopigmentos y CHO, ambos presentando mayores valores en los sectores internos que en los externos, puede verse explicada debido al desarrollo de hidrófitas presentes en los sectores externos con un gradiente de diversidad creciente hacia los sectores internos (Conde, Rodríguez-Gallego y Rodríguez-Graña, 2003). Los mayores valores de BPC, fango y MOT se obtuvieron en la campaña de abril y sectores internos. Debido a los altos valores de CHO en dicha campaña, el BPC estaría indicando la presencia de materia orgánica parcialmente degradada, antigua y con bajo valor nutricional (Pita et al., 2017). A su vez, la correlación del fango y MOT reafirma la caracterización degradada de la materia orgánica presente (Incera et al., 2003). Esto explicaría la correlación entre dichas variables y los grupos funcionales típicos de ambientes perturbados (*móvil, depositívoros de superficie, epifauna, rúdula* (que indica moluscos rastreros), *500micras-1cm, AMBI IV*) (Piló et al., 2016). A su vez, las variables indicadoras de estados tróficos menores, debido a que evidencian ambientes con mayor hidrodinamia y valor nutricional de la materia orgánica presente (arena gruesa, grava y LPD), se correlacionan positivamente con los grupos funcionales sensibles al aumento de cargas de nutrientes (*globuloso, filtrador, Infauna superficial, epibionte y carnívoro*).

Por último, se puede observar la variabilidad de los grupos funcionales dependiendo de la escala espacial analizada. Comparando la escala de ambiente (estuarios y lagunas) con la de sectores (interno y externo), se observa que los rasgos de movilidad, hábitat y tamaño presentan mayor variabilidad a escala mayor. Todos los rasgos funcionales (movilidad, aparato alimenticio, forma del cuerpo, hábito alimenticio, tamaño y hábitat) presentan mayor variedad entre sus grupos en los ambientes de estuarios que en las lagunas, salvo para el grupo ecológico AMBI I. A escala de sectores, se observa mayor variabilidad en los sectores externos para los rasgos funcionales de hábito alimenticio, forma del cuerpo, aparato alimenticio y en el grupo ecológico de AMBI.

CONCLUSIONES

Las características ambientales de temperatura y salinidad, así como la granulometría del sedimento,

condicionaron la presencia de materia orgánica más degradada y con menor valor nutricional en abril, lagunas y los sectores internos, reflejando una fauna de organismos depositívoros de superficie, epifaunales, móviles, oportunistas de primer y segundo orden y tolerantes al enriquecimiento orgánico; típicos de sitios perturbados por carga de nutrientes. Por el contrario, en octubre, estuarios y sectores externos se caracterizaron por organismos filtradores, infaunales superficiales, globulosos y sensibles al enriquecimiento orgánico, característicos de sitios no perturbados. Dentro de cada uno de los niveles estudiados (campana, ambiente, sector) se identificaron excepciones a las conclusiones expresadas, ya sea por características geográficas (propias de cada sitio estudiado), físicas, químicas y/o antrópicas propias del mismo. Ambas hipótesis planteadas se cumplen para la mayoría de los sitios muestreados, ya que en los sitios con mayores valores de materia orgánica degradada y añeja dominaron los organismos con características oportunistas, depositívoros de superficie, y tolerancia al enriquecimiento de nutrientes. Los sitios con valores de materia orgánica fresca se relacionaron con organismos con menor tolerancia a los nutrientes, presentes en bajas densidades y con hábito filtrador, características típicas de ambientes más saludables.

Para estudios futuros debería prolongarse el análisis en el tiempo con el fin de robustecer la información de la escala temporal y agregar al estudio también otros posibles contaminantes, químicos por ejemplo que pudieran estar afectando a la macrofauna (metales pesados, hidrocarburos y/o pesticidas, entre otros).

AGRADECIMIENTOS

A CSIC-Udelar por la financiación del proyecto I+D en el que se adscribe este trabajo. APAIE-CSIC por ser la semilla que originó la idea de trabajar en este artículo. PM, NV, NK y EB agradecen al SNI-ANII. A los colegas del lab. OEM por la ayuda en las colectas, procesamiento de muestras y discusión de resultados. A los referees anónimos que contribuyeron a mejorar la calidad del ms con sus correcciones y comentarios. A los editores de este SI del BSZU por la invitación a participar de este volumen homenaje al Dr. JM Clemente ("Checho"). Grande Checho, vuela alto y descansa en paz amigo!

BIBLIOGRAFÍA

- Aarnio, K., Mattila, J., Törnroos, A. y Bonsdorff, E. (2011). Zoobenthos as an environmental quality element: the ecological significance of sampling design and functional traits. *Marine Ecology*, 32, 58–71.
- Anderson, M.J., Ford, R.B., Feary, D.A. y Honeywill, C. (2004). Quantitative measures of sedimentation in an estuarine system and its relationship with intertidal soft-sediment infauna. *Marine Ecology Progress Series*, 272, 33–48.
- Alves, A.S., Adão, H., Patrício, J., Magalhães Neto, J., Costa, M.J. y Marques, J.C. (2009). Spatial distribution of subtidal meiobenthos along estuarine gradients in two southern European estuaries (Portugal). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 89, 1529–1540.
- Amaral, V. (2015). Bomba de carbono microbiana a lo largo del ciclo hidrológico de una laguna costera. Tesis de Maestría PEDECIBA, Udelar, Montevideo.
- Attrill, M. (2002). A testable linear model for diversity trends in estuaries. *Journal of Animal Ecology*, 71, 262–269.
- Attrill, M. y Rundle, S. (2002). Ecotone or ecocline: ecological boundaries in estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 55, 929–936.
- Aubriot, L., Conde, D., Bonilla, S., Hein, V. y Britos, A. (2005). Vulnerabilidad de una laguna costera en una Reserva de Biosfera: indicios recientes de eutrofización. *Eutrof de Lag y Emba. CYTED XVIIIB, Chile*. 65–85.
- Bady, P., Dolédec, S., Fesl, C., Gayraud, S., Bacchi, M. y Scholl, F. (2005). Use of invertebrate traits for the biomonitoring of European large rivers: the effects of sampling effort on genus richness and functional diversity. *Freshwater Biology*, 50, 159–173.
- Barry, J. y Dayton, P. (1991). Physical heterogeneity and the organization of marine communities. *Ecological heterogeneity*, 270–320.
- Bremner, J., Rogers, S.I. y Frid, C.L.J. (2003). Assessing functional diversity in marine benthic ecosystems: a comparison of approaches. *Marine Ecology Progress Series*, 254, 11–25.
- Bremner, J., Rogers, S.I. y Frid, C.L.J. (2006). Methods for describing ecological functioning of marine benthic assemblages using biological traits analysis (BTA). *Ecological Indicators*, 6, 609–622.
- Borja, A., Franco, J. y Pérez, V. (2000). A marine biotic index to establish the ecological quality of soft-bottom benthos within European estuarine and coastal environments. *Marine Pollution Bulletin*, 40, 1100–1114.
- Byers, S.C., Mills, E.L. y Sewart, P.L. (1978). A comparison of methods to determining organic carbon in marine sediments, with suggestion for a standard method. *Hydrobiology*, 58, 37–43.
- Cardinale, B.J., Srivastava, D.S., Duffy, J.E., Wright, J.P., Downing, A.L., Sankaran, M. y Jousseau, C. (2006). Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature*, 443, 989–992.

- Cao, Y., Bark, A.W. y Williams, W.P. (1996). Measuring the responses of macroinvertebrate communities to water pollution: a comparison of multivariate approaches, biotic and diversity indices. *Hydrobiology*, 341, 1–19.
- Castella, E. y Speight, M.C.D. (1996). Knowledge representation using fuzzy coded variables: an example based on the use of Syrphidae (Insecta: Diptera) in the assessment of riverine wetlands. *Ecological Modelling*, 85, 13–25.
- Chapin, III F. S., Schulze, E.-D. y Mooney, H. A. (1992). Biodiversity and ecosystem processes. *TREE*, 7, 107–8.
- Charvet, S., Statzner, B., Usseglio-Polatera, P. y Dumont, B. (2000). Traits of benthic macroinvertebrates in semi-natural French streams: an initial application to biomonitoring in Europe. *Freshwater Biology*, 43, 277–296.
- Chevenet, F., Doledec, S. y Chessel, D. (1994). A fuzzy coding approach for the analysis of long-term ecological data. *Freshwater Biology*, 31, 295–309.
- Conde, D., Aubriot, L. y Sommaruga, R. (2000). Changes in UV penetration associated with marine intrusions and freshwater discharge in a shallow coastal lagoon of the Southern Atlantic Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 207, 19–31.
- Conde, D. y Rodríguez-Gallego, L. (2002). Problemática ambiental y gestión de las lagunas costeras atlánticas de Uruguay. En: A. Domínguez y R. Prieto (Eds) *Perfil Ambiental 2002* (Pp. 149–166). Nordan, Montevideo.
- Conde, D., Rodríguez-Gallego, L. y Rodríguez-Graña, L. (2003). Análisis conceptual de las interacciones abióticas y biológicas entre el océano y las lagunas de la costa Atlántica de Uruguay. Informe final FREPLATA. Sección Limnología, Facultad de Ciencias. Udelar.
- Covich, A.P., Austen, M.C., Barlocher, F., Chauvet, E., Cardinale, B.J., Biles, C.L., Inchausti, P., Dangles, O., Solan, M., Gessner, M.O., Statzner, B. y Moss, B. (2004). The role of biodiversity in the functioning of freshwater and marine benthic ecosystems. *Bioscience*, 54, 767–775.
- Day, J., Hall, C., Kemp, W. y Yáñez-Arancibia, A. (1989). *Estuarine ecology*. Wiley, New York.
- Dauvin, J.C., Ruelllet, T., Desroy, N., Janson, A.L. 2007. The ecology quality status of the Bay of Seine and the Seine estuary: Use of biotic indices. *Marine Pollution Bulletin* 55: 241–257.
- Dauer, D.M., Ranasinghe, J.A. y Weisberg, S.B. (2000). Relationship between benthic community condition, water quality, sediment quality, nutrient loads, and land use patterns in Chesapeake Bay. *Estuaries*, 23, 80–96.
- Defeo, O., Horta, S., Carranza, A., Lercari, D., de Alava, A., Gómez, J., Martínez, G., Lozoya, J.P. y Celentano, E. (2009). Hacia una implementación de áreas marinas protegidas como herramienta para el manejo y conservación de la fauna marina costera. PDT-S/C/OP/07/49-Facultad de Ciencias, Universidad de la República, DINARA-MGAP, Uruguay, 138p.
- Dell'Anno, A., Mei, M.L., y Danovaro, R. (2002). Assessing the trophic state and eutrophication of coastal marine system: a new approach based on the biochemical composition of sediment organic matter. *Marine Pollution Bulletin*, 44, 611–622.
- Diamond, J. y Case, T.J. (1986). Overview: introductions, extinctions, exterminations and invasions. En: J. Diamond, T.J. Case (Eds). *Comm ecol.* Harper y Row, New York. (Pp. 65–79).
- Drobner, U., Bibby, J., Smith, B. y Wilson, J.B. (1998). The relation between community biomass and evenness: what does community theory predict, and can these predictions be tested? *Oikos*, 82, 295–302.
- Dell' Anno, A., Mei, M.L. y Danovaro, R. (2002). Assessing the trophic state and eutrophication of coastal marine system: a new approach based on the biochemical composition of sediment organic matter. *Marine Pollution Bulletin*, 44, 611–622.
- Echeverría, C., Neves, R., Pessoa, L. y Paiva, P. (2010). Spatial and temporal distribution of the gastropod *Heleobia australis* in an eutrophic estuarine system suggests a metapopulation dynamics. *Natural Science*, 2:8, 860–867.
- Elliott, M. y Quintino, V. (2007). Estuarine Quality Paradox, Environmental Homeostasis and the difficulty of detecting anthropogenic stress in naturally stressed areas. *Marine Pollution Bulletin*, 54, 640–645.
- Ellis, J.I., Clark, D., Atalah, J., Jiang, W., Taiapa, C., Patterson, M., Sinner y Hewitt J. (2017). Multiple stressor effects on marine infauna: responses of estuarine taxa and functional traits to sedimentation, nutrient and metal loading. *Scientific Reports*, 7, 12013 p 1–16.
- Folk, R.L. y Ward, W.C. (1957). Brazos River bar: a study of the significance of grain size parameters. *Journal of Sedimentary Petrology*, 27, 3–26.
- Giménez, L. y Yannicelli, B. (2000). Longshore patterns of distribution of macroinfauna on a Uruguayan sandy beach: an analysis at different spatial scales and of their potential causes. *Marine Ecology Progress Series*, 199, 111–125
- Giménez, L., Borthagaray, A.I., Rodríguez, M., Brazeiro, A. y Dimitriadis, K. (2005). Caledependent patterns of macroinfaunal distribution in soft sediment intertidal habitats

- along a large-scale estuarine gradient. *Helgol. Marine Research*, 59, 224–236.
- Giménez, L., Dimitriadis, C., Carranza, A., Borthagaray, A.I. y Rodríguez, M. (2006). Unravelling the complex structure of a benthic community: A multiscale-multianalytical approach to an estuarine sandflat. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 20, 1–11
- Giménez, L., Venturini, N., Kandratavicius, N., Hutton, M., Lanfranconi, A., Rodríguez, M., ... Muniz, P. (2014). Macrofaunal patterns and animal-sediment relationships in Uruguayan estuaries and coastal lagoons (Atlantic coast of South America). *Journal of Sea Research Doi*, 10.1016/j.seares.2013.12.005.
- Goodman, D. (1982). Optimal life histories, optimal notation, and the value of reproductive value. *The American Naturalist*, 119, 803–823.
- Gray, J.S. y Elliot, M. (2009). Ecology of Marine Sediment, for Science to Management, second ed. Oxford University Press.
- Holland, A.F., Shaughnessy, A.T. y Hiegel, M.H. (1987). Long-term variation in mesohaline Chesapeake Bay macrobenthos: Spatial and temporal patterns. *Estuaries*, 10, 227–245.
- Hooper, D., Chapin, F., Ewel, J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J., Lodge, D., Loreau, M. y Naeem, S. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75, 3–35
- Incera, M., Cividanes, S., Lastra, M. y López, J. (2003). Temporal variability of sedimentary organic matter in Sandy beaches on the northwest coast of the Iberian Peninsula. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 58, 55–61.
- Kandratavicius, N. (2011). "Ecología de la comunidad meiobentónica de estuarios uruguayos: una aproximación mediante múltiples escalas". Tesis Maestría PEDECIBA-Biología, Udelar, Montevideo.
- Kandratavicius, N., Muniz, P., Venturini, N. y Giménez, L. (2015). Meiobenthic communities in permanently open estuaries and open/closed coastal lagoons of Uruguay (Atlantic coast of South America). *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 163, 44–53.
- Kjerfve, B. (1994). Coastal lagoons process. Else. Ocean. Ser., 60, Elsevier Science Publishers.
- Kjerfve, B. y Magill, K. (1989). Geographic and hydrodynamic characteristics of shallow coastal lagoons. *Marine Geology*, 88, 187–199.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J. y Forbes, T.D.A. (1997). Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution*, 12, 474–478
- Levin, L.A., Boesch, D.F., Covich, A., Dahm, C., Erseus, C., Ewel, K.C., ... Weslawski, J.M. (2001). The function of marine critical transition zones and the importance of sediment biodiversity. *Ecosystems*, 4, 430–451.
- Lorenzen, C.J. (1967). Determination of chlorophyll and pheopigments: spectrophotometric equations. *Limnology and Oceanography*, 12, 434–346
- Mouillot, D., Spatharis, S., Reizopoulou, S., Laugier, T., Sabetta, L., Basset, A. y Do Chi, T. (2006). Alternatives to taxonomic-based approaches to assess changes in transitional waters communities. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystem*, 16, 469–482.
- Morrisey, D., Howitt, L., Underwood, A. y Stark, J. (1992). Spatial variation in soft-sediment benthos. *Marine Ecology Progress Series*, 81, 197–204.
- Mlambo, M.C. (2014). Not all traits are "functional": insights from taxonomy and biodiversity-ecosystem functioning research. *Biodiversity and Conservation*, 23, 781–790. <http://dx.doi.org/10.1007/s10531-014-0618-5>.
- Murphy, G. (1968). Patterns in life history and the environment. *The American Naturalist*, 102, 391–403.
- Muniz, P., Venturini, N. y Burone, L. (2006). Contaminación de la Bahía de Montevideo y zona costera adyacente y su relación con los organismos bentónicos. En: R. Menafrá, L. Rodríguez-Gallego, F. Scarabino, Conde (Eds). *Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya* (pp. 467–476). Vida Silvestre Uruguay, Montevideo.
- Muniz, P., Hutton, M., Kandratavicius, N., Lanfranconi, A., Brugnoli, E., Venturini, N. y Giménez, L. (2012). Performance of biotic indices in naturally stressed estuarine environments on the Southwestern Atlantic coast (Uruguay): A multiple scale approach. *Ecological Indicators*, 19, 89–97
- Muniz, P., da Cunha Lana, P., Venturini, N., Elias, R., Vallarino, E., Bremec, C., ... Sandrini Neto, L. (2013). Un manual de protocolos para evaluar la contaminación marina por efluentes domésticos. Montevideo, Editora de la Universidad de la República, Udelar 1ra edición, 129 pp.
- Papageorgiou, N., Sigala, K. y Karakassis, I. (2009). Changes of macrofaunal functional composition at sedimentary habitats in the vicinity of fish farms. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 83, 561–568.
- Pereira, J., Rodríguez, M., Santos, S., Kandratavicius, N., Bueno, C., Rodríguez, M., ... Muniz, P. (2019). Variación en pequeña escala de la estructura horizontal y vertical de comunidades macrobentónicas en una laguna costera del Atlántico Sudoccidental. *INNOTEC (Revista del Laboratorio Tecnológico del Uruguay)*, 18, 88–110.
- Piló, D., Ben-Hamadou, R., Pereira, F., Carric, A.,

- Pereira, P., Corzo, A., ... Carvalho, S. (2016). "How functional traits of estuarine macrobenthic assemblages respond to metal contamination?" *Ecological Indicators*, 71, 645–659.
- Pita, A. (2012). "Bioquímica de la materia orgánica y estado trófico de los sedimentos en ambientes estuarinos de la costa uruguaya". Tesina Licenciatura, Facultad de Ciencias, Udelar, Montevideo.
- Pita, A., Giménez, L., Kandratavicius, N., Muniz, P. y Venturini, N. (2017). Benthic trophic status of aquatic transitional environments with distinct morphological and dynamic characteristics on the south-western Atlantic coast. *Marine and Freshwater Research*, <http://dx.doi.org/10.1071/MF16284>
- Pearson, T.H. y Rosenberg, R. (1978). Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*, 16, 229–311.
- Pusceddu, A., Gambi, C., Manini, E. y Danovaro, R. (2007). Trophic state, ecosystem efficiency and biodiversity of transitional aquatic ecosystem: analysis of environmental quality based on different benthic indicators. *Chemistry and Ecology*, 23 (6), 505–515.
- Pusceddu, A., Bianchelli, S., Gambi, C. y Danovaro, R. (2011). Assessment of benthic trophic status of marine coastal ecosystems: Significance of meiofaunal rare taxa. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 93, 420–430.
- Sigala, K., Reizopoulou, S., Basset, A. y Nicolaidou, A. (2012). Functional diversity in three Mediterranean transitional water ecosystems, Est., Coast. and Shelf Sci., <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecss.2012.06.002>
- Suguio, K. (1973). *Introdução à sedimentologia*. Edgar Blücher/Editora da Universidade de São Paulo. 312 pp.
- Sündback, K. (1983). *Microphytobenthos on sand in shallow brackish water. ÖresundSweedén. Primary production, chlorophyll a content and species composition (Diatom) in relation to some ecological factors*. Doctoral Thesis. Department of Systematic Botany, University of Lund, Sweeden. LUNDS/(NBBS-1006): 209p.
- Teske, P. y Wooldridge, T. (2001). A comparison of the macrobenthic faunas of permanently open and temporarily open/closed South African estuaries. *Hydrobiologia*, 464, 227–243.
- Teske, P. y Wooldridge, T. (2003). What limits the distribution of subtidal macrobenthos in permanently open and temporarily open/closed South African estuaries? Salinity vs. sediment particle size. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 57, 225–238.
- Thrush, S., Cumming, V., Dayton, P., Ford, R., Grant, J., Hewitt, J., ... Wilkinson, M. (1997). Matching the outcome of small-scale density manipulation experiments with larger scale patterns as example of bivalve adult/juvenile interactions. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 216, 153–169.
- Thrush, S., Hewitt, J., Norkko, A., Nicholls, P., Funnell, G. y Ellis, J. (2003). Habitat change in estuaries: predicting broad-scale responses of intertidal macrofauna to sediment mud content. *Marine Ecology Progress Series*, 263, 101–112.
- Tilman, D. (2001). Functional diversity. En: S.A. Levin (Ed.). *Encyclopaedia of Biodiversity* (pp. 109–120). Academic Press, San Diego, USA.
- Usseglio-Polatera, P., Bournard, M., Richoux, P. y Tachet, H. (2000). Biomonitoring through biological traits of benthic macroinvertebrates: how to use species trait databases? *Hydrobiol*, 422/423, 153–162.
- Van der Linden, P., Marchini, A., Dolbeth, M., Patrício, J., Veríssimo, H. y Marquesa, J.C. (2016). The performance of trait-based indices in an estuarine environment. *Ecology Indicators*, 67, 378–389.
- Venturini, N., Muniz, P. y Rodríguez, M. (2004). Macrobenthic subtidal communities in relation to sediment pollution: the phylum-level meta-analysis approach in a south-eastern coastal region of South America. *Marine Biology*, 144, 119–126.
- Venturini, N., Pita, A.L., Brugnoli, E., García-Rodríguez, F., Burone, L., Kandratavicius, N., ... Muniz, P. (2012). Benthic trophic status of sediments in a metropolitan area (Rio de la Plata estuary): Linkages with natural and human pressures. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, [doi.org/10.1016/j.ecss.2011.08.016](http://dx.doi.org/10.1016/j.ecss.2011.08.016).
- Warwick, R.M. y Somerfield, P.J. (2008). All animals are equal but some are more equal than others. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 366, 184–186.
- Ysebaert, T. y Herman, P. (2002). Spatial and temporal variation in benthic macrofauna and relationships with environmental variables in an estuarine, intertidal soft-sediment environment. *Marine Ecology Progress Series*, 244, 105–124.

Editor de Sección: Franco Teixeira de Mello