EVALUACIÓN DE PATRONES DE DIVERSIDAD EN ALGUNOS MACROGASTERÓPODOS BENTÓNICOS DE LA PLATAFORMA CONTINENTAL INTERNA URUGUAYA

Informe de Pasantía

PROFUNDIZACIÓN EN OCEANOGRAFÍA

BIOLÓGICA

Camila de Mello

Orientador: MSc. Alvar Carranza

UNDECIMAR,

Facultad de Ciencias

UdelaR,

Montevideo,

2009

TABLA DE CONTENIDOS

Resumen	5
Introducción	7
Materiales y métodos	12
Modelo de estudio: los Gastropoda bentónicos	12
Área de estudio	15
Metodología	16
Resultados	19
Condiciones ambientales	19
Sistemática	22
Ecología	22
Riqueza específica	23
Diversidad taxonómica	24
Contraste de ambos estimadores	29
Modelo nulo	29
Discusión	31
Faunística y riqueza específica	31
Diversidad taxonómica v modelo nulo	34

Contraste entre riqueza específica e índice de distinción taxonómica	
Consideraciones finales	37
Bibliografía	40
ANEXO 1: TAXONOMIA	48

Resumen

Aunque existen varias maneras de estimar la diversidad biológica, las más utilizadas son medidas directas que toman en cuenta casi exclusivamente la riqueza específica (i.e. el número de especies presentes en una comunidad). Otros estimadores indirectos usualmente utilizados son el índice de diversidad de Simpson y el índice de diversidad de Shannon. Ambos estadígrafos toman en cuenta tanto el número de especies como la abundancia relativa de cada una. Sin embargo, no toman en cuenta la afinidad filogenética entre las especies integrantes de la comunidad. En tal sentido, se desarrollaron los índices de diversidad y distinción taxonómica que toman en cuenta la distancia taxonómica entre los organismos y se consideran independientes del esfuerzo de muestreo. Además, en los estudios de la estructura de comunidades es probable encontrar sugerencias de mecanismos ecológicos y ambientales que podrían llegar a justificar los resultados observados, cuando en realidad éstos pueden no diferir de los esperados por azar. En tal sentido, los modelos nulos de "ausencia de estructura" son imprescindibles para identificar patrones. En este trabajo se evaluó la diversidad de macrogasterópodos (entre 1 y 5 cm de largo) presentes en muestras de la plataforma continental interna uruguaya mediante los estimadores riqueza específica e índice de distinción taxonómica. Se contrastó la distribución de la diversidad taxonómica observada mediante un modelo nulo que supone ausencia de estructura en la comunidad de macrogasterópodos, según el cual las especies pertenecientes al pool regional estarían distribuidas aleatoriamente el área de estudio (i.e. no hay un efecto filogenético en la estructura de la comunidad). Se encontraron 20 especies de macrogasterópodos, destacándose la posible presencia de Crepidula argentina, que de verificarse constituiría el primer registro de la especie en la plataforma uruguaya. En general, se aceptó el modelo nulo evaluado, sugiriendo que procesos aleatorios serían los responsables de la distribución de los valores del índice de distinción taxonómica de las muestras analizadas. Ambos estimadores de diversidad utilizados tomaron en cuenta distintos aspectos de la comunidad, y se consideraron complementarios en cuanto a la evaluación de la diversidad. De esta manera, su utilización permitió obtener una visión más completa de la biodiversidad que la obtenida en caso de tomar en cuenta un solo estimador.

Introducción

El término biodiversidad intenta capturar la variedad de la vida en todos sus aspectos, incluyendo la variabilidad genética, morfológica y ecológica (Roy et al., 2004). Éste es un concepto multidimensional, por lo cual no es posible concentrar toda la información del término en un solo valor (Purvis & Hector, 2000; Melick, 1993). Sin embargo, es necesario cuantificar diferentes aspectos de la biodiversidad para el estudio de las comunidades (Melick, 1993). Debido a ello se han desarrollado distintas medidas directas e indirectas de diversidad.

La riqueza específica es una medida que permite una estimación directa de la biodiversidad. La misma se refiere al número de especies presentes en una comunidad. De acuerdo a la escala espacial del análisis pueden distinguirse tres grandes conceptos asociados a la riqueza específica y su variación espacial. La diversidad alfa es la diversidad encontrada dentro de un área particular, normalmente expresada como la riqueza de especies presentes en un área o ecosistema. La diversidad beta, esencialmente una comparación de la diversidad entre áreas, expresada como la tasa de cambio de especies entre ecosistemas. Por último, la diversidad gamma representa la diversidad total en distintas áreas o ecosistemas dentro de una región, pudiendo ser expresada como el número total de especies presentes en la región (Moreno, 2001; Whittaker, 1972).

Sin embargo, al tomar en cuenta solamente la riqueza específica para la descripción de las comunidades se ignora la información de que no todas las especies son igualmente abundantes. En tal sentido, el concepto de equidad considera la distribución de abundancias de las especies dentro de una comunidad. De acuerdo a este concepto, entre dos comunidades con el mismo número de especies aquella en que la distribución de abundancias sea más uniforme será considerada más diversa (Melick, 1993).

Los estimadores de diversidad más usualmente utilizados son el índice de diversidad de Simpson (Simpson, 1949) y el índice de diversidad de Shannon (Shannon & Weaver, 1949). Ambos estadígrafos toman en cuenta tanto el número de especies como la abundancia relativa de cada una en la comunidad. El índice de Shannon está basado en la teoría de la información y refleja la probabilidad de seleccionar en una muestra las especies en la misma proporción que se encuentran en la naturaleza. Por otra parte, el índice de Simpson refleja la probabilidad de que dos individuos elegidos al azar en una muestra pertenezcan a la misma especie (Begon et al., 2006). Para un mismo número de especies ambos índices aumentan con la equidad y para una determinada equidad aumentan con el número de especies (Begon et al., 2006; Guisande et al., 2006). Además existen índices que toman en cuenta otras características de las comunidades biológicas, como aquellos que miden la variedad morfológica existente en las comunidades, principalmente utilizados en paleontología (Foote, 1991; Foote, 1997). La diversidad morfológica puede definirse como un estimador de la distribución empírica de las especies en un espacio multivariado, conformado por un amplio rango de características anatómicas factibles de ser medidas (Foote, 1997).

Existen entonces varias maneras de medir la diversidad biológica, aunque las más utilizadas históricamente son medidas que consideran casi exclusivamente la riqueza taxonómica (Roy et al., 2004). Sin embargo, el número de especies es dependiente del esfuerzo de muestreo, por lo cual los datos son comparables solamente en los casos donde el esfuerzo de muestreo realizado es similar (Clarke & Warwick, 1998). Por otro lado, estas estimaciones de diversidad no toman en cuenta la afinidad filogenética entre las especies presentes en una comunidad, i.e. el grado de parentesco evolutivo entre especies (López-Caballero & Pérez-Suárez, 1999). De aquí surge que a partir de las medidas tradicionales, y considerando la misma distribución de abundancias, una comunidad en la cual las especies presenten una similitud filogenética máxima (e.g. todas pertenecen al mismo género) será considerada igualmente diversa que una

comunidad en que la similitud filogenética entre las especies sea menor (e.g. todas las especies presentes pertenecen a distintos Phyla).

Por lo tanto, para obtener estimaciones más completas de la biodiversidad es necesario utilizar varias aproximaciones, donde las estimaciones deben incluir tanto el número de taxa y la equidad, como las relaciones filogenéticas entre éstos (Clarke & Warwick, 1998). De esta manera, el reconocimiento de la heterogeneidad filogenética dentro de las comunidades biológicas es un factor clave para una correcta evaluación de la biodiversidad. Además, permite realizar comparaciones entre hábitats de una manera más adecuada que mediante aquellas estimaciones en que todas las especies están dotadas de un estatus similar. Asimismo, facilita el reconocimiento de áreas prioritarias de conservación. En este contexto, un área tendrá mayor prioridad para la conservación cuanto mayor sea la heterogeneidad filogenética de las especies presentes (Faith, 1992).

Uno de los índices que toman en cuenta la afinidad filogenética entre las especies es el índice de diversidad filogenética, el cual fue definido por Faith (1992, 1994) como la suma de la longitud de las ramas del árbol filogenético. Sin embargo, este índice se enfoca en la riqueza de taxa sin tomar en cuenta la equidad (Clarke & Warwick, 1998). Otros estimadores que incluyen la afinidad filogenética son los índices de diversidad y distinción taxonómica, definidos por Warwick & Clarke (1995). El índice de diversidad taxonómica toma en cuenta tanto la riqueza de taxa como la equidad. Refleja el promedio de la distancia taxonómica entre dos organismos elegidos al azar en una muestra, y es considerado una extensión del índice de diversidad de Simpson que incorpora información taxonómica. El índice de distinción taxonómica es el promedio de la distancia taxonómica entre dos organismos elegidos al azar en una muestra, condicionándolos a que pertenezcan a diferentes especies. Ambos índices se consideran independientes del esfuerzo de muestreo, lo cual es de fundamental importancia, debido a que permite la comparación entre datos colectados en diferentes lugares y mediante

la aplicación de distintas técnicas (Magurran, 2004; Clarke & Warwick, 1998). En aquellas muestras en que se disponen solamente de datos de presencia-ausencia, los índices de diversidad y distinción taxonómica son equivalentes y reflejan la distancia taxonómica promedio entre dos organismos elegidos al azar (Clarke & Warwick, 1998). Las distancias taxonómicas entre especies pueden utilizarse ademas como un indicador de las diferencias ecológicas entre ellas y permiten inferir acerca de los procesos que determinaron la estructura de la comunidad (Cavender-Bares et al., 2009).

Para entender la composición de especies dentro de una comunidad se recurre normalmente a procesos determinísticos, neutrales e históricos (Cavender-Bares et al., 2009). Existen dos explicaciones ecológicas principales de los procesos determinísticos responsables de la estructura de la comunidad. En ambientes benignos, las interacciones entre organismos, principalmente competencia, serían factores clave determinantes de la estructura. En ellos, la competencia tiende a ser mayor entre especies ecológica (y filogenéticamente) emparentadas y es entonces esperable que las comunidades presentes en estos ambientes tengan alta diversidad filogenética, i.e. presenten gran separación taxonómica (Wilson & Gitai, 1995; Webb et al., 2002). Por su parte, en ambientes estresados las condiciones ambientales serían el principal factor estructurador y solo especies con determinadas adaptaciones tendrían la capacidad de tolerarlas (Webb et al., 2002). En estos casos es esperable encontrar especies taxonómicamente emparentadas con determinados rasgos adaptativos que les permitan sobrevivir en estos ambientes (Cavender-Bares et al., 2006). En cuanto a los procesos neutrales, éstos suponen que las especies son ecológicamente equivalentes. Según esta visión los integrantes de la comunidad no se especifican para los diferentes hábitats y las relaciones entre ellos y con su ambiente no son relevantes en el ensamblaje comunitario (Hubbell, 2001). Por su parte factores históricos, evolutivos y biogeográficos pueden tener tanta o mayor relevancia que los procesos ecológicos en el ensamblaje comunitario (Ricklefs 1987; Ricklefs & Schluter 1993; Brooks & McLennan, 1991).

En el estudio de la biodiversidad, los diferentes métodos de análisis presentan a menudo resultados contrastantes, los cuales pueden ser explicados acudiendo a diferentes procesos históricos, neutrales o determinísticos actuando sobre las comunidades. En este sentido, se ha obtenido empíricamente la relación entre diversidad morfológica y riqueza taxonómica, encontrándose en varios casos una relación no lineal entre ambas. Como ejemplo se puede citar a los gasterópodos pertenecientes a la familia Strombidae de la región indo-pacífica, donde las áreas con mayor número de especies no coinciden con las de mayor variedad morfológica (Roy et al., 2004). Estas relaciones no lineales son visibles también a lo largo de la evolución de las comunidades, donde se observan períodos con muy alta variedad morfológica que no coinciden con los períodos de mayor riqueza taxonómica. A modo de ejemplo, durante el periodo Cámbrico, existió una muy alta variedad morfológica (en este período aparecieron la mayoría de los Phyla actuales) y sin embargo la riqueza taxonómica era muy inferior a la actual. De esta manera se sugiere que en la evolución se alcanzan límites (no permanentes) en la variedad de formas, debidos tanto a factores de desarrollo como ecológicos, mientras continúa aumentando el número de especies a lo largo del tiempo (Roy et al., 2004; Foote, 1991). Se puede ver así como los procesos históricos explicativos de la composición de especies integrantes de las comunidades en conjunto con la utilización de varios estimadores de diversidad permiten entender tendencias espaciales y temporales, no evidentes a partir de un solo estimador.

Sin embargo, en los estudios ecológicos determinantes de la estructura de la comunidad, a menudo se sugieren combinaciones de procesos ecológicos y ambientales que podrían llegar a justificar los patrones observados, cuando en realidad estos pueden ser originados por azar. Entonces, modelos nulos de "ausencia de estructura" deberían jugar un papel importante en

los estudios exploratorios, para de esta manera evitar interpretaciones erróneas de patrones inexistentes (Clarke et al., 2008).

En tal sentido, el objetivo de este trabajo fue evaluar la diversidad en muestras de la comunidad de macrogasterópodos (entre 1 y 5 cm de largo) colectadas en la plataforma continental interna uruguaya, mediante el uso de los estimadores *riqueza específica* e *índice de distinción taxonómica*. Además se contrastaron ambos estimadores con el fin de determinar la existencia de posibles relaciones, discutiéndose los patrones observados y posibles factores explicativos de los mismos. Secundariamente se evaluó el modelo nulo de "ausencia de estructura" en la organización filogenética de la comunidad de macrogasterópodos, suponiendo que las especies pertenecientes al pool regional estarían distribuidas con independencia de su identidad taxonómica en las estaciones muestreadas. Esta hipótesis predice para cada estación una separación taxonómica promedio entre especies similar a la obtenida tomando sub-muestras aleatorias del pool regional de especies. De lo contrario, debería haber algún proceso determinístico explicativo de la distribución de especies observada.

Materiales y métodos

Modelo de estudio: los Gastropoda bentónicos

Entre los ambientes marinos, el ambiente bentónico presenta la mayor variedad de condiciones físicas (e.g. temperatura, salinidad, naturaleza del sustrato, grado de inmersión, etc.), lo que determina una amplia variedad de hábitat y diversidad de organismos asociados a ellos. Entre éstos se destacan los integrantes del Phylum Mollusca, segundo Phylum en cuanto a número de especies (después de los artrópodos), y con una enorme variedad de taxa marinos bentónicos (Lalli & Parsons, 1997; Beesley et al., 1998). En Uruguay, los moluscos son el grupo de invertebrados bentónicos mejor conocidos, estando representados por más de 380

especies marinas y estuarinas (Scarabino, 2003a, 2003b, 2003c, 2004a). En la zona estuarina de la plataforma son el grupo dominante constituyendo hasta el 90% de la biomasa total del zoobentos (Cortelezzi et al., 2007). A pesar de esto, existen grandes vacíos en cuanto a su conocimiento tanto en los aspectos taxonómicos y biológicos así como en los aspectos ecológicos, estando la información disponible limitada o dispersa. Además, la mayoría de la información existente se refiere a especies comercialmente explotadas. En este sentido, hay una carencia de información acerca del impacto de pesquerías de arrastre para especies no explotadas comercialmente, así como también para otros tipos de impacto antrópico como ser construcciones y efluentes (Scarabino, 2004a). Así, estos vacíos en el conocimiento dificultan la valoración del estado de conservación de la malacofauna uruguaya (Scarabino, 2004a).

Dentro de los moluscos se destaca la clase Gastropoda, debido a que posee el mayor número de especies (Beesley et al., 1998). Sin embargo, las estimaciones de este número son muy variables encontrándose entre 45.000 y 109.000 especies vivientes (Bouchet, 1997). Los integrantes de la clase ocupan una enorme diversidad de hábitat, encontrándose en la mayoría de los ambientes marinos, límnicos y terrestres. Se han adaptado a prácticamente todos los hábitos alimentarios existiendo formas herbívoras, carnívoras, carroñeras, detritívoras, suspensívoras y parásitas. Debido a su gran diversidad es considerada como la clase con mayor éxito evolutivo. Ésta es el reflejo de radiaciones adaptativas en diferentes momentos de su historia evolutiva (Beesley et al., 1998).

En cuanto a la filogenia de la clase, tradicionalmente se reconocen 3 subclases de gasterópodos a partir de características morfológicas. Estas son: Prosobranchia, con la mayoría de las especies marinas, Opistobranchia, integrada por liebres y babosas de mar y Pulmonata conformada en su mayoría por especies terrestres y límnicas (Beesley et al., 1998). Sin embargo, esta clasificación no representa la historia evolutiva del grupo. El aporte realizado por análisis cladísticos, considerando caracteres morfológicos y moleculares ha revelado que

muchas de las agrupaciones históricamente aceptadas son en realidad clados poli y parafiléticos. De esta manera, actualmente se reconoce a Prosobranchia como un clado parafilético, siendo Opistobranchia, Pulmonata y algunos de los integrantes de Prosobranchia integrantes de un mismo clado y estando el resto de los integrantes de los Prosobranchia ubicados en distintos clados (Haszprunar, 1985, 1988a, 1988b; Bieler, 1992; Ponder & Lindberg, 1996, 1997). Con el avance de los estudios cladísticos continúan surgiendo clasificaciones en cuanto a la sistemática del grupo siendo actualmente la más aceptada la de Bouchet & Rocroi (2005). Esta clasificación utiliza clados sin rango jerárquico por encima del nivel de superfamilia y la clasificación linneana tradicional a partir de este nivel, y fue la empleada en este trabajo.

Para aguas uruguayas se han citado con detalle 187 especies marinas y estuarinas de Gastropoda, de las cuales dos son introducidas (Scarabino, 2004b). Al menos 140 especies ocupan ambientes costeros bentónicas (0-50 m) y siete de ellas son exclusivamente estuarinas (Scarabino et al., 2006). La distribución de gasterópodos bentónicos en la plataforma continental se encuentra correlacionada con variables ambientales. Así, Carranza et al. (2008a) distinguen dos grandes áreas y subunidades faunísticas: una zona marina en la plataforma externa donde se encuentran especies pertenecientes tanto a aguas frías como subtropicales, y una zona bajo la influencia del Río de la Plata con aguas costeras de plataforma interna donde habitan mayormente especies de aguas someras cálidas, de origen subtropical y templado. Esto confirma lo señalado por Escofet et al. (1979), Maytía & Scarabino (1979) y Layerle & Scarabino (1984). Dentro de la plataforma interna, los gasterópodos habitan los distintos tipos de fondo existentes. En este sentido se pueden diferenciar ambientes estuariales, playas arenosas atlánticas, sustratos consolidados atlánticos y sustratos inconsolidados atlánticos (Scarabino et al., 2006). Se destaca en esta zona la presencia de las familias Olividae y Nassariidae por su diversidad y por su amplia representación. Estas familias

están representados por varias especies de macrogasterópodos dentro de los géneros Olivancillaria y Buccinanops (Scarabino et al., 2006).

Área de estudio

El área de estudio comprende parte de la plataforma continental interna uruguaya, y se localiza entre las latitudes 34°00'00" y 35°58'48"S y longitudes 52°56'24" y 56°38'24"W (Figura 1). La plataforma continental uruguaya se caracteriza por presentar masas de agua con características termohalinas contrastantes. En este sentido se distinguen, aguas cálidas traídas desde el Norte por la corriente Brasil, aguas de bajas temperaturas provenientes del Sur con la corriente Malvinas y aguas fluviales provenientes de la descarga del Río de la Plata (Ortega & Martínez, 2005). Su porción interna se ve afectada principalmente por una masa de aguas costeras formada por la mezcla entre aguas provenientes del Río de la Plata y agua oceánica, en su mayoría proveniente de la Corriente Malvinas. Esta masa se caracteriza por tener bajas salinidades (menor a 33,2) y es la dominante hasta los 30 m de profundidad (Guerrero & Piola, 1997; Ortega & Martínez, 2005). La zona frontal, donde se encuentran el agua del Río de la Plata y del Océano Atlántico, varía dependiendo de la descarga del Río y del régimen local de vientos (Nagy et al., 1987; Acha et al., 2004, Möller et al., 2008). De esta manera las características del agua sobre la plataforma determinan una estructura horizontal y vertical, con un alto grado de variabilidad estacional e interanual que afecta la productividad biológica y dinámica del ecosistema costero de plataforma (Lima et al., 1996).

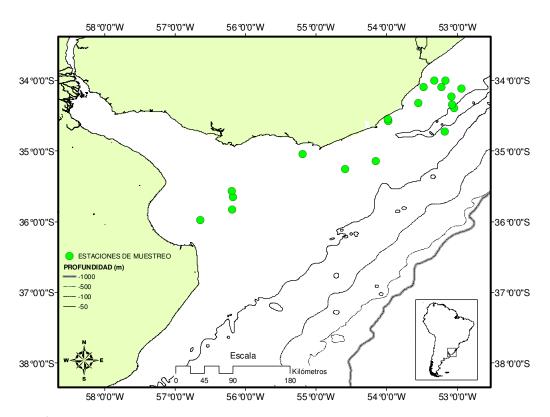


Figura 1. Área de estudio en la plataforma continental uruguaya. Se indican las estaciones de muestreo evaluadas en la campaña 2007-13 del B/I Aldebaran (2007).

Metodología

Los datos de presencia de macrogasterópodos (entre 1 y 5 cm de largo) provienen de 19 estaciones de muestreo realizadas en la campaña de investigación 2007-13 llevada a cabo en diciembre de 2007 a bordo del B/I *Aldebaran* (Dirección Nacional de Recursos Acuáticos) en la plataforma continental interna uruguaya (Figura 1). Para la obtención de las muestras se utilizó, en la mayoría de las estaciones, una rastra bentónica tipo Picard de 10 mm de malla, la cual fue arrastrada durante cinco minutos a una velocidad de dos nudos. En algunas estaciones se utilizó también una rastra Spatangue de 0,5 mm de malla, que fue arrastrada durante un minuto también a dos nudos de velocidad. Las muestras fueron tamizadas a bordo y fijadas en formol al 5% para su posterior análisis. En la mayoría de los casos se registraron datos de temperatura y salinidad de fondo así como la profundidad.

Los gasterópodos colectados fueron clasificados a nivel específico en el laboratorio de la Dirección Nacional de Recursos Acuáticos y posteriormente depositados en el Museo Nacional de Historia Natural y Antropología (Montevideo). Se consideraron solamente los organismos colectados vivos. Esto es de suma importancia ya que en caso de tomar en cuenta las muestras de organismos muertos, debido al gran potencial de conservación de las conchillas, hubiera existido la posibilidad de establecer rangos ecológicos falsos (Scarabino et al., 2006).

Las preferencias de hábitat para cada especie fueron descritas en términos del rango de condiciones ambientales en que apareció cada una. Se evaluó la distribución de frecuencias de ocurrencia de las especies colectadas mediante un histograma realizado con el número de estaciones en que apareció cada una.

Estimaciones de diversidad

Para cada muestra, la diversidad fue estimada a partir de datos de presencia, mediante el uso de dos estimadores. Se halló la riqueza específica (número de especies presentes en cada estación) y el índice de distinción taxonómica (Δ^+). Para la obtención de este último se utilizó la herramienta TAXTDEST del software PRIMER (Clarke & Gorley, 2006), que calcula el índice de distinción taxonómica de acuerdo a

$$\Delta^{+} = \frac{\left(\Sigma \Sigma_{i < j} W_{ij}\right)}{\left[s(s-1) / 2\right]}$$

Donde: **W**_{ij} es el peso taxonómico otorgado a la longitud de la rama que une a las especies, **i** y **j** (indicando el grado de parentesco entre especies), y **S** el número de especies presentes en la muestra. El efecto del término del denominador es el de eliminar la dependencia del índice respecto al número de especies.

El valor de peso taxonómico es asignado por el investigador y debe aumentar con la separación taxonómica entre especies, (Clarke & Warwick, 1998; Clarke & Warwick, 1999). En este trabajo los valores de peso taxonómico se asignaron de forma tal que hubiera un incremento constante en cada nivel (Tabla 1).

Tabla1. Peso taxonómico asignado según el grado de parentesco.

Peso taxonómico (W _{ij})	Parentesco
100	Clado
80	Superfamilia
60	Familia
40	Género
20	Especie

Este índice representa la distancia taxonómica promedio entre las especies encontradas en una muestra. Además se calculó la varianza de la separación taxonómica promedio entre las especies para cada una de las muestras.

Los valores hallados para cada estimación de diversidad se incorporaron en un sistema de información geográfica (ARCGIS 9.2), de manera de facilitar su visualización. La correlación entre riqueza específica e índice de distinción taxonómica y su varianza fue evaluada (sin tomar en cuenta aquellas estaciones que presentaron una sola especie) por medio de una regresión lineal así como calculando el coeficiente de correlación de Spearman.

Modelo nulo: ausencia de estructura en la comunidad

Para evaluar la hipótesis nula que supone ausencia de estructura en la comunidad de macrogasterópodos se utilizó la herramienta TAXTDEST en el software PRIMER. Ésta realiza un alto número de sub-muestras (para este trabajo se realizaron 1000) de *m* especies tomadas al azar de la lista total de especies encontradas en el área (donde *m* es el número de especies), y calcula la separación taxonómica promedio entre ellas. De esta manera genera una

distribución de valores del índice de distinción taxonómica esperada por azar. El valor del índice observado para cada estación fue comparado con la distribución de valores esperados a partir de la lista total de especies. Si el valor observado se ubicó dentro del intervalo del confianza del 95% de los valores simulados, se consideró que no difería significativamente de la separación taxonómica esperada por azar. Para la realización de este análisis se tomaron en cuenta aquellas estaciones que presentaron al menos 2 especies.

Adicionalmente se realizó un histograma de la distribución de frecuencias de la separación taxonómica entre todos los pares de especies encontradas en el área de estudio y un histograma de de la distribución de frecuencias de los valores del índice de distinción taxonómica obtenidos en las estaciones analizadas.

Resultados

Condiciones ambientales

Las estaciones de muestreo analizadas estuvieron comprendidas en profundidades de entre 11 y 60 m. El menor valor de salinidad se encontró en una estación ubicada al Oeste del área de estudio en el Río de la Plata, y aumentó hacia el océano en dirección Noreste hasta alcanzar un máximo de 33,4. La temperatura varió entre estaciones observándose un patrón opuesto al de salinidad. Se encontraron altas temperaturas al Oeste del área de estudio en el Río de la Plata, las cuales fueron disminuyendo hacia el Noreste hasta alcanzar un mínimo de 12,6 °C. También se encontraron altas temperaturas en estaciones cercanas a la costa ubicadas a bajas profundidades (Tabla 2).

Tabla 2. Estaciones muestreadas y variables ambientales medidas. Z= profundidad, T=temperatura,

S=salinidad, S/N=sin nombre y S/D=sin datos.

Estación	Latitud	Longitud	Z (m)	T (°C)	S
4	35°15'00''	54°34'48''	23	14,9	32,2
6	35°07'48''	54°09'00''	32	14,3	32,6
13	34°43'48''	53°10'48''	44	12,6	33,4
17	34°22'48''	53°02'24''	60	13,2	32,9
20	34°13'12''	53°04'48''	32	13,5	33,1
21	34°06'36''	52°56'24''	32	13,7	33,0
22	34°05'24''	53°13'48''	23	15,0	32,1
23	34°00'00''	53°10'12''	24	16,8	30,7
24	34°00'00''	53°19'12''	20	17,1	30,3
25	34°05'24''	53°28'12''	21	17,5	30,0
27	34°19'12''	53°33'00''	24	14,7	32,1
28	34°34'12''	53°58'12''	18	14,4	32,6
29	34°32'24''	53°59'24''	S/D	17,0	14,5
33	35°02'24''	55°11'24''	21	15,9	31,8
52	35°58'48''	56°38'24''	16	17,1	28,3
55	35°49'12''	56°11'24''	S/D	18,8	24,5
57	35°38'24''	56°10'48''	13	18,7	25,2
58	35°33'36''	56°12'00''	11	19,2	23,2
S/N	34°19'48''	53°04'12''	29	S/D	S/D

Tabla 3. Especies colectadas, filiación taxonómica y rango de las condiciones ambientales en que fue colectada cada especie. Z= profundidad, T= temperatura, S= salinidad, S/D= sin datos.

Especie	Familia	Rango Z (m)	Rango T (°C)	Rango S
Calliostoma coppingeri	Calliostomatidae	23	14,9	32,2
Crepidula intratesta	Calyptraeidae	24	16,8	30,7
Crepidula protea	Calyptraeidae	12-32	13,5-18.8	24,5-33,1
Crepidula argentina	Calyptraeidae	S/D	S/D	S/D
Natica isabelleana	Naticidae	32	13,5	33,1
Cymatium parthenopeum	Ranellidae	23	14,9	32,2
Buccinanops cochlidium	Nassariidae	11-32	13,7-19,2	14,5-33,0
Buccinanops deformis	Nassariidae	16	17,1	28,3
Buccinanops monilifer	Nassariidae	11	19,2	23,2
Buccinanops uruguayensis	Nassariidae	11-32	13,7-19,2	14,5-33,1
Zidona dufresnei	Volutidae	23-24	14,7-15	32,1
Volutidae juvenil	Volutidae	44	12,6	33,4
Prunum martini	Marginellidae	21-60	15-17,5	30-32,9
Olivilla tehuelcha	Olivellidae	11	17-19,2	14,5-23,2
Olivancilaria carcellesi	Olividae	11,0-24,0	16,8-19,2	20,3-30,7
Olivancillaria urceus	Olividae	S/D	18,8	24,5
Amalda josecarlosi	Olividae	23-32	13,5-14,9	32,2-33,1
Conus clenchi	Conidae	23-24	14,7-15	32,1
Pleurotomella aguayoi	Turridae	44-32	12,6-13,5	33,1-33,4
Terebra gemmulata	Terebridae	11-32	17-19,2	14,5-33,1

Sistemática

Se registraron 20 especies de macrogasterópodos bentónicos entre todas las estaciones muestreadas, las cuales estuvieron agrupadas en 13 géneros, diez familias y siete superfamilias. Entre estas últimas, las superfamilias Buccinoidea y Olivoidea fueron los grupos que presentaron mayor riqueza. De las 20 especies registradas, 19 han sido previamente reportadas para aguas uruguayas (Scarabino, 2004b), no habiéndose registrado especies exóticas en el área de estudio. Por otra parte se reportó la probable presencia de *Crepidula argentina* en la estación S/N (34°19'48"S-53°04'12"W), la cual de confirmarse constituiría el primer registro para la especie en aguas uruguayas. La lista de especies encontradas se muestra en Anexo 1. Para la taxonomía de las mismas se siguió a Scarabino (2004b) para especie y a Bouchet & Rocroi (2005) para taxa superiores.

Ecología

De las especies registradas, la más frecuente resultó ser *Buccinanops cochlidium*, presente en 12 de las 19 estaciones muestreadas. El 40 % de las especies apareció solamente en una estación. Entre ellas, *Cymatium parthenopeum* se encontró en la estación 4, ubicada en la zona central del área de estudio en una latitud de 35°15′00″S, posición que se corresponde con el registro más austral de la especie (Rosenberg, 2005). Las preferencias de hábitat para las especies colectadas en términos de rangos de condiciones ambientales se muestran en la Tabla 3, mientras que la distribución de frecuencias puede ser observada en la Figura 2.

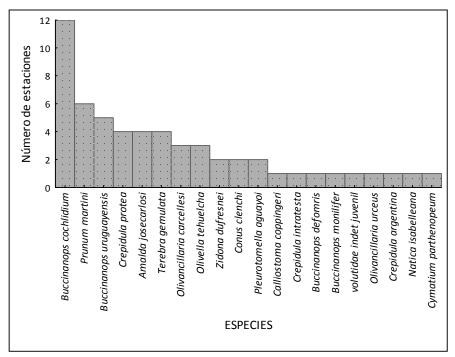


Figura 2. Frecuencia de ocurrencia de las especies registradas (número de estaciones en que fue registrada cada una) en la campaña del 2007-13 del B/I *Aldebaran* (2007).

Riqueza específica

La riqueza hallada en las estaciones muestreadas varió entre una y siete especies, encontrándose una sola especie en seis de las 19 estaciones, las cuales estuvieron dispersas en el área de estudio. Las estaciones en las que se encontró un mayor número de especies (seis y siete especies, estaciones 55 y 58 respectivamente) se ubicaron en los extremos Este y Oeste del área (Figura 3).

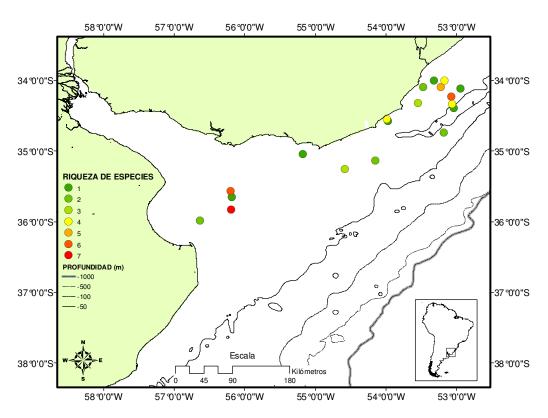


Figura 3. Riqueza específica de macrogasterópodos registrada en las estaciones de la campaña 2007-13 del B/I Aldebaran (2007).

Diversidad taxonómica

El índice de distinción taxonómica varió entre cero y 93,33 en las estaciones muestreadas, encontrándose mayores valores en el centro y porción Este del área de estudio. El valor máximo fue obtenido en una estación ubicada en la zona central del área (estación 4), donde se encontraron *Amalda josecarlosi* y *Cymatium parthenopeum* (Caenogastropoda) y *Calliostoma coppingeri*, única representante del clado Vetigastropoda. El valor mínimo coincidió con aquellas estaciones donde se encontró una sola especie (Figura 4). Por su parte, la varianza del índice de distinción taxonómica varió entre cero (en aquellas estaciones donde todas las especies tuvieron la misma separación taxonómica entre si y en aquellas donde se registró una sola especie) y 569 (Figura 5). Se encontraron altos valores de varianza en la zona central y Oeste del área de estudio. El valor máximo de la varianza encontrada coincidió con la

estación 55, donde se encontraron 6 especies y el índice de distinción taxonómica tuvo un valor de 66.67. La matriz utilizada para la obtención del índice de distinción taxonómica se muestra en la Tabla 4.

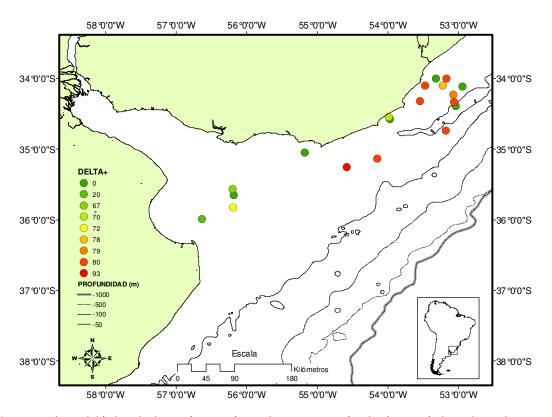


Figura 4. Valores del índice de distinción taxonómica de macrogasterópodos (DELTA+) obtenidos en las estaciones de la campaña 2007-13 del B/I *Aldebaran* (2007).

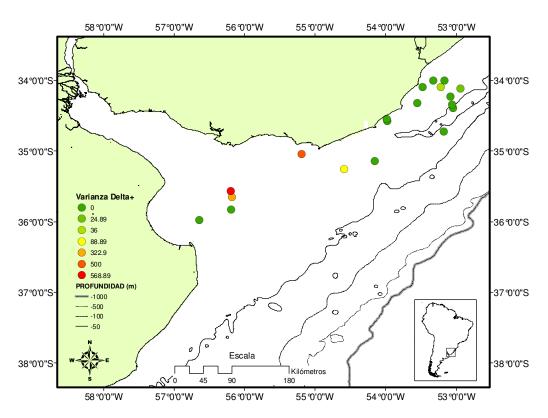


Figura 5. Valores de la varianza del índice de distinción taxonómica (Varianza Delta+) obtenidos en las estaciones de la campaña 2007-13 del B/I *Aldebaran* (2007).

Al analizar la distribución de frecuencias de la separación taxonómica entre los pares de todas las especies encontradas se observó una moda en 80, lo cual significa que la mayoría de las especies encontradas en el área de estudio están separadas a nivel de superfamilia (Figura 6A). A su vez la distancia taxonómica promedio entre especies de la mayoría de las estaciones analizadas (donde se encontraron al menos dos especies) también tuvo un valor de 80 (Figura 6B). Por otro lado, la separación taxonómica promedio entre el total de especies encontradas en el área fue de 77.37, mientras que el promedio del índice de distinción taxonómica obtenido tomando en cuenta aquellas estaciones que tuvieron al menos 2 especies tuvo un valor de 68.50.

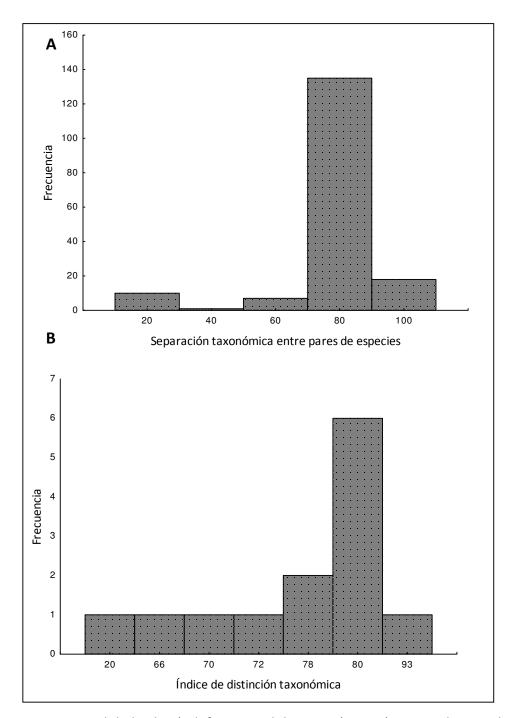


Figura 6. A- Histograma de la distribución de frecuencias de la separación taxonómica entre los pares de todas las especies encontradas en la campaña del B/I *Aldebaran* (2007). B- Histograma de la distribución de frecuencia de los valores del índice de distinción taxonómica encontrados en las estaciones analizadas en la campaña del B/I *Aldebaran* (2007).

Tabla 4. Matriz utilizada para la obtención del índice de distinción taxonómica de macrogasterópodos. La clasificación supraespecífica (Familia, Superfamilia y Clado) se basa en Bouchet & Rocroi (2005).

Especie	Género	Familia	Superfamilia	Clado
Amalada josecarlosi	Amalda	Olividae	Olivoidea	Caenogastropoda
Buccinanops cochlidium	Buccinanops	Nassariidae	Buccinoidea	Caenogastropoda
Buccinanops deformis	Buccinanops	Nassariidae	Buccinoidea	Caenogastropoda
Buccinanops monilifer	Buccinanops	Nassariidae	Buccinoidea	Caenogastropoda
Buccinanops uruguayensis	Buccinanops	Nassariidae	Buccinoidea	Caenogastropoda
Calliostoma coppingeri	Calliostoma	Calliostomatidae	Trochoidea	Vetigastropoda
Conos clenchi	Conus	Conidae	Conoidea	Caenogastropoda
Crepidula argentina	Crepidula	Calyptraeidae	Calyptraeoidea	Caenogastropoda
Crepidula intratesta	Crepidula	Calyptraeidae	Calyptraeoidea	Caenogastropoda
Crepidula protea	Crepidula	Calyptraeidae	Calyptraeoidea	Caenogastropoda
Cymatium parthenopeum	Cymatium	Ranellidae	Tonnoidea	Caenogastropoda
Natica isabelleana	Natica	Naticidae	Naticoidea	Caenogastropoda
Olivancillaria carcellesi	Olivancillaria	Olividae	Olivoidea	Caenogastropoda
Olivancillaria urceus	Olivancillaria	Olividae	Olivoidea	Caenogastropoda
Olivela tehuelcha	Olivella	Olivellidae	Olivoidea	Caenogastropoda
Pleurotomella aguayoi	Pleurotomella	Turridae	Conoidea	Caenogastropoda
Prunum martini	Prunum	Marginellidae	Muricoidea	Caenogastropoda
Terebra gemmulata	Terebra	Terebridae	Conoidea	Caenogastropoda
Volutidae indet.		Volutidae	Muricoidea	Caenogastropoda
Zidona dufresnei	Zidona	Volutidae	Muricoidea	Caenogastropoda

Contraste de ambos estimadores

Al evaluar la relación existente entre riqueza específica e índice de distinción taxonómica, no se encontró una correlación (Spearman) significativa entre ambas (rs=-0.411 y p=0.163), tampoco se obtuvo un buen ajuste de los datos al modelo lineal (r^2 =0,01 y p=0,72) (Figura 7A). Sin embargo, se encontró una correlación (Spearman) significativa entre la varianza del índice y la riqueza específica (rs= 0.70 y p=0.01), además en este caso se obtuvo un mejor ajuste lineal (r^2 =0.30 y p=0.05) (Figura 7B). Las estaciones donde se encontraron muchas especies tuvieron tanto especies cercanamente emparentadas como especies lejanamente emparentadas, determinando así valores altos en la varianza de la separación taxonómica promedio.

Modelo nulo

El valor del índice de distinción taxonómica esperado si en cada estación las especies fueran un subconjunto aleatorio del total de especies encontradas en el área fue 77.37. El intervalo de confianza del 95% de varió según el número de especies de cada estación. En general no hubo diferencias significativas entre los valores del índice obtenidos y su varianza con los valores esperados según el modelo nulo, debido a que la mayoría de los valores cayeron dentro del intervalo de confianza. Se observó una estación (estación 52) cuyo valor de índice de distinción taxonómica fue sensiblemente inferior al valor esperado (Figuras 7 A y B).

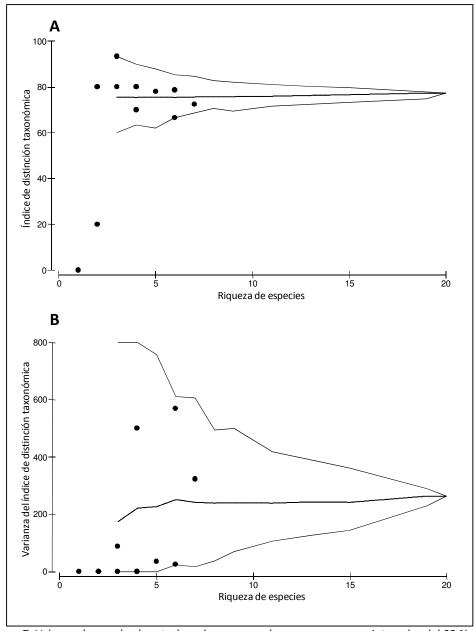


Figura 7. Valores observados (puntos) y valores esperados por azar con sus intervalos del 95 % de confianza (líneas) en relación la riqueza de especies. A- Valores del índice de distinción taxonómica y B- varianza del índice de distinción taxonómica.

Discusión

Los estimadores riqueza específica e índice de distinción taxonómica permitieron, a partir de datos de presencia-ausencia, evaluar la diversidad de macrogasterópodos existente en las muestras analizadas. Ésta fue la primera aplicación del índice de distinción taxonómica para evaluar los sistemas bentónicos de plataforma en Uruguay. En este trabajo, no se encontró una correlación significativa entre ellos y la relación taxonómica entre especies encontradas fue homogénea en el área de estudio. Ambos estimadores utilizados tomaron en cuenta distintos aspectos de la comunidad de macrogasterópodos (número de especies y separación taxonómica promedio), por ello se consideraron complementarios en cuanto a la evaluación de la diversidad. De esta manera, su utilización permitió obtener una visión más completa de la biodiversidad que la obtenida en caso de tomar en cuenta un solo estimador.

Faunística y riqueza específica

Se encontraron 19 de las 140 especies de gasterópodos citados para la plataforma interna uruguaya por Scarabino et al. (2006). Además, se encontró una especie perteneciente al género *Crepidula*, posiblemente *Crepidula argentina*, la cual no se encuentra citada para la plataforma uruguaya en los trabajos faunísticos de gasterópodos existentes hasta el momento (Scarabino 2004b; Scarabino et al., 2006).

Las especies pertenecientes al género *Crepidula* no han sido previamente estudiadas en detalle para aguas uruguayas. Scarabino et al. (2006) menciona la presencia de ejemplares de morfología similar a *C. argentina* en bancos de mitílidos profundos así como en conchillas pagurizadas por *Dardanus insignis* (Decápoda: Anomura). Esta especie fue citada para aguas argentinas por Simone et al. (2000), y su rango de distribución conocido hasta el momento se ubica entre las latitudes 38°00'S-41°18'S y longitudes 62°45'W-57°21'W (Rosenberg, 2005). En este trabajo la especie identificada como *C. argentina* se encontró en una posición ubicada al

Noreste de su rango conocido. De verificarse el registro, es probable que se encuentre también en otras posiciones de la plataforma continental interna uruguaya con características similares a las encontradas en la estación donde fue hallada.

Por su parte, la especie *Cymatium parthenopeum* ha sido previamente reportada en la costa uruguaya sobre fondos fangosos a partir de los 20 m de profundidad (Scarabino et al., 2006). La evidencia existente sugiere que se encuentra establecida y reproduciéndose en la plataforma uruguaya (Carranza et al., 2008b), la cual representa el límite sur de su distribución atlántica (Rosenberg, 2005; Scarabino et al., 2006; Carranza et al., 2008b).

El bajo número de especies encontradas en relación al número de gasterópodos citados para la plataforma continental interna uruguaya probablemente se deba al bajo esfuerzo de muestreo realizado (el número de especies encontradas es dependiente del esfuerzo de muestreo). Las estaciones estuvieron desigualmente distribuidas en la plataforma y no cubrieron de manera representativa los distintos ambientes allí existentes. Además, se realizó un solo muestreo, por lo cual era de esperar que se encontraran menos especies que las existentes en el área (Gaston & Blackburn, 2000). Por último, este trabajo evaluó únicamente la diversidad de macrogasterópodos. Los micro y megagasterópodos (gasterópodos con tamaños inferiores a 1 cm y superiores a 5 cm, respectivamente) no fueron colectados debido al tipo de arte utilizado. Las rastras empleadas no están diseñadas para la colecta de megafauna y el tamaño de malla de las mismas impidió la colecta de microgasterópodos, los cuales constituyen una gran fracción de las especies citadas para el área.

En las estaciones ubicadas en la zona central del área de estudio se encontraron pocas especies (entre 1 y 3 por estación). Esto puede sugerir que en la zona intermedia del área efectivamente haya menor riqueza que en los extremos Este y Oeste de la misma, pero también puede ser explicado en parte por el menor esfuerzo de muestreo aplicado en ella. En

las regiones Este y Oeste del área se realizaron más estaciones de muestreo, algunas de las cuales también presentaron pocas especies.

Por su parte, las condiciones ambientales pueden explicar las diferencias encontradas en las estimaciones de riqueza entre estaciones. Se encontraron bajos valores de salinidad, lo cual indica la presencia de una masa de aguas costeras afectando el área (Guerrero & Piola, 1997; Ortega & Martínez, 2005). En general, las condiciones de temperatura y salinidad fueron similares a las encontradas por Carranza et al. (2008b) en primavera en el área de estudio. Si bien estas condiciones tienen variaciones estacionales, en las zonas Este y Oeste son más estables que en la zona intermedia del área (Guerrero & Piola, 1997). La zona Este del área, está mayormente influenciada por agua oceánica y la Oeste por aguas litorales, mientras que la intermedia se encuentra en una zona de transición entre condiciones estuarinas y oceánicas, presentando así mayores variaciones en salinidad y temperatura (Acha et al., 2004).

La salinidad es un factor clave que influye en la distribución de los organismos en ambientes estuariales (Day et al., 1989). La riqueza de especies bentónicas en estuarios presenta un mínimo en salinidades bajas (cercanas a 4-6) a partir del cual tiende a aumentar hacia condiciones tanto oceánicas como de agua dulce (Atrill, 2002). Por su parte, Lercari & Defeo (2006) encontraron una distribución de la riqueza de macrofauna en playas arenosas del Uruguay según el gradiente de salinidad, registrando menor riqueza en la zona intermedia del estuario, donde el gradiente es máximo.

En este trabajo en aquellas estaciones ubicadas en la zona intermedia (donde las variaciones de salinidad son mayores) se encontraron pocas especies, las cuales en general fueron especies resistentes a variaciones estacionales de salinidad. Tal es el caso de las pertenecientes al género *Buccinanops*, del cual se registraron en el área de estudio 4 de las 5 especies citadas para la costa uruguaya, en un rango de condiciones ambientales más amplio que el registrado por Carranza et al. (2008b). Este género está representado en una variedad

de fondos y sustratos inconsolidados en el área de estudio (Scarabino et al., 2006) a pesar que sus especies no presentan alta capacidad de dispersión debido a que poseen desarrollo directo (Averbuj & Penchaszadeh, 2005). Por otro lado en los extremos del área de estudio se encontraron tanto especies con tolerancia a variaciones ambientales (e.g. *Buccinanops sp.*) como especies más sensibles a estos cambios (e.g. *Terebra gemmulata, Conus clenchi* y *Pleurotomella aguayoi*, las cuales aparecen mencionados por Scarabino et al. (2006) solamente para sustratos inconsolidados atlánticos).

Diversidad taxonómica y modelo nulo

Varios estudios filogenéticos en ecología de comunidades han ayudado a revelar la multitud de procesos detrás del ensamblaje comunitario y demostraron la importancia de la evolución en estos procesos (Stoks & McPeek, 2006). El entendimiento básico de las causas y consecuencias de la estructura comunitaria es de fundamental importancia para entender la diversidad existente, dinámica de la comunidad y sus respuestas frente a impactos antrópicos como pérdida de hábitat, invasiones biológicas y cambio climático (Cavender-Bares et al., 2009).

Al evaluar la diversidad taxonómica se toma en cuenta la separación taxonómica entre especies, la cual puede considerarse un *proxy* de su separación filogenética. Entonces, al estimar la diversidad taxonómica se introducen procesos históricos evolutivos en la evaluación de la biodiversidad. Históricamente se han tenido en cuenta casi exclusivamente procesos ecológicos para explicar la estructura de las comunidades, aunque existe una retroalimentación dinámica entre ellos, procesos aleatorios y procesos evolutivos generando así las agrupaciones regionales de especies (Cavender-Bares et al., 2009).

En cuanto a la diversidad taxonómica observada en este trabajo, los valores del índice de distinción taxonómica fueron algo menores en aquellas estaciones ubicadas al Oeste del área de estudio. En estas estaciones se registraron principalmente especies pertenecientes al

género *Buccinanops* y a la superfamilia Olivoidea. Si bien a primera vista esto podría sugerir que la comunidad de macrogasterópodos sea más heterogénea en las zonas centro y Este del área que en la zona Oeste, se observó también que la varianza del índice fue mayor en aquellas estaciones ubicadas al Oeste del área de estudio. Además al aplicar el modelo nulo, en general no se encontraron diferencias significativas entre la separación taxonómica promedio observada y la esperada al tomar sub-muestras al azar del pool total de especies encontradas. En general, en las estaciones analizadas las especies estuvieron separadas taxonómicamente a nivel de superfamilia, encontrándose la mayoría de los taxa dentro del clado Caenogastropoda. Este clado es el grupo más diverso de gasterópodos vivientes. Incluye una gran variedad de formas exitosas en hábitat marinos estuarinos y dulceacuícolas (Ponder & Lindberg, 1997). La mayoría de los integrantes son carnívoros, algunos taxa (e.g. Conidae) han desarrollado glándulas de veneno que utilizan en la predación y muchos han evolucionado a alimentarse de detritus, como los integrantes de la familia Nassaridae. Por su parte la herbívora también ha evolucionado en algunos grupos como ser en la familia Littorinidae (Ponder & Lindberg, 2008).

Sin embargo se observó un caso particular donde la separación taxonómica entre especies fue sensiblemente menor a la esperada bajo condiciones de aleatoriedad, encontrándose un valor del índice de distinción taxonómica de 20. Este valor fue sensiblemente inferior al esperado bajo el modelo nulo de ausencia de estructura, suponiendo algún proceso (e.g. adaptación a condiciones de estrés ambiental) que permita la existencia de especies emparentadas, con rasgos adaptativos similares. La estación donde fue encontrado tuvo tan solo dos especies (*Buccinanops cochlidium* y *Buccinanops deformis*), aumentando de esta manera la probabilidad de encontrar valores muy variables del índice, (de hecho la varianza del índice cayó dentro de los valores esperados bajo el modelo nulo). En tal sentido, Somerfield et al. (2009) al hallar el índice de distinción taxonómica excluyeron las estaciones con menos de 5 especies para evitar

la variabilidad de debido al bajo número de especies. En este trabajo, la mayoría de las estaciones analizadas tuvieron menos de 5 especies y se optó por excluir únicamente las estaciones con una sola especie donde el valor del índice es igual a cero.

Se puede concluir entonces que la separación taxonómica entre las especies en general se distribuyó homogéneamente en la el área de estudio, y la identidad de las especies encontradas en las distintas estaciones podría deberse principalmente a procesos neutrales.

Contraste entre riqueza específica e índice de distinción taxonómica

El número de especies presentes en una comunidad y la afinidad filogenética entre ellas es el resultado de procesos tanto históricos como ecológicos (Brooks & McLennan, 1991). El índice de distinción taxonómica representa la separación taxonómica promedio entre especies, por ello no necesariamente tiene que haber una correlación entre el índice de distinción taxonómica y la riqueza específica. La existencia de una relación entre ambos estimadores depende de la comunidad bajo estudio, así como de los procesos que determinaron la evolución de esa comunidad hacia su estado actual (Pérez-Losada & Crandall, 2003).

La relación entre riqueza específica e índice de distinción taxonómica fue estudiada por Heino et al. (2005), quienes encontraron para distintas comunidades una relación entre ambos estimadores que varió desde significativamente negativa, pasando por una no significativa hasta una significativamente positiva. La existencia de una correlación significativa implica que, al cambiar el número de especies también lo hace la separación taxonómica entre éstas, e.g. al aumentar en número de especies éstas estarán más lejanamente emparentadas entre sí. En este caso, riqueza específica e índice de distinción taxonómica estarían relacionados de igual manera con las condiciones ambientales que afectan la comunidad, y por lo tanto el uso de ambos estimadores en la evaluación de la biodiversidad puede considerarse redundante. Por otro lado, en casos donde no hay una correlación significativa entre riqueza e índice de

distinción taxonómica, los estimadores estarían describiendo de diferente manera la biodiversidad y se relacionarían distinto con las condiciones ambientales que afectan a la comunidad (Heino et al., 2005).

Para las muestras de macrogasterópodos bentónicos analizadas no se observó una correlación significativa entre ambos estimadores de diversidad, ya que la riqueza varió entre estaciones mientras que la diversidad taxonómica tuvo una distribución homogénea. En tal sentido, la zona intermedia del área de estudio presentó bajas riquezas, de acuerdo con la idea de que la riqueza específica es más sensible a variaciones naturales del ambiente que el índice de distinción taxonómica (Warwick & Clarke, 1995; Clarke & Warwick, 1998). Por lo tanto, cambios estacionales de salinidad y temperatura podrían estar determinando la presencia de pocas especies en la zona intermedia pero sin afectar la separación taxonómica entre ellas.

A partir de los análisis realizados se sugiere que la ausencia de estructura en la comunidad de macrogasterópodos bentónicos evaluadas es una hipótesis plausible, de acuerdo con las predicciones de la teoría neutral. Entonces, procesos determinísticos (e.g. competencia y estrategias de adaptación a las condiciones ambientales) podrían no ser los principales responsables de la identidad de las especies presentes en las comunidades locales de macrogasterópodos bentónicos, pero si tener relevancia en explicar el número de especies presentes. Así, procesos estocásticos e histórico-biogeográficos podrían ser los responsables de la afinidad filogenética existente entre las especies integrantes de la comunidad.

Consideraciones finales

Debe destacarse que el muestreo realizado presentó carencias metodológicas, debido a que la evaluación de la diversidad de macrogasterópodos no fue el objetivo principal de la campaña 2007-13 del B/I *Aldebaran* (2007). Por ello las estaciones de muestreo resultaron desigualmente distribuidas en la plataforma. Para obtener una visión más completa de la

diversidad de gasterópodos en la plataforma continental interna uruguaya sería necesario un diseño de muestreo con estaciones que cubran de manera representativa los distintos ambientes allí existentes. En tal sentido, los fondos entre 30 y 50 m deberían ser particularmente muestreados por ser zonas de gran interés para el hallazgo de nuevas especies (Scarabino et al., 2006). También sería recomendable el uso de rastras con distintos tamaños de malla que permitan la captura de mega, macro y microgasterópodos. La evaluación exclusiva de los macrogasterópodos produce sesgos en las estimaciones de diversidad taxonómica (al no tomar en cuenta especies filogenéticamente emparentadas puede sobre o subestimarse el índice de distinción taxonómica), así como también puede producirse una subestimación en la riqueza. Además deberían utilizarse técnicas de biología molecular sobre taxa ya "estabilizados" en términos de taxonomía alfa (e.g. Volutidae y Olividae) detectando así posibles especies crípticas (Scarabino et al., 2006).

Por su parte, el índice de distinción taxonómica demostró ser de utilidad en el estudio de las comunidades biológicas constituyendo una herramienta más en la evaluación de la biodiversidad. Es recomendable seguir utilizando este estimador de la diversidad, principalmente en investigaciones donde los datos sean obtenidos secundariamente como en este trabajo y se hayan aplicado diferentes esfuerzos de muestreo, limitando de esta manera el uso de otras estimaciones de diversidad. Debido a la independencia del índice de distinción taxonómica frente al esfuerzo de muestreo, los valores serán comparables con los obtenidos en futuros trabajos que se realicen donde se apliquen distintas técnicas y esfuerzos. Además, este índice al ser menos sensible a variaciones naturales del ambiente que la riqueza específica podría resultar útil en detectar la degradación ambiental debida a efectos antropogénicos (Warwick & Clarke, 1995; Clarke & Warwick, 1998).

El uso del concepto de diversidad taxonómica introdujo la consideración de procesos evolutivos afectando el ensamblaje comunitario. Para explicar la coexistencia, diversidad y

composición de especies en comunidades, los ecólogos deberían considerar escalas temporales y espaciales más amplias que las normalmente utilizadas (Cavender-Bares et al., 2009). A partir de los resultados obtenidos se observó que las especies en cada estación pueden considerarse un subconjunto aleatorio del total de las especies encontradas. Sin embargo, es necesario tener en consideración que debido al bajo número de especies encontradas por estación es esperable que las estimaciones del índice de distinción taxonómica sean muy variables (Somerfield et al., 2009). Por ello sería recomendable utilizar un mayor número de estaciones y comparar la diversidad de estas estaciones con la diversidad total del área. Debe considerarse además que el modelo nulo examinado en este trabajo implica que todas las especies en el pool regional tienen la misma probabilidad de aparecer en las sub-muestras, cuando en realidad lo observado en las comunidades es que la mayoría de las especies son raras y algunas pocas son abundantes y ampliamente distribuidas (Gray et al., 2005). Por lo tanto sería recomendable la utilización de modelos nulos que tomen en cuenta la distribución de abundancias en las comunidades.

Finalmente, a partir de las muestras analizadas, puede concluirse que riqueza e índice de distinción taxonómica describen aspectos diferentes de la comunidad de macrogasterópodos en la plataforma continental interna uruguaya. Por ello, su empleo en la evaluación de la biodiversidad resulta complementario y ambos aportan información valiosa a la hora de establecer prioridades de conservación. En tal sentido, al tomar en cuenta la separación taxonómica entre especies en la elección de sitios de conservación, se le daría prioridad no solo a aquellos sitios con alta riqueza, sino que también se tendrían en cuenta aquellos donde las diferencias genéticas entre las especies sean mayores, priorizando así la conservación de la diversidad del material genético. De esta manera, la utilización de varios estimadores de diversidad que tomen en cuenta diferentes aspectos comunitarios, así como el entendimiento

de las causas y procesos que determinaron el ensamblaje de especies son puntos clave para un adecuado manejo y restauración de los sistemas biológicos.

Bibliografía

Acha, E. M., Mianzan H. W., Guerrero R. A., Favero M. & Bava J., 2004. Marine fronts at the continental shelves of austral South America: Physical and ecological processes. Journal of Marine Systems, 44:83–105.

Atrill, M., 2002. A testable linear model for diversity trends in estuaries. Journal of Animal Ecology, 71:262-269.

Averbuj, A. & Penchaszadeh, P. E., 2005. Aspectos de la reproducción y desarrollo embriológico de *Buccinanops cochlidium* (Dillwyn, 1817) (Gastropoda: Nassariidae) del Golfo San José, Patagonia, Argentina. XIX Encontro Brasileiro de Malacologia.

Beesley, P. L., Ross, G. J. B. & Wells, A., 1998. Mollusca: The Southern Synthesis. Fauna of Australia, Volume 5. Part A and B. CSIRO Publishing, Melbourne, 1250 p.

Begon, M., Townsend, C. R. & Harper, J. L., 2006. Ecology. Third Edition. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 738 p.

Bieler, R., 1992. Gastropod phylogeny and systematics. Annual Review of Ecology and Systematics, 23:311-338.

Bouchet, P., 1997. Inventoring the molluscan diversity of the world: What is our rate of progress? Veliger, 40:1-11.

Bouchet, P. & Rocroi, J. P., 2005. Classification and Nomenclature of Gastropod Families. Malacologia, 47:1–397.

Brooks, D. R. & McLennan D. A., 1991. Phylogeny, ecology, and behavior: A research program in comparative biology. The University of Chicago Press, Chicago, 434 p.

Carranza, A., Scarabino, F., Brazeiro, A., Ortega, L. & Martínez, S., 2008a. Assemblages of megabenthic gastropods from Uruguayan and northern Argentinean shelf: Spatial structure and environmental controls. Continental Shelf Research, 28:788-796.

Carranza, A., Scarabino, F. & Ortega, L., 2008b. Distribution of large gastropods in the Uruguayan continental shelf and Río de la Plata estuary. Journal of Coastal Research, 24:161-168.

Cavender-Bares J., Kozak K., Fine P. & Kembel S., 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. Ecology Letters, 12:693-715.

Cavender-Bares, J., Keen, A. & Miles, B., 2006. Phylogenetic structure of Floridian plant communities depends on taxonomic and spatial scale. Ecology, 87:109–122.

Cortelezzi, A., Rodrígues Capítulo, A., Boccardi, L. & Arocena, R., 2007. Benthic assemblages of a temperate estuarine system in South America: Transition from a freshwater to an estuarine zone. Journal of Marine Systems, 68:569–580.

Clarke, K. R., Somerfield, P. J. & Gorley, R. N., 2008. Testing of null hypotheses in exploratory community analyses: Similarity profiles and biota-environment linkage. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 366:56-59.

Clarke, K. R. & Gorley, R. N., 2006. PRIMER v6: user manual/tutorial. PRIMER-E, Plymouth.

Clarke, K. R. & Warwick, R. M., 1999. The taxonomic distinctness measure of biodiversity: weighting of step lengths between hierarchical levels. Marine Ecology Progress Series, 184:21-29.

Clarke, K. R. & Warwick, R. M., 1998. A taxonomic distinctness and its statistical properties.

Journal of Applied Ecology, 35:523-531.

Day, J. W., Hall, C. A., Kemp, W. M., Yáñez-Aranciba, A., 1989. Estuarine Ecology. Wiley & Sons, New York, 558 p.

Escofet, A., Gianuca, N., Maytía, S. & Scarabino, V., 1979. Playas arenosas del Atlántico Sudoccidental entre los 29° y 43° S: consideraciones generales y esquema biocenológico, pp. 245-258 en: Memorias del Seminario sobre Ecología Bentónicas y Sedimentación de la Plataforma Continental del Atlántico Sur (Montevideo, 9-12 de mayo de 1978). UNESCO ROSTLAC.

Faith, D. P., 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. Biological Conservation, 61:1-10.

Foote, M., 1991. Morphological and taxonomic diversity in a clade's history: the blastoid record and stochastic simulations. Contributions from the Museum of Paleontology. The University of Michigan, 28:101-140.

Foote, M., 1997. The evolution of morphological diversity. Annual Reviews of Ecology & Systematics, 18:129-152.

Gaston, K. J. & Blackburn, T. M., 2000. Patterns and Process in Macroecology. Second edition. Blackwell, London, 377p.

Gray J. S., Bjørgesæter A. & Ugland K. I., 2005. The impact of rare species on natural assemblages. Journal of Animal Ecology, 74:1131-1139.

Guisande, C., Barreiro, A., Maneiro, I., Ribeiro, I., Vergara, A. & Vaamonde, A., 2006.

Tratamiento de datos. Ediciones Díaz de Santos, Madrid, 356 p.

Guerrero, R. A. & Piola, A. R., 1997. Masas de agua en la plataforma continental, pp. 107-118 en: Boschi, E. E. (ed.). El Mar Argentino y sus recursos pesqueros. Antecedentes históricos de las exploraciones en el mar y las características ambientales, vol. 1. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, Mar del Plata, Argentina.

Haszprunar, G., 1985. The Heterobranchia - a new concept of the phylogeny and evolution of the higher Gastropoda. Zeitschrift fûr Zoologische Systematik und Evolutionsforschung, 23:15-37.

Haszprunar, G., 1988a. On the origin and evolution of major gastropod groups, with special reference to the Streptoneura (Mollusca). Journal of molluscan studies, 54:367-441.

Haszprunar, G., 1988b. A preliminary phylogenetic análisis of the streptoneurus gastropods. Prosobranch phylogeny. Malacological Review, Supplement 4:7-16.

Heino, J., Soininen, J., Lappalainen, J. & Virtanen, R., 2005. The relationship between species richness and taxonomic distinctness in freshwater organisms. Limnology and Oceanography, 50:978-986.

Hubbell, S., 2001. The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography. Princeton University Press, Princeton, 448p.

Lalli, C. M. & Parsons, T. R., 1997. Biological Oceanography an Introduction. Second Edition. Butterworth Heinemann, Oxford, 314 p.

Layerle, C. & Scarabino, V., 1984. Moluscos del frente marítimo uruguayo entre los 9 y 78 m de profundidad: análisis biocenológico. Contribuciones (Departamento de Oceanografía, Facultad de humanidades y Ciencias). Montevideo, 1:1-17.

Lercari, D. & Defeo, O., 2006. Large-scale diversity and abundance trends in sandy beach macrofauna along full gradients of salinity and morphodynamics. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 68:27-35.

Lima, I. D., García, C. A. E. & Möller, O. O., 1996. Ocean surface processes on the southern Brazilian shelf: characterization and seasonal variability. Continental Shelf Research, 16: 1307-1317.

López-Caballero, E. J. & Pérez-Suárez, G., 1999. Métodos de análisis en la reconstrucción filogenética. Boletín SEA, 26:45-56.

Magurran, A. E., 2004. Measuring biological diversity. Edition Illustrated. Blackwell Publishing, Massachusetts, 256p.

Maytía, S. & Scarabino, V., 1979. Las comunidades del litoral rocoso del Uruguay: Zonación distribución local y consideraciones biogeográficas, pp. 149-160 en: Memorias del Seminario sobre Ecología Bentónicas y Sedimentación de la Plataforma Continental del Atlántico Sur (Montevideo, 9-12 de mayo de 1978). UNESCO, ORCYT.

Melick, A., 1993. Biodiversidad y riqueza biológica. Paradojas y problemas. Zapateri, ISSN: 1131-933X.

Möller, O. O., Piola, A. R., Freitas, A. C. & Campos, E. J., 2008. The effects of river discharge and seasonal winds on the shelf off southeastern South America. Continental Shelf Research, 28:1607-1624

Moreno, C. E., 2001. Métodos para medir la biodiversidad. Volumen 1. Manuales y Tesis SEA, Zaragoza, 84 p.

Nagy, G., López-Laborde, J. & Anastasía, L., 1987. Caracterización de los ambientes del Río de la Plata exterior (salinidad y turbiedad óptica). Investigaciones Oceanológicas, 1:31-56.

Ortega, L. & Martínez, A., 2005. Multiannual and seasonal variability of water masses and fronts over the Uruguayan shelf. Journal of Coastal Research, 21:219-231.

Pérez-Losada, M. & Crandall, K. A., 2003. Can taxonomic richness be used as a surrogate for phylogenetic distinctness indices for ranking areas for conservation? Animal Biodiversity and Conservation, 26:77-84.

Ponder, W. F. & Lindberg, D. R., 2008. Phylogeny and Evolution of the Mollusca. University of California Press, Berkeley, 469p.

Ponder, W. F. & Lindberg, D. R., 1997. Towards a phylogeny of gastropod mollusks: An analysis using morphological characters. Zoological Journal of the Linnean Society, 19:83-265.

Ponder, W. F. & Lindberg, D. R., 1996. Gastropod phylogeny-challenges for the 90's. pp.135-154. En: Taylor, J. D. (ed) Origin and Evolutionary Radiation of the Mollusca. Oxford University press, Oxford.

Purvis, A. & Hector, A., 2000. Getting the measure of biodiversity. Nature, 405:212-219.

Ricklefs, R. E., 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. Science, 235:167–171.

Ricklefs, R. E. & Schluter, D., 1993. Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives. University of Chicago Press, Chicago, 414p.

Rosenberg, G., 2005. Malacolog 4.1.0: A Database of Western Atlantic Marine Mollusca. [WWW database (version 4.1.0)] URL http://www.malacolog.org/.

Roy, K., Jablonsky, D. & Valentine, J. W., 2004. Frontiers of Biogeography: New Directions in the Geography of Nature. Sinauer, Sunderland, 436 p.

Scarabino, F., 2004a. Conservación de la malacofauna uruguaya. Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay, 8:267-273.

Scarabino, F., 2004b. Lista sistemática de los Gastropoda marinos y estuarinos vivientes de Uruguay. Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay, 8:305.

Scarabino, F., 2003a. Lista sistemática de los Bivalvia marinos y estuarinos vivientes de Uruguay. Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay, 8:229–259.

Scarabino, F., 2003b. Lista sistemática de los Aplacophora, Polyplacophora y Scaphopoda de Uruguay. Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay, 8:191–196.

Scarabino, F., 2003c. Lista sistemática de los Cephalopoda vivientes de Uruguay. Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay, 8:197–202.

Scarabino, F., Zaffaroni, J. C., Carranza, A., Clavijo, C. & Nin, M., 2006. Gasterópodos marinos y estuarinos de la costa uruguaya: faunística, distribución, taxonomía y conservación, pp. 143-155 en: Menafra, R., Rodríguez-Gallego, L., Scarabino, F. & Conde, D. (eds.). Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya. VIDA SILVESTRE (Sociedad Uruguaya para la conservación de la Naturaleza), Montevideo, Uruguay.

Shannon, C. E. & Weaver, W., 1949. The mathematical theory of communication. University of Illinois Press., Illinois, 144 p.

Simone, L. R., Pastorino, G. & Penchaszadeh, P. E., 2000. *Crepidula argentina*, (Gastropoda; Calyptraeidae) a new species from Argentine littoral waters with description of the anatomy and reproductive pattern. The Nautilus, 114:127-141.

Simpson, E. H., 1949. Measurement of Diversity. Nature, 163:688-688.

Somerfield, P. J., Arvanitidis, C., Faulwetter, S., Chatzigeorgiou, G., Vasileiadou, A., Amouroux, J., Anisimova, N., Cochrane, S., Craeymeersch, J., Dahle, S., Denisenko, S., Dounas, K., Duineveld, G., Grémare, A., Heip, C., Herrmann, M., Karakassis, I., Kędra, M., Kendall, M., Kingston, P., Kotwichi, L., Labrune, C., Laudien, J., Nevrova, H., Nicolaidou, A., Occhipinti-Ambrogi, A., Palerud, R., Petrov, A., Rachor, E., Revkov, N., Rumohr, H., Sardá, R., Janas, U., Vanden-Berghe, E., Włodarska-Kowalczuk, M., 2009, Assessing evidence for random assembly of marine benthic communities from regional species pools. Marine Biology Progress Series, 382: 279-286.

Stoks, R. & McPeek, M. A., 2006. A tale of two diversifications: reciprocal habitat shifts to fill ecological space along the pond permanence gradient. American Naturalist, 168:50–72.

Warwick, R. M., & Clarke, K. R., 1995. New biodiversity measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress. Marine Ecology Progress Series, 129:301-305.

Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeek, M. A. & Donoghue, M. J., 2002. Phylogenies and community ecology. Annual Review of Ecology & Systematics, 33: 475–505.

Whittaker, R. H., 1972. Evolution and measurement of species diversity. Taxon, 21: 213-251.

Wilson, J. B. & Gitay, H., 1995. Community structure and assembly rules in a dune slack: variance in richness, guild proportionality, biomass constancy and dominance/diversity relationships. Vegetatio, 116:93–106.

ANEXO 1: TAXONOMIA

CLASE GASTROPODA CUVIER, 1797

SUBCLASE ORTHOGASTROPODA PONDER & LINDBERG, 1996

SUPERORDEN VETIGASTROPODA SALVINI-PLAWEN, 1980

SUPERFAMILIA TROCHOIDEA RAFINESQUE, 1815

FAMILIA CALLIOSTOMATIDAE THIELE, 1924

SUBFAMILIA CALLIOSTOMATINAE THIELE, 1924

TRIBU CALLIOSTOMATINI THIELE, 1924

Género Calliostoma Swainson, 1840 s. l.

Calliostoma coppingeri (E. A. Smith, 1880)

CLADO APOGASTROPODA (SALVINI-PLAWEN & HASZPRUNAR, 1987)

SUPERORDEN CAENOGASTROPODA (COX, 1959)

ORDEN SORBEOCONCHA (PONDER & LINDBERG, 1997)

SUBORDEN HYPSOGASTROPODA (PONDER & LINDBERG, 1997)

INFRAORDEN LITTORINIMORPHA (GOLIKOV & STAROBOGATOV, 1975)

SUPERFAMILIA CALYPTRAEOIDEA (LAMARCK, 1809)

FAMILIA CALYPTRAEIDAE (LAMARCK, 1809)

Género Crepidula (Lamarck, 1799)

Crepidula intratesta (Simone, 2006)

Crepidula protea (d'Orbigny, 1835).

Crepidula argentina (Simone, Pastorino & Penchaszadeh, 2000)

SUPERFAMILIA NATICOIDEA (GUILDING, 1834)

FAMILIA NATICIDAE (GUILDING, 1834)

SUBFAMILIA NATICINAE (GUILDING, 1834)

Género Natica (Scopoli, 1777)

Subgénero Natica s. s.

Natica isabelleana (d'Orbigny, 1840)

SUPERFAMILIA TONNOIDEA (SUTER, 1913)

FAMILIA RANELLIDAE (GRAY, 1854)

SUBFAMILIA CYMATIINAE (IREDALE, 1913)

Género Cymatium (Röding, 1798)

Subgénero Monoplex (Perry, 1811)

Cymatium parthenopeum (Salis Marschlins, 1793)

INFRAORDEN NEOGASTROPODA (THIELE, 1929)

SUPERFAMILIA BUCCINOIDEA (RAFINESQUE, 1815)

FAMILIA NASSARIIDAE (IREDALE, 1916)

SUBFAMILIA (DORSANINAE COSSMANN, 1901)

Género Buccinanops (d'Orbigny, 1841)

Buccinanops cochlidium (Dillwyn, 1817)

Buccinanops deformis (King & Broderip, 1832)

Buccinanops monilifer (Kiener, 1834)

Buccinanops uruguayensis Pilsbry, 1897

SUPERFAMILIA MURICOIDEA (RAFINESQUE, 1815)

FAMILIA VOLUTIDAE (RAFINESQUE, 1815)

SUBFAMILIA ZIDONIDAE (H. & A. ADAMS, 1853)

TRIBU ZIDONINI (H. & A. ADAMS, 1853)

Género Zidona (H. & A. Adams, 1853)

Zidona dufresnei (Donovan, 1823)

FAMILIA MARGINELLIDAE (FLEMING, 1828)

SUBFAMILIA MARGINELLINAE (FLEMING, 1828)

TRIBU PRUNINI (COOVERT & COOVERT, 1995)

Género *Prunum* (Herrmannsen, 1852)

Prunum martini (Petit de la Saussaye, 1853)

SUPERFAMILIA OLIVOIDEA (LATREILLE, 1825)

FAMILIA OLIVELLIDAE (TROSCHEL, 1869)

Género Olivella Swainson, 1831

Subgénero Olivina d'Orbigny, 1841

Olivella tehuelcha (Duclos, 1835)

FAMILIA OLIVIDAE (LATREILLE, 1825)

SUBFAMILIA AGARONINAE (OLSSON, 1956)

Género Olivancillaria (d'Orbigny, 1839)

Olivancilaria carcellesi (Klappenbach, 1965) Olivancillaria urceus (Röding, 1798) SUBFAMILIA ANCILLARIINAE (SWAINSON, 1840) Género Amalda (H. & A. Adams, 1853) Amalda josecarlosi (Pastorino, 2003) SUPERFAMILIA CONOIDEA (FLEMING, 1822) FAMILIA CONIDAE (FLEMING, 1822) SUBFAMILIA CONINAE (FLEMING, 1822) Género Conus (Linnaeus, 1758) Conus clenchi (Martins, 1945) FAMILIA TURRIDAE (H. ADAMS & A. ADAMS, 1853) SUBFAMILIA (RAPHITOMINAE BELLARDI, 1875)

Género Pleurotomella (Verrill, 1873)

Pleurotomella aguayoi (Carcelles, 1953)

FAMILIA TEREBRIDAE (MÖRCH, 1852)

SUBFAMILIA TEREBRINAE (MÖRCH, 1852)

Género *Terebra* (Bruguière, 1789)

Terebra gemulata (Kiener, 1839)