

Un análisis multifactorial del ensamble de gasterópodos bentónicos en la plataforma continental uruguaya

Alvar Carranza Luaces



Tesis de Doctorado
Pedeciba
Área: Biología
Sub-Área: Ecología

Un análisis multifactorial del ensamble de gasterópodos bentónicos en la plataforma continental uruguaya

Alvar Carranza Luaces

ORIENTADOR DE TESIS:

Nombre: Dr. Omar Defeo

Dirección laboral: Facultad de Ciencias – UNDECIMAR. Iguá 4225

Teléfono laboral: 5258618 - 21 (334)

E-mail: odefeo@fcien.edu.uy

CO-ORIENTADOR DE TESIS:

Nombre: Dr. Matias Arim

Dirección laboral: Facultad de Ciencias – Sección Vertebrados. Iguá 4225

Teléfono laboral: 5258618 - 21 (149)

E-mail: arim@fcien.edu.uy

Un análisis multifactorial del ensamble de gasterópodos bentónicos en la plataforma continental uruguaya

Alvar Carranza Luaces

Tesis de Doctorado

Pedeciba

Área: Biología

Sub-Área: Ecología

Tabla de contenidos

Resumen General	8
Capítulo 1: Introducción General.....	9
1. Marco teórico	9
1.1. Contexto general	9
1.2. Procesos ecológicos históricos y contemporáneos	12
1.3. Teoría de Nicho y Teoría Neutral	14
1.4. Modelos Nulos como herramientas para pruebas de hipótesis macroecológicas.....	16
2. Propósito del estudio	18
3. Modelo de estudio: los gasterópodos bentónicos.....	19
4. Área de estudio.....	19
5. Hipótesis general y estructura de la Tesis.....	21
Capítulo 2: Estructura espacial y controles ambientales en el ensamble de gasterópodos megabentónicos	24
1. Introducción	25
2. Material y métodos.....	27
2.1. Área de estudio y recopilación de datos	27
2.2. Análisis multivariado	29
2.3. Beta-diversidad: continuidad y reemplazo de especies.....	31

3. Resultados.....	31
4. Discusión	36
Capítulo 3: Distribución de gasterópodos megabentónicos a lo largo de gradientes ambientales: más allá del Efecto de Dominio Medio.	44
1. Introducción	45
2. Material y métodos.....	49
2.1. Datos empíricos.....	49
2.2. Análisis espacial	50
2.3 Modelos nulos	51
2.4 Estructura de los gradientes y efecto especies-área.....	52
2.5 Análisis multivariado	53
3. Resultados.....	54
4. Discusión	59
Capítulo 4: ¿El modo de desarrollo afecta los patrones de distribución de los gasterópodos megabentónicos de la plataforma continental uruguaya?	65
1. Introducción	66
2. Materiales y métodos.....	69
2.1. Análisis de datos.....	69
3. Resultados.....	70
3.1. Frecuencia de ocurrencia	71
3.2. Correlación con variables ambientales	73
4. Discusión	74

5. Conclusiones	78
Capítulo 5: Patrones de coexistencia en gasterópodos bentónicos de la plataforma uruguaya	79
1. Introducción	80
2. Materiales y métodos	83
2.1. Base de datos y taxonomía	83
2.2. Índices de estructura y modelos nulos	85
3. Resultados	86
4. Discusión	89
5. Conclusiones	94
Capítulo 6: Relación taxonómica y estructura espacial en un ensamble de gasterópodos bentónicos de plataforma	95
1. Introducción	96
2. Materiales y métodos	101
2.1. Modelo de estudio	101
2.2. Modelado de nicho	102
2.3. Análisis multivariado	103
3. Resultados	105
3.1. Base de datos	105
3.2. Modelado de nicho	105
3.3. Análisis multivariado	106
4. Discusión	109

Referencias.....	118
Anexo.....	136

Resumen General

La plataforma continental uruguaya constituye una región muy singular desde el punto de vista biogeográfico, presentando una importante heterogeneidad oceanográfica asociada a la interacción entre el Río de la Plata y masas de aguas Subtropicales y Subantárticas. En el área, la fauna de gasterópodos megabentónicos (i.e. tamaño adulto > 5 cm) incluye elementos de la Provincia Biogeográfica Argentina, subantárticos (Provincia Magallánica) y subtropicales, siendo un componente conspicuo de la biota bentónica, con particular relevancia ecológica y socioeconómica. En base a cladogramas de área, fue posible determinar dos grandes zonas bien definidas asociadas a la plataforma interna y externa respectivamente. Las especies con desarrollo directo presentaron un mayor número de especies, aunque no se encontraron diferencias en la abundancia media entre especies con desarrollo pelágico o directo. A lo largo del gradiente batimétrico, la riqueza de especies presentó máximos en profundidades intermedias, observándose efectos estadísticamente significativos de la salinidad, temperatura y de restricciones geométricas en la distribución de rangos. En contraste, el efecto especies-área fue menos importante. En general, los patrones de coexistencia no presentaron fuerte estructuración, aunque para un conjunto de datos se observó la existencia de más pares de especies mutuamente excluyentes de lo esperado por el azar. Esta aparente falta general de estructura puede explicarse por efectos de Almacenamiento y Rescate, relacionados con altas tasas de inmigración, mientras que el patrón de co-ocurrencia segregada observado puede estar relacionado con diferencias de requerimientos de hábitat entre pares de especies. Esto puede indicar una característica general de las comunidades bentónicas. El análisis de efectos filogenéticos en la estructura espacial del ensamble (considerando la totalidad de las especies de gasterópodos) permitió rechazar la hipótesis nula de que todas las especies fueron extraídas del mismo "pool" regional de especies, indicando la existencia de estructura en el ensamble estudiado. Sin embargo, una alta proporción de las comunidades locales pueden ser consideradas como ensambles aleatorios del "pool" regional de especies. Se sugiere que los ensambles locales que muestran valores del índice de distinción taxonómica significativamente diferente de lo esperado por azar deben considerarse para el diseño de medidas de conservación espacialmente explícitas. No se encontró correlación significativa entre las similitudes filogenéticas y ecológicas de las especies del ensamble. La falta de una clara señal de un efecto taxonómico puede estar relacionada con la ausencia de un vínculo entre las distancias taxonómicas y la similitud ecológica de las especies. La ausencia de correlación puede sugerir que la historia evolutiva de la biota no ha resultado en patrones detectables en la distribución de las especies en las comunidades locales. Por lo tanto, las explicaciones históricas sobre la estructura del ensamble de gasterópodos aquí estudiado deberían desempeñar un papel relativamente menor en comparación con hipótesis relacionadas con condiciones ecológicas actuales.

Capítulo 1

Introducción General

1. Marco teórico

1.1. Contexto general

La creciente degradación de la biosfera y consecuente erosión de la biodiversidad han favorecido el desarrollo de disciplinas con impacto directo en la comprensión de los procesos que generan y mantienen la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas. En particular, el estudio de la estructura de las comunidades naturales (i.e. aquel grupo heterogéneo de especies que coexisten en el tiempo y en el espacio sensu Fauth *et al.*, 1996) y la búsqueda de las reglas de ensamblaje de sus especies resulta particularmente relevante para la conservación y uso sostenible de los ecosistemas.

Tradicionalmente, la identificación de los mecanismos que controlan la estructura de los ecosistemas y comunidades en escalas locales ha sido uno de los principales focos de la ecología de comunidades. Sin embargo, el estudio de los patrones de distribución de las especies a escalas regionales ha sido el campo de la biogeografía (Wiens & Donoghue, 2004a). La historia biogeográfica de una región es considerada a menudo como un importante determinante del número e identidad de las especies presentes en una comunidad: la composición de las comunidades locales depende de la composición del pool regional de especies, la cual está a su vez determinada en su mayor parte por procesos biogeográficos (Ricklefs & Schluter, 1993). De esta manera, los patrones de presencia/ausencia de clados entre diferentes

regiones son los determinantes últimos de los patrones de macro-escala en riqueza de especies y estructura de las comunidades (Wiens & Donoghue, 2004a). Lo anterior tiene incidencia directa sobre varios aspectos de la estructura comunitaria, ya que los diferentes linajes evolutivos no están representados por igual en todas las regiones debido a los aspectos geográficos de la diversificación. En tal sentido, resulta probable que comunidades en regiones diferentes contengan especies representado distintos linajes, los cuales han experimentado una historia evolutiva particular y, por lo tanto, exhiban diferentes atributos ecológicos (Melville *et al.*, 2006). Como resultado, la estructura de las comunidades en regiones diferentes es a menudo muy distinta, aún cuando los ambientes que ocupan sean prácticamente idénticos (Losos, 1994; Vitt & Pianka, 2005). También pueden existir fenómenos de convergencia, donde comunidades de diferente origen biogeográfico exhiban similares estructuras (Melville *et al.*, 2006).

Actualmente, la mayor cantidad y disponibilidad de información y de herramientas informáticas de análisis han hecho posible el estudio de las propiedades estadísticas de los sistemas naturales a grandes escalas espaciales (Maurer, 1999). Esto sustentó el origen de la macroecología, con énfasis en el estudio de patrones ecológicos a grandes escalas espaciales y temporales (Blackburn & Gaston, 2003; Roy, 2009). A escala biogeográfica, se ha demostrado que el número de especies tiende a declinar hacia los polos, con máximos en los trópicos (Stevens, 1989; Koleff & Gaston, 2001; Brayard *et al.*, 2005), aunque existen excepciones no triviales al respecto (Valdovinos *et al.*, 2003; Carranza *et al.*, 2009b). Más de 30 hipótesis, desde evolutivas a ecológicas, han sido propuestas para explicar este gradiente de diversidad

(Rohde, 1992). Estos patrones latitudinales no son exclusivos de macro-escalas, habiendo sido detectados aun a escalas regionales en estudios abarcando un rango latitudinal de solo 3° (Gotelli & Ellison, 2002).

La ecología de comunidades se ha enfocado en las reglas de ensamblaje de las comunidades a escalas locales. A esta escala espacial, las interacciones entre las especies de una comunidad pueden tomar varias formas, afectando la coexistencia de las especies y la organización de la comunidad (Dayton, 1975; Wilson W.H, 1981; Chapman, 1990; Raffaelli *et al.*, 1991; Lima *et al.*, 2000; Dayan & Simberloff, 2005). Estas interacciones pueden ser tanto positivas como negativas y ser moduladas por factores bióticos y abióticos (Menge, 2000). En general, relaciones negativas o positivas entre las especies que co-ocurren en una comunidad pueden indicar relaciones de competencia o facilitación (Rosenzweig, 1981). Las interacciones negativas pueden involucrar asimetrías en la competencia, llevando a la exclusión (Levine & Rees, 2002) o a relaciones de antagonismo entre especies (Lombardero, 2005). Sin embargo, la competencia no es necesariamente la única forma de interacción, habiéndose documentado la dominancia de interacciones positivas en algunos ambientes (Bertness & Callaway, 1994). De acuerdo a lo expuesto, las interacciones biológicas podrían tener un efecto importante en las estructura de una comunidad si se consideran escalas espaciales adecuadas, en las cuales éstas puedan detectarse estadísticamente.

La interpretación clásica de los patrones de co-ocurrencia de especies señala a las interacciones interespecíficas, en particular la competencia, como la fuerza principal determinante de la estructura comunitaria (Tilman, 1994; Weiher & Keddy, 1999b). Sin embargo, y a pesar de la existencia de evidencia teórica y

empírica que sugiere que la competencia interespecífica puede jugar un papel importante en la estructura de las comunidades naturales (Dayton, 1971; Cody & Diamond, 1975; Gurevitch *et al.*, 1992; Gotelli & Graves, 1996; Gotelli & McCabe, 2002b; Ulrich & Gotelli, 2007), su influencia ha sido uno de los tópicos más controversiales en ecología (Connor & Simberloff, 1979; Strong *et al.*, 1984; Bell, 2005; Harmon *et al.*, 2007). Tradicionalmente, el análisis de co-ocurrencia ha sido usado para la detección de procesos determinísticos en la estructura espacial de las comunidades. Según Gotelli & McCabe (2002b), si las reglas de ensamble propuestas por Diamond (1975) operan realmente en las comunidades, entonces éstas deberían mostrar patrones de co-ocurrencia diferentes a los exhibidos por comunidades no estructuradas por interacciones. Sin embargo, es aun posible que procesos puramente neutrales generen patrones en comunidades locales y regionales (Bell, 2000; Bell, 2001; Hubbell, 2001; Ulrich, 2004). En particular, Bell (2001) encontró que el modelo neutral produce más correlaciones positivas entre abundancias de especies (y por lo tanto distribuciones no aleatorias) que lo esperado por azar. Así, la detección de patrones en la coexistencia de especies constituye el paso previo a determinar si éstos se generan por interacciones entre especies o por procesos de deriva comunitaria (Ulrich, 2004).

1.2. Procesos ecológicos históricos y contemporáneos

Como se señaló anteriormente, la ecología de comunidades clásica y la macroecología contrastan en la escala espacial de sus objetos de estudio (Storch *et al.*, 2005). Sin embargo, además de las escalas espaciales, se hace necesario considerar diversas escalas temporales (McPeck, 2007). Así, resulta

importante distinguir entre procesos ecológicos contemporáneos (la influencia de factores bióticos y abióticos en escalas de tiempo ecológicas) y procesos ecológicos históricos tales como la historia filogenética y las contingencias históricas, que determinan la composición del “pool” regional de especies mediante procesos de especiación, extinción y dispersión (Emerson & Kolm, 2005; Wiens *et al.*, 2006; Losos & Ricklefs, 2009). Estos últimos han sido abordados principalmente por la biogeografía histórica, basada en el estudio de las filogenias para establecer conexiones geológicas entre sitios (Wiens & Donoghue, 2004a). Actualmente, la filogenia de comunidades busca integrar procesos ecológicos históricos y contemporáneos, teniendo en cuenta las relaciones de parentesco entre las especies (Tofts & Silvertown, 2000; Webb, 2000b; Swenson *et al.*, 2006). El reconocimiento de esta dependencia biológica y estadística entre las especies que componen una comunidad afecta abordajes metodológicos (Garland *et al.*, 1992; Freckleton, 2002) y conceptuales (Webb *et al.*, 2002b; e.g. Kneitel & Chase, 2004; Knouft *et al.*, 2006; Slingsby & Verboom, 2006; Wiens *et al.*, 2006; Rezende *et al.*, 2009), históricamente utilizados en el estudio de comunidades.

A escalas regionales, la teoría de metacomunidades ha provisto nuevos puntos de vista en aspectos bien conocidos de la ecología de comunidades (Leibold *et al.*, 2004). Por ejemplo, la hipótesis del desplazamiento de caracteres comunitarios (*community-wide character displacement; CWCD*) predice que las especies que coexisten localmente deben ser menos similares entre sí que lo esperado si se eligieran aleatoriamente de un pool regional (Dayan & Simberloff, 2005). Este concepto es análogo al de sobredispersión filogenética. Sin embargo, de acuerdo a las perspectivas de la teoría de metacomunidades,

se ha demostrado que la segregación de las especies a lo largo de gradientes ambientales puede resultar en el patrón opuesto, es decir, las especies coexistentes pueden ser más similares entre sí (Leibold, 1998), ocasionando agrupamiento filogenético. Esta predicción deriva del hecho de que las combinaciones de especies que son más similares en uso de recursos son menos invasibles por especies nuevas, siendo estas combinaciones más estables y resistentes a la colonización.

La consideración explícita de las relaciones filogenéticas entre las especies resulta de sumo interés para la evaluación de las predicciones de ambas teorías. Debido al carácter conservado de muchas características de las especies durante la evolución de un linaje (*niche conservatism*) se espera una relación positiva entre la similitud filogenética de las especies y la de sus historias de vida y ecología (Brooks & McLennan, 1991; Silvertown *et al.*, 2001). Una correlación positiva entre los atributos ecológicos (e.g. hábitats ocupados) y filogenéticos de las especies dentro de una red de comunidades locales indicaría que éstas están compuestas por especies más parecidas entre sí. La ausencia de correlación puede sugerir que la historia evolutiva de la biota no ha resultado en patrones detectables en la distribución de las especies en las comunidades locales. Este tipo de estudios es una de las fronteras en la investigación en ecología de comunidades (Gotelli, 2004; Swenson *et al.*, 2006; Losos & Ricklefs, 2009; Rezende *et al.*, 2009).

1.3. Teoría de Nicho y Teoría Neutral

Uno de los debates actuales en ecología consiste en la determinación de la importancia relativa de procesos neutrales y aquellos basados en el concepto

de nicho como estructuradores de las comunidades naturales. La visión clásica sostiene que los procesos o interacciones ecológicas determinan la composición de las comunidades locales. Procesos bióticos como depredación (Commito, 1982; Sih *et al.*, 1985; Forsman *et al.*, 2001), herbivoría (Lewis, 1986; Huntly, 1991), competencia (Gurevitch *et al.*, 1992) y facilitación (Jensen & Morse, 1984; Stephens & Bertness, 1991; Daleo *et al.*, 2005) pueden determinar la composición local de especies en función de su capacidad de coexistencia y de la abundancia de dichas especies (Jones *et al.*, 1994). A su vez, estos procesos se desarrollan en una matriz ambiental. Los factores abióticos como la distribución espacial de variables físicas (e.g. temperatura, altitud, precipitación en sistemas terrestres, profundidad y salinidad en sistemas acuáticos) o el régimen de disturbios (Mackey & Currie, 2001) pueden determinar los rangos de distribución de las especies directamente a través de sus tolerancias fisiológicas a una o más variables de interés, o indirectamente a través de su correlación con la distribución de, por ejemplo, recursos o competidores (Parmesan *et al.*, 2005). En este marco, la comunidad es un grupo de especies determinado por la existencia de filtros ambientales que determinan su eventual viabilidad e interacciones locales que determinan los patrones de coexistencia (Diamond, 1975; Weiher & Keddy, 1999a; Weiher & Keddy, 1999b; Gotelli & McCabe, 2002b). En cambio, otros autores han propuesto que la estructura de las comunidades locales y regionales puede estar determinada por procesos neutrales en los cuales las interacciones entre especies son consideradas equivalentes en una base *per capita* (Bell, 2000; Bell, 2001; Hubbell, 2001; Alonso *et al.*, 2006). Así, los modelos de la teoría neutral tratan a todas las especies como idénticas y a las estructuras de las

comunidades locales como el resultado de eventos aleatorios de nacimiento, muerte, inmigración y extinción dentro de una metacomunidad regional con un tamaño poblacional fijo aleatorio (Hubbell, 2001). El énfasis en este caso es en los procesos de dispersión y la deriva ecológica que determina la composición de las comunidades locales. A pesar de esta aparente dicotomía entre ambas visiones, los procesos neutrales y de nicho pueden interactuar en una variedad de formas, por ejemplo con los filtros ambientales actuando a nivel de comunidades locales luego de procesos neutrales de especiación y dispersión (Kembel, 2009).

1.4. Modelos Nulos como herramientas para pruebas de hipótesis macroecológicas

Debido a las escalas espacio-temporales involucradas en la mayor parte de los procesos ecológicos y biogeográficos, la experimentación directa suele ser inviable para la prueba de hipótesis en estas disciplinas. Tradicionalmente, la aproximación correlacional ha sido empleada para la falsificación de hipótesis, aunque presenta a menudo importantes problemas (i.e. multicolinealidad, autocorrelación espacial, etc.), los cuales interfieren con su aplicación en problemas de biogeografía o macroecología. Más recientemente, los modelos nulos han emergido como una importante herramienta en este sentido (Gotelli & Graves, 1996). Los modelos nulos permiten la falsificación de hipótesis en un marco estadístico mediante la generación de distribución de probabilidades de estados de un sistema a partir del remuestreo de los valores observados. De esta manera, se pueden evaluar estadísticamente si los valores observados de un descriptor del estado de sistema ecológico difieren significativamente de lo

esperado por azar. Los modelos nulos han sido usados para evaluar patrones en diversidad biológica, patrones de co-ocurrencia de especies y varios otros aspectos macroecológicos (Pleasants, 1990; Gotelli, 2000; Dunn *et al.*, 2007; Clarke *et al.*, 2008).

Un modelo nulo particular emerge de la Teoría Geométrica de Gradientes, en adelante MDE¹ (Colwell *et al.*, 2005; Colwell *et al.*, 2009). Ésta involucra modelos nulos que predicen los rangos de distribución de las especies, al ser aleatoriamente reordenados dentro de un dominio definido (Colwell *et al.*, 2009). Estos modelos predicen patrones unimodales dentro de los límites geográficos o ambientales de distribución (Colwell *et al.*, 2009). A la fecha, el MDE se ha contrastado con datos empíricos en varios gradientes unidimensionales como latitud, profundidad y altitud (Pineda, 1993; Colwell & Hurtt, 1994; Pineda & Caswell, 1998; Grytnes & Vetaas, 2002; Kendall & Haedrich, 2006), habiéndose generalmente confirmado sus predicciones. Este fenómeno puede no ser exclusivo de gradientes geográficos, y puede detectarse a lo largo de otros gradientes ambientales (Lusk *et al.*, 2006). La teoría neutral puede, bajo ciertas circunstancias, proporcionar mecanismos a nivel poblacional para los modelos del MDE, de manera que éstos pueden usarse como una primera aproximación para comprender el rol de procesos estocásticos (deriva ecológica y migración) y determinísticos (adaptación a condiciones ambientales) que determinan patrones espaciales en la riqueza de especies (Rangel & Diniz-Filho, 2005).

¹ Mid-Domain Effect

2. Propósito del estudio

Al presente, son escasos los estudios empíricos que consideren explícitamente el efecto de procesos históricos y contemporáneos en sistemas marinos, contrastando explícitamente hipótesis derivadas de las principales teorías ecológicas vigentes. Este tipo de estudios resulta de sumo interés para integrar las escalas espaciales de la macroecología y la ecología de comunidades y las escalas temporales de la macroevolución y la macroecología.

Si bien existe un reconocimiento creciente del impacto de una variedad de factores afectando diversos aspectos de la estructura de la comunidad a una variedad de escalas espaciales y temporales, el análisis explícito de esta multicausalidad en estudios ecológicos es aun escaso. Sumado a esto, los estudios disponibles suelen enfocarse en sistemas terrestres o de agua dulce. Estudios de este tipo son particularmente raros en ecosistemas marinos de plataforma, principalmente debido a limitaciones logísticas. Sin embargo, una aproximación posible consiste en analizar datos de incidencia de especies pertenecientes a grupos taxonómicos particularmente bien conocidos, para analizar la estructura de sus ensambles a lo largo de gradientes ambientales a una escala regional. De esta manera, y utilizando diversas metodologías, es posible someter un mismo conjunto de datos a varios análisis complementarios, con el fin de evaluar varios aspectos de su estructura y contrastar diferentes teorías acerca de los procesos que la determinan. Este enfoque, necesariamente observacional, puede sin embargo integrar diferentes marcos teóricos con el fin de avanzar en la comprensión de los procesos que estructuran las comunidades naturales. En tal sentido, a través de las diferentes aproximaciones metodológicas, en este trabajo se identifican y

describen patrones espaciales en la estructura del ensamble de gasterópodos bentónicos en la plataforma continental uruguaya y se analizan los factores causales de estos patrones en el contexto de hipótesis ecológicas bien definidas, a una variedad de escalas espaciales y considerando diferentes subconjuntos del ensamble.

3. Modelo de estudio: los gasterópodos bentónicos

Los gasterópodos de la plataforma continental uruguaya son un conspicuo componente faunístico de los hábitats bentónicos de plataforma (Olivier & Scarabino, 1972b; Juanicó & Rodríguez-Moyano, 1976; Milstein *et al.*, 1976), constituyendo un grupo ideal para el estudio de procesos ecológicos. Su ubicuidad y abundancia, así como sus hábitos relativamente sedentarios y su longevidad, permiten inferir su capacidad para tolerar la variación estacional en las condiciones ambientales, la cual constituye una aproximación operativa al rango de tolerancia ambiental de las especies. En segundo lugar, su tamaño relativamente grande (<1 cm en la mayor parte de las especies consideradas) facilita su colecta, la documentación de su presencia e identificación taxonómica. Por último, su status taxonómico está comparativamente bien establecido, evitando la existencia de ruidos y sesgos en la estimación de patrones y rangos de distribución.

4. Área de estudio

Ubicada en el Atlántico Sudoccidental, la plataforma uruguaya está dominada por un cuerpo homogéneo de sedimentos blandos, cuyo tamaño medio de

grano se incrementa hacia el talud, presentando escasos sustratos consolidados (Correia *et al.*, 1996). Desde el punto de vista oceanográfico, constituye un singular sistema hidrográfico compuesto por masas de agua de características contrastantes. En el área se observa un gradiente de temperatura, con aguas superficiales cálidas y aguas Subantárticas (ASA) profundas frías sobre la plataforma (Sverdrup *et al.*, 1942; Emilsson, 1961; Thomsen, 1962; Guerrero *et al.*, 1997b). Además, la plataforma interna se ve afectada por aguas cálidas Sub-Tropicales (AST) y la descarga fluvial del Río de la Plata, que desemboca en el Océano Atlántico, con un caudal medio de $22.000 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$, lo que origina un fuerte gradiente de salinidad (Framiñan & Brown, 1996; Guerrero *et al.*, 1997a). Sobre la plataforma, las AST se mezclan con las ASA entre las isobatas de 100 y 200 m. Esta convergencia define una zona frontal en profundidades mayores a 50 m (Ortega & Martínez, 2007). La descarga del Río de la Plata y el viento predominante controlan a su vez la ubicación de los frentes de turbidez máxima y de salinidad (Nagy *et al.*, 1987). La presencia de estas masas de agua sobre la plataforma continental uruguaya determina una estructura horizontal y vertical compleja, con alto grado de variabilidad estacional e interanual, la cual tiene efectos sobre la productividad biológica y la dinámica del ecosistema.

La plataforma externa en la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguaya (ZCPAU), en contraste, está influenciada por el frente del talud, el cual caracteriza el borde de la plataforma. Este frente se origina por la confluencia de ASA de plataforma y las aguas más frías y salinas de la corriente de Malvinas (Martos & Piccolo, 1988; Lutz & Carreto, 1991). La dinámica de esta última determina la posición relativa del frente (Olson *et al.*, 1988; Fedulov *et*

al., 1990). Entre los 38–39°S, este frente varía estacionalmente, moviéndose hacia mar abierto durante el verano y hacia la costa en primavera y otoño (Carreto *et al.*, 1995). Su frontera interior está ubicada entre las isobatas de 90 y 100 m. Este frente se extiende hacia el norte hasta encontrarse con la confluencia Brasil - Malvinas. La confluencia Brasil - Malvinas se extiende hacia el este hasta el área oceánica, y hacia la costa sobre la plataforma, definiendo un frente termohalino sub-superficial entre las AST y las ASA de plataforma (Piola *et al.*, 2000). El frente subtropical se ubica cerca de la isobata de 50 m en los 32°S y se extiende hacia el sur hacia el talud cerca de los 36°S (Acha *et al.*, 2004). Estas características oceanográficas convierten a la plataforma continental uruguaya y la porción norte de la plataforma Argentina en áreas de gran productividad.

5. Hipótesis general y estructura de la Tesis

La composición de gasterópodos a escala local y su variación espacial está determinada por el balance entre mecanismos de similitud limitante (repulsión filogenética) y filtrado ambiental (atracción filogenética). La repulsión o atracción entre especies emparentadas depende de su similitud en atributos ecológicos (e.g. tamaño corporal y modo de desarrollo) determinantes de su viabilidad en un ambiente particular y de la magnitud de las interacciones interespecíficas. A su vez, la identidad de las especies capaces de colonizar comunidades locales se encuentra determinada por procesos histórico-biogeográficos, en particular el contexto ambiental experimentado por los diferentes clados a lo largo de su historia evolutiva. El flujo de individuos desde y hacia una comunidad local reduce la estructuración de las comunidades por

procesos locales. La naturaleza “abierta” de las comunidades marinas, sin importantes barreras para la dispersión de organismos podría determinar un menor grado de estructuración que en las comunidades sujetas a un menor flujo de individuos.

Para la exploración de la hipótesis general arriba enunciada, la presente Tesis se presenta estructurada en capítulos auto-contenidos que analizan hipótesis específicas. En el Capítulo 2 se estudia la estructura del ensamble de gasterópodos megabentónicos. Se postula que la estructura del ensamble de gasterópodos bentónicos en la plataforma continental está determinada por procesos que operan a distintas escalas espaciales y temporales. Procesos biogeográficos determinarían la coexistencia de especies de diferente origen en el área de estudio. El Capítulo 3 analiza la distribución espacial de la riqueza de especies del ensamble bajo la hipótesis de que la misma puede verse afectada por la interacción entre las tolerancias ambientales de las especies y los efectos geométricos en sus rangos de distribución (MDE). En el Capítulo 4, mediante una aproximación deconstructiva, se explora el efecto del tipo de desarrollo de las especies en la distribución de la riqueza de especies y funciones de incidencia, analizándose las hipótesis específicas de la dominancia de diferentes tipos de desarrollo (desarrollo directo vs. Desarrollo pelágico) en diferentes condiciones ambientales. El Capítulo 5 analiza los patrones de co-ocurrencia de especies, los cuales pueden indicar tanto el efecto de factores estocásticos como de reglas determinísticas de ensamblaje. En el Capítulo 6 se evalúa la estructura filogenética de los ensambles locales en relación al “pool” regional de especies y su efecto en la estructura espacial

del ensamble. Una correlación positiva entre los atributos ecológicos (i.e. hábitats ocupados) y filogenéticos de las especies dentro las comunidades locales indicaría que éstas están compuestas por especies más parecidas entre sí. Finalmente, en el Capítulo 7 se presenta la síntesis de la tesis, se plantean prioridades para investigación y se discute la potencialidad de los resultados obtenidos en el diseño de políticas de manejo.

Capítulo 2

Estructura espacial y controles ambientales en el ensamble de gasterópodos megabentónicos²

Se analizó la estructura del ensamble de gasterópodos megabentónicos en la plataforma Continental de Uruguay y norte de Argentina. Este análisis determinó la existencia de dos ensambles principales biológicamente diferentes en un área de 210,000 km² con conspicuos gradientes ambientales y grandes áreas frontales: (a) un ensamble asociado con la zona bajo la influencia de la descarga de agua dulce del Río de la Plata y aguas poco profundas de la plataforma interna y (b) un ensamble asociado con la zona marina en la plataforma externa, que incluye fauna Magallánica (subantártica) y Subtropical. Un análisis multivariado evidenció una correlación significativa entre las matrices ambientales y biológicas. Esta evidencia sugiere un efecto notable del entorno físico en la estructura espacial del ensamble. Se sugiere que los patrones de distribución actuales son causados por dos procesos diferentes que operan simultáneamente: mientras que los procesos que operan a escalas de tiempo ecológicas (por ejemplo, límites fisiológicos de tolerancia a la salinidad y a la profundidad) determinan la mayor parte de la estructura observada en la plataforma interior, la presencia de dos masas de agua contrastantes sobre la plataforma exterior determina un límite biogeográfico para la fauna bentónica, ligado a cambios en factores climáticos en escalas de tiempo evolutivo que influyen en la dinámica de nicho de las especies. Así, en la escala espacial aquí considerada, tanto procesos ecológicos como históricos deben ser considerados para entender qué factores determinan la estructura actual de las comunidades bentónicas a escala regional.

² Carranza, A., Scarabino, F., Brazeiro, A., Ortega, L. & Martínez, S. (2008). Assemblages of megabenthic gastropods from Uruguayan and northern Argentinean shelf: spatial structure and environmental controls. *Continental Shelf Research* **28**, 788-796.

1. Introducción

La medida en que el clima define los límites de los rangos de distribución de las especies marinas, tanto a escala global como regional, es un tema de gran interés debido a los impactos del cambio climático en la distribución de la fauna (Rivadeneira & Fernández, 2005; Kannan & James, 2009). En este sentido, el estudio de la distribución de las comunidades biológicas es crítico para una mejor comprensión de las fuerzas que gobiernan la variación espacial en la diversidad y estructura de las comunidades, un aspecto clave para la conservación y gestión efectiva de la biodiversidad marina.

La superposición de la distribución geográfica de una especie con la distribución geográfica de los factores ambientales ha sido el enfoque tradicional para identificar qué factores ambientales coinciden con las fronteras de distribución de especies (Parmesan *et al.*, 2005). En la misma línea, pueden identificarse agrupaciones de especies y asociarse a discontinuidades espaciales en el entorno físico, lo que ofrece información sobre los procesos que regulan los patrones de distribución de estas agrupaciones. Cuando la escala espacial considerada es lo suficientemente grande, la disposición de los continentes y los océanos, combinada con la influencia de la temperatura y los gradientes latitudinales, dividen los océanos en regiones biogeográficas con biotas características. Estas provincias están generalmente asociadas a grandes discontinuidades térmicas o de salinidad (Levinton, 1995). A escalas locales, los procesos ecológicos (e.g. competencia, heterogeneidad del hábitat) se vuelven cada vez más importantes. Sin embargo, los patrones a escalas

regionales, entre escalas locales y globales (típicamente analizadas por la biogeografía tradicional), se encuentran menos explorados.

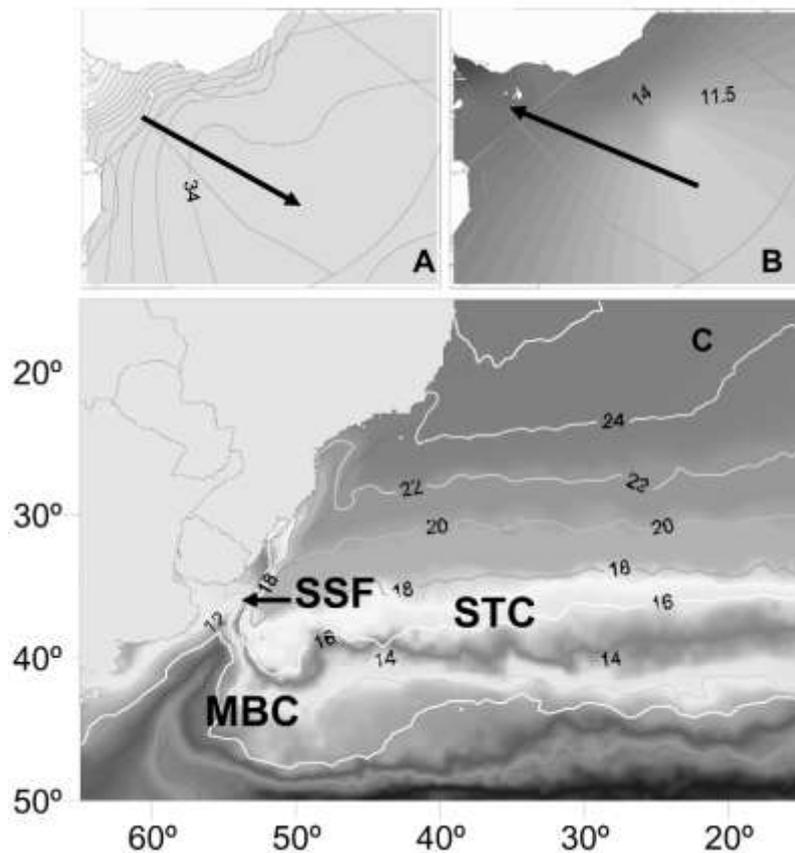


Figura 2.1. Gradientes espaciales en salinidad (A) y temperatura (B) en el área de estudio. Las flechas indican la dirección del aumento en temperatura y salinidad media anual. Nótese el gradiente secundario de temperatura en la plataforma exterior (50-200 m) asociado con el Frente Subtropical de Plataforma (SSF). La confluencia Brasil-Malvinas (MBC) y la Convergencia Subtropical (STC), que se manifiesta fuera de la plataforma, se ilustra en base a temperaturas medias promedio de invierno (C).

En el Atlántico sudoccidental, la plataforma Uruguaya se encuentra en una zona de transición malacofaunística (Olivier & Scarabino, 1972a; Kaiser, 1977a; Scarabino, 1977; Floeter & Soares-Gomes, 1999). Esta característica convierte a la plataforma Uruguaya en un área adecuada para examinar los efectos de procesos hidrológicos a meso-escala (100-1000 km) sobre la distribución y la estructura de la biota bentónica. Sorprendentemente, hay pocos estudios que

analicen patrones de distribución de la fauna bentónica de esta plataforma, y la mayoría se limitan exclusivamente a las áreas de plataforma interna (Giberto *et al.*, 2004; Carranza *et al.*, 2008) o externa (Olivier & Scarabino, 1972a; Kaiser, 1977a). En un estudio reciente, Giberto *et al.* (2007) encontraron tres ensamblajes bentónicos lo largo de un transecto NW-SE de 560 km en el Río de la Plata y su Frente Marítimo. Estos ensamblajes correspondían a ambientes de agua dulce, estuarinos y marinos, aunque este análisis solo consideró profundidades menores a 270 m.

En este Capítulo se utilizó la lista completa de gasterópodos megabentónicos (tamaño adulto > 45 cm) presentes en el área de estudio hasta los 850 m con el objetivo de evaluar el efecto de los gradientes ambientales (profundidad, salinidad y temperatura de fondo, ver Fig. 2.1) en la estructura del ensamblaje. Además, se examinó el efecto de estas variables en la beta-diversidad del ensamblaje.

2. Material y métodos

2.1. Área de estudio y recopilación de datos

El área de estudio comprende ca. 210,000 km² de la plataforma uruguaya y porción norte de la plataforma continental Argentina, entre 33°30' y 37°13'S (Ver Capítulo 1 para una descripción detallada). Los datos de presencia de grandes gasterópodos se obtuvieron de un total de 345 sitios de muestreo entre 7.5 y 850 m de profundidad (Fig. 2.2).

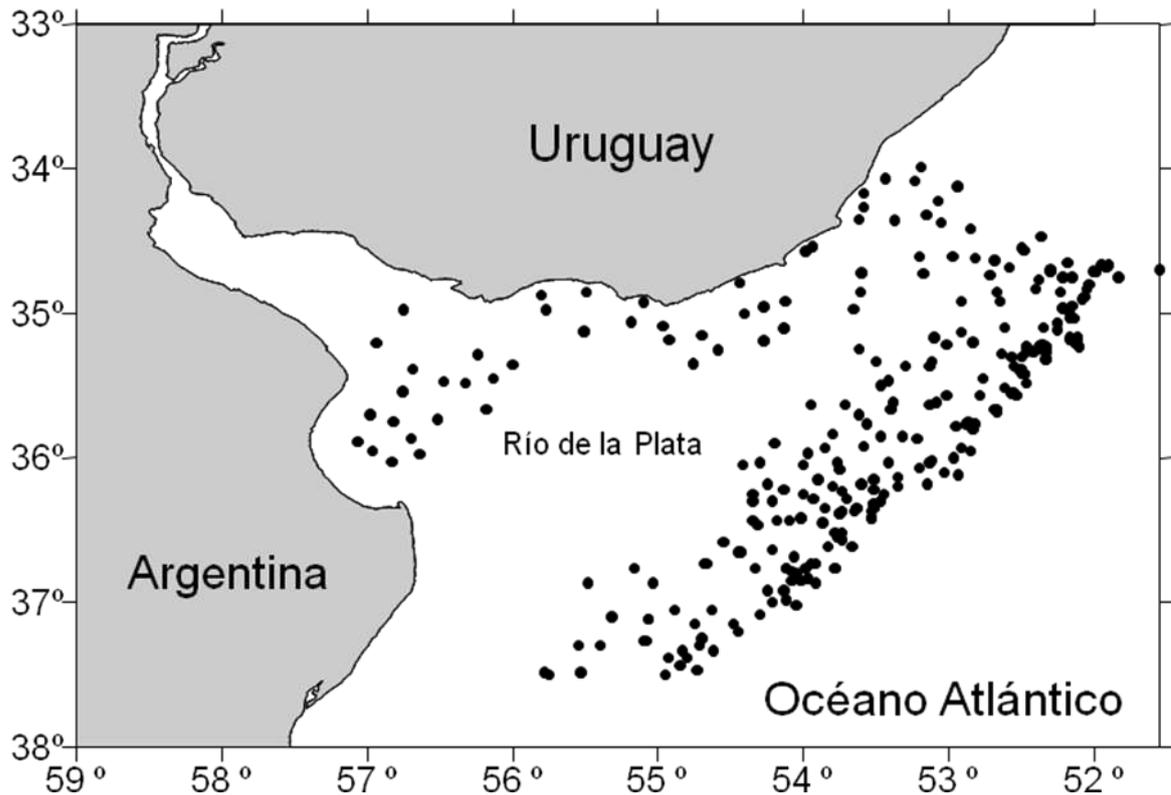


Figura 2.2. Área de estudio mostrando las estaciones muestreadas.

La información fue recopilada a partir de dos fuentes: (1) datos no publicados, obtenidos a partir de cinco cruceros de investigación realizados a bordo B/I "Aldebarán" y (2) datos publicados que incluyeran la lista completa de las especies y la ubicación geográfica exacta de la operación (Olivier & Scarabino, 1972a; Juanicó & Rodríguez-Moyano, 1976; Milstein *et al.*, 1976; Kaiser, 1977a; Quintero, 1986; Carranza, 2006; Carranza *et al.*, 2008), o mencionasen la presencia de una especie determinada (Scarabino, 1968a; Scarabino, 2003b, 2004a). La mayor parte de estos datos corresponden a muestreos realizados durante los últimos 40 años. Se tuvo especial cuidado de incluir sólo los registros de animales vivos. El arte de pesca utilizado en el buque de investigación consistió en una red de arrastre tipo Engel con 24 m de apertura horizontal y 60-100 mm de luz de malla en el copo. El tiempo promedio de los

arrastres fue de 30 min. La ubicación exacta de las estaciones se determinó usando un sistema de posicionamiento global (GPS) y la profundidad media fue obtenida para todos los lances. En los arrastreros comerciales, el arte de pesca utilizado fue bastante similar, pero el tiempo de arrastre fue en general mayor (2 h aproximadamente). El material de referencia fue depositado en el Museo Nacional de Historia Natural (Montevideo).

Los datos de presencia/ausencia de las especies fueron agrupados en unidades espaciales artificiales de 0.5° de latitud x 0.5° de longitud. Siguiendo el mismo procedimiento, se construyó una matriz ambiental utilizando los datos oceanográficos proporcionados por Guerrero *et al.* (1997b), los cuales comprenden observaciones de más de 30 años e incluyen mínimo, máximo, y media anual de temperatura y salinidad del fondo marino, así como los rangos de variación de estas variables. Esto se hizo utilizando valores estacionales, con una definición espacial de 0.5° de latitud x 0.5° de longitud (aproximadamente 2500 km^2). Las características de los sedimentos no se incluyeron debido a la falta de datos disponibles en una escala espacial apropiada. De manera general, el área de estudio está dominada por un cuerpo homogéneo de sedimentos blandos, con un aumento en el tamaño medio de grano hacia el borde de plataforma continental y una muy escasa superficie de sustratos consolidados (Correia *et al.*, 1996).

2.2. Análisis multivariado

Se llevó a cabo un análisis de agrupamiento jerárquico usando el coeficiente de asociación de Sorenson calculado a partir de la matriz de presencia/ausencia de especies (Clifford & Stephenson, 1975). De este modo, se obtuvieron

grupos de cuadrantes basados en la similitud de la composición de especies. Para determinar conjuntos de especies se procedió de la siguiente manera: (1) se construyó un dendrograma basado en la matriz de distancias de Sorenson entre especies y (2) se utilizó el método de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) para examinar afinidades entre los cuadrantes en base a su composición de especies. Se empleó el coeficiente de estrés de Kruskal (Kruskal & Wish, 1978) para la ordenación. Luego se utilizó el procedimiento BIO-ENV (Clarke, 1993; Clarke & Ainsworth, 1993) para encontrar la combinación de variables ambientales que mejor explicaran la estructura biológica. Este análisis calcula el coeficiente de correlación de rangos de Spearman (r) ponderado entre la matriz de distancia de datos biológicos y las matrices de distancia euclidiana para todas las combinaciones de variables ambientales. La hipótesis nula de ausencia de coincidencia entre dos matrices de similitud se evaluó mediante un procedimiento de permutación de Monte Carlo (PRIMER-E versión 5, 2001), que permuta las etiquetas de una de las matrices de similitud (en este caso los obtenidos de la matriz biológica utilizando el índice de distancia de Sorenson) y vuelve a calcular el coeficiente de Spearman un gran número de veces. Previo al análisis, se examinó la colinearidad de las variables usando el coeficiente de correlación de Pearson. Se mantuvieron todas aquellas variables que presentaron valores de correlación mutua inferior a 0.95, siendo luego estandarizadas asignándoseles valores entre 0 y 1.

2.3. Beta-diversidad: continuidad y reemplazo de especies

El reemplazo de especies entre dos puntos a lo largo de un gradiente es esencialmente una medida de la diferencia entre las listas de especies presentes en cada punto (Janson & Vegelius, 1981). Así, para un determinado par de puntos adyacentes a lo largo de un gradiente, el número total de especies compartidas es el componente de concordancia pareado (continuidad, $A_{i, i+1}$). El número de las especies presentes, sólo en el punto $i+1$, es el número de especies ganado al entrar en un cuadrado adyacente ($B_{i, i+1}$), mientras que el número presente sólo en el punto i es la pérdida de especies ($C_{i, i+1}$) (Lennon *et al.*, 2001). Así, se examinó el comportamiento de estos índices a lo largo del gradiente de salinidad en la plataforma interna y el gradiente latitudinal en la plataforma exterior, este último relacionado con un gradiente de temperatura secundario determinado por el Frente Subtropical de Plataforma. De esta manera se evaluó la importancia relativa de estos gradientes en los patrones de diversidad beta.

3. Resultados

La base de datos reunidos incluyó información sobre presencia/ausencia de 18 especies de grandes gasterópodos, todos previamente reportados para el área de estudio. El análisis de agrupamiento jerárquico de cuadrantes basado en esta matriz separó dos grupos (distancia = 40.8) correspondiente a la plataforma interna (22 cuadrantes) y externa (19 cuadrantes; Fig. 2.3). El análisis de agrupamiento de especies separó también a las especies de plataforma interna y externa (distancia de 40.9; Fig. 2.4). Dentro de la plataforma interna, *Rapana venosa* constituyó un subgrupo separado

(subgrupo 1). *Stramonita haemastoma* y *Cymatium parthenopeum* se incluyeron en el subgrupo 2, estrechamente asociado a otro subgrupo compuesto por *Pachycymbiola brasiliana*, *Buccinanops cochlidium*, *Tonna galea*, *Zidona dufresnei* y *Adelomelon beckii* (subgrupo 3).

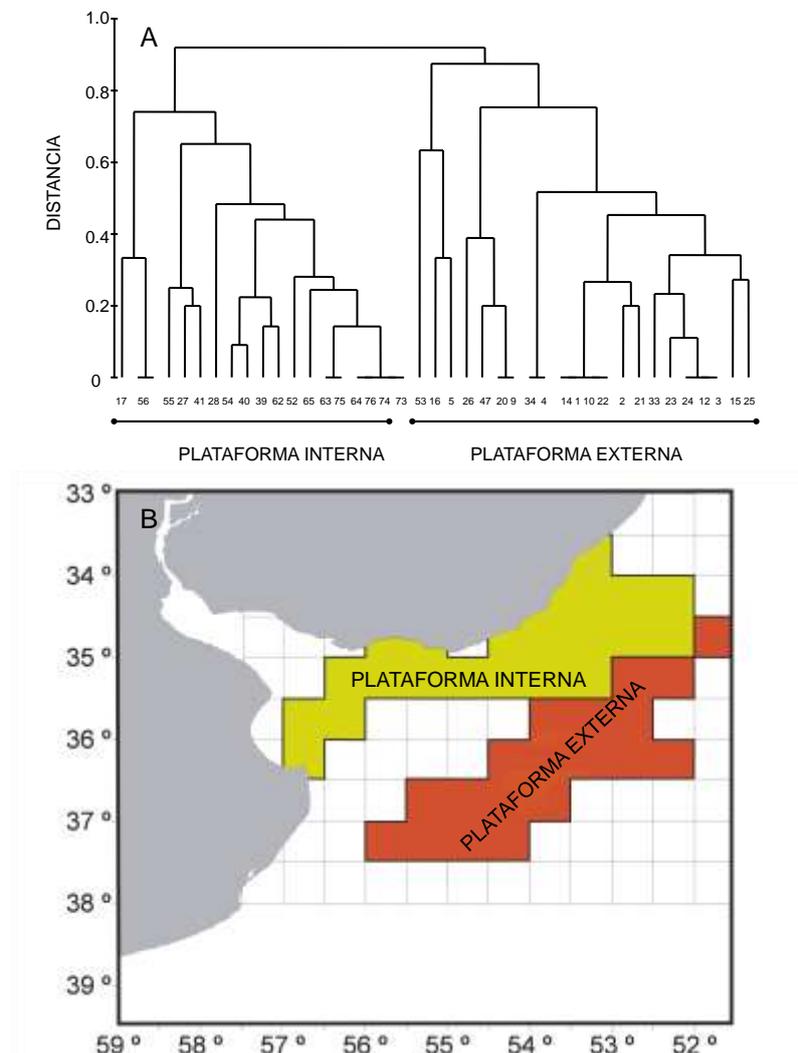


Figura 2.3. Análisis de agrupamiento jerárquico de cuadrantes (A), mostrando la distribución espacial de los dos grupos identificados (B).

El grupo de especies de plataforma externa mostró un subgrupo con *Trophon acanthodes* y *Provocator corderoi*, mientras que el subgrupo 5 estuvo compuesto por *Adelomelon riosi*, *Chicoreus beauui* y *Ranella olearium* y el

subgrupo 6 por *Americominella duartei*, *Fissurellidea megatrema*, *Fusitriton magellanicus*, *Adelomelon ancilla* y *Odontocymbiola magellanica*.

La distribución de las especies a lo largo del gradiente dimensional obtenido por medio del NMDS se muestra en la Figura 2.5.

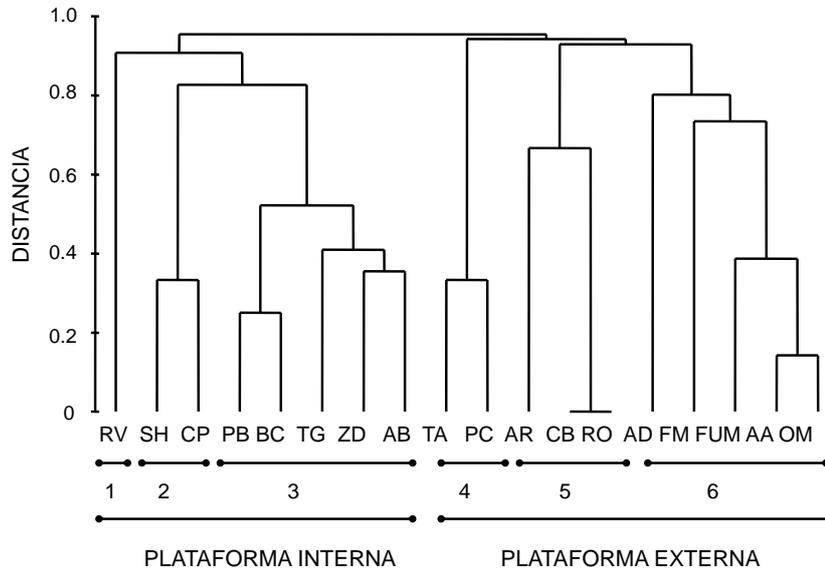


Figura 2.4. Análisis de agrupamiento jerárquico de las especies. Abreviaturas de las especies: AA= *Adelomelon ancilla*; AB= *Adelomelon beckii*; AR= *Adelomelon riosi*; PC= *Provocator corderoi*; OM= *Odontocymbiola magellanica*; PB= *Pachycymbiola brasiliana*; ZD= *Zidona dufresnei*; BC= *Buccinanops cochlidium*; AD= *Americominella duartei*; CP= *Cymatium parthenopeum*; FM= *Fissurellidea megatrema*; FUM= *Fusitriton magellanicus*; RV= *Rapana venosa*; TA= *Trophon acanthodes*; TG= *Tonna galea*.

Los grupos obtenidos fueron muy parecidos a los identificados mediante el análisis de agrupamiento. *R. venosa*, *P. brasiliana*, *B. cochlidium*, *Z. dufresnei*, *T. galea* y *A. beckii* son especies comunes de áreas más someras, mientras que *A. ancilla*, *F. magellanicus*, *O. magellanica*, *F. megatrema*, *T. acanthodes* y *P. corderoi* están asociados con áreas más profundas. Estas últimas ocurrieron en la parte sur del área de estudio y mostraron alta frecuencia de ocurrencia, con la excepción de las especies raras *T. acanthodes* y *P. corderoi*. Las especies escasas, de hábitats más someros (*S. haemastoma* y *C. parthenopeum*) se ubicaron en el extremo superior de la gráfica bi-dimensional, mientras las especies raras de profundidad que sólo ocurren en el norte parte

de la plataforma (*C. beauii* y *R. olearium*) fueron ubicadas en la esquina superior derecha. Por último, dos especies (*A. duartei* y *A. rios*) mostraron poca asociación con los demás grupos.

Se encontró una correlación significativa y positiva entre las matrices biológica y ambiental ($r=0.506$; $p=0.01$). El análisis BIO-ENV mostró una correlación máxima de 0.553 para un modelo que incluyó dos variables (salinidad y temperatura media). Cuando se incluyó sólo una variable en el modelo, la temperatura media mostró la correlación más alta (0.523), mientras que el mejor modelo con tres variables incluyó profundidad, temperatura y salinidad media (0.536).

Tabla 2.1. Resultados del análisis BIOENV mostrando los grupos de variables que explicaron los datos biológicos. Se muestran los modelos que incluyeron de 1 a 3. Los valores de correlación representan el coeficiente de Spearman (ρ). MZ= profundidad media, MS= salinidad media, MT= temperatura media, SR= rango de salinidad, TR= rango de temperatura; MINT= temperatura mínima.

Número Máximo de Variables					
1		2		3	
Variables seleccionadas	ρ	Variables seleccionadas	ρ	Variables seleccionadas	ρ
MT	0.52	MS MT	0.55	MS MT	0.55
MZ	0.44	MT SR	0.52	MZ MS MT	0.53
MS	0.41	MT	0.52	MZ TR MS	0.53
TR	0.39	MZ MT	0.50	MS MT SR	0.52
MINT	0.37	MT TR	0.47	MT SR	0.52

El coeficiente de correlación no aumentó al incluir variables adicionales. Los mejores resultados del análisis de correlación entre la composición de la comunidad y el conjunto de variables ambientales, incluyendo entre una y tres variables, se muestran en la Tabla 2.1.

En cuanto a la diversidad beta, la continuidad mostró diferentes patrones a lo largo de los gradientes estudiados: a lo largo del gradiente de salinidad en la plataforma interior, ésta varió de 0 a 3 especies (media: 0.73) con máximos en salinidades entre 29.91 y 32.94 y valores nulos para salinidades entre 5.75 y 10.41 (Fig. 2.5). En contraste, la continuidad promedio fue de 4.12 especies (rango: 3-6) a lo largo del gradiente latitudinal en la plataforma externa. En esta área, las especies perdidas (media: 1.37, rango: 0-6) superaron a las especies ganadas (media: 0.87, rango: 0-2), mientras que la pérdida de especies (media: 0.09, rango: 0.7-0.8) fue inferior a la ganancia (media: 0.66, rango 0-3) a lo largo del gradiente salino. Cabe señalar que la pérdida y ganancia de especies se refiere al contexto de aumento de la salinidad y disminución de latitud (Fig. 2.6).

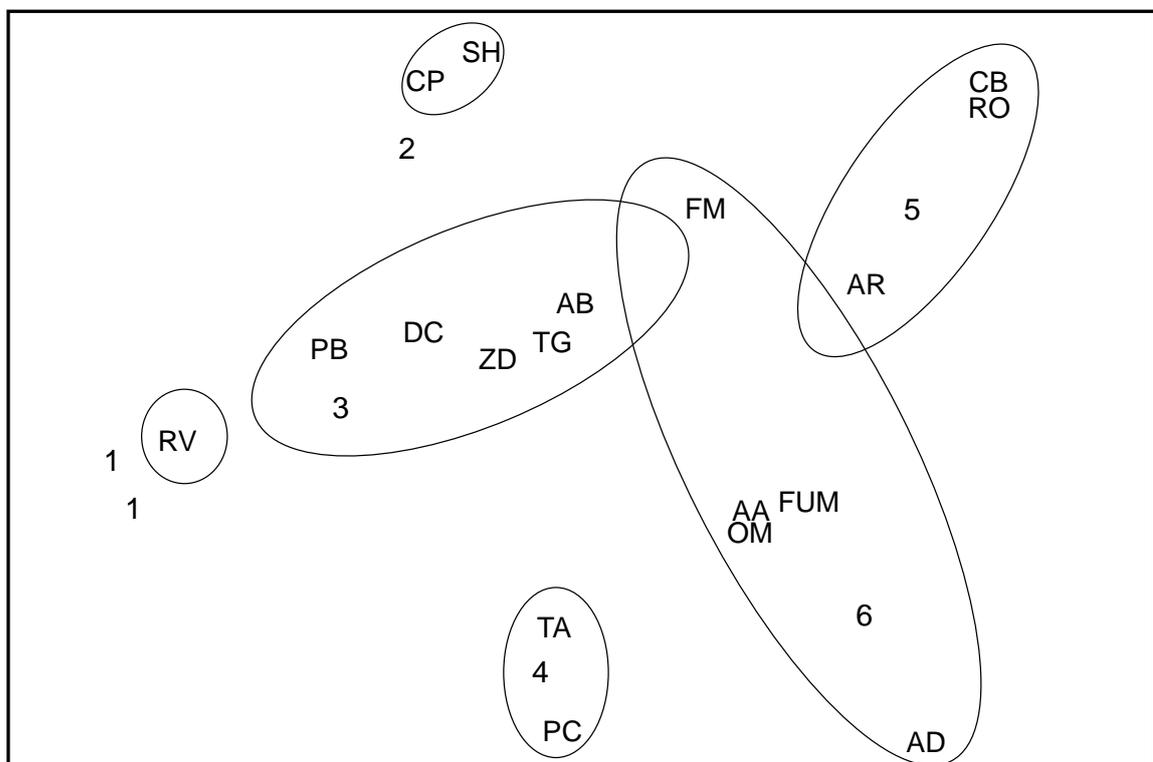


Figura 2.5. Gráfico bi-dimensional de especies obtenido mediante NMDS. Abreviaturas como en la Fig. 2.4. Estrés = 0.06.

4. Discusión

La composición específica de gasterópodos megabentónicos varió a lo largo de los dos ejes principales en respuesta a los gradientes ambientales. Los resultados indican un fuerte efecto del ambiente en los patrones de distribución actual y la estructura del ensamble.

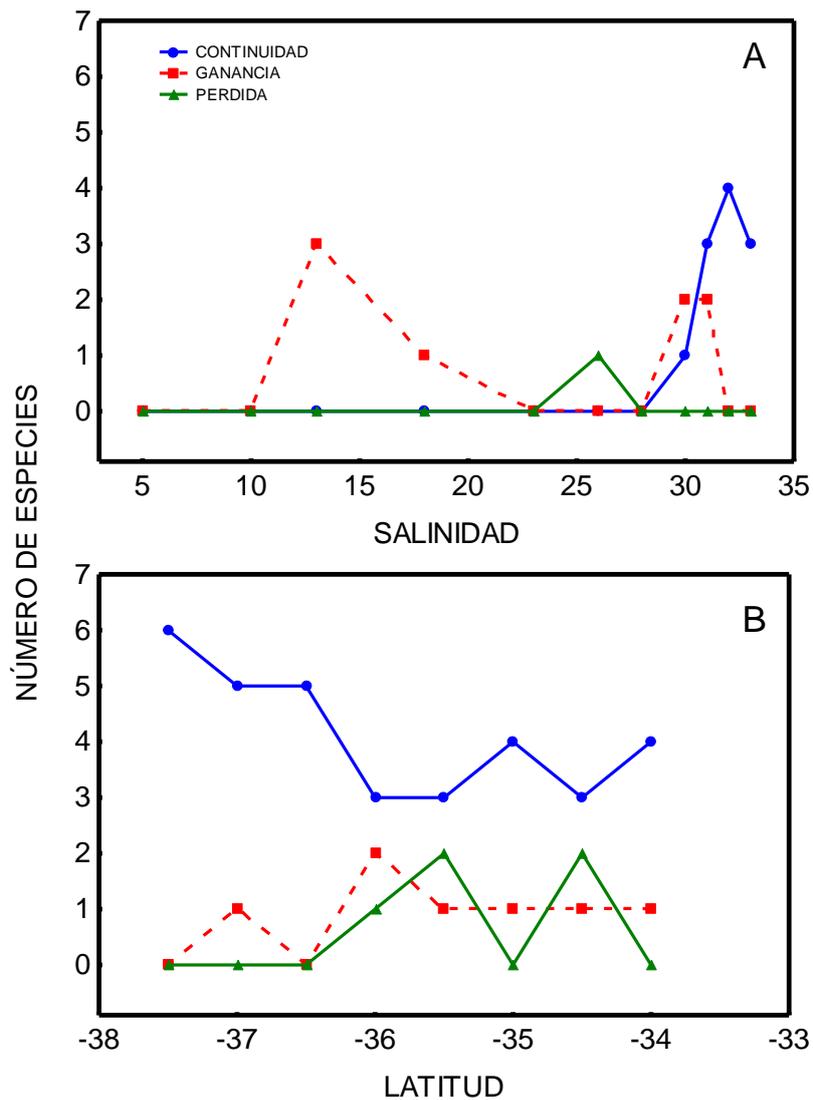


Figura 2.6. Patrones de recambio de especies a lo largo del gradiente latitudinal y de salinidad. El recambio de especies se expresa como continuidad y como el número absoluto de especies ganadas o perdidas entre dos puntos adyacentes. A: patrones de recambio a lo largo del gradiente salino; B: patrones de recambio a lo largo del gradiente latitudinal.

Desafortunadamente se carece de información para varios cuadrantes, pero, en general, los dos extremos de los gradientes ambientales, así como las

principales zonas frontales, estuvieron bien representados. Teniendo en cuenta la escala gruesa de los análisis, así como el uso de datos oceanográficos promedio y la incorporación de la variabilidad interanual de las condiciones oceanográficas, los resultados constituyen una descripción confiable de los patrones del ensamble de megagasterópodos. En consecuencia, los patrones de la fauna aquí descritos deben ser sólo ligeramente influenciados por la escala temporal que abarca los registros de especies, dado que el intervalo de tiempo durante el cual se obtuvieron la mayor parte de los registros es similar al tiempo de vida de la mayoría de las especies aquí estudiadas (Cledón *et al.*, 2005; Bigatti *et al.*, 2006).

El análisis de clasificación indica que el área de estudio puede dividirse en dos zonas principales que difieren en sus profundidades (276 vs. 42 m de profundidad promedio), salinidad (33.0 vs. 29.0) y temperatura (14.0 vs. 7.0 °C), y también en los rangos de salinidad (2.8 vs 0.6) y temperatura (4.1 vs. 8.7 °C) anuales. La existencia de un ensamble estuarino discreto, como el reportado por Giberto *et al.* (2007), está enmascarada por las grandes diferencias entre las faunas de plataforma interior y exterior. Sin embargo, los efectos evidentes del gradiente salino fueron reportados para la fauna de invertebrados intermareales de fondo blando (Giménez *et al.*, 2005; Lercari & Defeo, 2006) y duro (Giménez *et al.*, 2009) de la costa uruguaya, así como para la plataforma argentina (Giberto *et al.*, 2007).

Las afinidades entre las especies representadas por el análisis de ordenación son congruentes con los patrones de distribución a macro-escala de las especies. La plataforma interna estuvo dominada por especies que ocurren a lo largo de la Costa del Atlántico Sur y un gasterópodo exótico invasor de origen

asiático (*R. venosa*) que únicamente se encuentra en el área estuarina. Dos especies (*S. haemastoma* y *C. parthenopeum*) se encuentran ampliamente distribuidas en el Atlántico y el Pacífico Occidental y en todo el mundo, respectivamente, asociados con aguas tropicales (Beu, 1998). Ambas especies estuvieron representadas por uno o pocos registros (Juanicó & Rodríguez-Moyano, 1976; Carranza *et al.*, 2008). Sin embargo, *S. haemastoma* es comúnmente encontrado en o cerca de áreas intermareales o poco profundas asociado a sustrato rocoso en la costa Atlántica uruguaya (Scarabino *et al.*, 2006b). *P. brasiliana*, *T. galea*, *Z. dufresnei*, *A. beckii*, y *B. cochlidium* estuvieron mucho mejor representados, principalmente asociados a profundidades <50 m. *Z. dufresnei* fue la especie más ubicua. Todas estas especies ocurren en la costa atlántica del Uruguay, provincia de Buenos Aires, Argentina (Castellanos, 1970; Penchaszadeh & de Mahieu, 1976), y Río Grande do Sul (Rios, 1994), siendo la excepción *T. galea* con un solo registro dudoso al sur de Río de la Plata (Doello-Jurado, 1938).

En contraste, la porción sur de la plataforma exterior se caracterizó por la presencia de especies de origen subantártico o magallánico, con su límite septentrional de su distribución en el área de estudio. Este es el caso de *A. ancilla*, *O. magellanica*, *F. magellanicus*, *A. duartei*, *T. acanthodes*, y *P. corderoi* (Carcelles, 1947; Olivier & Scarabino, 1972a; Kaiser, 1977b; 1977a; Pastorino, 2005; Bigatti & Carranza, 2007).

Especies muy afines (por ejemplo, el subgrupo 6) pueden co-ocurrir debido a la convergencia sobre presas comunes (por ejemplo la vieira *Psychrochlamys patagónica* o el mejillón *Mytilus edulis*). La primera es una especie característica de Provincia Biogeográfica Magallánica de aguas templado-frías

(Orensanz *et al.*, 1991). Los bancos de vieira más importantes se encuentran a lo largo de la isóbata de 100 m y se corresponden espacialmente con el frente de borde de plataforma, cerca del talud continental (Gutierrez & Defeo, 2003). Botto *et al.* (2006) demostraron que las vieiras son las principales presas para *F. magellanicus*, pero *O. magellanica* y *A. ancilla* también incluyen vieiras como parte importante de sus dietas.

Algunas especies tropicales y/o subtropicales estuvieron representadas también en la plataforma exterior: *C. beauii* y *R. olearium* (especies con desarrollo pelágico) se encontraron a profundidades que van de 140 a 276 m en el norte del área de estudio, constituyendo los registros más australes de ambas especies (Scarabino, 1968a; Scarabino, 2003a). Por último, la especie batial *A. riosi* se distribuye desde Río de Janeiro (Brasil) hasta Uruguay (23°-35°40'S) (Kaiser, 1977a) en profundidades <600 m. La ubicación reportada para el holotipo (130 km al Este de Mar del Plata) carece de referencias geográficas precisas.

Cuando los puntos medios de los rangos latitudinales de las especies son promediados y comparados, el punto medio promedio de las especies de la plataforma interna fue 17°S, mientras que para las especies de la plataforma exterior éste se ubicó cerca de 33°S. Si se excluyen *R. olearium* y *C. beauii* (ambas especies ampliamente distribuidas pero con registros únicos en el área de estudio), el punto medio promedio del ensamble de plataforma exterior estaría cerca de 41°S. Esto apoya la idea de que estos ensambles representan grupos de especies con una historia biogeográfica compartida, lo que permite sugerir que la biogeografía regional es un determinante importante de la estructura y composición de la comunidad local. La fauna marina Cenozoica de

gasterópodos en la región es conocidas desde el Mioceno Tardío (ca. 10 Mya), cuando una gran área de el sur de América del Sur fue ocupada por un mar poco profundo, y estaba compuesto por elementos tropicales y subtropicales, posiblemente debido a la influencia de una proto-corriente cálida brasileña que se extendió por lo menos hasta la Península de Valdés (Argentina). Más tarde, cuando las corriente de Malvinas actual alcanzó latitudes hasta la desembocadura del Río de la Plata, especies y/o linajes adaptados a las bajas temperaturas probablemente se dispersaron hacia el norte (Martínez & Del Río, 2002b). En la época del Pleistoceno (aproximadamente 120000 años), cuando el mar ocupó la zona actualmente denominada Río de la Plata, los tres grupos biogeográficos actuales de moluscos (es decir, especies asociadas con AST, ASA y especies endémicas de la zona de confluencia) ya se encontraban establecidos. Sin embargo, las especies de aguas cálidas estaban representadas en una proporción más elevada que en el presente (Martínez *et al.*, 2001; Martínez & del Río, 2002a), evidencia congruente con temperaturas más altas que las actuales. Esta situación habría persistido en el Holoceno hasta hace ca. 2000 años (Martínez *et al.*, 2006).

A pesar de la situación biogeográfica arriba descrita, se detectó un importante efecto del gradiente salino en la plataforma interior, pero un débil gradiente latitudinal sobre los patrones de diversidad beta. La información provista en este Capítulo evidencia la existencia de una zona de transición, en contraste con un límite rígido, atribuible a pequeñas diferencias en las tolerancias en las especies a las condiciones ambientales. En este sentido, debe tenerse en cuenta que no se encontraron especies subantárticas al norte de 35°S, y ninguna de las especies subtropicales se encontró al sur de esa latitud. Una

excepción es la especie batial *A. riosi*, asociada con aguas más profundas que muestra una distribución inusual. Los registros de especies subantárticas aquí tratadas para el sur de Brasil se basan en material proporcionado por pescadores. Estos registros carecen de referencias geográficas precisas y muy probablemente se recogieron en el sur de Plataforma uruguaya. En este contexto, cabe destacar la necesidad de la reevaluación integral de los patrones biogeográficos marinos del Atlántico Sudoccidental, incluyendo datos precisos y comprobables de diferentes taxa. Los sistemas actuales se basan exclusivamente en algunos grupos taxonómicos y algunos tienden a ser particularmente influenciado por los patrones observados en la biota pelágica. Esto último claramente muestra una fuerte estacionalidad en esta escala espacial que se no necesariamente se refleja en los patrones de distribución de invertebrados bentónicos.

A pesar de los límites bien definidos entre las dos faunas de gasterópodos, no se observó una coincidencia perfecta entre las matrices faunística y ambiental (análisis BIO-ENV). Esto puede ser debido a: (a) los efectos de variables no consideradas, donde la inclusión de otras variables físico-químicas puede aumentar la correlación observada o (b) otros procesos ecológicos (actuales o históricos) que afectan la estructura del ensamble. La existencia de correlaciones débiles entre el ambiente y la estructura de la comunidad puede esperarse cuando la profundidad y las características de los sedimentos son muy uniformes en el área de estudio (Ellingsen, 2001), lo que claramente no es el caso del área de estudio analizada. Varias variables han sido incluidas en otros análisis: por ejemplo, la concentración de clorofila-a y el contenido de feopigmentos de los sedimentos superficiales, el carbono orgánico total (COT),

la relación carbono-nitrógeno (C: N) y el oxígeno disuelto (OD) fueron utilizados en un análisis multivariado de la biota macrobentónica del margen continental de Chile (Palma *et al.*, 2005). El número de especies y la diversidad estuvieron correlacionados con los cambios de las concentraciones de oxígeno del agua de fondo y de pigmentos asociados a los sedimentos. Un estudio reciente realizado en el Golfo de México (0-200 m) mostró que el tamaño medio de grano de los sedimentos, el porcentaje de arcilla y de materia orgánica explicaron los patrones espaciales de la macroinfauna, aunque el análisis BIO-ENV indicó que la profundidad tiene también un papel importante (Hernández-Arana *et al.*, 2003).

En cuanto a la segunda hipótesis, algunas características de las especies involucradas pueden afectar los patrones de distribución. La capacidad de dispersión es uno de estos rasgos (Scheltema, 1971; Heck & McCoy, 1978; Carlon & Olson, 1993; Hilbish *et al.*, 1999; Grantham *et al.*, 2003), existiendo una correlación entre una amplia distribución geográfica en los organismos marinos y la presencia de una etapa larval pelágica. Sin embargo, los medios de dispersión no siempre se correlacionan con la distribución. Thresher & Brothers (1985) no encontraron una correlación directa entre el tamaño del área de distribución geográfica y la duración de la fase larval pelágica. Thresher & Brothers (1985) citaron como ejemplo a gasterópodos del Atlántico, un grupo que muestra escasa correlación entre la duración máxima de la vida larval y la amplitud de su distribución. Los autores sugieren que otros factores, como la especificidad relativa de los lugares de asentamiento o factores históricos, pueden ser de importancia (Heads, 2005a).

5. Conclusiones

Se determinó la existencia de dos subunidades faunísticas principales sobre la Plataforma Uruguaya asociadas a: (a) una zona bajo la influencia de la descarga de agua dulce de Río de la Plata y las aguas poco profundas de la plataforma interior y (b) una zona marina en la plataforma exterior, que incluye faunas Magallánicas y Subtropicales. La diversidad beta estuvo fuertemente influenciada por el gradiente de salinidad en la plataforma interior, mientras que se detectó un reemplazo de especies asociado con la latitud en la plataforma exterior. En cuanto a la estructura multivariada, se encontró una correlación significativa entre el ambiente y la matriz biológica. Esta evidencia sugiere un efecto notable del entorno físico en la estructura del ensamble, a pesar de que esta última no fue plenamente explicada por el medio ambiente. En la escala espacial considerada, tanto procesos actuales o históricos (como la biogeografía regional) pueden ser un determinante importante de la composición de los ensambles locales.

Capítulo 3

Distribución de gasterópodos megabentónicos a lo largo de gradientes ambientales: más allá del Efecto de Dominio Medio³.

Se analizaron los patrones de distribución de las especies de moluscos marinos megabentónicos de la plataforma uruguaya en relación a la interacción de tres gradientes, i.e. profundidad, salinidad y temperatura del agua de fondo. Los resultados fueron generados a partir de un conjunto de datos que incluyó la lista completa de gasterópodos megabentónicos (longitud > 5 cm, 22 especies) de un área de estudio que abarcó latitudes entre 34 y 39°S, entre 4 y 800 m de profundidad. Se utilizaron métodos de regresión múltiple para evaluar la contribución de tres clases de variables explicativas de la riqueza de gasterópodos: (1) restricciones geométricas en la distribución de los rangos de tolerancia de las especies a variables ambientales (efecto de dominio medio, MDE), (2) el efecto especies-área asociado a las variables ambientales, y (3) las variables ambientales *per se*. El examen de los residuos de regresión (*I* de Moran) permitió descartar sesgos por autocorrelación espacial. En general, las variables ambientales *per se* tuvieron la contribución más importante a los patrones observados. Sin embargo, se observó también un efecto importante del MDE, ya que las restricciones geométricas fueron incorporadas en casi todos los modelos. En contraste, el efecto especies-área fue menos importante. Estos resultados sugieren que: (1) el MDE puede operar en cualquier tipo de gradiente; (2) tanto procesos estocásticos como determinísticos son responsables de los patrones observados; y (3) la contribución del MDE a los patrones depende la naturaleza y forma de cada gradiente y de la forma en que se mide la riqueza de especies.

³ Carranza, A., Colwell, R. K. & Rangel, T. F. L. V. B. (2008). Distribution of megabenthic gastropods along environmental gradients: the mid-domain effect and beyond. *Marine Ecology Progress Series* **367**, 193-202.

1. Introducción

Los gradientes en diversidad de especies se encuentran entre los patrones ecológicos más conspicuos, constituyendo un campo importante de la investigación ecológica. A nivel mundial, el número de especies declina hacia los polos, alcanzando un máximo en los trópicos en ambientes terrestres, marino-pelágicos y costeros. Más de 30 hipótesis ecológicas y evolutivas han sido propuestas para explicar este gradiente (Hawkins & Diniz-Filho, 2002; Arita, 2005). Para ambientes marinos, se han reportado patrones parabólicos similares a lo largo de gradientes batimétricos para peces (Powell *et al.*, 2003) y macro y megafauna de invertebrados (poliquetos, bivalvos y cumáceos) del Atlántico noroccidental (Gage & Tyler, 1991; Gage, 1996).

La demostración de que procesos puramente estocásticos son también capaces de generar patrones geográficos parabólicos (Colwell & Hurtt, 1994) provocó un fuerte impacto sobre las hipótesis centradas en mecanismos ecológicos y evolutivos. Congruentemente, un creciente cuerpo de investigación se ha centrado en enfoques basados en modelos nulos excluyendo procesos ambientales, biológicos o históricos. La teoría del Efecto de Dominio Medio (MDE; Colwell & Hurtt, 1994; Colwell & Lees, 2000) implica un modelo nulo que predice que los rangos de distribución de las especies, al ser dispuestos al azar dentro de un dominio limitado, producen una curva unimodal con un máximo en la mitad del dominio (Colwell & Lees, 2000). Hasta la fecha, los modelos MDE han sido evaluados en varios gradientes unidimensionales (latitud, profundidad, elevación, cursos fluviales) (Pineda, 1993; Colwell & Hurtt, 1994; Grytnes & Vetaas, 2002; Sanders, 2002; Brehm *et al.*,

2007). De hecho, un meta-análisis de 21 estudios indicó un efecto promedio importante del MDE en los patrones naturales (Colwell *et al.*, 2004). Esto indica que los fenómenos geométricos estocásticos afectarían los patrones de riqueza de especies dentro de un dominio acotado. El único estudio previo del MDE para gasterópodos marinos (Pineda & Caswell, 1998) mostró que la reorganización aleatoria de los rangos de las especies dentro de las fronteras geográficas no explicó por completo los patrones batimétricos observados para gasterópodos y poliquetos en el Atlántico noroccidental, pero la contribución parcial del MDE a estos patrones no fue evaluada. Esto es congruente con el enfoque típicamente explotado en modelos nulos donde solo se evalúa si el modelo puede o no explicar el patrón (Gotelli & Graves, 1996). No obstante, los modelos nulos brindan también valores esperados por procesos estocásticos que pueden contrastarse y complementarse con las asociaciones presentadas con otras variables ambientales o biológicas (e.g. Arim & Marquet, 2004).

Estos gradientes imponen límites fisiológicos a la distribución de especies en lugar de los dominios espaciales físicos, típicamente considerados en la hipótesis de MDE. El único estudio previo comparable (Lusk *et al.*, 2006), examinó la distribución de árboles a lo largo de un gradiente de disponibilidad de luz. Muchos gradientes ambientales no son geográficamente fijos ya que varían en el tiempo, como la salinidad y la temperatura del agua de mar. Por otra parte, en ambientes heterogéneos, los mosaicos ambientales son más comunes que los gradientes espacialmente continuos. Sin embargo, las características medioambientales de los parches se pueden representar como ejes continuos en el espacio de nicho (Pulliam, 2000; Rangel *et al.*, 2007) que representan el rango de los límites de tolerancia fisiológica de las especies.

En los estuarios, los organismos bentónicos se distribuyen comúnmente a lo largo de gradientes de estrés fisiológico en función de su tolerancia ambiental (Remane & Schlieper, 1971). Day *et al.* (1989) relacionaron las diferencias espaciales en la composición de las comunidades bentónicas lo largo de gradientes estuarinos con cambios en la salinidad, la profundidad, el tamaño de grano y el contenido de materia orgánica del sedimento. En comparación con los sistemas marinos adyacentes, los estuarios son áreas de baja diversidad y alta abundancia (Atrill *et al.*, 1996; Constable, 1999). Sin embargo, las predicciones del MDE apoyan la idea de que puede existir un patrón parabólico en la riqueza de especies, si se incluye un rango de salinidad lo suficientemente amplio que abarque áreas estuarina y ambientes oceánicos. Del mismo modo, la temperatura del fondo marino, negativamente correlacionada con la profundidad y la salinidad, también muestra importantes gradientes espaciales. Por último, la temperatura es el principal factor limitante de la distribución de especies en la mayoría de los hábitats de aguas poco profundas (Barnes & Hughes, 1988; Levinton, 1995), y determina los límites de las provincias biogeográficas del Atlántico sudoccidental. Por esta razón, se considera necesario explorar los patrones de la riqueza específica en relación a la temperatura a escala regional.

Los gradientes ambientales a gran escala relacionados con la interacción del Río de la Plata y las masas de agua oceánicas (ver área de estudio en Capítulo 1) provén una oportunidad única para explorar estas relaciones. En este contexto, el gradiente batimétrico está asociado con un gradiente de temperatura en el rango de 25°C en aguas menos profundas hasta 4 a 5°C en

la plataforma externa y borde de talud (Olivier & Scarabino, 1972b; Carranza *et al.*, 2008).

En el área, los gasterópodos megabentónicos son un componente faunístico característico de los hábitats de fondo blando, proporcionando una amplia gama de ventajas para este tipo de estudios. En primer lugar, la presencia de estos animales con motilidad relativamente baja y elevada longevidad en un determinado lugar sugiere una cierta capacidad para tolerar las condiciones ambientales locales. Dado que la variación estacional en un sitio determinado establece el rango mínimo de las tolerancias requeridas por sobrevivir en un sitio dado, los animales sésiles o con motilidad reducida deben ser capaces de tolerar el rango estacional de condiciones climáticas. En segundo lugar, su gran tamaño (5 cm < tamaño máximo adulto <40 cm) hace que su presencia sea fácil de documentar, ya que los gasterópodos son habitualmente capturados por la mayoría de los artes de pesca comercial utilizados en el área de estudio. En tercer lugar, su estatus taxonómico está bien establecido, evitando así confusión derivada de errores de identificación de especies.

En este Capítulo se describen los patrones de diversidad en gasterópodos megabentónicos de la plataforma uruguaya en relación a la salinidad, la temperatura y el gradiente batimétrico y se extrapolan los modelos nulos del MDE a la evaluación de restricciones geométricas en riqueza de especies en gradientes de temperatura y salinidad. Se evalúa también el efecto de las restricciones geométricas en los patrones observados de diversidad en un contexto de causalidad múltiple con otras variables explicativas, incluyendo los gradientes ambientales en sí mismos y la relación especies-área.

2. Material y métodos

2.1. Datos empíricos

Los datos de presencia de gasterópodos megabentónicos (> 5 cm de tamaño adulto) fueron obtenidos de un total de 399 puntos en el área de estudio (ver Capítulo 2). Los conceptos de especie y nomenclatura utilizada (Scarabino, 2004b) pueden verificarse a partir del material de referencia depositado en el Museo Nacional de Historia Natural. Los datos secundarios fueron cuidadosamente revisados para verificar la taxonomía y la exactitud de los sitios reportados, teniendo en particular consideración si el material fue colectado vivo (véase Bortolus, 2008 para una discusión completa sobre la vínculos entre la taxonomía y los estudios ecológicos).

Los datos de presencia/ausencia se agruparon en 47 cuadrantes de $0.5^\circ \times 0.5^\circ$, a fin de acumular todos los registros de diferentes lances y para coincidir con la escala de la información oceanográfica disponible. El número de especies de gasterópodos observado dentro de un cuadrante se referirá de aquí en más como “riqueza observada”. Con estos datos, se logró determinar con relativa precisión los rangos batimétricos y de salinidad y temperatura para cada especie, asumiendo una distribución continua dentro de cada dominio (es decir, a lo largo de cada gradiente ambiental). Este supuesto no es generalmente una fuente importante de sesgo en la mayoría de los taxa (Colwell *et al.*, 2004) y parece muy razonable para gradientes ambientales.

Para la determinación de los rangos batimétricos, se utilizó la observación directa de profundidad máxima y mínima de cada especie, o se consultó la literatura si esta información no estaba disponible. Para la salinidad y la temperatura se utilizó un enfoque diferente, ya que el muestreo no proporciona

información sobre la variabilidad temporal en las condiciones ambientales. Por esta razón, para cada registro de las especies, se observaron los valores medios estacionales de la temperatura y salinidad asociados a cada registro en la información oceanográfica publicada (Guerrero *et al.*, 1997b). Los dos valores extremos fueron utilizados como una estimación conservadora de la variabilidad temporal en cada punto en particular. Este procedimiento se repitió para cada registro y especie, obteniendo así los valores globales extremos cada especie y variable. Estos valores extremos fueron a su vez considerados como una estimación de la tolerancia fisiológica de las especies a las variables físicas involucradas. Una vez determinados los rangos batimétricos, de salinidad y de temperatura para cada especie, se estimó la riqueza de especies en puntos regularmente espaciados a lo largo de cada gradiente, contándose el número de especies cuyos rangos interceptasen dicho punto. Los valores de la riqueza resultante para cada uno se referirán de aquí en más como “riqueza interpolada”.

2.2. Análisis espacial

Los datos de biodiversidad muestran por lo general una fuerte y persistente estructura espacial (autocorrelación), debido al efecto de factores ambientales y/o a mecanismos de dispersión. La autocorrelación espacial puede definirse como "la propiedad de variables aleatorias que toman valores más o menos similares (autocorrelación positiva y negativa respectivamente) en pares de lugares a cierta distancia, que lo esperado por pares de observaciones asociados al azar" (Legendre, 1993 p. 1659). Aunque la autocorrelación espacial presenta una oportunidad interesante para la investigación biológica,

también puede ser una fuente de errores en los modelos, debido a que las unidades de muestreo ubicadas a cierta distancia pueden proporcionar información parcialmente redundante. Así, el número de grados de libertad (basado en el número de puntos de muestreo) es sobreestimado, y, en consecuencia, los intervalos de confianza son más limitados y existe más posibilidad de ocurrencia de error Tipo I (i.e., rechazar la hipótesis nula cuando en realidad debiera aceptarse). En este Capítulo se utilizó el índice I de Moran (un coeficiente de correlación ponderado por distancia utilizado para detectar desviaciones de aleatoriedad espacial) para medir la autocorrelación espacial en los residuales de la regresión, usando la latitud y longitud del centroide de cada cuadrante de muestreo como coordenadas x e y . Cuando los residuos de la regresión presentan autocorrelación, es necesaria una regresión espacial explícita a fin de controlar el sesgo que pueda causar la estructura espacial de los datos. Sin embargo, cuando los residuos de regresión no están espacialmente correlacionados, el análisis de regresión espacial no es necesario o informativo (Diniz-Filho *et al.*, 2003). Toda la estadística espacial se realizó utilizando el software SAM v.1.1 (Rangel *et al.*, 2006), disponible gratuitamente en www.ecoevol.ufg.br/sam.

2.3 Modelos nulos

Para estimar la riqueza de especies obtenida mediante la ubicación aleatoria de los rangos de las especies (riqueza interpolada), se obtuvieron los rangos al azar a partir de la distribución empírica de tamaños de rango (RSFD por sus siglas en inglés) y fueron ubicados al azar dentro de cada dominio unidimensional usando el Modelo 4 de la aplicación informática RangeModel 5

(Colwell, 2008). Este remuestreo equilibra el riesgo de subestimar o sobreestimar el papel del MDE (Colwell *et al.*, 2004). En este análisis se truncaron los rangos empíricos que se extendieron más allá de los límites del dominio representados en el área de estudio, tratando como endémica a la porción incluida en el dominio. Sin embargo, debido a la limitada comprensión de la biología de la formación de rangos, no existe una elección obvia al respecto sobre cómo el modelo debe ser aplicado (McClain *et al.*, 2007). Posteriormente se realizaron regresiones por mínimos cuadrados ordinarios (MCO) para evaluar el ajuste entre la riqueza interpolada y observada. La distribución observada de la riqueza de especies a lo largo de cada gradiente fue utilizada en el análisis de regresión múltiple (véase más adelante), con el fin de incorporar al MDE como variable explicativa en pie de igualdad estadística con las demás variables explicativas.

2.4 Estructura de los gradientes y efecto especies-área

Se examinó si un efecto del área en la riqueza de especies podría explicar los patrones observados. En la plataforma continental uruguaya, la distribución de frecuencias de ambientes con respecto a la profundidad, salinidad y temperatura es muy desigual: por ejemplo, la isóbata de 50 m separa dos zonas de tamaño aproximadamente igual, mientras que las restantes categorías de 100 m de profundidad están representadas por áreas progresivamente más pequeñas. Para evaluar la posible contribución del área a la riqueza de especies, se dividió cada gradiente en intervalos regulares y se construyó la distribución de frecuencias del área ocupada por cada categoría para cada variable ambiental, utilizando como unidad de área los cuadrantes

de 0.5°, equivalente a 2600 km². Así, el área ocupada por e.g. profundidades entre 0 y 100 m de profundidad corresponde a 28 cuadrantes. Si el efecto especies-área es importante, la riqueza de especies asociadas con este intervalo de profundidad debería ser mayor que la observada para e.g. los cuadrantes cuya profundidad se encuentra entre los 300 y 400 m (2 cuadrantes). Procediendo en forma análoga con los demás gradientes, se incorporó el efecto especies-área específico para cada gradiente como una variable en el análisis de regresión múltiple.

2.5 Análisis multivariado

Mediante modelos de regresión múltiple, se exploraron cuatro conjuntos de variables candidatas para evaluar las contribuciones relativas de la profundidad, salinidad, temperatura, MDE y el área como factores explicativos de la riqueza de especies. Se utilizó el número de cuadrados de 0.5° en cada categoría de la distribución de frecuencias de cada variable ambiental (profundidad, salinidad y temperatura) como una estimación del área abarcada por cada categoría. El modelo "Profundidad" incluye la profundidad per se, el área específica para cada categoría de profundidad y restricciones geométricas en la distribución de los rangos de profundidad como variables candidatas. Para los modelos "Salinidad" y "Temperatura" se procedió en forma análoga. Finalmente, el cuarto modelo (todos los gradientes) incluyó el área para cada categoría de profundidad, la salinidad, temperatura y restricciones geométricas como variables candidatas.

Para los cuatro conjuntos de variables, se seleccionó el mejor modelo que resultase de todas las posibles combinaciones de variables y que minimizara el

Criterio de Información de Akaike (AIC) (Burnham & Anderson, 1998). Se examinó la autocorrelación espacial en los residuos de la regresión usando el I de Moran, basado en una matriz de conectividad construida con un criterio de distancia, con conexiones ponderadas por el inverso de la distancia entre los puntos (distancia = 50 km). Para evaluar los niveles de colinearidad en el conjunto de datos, se calculó el número de condición de cada matriz de variables explicativas como la raíz cuadrada de la relación entre el mayor y menor de los valores propios de la matriz de variables explicativas. Los valores del número de condición <30 suelen interpretarse como niveles aceptables de multicolinealidad (Weisberg, 1985).

3. Resultados

La riqueza de especies de gasterópodos megabentónicos (22 especies) en el área de estudio (Fig 2.1) estuvo irregularmente distribuida en el espacio (Fig. 3.2), con un gradiente de orientación NW-SE que se extendió en toda la plataforma continental.

El área bajo la influencia de la descarga del Río de la Plata y el límite de la plataforma se caracterizaron por una baja riqueza, mientras que zonas intermedias en la porción marina de la plataforma mostraron los mayores valores de riqueza de especies. Los diagramas de la riqueza de especies observadas y la riqueza de especies predicha por los modelos MDE para cada uno de los 3 diferentes gradientes medioambientales se muestran en la Figura 3.3. Los patrones en la riqueza de especies interpolada variaron entre los 3 dominios. A pesar de las diferencias en la forma de los patrones, la mayoría de los valores empíricos se ubicó dentro de los intervalos de confianza de los 95%

generados por las predicciones del MDE para temperatura y la profundidad, pero no para salinidad.

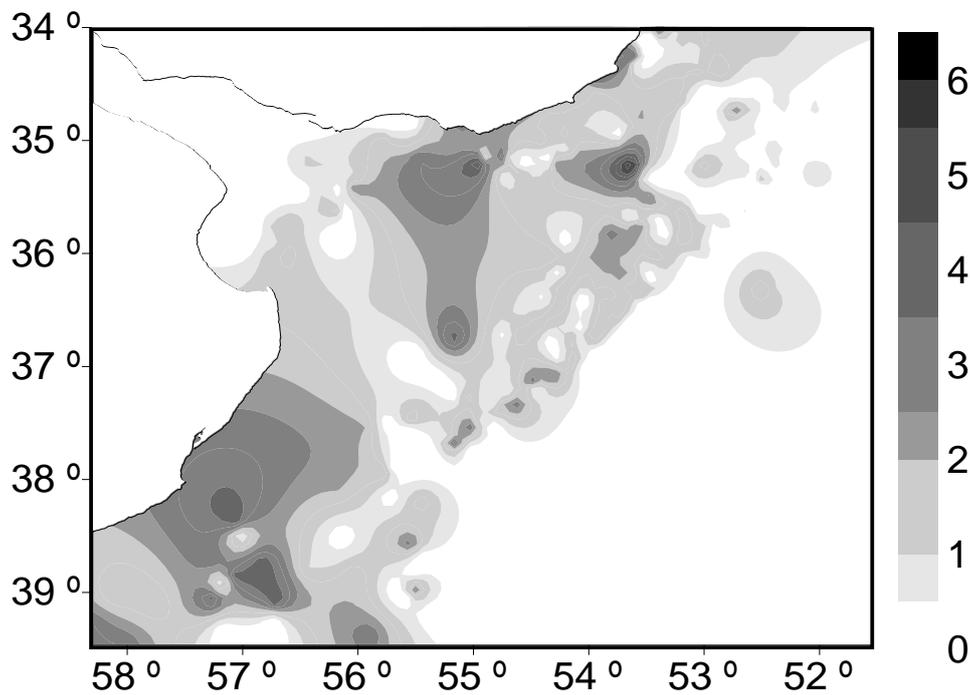


Figura 3.2. Riqueza de especies de gasterópodos megabentónicos en el área de estudio. Para la interpolación espacial se utilizó un Kriging puntual. Los valores de riqueza para cada estrato se indican en la barra de la derecha.

La riqueza de especies observada para el dominio batimétrico mostró un pico hacia la parte menos profunda (100 a 200 m; Fig. 3.3A). Al aumentar la profundidad, la riqueza tendió a decrecer en forma lineal. Una regresión lineal simple entre la riqueza observada y predicha a lo largo del dominio batimétrico mostró que las limitaciones geométricas representaron sólo el 16% de la varianza, no incluyendo otras variables explicativas. La riqueza de especies a lo largo del dominio de la salinidad (Fig. 3.3B) mostró un pico en hacia el extremo del gradiente, el cual se apartó significativamente de los intervalos de confianza del 95% generados por el modelo nulo. En este caso, el MDE dio cuenta de menos del 5% de la varianza.

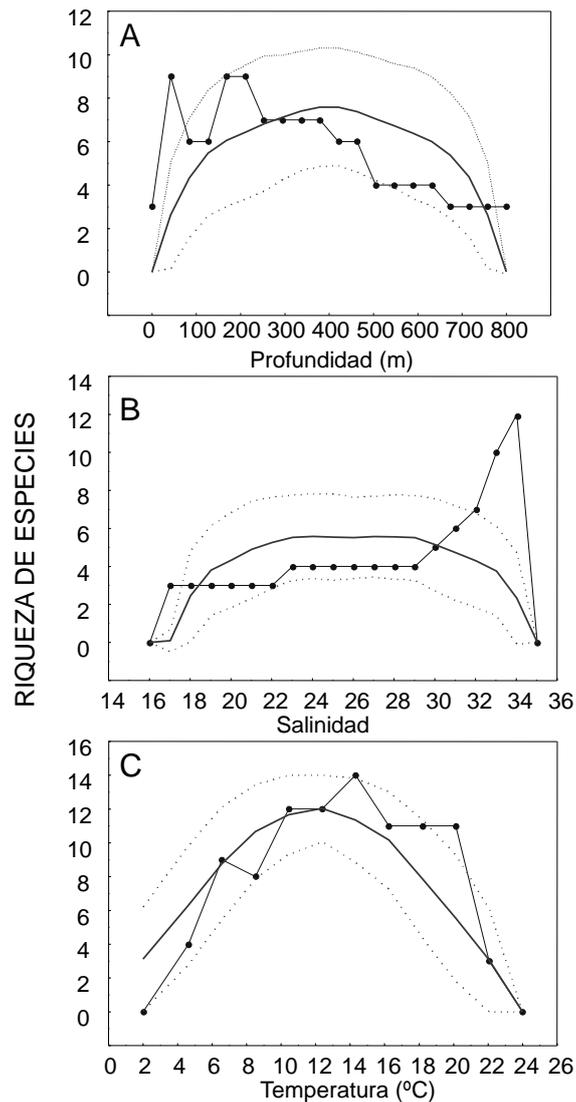


Figura 3.3. Curvas de la riqueza de especies de gasterópodos megabentónicos en el la plataforma continental del Atlántico Sudoccidental frente al Río de la Plata. Los puntos conectados por una línea continua indican la curva empírica de riqueza de especies. La línea continua indica la riqueza de especies esperada, generada por los modelos MDE, mientras que las líneas discontinuas muestran los intervalos de confianza del 95% para las predicciones del MDE a lo largo del gradiente batimétrico (A), de salinidad (B) y de temperatura (C).

La distribución observada de la riqueza de especies a lo largo del gradiente de temperatura tuvo un pico situado en la porción media del dominio (10 a 14° C; Fig. 3.3C). Se observó un patrón parabólico en la riqueza de especies. Para el dominio de temperatura, el MDE explicó el 74% de la varianza, como se muestra por el análisis de regresión lineal simple. Los residuos de la regresión no mostraron autocorrelación significativa en ninguno de los análisis (todos los valores I de Moran < 0.231 , para todas las clases de distancia).

Las distribuciones del área ocupada por las diferentes categorías dentro de cada gradiente se muestran en la Figura 3.4.

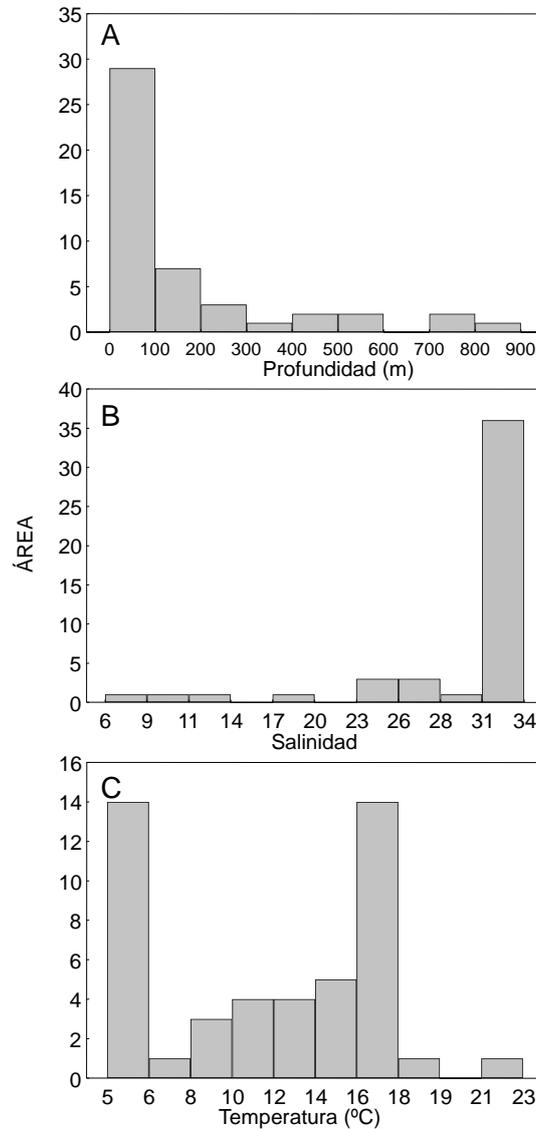


Figura 3.4. Estructura de los gradientes. Cada histograma muestra la distribución de espacio disponible dentro de cada categoría: A: Profundidad, B: Salinidad y C: Temperatura. Las unidades del eje Y representan el número de unidades espaciales de área aproximada = 2600 km²).

La Tabla 3.1 muestra los resultados de selección del modelo de regresión múltiple de las medidas de riqueza en función de las variables ambientales y las predicciones del MDE, con el correspondiente mejor modelo (mínimo valor de AIC).

Tabla 3.1. Análisis de Regresión Múltiple para la riqueza de especies observada e interpolada y dos factores ambientales (área y gradientes) y restricciones geométricas (predicciones de los modelos MDE) para cada gradiente ambiental (Modelo Espacial, gradientes individuales) y considerando en forma conjunta todos los gradientes y las restricciones geométricas (Modelo Espacial, todos los gradientes). La selección del mejor modelo para las regresiones múltiples (previa verificación de que los residuos de la regresión no presentaran autocorrelación espacial) se basó en el AIC, considerando todos los modelos posibles. *Beta* (β) representa la pendiente estandarizada para cada regresión para cada factor en el mejor modelo.

<i>Modelo Espacial (gradientes individuales)</i>		
Regresión Múltiple	Riqueza Observada	Riqueza Interpolada
	Profundidad	
Mejor modelo (r^2 , AIC)	0.146, 64.575	0.461, 49.877
Área (β)		
Profundidad (β)	0.32	0.65
Restricciones geométricas (β)	0.357	0.55
	Salinidad	
Mejor modelo (r^2 , AIC)	0.156, 61.601	0.779, 50.555
Área (β)		0.52
Salinidad (β)	0.395	0.46
Restricciones geométricas (β)		0.037
	Temperatura	
Mejor modelo (r^2 , AIC)	0.145, 64.605	0.742, 35.724
Área (β)		0.252
Temperatura (β)	0.46	0.65
Restricciones geométricas (β)	0.558	1.12
<i>Modelo Espacial (todos los gradientes)</i>		
Mejor modelo (r^2 , AIC)	0.29, 58.087	0.61, 40.054
Salinidad (β)	0.596	0.704
Temperatura (β)	0.631	0.584
Restricciones geométricas (β)	0.387	0.863
Área (β)		0.61

En general, la riqueza interpolada tuvo un mejor desempeño que la riqueza observada (casi cuatro veces más varianza explicada por el mejor modelo). Los modelos basados en la riqueza interpolada a lo largo de los gradientes de salinidad y temperatura mostraron un mayor r^2 que el observado para el gradiente batimétrico. Por el contrario, el poder explicativo de los modelos estadísticos para la riqueza observada fue muy similar para los tres gradientes (14 a 15% de la varianza). Estas diferencias persistieron en el modelo espacial que considera todos los gradientes juntos. El MDE como variable explicativa se

incluyó en los cuatro modelos (1 beta no significativo) de riqueza interpolada y en tres modelos de riqueza observada. Por el contrario, el efecto especies-área parece ser mucho menos importante, entrando sólo en tres modelos de riqueza interpolada y ninguno de riqueza observada. Todos los factores ambientales contribuyeron de manera importante en todos los casos, aunque la fuerza de las relaciones difirió considerablemente en función de la medida de la riqueza de especies. El I de Moran para los residuos de las regresiones múltiples para los modelos seleccionados no mostró autocorrelación espacial considerable. El número de condición de las matrices de variables explicativas fue muy bajo (salinidad: 3.872; profundidad: 4.912; temperatura: 2.646; todos los gradientes: 6.213), indicando que la multicolinealidad no es un problema para el análisis. Todos los valores estuvieron muy por debajo del nivel de 30, considerado como indicador de colinealidad sustancial (Weisberg, 1985).

4. Discusión

El reordenamiento estocástico de los rangos de distribución de las especies ha logrado en varios casos generar patrones unimodales congruentes con los observados en la naturaleza (Colwell *et al.*, 2004; Arita, 2005). En el presente Capítulo se ha extendido el uso de modelos MDE a gradientes de estrés (Chase & Leibold, 2003), prediciendo rangos empíricos de tolerancia con el patrón parabólico característico del MDE. En general, tanto las limitaciones geométricas como los efectos ambientales son más importantes que el efecto especies-área. Para la riqueza interpolada, el MDE es el contribuyente más importante, mientras que la temperatura mostró el mayor efecto sobre la riqueza observada. La riqueza interpolada, sin embargo, puede sobreestimar la

presencia de una especie en un hábitat determinado, ya que las especies a menudo están presentes en hábitats inadecuados y ausentes en hábitats adecuados (Pulliam, 2000). Por el contrario, la riqueza observada podría no detectar una especie en un lugar determinado debido a su distribución irregular, muestreo insuficiente o un simple error aleatorio de muestreo. Por lo tanto, es necesario considerar ambos tipos de errores a la hora de analizar las diferencias en los patrones empíricos emergentes de las diferentes medidas de riqueza de especies. La riqueza interpolada, sin embargo, no afectó los tamaños de rangos de las especies, ya que éstos fueron obtenidos empíricamente y no a partir de modelos teóricos. En este contexto, los rangos de las especies son más propensos a haber sido subestimados que sobreestimados. Este es un sesgo conservador del MDE, dado que la sobreestimación de los rangos de las especies aumenta el poder predictivo del MDE, debido al efecto desproporcionado de las especies con grandes rangos en los resultados del modelo.

El grado en que los datos empíricos se ajustan a las predicciones del MDE es altamente variable entre estudios (Pineda & Caswell, 1998; Colwell & Lees, 2000). La observación de patrones parabólicos en riqueza a lo largo de gradientes batimétricos ha podido ser explicada en gran parte con el MDE (Gage & Tyler, 1991; Colwell & Lees, 2000), mientras que otras observaciones no se ajustaron plenamente a los supuestos de los modelos nulos (Kendall & Haedrich, 2006). En este sentido, según lo sugerido por Colwell et al. (2004), los modelos de MDE no son simples hipótesis nulas que puedan ser rechazadas o aceptadas. Por lo tanto, el MDE debe ser evaluado en igualdad de condiciones con otras explicaciones candidatas en un contexto de

causalidad múltiple. En el presente Capítulo, el mismo conjunto de datos evidencia respuestas diferentes a los distintos gradientes que co-ocurren en el área de estudio: a lo largo del gradiente de temperatura se observó un claro MDE, pero éste fue menos importante en el gradiente batimétrico y casi nulo en el gradiente salino.

Dada la gran cantidad de espacio potencialmente disponible para el establecimiento de especies de aguas someras (Fig. 3.4A), la relación especies-área parecería a priori una hipótesis plausible para explicar este patrón. Esto se debe a que en las condiciones ambientales que cubren una mayor extensión espacial se espera encontrar más especies que en condiciones menos comunes. Sin embargo, esta conjetura no fue apoyada por el análisis de regresión. Las limitaciones geométricas, por el contrario, resultaron ser una importante contribución a los patrones observados. En general, hay cierto acuerdo en que el incremento en la diversidad a lo largo del gradiente batimétrico dentro de la plataforma interna en el área de estudio está relacionado con una disminución en la variabilidad ambiental (Fortes & Absalao, 2004), favoreciendo una mayor riqueza de especies en aguas más profundas. En apoyo de esta opinión, Fortes & Absalao (2004) mostraron una relación positiva entre la ubicación de los rangos batimétricos y el gradiente batimétrico para gasterópodos del Atlántico Sur. Esto conduciría a una riqueza mayor que la esperada en áreas más profundas. La aparente falta de concordancia con este estudio puede ser atribuida al hecho de que en este trabajo se ha limitado el estudio a la fauna de megagasterópodos (22 especies), mientras que Fortes & Absalão (2004) estudiaron 4097 especies. Por otra parte, la combinación de una mayor productividad, mayor temperatura

y un gradiente salino completo puede llevar a una mayor diversidad en los ambientes más someros del área de estudio.

La distribución empírica de la riqueza interpolada y observada a lo largo del gradiente salino, por otra parte, no mostró un MDE, lo que sugiere que factores determinísticos u otros procesos estocásticos determinarían la relación entre la riqueza de especies y la salinidad. El examen de los patrones mostró una relación claramente positiva entre la riqueza de especies y la salinidad a valores >29 . Este aumento de la riqueza con la salinidad puede explicarse considerando que una menor salinidad media implica también una mayor variación temporal asociada al régimen estuarino en la zona litoral. En tal sentido, el estrés osmótico puede estar afectando el número de especies capaces de tolerar condiciones estuarinas. Además, las áreas con salinidades entre 30 y 35 ocuparon el 78% del espacio disponible (Fig. 3.4B). Este resultado sugiere que un conjunto de procesos (fisiológicos y ecológicos) pueden operar simultáneamente para determinar el patrón observado. Para la distribución de la riqueza de especies a lo largo del dominio de la temperatura, la mayor parte de la varianza observada puede ser explicada por la ubicación de rangos al azar dentro de las limitaciones geométricas establecidas por los límites fisiológicos.

Por último, deben tenerse en cuenta algunas limitaciones metodológicas. La definición de una frontera "dura" de acuerdo a Colwell & Hurtt (1994) es "un punto más allá del cual los rangos de las especies no se puede extender". Aunque los modelos MDE se han ampliado a fronteras más "permeables" (Connolly, 2005), las curvas generadas por el MDE son no obstante sensibles a su ubicación, de modo que se debe ser cauteloso en la definición de los límites

del dominio. Dos supuestos implícitos pueden conducir a un fallo en la interpretación de datos de distribución para la definición de los límites de un dominio: (1) la distribución actual de una especie es representativa de sus requerimientos de hábitat de base; y (2) esos requisitos se mantienen relativamente invariables en el tiempo (Pearson & Dawson, 2004). No se pretende aquí abordar la incertidumbre asociada a este problema, pero es importante considerar estos supuestos para todos los dominios considerados en este estudio. En tal sentido, McClain & Etter (2005) demostraron cómo las diferencias en los límites asignados, los algoritmos de generación y las características de la distribución influyen en la salida de los modelos nulos.

En este Capítulo, los límites para cada dominio (temperatura, salinidad y profundidad) se determinaron sobre la base de los valores máximos y mínimos observados. Esto, por supuesto, no implica que los rangos de las especies no puedan tener una mayor extensión. Mientras que los límites absolutos más bajos de ciertos dominios (por ejemplo, 0 m de profundidad) pueden constituir límites fisiológicos realmente "duros", los límites superiores en algunos casos pueden ser más permeables, al menos dentro del dominio examinado. Por ejemplo, la profundidad máxima (800 m) se estableció sobre la base de la estación más profunda, pero los registros para algunas especies indican que su distribución batimétrica puede alcanzar más de 1000 m. Esta discrepancia puede ser vista como un sesgo artificial de los rangos batimétricos, por lo que el punto medio se encuentra en una posición más superficial que la real. McClain *et al.* (2007) mencionan tres métodos comúnmente utilizados para tratar a las especies no endémicas (es decir, especies cuyos rangos son sólo parcialmente contenidos dentro de los dominios analizados): (1) excluir por

completo la especie de todos los análisis (Colwell & Lees, 2000; Jetz & Rahbek, 2001), (2) truncar el rango en el borde de dominio y considerar a la fracción contenida en el dominio como endémica (Diniz-Filho *et al.*, 2002), y (3) truncar el rango en el borde de dominio y forzar a estos fragmentos “endémicos” a permanecer unidos a un borde del dominio durante la aleatorización (Colwell *et al.* 2004). Aunque Colwell *et al.* (2004) señalaron que esta decisión no afecta en gran medida el ajuste de los modelos MDE a los datos estudiados, McClain *et al.* (2007) sugirieron que esto puede afectar a la forma general y la magnitud de la relación. Según estos autores, el enfoque empleado en este Capítulo pudiera tender a producir picos de riqueza más importantes que utilizando el tercer enfoque mencionado. En el modelo de estudio, sin embargo, el número de especies no endémicas en relación con la profundidad es presumiblemente bajo. La salinidad, por el contrario, rara vez es superior a 35 en el océano, y, en este caso, el límite superior del dominio parece estar de acuerdo con la condición de fronteras “duras”. La medida en que esta incertidumbre reduce la utilidad de los modelos nulos del MDE, y el grado en que estos son útiles para un dominio dado variable en cualquier conjunto arbitrario de observaciones, continúa siendo una pregunta abierta.

Capítulo 4

¿El modo de desarrollo afecta los patrones de distribución de los gasterópodos megabentónicos de la plataforma continental uruguaya?⁴

Se analizó el efecto del modo de desarrollo (directo vs. pelágico) en la estructura espacial del ensamble de gasterópodos megabentónicos en la plataforma continental uruguaya. Esto se hizo a lo largo de los gradientes batimétrico, salino y de temperatura generados por la interacción entre la topografía de plataforma, la descarga del Río de la Plata y la presencia de masas de agua oceánicas. La riqueza de especies con desarrollo directo fue mayor en la plataforma interna (i.e. <50 m) y externa, sin cambios significativos en la abundancia relativa de especies con ambas estrategias. La hipótesis de un mayor éxito ecológico (i.e. mayores abundancias) de especies con desarrollo pelágico en la plataforma interna asociadas a una alta variabilidad ambiental no fue verificada. Sin embargo, los patrones de riqueza de especies de ambos grupos fueron afectados en forma diferencial por las condiciones ambientales. La riqueza de especies con desarrollo directo fue afectada por la temperatura anual promedio, la batimetría y la longitud, mientras que la riqueza de especies con desarrollo pelágico exhibió un aumento del número de especies con la profundidad y tendió a disminuir con la latitud y el rango de temperatura. Se insiste en la necesidad de futuros estudios para derivar predicciones generales en relación con las ventajas relativas de cada modo de desarrollo en relación con gradientes ambientales, en escalas de tiempo ecológicas y escalas espaciales locales o regionales.

⁴ Carranza, A., Scarabino, F. & Ortega, L. (2008). Does developmental mode impacts distribution patterns of megabenthic gastropods from the Uruguayan shelf? *Scientia Marina* **72**, 711-719.

1. Introducción

Los modos de desarrollo en invertebrados marinos se pueden clasificar en función del lugar de desarrollo y las características tróficas de las fases iniciales de la ontogenia. En este sentido, esta clasificación reconoce tres categorías principales: una larva pelágica que se alimenta en el plancton (desarrollo planctotrófico), una larva pelágica que se alimenta de sus propias reservas energéticas (desarrollo lecitotrófico) y un desarrollo intracapsular completo (desarrollo directo) sin una fase pelágica (Thorson, 1950; Mileikovsky, 1971; Havenhand, 2001). Sin embargo, el estatus trófico de las larvas pelágicas es a menudo desconocido y como consecuencia el tipo de desarrollo es a menudo mencionado en la bibliografía como pelágico o directo.

Estas estrategias de desarrollo pueden afectar los patrones de distribución de invertebrados bentónicos a una variedad de escalas temporales y espaciales (Hansen, 1980; Emlet, 1995; Heads, 2005b). A macro-escala, el paradigma tradicional sostiene que los mares polares y ambientes profundos no son adecuados para las larvas pelágicas (véase la revisión de ideas en Pearse & Lockhart, 2004). Esta aparente tendencia macro-evolutiva del desarrollo fue explicada por Thorson (1950) sobre la base de mecanismos ecológicos (una menor disponibilidad de alimentos para las larvas planctotróficas en aguas más frías) que ocasiona una presión selectiva (Laptikhovsky, 2006) y fue nombrada *Regla de Thorson*. Un fenómeno similar (una relación inversa entre el tamaño del huevo y la temperatura del agua) fue descrito por Rass (1935; 1986) para peces marinos, y explicada por la hipótesis de que a temperaturas bajas el tamaño de los huevos tiende a aumentar debido a efectos de la temperatura en las etapas de la ovogénesis. Otro factor clave es el régimen de perturbaciones,

hipótesis empleada para explicar o bien la rareza relativa de las especies con larvas planctónicas en las regiones polares (Potthoff *et al.*, 2006) o el predominio de organismos que liberan gametos entre los invertebrados de aguas someras del Antártico (Palma *et al.*, 2006). Mientras que este último fenómeno puede ser el resultado de procesos que operan a escalas de tiempo ecológicas, asociado con la ventaja de contar con larvas pelágicas en condiciones muy variables, el primero puede representar el resultado de selección natural a nivel especies a través del tiempo geológico en escalas de tiempo evolutivas (Poulin *et al.*, 2002). Esto pone de manifiesto la necesidad de considerar expresamente las escalas temporales y espaciales del fenómeno en estudio.

Si bien existen predicciones sobre el predominio de ambos tipos de desarrollo a lo largo de gradientes latitudinales y batimétricos a macro-escala (Mileikovsky, 1971), el efecto del tipo de desarrollo en la estructura de los ensamblajes a escala regional o local ha sido mucho menos estudiado. En la plataforma uruguaya, un análisis reciente determinó la existencia de dos conjuntos biológicamente distintos de gasterópodos en la zona: a) un ensamblaje asociado con el área de influencia de la descarga de agua dulce del Río de la Plata y aguas someras de plataforma interna, y b) un ensamblaje asociado con la zona marina en la plataforma externa, que incluye faunas Magallánicas (subantárticas) y subtropicales (Capítulo 1). Así, en la plataforma uruguaya, la heterogeneidad espacial ocasionada por los efectos combinados de la profundidad, la salinidad y la temperatura pueden afectar a la abundancia relativa y la riqueza de especies dentro de cada grupo. Las bajas salinidades, así como las temperaturas bajas y estables, son considerados importantes

agentes selectivos contra la planctotrofia (véase Poulin et al., 2002). Congruentemente, las especies con desarrollo pelágico deberían estar subrepresentadas en las zonas de baja salinidad y en la más estable plataforma externa. Por el contrario, malas condiciones de nutrición para las larvas pelágicas en la plataforma exterior deberían favorecer a las especies de desarrollo directo (Fig. 4.1). En resumen, los patrones de riqueza de los dos grupos deberían verse afectados en forma diferencial por los gradientes ambientales dominantes en la zona de estudio. En este Capítulo se compara la abundancia relativa de especies dentro de cada modo de desarrollo entre la plataforma uruguaya interna (<50 m) y externa, evaluándose además diferencias en el grado en que las condiciones ecológicas actuales afectan la distribución espacial de la riqueza de especies de desarrollo directo y pelágico.

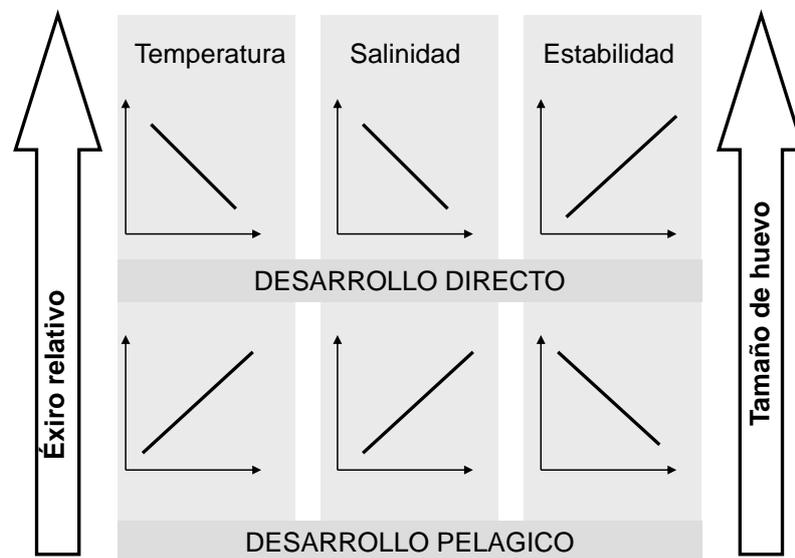


Figura 4.1. Marco teórico mostrando la relación entre el éxito relativo de las especies con tipos de desarrollo contrastante y condiciones ambientales. Diferentes características de las especies se asocian con las respuestas modeladas: mientras la fisiología puede relacionarse con las respuestas a la salinidad y temperatura, la capacidad de dispersión y ciclos de vida pueden asociarse con las respuestas a la estabilidad ambiental.

2. Materiales y métodos

2.1. Análisis de datos

Las especies incluidas en la base de datos (ver Capítulo 2) fueron clasificadas como de desarrollo pelágico (DP) o directo (DD), principalmente de acuerdo a información proporcionada en Gallardo & Penchaszadeh (2001). Las tendencias en el tipo de desarrollo a lo largo de los gradientes ambientales (es decir, profundidad, temperatura y salinidad) fueron evaluadas utilizando la lista completa de los gasterópodos de gran tamaño (18 especies), mientras que el análisis de la frecuencia de ocurrencia fue restringido a sólo 16 especies muestreadas con metodologías comparables. Se utilizó la frecuencia de ocurrencia de especies como un proxy de la abundancia. Esta medida proporciona una razonable estimación de la abundancia regional y ha sido correlacionada con la abundancia a escala local (Gaston, 2003; Rivadeneira, 2005).

Se consideró en forma separada a la plataforma interna, con profundidades desde 4 hasta 50 m, y la plataforma externa y talud continental, que comprende profundidades entre 50 y 800 m. Esta división se realizó sobre la base de observaciones que muestran que el 50% de las especies de la plataforma interna desaparecen en o cerca de 50 m (Capítoli & Bemvenuti, 2004). Esta división genera además dos zonas con áreas comparables. La frecuencia de ocurrencia de las especies se midió como la proporción de muestreos con presencia efectiva de cada especie. Esto se llevó a cabo para cada sector por separado y para los datos totales. La existencia de diferencias en la frecuencia de ocurrencia entre los dos modos de desarrollo se evaluó empleando la

prueba U de Mann-Whitney para muestras independientes, usando sus frecuencias como la variable dependiente y el modo de desarrollo como variable de agrupación.

El efecto de los gradientes ambientales en la riqueza de especies dentro de cada grupo se analizó con Modelos Aditivos Generalizados (GAM: Hastie & Tibshirani, 1990). Para cada tal fin se dividió el área de estudio en cuadrantes de $0.5 \times 0.5^\circ$ de latitud/longitud (ver Capítulo 1) y se obtuvo el número total de especies dentro de cada modo de desarrollo, así como valores promedio de las variables ambientales asociadas. Siendo la riqueza de especies una variable de conteo, se utilizó una distribución de error tipo Poisson. El análisis basado en GAM fue elegido debido a su buen desempeño en el análisis de asociaciones no lineales y complejas como las aquí observadas en la mayoría de las relaciones.

3. Resultados

El desarrollo directo (10 especies) dominó entre los gasterópodos megabentónicos a escala de toda la plataforma continental uruguaya. Este patrón también se observó en la plataforma externa (8 especies con DD y 5 especies con DP), mientras que en la plataforma interior la riqueza de especies fue muy similar entre las dos estrategias (6 vs. 5 especies respectivamente). La información taxonómica, rangos batimétricos, tipo de desarrollo y máximo tamaño adulto de las especies estudiadas se resume en la Tabla 4.1.

Tabla 4.1. Especies, familia, rangos batimétricos observados, tipo de desarrollo y tamaño máximo adulto (cm). *Especies incluidas en el análisis de frecuencia de ocurrencia.

Familia	Especie	Rango batimetrico (m)	Tipo de desarrollo	Tamaño máximo (cm)
Fissurellidae	Fissurellidea megatrema d'Orbigny, 1839*	35 a 101	Pelágico	3.2
Tonnidae	Tonna galea (Linnaeus, 1758)*	24 a 143	Pelágico	19.0
Ranellidae	Ranella olearium (Linnaeus, 1758)	150 a 300	Pelágico	22.0
Ranelidae	Fusitriton magellanicus (Röding, 1798)*	100 a 850	Pelágico	11.5
Cymatidae	Cymatium parthenopeum (Salis Marschlin, 1793)*	28 a 50	Pelágico	18.0
Muricidae	Chicoreus beauii (Fischer & Bernardi, 1860)	140 a 500	Pelagico	12.1
Muricidae	Trophon acanthodes Watson, 1882*	90 a 229	Directo	11.0
Muricidae	Rapana venosa (Valenciennes, 1846)*	0 a 18.25	Pelagico	16.1
Muricidae	Stramonita haemastoma (Linnaeus, 1767)	0 a 50	Pelagico	10.0
Buccinullidae	Americominella duartei Klppenbach & Ureta 1972*	145 a 800	Directo	9.0
Nassaridae	Buccinanops cochlidium (Dillwyn, 1817)*	12 a 50	Directo	9.1
Volutidae	Adelomelon ancilla (Solander in Lightfoot, 1786)*o	55 a 800	Directo	22.0
Volutidae	Adelomoelon beckii (Broderip, 1836)*	24.24 a 100	Directo	49.2
Volutidae	Adelomelon riosi Clench & Turner, 1964*	300 a 650	Directo	37.5
Volutidae	Provocator corderoi Carcelles, 1947*	137 a 400	Directo	7.9
Volutidae	Odontocymbiola magellanica (Gmelin, 1791)*	58.35 a 230	Directo	19.5
Volutidae	Pachycymbiola brasiliana (Lamarck, 1811)*	12 a 50	Directo	20.0
Volutidae	Zidona dufresnei (Donovan, 1823)*	13 a 115	Directo	27.0

3.1. Frecuencia de ocurrencia

La frecuencia de ocurrencia fue similar entre las especies con DD y DP en toda la zona y en la plataforma exterior (Fig. 4.3A).

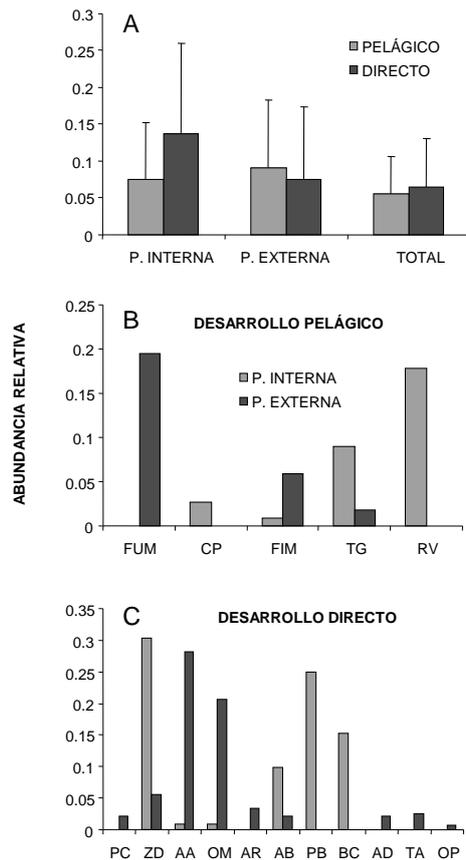


Figura 4.3. Proporción de estaciones (frecuencia de ocurrencia) de especies de gasterópodos con desarrollo pelágico y directo. A: Promedio de las frecuencias de ocurrencia (+/- desvío estándar) para especies dentro de cada tipo de desarrollo, discriminadas según el área. B: Frecuencias observadas para especies con desarrollo directo comparadas entre ambas áreas. C: Frecuencias observadas para especies con desarrollo pelágico comparadas entre ambas áreas (ver texto para detalles). Abreviaturas de especies: AA=*Adelomelon ancilla*; AB=*Adelomelon beckii*; AR=*Adelomelon riosi*; PC=*Provocator corderoi*; OM=*Odontocymbiola magellanica*; OP=*Odontocymbiola pescalia*; PB=*Pachycymbiola brasiliana*; ZD=*Zidona dufresnei*; BC=*Buccinannops cochlidium*; AD=*Americominella duartei*; CP=*Cymatium parthenopeum*; FIM=*Fissurellidea megatrema*; FUM=*Fusitriton magellanicus*; RV=*Rapana venosa*; TA=*Trophon acanthodes*; TG=*Tonna galea*.

Sin embargo, se encontró una mayor frecuencia de especies de desarrollo directo en la plataforma interna, pero no se encontraron diferencias estadísticamente significativas para las frecuencias de ocurrencia de los tipos de desarrollo en toda la plataforma (Mann-Whitney U; $z = 0.16$, $p > 0.05$), o dentro de la plataforma interna ($z = 1.73$, $p > 0.05$) o externa ($z = -0.41$, $p > 0.05$) separadamente (Fig. 4.3A).

Entre las especies con DD, *Pachycymbiola brasiliana* y *Buccinanops cochlidium* estuvieron presentes exclusivamente en la plataforma interna (0-50 m) y 6 especies (*Americominella duartei*, *A. ancilla*, *O. magellanica*, *P. corderoi*, *A. riosi* y *T. acanthodes*) se encontraron en ambas áreas, pero todas las especies fueron más frecuentes en la plataforma interna. Entre las especies con DP, *Cymatium parthenopeum* y la exótica *R. venosa* solo se encontraron en la plataforma interna, mientras que *F. magellanicus* fue exclusivo de las estaciones más profundas. Dos especies ocurrieron en las dos áreas: *F. megatrema* mostró una preferencia por áreas más profundas, mientras que *T. galea* mostró el patrón inverso (Figs. 4.3B y 4.3C).

Tabla 4.2. Modelos Aditivos Generalizados (GAM) ajustados para la riqueza de especies con desarrollo directo y pelágico y batimetrías (Z), longitud (Long) y latitud (Lat) (modelo geográfico), condiciones ambientales (MEANS= salinidad media; MEANT= temperatura media; RS= rango de salinidad; RT= rango de temperatura; modelo ambiental) y un modelo mixto (incluyendo variables ambientales y geograficas).

Modelos	Desarrollo directo							
	LAT	LONG	Z	MEANS	MEANT	RS	RT	R ²
Mixto	0.847	P<0.01	P<0.01	0.867	P<0.01	0.559	0.988	77.156
Geográfico	0.409	P<0.01	P<0.01					72.901
Ambiental				0.808	P<0.05	0.375	0.992	58.885
	Desarrollo pelágico							
Mixto				0.751	0.851	0.819	P<0.01	25.191
Geográfico	P<0.01	0.647	0.985					24.232
Ambiental	0.555	0.965	0.935	0.885	0.955	0.767	0.822	13.657

3.2. Correlación con variables ambientales

Para la riqueza de especies con DD, el GAM explicó entre 58.88 y 77.15% de la varianza en la riqueza de especies entre cuadrantes, mientras que el pseudo-R² (una medida de la proporción de variación explicada por el modelo) para los modelos de la riqueza de especies con DP osciló entre 13.66 y 25.19 (Tabla 4.2). El mejor modelo para las especies con DD incluyó tanto variables geográficas como ambientales, mientras que los modelos ambiental y

geográfico explicaron el mismo nivel de variación en la riqueza de especies para el DP. Sin embargo, en la mayoría de los casos, no todas las variables consideradas en el análisis fueron significativas (Tabla 2). La longitud, la batimetría y la temperatura media entraron en el mejor modelo para el DD (Fig. 4.4A-C), mientras que sólo el rango de temperatura y la latitud entraron en el modelo para DP (Fig. 4.4D y 4.4E, Tabla 4.2).

Al remover los efectos de las demás variables, la riqueza de especies con DD fue mayor en torno a 55°30'S de latitud, y aumentó linealmente con la profundidad hasta 500 m. La temperatura media también mostró una correlación positiva con la riqueza de especies. La riqueza de especies de especies con DP mostró un máximo local en rangos de temperatura intermedios (6-7 ° C) y entre 36° y 36°30'S.

4. Discusión

Los resultados indican un mayor número de especies con DD. El predominio del desarrollo directo en la costa atlántica de América del Sur se ha relacionado con la prevalencia hábitats continuos de fondos blandos (Gallardo & Penchaszadeh, 2001). No obstante, los mecanismos ecológicos subyacentes no han sido claramente establecidos y la contribución relativa de los procesos pre vs. post-asentamiento en los patrones de distribución está aun lejos de ser entendida.

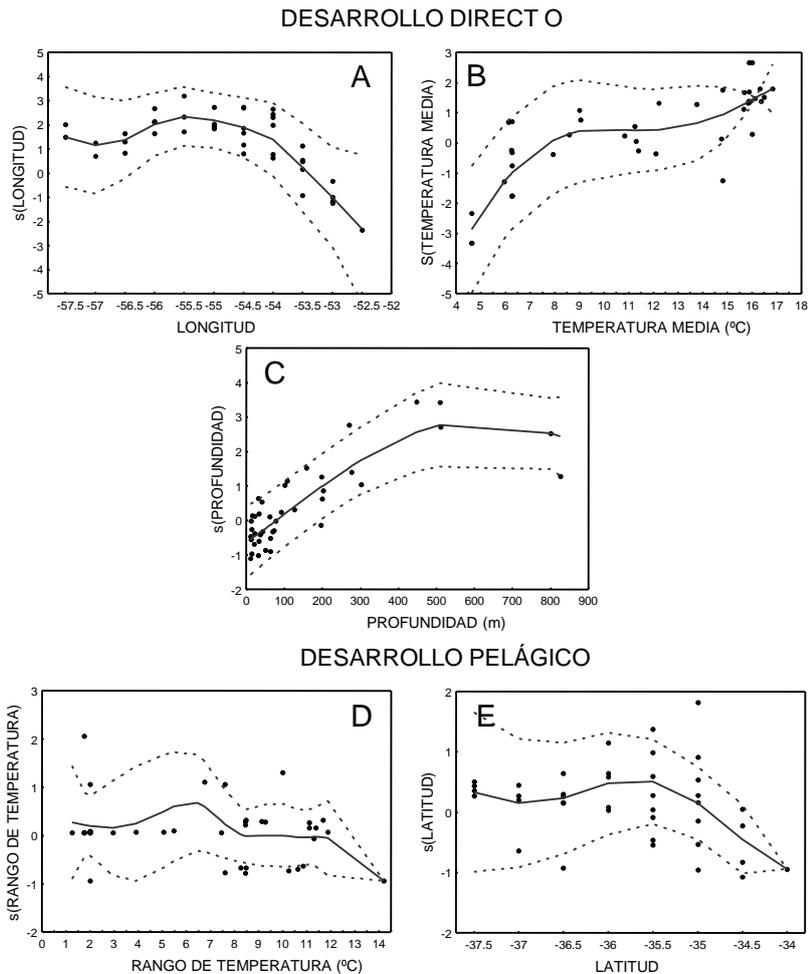


Figura 4.4. Resultados de los Modelos Aditivos Generalizados (GAM) mostrando la relación (línea sólida) entre la riqueza de especies de los cuadrantes y los descriptores ambientales significativos. Para especies con desarrollo directo estos fueron longitud (A) temperatura media (B) y profundidad (C), mientras que para aquellas con desarrollo pelágico fueron el rango de temperatura (D) y la latitud (E). Las líneas punteadas indican los intervalos de confianza del 95% para la curva estimada.

Algunos procesos post-asentamiento como la depredación, pueden afectar negativamente a los juveniles más pequeños de las especies con DP en hábitats desfavorables. Otras posibles explicaciones para el dominio aparente de las especies de DD incluyen: (1) una abundancia relativamente baja de las especies con DP que implica una menor capacidad de detección, (2) la existencia de poblaciones marginales algunas especies de DP (*C. beauii*, *R. olearium*; ver Scarabino, 2003a), determinando posiblemente una alta variabilidad temporal en su presencia en el área de estudio, congruente con la

presencia de sus límites de distribución en esta zona, y 3) un sesgo de muestreo asociado con la preferencia por sustratos duros, observados en la mayoría de las especies con DP.

En consecuencia, la mayoría de las especies con DP aquí estudiadas estarían asociadas con los escasos sustratos consolidados (Scarabino, 2003a) o estructuras biogénicas como los bancos de bivalvos (Juanicó & Rodríguez-Moyano, 1976). Esto puede ocasionar sesgos en la detección de especies, debido a que las redes de arrastre de fondo (la principal fuente de información para este estudio) no se utilizan en zonas rocosas debido al riesgo evidente de daño al arte de pesca.

En general, la riqueza de especies dentro de cada tipo desarrollo no pudo describirse utilizando únicamente variables geográficas, siendo necesaria la inclusión de variables tanto geográficas como ambientales para lograr modelos significativos para las especies con DD. El patrón descrito por Thorson (correlación positiva entre el número de especies y la profundidad) para la riqueza de especies con DD solo pudo observarse luego de remover los efectos de las demás variables. La riqueza de especies con DD aumentó con la profundidad hasta 500 m, mostrando una menor variación en el resto del gradiente. Al contrario, al menos en el rango batimétrico estudiado (0 a 800 m) no se detectó un efecto de la profundidad en la abundancia relativa de especies con DP.

La temperatura media anual también mostró un efecto positivo sobre la riqueza de especies con desarrollo directo, que contrasta con la relación inversa esperada entre el tamaño del huevo y la temperatura del agua. Por lo tanto, la hipótesis de selección positiva hacia un mayor tamaño de huevo y/o modos de

desarrollo no pelágicos en las aguas profundas y frías del Atlántico Sudoccidental debe ser puesta a prueba incluyendo un mayor número de especies. Sin embargo, datos sobre equinodermos de la Antártida (Pearse *et al.*, 1991), gasterópodos de aguas profundas (Rex & Waren, 1982) y otros invertebrados (Gage & Tyler, 1991; Tyler, 1991) han desafiado la validez de este modelo a través de diferentes taxa, lo que sugiere que el balance entre la planctotrofia y la lecitotrofia puede variar a lo largo de los gradientes ambientales.

El efecto positivo de la temperatura media anual sobre el DD sugiere que este factor es importante en la determinación de la riqueza de especies a escala de cuadrantes. Por el contrario, la variabilidad en la temperatura a esta escala afecta a la riqueza de especies con DP, aunque esta variable no se vio afectada por la temperatura media anual. En tal sentido, la variabilidad e incertidumbre en las condiciones ambientales puede estar negativamente asociada con la riqueza de especies. Parece probable que el DD pueda amortiguar el efecto de la variabilidad ambiental, llevando a un reclutamiento exitoso y a una mayor prevalencia en este tipo de condiciones.

La salinidad estuvo correlacionada con la riqueza de especies para cualquiera de los dos grupos. Las especies nativas con DD tienden a una distribución uniforme a lo largo del gradiente salino generado por la descarga de agua dulce del Río de la Plata, con dos especies (*P. brasiliana* y *B. cochlidium*) comúnmente encontradas en la zona estuarina. Esto puede explicarse por la capacidad de protección de las cápsulas ovígeras contra la baja salinidad (Pechenik, 1982). Por el contrario, una mayor susceptibilidad a las condiciones ambientales, así como desajustes entre las tolerancias fisiológicas de larvas y

juveniles, pueden constituir desventajas para las especies con DP (Pechenik, 1999). Sin embargo, observaciones realizadas en estuarios de la costa atlántica de los Estados Unidos indicaron que los estadios larvales de *R. venosa* (especie exótica presente en el área de estudio) son capaces de soportar salinidades bajas con una mortalidad mínima. Esta respuesta ha sido considerada como dominante en el control del rango potencial de dispersión de la especie (Mann & Harding, 2003).

5. Conclusiones

Las especies con DD dominaron en términos de número de especies en toda la zona, así como al considerar separadamente la plataforma interna y externa. No se detectaron patrones en la frecuencia de ocurrencia de las especies dentro de cada modo de desarrollo entre la plataforma interna y externa. Sin embargo, estos grupos fueron diferencialmente afectados por las condiciones ambientales. Es necesario desarrollar más estudios para obtener predicciones generales de las ventajas relativas de cada tipo de desarrollo en relación con estos gradientes ecológicos en escalas temporales ecológicas y escalas espaciales locales o regionales. Estos estudios deben abarcar la gama más amplia posible de diversidad taxonómica de gasterópodos para evitar limitaciones filéticas, proporcionando así una imagen más clara sobre los mecanismos ecológicos responsables de la generación de patrones.

Capítulo 5

Patrones de coexistencia en gasterópodos bentónicos de la plataforma uruguaya⁵

Las reglas de ensamblaje comunitarias intentan capturar los procesos que determinan la estructura de comunidades locales a partir de un “pool” regional de especies. La co-ocurrencia segregada y el anidamiento representan dos patrones de coexistencia de especies ampliamente analizados. Se evaluó la existencia de estos patrones en seis conjuntos de datos de presencia/ausencia (120 especies en 249 puntos) en la plataforma continental uruguaya y Río de la Plata, trabajando sobre un grupo biológico a una escala espacial y en un ecosistema que no han sido previamente considerados en este contexto. Para tal fin se utilizaron modelos nulos y cuatro índices de coexistencia (C-Score, Checkerboard, Número de Combinaciones de Especies e Índice de Brualdi). En general, los datos no evidenciaron una fuerte estructura de coexistencia, aunque se observó la existencia de más pares de especies mutuamente excluyentes que lo esperado por el azar. Esta aparente falta general de estructura puede explicarse por efectos de Almacenamiento y Rescate, relacionados con altas tasas de inmigración, mientras que el patrón observado de co-ocurrencia segregada puede estar relacionado con diferencias de requerimientos de hábitat entre pares de especies. Esto puede indicar una característica general de las comunidades bentónicas. Si el objetivo final es descubrir reglas generales de ensamblaje comunitario, serán necesarios más datos empíricos contrastados entre diferentes escenarios ecológicos a fin de obtener un panorama amplio de la estructura de las comunidades en distintos ecosistemas, comprendiendo así los distintos mecanismos que pudieran estar operando.

⁵ Carranza, A., Defeo, O., Scarabino, F. & Arim, M. (2010). Coexistence patterns of benthic gastropods in the Uruguayan shelf. *Oikos* **119** 1312-1318

1. Introducción

Uno de los tópicos más importantes en la ecología de comunidades es identificar y comprender los factores que determinan cómo las reglas de ensamblaje estructuran dichas comunidades (Tofts & Silvertown, 2000; Bellwood & Hughes, 2001; Gotelli & Ellison, 2002; Kembel, 2009). En esencia, la teoría de reglas de ensamblaje intenta captar el o los procesos que pueden determinar el ensamble de las comunidades locales a partir de un “pool” regional de especies (Weiher & Keddy, 1999b). Aunque han sido propuestos muchos tipos de reglas de ensamblaje, el enfoque original de Diamond (1975) sigue siendo uno de los más utilizados (Graves & Gotelli, 1999; Gotelli & McCabe, 2002a; Ulrich, 2004). Originalmente, Diamond (1975) atribuyó la co-ocurrencia segregada en la avifauna de islas a interacciones competitivas entre las especies. Un reciente meta-análisis de 96 bases de datos publicadas encontró más pares de especies mutuamente excluyentes (“checkerboards”) y menos co-ocurrencia que lo esperado por azar (Gotelli & McCabe 2002). Esto sugiere que la co-ocurrencia observada en comunidades naturales es por lo general menor a la esperada por azar, indicando la acción de procesos ecológicos en la estructuración de las comunidades.

El anidamiento (“nestedness”) es un modelo adicional de coexistencia de especies en el cual la composición de comunidades pequeñas tiende a ser un subconjunto anidado de las especies de comunidades mayores (Patterson & Atmar, 1986). Este patrón es esperado cuando los gradientes ambientales ocasionan la colonización o extinción ordenada de especies (Ulrich & Gotelli, 2008). El anidamiento en las ocurrencias de especies ha sido reportado para

muchas comunidades en diferentes ecosistemas (Hausdorf & Hennig, 2003; Wethered & Lawes, 2005; Ulrich *et al.*, 2009).

Hasta hace poco, el anidamiento y la co-ocurrencia segregada fueron considerados como estructuras alternativas de las comunidades, asumiéndose un gradiente con ambas métricas en extremos opuestos del mismo (Leibold & Mikkelsen, 2002). Sin embargo, las comunidades pueden mostrar tanto anidamiento como una co-ocurrencia segregada (Wright, 1998; Canavero *et al.*, 2009). Este punto ha sido recientemente desarrollado tanto desde el análisis empírico como teórico (Ulrich & Gotelli, 2008). Actualmente se acepta que la presencia de especies entre hábitats puede ser anidada, a pesar de existir segregación mutua en los hábitats donde deberían coexistir, de acuerdo a la jerarquía de anidamiento. Además, los grupos de especies pueden ser mutuamente excluyentes pero presentar una estructura anidada dentro de los grupos (Lewinsohn & Prado, 2006). Sin embargo, cuando se utilizan modelos nulos, la detección simultánea de anidamiento significativo y co-ocurrencia segregada es rara (Ulrich *et al.*, 2009). En este sentido, el desarrollo de un marco teórico sólido para la coexistencia de especies en escenarios ecológicamente contrastantes debería contribuir a la generalidad y a la evaluación del papel de los diferentes mecanismos involucrados en la generación de los patrones observados.

A la fecha, la inmensa mayoría de la evidencia empírica para sobre patrones de coexistencia proviene de ecosistemas terrestres y de agua dulce (Sarà *et al.*, 2006; Sfenthourakis *et al.*, 2006; Tiho & Josens, 2007; Ulrich & Zalewski, 2007; Ward & Beggs, 2007; Decaëns *et al.*, 2008; Rooney, 2008). Los ecosistemas marinos en general y los bentónicos en particular, han sido muy escasamente

analizados desde esta perspectiva. Este hecho podría ser especialmente importante si se tiene en cuenta que las predicciones teóricas son generalmente apoyadas por datos provenientes de los sistemas cuyo análisis ha generado estas teorías.

Las características ecológicas del sistema de plataforma continental uruguaya en el Atlántico sudoccidental, tales como la naturaleza particular de los aspectos biogeográficos, oceanográficos, batimétricos y sedimentarios (ver Capítulos 1 y 2), contrastan con las observadas en otros sistemas donde se ha estudiado la coexistencia de especies. La estructura ambiental de este sistema, afectado por el Río de la Plata, ofrece gradientes suaves en un entorno de fondos blandos casi continuos con escasas o nulas barreras topográficas para la dispersión (ver Capítulo 3). En esta área, los gasterópodos bentónicos son elementos dominantes en los ecosistemas bentónicos, presentando una gran importancia económica y socio-ecológica (Carranza *et al.*, 2008; Defeo *et al.*, 2009). Además, y en contraste con otros grupos (e.g. Gotelli & Ellison, 2002), se cree que las interacciones interespecíficas no tienen gran importancia como factor determinante de la estructura de la comunidad de gasterópodos (Carranza & Horta, 2008; Capítulos 1 al 3).

En este Capítulo se analizó la estructura de coexistencia de gasterópodos bentónicos en la plataforma uruguaya. Con este fin, se analizaron bases de datos de presencia-ausencia, con diferente definición espacial, tamaño y composición de especies, a fin de evaluar los patrones de estructura comunitaria (co-ocurrencia segregada y anidamiento) en comunidades marinas bentónicas. Además, la definición y la extensión espacial de los conjuntos de datos analizados pueden reflejar la operación de diferentes procesos capaces

de generar patrones. Una reducida definición y extensión espacial puede ser útil para detectar patrones causados por interacciones directas entre especies o filtrado de nicho en escalas de tiempo ecológicas. Por el contrario, una gran extensión y definición espacial puede ser útil para detectar patrones metacomunitarios asociados a procesos históricos [(por ejemplo procesos biogeográficos, interacciones entre especies en escalas de tiempo evolutivo y/o ancestría compartida (e.g., Vamosi *et al.*, 2009)]. En este contexto, se evaluaron las siguientes predicciones: (1) al disminuir la definición espacial del muestreo, la co-ocurrencia de especies presentará segregación si el ensamble está competitivamente estructurado, (2) si la extensión espacial de los estudios aumenta, los patrones de ocurrencia presentarán agregación si el filtrado ambiental limita la distribución de las especies, y (3) se espera un patrón anidado cuando el conjunto de datos incluye una gran extensión espacial y, por tanto, fuertes gradientes ambientales.

2. Materiales y métodos

2.1. Base de datos y taxonomía

Se analizaron seis conjuntos de datos de 249 puntos de muestreo en la plataforma continental uruguaya y Río de la Plata. Estos conjuntos de datos difieren en el número de estaciones muestreadas, en el “grano” de las muestras (debido al uso de diferentes artes de muestreo) y en la extensión geográfica de los muestreos (ver Tabla 5.1), así como en el número y tamaño individual de las especies de gasterópodos. Los muestreos realizados en 1982 (B/P "Lérez") y 1983 (B/P "Lamatra") se realizaron con una draga tipo Petersen (0,1 m²) tamizando el sedimento usando un tamaño de malla de 1 mm (Layerle

& Scarabino, 1984). En cambio, durante las campañas realizadas a bordo del B/I “Aldebarán” de la Dirección Nacional de Recursos Acuáticos (DINARA; 2005 y 2006) se realizaron arrastres utilizando red de arrastre de fondo tipo Engel con una apertura horizontal de 24 m, un tamaño de malla de 10 mm y 100 mm de luz de malla en los extremos del copo.

Tabla 5.1: Resumen de la diversidad taxonómica (S = número de especies), artes de muestreo empleadas, grano, número de estaciones muestreadas y tamaño de las especies para cada conjunto de datos. Conjuntos de datos: 1: Layerle & Scarabino (1984); 2: Carranza & Scarabino (no publicado 1), 3 Carranza & Scarabino (no publicado 2), 4: Milstein et al. (1976); 5: Carranza y Horta (2008) y 6: Carranza et al. (2008).

Fuente	Arte	Grano (área barrida, m ²)	Estaciones	S	Tamaño (cm)*
1	Draga Petersen	1x 10 ⁻¹	119	78	< 1
2	Minirastra Adjunta a Red Engel	1x 10 ²	13	20	1–5
3	Rastra Piccard; Rastra Spatangue	1x 10 ²	19	20	1–5
4	Rock dredge	1x 10 ²	21	16	1–5
5	Red de arrastre tipo Engel	1x 10 ³	36	8	5–35
6	Red de arrastre tipo Engel	1x 10 ³	54	7	5–35

* Máxima longitud del caparazón. Para algunas especies sin o con reducción extrema del caparazón se consideró la longitud del cuerpo.

Los arrastres se realizaron con una velocidad de arrastre media de 3.5 nudos/h durante 30'. Adicionalmente se utilizaron una draga tipo Piccard adjunta a la red Engel (tamaño de malla de 10 mm) y una draga Spatangue (tamaño de malla de 0.5 mm). No existe información precisa sobre el muestreo realizado a bordo del B/I "Hero" (Milstein *et al.*, 1976) no existiendo información sobre el tamaño de malla, pero a juzgar por el material colectado se estima en cerca de 10 mm.

La identificación de especies se llevó a cabo ya sea in situ (es decir, a bordo de los buques de investigación) o en el laboratorio. La nomenclatura de las especies se basó en Scarabino (2004a), Scarabino *et al.* (2006b) y referencias allí incluidas. Existe material de referencia depositado en el Museo Nacional de Historia Natural (Montevideo). Las determinaciones previas de las especies de gasterópodos publicadas fueron revisadas, verificando la taxonomía y la precisión de los lugares reportados y teniendo especial consideración del status del material colectado. Sin embargo, algunas especies deben ser consideradas como Unidades Taxonómicas Operativas (UTO) ya que la determinación taxonómica, en particular para pequeños gasterópodos, sigue siendo problemática. Esto puede afectar a las comparaciones entre muestreos, y por esta razón el análisis estuvo centrado en la estructura del conjunto de datos. Esto es mucho menos problemático para los conjuntos de datos 4, 5 y 6 (ver Tabla 5.1), ya que taxonomía α para grandes gasterópodos está mucho más estabilizada.

2.2. Índices de estructura y modelos nulos

Se construyó una matriz de presencia-ausencia para cada conjunto de datos. La coexistencia de especies para cada matriz se cuantificó con tres índices diferentes: (1) número de combinaciones de especies (CO; Pielou & Pielou, 1968), (2) número de tableros de ajedrez perfectos (CH: Gotelli, 2000) y (3) el “score” de tableros de ajedrez (CS: Stone & Roberts, 1990). Estos índices permiten caracterizar diferentes atributos de la estructura de una comunidad: (1) CO cuenta el número de especies que siempre ocurren asociadas; (2) el índice CH, derivado directamente del análisis original de Diamond (Diamond,

1975), tabula el número de pares de especies que nunca co-ocurren, y (3) el índice CS mide el grado de co-ocurrencia de las especies, pero es menos estricta de CH, ya que no requiere la separación perfecta entre las especies. Estos índices y su desempeño relativo se describen en Gotelli (2000) y Gotelli & McCabe (2002a).

Se construyeron 500 matrices aleatorias utilizando el algoritmo de intercambio secuencial (Gotelli & Entsminger, 2001, 2003) sobre la base de cada conjunto de datos, para evaluar la significación estadística de los índices y para calcular la magnitud estandarizada del efecto. Se utilizó un modelo nulo con restricciones en filas y columnas (Ulrich & Gotelli, 2007; Ulrich *et al.*, 2009). Se estimó el grado de anidamiento mediante la métrica BR, que cuentan el número de discrepancias (ausencias o presencias) que deben ser borradas para producir una matriz perfectamente anidada (Brualdi & Sanderson, 1999). Este índice ha sido considerado como el más útil para evaluar el anidamiento (Ulrich *et al.*, 2009). Los análisis se realizaron con el programa COOC (Ulrich, 2006).

3. Resultados

Se colectaron 120 especies entre los seis estudios realizados en la plataforma de Uruguay y el estuario del Río de la Plata (Fig. 5.1). Aproximadamente el 15% de las especies analizadas correspondió a gasterópodos de gran tamaño (es decir, máxima longitud de concha de adultos > 5 cm), mientras que los restantes fueron de tamaño mediano (entre 1 y 5 cm) o pequeño (<1 cm; Tabla 5.1).

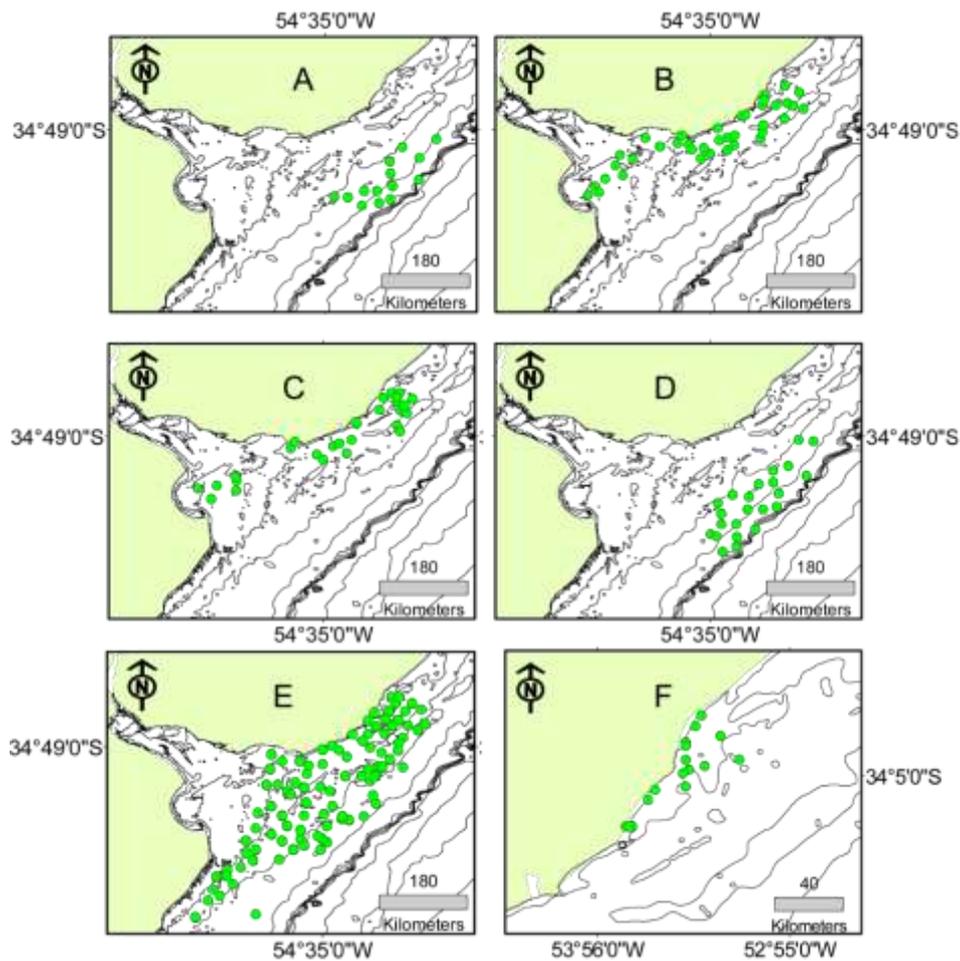


Figura 5.1. Ubicación de los puntos de muestreo estudiados en cada uno de los seis conjuntos de datos analizados en este trabajo. A: Carranza & Scarabino (no publicado 1), B: Carranza et al. (2008), C: Carranza & Scarabino (no publicado 2), D: Carranza & Horta (2008); E: Layerle & Scarabino (1984) y F: Milstein *et al.* (1976).

La mayoría de las especies (85 = 71%) fueron exclusivas de un solo conjunto de datos. De éstos, la gran mayoría correspondió a gasterópodos de tamaño pequeño (conjunto de datos 1). Dos especies (*Buccinanops cochlidium* y *Zidona dufresnei*) fueron registradas en cuatro campañas. Los conjuntos de datos mostraron poca superposición en la composición de especies (ver Anexo, Tabla A1). Los conjuntos de datos 5 y 6 fueron los más similares en composición de especies, ya que compartieron cuatro especies (*B. cochlidium*, *Z. dufresnei*, *Adelomelon beckii* y *Tonna galea*, Figura 5.2).

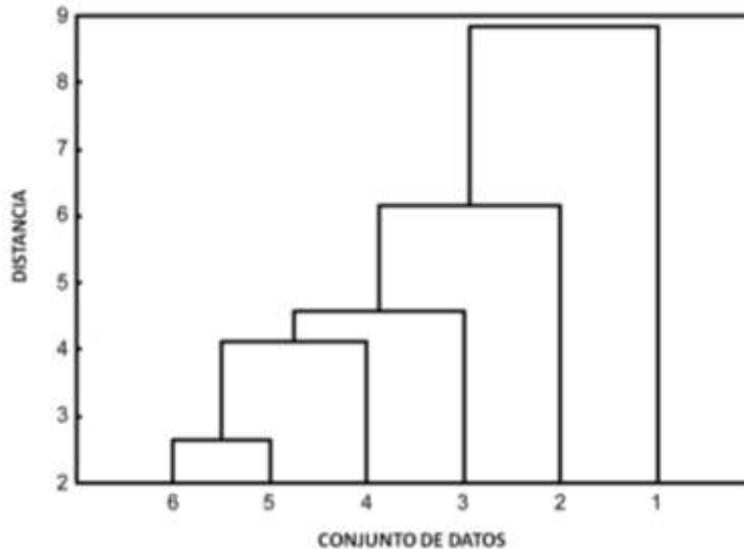


Figura 5.2. Dendrograma mostrando los resultados de un agrupamiento jerárquico aglomerativo de conjuntos de datos (índice de similitud de Bray-Curtis), basado en datos de presencia-ausencia. La mayoría de las especies (71%) fueron exclusivas de conjunto de datos, por lo que existió escaso solapamiento en la composición de especies (ver anexo, Tabla A1). Los conjuntos de datos se numeran como en la Tabla 5.1.

Dentro de cada base de datos, el número de combinaciones de especies (CO) observado no difirió de las expectativas del modelo nulo. Del mismo modo, no se detectó anidamiento en ningún conjunto de datos, observándose valores no significativos del índice BR. Además, para la mayoría de las matrices, las estimaciones de CS no difirieron de las esperadas por azar en el marco del modelo nulo (Tabla 5.2). Solamente en un caso (conjunto de datos 5), el CS observado fue más alto que el esperado por azar, indicando menos taxa en común que lo esperado por el azar, sugiriendo la acción de un proceso estructurador. Por otra parte, para la mayoría de las matrices, el número observado de las unidades de tablero de ajedrez (CH) fue significativamente diferente del obtenido para las matrices ensambladas al azar: más del 80% de las matrices de mostraron significativamente más pares de especies mutuamente excluyentes.

Tabla 5.2. Resumen de los resultados de la rutina de remuestreo usando los índices de estructura BR (índice de discrepancia Brualdi) para anidamiento y CS (C-Score de Stone & Roberts), CO (número de combinaciones de especies) y CH (número de pares de tablero de ajedrez) para co-ocurrencia. Entre paréntesis se muestran los intervalos de confianza al 95% para cada índice, obtenidos después de 1000 iteraciones del algoritmo de remuestreo. Los asteriscos destacan los valores significativos. Los conjuntos de datos se numeran como en la Tabla 5.1.

Fuente	Medida de Estructura			
	BR	CS	CO	CH
1	198 (186–199)	9.22 (8.85–9.26)	8 (4–18)	2598* (2546–2590)
2	36 (34–41)	2.25 (2.14–2.33)	14 (11–28)	375 * (347–366)
3	31 (29–35)	4.79 (4.27–4.86)	3 (0–7)	149* (136–148)
4	28 (25–30)	6.06 (5.75–6.5)	1 (0–3)	64 (59–71)
5	23 (20–25)	17.57* (15.75–16.75)	0 (0–1)	19* (12–18)
6	30 (29–35)	48.86 (47.52–50.86)	0 (0–0)	7** (2–7)

4. Discusión

Este es el primer estudio de los patrones de coexistencia en gasterópodos marinos, a una escala regional, utilizando conjuntos de datos contrastantes en cuanto a la definición espacial de los muestreos (grano), la extensión geográfica estudiada y la composición de especies. La hipótesis de existencia de patrones en el ensamble, en particular la co-ocurrencia segregada, fue apoyada casi exclusivamente por el índice de CH. Por otra parte, no se detectó anidamiento en ningún conjunto de datos. Así, en general, la hipótesis nula de ausencia de estructura no puede ser falsificada en este estudio, ya que sólo el 25% de los análisis mostró una estructura significativa. En general, estos resultados contrastan con aquellos obtenidos por Gotelli & McCabe (2002) en base a una gran cantidad de comunidades de plantas y animales no parásitos, donde todos los índices de co-ocurrencia sugirieron una menor coexistencia de

especies en las comunidades naturales que lo esperado por azar. Más aun, los resultados presentados en este Capítulo indican que la ausencia de estructura parece ser independiente del grano, extensión y composición de especies, en contraste con resultados recientes y expectativas teóricas (Sanders *et al.* (2007). Con respecto al efecto de grano, Boschilia *et al.* (2008) mostraron la coherencia en patrones de co-ocurrencia de agua dulce a través de una variedad de escalas espaciales para macrófitas acuáticas.

Un patrón de distribución anidado parece ser un atributo común de conjuntos de especies en los archipiélagos insulares, ya que una gran parte de las biotas examinadas mostraron anidamiento significativo (Boecklen, 1997; Bird & Boecklen, 1998; Hausdorf & Hennig, 2003; Wethered & Lawes, 2005). En este trabajo no se detectó ningún patrón anidado, a pesar de analizar estudios que abarcan una gran extensión espacial y, por tanto, fuertes gradientes ambientales. Esto sugiere que el anidamiento puede ser detectado a través de gradientes en superficie disponible, pero no a través de otros gradientes ambientales. Sin embargo, Boecklen (1997) encontró que una parte de la variación en el grado de anidamiento puede ser atribuible a la taxonomía, ya que los invertebrados acuáticos tendían a tener grados de anidamiento significativamente más bajos que otros grupos taxonómicos. Boecklen (1997) atribuyó esta observación a: (1) altos niveles de endemismo, (2) los invertebrados acuáticos, en particular, pueden presentar tasas relativamente altas de dispersión intra-archipiélago junto con niveles relativamente altos de la persistencia de la población, y (3) un artefacto de incluir sistemas acuáticos en el análisis, ya que los invertebrados acuáticos presentan significativamente menos anidamiento que los invertebrados terrestres. Los resultados corroboran

esta observación, sugiriendo que el escaso anidamiento característico de ensamblajes de invertebrados puede ser la norma en los ambientes acuáticos, a través de una variedad de escalas espaciales y ecosistemas.

Aunque no se encontró ningún patrón general, la co-ocurrencia segregada de especies se detectó en la mayoría de los conjuntos de datos. El número de pares de especies que no co-ocurren en ningún sitio fue mayor que lo esperado por azar en el 80% de las matrices, y el número medio de unidades de tablero de ajedrez (CH) entre todos los pares posibles de especies fue mayor de lo esperado para un conjunto de datos (conjunto 5). Aunque el CH es muy inestable y una entrada única modificada puede alterar los resultados, siendo propensos a error tipo II, el principal problema de este índice podría ser la falta de detección de patrones (Gotelli 2000). Por lo tanto, puede considerarse que los patrones observados a través del índice CH son robustos, ya que fueron detectados a pesar de la reducida potencia estadística del análisis. Los conjuntos de datos aquí analizados representan "listas de muestreo" *sensu* Gotelli (2000), es decir, listas de las especies procedente de muestras estandarizadas dentro de áreas de hábitat relativamente homogéneas, generadas a partir de estudios ecológicos de corto plazo. Así, el patrón de co-ocurrencia segregada representado por el índice de CH para la mayoría de los conjuntos de datos y el C-Score para el conjunto de datos 5 pueden surgir debido a interacciones antagónicas entre especies o a diferencias interespecíficas en las preferencias ambientales. Respecto al primer mecanismo, algunos meta-análisis recientes no sugieren una fuerte interacción entre pares de especies congénicas, sino el efecto de las contingencias históricas y un efecto diferencial de hábitat (Sfenthourakis *et al.*, 2006). La

segregación espacial de especies también puede ocasionarse debido a efectos de diferentes capacidades de dispersión y los requisitos de nichos, la biogeografía de las especies y su historia evolutiva (Gotelli & McCabe, 2002a; Ulrich & Gotelli, 2008). La existencia de distintas preferencias no puede rechazarse como una explicación general, ya que la segregación observada puede indicar la presencia de más de un ensamble asociado con diferentes características ambientales dentro del área estudiada (Azevedo *et al.*, 2006). En este estudio, por lo menos tres conjuntos de datos muestran este patrón. Carranza & Horta (2008) observaron una segregación espacial de los ensambles de especies de gasterópodos a lo largo de gradientes batimétricos y latitudinales, convirtiendo a la partición de hábitat en una hipótesis probable para explicar el C-Score observado para este conjunto de datos. Sin embargo, en casi todos los casos (con la excepción del conjunto de datos 4), y pese a las diferencias en el muestreo, la zona en cuestión fue lo suficientemente extensa como para abarcar una variabilidad ambiental significativa. Este mismo hecho fue observado en el Capítulo 1 por medio de un análisis de agregación de estaciones sobre la base de datos biológicos. Del mismo modo, Layerle & Scarabino (1984) encontraron una fuerte correlación entre los ensambles de moluscos y el sedimento superficial, asociada a tres faunas distintas características de fondo de barro, arena fina y arena mediana, respectivamente.

Como una explicación general, las condiciones ambientales contrastantes de los ecosistemas terrestres y marinos, y en particular la naturaleza "abierto" de las comunidades bentónicas, asociadas a un mayor capacidad de dispersión (Grantham *et al.*, 2003), puede conducir a comunidades más homogéneas, en

las cuales resulta difícil detectar patrones en la coexistencia de especies. El régimen de disturbio también puede provocar una disrupción en los patrones de co-ocurrencia, induciendo una agregación al azar (Sarà *et al.*, 2006). Sin embargo, esto no es un patrón general (Sanders *et al.*, 2007). En el sistema aquí estudiado, aunque las características del sedimento son relativamente constantes (Correia *et al.*, 1996), la salinidad, temperatura y otras características oceanográficas son altamente variables en el tiempo y el espacio, lo cual afecta la estructura de la comunidad bentónica de gasterópodos (ver Capítulos 1 a 3). Sin embargo, no resulta claro si la variabilidad en las condiciones oceanográficas puede considerarse como un verdadero disturbio en los ensamblajes aquí estudiados.

Ciertos procesos, tales como los responsables de los efectos “Almacenamiento” y “Rescate” (Gotelli, 1997) resultan mecanismos plausibles para explicar la coexistencia de especies (Miller & Chesson, 2009) 2009). Congruentemente, en este estudio, el contexto ambiental de la metacomunidad, presenta modificaciones o cambios del ambiente y las especies involucradas tienen muy altos potenciales de dispersión (larvas planctónicas). Además, la presencia de ciclos de vida largos con varios eventos reproductivos (Giménez *et al.*, 2004; Bigatti *et al.*, 2007) puede amortiguar el crecimiento de la población contra los fenómenos desfavorables. Así, la combinación de elevados índices de inmigración junto con bajas tasas de extinción local, puede promover las altas tasas de coexistencia de especies que sugieren los resultados aquí presentados. Estos mecanismos pueden operar en contra de la estructura espacial de las comunidades por interacciones antagónicas y filtrado de nicho.

5. Conclusiones

Un arreglo aleatorio de las especies de cada conjunto de datos fue la regla en este estudio. Futuros estudios deberían tratar de determinar la causalidad de la falta de estructura en la coexistencia de especies, dado que la correlación entre procesos y patrones sigue siendo una laguna importante en la ecología de comunidades (Agrawal *et al.*, 2007). Sin embargo, se sugiere que la combinación de elevados índices de inmigración, junto con bajas tasas de extinción local, puede promover la coexistencia de especies bentónicas en ensamblajes de gasterópodos. Además, los resultados sugieren que la invariancia de escala en los patrones de coexistencia, al menos en una escala regional, puede ser una regla general para comunidades bentónicas. Si el objetivo último de la teoría de las reglas de ensamblaje es descubrir las reglas de ensamblaje universales de las comunidades naturales, es necesario contar con más datos empíricos en escenarios ecológicos contrastantes a fin de obtener un panorama completo de los patrones comunitarios y sus procesos causales en la mayoría de los biomas de la Tierra.

Capítulo 6

Relación taxonómica y estructura espacial en un ensamble de gasterópodos bentónicos de plataforma ⁶

Las especies filogenéticamente relacionadas comparten atributos que conducen a respuestas comunes a las condiciones ambientales, pero que también pueden producir la exclusión de algunas de ellas por especies emparentadas. Estos procesos podrían generar patrones de atracción o repulsión filogenética en las comunidades, donde las especies tienden a coexistir más o menos de lo esperado por azar. En tal sentido, este Capítulo tiene como objetivos (1) analizar la estructura filogenética de un conjunto de gasterópodos bentónicos en el Océano Atlántico Sudoccidental, (2) analizar la interrelación entre su estructura filogenética y los patrones de distribución espacial, (3) comparar los resultados generados mediante el análisis de datos de presencia y de modelos predictivos de distribución de especies, y 4) explorar aspectos de los conocimientos adquiridos que puedan ser útiles para el diseño de medidas de conservación y/o acciones de manejo. La hipótesis nula de que todas las especies provienen del mismo ensamble fue rechazada independientemente del enfoque utilizado, lo que indica la existencia de estructura en el ensamble estudiado. Sin embargo, una alta proporción de las comunidades pueden ser consideradas como ensambles aleatorios del “pool” regional de especies. Esto puede estar relacionado con la ausencia de un vínculo entre las distancias taxonómicas y la similitud ecológica de las especies. Por lo tanto, las explicaciones históricas sobre la estructura del ensamble de gasterópodos aquí estudiado deberían desempeñar un papel relativamente menor en comparación con hipótesis relacionadas con condiciones ecológicas actuales. Se sugiere que las comunidades locales que muestran una relación taxonómica significativamente diferente de lo esperado por azar deben considerarse para el diseño de medidas de conservación espacialmente explícitas.

⁶ Carranza, A., Arim, M., Defeo, O. Taxonomic relatedness and spatial structure of a shelf benthic gastropod assemblage. *Diversity & Distributions*.

1. Introducción

La Ecología ha hecho un gran esfuerzo para entender cómo las comunidades naturales están estructuradas mediante el estudio del efecto de procesos actuales en comunidades geográficamente restringidas (Ricklefs & Schluter, 1993). Sin embargo, esta limitada escala temporal y espacial de análisis suele ser insuficiente para explicar los patrones observados (Ricklefs & Schluter, 1993; Hubbell, 2001). En este contexto, nuevos enfoques han incorporado datos filogenéticos en ecología de comunidades, bajo la premisa básica de que éstos proporcionan un marco histórico para cuantificar los patrones evolutivos y ecológicos e inferir los procesos subyacentes (Lovette & Hochachka, 2006; Ricklefs, 2006; Harrison & Cornell, 2007; Emerson & Gillespie, 2008; Vamosi *et al.*, 2009). Estos nuevos enfoques pueden arrojar luz sobre el papel de los procesos históricos en la configuración de los patrones ecológicos a grandes escalas espaciales (Wiens & Donoghue, 2004b; Graham & Fine, 2008).

Los procesos históricos pueden tener un efecto fuerte sobre la estructura comunitaria debido a la historia evolutiva compartida del “pool” regional de especies que integran las comunidades locales, esencialmente porque el conjunto de atributos compartidos por estas especies a menudo depende de una historia evolutiva común (Webb *et al.*, 2002a; Ricklefs, 2007). Esto se debe a la acción combinada de varios mecanismos, entre ellos la ancestralidad común, condiciones ambientales similares durante la evolución de un linaje, y el conservadurismo de nicho entre especies estrechamente relacionadas (Cavender-Bares *et al.*, 2009).

Dos mecanismos escala-dependientes han sido propuestos como los principales determinantes de la estructura filogenética de las comunidades: el

filtrado de nicho y la competencia (Webb *et al.*, 2002a). La filogenia de comunidades se basa en el análisis de los papeles relativos de diferentes procesos en la composición local de las comunidades, teniendo en cuenta la filogenia de los linajes actuales y la tasa de evolución de los rasgos funcionales (Weiher & Keddy, 1999b; Webb, 2000a; Webb *et al.*, 2002a). El razonamiento básico es que, dadas dos o más especies estrechamente emparentadas y ecológicamente similares, éstas deben compartir similares requerimientos ambientales, lo cual aumenta la probabilidad de coexistencia. Sin embargo, las especies estrechamente relacionadas también deberían experimentar fuertes interacciones competitivas debido a su semejanza ecológica, lo que limita la coexistencia y por lo tanto genera selección de rasgos divergentes (Cavender-Bares *et al.*, 2009). Por lo tanto, estos procesos producen patrones antagónicos en la estructura de la comunidad, determinando el equilibrio entre la atracción (filtrado de nicho) y repulsión filogenética impulsada por la competencia (sobredispersión filogenética). Además, considerando que el filtrado de nicho y la competencia pueden operar a diferentes escalas espaciales, ambos procesos no son mutuamente excluyentes, a pesar de ser antagonistas. Así, las especies con atributos similares podrían agruparse en grandes escalas espaciales, pero presentar exclusión mutua a pequeñas escalas espaciales (Webb *et al.*, 2002a).

Los análisis filogenéticos de la estructura de las comunidades han sido generalmente realizados utilizando el nicho realizado de las especies (Tofts & Silvertown, 2000; Knouft *et al.*, 2006; Hardy & Senterre, 2007; Bersier & Kehrli, 2008; Emerson & Gillespie, 2008). Este enfoque puede subestimar los efectos

de los procesos históricos en los nichos fundamentales de las especies (Fig. 6.1).

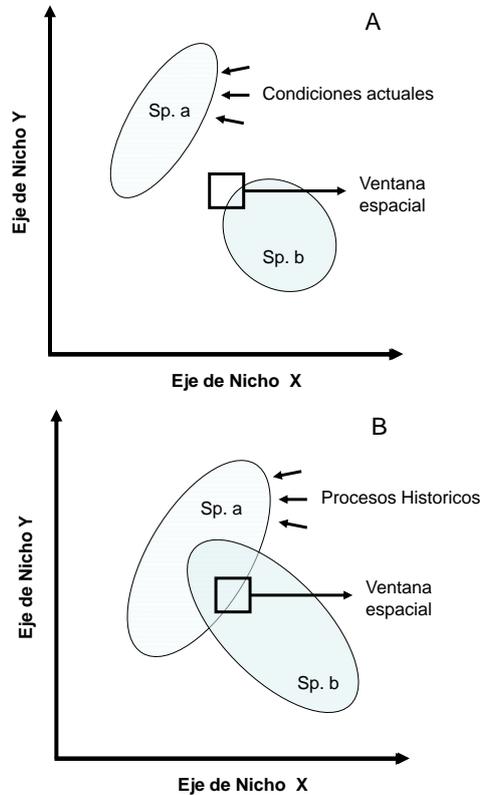


Figura 6.1. Marco conceptual ilustrando los efectos de considerar patrones de coexistencia de un par de especies hipotético en una unidad espacial dada (muestra), usando el nicho realizado (A) afectado por procesos ecológicos actuales y (B) el nicho fundamental, determinado por procesos históricos. Esto último determina una estructura de coexistencia afectada por la operación de fuerzas ecológicas durante la diversificación de clados. Cuando la distribución observada de las especies (A) se desvía de la esperada a partir del nicho fundamental (B), puede inferirse la operación de procesos ecológicos actuales.

Sin embargo, los avances en los enfoques de modelado de nicho (Elith *et al.*, 2006; Phillips & Dudík, 2008) permiten analizar el efecto de los procesos históricos en la estructura de la comunidad, teniendo en cuenta tanto los nichos realizados como los nichos fundamentales de las especies (Knouft *et al.*, 2006). Una vez que el nicho fundamental de las especies es estimado mediante la modelación del nicho, es posible obtener las comunidades esperadas en

diferentes regiones a partir del conjunto de especies que podrían encontrar condiciones locales favorables.

El nicho fundamental de las especies está estrechamente relacionado con el filtrado de nicho. Si la conservación de nicho domina la historia evolutiva de un determinado grupo, entonces las comunidades esperadas a partir del modelado del nicho fundamental deberían presentar mayor similitud filogenética entre sí que lo esperado por azar ("Phylogenetical clustering"; Emerson & Gillespie, 2008; Vamosi *et al.*, 2009). Sin embargo, si la diversificación de nicho fue una fuerza importante en la radiación del grupo, la repulsión filogenética dominará estas comunidades hipotéticas ("Phylogenetical Overdispersion"; Emerson & Gillespie, 2008). Por otra parte, las diferencias entre la estructura comunitaria observada y esperada a partir del modelado de nichos fundamentales pueden proporcionar nuevos conocimientos sobre la importancia de las interacciones locales luego del filtrado de nicho: si las comunidades observadas presentan menor similitud filogenética que la esperada desde el enfoque de nicho fundamental, esto puede indicar un efecto de procesos antagónicos a escala local. En cambio, si se observa agrupación filogenética, puede inferirse que el ambiente debe estar filtrando otros atributos no tomados en cuenta a la hora del modelado de nicho, o bien que otros procesos, como la limitación de dispersión, pueden estar operando (Tofts & Silvertown, 2000). Así, el análisis simultáneo de los efectos sobre la estructura filogenética de la comunidad estimada a partir de los nichos fundamentales y realizados, mejorará la comprensión de los vínculos entre los procesos ecológicos evolutivos y actuales en la configuración de la estructura de las comunidades locales.

El análisis de biotas regionales exige un inventario faunístico de alta calidad. Aunque los registros de presencia de especies almacenados en las colecciones proporcionan conocimiento sobre la distribución geográfica de las especies, para la mayoría de las regiones y grupos taxonómicos no existen aún datos detallados (Tsoar *et al.*, 2007). En tal sentido, los modelos predictivos de distribución de especies (en lo sucesivo PSDMs por sus siglas en inglés) o modelado de nicho ecológico fundamental de las especies son herramientas cada vez más usadas para la estimación de los patrones de distribución de las especies (Guisan & Zimmermann, 2000; Araújo & Guisan, 2006; Elith & Leathwick, 2007; Travaini *et al.*, 2007). Los PSDMs constituyen herramientas útiles para analizar la estructura comunitaria en base a las comunidades simuladas ensambladas, usando la superposición de nichos fundamentales de las especies y evitando artefactos causados por esfuerzos de muestreo desigual para diferentes taxa y/o ambientes. Este enfoque permite vincular los procesos evolutivos y ecológicos con los patrones espaciales observados en conjuntos faunísticos (e.g., (Rowden *et al.*, 2004).

Los gasterópodos bentónicos de la Zona Económica Exclusiva del Uruguay, en el Océano Atlántico Sudoccidental (OAS) ofrecen una oportunidad única para analizar los efectos relativos de los regímenes oceanográficos y efectos históricos profundos en la estructura de ensamble. En esta región, las variables ambientales influyen fuertemente en la estructura comunitaria (Capítulos 1 a 3). En particular, el régimen oceanográfico (ver Capítulo 1) determina la confluencia entre biotas subantárticas, subtropicales y endémicas de la zona de confluencia, con historias evolutivas contrastantes (Martínez & del Río, 2002a;

Capítulo 1). Se espera por lo tanto una fuerte señal histórica en la composición del ensamble aquí estudiado.

Este Capítulo tiene como objetivos: (1) analizar la estructura filogenética de un ensamble de gasterópodos bentónicos a escala regional; (2) analizar la vinculación entre la estructura filogenética de este ensamble y sus patrones de distribución espacial, (3) comparar los resultados obtenidos mediante el análisis de los datos de presencia y los PSDMs, y (4) explorar aspectos de los conocimientos adquiridos que puedan ser útiles para el diseño de medidas de conservación y/o acciones de manejo. Un objetivo final de este trabajo es explorar los vínculos entre la filogenia de comunidades y la biología de conservación.

2. Materiales y métodos

2.1. Modelo de estudio

Una restricción común para la incorporación de filogenias en los estudios de estructura de comunidades se encuentra relacionada con la ausencia de información filogenética para muchos taxa. En tales casos, la taxonomía constituye una aproximación razonable para la comprensión de los procesos evolutivos (Hardy & Senterre, 2007) 2007). Esto es particularmente cierto para los moluscos gasterópodos, un grupo monofilético relativamente bien conocido (Harasewych *et al.*, 1997; Ponder *et al.*, 2007; Sigwart & Sutton, 2007). La utilidad de niveles taxonómicos para producir sustitutos de las distancias filéticas ha sido demostrada empíricamente, con apenas impactos menores en estimaciones de la diversidad filogenética y/o la distinción taxonómica entre unidades espaciales de análisis (Hardy & Senterre, 2007). Para este trabajo se

recopilaron e integraron todos los registros disponibles, especialmente explícitos, de gasterópodos bentónicos de la plataforma continental uruguaya y del estuario del Río de la Plata, a partir de material recogido en campañas de investigación bordo del B/I "Aldebarán" (Dirección Nacional de Recursos Acuáticos), material almacenado en el Museo Nacional de Historia Natural (Montevideo), artículos publicados y/o registros no publicados de los autores. Los conceptos y la nomenclatura de especies se basaron en Scarabino (2004a), Scarabino *et al.* (2006b) y sus referencias, mientras que la clasificación supraespecífica se basó en Bouchet & Rocroi (2005). Un resumen de la taxonomía utilizada se adjunta a este trabajo (ver Anexos, tabla A2). Las determinaciones taxonómicas anteriores de las especies fueron revisadas y actualizadas de ser necesario, así como la precisión de sitios los reportados, teniendo especial consideración del status (es decir, si los animales fueron colectados vivos) del material.

2.2. Modelado de nicho

Los PSDMs fueron construidos utilizando el software para el modelado de hábitat con máxima entropía (Maxent V3.3.1, disponible gratuitamente en <http://www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent>). Las capas ambientales usadas para el modelado fueron profundidad, tipo de sedimento y valores máximos, mínimos y medios de temperatura y salinidad del agua de fondo (ver Anexo, Figs. A1 a A4). Los datos fueron obtenidos a partir de unas 1000 medidas in situ e información publicada (Guerrero *et al.*, 1997b). Para la construcción de cada capa ambiental se utilizaron métodos de interpolación espacial. Las variables para el modelado del nicho se seleccionaron para

representar las principales dimensiones abióticas que afectan la distribución de los gasterópodos a esta escala espacial (ver Capítulos 2 y 3)

Para determinar la distribución de máxima entropía se emplearon 10000 puntos, aplicando la regla de corte "*Equal Training Sensitivity and Specificity*", que proporciona la estimación más conservadora de distribución potencial (Lobo *et al.*, 2008). Se utilizaron los parámetros que por defecto brinda Maxent, usando las características "Lineal", "Producto", "Cuadrática" y "Bisagra". Cada una de estas características implica diferentes relaciones entre las variables predictivas y la variable de respuesta. Los modelos fueron creados usando el 75% de las localidades para generar el modelo (proceso de entrenamiento) y el 25% restante para su evaluación. Dado que los rangos de distribución de las especies son considerablemente más pequeños que sus rangos potenciales (Verbruggen *et al.*, 2009), este procedimiento tuvo por objeto reducir la sobreestimación del hábitat potencial de las especies, considerando simultáneamente la probable falta de representación de especies raras y/u operacionalmente difíciles de detectar. Una vez obtenidos los modelos, cada mapa individual se integró en un SIG y se solaparon a efectos de construir un ensamble simulado. Luego se construyó una matriz de presencia/ausencia para los registros observados y simulados de la comunidad, usando cuadrantes experimentales de 0.25 grados decimales de lado.

2.3. Análisis multivariado

El primer paso del análisis multivariado consistió en explorar la existencia de algún tipo de estructura en el ensamble, usando las matrices de presencia/ausencia para los ensambles observados y simulados. Para ello, se

utilizó la rutina *Perfil de Similitud* (SIMPROF), un procedimiento de permutación que ordena las similitudes en la composición de un grupo de muestras y luego ordena estas similitudes en función de sus rangos (Clarke *et al.*, 2008). Este perfil fue comparado luego con el perfil esperado bajo una hipótesis nula simple de ausencia de estructura dentro de la matriz. La existencia de estructura puede ser utilizada como una base objetiva para explorar el impacto de las señales filogenéticas.

Para tener en cuenta los impactos de la filogenia en la estructura de la comunidad, se evaluó formalmente la hipótesis nula de ausencia de relación entre la distribución de especies y la estructura filogenética del ensamble, utilizando el procedimiento RELATE (Clarke *et al.*, 2008). Las matrices de similitud para ambas matrices de presencia/ausencia se construyeron utilizando el coeficiente de Bray-Curtis (Bray & Curtis, 1957). Se utilizó la rutina SPDIST (Clarke *et al.*, 2008) para generar una matriz de distancia taxonómica entre todos los pares de especies.

Por último, se utilizó la rutina TAXDTEST (Clarke *et al.*, 2008) para evaluar formalmente la hipótesis nula de que la presencia de una especie representa una selección al azar del "pool" regional. Con este fin, se seleccionaron al azar submuestras con diferentes números de especies, representándose gráficamente los valores esperados como una probabilidad de embudo (nivel de significancia de 0.05), contra los cuales fueron graficados los valores observados de distinción taxonómica. Este procedimiento permite determinar si una muestra tiene una diversidad taxonómica significativamente diferente de lo esperado por el modelo nulo. El índice de diversidad taxonómica [Distinción Taxonómica Promedio, AvTD (D +): (Clarke & Warwick, 1998)] indica la

distancia media que conecta a los pares de especies presentes en una muestra. La hipótesis nula (el valor observado de AvTD para cada muestra presenta una estructura taxonómica representativa de una muestra al azar del "pool" regional) fue rechazada si la muestra no se ubicó dentro del embudo de probabilidad del 95%. Todos los análisis multivariados se realizaron con el paquete de software PRIMER 5, utilizándose ARCGIS V.9.2 para visualizar la distribución espacial de los resultados.

3. Resultados

3.1. Base de datos

La matriz de presencia/ausencia incluyó 1165 registros de 129 especies (Ver Anexo, tabla A1) en un total de 119 cuadrantes de 0.25 x 0.25 grados decimales. El promedio de registros por cuadrante fue 9.79, mientras que el promedio de registros de cada especie fue 9.03, desde 1 hasta 123. La comunidad simulada (compuesta por 93 especies distribuidas en 137 cuadrantes) incluyó 2503 registros de "presencia", casi duplicando el número de especies presentes en promedio en los cuadrantes experimentales (Tabla 6.1).

3.2. Modelado de nicho

Los PSDMs se generaron para las 93 especies registradas. El AUC promedio de todos los modelos durante la etapa de entrenamiento fue 0.89 (SD = 0.09), mientras que los modelos predijeron una ocurrencia promedio de 17% (SD = 0.11) del área total de estudio. Los valores relativamente altos de AUC

permiten inferir que las variables incluidas para el modelado fueron significativas para determinar la distribución de especies. La distribución generada utilizando umbrales concretos estuvo, en general, de acuerdo con las distribuciones conocidas de las especies modeladas.

Tabla 6.1: Estadística descriptiva de las bases de datos: N, promedio, número de datos de presencia (PR), mínimo, máximo y desvío estándar (Std. Dev.) de registros por unidad espacial (UE) y por especies para los ensamblajes observados (Obs) y simulados (Sim).

	N	Promedio	PR	Mínimo	Máximo	Std.Dev.
Registros por UE (Obs)	119	9.79	1165	1	132	15.45
Registros por especie (Obs)	129	9.03	1165	1	123	16.59
Registros por UE (Sim)	137	18.27	2503	1	48	11.86
Registros por especie (Sim)	93	26.91	2503	1	63	17.10

3.3. Análisis multivariado

Se observó la presencia de estructura para los ensamblajes observados [$P_i = 3.168$, $p < 0.001$] y simulados [$P_i = 9.181$, $p < 0.001$] (prueba SIMPROF)]. Por lo tanto, la hipótesis nula de que las muestras de ambos grupos provienen del mismo ensamble fue rechazada. El perfil de similitud observado difirió notablemente del obtenido mediante procedimientos de permutación para ambos casos, con valores de similitud de Bray-Curtis más altos y bajos (ensamble simulado) y más bajos (ensamble observado) que lo esperado por azar (Fig. 6.2).

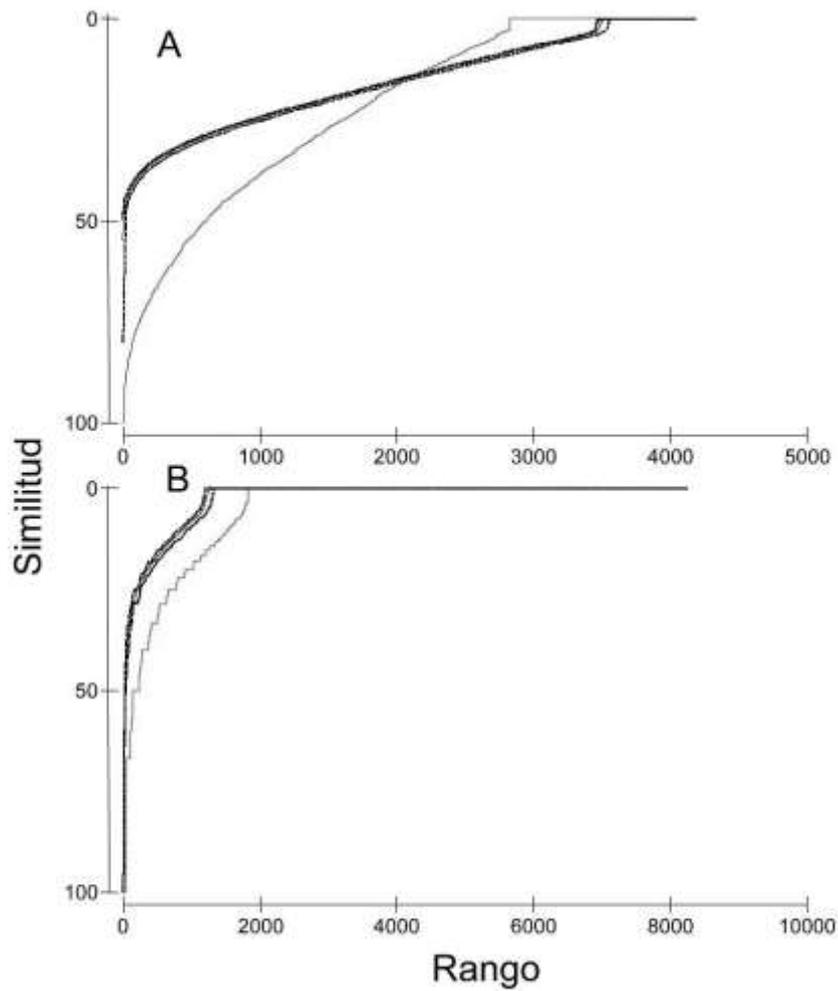


Figura 6.2. Perfiles de similitud (SIMPROF) mostrando las similitudes ordenadas entre especies y graficadas en función de sus rangos para los datos reales (línea roja) y permutados. Se muestra la media de 1000 matrices y los intervalos de confianza del 99% (línea negra) que indican el perfil de similitud esperada. La similitud fue calculada usando el índice de Bray-Curtis. Se muestran los resultados para los ensambles simulados (A) y observados (B). En el ensamble simulado se detectó una estructura que indica una menor similitud que la esperada por azar hacia los menores rangos y una mayor similitud en rangos altos. Para los ensambles observados, todos los pares de especies mostraron una menor similitud que la esperada por azar.

Sin embargo, esta estructura no se correlacionó con la distancia taxonómica entre pares de especies, aunque el método de correlación de rangos (Spearman ponderado Rho) sugirió una señal más clara para el ensamble observado ($Rho = 0.145$, $p = 0.069$) que para el simulado ($Rho = -0.043$, $p = 0.512$) después de 1000 permutaciones. Por lo tanto, no pudo rechazarse la

hipótesis nula de ausencia de relación entre las distancias taxonómicas y la similitud ecológica de las especies para ambos ensambles.

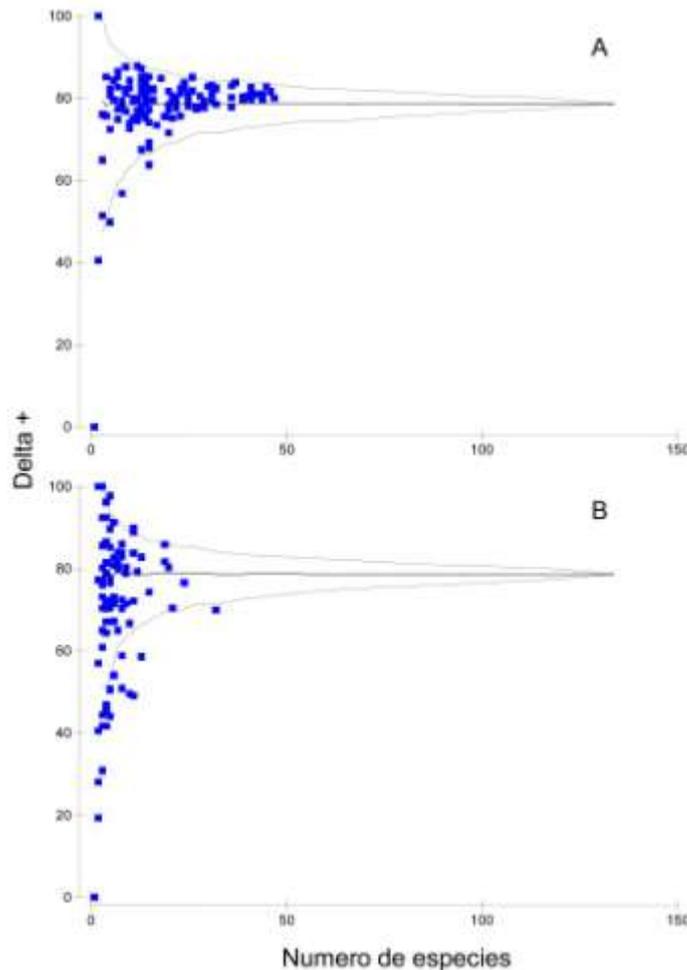


Figura 6.3. Distinción taxonómica promedio (Delta +) e intervalos de confianza del 95% para el ensamble simulado (A) y observado (B). Los puntos ubicados debajo de los intervalos de confianza representan unidades espaciales cuya distinción taxonómica promedio es menor que la esperada por azar (agrupamiento filogenético), mientras que aquellas ubicadas por arriba de los mismos indican sobredispersión filogenética.

Se identificaron algunas áreas cuya distinción taxonómica promedio fue significativamente superior o inferior de lo esperado por azar, aunque la mayoría de las muestras se ubicó dentro del embudo de intervalos de confianza del 95% generado después de 1000 permutaciones (TAXDTEST: Fig. 6.3). Sin embargo, este patrón casi desapareció en el ensamble simulado,

observándose únicamente algunas comunidades locales fuera de los intervalos de confianza, indicando un agrupamiento filogenético significativo (Figs. 6.3 y 6.4).

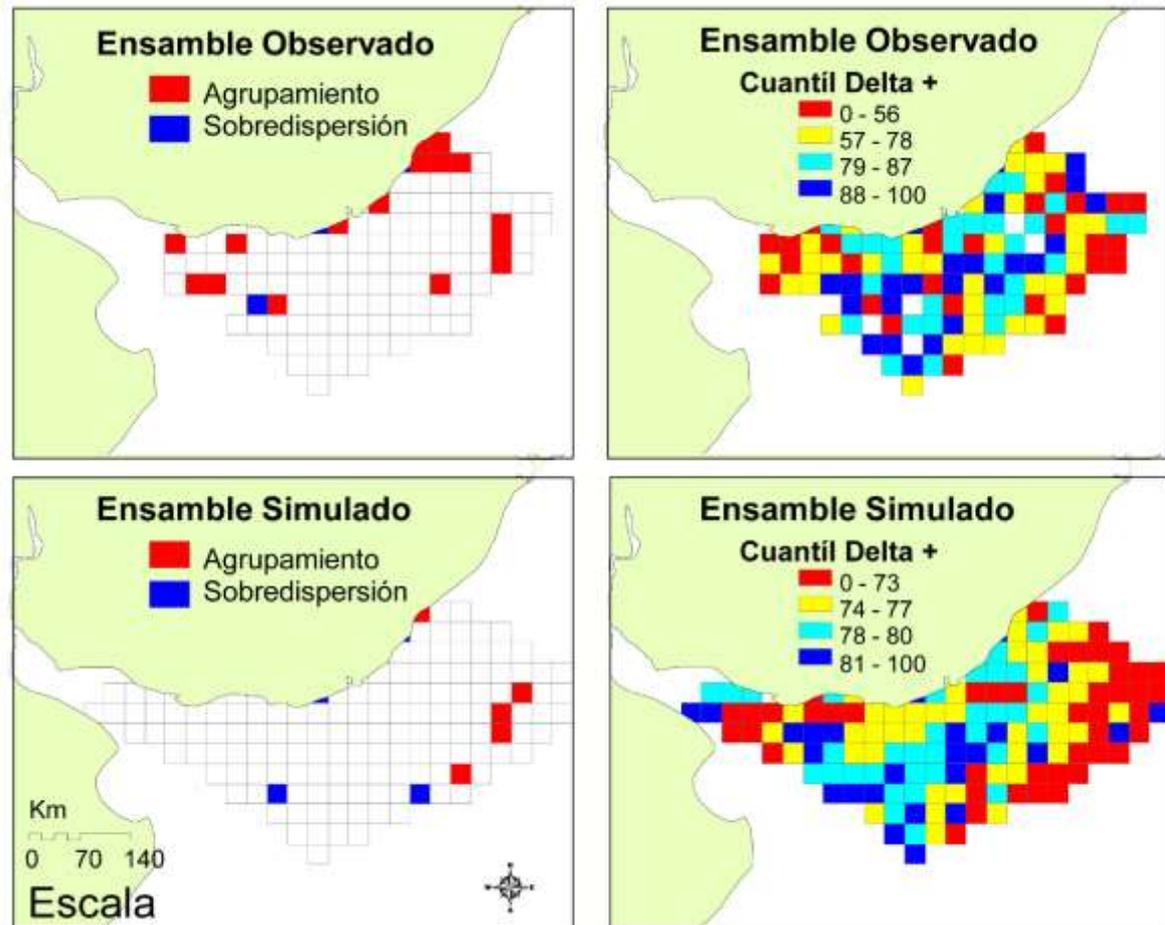


Figura 6.4: Distribución de unidades espaciales (ensambles locales) mostrando agrupamiento o sobredispersión filogenética para los ensambles observados y simulados. Se muestra también la distribución espacial de los valores crudos del índice de distinción taxonómica promedio (Delta +).

4. Discusión

Los resultados sugieren que la composición filogenética de los ensambles locales de gasterópodos constituye un subconjunto aleatorio del “pool” regional de especies. Esto fue válido tanto para el ensamble observado como para el simulado. La existencia de patrones aleatorios en la estructura filogenética se

ha demostrado en varios estudios, incluyendo comunidades bentónicas a escala regional (Somerfield *et al.*, 2009). Sin embargo, como ha señalado Kembel (2009), "las pruebas de estructura filogenética de las comunidades deben ser vistas como un punto de partida para sugerir nuevos ensayos experimentales y la parametrización del modelo, en lugar de una fuerte evidencia de la prevalencia de uno u otro proceso".

El enfoque de simulación permitió evaluar los efectos de considerar el nicho fundamental de las especies en el análisis. Como se mencionó anteriormente, algunos cuadrantes que exhibieron una estructura filogenética significativa utilizando las distribuciones simuladas no mostraron diferencias significativas de lo esperado por azar al analizar las distribuciones observadas. Además, la presencia de estructura filogenética se detectó con mayor frecuencia en las comunidades locales usando este último enfoque. Esto sugiere que los análisis basados en el nicho fundamental de las especies son menos sensibles al "ruido" que se origina por sesgos en el muestreo y/o las interacciones ecológicas a escala local.

Aunque las condiciones actuales tienen sin duda una influencia en los patrones de distribución a gran escala (Roy *et al.*, 1998; Roy & Goldberg, 2007; Field *et al.*, 2009), su efecto puede ser difícil de detectar en escalas espaciales más finas. Las condiciones abióticas, interacciones bióticas, capacidad de dispersión y adaptaciones locales interactúan de forma dinámica y con diferente intensidad a diferentes escalas para determinar la distribución geográfica de una especie (Soberón, 2005). Por lo tanto, el análisis simultáneo de la estructura del ensamble considerando los nichos realizados y

fundamentales de las especies puede mejorar la comprensión de patrones originados por distintos procesos.

No se encontró evidencia estadística de correlación entre las distancias taxonómicas y la semejanza ecológica entre las especies. Sin embargo, se evidenció una estructura significativa en el ensamble (prueba SIMPROF). Así, a pesar de que las comunidades locales están inmersas en atributos ambientales muy diferentes, éstos no fueron predictores importantes de la estructura filogenética del ensamble (Cavender-Bares *et al.*, 2009). Los resultados sugieren un ensamble aleatorio de las comunidades locales a partir del “pool” regional y/o un filtrado de nicho independiente de la filogenia, como principales determinantes de la composición específica a nivel local. Este hallazgo contrasta con las correlaciones significativas entre las distancias filogenéticas y ecológicas observadas en otros sistemas (Hardy & Senterre, 2007). Sin embargo, está de acuerdo con la idea de que los patrones que emergen de los procesos que ocurren dentro de las comunidades pueden no detectarse si éstas incluyen una amplia diversidad taxonómica (Cavender-Bares *et al.*, 2009).

Se identificaron áreas cuyos valores de distinción taxonómica promedio difirieron significativamente de lo esperado por azar. Se observaron valores mayores a lo esperado (indicando sobredispersión filogenética) en cuadrantes que incluyeron registros de especies asociadas con hábitats intermareales o submareales someros de costas rocosas expuestas, así como en uno (ensamble observado) y dos (ensambles simulados) cuadrantes de plataforma. La sobredispersión en las comunidades locales podría originarse debido a que especies relacionadas comparten atributos que generan interacciones

competitivas que limitan su coexistencia, o bien mediante procesos de filtrado de nicho, donde especies de linajes divergentes comparten rasgos convergentes (Horner-Devine & Bohannan, 2006). Esto es particularmente relevante, ya que los hábitats supralitorales se encuentran entre los más afectados por eventos de extinción local a lo largo de la costa uruguaya (Scarabino *et al.*, 2006b) y a nivel global (Carlton *et al.*, 1999). En tal sentido, la degradación de estos ambientes podría afectar una parte significativa de la biodiversidad costera.

Se encontraron 17 ensamblajes locales que presentaron un agrupamiento filogenético significativo (ver Fig. 6.4). En estos casos, el agrupamiento filogenético se debe a la presencia generalizada de especies del clado Neogastropoda, incluidas la mayor parte de las especies pertenecientes a los géneros endémicos *Buccinanops* y *Olivancillaria* y especies de algunas familias (e.g. Volutidae). Las unidades espaciales que muestran valores del índice de distinción taxonómica significativamente superiores o inferiores a lo esperado por azar deberían considerarse en forma particular para el diseño de medidas de conservación espacialmente explícitas.

La mayoría de las medidas de conservación de este tipo son a menudo diseñadas teniendo en cuenta la distribución espacial de la diversidad biológica o, más exactamente, puntos regionales o locales de máxima riqueza (Klein *et al.*, 2008; Soutullo *et al.*, en prensa). Sin embargo, dado que la riqueza local de especies depende en última instancia de la riqueza del “pool” regional de especies (Golicher *et al.*, 2008; Somerfield *et al.*, 2009), esta medida por sí sola puede no decir nada sobre los procesos que la han originado, lo cual puede ocasionar una pérdida de tiempo y dinero en la conservación de unidades

espaciales irrelevantes. En tal sentido, el reconocimiento de las escalas espaciales y temporales de los procesos responsables de la estructura de la biota local es un paso inevitable en el diseño de los objetivos de conservación (Graham & Fine, 2008). Así, desde una perspectiva de conservación, los resultados destacan la necesidad de acciones conjuntas para preservar los procesos ecológicos y evolutivos a nivel regional e inclusive mundial. En tal sentido, resultados recientes sugieren que el agrupamiento filogenético de las tasas de extinción de los moluscos marinos puede ser un hecho común (Roy *et al.*, 2009), destacando la necesidad de examinar la estructura filogenética de biotas específicas, con objeto de reducir al mínimo el riesgo de pérdida futura de clados. El desarrollo de programas de investigación robustos, con la participación de taxónomos, ecólogos y tomadores de decisiones, se considera una herramienta crítica para el establecimiento de metas racionales de conservación para la biota bentónica marina.

Capítulo 7

Conclusiones y perspectivas

La presente tesis ha permitido recopilar y sintetizar más de 1500 registros espacialmente explícitos de cerca de 130 especies de gasterópodos bentónicos, en base a información publicada, material sin catalogar colectado durante las campañas del B/I “Aldebarán” (DINARA) y material depositado en el Museo Nacional de Historia Natural de Montevideo. En forma análoga, se recopiló e integró información ambiental (principalmente medidas directas de temperatura y salinidad de agua de fondo) en más de 1200 puntos de la ZEE uruguaya.

La plataforma continental uruguaya constituye una región muy singular desde el punto de vista biogeográfico, presentando una importante heterogeneidad oceanográfica asociada a la interacción entre el Río de la Plata y masas de aguas Subtropicales y Subantárticas. En el área, la fauna de gasterópodos megabentónicos (i.e. tamaño adulto > 5cm) incluye elementos de la Provincia Biogeográfica Argentina, subantárticos (Provincia Magallánica) y subtropicales, siendo un componente conspicuo de la biota bentónica, con particular relevancia ecológica y socioeconómica.

En base a cladogramas de área, fue posible determinar dos grandes zonas bien definidas, asociadas a la plataforma interna y externa respectivamente. En la plataforma interna existe una zona estuarina dominada por la exótica *Rapana venosa*, una zona costera, con mayor riqueza, dominada por *Zidona dufresnei* y *Pachycymbiola brasiliiana* y una zona exterior caracterizada por *Z.*

dufresnei, *Buccinanops cochlidium* y *Tonna galea*. En la plataforma externa se observa una segregación espacial de las especies a lo largo de un gradiente batimétrico y latitudinal, con *Odontocymbiola magellanica*, *Fusitriton magellanicus* y *Adelomelon ancilla* en la porción sur del área, y *A. beckii* y *Z. dufresnei* restringidos a las áreas más norteñas y someras, respectivamente (Carranza *et al.*, 2008b).

Los megagasterópodos con desarrollo directo presentaron un mayor número de especies, aunque no se encontraron diferencias en la abundancia media entre especies con desarrollo pelágico o directo (Capítulo 3). A lo largo del gradiente batimétrico, la riqueza de especies presentó máximos en profundidades intermedias, observándose efectos estadísticamente significativos de la salinidad, temperatura y de restricciones geométricas en la distribución de rangos (Mid-Domain Effect). En contraste, el efecto especies-área fue menos importante (Capítulo 4)

El análisis de seis conjuntos de datos de presencia/ausencia no permitió detectar en general patrones de coexistencia (Capítulo 5). No obstante, se observó para un conjunto de datos la existencia de más pares de especies mutuamente excluyentes de lo esperado por el azar. Esta aparente falta general de estructura fue explicada en esta Tesis por efectos de Almacenamiento y Rescate, relacionados con altas tasas de inmigración, mientras que el patrón de co-ocurrencia segregada observado podría estar relacionado con diferencias de requerimientos de hábitat entre pares de especies. Esto puede indicar una característica general de las comunidades bentónicas (Capítulo 5) y de aquellos sistemas sujetos a altos flujos de individuos.

El análisis de efectos filogenéticos en la estructura espacial del ensamble (considerando la totalidad de las especies de gasterópodos) permitió rechazar la hipótesis nula de que todas las especies fueron extraídas del mismo “pool” regional de especies, indicando la existencia de estructura en el ensamble estudiado. Sin embargo, una alta proporción de las comunidades locales pueden ser consideradas como ensambles aleatorios del “pool” regional de especies. Se sugiere que los ensambles locales que muestran valores del índice de distinción taxonómica significativamente diferente de lo esperado por azar deben considerarse para el diseño de medidas de conservación espacialmente explícitas.

No se encontró correlación significativa entre las similitudes filogenéticas y ecológicas de las especies del ensamble (Capítulo 6). La falta de una clara señal de un efecto taxonómico puede estar relacionada con la ausencia de un vínculo entre las distancias taxonómicas y la similitud ecológica de las especies. La ausencia de correlación puede sugerir que la historia evolutiva de la biota no ha resultado en patrones detectables en la distribución de las especies en las comunidades locales. Por lo tanto, las explicaciones históricas sobre la estructura del ensamble de gasterópodos aquí estudiado deberían desempeñar un papel relativamente menor en comparación con hipótesis relacionadas con condiciones ecológicas actuales. Sin embargo, el análisis de la estructura espacial del ensamble de gasterópodos megabentónicos sugiere que tanto procesos ecológicos como históricos deben ser considerados para entender qué factores determinan la estructura actual de las comunidades bentónicas a escala regional. En tal sentido, se sugiere que un análisis

filogeográfico de algunos grupos particularmente diversos (e.g. Neogastropoda) puede aportar evidencia de interés para comprender el grado en el cual los procesos históricos impactan en la estructura espacial del ensamble.

Uno de los retos actuales de la ecología consiste en integrar patrones y procesos en un marco lógico lo suficientemente amplio para apoyar la comprensión de los diferentes mecanismos que los generan en una variedad de escalas espaciales y temporales. En tal sentido, el estudio de los ensambles de gasterópodos bentónicos del Atlántico Sudoccidental puede constituir una herramienta útil para apoyar el desarrollo de conocimiento científico al respecto. En el contexto del Cambio Climático, el área de estudio puede resultar además un ambiente ideal para la evaluación de las respuestas de especies marinas a los cambios ambientales, debido a su particular configuración biogeográfica. Los vacíos críticos en estudios faunísticos, principalmente en relación a especies de invertebrados marinos, así como la ausencia de un programa de monitoreo a largo plazo, constituyen sin embargo obstáculos para lograr este objetivo.

Referencias

- 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.
- Alonso, D., Etienne, R. S. & McKane, A. J. (2006). The merits of neutral theory. *Trends in Ecology & Evolution* **21**, 451-457.
- Araújo, M. B. & Guisan, A. (2006). Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography* **33**, 1677-1688.
- Arim, M. & Marquet, P. A. (2004). Intraguild Predation: a significant and widespread interaction. *Ecology Letters* **7**, 557-564.
- Arita, H. T. (2005). Range size in mid-domain models of species diversity. *Journal of Theoretical Biology* **232**, 119-126.
- Atrill, M., Ramsay, P., Thomas Myles, R. & Trett, M. (1996). An estuarine biodiversity hot-spot. *Journal of Marine Biology Association of the United Kingdom* **76**, 161-175.
- Barnes, R. S. K. & Hughes, R. (1988). Speciation and Biogeography. *An Introduction to Marine Ecology*, pp. 207-221. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Bell, G. (2000). The distribution of abundance in neutral communities. *American Naturalist* **155**, 606-617.
- Bell, G. (2001). Neutral macroecology. *Science* **293**, 2413-2418.
- Bell, G. (2005). The co-distribution of species in relation to the neutral theory of community ecology. *Ecology* **86**, 1757-1770.
- Bellwood, D. R. & Hughes, T. P. (2001). Regional-scale assembly rules and biodiversity of coral reefs. *Science* **292**, 1532 - 1535.
- Bersier, L.-F. & Kehrl, P. (2008). The signature of phylogenetic constraints on food-web structure. *Ecological Complexity* **5**, 132-139.
- Bertness, M. D. & Callaway, R. (1994). Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution* **9**, 191-193.
- Beu, A. (1998). Indo-West Pacific Ranellidae, Bursidae and Personidae (Mollusca: Gastropoda). A monograph of the New Caledonian fauna and revisions of related taxa. *Résultats des Campagnes MUSORSTOM* **19**, 1-255.
- Bigatti, G., Penchaszadeh, P. E. & Cledón, M. (2006). Age and growth in *Odontocymbiola magellanica* (Gastropoda: Volutidae) from Golfo Nuevo, Patagonia, Argentina. *Marine Biology* **148**, 1432-1793.
- Bigatti, G. & Carranza, A. (2007). Phenotypic variability associated with the occurrence of imposex in *Odontocymbiola magellanica* from Golfo Nuevo, Patagonia. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **87**, 755-759.
- Bigatti, G., Penchaszadeh, P. E. & Cledón, M. (2007). Age and growth in *Odontocymbiola magellanica* (Gastropoda: Volutidae) from Golfo Nuevo, Patagonia, Argentina. *Marine Biology* **150**, 1199-1204.
- Bird, B. M. & Boecklen, W. J. (1998). Nestedness and migratory status of avian assemblages in North America and Europe. *Biodiversity and Conservation* **7**, 1325-1331.

- Blackburn, T. M. & Gaston, K. J. (2003). Introduction: Why macroecology? *Macroecology: Concepts and Consequences*. (ed. by T. M. Blackburn and K. J. Gaston), pp. 1-14. Blackwell Science, Oxford.
- Boecklen, W. J. (1997). Nestedness, biogeographic theory, and the design of nature reserves. *Oecologia* **112**, 123-142.
- Borthagaray, A. I. & Carranza, A. (2007). Mussels as ecosystem engineers: Their contribution to species richness in a rocky littoral community. *Acta Oecologica* **31**, 243-250.
- Bortolus, A. (2008). Error cascades in the biological sciences: the unwanted consequences of using bad taxonomy in ecology. *Ambio* **37**, 114-118.
- Boschilia, S. M., Oliveira, E. F. & Thomaz, S. M. (2008). Do aquatic macrophytes co-occur randomly? An analysis of null models in a tropical floodplain. *Oecologia* **156**, 203-214.
- Botto, F., Bremec, C., Marecos, A., Schejter, L., Lasta, M. & Iribarne, O. (2006). Identifying predators of the SW Atlantic Patagonian scallop *Zygochlamys patagonica* using stable isotopes. *Fisheries Research* **81**, 45-50.
- Bouchet, P. & Rocroi, J.-P. (2005). Classification and nomenclator of gastropod families. *Malacologia* **47**, 1-397.
- Bray, J. R. & Curtis, J. T. (1957). An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological Monographs* **27**, 325.
- Brayard, A., Escarguel, G. & Bucher, H. (2005). Latitudinal gradient of taxonomic richness: combined outcome of temperature and geographic mid-domains effects? *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* **43**, 178-188.
- Brehm, G., Colwell, R. K. & Kluge, J. (2007). The role of environment and mid-domain effect on moth species richness along a tropical elevational gradient. *Global Ecology and Biogeography* **16**, 205-219.
- Brooks, D. R. & McLennan, D. A. (1991). *Phylogeny, ecology and behavior: A research program in comparative biology*, Chicago, Illinois, University of Chicago Press.
- Brualdi, R. A. & Sanderson, J. G. (1999). Nested species subsets, gaps, and discrepancy. *Oecologia* **119**, 256-264.
- Burnham, K. P. & Anderson, D. R. (1998). *Model selection and inference: a practical information-theoretic approach*, New York, USA, Springer-Verlag.
- Canavero, A., Arim, M. & Brazeiro, A. (2009). Geographic variations of seasonality and coexistence in communities: The role of diversity and climate. *Austral Ecology* **34**, 741-750.
- Capítoli, R. R. & Bemvenuti, C. (2004). Distribuição batimétrica e variações de diversidade dos macroinvertebrados bentônicos da plataforma continental e talude superior no extremo sul do Brasil. *Atlântica, Rio Grande* **26**, 27-43.
- Carcelles, A. (1944). Nota sobre algunos moluscos magallánicos obtenidos frente al Río de la Plata. *Comunicaciones Zoológicas del Museo Nacional de Historia Natural de Montevideo* **19**, 1-11.
- Carcelles, A. R. (1947). Notas sobre algunos gastrópodos marinos del Uruguay y la Argentina, I-VI. *Comunicaciones Zoológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo* **2**, 1-27.
- Carcelles, A. R. (1953). Nuevas especies de gastrópodos marinos de las Repúblicas Oriental del Uruguay y Argentina. *Comunicaciones Zoológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo* **70**, 1-16.

- Carlson, D. B. & Olson, R. R. (1993). Larval dispersal distance as an explanation for adult spatial pattern in two Caribbean reef corals. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **173**, 247-263.
- Carlton, J. T., Geller, J. B., Reaka-Kudla, M. L. & Norse, E. A. (1999). Historical extinctions in the sea. *Annual Review of Ecology and Systematics* **30**, 515-538.
- Carranza, A. (2006). Large gastropods by-catch in the Hake fishery at the Argentinean- Uruguyan common fishing zone. *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay* **9**, 61 - 67.
- Carranza, A. & Rodríguez, M. (2007). On the benthic molluscs of Banco Inglés (Río de la Plata, Uruguay). *Animal Biodiversity and Conservation* **30**, 161-168.
- Carranza, A. & Horta, S. (2008). Megabenthic gastropods in the outer Uruguayan continental shelf: composition, distribution and some effects of trawling. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* **43**, 137-142.
- Carranza, A., Scarabino, F. & Ortega, L. (2008). Distribution of large benthic gastropods in the Uruguayan continental shelf and Río de la Plata estuary. *Journal of Coastal Research* **24**, 161-168.
- Carranza, A., de Mello, C., Ligrone, A., González, S., Píriz, P. & Scarabino, F. (2009a). Observations on the invading gastropod *Rapana venosa* in Punta del Este, Maldonado Bay, Uruguay. *Biological Invasions*.
- Carranza, A., Defeo, O., Castilla, J. C. & Rangel, T. F. L. V. B. (2009b). Latitudinal gradients in species richness for South American Mytilidae and Ostreidae: can alternative hypotheses be evaluated by a correlative approach? *Marine Biology* **56**, 1917-1928.
- Carreto, J. I., Lutz, V. A., Carignan, M. O., Cucchi Colleoni, A. D. & De Marco, S. G. (1995). Hydrography and chlorophyll a in a transect from the coast to the shelf-break in the Argentinian Sea. *Continental Shelf Research* **15**, 315-336.
- Castellanos, Z. A. (1970). Catálogo de los moluscos marinos bonaerenses. *Anales de la Comisión de investigación Científica de la Provincia de Buenos Aires* **8**, 1-365.
- Castellanos, Z. A. d. & Fernández, D. (1974). Nuevas *Rissoa* Freminuille (sic) 1813 del Atlántico Sudoccidental (Moll. Rissoacea). *Neotrópica* **20**, 153-155.
- Cavender-Bares, J., Kozak, K., Fine, P. V. A. & Kembel, S. W. (2009). The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters* **12**, 693-715.
- Chapman, A. R. O. (1990). Competitive interactions between *Fucus spiralis* L. and *F. vesiculosus* L. (Fucales, Phaeophyta). *Hydrobiologia* **204-205**, 205-209.
- Chase, J. M. & Leibold, M. A. (2003). *Ecological Niches. Linking classical and contemporary approaches*, Chicago, University of Chicago Press.
- Clarke, K. R. (1993). Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* **18**, 117-143.
- Clarke, K. R. & Ainsworth, M. (1993). A method of linking multivariate community structure to environmental variables. *Marine Ecology Progress Series* **92**, 205-219.
- Clarke, K. R. & Warwick, R. M. (1998). A taxonomic distinctness index and its statistical properties. *Journal of Applied Ecology* **35**, 523-531.

- 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**, 56-69.
- Cledón, M., Brey, T., Penchaszadeh, P. E. & Arntz, W. (2005). Individual growth and somatic production in *Adelomelon brasiliana* (Gastropoda; Volutidae) off Argentina. *Marine Biology* **147**, 447-452.
- Clifford, D. H. T. & Stephenson, W. (1975). *An introduction to numerical classification*, New York, Academic Press.
- Cody, M. L. & Diamond, J. M. (1975). *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Colwell, R. K. & Hurtt, G. C. (1994). Nonbiological gradients in species richness and a spurious Rapoport effect. *American Naturalist* **144**, 570–595.
- Colwell, R. K. & Lees, D. C. (2000). The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology & Evolution* **15**, 70–76.
- Colwell, R. K., Rahbek, C. & Gotelli, N. (2004). The mid-domain effect and species richness patterns: what have we learned so far? *American Naturalist* **163**, E1-E23.
- Colwell, R. K., Rahbek, C. & Gotelli, N. J. (2005). The mid-domain effect: there's a baby in the bathwater. *American Naturalist* **166**, E149–E154.
- Colwell, R. K. (2008). RangeModel: tools for exploring and assessing geometric constraints on species richness (the mid-domain effect) along transects. *Ecography* **31**, 4-7.
- Colwell, R. K., Gotelli, N. J., Rahbek, C., Entsminger, G. L., Farrell, C. & Graves, G. R. (2009). Peaks, plateaus, canyons, and craters: the complex geometry of simple mid-domain effect models. *Evolutionary Ecology Research* **11**, 355–370.
- Commito, J. A. (1982). Importance of predation by infaunal polychaetes in controlling the structure of a soft-bottom community in Maine, USA. *Marine Biology* **68**, 77-81.
- Connolly, S. (2005). Process-based models of species distributions and the mid-domain effect. *American Naturalist* **166**, 1-11.
- Connor, E. F. & Simberloff, D. (1979). The assembly of species communities: chance or competition? *Ecology* **60**, 1132-1140.
- Constable, A. J. (1999). Ecology of benthic macro-invertebrates in soft-sediment environments: a review of progress towards quantitative models and predictions. *Australian Journal of Ecology* **24**, 452-476.
- Correia, I. C. S., Villwock, J. A., Isla, F. I., López Laborde, J., Jackson, J. M., Furtado, V. V. & Calliari, L. J. (1996). *ATLAS. Morphology and sedimentology of the southwest Atlantic coastal zone and continental shelf from Cabo Frio (Brazil) to Península Valdéz (Argentina)*, Porto Alegre, Ponto UM/UFRGS-IG-CECO.
- Daleo, P., Escapa, M., Isacch, J. P., Ribeiro, P. & Iribarne, O. (2005). Trophic facilitation by the oystercatcher *Haematopus palliatus* Temminck on the scavenger snail *Buccinanops globulosum* Kiener in a Patagonian bay. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **325**, 27-34.
- Day Jr., J. W., Hall, C., Kemp, W. M. & Yanez-Arancibia, A. (1989). *Estuarine Ecology*, New York, John Wiley and Sons.

- Dayan, T. & Simberloff, D. (2005). Ecological and community-wide character displacement: the next generation. *Ecology Letters* **8**, 875-894.
- Dayton, P. K. (1971). Competition, disturbance, and community organization: The provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecological Monographs* **41**, 351-389.
- Dayton, P. K. (1975). Experimental studies of algal canopy interactions in a sea otter-dominated kelp community at Amchitka Island, Alaska. *Fish Bull* **73**, 230.
- Decaëns, T., Margerie, P., Aubert, M., Hedde, M. & Bureau, F. (2008). Assembly rules within earthworm communities in North-Western France--A regional analysis. *Applied Soil Ecology* **39**, 321-335.
- Defeo, O., Horta, S., Carranza, A., Lercari, D., de Álava, A., Gómez, J., Martínez, G., Lozoya, J. & Celentano, E. (2009). *Hacia un Manejo Ecosistémico de Pesquerías. Áreas Marinas Protegidas en Uruguay*, Montevideo, Facultad de Ciencias-DINARA.
- Diamond, J. M. (1975). Assembly of species communities. *Ecology and evolution of communities*. (ed. by M. L. Cody and J. M. Diamond), pp. 342-444. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.
- Diniz-Filho, J. A. F., de Santána, C. E. R., de Souza, M. C. & Rangel, T. F. (2002). Null models and spatial patterns of species richness in South American birds of prey. *Ecology Letters* **5**, 47-55.
- Diniz-Filho, J. A. F., Bini, L. M. & Hawkins, B. A. (2003). Spatial autocorrelation and red herrings in geographical ecology. *Global Ecology and Biogeography* **12**, 53-64.
- Doello-Jurado, M. (1938). Nuevos datos sobre la fauna marina de la meseta continental de la Argentina y del Uruguay. *Physis* **12**, 279-292.
- Dunn, R. R., McCain, C. M. & Sanders, N. J. (2007). When does diversity fit null model predictions? Scale and range size mediate the mid-domain effect. *Global Ecology and Biogeography* **16**, 305-312.
- Elith, J. & Leathwick, J. (2007). Predicting species distributions from museum and herbarium records using multiresponse models fitted with multivariate adaptive regression splines. *Diversity and Distributions* **13**, 265-275.
- Elith, J. ç., Graham, C. H., Anderson, R. P., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R. J., Huettmann, F., Leathwick, J. R., Lehmann, A., Li, J., Lohmann, L. G., Loiselle, B. A., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., Overton, J. M., Peterson, A. T., Phillips, S. J., Richardson, K. S., Scachetti-Pereira, R., Schapire, R. E., Soberón, J., Williams, S., Wisz, M. S. & Zimmermann, N. E. (2006). Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* **29**, 129-151.
- Ellingsen, K. E. (2001). Biodiversity of a continental shelf soft-sediment macrobenthos community. *Marine Ecology Progress Series* **218**, 1-15.
- Emerson, B. C. & Kolm, N. (2005). Species diversity can drive speciation. *Nature* **434**, 1015-1017.
- Emerson, B. C. & Gillespie, R. G. (2008). Phylogenetic analysis of community assembly and structure over space and time. *Trends in Ecology & Evolution* **23**, 619-630.
- Emilsson, I. (1961). The shelf and coastal waters off southern Brazil. *Boletim do Instituto Oceanográfico da Universidade de São Paulo* **11**, 101-112.
- Emler, R. B. (1995). Developmental mode and species geographic range in regular sea urchins (Echinodermata: Echinoidea). *Evolution* **49**, 476.

- Fauth, J. E., Bernardo, J., Camara, M., Resetarits Jr., W. J., Van Buskirk, J. & McCollum, S. A. (1996). Simplifying the jargon of community ecology: a conceptual approach. *American Naturalist* **147**, 282-286.
- Fedulov, P. P., Remeslo, A. V., Burykin, S. N. & Pulischuk, J. A. (1990). Variabilidad de la Corriente de Malvinas. *Frente Marítimo* **6**, 121-127.
- Field, R., Hawkins, B. A., Cornell, H. V., Currie, D. J., Diniz-Filho, J. A. F., Guegan, J.-F. o., Kaufman, D. M., Kerr, J. T., Mittelbach, G. G., Oberdorff, T., O'Brien, E. M. & Turner, J. R. G. (2009). Spatial species-richness gradients across scales: a meta-analysis. *Journal of Biogeography* **36**, 132-147.
- Floeter, S. R. & Soares-Gomes, A. (1999). Biogeographic and species richness patterns of gastropoda on the Southwestern Atlantic. *Revista Brasileira de Biologia* **59**, 567-575.
- Forsman, J. T., Monkkonen, M. & Hukkanen, M. (2001). Effects of predation on community assembly and spatial dispersion of breeding forest birds. *Ecology* **82**, 232-244.
- Fortes, R. R. & Absalao, R. S. (2004). The applicability of Rapoport's rule to the marine molluscs of the Americas. *Journal of Biogeography* **31**, 1909-1916.
- Framiñan, M. B. & Brown, O. B. (1996). Study of the Río de la Plata turbidity front. Part I: spatial and temporal distribution. *Continental Shelf Research* **16**, 1259-1282.
- Freckleton, R. P. (2002). On the misuse of residuals in ecology: regression of residuals vs. multiple regression. *Journal of Animal Ecology* **71**, 542-545.
- Gage, J. D. & Tyler, P. A. (1991). *Deep Sea Biology. A Natural History of Organisms at the Deep sea Floor*, Cambridge., Cambridge University Press.
- Gage, J. D. (1996). Why are there so many species in deep-sea sediments? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **200**, 257.
- Gallardo, C. S. & Penchaszadeh, P. E. (2001). Hatching mode and latitude in marine gastropods: revisiting Thorson's paradigm in the southern hemisphere. *Marine Biology* **138**, 547-552.
- Garland, J., T., Harvey, P. H. & Ives, A. R. (1992). Procedures for the analysis of comparative data using phylogenetically independent contrasts. *Syst. Biol.* **41**, 18-32.
- Gaston, K. J. (2003). *The structure and dynamics of geographic ranges*, Oxford University Press.
- Giberto, D. A., Bremec, C. S., Acha, E. M. & Mianzan, H. (2004). Large-scale spatial patterns of benthic assemblages in the SW Atlantic: the Río de la Plata estuary and adjacent shelf waters. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **61**, 1-13.
- Giberto, D. A., Bremec, C. S., Cortelezzi, A., Rodrigues Capítulo, A. & Brazeiro, A. (2007). Ecological boundaries in estuaries: macrobenthic β -diversity in the Río de la Plata system (34-36°S). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **87**, 377-381.
- Giménez, J., Brey, T., Mackensen, A. & Penchaszadeh, P. E. (2004). Age, growth, and mortality of the prosobranch *Zidona dufresnei* (Donovan, 1823) in the Mar del Plata area, south-western Atlantic Ocean. *Marine Biology* **145**, 707-712.
- Giménez, L., Borthagaray, A. I., Rodríguez, M., Brazeiro, A. & Dimitriadis, C. (2005). Scale-dependent patterns of macrofaunal distribution in soft-sediment intertidal habitats along a large-scale estuarine gradient. *Helgoland Marine Research* **59**, 224-236.

- Giménez, L., Borthagaray, A. I., Rodríguez, M., Brazeiro, A. & Carranza, A. (2009). Rocky intertidal macrobenthic communities across a large-scale estuarine gradient. *Scientia Marina* **74**.
- Golicher, D. J., Cayuela, L., Alkemade, J. R. M., Gonzalez-Espinosa, M. & Ramirez-Marcial, N. (2008). Applying climatically associated species pools to the modelling of compositional change in tropical montane forests. *Global Ecology and Biogeography* **17**, 262-273.
- Gotelli, N. (1997). Metapopulation models: the rescue effect, the propagule rain, and the core-satellite hypothesis. *The American Naturalist* **138**, 768-776.
- Gotelli, N. & McCabe, D. (2002a). Species co-occurrence: a meta-analysis of J. M. Diamond's assembly rules model. *Ecology* **83**, 2091-2096.
- Gotelli, N. J. & Graves, G. R. (1996). *Null models in ecology*, Washington and London, Smithsonian Institution Press.
- Gotelli, N. J. (2000). Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology* **81**, 2606-2621.
- Gotelli, N. J. & Entsminger, G. L. (2001). Swap and fill algorithms in null model analysis: rethinking the knight's tour. *Oecologia* **129**, 281-291.
- Gotelli, N. J. & Ellison, A. M. (2002). Assembly rules for New England ant assemblages. *Oikos* **99**, 591-599.
- Gotelli, N. J. & McCabe, D. J. (2002b). Species Co-Occurrence: A Meta-Analysis of J. M. Diamond's Assembly Rules Model. *Ecology* **83**, 2091-2096.
- Gotelli, N. J. & Entsminger, G. L. (2003). Swap algorithms in null model analysis. *Ecology* **84**, 532-535.
- Gotelli, N. J. (2004). A taxonomic wish-list for community ecology. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London: B Biological Sciences*, 585-597.
- Graham, C. H. & Fine, P. V. A. (2008). Phylogenetic beta diversity: linking ecological and evolutionary processes across space in time. *Ecology Letters* **11**, 1265-1277.
- Grantham, B. A., Eckert, G. L. & Shanks, A. L. (2003). Dispersal potential of marine invertebrates in diverse habitats. *Ecological Applications* **13**, S108-S116.
- Graves, G. R. & Gotelli, N. J. (1999). Assembly of avian mixed-species flocks in Amazonia. *Proceedings of The National Academy of Sciences, USA* **90**, 1388-1391.
- Grytnes, J. A. & Vetaas, O. R. (2002). Species richness and altitude: A comparison between null models and interpolated plant species richness along the himalayan altitudinal gradient, Nepal. *American Naturalist* **159**, 294-304.
- Guerrero, R. A., Acha, E. M., Framiñan, M. B. & Lasta, C. A. (1997a). Physical Oceanography of the Río de la Plata estuary, Argentina. *Continental Shelf Research* **17**, 727-742.
- Guerrero, R. A., Lasta, C. A., Acha, E. M., Mianzan, H. W. & Framiñan, M. B. (1997b). *Atlas Hidrográfico del Río de la Plata*, Buenos Aires, Argentina-Montevideo, Uruguay.
- Guisan, A. & Zimmermann, N. E. (2000). Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* **135**, 147-186.
- Gurevitch, J., Morrow, L. L., Wallace, A. & Walsh, J. S. (1992). A meta-analysis of competition in field experiments. *American Naturalist* **140**, 539-572.

- Gutierrez, N. & Defeo, O. (2003). Development of a new scallop *Zygochlamys patagonica* fishery in Uruguay: latitudinal and bathymetric patterns in biomass and population structure. *Fisheries Research* **62**, 21.
- Hansen, T. A. (1980). Influence of larval dispersal and geographic distribution on species longevity in neogastropods. *Paleobiology* **6**, 139-207.
- Harasewych, M. G., Adamkewicz, S. L., Blake, J. A., Saudek, D., Spriggs, T. & Bult, C. J. (1997). Neogastropod phylogeny: a molecular perspective. *Journal of Molluscan Studies* **63**, 327-351.
- Hardy, O. J. & Senterre, B. (2007). Characterizing the phylogenetic structure of communities by an additive partitioning of phylogenetic diversity. *Journal of Ecology* **95**, 493-506.
- Harmon, L. J., Harmon, L. L. & Jones, C. G. (2007). Competition and community structure in diurnal arboreal geckos (genus *Phelsuma*) in the Indian Ocean. *Oikos* **116**, 1863-1876.
- Harrison, S. & Cornell, H. V. (2007). Introduction: merging evolutionary and ecological approaches to understanding geographic gradients in species richness. *American Naturalist* **170**, S1-S4.
- Hastie, T. & Tibshirani, R. (1990). *Generalized additive models*, Chapman & Hall, London.
- Hausdorf, B. & Hennig, C. (2003). Nestedness of north-west European land snail ranges as a consequence of differential immigration from Pleistocene glacial refuges. *Oecologia* **135**, 102-109.
- Havenhand, J. N. (2001). Evolutionary ecology of larval types. *Ecology of Marine Invertebrate Larvae*. (ed. by L. McEdward), pp. 79-122. CRC Press, London.
- Hawkins, B. A. & Diniz-Filho, J. A. F. (2002). The mid-domain effect cannot explain the diversity gradient of Nearctic birds. *Global Ecology and Biogeography* **11**, 419-426.
- Heads, M. (2005a). Towards a panbiogeography of the seas. *Biological Journal of the Linnean Society* **84**, 675 - 723.
- Heads, M. (2005b). Towards a panbiogeography of the seas. *Biological Journal of the Linnean Society* **84**, 675-723.
- Heck, K. L. & McCoy, E. D. (1978). Long-distance dispersal and the reef-building corals of the eastern Pacific. *Marine Biology* **48**, 349-356.
- Hernández-Arana, H. A., Rowden, A. A., Attrill, M. J., Warwick, R. M. & Gold-Bouchot, G. (2003). Large-scale environmental influences on the benthic macroinfauna of the southern Gulf of Mexico. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **58**, 825-841.
- Hilbish, T. J., Sasada, K., Eyster, L. S. & Pechenik, J. A. (1999). Relationship between rates of swimming and growth in veliger larvae: genetic variance and covariance. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **239**, 183.
- Horner-Devine, M. C. & Bohannan, B. J. M. (2006). Phylogenetic clustering and overdispersion in bacterial communities. *Ecology* **87**, S100.
- Hubbell, S. P. (2001). *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*, Princeton University Press.
- Huntly, N. (1991). Herbivores and the Dynamics of Communities and Ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* **22**, 477-503.

- Janson, S. & Vegelius, J. (1981). Measures of ecological association. *Oecologia* **49**, 371-376.
- Jensen, R. A. & Morse, D. E. (1984). Intraspecific facilitation of larval recruitment: Gregarious settlement of the polychaete *Phragmatopoma californica* (Fewkes). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **83**, 107-126.
- Jetz, W. & Rahbek, C. (2001). Geometric constraints explain much of the species richness pattern in African birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **98**, 5661.
- Jones, C. G., Lawton, J. H. & Shachak, M. (1994). Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* **69**, 373-386.
- Juanicó, M. & Rodríguez-Moyano, M. (1976). Composición faunística de la comunidad de *Mytilus edulis platensis* d'Orbigny, 1846, ubicada a unas 55 millas al SE de La Paloma. *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay* **4**, 113-116.
- Kaiser, P. (1977a). Beiträge zur Kenntnis der Voluten (Mollusca) in argentinisch-brasilianischen Gewässern (mit der Beschreibung zweier neuer Arten). *Mitteilungen aus dem Hamburgischen Zoologischen Museum und Institut* **74**, 11-26.
- Kaiser, P. (1977b). Über den Fund einer neuen Buccinidae (Mollusca), *Echinosiphon aculeatum* gen. n. und sp. n. in patagonischen Gewässern. *Mitteilungen aus dem Hamburgischen Zoologischen Museum und Institut* **74**, 27-30.
- Kannan, R. & James, D. A. (2009). Effects of climate change on global biodiversity: A review of key literature. *Tropical Ecology* **50**, 31.
- Kembel, S. W. (2009). Disentangling niche and neutral influences on community assembly: assessing the performance of community phylogenetic structure tests. *Ecology Letters*, 949-960.
- Kendall, V. J. & Haedrich, R. L. (2006). Species richness in Atlantic deep-sea fishes assessed in terms of the mid-domain effect and Rapoport's rule. *Deep-Sea Research Part II-Topical Studies In Oceanography* **1**, 506-515.
- Klein, C. J., Steinback, C., Scholz, A. J. & Possingham, H. P. (2008). Effectiveness of marine reserve networks in representing biodiversity and minimizing impact to fishermen: a comparison of two approaches used in California. *Conservation Letters* **1**, 44-51.
- Kneitel, J. M. & Chase, J. M. (2004). Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. *Ecology Letters* **7**, 69-80.
- Knouft, J. H., Losos, J. B., Glor, R. E. & Kolbe, J. J. (2006). Phylogenetic analysis of the evolution of the niche in lizards of the *Anolis sagrei* group. *Ecology* **87**, S29-S38.
- Koleff, P. & Gaston, K. J. (2001). Latitudinal gradients in diversity: Real patterns and random models. *Ecography* **24**, 341-351.
- Kruskal, J. B. & Wish, M. (1978). *Multidimensional Scaling*, Beverly Hills, California, Sage Publications.
- Laptikhovskiy, V. (2006). Latitudinal and bathymetric trends in egg size variation: a new look at Thorson's and Rass's rules. *Marine Ecology* **27**, 7-14.
- Layerle, C. & Scarabino, V. (1984). Moluscos del Frente Marítimo Uruguayo entre 9 y 78 m: análisis biocenológico. *Contribuciones del Departamento de Oceanografía de la Facultad de Humanidades y Ciencias (Montevideo)* **1**, 1-17.

- Legendre, P. (1993). Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology* **74**, 1659-1673.
- Leibold, M. A. (1998). Similarity and local coexistence of species from regional biotas. *Evolutionary Ecology* **12**, 95-110.
- Leibold, M. A. & Mikkelsen, G. M. (2002). Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta-community structure. *Oikos* **97**, 237-250.
- Leibold, M. A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J. M., Hoopes, M. F., Holt, R. D., Shurin, J. B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M. & Gonzalez, A. (2004). The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* **7**, 601-613.
- Lennon, J. J., Koleff, P., Greenwood, J. J. D. & Gaston, K. J. (2001). The geographical structure of British bird distributions: diversity, spatial turnover and scale. *Journal of Animal Ecology* **70**, 966-979.
- 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**, 27-25.
- Levine, J. M. & Rees, M. (2002). Coexistence and relative abundance in annual plant assemblages: the roles of competition and colonization. *American Naturalist* **160**, 452-467.
- Levinton, J. S. (1995). Biotic Diversity in the Ocean. *Marine Biology. Function, Biodiversity, Ecology*, p. 420. Oxford University Press, New York.
- Lewinsohn, T. M. & Prado, P. I. (2006). Structure in plant-animal interaction assemblages. *Oikos* **113**, 174-184.
- Lewis, S. M. (1986). The role of herbivorous fishes in the organization of a caribbean reef community. *Ecological Monographs* **56**, 183-200.
- Lima, M., Brazeiro, A. & Defeo, O. (2000). Population dynamics of the yellow clam *Mesodesma mactroides*: recruitment variability, density-dependence and stochastic processes. *Marine Ecology Progress Series* **207**, 97-108.
- Lobo, J. M., Jimenez-Valverde, A. & Real, R. (2008). AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography* **17**, 145-151.
- Lombardero, M. J. (2005). Strong indirect interactions of *Tarsonemus* mites (Acarina: Tarsonemidae) and *Dendroctonus frontalis*. *Oikos* **102**, 243-252.
- Losos, J. B. (1994). Historical contingency and lizard community ecology. *Lizard ecology: historical and experimental perspectives*. (ed. by L. J. Vitt and E. R. Pianka), pp. 319-333. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Losos, J. B. & Ricklefs, R. E. (2009). Adaptation and diversification on islands. *Nature* **457**, 830-836.
- Lovette, I. J. & Hochachka, W. M. (2006). Simultaneous effects of phylogenetic niche conservatism and competition on avian community structure. *Ecology* **87**, S14-S28.
- Lusk, C. H., Chazdon, R. L. & Hofmann, G. (2006). A bounded null model explains juvenile tree community structure along light availability gradients in a temperate rain forest. *Oikos* **112**, 131-137.
- Lutz, V. A. & Carreto, J. I. (1991). A new spectrofluorometric method for the determination of chlorophylls and degradation products and its application in two frontal areas of the Argentine Sea. *Continental Shelf Research* **11**, 433-451.

- Mackey, R. L. & Currie, D. J. (2001). The Diversity-Disturbance Relationship: Is It Generally Strong and Peaked? *Ecology* **82**, 3479-3492.
- Mann, R. & Harding, J. M. (2003). Salinity tolerance of larval *Rapana venosa*: Implications for dispersal and establishment of an invading predatory gastropod on the North American Atlantic coast. *Biological Bulletin* **204**, 96.
- Martínez, S., Ubilla, M., Verde, M., Perea, D., Rojas, A., Guérèquiz, R. & Piñeiro, G. (2001). Paleogeology and geochronology of Uruguayan coastal marine Pleistocene deposits. *Quaternary Research* **55**, 246-254.
- Martínez, S. & del Río, C. (2002a). Las Provincias Malacológicas Miocenas y Recientes del Atlántico Sudoccidental. *Anales de Biología (Murcia, Spain)* **24**, 121-130.
- Martínez, S. & Del Río, C. J. (2002b). Late Miocene molluscs from the southwestern Atlantic Ocean (Argentina and Uruguay): a palaeobiogeographic analysis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **188**, 167-187.
- Martínez, S., Rojas, A., Ubilla, M., Verde, M., Perea, D. & Piñeiro, G. (2006). Molluscan assemblages from the marine Holocene of Uruguay: composition, geochronology and paleoenvironmental signals. *Ameghiniana* **43**, 385-398.
- Martos, P. & Piccolo, M. C. (1988). Hydrography of the Argentine continental shelf between 38° and 42°S. *Continental Shelf Research* **8**, 1043-1056.
- Maurer, B. A. (1999). *Untangling ecological complexity. The macroscopic perspective*, Chicago & London, University of Chicago Press.
- McClain, C. R., White, E. P. & Hurlbert, A. H. (2007). Challenges in the application of geometric constraint models. *Global Ecology and Biogeography* **16**, 257-264.
- McPeck, M. A. (2007). The macroevolutionary consequences of ecological differences among species. *Paleontology* **50**, 111-129.
- Melville, J., Harmon, L. J. & Losos, J. B. (2006). Intercontinental community convergence of ecology and morphology in desert lizards. *Proceedings of the Royal Society - Biological Sciences (Series B)* **273**, 557-563.
- Menge, B. A. (2000). Top-down and bottom-up community regulation in marine rocky intertidal habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **250**, 257-289.
- Mileikovsky, S. A. (1971). Types of larval development in marine bottom invertebrates, their distribution and ecological significance: a re-evaluation. *Marine Biology* **10**, 193-213.
- Miller, A. D. & Chesson, P. (2009). Coexistence in disturbance-prone communities: How a resistance-resilience trade-off generates coexistence via the storage effect. *American Naturalist* **173**, E-Article.
- Milstein, A., Juanicó, M. & Olazarri, J. (1976). Algunas asociaciones bentónicas frente a las costas de Rocha, Uruguay. Resultados de la campaña del R/V "Hero", viaje 72-3ª. *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay* **4**, 143-164.
- Nagy, G. J., López Laborde, J. & Anastasia, L. (1987). Caracterización de los ambientes del Río de la Plata exterior (salinidad y turbiedad óptica). *Investigaciones Oceanológicas* **1**, 31-56.
- Olivier, S. R. & Scarabino, V. (1972a). Distribución ecológica de algunos moluscos recogidos por la expedición del "Walther Herwig" (R.F.A.) al Atlántico sudoccidental (1966). *Revista Brasileira de Biología* **32**, 235-247.

- Olivier, S. R. & Scarabino, V. (1972b). Distribución ecológica de algunos moluscos recogidos por la expedición del "Walter Herwig" (R.F.A.) al Atlántico sudoccidental (1966). *Revista Brasileira de Biología* **32**, 235-247.
- Olson, D. B., Podestá, G. P., Evans, R. H. & Brown, O. B. (1988). Temporal variations in the separation of Brazil and Malvinas Currents. *Deep-Sea Research Part II-Topical Studies In Oceanography* **35**, 1971-1990.
- Orensanz, J. M., Pascual, M. & Fernández, M. (1991). Scallops in Argentina. *Scallops: Biology, Ecology and Aquaculture*. (ed. by S. Shumway), pp. 981-999. Elsevier, Amsterdam.
- Ortega, L. & Martínez, A. (2007). Multiannual and seasonal variability of water masses and fronts over the Uruguayan shelf. *Journal of Coastal Research* **23**, 681-629.
- Palma, A. T., Poulin, E., Silva, M. G., San Martín, R. B., Muñoz, C. A. & Díaz, A. D. (2006). Antarctic shallow subtidal echinoderms: is the ecological success of broadcasters related to ice disturbance? *Polar Biology* **30**, 343-350.
- Palma, M., Quiroga, E., Gallardo, V. A., Arntz, W., Gerdes, D., Schneider, W. & Hebbeln, D. (2005). Macrobenthic animal assemblages of the continental margin of Chile (22° to 42°S). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **85**, 233-245.
- Parmesan, C., Gaines, S., Gonzalez, L., Kaufman, D. M., Kingsolver, J., Peterson, A. T. & Sagarin, R. (2005). Empirical perspectives on species borders: from traditional biogeography to global change. *Oikos* **108**, 58-75.
- Pastorino, G. (2005). A revision of the genus Trophon Montfort, 1810 (Gastropoda: Muricidae) from southern South America. *Nautilus* **119**, 55-82.
- Patterson, B. D. & Atmar, W. (1986). Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. *Biological Journal of the Linnean Society*, 65-82.
- Pearse, J. S., McClintock, J. B. & Bosch, I. (1991). Reproduction of Antarctic benthic marine invertebrates: Tempos, modes and timing. *American Zoologist* **31**, 65-80.
- Pearse, J. S. & Lockhart, S. J. (2004). Reproduction in cold water: paradigm changes in the 20th century and a role for cidaroid sea urchins. *Deep-Sea Research Part II-Tropical Studies in Oceanography* **51**, 1533-1549.
- Pearson, R. G. & Dawson, T. E. (2004). Bioclimate envelope models: what they detect and what they hide - response to Hampe (2004). *Global Ecology and Biogeography* **13**, 471-473.
- Pechenik, J. A. (1982). Ability of some gastropod egg capsules to protect against low-salinity stress. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **63**, 195-208.
- Pechenik, J. A. (1999). On the advantages and disadvantages of larval stages in benthic marine invertebrate life cycles. *Marine Ecology Progress Series* **177**, 269-297.
- Penchaszadeh, P. E. & de Mahieu, G. G. (1976). Reproducción de gasterópodos prosobranquios del Atlántico Sudoccidental. Volutidae. *Physis* **35**, 145-153.
- Penna-Neme, L. & Leme, J. L. M. (1978). Novas espécies e novas ocorrências de gastrópodos marinhos na costa brasileira (Prosobranchia, Neogastropoda). *Papéis Avulsos de Zoologia* **31**, 283-297.
- Phillips, S. J. & Dudík, M. (2008). Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* **31**, 161-175.

- Pineda, J. (1993). Boundary effects on the vertical ranges of deep-sea benthic species. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* **40**, 2179-2192.
- Pineda, J. & Caswell, H. (1998). Bathymetric species-diversity patterns and boundary constraints on vertical range distributions. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* **45**, 83-101.
- Piola, A. R., Campos, E. J. D., Moller Jr., O. O., Charo, M. & Martinez, C. (2000). The subtropical shelf front off eastern South America. *Journal of Geophysical Research* **105**, 6565-6578.
- Pleasant, J. M. (1990). Null-Model Tests for Competitive Displacement: The Fallacy of Not Focusing on the Whole Community. *Ecology* **71**, 1078-1084.
- Ponder, W. F., Colgan, D., Healy, J., Nützel, A., Simone, L. R. L. & Strong, E. E. (2007). Caenogastropod phylogeny. *Molluscan Phylogeny*. (ed. by W. F. Ponder and D. L. Lindberg), pp. 331-383. University of California Press.
- Potthoff, M., Johst, K. & Gutt, J. (2006). How to survive as a pioneer species in the Antarctic benthos: minimum dispersal distance as a function of lifetime and disturbance. *Polar Biology* **29**, 543-551.
- Poulin, E., Palma, A. T. & Féral, J. P. (2002). Evolutionary versus ecological success in Antarctic benthic invertebrates. *Trends in Ecology & Evolution* **17**, 218-222.
- Powell, S. M., Haedrich, R. L. & McEachran, J. D. (2003). The deep-sea demersal fish fauna of the Northern Gulf of Mexico. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 19-33.
- Pulliam, H. R. (2000). On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters* **3**, 349-361.
- Quintero, R. (1986). Contribución al estudio de la macrofauna de invertebrados bentónicos batiales del frente marítimo uruguayo). UDELAR.
- Raffaelli, D., Limia, J., Hull, S. & Pont, S. (1991). Interactions between the amphipod *Corophium volutator* and macroalgal mats on estuarine mudflats. *Journal - Marine Biological Association of the United Kingdom* **71**, 899.
- Rangel, T. F. L. V. B. & Diniz-Filho, J. A. F. (2005). Neutral community dynamics, the mid-domain effect and spatial patterns in species richness. *Ecology Letters* **8**, 783-790.
- Rangel, T. F. L. V. B., Diniz-Filho, J. A. F. & Bini, L. M. (2006). Towards an Integrated Computational Tool for Spatial Analysis in Macroecology and Biogeography. *Global Ecology and Biogeography*, **15**, 321-327.
- Rangel, T. F. L. V. B., Diniz-Filho, J. A. F. & Colwell, R. K. (2007). Species richness and evolutionary niche dynamics: a spatial pattern-oriented simulation experiment. *American Naturalist* **170**, 602-616.
- Rass, T. S. (1935). Geographische Gesetzmässigkeiten im Bau der Fischeier und Larven. *Zoogeographica* **3**, 90-95.
- Rass, T. S. (1986). Biogeographic rule of inverse relation between egg size and environmental temperature in poikilothermous animals. *Trudy IOAN* **116**, 152-168.
- Remane, A. & Schlieper, C. (1971). *Biology of brackish water*, New York, John Wiley and Sons.
- Rex, M. A. & Waren, A. (1982). Planktotrophic development in deep-sea prosobranch snails from the Western North Atlantic. *Deep-Sea Research Part I-Oceanographic Research Papers* **29**, 171-184.

- Rezende, E. L., Albert, E. M., Fortuna, M. A. & Bascompte, J. (2009). Compartments in a marine food web associated with phylogeny, body mass, and habitat structure. *Ecology Letters* **12**, 779-788.
- Ricklefs, R. E. & Schluter, D. (1993). Species diversity: regional and historical influences. *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*. (ed. by R. E. Ricklefs and D. Schluter), pp. 350-363. University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Ricklefs, R. E. (2006). Evolutionary diversification and the origin of the diversity-environment relationship. *Ecology* **87**, S3-S13.
- Ricklefs, R. E. (2007). History and Diversity: explorations at the intersection of ecology and evolution. *American Naturalist* **107**, S56-S70.
- Rios, E. C. (1994). *Seashells of Brazil, 2nd edition*, Rio Grande do Sul, Fundação Universidade de Rio Grande, Museu Oceanográfico.
- Rivadeneira, M. (2005). Macroecología evolutiva de los bivalvos marinos de la costa Pacífica de Sudamérica. *Departamento de Ecología. Facultad de Ciencias Biológicas*, p. 76. Pontificia Universidad Católica de Chile., Santiago.
- Rivadeneira, M. M. & Fernández, M. (2005). Shifts in southern endpoints of distribution in rocky intertidal species along the south-eastern Pacific coast. *Journal of Biogeography* **32**, 203-209.
- Rohde, K. (1992). Latitudinal gradients in species diversity: The search for the primary cause. *Oikos* **65**, 514-527.
- Rooney, T. P. (2008). Comparison of co-occurrence structure of temperate forest herb-layer communities in 1949 and 2000. *Acta Oecologica* **34**, 354-360.
- Rosenzweig, M. L. (1981). A theory of habitat selection. *Ecology* **62**, 327-335.
- Rowden, A. A., Warwick, R. M. & Gordon, D. P. (2004). Bryozoan biodiversity in the New Zealand region and implications for marine conservation. *Biodiversity and Conservation* **13**, 2695.
- Roy, K., Jablonski, D., Valentine, J. W. & Rosenberg, G. (1998). Marine latitudinal diversity gradients: Tests of causal hypotheses. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* **95**, 3699-3702.
- Roy, K. & Goldberg, E. E. (2007). Origination, extinction, and dispersal: integrative models for understanding present-day diversity gradients. *American Naturalist* **107**, S72-S85.
- Roy, K. (2009). *Marine Macroecology*.
- Roy, K., Hunt, G. & Jablonski, D. (2009). Phylogenetic conservatism of extinctions in marine bivalves. *Science*, 733-737.
- Sanders, N. J. (2002). Elevational gradients in ant species richness: Area, geometry, and Rapoport's rule. *Ecography* **25**, 25.
- Sanders, N. J., Gotelli, N. J., Wittman, S. E., Ratchford, J. S., Ellison, A. M. & Jules, E. S. (2007). Assembly rules of ground-foraging ant assemblages are contingent on disturbance, habitat and spatial scale. *Journal of Biogeography* **34**, 1632-1641.
- Sarà, M., Bellia, E. & Milazzo, A. (2006). Fire disturbance disrupts co-occurrence patterns of terrestrial vertebrates in Mediterranean woodlands. *Journal of Biogeography* **33**, 843-852.
- Scarabino, F. (2003a). *Ranella olearium* (Linnaeus, 1758) (Gastropoda: Tonnoidea): confirmation of its presence in uruguayan waters. *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay* **8**, 215-217.

- Scarabino, F. (2003b). *Ranella olearium* (Linnaeus, 1758) (Gastropoda: Tonnoidea): confirmation of its presence in uruguayan waters. *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay* **8**, 215-217.
- Scarabino, F. (2004a). Lista sistemática de los Gastropoda marinos y estuarinos vivientes de Uruguay. *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay* **8**, 305 - 346.
- Scarabino, F., Clavijo, C., Carranza, A. & Zaffaroni, J. C. (2006a). Gasterópodos marinos y estuarinos de la costa uruguaya. *Bases para el manejo y la conservación de la costa uruguaya*. (ed. by R. Menafrá, L. Rodríguez, F. Scarabino and D. Conde), pp. 143-155. VIDA SILVESTRE, Montevideo.
- Scarabino, F., Zaffaroni, J. C., Carranza, A., Clavijo, C. & Nin, M. (2006b). Gasterópodos marinos y estuarinos de la costa uruguaya: faunística, distribución, taxonomía y conservación. *Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya*. (ed. by R. Menafrá, L. Rodríguez-Gallego, F. Scarabino and D. Conde), pp. 143-155. VIDA SILVESTRE (Sociedad Uruguay para la Conservación de la Naturaleza), Montevideo, Uruguay.
- Scarabino, V. (1968a). *Murex beaui* Fischer & Dernardi (Moll. Gast) en aguas Uruguayas. *Revista del Instituto de Investigaciones Pesqueras* **2**, 229-236.
- Scarabino, V. (1968b). *Murex beaui* Fischer & Bernardi (Moll. Gast) en aguas Uruguayas. *Revista del Instituto de Investigaciones Pesqueras* **2**, 229-236.
- Scarabino, V. (1977). Moluscos del Golfo San Matías (Provincia de Río Negro, República Argentina). Inventario y claves para su identificación. *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay* **4**, 177-285.
- Scheltema, R. (1971). Larval dispersal as a means of genetic exchange between geographically separated populations of shallow-water benthic marine gastropods. *Biological Bulletin* **140**, 284-322.
- Sfenthourakis, S., Tzanatos, E. & Giokas, S. (2006). Species co-occurrence: the case of congeneric species and a causal approach to patterns of species association. *Global Ecology and Biogeography* **15**, 39-49.
- Sigwart, J. D. & Sutton, M. D. (2007). Deep molluscan phylogeny: synthesis of palaeontological and neontological data. *Proceedings of The Royal Society of London Series B-Biological Sciences*.
- Sih, A., Crowley, P., McPeck, M., Petranka, J. & Strohmeier, K. (1985). Predation, Competition, and Prey Communities: A Review of Field Experiments. *Annual Review of Ecology and Systematics* **16**, 269-311.
- Silvertown, J., Dodd, M. & Gowing, D. (2001). Phylogeny and the niche structure of meadow plant communities. *Journal of Ecology* **89**, 428-435.
- Slingsby, J. A. & Verboom, G. A. (2006). Phylogenetic Relatedness Limits Co-Occurrence at Fine Spatial Scales: Evidence from the Schoenoid Sedges (Cyperaceae: Schoeneae) of the Cape Floristic Region, South Africa. *The American Naturalist* **168**, 14.
- Soberón, J. (2005). Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics* **2**, 1-10.
- Somerfield, P. J., Arvanitidis, C., Faulwetter, S., Chatzigeorgiou, G., Vasileiadou, A., Amouroux, J. M., Anisimova, N., Cochrane, S. J., Craeymeersch, J., Dahle, S., Denisenko, S., Dounas, K., Duineveld, G., Grémare, A., Heip, C. H. R., Herrmann, M., Karakassis, I., M. Kedra, Kendall, M. A., Kingston, P., Kotwicki, L., Labruné, C., Laudien, J., Nevrova, H., A. Nicolaidou, Occhipinti-Ambrogi, A., Palerud, R., Petrov, A., Rachor, E.,

- Revkov, N., Rumohr, H., R. Sardá, Janas, U., Berghe, E. V. & Wlodarska-Kowalczyk, M. (2009). Assessing evidence for random assembly of marine benthic communities from regional species pools. *Marine Ecology Progress Series* **382**, 279–286.
- Soutullo, A., De Castro, M. & Urios, V. (in press). Linking political and scientifically derived targets for global biodiversity conservation: implications for the expansion of the global network of protected areas. *Diversity and Distributions*.
- Springer, V. G. (1982). *Pacific plate biogeography, with special reference to shorefishes*.
- Stephens, E. G. & Bertness, M. D. (1991). Mussel facilitation of barnacle survival in a sheltered bay habitat. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **145**, 33-48.
- Stevens, G. C. (1989). The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *American Naturalist* **133**, 240-256.
- Stone, L. & Roberts, A. (1990). The checkerboard score and species distributions. *Oecologia* **85**, 74-79.
- Storch, D., A.Marquet, P. & J.Gaston, K. (2005). Untangling an Entangled Bank. *Science* **307**, 684-686.
- Strong, D. R., Simberloff, D., Abele, L. G. & Thistle, A. B. (1984). Ecological communities: conceptual issues and the evidence). Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Sverdrup, H. U., Johnson, M. & Fleming, R. (1942). *The Oceans. Their physics, chemistry and general biology*, New York, Prentice Hall.
- Swenson, N. G., Enquist, B. J., Pither, J., Thompson, J. & Zimmerman, J. K. (2006). The problem and promise of scale dependency in community phylogenetics. *Ecology* **87**, 2418.
- Thomsen, H. (1962). Masas de agua características del Océano Atlántico (parte Sudoeste)), pp. 1-27. Servicio de Hidrografía Naval, Secretaría Marina, Buenos Aires.
- Thorson, G. (1950). Reproduction and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biological Reviews* **25**, 1-45.
- Thresher, R. E. & Brothers, E. B. (1985). Reproductive ecology and biogeography of Indo-West Pacific angelfishes (Pisces: Pomacanthidae). *Evolution* **39**, 878-887.
- Tiho, S. & Josens, G. (2007). Co-occurrence of earthworms in urban surroundings: A null model analysis of community structure. *European Journal of Soil Biology* **43**, 84-90.
- Tilman, D. (1994). Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* **75**, 2-16.
- Tofts, R. & Silvertown, J. (2000). A phylogenetic approach to community assembly from a local species pool. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* **267**, 363-369.
- Travaini, A., Bustamante, J., Rodríguez, A., Zapata, S., Procopio, D., Pedrana, J. & Martínez Peck, R. (2007). An integrated framework to map animal distributions in large and remote regions. *Diversity and Distributions* **13**, 289-298.
- Tsoar, A., Allouche, O., Steinitz, O., Rotem, D. & Kadmon, R. (2007). A comparative evaluation of presence-only methods for modelling species distribution. *Diversity and Distributions* **13**, 397-405.

- Ulrich, W. (2004). Species co-occurrences and neutral models: reassessing J. M. Diamond's assembly rules. *Oikos* **107**, 603-609.
- Ulrich, W. (2006). Cooc - a FORTRAN program for species co-occurrence analysis), www.uni.torun.pl/~ulrichw.
- Ulrich, W. & Gotelli, N. J. (2007). Disentangling community patterns of nestedness and species co-occurrence. *Oikos* **116**, 2053-2061.
- Ulrich, W. & Zalewski, M. (2007). Are ground beetles neutral? *Basic and Applied Ecology* **8**, 411-420.
- Ulrich, W. & Gotelli, N. J. (2008). Disentangling community patterns of nestedness and species co-occurrence. *Oikos*.
- Ulrich, W., Almeida-Neto, M. & Gotelli, N. J. (2009). A consumer's guide to nestedness analysis. *Oikos* **118**, 3-17.
- Valdovinos, C., Navarrete, S. A. & Marquet, P. A. (2003). Mollusk species diversity in the Southeastern Pacific: why are there more species towards the pole? *Ecography* **26**, 139-134.
- Vamosi, S. M., Heard, S. B., Vamosi, J. C. & Webb, C. O. (2009). Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. *Molecular Ecology* **18**, 572-592.
- Verbruggen, H., Tyberghein, L., Pauly, K., Vlaeminck, C., Nieuwenhuyze, K. V., Kooistra, W. H. C. F., Leliaert, F. & Clerck, O. D. (2009). Macroecology meets macroevolution: evolutionary niche dynamics in the seaweed *Halimeda*. *Global Ecology and Biogeography* **18**, 393-405.
- Vitt, L. J. & Pianka, E. R. (2005). Deep history impacts present day ecology and biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* **102**, 7877-7881.
- Ward, D. & Beggs, J. (2007). Coexistence, habitat patterns and the assembly of ant communities in the Yasawa islands, Fiji. *Acta Oecologica* **32**, 215-223.
- Webb, C. O. (2000b). Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: An example for rain forest trees. *American Naturalist* **156**, 145-155.
- Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. A. & Donoghue, M. J. (2002a). Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* **33**, 475-505.
- Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. A. & Donoghue, M. J. (2002b). Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* **33**, 475-505.
- Weiher, E. & Keddy, P. A. (1999a). *Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats*, Cambridge, UK., Cambridge University Press.
- Weiher, E. & Keddy, P. A. (1999b). Assembly rules as trait-based constraints on community composition. *Ecological Assembly Rules: Perspectives, Advances, Retreats*. (ed. by E. Weiher and P. A. Keddy), pp. 251-271. Cambridge University Press, Cambridge.
- Weisberg, S. (1985). *Applied linear regression*, New York, Wiley.
- Wethered, R. & Lawes, M. J. (2005). Nestedness of bird assemblages in fragmented Afriomontane forest: the effect of plantation forestry in the matrix. *Biological Conservation* **123**, 125-137.
- Wiens, J. J. & Donoghue, M. J. (2004a). Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology and Evolution* **19**, 640-644.
- Wiens, J. J., Graham, C. H., Moen, D. S., Smith, S. A. & Reeder, T. W. (2006). Evolutionary and ecological causes of the latitudinal diversity gradient in

- Hylid frogs: treefrog trees unearth the roots of high tropical diversity. *The American Naturalist* **168**, 579-596.
- Wilson W.H, Jr. (1981). Sediment-mediated interactions in a densely populated infaunal assemblage: The effects of the polychaete *Abarenicola pacifica*. *J. Mar. Res.* **39**, 735.
- Wright, D. H. (1998). A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. *Oecologia* 113, 1-20.

Anexo

Como material suplementario, se incluye en el Anexo un resumen de las especies contenidas en cada conjunto de datos utilizado en el Capítulo 5 (Tabla A1) y capas ambientales utilizadas para el desarrollo de modelos: Profundidad (Figura A1), sedimento (Figura A2) y máximo, mínimo y promedio de temperatura y salinidad de fondo (Figuras A3 y A4). Los datos se obtuvieron de ca. 1000 medidas in situ e información publicada. Se presenta también la taxonomía utilizada para los análisis de distinción taxonómica (Tabla A2) y una síntesis de los registros incluidos para el modelado de nicho fundamental (Tabla A3).

Tabla A1: Resumen de las especies contenidas en cada conjunto de datos. La lista de especies se ordenó de acuerdo con la representación de cada especie entre los conjuntos de datos. Los conjuntos de datos se numeran como en la Tabla 1.

Especies	Conjunto de datos						Total
	1	2	3	4	5	6	
<i>Buccinanops cochlidium</i>	0	0	1	1	1	1	4
<i>Zidona dufresnei</i>	0	0	1	1	1	1	4
<i>Bostrycapulus odites</i>	1	1	0	1	0	0	3
<i>Crepidula protea</i>	1	0	1	1	0	0	3
<i>Olivella tehuelcha</i>	1	0	1	1	0	0	3
<i>Tegula patagónica</i>	1	1	0	1	0	0	3
<i>Turbonilla uruguayensis</i>	1	1	0	1	0	0	3
<i>Adelomelon beckii</i>	0	0	0	0	1	1	2
<i>Admete</i> sp.	1	1	0	0	0	0	2
<i>Amalda josecarlosi</i>	1	0	1	0	0	0	2
<i>Parvanachis</i> sp.	1	0	0	1	0	0	2
<i>Ataxocerithium pullum</i> ¹	1	1	0	0	0	0	2
<i>Buccinanops monilifer</i>	0	0	1	1	0	0	2
<i>Buccinanops uruguayensis</i>	0	0	1	1	0	0	2

<i>Calliostoma coppingeri</i>	0	1	1	0	0	0	2
<i>Calliostoma nordenskjoldi</i>	0	1	1	0	0	0	2
<i>Costoanachis sertulariarum</i>	1	0	0	1	0	0	2
<i>Crepidula argentina</i>	0	1	1	0	0	0	2
<i>Crepidula intratesta</i>	0	1	1	0	0	0	2
<i>Cymatium parthenopeum</i>	0	0	1	0	0	1	2
<i>Fissurellidea megatrema</i>	0	1	0	0	1	0	2
<i>Lamellaria</i> sp.	0	1	0	0	0	0	2
<i>Nassarius scissuratus</i>	1	1	0	0	0	0	2
<i>Natica isabelleana</i>	1	0	1	0	0	0	2
<i>Olivancillaria carcellesi</i>	0	0	1	1	0	0	2
<i>Olivancillaria urceus</i>	0	0	1	1	0	0	2
<i>Pachycymbiola brasiliana</i>	0	0	0	1	0	1	2
<i>Pareuthria powelli</i>	0	1	0	0	0	0	2
<i>Philine</i> sp.	1	0	0	0	0	0	2
<i>Pleurotomella aguayoi</i>	0	1	1	0	0	0	2
<i>Prunum martini</i>	0	1	1	0	0	0	2
<i>Solariella</i> sp.	1	0	0	0	0	0	2
<i>Tectonatica impervia</i>	1	1	0	0	0	0	2
<i>Tonna galea</i>	0	0	0	0	1	1	2
<i>Turbonilla</i> sp. A	0	1	0	0	0	0	1
<i>Turbonilla</i> sp.1	1	0	0	0	0	0	1
" <i>Aclis</i> " sp.	1	0	0	0	0	0	1
<i>Acteocina candei</i>	1	0	0	0	0	0	1
<i>Acteon pelecais</i>	1	0	0	0	0	0	1
<i>Adelomelon ancilla</i>	0	0	0	0	1	0	1
" <i>Alvania</i> " sp.	1	0	0	0	0	0	1
<i>Aesopus</i> sp.	1	0	0	0	0	0	1
<i>Eulimidae</i> sp 1.	1	0	0	0	0	0	1
<i>Barleeia rubrooperculata</i>	1	0	0	0	0	0	1
<i>Buccinanops deformis</i>	0	0	1	0	0	0	1
<i>Buccinanops</i> sp.	1	0	0	0	0	0	1

<i>Caecum someri</i>	1	0	0	0	0	0	1
<i>Caecum striatum</i>	1	0	0	0	0	0	1
<i>Calliostoma</i> sp. 1	0	1	0	0	0	0	1
<i>Calliostoma carcellesi</i>	1	0	0	0	0	0	1
<i>Calliostoma consimile</i>	1	0	0	0	0	0	1
<i>Calliostoma</i> sp. 2	0	1	0	0	0	0	1
<i>Calliostoma</i> sp. 3	0	1	0	0	0	0	1
<i>Callisotoma</i> <u>sp. 4</u>	0	1	0	0	0	0	1
<i>Carinodrillia braziliensis</i>	0	0	1	0	0	0	1
Marginelidae indet.	1	0	0	0	0	0	1
<i>Conus clenchii</i>	0	0	1	0	0	0	1
<i>Crepidatella dilatata</i>	0	1	0	0	0	0	1
<i>Crepidula</i> sp.	1	0	0	0	0	0	1
<i>Cylichnella bidentata</i>	1	0	0	0	0	0	1
<i>Doris fontainii</i>	0	1	0	0	0	0	1
<i>Spirotropis</i> cf. <i>patagonica</i>	1	0	0	0	0	0	1
<i>Spirotropis patagonica</i>	1	0	0	0	0	0	1
<i>Epitonium albidum</i>	1	0	0	0	0	0	1
<i>Epitonium angulatum</i>	1	0	0	0	0	0	1
<i>Epitonium candeaum</i>	1	0	0	0	0	0	1
<i>Epitonium denticulatum</i>	1	0	0	0	0	0	1
<i>Epitonium georgettinum</i>	1	0	0	0	0	0	1
<i>Epitonium magellanicum</i>	0	1	0	0	0	0	1
<i>Epitonium</i> sp.	1	0	0	0	0	0	1
<i>Epitonium striatellum</i>	1	0	0	0	0	0	1
<i>Eulima</i> sp.	1	0	0	0	0	0	1
<i>Eulimella argentina</i>	1	0	0	0	0	0	1
<i>Eulimella</i> sp.	1	0	0	0	0	0	1
<i>Eumetadrillia fuegensis</i>	0	1	0	0	0	0	1
<i>Euspira</i> sp.	0	1	0	0	0	0	1
<i>Finela dubia</i>	1	0	0	0	0	0	1
"Fossarus" sp.	1	0	0	0	0	0	1

<i>Fusitriton magellanicum</i>	0	0	0	0	1	0	1
<i>Halystilus columna</i>	1	0	0	0	0	0	1
<i>Macromphalina argentina</i>	1	0	0	0	0	0	1
<i>Mangelia</i> sp.	0	1	0	0	0	0	1
" <i>Margarites</i> " sp.	0	1	0	0	0	0	1
<i>Natica</i> sp.	1	0	0	0	0	0	1
<i>Odontocymbiola magellanica</i>	0	0	0	0	1	0	1
<i>Eulimastoma canaliculatum</i>	1	0	0	0	0	0	1
<i>Odostomia</i> cf. <i>ritteri</i>	1	0	0	0	0	0	1
<i>Odostomia</i> sp.	1	0	0	0	0	0	1
<i>Olivella</i> sp. 1	1	0	0	0	0	0	1
<i>Olivella</i> sp. 2	1	0	0	0	0	0	1
<i>Olivella</i> sp. 3	1	0	0	0	0	0	1
<i>Olivella</i> sp. 4	1	0	0	0	0	0	1
<i>Olivella</i> sp. 5	1	0	0	0	0	0	1
<i>Olivella</i> sp. 6	1	0	0	0	0	0	1
<i>Olivella puelcha</i>	1	0	0	0	0	0	1
<i>Philippia</i> sp.	0	1	0	0	0	0	1
<i>Photinula blakei</i>	1	0	0	0	0	0	1
Pyramidellidae indet.	1	0	0	0	0	0	1
<i>Rapana venosa</i>	0	0	0	0	0	1	1
<i>Pyrunculus caelatus</i>	1	0	0	0	0	0	1
<i>Stramonita haemastoma</i>	0	0	0	1	0	0	1
<i>Terebra doellojuradoi</i>	1	0	0	0	0	0	1
<i>Terebra gemmulata</i>	0	0	1	0	0	0	1
Trochidae indet.	1	0	0	0	0	0	1
<i>Calyptreaea centralis</i>	1	0	0	0	0	0	1
<i>Trophon patagonicus</i>	0	1	0	0	0	0	1
<i>Turbonila dispar</i>	1	0	0	0	0	0	1
<i>Turbonilla</i> sp. 4	1	0	0	0	0	0	1
<i>Turbonilla</i> cf. <i>rushii</i>	1	0	0	0	0	0	1
<i>Turbonilla zulmae</i>	1	0	0	0	0	0	1

<i>Turbonilla</i> sp.5	1	0	0	0	0	0	1
<i>Turbonilla</i> sp. 6	1	0	0	0	0	0	1
<i>Turbonilla rushii</i>	1	0	0	0	0	0	1
<i>Turbonilla strebeli</i>	1	0	0	0	0	0	1
<i>Turbonilla</i> sp. 2	1	0	0	0	0	0	1
<i>Turbonilla</i> sp. 3	1	0	0	0	0	0	1
Turridae indet. 1	0	1	0	0	0	0	1
<i>Urosalpinx cala</i>	0	0	0	1	0	0	1
<i>Volvulella persimilis</i>	1	0	0	0	0	0	1
<i>Zemitrella bonaerensis</i>	0	1	0	0	0	0	1
Total	78	34	21	16	8	7	

¹: Identidad confirmada solo para el conjunto de datos 2; para el conjunto de datos 1, el registro parece corresponder a *Cerithiopsis* aff. *emersoni* o *Cerithiopsis greeni* (Scarabino *et al.* 2006)

Tabla A2. Taxonomía usada para los análisis de Distinción Taxonómica (Capítulo 6)

Genero	Subfamilia	Familia	Superfamilia	Clado 1	Clado 2	Clado 3
<i>Acteon</i>	Acteonidae	Acteonidae	Acteonoidea	"Allogastropoda"?	"Allogastropoda"?	Heterobranchia
<i>Adelphotectonica</i>	Architectonicidae	Architectonicidae	Architectonicoidea	"Allogastropoda"?	"Allogastropoda"?	Heterobranchia
<i>Eulimastoma</i>	Odostomiinae	Pyramidellidae	Pyramidelloidea	"Allogastropoda"?	"Allogastropoda"?	Heterobranchia
<i>Philippia</i>	Architectonicidae	Architectonicidae	Architectonicoidea	"Allogastropoda"?	"Allogastropoda"?	Heterobranchia
<i>Turbonilla</i>	Turbonillinae	Pyramidellidae	Pyramidelloidea	"Allogastropoda"?	"Allogastropoda"?	Heterobranchia
<i>Aplysia</i>	Aplysiinae	Aplysiidae	Aplysioidea	Aplysiomorpha	Opistobranchia	Heterobranchia
<i>Siphonaria</i>	Siphonarinae	Siphonaridae	Siphonarioidea	Basommatophora	Pulmonata	Heterobranchia
<i>Acteocina</i>	Cylichnidae	Cylichnidae	Philinoidea	Cephalaspidea	Opistobranchia	Heterobranchia
<i>Philine</i>	Philinidae	Philinidae	Philinoidea	Cephalaspidea	Opistobranchia	Heterobranchia
<i>Pyrunculus</i>	Retusidae	Retusidae	Philinoidea	Cephalaspidea	Opistobranchia	Heterobranchia

<i>Volvulella</i>	Retusidae	Retusidae	Philinoidea	Cephalaspidea	Opisthobranchia	Heterobranchia
<i>Marionia</i>	Tritoniidae	Tritoniidae	Tritonioidea	Cladobranchia	Nudipleura	Heterobranchia
<i>Doris</i>	Dorididae	Dorididae	Doridioidea	Euctenidiacea	Nudipleura	Heterobranchia
<i>"Pareuthria"</i>	Cominellinae	Buccinulidae	Buccinoidea	Neogastropoda	Hypsogastropoda	Caenogastropoda
<i>Aclis</i>	Aclididae	Aclididae	Eulimoidea	"Ptenoglossa"	Hypsogastropoda	Caenogastropoda
<i>Adelomelon</i>	Zidoninane	Volutidae	Muricoidea	Neogastropoda	Hypsogastropoda	Caenogastropoda
<i>Admete</i>	Admetinae	Cancellariidae	Cancellarioidea	Littorinimorpha	Hypsogastropoda	Caenogastropoda
<i>Amalda</i>	Ancillinae	Olividae	Olivoidea	Neogastropoda	Hypsogastropoda	Caenogastropoda
<i>Ataxocerithium</i>	Cerithiopsinae	Cerithiopsidae	Triphoroidea	"Ptenoglossa"	Hypsogastropoda	Caenogastropoda
<i>Barleia</i>	Rissoidae	Rissoidae	Rissoidea	Littorinimorpha	Hypsogastropoda	Caenogastropoda
<i>Bostrycapulus</i>	Calyptraeidae	Calyptraeidae	Calyptraeoidea	Littorinimorpha	Hypsogastropoda	Caenogastropoda
<i>Buccinanops</i>	Dorsaninae	Nassaridae	Buccinoidea	Neogastropoda	Hypsogastropoda	Caenogastropoda

<i>Cabestana</i>	Cymatiinae	Ranellidae	Tonnoidea	Littorinimorpha	Hypsogastropoda	Caenogastropoda
<i>Caecum</i>	Caecidae	Caecidae	Rissoidea	Littorinimorpha	Hypsogastropoda	Caenogastropoda
<i>Calyptraea</i>	Calyptraeidae	Calyptraeidae	Calyptraeoidea	Littorinimorpha	Hypsogastropoda	Caenogastropoda
<i>Cancilla</i>	Imbricariinae	Mitridae	Muricoidea	Neogastropoda	Hypsogastropoda	Caenogastropoda
<i>Carinodrilla</i>	Crassispirinae	Turridae	Conoidea	Neogastropoda	Hypsogastropoda	Caenogastropoda
<i>Chicoreus</i>	Muricidae	Muricidae	Muricoidea	Neogastropoda	Hypsogastropoda	Caenogastropoda
<i>Closia</i>	Marginellinae	Marginellidae	Muricoidea	Neogastropoda	Hypsogastropoda	Caenogastropoda
<i>Cochlespira</i>	Cochlespirinae	Turridae	Conoidea	Neogastropoda	Hypsogastropoda	Caenogastropoda
<i>Conus</i>	Conidae	Conidae	Conoidea	Neogastropoda	Hypsogastropoda	Caenogastropoda
<i>Coronium</i>	Trophoninae	Muricidae	Muricoidea	Neogastropoda	Hypsogastropoda	Caenogastropoda
<i>Costoanachis</i>	Pyreninae	Columbellidae	Buccinoidea	Neogastropoda	Hypsogastropoda	Caenogastropoda
<i>Crepidula</i>	Calyptraeidae	Calyptraeidae	Calyptraeoidea	Littorinimorpha	Hypsogastropoda	Caenogastropoda

<i>Cymatium</i>	Cymatiinae	Ranellidae	Tonnoidea	Littorinimorpha	Hypsogastropoda	Caenogastropoda
<i>Drilla</i>	Drillidae	Drillidae	Conoidea	Neogastropoda	Hypsogastropoda	Caenogastropoda
<i>Echinolittorina</i>	Littorininae	Littorinidae	Littorinoidea	Littorinimorpha	Hypsogastropoda	Caenogastropoda
<i>Epitonium</i>	Epitoniidae	Epitoniidae	Epitonioidae	"Ptenoglossa"	Hypsogastropoda	Caenogastropoda
<i>Eulima</i>	Eulimidae	Eulimidae	Eulimoidea	"Ptenoglossa"	Hypsogastropoda	Caenogastropoda
<i>Eulimella</i>	Eulimidae	Eulimidae	Eulimoidea	"Ptenoglossa"	Hypsogastropoda	Caenogastropoda
<i>Eumetadrillia</i>	Drillidae	Drillidae	Conoidea	Neogastropoda	Hypsogastropoda	Caenogastropoda
<i>Euspira?</i>	Polinicinae	Naticidae	Naticoidea	Littorinimorpha	Hypsogastropoda	Caenogastropoda
<i>Fusinus</i>	Fusinae	Fascioliidae	Buccinoidea	Neogastropoda	Hypsogastropoda	Caenogastropoda
<i>Fusitriton</i>	Ranellinae	Ranellidae	Tonnoidea	Littorinimorpha	Hypsogastropoda	Caenogastropoda
<i>Heleobia</i>	Cochliopinae	Cochliopidae	Rissoidea	Littorinimorpha	Hypsogastropoda	Caenogastropoda
<i>Lamellaria</i>	Lamellarinae	Velutinidae	Velutinoidea	Littorinimorpha	Hypsogastropoda	Caenogastropoda

<i>Mangelia</i>	Belinae	Turridae	Conoidea	Neogastropoda	Hypsogastropoda	Caenogastropoda
<i>Melanella</i>	Eulimidae	Eulimidae	Eulimoidea	"Ptenoglossa"	Hypsogastropoda	Caenogastropoda
<i>Minicymbiola</i>	Odontocymbilinae	Volutidae	Muricoidea	Neogastropoda	Hypsogastropoda	Caenogastropoda
<i>Nassarius</i>	Nassarinae	Nassaridae	Buccinoidea	Neogastropoda	Hypsogastropoda	Caenogastropoda
<i>Natica</i>	Naticinae	Naticidae	Naticoidea	Littorinimorpha	Hypsogastropoda	Caenogastropoda
<i>Odontocymbiola</i>	Odontocymbilinae	Volutidae	Muricoidea	Neogastropoda	Hypsogastropoda	Caenogastropoda
<i>Olivancillaria</i>	Agaroninae	Olividae	Oливоidea	Neogastropoda	Hypsogastropoda	Caenogastropoda
<i>Olivella</i>	Olivellidae	Olivellidae	Oливоidea	Neogastropoda	Hypsogastropoda	Caenogastropoda
<i>Pachycymbiola</i>	Zidoninane	Volutidae	Muricoidea	Neogastropoda	Hypsogastropoda	Caenogastropoda
<i>Pareuthria</i>	Cominellinae	Buccinulidae	Buccinoidea	Neogastropoda	Hypsogastropoda	Caenogastropoda
<i>Parvanachis</i>	Pyreninae	Columbellidae	Buccinoidea	Neogastropoda	Hypsogastropoda	Caenogastropoda
<i>Pleurotomella</i>	Raphitominiae	Conidae	Conoidea	Neogastropoda	Hypsogastropoda	Caenogastropoda

<i>Polystira</i>	Turrinae	Turridae	Conoidea	Neogastropoda	Hypsogastropoda	Caenogastropoda
<i>Provocator</i>	Zidoninae	Volutidae	Muricoidea	Neogastropoda	Hypsogastropoda	Caenogastropoda
<i>Prunum</i>	Marginellinae	Marginellidae	Muricoidea	Neogastropoda	Hypsogastropoda	Caenogastropoda
<i>Ranella</i>	Ranellinae	Ranellidae	Tonnoidea	Littorinimorpha	Hypsogastropoda	Caenogastropoda
<i>Rapana</i>	Rapaninae	Muricidae	Muricoidea	Neogastropoda	Hypsogastropoda	Caenogastropoda
<i>Solariorbis</i>	Tornidae	Tornidae	Rissoidea	Littorinimorpha	Hypsogastropoda	Caenogastropoda
<i>Stramonita</i>	Rapaninae	Muricidae	Muricoidea	Neogastropoda	Hypsogastropoda	Caenogastropoda
<i>Tectonatica</i>	Naticinae	Naticidae	Naticoidea	Littorinimorpha	Hypsogastropoda	Caenogastropoda
<i>Terebra</i>	Terebrinae	Terebridae	Conoidea	Neogastropoda	Hypsogastropoda	Caenogastropoda
<i>Tonna</i>	Tonnidae	Tonnidae	Tonnoidea	Littorinimorpha	Hypsogastropoda	Caenogastropoda
<i>Trophon</i>	Trophoninae	Muricidae	Muricoidea	Neogastropoda	Hypsogastropoda	Caenogastropoda
<i>Turridae indet.</i>	Turridae	Turridae	Conoidea	Neogastropoda	Hypsogastropoda	Caenogastropoda

<i>Urosalpinx</i>	Ocenebrinae	Muricidae	Muricoidea	Neogastropoda	Hypsogastropoda	Caenogastropoda
<i>Zemitrella</i>	Columbellinae	Columbellidae	Buccinoidea	Neogastropoda	Hypsogastropoda	Caenogastropoda
<i>Zidona</i>	Zidoninae	Volutidae	Muricoidea	Neogastropoda	Hypsogastropoda	Caenogastropoda
<i>Lottia</i>	Lottiinae	Lottiidae	Lottioidea	Patellogastropoda	Patellogastropoda	Patellogastropoda
<i>Asthelys</i>	Seguenziidae	Seguenziidae	Seguenzioidea	Vetigastropoda	Vetigastropoda	Vetigastropoda
<i>Calliostoma</i>	Calliostomatiinae	Calliostomatiidae	Trochoidea	Vetigastropoda	Vetigastropoda	Vetigastropoda
<i>Diodora</i>	Emarginulinae	Fissurellidae	Fissurelloidea	Vetigastropoda	Vetigastropoda	Vetigastropoda
<i>Fissurellidea</i>	Emarginulinae	Fissurellidae	Fissurelloidea	Vetigastropoda	Vetigastropoda	Vetigastropoda
<i>Halystilus</i>	Halistylinae	Trochidae	Trochoidea	Vetigastropoda	Vetigastropoda	Vetigastropoda
<i>Margarites</i>	Calliostomatinae	Trochidae	Trochoidea	Vetigastropoda	Vetigastropoda	Vetigastropoda
<i>Photinula</i>	Calliostomatinae	Trochidae	Trochoidea	Vetigastropoda	Vetigastropoda	Vetigastropoda
<i>Tegula</i>	Tegulinae	Trochidae	Trochoidea	Vetigastropoda	Vetigastropoda	Vetigastropoda

Figura A1. Profundidad

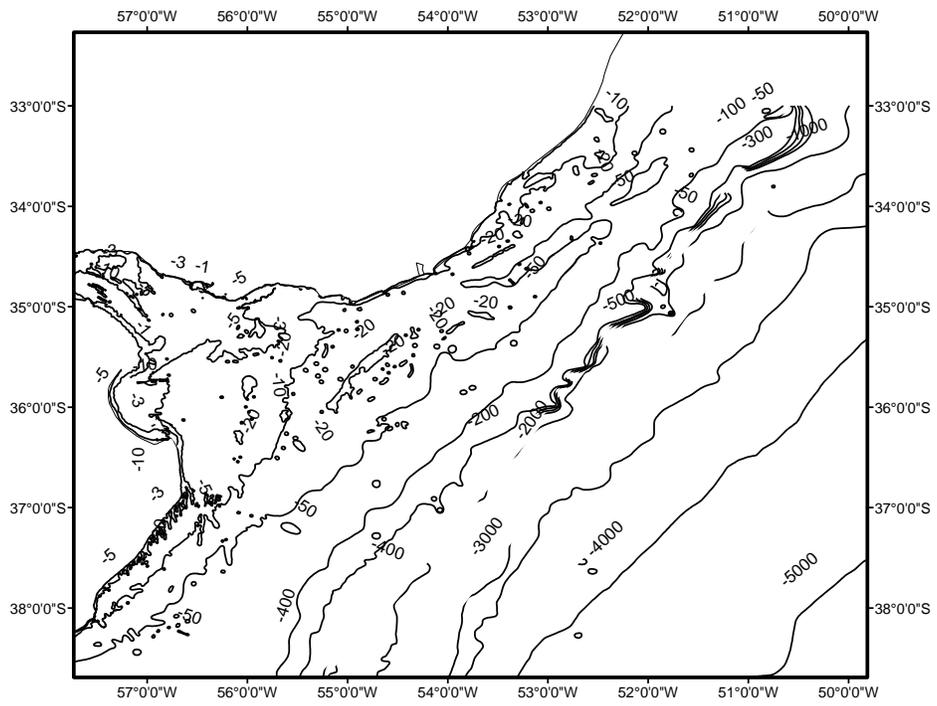


Figura A2. Sedimento

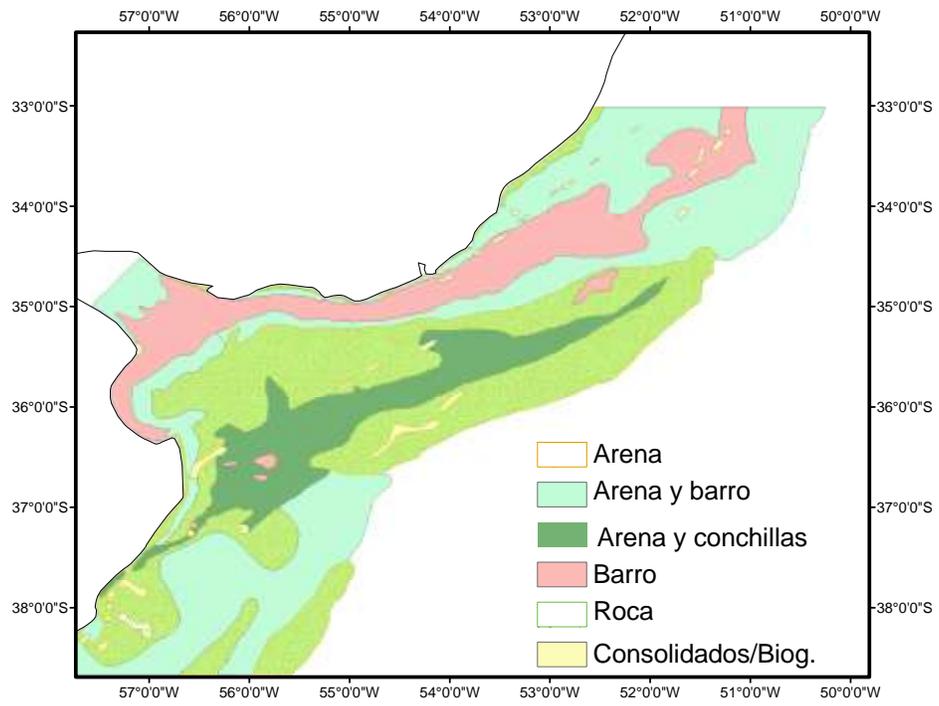


Figura A3. Salinidad

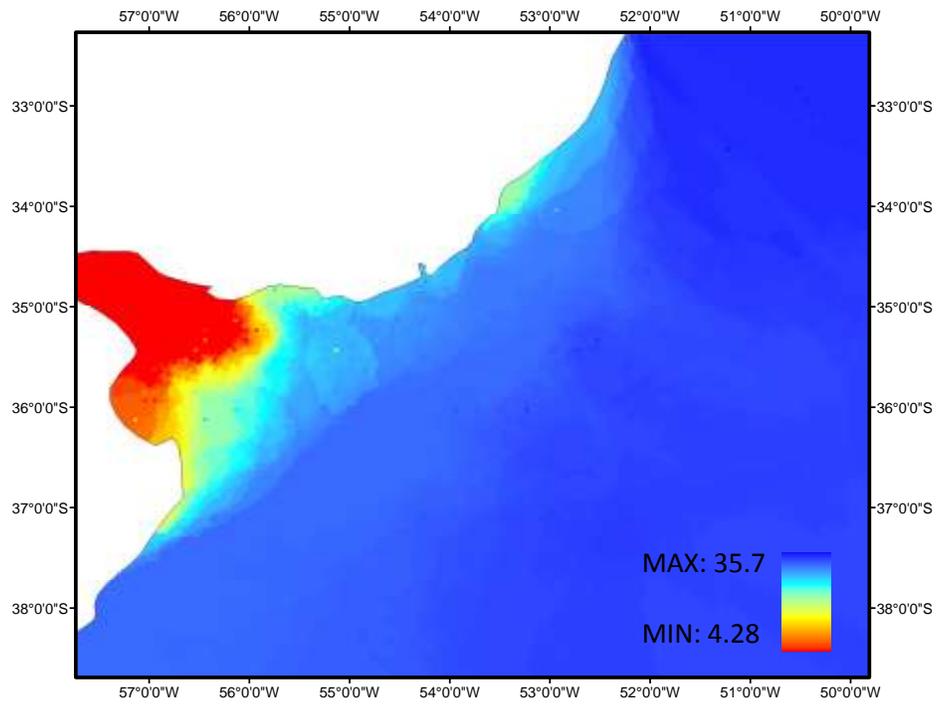


Figura A4. Temperatura

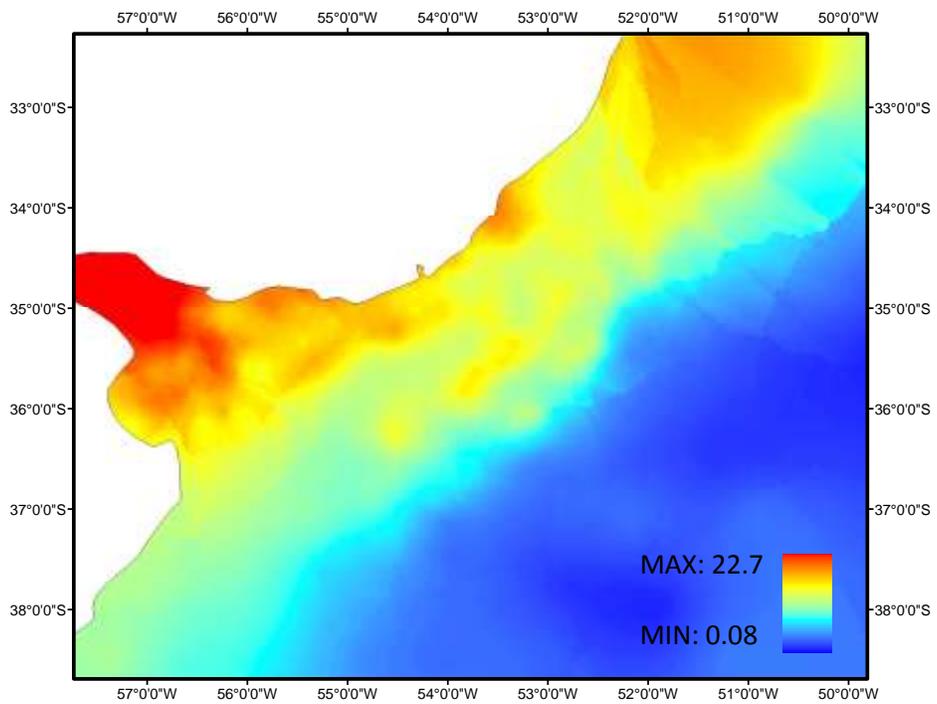


Tabla A3. Especies, número de registros incluidos en la base de datos, y fuente original de la información. B/I: Buque de investigación; B/P: Buque pesquero; A/B/P: Buque Pesquero artesanal

Especie	Registros	Fuente original
<i>Pareuthria sp</i>	3	B/I "Aldebaran" 2007/11
<i>Aclis sp</i>	1	Layerle & Scarabino (1984)
<i>Acteocina bidentata</i>	10	Layerle & Scarabino (1984)
<i>Acteocina candei</i>	28	Layerle & Scarabino (1984)
<i>Acteon cf pelecais</i>	2	Layerle & Scarabino (1984)
<i>Adelomelon ancilla</i>	94	B/I "Aldebaran" 2003/02; 2005/01; 2005/04; 2006/02; 2006/07; 2007/11; B/P "Marianne"; Carranza (2006); Quintero (1986); Olivier & Scarabino (1972b)
<i>Adelomelon beckii</i>	38	B/I "Aldebaran" 2002/05; 2005/03; 2005/04; 2006/02; 2006/03; 2006/06; 2006/07; 2007/11; 2007/13; B/P "Marianne" 2005; Carranza (2006); Juanicó & Rodríguez-Moyano (1976)
<i>Adelomelon riosi</i>	15	B/I "Walther Herwig" 1966; B/P "Lerez" 1982; B/P "Lamatra"; B/P "Santa María Magdalena" 1982; B/P "Cacao" 1983; B/P "Maxal II" 2006
<i>Adelphotectonica uruguayana</i>	1	Carcelles (1953)
<i>Admete sp</i>	3	B/I "Aldebaran" 2007/11; Layerle & Scarabino (1984)
<i>Alvania sp</i>	1	Layerle & Scarabino (1984)
<i>Amalda josecarlosi</i>	4	B/I "Aldebaran" 2007/13; Layerle & Scarabino (1984)
<i>Aplysia brasiliiana</i>	3	Scarabino et al. (2006a)
<i>Ataxocerithium pullum</i>	9	B/I "Aldebaran" 2007/11; Carcelles (1944); Layerle & Scarabino (1984)
<i>Barleia rubrooperculata</i>	8	Castellanos & Fernández (1974); Layerle & Scarabino (1984)
<i>Bostrycapulus odites</i>	17	B/I "Aldebaran" 2007/11; B/P "Lerez" 1982; Milstein et al. (1976); Layerle & Scarabino (1984);
<i>Buccinanops cochlidium</i>	103	MNHN 14286, 14615, 7148, 7085, 7077, 7076, 7075, 7073, 7072, 4290, 3656, 14740, 9710, 7084, 6838, 7079; Carranza & Rodríguez 2007; B/I "Aldebaran" 2002/05, 2005/03, 2006/02, 2006/03, 2007/04,

		2007/08, 2007/13; Milstein et al. (1976); B/P "Lerez" 1982; A/B/P "Domy" 2007; Juanicó & Rodríguez-Moyano (1976)
<i>Buccinanops deformis</i>	14	MNHN 7138, 7129, 9327, 9327, 7135, 7135, 14279, 14609; B/I "Aldebaran" 2006/03, 2007/04, 2007/08, 2007/13; Carranza & Rodríguez (2007)
<i>Buccinanops duartei</i>	42	MNHN 7406, 7109, 7108, 7105, 7103, 7099, 7095, 7093, 7092, 4597, 4417, 3840, 7100, 2512, 2514, 7090, 7096, 7097, 7098, 7101, 7102, 7106, 7152, 7104, 3918, 4424, 7094; A/B/P "Domy" 2007; Scarabino et al. (2006)
<i>Buccinanops monilifer</i>	28	MNHN 7276, 7277, 7274, 7271, 4403, 4060, 4059; B/I "Aldebaran" 2007/04, 2007/08, 2007/13, A/B/P "Domy" 2007; B/P "Lerez" 1982; Milstein et al. (1976)
<i>Buccinanops uruguayensis</i>	26	MNHN 7405, 7404, 7157, 7156, 7149, 7146, 7144, 7142, 7139, 4596, 4136, 4135; B/I "Aldebaran" 2006/03, 2007/04, 2007/08, 2007/13, 2008/13; Milstein et al. (1976); Carranza & Rodríguez (2007)
<i>Cabestana felipponei</i>	2	B/P "Lerez" 1982; Juanicó & Rodríguez-Moyano (1976)
<i>Caecum achironum</i>	1	Layerle & Scarabino (1984)
<i>Caecum antillarum</i>	6	Layerle & Scarabino (1984)
<i>Calliostoma "pseudoandersoni"</i>	1	B/I "Aldebaran" 2007/11
<i>Calliostoma andersoni</i>	4	B/I "Aldebaran" 2007/11
<i>Calliostoma carcellesi</i>	1	Juanicó & Rodríguez-Moyano (1976)
<i>Calliostoma jucundum</i>	2	B/I "Aldebaran" 2007/11; Juanicó & Rodríguez-Moyano (1976)
<i>Calliostoma coppingeri</i>	6	B/I "Aldebaran" 2007/11; 2007/13; Juanicó & Rodríguez-Moyano (1976)
<i>Calliostoma nordenskjoldi</i>	8	B/I "Aldebaran" 2007/11; 2007/13
<i>Calliostoma hermoeseanum</i>	1	B/I "Aldebaran" 2007/11
<i>Calyptraea centrales</i>	2	Castellanos (1970); Layerle & Scarabino (1984)
<i>Cancilla larragnagai</i>	4	B/I "Academik Knipovich" 1967; B/I "Aldebaran" 2005/01; 2006/05; Carcelles

		(1947)
<i>Carinodrilla brasiliensis</i>	1	B/I "Aldebaran"; 2007/13
<i>Chicoreus beaui</i>	1	Scarabino (1968b)
<i>Closia largilleri</i>	2	Layerle & Scarabino (1984)
<i>Cochlespira elongata</i>	1	Penna-Nema & Leme (1978)
<i>Conus carcellesi</i>	2	B/I "Aldebaran" 2007/13
<i>Costoanachis sertulariarum</i>	5	A/B/P "Domy" 2004; Milstein et al. (1976); Layerle & Scarabino (1984); Borthagaray & Carranza (2007)
<i>Crepidula argentina</i>	4	B/I "Aldebaran" 2007/11, 2007/11
<i>Crepidula dilatata</i>	1	B/I "Aldebaran" 2007/11
<i>Crepidula intratesta</i>	2	B/I "Aldebaran" 2007/13
<i>Crepidula protea</i>	14	B/I "Aldebaran" 2007/04, 2007/08; 207/11; Milstein et al. (1976); Layerle & Scarabino (1984); Carranza & Rodriguez (2007)
<i>Cymatium parthenopeum</i>	9	B/I "Aldebaran"2002/05; 2006/03;2006/06; 2007/13; B/P "Lérez" 1982; Milstein et al. (1976)
<i>Diodora patagonica</i>	12	Scarabino et al. (2006)
<i>Doris fontainii</i>	2	B/I "Aldebaran"2007/11
<i>Drilla janseni</i>	1	Castellanos (1970)
<i>Drilla patagonica</i>	10	Layerle & Scarabino (1984)
<i>Drilla suxdorfi</i>	1	Castellanos (1970)
<i>Echinolittorina lineolata</i>	14	Scarabino et al. (2006); Carranza & Borthagaray (2006)
<i>Epitonium albidum</i>	3	Layerle & Scarabino (1984)
<i>Epitonium candeanum</i>	2	Layerle & Scarabino (1984)
<i>Epitonium magellanicum</i>	2	B/I "Aldebaran"2007/11
<i>Epitonium sp</i>	1	Layerle & Scarabino (1984)
<i>Epitonium tenuistriatum</i>	1	Layerle & Scarabino (1984)
<i>Eulima auricinta</i>	1	B/I "Akademic Knipovich 1967
<i>Eulimastoma canaliculatum</i>	3	Layerle & Scarabino (1984)
<i>Eulimella sp</i>	1	Layerle & Scarabino (1984)

<i>Eumetadrillia fuegensis</i>	1	B/I "Aldebaran" 2007/11
<i>Euspira? sp</i>	2	B/I "Aldebaran" 2007/13
<i>Fissurellidea megatrema</i>	47	B/I "Aldebaran" 2005/01; 2005/04; 2006/02; 2006/07; 2007/11; B/P "Lérez" 1982; Juanicó & Rodríguez-Moyano (1976)
<i>Fusinus frenguelli</i>	1	Juanicó & Rodríguez-Moyano (1976)
<i>Fusitriton magellanicus</i>	6	B/I "Aldebaran" 2003/02; 2005/01; 2005/04; 2006/02; 2006/07; 2005/01; B/P "Lérez" 1982; B/P "Santa María Magdalena" 1982; Carranza (2006)
<i>Halystilus columna</i>	9	Layerle & Scarabino (1984)
<i>Heleobia spp.</i>	7	Scarabino (2006)
<i>Lamellaria sp.</i>	4	B/I "Aldebaran" 2007/11
<i>Lottia</i>	17	Borthagaray & Carranza (2006); Scarabino (2006)
<i>Mangelia sp.</i>	2	B/I "Aldebaran" 2007/11
<i>Margaritas sp.</i>	1	B/I "Aldebaran" 2007/11
<i>Marionia cucullata</i>	2	B/I "Challenger" 1876; B/P "Lérez" 1982
<i>Melanella sp.</i>	1	Layerle & Scarabino (1984)
<i>Minicymbiola corderoi</i>	2	Carcelles (1953)
<i>Nassarius scisuratus</i>	12	Castellanos (1972); Layerle & Scarabino (1984)
<i>Natica isabelleana</i>	2	B/I "Aldebaran" 2007/13; B/P "Lérez" 1982
<i>Odontocymbiola magellanica</i>	36	B/I "Aldebaran" 2003/02; 2005/01; 2005/04; 2006/02; 2006/07; 2005/01; Carranza (2006)
<i>Olivancillaria carcellesi</i>	11	B/I "Aldebaran" 2007/04; 2007/08; 2007/13; B/P "Lérez" (1982); A/B/P "Dommy" 2007; Milstein et al. (1976)
<i>Olivancillaria contortuplicata</i>	6	MNHN (Uncataloged); Scarabino (2006)
<i>Olivancillaria deshayesiana</i>	14	MNHN 9036; 9035; 9034; 9033; 9032; 9028; 4235; 3867; 4419; 3811; 2106; 9058; 9026; B/P "Lérez" 1982; A/B/P "Dommy" 2007
<i>Olivancillaria teaguei</i>	5	Scarabino (2006)
<i>Olivancillaria urceus</i>	25	MNHN 1090; 1244; 3920; 4237; 7848; 7851; 7852; 7853; 7855; 7856; 9000; 9003; 9597; B/I "Aldebaran" 2007/13; B/P "Lérez" (1982); A/B/P "Dommy" 2007; Juanicó & Rodríguez-

		Moyano (1976); Milstein et al. (1976)
<i>Olivancillaria uretai</i>	10	MNHN 3917; 4589; 5887; 7107; 9042; 9044; 9046; 10427; A/B/P "Dommy" 2007
<i>Olivancillaria vesica</i>	6	Scarabino (2006); A/B/P "Dommy" 2007
<i>Olivella formicacorsi</i>	5	Scarabino (2006)
<i>Olivella orejasmirandai</i>	1	B/I "Academik Knipovich" 1967
<i>Olivella puelcha</i>	1	Layerle & Scarbino (1984)
<i>Olivella riosi</i>	4	B/I "Academik Knipovich" 1967
<i>Olivella sp1</i>	6	Layerle & Scarbino (1984)
<i>Olivella sp2</i>	5	Layerle & Scarbino (1984)
<i>Olivella sp3</i>	2	Layerle & Scarbino (1984)
<i>Olivella sp4</i>	2	Layerle & Scarbino (1984)
<i>Olivella sp6</i>	2	Layerle & Scarbino (1984)
<i>Olivella tehuelcha</i>	4	B/I "Aldebaran" 2007/13; Milstein et al (1976); Layerle & Scarbino (1984)
<i>Pachycymbiola brasiliiana</i>	50	B/I "Aldebaran" 2002/05, 2005/03, 2006/02, 2006/03, 2006/06, 2007/08, 2007/13; B/P "Lerez" 1982; A/B/P "Domy" 2007; Milstein et al. (1976).
<i>Pareuthria michaelsoni</i>	1	Castellanos (1970)
<i>Pareuthria powelli</i>	1	B/I "Aldebaran" 2007/11
<i>Parvanachis isabellei</i>	30	A/B/P "Domy" 2007; Milstein et al. (1976); Layerle & Scarbino (1984); Carranza & Rodríguez 2007.
<i>Parvanachis sp.</i>	1	Scarabino et al. (2006)
<i>Philine argentina?</i>	9	B/I "Vema" (1962); Layerle & Scarbino (1984)
<i>Philippia sp.</i>	1	B/I "Aldebaran" 2007/11
<i>Photinula blakei</i>	3	Layerle & Scarbino (1984)
<i>Pleurotomella aguayoi</i>	8	B/I "Aldebaran" 2007/11; 2007/13; B/P "Lerez" 1982; Carcelles (1953)
<i>Polystira formossisima</i>	1	B/I "Challenger" (1876)
<i>Provocator corderoi</i>	1	Castellanos (1970).
<i>Prunum martín</i>	11	B/I "Aldebaran" 2007/04; 2007/11; 2007/13.

<i>Prunum rubens</i>	3	Carcelles, 1946.
<i>Pyrrunculus caelatus</i>	1	Layerle & Scarabino (1984).
<i>Ranella olearium</i>	1	Scarabino (2003b).
<i>Rapana venosa</i>	24	B/I "Aldebaran" 2002/05, 2005/03, 2006/02, 2006/03, 2006/06, 2007/08, 2007/13; Carranza et al. (2008d); Carranza et al. (2009a).
<i>Siphonaria lessoni</i>	13	Borthagaray & Carranza (2006); Scarabino (2006).
<i>Solariorbis shimeri</i>	3	Layerle & Scarabino (1984)
<i>Stramonita haemastoma</i>	9	B/P "Lérez" (1982); Juanicó & Rodríguez-Moyano (1976); Milstein et al (1976); Borthagaray & Carranza (2006); Scarabino (2006).
<i>Tectonatica impervia</i>	5	B/I "Aldebaran" 2007/11; A/B/P "Domy" 2007; Layerle & Scarabino (1984).
<i>Tegula patagonica</i>	5	B/I "Aldebaran" 2007/11; B/P "Lérez" (1982); Milstein et al (1976).
<i>Terebra doello-juradoi</i>	7	Carcelles (1953); Layerle & Scarabino (1984).
<i>Terebra gemulata</i>	3	B/I "Aldebaran" 2007/13.
<i>Tonna galea</i>	32	B/I "Aldebaran" 2002/05; 2005/01; 2005/03; 2005/04; 2006/02; 2006/03; 2006/07; B/P "Lérez" (1982); Juanicó & Rodríguez-Moyano (1976).
<i>Trophon geversianus</i>	1	B/I "Walther Herwig" (1966).
<i>Trophon? patagonicus</i>	1	B/I "Aldebaran" 2007/11.
<i>Turbonilla dispar</i>	2	Layerle & Scarabino (1984).
<i>Turbonilla fasciata?</i>	1	Layerle & Scarabino (1984).
<i>Turbonilla interrupta</i>	1	Layerle & Scarabino (1984).
<i>Turbonilla sp1</i>	2	Layerle & Scarabino (1984).
<i>Turbonilla uruguayensis</i>	6	B/I "Aldebaran" 2007/11; Milstein et al (1976); Layerle & Scarabino (1984).
<i>Turridae indet.</i>	1	B/I "Aldebaran" 2007/11.
<i>Urosalpinx cala</i>	1	Milstein et al (1976).
<i>Urosalpinx rushi</i>	1	Scarabino et al. (2006)
<i>Volvulella persimilis</i>	13	Layerle & Scarabino (1984).

<i>Zemitrella bonaerensis</i>	3	B/I "Aldebaran" 2007/11
<i>Zidona dufresnei</i>	123	B/I "Aldebaran" 2002/05, 2005/03, 2006/02, 2006/03, 2006/06, 2007/08, 2007/13; B/P "Lerez" 1982; B/P "Marianne" (2005) ; Olivier & Scarabino (1972b); Milstein et al. (1976) Carranza (2006).
