Crustáceos de la costa atlántica uruguaya: Caracterización y sucesión ecológica de comunidades sobre sustratos duros artificiales

Tesis de maestría en zoología

Lic. Álvaro Demicheli

Fecha de defensa: 2/5/2017

PEDECIBA

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA URUGUAY

Crustáceos de la costa atlántica uruguaya: Caracterización y sucesión ecológica de comunidades sobre sustratos duros artificiales

Lic. Álvaro Demicheli

Directora: Dra. Ana Verdi
Co-director: Dr. Walter Norbis

Miembros del Tribunal

Dra. Estela Delgado
Presidente

Dra. Laura Paesch
Dr. Miguel Simó
Vocales

Tesis de Maestría PEDECIBA
Biología opción Zoología

Universidad de la Republica

Montevideo, Uruguay

2017

RESUMEN

Mediante sustratos artificiales plásticos cilíndricos con piedras en el interior se estudió la composición y dinámica de uno de los grupos principales de la macrofauna costera, los crustáceos, en la zona de La Paloma, Rocha. Se realizaron muestreos bimestrales durante un año recolectando la fauna adherida al exterior e interior de los sustratos mediante cuadrantes, y la del interior de los mismos mediante recolección manual. Adicionalmente se tomaron datos de temperatura y salinidad del agua en cada muestreo. En total se recolectaron 15 especies de crustáceos, de las cuales seis pertenecieron al orden Amphipoda, seis a Decapoda, una a Isopoda, una a Tanaidacea y una a Cirripedia. El anfípodo *Apocorophium acutum* (Chevreux, 1908) y el decápodo *Acantholobulus bermudensis* H. Milne-Edwards, 1834, son citados por primera vez para Uruguay. La comunidad presentó variaciones significativas en las abundancias a lo largo del año, pero sin observarse una direccionalidad o una sucesión marcada a lo largo del período muestreado. La predicción de un aumento en las abundancias y diversidad de especies a lo largo del período muestreado no se cumplió. Se evaluó la diferencia de abundancias para cada especie entre caras exteriores e interiores del sustrato utilizado, presentando *Apocorophium acutum, Monocorophium insidiosum* y *Sinelobus stanfordi* diferencias significativas en la presencia entre ambas. Los análisis de ordenación realizados indicaron que la temperatura tuvo mayor peso sobre la estructuración de la comunidad que la salinidad. Se observó la estructura de grupos tróficos de la comunidad, hallándose que los omnívoros y suspensívoros son predominantes sobre las caras exterior e interior de los sustratos, mientras que para la fauna del interior de los sustratos estos también son mayoría, pero seguidos de un porcentaje importante de herbívoros. Con este estudio se amplía el conocimiento en cuanto a sistemática de los crustáceos de nuestras costas y brinda una primera información en cuanto a su dinámica e interacción con factores ambientales.

Palabras claves: Crustáceos, Macrofauna, Sustratos artificiales

ABSTRACT

The composition and dynamics of one of the main groups of the coastal macrofauna, crustaceans, were studied using artificial plastic cylindrical substrates with rocks in the interior, in the area of La Paloma, Rocha. Bimonthly sampling was done for one year collecting the fauna adhered to the exterior and interior of the substrates using quadrants, and the inside of the substrates by manual collection. In addition, water and salinity data were collected for each sample date. In total 15 species of crustaceans were collected, six of which belonged to the order Amphipoda, six to Decapoda, one to Isopoda, one to Tanaidacea and one to Cirripedia. The amphipod *Apocorophium acutum* (Chevreux, 1908) and the decapod *Acantholobulus bermudensis* H. Milne-Edwards, 1834, are cited for the first time for Uruguay. The community presented significant variations in abundances throughout the year, but without directionality or marked succession during the sampled period. The prediction of an increase in species abundances and diversity over the sampled period was not met. The difference of abundances for each species between outer and inner faces of the substrate was evaluated, presenting *Apocorophium acutum, Monocorophium insidiosum* and *Sinelobus stanfordi*, significant differences in the presence between both. The ordination analysis carried out indicated that the temperature had more weight on the structuring of the community than the salinity. The structure of trophic groups of the community was observed, founding that the omnivores and suspensivores are predominant on the exterior and interior faces of the substrates, whereas for the fauna of the interior of the substrates these also are majority, but followed by an important percentage of herbivores. This study expands our knowledge of the crustaceans of our coasts and provides inicial information on their dynamics and interaction with environmental factors.

AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Ana Verdi y al Dr. Walter Norbis por su guía durante este trabajo, la buena disposición y preocupación constante por ayudarme.

A la Dra. Cristiana Serejo por su ayuda invalorable en la determinación de anfípodos y enseñanza de técnicas para lograrlo. A la Msc. Juliana Segadilha por su ayuda en la determinación de tanaidáceos y al grupo de trabajo del Museu Nacional de la UFRJ por recibirme en su laboratorio.

A DINARA y a la Dra. Graciela Fabiano por brindarme datos físicos de gran importancia.

Al Lic. Juan Pablo Riñón por su ayuda clave para realizar los muestreos con éxito.

A los compañeros de la sección de Entomología, por el espacio, el apoyo y la buena onda, necesarios para hacer más disfrutable el trabajo.

Al PEDECIBA y a la Facultad de Ciencias, por permitirme realizar este trabajo.

A mi madre y a mi padre, por darme la idea de incursionar en esta temática y por sus aportes e ideas.

A Jen, por acompañarme siempre en esta etapa de estudio.

A todos ellos muchas gracias.

Contenido

RESUMEN....3
ABSTRACT....3
AGRADECIMIENTOS....4
INTRODUCCIÓN....9
Las comunidades acuáticas sobre sustratos duros: Sucesión y dinámica....9
Diversidad e importancia de la fauna bentónica costera....10
Uso de sustratos artificiales en el estudio del bentos....11
Estado de conocimiento del bentos y sus crustáceos en Uruguay....12
Fundamentación....14
Hipótesis....15
Objetivo general....15
Objetivos específicos....15
MATERIALES Y MÉTODOS....16
Área de estudio....16
Trabajo de campo....17
Trabajo en el laboratorio....20
Análisis de datos....21
RESULTADOS....23
Composición de la comunidad....23
Curvas de rarefacción....26
Análisis de la diversidad para cuadrantes exteriores e interiores....28
Análisis de la diversidad para crustáceos recolectados manualmente....30
Variación temporal de la comunidad....32
Comparación entre cuadrantes exteriores e interiores....35
Análisis multivariados para cuadrantes exteriores e interiores....40
Análisis multivariados para crustáceos recolectados manualmente....42
Parámetros ambientales....45
Grupos tróficos....48
DISCUSIÓN....53
CONCLUSIONES....60
BIBLIOGRAFÍA....62

Lista de figuras

Figura 1. Zona de estudio: La Bahía Chica de La Paloma (Rocha, Uruguay). 1. Ubicación de los sustratos artificiales, 2. Isla de La Tuna, 3. Canal entre Bahía Chica y Bahía Grande, 4. Boca de la Bahía Chica. 17
Figura 2. Posición del sustrato artificial una vez establecido en el punto de muestreo. Se puede observar la varilla a modo de estaca y las piedras alrededor para asegurarlo. 18
Figura 3. Vista del sustrato artificial colocado en el punto de muestreo. 19
Figura 4. Especies de decápodos recolectados manualmente en el interior de los sustratos muestreados. 1: *Danielethus crenulatus.* 2: *Acantholobulus bermudensis*. 3: *Pachycheles laevidactylus*. 4: *Pyromaia tuberculata.* 5: *Pilumnus reticulatus.* 6: *Cyrtograpsus angulatus*. 24
Figura 5. Especies de peracáridos encontrados en los cuadrantes muestreados. 1: *Cymadusa filosa*. 2: *Elasmopus aff rapax*. 3: *Jassa marmorata*. 4: *Monocorophium insidiousm.* 5: *Apocorophium acutum.* 6: *Caprella penantis. 7: Sinelobus stanfordi. 8: Idotea balthica.* 25
Figura 6. Curvas de rarefacción individual por fechas de muestreos (izquierda) y curva de acumulación de especies (rarefacción de muestras, derecha) para el total de individuos recolectados en los cuadrantes exteriores (en azul se indica el intervalo de confianza del 95%). 26
Figura 7. Curvas de rarefacción individual por fechas de muestreos (izquierda) y curva de acumulación de especies (rarefacción de muestras, derecha) para el total de individuos recolectados en los cuadrantes interiores (en azul se indica el intervalo de confianza del 95%). 27
Figura 8. Curvas de rarefacción individual por fechas de muestreos (izquierda), y curva de acumulación de especies (rarefacción de muestras, derecha) para el total de individuos recolectados manualmente en el interior de los sustratos (en azul se indica el intervalo de confianza del 95%). .28
Figura 9. Variación en la abundancia total de crustáceos recolectados durante los muestreos para los cuadrantes exteriores e interiores de los sustratos, por fecha de muestreos (azul: cuadrantes exteriores; rojo: cuadrantes interiores). 29
Figura 10. Variación de la riqueza, índice de Shannon, índice de Berger- Parker y equidad a lo largo del año para el exterior e interior de los sustratos por fecha de muestreo (Color azul: cuadrantes exteriores, color rojo: cuadrantes interiores). 30
Figura 11. Variación en la abundancia total de crustáceos recolectados manualmente dentro de los sustratos por fecha de muestreo. 31
Figura 12. Variación de la riqueza, índice de Shannon, índice de Berger- Parker y equidad a lo largo del año para la comunidad recolectada manualmente del interior de los sustratos por fecha de muestreo. 32
Figura 13. Variaciones de la abundancia de las especies para el total de cuadrantes (exteriores e interiores) por fecha de muestreo. 33
Figura 14. Variaciones de la abundancia (%) por especies para el total de individuos recolectados manualmente en el interior de los sustratos por fecha de muestreo. 34
Figura 15. Frecuencia de individuos entre las caras exterior e interior por especie para cada fecha de muestreo (azul: cuadrantes exteriores, rojo: cuadrantes interiores). 38
Figura 16. Porcentaje sobre el total de individuos recolectados por especie en las caras exterior e interior por fecha de muestreo (azul: cuadrantes exteriores, rojo: cuadrantes interiores). 39
Figura 17. Izquierda: Análisis de grupos por fecha de muestreo y por exterior e interior de los sustratos. I: cuadrantes interiores; E: cuadrantes exteriores (Coeficiente Correlacion Cofenética : 0,74). Derecha: Análisis de ordenación nMDS de las comunidades separadas por fechas de muestreo y por cuadrantes exteriores e interiores (Stress: 0.12). 41
Figura 18. Izquierda: Análisis de grupos para las especies recolectadas en los muestreos realizados en los cuadrantes exteriores e interiores (Coeficiente Correlacion Cofenética: 0,94). Derecha: Análisis de ordenación nMDS de las especies encontradas por fecha de muestreos y por cuadrantes exteriores e interiores (Stress: 0,14). 42
Figura 19. Izquierda: Análisis de grupos para las abundancias de crustáceos recolectados

manualmente dentro de los sustratos por fechas de muestreo (Coeficiente Correlacion Cofenética : 0,82). Derecha: Análisis de ordenación nMDS de las comunidades recolectadas manualmente dentro de los sustratos por fechas de muestreo (Stress: 0.12). 43
Figura 20**.** Análisis de grupos para las especies de crustáceos recolectadas manualmente en el interior de los sustratos por fecha de muestreo (Coeficiente Correlacion Cofenética: 0,94). Análisis de ordenación (nMDS) de las especies recolectadas manualmente del interior de los sustratos por fecha de muestreo (Stress: 0,14). 44
Figura 21. Parámetros físicos registrados *in situ* durante los muestreos. 45
Figura 22. Datos diarios de temperatura de agua para La Paloma durante el período de estudio (datos proporcionados por DINARA). 46
Figura 23. Datos diarios de salinidad para La Paloma (puntos rojos) durante el período de estudio y promedios móviles cada 7 días (línea verde) y mensuales (línea azul) (datos proporcionados por DINARA). 46
Figura 24. Análisis de ordenación de las comunidades por fecha de muestreo en el exterior e interior y su relación con las variables ambientales (Temperatura: Temp, Salinidad: Sal). 47
Figura 25. Análisis de ordenación (nMDS) por fecha de muestreo para la comunidad recolectada manualmente dentro de los sustratos y su relación con las variables ambientales (Temperatura: Temp y Salinidad: Sal). 48
Figura 26. Grupos tróficos por fecha de muestreo para la comunidad muestreada en los cuadrantes exteriores de los sustratos. 50
Figura 27. Grupos tróficos por fecha de muestreo para la comunidad muestreada en los cuadrantes interiores de los sustratos. 51
Figura 28. Grupos tróficos por fecha de muestreo para la comunidad recolectada manualmente en el interior de los sustratos. 52

Lista de tablas

Tabla I. Taxas encontrados y sus abundancias totales y relativas en la totalidad de los muestreos..23
Tabla II. Resultados de los test de Shapiro-Wilk y Levene para los datos de abundancia de las especies encontradas en los cuadrantes exteriores e interiores del sustrato.....35
Tabla III. Resultados del test ANVA de doble entrada para las especies encontradas en los cuadrantes exteriores e interiores del sustrato (Ds= diferencias significativas, $p<0.05$; Ns= diferencias no significativas). 36
Tabla IV. Clasificación de grupos tróficos para los taxas encontrados en las caras externas (E), internas (I) y recolectados manualmente dentro del sustrato (D). 49

INTRODUCCIÓN

Las comunidades acuáticas sobre sustratos duros: Sucesión y dinámica

La comunidad que se establece sobre un sustrato duro nuevo sumergido, sigue un proceso de cambios en la composición de especies y en las abundancias de las mismas. A este proceso se le conoce como sucesión biológica, y está influenciado por diversos factores como el tiempo, la temperatura del agua, el oleaje, las corrientes, la geometría y disposición espacial del sustrato, la salinidad, el oxígeno disuelto, presencia de sustancias nutrientes o contaminantes y biológicos (la abundancia de larvas planctónicas, los procesos de densodependencia) (Menge y Shuterland, 1976; Margalef, 1982). Es esperable entonces que la sucesión esté fuertemente influenciada por la época del año y las variaciones que se generan a lo largo del mismo. Dentro del recambio de especies que se da en este proceso, es normal encontrar especies oportunistas de crecimiento rápido y períodos de vida cortos en las primeras etapas, los cuales disminuirán su abundancia o desaparecerán a lo largo del tiempo, dejando lugar a otras especies de desarrollo lento, que sean mejores competidoras (Margalef, 1982). Se le denomina "clímax", al estado en el cual la comunidad se estabiliza en su composición específica y densidad de individuos, postulándose que en esta etapa presenta más resistencia a los cambios ambientales que durante las etapas tempranas de sucesión (Rosenberg et al. 2002).

En los niveles superiores del litoral rocoso la distribución de los organismos está condicionada principalmente por factores físicos (desecación, irradiación, variaciones de temperatura), mientras que en los niveles inferiores (submareal), cobran más importancia los factores biológicos (Conell, 1972). Dentro de estos últimos, las interacciones de competencia, depredación y herbivoría que ocurren dentro de las comunidades sobre sustratos duros pueden ser las condicionantes de la diversidad biológica que presenten. Menge y Shuterland (1976) establecieron que en niveles tróficos superiores la competencia cobra mayor importancia en el mantenimiento de una alta diversidad, mientras que en niveles inferiores es la predación. La predación es probablemente la

interacción organizadora dominante en las comunidades tróficamente complejas, mientras que la competencia domina en las comunidades más simples. Chapman (2002) menciona que el aumento de complejidad que se da debido a la presencia de vegetación sobre los sustratos duros favorece el incremento del número de especies y por tanto la diversidad. El estudio de la competencia entre los individuos de estas comunidades puede ayudar a realizar predicciones sobre la dinámica de las poblaciones, o sobre patrones de distribución de organismos sésiles (Spencer y Tanner, 2008).

Los primeros estudios ecológicos realizados en esta temática trataron la biota a nivel de especies y relacionando sus cambios con factores ambientales. Más tarde se observó que la división de comunidades en grupos de taxa que comparten atributos similares (grupos funcionales), o explotan un recurso común (gremios), es otro abordaje útil en el estudio de la comunidad. Esta forma de entender la respuesta de la comunidad a factores ambientales separándola por grupos funcionales puede ser particularmente informativa en los estudios de base para la evaluación de los impactos de polución en el medio (Bonsdorff y Pearson, 1999).

Como paso previo a poder realizar todos estos acercamientos teóricos y experimentales en una comunidad, es necesario tener un conocimiento amplio sobre las especies que la componen, tanto a nivel taxonómico como sobre la biología de las mismas.

Diversidad e importancia de la fauna bentónica costera

Las especies que forman parte de las comunidades bentónicas submareales, pueden dividirse en especies sésiles (mitílidos, cirripedios y macroalgas principalmente) y especies móviles, las cuales se benefician del incremento de complejidad de sustrato, el cual ofrece protección ante depredadores y condiciones físicas adversas, y alimento que pueden brindar las especies sésiles. Las comunidades bentónicas están principalmente compuestas por moluscos (bivalvos y gasterópodos), crustáceos (cirripedios, peracáridos y decápodos), cnidarios (anémonas, tubularias y otros pólipos), poliquetos, equinodermos (estrellas de mar) y algunos peces pequeños.

Los crustáceos constituyen una parte importante de las cadenas tróficas marinas, tanto por

sus funciones dentro de ellas como por la porción de biomasa que representan. Diferentes grupos dentro de los crustáceos pueden ser cruciales para el reciclado de materia orgánica, como alimento para niveles superiores de la red trófica y como estructuradores del ambiente o responsables del aumento de complejidad de los sustratos duros del fondo marino en el caso de los crustáceos sésiles (Skinner y Coutinho, 2005). El conocimiento de las especies presentes en estas comunidades, así como su dinámica y factores que la afectan son de vital importancia para su conservación. También es necesario conocer su respuesta a impactos antropogénicos, debido a su eficacia como indicadores de polución o de cambios en las condiciones ambientales (Bilyard 1987; Gray y Elliot, 2009). Por otra parte, la presencia de estas especies en estructuras humanas expuestas al mar como los cascos de barcos, boyas, instrumentos oceanográficos, o estructuras no expuestas directamente, como cañerías de refrigeración de diversas maquinarias, puede producir un gran impacto económico (Gallo, 1982; Aldridge et al, 2006; Schultz et al, 2011).

Uso de sustratos artificiales en el estudio del bentos

Los sustratos artificiales diseñados *ad hoc* han sido ampliamente utilizados como medio de estudio en varios países (Myers y Southgate, 1980; Goodsell y Chapman, 2009). Se han empleado como método de muestreo de comunidades naturales, logrando estudiar los procesos de colonización y llegada a un punto de equilibrio desde un tiempo cero (Clements et al, 1989; Casey y Kendall, 1996). Se han usado también como simulación de las construcciones humanas, permitiendo estudiar de esta manera qué cambios se dan debido a su presencia en el ambiente marino, o bien, qué impacto tiene el crecimiento de organismos sobre las superficies de las construcciones ("fouling") (Anderson et al, 2009).

Una de las aplicaciones propuestas para estos sustratos es su empleo en biomonitoreo (Clements et al, 1989). Esto permite la comparación de réplicas de idénticos sustratos en ambientes con diferentes grados de polución, permitiendo conocer el impacto de factores ambientales sobre la comunidad presente en el lugar y descartando la variación que se pudiera atribuir a cambios en el

material del sustrato o a la geometría del mismo (Bilyard, 1987; Clements et al, 1989).

Desde hace décadas y en diversas partes del mundo se ha estudiado la utilización de sustratos artificiales de diferentes tamaños como forma de aumentar la biodiversidad y como atractivo turístico en zonas donde se practica el buceo (Sutton y Bushnell, 2007). Generalmente este tipo de diseños es conocido como "arrecifes artificiales", habiéndose implementado estos dispositivos en aguas tropicales y templadas. La utilidad de estos sustratos para aumentar la biodiversidad aún está en discusión (Goodsell y Chapman, 2009).

Estado de conocimiento del bentos y sus crustáceos en Uruguay

El bentos en Uruguay ha sido estudiado principalmente en la zona supra e intermareal y es bien conocida la macroinfauna de sustratos blandos respecto a especies, patrones espaciales de distribución e interacción con variables físicas del ambiente (Calliari et al, 2003). Las algas, que revisten importancia para la fauna bentónica debido a que proveen hábitat, alimento y aumentan la complejidad de los sustratos son bien conocidas, existiendo en total 72 taxas (Coll y Olivera, 1999).

Tanto para la zona oceánica como estuarial, la principal falta de conocimiento es en relación a la fauna de la zona submareal, siendo relativamente conocidas las especies o al menos los principales grupos que componen la comunidad, pero existiendo poca información sobre la ecología, dinámica poblacional, dispersión de fases larvales y efectos de fenómenos de importancia como las floraciones algales sobre los organismos suspensívoros. El conocimiento sobre la fauna bentónica de plataforma y talud continental es escaso, siendo incompletos aún los inventarios de especies (Calliari et al, 2003).

En base al análisis bibliográfico, se han enumerado los taxas registrados, lo cual en muchos casos sólo llegan al nivel de familias o géneros, como consecuencia de la falta de conocimiento previo o la ausencia de claves adecuadas. Esta disparidad entre los distintos grupos es atribuida a la falta de coordinación entre los trabajos realizados a lo largo del tiempo (Scarabino, 2006),

Los estudios sobre la macrofauna de sustratos duros del supralitoral también han sido escasos,

aportando un somero conocimiento sobre las especies que lo componen, los patrones de zonación (Maytía y Scarabino, 1979; Neirotti, 1981; Batallés et al, 1985) y sus variaciones a lo largo del gradiente salino que se observa de Oeste a Este en las costas de Uruguay (Brazeiro et al, 2006). Existe una influencia positiva de las agregaciones de mejillones de diferentes especies sobre la riqueza de la fauna bentónica en las costas de Rocha (Borthagaray y Carranza, 2007). El único estudio en sustratos duros naturales infralitorales sobre la comunidad macrobentónica asociada al mejillón *Mytilus edulis platensis* d´Orbigny, 1842, su variación espacio-temporal y la incidencia de la pesca de mejillón sobre la misma en la zona de Isla de Lobos e Isla Gorriti (Maldonado), fue el realizado por Riestra (1999).

Del mismo modo los trabajos con sustratos artificiales también son escasos. Para la Bahía de Montevideo, existe un solo trabajo con paneles para estudiar la fauna incrustante (Machado, 2016). En la Bahía de Maldonado existen dos estudios; un asociando las variaciones espaciales de la comunidad macrobentónica con características abióticas del medio (Falcón, 1993), y otro sobre la colonización y variaciones espaciales y temporales de la fauna asentada sobre placas (Vila, 1995). Los cirripedios y su evolución temporal sobre paneles colocados en la costa oceánica dentro del puerto de La Paloma, fueron analizados por Gallo (1982).

En cuanto a los crustáceos, los trabajos existentes hasta el momento son de índole taxonómica, de listas de especies y registros (Mañé-Garzón 1943, 1946, 1949 1968; Gonzalez, 1974; Zolessi y Philippi, 1995; Carranza et al, 2003; Giménez, 2004; Pons et al, 2011), o estudios enfocados en aspectos biológicos de algunas especies (Gómez y Defeo, 1999; Defeo et al, 2001; Verdi y Delgado, 2001; Merentiel-Ferreyra, 2014).

Uno de los grupos menos conocidos dentro de los crustáceos es el de los peracáridos (Scarabino, 2006), los cuales pueden ser muy abundantes tanto en fondos inconsolidados como en fondos duros, y cumplen importantes funciones en el reciclado de materia orgánica y su redisposición para niveles tróficos superiores.

Fundamentación

El conocimiento taxonómico de las especies presentes en nuestra costa es fundamental al momento de diseñar planes de manejo y conservación, así como también para la preparación de líneas de base con fines de biomonitoreo y de evaluación de impactos en zonas donde se prevén realizar proyectos de desarrollo como los puertos. También es fundamental para el control de especies invasoras, las cuales causan grandes daños a nivel ecosistémico y económico (Muniz et al, 2005). De las diez especies invasoras identificadas en nuestras aguas, dos son crustáceos y una de ellas está presente en Rocha (Muniz et al, 2005, Tavares, 2011, Trinchin et al, 2014).

El presente trabajo pretende determinar las especies y describir la sucesión de una comunidad de crustáceos, asentados sobre un sustrato artificial diseñado *ad hoc* en la costa oceánica de Uruguay, y su relación con los principales parámetros ambientales. Se espera comprobar si existen cambios en la composición de la comunidad a lo largo del año y si se llega a un punto de estabilidad en la misma.

Con este estudio se profundiza el conocimiento de la taxonomía de especies de crustáceos de nuestra costa, el cual aún es incompleto, en especial para el grupo de los peracáridos, aportando determinaciones a nivel de especie para grupos en los cuales existe información con baja resolución taxonómica (Scarabino, 2006). Por otra parte, aporta conocimientos básicos sobre la dinámica de las comunidades de crustáceos en la costa de Rocha, de la cual existe escaso conocimiento. Llenar este vacío de información cobra particular importancia debido al desarrollo turístico- industrial que viene aumentando en la zona este de Uruguay, mediante el cual se pueden producir modificaciones e impactos sobre la fauna difícilmente evaluables si se carece del conocimiento básico de las especies que habitan la zona y su respuesta a las variaciones en el entorno, ya sean de origen natural o antrópico (Muniz et al, 2005; Scarabino, 2006).

Hipótesis

- La comunidad de crustáceos capaz de asentarse en sustratos artificiales en la costa oceánica de Uruguay varía con el tiempo y está influenciada por factores físicos del ambiente, esperándose que aumente en el tiempo la diversidad y la abundancia de las especies presentes.

- La comunidad presentará variaciones entre las caras interiores y exteriores del sustrato artificial empleado, debido a las diferencias en las condiciones físicas entre ambas caras (por ejemplo, exposición a la luz, corrientes, etc.).

Objetivo general

- Caracterizar la comunidad de crustáceos que se establece sobre un sustrato artificial en un punto de la costa oceánica Uruguaya, su variación en el tiempo y su relación con los factores físicos del ambiente.

Objetivos específicos

- Identificar la taxocenosis de los crustáceos presentes en el sustrato artificial.

- Estimar la diversidad alfa.

- Medir parámetros físicos del ambiente (temperatura y salinidad) y relacionarlos con la distribución de la fauna encontrada

- Comparar las comunidades de las caras exteriores e interiores del sustrato artificial.

- Caracterizar la comunidad en grupos tróficos y analizar su variación a lo largo del tiempo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El Cabo Santa María se ubica en la costa oceánica del Uruguay, en el departamento de Rocha ubicado en las coordenadas 34°29′19″S, 54°09′24″O. Su costa tiene orientación SE-NW, presenta fondos de arena de granulometría variable con canaletas rocosas paralelas a la costa (dirección NE-SW) (Demicheli y Scarabino, 2006). Existe una interacción de aguas frías subantárticas durante el invierno, aguas cálidas tropicales y subtropicales durante el verano y aguas salobres provenientes del Río de la Plata, con mareas astronómicas de escasa amplitud. La salinidad presenta valores no superiores a 33,2, siendo en promedio menor en invierno (27-23) y mayores en verano (32,5- 30,5). Las temperaturas superficiales del agua presentan valores entre 12º C y 14º C en promedio durante el invierno y 20° C a 21º C durante el verano (Mazzeta y Gascue 1995).

La Bahía Chica donde se llevó a cabo este trabajo (Figura 1), se ubica en la zona N-NE del cabo y presenta profundidades entre 1 m en las zonas cercanas a la orilla y 3 m en la zona más alejada a esta. Está delimitada por la isla de La Tuna, que la separa de la Bahía Grande, a la cual está conectada por un canal de unos 40 m de ancho, existiendo también una boca hacia mar abierto en la cual hay un bajo de rocas y una zona de restingas. La profundidad aumenta cerca de la isla y se observa un canal donde la corriente es mayor y de sentido entrante a la bahía desde la boca, mientras que la zona cercana a la costa no presenta corrientes marcadas y tiene profundidades menores. No existen datos históricos de temperatura o salinidad dentro de esta bahía. Los fondos de la Bahía Chica presentan arena fina en la zona submareal, arena mixta y bloques en algunas partes de la zona intermareal y arena gruesa principalmente en la zona supramareal (Demicheli y Scarabino, 2006). La protección ante el oleaje que ofrece la zona de la Bahía Chica, junto a la baja profundidad y facilidad de acceso a la zona fueron los motivos por los que se seleccionó esta zona para desarrollar el trabajo.

Figura 1. Zona de estudio: La Bahía Chica de La Paloma (Rocha, Uruguay). 1. Ubicación de los sustratos artificiales, 2. Isla de La Tuna, 3. Canal entre Bahía Chica y Bahía Grande, 4. Boca de la Bahía Chica.

Trabajo de campo

El punto de muestreo elegido, dentro de la Bahía Chica de La Paloma, se ubicó en las coordenadas 34°39'48"S, 54°09'02"O. En marzo de 2013 se instalaron los sustratos artificiales, y se realizaron muestreos bimestrales entre mayo de 2013 y marzo de 2014, completando un año entero de permanencia de los sustratos sumergidos. Mediante buceo en apnea se colocaron seis sustratos artificiales a una distancia de 75 metros de la costa, y a una profundidad de 1.5 metros, a lo largo de dos transectas de 10 metros, con 2 metros de separación entre sí. Los sustratos artificiales empleados estuvieron basados en el método de muestreo utilizado por Clements et al (1989). Estos se construyeron utilizando tanques plásticos de 20 litros de capacidad, a los cuales se les colocó una varilla plástica para afirmarlos al fondo a modo de estaca, y se llenaron con piedras de tamaño mediano, de manera que adquirieran peso y permitieran huecos en su interior. Se colocaron alrededor piedras que ayudaron a evitar su movimiento. Los tanques utilizados poseían orificios

circulares en los lados para permitir la circulación de agua por su interior, y cuyo tamaño no permitía la pérdida de las piedras colocadas en el interior (Figuras 2 y 3).

Figura 2. Posición del sustrato artificial una vez establecido en el punto de muestreo. Se puede observar la varilla a modo de estaca y las piedras alrededor para asegurarlo.

Figura 3. Vista del sustrato artificial colocado en el punto de muestreo.

El muestreo bimestral consistió en retirar uno de los sustratos artificiales dejando los demás sin perturbar. Previo a su retiro, los sustratos eran aislados dentro de bolsas de nylon para evitar la pérdida de organismos. Una vez llevado el sustrato a la costa, se retiró la bolsa de nylon y se tomaron tres muestras de la biota adherida en el exterior y tres del interior del sustrato mediante el uso de un cuadrante de 10 cm x 10 cm, raspando toda la superficie abarcada por él. Se procedió también a recolectar manualmente, debido a su alta movilidad, todos los individuos de tamaño mayor a 5 milímetros que habitaban sobre las superficies externas e internas de los sustratos retirados y en las cavidades dentro de estos, así como también los que habían caído del sustrato dentro de la bolsa aislante utilizada. Las muestras obtenidas fueron colocadas en frascos rotulados, fijadas en formol al 10% durante 24 horas, y posteriormente conservadas en alcohol al 70%. En cada muestreo se tomaron medidas de temperatura y salinidad utilizando una sonda multiparámetro YSI, modelo 85. Adicionalmente se solicitaron a la DINARA datos de salinidad y temperatura del agua diarios durante el período de estudio, de manera de observar posibles eventos extremos o anomalías entre fechas de muestreos.

Trabajo en el laboratorio

En el laboratorio se realizó la limpieza de las muestras, separando todos los crustáceos encontrados del resto de fauna, algas y sedimentos, bajo microscopio estereoscópico marca Premiere, modelo BM 2100. La determinación de los decápodos se realizó mediante observación al microscopio estereoscópico de las características morfológicas externas de los distintos morfotipos encontrados, según las claves propuestas por Boschi et al (1992) y Schmidt (1999). Para la determinación de los peracáridos se examinaron y separaron varios ejemplares de los distintos morfotipos encontrados, se montaron sobre placas de silicona con minucias y se realizó la disección de los apéndices, locomotores, bucales, urópodos y telson. Los apéndices disecados fueron montados en portaobjetos planos o cóncavos dependiendo del tamaño de las piezas, con glicerina para su observación en microscopio óptico con diferentes aumentos. Para observar estructuras translúcidas se realizaron tinciones con azul de metileno. Se tomaron fotografías de las distintas especies recolectadas y de las partes de las mismas que tenían interés taxonómico mediante una cámara acoplada a la lupa bifocal o al microscopio. La determinación de los peracáridos se realizó según las claves de Barnard (1979), Bousfield (1973), Bousfield y Hoover (1997), Conlan (1990), De Souza Filho (2011), Escofet (1973), LeCroy (2011), Lincoln (1979) y Peart (2004).

Para clasificar las diferentes especies encontradas según grupos tróficos se recurrió a la bibliografía existente para cada especie (Barnes, 1989; Blazewicz-Paszkowicz y Ligowski, 2002; Caine, 1974; Camiolo, 2006; Ceh et al. 2005; Flores et al. 2002; Fransozo y Negreira, 1997; Griffen y Mosblack, 2011; Guerra-García et al. 2014; Kyomo, 1999; Orav-Kotta, 2004; Laitano et al. 2013; Martinetto et al. 2007; Menendez, 1987; Spivak et al. 1994; Thiel e Hinojosa 2009; Wienfield et al. 2011) dividiéndose por el tipo de alimentación que presentan en: carnívoro, herbívoro, omnívoro, detritívoro o suspensívoro, o en algunos casos combinaciones de más de uno de estos tipos de alimentación.

Análisis de datos

Para cada especie se calculó el número total de individuos, los promedios y la varianza para cuadrantes exteriores e interiores. Se calcularon las abundancias totales de individuos por separado para los cuadrantes tomados del exterior e interior y para los recolectados manualmente del interior de los sustratos. Se realizaron curvas de rarefacción individual según el algoritmo de Krebs (1989), y de rarefacción de muestras según la solución analítica Mao´s tau (Colwell et al. 2004), para las especies encontradas en los cuadrantes tomados del exterior e interior y para los individuos recolectados manualmente del interior de los sustratos con el fin de evaluar la suficiencia del esfuerzo de muestreo realizado.

Se calculó la riqueza de especies, la diversidad mediante el índice Shannon Wiener (H´), la dominancia de especies a través del índice de Berger- Parker (B) y la equidad mediante el índice de Pielou (J´) para el total de individuos recolectados en cada muestreo, separados entre cuadrantes del exterior, los del interior, e individuos recolectados manualmente del interior de los sustratos.

Se aplicó una transformación logarítmica Ln(x+1), para que los datos de conteo fueran más comparables. Para conocer si no existían diferencias en la abundancia de individuos entre fechas de muestreo y entre cuadrantes exteriores e interiores se realizó un análisis de varianza (ANVA) de doble entrada para cada especie. Los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas de los datos fueron comprobados utilizando el test de Shapiro-Wilk y Levene, respectivamente (Zar, 1999). En los casos en los que se detectaron diferencias significativas en las abundancias se realizó un test a posteriori de Tukey para determinar entre que fechas y entre que caras (exterior- interior) se encontraron diferencias. En los casos en que no se cumplían los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza se utilizó el análisis de varianza no paramétrico de Kruskall-Wallis para conocer si no existían diferencias entre fechas de muestreo y entre cuadrantes exteriores e interiores y en caso de constatarse diferencias se utilizó el test a posteriori de Mann-Whitney corregido por el

criterio de Bonferroni para determinar entre que fechas o cuadrantes existían diferencias. Se calculó la frecuencia entre cuadrantes del exterior e interior para cada especie, y el porcentaje sobre el total del número de individuos para los cuadrantes del exterior e interior de los sustratos muestreados para cada especie.

El análisis del cambio de la estructura de la comunidad en el tiempo, se realizó mediante una matriz construida a partir de la abundancia de especies (número de individuos) en las caras externa e interna del sustrato artificial y para los crustáceos recolectados manualmente en el interior por fecha de muestreo. La matriz se analizó con el método de clasificación utilizando el índice de similitud de Bray – Curtis y el algoritmo de promedio no ponderado de agrupamiento de pares (UPGMA) (Timm, 2002). El coeficiente de correlación cofenética se utilizó como medida del grado de representación de los dendrogramas obtenidos para preservar las distancias originales entre pares de muestras. Para comprobar si no existían diferencias significativas entre los grupos obtenidos por el método de clasificación se utilizó el test no paramétrico de análisis de similitud (ANOSIM) (Clarke, 1993). Para conocer que especies eran las principales responsables de las diferencias observadas entre grupos se utilizó el método de similitud de porcentaje (SIMPER) (Clarke, 1993). Como método complementario de ordenación se utilizó el análisis de escalamiento multidimensional no – métrico (NMDS) basado en la matriz de similitud de Bray – Curtis (Rencher, 2003; Leps y Smilauer, 2003). Para conocer si las variables ambientales temperatura y salinidad explican los cambios de abundancia de especies por fechas se utilizó el test de permutaciones múltiple (Manly, 2006). Todos los análisis de datos fueron realizados mediante el paquete estadístico Past versión 3.14 (Hammer et al, 2001).

RESULTADOS

Composición de la comunidad

Se recolectaron un total de 3086 individuos pertenecientes a 5 órdenes dentro de los cuales se identificaron un total de 15 especies (Tabla I). Los órdenes que presentaron mayor riqueza de especies fueron Amphipoda y Decapoda, con 6 especies cada uno. La especie más abundante en el total de muestreos fue el anfípodo *Jassa marmorata* Leach, 1814, con 890 individuos, seguida por el tanaidáceo *Sinelobus stanfordi*, Richardson, 1901, con 885 individuos (Tabla I). El anfípodo *Apocorophium acutum* (Chevreux, 1908) y el decápodo *Acantholobulus bermudensis* H. Milne-Edwards, 1879 son citados por primera vez para Uruguay. Se constata la presencia de *Pyromaia tuberculata* Lockington, 1877, la cual tenía un único registro previo en el país. El cirripedio *Amphibalanus improvisus* (Darwin, 1854), que apareció en los cuadrantes muestreados presentó tamaños pequeños y fue imposible separarlo del sustrato sin su rotura, lo cual imposibilitó su conteo, optándose por no incluirlo en los análisis cuantitativos. Las especies encontradas pueden verse en las figuras 4 y 5.

Tabla I. Taxas encontrados y sus abundancias totales y relativas en la totalidad de los muestreos

Orden	**Género/Especie**	**Abundancia total (N)**	**Porcentaje (%)**
Amphipoda	*Cymadusa filosa* Savigny, 1816	102	3,31
	Elasmopus aff rapax Costa, 1853	108	3,5
	Jassa marmorata Leach, 1814	890	28,84
	Apocorophium acutum (Chevreux, 1908)	336	10,89
	Monocorophium insidiosum (Crawford, 1937)	159	5,15
	Caprella penantis Leach, 1814	373	12,09
Tanaidacea	*Sinelobus stanfordi* Richardson, 1901	885	28,68
Isopoda	*Idotea balthica* Pallas, 1772	53	1,72
Decapoda	*Danielethus crenulatus* A. Milne-Edwards, 1879	1	0,03
	Acantholobulus bermudensis H. Milne-Edwards, 1834	103	3,34
	Pachycheles laevidactylus Ortmann, 1892	69	2,24
	Pyromaia tuberculata (Lockington, 1877)	3	0,1
	Pilumnus reticulatus Stimpson, 1860	3	0,1
	Cyrtograpsus angulatus Dana, 1851	1	0,03
Cirripedia	*Amphibalanus improvisus* (Darwin, 1854)		
Total recolectado		3086	100

Figura 4. Especies de decápodos recolectados manualmente en el interior de los sustratos muestreados. 1: *Danielethus crenulatus.* 2: *Acantholobulus bermudensis*. 3: *Pachycheles laevidactylus*. 4: *Pyromaia tuberculata.* 5: *Pilumnus reticulatus.* 6: *Cyrtograpsus angulatus*.

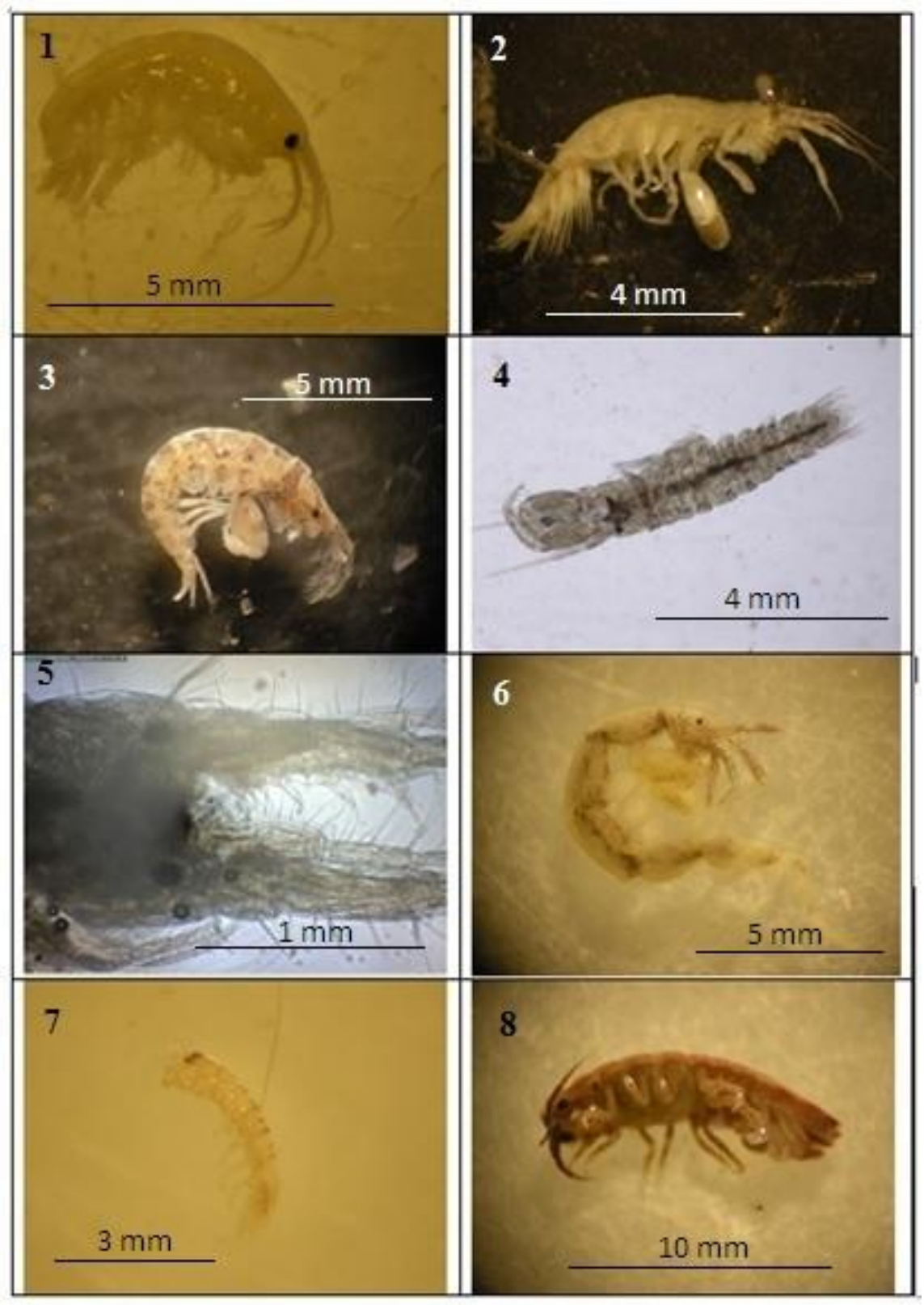

Figura 5. Especies de peracáridos encontrados en los cuadrantes muestreados. 1: *Cymadusa filosa*. 2: *Elasmopus aff rapax*. 3: *Jassa marmorata*. 4: *Monocorophium insidiousm.* 5: *Apocorophium acutum*. 6: *Caprella penantis. 7: Sinelobus stanfordi. 8: Idotea balthica.*

Curvas de rarefacción

Las curvas de rarefacción individuales para los cuadrantes exteriores por fechas de muestreo tienden a una asíntota en setiembre y noviembre de 2013, y en enero y marzo de 2014. En los meses de mayo y julio de 2013 no se alcanzó la asíntota. La curva de rarefacción de muestras para los cuadrantes exteriores alcanzó una asíntota a partir del cuarto muestreo con un grado de confianza de 95% (Figura 6).

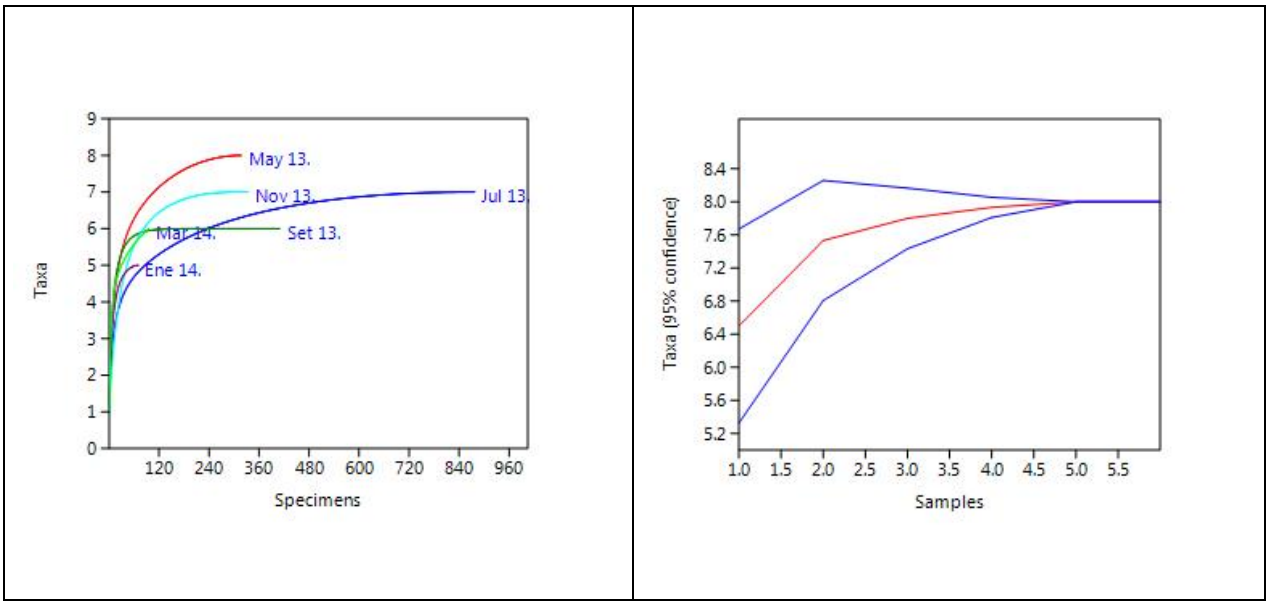

Figura 6. Curvas de rarefacción individual por fechas de muestreos (izquierda) y curva de acumulación de especies (rarefacción de muestras, derecha) para el total de individuos recolectados en los cuadrantes exteriores (en azul se indica el intervalo de confianza del 95%).

Las curvas de rarefacción individual para los cuadrantes interiores indicaron que en mayo y setiembre de 2013 la cantidad de individuos recolectados por taxa fue suficiente para que las curvas tiendan a una asíntota. En julio y noviembre de 2013 y enero y marzo de 2014 no se llegó a formar una asíntota con la cantidad de individuos muestreados. La curva de rarefacción de muestras realizada para el total de individuos recolectados en los cuadrantes interiores a lo largo del año de muestreo indicó que a partir del cuarto muestreo se alcanza una asintota con un nivel de confianza de 95% (Figura 7).

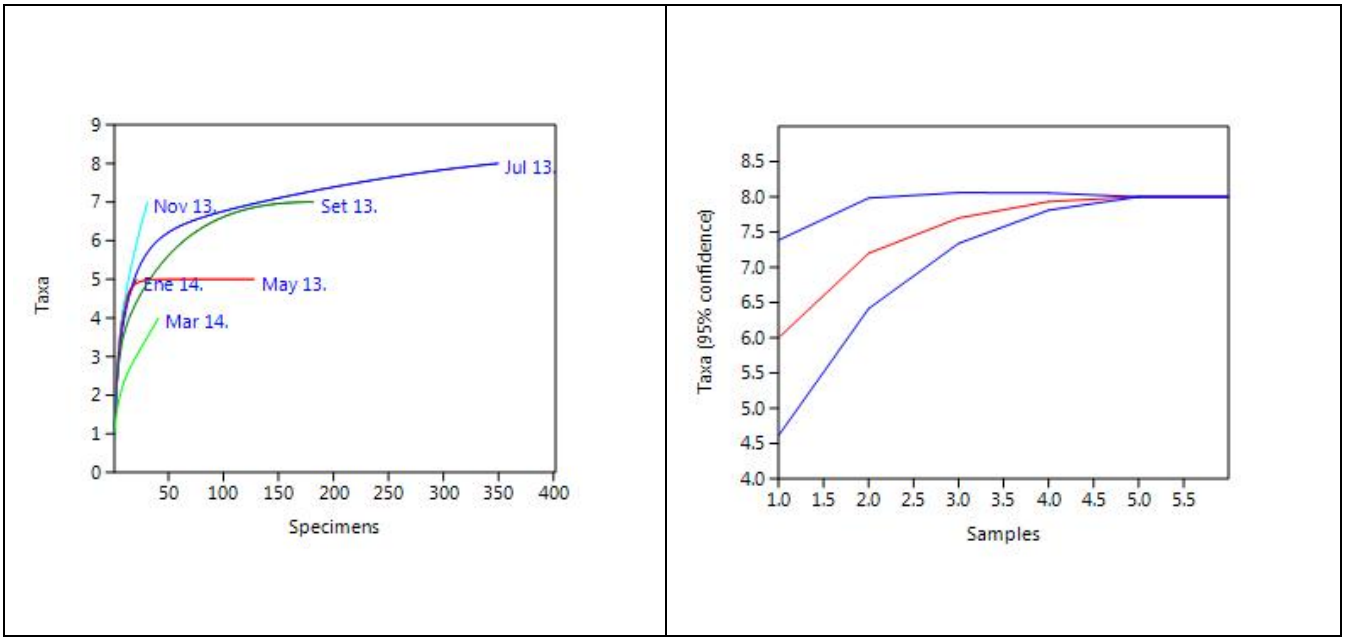

Figura 7. Curvas de rarefacción individual por fechas de muestreos (izquierda) y curva de acumulación de especies (rarefacción de muestras, derecha) para el total de individuos recolectados en los cuadrantes interiores (en azul se indica el intervalo de confianza del 95%).

Las curvas de rarefacción individual realizada para la comunidad recolectada manualmente en el interior de los sustratos indican que no fueron alcanzadas las asintotas para ninguna de las fechas, existiendo sin embargo una tendencia creciente en noviembre de 2013. La curva de rarefacción de muestras corrobora lo hallado en las curvas individuales, no alcanzándose una asíntota en los seis muestreos realizados (Figura 8).

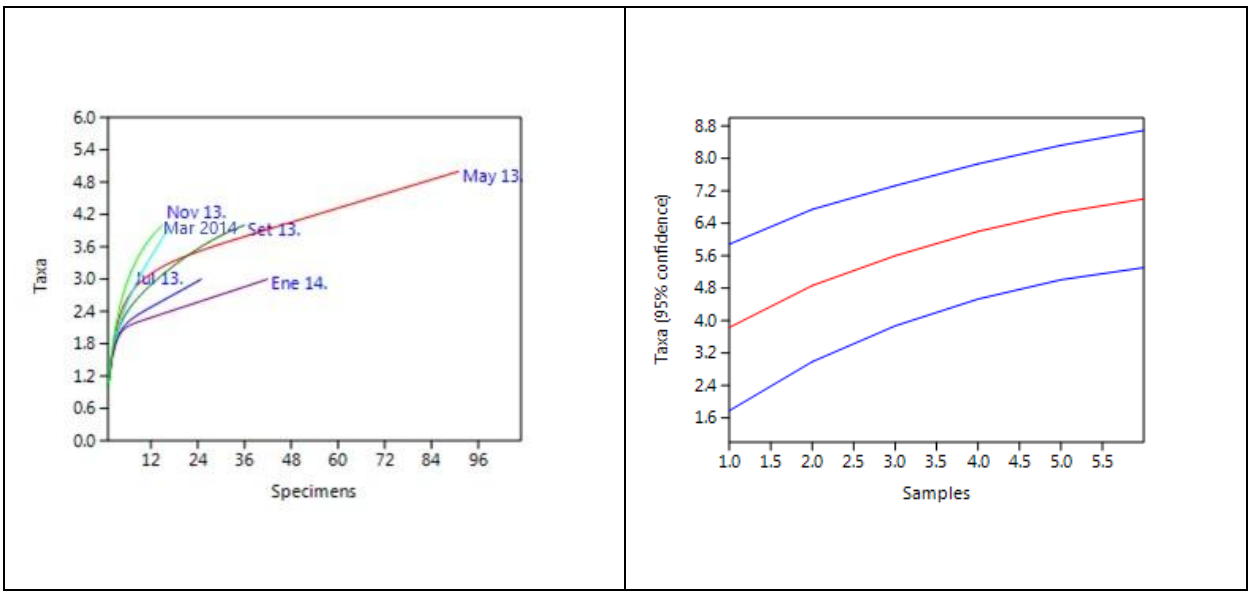

Figura 8. Curvas de rarefacción individual por fechas de muestreos (izquierda), y curva de acumulación de especies (rarefacción de muestras, derecha) para el total de individuos recolectados manualmente en el interior de los sustratos (en azul se indica el intervalo de confianza del 95%).

Análisis de la diversidad para cuadrantes exteriores e interiores

El muestreo que presentó mayor número de individuos en los cuadrantes muestreados correspondió al mes de julio de 2013 con 1253 individuos, y el muestreo con menor número correspondió a enero de 2014, con 134 individuos. Se observó que en todos los muestreos el número de individuos fue mayor para los cuadrantes exteriores que para los interiores (Figura 9).

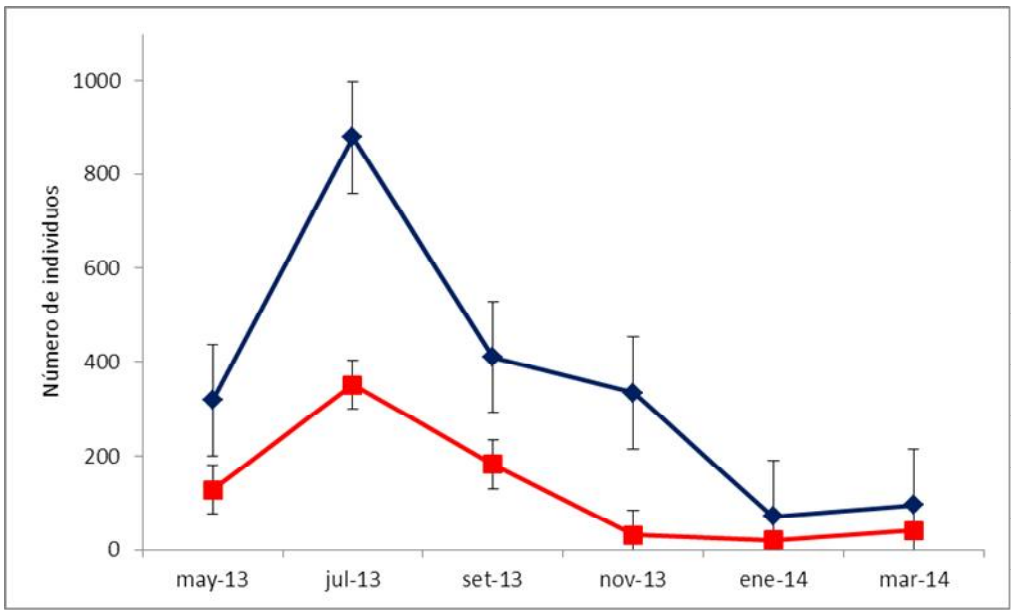

Figura 9. Variación en la abundancia total de crustáceos recolectados durante los muestreos para los cuadrantes exteriores e interiores de los sustratos, por fecha de muestreos (azul: cuadrantes exteriores; rojo: cuadrantes interiores).

La diversidad mostró que la composición de especies varió durante el período de muestreo en ambas caras del sustrato. La riqueza de especies (S) para el exterior de los sustratos presentó su valor más alto en mayo de 2013 (8 especies), mientras que para el interior el valor más alto de riqueza se presentó en julio de 2013, también con 8 especies. El mes con menor cantidad de especies para el exterior de los sustratos fue enero de 2014 con 5 especies y para el interior marzo de 2014, con 4 especies. La diversidad calculada mediante el índice de Shannon, mostró valores mayores o similares para la cara interior del sustrato que para la cara exterior, exceptuando el mes de marzo de 2014, en el que la diversidad fue ampliamente mayor para la cara externa del sustrato (H´= 1.462) que para la interior (H´= 0.676). La diversidad para el exterior del sustrato mostró su valor más bajo para el mes de noviembre de 2013 (H´=0.7945), y para la parte interior durante el mes de marzo de 2014 (H´=0.676). El índice de dominancia de Berger- Parker mostró una tendencia inversa al índice de diversidad H´; el mayor valor para los cuadrantes exteriores se encontró en el mes de noviembre de 2013 (B= 0.81) y para los cuadrantes interiores en el mes de marzo de 2014 (B= 0.78). La dominancia fue mayor en los cuadrantes exteriores que en los interiores en la mayoría

de los muestreos, con la excepción del muestreo de setiembre de 2013 y marzo de 2014. El índice de equidad de Pielou (J) mostró también variaciones, siendo mayor para el interior de los sustratos en los meses de mayo, julio y noviembre de 2013 y enero de 2014. La mayor equidad para el interior del sustrato se registró en mayo de 2013 (J= 0.962), mientras que del lado externo presentó la mayor equidad en el mes de setiembre de 2013 (J= 0.824). La menor equidad para el interior del sustrato se presentó en marzo de 2014 (J= 0.488), y en el exterior el valor más bajo se presentó en el mes de noviembre de 2103 (J= 0.408) (Figura 10).

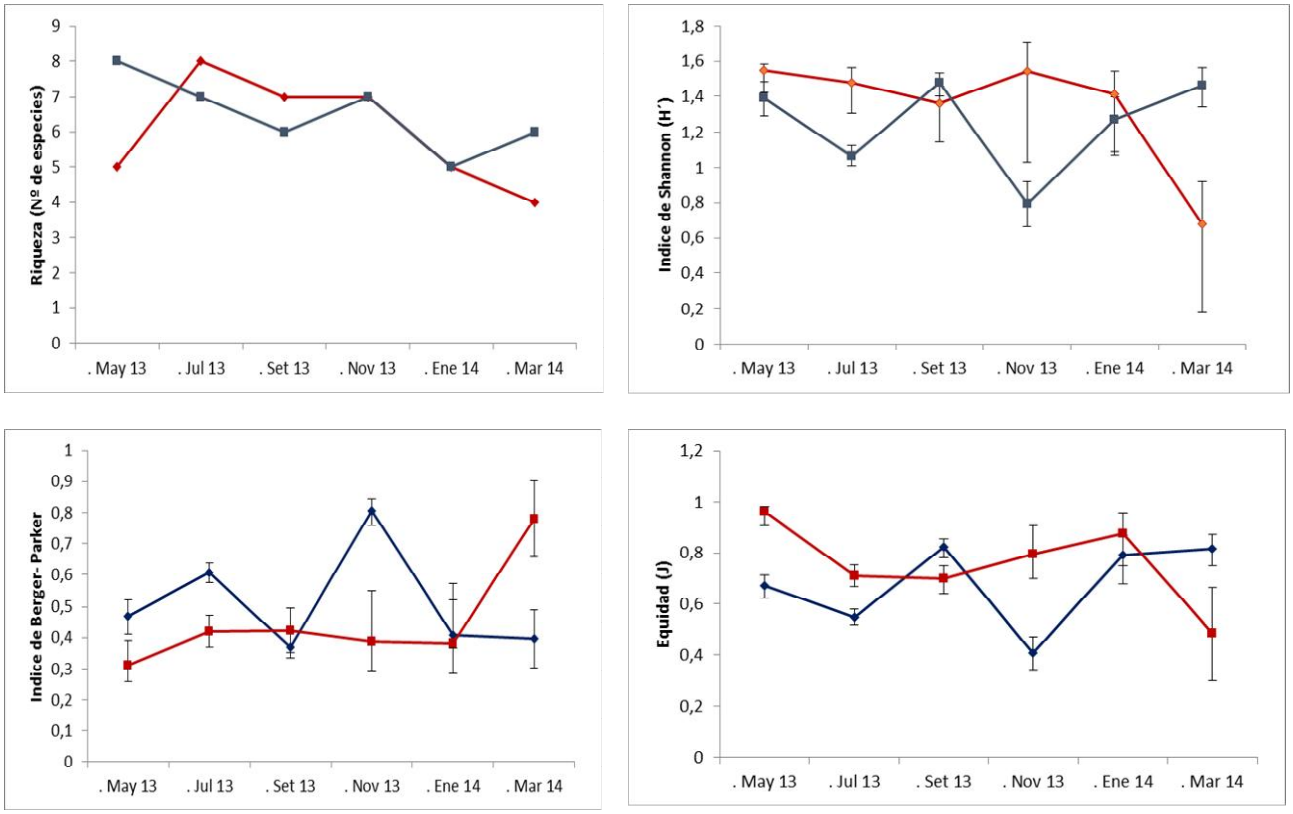

Figura 10. Variación de la riqueza, índice de Shannon, índice de Berger- Parker y equidad a lo largo del año para el exterior e interior de los sustratos por fecha de muestreo (Color azul: cuadrantes exteriores, color rojo: cuadrantes interiores).

Análisis de la diversidad para crustáceos recolectados manualmente

Para los crustáceos recolectados manualmente del interior de los sustratos, el muestreo que presentó mayor abundancia total se registró en mayo de 2013 donde se encontraron 91 individuos, y

el que presentó menor abundancia correspondió a marzo de 2014 donde se hallaron 15 individuos (Figura 11).

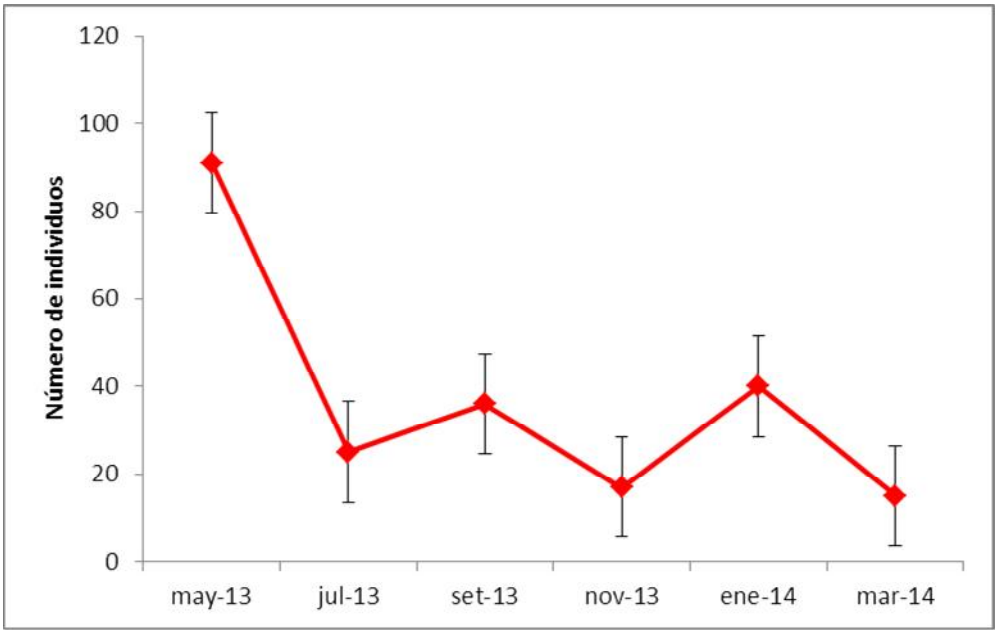

Figura 11. Variación en la abundancia total de crustáceos recolectados manualmente dentro de los sustratos por fecha de muestreo.

La riqueza mostró una tendencia descendente, con el mayor valor (8 especies) correspondiente al mes de mayo de 2013, y el menor valor (5 especies) al mes de enero de 2014. La diversidad calculada mediante el índice de Shannon no mostró una tendencia durante el año, siendo el mayor valor (H´= 1.476) en setiembre de 2013 y el menor (H´= 0.794) en el mes de noviembre de 2013. El índice de Berger- Parker mostró una tendencia inversa a la diversidad evaluada, con la mayor dominancia durante el mes de noviembre de 2013 (B=0.805), y su valor más bajo durante setiembre de 2013 (B=0.370). Al igual que la diversidad, no mostró una tendencia marcada a lo largo del año. El índice de Pielou (J), mostró que la comunidad tuvo el valor más bajo de equidad durante noviembre de 2013 (J=0.408). El valor mayor de equidad se registró en setiembre de 2013 (J=0.823). Al igual que los índices de diversidad y dominancia, no mostró una tendencia clara a lo largo del año, apareciendo los valores mayores y menores cercanos a la mitad del año de muestreo (Figura 12).

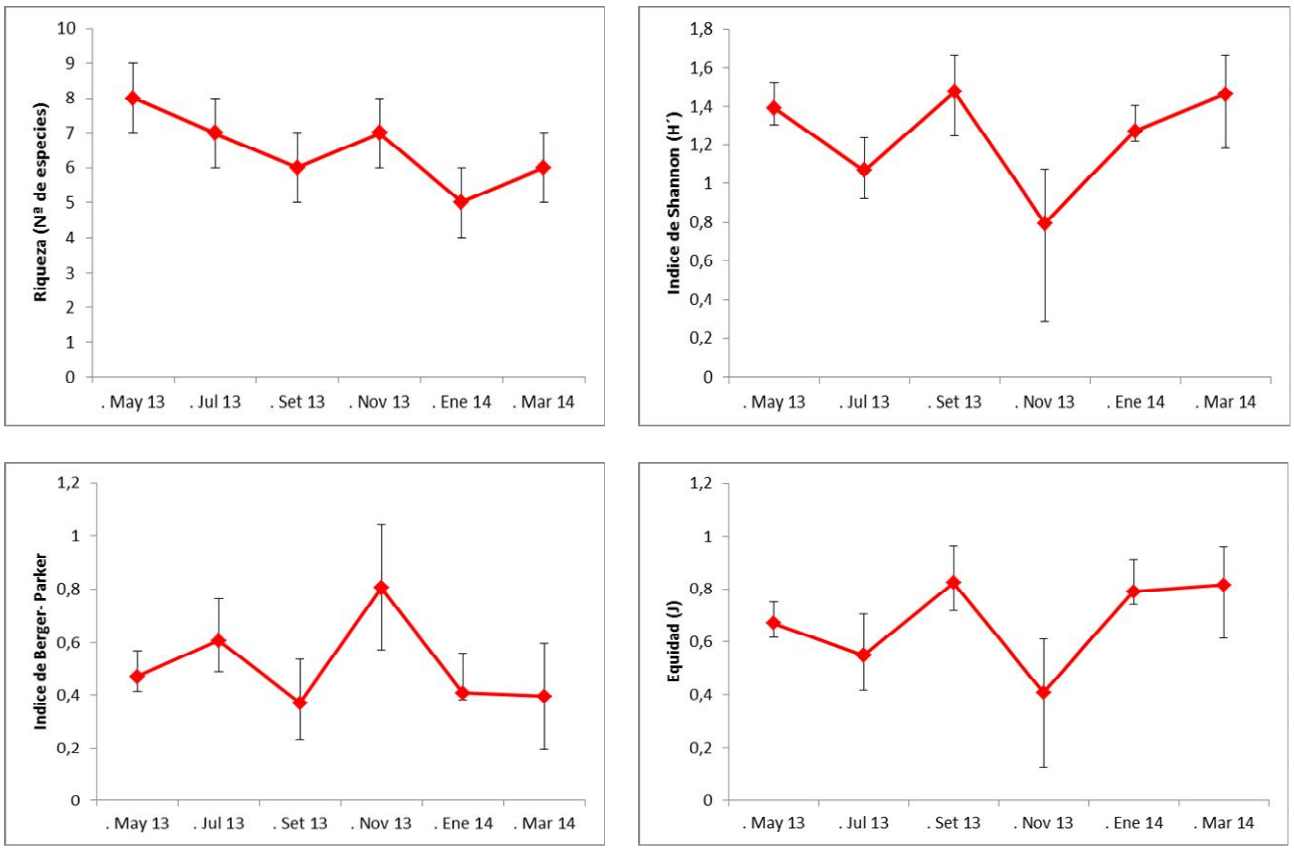

Figura 12. Variación de la riqueza, índice de Shannon, índice de Berger- Parker y equidad a lo largo del año para la comunidad recolectada manualmente del interior de los sustratos por fecha de muestreo.

Variación temporal de la comunidad

Todas las especies encontradas en los cuadrantes exteriores e interiores aparecieron en el primer mes de muestreo (mayo 2013), no identificándose especies pioneras o especies de aparición tardía. La especie dominante varió entre los muestreos, pero ninguna mostró una tendencia clara al aumento o a la disminución a lo largo del tiempo, no encontrándose un patrón claro de recambio de especies durante el año estudiado. Las abundancias de cada especie tendieron a la disminución en los últimos muestreos, correspondientes a enero y marzo de 2014, no observándose un punto de estabilización durante el período de estudio para los cuadrantes exteriores e interiores (Figura 13).

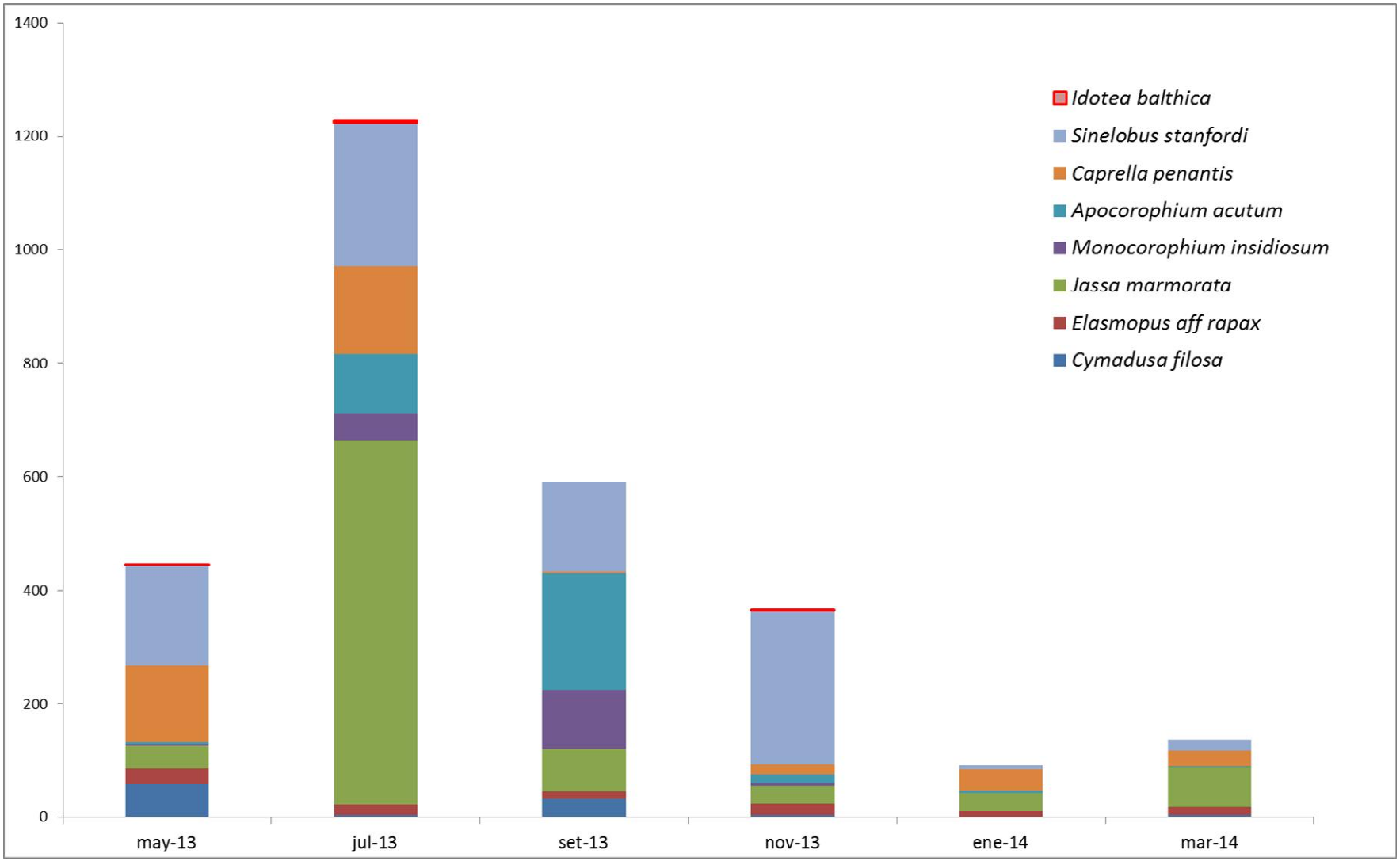

Figura 13. Variaciones de la abundancia de las especies para el total de cuadrantes (exteriores e interiores) por fecha de muestreo.

Para el total de individuos recolectados manualmente dentro de los sustratos, el gráfico de abundancias totales por especie para cada fecha de muestreo mostró que las tres especies más abundantes (*Acantholobulus bermudensis, Pachycheles laevidactylus e Idotea balthica*) aparecieron desde el primer muestreo, correspondiente a mayo de 2013, mientras que las especies *Danielethus crenulatus*, *Pyromaia tuberculata*, *Pilumnus reticulatus* y *Cyrtograpsus angulatus*, aparecieron esporádicamente en algunos períodos del año, no identificándose especies pioneras ni de aparición tardía. Las especies *Acantholobulus bermudensis* e *Idotea balthica* aparecieron en la totalidad de los muestreos, mientras que *Pachycheles laevidactylus*, solo estuvo ausente durante julio de 2013. La especie dominante durante mayo, julio y setiembre de 2013 fue *Acantholobulus bermudensis*, en noviembre de 2013 *Idotea balthica*, y en enero y marzo de 2014 *Pachycheles laevidactylus*, sin embargo no se observó una tendencia clara de aumento o disminución de abundancias de las especies que evidencien un recambio a lo largo del año estudiado, asi como tampoco se observó que llegue a un punto de estabilidad de la comunidad (Figura 14).

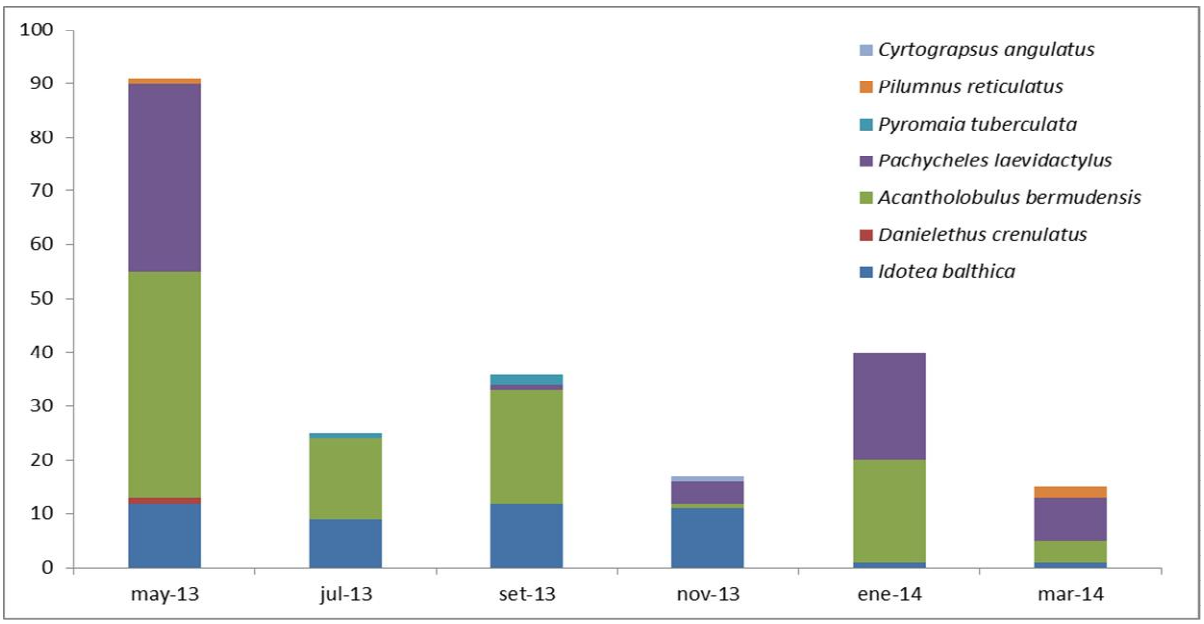

Figura 14. Variaciones de la abundancia (%) por especies para el total de individuos recolectados manualmente en el interior de los sustratos por fecha de muestreo.

Comparación entre cuadrantes exteriores e interiores

Los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza para los datos de cada especie evaluados mediante los test de Shapiro-Wilk y Levene mostraron que solo las especies *Jassa marmorata* y *Sinelobus stanfordi* cumplían con ambas condiciones, el resto de las especies cumplió con el supuesto de homogeneidad de varianzas y solo *Idotea balthica*, no cumplió con este último supuesto (Tabla II), por lo tanto para esta especie se aplicó el ANVA de Kruskall - Wallis.

Tabla II. Resultados de los test de Shapiro-Wilk y Levene para los datos de abundancia de las especies encontradas en los cuadrantes exteriores e interiores del sustrato.

	Shapiro-Wilk			**Levene**	
	W	**p=**	**Normalidad**	**p=**	**Homogeneidad de varianzas**
Cymadusa filosa	0,8353	8,89E-05	No	0,5536	Si
Elasmopus aff rapax	0,9323	0,02938	No	0,1263	Si
Jassa marmorata	0,9651	0,3067	Si	0,6585	Si
Monocorophium insidiosum	0,8276	6,046E-0,5	No	0,66	Si
Apocorophium acutum	0,8869	0,001524	No	0,9021	Si
Caprella penantis	0,921	0,01346	No	0,2101	Si
Sinelobus stanfordi	0,9562	0,1641	Si	0,1123	Si
Idotea balthica	0,7846	0,0009289	No	0,02647	No

Se determinó que las especies *Cymadusa filosa*, *Jassa marmorata*, *Monocorophium insidiosum*, *Apocorophium acutum*, *Caprella penantis* y *Sinelobus stanfordi* presentaron diferencias significativas en sus abundancias entre fechas de muestreo. Las especies que presentaron diferencias significativas ($p<0.05$) en las abundancias entre los cuadrantes exteriores e interiores fueron *Monocorophium insidiosum*, *Apocorophium acutum* y *Sinelobus stanfordi* (tabla III).

Tabla III. Resultados del test ANVA de doble entrada para las especies encontradas en los cuadrantes exteriores e interiores del sustrato (Ds= diferencias significativas, $p<0.05$; Ns= diferencias no significativas).

	Diferencias entre			**Diferencias entre**		
	Fechas de muestreo	**F**	**p**	**Exterior/interior sustratos**	**F**	**p**
Cymadusa filosa	Ds	6,683	0,0004	Ns	0,4754	0,7911
Elasmopus aff. rapax	Ns	0,4919	0,7791	Ns	0,4834	0,7853
Jassa marmorata	Ds	6,67	0,0004	Ns	0,5924	0,7059
Monocorophium insidiosum	Ds	33.03	3,05E-10	Ds	2,724	0,04256
Apocorophium acutum	Ds	34,96	1,66E-10	Ds	3,667	0,01261
Caprella penantis	Ds	3,187	0,0232	Ns	0,2637	0,9286
Sinelobus stanfordi	Ds	7,031	0,0003	Ds	11,15	9,95E-06
Idotea balthica	Ns	2.156	0.2918	Ns	0.5029	0,6662

El test a posteriori de Tukey mostró para la especie *Cymadusa filosa* que existían diferencias significativas entre la fecha de muestreo de mayo de 2013 con julio de 2013, noviembre de 2013 y marzo de 2014. Para *Jassa marmorata* hubo una diferencia significativa entre julio de 2013 con el resto de fechas de muestreo. *Monocorophium insidiosum* mostró diferencias significativas entre mayo de 2013 con julio y setiembre de 2013, y entre noviembre de 2013 con julio y setiembre de 2013, mientras que las diferencias encontradas en el ANVA para cuadrantes exteriores e interiores para esta especie no fueron corroboradas por el test de Tukey. *Apocorophium acutum* mostró diferencias significativas entre mayo de 2013 con julio y setiembre de 2013, entre julio de 2013 con noviembre de 2013 y con enero y marzo de 2014, y entre setiembre de 2013 con noviembre de 2013, enero y marzo de 2014. No se corroboraron las diferencias significativas entre cuadrantes exteriores e interiores indicadas mediante el test ANVA para esta especie. *Caprella penantis* mostró

diferencias significativas entre setiembre de 2013 y mayo y julio de 2013. *Sinelobus stanfordi* mostró diferencias significativas entre cuadrantes exteriores e interiores, pero no se corroboraron las diferencias entre fechas de muestreo señaladas por el test ANVA para esta especie.

El porcentaje de cada especie entre el exterior e interior muestran que las especies *Apocorophium acutum*, *Elasmopus aff rapax*, *Jassa marmorata*, *Caprella penantis* y *Sinelobus stanfordi* estuvieron presentes durante todo el muestreo, mientras que *Monocorophium insidiosum*, *Cymadusa filosa* e *Idotea balthica* no estuvieron presentes en algunos de los muestreos realizados. La única especie que estuvo presente en todos los muestreos y en ambas caras del sustrato fue *Jassa marmorata,* y ninguna de las especies se presentó únicamente en una de las caras del sustrato. La especie *Sinelobus stanfordi* fue la que presentó mayores diferencias entre los porcentajes del exterior e interior de los sustratos (Figuras 15 y 16).

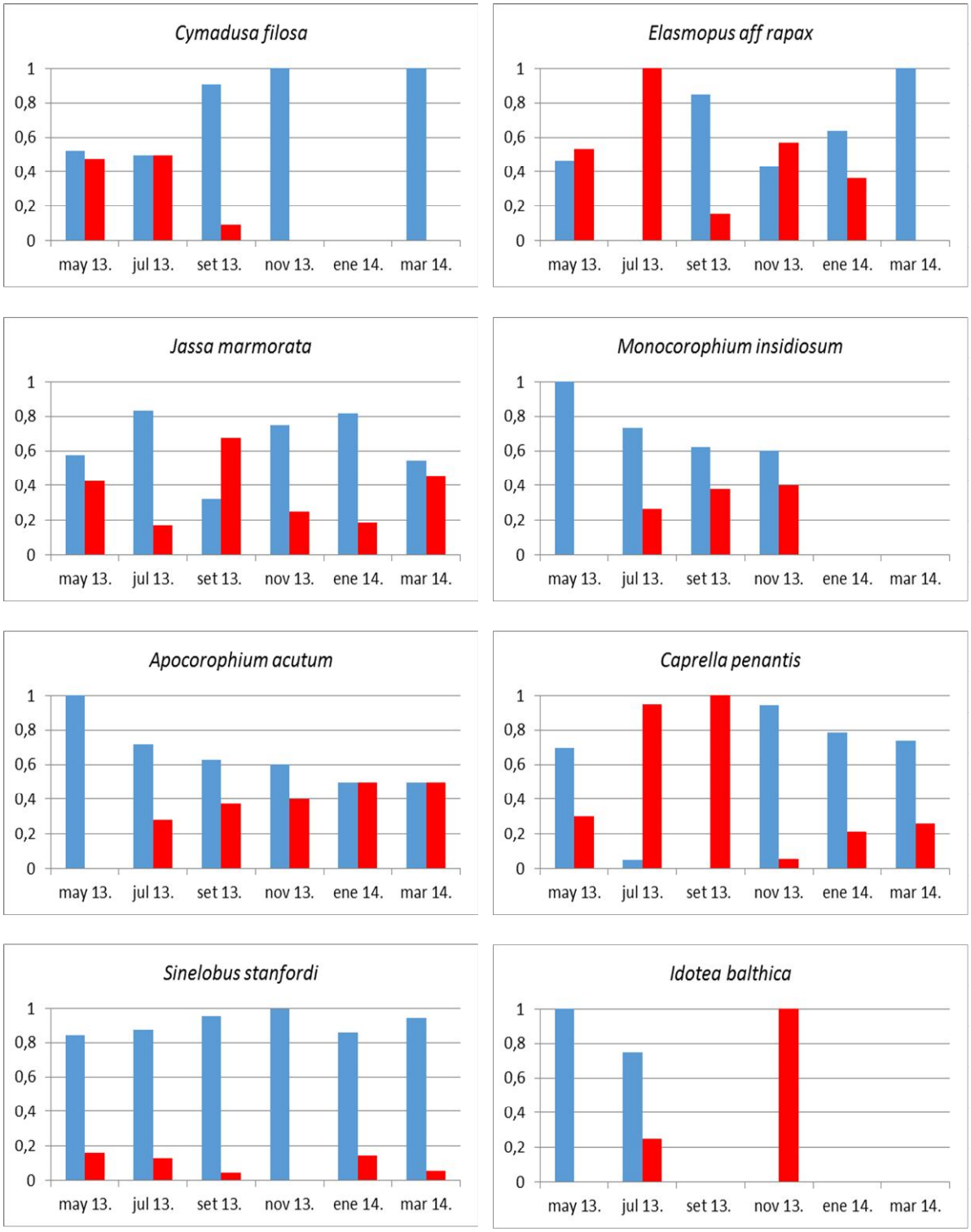

Figura 15. Frecuencia de individuos entre las caras exterior e interior por especie para cada fecha de muestreo (azul: cuadrantes exteriores, rojo: cuadrantes interiores).

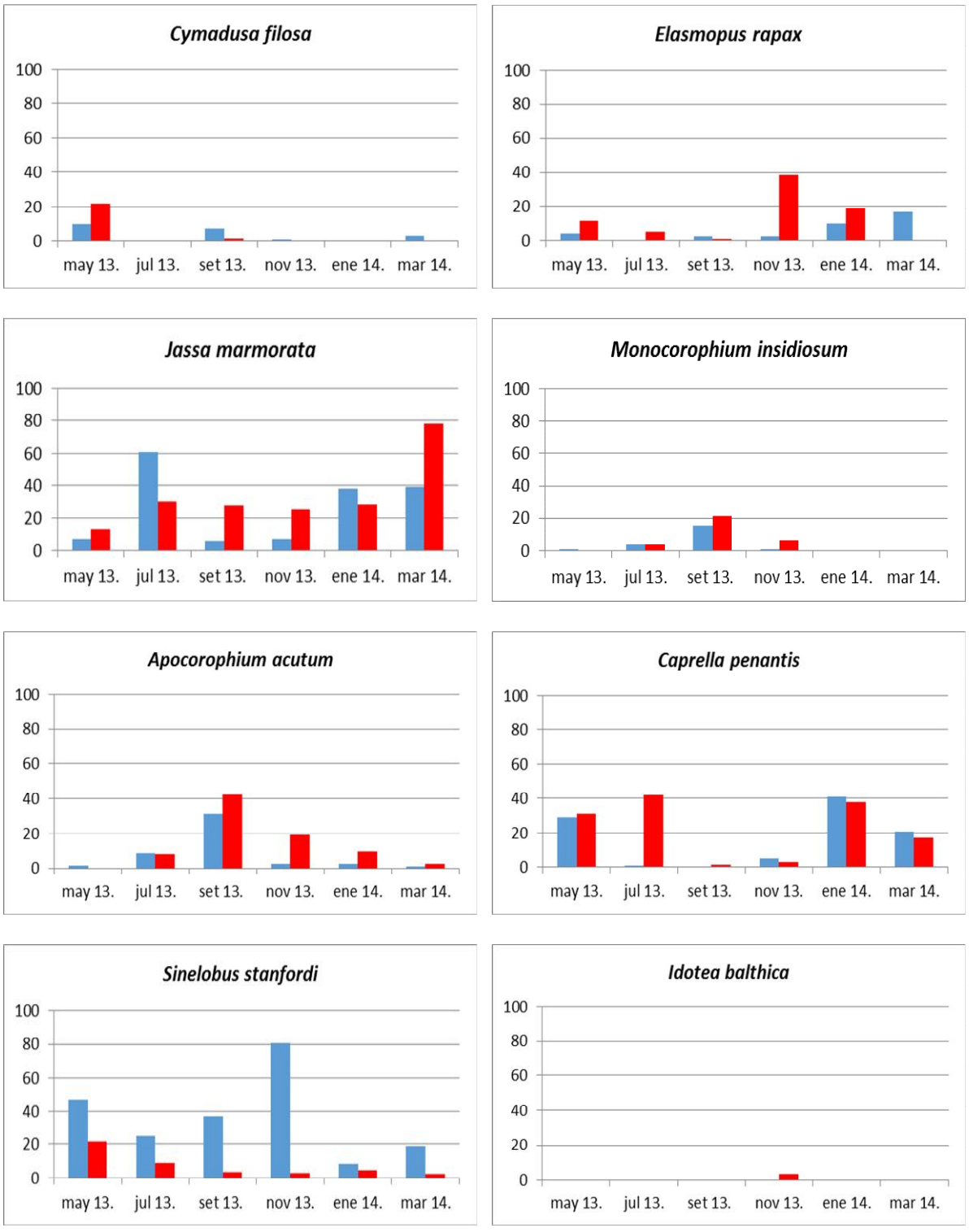

Figura 16. Porcentaje sobre el total de individuos recolectados por especie en las caras exterior e interior por fecha de muestreo (azul: cuadrantes exteriores, rojo: cuadrantes interiores).

Análisis multivariados para cuadrantes exteriores e interiores

El análisis de agrupamientos por fecha de muestreo y exterior e interior de los sustratos mostró tres grupos. Uno de los grupos estuvo compuesto por las comunidades encontradas en el exterior del sustrato en setiembre y julio de 2013, y del interior en setiembre de 2013 (similitud mayor a 0.72). Otro grupo estuvo integrado por las comunidades del exterior del sustrato en mayo, julio y noviembre de 2013, enero y marzo de 2014, y del interior en mayo y julio de 2013 (similitud mayor a 0.72). El tercer grupo estuvo formado por las comunidades del interior del sustrato en noviembre de 2013 y enero y marzo de 2014, con un grado de similitud menor a los otros grupos (similitud mayor a 0.60). Se encontraron diferencias significativas para los grupos entre fechas de muestreo (cuadrantes exteriores e interiores) (ANOSIM: R= 0.7989; p= 0.0002). Estas diferencias fueron entre el segundo grupo y el primero, y entre el segundo grupo y el tercero. El análisis de ordenación (nMDS) mostró resultados similares a los obtenidos en el análisis de agrupamiento, siendo las comunidades más similares las del exterior en mayo de 2013 y exterior en noviembre de 2013 y en menor medida la del interior en julio de 2013 y exterior en marzo de 2014. La comunidad que presentó menos similitud con el resto, al igual que en el análisis de agrupamientos, fue la encontrada en el interior de los sustratos en noviembre de 2013 (Figura 17).

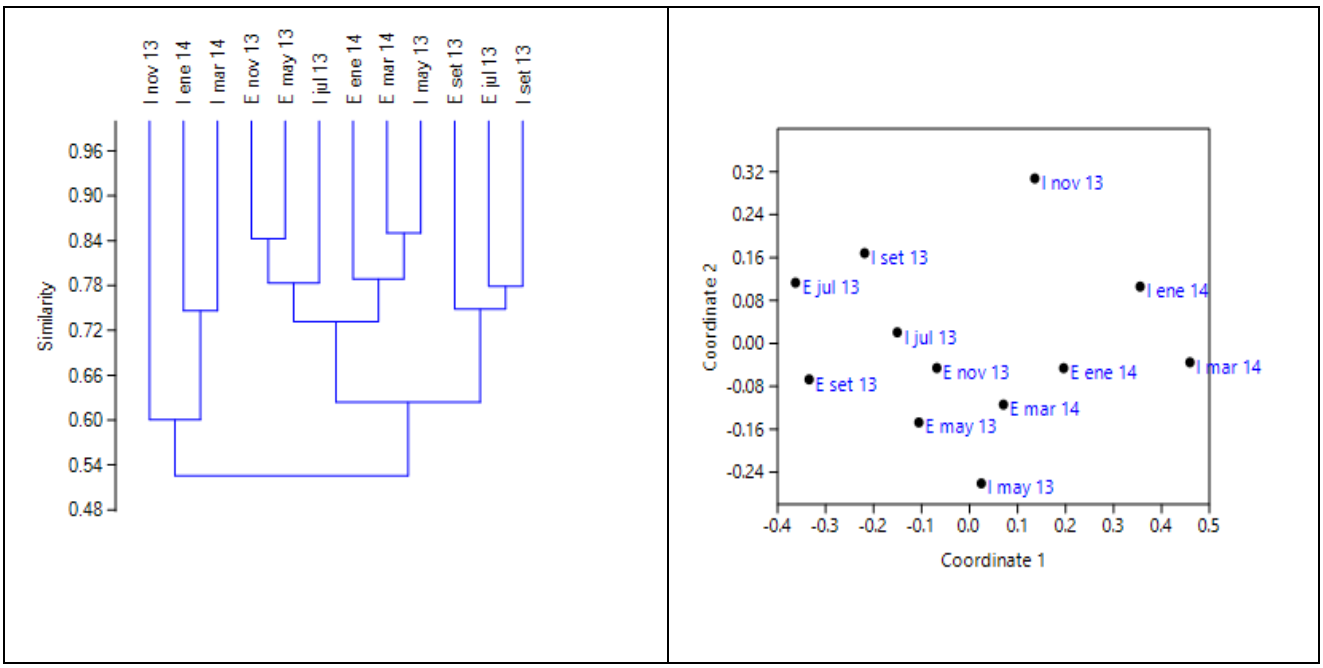

Figura 17. Izquierda: Análisis de grupos por fecha de muestreo y por exterior e interior de los sustratos. I: cuadrantes interiores; E: cuadrantes exteriores (Coeficiente Correlacion Cofenética : 0,74). Derecha: Análisis de ordenación nMDS de las comunidades separadas por fechas de muestreo y por cuadrantes exteriores e interiores (Stress: 0.12).

El análisis de grupos realizado para las especies en los cuadrantes exteriores e interiores durante el año de muestreo, mostró dos grupos: uno integrado por las especies *Monocorophium insidiosum* y *Apocorophium acutum*, y otro integrado por las especies *Elasmopus aff. rapax*, *Jassa marmorata* y *Caprella penantis*, *Sinelobus stanfordi* y *Cymadusa filosa*. La especie menos relacionada con el resto fue *Idotea balthica*. No se encontraron diferencias significativas entre los grupos de especies (ANOSIM: R= 0.2545; p= 0.2438). La especie que más contribuyó a explicar la diferencia entre grupos según el método de similitud de porcentaje SIMPER fue *Sinelobus stanfordi* (19.49 %), seguida por *Apocorophium acutum* (15.66 %), *Monocorophium insidiosum* (15.31 %) y *Caprella penantis* (14.57 %). El análisis de ordenación realizado para agrupar las especies encontradas en el total de muestreos mostró la mayor similitud entre las especies *Apocorophium acutum* y *Monocorophium insidiosum*, y por otra parte *Jassa marmorata* y *Sinelobus stanfordi* y estas en menor medida con *Caprella penantis*. Estos resultados presentaron algunas diferencias con el análisis de agrupamientos realizado, mostrando distintas relaciones dentro de este grupo de tres

especies. Las especies *Cymadusa filosa* y *Elasmopus aff rapax* presentaron un grado menor de similitud con el resto, e *Idotea balthica* fue la especie más alejada de las demás, al igual que se observaba en el análisis de agrupameintos (Figura 18).

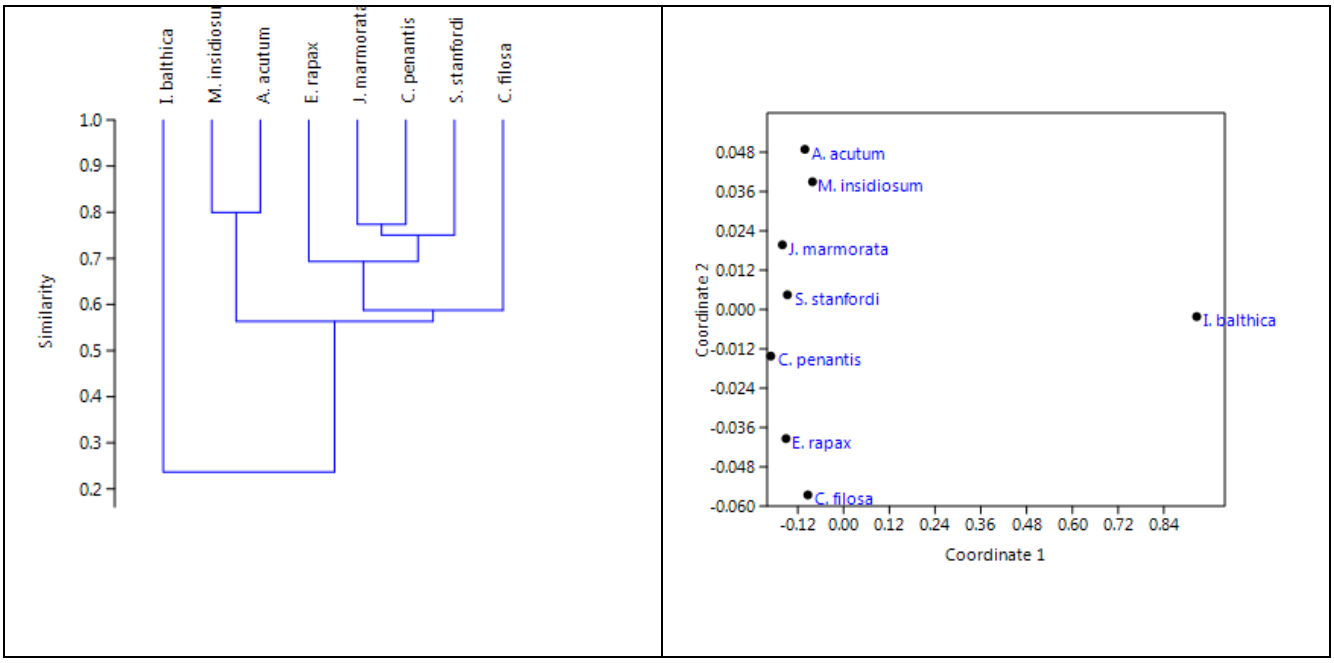

Figura 18. Izquierda: Análisis de grupos para las especies recolectadas en los muestreos realizados en los cuadrantes exteriores e interiores (Coeficiente Correlacion Cofenética: 0,94). Derecha: Análisis de ordenación nMDS de las especies encontradas por fecha de muestreos y por cuadrantes exteriores e interiores (Stress: 0,14).

Análisis multivariados para crustáceos recolectados manualmente

El análisis por fecha de muestreo mostró dos grupos: el primero integrado por las comunidades encontradas en mayo de 2013 y enero y marzo de 2014, y el segundo formado por las comunidades encontradas en julio, setiembre y noviembre de 2013. Las comunidades con mayor grado de similitud fueron las de julio y setiembre de 2013, y ambas se relacionan en menor grado con la de mayo de 2013 y enero de 2014. La comunidad recolectada en mayo de 2013 se agrupo con enero de 2014 y en menor grado de similitud, con marzo de 2014. La comunidad de noviembre de 2013 se agrupó con julio y setiembre de 2013, pero con el menor grado de similitud observado

dentro de los grupos formados. No se encontraron diferencias significativas entre los grupos de fechas de muestreo (ANOSIM: R= 0.6296; p= 0.101). El análisis de ordenación (nMDS) por fecha de muestreo dio resultados similares al análisis de clasificación, donde se agrupan de manera más cercana las comunidades encontradas en los meses de julio y setiembre de 2013, enero de 2014 y mayo de 2013, y en menor medida marzo de 2014. La comunidad con más disimilitud fue la encontrada en noviembre de 2013 (Figura 19).

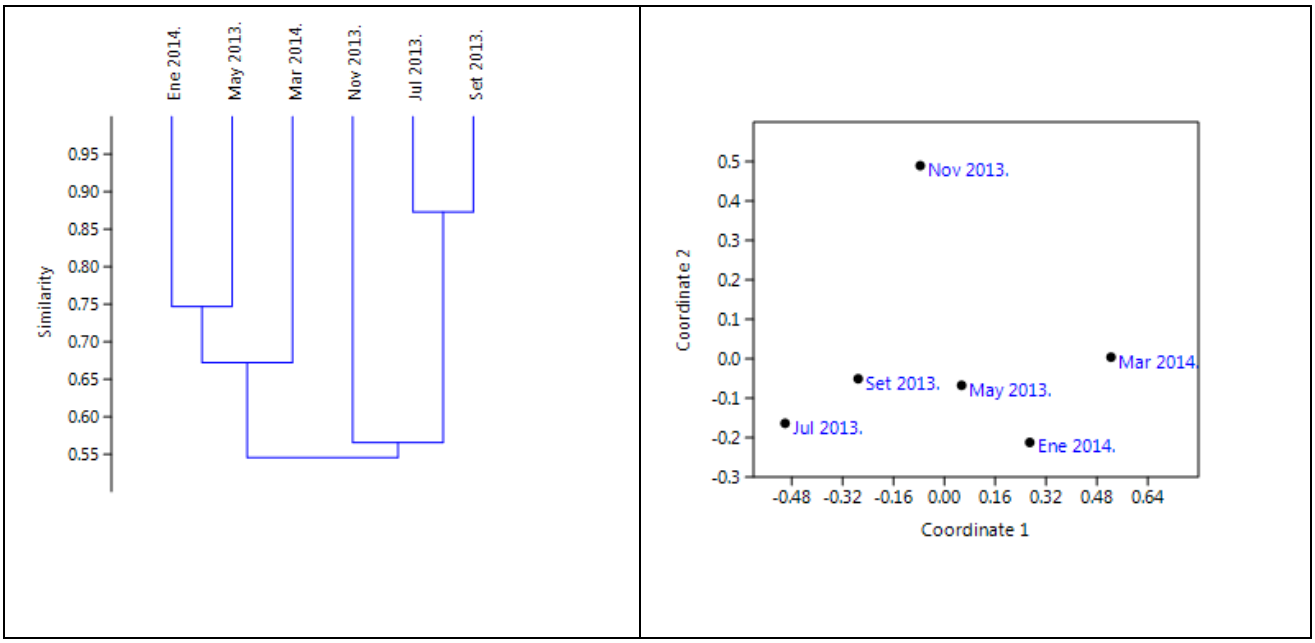

Figura 19. Izquierda: Análisis de grupos para las abundancias de crustáceos recolectados manualmente dentro de los sustratos por fechas de muestreo (Coeficiente Correlacion Cofenética : 0,82). Derecha: Análisis de ordenación nMDS de las comunidades recolectadas manualmente dentro de los sustratos por fechas de muestreo (Stress: 0.12).

El análisis de grupos por especies para el interior de los sustratos mostró al 50% de disimilitud dos grupos: el primero formado por *Acantholobulus bermudensis*, *Pachycheles laevidactylus*, *Idotea balthica* y *Pyromaia tuberculata,* y el segundo por *Danielethus crenulatus* y *Pilumnus reticulatus*. La especie *Cyrtograpsus angulatus* quedo por fuera de estos grupos con un porcentaje muy bajo de similitud. No se encontraron diferencias significativas para los grupos de especies (ANOSIM: R= 0.7321; p= 0.0678). La especie que más contribuyó a explicar la diferencia entre grupos fue *Pachycheles laevidactylus* (33.51 %) seguida por *Idotea balthica* (21.38%) y

Acantholobulus bermudensis (19.28%). El análisis de ordenacion nMDS realizado para agrupar las especies del interior de los sustratos mostró una ordenacion similar al análisis de clasificacion, mostrando con mayor similitud las especies *Pachycheles laevidactylus*, y *Acantholobulus bermudensis*, y en menor grado con estos el isópodo *Idotea balthica*. Otro agrupamiento se dio entre *Danielethus crenulatus* y *Pilumnus reticulatus*. Por otra parte quedó en un grado de agrupamiento menor el decápodo *Pyromaia tuberculata*, mas cercano al primer agrupamiento que al segundo, y la especie mas alejada del resto fue *Cyrtograpsus angulatus* (Figura 20).

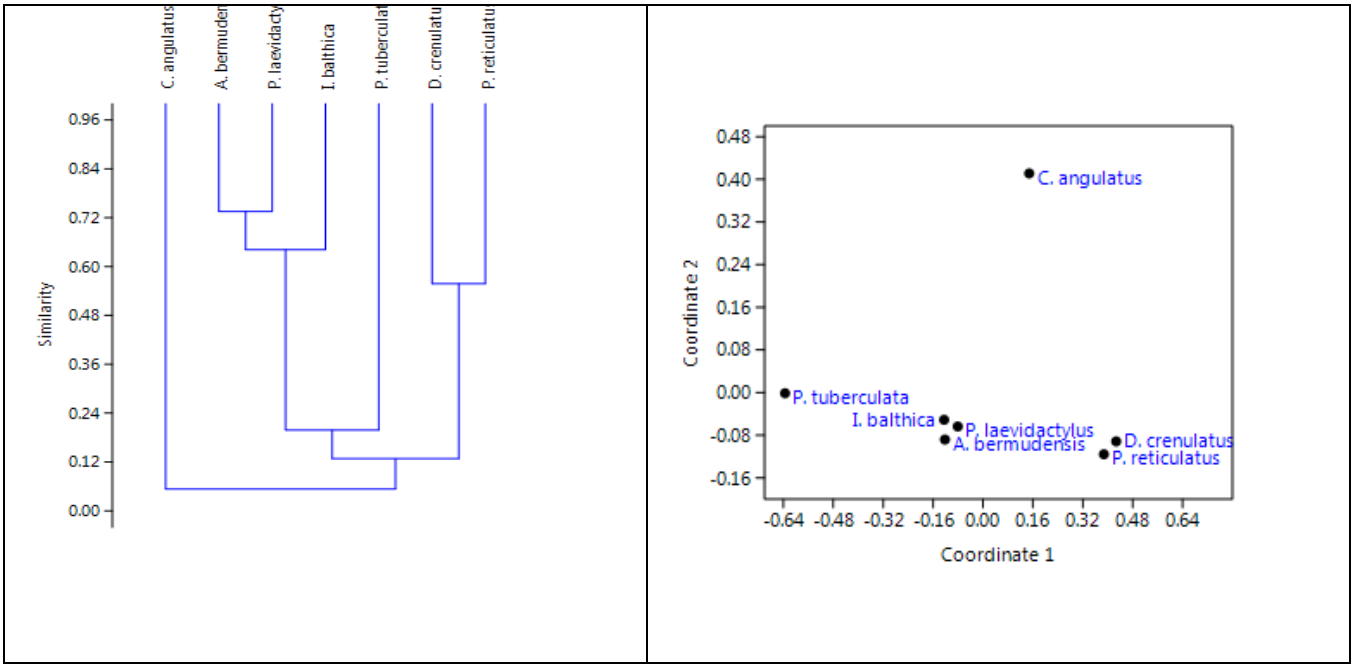

Figura 20**.** Análisis de grupos para las especies de crustáceos recolectadas manualmente en el interior de los sustratos por fecha de muestreo (Coeficiente Correlacion Cofenética: 0,94). Análisis de ordenación (nMDS) de las especies recolectadas manualmente del interior de los sustratos por fecha de muestreo (Stress: 0,14).

Parámetros ambientales

Las temperaturas registradas durante los muestreos tuvieron un valor mínimo de 12,2 ºC correspondiente al mes de julio de 2013 y un máximo de 22,4 ºC para el mes de enero de 2014. La salinidad máxima fue de 30,6 registrada en el mes de marzo de 2014 y la mínima de 17,4 durante mayo de 2013 (Figura 21).

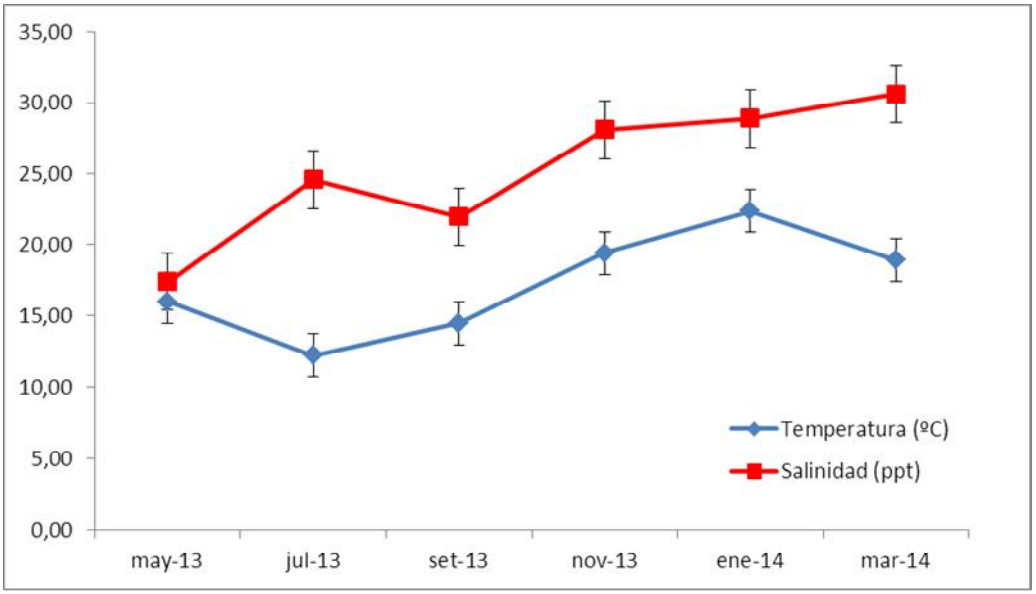

Figura 21. Parámetros físicos registrados *in situ* durante los muestreos.

Los datos obtenidos de DINARA mostraron un ciclo anual, con temperaturas máximas para La Paloma durante el período de muestreo de 24.5° C en el mes de febrero de 2014, y una mínima de 6°C en julio de 2013 (Figura 22).

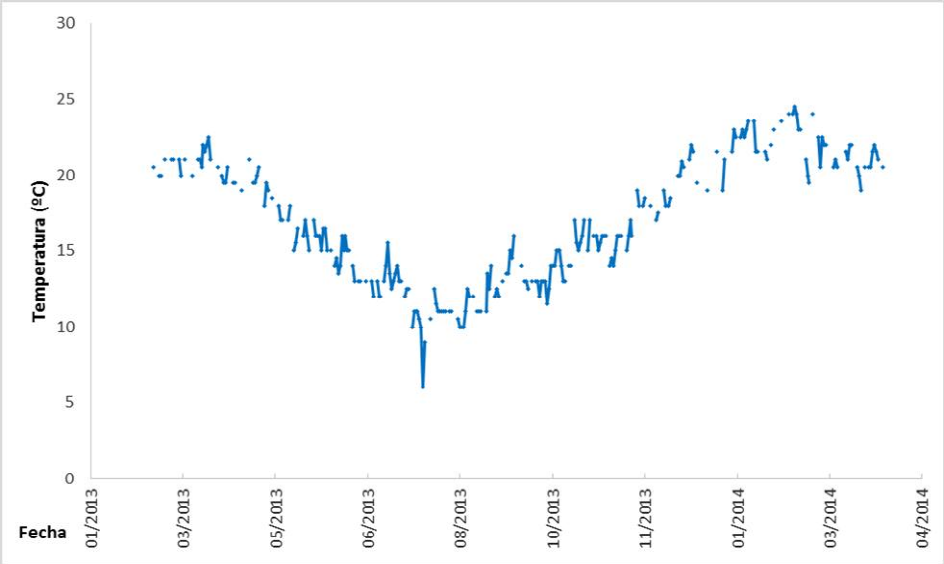

Figura 22. Datos diarios de temperatura de agua para La Paloma durante el período de estudio (datos proporcionados por DINARA).

La serie de datos de salinidad obtenidos de DINARA para el período de muestreo mostró una mínima de 15, registrada durante el mes de abril de 2013, y una máxima de 32 durante el mes de octubre de 2013 (Figura 23).

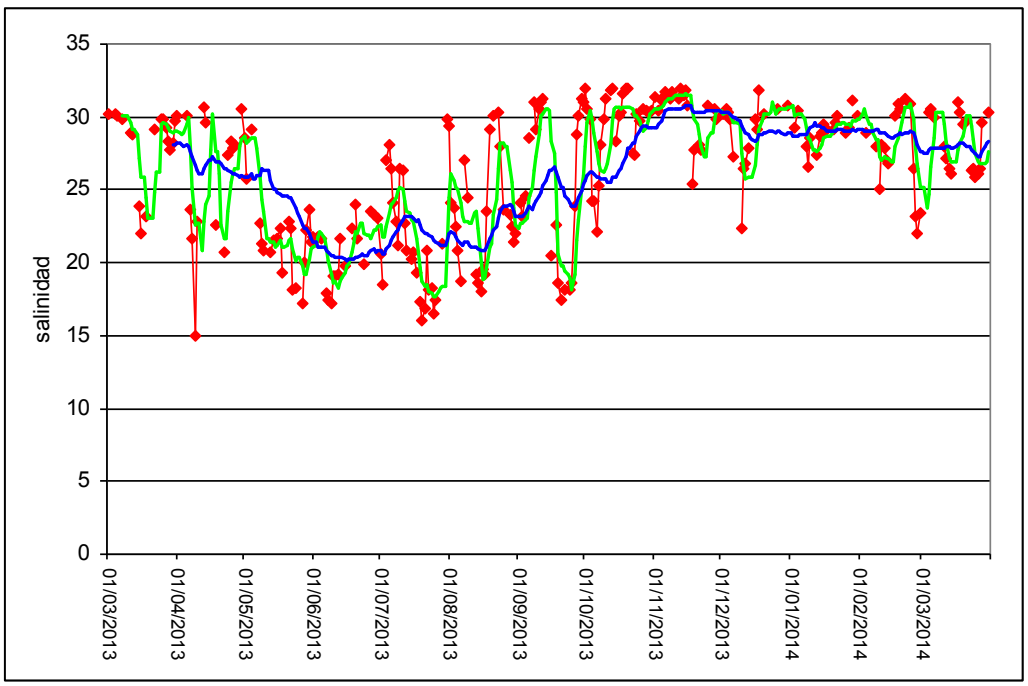

Figura 23. Datos diarios de salinidad para La Paloma (puntos rojos) durante el período de estudio y promedios móviles cada 7 días (línea verde) y mensuales (línea azul) (datos proporcionados por DINARA).

El análisis de ordenación nMDS realizado para las comunidades encontradas por fecha de muestreo y para las caras exterior e interior del sustrato incluyendo las variables ambientales temperatura y salinidad, mostró que la temperatura es la que tuvo más influencia sobre la variación de la estructura de comunidad, particularmente en las caras externas (E) en enero y marzo de 2014 y en las caras internas (I) en mayo y noviembre de 2013 y enero de 2014 (Figura 24). El resto se ordenaron a menores temperaturas, excepto la comunidad de la cara interna en marzo de 2014, donde es notoria la influencia de la salinidad (Figura 24).

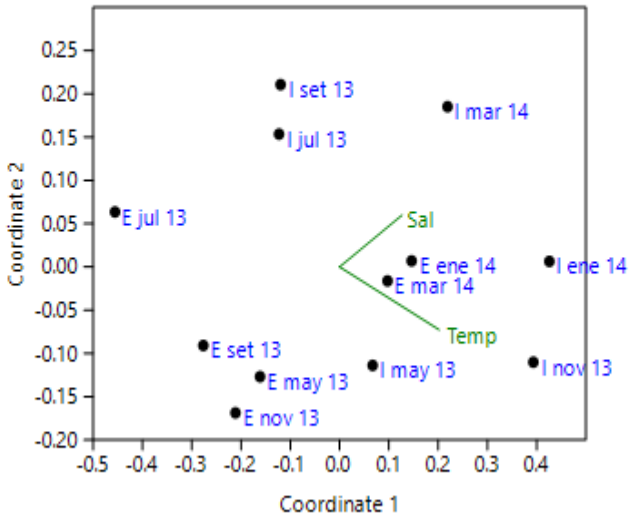

Figura 24. Análisis de ordenación de las comunidades por fecha de muestreo en el exterior e interior y su relación con las variables ambientales (Temperatura: Temp, Salinidad: Sal).

El análisis de ordenación realizado para las comunidades recolectadas manualmente en el interior por fechas de muestreo, incluyendo las variables ambientales temperatura y salinidad mostró que la temperatura presento mayor influencia que la salinidad (Figura 25). A mayores temperaturas ocurrieron los muestreos de enero y marzo de 2014 y mayo de 2013, aunque estos dos últimos, junto con julio y septiembre de 2013, ocurrieron a menor salinidad (Figura 25).

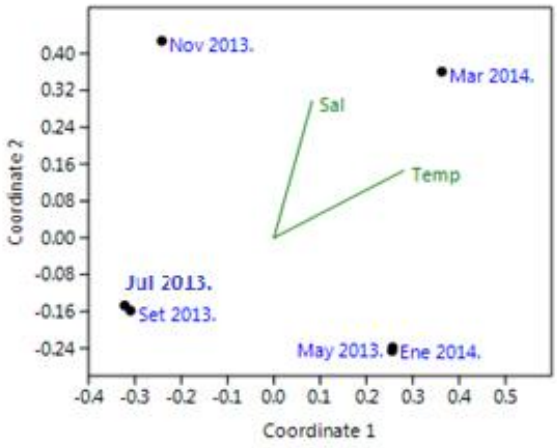

Figura 25. Análisis de ordenación (nMDS) por fecha de muestreo para la comunidad recolectada manualmente dentro de los sustratos y su relación con las variables ambientales (Temperatura: Temp y Salinidad: Sal).

Grupos tróficos

Las especies encontradas fueron clasificadas según su tipo de alimentación, encontrándose dentro de los decápodos una especie de carnívoro, una de suspensívoro y los restantes fueron clasificados como omnívoros. Dentro de los peracáridos se encontraron dos omnívoros, dos herbívoros, un suspensívoro y dos especies con formas de alimentación mixtas (un suspensívoro – detritívoro y un detritivoro – carnívoro) (Tabla IV).

Tabla IV. Clasificación de grupos tróficos para los taxas encontrados en las caras externas (E), internas (I) y recolectados manualmente dentro del sustrato (D).

Especie	**Sitio**	**Tipo alimentación**	**Referencia bibliográfica**
Cymadusa filosa	*E/I*	herbívoro	Ceh et al. 2005
Elasmopus af. Rapax	*E/I*	Detritívoro	Guerra-García et al. 2014
Jassa marmorata	*E/I*	suspensívoro	Thiel e Hinojosa 2009
Monocorophium insidiosum	*E/I*	suspensívoro/detritívoro	Wienfield et al. 2011
Apocorophium acutum	*E/I*	detritívoro/carnívoro	Wienfield et al. 2011
Caprella penantis	*E/I*	omnívoro	Caine, 1974
Sinolebus stanfordi	*E/I*	omnívoro	Barnes 1989, Blazewicz-Paszkowicz y Ligowski, 2002.
Idotea balthica	*E/I/D*	herbívoro	Orav-Kotta, 2004.
Danielethus crenulatus	*D*	carnívoro	Laitano et al, 2013.
Acantholobulus bermudensis	*D*	omnívoro	Griffen y Mosblack 2011; Menendez, 1987.
Pachycheles laevidactilus	*D*	suspensívoro	Camiolo, 2006.
Pyromaia tuberculata	*D*	omnívoro	Flores et al 2002, Fransozo y Negreiros-Fransozo, 1997.
Pilumnus reticulatus	*D*	omnívoro	Kyomo, 1999.
Cyrtograpsus angulatus	*D*	omnívoro	Martinetto et al. 2007, Spivak et al, 1994.

Para los cuadrantes exteriores, los grupos tróficos con mayor abundancia total fueron los omnívoros (46%) y suspensívoros (31.7%). Estos junto con los detritívoros (2.6%) y detritívoros/ carnívoros (10.4%) se hallaron en la totalidad de los muestreos, mientras que los herbívoros (3.5%) estuvieron ausentes durante enero de 2014 y los suspensívoros/ detritívoros (5%) estuvieron ausentes durante los meses de enero y marzo de 2014 (Figura 26).

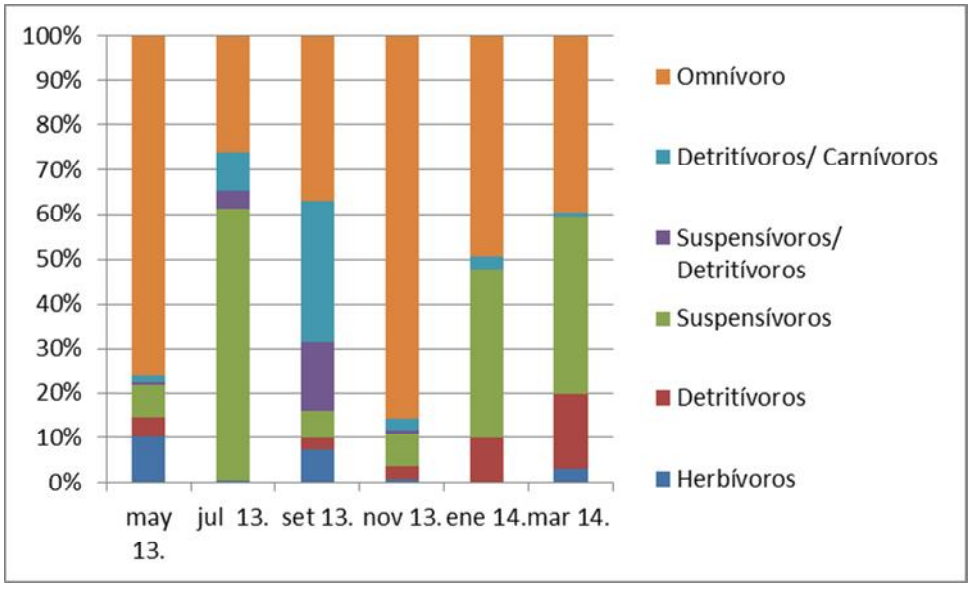

Figura 26. Grupos tróficos por fecha de muestreo para la comunidad muestreada en los cuadrantes exteriores de los sustratos.

En los cuadrantes interiores los grupos tróficos mas abundantes fueron al igual que en el exterior, los omnívoros (36.6%) seguidos de los suspensívoros (29.3%), y ambos grupos fueron los únicos presentes en la totalidad de los muestreos. Los detritívoros/ carnívoros (15.3%) estuvieron ausentes durante mayo de 2013 y ocuparon el tercer lugar en abundancia en la cara interior de los sustratos. Los suspensívoros/ detritívoros (7.2%) estuvieron presentes solo en tres fechas consecutivas de muestreo, correspondientes a julio, setiembre y noviembre de 2013. Los detritívoros (6.9%) estuvieron ausentes únicamente durante marzo de 2014 y los herbívoros (4.6%) fueron el grupo menos abundante, y estuvieron ausentes en enero y marzo de 2014 (Figura 27).

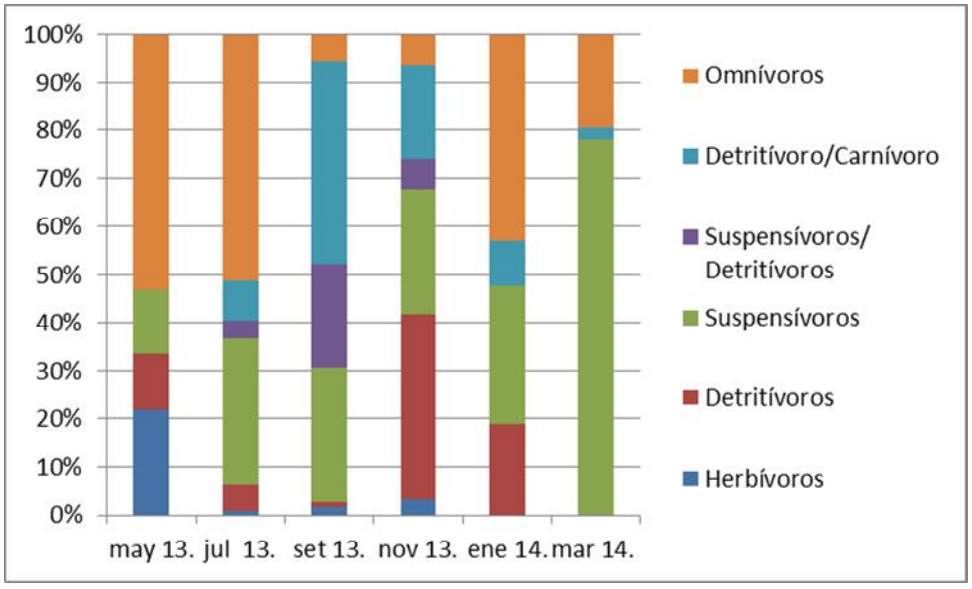

Figura 27. Grupos tróficos por fecha de muestreo para la comunidad muestreada en los cuadrantes interiores de los sustratos.

Para la fauna recolectada manualmente en el interior de los sustratos, se encontraron menor cantidad de grupos tróficos que para los cuadrantes exteriores e interiores. Los grupos mas abundantes fueron los omnívoros (48.6%) seguidos por los suspensívoros (30.3%). Los omnívoros estuvieron presentes en la totalidad de los muestreos, mientras que los suspensívoros estuvieron ausentes durante julio de 2013. Los herbívoros ocuparon el tercer lugar (20.5%), los cuales estuvieron presentes en la totalidad de los muestreos y el grupo menos representado fueron los carnívoros (0.4%), encontrándose únicamente un individuo en mayo de 2013 (Figura 28).

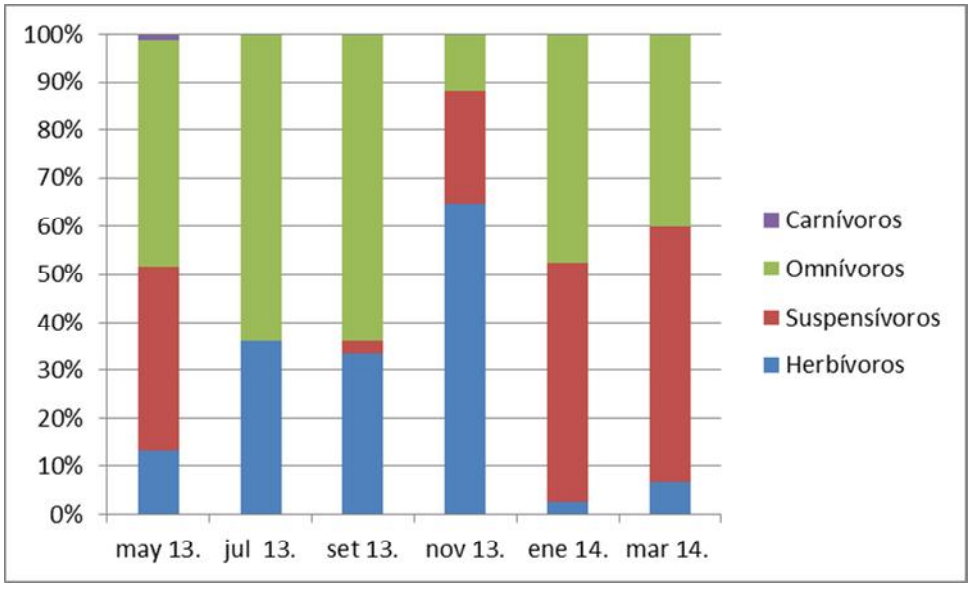

Figura 28. Grupos tróficos por fecha de muestreo para la comunidad recolectada manualmente en el interior de los sustratos.

DISCUSIÓN

Los 6 muestreos realizados a lo largo de un año en los sustratos artificiales permitieron registrar un total 15 especies pertenecientes a 5 órdenes de crustáceos, de los cuales Amphipoda y Decapoda fueron los más abundantes. La dominancia de estos grupos en las comunidades de crustáceos en sustratos artificiales fue constatada por Vila (1995) y Falcón (1993) para la bahía de Maldonado, quienes registraron únicamente la presencia de los géneros *Caprella*, *Monocorophium*, y *Hexapanopeus.* También concuerda con lo constatado en sustratos naturales por Riestra (1999) para Isla de Lobos e Isla Gorriti (Maldonado) y por Borthagaray y Carranza (2007) para la zona de Cerro Verde (Rocha). La presencia constatada por dichos autores de las especies *Caprella penantis*, *Monocorophium insidiosum*, *Danielethus crenulatus*, *Pilumnus reticulatus*, *Cyrtograpsus angulatus*, *Pachycheles laevidactylus*, e *Idotea baltica* coinciden con lo observado en el presente trabajo.

El anfípodo *Apocorophium acutum* y el decápodo *Acantholobulus bermudensis* son citados por primera vez para las costas de Uruguay. *Apocorophium acutum* fue descripta originalmente en Sudáfrica, y presenta una gran capacidad de adaptación de hábitats en cuanto a tipos de fondo, temperatura, salinidad y profundidad, construyendo tubos sobre las algas y sobre sustratos duros (Winfield et al, 2006; Mead et al, 2011; Hossain y Hughes, 2016). Se presume que el agua de lastre de los barcos actuó como vector de dispersión de la especie, la cual está registrada para las costas de América del Norte y Central, Europa, Mar Mediterráneo y Sudáfrica (Mead et al, 2011). Es considerada como invasora para México (Winfield et al, 2011) e Indonesia (Hossain y Hughes, 2016). Se destaca que esta especie representó el 10,89% del total de individuos recolectados, estuvo presente a lo largo de todo el período de muestreo y puede considerarse una especie exótica para Uruguay, desconociéndose aún su incidencia sobre la fauna autóctona y su potencial invasor.

Acantholobulus bermudensis tiene una distribución conocida que incluye como punto más cercano a las costas del sur de Brasil (Schmidt de Melo, 1999), por lo que es registrado por primera vez para Uruguay y se destaca que estuvo presente a lo largo de todo el período de muestreo. La familia

Panopeidae a la cual pertenece, ha sido objeto de varias revisiones, y muchas de sus especies son de difícil determinación, por lo que al igual que ocurre con otros crustáceos, es posible que su presencia en nuestras costas no sea reciente, pero hasta el presente trabajo no fue detectada o bien pudo haber sido determinada de manera errónea.

Se confirma además la presencia del decápodo *Pyromaia tuberculata,* originario del Pacífico y ampliamente distribuido mediante el tráfico marítimo en diversas regiones del mundo (Otani, 2006), por lo que es considerado como especie exótica para Uruguay. Fue citada por primera vez para la región en Brasil por Mantelatto y Fransozo, (2000), y posteriormente para Argentina por Schejter et al, (2002) mientras que para Uruguay solo existe un registro previo reciente para la zona de Rocha (Trinchin et al, 2014). Aún se desconoce su potencial como invasor para el área.

Las curvas de rarefacción individual mostraron para los cuadrantes exteriores, que se recolectaron la mayoría de especies presentes en cuatro de los seis muestreos, mientras que las curvas para cuadrantes interiores y para los individuos recolectados manualmente mostraron que en varios de los muestreos no se llegó a una asíntota, lo que indica que algunas especies podrían no haber sido registradas. Particularmente la menor cantidad de individuos recolectados manualmente hace que las curvas no se vuelvan asíntoticas. Las curvas de rarefacción para el total de individuos recolectados durante el año mostraron que tanto para los cuadrantes exteriores como para los interiores se alcanzó una asíntota que indicó que fueron muestreadas la mayoría de especies presentes en los sustratos, por lo que el método de muestreo es efectivo para obtener una representación confiable de la comunidad objeto de análisis y presente en los sustratos utilizados. La curva de rarefacción de muestras para el total de individuos recolectados manualmente indicó que no se llegó a representar la totalidad de especies que podrían estar presentes, por lo que para la fauna del interior de los sustratos sería recomendable aumentar la cantidad de unidades de muestreo a emplear.

La abundancia total de individuos recolectados mediante el uso de cuadrantes fue mayor en todos los muestreos para los cuadrantes exteriores que para los interiores, lo cual puede deberse a la

mayor presencia de algas en las superficies exteriores. Estas provocan un aumento en la complejidad del sustrato, el cual genera hábitats para las especies pequeñas de la macrofauna (Chapman et al, 2005) y en particular para diversos géneros de anfípodos, incluidos los encontrados en los sustratos artificiales utilizados (Thiel e Hinojosa, 2009).

Tanto para los cuadrantes exteriores e interiores, como para la fauna recolectada manualmente en el interior de los sustratos se observó una tendencia al descenso en la abundancia total de individuos a lo largo de los muestreos. La riqueza siguió la misma tendencia descendente que las abundancias totales de individuos, particularmente para la fauna de los cuadrantes interiores y la colectada manualmente, acorde a la menor cantidad total de individuos recolectados en estas partes del sustrato. La baja diversidad y equidad observada para el exterior de los sustratos en el muestreo de noviembre corresponden a la alta dominancia de la especie *Sinelobus stanfordi* y para el mes de julio, es debida a la alta dominancia de *Jassa marmorata*. La baja diversidad y equidad observada en el muestreo de marzo para los cuadrantes interiores fue debida a la alta dominancia de *Jassa marmorata*. Para la fauna colectada manualmente se explica la baja diversidad y equidad en el mes de noviembre por la alta dominancia de *Idotea balthica*, mientras que en otros meses las abundancias mayores de *Acantholobulus bermudensis* junto con *Pachycheles laevidactylus* explican la mayor diversidad y menor dominancia. Estos resultados contribuyen a rechazar la hipótesis planteada, según la cual tanto la abundancia total de individuos como la diversidad de los mismos sería creciente a lo largo del tiempo. La rápida aparición de la mayoría de las especies encontradas en los primeros muestreos puede deberse a la colonización del sustrato por parte de individuos adultos, los cuales pueden formar un porcentaje alto del total de organismos asentados inicialmente (Chapman, 2002). La hipótesis de un aumento sostenido en el tiempo en abundancias y diversidad de los organismos sobre el sustrato siguiendo el concepto clásico de sucesión (Connell y Slatyer, 1977) estaba fundamentada en el aumento de complejidad dado por la presencia de algas, especies de períodos de vida largos como los mejillones y cirripedios, y también por los restos que estos organismos dejan sobre el sustrato una vez muertos, que siguen colaborando a la complejidad del

hábitat (conchas vacías y visos de mejillones, pedúnculos de algas, bases y sustancias de fijación de cirripedios) (Gallo, 1982; Borthagaray y Carranza, 2007). Sin embargo, la variabilidad temporal y ausencia de direccionalidad encontrada en la comunidad podría estar determinada por otros factores como la variación en la disponibilidad de reclutas a lo largo del año (Sutherland y Karlson, 1977), la presencia de organismos con ciclos de vida inferiores al año (Thiel e Hinojosa, 2009), la influencia de factores físicos como la temperatura, salinidad, oleaje y las interacciones biológicas de competencia y depredación que pueden darse dentro de la comunidad (Menge, 1991). En el análisis de las abundancias de cada especie por separado, tanto para los cuadrantes exteriores e interiores como para la fauna recolectada manualmente del interior de los sustratos, no se encontraron especies pioneras o de aparición tardía, sino algunas especies que fueron dominantes en la mayor parte de los muestreos, y tuvieron picos de abundancia en diferentes fechas. Vila (1995), también registró para la Bahía de Maldonado la presencia de especies de rápida aparición de los géneros *Caprella* y *Monocorophium* y la falta de direccionalidad en la sucesión sobre los sustratos, o un aumento significativo de la colonización en diferentes épocas del año para los sitios muestreados. Esta observación es contraria a lo registrado por Rico et al. (2012) para la costa argentina.

Aunque se refutó la hipótesis de que exista una sucesión verificable durante el período de muestreo, si se pudo comprobar una variación significativa en la composición de la comunidad a lo largo del tiempo. Seis de las ocho especies de peracáridos observadas sobre los sustratos presentaron variaciones significativas en sus abundancias a lo largo del tiempo.

Las abundancias totales fueron en general mayores en los cuadrantes exteriores, pero solo significativamente distintas para las especies *Sinelobus stanfordi*, *Monocorophium insidiosum* y *Apocorophium acutum* las cuales mostraron una preferencia por la cara exterior de los sustratos. Esto en parte coincide con lo observado por Falcon (1993) quien detectó para los géneros *Caprella* y *Monocorophium* en la Bahía de Maldonado, una preferencia por las caras exteriores con mayor cobertura de algas. La preferencia hacia las caras exteriores de los sustratos de *Sinelobus stanfordi* podría deberse a que es una especie sensible a la cantidad de oxígeno disuelto y a la presencia de

limo en suspensión, el cual utiliza para construir tubos (Van Haaren y Soors, 2009; Ambrosio et al, 2014). La mayor presencia de estos dos últimos factores en las caras del sustrato más expuestas a la corriente podría explicar su preferencia por la parte exterior. *Monocorophium insidiosum* y *Apocorophium acutum* también son especies constructoras de tubos (Winfield et al, 2011), y pueden verse favorecidas por la disponibilidad de limo, lo cual puede explicar su preferencia por las caras exteriores del sustrato.

Acorde a la no direccionalidad de las variaciones en abundancia y composición específica, los análisis de clasificación y de ordenación para relacionar las comunidades encontradas en cada fecha de muestreo y entre cuadrantes del exterior e interior de los sustratos no mostró agrupaciones significativas ni entre fechas contiguas (lo cual se esperaría si la comunidad fuera variando gradualmente a lo largo del año) ni entre las comunidades del exterior y del interior (que se daría en caso de diferencias entre la composición de la comunidad en el exterior y el interior). Los análisis de grupos para la comunidad recolectada manualmente en el interior de los sustratos no mostraron una tendencia de agrupación entre fechas contiguas de muestreo, corroborando la falta de direccionalidad temporal en la variación observada.

El análisis de grupos realizado para las especies encontradas en los cuadrantes exteriores e interiores mostró dos grupos bien definidos y dos especies (*Idotea balthica* y *Cymadusa filosa*) separadas del resto. Uno de los grupos lo conforman *Monocorophium insidiosum* y *Apocorophium acutum*, que son las especies más emparentadas filogenéticamente, por hábitos de alimentación (detritivoría) y de preferencias de hábitat (Winfield et al. 2011). La coocurrencia y pertenencia a un mismo área de endemismo de ambas especies ya fue previamente registrada para otros sitios (Winfield et al, 2006). El otro grupo está formado por *Jassa marmorata*, *Caprella penantis* y *Sinelobus stanfordi*, especies que están alejadas entre sí filogenéticamente, pero que comparten la preferencia por hábitats con corriente, acorde a lo observado en estudios de laboratorio para *Jassa marmorata* (Karez y Ludynia, 2003), los hábitos alimenticios parcialmente filtradores de *Caprella penantis* (Caine, 1974) y los requerimientos de limo y oxígeno ya mencionados para *Sinelobus*

stanfordi (Ambrosio et al, 2014).

El análisis de grupos hecho para las especies recolectadas manualmente del interior de los sustratos mostró a *Acantholobulus bermudensis* y *Pachycheles laevidactylus* como las especies más cercanas en su patrón de ocurrencia, coincidiendo con el hecho de que fueron las dos especies marcadamente más abundantes a lo largo del muestreo realizado. Estas especies presentan preferencias por hábitats que ofrezcan cavidades, como los espacios entre rocas, bancos de bivalvos o arrecifes formados por briozoarios, donde la coocurrencia de ambas especies ya fue registrada (Alves et al, 2013; Palheta et al, 2015). La coocurrencia de *Pachycheles laevidactylus* y un panopéido indeterminado también fue encontrada para Uruguay por Borthagaray y Carranza (2007). El otro grupo encontrado, conformado por *Danielethus crenulatus* y *Pilumnus reticulatus* es explicado por el hecho de que ambas especies ocurrieron en conjunto y únicamente durante el primer muestreo efectuado. Si bien ambas especies son frecuentes para Uruguay y su coocurrencia ya fue documentada (Riestra, 1999), en el presente estudio solo se encontró un ejemplar de cada una, por lo que se consideran especies que podrían ocurrir sólo excepcionalmente.

Los análisis de ordenación realizados incluyendo las variables ambientales mostraron que la temperatura tiene más incidencia sobre la estructura de las comunidades que la salinidad. La influencia de la temperatura sobre el metabolismo, crecimiento y reproducción de los crustáceos es ampliamente conocida, y la existencia de un ciclo anual bien marcado de temperaturas, con máximas en verano y mínimas en invierno (Mazzeta y Gascue 1995), puede explicar la mayor influencia de esta variable sobre la comunidad durante distintas épocas del año (Petriella y Boschi, 1997). Los trabajos realizados con sustratos artificiales por Vila (1995) y Gallo (1982) para Maldonado y Rocha respectivamente, no hallaron influencias significativas de la salinidad sobre la estructura de la comunidad, lo cual es acorde con la menor importancia de esta sobre la comunidad observada en este trabajo. La salinidad por otra parte, si bien tiende a ser menor durante los meses fríos y mayor durante los meses cálidos, presenta grandes variaciones en períodos cortos de tiempo, por lo que es menos probable que se encuentre una influencia verificable sobre la fauna en los

distintos meses del año. Los trabajos realizados por Gimenez (2006) y Brazeiro et al, (2006) si encontraron una influencia significativa de la salinidad sobre la estructura de la comunidad bentónica, pero en una escala espacial, tanto a lo largo de la costa uruguaya desde la zona estuarial a la marina, como en la desembocadura de lagunas y arroyos desde la zona interior hacia la conexión con el mar.

La estructura trófica observada varió a lo largo del año para la comunidad analizada en los cuadrantes exteriores e interiores, y para la recolectada manualmente del interior de los sustratos. La comunidad de las superficies exterior e interior del sustrato, que estuvo compuesta completamente por peracáridos mostró como predominantes a los organismos omnívoros y a los suspensívoros, mientras que la comunidad recolectada manualmente del interior de los sustratos, compuesta principalmente por decápodos y una sola especie de peracárido, tuvo también como dominantes a ambos grupos, pero seguidos por los herbívoros, los cuales representaron una parte importante de la comunidad. Se puede considerar entonces que la comunidad de crustáceos establecida en el sustrato artificial utilizado cumple principalmente con la captación y redisposición de materia orgánica para niveles superiores de la red trófica y otra parte de ellos actúa como consumidores primarios, principalmente los decápodos. El alto porcentaje de organismos suspensívoros y detritívoros estaría relacionado positivamente con la presencia elevada de materia en suspensión y velocidad de corriente (Pearson, 1975). La clasificación de una parte importante de las especies encontradas como omnívoros en base a la bibliografía consultada, puede en parte estar privando de información al análisis, ya que la dieta de estos organismos puede variar entre zonas y dependiendo de la disponibilidad de alimento a lo largo del tiempo, por lo que un análisis de contenidos estomacales podría mejorar el conocimiento de los grupos tróficos para el área.

CONCLUSIONES

1. Este trabajo generó un primer antecedente sobre la dinámica y estructura de una comunidad de crustáceos sobre un sustrato artificial, aportando además información inicial sobre su relación con algunos factores del ambiente.
2. Se encontraron en total 15 especies de crustáceos durante el estudio, de los cuales ocho fueron peracáridos, seis decápodos y uno de cirripedio. La especie de anfípodo *Apocorophium acutum* y el decápodo *Acantholobulus bermudensis* son citados por primera vez para Uruguay. Se confirmó además la presencia de la especie *Pyromaia tuberculata*, ampliándose su distribución.
3. Se concluyó que la fauna de crustáceos estudiada es de asentamiento rápido sobre el sustrato artificial y que presenta variaciones en el tiempo, pero sin mostrar una sucesión clara o especies pioneras o de aparición tardía. Sí se pudo comprobar una variación significativa en la estructura de la comunidad a lo largo del tiempo, y su relación con la temperatura como factor físico de mayor importancia, en comparación a la salinidad.
4. Los sustratos empleados y el diseño de muestreo resultaron efectivos para los objetivos de este estudio, tanto por su resistencia en un ambiente marino, el cual muchas veces dificulta la permanencia de estructuras artificiales a lo largo del tiempo, como por haber recolectado una cantidad representativa de los organismos presentes sobre ellos, mientras que para los organismos de mayor tamaño recolectados en el interior sería recomendable aumentar la cantidad de unidades empleadas.
5. Existieron tres especies que mostraron una preferencia por el exterior de los sustratos, los anfípodos *Apocorophium acutum* y *Monocorophium insidiosum,* y el tanaidáceo *Sinelobus stanfordi*. El resto de las especies encontradas sobre los cuadrantes no corroboraron lo planteado en la hipótesis.
6. A nivel de grupos tróficos, los crustáceos encontrados ocupan mayormente el rol de

consumidores primarios y de la redisposición de materia en suspensión y detritus para niveles superiores de la red trófica.

7. A futuro sería recomendable la comparación de las comunidades encontradas sobre los sustratos artificiales con sustratos naturales, el estudio del resto de organismos presentes, la utilización de períodos distintos de muestreo, tanto para detectar patrones de colonización en plazos cortos, como para evaluar la eventual llegada a un punto de estabilidad de la comunidad en tiempos superiores al año, así como probar variaciones en la geometría de los sustratos. Dichos planteos excedían los objetivos del presente trabajo y los recursos disponibles para efectuarlos, pero serían de gran utilidad para llegar a un entendimiento más completo del tema, así como también para poder evaluar la utilidad de los sustratos empleados como herramienta para el estudio y monitoreo del bentos.

BIBLIOGRAFÍA

Aldridge, D. C., Elliott, P., Moggridge, G. D. 2006. Microencapsulated BioBullets for the control of biofouling zebra mussels. Environmental science & technology, 40(3), 975-979.

Alves, D. F., Barros-Alves, S. P., Lima, D. J., Cobo, V. J., Negreiros-Fransozo, M. L. 2013. Brachyuran and anomuran crabs associated with *Schizoporella unicornis* (Ectoprocta, Cheilostomata) from southeastern Brazil. Anais da Academia Brasileira de Ciências, 85(1), 245-256.

Ambrosio, E. S., Ferreira, A. C., Rodrigues-Capítulo, A. 2014. The potential use of *Sinelobus stanfordi* (Richardson, 1901) (Crustacea, Tanaidacea) as a biological indicator of water. Limnetica, 33(1), 139-151.

Andersson, M. H., Berggren, M., Wilhelmsson, D., Öhman, M. C. 2009. Epibenthic colonization of concrete and steel pilings in a cold-temperate embayment: a field experiment. Helgoland Marine Research, 63, 249-260.

Barnard, J. L. 1979. Littoral gammaridean Amphipoda from the Gulf of California and the Galapagos Islands. Smithsonian Contributions to Zoology, 271, 1–149.

Batallés, L.M., García, V., Malek, A. 1985. Observaciones sobre la zonación en el litoral rocoso de la costa uruguaya. I. Reconocimiento de los niveles superiores del sistema litoral: Cabo Polonio (Depto. de Rocha, Uruguay). Contribuciones del Depto. de Oceanografía de la Facultad de Humanidades y Ciencias (Uruguay), 2(2), 42-50.

Bilyard, G. R. 1987. The value of benthic infauna in marine pollution monitoring studies. Marine Pollution Bulletin, 18, 581-585.

Blazewicz-Paszkowycz, M., Ligowski, R. 2002. Diatoms as food source indicator for some Antarctic Cumacea and Tanaidacea (Crustacea). Antarctic Science, 14(01), 11-15.

Bonsdorff, E., Pearson, T. H. 1999. Variation in the sublittoral macrozoobenthos of the Baltic Sea along environmental gradients: A functional- group approach. Austral Ecology, 24(4), 312-326.

Borthagaray, A. I., Carranza, A. 2007. Mussels as ecosistem engineers: Their contribution to species richness in a rocky litoral community. Acta Oecologica, 31, 243-250.

Boschi, E. E., Fischbach, C. E., Iorio, M. I. 1992. Catálogo ilustrado de los crustáceos estomatópodos y decápodos marinos de Argentina.

Bousfield, E. L. 1973. Shallow-water gammaridean amphipoda of New England. Comstock Publishing Associates.

Bousfield, E. L., Hoover, P. W. 1997. The amphipod superfamily Corophioidea on the Pacific coast of North America: 5. Family Corophiidae: Corophiinae, new subfamily: systematics and distributional ecology. Amphipacifica, 3.

Brazeiro, A., Borthagaray, A. I., Gimenez, L. 2006. Patrones geográficos de diversidad bentónica en el litoral rocoso de Uruguay. In: Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya. Vida Silvestre Uruguay.

Caine, E. A. 1974. Comparative functional morphology of feeding in three species of caprellids (Crustacea, Amphipoda) from the northwestern Florida gulf coast. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 15(1), 81-96.

Calliari, D., Defeo, O., Cervetto, G., Gómez, M., Giménez, L., Scarabino, F., Norbis, W. 2003. Marine life of Uruguay: critical update and priorities for future research. Gayana (Concepción), 67(2), 341-370.

Camiolo, M. 2006. Hábitat e historia de vida de *Pachycheles laevidactylus* Ortmann, 1892 (Crustacea, Anomura, Porcellanidae) en Mar del Plata, Argentina. Universidad Nacional de Mar del Plata. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Tesis de doctorado.

Casey, R. J., Kendall, S, A. 1996. Comparisons among colonization of artificial substratum types and natural substratum by benthic macroinvertebrates. Hydrobiologia, 341, 57-64.

Carranza, A., Domingo, A., Verdi, A., Forselledo, R., Estrades, A. 2003. First report of an association between *Planes cyaneus* (Decapoda: Grapsidae) and loggerhead sea turtles in the southwestern Atlantic Ocean. Marine Turtle Newsletter, 102, 5-7.

Ceh, J., Molis, M., Dzeha, T. M., Wahl, M. 2005. Induction and reduction of anti- herbivore defenses in brown and red macroalgae off the Kenyan Coast. Journal of Phycology, 41(4), 726-731.

Chapman, M. G. 2002. Early colonization of shallow subtidal boulders in two habitats. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 275(2), 95-116.

Chapman, M. G., People, J., Blockley, D. 2005. Intertidal assemblages associated with natural

corallina turf and invasive mussel beds. Biodiversity & Conservation, 14(7), 1761-1776.

Clarke, K.R. 1993. Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure. Australian Journal of Ecology, 18, 117-143.

Clements, W. H., Van Hassel, J. H., Cherry, S. D., Cairns, J. Jr. 1989. Colonization, variability, and the use of substratum-filled trays for biomonitoring benthic communities. Hydrobiologia, 173, 45-53.

Coll, J., Oliveira, E. C. 1999. The benthic marine algae of Uruguay. Botanica marina, 42(2), 129-135.

Colwell, R. K., Mao, C.X., Chang, J. 2004. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. Ecology 85, 2717-2727.

Connell, J. H. 1972. Community interactions on marine rocky intertidal shores. Annual Review of Ecology and Systematics, 3(1), 169-192.

Connell, J. H., Slatyer, R. O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. American naturalist, 1119-1144.

Conlan, K. E. 1990. Revision of the crustacean amphipod genus *Jassa* Leach (Corophioidea: Ischyroceridae). Canadian Journal of Zoology, 68(10), 2031-2075.

Defeo, O., Gómez, J., Lercari, D. 2001. Testing the swash exclusion hypothesis in sandy beach populations: the mole crab *Emerita brasiliensis* in Uruguay. Marine Ecology Progress Series, 212,

159-170.

Demicheli, M., Scarabino, F. 2006. Invertebrados bentónicos de La Paloma (Rocha, Uruguay). In: Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya. Vida Silvestre Uruguay, 523-534.

De Souza Filho, J. F. 2011. Taxonomia, distribuição espacial, estrutura e composição da comunidade de Peracarida (Crustacea) no mediolitoral das praias da Baía da Guanabara, RJ. Universidade Federal do Rio de Janeiro. Tesis de Doutorado.

Escofet, A. (1973). Los géneros de anfípodos más comunes en el área de Mar del Plata; clave para su reconocimiento. Contribuciones del Instituto de Biología Marina, 239.

Falcón, M. 1993. Variación espacial de las comunidades macrobentónicas sobre sustrato experimental en la Bahía de Maldonado: asociación con algunas características abióticas. Facultad de Ciencias (UdelaR). Tesis de grado.

Flores, A. A., Marqués, F. P., Negreiros-Fransozo, M. L. 2002. Postlarval stages and growth patterns of the spider crab *Pyromaia tuberculata* (Brachyura, Majidae) from laboratory-reared material. Journal of Crustacean Biology, 22(2), 314-327.

Fransozo, A., Negreiros-Fransozo, M. L. 1997. Larval stages of *Pyromaia tuberculata* (Lockington, 1877) (Decapoda, Majidae, Inachinae) reared in the laboratory. Crustaceana, 70(3), 304-323.

Gallo, L. J. 1982. Tesis. Estudio cuali y cuantitativo de los cirripedios en comunidades de adherencias biológicas o "Fouling" en los puertos de La Paloma y Punta del Este y su relación con los parámetros ambientales. Facultad de Ciencias (UdelaR). Tesis de grado.

Giménez, L. 2004. Marine community ecology: importance of trait-mediated effects propagating through complex life cycles. Marine Ecology Progress Series, 283, 303-310.

Giménez, L. 2006. Comunidades bentónicas estuarinas de la costa Uruguaya. In: Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya. Vida Silvestre Uruguay. 179-188.

Goodsell, J. P., Chapman, G.. M. 2009. Rehabilitation of habitat and the value of artificial reefs. In: Wahl, M. (ed). Marine hard bottom communities, Ecological Studies, 206.

Gómez, J., Defeo, O. 1999. Life history of the sand- hopper *Pseudorchestoidea brasiliensis* (Amphipoda) in sandy beaches with contrasting morphodynamics. Marine Ecology Progress Series, 182, 209-220.

González, L. A. 1974. Hallazgo de *Neomysis americana* Smith (1873) (Crustacea: Mysidacea) en el Río de la Plata. Revista de Biología del Uruguay, 2(2), 119-130.

Gray, J. S., Elliot, M. 2009. Ecology of marine sediments: from science to Management. Second Edition. Oxford University Press, New York.

Griffen, B. D., Mosblack, H. 2011. Predicting diet and consumption rate differences between and within species using gut ecomorphology. Journal of Animal Ecology, 80(4), 854-863.

Guerra-García, J. M., De Figueroa, J. T., Navarro-Barranco, C., Ros, M., Sánchez-Moyano, J. E., Moreira, J. 2014. Dietary analysis of the marine Amphipoda (Crustacea: Peracarida) from the Iberian Peninsula. Journal of Sea Research, 85, 508-517.

Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. Palaeontologia Electronica 4(1).

Hossain, M. B., Hughes, L. 2016. New species *Victoriopisa bruneiensis* and *Apocorophium acutum* (Chevreux, 1908) from Brunei (Crustacea: Peracarida: Amphipoda). Zootaxa, 4117(3), 375-386.

Karez, R., Ludynia, K. 2003. Niche differentiation in habitat and current preference corroborates taxonomic distinction of *Jassa falcata* and *Jassa marmorata* (Amphipoda, Crustacea). Estuarine, Coastal and Shelf Science, 58(2), 279-292.

Krebs, C.J. 1989. Ecological Methodology. Harper & Row, New York.

Kyomo, Joel. 1999. Feeding patterns, habits and food storage in *Pilumnus vespertilio* (Brachyura: Xanthidae). Bulletin of Marine Science 65 (2), 381-389.

Laitano, M. V., Farías, N. E., Cledón, M. 2013. Prey preference of the stone crab *Platyxanthus crenulatus* (Decapoda: Platyxanthidae) in laboratory conditions. Nauplius, 21(1), 17-23.

LeCroy, S. E., Richardson, J. S., Cobb, D. 2011. An illustrated identification guide to the nearshore marine and estuarine gammaridean Amphipoda of Florida (Vol. 5). Florida Department of Environmental Protection, Division of Resource Assessment and Management, Bureau of Laboratories (Biology Section).

Lepš, J., Šmilauer, P. 2003. Multivariate analysis of ecological data using CANOCO. Cambridge university press.

Lincoln, R. J. 1979. British marine amphipoda: Gammaridae: British museum (Natural History). London.

Machado, A. L. 2016. Relevamiento de especies exóticas acuáticas incrustantes en la Bahía de Montevideo. Facultad de Ciencias (UdelaR). Tesis de grado.

Manly, B. F. 2006. Randomization, bootstrap and Monte Carlo methods in biology (Vol. 70). CRC Press.

Mantelatto, F. L. M., Fransozo, A. 2000. Brachyuran community in Ubatuba bay, northern coast of São Paulo state, Brazil. Journal of Shellfish Research, 19(2), 701-710.

Mañe-Garzón, F. 1943. Tres especies de Tanais de las aguas dulces de Sud América. Comunicaciones Zoológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo 4(1), 1-15.

Mañé-Garzón, F. 1946. Nueva especie de crustáceo isópodo del Uruguay: *Synidotea sphaeromiformis* n. sp. Comunicaciones Zoológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo 2(28), 1-7.

Mañé-Garzón, F. 1949. Un nuevo tanaidáceo ciego de Sud América, *Kalliapseudes schubartii*, nov. sp. Comunicaciones Zoológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo 3(52), 1-6.

Mañé-Garzón, F. 1968. *Persephona punctata punctata* (L.) (Decapoda Brachyura) de la costa oceánica uruguaya. Revista de la Sociedad Uruguaya de Entomología, 7, 62-65.

Margalef, R. 1982. Ecología. España. Ed. Omega.

Martinetto, P., Valiñas, M., Palomo, G., Iribarne, O. 2007. Negative interactions between two SW Atlantic intertidal crabs in soft-bottom habitats. Marine Biology, 151, 1479-1490.

Maytía, S., Scarabino, V. 1979. Las comunidades del litoral rocoso del Uruguay: zonación, distribución local y consideraciones biogeográficas. In: Memorias del Seminario sobre ecología bentónicas y sedimentación de la plataforma continental del Atlántico Sur (Montevideo, 9-12 de mayo de 1978). UNESCO, ORCYT.

Mazzetta, G., V. Gascue, F. J. 1995. Estudio comparativo del comportamiento de la salinidad, la temperatura y el nivel medio del mar en las costas de Montevideo y La Paloma. Atlântica, 17, 5-16.

Mead, A., Carlton, J. T., Griffiths, C. L., Rius, M. 2011. Introduced and cryptogenic marine and estuarine species of South Africa. Journal of Natural History, 45, 39-40.

Menendez, R. J. 1987. Vertical zonation of the xanthid mud crabs *Panopeus obesus* and *Panopeus simpsoni* on oyster reefs. Bulletin of marine science, 40(1), 73-77.

Menge, B. A., Sutherland, J. P. 1976. Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation, competition, and temporal heterogeneity. The American Naturalist, 110(973), 351-369.

Menge, B. A. 1991. Relative importance of recruitment and other causes of variation in rocky intertidal community structure. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 146(1), 69-100.

Merentiel-Ferreyra, M. N. 2014. Biología poblacional del cangrejo estuarino *Neohelice granulata* (Dana, 1851) (Crustacea: Brachyura: Varunidae) en los humedales del Santa Lucía, Montevideo Facultad de Ciencias (UdelaR). Tesis de Maestría.

Muniz, P., Clemente, J., Brugnoli, E. 2005. Benthic invasive pests in Uruguay: A new problem or an old one recently perceived? Marine pollution bulletin, 50(9), 1014-1018.

Myers, A. A., Southgate, T. 1980. Artificial substrates as a means of monitoring rocky shore cryptofauna. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 60(4), 963–975.

Neirotti, E. 1981. Estudio comparativo del supralitoral y mesolitoral rocoso en diferentes localidades del estuario del Río de la Plata. Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay, 5 (40), 347-370.

Orav-Kotta, H., Kotta, J. 2004. Food and habitat choice of the isopod *Idotea baltica* in the northeastern Baltic Sea. In Biology of the Baltic Sea. Springer Netherlands, 79-85.

Otani, M. 2006. Important vectors for marine organisms unintentionally introduced to Japanese waters. Assessment and Control of Biological Invasion Risks, 92.

Palheta, M. D. M., das Chagas, R. A., Herrmann, M. 2015. Carcinofauna associada ao cultivo da ostra-do-mangue *Crassostrea rhizophorae* (Guilding, 1828) (BIVALVIA: OSTREIDAE) em um estuario amazónico. Resumen en: XIX Congresso Brasileiro de Engenharia de Pesca.

Peart, R. A. 2004. A revision of *the Cymadusa filosa* complex (Crustacea: Amphipoda: Corophioidea: Ampithoidae). Journal of Natural History, 38(3), 301-336.

Pearson, T. H. 1975. The benthic ecology of Loch Linnhe and Loch Eil, a sea-loch system on the west coast of Scotland. IV. Changes in the benthic fauna attributable to organic enrichment. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 20(1), 1-41.

Petriella, A. M., Boschi, E. E. 1997. Crecimiento en crustáceos decápodos: resultados de investigaciones realizadas en Argentina. Investigaciones marinas, 25, 135-157.

Pons, M., Verdi, A., Domingo, A. 2011. The pelagic crab *Planes cyaneus* (Dana, 1851) (Decapoda, Brachyura, Grapsidae) in the Southwestern Atlantic Ocean in association with loggerhead sea turtles and buoys. Crustaceana, 84(4), 425-434.

Rencher, A. C. 2003. Methods of multivariate analysis (Vol. 492). John Wiley & Sons.

Rico, A., Peralta, R., Gappa, J. L. 2012. Succession in subtidal macrofouling assemblages of a Patagonian harbour (Argentina, SW Atlantic). Helgoland Marine Research, 66(4), 577.

Riestra, G. 1999. La comunidad macrobentónica asociada al mejillón *Mytilus edulis platensis* en costas del departamento de Maldonado: Variación espacio-temporal e incidencia del impacto pesquero. Facultad de Ciencias (UdelaR). Tesis de Maestría.

Rosenberg, R., Agrenius, S., Hellman, B., Nilsson, H. C., Norling, K. 2002. Recovery of marine benthic habitats and fauna in a Swedish fjord following improved oxygen conditions. Marine Ecology Progress Series, 234, 43-53.

Scarabino, F. 2006. Faunística y taxonomía de invertebrados bentónicos marinos y estuarinos de la

costa uruguaya. In: Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya. Vida Silvestre Uruguay, 113-142.

Schejter, L., Spivak, E. D., Luppi, T. A. 2002. Presence of *Pyromaia tuberculata* (Lockington, 1877) adults and larvae in the Argentine continental shelf (Crustacea: Decapoda: Majoidea). Proceedings of the Biological Society of Washington, 115(3), 605-610.

Schmidt de Melo, G. A. 1999. Manual de Identificacao dos Brachyura (Caranguejos e Siris) do Litoral Brasileiro. Ed. Pleiade/FAPESP.

Schultz, M. P., Bendick, J. A., Holm, E. R., Hertel, W. M. 2011. Economic impact of biofouling on a naval surface ship. Biofouling, 27(1), 87-98.

Skinner, L. F., Coutinho, R. 2005. Effect of microhabitat distribution and substrate roughness on barnacle Tetraclita stalactifera (Lamarck, 1818) settlement. Brazilian Archives of Biology and Technology, 48(1), 109-113.

Spencer, M., Tanner, J. E. 2008. Lotka- Volterra competition models for sessile organisms. Ecology, 89(4), 1134-1143.

Spivak, E. D., Anger, K., Luppi, T., Bas, C., Ismael, D. 1994. Distribution and habitat preferences of two grapsid crab species in Mar Chiquita Lagoon (Province of Buenos Aires, Argentina). Helgoländer Meeresunters, 48, 59-78.

Sutherland, J. P., Karlson, R. H. 1977. Development and stability of the fouling community at Beaufort, North Carolina. Ecological Monographs, 47(4), 425-446.

Sutton, S. G., Bushnell, S. L. 2007. Socio-economic aspects of artificial reefs: Considerations for the Great Barrier Reef Marine Park. Ocean & Coastal Management, 50(10), 829-846.

Tavares, M. 2011. Alien decapod crustaceans in the Southwestern Atlantic Ocean. In In the Wrong Place-Alien Marine Crustaceans: Distribution, Biology and Impacts. Springer Netherlands, 251-268.

Timm, N. H. 2002. Applied multivariate analysis. Springer-Verlag New York.

Thiel, M., Hinojosa, I. 2009. Peracarida- Anfípodos, Isópodos, Tanaidáceos y Cumáceos. En Häussermann, V. & G. Fösterra (Eds). Marine Benthic Fauna of Chilean Patagonia Illustrated Identification Guide. Nature in Focus, Chile, 671- 738.

Trinchin, R., Leoni, V., Rabellino, J., Serra, W. S., Carranza, A., Scarabino, F., Segura, A. 2014. Diversidad y dinámica de crustáceos decápodos del Área Marina Protegida Cerro Verde y su zona costera aledaña. Poster en: III Congreso Uruguayo de Zoología (SZU).

Van Haaren, T., Soors, J. 2009. *Sinelobus stanfordi* (Richardson, 1901): a new crustacean invader in Europe. Aquatic Invasions, 4.

Verdi, A., Delgado, E. 2001. Aspectos de la biología de *Callinectes sapidus* Rathbun, 1896 (Decapoda, Brachyura, Portunidae) en el Arroyo Valizas, Uruguay. Revista da Universidade de Guarulhos, 150 – 157.

Vila, L. A. 1995. Variaciones espaciales y temporales en la colonización del sustrato artificial por

comunidades bentónicas de la Bahía de Maldonado. Facultad de Ciencias (UdelaR). Tesis de grado.

Winfield, I., Escobar-Briones, E., Morrone, J. J. 2006. Updated checklist and identification of areas of endemism of benthic amphipods (Caprellidea and Gammaridea) from offshore habitats in the SW Gulf of Mexico. Scientia Marina, 70(1), 99-108.

Winfield, I., Cházaro-Olvera, S., Ortiz, M., Palomo-Aguayo, U. 2011. Updated checklist of marine invasive species of amphipods (Peracarida: Gammaridea and Corophiidea) from Mexico. Revista de biología marina y oceanografía, 46(3), 349-361.

Zar, J. H. 1999. Biostatistical analysis. 4th ed. Prentice Hall, New Jersey.

Zolessi, L.C., de. Philippi, M. E. 1995. Lista sistemática de Decapoda del Uruguay (Arthropoda: Crustacea). Comunicaciones Zoológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo 12(183), 1-24