

Josefina Villarmarzo

Estructura funcional de la macrofauna en sistemas estuarinos uruguayos

Tesina de grado de la Licenciatura en Ciencias Biológicas
Profundización: Ecología
Tutor: Dr. Pablo Muniz

Montevideo

2018

Agradecimientos

Primero que nada, quiero agradecer a mi tutor, Pablo, por la infinita paciencia, buena onda y disposición para responder a mis consultas, siempre con prontitud. También quiero agradecerle a mi tribunal, Noelia Kandratavicius y Guillermo Chalar por haber leído, asimilado y evaluado mi tesis; por haberse complementado sin contradecirse en las correcciones y comentarios siempre claros y concisos. Agradecerle a su vez a todo el piso 10 de facultad por todo el apoyo durante el desarrollo de la pasantía, la iniciación en lo que es la investigación, el zambullón de macrobentos y el apoyo para alcanzar los resultados buscados.

Agradezco especialmente a mi familia por permitirme tomarme mi tiempo y sostenerme para avanzar: A papá por la paciencia, a mamá por las alas, a Pili por el ejemplo, a Ine por el cariño incondicional y a Felo por la expectativa de alto vuelo. A Rodri por alentarme y bancarme en las distintas etapas de encare-ansiedad producto de este proceso de formarme en una licenciatura y finalizar una tesina.

Agradezco a todas mis amigas y amigos, especialmente a Pauli, por ser mi compañera infaltable de estudio y vida. Y agradecerle, al igual que a Caro, por compartir conmigo las crisis, hallazgos y profundas charlas que se derivaban de cada uno de nuestros encuentros de “encare de tesis”.

Agradezco a PEDECIBA Geociencias por el financiamiento del proyecto en el cual desarrollé mi tesina y a PAIE-CSIC por haberme permitido introducirme al mundo de la investigación y de la ecología funcional

Tabla de contenidos

Agradecimientos	2
Resumen	4
Introducción	5
Objetivo	11
Objetivos específicos:	11
Hipótesis	11
Predicciones	11
Materiales y Métodos.....	11
Área de estudio	11
Set de datos utilizados	14
Análisis y procesamiento de datos	15
Resultados.....	18
Variables ambientales	18
Indicadores de estado trófico	19
Marocafuna bentónica y su composición taxonómica.....	22
Análisis de Grupos Funcionales y BTA	23
Análisis de correlación entre rasgos funcionales y variables ambientales	28
Discusión	29
Conclusiones	32
Bibliografía.....	34

Resumen

Se estudió funcionalmente el macrobentos presente en dos sistemas estuarinos morfológicamente distintos (lagunas costeras y estuarios) de la costa uruguaya. El objetivo planteado fue determinar si existían diferencias entre los rasgos funcionales predominantes de lagunas y estuarios. Para esto se clasificó el macrobentos según características biológicas en grupos y rasgos funcionales mediante la utilización del “análisis de rasgos biológicos” (BTA, por sus siglas en inglés). Teniendo en cuenta la distribución dependiente de escala de la macrofauna bentónica, se realizó un muestreo jerárquico en dos épocas climáticas contrastantes en distintas escalas espaciales: hábitat (arroyos, lagunas), sectores del hábitat (internos, externos) y, sitios réplica en cada sector (tres en cada uno). Se plantearon dos hipótesis: (1) el grado de exposición inherente a la hidrodinamia del cuerpo de agua, dependiente de la geomorfología del sitio, determinaría los rasgos funcionales presentes en el área de estudio y (2) el estado trófico de un ambiente condicionaría los rasgos funcionales del mismo. Ambas hipótesis planteadas se cumplieron para la mayoría de los sitios muestreados. Como resultado se observó que temperaturas mayores y sedimentos más finos condicionaron la presencia de materia orgánica más degradada y con menor valor nutricional en los muestreos de abril, en lagunas y en los sectores internos. Estas características condicionaron la presencia de macrobentos depositívoros de superficie, epifaunales y oportunistas de primer y segundo orden, reflejan típicamente sitios perturbados por nutrientes. Por el contrario, el muestreo de octubre, en estuarios y en sectores externos se caracterizaron por organismos filtradores, infaunales y sensibles al enriquecimiento orgánico, típicos de sitios no perturbados.

Palabras clave: laguna, estuario, grupo funcional, rasgo funcional, macrobentos.

Introducción

Dentro de la zona costera, los sistemas estuarinos se destacan por su biodiversidad y por proveer importantes servicios ecosistémicos, contribuyendo en gran medida a la presencia de especies que habitan y visitan su área de influencia (Amaral, 2015). Son cuerpos de agua poco profundos caracterizados por ser sitios de conjunción de dos flujos hidrológicos: la descarga de agua dulce continental proveniente de los tributarios y las intrusiones marinas (Kjerfve, 1994). Debido a su poca profundidad son particularmente sensibles a la acción del viento sobre los sedimentos (Cloern, 1987). La acción del viento provoca la resuspensión de sedimento y esta disminuye la disponibilidad de luz en la columna de agua además de contribuir con nutrientes, materia orgánica, bacterias y microalgas (Aubriot, et al., 2005). Los estuarios presentan una alta heterogeneidad espacial caracterizada por una asociación compleja entre la biota y las variables ambientales (Alves et al., 2009; Kandravicius et al., 2015). Son también áreas naturalmente enriquecidas y están caracterizadas por fluctuaciones espaciales y temporales (diarias y estacionales) de las condiciones ambientales (Sigala et al., 2012). Además, estos ambientes transicionales son áreas críticas para la descomposición de la materia orgánica y el ciclado de nutrientes (Levin et al., 2001). En ese sentido son considerados como ambientes naturalmente estresados con bajo número de especies y de diversidad taxonómica (Dauvin, 2007). Su fauna bentónica se encuentra compuesta mayoritariamente por especies tolerantes a las condiciones de disturbios naturales (Elliott y Quintino, 2007). A pesar de la baja riqueza de especies, estos ambientes son altamente resilientes y productivos (Nilsson et al., 2012).

Los sistemas estuarinos pueden ser categorizados en varios tipos fisiográficos, como las lagunas costeras, estuarios y fiordos (Kjerfve y Magill, 1989; Day et al., 2012). Estos hábitats están caracterizados por diferente geomorfología e hidrología que puede llevar a una importante variabilidad en la composición y abundancia de la biota (Kandravicius et al., 2015). Dos tipos fundamentales están presentes a lo largo de la costa Atlántica uruguaya: lagunas costeras y desembocaduras de ríos/arroyos (estuarios) (Giménez et al., 2005). Las lagunas costeras difieren de la desembocadura de los estuarios en tres aspectos importantes (Giménez et al., 2005): (1) su conexión intermitente con el mar, (2) su morfología y (3) la composición del sedimento. Las lagunas costeras son cuerpos de agua someros, que permanecen temporalmente cerrados al océano por una barra de arena, mientras que los estuarios se encuentran permanentemente conectados con el océano aumentando virtualmente el grado de exposición de las especies presentes (Giller y Malmqvist, 1998). La conexión intermitente con el mar, así como la morfología, afectan la tasa de disturbio del hábitat del fondo (Giménez et al., 2005): en estuarios la morfología

tipo canal y el permanente contacto con aguas abiertas generan una mayor exposición a las inclemencias climáticas y llevan a que la columna de agua erosione el fondo estuarino con mayor frecuencia (Kandratavicius, 2011). En las lagunas, la morfología asegura que una porción extensa del fondo se encuentre en bahías resguardadas, mientras que la conexión intermitente con el mar genera un aumento en la frecuencia de disturbio y exportación de organismos hacia el mar. La naturaleza intermitente de las lagunas puede también reducir los disturbios biológicos de peces marinos predadores si restringe su frecuencia de invasión (Giménez et al., 2005). La composición del sedimento es el resultado de las condiciones de flujo del lecho marino (Muniz et al., 2012), las cuales influyen el tamaño de grano, el contenido de materia orgánica en sedimento, la química del agua intersticial, el contenido microbiano y el suministro larval (Gray y Elliot, 2009). Todas estas variables pueden influir directa o indirectamente en la distribución de las especies estuarinas (Gray y Elliot, 2009), por lo tanto, influyen, en general, a la estructura y funcionamiento de la comunidad (Muniz et al., 2012).

En la costa Sureste de Uruguay se encuentra una extensa área de lagunas costeras, las cuales se conectan con el Río de la Plata y el Océano Atlántico. Muchos de estos sistemas se encuentran legalmente protegidos por decretos nacionales (Decreto 693 y 1987) y por acuerdos internacionales (Convención de Bonn/Ley 16062 de 1989) debido a que cuentan con una alta diversidad florística, son sitios relevantes para aves migratorias y representan importantes refugios y zonas de cría de especies de interés comercial (Aubriot et al., 2005). Debido a su particular funcionamiento hidrológico, su extensión y calidad ambiental, estas lagunas son sitios mundialmente singulares para la conservación y el estudio de procesos naturales y de impacto antrópico (Aubriot et al., 2005). Estos ecosistemas presentan una alta productividad (Conde y Rodríguez-Gallego, 2002; Conde et al., 2003) que los vuelve ambientes propicios para aves migratorias, peces, anfibios y mamíferos, además de albergar especies de relevancia comercial (Camouze et al., 1991).

Los patrones de distribución, tanto de plantas como animales, cambian con la escala temporal y espacial con la que se las observe (Wiens, 1989). Los patrones de distribución dependientes de escala han sido cada vez más evidenciados en estudios de fauna bentónica (Thrush et al., 1997; 2003; Giménez y Yannicelli, 2000; Ysebaert y Herman, 2002; Muniz et al., 2012; Giménez et al., 2014, Kandratavicius et al., 2015). Ésta, debido a su posición en la interface sedimento-agua y su relativamente larga y sedentaria vida, ha sido considerada como un indicador potencialmente poderoso en la caracterización de los ecosistemas acuáticos (Dauer et al., 2000). Estas características, propias de los organismos bentónicos, los vuelve excelentes indicadores de las condiciones ambientales prevalecientes no sólo al momento del muestreo sino también de aquellas a las cuales

estuvieron expuestos previamente, reflejando así los efectos de, por ejemplo, contaminantes que actúan en largos períodos de tiempo (Muniz et al., 2006). La fauna estuarina bentónica responde a la salinidad (Holland et al., 1987; Attrill, 2002; Attrill y Rundle, 2002) o a la variación de salinidad (Attrill, 2002); al tipo de sedimento (Day et al., 1989; Teske y Wooldridge, 2001; 2003; Ysebaert y Herman, 2002; Anderson et al., 2004; Giménez et al., 2006); a contaminantes y enriquecimiento orgánico (Pearson y Rosenberg, 1978), entre otros. Por lo tanto, la fauna bentónica varía en respuesta a diferencias en el ambiente físico-químico (Giménez et al., 2014) y, por lo tanto, su distribución es dependiente de la escala (Thrush et al. 1997, 2003; Thrush et al., 1997, 2003; Giménez y Yannicelli 2000; Ysebaert y Herman 2002; Giménez et al., 2005, 2006). Los patrones de variabilidad puede que sean más evidentes en algunas escalas que en otras; por lo tanto, para la evaluación del estado ecológico de comunidades naturales debe considerarse la naturaleza escala-dependiente de su estructura (Muniz et al., 2012).

Las lagunas y estuarios a lo largo de la costa uruguaya se pueden dividir, en general, en dos diferentes sectores: interno y externo. Estos presentan diferencias bien marcadas en sus características bióticas y abióticas, incluso las variables abióticas moldean a las comunidades diferencialmente en los sectores externos e internos (Kandratavicius, 2011), y se comportan como “mesohábitats” (Giménez et al., 2006). Los sectores internos de las lagunas son regiones más abrigadas, menos expuestas a la fuerza del océano y del viento (Kandratavicius, 2011), generando ambientes de menor energía, donde las fracciones de sedimentos más finos presentan una mayor proporción y mayor contenido de materia orgánica sedimentaria (Gray y Elliott, 2009), que los sectores externos. El sedimento es considerado como fuerte estructurador de las comunidades infaunales ya que la proporción de las fracciones puede condicionar las especies presentes, la profundidad de sedimento a la cual pueden acceder relacionado con la disponibilidad de nutrientes y oxígeno (Teske y Wooldridge, 2001; Ysebaert y Herman, 2002; Gray y Elliot, 2009), aunque también podría afectar solamente las abundancias relativas (Holland, 1985). Según estudios previos los estuarios presentan mayores contenidos de materia orgánica en los sectores internos que en los externos. Los estuarios a su vez presentan mayor diversidad taxonómica (Muniz et al., 2012; Giménez et al., 2014) que las lagunas y esta es mayor en los sectores externos que en los internos. Estudios en sistemas estuarinos uruguayos mostraron que la variación entre estuarios es considerablemente menor a la variación dentro de cada estuario (Giménez et al., 2005; 2006), además se encontró una mayor diversidad macrobentónica en las lagunas costeras que en estuarios, lo cual parece estar relacionado con el hecho de que las lagunas y estuarios difieren en su morfología y tipo de sedimento (Kandratavicius, 2011).

La tendencia de los últimos años habla de un aumento de la eutrofización de estos ambientes de transición (Muniz y Venturini, 2011). El estado trófico de la columna de agua y el del sedimento pueden diferir entre sí (Venturini et al., 2012). Esto es debido a que los muestreos de la columna de agua representan las condiciones del ambiente en el momento del muestreo, mientras que los del sedimento representan, no solamente las condiciones ambientales actuales, sino del período de tiempo anterior al muestreo (Venturini et al., 2012). A su vez, el estado trófico del sedimento refleja el estado trófico de la columna de agua debido a que los sedimentos acumulan sus productos naturales y antrópicos. El contenido de materia orgánica (MOT), proteínas (PRT), lípidos (LPD), carbono biopolimérico (BPC), clorofila a (Clo a) y feopigmentos (Feopig) son indicadores del estado trófico de los ambientes ya que refieren a “contaminantes, tanto naturales como antrópicos, los cuales condicionan la salud ecosistémica” (Pita, 2012). La materia orgánica corresponde a restos orgánicos (de plantas o animales) en proceso de descomposición. La clorofila a y los feopigmentos reflejan el estado de descomposición de la materia orgánica de origen vegetal: la clorofila a indica materia orgánica en menor estado de descomposición, o “más fresca”, lo que refiere a que esta ingresó hace poco al sedimento; los feopigmentos indican un estado muy degradado de la materia orgánica, revelándola como más antigua en el sedimento (Pita, 2012). Los carbohidratos (CHO) son los principales compuestos orgánicos producidos por los organismos autótrofos por fotosíntesis, y valores altos del mismo indican gran producción por parte de microfitobentos y macroalgas, los cuales dominan la producción primaria en ecosistemas costeros (Pita, 2012). Las proteínas (PRT) reflejan la productividad de los sistemas acuáticos (Danovaro et al., 1999) y representan la fuente más importante de nitrógeno (Pita, 2012). La razón PRT:CHO se utiliza como índice para determinar el origen del material orgánico presente en los sedimentos y la edad de la materia orgánica sedimentaria (Danovaro et al., 1999). Valores altos de PRT:CHO (mayor a 1) indican la presencia de material detrítico recién generado o fresco, el cual presenta mayor valor nutricional para los organismos, mientras que valores menores a 1 indican material detrítico viejo (Dell’Anno et al., 2002). El contenido de lípidos y la razón LPD:CHO indican el valor energético del material orgánico; altos valores sugieren menor valor energético y valores más bajos indican lo contrario (Pita, 2012). Por último, el carbono biopolimérico (BPC) representa la fracción de carbono orgánico lábil, indicando, cuánto más alto es su valor, mayor cantidad y calidad del alimento disponible para los organismos presentes en el sustrato (Pusceddu et al., 2007).

Tradicionalmente, las relaciones especie-ambiente han sido estudiadas en base a elementos estructurales como la composición taxonómica y la abundancia relativa de los taxa (Tilman, 2001; Aarnio et al., 2011). Este tipo de acercamiento más convencional describe en gran medida las diferencias temporales y espaciales en la composición y

estructura de las comunidades (Van der Linden, 2016), sin embargo, no captura los mecanismos causales subyacentes a las relaciones especie-ambiente (Mouillot et al., 2006) y genera varios problemas, incluyendo: (a) dificultades para clasificar taxonómicamente a los individuos hasta el nivel de especie; (b) imposibilidad de comparación entre diferentes sitios; (c) incapacidad para discernir entre estrés natural y antrópico (Muniz et al., 2012), especialmente en los estuarios (Mouillot et al., 2006; Elliott y Quintino, 2007; Warwick y Somerfield, 2008). Estudios recientes han cuestionado la capacidad del uso de solamente el número de especies y otros parámetros básicos para describir un ecosistema y su funcionamiento (Cao et al., 1996; Drobner et al., 1998; Mouillot et al., 2006; Warwick and Somerfield, 2008), ya que no son las especies en sí las que son importantes sino su fisionomía, comportamiento y ciclo de vida, al menos en lo que se refiere al ecosistema (Sigala et al., 2012). En las últimas décadas, la concientización de que cambios en la biodiversidad pueden potencialmente modificar el funcionamiento ecosistémico (Covich et al., 2004; Hooper et al., 2005; Cardinale et al., 2006), ha llevado al reconocimiento de la importancia de incluir atributos funcionales a la hora de detectar cambios ambientales (Elliott y Quintino, 2007). El uso de la diversidad funcional ha sido propuesto como un método más adecuado para estudiar ecosistemas, sus funciones y el impacto de factores naturales y antropogénicos en el mismo (Bady et al., 2005). Las funciones ecosistémicas dependen en gran medida de la diversidad en términos de “características funcionales” (o rasgos biológicos) de los organismos presentes en el ecosistema y de su distribución y abundancia a lo largo de espacio y tiempo (Díaz and Cabido, 2001; Hooper et al., 2005; Elliot y Quintino, 2007). La diversidad funcional es el componente de la biodiversidad que describe la variedad de funciones desarrolladas por los organismos en una comunidad o ecosistema (Tilman, 2001). Puede ser cuantificada mediante la estimación de la extensión, dispersión o abundancia relativa de los grupos funcionales de las especies (Mason et al., 2005). Con este propósito, los rasgos funcionales, o atributos, se definen como una propiedad medida a nivel individual utilizada para comparar especies y se relacionan estrechamente con el desempeño del organismo en la comunidad. (Lavorel y Garnier 2002; Violle *et al.*, 2007) (Mlambo, 2014). Los grupos funcionales se definen como grupos de especies con efectos similares sobre un proceso específico del ecosistema o respuestas similares ante una condición ambiental (Hooper *et al.*, 2005). Los grupos funcionales son una aproximación basada en mecanismos morfológicos y comportamentales más que en grupos filogenéticos. Un ejemplo de rasgo funcional utilizado en este estudio es la capacidad de movilidad del adulto y los grupos funcionales que lo componen son semi-móvil, móvil o sésil. La estructura de la comunidad se encuentra gobernada por la variabilidad ambiental y los rasgos biológicos exhibidos por los organismos (Bremner et al., 2003). Los rasgos que los

organismos presentan van a proveer información acerca de cómo se comportan y responden al estrés (Lavorel et al., 1997), indicando el estado en el que se encuentra el ambiente (Usseglio-Polatera et al., 2000). Como varias especies presentan más de un rol funcional, una pérdida en la composición de especies puede llevar a cambios dramáticos de las respuestas funcionales de la comunidad (Chapin et al., 1992).

Dentro de este contexto, tratando de sobrellevar estas limitaciones, un abordaje analítico ha sido desarrollado para describir diferentes aspectos funcionales basados en múltiples rasgos biológicos de invertebrados acuáticos (ej.: movilidad, tipo alimenticio, tamaño, longevidad, y estrategias reproductivas) (Bremner et al., 2003). Este abordaje se conoce comúnmente como “análisis de rasgos biológicos” (BTA, por sus siglas en inglés) y ha sido ampliamente desarrollado en ecología terrestre y de agua dulce (Bremner et al., 2003). El análisis con BTA usa características compartidas por muchos taxones distintos de una comunidad sin tomar en cuenta por cuales especies está compuesta (Bremner et al., 2003), por lo tanto puede ser aplicado a diferentes grupos taxonómicos (Doledec y Statzner, 1994). Presenta ventajas sobre otros acercamientos para describir el funcionamiento ecológico debido a que incorpora información tanto de la abundancia/biomasa relativa de las especies presentes en los ensamblajes como de sus características biológicas en un solo análisis y puede incorporar información a gran escala sobre los rasgos potencialmente importantes para el funcionamiento (Bremner et al., 2006). La estructura de los BTA se encuentra menos afectada por las influencias geográficas de gran escala que los estudios de composición taxonómica relativa (Bremner et al., 2003), por lo tanto, se puede aplicar a escalas geográficas grandes (Charvet et al., 2000) y para comparar ambientes geográficamente distantes.

La selección de los rasgos biológicos para el BTA es importante y existe una amplia variedad disponible para describir el funcionamiento ecológico, aunque se encuentra limitada por la cantidad y calidad de la información disponible (Gayraud et al., 2003) y el costo de procesarla. Esto se debe a que hay rasgos biológicos (hábitos alimenticios y movilidad relativa) a los que se les ha prestado mayor atención en la literatura (Pearson y Rosenberg, 1978) a la hora de estudiar la funcionalidad ecosistémica de una especie (Bremner et al., 2006). La movilidad, hábitat, hábito alimenticio, aparato bucal y tamaño corporal son, por ejemplo, rasgos ecológicos importantes ya que tienen implicancias en la utilización y transformación de la energía, relaciones tróficas de la comunidad, ciclado de nutrientes y la estabilidad del sustrato (Michaud et al., 2006), entre otros.

Estudios previos (Bremner et al., 2003; Teske y Wooldridge, 2003; Sigala et al., 2012) observaron que cuando una especie no se encontraba presente en una comunidad, otros organismos desempeñaban las funciones de dicha especie impidiendo la alteración de la

ecología funcional, incluso cuando la composición de especies se había visto modificada. Esta consistencia en la estructura funcional tiene consecuencias en el monitoreo ecológico, manejo y conservación ambiental (Bremner et al., 2003).

Objetivo

El objetivo de este trabajo consiste en estudiar funcionalmente la macrofauna de dos sistemas estuarinos morfológicamente distintos (lagunas costeras y estuarios) y determinar si existen diferencias entre sus grupos funcionales.

Objetivos específicos:

- Caracterizar a la comunidad del macrobentos en distintos grupos funcionales según sus rasgos biológicos.
- Determinar y comparar los rasgos funcionales del macrobentos de las lagunas costeras y de los estuarios.
- Relacionar la composición de los grupos funcionales del macrobentos con el estado trófico del ambiente de ambos sistemas.

Hipótesis

- El grado de exposición a la hidrodinamia, dependiente de la geomorfología del sitio, va a determinar los rasgos funcionales que se encontrarán presentes en el área de estudio.
- El estado trófico de un ambiente condiciona los rasgos funcionales presentes en el mismo.

Predicciones

- A mayor hidrodinámica, mayor proporción de sedimento grueso y concentración de oxígeno, mayor será el espectro y variación de grupos funcionales que indican buena salud ambiental (carnívoros, filtradores, infauna sub-superficial, mayor tamaño corporal, etc).
- La presencia de especies oportunistas va a ser mayor en ambientes más eutróficos reflejándose en los grupos funcionales (ej. menor tamaño corporal, predominancia de depositívoros de superficie).

Materiales y Métodos

Área de estudio

El área de estudio del presente trabajo (Figura 1) comprende tres estuarios y tres lagunas costeras pertenecientes a la zona Sur-Este del país, desde Canelones a Rocha.

Las lagunas costeras muestreadas fueron aquellas que presentaron conexión al mar: José Ignacio (54°42'W-34°49'S), Garzón (54°34'W, 34°46'S) y Rocha (54°15'W, 34°37'S). Los estuarios fueron Solís Grande (34°47'S-55°23'W), Maldonado (34°54'S-53°51'W) y Valizas (34°20'S-53°47'W). Dichos sistemas estuarinos fueron elegidos para este estudio debido a que ya muchos aspectos de los mismos fueron previamente estudiados (patrones macrofaunales y relaciones con sedimento; Giménez et al., 2014; ecología de la comunidad meiobentónica; Kandravicius et al., 2011; desempeño de los índices bióticos en ambientes naturalmente estresados; Muniz et al., 2012, materia orgánica y estado trófico de los sedimentos; Pita et al., 2012). Aspectos de la ecología funcional de los mismos aún no fueron abordados.

Sobre la costa atlántica uruguaya, en el Departamento de Maldonado se ubican las lagunas José Ignacio y Garzón con un espejo de agua de 13km² y 18km² respectivamente y en el Departamento de Rocha la Laguna de Rocha de 72km². Dichos sistemas estuarinos presentan una alta periodicidad de conexión con el océano, producto de la alternancia de aperturas naturales y artificiales de la barra (Conde y Rodríguez-Gallego, 2002). Por otro lado, los estuarios difieren en sus longitudes (Solís Grande: 70km; Maldonado 60km, Valizas: 18km) y en sus superficies de cuenca (1409km²; 1437km² y 1561km², respectivamente). Las lagunas estudiadas son someras (profundidad promedio de Laguna de Rocha es 0,6 m; Conde y Rodríguez-Gallego, 2002) y de tipo ahorcado (Kjerfve y Magill, 1989; Conde et al., 2000); caracterizadas por una entrada estrecha y largos períodos de residencia. La comunicación con el océano puede darse varias veces al año, cuando la profundidad aumenta y la barra de arena se rompe debido a la acción de las olas. La barra se rompe usualmente en invierno/primavera (Julio, Octubre). Los estuarios son someros y, generalmente, se encuentran conectados con el océano durante todo el año. Todos los estuarios y lagunas muestreados tienen bajo nivel de impacto antropogénico (Defeo et al., 2009; Muniz et al., 2012) debido a la ausencia de grandes ciudades en las zonas aledañas. Las lagunas presentan un crecimiento incipiente de urbanización sin planificación, ni saneamiento, lo que puede representar una potencial fuente de deterioro (Muniz et al., 2012). El arroyo Solís Grande presenta bajo desarrollo urbano; Maldonado presenta mayor desarrollo urbano y turístico y Valizas presenta influencia de actividades forestales (Defeo et al., 2009).

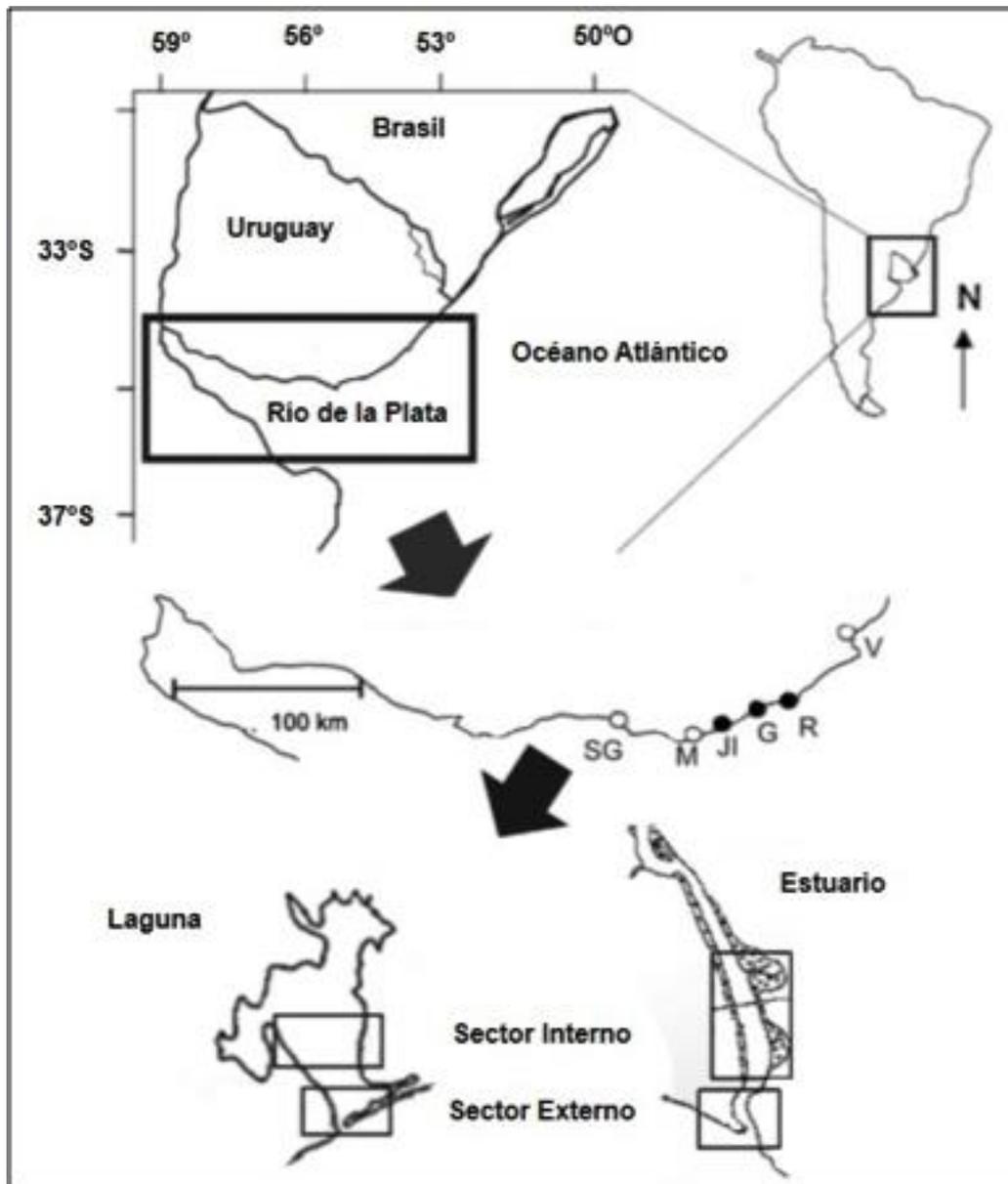


Figura 1: Ubicación geográfica y cardinal del área de estudio. En los puntos blancos se señalan los estuarios muestreados y los puntos negros señalan las lagunas costeras. Se presenta un esquema de los sectores interno y externo como ejemplo en una laguna y un estuario donde se encuentran señalados. Estuarios: Solís Grande (SG), Maldonado (M) y Valizas (V). Lagunas costeras: José Ignacio (JI), Garzón (G), Laguna de Rocha (R). Modificado de Muniz et al., 2012.

Set de datos utilizados

Los datos utilizados en este estudio se obtuvieron en el marco del Proyecto CSIC-I+D "Ecología de comunidades estuariales: la importancia de la morfología del hábitat en la estructura y biodiversidad". Para el presente trabajo fueron tomados solamente los los datos abióticos y bióticos de los muestreos de abril y octubre (otoño y primavera, respectivamente) del año 2008 en el marco del mencionado proyecto.

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

El muestreo que derivó en los datos abióticos que fueron utilizados en este estudio consistió en la medición de variables *in situ* de salinidad, temperatura y profundidad; así como de la extracción de muestras de sedimento para composición granulométrica, concentración de pigmentos fotosintéticos, materia orgánica total (MOT) y composición bioquímica de la materia orgánica (proteínas (PRT), carbohidratos (CHO), lípidos (LPD) y carbono biopolimérico (CB)). Para esto, las muestras de sedimento fueron colectadas utilizando un corer de 10 cm de diámetro interno, acondicionadas en bandejas de aluminio previamente calcinadas (500°C, 2hs) y almacenadas en ausencia de luz a -20°C hasta su análisis de laboratorio. Los datos ambientales de granulometría, pigmentos fotosintéticos y MOT, fueron brindados por los responsables del proyecto CSIC. La determinación de las características granulométricas del sedimento fue realizada por tamizado según Suguio (1973). Se utilizó la escala granulométrica de Wentworth con los correspondientes valores de Phi (Φ) y los parámetros estadísticos fueron calculados según Folk y Ward (1957). Los pigmentos fotosintéticos fueron analizados espectrofotométricamente de acuerdo al

método de Lorenzen (1967) modificado por Sündback (1983) para sedimentos. Los resultados fueron expresados en microgramos de pigmentos (Clo a y Feopig) por gramo de sedimento seco ($\mu\text{g g}^{-1}$ ss). La cantidad de MOT se determinó siguiendo la metodología de Byers *et al.* (1978) y se presentó en porcentaje (%).

Los datos del macrobentos utilizados fueron obtenidos mediante un muestreo realizado mediante corers de PVC (22,5 cm de diámetro enterrados a 20 cm de profundidad) sacados aleatoriamente de cada transecta. Las muestras fueron luego tamizadas con malla de 0,5 mm y preservadas en formaldehído al 4%. En el laboratorio, todos los organismos fueron identificados hasta el mínimo nivel taxonómico posible (generalmente hasta nivel de especie) y contabilizados (Muniz *et al.*, 2012).

Los datos de carbono biopolimérico (CB), carbohidratos (CHO), lípidos (LPD) y proteínas (PRT) fueron tomados del trabajo de grado de Ana Pita (2012) en el marco del mismo proyecto CSIC I+D 2006. Para evaluar el estado trófico del compartimiento bentónico se utilizaron varios indicadores. Por un lado, la clasificación de Dell'Anno *et al.* (2002) basada en las concentraciones de CHO, PRT y la razón PRT:CHO y por otro lado, se utilizó la clasificación propuesta por Pusceddu *et al.* (2011) basada en las concentraciones de CB y en la contribución algal al CB. Las concentraciones de PRT en el sedimento reflejan la productividad del sistema (Danovaro *et al.*, 1999) ya que representan una fuente importante de nitrógeno, y son utilizadas por los consumidores a mayores tasas que los CHO (Joseph *et al.*, 2008). El índice PRT:CHO se utiliza para determinar el origen y estado de descomposición de la materia orgánica presente en el sedimento (Danovaro *et al.*, 1993). Valores de PRT:CHO > 1 indican la presencia de material detrítico fresco, mientras que valores PRT:CHO < 1 indican material detrítico más añejo (Dell'Anno *et al.*, 2002). El contenido de LPD y la razón CHO:LPD se utilizan para indicar el valor energético y nutricional de la materia orgánica (Grémane *et al.*, 2002; Joseph *et al.*, 2008) (tabla 2). El BPC se utiliza para indicar la fracción lábil del carbono orgánico, siendo que concentraciones altas indican una mayor cantidad y calidad del alimento disponible para el bentos (Pita, 2012; Fabiano *et al.*, 1994; Pusceddu *et al.*, 2007).

Análisis y procesamiento de datos

Para los estudios de BTA, la selección de los rasgos biológicos estuvo basada en un balance entre su eficacia para describir la variabilidad del funcionamiento ecológico y el esfuerzo requerido para conseguir la información de las características biológicas de los taxones a estudiar (Bremner *et al.*, 2006). En este estudio, se eligieron seis rasgos biológicos (Tabla 1) reflejando la morfología (forma del cuerpo, tamaño del cuerpo, aparato alimenticio) y comportamiento (movilidad, hábitat, hábito alimenticio); y un grupo ecológico

que refleja la sensibilidad a aumento de la carga orgánica (índice AMBI)). La información sobre los rasgos biológicos se obtuvo de diferentes fuentes, incluyendo literatura y la consulta a expertos. Cada rasgo se dividió en varios grupos funcionales (Papageorgiou et al., 2009), por ejemplo, el rasgo de hábito alimenticio contiene las categorías de los siguientes grupos funcionales: depositívoro de superficie, depositívoro de sub-superficie, filtrador, carnívoro y herbívoro. Los taxones individuales se codificaron en la medida en que presentaban cada una de las categorías utilizando un procedimiento de codificación difusa (Chevenet et al., 1994), el cual permite que los taxones exhiban categorías de un rasgo a distintos grados, para considerar variaciones específicas en la expresión del rasgo (Castella y Speight, 1996; Charvet et al., 2000), utilizando puntuaciones discretas que van de 0 (no afinidad) a 3 (afinidad total). Por ejemplo, si una especie es suspensívora, pero bajo ciertas circunstancias puede también comportarse como depositívoro, entonces esa especie se marcará con 2 para filtrador y 1 para depositívoro. Si es solamente filtrador, entonces se le adjudicará 3 para filtrador y 0 al resto de las categorías. Los valores de las categorías de rasgos para cada taxón presente en una estación fueron ponderados (multiplicados) por su abundancia en dicha estación.

Tabla 1: Rasgos funcionales seleccionados y sus diferentes categorías.

Rasgo	Grupo funcional
Movimiento del adulto	Semi-móvil
	Móvil
	Sésil
Forma del cuerpo	Shell
	Vermiforme
	Globuloso
Hábito alimenticio	Depositívoro subsuperficie
	Depositívoro superficie
	Filtrador
	Carnívoro
	Herbívoro
Hábitat	Epifauna
	Epibionte
	Infrauna superficial hasta 2 cm
	Infrauna subsuperficial más de 2 cm
Tamaño	500micras - 1 cm
	1 - 2 cm
	Mayor a 2cm
Aparato alimenticio	Rádula
	Mandíbula
	Tentáculos
	Probósida
	Faringe / mandíbula
	Sifón
AMBI	I Especies muy sensibles al enriquecimiento orgánico (EO)
	II Especies indiferentes al EO, presentes en bajas densidades
	III Especies tolerantes y con crecimiento poblacional estimulado por EO
	IV Especies oportunistas de segundo orden. EO desbalanceado
	V Especies oportunistas de primer orden. EO elevado y contaminación

Se estudió la composición funcional del macrobentos para los grupos funcionales de cada rasgo funcional (tabla 1) para los sitios de muestreo en cada uno de los distintos hábitats muestreados (lagunas: Rocha, Garzón, José Ignacio, y estuarios: Solís, Valizas, Maldonado) para ambas campañas de muestreo (abril, octubre) y sectores (interno, externo) a través de un análisis de componentes principales (PCA) (Anexo 3). Para verificar la existencia de correlación entre los distintos rasgos funcionales (tabla 1) y las variables ambientales estudiadas (tabla 3) se realizó un estudio de correlación de Pearson (p valor $< ,01000$; $N = 72$) (Anexo 5). Para obtener una mayor visualización de los valores ambientales (figuras 2 y 3) y de la distribución en porcentaje de los rasgos funcionales para todas las escalas abarcadas (figuras 4, 5 y 6, y Anexo 1 y 2) se realizaron gráficos

de barras. Para los anteriores análisis se utilizaron los programas PAST 3.16., STATISTICA® y Microsoft Excel 2016, respectivamente.

Tabla 2: Rangos de las distintas variables utilizadas en la clasificación trófica (arriba). Modificada de Venturini et al., 2012. Rangos edáficos del detrito y de valor de energía según índices PRT:CHO y LPD:CHO (abajo).

Clasificación de Dell Anno et al. (2002)			
Rangos			
	PRT (mg g ⁻¹)	CHO (mg g ⁻¹)	
Hipereutrófico	> 4.0	> 7.0	
Eutrófico	1.5-4.0	5.0-7.0	
Meso-oligotrófico	< 1.5	< 5.0	
	PRT:CHO		LPD:CHO
MO fresca	> 1	Alto valor ε	< 1
MO añeja	< 1	Bajo valor ε	> 1

Resultados

Variables ambientales

En la campaña de muestreo de abril los valores de temperatura del agua y CHO de sedimentos fueron más altos que los de octubre (figura 2, a). En relación a la granulometría, ambas campañas se mantienen con similares porcentajes de las fracciones estudiadas. A su vez, en abril se observaron valores eutróficos e hipereutróficos según los CHO y en la campaña de octubre se presentaron valores de material detrítico fresco para las relaciones PRT:CHO y LPD:CHO (figura 3).

Las variables ambientales estudiadas no distinguen arroyos de lagunas salvo en el caso de la granulometría (figura 2, d). Las lagunas presentaron un mayor porcentaje de arena gruesa y el doble de grava que los estuarios, y estos presentaron a su vez, altos porcentajes de arena fina, media y fango.

A su vez, los sectores internos se diferencian de los externos por sus mayores valores de clorofila a, MOT, LPD y BPC, así como también por presentar mayores porcentajes de

grava, arena fina y fango (figura 2, e, f). Por otro lado, los sectores externos presentaron mayor porcentaje de arena gruesa y mediana.

Respecto a la granulometría, los sectores internos casi no presentan variaciones entre las campañas. El sitio Rocha Interno (tabla 3), presentó en ambas campañas casi idénticos valores granulométricos entre sus tres tipos de sedimentos dominantes (arena fina, media y gruesa). El sitio José Ignacio Externo (tabla 3), en la campaña de abril, presentó el mayor valor de proporción de una fracción granulométrica, correspondiéndole más de 90% a la arena gruesa.

Indicadores de estado trófico

Todos los sitios presentan valores de eutrofía o hipereutrofía (tabla 2) considerando el contenido de CHO en alguna o ambas campañas de muestreo, salvo en el caso de los sectores externos de los estuarios Solís y Maldonado que presentan valores por debajo de la eutrofía en las dos campañas (figura 3, a, b). A su vez, los sectores internos presentaron mayores valores de CHO que los sectores externos para un mismo cuerpo de agua, salvo en el caso de Rocha. Considerando las PRT, todos los sitios presentaron valores de eutrofía o hipereutrofía en una o ambas campañas de muestreo (figura 3, a, b).

Durante la campaña de muestreo de abril todos los sitios presentaron material detrítico añejo de acuerdo con PRT:CHO (figura 3, c, d). Para la campaña de octubre, todos los sectores externos así como el sector interno de Garzón y Rocha, presentaron material detrítico fresco (tabla 2) de acuerdo con PRT:CHO (figura 3, c).

Todas las lagunas presentaron condiciones eutróficas en ambas campañas, excepto el sector interno de la laguna José Ignacio que fue clasificado como meso-oligotrófico (figura 3, a, b).

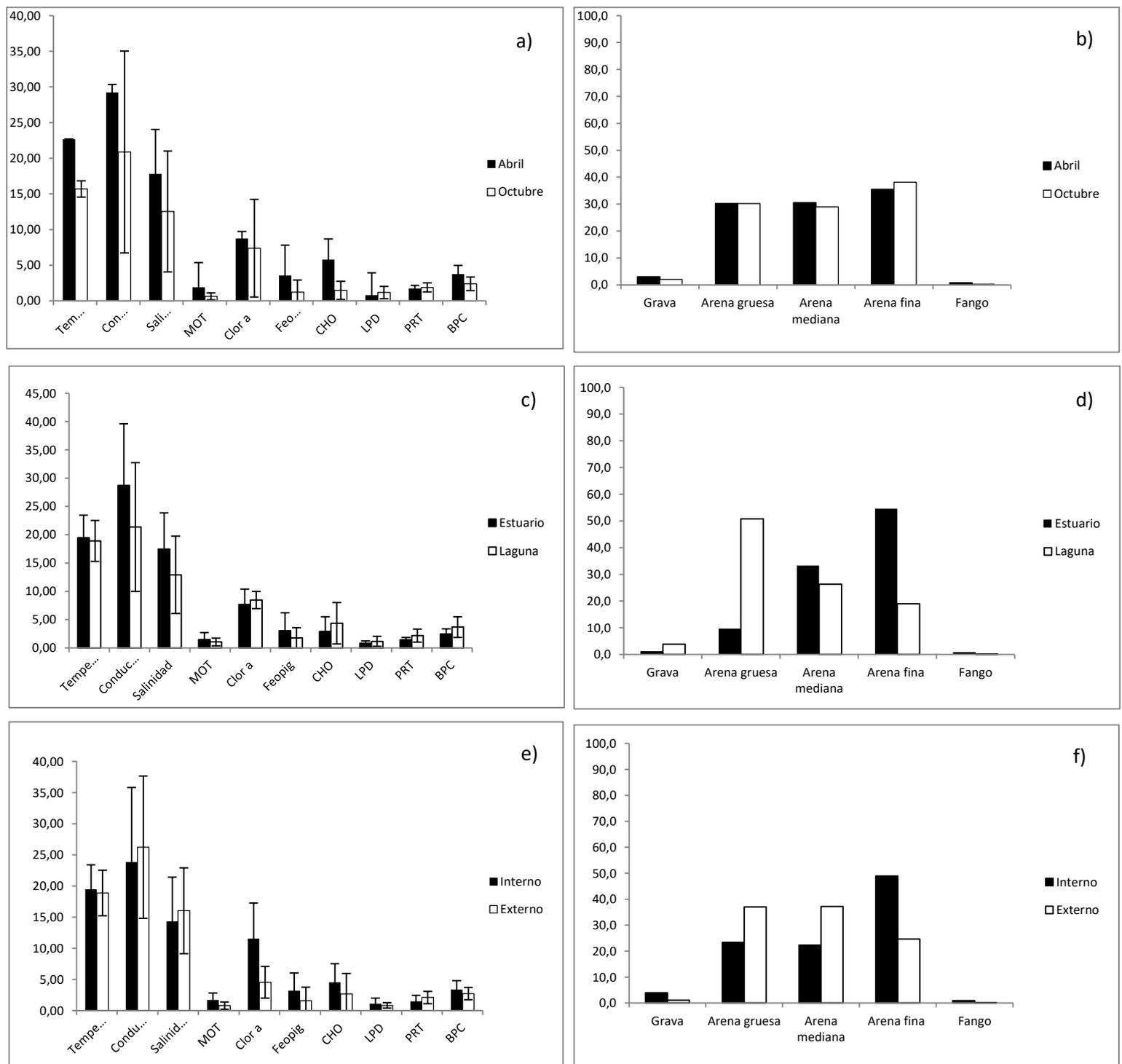


Figura 2: Valores medios (+ SD cuando corresponde) (a, c, e) de temperatura (°C), conductividad (s/m), salinidad, MOT (%), clorofila a (µg/gss), feopigmentos (µg/gss), CHO (mg/g), LPD(mg/g), PRT (mg/g) y BPC (mg/g) (izq) y fracciones granulométricas (b, d, f) (grava (%), arena gruesa (%), arena media (%), arena fina (%), fango (%)) para los muestreos de abril y octubre (arriba), laguna y estuario (medio) e intern y externo (abajo).

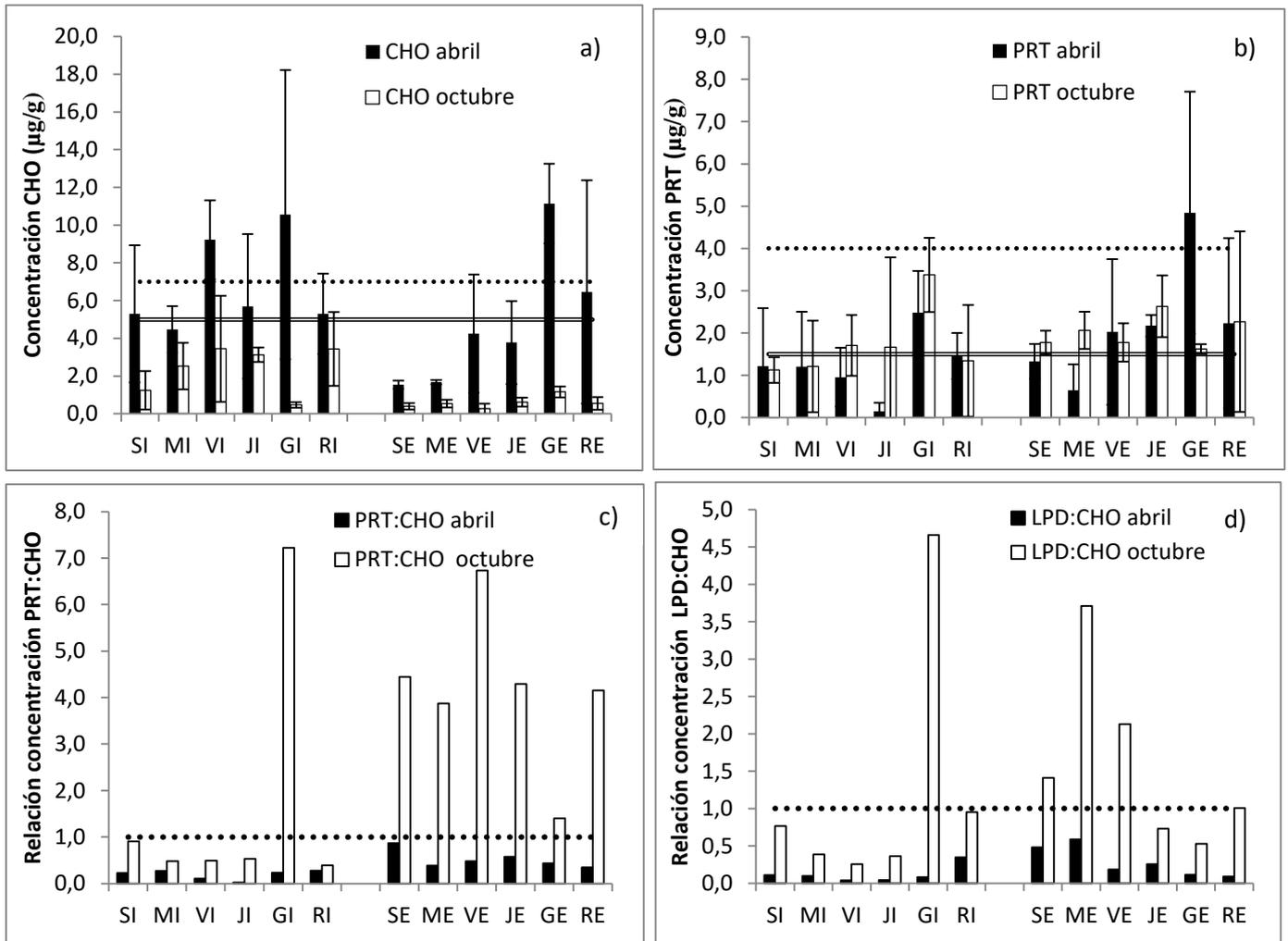


Figura 3: Concentración de CHO (µg/g) (a), PRT (µg/g) (b), relación PRT:CHO (c) y LPD:CHO (d) para los sitios de muestreo en las campañas de abril y octubre. Se indican a su vez las líneas de nivel (arriba) de hipereutrofia (línea punteada) y eutrofia (línea doble) y la línea punteada indica el límite a partir del cual se considera a la materia orgánica fresca/añeja (c) y con alto/bajo valor energético (d).

Tabla 3: Factores ambientales para los sitios de muestreo en ambas campañas, Abril (arriba) y Octubre (abajo). Solis (S), Maldonado (M), Valizas (V), José Ignancio (J), Garzón (G), Rocha (R). Interno (I) y externo (E). Los factores medidos son temperatura (T), salinidad (S), clorofila a (Clor a), feopigmentos (Feopig), porcentaje materia orgánica total (% MOT), carbohidratos (CHO), lípidos (LPD), proteínas (PRT), carbono biopolimérico BPC), porcentaje de arena (%Arena).

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

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

Marocafuna bentónica y su composición taxonómica

Se muestrearon en total, para todas las campañas, hábitats y sectores, un total de 24.995 organismos distribuidos entre gastrópodos (66,7%), poliquetos (26,4), malacostracos (4,2%), bivalvos (2,4%) y oligoquetos (0,4%).

En la campaña de abril se muestrearon 21.822 individuos distribuidos entre 24 especies, mientras que en octubre se colectaron 3.173 individuos, correspondiendo a un total de 16 especies. Las especies más abundantes fueron el gastrópodo *Heleobia australis*, que representó el 70,6% de la abundancia de abril y el 35% de octubre; los poliquetos *Heteromastus similis* (11,5% y 37%, respectivamente), *Laeonereis acuta* (4% y 7%),

Nephtys fluviatilis (2,8% y 6,9%) *Alitta succinea* (en abril 3,8% y 0,09% en octubre, una de las especies con menor abundancia en dicho mes) y el bivalvo *Erodona mactroides* (1,9% y 1,6%).

La riqueza muestreada en la campaña del mes de abril representó el 87% de la riqueza total muestreada. Una especie de bivalvo (*Mactra isabelleana*), cinco de poliquetos (*Kinbergonuphis orensanzi*, *Polidora* sp., *Hemipodia californiensis*, *Spio* sp., *Capitella* sp.), y tres de malacostracos (*Cyrtograpsus altimanus*, *Portunide* sp. y *Monokalliapseudes schubartii*) fueron muestreadas únicamente en el mes de abril. A su vez, la especie de malacostracos *Excirrolana brasiliensis* fue únicamente muestreada en el mes de octubre. Dichas especies presentaron abundancias bajas, menos del 0,05% de la abundancia total de cada mes, salvo por *Monokalliapseudes schubartii* que representó el 1,4% de la abundancia para el mes de abril.

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

Los sitios con mayor riqueza de especies fueron José Ignacio externo y Rocha interno con 23 especies cada uno y los sitios menos diversos fueron Solís interno y externo, con 15 especies en cada uno.

Análisis de Grupos Funcionales y BTA

Los grupos funcionales más abundantes de cada uno de los rasgos funcionales considerados (tabla 1) fueron: movilidad, shell y vermiforme, depositívoro de superficie, epifauna e infauna subsuperficial más de 2 cm; 500 micras-1cm, rádula y probósida, y AMBI IV.

Las campañas de muestreo de abril y octubre difieren entre sí por la dominancia de unos pocos grupos funcionales (epifauna e infauna subsuperficial, rádula y Probósida) y por los porcentajes que los mismos presentan para cada campaña (figura 4). Los grupos dominantes para abril son: shell, depositívoro de superficie, epifauna, 500micras-1cm, móvil, rádula y AMBI IV. Y para octubre son vermiforme, infauna subsuperficial más de 2cm y probósida, además de los mismos grupos dominantes observados en abril (figura 4).

Las lagunas presentaron dominancia de los mismos grupos funcionales que los grupos funcionales presentados en el muestreo de abril. Los ambientes laguna y estuario se

diferencian entre sí por la dominancia de un solo grupo en el rasgo funcional de forma del cuerpo: shell en lagunas y vermiforme en estuarios (figura 5). Para los restantes rasgos funcionales ambos ambientes son dominados por los mismos grupos: móvil, depositívoro de superficie, 500micras-1cm, rádula, epifauna y AMBI IV (figura 5).

Los sectores interno y externo no se diferencian entre sí debido a que son descritos por la dominancia de los mismos grupos en los rasgos funcionales estudiados: móvil, shell, depositívoro de superficie, epifauna, 500micras-1cm, rádula y AMBI IV (figura 6).

Los sitios externos de Rocha, Maldonado y Solís se encuentran dominados por los grupos de globuloso, herbívoro y mandíbula (anexo 1 y 2). Ambos sectores del arroyo Valizas y los sitios internos de los arroyos Maldonado y Solís se encuentran dominados por los grupos de vermiforme, depositívoro de subsuperficie, infauna subsuperficial más de 2 cm y AMBI II. A su vez, los grupos shell, filtrador, epibionte, mayor a 2cm y faringe mandibulada dominan únicamente en sectores internos de diferentes ambientes. Los restantes sitios muestreados no se encuentran distribuidos generando patrones distinguibles con otros sitios ni entre los grupos (anexo 1 y 2).

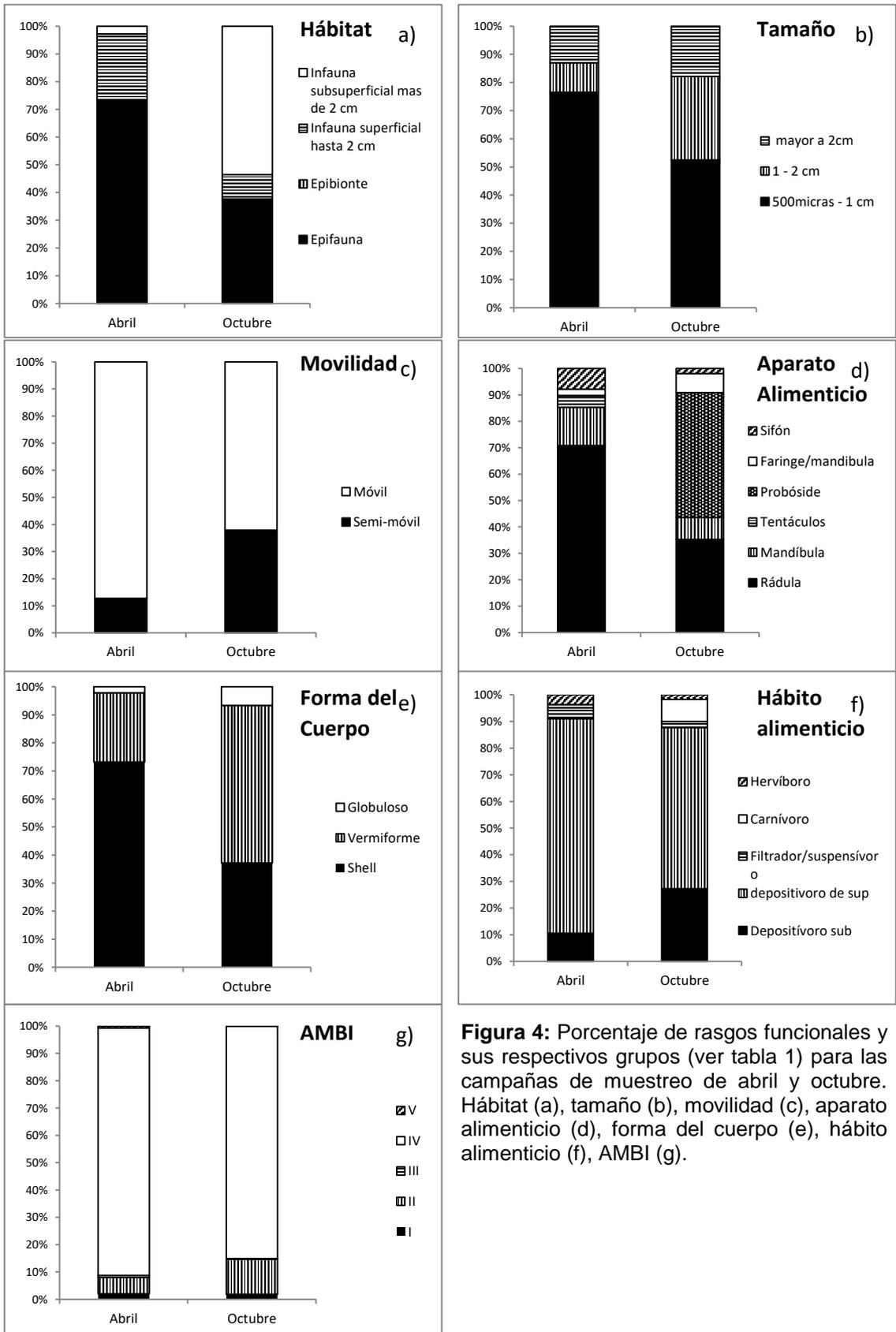


Figura 4: Porcentaje de rasgos funcionales y sus respectivos grupos (ver tabla 1) para las campañas de muestreo de abril y octubre. Hábitat (a), tamaño (b), movilidad (c), aparato alimenticio (d), forma del cuerpo (e), hábito alimenticio (f), AMBI (g).

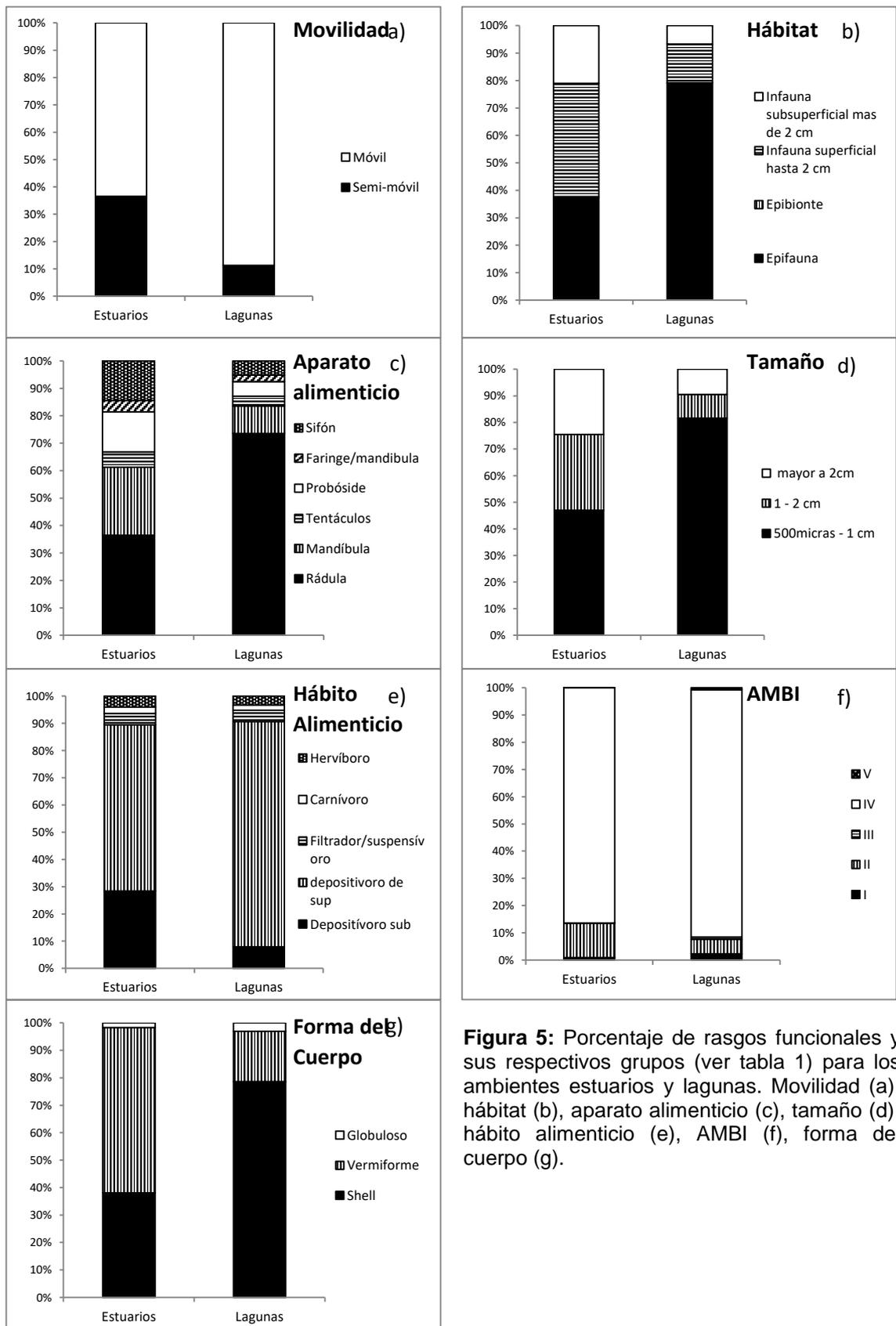


Figura 5: Porcentaje de rasgos funcionales y sus respectivos grupos (ver tabla 1) para los ambientes estuarios y lagunas. Movilidad (a), hábitat (b), aparato alimenticio (c), tamaño (d), hábito alimenticio (e), AMBI (f), forma del cuerpo (g).

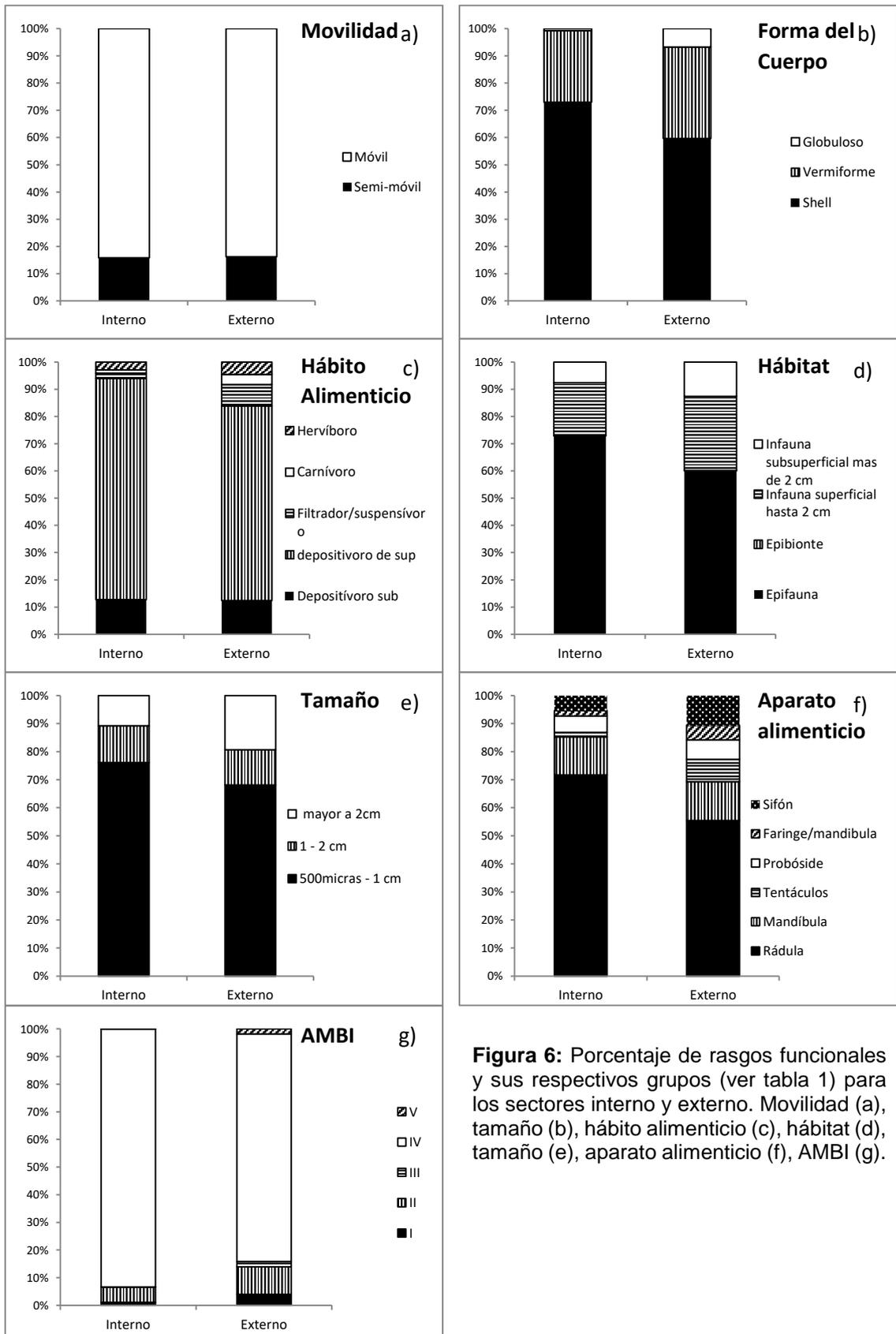


Figura 6: Porcentaje de rasgos funcionales y sus respectivos grupos (ver tabla 1) para los sectores interno y externo. Movilidad (a), tamaño (b), hábito alimenticio (c), hábitat (d), tamaño (e), aparato alimenticio (f), AMBI (g).

Se realizaron análisis de PCA (anexo 3) de los sitios muestreados en las campañas de abril y octubre para los rasgos funcionales estudiados. En todos los análisis de rasgos funcional se seleccionaron los ejes 1 y 2 debido a que los porcentajes de varianza de los mismos superan en todos los casos el 50%, lo cual se consideró suficiente y representativo (tabla 4).

Tabla 4: Porcentaje de varianza de los dos primeros ejes de los análisis de PCA para los distintos grupos funcionales estudiados.

PCA	Varianza eje 1 (%)	Varianza eje 2 (%)
Hábito alimenticio	40,097	27,47
Hábitat	35,896	30,369
Forma del cuerpo	39,292	34,063
Aparato alimenticio	31,891	27,109
AMBI	40,998	28,962
Tamaño del cuerpo	50,3	29,815

Los resultados del análisis de PCA (anexo 3) mostraron que durante la campaña de abril las lagunas Garzón y Rocha y el arroyo Solís, se encontraron dominadas por los grupos shell, depositívoro de superficie, epifauna, 500micras-1cm, rádula y AMBI IV. En el sector externo de la laguna José Ignacio y en el arroyo Maldonado dominaron los grupos de globulosos, filtradores y mayores a 2cm, siendo que Infauna superficial hasta 2 cm y faringe mandibulada dominaron el sector externo de Maldonado y los sectores interno y externo en José Ignacio. Los grupos vermiformes, depositívoros de subsuperficie, 1-2cm y probósides se encuentran dominados por los sectores internos de los arroyos Valizas y Maldonado, junto al sector interno de la laguna José Ignacio cuando no se encuentra representando grupos junto a ME. Dentro de la campaña de abril se destaca el sitio Rocha Interno debido a que se encuentra por fuera de la elipse de 95% de confianza en todos los PCA de rasgos funcionales –y no en el rasgo ecológico AMBI-, alejado del resto de los sitios al igual que José Ignacio Externo -que se encuentra fuera de la elipse en hábito alimenticio, AMBI y aparato alimenticio-.

Análisis de correlación entre rasgos funcionales y variables ambientales

El análisis de correlación ($p < 0,01000$, $n = 72$) (anexo 5) mostró que 20 de los 29 grupos funcionales se correlacionaron positivamente con la temperatura. Por otro lado, 13 grupos funcionales se correlacionaron positivamente con las variables ambientales feopigmentos y CHO. Los grupos funcionales móvil, shell, depositívoros de superficie, carnívoro,

epifauna, 500micras-1cm, rádula, sifón, AMBI I y IV se correlacionaron positivamente con el BPC. Los grupos funcionales, filtrador, mandíbula, AMBI III y V, globuloso e infauna superficial hasta 2 cm se correlacionaron positivamente con el contenido de arena gruesa. Estos dos últimos grupos a su vez se correlacionaron negativamente con la arena fina. Los grupos funcionales semi-móvil, vermiforme, depositívoro de subsuperficie, infauna subsuperficial más de 2cm, 1-2cm y probósida se correlacionan positivamente con el contenido de fango y de MOT. Los grupos epibionte y carnívoro fueron los únicos que se correlacionan con LPD y grava, respectivamente. Por último, el grupo funcional sifón y el grupo ecológico AMBI I resultaron ser los únicos que se correlacionaron positivamente con las PRT.

Discusión

Las características morfológicas e hidrodinámicas de las lagunas y sectores internos, condicionan su granulometría y sedimentación, debido a que generan ambientes de menor energía, con un menor grado de exposición y mayor protección del viento, olas y de la marea. Los sectores internos se caracterizaron por presentar predominancia de las fracciones de arena fina y fango. Dichos sedimentos de grano fino y muy fino propician la acumulación y descomposición de la materia orgánica (Incera et al. 2003; Pita, 2012, Pita et al., 2017). Esto se refleja también por las altas concentraciones de MOT y de CHO, estos últimos evidenciando la presencia de materia orgánica en mayor estado de descomposición y menor valor nutricional (Pusceddu et al. 2007). Además de las características morfológicas e hidrodinámicas, los regímenes de precipitación, mayores en la campaña de abril que la de octubre (Pita, 2012), podrían explicar las grandes cantidades de MOT en dicha campaña como aportes alóctonos al sistema. A su vez, la laguna de Rocha viene experimentando cambios en su estado trófico desde 1997 según lo evidenciado por Arocena *et al* (1996) y Aubriot *et al.*, (2005) en estudios donde se infiere que dicha laguna recibe asiduamente aportes altos de nitrógeno y fósforo de origen continental debido a modificación de uso de los suelos circundantes por tierras de cultivo (fundamentalmente papa y praderas artificiales) y también por aportes de la ciudad de Rocha. En sus resultados, Aubriot et al. (2005) describen a la laguna de Rocha como vulnerable al aporte alóctono de nutrientes. La suma de las características anteriores explicaría la mayor abundancia de macrobentos en dicha laguna. La abundancia presente en el muestreo de abril, representa más de cuatro quintos de la abundancia total muestreada en ambas campañas. A su vez, las lagunas representan más de la mitad de dicha abundancia de la cuál un 45% se debe a la abundancia muestreada en la laguna de Rocha. De dicha abundancia, más de un tercio se encuentra representada por el molusco

Heleobia australis. Dicha especie es considerada una especie oportunista, de pequeño tamaño (500micras-1cm) y alta tolerancia a los contaminantes orgánicos (AMBI IV) (Anexo 5) (Muniz *et al.*, 2006; Echeverría *et al.*, 2010).

A su vez, *Heleobia australis* es un organismo depositívoro de superficie, epifaunal y móvil siendo que dichos grupos funcionales, se han descrito como característicos de sitios perturbados por enriquecimiento orgánico (Piló *et al.*, 2016). Dicho enriquecimiento es, a su vez, el mayor generador de cambios funcionales en la composición de rasgos de las comunidades macrobentónicas (Piló *et al.*, 2016; Van der Linden *et al.*, 2016; Ellis *et al.*, 2017) junto con la clorofila a.

Por lo tanto, la abundancia de *Heleobia australis* en el muestreo de Rocha Interno durante la campaña de abril, condicionó el estudio del resultado de los análisis de componentes principales (PCAs) donde los rasgos funcionales característicos de dicha especie se observaron cómo dominantes para los sitios internos, lagunas y la campaña de abril (figuras 4, 5 y 6, anexo 1 y 2,).

La dominancia de organismos de pequeño tamaño en áreas más perturbadas, los cuales generan un bajo impacto en la bioturbación del sedimento comparado con grandes organismos infaunales, interferirá con la oxigenación del sedimento y el intercambio de nutrientes (Piló *et al.*, 2016). Los organismos de pequeño tamaño presentan una ventaja adaptativa en hábitats perturbados debido a que se encuentran asociados a ciclos de vida cortos, permitiéndoles rápidas recolonizaciones de ambientes contaminados, favoreciendo y promoviendo una mayor resiliencia. A su vez, en el caso del tamaño corporal, es generalmente aceptado que, en áreas con menores disturbios, la competencia entre las especies es mayor, llevando a la dominancia de organismos con tamaños corporales grandes y largos ciclos de vida (Goodman, 1982 y Murphy, 1968 en Badii *et al.*, 2013).

El similar comportamiento del arroyo Solís y la laguna Garzón con el sector interno de la laguna de Rocha, se explica también por una desproporcionadamente alta abundancia de *Heleobia australis* (el 50% de los individuos muestreados en Solís y el 86% muestreados en Garzón) durante la campaña de abril. La presencia dominante de dicha especie en Solís ocurrió solo en una de las réplicas, para cada sector, siendo que en las restantes réplicas del muestreo no se encontró ningún representante de dicha especie. Esto indica, de cierta manera, la distribución parcheada de la especie, patrón típico de las especies bentónicas (Barry y Dayton, 1991 en Morrisey *et al.*, 1992). A su vez, el sector interno del arroyo Solís, al igual que las lagunas Garzón y Rocha, y a diferencia de otros arroyos- fue clasificado como eutrófico en estudios previos (Pita, 2012), lo cual podría estar explicando la abundancia de esta especie oportunista.

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

Los sectores externos se caracterizan por poseer condiciones hidrodinámicas de mayor energía lo que condiciona la observada dominancia de sedimento grueso (arena gruesa y media) y los menores valores de trofia en comparación con los sectores internos (Pita, 2012). Esto se ve reflejado en una mayor biodiversidad, siendo que los sectores externos presentan menos especies con abundancias extremas. El análisis de PCA señala a los grupos funcionales globuloso, mayor a 2cm, infauna superficial y filtrador como caracterizadores, entre otros, de los sectores externos. Estos grupos se han registrado como sensibles al aumento de cargas de nutrientes (Ellis et al., 2017), por lo que su dominancia en los sectores externos estaría indicando estabilidad temporal en la carga orgánica del sistema.

El muestreo de octubre (en primavera), se caracterizó por menor temperatura y salinidad, asociadas a las variaciones estacionales (Pita, 2012) y presentó menores valores de CHO y altos valores de PRT y LPD lo cual sugiere la presencia de materia orgánica reciente, fresca y de alto valor nutricional. En el análisis de PCA, los sectores internos y externos de esta campaña se caracterizaron por una combinación de grupos funcionales típicos de ambientes perturbados (epibionte) con típicos de sitios más prístinos (gran tamaño, filtradores, AMBI II) (Piló et al., 2016).

La relación entre feopigmentos y CHO, ambos presentando mayores valores en los sectores internos que en los externos, puede verse explicada debido al desarrollo de hidrófitas presentes en los sectores externos con un gradiente de diversidad creciente hacia los sectores internos (Conde et al., 2003). Los mayores valores de BPC, % fango y % MOT se obtuvieron en la campaña de abril y sectores internos. Debido a los altos valores de CHO en dicha campaña, el BPC estaría indicando la presencia de materia orgánica parcialmente degradada, antigua y con bajo valor nutricional (Pita, 2012). A su vez, la correlación del fango y MOT reafirma la caracterización degradada de la materia orgánica presente según lo ya mencionado de que el fango propicia la acumulación y descomposición de la materia orgánica (Pita, 2012; Incera et al. 2003). Se explica la correlación entre dichas variables y los grupos funcionales (móvil, depositívoros de superficie, epifauna, rúdula (que indica moluscos rastreros), 500micras-1cm, AMBI IV) debido a que ambos son indicadores de sitios perturbados por degradación (Pita, 2012) y enriquecimiento orgánico (Piló et al., 2016). A su vez, las variables indicadoras de estados tróficos menores debido a que evidencian ambientes con mayor hidrodinamia y valor nutricional de la materia orgánica presente (arena gruesa, grava y LPD) se correlacionan positivamente con los grupos funcionales sensibles al aumento de cargas de nutrientes

(globuloso, filtrador, Infauna superficial, epibionte y carnívoro) (anexo 4). La variable % arena fina, asociada a ambientes de baja energía, se correlaciona negativamente con los anteriores grupos funcionales.

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

Conclusiones

Las condiciones ambientales de temperatura y salinidad, así como los valores de granulometría del sedimento, condicionaron la presencia de materia orgánica más degradada y con menor valor nutricional en abril, lagunas y los sectores internos. Lo anterior condiciona la fauna en el sentido de seleccionar organismos depositívoros de superficie, epifaunales, móviles, oportunistas de primer y segundo orden y tolerantes al enriquecimiento orgánico; típicos de sitios perturbados por carga de nutrientes. Por el contrario, en octubre, estuarios y sectores externos se caracterizaron por organismos filtradores, infaunales superficiales, globulosos y sensibles al enriquecimiento orgánico; característicos de sitios no perturbados. Dentro de cada uno de los niveles estudiados (campaña, ambiente, sector) se identificaron excepciones a las conclusiones expresadas, ya sea por características geográficas, físicas, químicas y/o antrópicas propias del mismo. Para poder realizar una generalización con respecto al peso de los distintos rasgos a diferentes escalas debería tratarse el tema como objetivo del estudio para abarcarlo con mayor profundidad.

Ambas hipótesis planteadas se cumplen en para la mayoría de los sitios muestreados ya que en los sitios con mayores valores de materia orgánica degradada y añeja se relacionaron con organismos con características oportunistas, depositívoros de superficie, y tolerancia al enriquecimiento de nutrientes. Los sitios con valores de materia orgánica fresca se relacionaron con organismos con menor tolerancia a los nutrientes, presentes en bajas densidades y con hábito filtrador, características típicas de ambientes más saludables.

Para estudios futuros debería prolongarse el análisis en el tiempo con el fin de robustecer la información de la escala temporal y agregar al estudio otros posibles contaminantes químicos que pudieran estar afectando a la macrofauna (metales pesados, hidrocarburos y/o pesticidas, por ejemplo). Para comparar los rasgos funcionales que caracterizan distintos ambientes en función de las especies que los componen, se deberían definir los roles de las especies en base a observación y análisis en el sitio de muestreo y no solamente a través de bibliografía facilitando una mirada más real de las diferencias funcionales existentes entre las especies presentes en lagunas y estuarios.

Bibliografía

Aarnio, K., Mattila, J., Törnroos, A., Bonsdorff, E. 2011. Zoobenthos as an environmental quality element: the ecological significance of sampling design and functional traits. *Mar. Ecol.* 32: 58–71.

Anderson, M.J., Ford, R.B., Feary, D.A., Honeywill, C., 2004. Quantitative measures of sedimentation in an estuarine system and its relationship with intertidal soft-sediment infauna. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 272: 33-48.

Alves, A.S., Ad-ao, H., Patrício, J., Magalhães Neto, J., Costa, M.J., Marques, J.C. 2009. Spatial distribution of subtidal meiobenthos along estuarine gradients in two southern European estuaries (Portugal). *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 89: 1529-1540.

Amaral, V. 2015. Bomba de carbono microbiana a lo largo del ciclo hidrológico de una laguna costera. Tesis Maestría PEDECIBA, UdelaR, Montevideo.

Attrill, M. 2002. A testable linear model for diversity trends in estuaries. *J. Anim. Ecol.* 71: 262-269.

Attrill M., Rundle S. 2002. Ecotone or ecocline: ecological boundaries in estuaries. *Estuar. Coast. Shelf. Sci.* 55: 929–936

Aubriot, L., Conde, D., Bonilla, S., Hein, V., Britos, A. 2005. Vulnerabilidad de una laguna costera en una Reserva de Biosfera: indicios recientes de eutrofización. *Eutrof. Lag y Emba. CYTED XVIIIB, Chile.* 65-85.

Bady, P., Dolédec, S., Fesl, C., Gayraud, S., Bacchi, M., Scholl, F. 2005. Use of invertebrate traits for the biomonitoring of European large rivers: the effects of sampling effort on genus richness and functional diversity. *Freshwater Bio.* 50: 159–173.

Barry, J., Dayton, P. 1991. Physical heterogeneity and the organization of marine communities. *Ecological heterogeneity.* 270-320.

Bonsdorff, E., Pearson, T.H. 1999. Variation in the sublittoral macrozoobenthos of the Baltic Sea along environmental gradients: a functional group approach. *Aust. J. Ecol.* 24: 312–326.

Bremner, J., Rogers, S.I., Frid, C.L.J. 2003. Assessing functional diversity in marine benthic ecosystems: a comparison of approaches. *Marine Ecology Progress Series.* 254: 11-25.

Bremner, J., Rogers, S.I., Frid, C.L.J. 2006. Methods for describing ecological functioning of marine benthic assemblages using biological traits analysis (BTA). *Ecol. Indic.* 6: 609-622.

Byers, S. C., Mills, E. L. y Sewart, P. L. 1978. A comparison of methods to determining organic carbon in marine sediments, with suggestion for a standard method. *Hydrobiology*, 58: 37-43.

Camouze, J.P., Knoppers, B., Vasconcelos, P. 1991. Metabolism of a subtropical brazilian lagoon. *Biogeochemistry.* 14: 129-148

Cardinale, B.J., Srivastava, D.S., Duffy, J.E., Wright, J.P., Downing, A.L., Sankaran, M., Jousseau, C. 2006. Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature.* 443: 989–992. Cao, Y., Bark, A.W., Williams, W.P., 1996. Measuring the responses of macroinvertebrate communities to water pollution: a comparison of multivariate approaches, biotic and diversity indices. *Hydrobiol.* 341: 1-19.

Castella, E., Speight, M.C.D. 1996. Knowledge representation using fuzzy coded variables: an example based on the use of Syrphidae (Insecta: Diptera) in the assessment of riverine wetlands. *Ecol. Modell.* 85: 13–25.

- Chapin III F. S., Schulze E.-D., Mooney H. A. 1992. Biodiversity and ecosystem processes. *TREE*. 7: 107–8.
- Charvet, S., Statzner, B., Usseglio-Polatera, P., Dumont, B. 2000. Traits of benthic macroinvertebrates in semi-natural French streams: an initial application to biomonitoring in Europe. *Freshwater Biol.* 43: 277–296.
- Chevenet, F., Doledec, S., Chessel, D. 1994. A fuzzy coding approach for the analysis of long-term ecological data. *Freshwater Biol.* 31: 295–309.
- Conde, D., Aubriot, L., Sommaruga, R. 2000. Changes in UV penetration associated with marine intrusions and freshwater discharge in a shallow coastal lagoon of the Southern Atlantic Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 207: 19-31.
- Conde, D. y Rodríguez-Gallego, L. 2002. Problemática ambiental y gestión de las lagunas costeras atlánticas de Uruguay. *Perfil Ambiental 2002*. A. Domínguez y R. Prieto (Eds). Nordan, Montevideo. Pp. 149-166.
- Conde, D., Rodríguez-Gallego, L. y Rodríguez-Graña, L. 2003. Análisis conceptual de las interacciones abióticas y biológicas entre el océano y las lagunas de la costa Atlántica de Uruguay. Informe final FREPLATA. Sección Limnología, Facultad de Ciencias. Udelar.
- Cloern, J. E. 1987. Turbidity as a control on phytoplankton biomass and productivity in estuaries. *Cont Shelf Res.* 7: 1367-1381.
- Covich, A.P., Austen, M.C., Barlocher, F., Chauvet, E., Cardinale, B.J., Biles, C.L., Inchausti, P., Dangles, O., Solan, M., Gessner, M.O., Statzner, B., Moss, B. 2004. The role of biodiversity in the functioning of freshwater and marine benthic ecosystems. *Bioscience.* 54: 767–775.
- Danovaro, R., Marraleb, D., Della Croce, N., Parodi, P. & Fabiano, M. 1999. Biochemical composition of sedimentary organic matter and bacterial distribution in the Aegean Sea: trophic state and pelagic-benthic coupling. *Journal of Sea Research*, 42: 117-129.
- Day, J., Kemp, W., Yañez-Arancibia, A., Kemp, B. 2012. *Estuarine Ecology*. Wiley- Blackwell New Jersey, p. 550.
- Day, J., Hall, C., Kemp, W., Yañez-Arancibia, A. 1989. *Estuarine ecology*. Wiley, New York
- Dauvin, J.C., Ruellet, T., Desroy, N., Janson, A.L. 2007. The ecology quality status of the Bay of Seine and the Seine estuary: Use of biotic indices. *Mar. Pol. Bul.* 55: 241-257
- Dauer, D.M., Ranasinghe, J.A., Weisberg, S.B. 2000. Relationship between benthic community condition, water quality, sediment quality, nutrient loads, and land use patterns in Chesapeake Bay. *Estuaries* 23: 80–96.
- Defeo, O., Horta, S., Carranza, A., Lercari, D., de Alava, A., Gómez, J., Martínez, G., Lozoya, J. P. y Celentano, E. 2009. Hacia una implementación de áreas marinas protegidas como herramienta para el manejo y conservación de la fauna marina costera. PDT-S/C/OP/07/49-Facultad de Ciencias, Universidad de la República, DINARA-MGAP, Uruguay, 138p.
- Diamond J y Case TJ. 1986. Overview: introductions, extinctions, exterminations and invasions. In: DiamondJ, CaseTJ (eds). *Comm ecol*. Harper y Row, New York. Pp 65-79.
- Díaz, S., Cabido, M. 2001. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends Ecol Evol* 16:646–6

- Drobner, U., Bibby, J., Smith, B., Wilson, J.B. 1998. The relation between community biomass and evenness: what does community theory predict, and can these predictions be tested? *Oikos* 82: 295-302.
- Dell' Anno, A., Mei, M. L. y Danovaro, R. 2002. Assessing the trophic state and eutrophication of coastal marine system: a new approach based on the biochemical composition of sediment organic matter. *Mar. Pol. Bul.* 44: 611-622.
- Doledec, S., Statzner, B. 1994. Theoretical habitat templates, species traits, and species richness: 548 plant and animal species in the Upper Rhone River and its floodplain. *Freshwater Biol.* 31: 523–538.
- Echeverría, C., Neves, R., Pessoa, L., Paiva, P. 2010. Spatial and temporal distribution of the gastropod *Heleobia australis* in an eutrophic estuarine system suggests a metapopulation dynamics. *Natural Science.* 2:8: 860-867.
- Elliott, M., Quintino, V. 2007. Estuarine Quality Paradox, Environmental Homeostasis and the difficulty of detecting anthropogenic stress in naturally stressed areas. *Mar. Pol. Bul.* 54: 640-645.
- Ellis, J.I.; Clark D.; Atalah J; Jiang W.; Taiapa C.; Patterson M.; Sinner y Hewitt J. 2017 "Multiple stressor effects on marine infauna: responses of estuarine taxa and functional traits to sedimentation, nutrient and metal loading". *Scientific Reports* 7:12013 p 1-16.
- Fabiano, M., Danovaro, R., 1994. Composition of organic matter in sediments facing a river estuary (Tyrrhenian Sea): relationships with bacteria and microphytobenthic biomass. *Hydrobiologia* 277, 71–84.
- Folk, R. L. y Ward, W. C. 1957. Brazos River bar: a study of the significance of grain size parameters. *Jou. of Sedi. Petrol.* 27: 3-26.
- Gayraud, S., Statzner, B., Bady, P., Haybach, A., Scholl, F., Usseglio-Polatera, P., Bacchi, M. 2003. Invertebrate traits for the biomonitoring of large European rivers: an initial assessment of alternative metrics. *Freshwater Biol.* 48: 2045–2064.
- Giller, S., Malmqvist, B. 1998. *The Biology of Streams and Rivers.* Oxford University Press, New York, p. 272.
- Giménez, L., Yannicelli, B. 2000. Longshore patterns of distribution of macroinfauna on a Uruguayan sandy beach: an analysis at different spatial scales and of their potential causes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 199:111–125
- Giménez, L., Borthagaray, A.I., Rodríguez, M., Brazeiro, A., Dimitriadis, K. 2005. Caledependent patterns of macroinfaunal distribution in soft sediment intertidal habitats along a large-scale estuarine gradient. *Helgol. Mar. Res.* 59: 224-236.
- Giménez, L., Dimitriadis, C., Carranza, A., Borthagaray, A.I., Rodríguez, M. 2006. Unravelling the complex structure of a benthic community: A multiscale-multianalytical approach to an estuarine sandflat. *Est Coast and Shelf Scie.* XX: 1-11
- Giménez, L., Venturini, N., Kandravicius, N., Hutton, M., Lanfranconi, A., Rodríguez, M., Brugnoli, E., Muniz, P. 2014. Macrofaunal patterns and animal-sediment relationships in Uruguayan estuaries and coastal lagoons (Atlantic coast of South America). *Jour of Sea Res.* Doi: 10.1016/j.seares.2013.12.005
- Goodman, D. 1982. Optimal life histories, optimal notation, and the value of reproductive value. *The American Naturalist.* 119: 803-823.
- Gray, J.S., Elliot, M. 2009. *Ecology of Marine Sediment, for Science to Management*, second ed. Oxford University Press.

- Holland, A.F., Shaughnessy, A.T., Hiegel, M.H., 1987. Long-term variation in mesohaline Chesapeake Bay macrobenthos: Spatial and temporal patterns. *Estuaries* 10: 227-245.
- Hooper, D., Chapin, F., Ewel, J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J., Lodge, D., Loreau, M., Naeem, S. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecol. Monogr.* 75:3–35
- Incera, M., Cividanes, S., Lastra M, López, J. 2003. Temporal variability of sedimentary organic matter in Sandy beaches on the northwest coast of the Iberian Peninsula. *Estuarine Coastal and Shelf Science.* 58: 55-61.
- Joseph, M., Kumar, C., Kumar, T., Renjith, K., Chandramohanakumar, N. 2008. Biogeochemistry of surficial sediments in intertidal system of a tropical environment. *Chemistry and Ecology.* 24: 247-258.
- Kandratavicius, N., Muniz, P., Venturini, N., Giménez, L. 2015. Meiobenthic communities in permanently open estuaries and open/closed coastal lagoons of Uruguay (Atlantic coast of South America). *Est. Coast and Shelf Scie.* 163: 44e53
- Kandratavicius, N. 2011. Tesina “Ecología de la comunidad meiobentónica de estuarios uruguayos: una aproximación mediante múltiples escalas”. PEDECIBA, UdelaR.
- Kassambara, A. 2017 “Practical Guide To Principal Component Methods in R. Multivariate Analysis”. *Multivariate Analysis II.* STHDA. Edición 1. <https://es.scribd.com/document/368456070/Practical-Guide-to-Principal-Component-Methods-in-R-Multivariate-Analysis-Book-2-by-Alboukadel-Kas> p. 37-40.
- Kjerfve, B. 1994. Coastal lagoons process. Else. Ocean. Ser., 60, Elsevier Science Publishers.
- Kjerfve, B., Magill, K. 1989. Geographic and hydrodynamic characteristics of shallow coastal lagoons. *Mar. Geol.* 88: 187-199.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J., Forbes, T.D.A. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends. Ecol. Evol.* 12 :474–478
- Levin, L.A., Boesch, D.F., Covich, A., Dahm, C., Erseus, C., Ewel, K.C., Kneib, R.T., Moldenke, A., Palmer, M.A., Snelgrove, P., Strayer, D., Weslawski, J.M. 2001. The function of marine critical transition zones and the importance of sediment biodiversity. *Ecosystems* 4: 430-451.
- Lorenzen, C.J. 1967. Determination of chlorophyll and pheopigments: spectrophotometric equations. *Limno. and Ocean.* 12: 434-346
- Mason, N.W.H., Mouillot, D., Lee, W.G., Wilson, J.B. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 111: 112–118, <http://dx.doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13886.x>.
- Michaud, E., Desrosiers, G., Mermillod-Blondin, F., Sundby, B., Stora, G. 2006. The functional group approach to bioturbation: II. The effects of the *Macoma balthica* community on fluxes of nutrients and dissolved organic carbon across the sediment-water interface. *Jour. of Exp. Mar. Biol. and Ecol.* 337: 178-189.
- Mouillot, D., Spatharis, S., Reizopoulou, S., Laugier, T., Sabetta, L., Basset, A., Do Chi, T. 2006. Alternatives to taxonomic-based approaches to assess changes in transitional waters communities. *Aquatic Conservation: Mar. and FreshW. Ecosyst.* 16: 469-482.
- Morrissey, D., Howitt, L., Underwood, A., Stark, J. 1992 Spatial variation in soft-sediment benthos. *Marine Ecology Progress Series.* Vol. 81: 197-204

Mlambo, M.C. 2014. Not all traits are “functional”: insights from taxonomy and biodiversity-ecosystem functioning research. *Biodivers. Conserv.* 23: 781–790. <http://dx.doi.org/10.1007/s10531-014-0618-5>.

Murphy, G. 1968. Patterns in life history and the environment. *The American Naturalist*. 102: 391-403.

Muniz, P., Venturini, N., Burone, L. 2006. Contaminación de la Bahía de Montevideo y zona costera adyacente y su relación con los organismos bentónicos. Menafrá R, Rodríguez-Gallego L, Scarabino F, Conde (eds). *Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya*. Vida Silvestre Uruguay, Montevideo. pp 467-476

Muniz, P. y Venturini, N. 2011. Uruguay: environmental conditions in the coast of Montevideo: historical aspects, present status and perspectives of habitat degradation and uses. Elsevier B.V. Facultad de Ciencias, Montevideo, Uruguay.

Muniz, P., Hutton, M., Kandratavicius, N., Lanfranconi, A., Brugnoli, E., Venturini, N., Giménez, L. 2012. Performance of biotic indices in naturally stressed estuarine environments on the Southwestern Atlantic coast (Uruguay): A multiple scale approach. *Ecol. Ind.* 19: 89–97

Nilsson, H., Povilanskas, R., Stybel, N. 2012. Transboundary management of Transitional Waters e Code of Conduct and Good Practice examples. *Coast. Repor.* 19: 1-4.

Papageorgiou, N., Sigala, K., Karakassis, I. 2009. Changes of macrofaunal functional composition at sedimentary habitats in the vicinity of fish farms. *Est., Coast. and Shelf Sci.* 83: 561-568.

Piló, D, Ben-Hamadou, R., Pereira, F., Carric, A., Pereira, P., Corzo, A., Gaspara, M.B., Carvalho, S. 2016. “How functional traits of estuarine macrobenthic assemblages respond to metal contamination?” *Ecological Indicators* . 71: 645-659.

Pita, A. 2012. Tesina “Bioquímica de la materia orgánica y estado trófico de los sedimentos en ambientes estuarinos de la costa uruguaya”. PEDECIBA, UdelaR.

Pearson, T.H., Rosenberg, R. 1978. Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 16: 229-311.

Peng, S., et al. Application of macrobenthos functional groups to estimate the ecosystem health in a semi-enclosed bay. *Mar. Pollut. Bull.*

Petchey, O.L., Hector, A., Kevin, J.G. 2004. How do different measures of functional diversity perform? *Ecology* 85: 847–857.

Pusceddu, A., Bianchelli, S., Gambi, C. y Danovaro, R. 2011. Assessment of benthic trophic status of marine coastal ecosystems: Significance of meiofaunal rare taxa. *Est, Coast and Shelf Sci*, 93: 420-430.

Pusceddu, A., Gambi, C., Manini, E. & Danovaro, R. 2007. Trophic state, ecosystem efficiency and biodiversity of transitional aquatic ecosystem: analysis of environmental quality based on different benthic indicators. *Chemistry and Ecology*, 23 (6): 505-515.

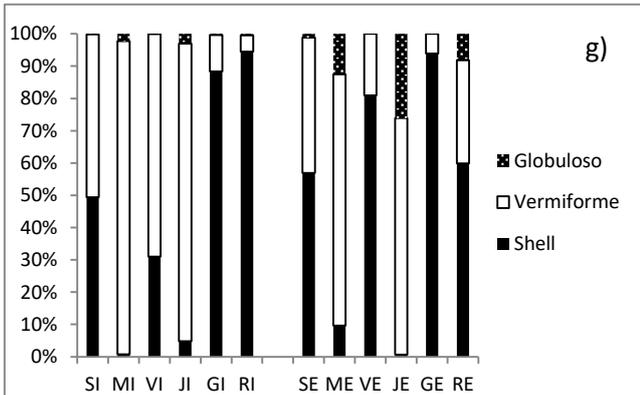
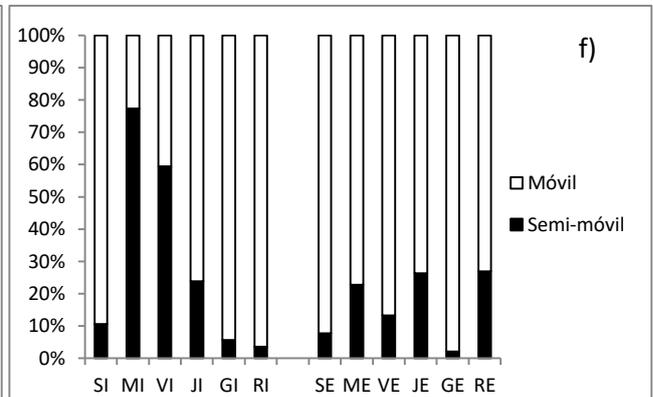
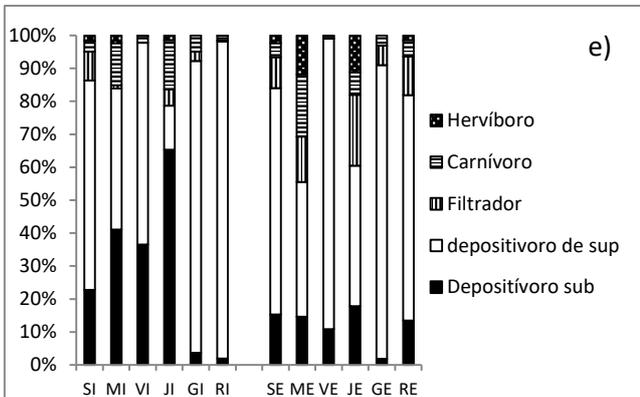
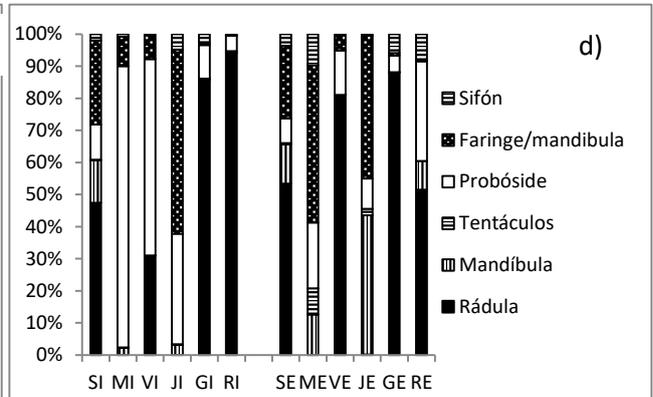
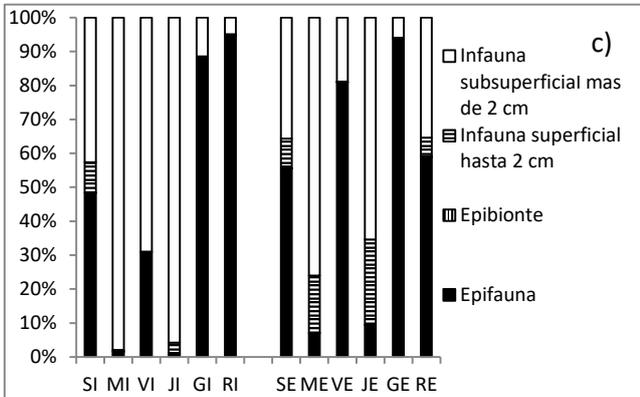
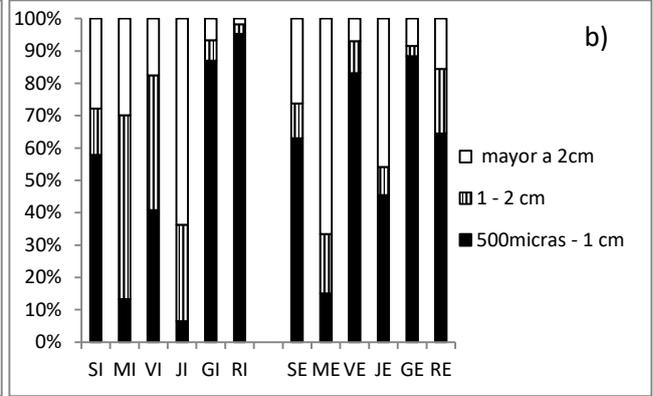
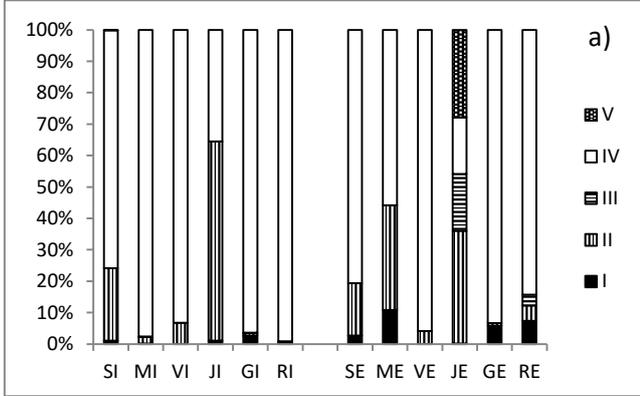
Rodríguez-Gallego L. 2010. Eutrofización de las lagunas costeras de Uruguay: impacto y optimización de los usos del suelo. Tesis de Doctorado, PEDECIBA, Facultad de Ci

Sigala, K., Reizopoulou, S., Basset, A., Nicolaidou, A. 2012. Functional diversity in three Mediterranean transitional water ecosystems, *Est., Coast. and Shelf Sci.*, <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecss.2012.06.002>

- Suguio, K. 1973. Introdução à sedimentologia. Edgar Blücher/Editora da Universidade de São Paulo. 312 pp
- Sündback, K. 1983. Microphytobenthos on sand in shallow brackish water. Öresund Sweden. Primary production, chlorophyll a content and species composition (Diatom) in relation to some ecological factors. Tesis Doctoral. Department of Systematic Botany, University of Lund, Sweden. LUNDS/ (NBBS-1006): 209p.
- Teske, P., Wooldridge, T. 2001. A comparison of the macrobenthic faunas of permanently open and temporarily open/closed South African estuaries. *Hydrobiol.* 464: 227–243
- Teske, P., Wooldridge, T. 2003. What limits the distribution of subtidal macrobenthos in permanently open and temporarily open/closed South African estuaries? Salinity vs. sediment particle size. *Estuar. Coast. Shelf. Sci.* 57:225–238
- Thrush, S., Cumming, V., Dayton, P., Ford, R., Grant, J., Hewitt, J., Hines, A., Lawrie, S., Pridmore, R., Legendre, P., McArdle, B., Schneider, D., Turner, S., Whitlatch, R., Wilkinson, M. 1997. Matching the outcome of small-scale density manipulation experiments with larger scale patterns as example of bivalve adult/juvenile interactions. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 216: 153–169.
- Thrush, S., Hewitt, J., Norkko, A., Nicholls, P., Funnell, G., Ellis, J. 2003. Habitat change in estuaries: predicting broad-scale responses of intertidal macrofauna to sediment mud content. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 263:101–112
- Tilman, D. 2001. Functional diversity. In: Levin, S.A. (Ed.), *Encyclopaedia of Biodiversity*. Academic Press, San Diego, USA, pp. 109–120.
- Usseglio-Polatera, P., Bournard, M., Richoux, P., Tachet, H. 2000. Biomonitoring through biological traits of benthic macroinvertebrates: how to use species trait databases? *Hydrobiol.* 422/423:153–162
- Van der Linden, P., Marchini, A., Dolbeth, M., Patrício, J., Veríssimo, H., Marquesa, J.C. 2016. “The performance of trait-based indices in an estuarine environment”. *Eco. Indic.* 67: 378-389
- Venturini, N., Muniz, P., Bicego, M.C., Martins, C.C., Tommasi, L.R. 2008. Petroleum contamination impact on macrobenthic communities under the influence of an oil refinery: integrating chemical and biological multivariate data. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 78: 457-467.
- Venturini, N., Pita, A. L., Brugnoli, E., García-Rodríguez, F., Burone, L., Kandratavicius, N., Hutton, M. y Muniz, P. 2012. Benthic trophic status of sediments in a metropolitan area (Rio de la Plata estuary): Linkages with natural and human pressures. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, doi.org/10.1016/j.ecss.2011.08.016.
- Warwick, R.M., Somerfield, P.J. 2008. All animals are equal but some are more equal than others. *Jour. of Exp. Mar. Biol. and Ecol.* 366: 184-186.
- Wiens, J. 1989. Spatial scaling in ecology. *Funct. Ecol.* 3: 385–397
- Ysebaert, T., Herman, P. 2002. Spatial and temporal variation in benthic macrofauna and relationships with environmental variables in an estuarine, intertidal soft-sediment environment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 244: 105–124

ANEXO 1

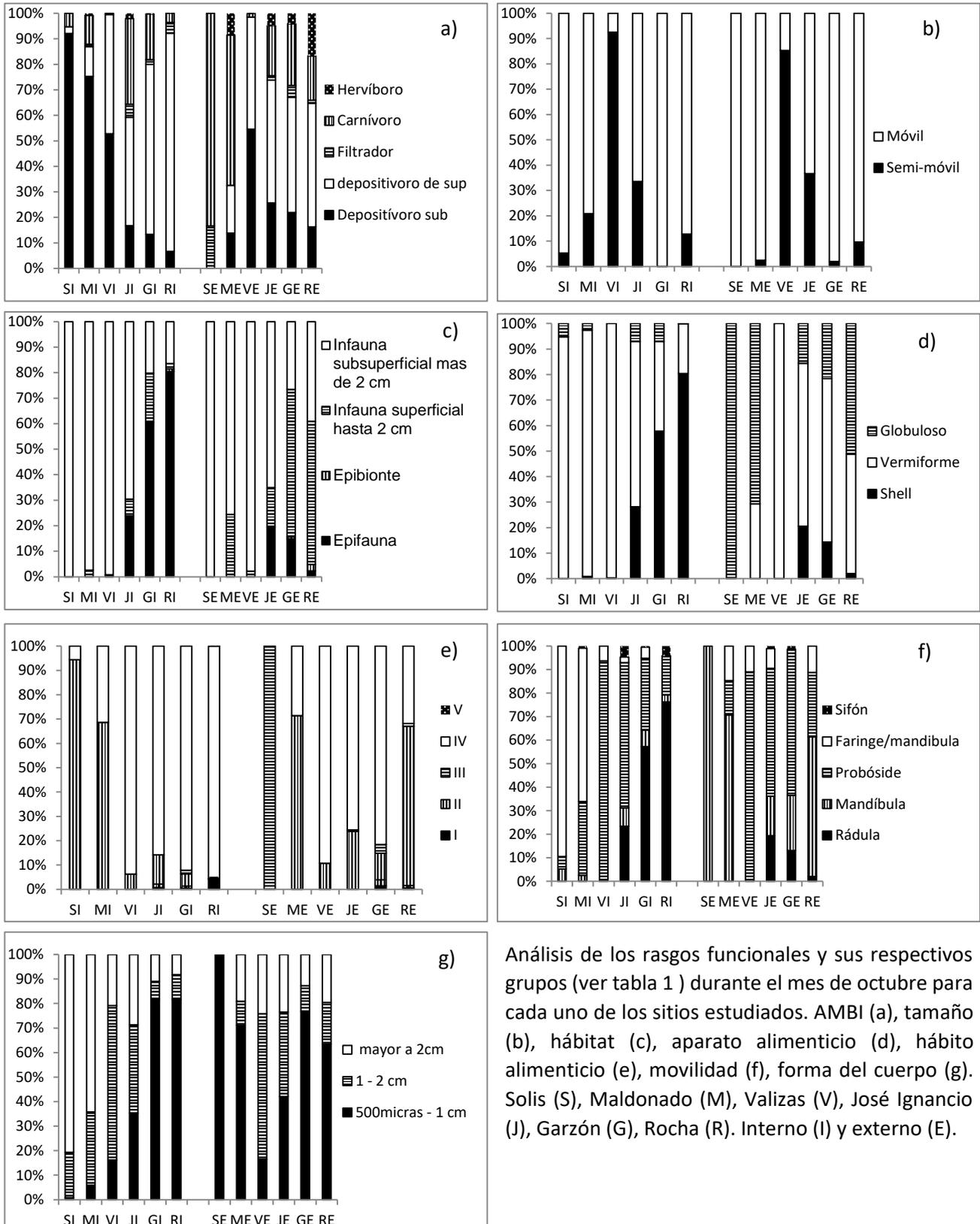
Grupos y rasgos funcionales durante el mes de abril



Porcentaje de los grupos funcionales y sus respectivos rasgos (ver tabla 1) durante el mes de abril para cada uno de los sitios estudiados. AMBI (a), tamaño (b), hábitat (c), aparato alimenticio (d), hábito alimenticio (e), movilidad (f), forma del cuerpo (g). Solis (S), Maldonado (M), Valizas (V), José Ignancio (J), Garzón (G), Rocha (R). Interno (I) y externo (E).

ANEXO 2

Grupos y rasgos funcionales durante el mes de octubre

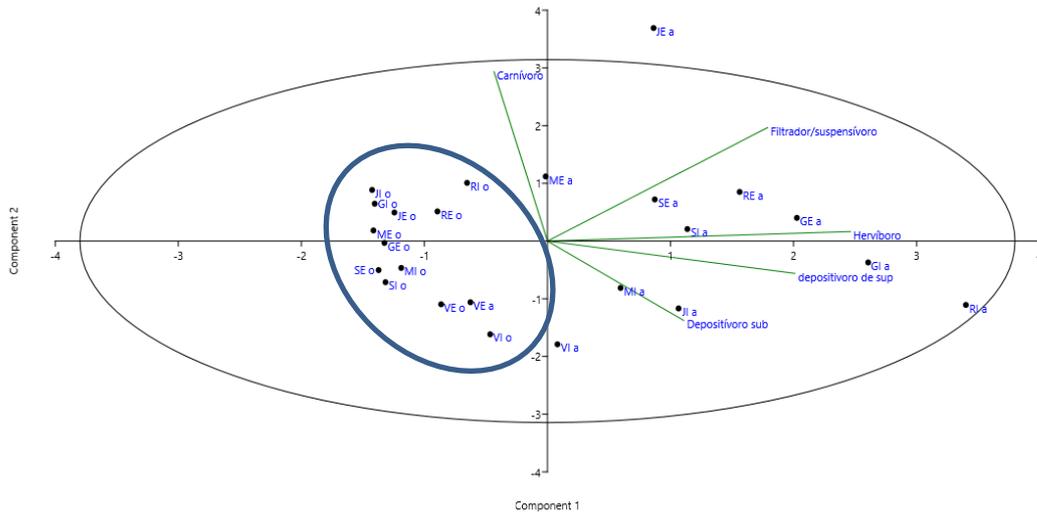


Análisis de los rasgos funcionales y sus respectivos grupos (ver tabla 1) durante el mes de octubre para cada uno de los sitios estudiados. AMBI (a), tamaño (b), hábitat (c), aparato alimenticio (d), hábito alimenticio (e), movilidad (f), forma del cuerpo (g). Solis (S), Maldonado (M), Valizas (V), José Ignacio (J), Garzón (G), Rocha (R). Interno (I) y externo (E).

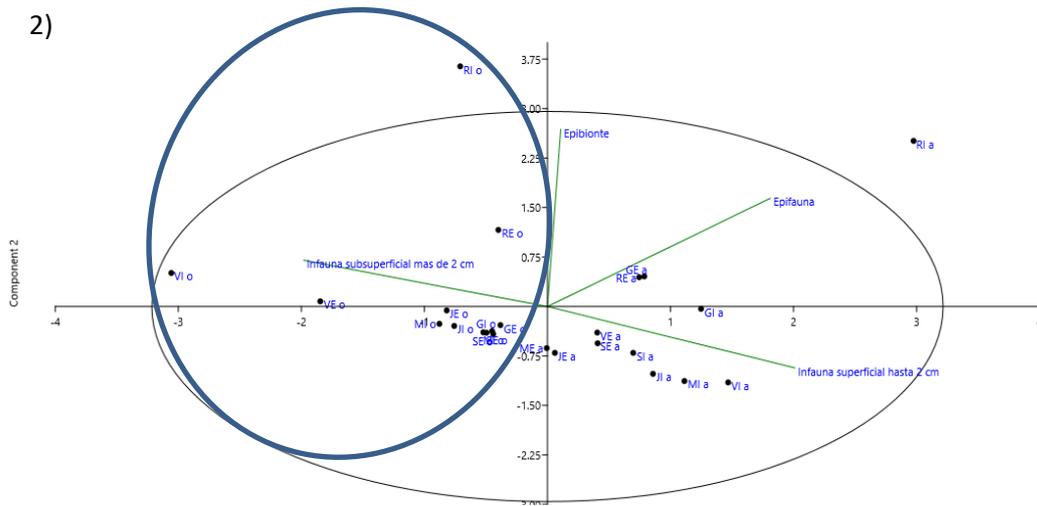
ANEXO 3

Análisis de PCA para los rasgos y grupos funcionales según estación, ambiente y sitio.

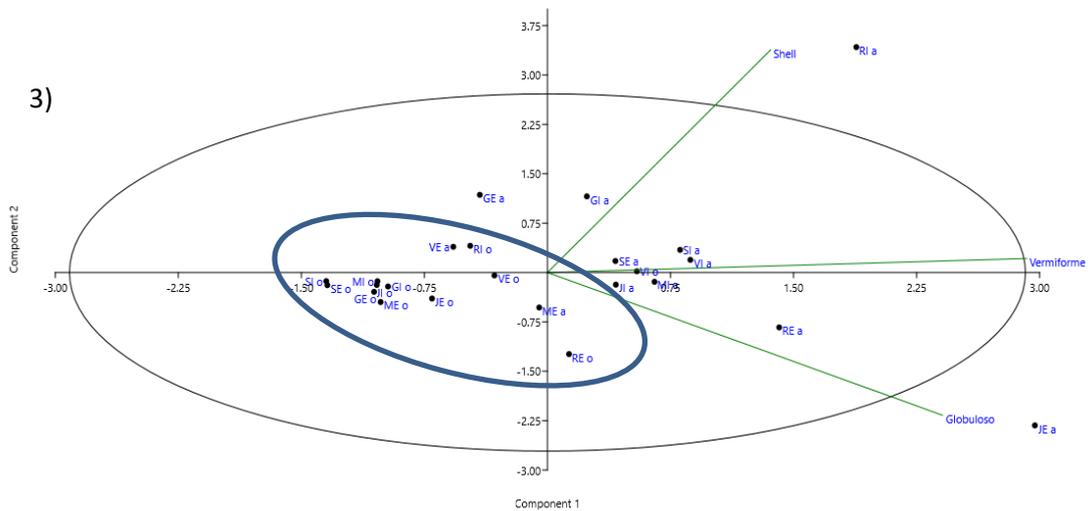
1)



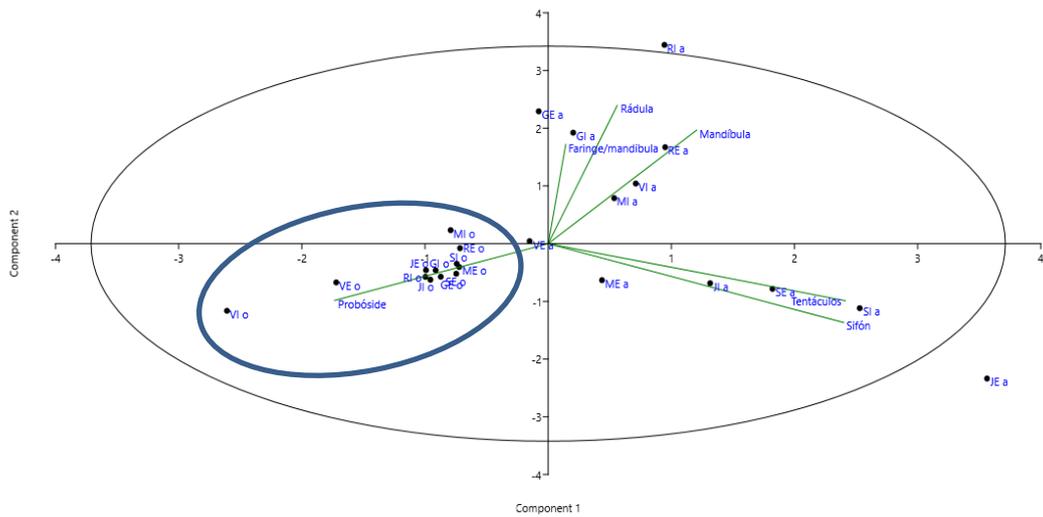
2)



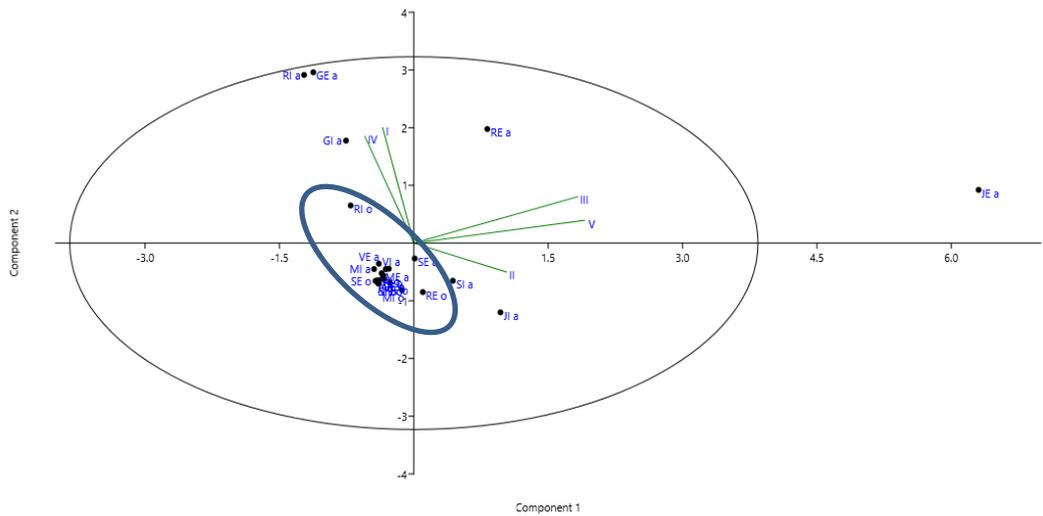
3)



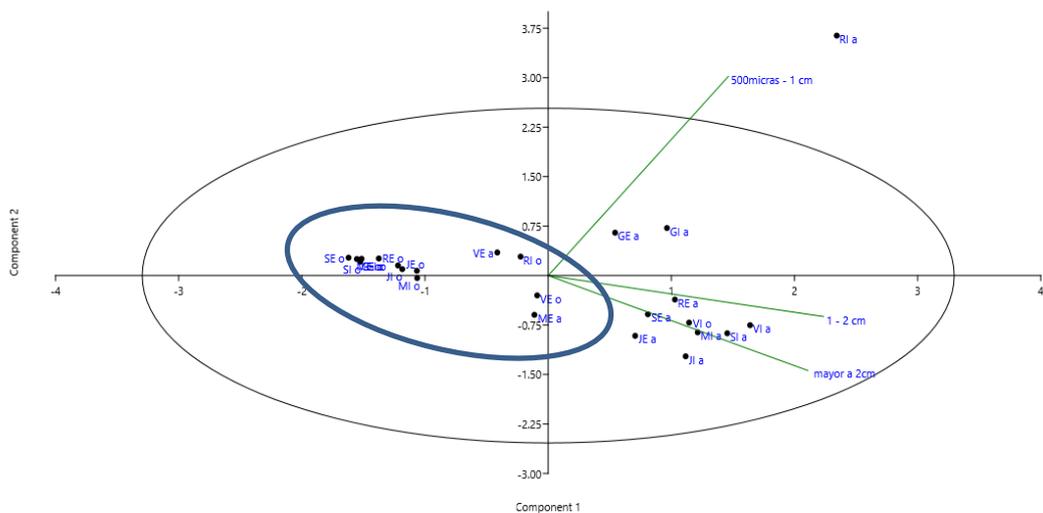
4)



5)



6)



Se observan los resultados del análisis de PCA para los grupos funcionales y sus respectivos rasgos funcionales (ver tabla 1): hábito alimenticio (1), hábitat (2), forma del cuerpo (3), aparato alimenticio (4), AMBI (5) y tamaño (6) en la campaña de abril (a) y octubre (o). Los sitios analizados son Solís (S), Maldonado (M), Valizas (V), José Ignacio (J), Garzón (G) y Rocha (R) se identifican los sectores internos (I) o externos (E). Con el círculo se señalan los sitios en el muestreo de octubre.



ANEXO 4

Análisis BTA

Las siguientes figuras muestran las especies muestreadas en este estudio con sus grupos funcionales asociados para cada rasgo funcional según el análisis BTA utilizado. Se encuentran ponderadas según un procedimiento de codificación difusa que permite a los taxones exhibir categorías de rasgos con distintos grados de afinidad utilizando puntuaciones discretas que van de 0 (no afinidad) a 3 (afinidad total).

Phylum	Clase	Especies	Movimiento del adulto			Forma del cuerpo			Hábito alimenticio					Hábitat				
			Semi-móvil	Móvil	Sésil	Shell	Vermiforme	Globuloso	Depositorio sub	depositorio de sup	Filtrador	Carnívoro	Hervívoro	Epifauna	Epibionte	Infauna superficial hasta 2 cm	Infauna subsuperficial mas de 2 cm	
Molusca	Bivalvos	<i>Erodona mactroides</i>	0	3	0	3	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	
		<i>Macra isabelleana</i>	0	3	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	
		<i>Tagelus plebeius</i>	3	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	
Arthropoda	Crustácea - Malacostraca	<i>Heleobia australis</i>	0	3	0	3	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	
		<i>Cyrtograpsus angulatus</i>	0	3	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	3	
		<i>Cyrtograpsus altimanus</i>	0	3	0	0	0	3	1	0	0	0	2	3	0	0	0	
		Portunidae (siri)	0	3	0	0	0	3	0	0	0	3	0	3	0	0	0	
		<i>Pseudophaeroma sp.</i>	0	3	0	0	0	3	0	2	0	0	1	0	0	3	0	
		<i>Cassidinidea sp.</i>	0	3	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	3	
		<i>Excírolana armata</i>	0	3	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	3	
		<i>Excírolana brasiliensis</i>	0	3	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	3	
		<i>Monokalliapseudes schubartii</i>	0	3	0	0	3	0	0	1,5	1,5	0	0	0	0	0	2	1
		<i>Sinobius stanfordi</i>	0	3	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	1	2	0	
		<i>Monoculodes sp.</i>	0	3	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0	3	
		<i>Bathyporeiapus</i>	0	3	0	0	3	0	0	1,5	1,5	0	0	1,5	0	1,5	0	
Anélida	Clitelata	<i>Bothrioneurum sp.</i>	0	3	0	0	3	0	1,5	1,5	0	0	0	0	0	3	0	
	Poliqueto	<i>Heteromastus similis</i>	3	0	0	0	3	0	1,5	1,5	0	0	0	0	0	0	3	
		<i>Laeonereis culveri</i>	0	3	0	0	3	0	3	0	0	0	0	0	0	0	3	
		<i>Nephtys fluviatilis</i>	0	3	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	
		<i>Allita succinea</i>	0	3	0	0	3	0	0,5	1,5	0	0,5	0,5	0	0	0	3	
		<i>Kinbergonuphis arensanzi</i>	3	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	
		<i>Hemipodus californiensis</i>	3	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	
		<i>Polydora ligni 6</i>	0	3	0	0	3	0	0	1,5	1,5	0	0	1	0	2	0	
		<i>Spio sp</i>	3	0	0	0	3	0	0	1,5	1,5	0	0	0	0	3	0	
		<i>Capitella sp. (capitata)</i>	3	0	0	0	3	0	1,5	1,5	0	0	0	0	0	3	0	

Phylum	Clase	Especies	Tamaño			Aparato alimenticio						AMBI					
			500 micras - 1 cm	1 - 2 cm	mayor a 2cm	Rádula	Mandíbula	Tentáculos	Probósida	Faringe / mandíbula	Sifón	I	II	III	IV	V	
Molusca	Bivalvos	<i>Erodona mactroides</i>	0	0	3	0	0	0	0	0	3	3	0	0	0	0	
		<i>Mactra isabelleana</i>	0	0	3	0	0	0	0	0	3	3	0	0	0	0	
		<i>Tagelus plebeius</i>	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	3	0	0	0	
Arthropoda	Crustácea - Malacostraca	<i>Heleobia australis</i>	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	
		<i>Cyrtograpsus angulatus</i>	0	0	3	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0
		<i>Cyrtograpsus altimanus</i>	0	0	3	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0
		<i>Portunidae (siri)</i>	0	0	3	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0
		<i>Pseudophaeroma sp.</i>	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0
		<i>Cassinidea sp.</i>	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0
		<i>Excirrolana armata</i>	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0
		<i>Excirrolana brasiliensis</i>	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0
		<i>Monokalliapseudes schubartii</i>	2	1	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0
		<i>Sinelobus stanfordi 9</i>	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0
		<i>Monoculodes sp. 11</i>	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0
		<i>Bathyporeiapus</i>	3	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	
Anélida	Clitelata	<i>Bothrioneurum sp.</i>	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	
	Poliqueto	<i>Heteromastus similis</i>	0,5	2	0,5	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	
		<i>Laeonereis culveri</i>	0	0,5	2,5	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	
		<i>Nephtys fluviatilis</i>	0	1,5	1,5	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	
		<i>Allita succinea</i>	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	
		<i>Kinbergonuphis orensanzi</i>	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	
		<i>Hemipodus californiensis</i>	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	
		<i>Polydora ligni 6</i>	0,5	2	0,5	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	
		<i>Spio sp</i>	1	2	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	
		<i>Capitella sp. (capitata)</i>	0,5	2	0,5	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	

ANEXO 5

Correlación de grupos funcionales con variables ambientales

Tabla de correlación entre los rasgos funcionales estudiados y las variables ambientales. En rojo se observan las correlaciones (p valor < ,01000; N = 72).

	T	Cond	S	MOT	Clor a	Feopig	CHO	LPD	PRT	BPC	Grava	Arena	A gruesa	A mediana	A fina	Fango
Semi-móvil	0,322	0,155	0,155	0,662	0,151	0,486	0,343	-0,169	-0,079	0,185	-0,118	-0,001	-0,111	-0,192	0,267	0,355
Móvil	0,426	0,068	0,068	0,215	0,070	0,450	0,430	0,227	0,191	0,475	0,153	-0,115	0,075	0,016	-0,113	-0,038
Shell	0,381	0,055	0,055	0,208	0,064	0,452	0,421	0,243	0,208	0,479	0,151	-0,113	0,061	0,016	-0,099	-0,053
Vermiforme	0,517	0,182	0,182	0,568	0,179	0,398	0,355	-0,196	-0,155	0,160	-0,064	-0,038	-0,095	-0,119	0,187	0,383
Globuloso	0,082	0,093	0,093	-0,119	-0,171	-0,125	-0,116	-0,082	0,052	-0,100	-0,050	0,122	0,557	-0,146	-0,486	-0,199
Depositívoro sub	0,401	0,124	0,124	0,487	0,208	0,392	0,292	-0,225	-0,216	0,080	-0,082	-0,035	-0,212	-0,072	0,282	0,401
Depositívoro sup	0,404	0,067	0,067	0,247	0,071	0,473	0,430	0,230	0,193	0,476	0,138	-0,108	0,059	0,000	-0,084	-0,026
Filtrador	0,385	0,087	0,087	0,096	-0,098	0,068	0,255	-0,019	0,191	0,257	0,038	0,002	0,306	-0,067	-0,287	-0,052
Carnívoro	0,480	0,163	0,163	0,273	0,199	0,301	0,486	0,028	0,113	0,426	0,325	-0,251	0,147	0,081	-0,265	-0,084
Hervívoro	0,225	0,151	0,151	-0,035	-0,061	-0,119	-0,054	-0,080	-0,067	-0,091	-0,035	0,056	0,291	-0,063	-0,265	0,000
Epifauna	0,381	0,055	0,055	0,208	0,063	0,451	0,420	0,244	0,209	0,479	0,151	-0,112	0,065	0,013	-0,101	-0,054
Epibionte	-0,041	-0,300	-0,300	-0,132	-0,142	0,070	0,047	0,458	0,051	0,204	-0,170	0,212	0,277	-0,046	-0,236	-0,154
Infauna sup hasta 2cm	0,189	-0,014	-0,014	-0,075	-0,176	-0,160	-0,060	-0,055	0,097	-0,032	-0,064	0,105	0,373	-0,066	-0,345	-0,068
Infauna subsup más de 2cm	0,517	0,215	0,215	0,593	0,202	0,432	0,368	-0,220	-0,186	0,152	-0,060	-0,045	-0,113	-0,116	0,204	0,389
500micras - 1cm	0,387	0,058	0,058	0,217	0,060	0,452	0,415	0,238	0,203	0,470	0,143	-0,106	0,077	0,003	-0,105	-0,048
1 - 2 cm	0,404	0,152	0,152	0,683	0,190	0,523	0,419	-0,186	-0,070	0,242	-0,070	-0,046	-0,180	-0,122	0,282	0,371
Mayor a 2cm	0,556	0,192	0,192	0,272	0,140	0,212	0,310	-0,136	-0,133	0,152	0,041	-0,076	0,009	-0,004	-0,020	0,228
Rádula	0,375	0,055	0,055	0,207	0,066	0,451	0,413	0,244	0,201	0,470	0,148	-0,112	0,057	0,015	-0,092	-0,050
Mandíbula	0,213	0,071	0,071	-0,014	-0,136	-0,104	-0,031	-0,080	0,042	-0,036	-0,100	0,128	0,344	-0,115	-0,273	-0,033
Tentáculos	0,221	0,282	0,282	-0,029	-0,116	-0,136	-0,098	-0,024	-0,139	-0,131	-0,117	0,145	0,047	0,122	-0,119	-0,060
Probósida	0,342	0,115	0,115	0,677	0,185	0,537	0,423	-0,136	-0,022	0,278	-0,027	-0,077	-0,119	-0,151	0,231	0,322
Faringe mandibulada	0,364	0,151	0,151	0,057	0,107	0,002	0,041	-0,148	-0,270	-0,108	-0,029	-0,010	-0,048	0,016	0,040	0,217
Sifón	0,399	0,020	0,020	0,110	-0,054	0,208	0,464	0,075	0,348	0,505	0,170	-0,112	0,202	0,054	-0,283	-0,112
I	0,340	-0,022	-0,022	0,099	-0,063	0,221	0,463	0,113	0,418	0,540	0,182	-0,118	0,231	0,022	-0,291	-0,148
II	0,269	0,061	0,061	-0,005	0,103	0,032	0,053	-0,207	-0,207	-0,097	-0,039	0,018	-0,031	0,070	-0,015	0,138
III	0,059	0,070	0,070	-0,011	-0,083	-0,041	-0,066	-0,029	-0,034	-0,073	-0,036	0,066	0,370	-0,187	-0,259	-0,085
IV	0,407	0,068	0,068	0,286	0,087	0,504	0,453	0,219	0,191	0,490	0,140	-0,117	0,040	-0,004	-0,061	-0,008
V	0,039	0,066	0,066	-0,024	-0,045	-0,076	-0,052	0,003	0,018	-0,033	-0,066	0,088	0,352	-0,213	-0,215	-0,067