



FACULTAD DE  
**CIENCIAS**  
UDELAR | [fcien.edu.uy](http://fcien.edu.uy)



UNIVERSIDAD  
DE LA REPÚBLICA  
URUGUAY



# ***Estructura y diversidad funcional del ensamble de invertebrados bentónicos asociados a bancos de mejillones del intermareal rocoso del estuario del Río de la Plata***



**Agustín Pastorino Pippolo**

Trabajo final de carrera Licenciatura en Ciencias Biológicas

Facultad de Ciencias, Universidad de la República

Oceanografía y Ecología Marina

***Orientador: Dr. Pablo Muniz***

***Co-orientador: Mg. María Eugenia Pedelacq***

## Agradecimientos

Esta sección comienza agradeciendo a mis padres, sin los cuales haber llegado a esta instancia y finalizar este trabajo hubiera sido imposible. Gracias por entender las tardes de mal humor y los momentos de estrés y frustración; siempre estuvieron ahí bancándome la cabeza.

Gracias a mis amigos de toda la vida, que me permitieron tener mis espacios tranquilos, mi paz y mi disfrute. Gracias por recordarme que lo académico no lo es todo y que la vida también necesita de esos vínculos que nos permiten salir de la locura de la rutina y el trabajo.

Quiero agradecer profundamente a mis tutores, Maru y Pablo, por haberme apoyado en este proyecto y mantenerme firme en este largo proceso, acompañándome siempre de cerca; muchas gracias por confiar en mí. Hago extensivo el agradecimiento al tribunal, Eleonora y Lourdes, cuyas sugerencias aportaron muchísimo al pulido de este trabajo. Gracias también a la UdelaR, a la Facultad de Ciencias, y específicamente a la sección de OEM (Oceanografía y Ecología Marina) dentro del IECA (Instituto de Ecología y Ciencias Ambientales), por permitirme desarrollarme en esta área y realizar este trabajo. También quiero agradecer a CSIC, que financió el proyecto en el que este trabajo tuvo su marco.

Agradezco también a toda la barra de OEM. Las charlas, los mates y las tardes compartidas permitieron que todas las exigencias de este trabajo, y todo lo que fuimos viviendo en el laboratorio, fueran mucho más amenas.

Finalmente, gracias a toda la barra de la facultad. Especialmente a Justino, que se bancó incontables horas esperando mientras contaba bichos para la tesis; y a Priscila, mi compañera infalible para salvar tantos exámenes a lo largo de la carrera.

# Índice

## Índice

### Resumen

### 1. Introducción

### 2. Objetivos e Hipótesis

2.1. Objetivo general

2.2. Objetivos específicos

2.3. Hipótesis

### 3. Metodología

3.1 Área de Estudio

3.2. Colecta de muestras y datos in situ

3.3 Análisis de datos

### 4. Resultados

4.1 Parámetros ambientales del agua

4.2 Índice de Urbanización

4.3 Abundancia de la macrofauna

4.4 Abundancia de Mejillones

4.5 Diversidad Específica

4.6 Relación entre la Abundancia de Mejillones y los Parámetros de la Comunidad

4.7 Análisis integral de la comunidad

4.8 Diversidad Funcional

### 5. Discusión

### 6. Conclusiones

### 7. Bibliografía

### 8. Anexo

## Resumen

Los ecosistemas costeros del estuario del Río de la Plata representan zonas de transición altamente productivas, pero vulnerables a la presión antrópica y la variabilidad climática. En el litoral rocoso uruguayo, la macrofauna bentónica desempeña roles ecológicos críticos, actuando como mediadora del acoplamiento bento-pelágico y el reciclaje de nutrientes. Sin embargo, la comprensión de cómo estos ensamblajes mantienen su integridad funcional frente a disturbios extremos es aún limitada. El objetivo general de este estudio fue evaluar la diversidad taxonómica y funcional de la macrofauna asociada a bancos de mejillones en el intermareal rocoso, analizando la respuesta del sistema bajo distintos niveles de urbanización y variabilidad climática interanual. Para ello, se seleccionaron seis sitios siguiendo el gradiente fluvio-marino (Buceo, Punta Gorda, Atlántida, Playa Verde, Punta del Chileno y Punta del Este), cubriendo las zonas interna y media del estuario. El diseño experimental contempló muestreos en dos períodos contrastantes: marzo de 2023 (bajo la influencia de una sequía extrema prolongada asociada a La Niña) y marzo de 2024 (bajo condiciones de normalización hídrica asociada a El Niño). En cada sitio, se ubicaron UM en las franjas media y baja del intermareal, analizando tanto índices clásicos de diversidad como rasgos biológicos a través de un análisis de rasgos biológicos (BTA por su sigla en inglés), seleccionando seis rasgos: profundidad de penetración, tamaño máximo, modo de alimentación, hábitat, movilidad relativa adulta y tolerancia a la polución. Los resultados revelaron que la estructura comunitaria está regida por una jerarquía de filtros ambientales. El clima (ENSO) actuó como forzante de primer orden: en 2023, la alta salinidad y el estrés térmico sugieren una pérdida masiva de los bancos de mejillones, eliminando los "legados estructurales" esenciales para la macrofauna intersticial, lo que derivó en comunidades empobrecidas. En contraste, 2024 mostró una rápida recuperación liderada por la recolonización de bivalvos bioingenieros (*Brachidontes darwinianus*, *B. rodriguezii*). La diversidad y riqueza aumentan con la presencia de estos bivalvos, aunque el sistema muestra un punto de saturación en densidades extremas, donde la facilitación disminuye. Desde un enfoque funcional, se capturó un recambio significativo en las estrategias de vida. El sistema transicionó de un estado dominado por rasgos oportunistas (*Capitella capitata*) en 2023, hacia un ensamblaje con mayor redundancia de rasgos tolerantes y una ocupación más compleja de la matriz biológica en 2024. Este "seguro funcional" sugiere la restauración de las capacidades funcionales asociadas a la bioturbación y al procesamiento de materia orgánica, inferidas a partir de la composición de rasgos del ensamblaje. Esto indicaría que la recuperación del espacio físico provisto por los bioingenieros es un factor determinante para el restablecimiento de la estabilidad funcional del ecosistema. El Índice de Urbanización se identificó como un forzante secundario que modula la resiliencia local. Se caracterizó un "doble filtro" en sectores de alta presión antrópica (Buceo), donde la intervención humana limita la capacidad de auto-organización de las comunidades, asociándose a una recuperación más lenta en comparación con sitios menos intervenidos (Atlántida). En conjunto, los resultados señalan que la estabilidad del ecosistema depende de la sinergia entre los pulsos climáticos regionales y la integridad ecológica local, siendo fundamental la preservación de los bioingenieros frente a eventos climáticos adversos. A futuro, la continuidad de este monitoreo, mediante series temporales más amplias, podría contribuir a una mejor comprensión de la resiliencia del sistema ante escenarios de cambio climático.

**Palabras clave:** Macrofauna bentónica, rasgos funcionales, Bioingenieros, Urbanización, Intermareal rocoso.

# 1.Introducción

Los ecosistemas costeros son zonas de transición entre el ambiente terrestre y marino, y se encuentran entre los más productivos del planeta. Proveen de servicios ecosistémicos esenciales como la protección costera, la captura de carbono, la provisión de alimentos y el sostén de importantes actividades económicas como la pesca y el turismo (Barbier et al., 2011). Sin embargo, su alta vulnerabilidad a procesos como la erosión costera y la contaminación amenazan su integridad ecológica y la sostenibilidad de las economías locales (Dada et al., 2024).

Los ecosistemas costeros del Atlántico Sur Occidental pueden caracterizarse como una sucesión de playas arenosas separadas por puntas rocosas, que albergan una elevada diversidad de especies, dominadas principalmente por mejillones y macroalgas (Maytia & Scarabino, 1979; Borthagaray & Carranza, 2007; Defeo et al., 2009; Scarabino et al., 2015).

El ecosistema marino-costero uruguayo se encuentra bajo la influencia de dos importantes cuerpos de agua, el Estuario del Río de la Plata y el Océano Atlántico. Este sistema abarca las playas comprendidas entre San José y la Barra del Chuy, en el departamento de Rocha (Framiñan et al., 1999). En función del predominio de influencia oceánica o fluvial, la costa uruguaya puede dividirse en tres zonas ambientalmente diferenciadas: la Zona Estuarina Interna (ZEI), entre San José y Montevideo; la Zona Estuarina Externa (ZEE), entre Costa Azul (Canelones) y playa Santa Mónica (Maldonado); y la Zona Oceánica (ZO), desde playa Santa Mónica hasta la Barra del Chuy (Rocha) (Framiñan et al., 1999). La ZEI presenta una fuerte intrusión de agua dulce y alta turbidez debido a la descarga del Río de la Plata. La ZEE, de carácter transicional, exhibe salinidades más elevadas y menor turbidez por la influencia marina. La ZO, por su parte, se caracteriza por presentar las mayores salinidades y las aguas más claras, bajo una marcada influencia atlántica (Framiñan et al., 1999; Venturini et al., 2024).

Las diferencias entre las distintas zonas establecen un gradiente salino que aumenta progresivamente de oeste a este a medida que las masas de agua dulce se mezclan con aguas marinas provenientes del océano Atlántico. Dicho gradiente es clave para la distribución de las comunidades biológicas y los procesos ecológicos en el estuario, ya que regula la disponibilidad de hábitats y la composición de especies en distintas regiones del sistema (Framiñan et al., 1999; Brugnoli et al., 2007; Venturini et al., 2024). Esta variabilidad en factores como la salinidad, turbidez y tipo de sustrato ofrece un escenario privilegiado para analizar cómo los gradientes ambientales influyen en la biodiversidad y en los patrones ecológicos costeros (Borthagaray & Carranza, 2007).

El estuario del Río de la Plata, que comprende la ZEI y la ZEE, es un sistema subtropical con alta producción que sostiene actividades económicas importantes de pesquería en Argentina y Uruguay (Framiñan et al., 1999; Muniz et al., 2019; Venturini et al., 2024). Los estuarios son ambientes altamente dinámicos que imponen un elevado estrés fisiológico para la gran mayoría de las especies debido a su fuerte hidrodinámica y marcada variabilidad ambiental (Levin et al., 2009). Bajo estas condiciones, se destaca la presencia de comunidades de invertebrados que viven asociadas al fondo marino (bentónicas) y que tienden a caracterizarse por altas abundancias, pero baja diversidad específica, con una

fuerte dominancia de unas pocas especies bien adaptadas a los factores ambientales adversos (McLusky & Elliot, 2004).

Dentro de los ecosistemas costeros de Uruguay, se destaca el intermareal rocoso. Este es un ecosistema dinámico cuya estructura y distribución de especies están fuertemente influenciadas por la interacción entre la marea y la morfología del sustrato. La exposición periódica al aire durante las mareas bajas genera condiciones de desecación y estrés térmico cuyas intensidades varían generando un gradiente físico zonal (Stephenson & Stephenson, 1972). Este gradiente puede ser visto en dos dimensiones, una vertical y otra horizontal (Lewis, 1964; Stephenson & Stephenson, 1972). El gradiente vertical está dado por la frecuencia y la duración de la exposición de las especies al aire, y según el mismo es posible dividir al intermareal rocoso en tres franjas: alto, medio y bajo. La primera franja corresponde a la zona que solo recibe agua en mareas altas o por salpicaduras de olas, siendo un ambiente seco con variaciones extremas de temperatura y salinidad; la segunda es la zona que se inunda y se expone con cada ciclo de marea, con alta competencia biológica debido a la variabilidad en el acceso al agua; y la última refiere a la zona que está la mayor parte del tiempo sumergida, y tiene mayor biodiversidad debido a su estabilidad (Raffaelli & Hawkins, 1999). El gradiente horizontal está influenciado por la heterogeneidad del sustrato y la exposición al oleaje. En áreas más protegidas, las comunidades están dominadas por organismos sésiles y macroalgas, mientras que, en zonas más expuestas, donde la acción del oleaje es intensa, predominan especies adaptadas a resistir el impacto del agua en movimiento (Stephenson & Stephenson, 1972). Por lo tanto, el patrón de zonación del intermareal rocoso es resultado de la interacción entre factores biológicos y físicos, donde la competencia, la depredación, y especialmente la tolerancia fisiológica juegan un papel clave en la estructura de las comunidades (Scrosati & Heaven, 2007).

La macrofauna bentónica que habita el intermareal rocoso tiene una gran importancia ecológica debido al rol que cumple como mediadora del acoplamiento bento-pelágico en la trama trófica. Este proceso integra la transferencia de energía en la trama trófica, la bioturbación de sedimentos, el reciclaje de nutrientes y la mineralización de la materia orgánica, además de participar en la determinación de la estructura comunitaria a través de interacciones biológicas (Levin et al., 2009; Kristensen et al., 2012). Al procesar el material suspendido y depositarlo en el fondo, estos organismos actúan como un puente energético entre la columna de agua y el sustrato. Su sensibilidad a los cambios físicos, químicos y biológicos en el ambiente los hace excelentes bioindicadores de la calidad del agua y los sedimentos (Rosenberg et al., 2004). Estos organismos suelen ser utilizados en estudios de impacto ambiental, ya que su composición y abundancia reflejan alteraciones antropogénicas como la contaminación o la eutrofización (Muniz et al., 2005; Brugnoli et al., 2007; Brugnoli et al., 2021; Pedelacq et al., 2022). Algunos organismos dentro de la macrofauna, como es el caso de los mejillones de la familia Mytilidae pueden comportarse como bioingenieros ya que construyen estructuras conocidas como “bancos” que proveen un hábitat para las especies bentónicas, con funciones de refugio, provisión de sustratos para la fijación y control del transporte de sedimento en el medio (Borthagaray & Carranza, 2007). La capacidad de estos bivalvos para formar bancos densos se basa en su adhesión al sustrato rocoso mediante hilos bisales, permitiendo así la creación de una matriz tridimensional de valvas que reduce el estrés físico del ambiente. Los espacios entre los mejillones experimentan menor desecación y estrés térmico en mareas bajas, y menor estrés hidrodinámico en mareas altas (Cameron et al., 2024). La matriz de valvas de los

mejillones acumula desechos (fecas y pseudofecas) y detritos que funcionan como alimento para las especies de macroinvertebrados que los habitan (Cameron et al., 2024).

Estudios de la biota intermareal del litoral rocoso uruguayo, indican que el principal factor que estructura estas comunidades es el gradiente fluvio-marino (Brazeiro et al., 2006; Giménez et al., 2010). La diversidad y riqueza de especies crece desde el sector dulceacuícola hacia el oceánico y según trabajos previos, podría deberse justamente a la presencia de los extensos bancos de mitílidos (*Brachidontes sp.*, *Mytilus spp.*) (Giménez et al., 2010).

La diversidad específica, entendida como el número y abundancia relativa de especies en una comunidad (Magurran, 2004), ha sido una herramienta fundamental para describir los patrones ecológicos en ambientes bentónicos. Sin embargo, en sistemas como los bancos de mejillones (Gutiérrez et al., 2003; Borthagaray & Carranza, 2007), resulta pertinente complementar esta visión taxonómica con un enfoque que considere las funciones que estas especies desempeñan en el ecosistema.

La diversidad funcional es un componente de la biodiversidad que describe la variedad de funciones que desempeñan los organismos de una comunidad, ecosistema o ensamblaje (Tilman, 2001). Es un enfoque complementario al de la diversidad clásica que permite caracterizar una comunidad desde una perspectiva basada en la función que los organismos cumplen en el sistema y no en su identidad como especies (Petchey & Gaston, 2006). Para la cuantificación de la diversidad funcional es necesario estimar el rango y la dispersión de los rasgos funcionales de las especies (Gusmao et al., 2016). Los rasgos funcionales refieren a las características de un organismo, morfo-fisio-fenológicas que impactan el fitness o eficacia darwiniana del mismo, ya sea en el crecimiento, reproducción o sobrevivencia, es decir en su desempeño individual, y que afectan directa o indirectamente procesos ecosistémicos (Violle et al., 2007). Para estudiar la diversidad de funciones existen diversos métodos o enfoques, unos de los más usados en las últimas décadas es el Análisis rasgos Biológicos (BTA por su sigla en inglés, Bremner, 2008). Este tipo de análisis está basado en ordenamientos multivariados que permiten describir los patrones de variación de los rasgos funcionales, dentro de gradientes temporales o espaciales. Diversos estudios han utilizado BTA para la evaluación del funcionamiento de las comunidades bentónicas (Crowe & Russell, 2009; Pacheco et al., 2011) y otros en particular para evaluar los impactos de las actividades antrópicas sobre las mismas (Gusmao et al., 2016; Piló et al., 2016; Garaffo et al., 2018; 2020; Pedelacq et al., 2022).

Las especies de una comunidad suelen reaccionar de distintas formas frente a presiones externas, y los rasgos funcionales asociados a ellas pueden variar según el grado de estrés provocado tanto por cambios en las variables ambientales como por impactos antrópicos. En particular, la urbanización ha emergido como una de las principales fuentes de perturbación en ambientes costeros, intensificándose en las últimas décadas en Sudamérica (Villamarzo et al., 2021). Esta expansión urbana puede modificar profundamente la estructura de las comunidades bentónicas, alterando no sólo la composición taxonómica, sino también las funciones ecológicas que estas cumplen (Garaffo et al., 2018; Pedelacq et al., 2022).

En este contexto, comprender la respuesta de la biodiversidad intermareal ante distintos niveles de intervención humana resulta especialmente relevante en la costa uruguaya. Si bien existen antecedentes sobre la diversidad específica en ecosistemas intermareales del Uruguay (Maytia & Scarabino, 1979; Brugnoli et al., 2007; Giménez et al., 2010; Miloslavich et al., 2016), aún no se han desarrollado estudios que integren de forma complementaria la diversidad taxonómica y funcional en el intermareal rocoso.

## 2. Objetivos e Hipótesis

### 2.1. Objetivo general

Evaluar la estructura y diversidad funcional del ensamble de macroinvertebrados bentónicos asociado a los bancos de mejillones en el intermareal rocoso en la zona interna y media del estuario del Río de la Plata, bajo distintos niveles de perturbación antrópica y en dos temporadas consecutivas (marzo del 2023 y marzo del 2024).

### 2.2. Objetivos específicos

1. Evaluar la diversidad específica de la comunidad de invertebrados bentónicos asociados a los bancos de mejillones del intermareal rocoso a través del análisis de índices clásicos de diversidad (riqueza específica, diversidad de Shannon-Wiener y equitatividad de Pielou) para todos los sitios en ambos períodos.
2. Analizar la estructura de rasgos funcionales en la comunidad de invertebrados bentónicos en las distintas franjas del intermareal y en zonas con distinto grado de perturbación antrópica en los dos períodos.
3. Determinar la relación existente entre la diversidad específica y funcional de la comunidad a lo largo de los dos períodos de muestreo.

### 2.3. Hipótesis

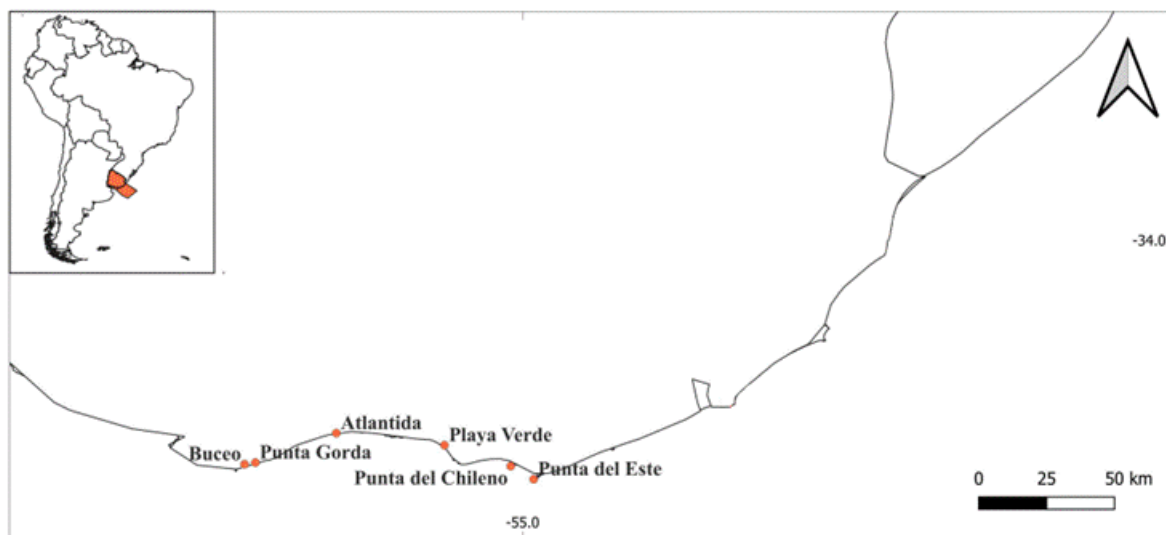
1. La diversidad específica será mayor en las zonas con mayor salinidad y en la franja baja del intermareal.
2. En las zonas de mayor presencia de mejillones, la diversidad en el ensamble será mayor.
3. Se espera que la composición de rasgos funcionales varíe entre las franjas del intermareal, registrando mayor redundancia funcional en las zonas sumergidas del intermareal.
4. La expresión de rasgos funcionales se diferenciará según la zona del estuario y el grado de impacto antrópico.

### 3. Metodología

#### 3.1 Área de Estudio

La costa uruguaya, localizada entre los 34°10'-36°10'S y 55°00'-58°10', tiene una extensión de 670 km e incluye la costa oriental del Río de la Plata (RdlP) y un área expuesta al Océano Atlántico. La variabilidad climática existente en la región es un factor que afecta las características hidrológicas y oceanográficas, generando una gran variación interanual y estacional en las costas (Brugnoli et al., 2007; Defeo et al., 2010; Venturini et al., 2024). La costa uruguaya se encuentra caracterizada por un intermareal angosto, debido a que presenta mareas astronómicas de baja amplitud (aproximadamente 40 cm).

El área de estudio comprende seis puntas rocosas ubicadas en la costa uruguaya, dentro del Estuario del Río de la Plata, tanto en la ZEI como la ZEE (en este trabajo considerada como zona media del estuario), que se extienden desde la playa Buceo en Montevideo (34°54'0"S, 56°7'0"O) hasta Punta del Este (34°58'2,82"S, 54°57'17,98"O) en Maldonado (Figura 1). En cada zona, la selección de los sitios se basó en criterios de exposición al oleaje, accesibilidad y pendiente y, cubriendo un gradiente de perturbación antrópica (bajo, medio y alto) identificado según el índice de González et al. (2014). En orden geográfico de oeste a este, los sitios de muestreo son: Buceo (B), Punta Gorda (PG), Atlántida (AT), Playa Verde (PV), Punta del Chileno (PC) y Punta del Este (PE).



**Figura 1. Mapa del área de estudio y localización de los sitios de muestreo en la costa de Uruguay.** Se indican los seis sitios evaluados, ordenados de oeste a este: Buceo (B), Punta Gorda (PG), Atlántida (AT), Playa Verde (PV), Punta del Chileno (PC) y Punta del Este (PE).

#### 3.2. Colecta de muestras y datos *in situ*

Los sitios de muestreo fueron visitados en marzo de 2023 y marzo de 2024 (Figura 2). Para cada sitio se tomaron 6 unidades muestrales (UM) de 0,04 m<sup>2</sup>, tres en la franja intermareal baja y tres en la media. La franja intermareal alta fue excluida debido a la ausencia de bancos de mejillones. En los casos que fue posible, se tomó registro de las variables ambientales en agua (temperatura, salinidad y pH). Los organismos de cada UM fueron

colectados con raspadores metálicos y espátulas, y almacenados en formol al 4% hasta su análisis en el laboratorio. Las muestras fueron tamizadas con una malla de 0,5 mm, posteriormente se separaron los organismos y fueron identificados bajo lupa, clasificándose al nivel taxonómico más bajo posible utilizando bibliografía especializada.



**Figura 2.** Fotos del sitio Playa Verde para Marzo de 2023 (izquierda) y Marzo de 2024 (derecha).

### 3.3 Análisis de datos

El nivel de urbanización en los sitios de estudio se estimó mediante la aplicación de un índice basado en la metodología de González et al. (2014). Este índice integra siete variables indicadoras de intervención humana: (1) proximidad a centros urbanos, (2) presencia de edificaciones sobre la arena, (3) limpieza de playas, (4) residuos sólidos en la arena, (5) tráfico de vehículos en la zona intermareal, (6) calidad del cielo nocturno y (7) frecuencia de visitantes. Para la cuantificación de estas variables se utilizó una rúbrica que clasifica los niveles de desarrollo en bajo, medio y alto. Cada nivel fue subdividido en puntajes (0–1, 2–3 y 4–5, respectivamente) para otorgar mayor precisión a la estimación, donde el valor "0" representa la ausencia total de la variable y "5" niveles de intervención extremadamente altos. Todas las variables fueron estimadas mediante observación directa en el campo durante las campañas de muestreo.

El índice de urbanización final se calculó mediante el método de estandarización de Gower:

$$(X_0) = (X - X_{\min}) / (X_{\max} - X_{\min})$$

Donde X es el valor asignado a cada variable y X<sub>min</sub> y X<sub>max</sub> corresponden a los valores extremos del rango (0 y 5, respectivamente). Este procedimiento reduce los valores de los indicadores a un rango entre 0 y 1, donde los valores cercanos a "0" indican playas con baja intervención humana y los valores próximos a "1" representan sectores con alta presión urbana (González et al., 2014).

A partir de la observación e identificación bajo lupa, se determinó la abundancia de cada taxón para cada sitio, se calculó la abundancia total (número de individuos por muestra), así como la abundancia relativa (%) de cada taxón para caracterizar la estructura de la

comunidad en ambos periodos. Para facilitar la comparación de la importancia jerárquica de las especies entre años y zonas, se elaboraron tablas de composición taxonómica detallando la contribución porcentual de los grupos dominantes. Adicionalmente, la abundancia de los mejillones (sumando todas las especies) se analizó de forma independiente para ser utilizada posteriormente como variable explicativa de los patrones de diversidad.

Para evaluar la estructura y diversidad del ensamble de macroinvertebrados en cada sitio y franja, se calcularon los índices ecológicos clásicos. La riqueza específica (S) se definió como el número total de especies presentes en cada muestra. La diversidad se estimó mediante el índice de Shannon-Wiener (H'), el cual cuantifica la incertidumbre asociada a la identidad taxonómica de un individuo seleccionado al azar, siguiendo la expresión:

$$H' = - \sum (p_i * \ln(p_i))$$

donde  $p_i = n_i / N$ , siendo  $n_i$  el número de individuos de la especie  $i$  y  $N$  el número total de individuos en la muestra (Shannon 1948). La equitatividad de Pielou (J') se utilizó para describir la uniformidad en la distribución de individuos entre las especies presentes, según la fórmula:

$$J' = H' / \ln(S)$$

donde  $H'$  es la diversidad de Shannon-Wiener y  $S$  la riqueza de especies. Este índice permite estandarizar la diversidad observada respecto a la riqueza máxima teórica (Pielou, 1969). Finalmente, se calculó la dominancia de Simpson (D), que representa la probabilidad de que dos individuos seleccionados al azar pertenezcan a la misma especie, mediante la expresión:

$$D = \sum (p_i^2)$$

donde  $\sum$  es la sumatoria y  $p_i^2$  es la proporción de la especie  $i$  al cuadrado. Valores cercanos a 1 indican una alta dominancia de pocas especies, mientras que valores cercanos a 0 reflejan una distribución más equitativa (Simpson, 1949). Todos los índices fueron calculados usando el Past Software 4.3.

Dado que los datos no cumplieron con los supuestos de normalidad (Test de Shapiro-Wilk,  $p < 0.05$ ), se empleó análisis de Kruskal- Wallis para ver si las diferencias de los índices entre años fueron significativas. Se realizó un Escalamiento Multidimensional No Métrico (NMDS) utilizando la distancia de Bray-Curtis para evaluar la similitud en la composición de las comunidades bentónicas. Finalmente, se realizó un análisis SIMPER para identificar las especies que más contribuyeron a las diferencias entre la comunidad bentónica en los dos años de muestreo. De manera de poder identificar la franja en cada sitio, se agregó una última letra a cada sigla para discriminar entre la zona media del intermareal (M) y la zona baja (B).

Para evaluar el efecto de los bancos de mejillones sobre la biodiversidad de la comunidad, se evaluó gráficamente la relación entre la abundancia de mejillones y los índices de diversidad de la comunidad asociada: riqueza de taxones, índice de diversidad de Shannon-Wiener y abundancia total. Este análisis se realizó de forma comparativa entre los periodos

de muestreo (2023 y 2024) y los niveles de urbanización (Bajo y Medio). Los datos se visualizaron mediante diagramas de dispersión de puntos centrales y barras de error, discriminados por el sitio.

Para analizar cómo varía el conjunto de rasgos funcionales de la comunidad macrobentónica en el espacio y en el tiempo, se realizó un análisis de rasgos biológicos (BTA). Los rasgos seleccionados comprenden diferentes aspectos de la historia de vida, comportamiento, y morfología de cada una de las especies identificadas, usando como base aquellos que han sido utilizados con éxito en otros estudios (Gusmao et al., 2016; Vinagre et al., 2017; Garaffo et al. 2018, 2020; Pedelacq et al., 2022). Se utilizaron seis rasgos: profundidad de penetración en el sustrato, tamaño máximo, modo de alimentación, hábitat, movilidad relativa del adulto y tolerancia a la polución (AMBI). Luego estos se dividieron en categorías para representar el rango de variación de cada uno de ellos. A cada taxón se le asignó un valor de 0 a 3 para cada una de las categorías de cada rasgo, aplicando el procedimiento de “codificación difusa” (fuzzy coding; Chevene et al., 1994). Esta codificación permite que los taxones se adecuen a cada categoría de forma gradual, con un 0 como nula afinidad a esa categoría y un 3 como la completa afinidad a esta. Cada valor de cada categoría de rasgo se multiplicó por la abundancia de cada taxón, obteniendo así un valor para cada rasgo en cada UM.

A partir de esta matriz de datos y considerando las distancias Euclidianas, se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) mediante el programa PAST 4.3, para evaluar cómo varían los sitios según los rasgos funcionales. Para identificar las categorías de rasgos que caracterizan a las comunidades, se calculó la densidad relativa de cada categoría de rasgos en cada sitio. Para identificar los rasgos específicos en cada año (2023 y 2024), se aplicó un análisis SIMPER, para el cuál los datos fueron estandarizados por el total de la muestra (Relativización) de forma que cada valor se dividió por el total de su fila o columna, transformando las abundancias en proporciones (0 a 1), minimizando así el efecto de las especies dominantes.

**Tabla 1.** Rasgos biológicos utilizados en el BTA con sus categorías y etiquetas correspondientes.

<b>Rasgos Biológicos</b>	<b>Categorías de Rasgos</b>	<b>Etiquetas de Rasgos</b>
Profundidad de Penetración	Superficie	T1
	0-3 cm	T2
	3-8 cm	T3
	>8 cm	T4
Tamaño máximo	Muy pequeño <1 cm	T5
	Pequeño 1-3 cm	T6
	Medio >3 cm	T7
Modo de Alimentación	Depositívoro	T8
	Filtrador/Suspensívoro	T9
	Oportunista/ Carroñero	T10
	Raspador	T11
	Predador	T12

Hábitat	Habitante de Madrigueras	T13
	Adherido al sustrato	T14
	Tubícola	T15
	Vida libre	T16
Movilidad relativa adulta	Nula	T17
	Baja	T18
	Media	T19
	Alta	T20
Tolerancia a la Polución	Susceptible (I)	T21
	Indiferente (II)	T22
	Tolerante (III)	T23
	Oportunista de 2° orden	T24
	Oportunista de 1° orden	T25

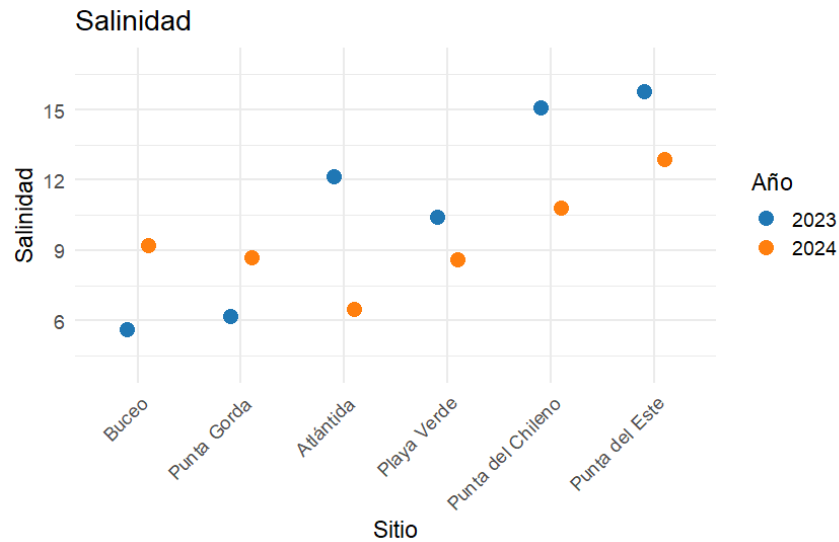
---

## 4. Resultados

### 4.1 Parámetros ambientales del agua

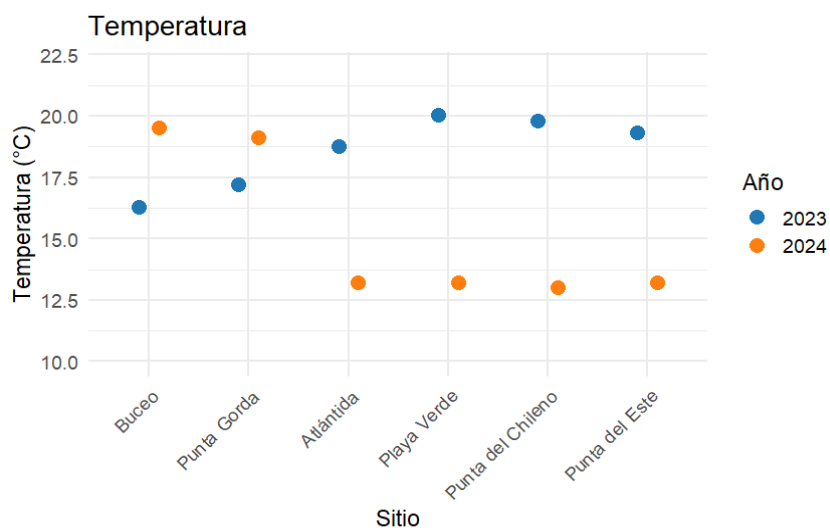
Durante el periodo de estudio, las variables ambientales mostraron fluctuaciones tanto espaciales como interanuales (Figura 3 y 4). En marzo de 2023 la salinidad presentó un promedio de  $10,87 \pm 4,32$ , exhibiendo un marcado gradiente creciente en sentido oeste-este; los valores oscilaron entre un mínimo de 5,6 en B (zona interna) y un máximo de 15,78 en PE (zona media). Por su parte, la temperatura media fue de  $18,56 \pm 1,5$  °C, con registros máximos en la zona media del estuario (PV: 20,05 °C) y un mínimo en B (16,3 °C) (Figura 4). El pH tuvo un valor medio de  $8,18 \pm 0,4$  con máximos en la zona media (8,75 de pH en PV), y mínimos en B (7,8 de pH).

En marzo de 2024, se observó un descenso generalizado en los valores de temperatura y una menor variabilidad en la salinidad. La salinidad media fue de  $9,45 \pm 2,18$ , con un máximo en PE (12,9) y con un mínimo en AT (6,5) (Figura 3). La temperatura registró un promedio menor al año anterior ( $15,2 \pm 3,1$  °C), con un rango de variación desde los 13 °C en PC hasta los 19,5 °C en B. Cabe señalar que para este periodo no se dispuso de



registros de pH.

**Figura 3. Salinidad del agua en los sitios de muestreo durante marzo de 2023 y 2024.** Los sitios se presentan ordenados geográficamente de oeste a este. Los colores indican el año de muestreo: azul (2023) y naranja (2024).



**Figura 4. Temperatura superficial del agua (°C) en los sitios de muestreo durante marzo de 2023 y 2024.** Los sitios se presentan ordenados geográficamente de oeste a este. Los colores indican el año de muestreo: azul (2023) y naranja (2024).

## 4.2 Índice de Urbanización

Los valores del Índice de Urbanización (IU) revelaron un gradiente de intervención humana moderada a lo largo de la costa, con valores que oscilaron entre 0,33 y 0,50. La mayor presión antrópica se registró en el extremo oeste del gradiente, específicamente en la zona de Montevideo, donde B (0,50) y PG (0,45) presentaron los índices más elevados. Por el contrario, el valor mínimo de urbanización se observó en PC (0,33), seguido por AT (0,35).

**Tabla 2.** Índice de Urbanización (UI) normalizado para los sitios de muestreo en el estuario del Río de la Plata.

Sitio	Índice de Urbanización (UI)*
Buceo	0,50
Punta Gorda	0,45
Atlántida	0,35
Playa Verde	0,38
Punta del Chileno	0,33
Punta del Este	0,42

\*Valores normalizados mediante la fórmula:  $UI = (X / X_{max} - X_{min})$ . Los valores cercanos a 1 indican mayor presión antrópica, mientras que valores cercanos a 0 indican menor urbanización.

## 4.3 Abundancia de la macrofauna

En los dos años de muestreo se recolectaron un total de 44000 individuos de 26 taxa diferentes. Los organismos más abundantes en el estudio fueron los balanos *Amphibalanus improvisus* y *Chthamalus bisinuatus*, seguidos por los mejillones *Brachidontes darwinianus* y *Brachidontes rodriguezii*. Los poliquetos *Capitella capitata* y *Alitta succinea* también tuvieron abundancias destacables en ambos años, así como las anémonas (Actiniaria).

En 2023, se recolectaron 14035 individuos de 23 grupos taxonómicos diferentes (Tabla 3). La comunidad bentónica estuvo dominada por *Chthamalus bisinuatus*, que representó el 17,54% de la abundancia total, seguida por *Brachidontes rodriguezii* (13,74%), *Brachidontes darwinianus* (12,10%) y *Capitella capitata* (11,16%). Actiniaria indet. aportó el 9,01% de la abundancia, mientras que *Amphibalanus improvisus* y *Mytilus* spp. representaron el 6,88% y 6,12%, respectivamente. *Alitta succinea* alcanzó el 5,54% y Tanaidacea indet. el 5,12%. El resto de los taxones presentaron abundancias inferiores al 3%, incluyendo Amphipoda indet. (2,33%), Syllidae spp. (2,80%), *Mytella strigata* (1,79%), Lapa indet. (1,59%) y Nemertea indet. (1,48%), mientras que los demás grupos registraron valores inferiores al 1%.

En 2024 se recolectaron un total de 29965 individuos distribuidos en 20 taxa (Tabla 3). La estructura de la comunidad mostró una marcada dominancia de *Amphibalanus improvisus*, que concentró el 48,37% de la abundancia total. *Brachidontes darwinianus* representó el 27,15%, seguido por *B. rodriguezii* (7,94%) y *Alitta succinea* (6,49%). *Capitella capitata*

alcanzó el 2,05%, mientras que Actiniaria indet. y Amphipoda indet. presentaron valores similares, con 1,73% y 1,75%, respectivamente. El resto de los grupos presentó abundancias inferiores al 1,5%, incluyendo *Mytilus* spp. (1,37%), *Mytella strigata* (1,24%), Lapa indet. (0,77%) y *Oligochaeta* spp. (0,42%).

**Tabla 3.** Composición taxonómica y abundancia relativa (%) de la comunidad bentónica durante los periodos de muestreo (marzo 2023 y marzo 2024).

Filo	Clase	Taxa	Ab. 2023 (%)	Ab. 2024 (%)
<b>Mollusca</b>	<b>Bivalvia</b>	<i>Amarillodesma mactroides</i>	0,53	0,01
		<i>Brachidontes rodriguezii</i>	13,74	7,94
		<i>Brachidontes darwinianus</i>	12,10	27,15
		<i>Mytilus</i> spp.	6,12	1,37
		<i>Mytella strigata</i>	1,79	1,24
	<b>Gastropoda</b>	<i>Heleobia australis</i>	0,00	0,01
		Lapa indet.	1,59	0,77
<b>Arthropoda</b>	<b>Malacostraca</b>	Brachyura indet.	1,28	0,33
		Amphipoda indet.	2,33	1,75
		Tanaidacea indet.	5,12	0,04
		Isopoda indet.	0,51	0,04
		<b>Thecostraca</b>	<i>Amphibalanus improvisus</i>	6,88
		<i>Chthamalus bisinuatus</i>	17,54	0,00
<b>Cnidaria</b>	<b>Anthozoa</b>	Actiniaria indet.	9,01	1,73

<b>Annelida</b>	<b>Polychaeta</b>	Syllidae spp.	2,80	0,00
		Spionidae spp.	0,19	0,14
		<i>Capitella capitata</i>	11,16	2,05
		<i>Alitta succinea</i>	5,54	6,49
		Phyllodocidae	0,01	0,00
		<i>Halosydnella</i> spp.	0,19	0,00
	<b>Clitellata (Oligochaeta)</b>	Oligochaeta spp.	0,00	0,42
<b>Platyhelminthes</b>	<b>Platyhelminthes</b>	Platyhelminthes indet. 1	0,03	0,07
		Platyhelminthes indet. 2	0,04	0,00
<b>Nemertea</b>	<b>Nemertea</b>	Nemertea indet.	1,48	0,05
<b>Pycnogonida</b>	<b>Pycnogonida</b>	Pycnogonida indet.	0,00	0,003
<b>Nematoda</b>	<b>Nematoda</b>	Nematoda indet.	0,01	0,00

---

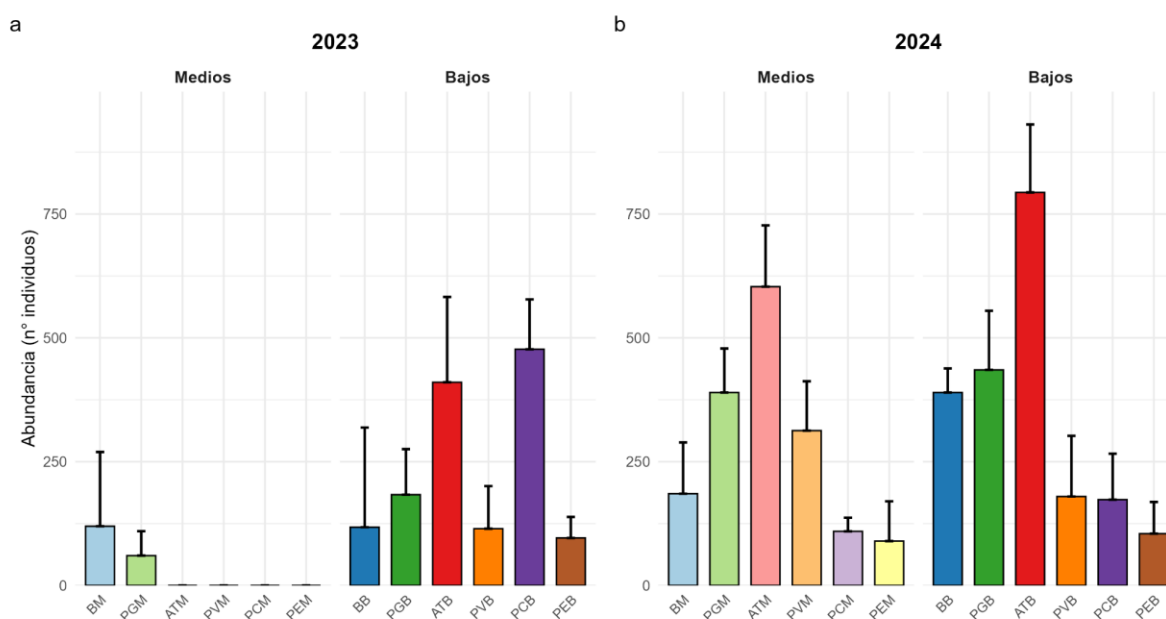
#### 4.4 Abundancia de Mejillones

La abundancia total de mejillones, integrando a todas las especies registradas (*Brachidontes rodriguezii*, *B. darwinianus*, *Mytilus* spp. y *Mytella strigata*), presentó variaciones significativas entre los períodos de muestreo.

En marzo de 2023 se observó para la franja media una ausencia total de ejemplares en los sitios AT, PC, PV y PE, mientras que B y PG presentaron medias de  $120 \pm 150$  y  $60 \pm 49$  individuos respectivamente (Figura 5a). En cambio, para la franja baja se registraron individuos en todos los sitios, con una media máxima de  $477 \pm 101$  en PC, seguida por AT con  $410 \pm 172$  y PG con  $183 \pm 92$ . El mínimo para esta franja se registró en PE y fue de  $96 \pm 43$  (Figura 5a).

En marzo de 2024, para la franja media, se destacó el sitio AT con una media de  $603 \pm 124$  individuos, seguido por PG con  $390 \pm 89$ , PV con  $313 \pm 100$  y B con  $185 \pm 103$ . El valor mínimo de esta franja se observó en PE ( $90 \pm 80$ ) (Figura 5b). La franja baja para este año

registró su máximo en AT con  $794 \pm 137$  individuos, seguida por PG con  $435 \pm 119$  y B con  $390 \pm 49$  ejemplares. El valor mínimo registrado para esta franja fue de  $105 \pm 64$  individuos, registrado en PE (Figura 5b).



**Figura 5. Abundancia de mejillones expresada en n° individuos (media  $\pm$  DE) durante los años 2023 (a) y 2024 (b).** Dentro de cada panel, las gráficas muestran la comparación entre las franjas intermareales: Medios (izquierda, sufijo M) y Bajos (derecha, sufijo B). Las barras de error representan la desviación estándar. Los sitios se presentan ordenados geográficamente de oeste a este: Buceo (B), Punta Gorda (PG), Atlántida (AT), Playa Verde (PV), Punta del Chileno (PC) y Punta del Este (PE).

#### 4.5 Diversidad Específica

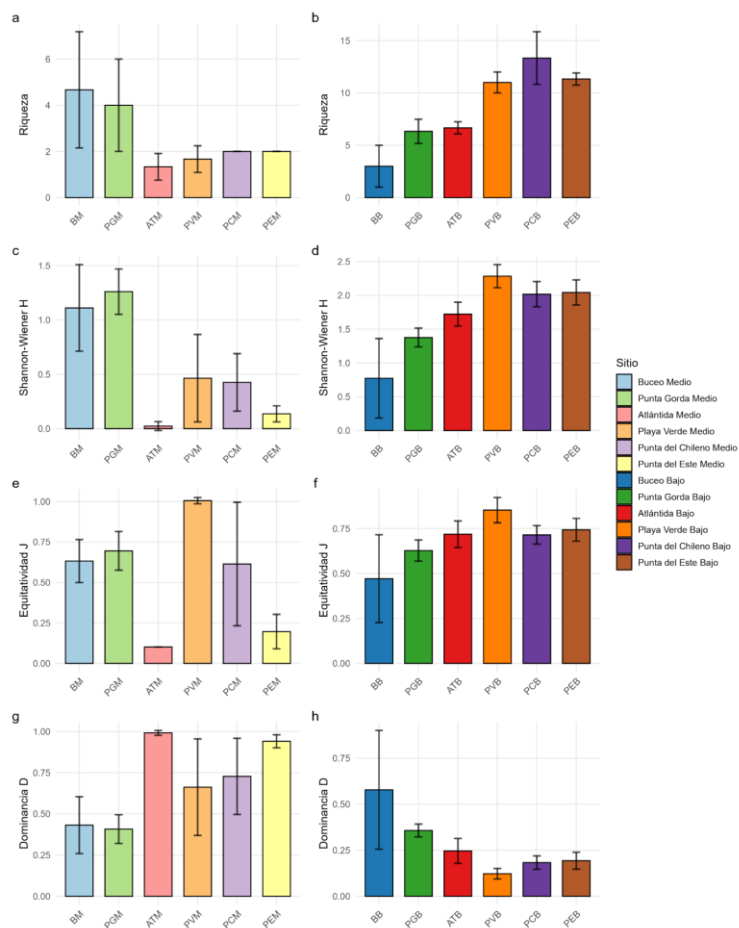
Los índices de biodiversidad para el periodo 2023 presentaron variaciones en función de la franja intermareal y la ubicación geográfica a lo largo del estuario (Figura 6). Los cambios en la estructura de la comunidad fueron analizados mediante el test de Kruskal-Wallis, cuyos resultados de significancia para cada factor y periodo se detallan en la Tabla 5.

La riqueza de especies para este período tuvo un valor medio de  $7,69 \pm 5,78$ , siendo mayor en las franjas bajas que en las medias ( $p = 0,001$ ), tendencia que se acentuó en los sitios externos; el valor máximo se registró en PCB ( $13,3 \pm 2,5$ ) y el mínimo en ATM ( $1,3 \pm 0,5$ ) (Figura 6a, b). De manera análoga, el índice de diversidad de Shannon-Wiener tuvo un valor medio de  $1,14 \pm 0,79$  ( $H'$ ) exhibiendo valores más altos en las franjas bajas ( $p < 0,001$ ) y en la zona media respecto a la interna ( $p = 0,001$ ), alcanzando un máximo de  $2,28 \pm 0,17$  en PVB y un mínimo de  $0,02 \pm 0,04$  en ATM (Figura 6c, d). Por su parte, la equitatividad de Pielou ( $J'$ ) tuvo un valor medio de  $0,58 \pm 0,30$ , y no exhibió patrones espaciales o verticales definidos ( $p = 0,214$ ), mostrando una alta variabilidad entre sitios, aunque sí mostró variaciones espaciales entre zonas ( $p=0,002$ ), con un máximo en PVM ( $1,0 \pm 0,02$ ) y un mínimo en ATM ( $0,10 \pm 0,01$ ) (Figura 6e, f). La dominancia de Simpson ( $D$ ) presentó un comportamiento inverso a  $H'$  y la riqueza, con un promedio de  $0,49 \pm 0,31$ , exhibiendo valores más altos en las franjas medias que en las bajas ( $p = 0,001$ ) para la mayoría de los

sitios (Figura 6g, h). Este índice alcanzó un máximo de  $0,99 \pm 0,01$  en ATM, indicando una comunidad dominada por un solo taxón, mientras que el valor mínimo de dominancia se registró en PVB ( $0,12 \pm 0,03$ ).

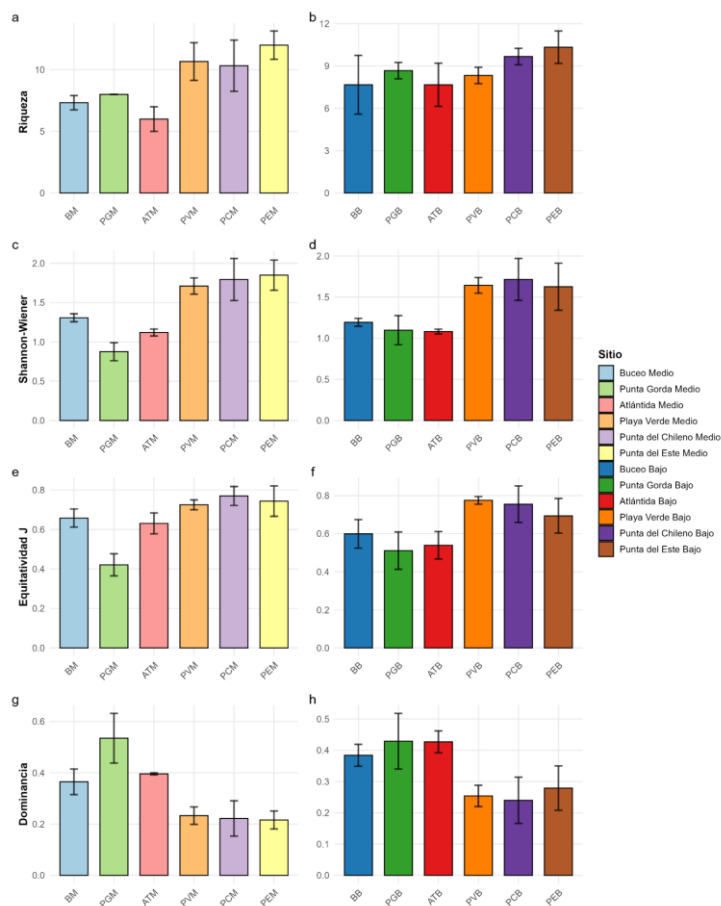
**Figura 6. Índices de biodiversidad en comunidades intermareales durante el periodo de marzo de 2023.** Comparación de la estructura comunitaria entre diferentes sitios de muestreo segregados por franja intermareal: franja media (sufijo M, paneles de la izquierda) y franja baja (sufijo B, paneles de la derecha). Los gráficos presentan los valores promedio de Riqueza de especies (a, b), Diversidad de Shannon-Wiener ( $H'$ ) (c, d), Equitatividad de Pielou ( $J'$ ) (e, f) e Índice de Dominancia de Simpson ( $D$ ) (g, h). Las barras de error representan la desviación estándar. Los sitios se presentan ordenados geográficamente de oeste a este: Buceo (B), Punta Gorda (PG), Atlántida (AT), Playa Verde (PV), Punta del Chileno (PC) y Punta del Este (PE).

Para el periodo de marzo 2024 la riqueza de especies (media:  $8,58 \pm 2,27$ ) exhibió un incremento progresivo desde la zona interna hacia la media del estuario, registrando su valor mínimo en ATM ( $6,0 \pm 1,0$ ) y su máximo en PEM ( $12,0 \pm 1,0$ ) aunque esta tendencia espacial no resultó significativa para este año ( $p = 0,345$ ) (Figura 7a, b). El índice de



Shannon-Wiener ( $H'$ ) tuvo un valor medio de  $1,37 \pm 0,42$  y siguió una tendencia similar, con una diversidad significativamente más elevada en la zona media respecto a la interna ( $p = 0,041$ ) y en las franjas bajas respecto a las medias ( $p = 0,008$ ); los valores oscilaron entre un mínimo de  $0,87 \pm 0,11$  en PGM y un máximo de  $1,85 \pm 0,2$  en PEM (Figura 7c, d).

Por otro lado, la equitatividad de Pielou ( $J'$ ) con una media de  $0,63 \pm 0,16$ , fue superior en la zona media en comparación con la interna ( $p = 0,018$ ), sin mostrar tendencias claras entre las franjas del intermareal ( $p = 0,442$ ) (Figura 7e, f). Los registros para este índice variaron desde un mínimo de  $0,51 \pm 0,1$  en PGB hasta un máximo de  $0,77 \pm 0,02$  en PVB. La dominancia de Simpson ( $D$ ) mostró un comportamiento opuesto a la riqueza, promediando  $0,35 \pm 0,16$ , y a diferencia de lo observado en el periodo anterior, no mostró un patrón espacial definido entre zonas ( $p=0,115$ , no significativo) (Figura 7g, h). Las franjas bajas presentaron, en general, una mayor dominancia que las medias ( $p = 0,015$ ), exceptuando el máximo de  $0,43 \pm 0,09$  en PG, mientras que el valor mínimo se registró en PE ( $0,21 \pm 0,03$ ). Cabe destacar que todos los índices exhibieron desvíos estándares menores en 2024 que



en 2023, indicando una mayor homogeneización y estabilidad en la comunidad.

**Figura 7. Índices de biodiversidad en comunidades intermareales durante el periodo de marzo de 2024.** Comparación de la estructura comunitaria entre diferentes sitios de muestreo segregados por franja intermareal: franja media (sufijo M, paneles de la izquierda) y franja baja (sufijo B, paneles de la derecha). Los gráficos presentan los valores promedio de Riqueza de especies (a, b), Diversidad de Shannon-Wiener ( $H'$ ) (c, d), Equitatividad de Pielou ( $J'$ ) (e, f) e Índice de Dominancia de Simpson ( $D$ ) (g, h). Las barras de error representan la desviación estándar. Los sitios se presentan ordenados geográficamente de oeste a este: Buceo (B), Punta Gorda (PG), Atlántida (AT), Playa Verde (PV), Punta del Chileno (PC) y Punta del Este (PE).

El análisis univariado (Kruskal-Wallis) reveló que el control ambiental sobre la comunidad no fue constante entre periodos. A nivel global, la Zona y la Franja resultaron ser los principales forzantes de la diversidad ( $p < 0,05$ , Tabla 5). Sin embargo, al separar el análisis por año, se observó que durante el 2023, tanto la Zona como la Franja actuaron como forzadores determinantes para la Riqueza, la diversidad ( $H'$ ) y la Dominancia ( $p < 0,01$  en todos los casos). Por el contrario, durante el 2024, el efecto de la Zona dejó de ser significativo para la Riqueza ( $p = 0,345$ ) y la Dominancia ( $p = 0,115$ ), sugiriendo una mayor uniformidad espacial de estos índices.

**Tabla 5. Análisis de efectos simples globales y particionados por año.** Resultados de significancia ( $p$ ) obtenidos mediante el test de Kruskal-Wallis. Los valores comparan el efecto individual de cada factor sobre los índices bióticos para el total de los datos y para cada periodo anual de forma independiente.

Variable	Factor Año (Global)	Factor Zona (Global)	Factor Franja (Global)	Zona 2023	Franja 2023	Zona 2024	Franja 2024
Riqueza	0,308 (ns)	<b>0,011 (*)</b>	<b>&lt; 0,001 (***)</b>	<b>0,005 (**)</b>	<b>0,001 (***)</b>	0,345 (ns)	<b>0,012 (*)</b>
Shannon ( $H'$ )	0,347 (ns)	<b>0,002 (**)</b>	<b>&lt; 0,001 (***)</b>	<b>0,001 (***)</b>	<b>&lt; 0,001 (***)</b>	<b>0,041 (*)</b>	<b>0,008 (**)</b>
Dominancia (D)	0,230 (ns)	<b>0,001 (***)</b>	<b>&lt; 0,001 (***)</b>	<b>&lt; 0,001 (***)</b>	<b>0,001 (***)</b>	0,115 (ns)	<b>0,015 (*)</b>
Equitatividad ( $J'$ )	0,906 (ns)	<b>&lt; 0,001 (***)</b>	0,107 (ns)	<b>0,002 (**)</b>	0,214 (ns)	<b>0,018 (*)</b>	0,442 (ns)
Abundancia total	0,124 (ns)	<b>0,004 (**)</b>	0,137 (ns)	<b>0,015 (*)</b>	0,551 (ns)	<b>0,032 (*)</b>	0,098 (ns)
Abundancia Mejillones	<b>&lt; 0,001 (***)</b>	<b>0,002 (**)</b>	<b>0,002 (**)</b>	<b>0,001 (***)</b>	<b>0,024 (*)</b>	<b>0,008 (**)</b>	<b>0,011 (*)</b>

(ns): no significativo ( $p > 0,05$ ); (\*):  $p < 0,05$ ; (\*\*):  $p < 0,01$ ; (\*\*\*):  $p < 0,001$ .

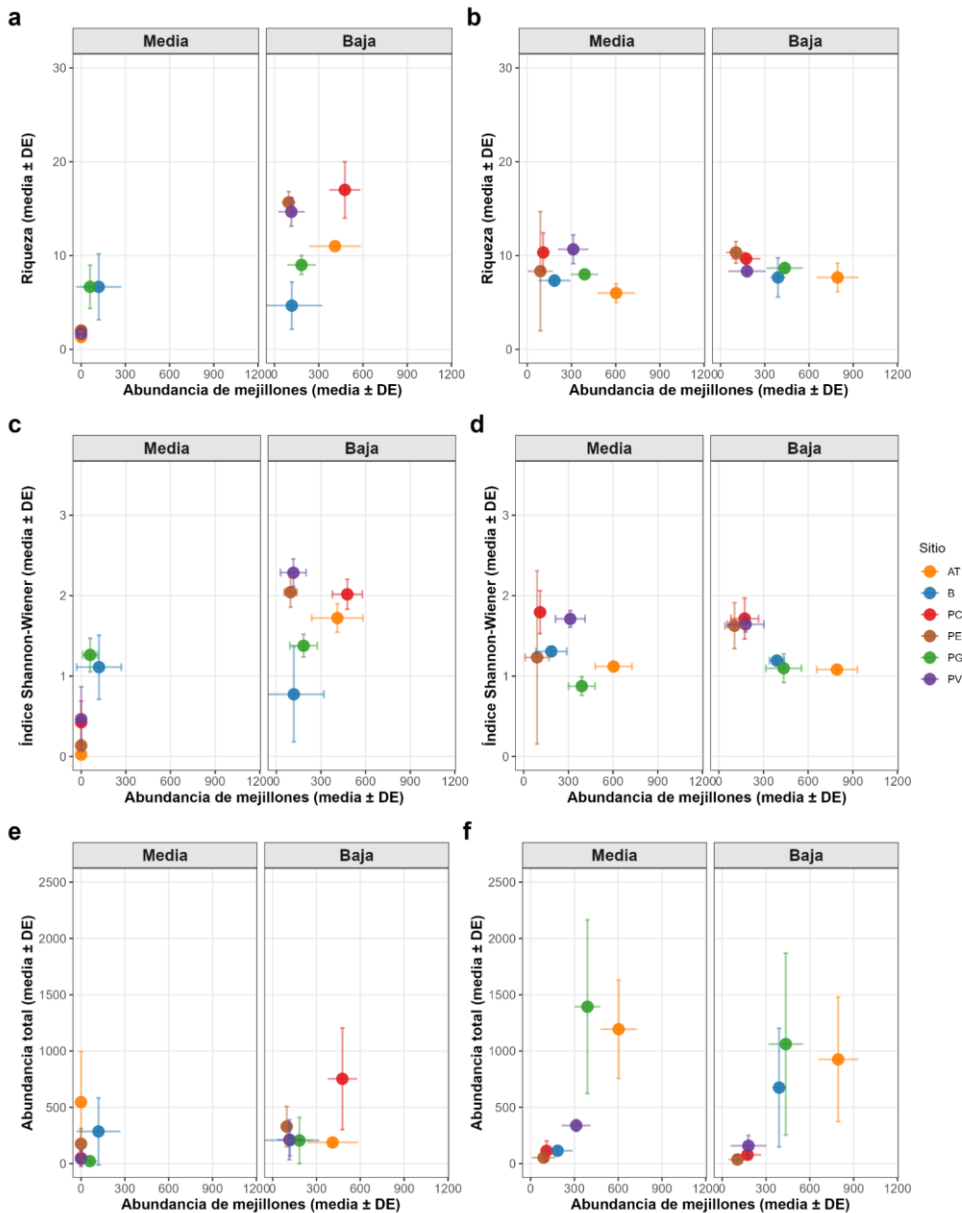
#### 4.6 Relación entre la Abundancia de Mejillones y los Parámetros de la Comunidad

El análisis de la relación entre la abundancia de mejillones y la estructura de la comunidad también reveló patrones contrastantes entre los años de estudio (Figura 8). Durante marzo de 2023 se observó que, tanto la riqueza de especies como la diversidad de Shannon-Wiener ( $H'$ ) aumentaron en relación con el incremento de la abundancia de mejillones, especialmente en la franja baja del intermareal (Figura 8a, c).

Por el contrario, en 2024 la riqueza y el índice de Shannon mostraron una tendencia decreciente en relación al aumento de abundancias de mejillones en ambas franjas del

intermareal (Figura 8b, d). Este fenómeno fue particularmente evidente en los sitios de la zona interna donde los bancos de mejillones alcanzaron sus densidades máximas.

A diferencia de los índices de diversidad, la abundancia total de la comunidad (excluyendo a los balanos) mantuvo una relación positiva constante en ambos periodos, incrementándose de manera proporcional al aumento en la abundancia de mejillones

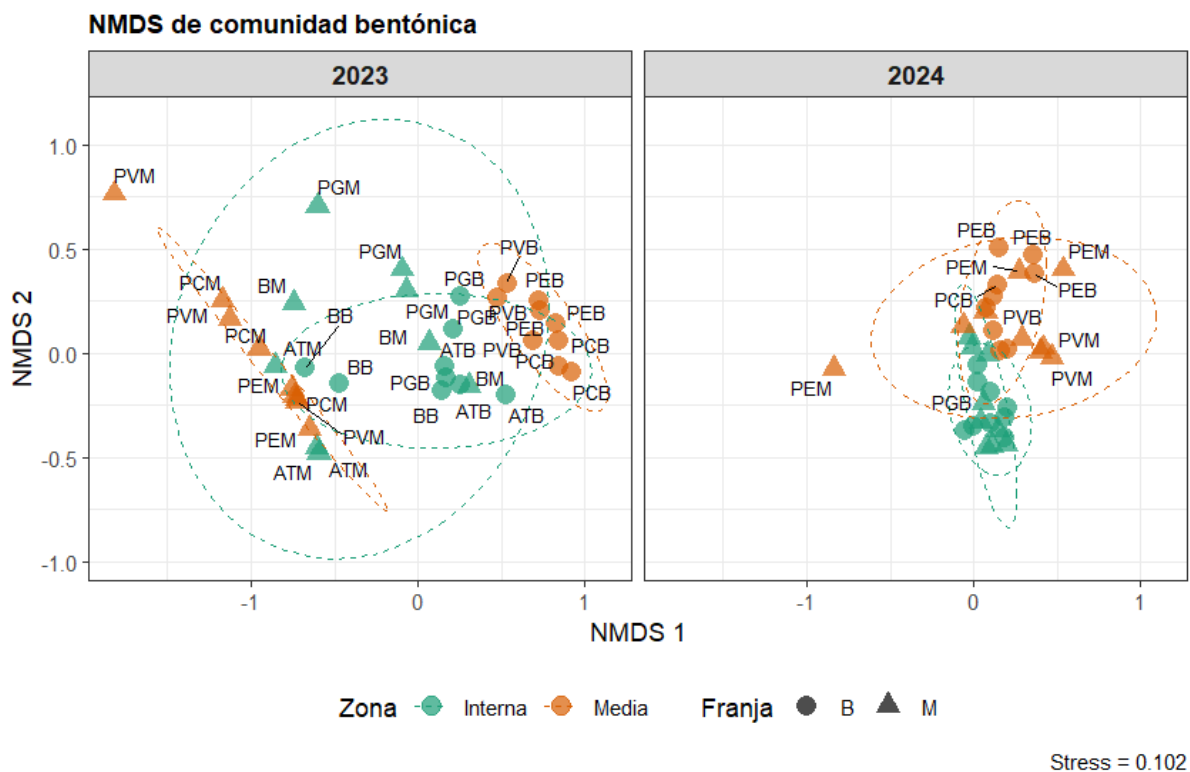


(Figura 8e, f).

**Figura 8. Relación entre la abundancia de mejillones y parámetros de la comunidad intermareal (marzo 2023 y 2024).** Los paneles de la columna izquierda (a, c, e) corresponden a 2023 y los de la derecha (b, d, f) a 2024. Se representa la relación de la abundancia de mejillones con: la Riqueza de especies (a, b), el Índice de Shannon-Wiener ( $H'$ ) (c, d) y la abundancia total de la comunidad excluyendo balanos (e, f). Cada gráfico distingue entre la franja baja y media del intermareal. Los puntos indican los valores promedio por sitio ( $\pm$  DE).

## 4.7 Análisis integral de la comunidad

El ordenamiento de las comunidades mediante NMDS (Figura 9) reflejó que los agrupamientos estuvieron definidos principalmente por la ubicación en el estuario (Zona), aunque la configuración interna de estos grupos varió notablemente entre años. En el muestreo de 2023, se observó una separación clara entre las elipses de confianza de las zonas Interna y Media. Un rasgo distintivo de este periodo fue la marcada segregación vertical dentro de la Zona Media del estuario, donde los puntos correspondientes a la franja media y baja mostraron una dispersión divergente y una ausencia de solapamiento en el espacio multivariado. Esto indica que, bajo las condiciones de dicho año, la estructura de la comunidad estuvo fuertemente particionada por el gradiente de exposición mareal. Por el contrario, en 2024 se registró un solapamiento generalizado entre las elipses de las zonas interna y media, junto con una reducción de la distancia entre franjas en la Zona Media.



**Figura 9. Escalamiento Multidimensional No Métrico (NMDS) de la estructura de la comunidad acompañante.** El ordenamiento se basa en la matriz de abundancia de especies con transformación  $\log(x+1)$  y distancia de similitud de Bray-Curtis. Los paneles representan los periodos de marzo de 2023 (izquierda) y marzo de 2024 (derecha). Los colores indican la Zona (Verde: Interna; Naranja: Media) y las formas representan la Franja (Círculos: baja; Triángulos: media). Se detalla el valor de Estrés (Stress < 0,2), validando la representatividad de la ordenación bidimensional.

El análisis SIMPER (Tabla 6) permitió identificar los taxones de la comunidad asociada a los bancos de mejillones (sin contar estas especies) que explicaron el 97% de la disimilitud interanual. Los resultados muestran una reestructuración profunda liderada por el aumento en la abundancia de poliquetos y la sustitución de especies de balanos. El poliqueto *Alitta*

*succinea* y los Anfípodos fueron los principales indicadores del cambio hacia 2024 ( $p < 0,005$ ), duplicando sus abundancias promedio.

Resulta de especial interés el comportamiento de los balanos: mientras que *Amphibalanus improvisus* aumentó su dominancia, la especie *Chthamalus bisinuatus*, que era un componente relevante en 2023, no registró ningún individuo en el segundo periodo ( $p = 0,045$ ). Asimismo, el análisis detectó la presencia de Oligoquetos y Platelminetos como nuevos taxones para este año.

De los 26 taxones registrados, la persistencia de 18 grupos en ambos años conformó el núcleo estructural de la comunidad asociada a los bancos de mejillones. No obstante, el análisis SIMPER (Tabla 6) demostró que la divergencia interanual estuvo traccionada por el recambio de taxones especialistas y la fluctuación de los dominantes.

En 2023, la comunidad se caracterizó por la presencia de cinco taxones de afinidad marina, donde el balano *Chthamalus bisinuatus* fue el principal descriptor de la disimilitud interanual (Contrib. = 4,2%;  $p = 0,045$ ), junto con la presencia de poliquetos de las familias Syllidae y Halosydnella, además de Platelminetos y Nematodos.

En contraposición, en 2024 el pool de especies cambió, con taxones con afinidades estuarinas, registrados únicamente en ese año. Entre ellos, los Oligoquetos ( $p = 0,001$ ) y el gasterópodo *Heleobia australis* ( $p = 0,015$ ) actuaron como los principales indicadores bióticos del cambio ambiental, aportando a la homogeneización de la comunidad observada en el análisis multivariado.

**Tabla 6. Análisis SIMPER de la comunidad asociada a bancos de mejillones (2023 vs 2024).** Resultados basados en la matriz de abundancia transformada ( $\log x + 1$ ). Se reportan los taxones con una contribución mayor al 2% a la disimilitud total.

Taxón (Grupo)	Prom. 2023	Prom. 2024	Contrib %	Cumul. %	p-valor
<i>Amphibalanus improvisus</i>	2,99	4,21	17,8	17,8	0,803 (ns)
<i>Alitta succinea</i>	<b>1,82</b>	<b>3,39</b>	<b>17,0</b>	<b>34,8</b>	<b>&lt; 0,001 (*)</b>
<i>Actiniaria spp.</i>	1,69	1,38	12,1	46,9	0,216 (ns)
<i>Amphipoda</i>	<b>1,16</b>	<b>1,89</b>	<b>11,8</b>	<b>58,7</b>	<b>0,003 (*)</b>
<i>Capitella capitata</i>	1,53	0,98	10,1	68,8	0,353 (ns)
<i>Brachyura</i>	<b>0,76</b>	<b>0,96</b>	<b>6,6</b>	<b>75,4</b>	<b>0,001 (*)</b>
<i>Chthamalus bisinuatus</i>	<b>4,23</b>	<b>0,00</b>	<b>4,2</b>	<b>79,6</b>	<b>0,045 (*)</b>
<i>Nemertinos</i>	0,68	0,20	3,7	83,3	0,166 (ns)
<i>Spionidae</i>	0,26	0,44	3,6	86,9	0,074 (ns)

(ns): no significativo ( $p > 0,05$ ); (\*):  $p < 0,05$ .

#### 4.8 Diversidad Funcional

El análisis de la diversidad funcional se centró en caracterizar los rasgos de la comunidad macrobentónica asociada a los bancos de mejillones, considerando a estos últimos como los proveedores de la matriz física y estructural del hábitat. Por este motivo, los individuos



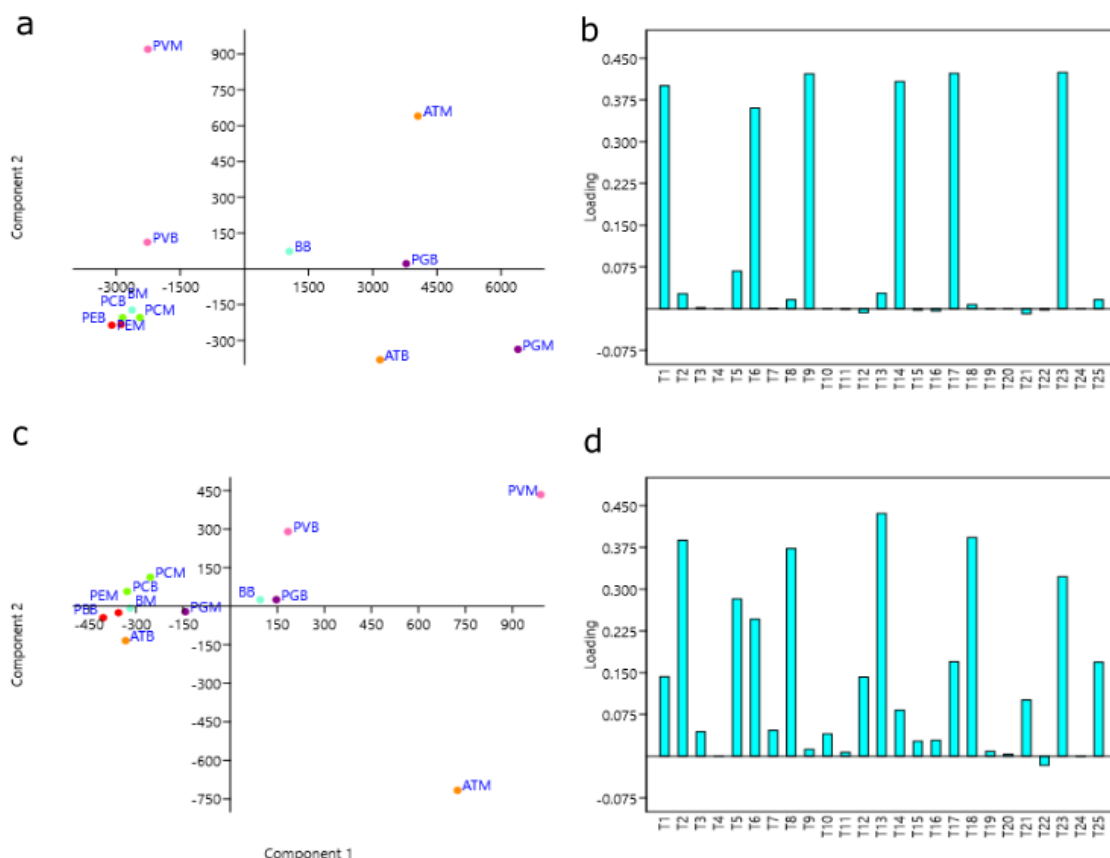
**Figura 10. Análisis de Componentes Principales (ACP) de los rasgos funcionales de la comunidad (marzo 2023).** Los paneles superiores presentan el ordenamiento de los sitios (a) y las cargas de los rasgos (b) para la comunidad total. Los paneles inferiores presentan el ordenamiento (c) y las cargas (d) para la comunidad excluyendo a las especies de balanos. En los gráficos de ordenamiento, los colores representan los sitios y los sufijos indican la franja intermareal (M: media, B: baja).

Para el 2024, el ACP realizado con la comunidad total evidenció un marcado predominio de un único componente principal (PC1), el cual explicó el 98% de la varianza observada. A diferencia del año anterior, los sitios mostraron una mayor dispersión a lo largo del gradiente longitudinal del estuario: las estaciones de la zona media se desplazaron hacia el extremo negativo del eje X, mientras que las de la zona interna se posicionaron hacia los valores positivos del PC1 (Figura 11a).

Los rasgos con mayor peso en este ordenamiento fueron: profundidad superficial (T1), tamaño pequeño (T6), alimentación filtradora/suspensívora (T9), vida adherida al sustrato (T14), movilidad relativa adulta nula (T17) y Tolerantes III a la polución (T23) (Figura 11b).

Al realizar el análisis excluyendo a las especies de balanos, se obtuvieron dos componentes principales que explicaron en conjunto el 86% de la varianza (PC1: 63,8%; PC2: 22,2%). El análisis sin balanos para 2024 acentuó la cohesión funcional de la comunidad intersticial. El agrupamiento hacia el sector negativo del PC1 se volvió más compacto para la mayoría de los sitios. No obstante, se observó una segregación particular de los estratos bajos (BB, PGB y PVB) hacia el sector positivo del PC1 (Figura 11c).

En esta configuración, la relevancia de los rasgos se redistribuyó, destacándose como los más representativos: la profundidad de penetración de 0-3 cm (T2), el tamaño máximo muy pequeño (T5), el tipo de alimentación depositívora (T8), el hábito de vida en madrigueras



(T13), la movilidad relativa adulta baja (T18) y Tolerantes (T23) (Figura 11d).

**Figura 11. Análisis de Componentes Principales (ACP) de los rasgos funcionales de la comunidad (marzo 2024).** Los paneles superiores presentan el ordenamiento de los sitios (a) y las cargas de los rasgos (b) para la comunidad total. Los paneles inferiores presentan el ordenamiento (c) y las cargas (d) para la comunidad excluyendo a las especies de balanos. En los gráficos de ordenamiento, los colores representan los sitios y los sufijos indican la franja intermareal (M: media, B: baja).

Según el análisis SIMPER, el recambio de rasgos funcionales entre 2023 y 2024 fue explicado en un 70,3% por la contribución de los primeros 10 rasgos (Tabla 7). Además, registró un aumento significativo en la importancia relativa del rasgo Tolerantes (III) (T23), que pasó de un valor ponderado de 0,117 en 2023 a 0,139 en 2024 ( $p = 0,035$ ). En contraste, se observó una reducción significativa en los Indiferentes (T22), cuyo peso relativo cayó de 0,014 a 0,006 ( $p = 0,045$ ). Por su parte, los rasgos asociados a condiciones ambientales deterioradas, como los Oportunistas de 1° orden (T25), mostraron una marcada reducción en su promedio (de 0,016 a 0,006), aunque esta reducción no fue significativa ( $p = 0,112$ ).

**Tabla 7. Análisis de porcentajes de similitud (SIMPER) de rasgos biológicos.** Se presentan los diez rasgos que más contribuyeron a la disimilitud funcional entre marzo de 2023 y marzo de 2024, ordenados por su aporte individual hasta alcanzar el 70,35% de la variación acumulada.

Rasgo (Etiqueta)	Disimilitud Promedio	Contribución (%)	Contrib. Acum. (%)	Valor de p
Filtrador (T9)	0,0358	10,10	10,10	0,626 (ns)
Adherido al sustrato (T14)	0,0322	9,08	19,18	0,092 (.)
Movilidad adulta Nula (T17)	0,0278	7,84	27,02	0,272 (ns)
Movilidad adulta Baja (T18)	0,0234	6,59	33,61	0,146 (ns)
Tolerante (III) (T23)	0,0234	6,59	40,20	0,035 (*)
Profundidad Superficie (T1)	0,0226	6,39	46,59	0,067 (.)
Depositívoro (T8)	0,0222	6,27	52,86	0,141 (ns)
Profundidad 0-3 cm (T2)	0,0208	5,86	58,72	0,057 (.)
Pequeño 1-3 cm (T6)	0,0207	5,83	64,55	0,063 (.)
Habitante de madrigueras (T13)	0,0206	5,80	70,35	0,082 (.)

(ns): no significativo ( $p > 0,05$ ); (\*):  $p < 0,05$ ; (.):  $p < 0,10$ .

El rasgo que aportó la mayor disimilitud al sistema fue el modo de alimentación Filtración/Suspensoria (T9), con una contribución del 10,1%. Aunque su variación fue proporcional al aumento de la abundancia general, su alta importancia relativa se mantuvo estable (0,079 a 0,084) (Tabla 2). Esto se complementa con la tendencia observada (Tabla 7) en los organismos adheridos al sustrato (T14;  $p=0,09$ ) y de movilidad nula (T17), que mantuvieron su peso dominante en la matriz funcional, reflejando el restablecimiento de la macrofauna con hábitos sésiles.

Además, se detectó una disminución significativa en la relevancia de los organismos muy pequeños ( $< 1$  cm, T5), cuyo peso promedio bajó de 0,066 a 0,051 ( $p=0,045$ ) hacia 2024. Este cambio fue acompañado por un aumento en la importancia de organismos que habitan a mayores profundidades en la matriz (T3,  $> 8$  cm), los cuales incrementaron su presencia de 0,002 a 0,005 ( $p=0,019$ ) (Tabla 8). Este patrón sugiere que la comunidad de 2023 estuvo caracterizada funcionalmente por individuos pequeños y de superficie (balanos), mientras que en 2024 fue más diversa.

**Tabla 8. Comparación de la importancia funcional relativa y sensibilidad ambiental.** Comparativa de los valores ponderados promedio entre años para rasgos con cambios significativos ( $p<0,05$ ) e indicadores de sensibilidad ambiental (grupos ecológicos AMBI).

Rasgo (Etiqueta)	Disimilitud Promedio	Media 2023	Media 2024	Valor de $p$
Tolerante (III) (T23)	0,0234	0,117	0,139	0,035 (*)
Muy pequeño <1cm (T5)	0,0193	0,066	0,051	0,045 (*)
Indiferente (II) (T22)	0,0078	0,014	0,006	0,045 (*)
Profundidad >8cm (T3)	0,0024	0,002	0,005	0,019 (*)
Oportunista 2° orden (T24)	0,00001	0,001	0,000	0,001 (*)
Oportunista 1° orden (T25)	0,0099	0,016	0,006	0,112 (ns)
Susceptible (I) (T21)	0,0123	0,017	0,014	0,728 (ns)

(ns): no significativo ( $p > 0,05$ ); (\*):  $p < 0,05$ .

## 5. Discusión

Los resultados obtenidos evidencian que la estructura y dinámica de la macrofauna bentónica del intermareal rocoso en el estuario estuvieron fuertemente condicionadas por la variabilidad ambiental interanual y los gradientes espaciales del sistema. Las diferencias registradas entre 2023 y 2024 en términos de abundancia, composición específica, diversidad y estructura funcional sugieren una estrecha vinculación entre las comunidades y los cambios en temperatura y salinidad. Asimismo, la zonación del intermareal y la abundancia de especies bioingenieras emergen como factores clave en la organización de las comunidades, modulando los patrones observados a distintas escalas.

Al analizar la dinámica temporal, se observa que la marcada reducción en la abundancia de individuos registrada en 2023 se podría asociar con la alta salinidad y el consecuente estrés térmico derivados de la sequía prolongada que afectó a la región. Este escenario fue una consecuencia del evento ENSO (El Niño Southern Oscillation) en su fase de La Niña, la cual persistió durante tres años consecutivos (Inumet, 2023). Según los registros climáticos, el país atravesó un déficit hídrico severo iniciado en el trimestre julio-septiembre de 2020, extendiéndose hasta octubre de 2023 (Inumet, 2023). Esta anomalía climática redujo el aporte de agua dulce del sistema tributario, favoreciendo la intrusión de la cuña de salinidad marina hacia las zonas internas del estuario, elevando así los valores promedio de salinidad respecto al año siguiente.

Las temperaturas registradas en el estudio fueron más elevadas en 2023 y la salinidad mostró una tendencia al aumento hacia las zonas más externas del estuario, como es habitual para la zona. Por otro lado, en 2024 se observaron temperaturas generalmente más bajas. Punta Gorda y Buceo tuvieron las temperaturas más altas registradas y salinidades relativamente altas para la zona del estuario donde se encuentran. Considerando PG y hacia el este, se observó un aumento de la salinidad, según lo esperado (Brugnoli et al., 2007; Defeo et al., 2010; Giménez et al., 2010).

En cuanto a la comunidad macrobentónica, como patrones generales para ambos años de muestreo, la riqueza y diversidad (H') exhibieron un aumento hacia la zona media de la costa. La dominancia fue máxima en las franjas medias del intermareal y en la zona interna del estuario, influenciada por las bajas abundancias registradas concentradas en pocos taxones.

La franja media en general fue menos diversa que la franja baja, un patrón consistente con la teoría clásica de zonación en sustratos duros, según la cual el gradiente de estrés ambiental (deseccación y radiación) disminuye hacia el límite inferior de la marea, permitiendo una mayor riqueza de especies (Menge & Branch, 2001). Sin embargo, en 2023 la franja media exhibió valores críticos de diversidad y riqueza, los sitios Atlántida, Playa Verde, Punta del Chileno y Punta del Este registraron una riqueza promedio de apenas dos especies, dándose incluso réplicas con la presencia de una única especie, *Chthamalus bisinuatus*. Este fenómeno puede atribuirse a la sinergia entre la sequía extrema asociada al evento climático ENSO y la ausencia de bivalvos ingenieros en las franjas medias de este año, registrada para todos los sitios a excepción de Buceo y Punta Gorda.

Las diferencias registradas en la composición y abundancia de la macrofauna bentónica entre años muestran que, en 2023 se detectó la presencia de ciertas familias de poliquetos no detectadas en 2024, como Syllidae y Phyllodocidae. De forma similar, el balano *Chthamalus bisinuatus*, dominante en 2023, estuvo ausente en 2024, mientras que los tanaidáceos sufrieron una reducción importante, pasando de un 7,7% a un 0,07% de la abundancia total. Este fenómeno podría explicarse suponiendo que la salinidad actuó como un filtro ambiental. La sequía de 2023 (asociada a La Niña) habría incrementado la salinidad en la zona interna del estuario, permitiendo que especies de afinidad netamente marina colonicen o se adapten temporalmente al sistema (Brazeiro & Defeo, 1996). Por el contrario, en 2024, el aumento de las precipitaciones inducido por el fenómeno de El Niño habría reducido la salinidad, "filtrando" a las especies con menor tolerancia a la baja salinidad y dejando únicamente a los taxones más eurihalinos y resistentes (Brazeiro et al., 2006; Giménez et al., 2010).

Según Bernhardt & Leslie (2013), la capacidad de recuperación de un ecosistema tras un disturbio depende de la persistencia de los legados ecológicos, los cuales abarcan tanto a los organismos sobrevivientes (legados biológicos) como a los restos físicos o materia orgánica que permanecen en el medio (legados estructurales). En este contexto, la marcada caída de la diversidad registrada en 2023 podría asociarse a una pérdida temporal de la resiliencia del sistema, vinculada a la reducción de ambos tipos de legados en el intermareal, debido a un período prolongado de sequía. En cambio, en 2024, las condiciones ambientales fueron favorables para la recolonización, y ambos legados contribuyeron crucialmente a este proceso. Mientras que los legados estructurales (como las valvas vacías de mejillones o los restos de balanos) jugaron un papel clave al facilitar físicamente el establecimiento de las nuevas generaciones al amortiguar el estrés abiótico, retener la humedad y reducir la temperatura del sustrato (Arribas et al., 2014), los legados biológicos (representados por los adultos sobrevivientes) funcionaron como fuentes críticas de propágulos para la repoblación y recuperación del sistema.

Un factor determinante en la recuperación del sistema fue el papel que jugaron los legados biológicos tras la sequía. Aunque en 2023 la matriz de mejillones se encontraba reducida a

pocos individuos, ubicados principalmente en las franjas bajas, estos parches remanentes y sus valvas vacías funcionaron como legados que facilitaron el incremento masivo de bivalvos en 2024. Durante este último año, la recolonización del intermareal por parte de estos bivalvos ingenieros transformó por completo la topografía del sustrato. Como especies fundadoras, estos organismos modifican el ambiente físico al aumentar la rugosidad y crear una red tridimensional de valvas que actúa como una “trampa” de sedimentos, detritos y propágulos (Borthagaray & Carranza, 2007; Jaubet et al., 2013). Al pasar de un sustrato rocoso desnudo en 2023 a una matriz consolidada en 2024, el sistema recuperó su capacidad de facilitación, permitiendo que especies incapaces de sobrevivir en la roca expuesta hallaran refugio y alimento dentro del banco.

Sin embargo, mientras que la abundancia total de especies aumentó de forma progresiva con los mejillones en ambos años, probablemente debido a su rol como bioingenieros (Borthagaray & Carranza, 2007; Arribas et al., 2014), la riqueza y el índice de Shannon aumentaron solo en 2023, mientras que en 2024 mostraron un estancamiento y tendencia al descenso. Esta relación negativa podría reflejar un efecto de saturación o dominancia dentro de los bancos. Si bien los ingenieros generan hábitats tridimensionales, en densidades extremas se produce una homogeneización estructural que limita el establecimiento de otros taxones (Commito et al., 2006; Palomo et al., 2007). En este escenario, la facilitación es superada por la competencia interespecífica, donde especies dominantes como *Alitta succinea* podrían estar desplazando a organismos menos competitivos, como los poliquetos de la familia Spionidae, por la explotación de recursos y espacio (Villalobos-Guerrero & Carrera-Parra, 2015).

En el 2023, se observó una marcada heterogeneidad entre niveles de marea, de forma que las franjas medias de sitios geográficamente distantes presentaron una mayor similitud entre sí que con la franja baja de su propio sitio. Este patrón sugiere que, bajo condiciones de estrés extremo por sequía (La Niña por tres años), los filtros ambientales en la franja media fueron tan severos que homogeneizaron la comunidad en todos los sitios, restando jerarquía a la ubicación en el estuario (Wiens, 1989; Menge & Branch, 2001). Por el contrario, en 2024 las comunidades mostraron una mayor cohesión interna, siendo más similares dentro de un mismo sitio y diferenciándose principalmente a lo largo del gradiente de salinidad del estuario (Brazeiro & Defeo, 1996; Brugnoli et al., 2007).

El análisis de NMDS reveló una clara segregación de las comunidades por zonas en ambos años, aunque con patrones de dispersión contrastantes. Durante el periodo de estrés extremo registrado en 2023, se observó una marcada dispersión entre los sitios. En 2023 el nivel de marea (Franja) actuó como un factor determinante. La ausencia de solapamiento entre las elipses de las franjas media y baja en este periodo sugiere que la sinergia entre la alta salinidad y la exposición aérea fragmentó la estructura de la comunidad a una escala local muy fina.

Este predominio del gradiente estuarino sumado a una fuerte exposición a la desecación en 2023 es consistente con lo esperado para sistemas de alta energía bajo disturbios climáticos (Brazeiro & Defeo, 1996). Por el contrario, en 2024 se registró un solapamiento generalizado entre las elipses de las zonas interna y media, junto con una reducción de la distancia entre franjas. La mayor cohesión observada en 2024 refleja una respuesta biológica más uniforme ante la normalización de las condiciones hidrológicas, donde el

gradiente de marea (franjas) pierde peso relativo frente al gradiente marino (Defeo & McLachlan, 2005).

De las especies de poliquetos encontradas a lo largo del estudio, es preciso destacar a *Capitella capitata* como un indicador de polución, o de ambientes con altos niveles de enriquecimiento orgánico (Del-Pilar-Ruso et al., 2008; Garaffo et al., 2018; Cuello et al., 2025). Asimismo, los poliquetos de la familia Spionidae, y el poliqueto *Alitta succinea*, también son asociados, aunque en menor medida, con altos niveles de polución (Del-pilar-Ruso et al., 2008; Villalobos-Guerrero & Carrera-Parra, 2015). Por otro lado, los Syllidae suelen estar asociados con condiciones de bajos niveles de polución, y suelen alcanzar sus mayores densidades en niveles de marea bajas, con mayor protección a la desecación y mayor tiempo sumergidas (Serrano et al., 2006). Sin embargo, también se ha registrado su presencia en sitios afectados por aumentos severos en la salinidad (Del-Pilar-Ruso et al., 2008). El comportamiento errático de esta familia de poliquetos, también ha sido reportado en estudios anteriores para Mar del Plata, Argentina (Elías et al., 2006; Sánchez et al., 2013; Elias et al., 2022;).

La transición observada en 2024 estuvo caracterizada por una notable explosión demográfica de los bivalvos nativos, un proceso de recolonización masiva que se vincula directamente con la posterior proliferación del cirrípedo *Amphibalanus improvisus*. Bajo el marco de la teoría de sucesión post-perturbación (Connell & Slatyer, 1977; Sousa, 1984;), la sequía de 2023 funcionó como un mecanismo de 'limpieza' estructural que removió a los organismos previos y liberó espacio en el sustrato. Este tipo de recolonización por bivalvos nativos tras disturbios ambientales severos ha sido documentado en otros sistemas intermareales de la región; según Llanos et al. (2019), perturbaciones naturales (como tormentas) liberan el sustrato permitiendo que *Brachidontes rodriguezii* restablezca rápidamente su dominancia. De manera análoga, el cese del estrés hídrico en 2024 facilitó un reclutamiento masivo de los mejillones nativos en la costa uruguaya. Fue precisamente esta explosión demográfica de los bivalvos ingenieros la que desencadenó y potenció la proliferación de *A. improvisus*, dado que este balano se asentó predominantemente sobre las valvas de la nueva generación de mejillones, utilizando su matriz física como soporte vital y refugio. Así, el paso desde la ausencia de *Chthamalus bisinuatus* hacia la dominancia de *A. improvisus* refleja una respuesta sucesional acoplada a la restauración del banco de mitílidos, demostrando la alta capacidad de auto-organización y resiliencia del sistema (Bernhardt & Leslie, 2013).

Complementariamente al análisis taxonómico, la evaluación de la diversidad funcional permitió profundizar en los procesos ecosistémicos que sustentan (o no) la resiliencia de la comunidad. Mientras que la ausencia de ciertos taxones marcó el pulso del cambio interanual, el análisis de los rasgos biológicos revela la persistencia de las funciones básicas y el rol de las especies dominantes en la arquitectura del sistema. En este sentido, la composición de rasgos funcionales de la comunidad exhibió una notable persistencia entre 2023 y 2024, con un predominio de rasgos asociados a la fuerte presencia de balanos, especialmente en 2024. Dado que los mejillones fueron excluidos del análisis funcional, puesto que el interés del estudio radica en la comunidad asociada a los bancos, los balanos, que fueron el grupo más abundante del sistema, terminaron enmascarando los efectos del resto de los taxones. Como los balanos se asientan sobre las valvas de los mejillones para fijarse, una mayor presencia de bivalvos se relaciona directamente con

densidades más elevadas de estos organismos (Giménez et al., 2010), exacerbando este sesgo en el análisis.

El ordenamiento multivariado mediante el PCA (Figuras 10, 11) refleja esta dualidad. Si bien el ensamble total muestra una segregación impulsada por rasgos estructurales persistentes, la remoción de los taxones dominantes (paneles c y d) permitió observar la dinámica secundaria de la fauna asociada. Al centrar el análisis en los taxones intersticiales, se evidencia un contraste en su composición funcional para 2024, caracterizado por el paso de un estado simplificado post-sequía hacia un ensamble con fuerte representación de rasgos infaunales y depositívoros.

En concordancia, los resultados del análisis SIMPER a nivel funcional confirman que esta disimilitud no responde únicamente a un aumento en la densidad, sino a un cambio en el peso relativo de las estrategias de vida. Más del 40% de la variación acumulada fue explicada por los rasgos: alimentación filtradora (T9), vida adherida (T14) y movilidad nula (T17). No obstante, al estandarizar los datos para mitigar el efecto de los taxa dominantes, se hizo evidente la contribución de rasgos clave como la penetración en el sedimento (T2), la alimentación depositívora (T8) y el hábito tubícola (T13).

Estos rasgos, representados principalmente por poliquetos como *A. succinea*, *C. capitata* y la familia *Spionidae*, evidencian el funcionamiento de la fauna asociada a los intersticios de la matriz biológica. Este grupo es el encargado del reciclaje de materia orgánica y la bioturbación del sustrato; procesos determinantes para los flujos biogeoquímicos del sedimento, ya que la construcción de galerías y la alimentación depositívora promueven la oxigenación y el procesamiento de detritos acumulados dentro de la matriz (Elías et al., 2003; Norling et al., 2007)

Esta diversificación sugiere un fortalecimiento de la redundancia funcional, entendida como la coexistencia de múltiples especies con roles equivalentes que actúan como un "seguro funcional" (Jayachandran et al., 2025). Dicha superposición es clara en el nivel estructural, donde especies como *A. improvisus* y *C. bisinuatus* solapan sus funciones de filtración y ocupación de sustrato (T9, T14, T17). Pero también se extiende a la "reserva" de la fauna asociada, donde diversos poliquetos refuerzan los procesos de bioturbación. Bajo este escenario, una elevada diversidad funcional depende necesariamente de la convivencia de estas distintas estrategias de vida (Beauchard, 2023). En definitiva, la recuperación de la matriz biológica en 2024 no sólo restauró el espacio físico, sino que restableció un ensamble de rasgos diversos y complementarios que aseguran una mayor resiliencia y estabilidad frente a futuros eventos de estrés extremo.

La identificación del rasgo Tolerante (T23; Grupo III AMBI) como un eje estructurador significativo ( $p=0,035$ ) subraya una característica intrínseca del macrobentos en el Río de la Plata: la dominancia de taxones eurihalinos resistentes a la fluctuación ambiental (Muniz et al 2005; Villamarzo et al., 2021). La presencia constante de taxones como *A. succinea* y *Spionidae* refleja la selección histórica de especies en el Río de la Plata. Más que una respuesta puntual, su presencia responde a un filtro ambiental persistente característico de los sistemas estuarinos, donde la alta carga de sedimentos y la inestabilidad fisicoquímica han moldeado una comunidad adaptada a la variabilidad y el estrés ambiental elevado (Giberto et al., 2004; Muniz et al., 2005). En este contexto, estas especies funcionan como

un componente resiliente que permanece en el sistema, alternando su dominancia relativa según la intensidad del estrés ambiental, como se observó en la transición entre el periodo de sequía y la fase de recuperación.

Particularmente, el análisis de los rasgos oportunistas (AMBI) permite diferenciar el estado ecológico entre periodos con gran precisión. El predominio relativo del rasgo Oportunista de 1° orden (T25) en 2023 está estrechamente vinculado a la presencia de *C. capitata*. Esta especie es reconocida como un indicador de disturbio y enriquecimiento orgánico, capaz de monopolizar el espacio tras perturbaciones que eliminan a la fauna menos resistente (Garaffo et al., 2018; Cuello et al., 2025).

Por el contrario, la transición en 2024 hacia una mayor relevancia significativa del rasgo Tolerante (T23) y la aparición de rasgos que implican mayor complejidad vertical (T3) marcan cambios en la ocupación del sustrato por parte de la comunidad. Este desplazamiento, sumado a la disminución significativa de las tallas muy pequeñas (T5;  $p=0,045$ ), demuestra que la diversidad funcional captura procesos que la taxonomía clásica suele simplificar. El sistema experimentó un viraje hacia estrategias de vida menos ligadas al estrés agudo y más integradas a la red estructural generada por los bioingenieros (Arribas et al., 2014; Llanos et al., 2019). Un ejemplo claro de esta dinámica es el aumento de la abundancia de *A. succinea* en 2024. Su importancia funcional aumentó significativamente tras el restablecimiento de la matriz de mejillones, sugiriendo un aprovechamiento de la mayor disponibilidad de microhábitats y detritos orgánicos atrapados (Cuello et al., 2025). En este sentido, el reemplazo de rasgos oportunistas por tolerantes confirma una reconstitución de la integridad funcional del ecosistema. Así, el tránsito hacia la dominancia del rasgo T23 no indicaría una “vuelta a una condición anterior”, sino la consolidación de una comunidad asociada a la complejidad estructural recuperada con el aumento de la abundancia de bioingenieros.

Bajo este enfoque, la diversidad funcional se manifiesta como una herramienta diagnóstica complementaria a la taxonomía clásica. La sensibilidad de los rasgos biológicos para capturar señales de degradación en sistemas estuarinos ha sido validada recientemente, destacando su relevancia para entender el impacto de estresores múltiples en la región (Garaffo et al., 2020; Villamarzo et al., 2021; Pedelacq et al., 2022). Este mecanismo de autoorganización post-disturbio revela una resiliencia intrínseca del sistema intermareal, la cual está condicionada por filtros ambientales y presiones antrópicas externas.

No obstante, la eficiencia de estos procesos bióticos se encuentra condicionada por el estado de conservación local de la costa. Si bien la estructura biótica responde primariamente a los pulsos naturales del estuario, la integración del Índice de Urbanización permitió identificar en qué medida la presión antrópica actúa como un freno, un filtro o un catalizador de esta resiliencia. Determinar si la recuperación funcional es uniforme a lo largo del gradiente costero, o si se encuentra limitada en los sectores con mayor intervención humana, resulta crítico para la gestión de estos ecosistemas frente a escenarios de cambio global.

El gradiente de urbanización observado, con una mayor presión antrópica en el sector de Montevideo (Buceo y Punta Gorda), coincide espacialmente con la diferenciación de las comunidades identificadas en los análisis multivariados (NMDS y ACP). Sin embargo, los

resultados sugieren que el grado de urbanización ejerce una influencia secundaria sobre la distribución de la diversidad en comparación con los gradientes de salinidad y la zonación intermareal. Estos resultados refuerzan la idea de que los efectos antrópicos en sistemas de alta energía suelen manifestarse de forma latente o acumulativa, actuando como moduladores del estrés natural más que como forzantes primarios (Defeo et al., 2010).

Un caso particular se observó en la franja baja de Atlántida, donde la abundancia de mejillones fue significativamente mayor que en el resto de los sitios; lo que podría vincularse a su bajo índice de urbanización (0,35). Este comportamiento sugiere que, en períodos fuertemente impactados por condiciones naturales, los sitios con menor intervención antrópica tienden a exhibir una mayor calidad ambiental y resiliencia (Crain et al., 2008; Bernhardt & Leslie, 2013).

El contraste entre Atlántida (AT) y Buceo (B) ilustra de manera clara la interacción entre el impacto antrópico y la ubicación dentro del gradiente estuarino. Aunque ambos sitios se clasifican dentro de la Zona Interna, Atlántida se sitúa en el límite de esta región, funcionando como un área de transición hacia la Zona Media del estuario. Esta ubicación le otorga una mayor exposición a la influencia marina en comparación con Buceo, que presenta un entorno con mayor presión antrópica (UI: 0,54 vs. 0,35). Esta diferencia de gradiente geográfico se tradujo en una respuesta biológica dispar frente al estrés de 2023. En la franja baja de Atlántida, la abundancia de mitílidos y la riqueza de especies fueron significativamente mayores que en Buceo, donde la comunidad se mostró más empobrecida y dominada por taxones tolerantes. Este patrón sugiere que la menor presión antrópica en Atlántida, sumada a su posición de transición que facilita una recuperación más rápida de la salinidad post-sequía, le otorga al sitio una mayor resiliencia ambiental (Crain et al., 2008). Por el contrario, en Buceo, la sinergia entre la alta urbanización y su ubicación dentro del estuario parece actuar como un "doble filtro" que limita la recuperación de la diversidad, manteniendo a la comunidad en un estado de menor complejidad estructural. Este patrón de degradación, donde el estrés antrópico enmascara la respuesta biológica esperada frente a gradientes ambientales, ha sido documentado en sistemas rocosos de la región (Garaffo et al., 2020) y se alinea con la reducción de la diversidad de rasgos observada en comunidades bentónicas del estuario bajo condiciones de contaminación (Pedelacq et al., 2022).

La capacidad de auto-organización, evidenciada en la rápida recuperación taxonómica y funcional de 2024, sugiere que las comunidades están evolutivamente adaptadas a la inestabilidad propia de un estuario de alta energía (McLusky & Elliot, 2004). Sin embargo, la persistencia de gradientes de urbanización introduce un factor de vulnerabilidad. La identificación de "dobles filtros" en áreas con alta presión antrópica resalta la necesidad de considerar la escala local en los planes de conservación costera, ya que la sinergia entre el cambio climático y la urbanización podría comprometer la redundancia funcional que hoy permite a estos sistemas recuperarse tras eventos extremos.

## 6. Conclusiones

Los resultados revelan que la estructura y funcionamiento de la comunidad macrofaunal del intermareal rocoso uruguayo está determinada por una jerarquía de filtros ambientales. La variabilidad climática (ENSO) actúa como el forzante de primer orden, determinando la

biodiversidad y la composición de rasgos funcionales en el sistema, mientras que la infraestructura generada por los bioingenieros garantiza la resiliencia del sistema. El estrés registrado en 2023 fragmentó la comunidad, eliminó legados ecológicos esenciales y, la normalización de las condiciones hidrológicas en 2024 permitió recuperar la cohesión taxonómica y funcional. La diversidad incrementó hacia las zonas de mayor influencia marina y en la franja baja del intermareal. Esto reafirma que el gradiente salino actúa como un filtro ambiental clave, limitando la permanencia de las especies según su tolerancia. A su vez, la diversidad y la riqueza aumentaron con la presencia de bivalvos, sugiriendo que la estructura del banco de mejillones actúa como un factor regulador de la diversidad y que, una vez alcanzado el punto de saturación, la competencia intraespecífica limita el establecimiento de nuevos taxones.

Desde un enfoque funcional, los rasgos biológicos capturaron la transición de estrategias oportunistas (2023) hacia un "seguro funcional" de rasgos tolerantes y complejos en 2024, esenciales para el reciclaje de materia orgánica. Evidenciando así, la importancia tanto de la sinergia entre los pulsos climáticos regionales como de la conservación de los ingenieros ecosistémicos locales.

El grado de urbanización se identificó como un forzante secundario que modula la resiliencia. La caracterización de un "doble filtro" en sectores con alta presión antrópica demuestra que la intervención humana limita la auto-organización de las comunidades, determinando que la recuperación funcional de la comunidad frente a disturbios climáticos no sea uniforme a lo largo del gradiente costero, sino que depende de la integridad ecológica local de cada sitio.

A futuro, se recomienda profundizar en el monitoreo de largo plazo que vincule la respuesta de los rasgos biológicos con la variabilidad ambiental, permitiendo aportar al entendimiento sobre la pérdida de biodiversidad y sus efectos en los servicios ecosistémicos. En un contexto de cambio global y aumento en la frecuencia de eventos climáticos extremos, la gestión de la zona costera debe priorizar la protección de los bioingenieros y la reducción de las presiones antrópicas locales, asegurando así la estabilidad de estos ecosistemas estuarinos.

## 7. Bibliografía

- Arribas, L. P., Donnarumma, L., Palomo, M. G., & Scrosati, R. A. (2014). Intertidal mussels as ecosystem engineers: their associated invertebrate biodiversity under contrasting wave exposures. *Marine Biology*, 161(10), 2369–2378. <https://doi.org/10.1007/s12526-014-0201-z>
- Barbier, E. B., Hacker, S. D., Kennedy, C., Koch, E. W., Stier, A. C., & Silliman, B. R. (2011). The value of estuarine and coastal ecosystem services. *Ecological Monographs*, 81(2), 169-193. <https://doi.org/10.1890/10-1510.1>
- Bernhardt, J. R., & Leslie, H. M. (2013). Resilience to climate change in coastal marine ecosystems. *Annual Review of Marine Science*, 5, 371-392. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-121211-172411>

- Beauchard, O. (2023). The importance of trait selection on the meaning of functional diversity in benthic studies. *Frontiers in Marine Science*, 10, 1111075. <https://doi.org/10.3389/fmars.2023.1195595>
- Borthagaray, A. I., & Carranza, A. (2007). Mussels as ecosystem engineers: Their contribution to species richness in a rocky littoral community. *Acta Oecologica*, 31(3), 243-250. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2006.10.008>
- Brazeiro, A., & Defeo, O. (1996). Macroinfauna zonation in microtidal sandy beaches: Is it possible to identify patterns in such variable environments? *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 42(4), 523–536. <https://doi.org/10.1006/ecss.1996.0033>
- Brazeiro, A., Borthagaray, A., Gimenez, L., Conde, D., & Scarabino, F. (2006). Patrones geográficos de diversidad bentónica en el litoral rocoso de Uruguay. En D. Conde & F. Scarabino (Eds.), *Bases para la conservación y manejo de la costa uruguaya* (pp. 171-178). Vida Silvestre.
- Bremner, J. (2008). Species' biological attributes: A semantic glossary for marine benthic biota. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 366(1–2), 37–47. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.07.007>
- Brugnoli, E., Muniz, P., Venturini, N., & Burone, L. (2007). Environmental perturbation and coastal benthic biodiversity in Uruguay. En *Progress in environmental research*. Nova Science Publishers.
- Brugnoli, E., Muniz, P., Venturini, N., & García-Rodríguez, F. (2021). Benthic community responses to organic enrichment during an ENSO event (2009–2010), in the north coast of Rio de la Plata estuary. *Journal of Marine Systems*, 222, 103597. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2021.103597>
- Cameron, N., Scrosati, R., & Valdivia, N. (2024). Structural and functional properties of foundation species (mussels vs. seaweeds) predict functional aspects of the associated communities. *Community Ecology*, 25, 65-74. <https://doi.org/10.1007/s42974-023-00171-5>
- Chevène, F., Dolédec, S., & Chessel, D. (1994). A fuzzy coding approach for the analysis of long-term ecological data. *Freshwater Biology*, 31(3), 295-309. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1994.tb01742.x>
- Commito, J. A., Dow, W. E., & Grupe, B. M. (2006). Hierarchical spatial structure in soft-bottom mussel beds. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 330(1), 27–37. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2005.12.015>
- Connell, J. H., & Slatyer, R. O. (1977). Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist*, 111(982), 1119–1144.
- Crain, C. M., Kroeker, K., & Halpern, B. S. (2008). Interactive and cumulative effects of multiple stressors in marine systems. *Ecology Letters*, 11(12), 1304-1315. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01253.x>
- Crowe, T. P., & Russell, R. (2009). Functional and Taxonomic Perspectives of Marine Biodiversity: Functional Diversity and Ecosystem Processes. *Marine Hard Bottom Communities: Patterns, Dynamics, Diversity, and Change*, 375-390. [https://doi.org/10.1007/b76710\\_27](https://doi.org/10.1007/b76710_27)

- Cuello, G. V., Hines, E., Llanos, E. N., Elías, R., Garaffo, G. V., & Isla, F. I. (2025). Assessment of the Structure and Function of Macrobenthic Communities Affected by Port Activities. *Estuaries and Coasts*, 48(1), 65. <https://doi.org/10.1007/s12237-025-01496-2>
- Dada, O. A., Almar, R., & Morand, P. (2024). Coastal vulnerability assessment of the West African coast to flooding and erosion. *Scientific Reports*, 14, 890. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-48612-5>
- Defeo, O., Horta, S., Carranza, A., Lercari, D., de Álava, A., Gómez, J., Martínez, G., Lozoya, J., & Celentano, E. (2010). *Hacia un manejo ecosistémico de pesquerías. Áreas marinas protegidas en Uruguay*. <http://hdl.handle.net/1834/3208>
- Defeo, O., McLachlan, A., Schoeman, D. S., Schlacher, T. A., Dugan, J., Jones, A., Lastra, M., & Scapini, F. (2009). Threats to sandy beach ecosystems: A review. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 81(1), 1-12. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2008.09.022>
- Defeo, O., & McLachlan, A. (2005). Patterns, processes and regulatory mechanisms in sandy beach macrofauna: a multi-scale analysis. *Marine Ecology Progress Series*, 295, 1-20. <https://doi.org/10.3354/meps295001>
- Del-Pilar-Ruso, Y., De-la-Ossa-Carretero, J. A., Giménez-Casalduero, F., & Sánchez-Lizaso, J. L. (2008). Effects of brine discharge over soft bottom Polychaeta assemblage. *Environmental Pollution*, 156(1), 240–250. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2007.12.041>
- Elías, R., Rivero, M. S., & Vallarino, E. A. (2003). Sewage impact on the composition and distribution of Polychaeta associated to intertidal mussel beds of the Mar del Plata rocky shore, Argentina. *Iheringia. Série Zoología*, 93(3), 309–318. <https://doi.org/10.1590/S0073-47212003000300009>
- Elías, R., Rivero, M. S., Palacios, J. R., & Vallarino, E. A. (2006). Sewage-induced disturbance on Polychaetes inhabiting intertidal mussel beds of *Brachidontes rodriguezii* off Mar del Plata (Southwestern Atlantic, Argentina). *Scientia Marina*, 70(S3), 187–196. <https://doi.org/10.3989/scimar.2006.70s3187>
- Elías, R., Sabatini, S., & Dávila, C. (2022). The response of the natural and sewage-impacted intertidal epilithic community of the SW Atlantic to pulse (before/after summer) and chronic sewage discharges in the 1997-2014 period. *Marine and Fishery Sciences (MAFIS)*, 35(3), 333-371. <https://doi.org/10.47193/mafis.3532022010901>
- Framiñan, M. B., Etala, M. P., Acha, E. M., Guerrero, R. A., Lasta, C. A., & Brown, O. B. (1999). Physical characteristics and processes of the Río de la Plata estuary. En *Estuaries of South America: their geomorphology and dynamics* (pp. 161-194). Springer, Berlin, Heidelberg. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-60131-6\\_8](https://doi.org/10.1007/978-3-642-60131-6_8)
- Garaffo, G. V., Jaubet, M. L., Llanos, E. N., Bottero, M. S., & Elías, R. (2018). Assessing functional diversity of macrobenthic assemblages in sewage-affected intertidal shores. *International Aquatic Research*, 10, 333-347. <https://doi.org/10.1007/s40071-018-0211-8>
- Garaffo, G. V., Llanos, E. N., Saracho Bottero, M. A., Hines, E., Elías, R., & Jaubet, M. M. L. (2020). Functional diversity on rocky shores of the SW Atlantic: Sewage effluents

- influence and mask the effects of the latitudinal gradient. *Marine Ecology Progress Series*, 648, 39–49. <https://doi.org/10.3354/meps13441>
- Giberto, D. A., Bremec, C. S., Acha, E. M., & Mianzan, H. (2004). Large-scale spatial patterns of benthic assemblages in the SW Atlantic: the Río de la Plata estuary and adjacent shelf waters. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 61(2), 311–319. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2004.03.015>
- Giménez, L., Borthagaray, A. I., Rodríguez, M., Brazeiro, A., & Carranza, A. (2010). Rocky intertidal macrobenthic communities across a large-scale estuarine gradient. *Scientia Marina*, 74(1), 87-100. <https://doi.org/10.3989/scimar.2010.74n1087>
- Gusmao, J. B., Brauko, K. M., Eriksson, B. K., & Lana, P. C. (2016). Functional diversity of macrobenthic assemblages decreases in response to sewage discharges. *Ecological Indicators*, 66, 65-75. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.01.003>
- Gutiérrez, J. L., Jones, C. G., Strayer, D. L., & Iribarne, O. (2003). Mollusks as ecosystems engineers: the role of the shell production in aquatic habitats. *Oikos*, 101, 79-90. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12322.x>
- González, S., Yáñez-Navea, K., & Muñoz, M. (2014). Effect of coastal urbanization on sandy beach coleoptera *Phaleria maculata* (Kulzer, 1959) in northern Chile. *Marine Pollution Bulletin*. 83(1). <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2014.03.042>
- Instituto Uruguayo de Meteorología (INUMET). (2023). *Informe anual de estado del clima en Uruguay 2022-2023*. Montevideo, Uruguay.
- Jaubet, M. L., Garaffo, G. V., Sánchez, M. A., & Elías, R. (2013). Reef-forming polychaetes outcompetes ecosystem engineering mussels. *Marine Pollution Bulletin*, 71(1-2), 216–221. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2013.03.011>
- Jayachandran, P. R., Joydas, T. V., Manokaran, S., Gopi, J., Dixit, S., Jima, M., Manikandan, K. P., Thattathazhath, M. A., Panickan, P., Qurban, M. A., Qasem, A. M., Alghamdi, H., & Lozano-Cortés, D. (2025). Ecological filtering and functional trait patterns in polychaete communities of the Arabian Gulf. *Marine Environmental Research*, 205, Artículo 107373. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2025.107373>
- Kristensen, E., Penha-Lopes, G., & Delefosse, M. (2012). What is Bioturbation? The Need for a Precise Definition for Faunal Sediment Reworking and Bioirrigation. *Marine Ecology Progress Series*, 446, 285–302. <https://doi.org/10.3354/meps09506>
- Levin, L. A., Ekau, W., Gooday, A. J., Jorissen, F., Middelburg, J. J., Naqvi, S. W. A., Neira, C., Rabalais, N. N., & Zhang, J. (2009). Effects of natural and human-induced hypoxia on coastal benthos. *Biogeosciences*, 6(10), 2063 - 2098. Lewis, J. R. (1964). *The ecology of rocky shores*. English Universities Press, London. <https://doi.org/10.5194/bg-6-2063-2009>
- Llanos, E. N., Becherucci, M. E., Garaffo, G. V., & Vallarino, E. A. (2019). A shift of ecosystem engineers during the succession of an intertidal benthic community associated with natural and anthropogenic disturbances. *Regional Studies in Marine Science*, 31, 100754. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2019.100754>
- Magurran, A. E. (2004). *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing, Oxford.

- Maytía, S., & Scarabino, V. (1979). Las comunidades del litoral rocoso del Uruguay: zonación, distribución local y consideraciones biogeográficas. *Memorias del Seminario sobre Ecología Bentónica y Sedimentación de la Plataforma Continental del Atlántico Sur*. Montevideo: UNESCO, 149-160.
- McLusky, D. S., & Elliott, M. (2004). *The estuarine ecosystem: ecology, threats and management*. Oxford. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198525080.001.0001>
- Menge, B. A., & Branch, G. M. (2001). Rocky intertidal communities. En Bertness, M. D., Gaines, S. D., Hay, M. E. (Eds.), *Marine community ecology* (pp. 221–251). Sinauer, Sunderland.
- Miloslavich, P., Cruz-Motta, J. J., Hernández, A., Herrera, C., Klein, E., Barros, F., ... & Soria, S. (2016). Benthic assemblages in South American intertidal rocky shores: biodiversity, services, and threats. *Marine benthos: biology, ecosystems, functions and environmental impact*, 83-137.
- Muniz, P., Venturini, N., Brugnoli, E., Gutiérrez, J. M., & Acuña, A. (2019). Río de la Plata: Uruguay. En *World seas: An environmental evaluation* (pp. 703-724). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-805068-2.00036-X>
- Muniz, P., Venturini, N., Pires-Vanin, A. M., Tommasi, L. R., & Borja, Á. (2005). Testing the applicability of a Marine Biotic Index (AMBI) to assessing the ecological quality of soft-bottom benthic communities, in the South America Atlantic region. *Marine Pollution Bulletin*, 50(6), 624-637. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2005.01.006>
- Norling, K., Rosenberg, R., Hulth, S., Grémare, A., & Bonsdorff, E. (2007). Importance of functional biodiversity and species-specific traits of benthic fauna for ecosystem functions in marine sediment. *Marine Ecology Progress Series*, 332, 11–23. <https://doi.org/10.3354/meps332011>
- Pacheco, A. S., González, M. T., Bremner, J., Oliva, M., Heilmayer, O., Laudien, J., & Riascos, J. M. (2011). Functional diversity of marine macrobenthic communities from sublittoral soft-sediment habitats off northern Chile. *Helgoland Marine Research*, 65, 413-424. <https://doi.org/10.1007/s10152-010-0238-8>
- Palomo, M. G., People, J., Chapman, M. G., & Underwood, A. J. (2007). Separating the effects of physical and biological aspects of mussel beds on their associated assemblages. *Marine Ecology Progress Series*, 344, 131–142. <https://doi.org/10.3354/meps07002>
- Pedelacq, M., Garaffo, G., Llanos, E., Venturini, N., & Muniz, P. (2022). Pollution has negative effects on macrozoobenthic trait diversity in a large subtropical estuary. *Marine Pollution Bulletin*, 184, 114101. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2022.114101>
- Petchey, O. L., & Gaston, K. J. (2006). Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9(6), 741-758. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x>
- Pielou, E. C. (1969). *An Introduction to Mathematical Ecology*. Wiley-Interscience. <https://doi.org/10.1002/bimj.19710130308>
- Piló, D., Ben-Hamadou, R., Pereira, F., Carriço, A., Pereira, P., Corzo, A., Gaspar, M. B., & Carvalho, S. (2016). How functional traits of estuarine macrobenthic assemblages

- respond to metal contamination? *Ecological Indicators*, 71, 645-659. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.07.019>
- Raffaelli, D. G., & Hawkins, S. J. (1999). *Intertidal ecology*. Springer Science & Business Media. <https://doi.org/10.1007/978-94-009-1489-6>
- Rosenberg, R., Blomqvist, M., Nilsson, H. C., Cederwall, H., & Dimming, A. (2004). Marine quality assessment by use of benthic species-abundance distributions: a test utilizing data from several Norwegian fjords. *Marine Pollution Bulletin*, 49(9-10), 728-742. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2004.05.013>
- Sánchez, M. A., Jaubet, M. L., Garaffo, G. V., & Elías, R. (2013). Spatial and long-term analysis on reference and sewage-impacted sites of the SW Atlantic (38° S, 57° W) to assess sensitive and tolerant polychaetes. *Marine Pollution Bulletin*, 74(1), 325–333. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2013.06.033>
- Scarabino, F., Zelaya, D. G., Orensanz, J. M., Ortega, L., Defeo, O., Schwindt, E., Carranza, A., Zaffaroni, J. C., Martínez, G., Scarabino, V., & García-Rodríguez, F. (2015). Cold, Warm, Temperate and Brackish: Bivalve Biodiversity in a Complex Oceanographic Scenario (Uruguay, Southwestern Atlantic). *American Malacological Bulletin*, 33(2), 284-301. <https://doi.org/10.4003/006.033.0219>
- Scrosati, R., & Heaven, C. (2007). Spatial trends in community richness, diversity, and evenness across rocky intertidal environmental stress gradients in eastern Canada. *Marine Ecology Progress Series*, 342, 1-14. <https://doi.org/10.3354/meps342001>
- Serrano, A., San Martín, G., & López, E. (2006). Ecology of Syllidae (Annelida: Polychaeta) from shallow rocky environments in the Cantabrian Sea (South Bay of Biscay). *Scientia Marina*, 70(S3), 225-235. <https://doi.org/10.3989/scimar.2006.70s3225>
- Shannon, C. E. (1948). A mathematical theory of communication. *The Bell System Technical Journal*, 27(3), 379-423. <https://doi.org/10.1002/j.1538-7305.1948.tb01338.x>
- Sousa, W. P. (1984). The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15, 353–391. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.15.110184.002033>
- Stephenson, T. A., & Stephenson, A. (1972). *Life between tidemarks on rocky shores*. W.H. Freeman.
- Tilman, D. (2001). Functional diversity. En *Encyclopedia of Biodiversity* (Vol. 3, pp. 109-120). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B0-12-226865-2/00132-2>
- Venturini, N., Brugnoli, E., Gutiérrez, O., Muniz, P., Nagy, G. J., Panario, D., Lozoya, J. P., Rodríguez-Gallego, L., García-Rodríguez, F., & Wang, X. (2024). Río de la Plata Estuary. En *Delta Sustainability*. Springer Nature, Singapore. [https://doi.org/10.1007/978-981-97-7259-9\\_15](https://doi.org/10.1007/978-981-97-7259-9_15)
- Villalobos-Guerrero, T. F., & Carrera-Parra, L. F. (2015). Redescription of *Alitta succinea* (Leuckart, 1847) and reinstatement of *A. acutifolia* (Ehlers, 1901) n. comb. based upon morphological and molecular data (Polychaeta: Nereididae). *Zootaxa*, 3911(1), 1-48. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3919.1.7>
- Villamarzo, J., Kandratavicius, N., Venturini, N., Giménez, L., Brugnoli, E., & Muniz, P. (2021). Estructura funcional de la macrofauna bentónica en sistemas estuarinos

uruguayos. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay*, 30(2), e30.2.4.  
<https://hdl.handle.net/20.500.12008/39203>

Vinagre, P. A., Veríssimo, H., Pais-Costa, A. J., Hawkins, S. J., Borja, Á., Marques, J. C., & Neto, J. M. (2017). Do structural and functional attributes show concordant responses to disturbance? Evidence from rocky shore macroinvertebrate communities. *Ecological Indicators*, 75, 57-72.  
<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.12.023>

Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of traits be functional!. *Oikos*, 116(5), 882-892.  
<https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>

Wiens, J. A. (1989). Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology*, 3(4), 385–397.

## 8. Anexo

**Tabla A1. Resultados del SIMPER - Comunidad Taxonómica Completa.** Comparación Interanual (2023 y. 2024). Datos transformados mediante  $\log(x+1)$ .

Taxón (Especie / Grupo)	Prom. 2023	Prom. 2024	Contrib. %	Cumul. %	p-valor
<i>Amphibalanus improvisus</i>	2.99	4.21	17.8	17.8	0.803
<i>Alitta succinea</i>	<b>1.82</b>	<b>3.39</b>	<b>17.0</b>	<b>34.8</b>	<b>&lt; 0.001</b>
Actiniaria spp. (Anémonas)	1.69	1.38	12.1	46.9	0.216
Anfípodos	<b>1.16</b>	<b>1.89</b>	<b>11.8</b>	<b>58.7</b>	<b>0.003</b>
<i>Capitella capitata</i>	1.53	0.98	10.1	68.8	0.353

<b>Brachyura (Cangrejos)</b>	<b>0.76</b>	<b>0.96</b>	<b>6.6</b>	<b>75.4</b>	<b>0.001</b>
<b><i>Chthamalus bisinuatus</i></b>	<b>4.23</b>	<b>0.00</b>	<b>4.2</b>	<b>79.6</b>	<b>0.045</b>
<b>Nemertinos</b>	0.68	0.20	3.7	83.3	0.166
<b>Spionidae</b>	0.26	0.44	3.6	86.9	0.074
<b>Syllidae</b>	0.87	0.00	1.7	88.6	0.115
<b>Tanaidáceos</b>	0.74	0.11	1.6	90.2	0.990
<b>Oligoquetos</b>	<b>0.00</b>	<b>0.47</b>	<b>1.3</b>	<b>91.5</b>	<b>0.001</b>
<b>Isópodos</b>	0.45	0.13	1.2	92.7	0.943
<b>Platelmintos</b>	<b>0.07</b>	<b>0.29</b>	<b>0.9</b>	<b>93.6</b>	<b>0.002</b>
<b>Lapas</b>	0.21	0.01	0.7	94.3	0.062
<b>Amarillodesma mactroides)</b>	0.25	0.04	0.4	94.7	1.000
<b><i>Halosydnella</i> spp.</b>	0.19	0.00	0.3	95.0	0.994

<i>Heleobia australis</i>	<b>0.00</b>	<b>0.06</b>	<b>0.1</b>	<b>95.1</b>	<b>0.001</b>
<b>Picnogónidos</b>	<b>0.00</b>	<b>0.02</b>	<b>0.1</b>	<b>95.2</b>	<b>0.003</b>
<i>Phyllodocidae</i>	0.01	0.01	0.1	95.3	0.880
<b>Nemátodos</b>	0.03	0.00	0.1	95.4	0.996

**Tabla A2. Resultados del Análisis de Porcentajes de Similitud (SIMPER) para los rasgos funcionales.** *Identificación de los atributos responsables de la disimilitud funcional entre los periodos 2023 y 2024. Se utilizó la matriz estandarizada por el total de la muestra. Los valores de P se obtuvieron mediante 999 permutaciones.*

<b>Código</b>	<b>Prom. 2023</b>	<b>Prom. 2024</b>	<b>Disim. Prom.</b>	<b>Contrib. %</b>	<b>Contrib. Acum. %</b>	<b>Valor de P</b>
<b>T9</b>	0.0793	0.0847	0.0358	10.1	10.1	0.626
<b>T14</b>	0.1072	0.1082	0.0322	9.1	19.2	0.087
<b>T17</b>	0.1156	0.1084	0.0278	7.8	27.0	0.272
<b>T18</b>	0.0393	0.0511	0.0234	6.6	33.6	0.146
<b>T23</b>	<b>0.1177</b>	<b>0.1392</b>	<b>0.0234</b>	<b>6.6</b>	<b>40.2</b>	<b>0.035 *</b>
<b>T1</b>	0.1272	0.1285	0.0226	6.4	46.6	0.067

<b>T8</b>	0.0381	0.0429	0.0222	6.3	52.9	0.141
<b>T2</b>	0.0367	0.0330	0.0208	5.9	58.8	0.057
<b>T6</b>	0.0943	0.1090	0.0207	5.8	64.6	0.063
<b>T13</b>	0.0329	0.0367	0.0206	5.8	70.4	0.082
<b>T5</b>	<b>0.0669</b>	<b>0.0515</b>	<b>0.0193</b>	<b>5.5</b>	<b>75.9</b>	<b>0.045 *</b>
<b>T12</b>	0.0272	0.0201	0.0158	4.5	80.4	0.327
<b>T21</b>	0.0179	0.0143	0.0122	3.4	83.4	0.728
<b>T25</b>	0.0168	0.0067	0.0098	2.8	86.2	0.112
<b>T16</b>	0.0135	0.0130	0.0090	2.5	88.7	0.154
<b>T22</b>	<b>0.0140</b>	<b>0.0062</b>	<b>0.0077</b>	<b>2.2</b>	<b>90.9</b>	<b>0.045 *</b>
<b>T15</b>	0.1299	0.0086	0.0075	2.1	93.0	0.071
<b>T10</b>	0.0136	0.0112	0.0068	1.9	94.9	0.663
<b>T11</b>	0.0083	0.0076	0.0052	1.5	96.4	0.655

<b>T20</b>	0.0073	0.0035	0.0042	1.2	97.6	0.051
<b>T7</b>	0.0054	0.0061	0.0035	1.0	98.6	0.144
<b>T19</b>	0.0045	0.0035	0.0026	0.7	99.3	0.393
<b>T3</b>	<b>0.0027</b>	<b>0.0051</b>	<b>0.0023</b>	<b>0.7</b>	<b>100.0</b>	<b>0.019 *</b>
<b>T24</b>	<b>0.0000</b>	<b>0.0000</b>	<b>0.0000</b>	<b>0.0</b>	<b>100.0</b>	<b>0.001</b> ***