



Universidad de la República
Facultad de Ciencias

Tesis para optar por el título de Magister en Geociencias

**ROL DE *NEOMYSIS AMERICANA* (CRUSTACEA:
MYSINAE) EN LOS FLUJOS DE CARBONO EN UNA
LAGUNA COSTERA DE LA COSTA ATLÁNTICA
URUGUAYA**

Autor: Noé Espinosa

Directora de tesis: Dra. Laura Rodríguez-Graña

Co-director: Dr. Danilo Calliari

Montevideo- Uruguay

2017

Página de aprobación

Directora: Dra. Laura Rodríguez

Centro Universitario Regional del Este, Universidad de la de la República

Co-director: Dr. Danilo Calliari

Sección Oceanografía y Ecología Marina – Facultad de Ciencias, UdelaR

Tribunal:

Carlos Iglesias (CURE, UdelaR)

Beatriz Yannicelli (CEAZA, Chile; CURE, UdelaR)

María Delia Viñas (INIDEP, Argentina)

Fecha: 24 de marzo de 2017

Calificación: Aprobado con mención

Agradecimientos

En primer lugar quiero agradecer a: Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas (PEDECIBA), en particular al programa de Maestría del Área Geociencias; Centro Universitario de la Región Este, sección Oceanografía y Ecología Marina de la Facultad de Ciencias de la Universidad de la República y PROBIDES. También quiero agradecer a la Agencia Nacional de Investigación e Innovación (ANII) por otorgarme la beca de Maestría.

Quiero agradecer especialmente a mis tutores Laura y Danilo por estar siempre a disposición, por la paciencia y dedicación. Por hacer todos y cada uno de los muestreos posibles, y por las largas horas de trabajo en el laboratorio. Por tomarse el tiempo de revisar una y mil veces la base de datos, por todas esas tardes de discusión de resultados y por leer y releer el manuscrito. Pero especialmente por acompañarme en este proceso. A Andrés, guardaparques del Sistema Nacional de Áreas Protegidas- laguna de Rocha por su colaboración en los muestreos. A Valentina, Rafael y Cecilia por la ayuda con los análisis de Carbono. A Irene, por acogerme en su casa y por ser mi tutorial de SigmaPlot.

Al conejo y a Patricia por abrirme las puertas de su casa durante mis estadias en Rocha.

A todos mis amigos! Al "Golden" por todos esos momentos compartidos, y por muchos más.

A Anita, Analía, Andrea y Claudita por los fines de semana de aguante y de escritura de tesis. A Lucy, Miri y Marian por guiarme con el R, y a Gonzalo por el aguante y por darme para adelante durante los años de maestría.

Por último quiero agradecer a mi familia, en especial a mis padres que siempre me han acompañado en todos los caminos que elegí, y a mis hermanos por ser mis mejores amigos!

Le quiero dedicar esta tesis a la personita más especial que he conocido, para vos Jazmín!

Tabla de contenido

Lista de abreviaciones.....	5
Lista de figuras.....	7
Lista de tablas.....	10
Resumen	11
Abstract	13
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	15
El papel del zooplancton en los Ciclos Biogeoquímicos.....	15
Bioenergética y Ciclos Biogeoquímicos	16
Misidáceos y su papel en las tramas tróficas acuáticas	18
Objetivos e hipótesis	22
Estrategia general del estudio	24
CAPITULO 1. CONDICIONES AMBIENTALES, DISTRIBUCIÓN Y ABUNDANCIA DE <i>Neomysis americana</i> EN LA LAGUNA DE ROCHA.....	30
Introducción	30
Metodología	33
Resultados.....	39
Discusión.....	55
Conclusiones y perspectivas.....	62
CAPÍTULO 2. MODELO BIOENERGÉTICO DE <i>Neomysis americana</i> EN LA LAGUNA DE ROCHA.....	63
Introducción.....	63
Metodología.....	69
Resultados.....	79
Discusión.....	85
Conclusiones y perspectivas.....	94
DISCUSIÓN GENERAL, CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS.....	96
BIBLIOGRAFÍA.....	102

Lista de abreviaciones

C	Carbono
CBGQ	Ciclos biogeoquímicos
E_i	Tasa de egestión individual
E_p	Tasa de egestión poblacional
E_{ie}	Tasa de egestión específica
FME	Flujo de materia y energía
G_i	Tasa de crecimiento individual
G_p	Tasa de producción secundaria poblacional
G_{ie}	Tasa de crecimiento específica
H	Hembra
Hg	Hembra grávida
I_i	Tasa de ingestión individual
I_p	Tasa de consumo poblacional
I_{ie}	Tasa de consumo específica
J	Juvenil
LR	Laguna de Rocha
M	Macho
OD	Oxígeno disuelto
PP	Producción primaria
PPB	Producción primaria bruta
PPN	Productividad primaria neta
R_i	Tasa de respiración individual
R_p	Tasa de respiración poblacional

R_{ie}

Tasa de respiración específica

Lista de figuras

Figura 1.1. Esquema que representa el flujo de carbono entre los compartimentos particulado y disuelto en una trama trófica pelágica. Con un círculo se destaca el papel del zooplancton. Modificado de US JGOFS.

Figura 1.2. Distribución de *N. americana* (círculos negros) en las costas de América de Norte y Sur. Referencias en el texto.

Figura 1.3. Mapa de la LR donde se indican las estaciones de colecta de los misidáceos y registro de variables ambientales. Con un círculo rojo se señalan aquellas estaciones donde se obtuvieron muestras para estimar productividad primaria y abundancia de mesozooplancton.

Figura 1.4. (A) Red epibentónica utilizada para la colecta de *N. americana*. (B) Maniobra utilizada para la colecta de misidáceos en LR. Foto: L. Rodríguez-Graña

Figura 1.5. Esquema conceptual en el que se indican las tasas vitales individuales y extrapoladas a la población, así como la producción primaria requerida para sustentar a la población de misidáceos de LR.

Figura 2.1. Fotografías de ejemplares vivos en sus diferentes estadios y sexos. Superior: juvenil, medio: macho con cuartos pleópodos desarrollados, inferior: hembra grávida. Foto: Noé Espinosa.

Figura 2.2. Laguna de Rocha: distribución horizontal de la temperatura (°C) durante los cuatro períodos estacionales entre enero de 2013 y noviembre de 2013. Los círculos indican las estaciones donde se registró la variable.

Figura 2.3. Laguna de Rocha: distribución horizontal de la salinidad durante los cuatro períodos estacionales entre enero y noviembre de 2013. Los círculos indican las estaciones donde se registró la variable.

Figura 2.4. Concentración de clorofila-*a* (mg m^{-3}) durante los cuatro períodos estacionales entre enero y noviembre de 2013. Los círculos indican las estaciones donde se registró la variable.

Figura 2.5. Laguna de Rocha: distribución horizontal de la turbidez (UNT) durante los cuatro períodos estacionales entre enero y noviembre de 2013. Se presentan los valores promedio para cada uno de los períodos.

Figura 2.6. Abundancia ($\text{ind m}^{-3} \pm \text{ds}$) de los principales grupos zooplanctónicos registrados en un ciclo anual en LR. Se representan los valores promedio para cada uno de los períodos.

Figura 2.7. Distribución espacial de la abundancia total (ind m^{-3}) de *N. americana* durante los cuatro períodos estacionales entre enero y noviembre de 2013.

Figura 2.8. Distribución espacial de la biomasa total (mg C m^{-3}) de *N. americana* durante los cuatro períodos estacionales entre enero y noviembre de 2013.

Figura 2.9. Abundancia (ind m^{-3}) de estadios (juveniles, hembras, machos y hembras grávidas) de *N. americana* en los períodos de verano, otoño, invierno y primavera.

Figura 2.10. Estructura de tallas (mm) de la población de *N. americana* para: verano, otoño, invierno y primavera. Referencias: I: 0-2; II: 2,1- 4; III: 4,1- 6; IV: 6,1- 8; V: 8,1-10; VI: 10,1- 12.

Figura 2.11. Relación entre la abundancia de *N. americana* con la temperatura (T, °C), salinidad (Sal), concentración de clorofila-*a* (Clo.a, mg m^{-3}) y turbidez (UNT).

Figura 2.12. Abundancia observada (ind m^{-3}) versus abundancia predicha (ind m^{-3}) de *N. americana* según el modelo aditivo generalizado.

Fig. 2.13. Relación entre el largo total (μm) de *N. americana* y contenido de carbono (μg) estimado en este estudio. $R^2= 0,96$.

Figura 3.1. Preparación de experimentos para estimación de tasas de consumo y de producción de pellets fecales de *N. americana*. Se observan (A) los organismos seleccionados, (B) su colocación en los contenedores y (C) la adición del alimento.

Figura 3.2. Detalle de la logística empleada para la estimación de G en *N. americana*. Los ejemplares se fotografiaron vivos bajo lupa binocular y la imagen fue posteriormente procesada con el software Image J.

Figura 3.3. Estimación de concentración de oxígeno. (A) Oxímetro OXI-4 mini utilizado para medir la concentración de oxígeno, (B) detalle de la salida de datos que el oxímetro entrega, (C) detalle de botella con misidáceos.

Fig.3.4. Tasas vitales promedio individuales de juveniles ($d^{-1} \pm ds$) de *N. americana* en los cuatro períodos de muestreo.

Fig.3.5. Tasas vitales promedio individuales de adultos ($d^{-1} \pm ds$) de *N. americana* en los cuatro períodos de muestreo.

Fig. 3.6. Tasas vitales promedio poblacionales ($mg\ C\ m^{-3}\ d^{-1} \pm ds$) de *N. americana* en los cuatro períodos de muestreo.

Fig. 3.7. Productividad primaria bruta ($mg\ C\ m^{-3}\ d^{-1} \pm ds$) registrada a lo largo de un período anual en LR.

Lista de tablas

Tabla 2.1. Salida del modelo aditivo generalizado para la abundancia de misidáceos (AB) en relación a las variables: temperatura (T), salinidad (Sal), concentración de clorofila-a (Clo.a) y turbidez de la LR.

Tabla 3.1. Ecuación de bioenergética de *Neomysis americana*, para juveniles. Refs. I_i : tasa de consumo promedio individual, G_i : tasa de crecimiento promedio individual, R_i : tasa de respiración promedio individual, E_i : tasa de egestión promedio individual, $(G_i + R_i + E_i) - I_i / I_i * 100$: balance de la ecuación de bioenergética en relación a I_i . Todas las unidades están expresadas en $\text{mg C ind}^{-1} \text{d}^{-1}$.

Tabla 3.2. Ecuación de bioenergética de *Neomysis americana*, para adultos. Refs. I_i : tasas de consumo promedio individual, G_i : tasa de crecimiento promedio individual, R_i : tasa de respiración promedio individual, E_i : tasa de egestión promedio individual, $(G_i + R_i + E_i) - I_i / I_i * 100$: balance de la ecuación de bioenergética en relación a I_i . Todas las unidades están expresadas en $\text{mg C m}^{-3} \text{d}^{-1}$.

Tabla 3.3. Ecuación de bioenergética poblacional de *Neomysis americana*. Refs. I_p : tasa de consumo promedio poblacional, G_p : tasa de producción promedio poblacional, R_p : tasa de respiración promedio poblacional, E_p : tasa de egestión promedio poblacional, $(G_p + R_p + E_p) - I_p / I_p * 100$: balance de la ecuación de bioenergética en relación a I_p . Todas las unidades están expresadas en $\text{mg C m}^{-3} \text{d}^{-1}$.

Tabla 4.1. Modelo conceptual de los flujos de carbono de *N. americana* en LR.

Resumen

En los ecosistemas acuáticos ciertos organismos ocupan un lugar clave en la transferencia de flujos de materia y energía. Tal sería el caso de los misidáceos, crustáceos malacostráceos capaces de habitar diversos tipos de ambientes y en grandes abundancias. Esta tesis se enfoca en el papel trófico del misidáceo *Neomysis americana* y su relación con los ciclos biogeoquímicos en una laguna de la costa atlántica de Uruguay. Se plantea como hipótesis que el rol de *N. americana* en LR estimado a través del consumo directo sobre el mesozooplankton y su impacto sobre la comunidad de presas cambiará temporalmente en función de las variaciones estacionales en su abundancia. Ello implica que la participación de la especie en los flujos de C, y la fracción de PP canalizada por esta especie será máxima cuando esté presente en altas abundancias. El estudio fue abordado mediante aproximaciones *in situ* y experimentales durante un ciclo anual e incluyó análisis de la distribución de la abundancia y biomasa de la especie y estimaciones de diversas tasas fisiológicas (consumo, respiración, crecimiento y egestión). Con ello se elaboró un modelo bioenergético basado en C a través del cual se estimaron las relaciones hipotetizadas. También se registraron las principales características fisico-químicas del ambiente y se estimó PP. Las tasas vitales estimadas se transformaron a unidades de C, las tasas individuales se expresaron en $\text{mg C ind}^{-1} \text{d}^{-1}$ y las poblacionales en $\text{mg C m}^{-3} \text{d}^{-1}$.

Neomysis americana estuvo presente a lo largo de todo el año, con mayores abundancias en primavera. Su abundancia se relacionó con la temperatura, la salinidad y la turbidez del ambiente. El análisis de la dinámica poblacional de la especie indicaría que ésta presentaría tres generaciones anuales, con máximos de hembras grávidas en primavera y máximos de juveniles en verano. La población de adultos tendió a la dominancia de

hembras. Los misidáceos tendrían actividad reproductiva continua, ya que se encontraron juveniles todo a lo largo del año.

El balance bioenergético de los juveniles fue positivo en verano e invierno, mientras que el de los adultos fue positivo sólo en invierno. El balance bioenergético poblacional fue positivo en invierno. Las tasas de egestión fueron en general bajas mientras que las de respiración fueron altas a lo largo del año. *N. americana* consumió en promedio un 23 % del mesozooplankton por día y canalizó en promedio el 1,2 % del total de PP anual en este ecosistema, con valores máximos en primavera (4,3 %) coincidiendo con sus mayores abundancias.

Las estimaciones realizadas indican que en LR esta especie contribuiría con unas 18 ton C anuales al reservorio de carbono atmosférico a través de su respiración; durante su egestión, esta especie aportaría unas 14 ton C a los sedimentos y columna de agua bajo la forma de *pellets* fecales. *N. americana* tendría un papel importante en la estructuración de las comunidades mesozooplancónicas, no sólo como regulador de la biomasa de copépodos (principal presa) sino también como competidor con otras especies de zooplankton como de peces zooplancívoros. El conjunto de esta información da cuenta de la relevancia de la especie para el ecosistema LR. La contribución de los misidáceos en ecosistemas costeros cobra importancia en el contexto del balance de C en estos ambientes y bajo escenarios de cambio climático.

Palabras clave: misidáceos, bioenergética, laguna costera, producción primaria.

Abstract

In aquatic ecosystems certain organisms play a key role in the transfer of flows and energy. Such would be the case of mysid shrimps, crustacea malacostraca capable of inhabiting diverse kinds of environments and in great abundances. This thesis focuses on the trophic role of *Neomysis americana* and its relation to the biogeochemical cycles in a lagoon in the Uruguayan Atlantic coast. It is hypothesized that the role of *N. americana* in LR, estimated through the direct consumption on the mesozooplankton, and its impact on the prey community would change seasonally as a function of the seasonal variations in its abundance. This implies that the participation of the species in the C fluxes, and the proportion of the PP channelled through this species will be maximum when the species abundance is high. The study was approached through *in situ* and experimental approaches during an annual cycle and included estimates of the abundance and biomass distribution of the species as well as physiological rates (consumption, respiration, growth and egestion). With these data we elaborated a bioenergetic model based on C with which we estimated the hypothesized relations. We also recorded the main physicochemical characteristics and we estimated the PP of the ecosystem. Vital rates were converted to carbon units, individual rates were expressed as $\text{mg C ind}^{-1} \text{d}^{-1}$ and population rates as $\text{mg C m}^{-3} \text{d}^{-1}$.

Neomysis americana occurred throughout the year with higher abundances in spring, its abundance related to temperature, salinity and turbidity. The population dynamics of the species would indicate that it has three annual generations, with the highest proportions of Hg in spring and J in summer. The adult population tended to have a greater proportion of H. Mysids would have continuous reproductive activity, as J were recorded all year long.

The bioenergetic balance of juveniles was positive in summer and in winter, while for adults it was positive in winter. The bioenergetic population balance was positive in winter.

Egestion rates were generally low while respiration rates were high throughout the year. The population production rate was highest in spring when so was the abundance of mysids in LR. *N. americana* consumed on average 23 % of the mesozooplankton abundance per day and channelled on average 1.2 % of the total PP in LR annually, being highest in spring (4.3%), when the abundance of mysids was maximum too.

The estimates made allowed us to estimate that in this ecosystem *N. americana* would contribute with 18 ton C annually to the atmospheric reservoir through its respiration and during its egestion this species would contribute with 14 C to the sediments and water column in the form of faecal pellets. *N. americana* would play an important role in structuring mesozooplankton communities, not only as a regulator of copepod biomass (main prey), but also as a competitor to other species such as zooplanktivorous fish. The information as a whole gives an account of the relevance of the species to the LR ecosystem. The contribution of mysids in coastal lagoons becomes important in the context of the C balance of coastal systems and under climate change scenarios.

Keywords: mysids, bioenergetics, coastal lagoon, primary production.

INTRODUCCIÓN GENERAL

El papel del zooplancton en los Ciclos Biogeoquímicos

Las características de los ecosistemas están determinadas por los procesos y ciclos biogeoquímicos (CBGQ) que allí ocurren - definidos como aquellos procesos biológicos, geológicos y químicos a través de los cuales los materiales y la energía son intercambiados y reutilizados entre los diferentes compartimentos de un ecosistema (Hedges, 1992; Valiela, 2013). Dichos procesos se encuentran fuertemente mediados por las características fisiológicas y comportamentales de los organismos. El zooplancton afecta directamente los flujos de materia y energía (FME) entre los compartimentos particulado y disuelto de diversas formas, por ejemplo mediante el consumo selectivo de sus fuentes de alimento y su posterior procesamiento. La depredación del zooplancton herbívoro sobre el fitoplancton puede afectar los FME manteniendo las abundancias de productores primarios en bajos niveles (Ryther & Sanders, 1980; Lampert *et al.*, 1986; Frost, 1987; Springer *et al.*, 1989). El reempaquetamiento de los productos de la digestión bajo la forma de *pellets* fecales aporta al ciclado de nutrientes (Wotton & Malmqvist, 2001). Debido a sus altas tasas de hundimiento, los *pellets* fecales favorecen el flujo de carbono (C) hacia las zonas más profundas de los ambientes acuáticos (Mauchline, 1980; Noji, 1991; Wotton & Malmqvist, 2001). El crecimiento de los organismos zooplanctónicos también regula los FME, ya que muchas especies durante su desarrollo ontogénico y crecimiento cambian sus hábitos alimentarios (Fulton, 1982; Paffenhöfer, 1984; Brandstrator *et al.*, 2000; Viherluoto *et al.*, 2000). Por ejemplo, los copépodos del género *Paracalanus* ingieren especies fitoplanctónicas de mayores tamaños a medida que mudan y crecen, impactando en diferentes clases de tamaño (y por ende de especies fitoplanctónicas) a lo largo de su ciclo de vida (Paffenhöfer, 1984). En otros casos los FME se producen a través de migraciones

verticales diarias donde el zooplancton es el responsable del flujo activo de C y nitrógeno orgánico mediante excreciones en diferentes estratos de la columna de agua (Madeira *et al.*, 1982; Urban-Rich *et al.*, 1999); también mediante la mortalidad de los propios organismos, lo que lleva al hundimiento de sus carcasas y como consecuencia a la exportación de materia orgánica (Dam *et al.*, 1995). Es así que los hábitos alimentarios, el crecimiento y la mortalidad de los organismos zooplanctónicos son procesos de gran importancia que influyen directamente en los CBGQ (Fig. 1.1).

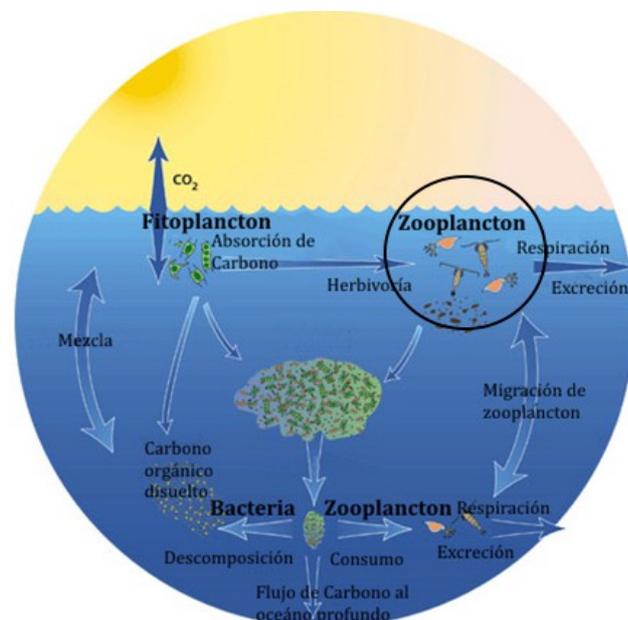


Figura 1.1. Esquema que representa el flujo de carbono entre los compartimentos particulado y disuelto en una trama trófica pelágica. Con un círculo se destaca el papel del zooplancton. Modificado de US JGOFS.

Bioenergética y Ciclos Biogeoquímicos

El flujo y destino de los elementos y compuestos químicos entre los organismos y su entorno dependen de la tasa con que dichos elementos son ingeridos, absorbidos y devueltos al ambiente mediados por procesos metabólicos (respiración, excreción, crecimiento y producción) (Rudstam, 1989). En este enfoque, denominado bioenergético los principales procesos anabólicos y catabólicos se describen por medio del balance de

energía del organismo. Dicho balance cuantifica el destino de la energía obtenida de la dieta y muestra cómo ésta es repartida entre los principales procesos metabólicos. La energía se distribuye en forma diferente según la especie, y se ve influenciada por el estado fisiológico de los organismos, por su ontogenia, por el sexo, así como por las condiciones ambientales (Rudstam, 1989; Valiela, 2013; Gorokhova & Hansson, 1997; Gorokhova, 1998). En definitiva este balance es el responsable de modular los procesos de producción secundaria ya sea a nivel de individuo (aumento de biomasa corporal) o poblacional (reproducción) (Valiela, 1995; Benke, 2010).

El balance energético puede representarse mediante la siguiente ecuación:

$$I = G + R + F + E$$

donde I es la energía obtenida del alimento consumido, G es la energía destinada al crecimiento, R es la respiración, F es una medida de egestión (producción de fecas, materia no asimilada) y E es una medida de excreción.

Diferentes factores afectan las tasas metabólicas, así las tasas de asimilación del alimento ingerido están determinadas por la calidad y cantidad del alimento y por la edad del consumidor (Thompson *et al.*, 1994; Mauchline, 1998). La respiración se relaciona con la temperatura del ambiente (Conover & Huntley, 1991), y depende del tamaño del organismo (Paffenhöfer & Gardner, 1984). Las tasas masa-específicas de consumo de oxígeno tienden a ser mayores en estadios juveniles que en adultos (Donnelly *et al.* 2004). La respiración también se ve afectada por el nivel de actividad y composición bioquímica del alimento ingerido (Thor *et al.*, 2002). El crecimiento es afectado por la disponibilidad del alimento así como por la temperatura (Durbin *et al.*, 1983; Sabatini, 1989). De este modo, los organismos aumentan sus tasas de consumo al aumentar la temperatura hasta alcanzar el rango óptimo donde las tasas son máximas (Astthorsson & Ralph, 1984; Toda *et al.*, 1984). Las tasas de

excreción y egestión dependen de las tasas de ingestión, así como de la temperatura y salinidad del ambiente (Lee & Chin, 1976; White & Roman, 1992; Urban-Rich *et al.*, 1998).

Los modelos bioenergéticos permiten evaluar la contribución de una especie a los FME en las tramas tróficas de un ecosistema (Clutter & Theilacker, 1971; Harris *et al.*, 2000; Lesutiene *et al.*, 2008). A través del uso de estos modelos, diferentes estudios han estimado: tasas de crecimiento y de consumo temperatura-mediadas (Raaf, 1990), tasas de mortalidad de las presas (Carline *et al.*, 1984), grado de limitación por alimento así como el ciclado de nutrientes y los efectos de contaminantes en tramas tróficas acuáticas (Post *et al.*, 1996; Nipper & Williams, 1997; Setälä *et al.*, 2014). Es así que los estudios de bioenergética cobran importancia en los sistemas acuáticos. En Uruguay son pocas las investigaciones realizadas con esta aproximación en los ambientes acuáticos, y en especial en zooplancton.

Misidáceos y su papel en las tramas tróficas acuáticas

Dentro de la comunidad del zooplancton, algunas especies cumplen un rol preponderante en la estructuración de un determinado ecosistema, dirigiendo los FME. En este sentido, los misidáceos son un grupo de crustáceos malacostráceos y ubicuos del zooplancton alcanzando altas abundancias, constituyen un componente importante de la biomasa zooplanctónica y de la dieta de depredadores en los niveles tróficos superiores (Hulburt, 1957; Williams, 1972; Latour *et al.*, 2008).

Los misidáceos están adaptados a diferentes ambientes: en los océanos han sido encontrados a profundidades de hasta 7000 m, son exitosos en estuarios y zonas costeras donde alcanzan densidades muy altas, y también han sido registrados en otros sistemas tanto salobres como dulceacuícolas (Hulburt, 1957; Mauchline, 1980; Viherluoto, 2001). Este

grupo se distribuye tanto en la columna de agua, como sobre el sedimento o incluso dentro del mismo, siendo pocas las especies estrictamente pelágicas o litorales (Mauchline, 1980; Jerling & Wooldridge, 1995).

Según su estrategia alimentaria o hábito, los misidáceos son mayoritariamente omnívoros: consumen materia orgánica suspendida y del sedimento, cianobacterias, fitoplancton, micro- y mesozooplancton (Mauchline, 1980; Jerling & Wooldridge, 1995; Johannsson *et al.*, 2011, Johnston & Ritz, 2001; Viitasalo & Viitasalo, 2004; Viitasalo, 2007; Gorokhova, 2009). Algunas especies son capaces de cambiar su modo de alimentación según su estadio y la disponibilidad de alimento (Viitasalo & Rautio, 1998; Viherluoto *et al.*, 2000; Viherluoto, 2001). Por ejemplo, cuando son herbívoros o detritívoros son filtradores, pero pueden cambiar a raptorales dependiendo de la disponibilidad, del tamaño y comportamiento de la presa (Viitasalo & Rautio, 1998). Son capaces de remover un alto porcentaje de los organismos sobre los que se alimentan. Por ejemplo, *Neomysis mercedis* es capaz de consumir diariamente aproximadamente el 12 % de la población de copépodos harpacticoides del estuario del Río Fraser (Johnston & Lasenby, 1982); de este modo el consumo selectivo de los misidáceos sobre determinados grupos puede estructurar las comunidades zooplanctónicas (Fulton, 1982; Grossnickle, 1982; Chipps & Bennet, 2000). Debido a sus altas abundancias y amplia distribución, los misidáceos son considerados un vínculo importante entre los productores primarios y los niveles tróficos superiores (Rodríguez- Graña *et al.*, 2008) ya que son consumidos por peces y larvas de peces, aves y mamíferos (Mauchline, 1980; Cervetto, 1987; Hodum *et al.*, 1998; Lake *et al.*, 2003; Latour *et al.*, 2008).

Neomysis americana es la especie de misidáceos mayormente representada en los sistemas costeros y estuarinos del Este de Estados Unidos, desde 55 °N hasta 35 °N

(Williams, 1972; Williams *et al.*, 1974), así como en costas y sistemas estuarinos del Sur de Brasil (Gomes Tavares & BondBuckup, 1991; Gama 2008), de Uruguay (González, 1974; Calliari *et al.*, 2001; Calliari *et al.*, 2007; Rodríguez-Graña *et al.*, 2008, Miyashita & Calliari 2014; Cervetto *et al.*, 2016) y de Argentina (Hoffmeyer, 1990, 2004; Schiariti *et al.*, 2004; Viñas *et al.*, 2005; Cardelli *et al.*, 2006; Schiariti *et al.*, 2006) (Fig. 1.2). Esta especie puede estar presente a lo largo de todo el año, presentando variaciones en su abundancia y biomasa así como en el número de generaciones anuales (Williams, 1972; Pezzack & Corey, 1979; Viñas *et al.*, 2005; Schiaritti *et al.*, 2006) (Fig. 1.2). En el Atlántico sur esta especie es considerada críptica (Orensanz *et al.*, 2002) es decir, se desconoce si es endémica o si fue introducida a finales de los 60's dado que fue registrada por primera vez en Uruguay en 1973 en el puerto de Montevideo (González, 1974).



Figura 1.2. Distribución de *N. americana* (círculos negros) en las costas de América de Norte y Sur. Referencias en el texto.

Es muy escasa la bibliografía para *N. americana* en general y particularmente para la costa uruguaya. La mayoría de los estudios publicados en otros ambientes tratan sobre la distribución, abundancia y migración vertical de la especie (Hulburt, 1957; Herman, 1963; Williams *et al.*, 1974; González, 1974, Calliari *et al.*, 2001; Viñas *et al.*, 2005), y unos pocos estudios tratan acerca de sus estrategias alimentarias (Fulton, 1982).

En el ecosistema Laguna de Rocha (LR), costa Atlántica de Uruguay, *N. americana* ha sido reportada en todas las estaciones del año, con un promedio anual de 26,5 ind m⁻³ (Rodríguez- Graña *et al.*, 2008; Magnone *et al.*, 2015). Información indirecta derivada de su composición de isótopos estables de carbono y nitrógeno, y perfiles lipídicos sugieren que *N. americana* ocupa un lugar clave en la trama trófica, transfiriendo energía tanto entre los ambientes bentónico y planctónico, como hacia niveles tróficos superiores (Rodríguez- Graña *et al.*, 2008; Milessi *et al.*, 2010; Magnone *et al.*, 2015). Análisis de isótopos estables indican que la especie consumiría: materia orgánica particulada y del sedimento, perifiton y copépodos, e incluso se ha observado canibalismo; y a su vez que es consumida por peces, poliquetos y ctenóforos (Rodríguez-Graña *et al.*, 2008). Milessi y col. (2010) describieron la estructura de la trama trófica de la LR mediante un modelo de balance de masa ECOPATH cuyos resultados indicarían que *N. americana* canalizaría un 37 % de la productividad primaria del ecosistema. Sin embargo no existen cuantificaciones directas de consumo y demás componentes bioenergéticos para determinar de forma más precisa la participación de *N. americana* en los flujos de materia de este ecosistema. La construcción de un modelo bioenergético, combinando datos de distribución y abundancia de *N. americana* así como de sus tasas de consumo en LR permitirán conocer mejor la estructura de la trama trófica, los flujos de energía y el rol de esta especie como estructurador de la transferencia de energía en ecosistemas de tipo laguna costera.

Objetivos e hipótesis

Objetivo General

Evaluar la contribución de *Neomysis americana* (Crustacea: Mysinae) a los flujos de carbono en el ecosistema de la Laguna de Rocha durante un ciclo anual, mediante observaciones de campo y estimaciones experimentales.

Hipótesis

El rol de *N. americana* en LR - estimado a través del consumo directo sobre el mesozooplancton - y su impacto sobre la comunidad de presas cambiará temporalmente en función de las variaciones estacionales en su abundancia. Ello implica que la participación de la especie en los flujos de C, y la fracción de PP canalizada por la misma será máxima cuando esté presente en altas abundancias.

Para ello se plantean los siguientes objetivos específicos:

- I. Caracterizar las condiciones ambientales abióticas (temperatura, salinidad, oxígeno disuelto, turbidez) y bióticas (abundancia y composición de biomasa del mesozooplancton) a escala estacional (Cap. 2).
- II. Cuantificar la abundancia, biomasa y describir la estructura poblacional de *N. americana* (proporción de tallas, estadíos y sexos) (Cap. 2).
- III. Explorar la relación de la abundancia de *N. americana* con las condiciones ambientales (Cap. 2).
- IV. Estimar la productividad primaria en LR a escala estacional (Cap. 3).

- V. Estimar las tasas de consumo sobre zooplancton natural de *N. americana* a nivel individual (C_i ; mg C ind⁻¹ d⁻¹) y a nivel poblacional (C_p ; mg C m⁻³ d⁻¹) (Cap. 3).
- VI. Estimar las tasas de egestión de *N. americana* a nivel individual (E_i ; mg C ind⁻¹ d⁻¹) y a nivel poblacional (E_p ; mg C m⁻³ d⁻¹) (Cap. 3).
- VII. Determinar las tasas de crecimiento mediante estimaciones de laboratorio a nivel individual (G_i ; mg C ind⁻¹ d⁻¹), emulando la temperatura y composición de alimento *in situ* para cada período del año, y a partir de ello determinar las tasas de crecimiento a nivel poblacional (G_p ; mg C m⁻³ d⁻¹) (Cap. 3).
- VIII. Estimar las tasas de respiración de *N. americana* mediante estimaciones de laboratorio a nivel individual (R_i ; mg C ind⁻¹ d⁻¹) y a nivel poblacional (R_p ; mg C m⁻³ d⁻¹), emulando las condiciones de temperatura *in situ* para cada período del año (Cap. 3).
- IX. Generar un modelo de balance bioenergético para *N. americana* a nivel individual y poblacional para las diferentes estaciones del año y estimar el impacto sobre la comunidad del zooplancton de LR y el porcentaje de productividad primaria que es canalizada a través de esta población (Cap. 3).
- X. Estimar los flujos de carbono bajo la forma de consumo, respiración, producción secundaria y respiración canalizados por *N. americana* en LR en las diferentes estaciones del año (Cap. 3).

Estrategia general del estudio

Sítio de estudio: Laguna de Rocha

La LR forma parte de una serie de lagunas costeras situadas en la costa Atlántica de Uruguay y que se continúa en el sur de Brasil. Esta es una laguna salobre y somera cuya profundidad media es de 0.6 m, ocupando un área de 72 km². Se encuentra situada en la costa suroeste de América del Sur (34° 38'S, 54° 17'W) y está separada del océano Atlántico por una barra de arena que se abre de forma intermitente varias veces al año y que conecta ambos sistemas (Conde *et al.*, 2000). La apertura de la barra genera que este ecosistema presente una dinámica particular y una variación espacial de sus propiedades que varía con el tiempo. Es así que generalmente se distinguen dos zonas, una de menor salinidad caracterizada por presentar sedimentos finos e influenciada por los tributarios (ubicada al N), y una zona de mayor salinidad caracterizada por presentar sedimentos arenosos (Conde & Somaruga, 1999; Aubriot *et al.*, 2005) e influenciada en mayor medida por el ambiente marino (ubicada al S). Muchos autores plantean que el gradiente de salinidad en este sistema condiciona su funcionamiento, afectando la distribución, abundancia y composición de las especies que allí habitan (Conde *et al.*, 1999; Bonilla *et al.*, 2005; Piccini *et al.*, 2006; Rodríguez- Gallego *et al.*, 2010). Sin embargo, este gradiente no necesariamente se refleja en diferencias en la estructura trófica del sistema (Rodríguez- Graña *et al.*, 2008).

La LR es un sistema muy productivo que sustenta una alta diversidad de especies, ha sido declarada Reserva de la Biósfera por MAB- UNESCO. Recientemente este ecosistema fue propuesto como sitio RAMSAR e incorporado al Sistema Nacional de Áreas Protegidas, con un plan de manejo (Rodríguez- Gallego *et al.*, 2008) aprobado en el año 2016. Esta laguna es área de cría y alimentación de especies de crustáceos y peces (camarón rosado

Farfantepeneaus paulensis, cangrejo azul *Callinectes sapidus*, corvina blanca *Micropogonias furnieri* y lenguado *Paralichthys orbygnianus*) de alto valor comercial, así como de aves residentes (cisne de cuello negro *Cygnus melancoryphus*, cisne coscoroba *Coscoroba coscoroba*) y migratorias (charrán *Sterna hirundo*, flamenco chileno *Phoenicopterus chilensis*) (Saona *et al.*, 2003; Rodríguez-Graña *et al.*, 2008). La LR es un sistema vulnerable a los impactos antropogénicos, entre los que se encuentran aportes de nutrientes de aguas residuales de las zonas urbanas y de los diferentes usos del suelo que la rodean (Rodríguez-Gallego *et al.*, 2008). Por tanto un aumento en la concentración de nutrientes puede tener como consecuencia un aumento en la productividad y por ende alterar las relaciones de naturaleza trófica, afectando al ecosistema en su conjunto.

Aproximación metodológica

En esta sección se dará cuenta de la estrategia general de muestreo y de las estimaciones realizadas en campo y laboratorio mientras que en los capítulos 2 y 3 se brindarán los detalles específicos.

Se realizaron 4 muestreos estacionales correspondientes a enero (verano), abril (otoño), julio (invierno) y noviembre (primavera) de 2013, con el fin de representar las variaciones anuales en las condiciones ambientales y la abundancia de *N. americana* y del zooplancton. Esto implicó estimaciones en campo así como experimentos en laboratorio. El registro de variables ambientales y la colecta de muestras se realizaron en dos días consecutivos:

Día 1. Se colectaron misidáceos en 10 estaciones de muestreo distribuidas uniformemente en LR para una posterior estimación de su abundancia y estructura poblacional (tallas, estadios y sexo) (Fig. 1.3). Para su captura se utilizó una red

epibentónica de 500 μm de tamaño de poro equipada con flujómetro (Fig. 1.4 A y B). En cada estación se midieron variables físico-químicas (ver Capítulo 2). También se tomaron muestras de agua para estimar clorofila-*a* (mg l^{-1}) como *proxy* para cuantificar la biomasa fitoplanctónica.

Día 2. Estimación de tasas de consumo, producción de *pellets* fecales y producción primaria. El método de captura de los organismos fue el mismo al empleado para el día 1. Las estimaciones de estas tasas se realizaron con organismos vivos colectados en dos estaciones de muestreo (N y S). Para estimaciones de tasa de consumo y tasa de egestión se colectó mesozooplankton como oferta de alimento con una red planctónica de 117 μm de tamaño de poro, equipado con flujómetro. Las tasas de consumo y egestión se realizaron bajo condiciones experimentales de laboratorio, emulando las condiciones ambientales (temperatura, salinidad y concentración de alimento) que se registraron *in situ* al momento de cada muestreo. Las tasas vitales individuales se expresaron en unidades de carbono, $\text{mg C ind}^{-1} \text{d}^{-1}$ y luego se normalizaron por la biomasa para expresarse como tasas específicas (d^{-1}). Se registraron variables físico- químicas para caracterizar la columna de agua del modo descrito para el día 1 y se colectó agua en ambas zonas para estimar la productividad primaria.

Debido a algunos inconvenientes con la logística para estimar las tasas de respiración y crecimiento, éstas se realizaron a partir de ejemplares vivos colectados en setiembre de 2014. La obtención de los organismos se realizó siguiendo la metodología antes mencionada. Los organismos fueron trasladados vivos al laboratorio, donde se los acondicionó y aclimató a las temperaturas representativas de las estaciones del año según registros previos en muestreos anteriores y a salinidad de 16. Luego de la aclimatación (2 h) se realizaron las incubaciones para las estimaciones de respiración y crecimiento.

Análogamente, las tasas vitales individuales se expresaron en $\text{mg C ind}^{-1} \text{d}^{-1}$ y después se estandarizaron por la biomasa, y se expresaron como d^{-1} .

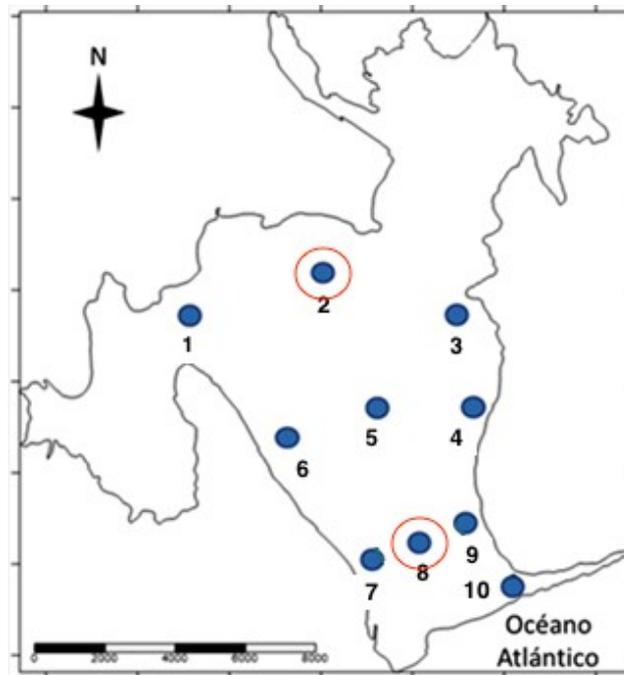


Figura 1.3. Mapa de la LR donde se indican las estaciones de colecta de los misidáceos y registro de variables ambientales. Con un círculo rojo se señalan aquellas estaciones donde se obtuvieron muestras para estimar productividad primaria y abundancia de mesozooplankton.

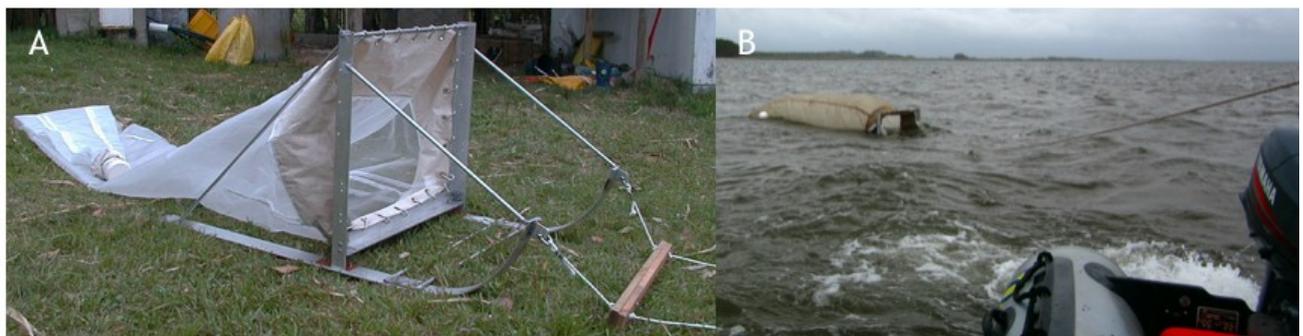


Figura 1.4. (A) Red epibentónica utilizada para la colecta de *N. americana*. (B) Maniobra realizada con la red. Foto L. Rodríguez-Graña

Una vez obtenidas las tasas a nivel individuo y estimaciones de biomasa, se realizó un modelo de flujos de carbono a nivel poblacional con el fin de estimar la contribución de *N. americana* a tales flujos en LR, como

$$I_p = G_p + R_p + E_p$$

siendo I_p la tasa de consumo poblacional, G_p la tasa de producción poblacional, R_p la tasa de respiración poblacional y E_p la tasa de egestión poblacional, expresados como $\text{mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$.

Se cuantificó el impacto del consumo de misidáceos sobre el mesozooplancton y el porcentaje de la productividad primaria canalizada a través de la vía herbívora (fitoplancton-mesozooplancton- misidáceos) como la razón entre la productividad primaria requerida para sustentar a la población de misidáceos y la productividad primaria fitoplanctónica en la LR para cada uno de los períodos del año (Fig. 1.5).

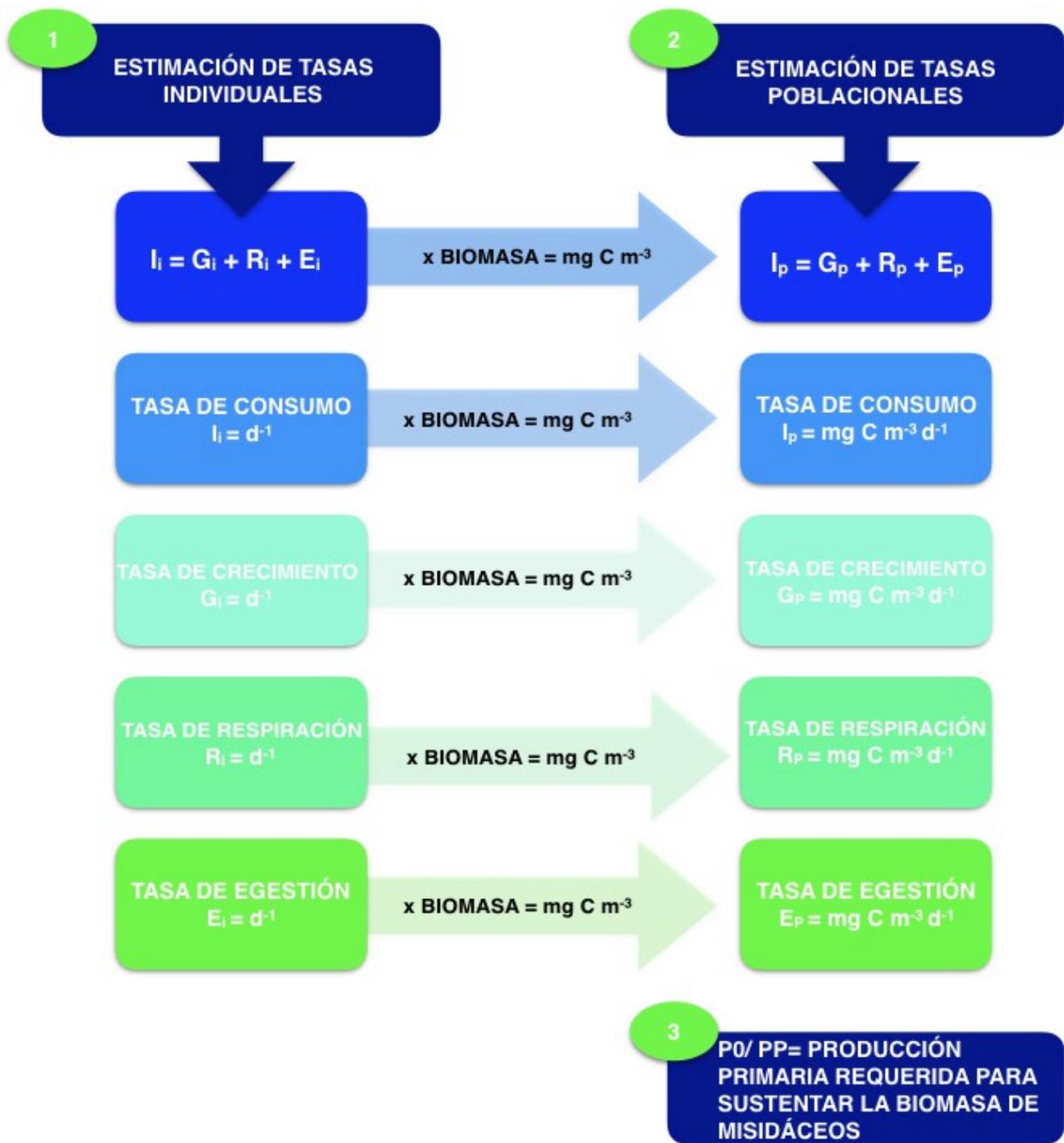


Figura 1.5. Esquema conceptual en el que se indican las tasas vitales individuales y extrapoladas a la población, así como la producción primaria requerida para sustentar a la población de misidáceos de LR.

CAPITULO 1 . CONDICIONES AMBIENTALES, DISTRIBUCIÓN Y ABUNDANCIA DE *Neomysis americana* EN LA LAGUNA DE ROCHA

Introducción

En su rango de distribución y para la mayoría de los ecosistemas estudiados, *Neomysis americana* ocurre a lo largo de todo el año representando un alto porcentaje del zooplancton (Hulburt, 1957; Williams, 1953; Williams, 1972; González, 1974; Prouse, 1986; Mauchline, 1990; Hoffmeyer, 2004; Viñas *et al.*, 2005; Schiariti *et al.*, 2006; Rodríguez-Graña *et al.*, 2008). En estuarios de América del Norte, las máximas abundancias de *N. americana* se registraron en los períodos más fríos (Williams, 1972; Fulton, 1983; Prouse, 1986). Si bien se ha descrito que la especie se reproduce en forma continua a lo largo de un período anual, las mayores densidades de hembras grávidas (Hg) se han registrado en períodos cálidos, así como las mayores tasas de crecimiento (Williams, 1972; Pezzack & Corey, 1979). En el estuario del arroyo Solís Grande (costa estuarina Uruguay) se asoció la presencia de la especie con bajas temperaturas en el rango de 10- 26,2 °C en una escala quincenal (Calliari *et al.*, 2001). En la Bahía de Samborombón Viñas y col. (2005) encontraron las mayores abundancias en invierno. Sin embargo, Schiariti y col. (2006) no encontraron relación entre la temperatura y la abundancia de misidáceos en Rdelap según muestreos realizados en primavera y otoño basados en 10 años de monitoreo. Varios autores plantean que la distribución de los misidáceos estuarinos se vería afectada por el gradiente de salinidad (Parker & West 1979; Greenwood *et al.* 1989; Moffat & Jones 1993; Baldó *et al.*, 2001). Algunos estudios señalan que *N. americana* se encuentra en un rango de salinidad muy amplio, entre 0 y 34,5 (Calliari *et al.*, 2007; Miyashita & Calliari, 2014). En el estuario del arroyo Solís Grande *N. americana* se vio asociada a valores altos de salinidad (rango 12- 26,6) (Calliari *et al.*, 2001) y en el Rdelap se observaron las mayores

abundancias de la especie a salinidades < 28 (Calliari *et al.*, 2007). Pero este amplio rango de tolerancia a la salinidad no se traduce siempre en óptimos de sobrevivencia. Recientemente se ha descrito que los juveniles de *N. americana* oriunda de LR presentaron óptimos de sobrevivencia bajo una combinación de salinidad 15 y 20 °C (Paul & Calliari 2016).

N. americana presenta ritmos circadianos de ocurrencia en la columna de agua, se encuentra asociada al sedimento durante el día, pero cuando la intensidad de la luz disminuye se distribuye en la columna de agua. Este comportamiento podría estar asociado a ritmos circadianos de alimentación, disminución de la competencia con otros organismos y evasión de depredadores (Mauchline, 1980; Calliari *et al.*, 2001; Lough & Aretxabaleta, 2014). Por lo que, la presencia de determinados grupos de organismos presa o depredadores podría determinar la distribución y abundancia de la especie en los ecosistemas.

Los análisis poblacionales de la especie indicarían que presenta de dos a tres generaciones anuales según la temperatura, tal es así que en aquellos ambientes donde la temperatura del período cálido es igual o superior a 20 °C se esperan tres generaciones anuales (Williams, 1972; Pezzack & Corey, 1979; Prouse, 1986; Viñas *et al.*, 2005). Y aquellas especies de misidáceos que producen tres generaciones anuales exhiben una reproducción continua con máximos estacionales (Mauchline, 1980; Viñas *et al.*, 2005). En estuarios templados de Estados Unidos, se observó que en invierno y en verano se producían los máximos en la proporción de juveniles con respecto a la población total (Williams, 1972), y en el Río de la Plata (RdelaP) se registró una nueva generación en verano (González, 1974) así como la presencia de Hg a lo largo de todo el ciclo anual, lo que indicaría que la especie presenta actividad reproductiva continua (Viñas *et al.*, 2005).

N. americana ha sido reportada en altas abundancias a lo largo de todo un ciclo anual en LR (Rodríguez- Graña *et al.*, 2008; Magnone *et al.*, 2015). Sin embargo y hasta el presente estudio, no se han realizado estudios en este ecosistema que describan la estructura poblacional de la especie y su relación con las principales variables ambientales del ecosistema. Tampoco se han realizado estudios que describan la distribución de algunas variables ambientales tales como temperatura, salinidad, clorofila-*a* que abarquen todo el cuerpo principal de la laguna. Tradicionalmente los estudios se han enfocado en una estación al Norte y otra al Sur de la laguna como representativas del ambiente dulceacuícola y salino respectivamente (Fig. 1.3). En base a lo expuesto anteriormente, se proponen como objetivos:

- I. Caracterizar las condiciones ambientales abióticas (temperatura, salinidad, oxígeno disuelto, turbidez) y bióticas (estructura del mesozooplankton) a escala estacional.
- II. Cuantificar la abundancia, biomasa y describir la estructura poblacional de *N. americana* (proporción de tallas, estadíos y sexos).
- III. Explorar la relación de la abundancia de *N. americana* con las condiciones ambientales.

Metodología

Caracterización ambiental

Se registró la temperatura ($^{\circ}\text{C}$), salinidad, oxígeno disuelto (OD, mg L^{-1}) y turbidez mediante sensores electrónicos (HORIBA U-10, Japón) en 10 estaciones distribuidas en el cuerpo principal (Fig. 1.3). En las mismas estaciones se cuantificó la concentración de clorofila-*a* (mg m^{-3}).

Biomasa fitoplanctónica

Se colectaron muestras de agua superficial para estimaciones de biomasa fitoplanctónica como clorofila-*a* en las estaciones señaladas en la Figura 1.3, según Wasmund y col. (2006). Se filtraron submuestras entre 60 y 300 mL de agua por filtros GF/F. Los filtros con las respectivas muestras se dejaron en extracción en 10 ml de etanol 96 % durante 24 h a 4°C y en oscuridad. Luego se midió la fluorescencia del extracto en fluorómetro Turner 111, antes y después de ser acidificado (HCL 1.2 N).

Caracterización del mesozooplancton

Se colectaron muestras de mesozooplancton con red de $117\ \mu\text{m}$ de tamaño de poro equipada con flujómetro, en una estación al N y otra al S (3 réplicas por zona) (Fig. 1.3). Las muestras se fijaron en solución de formol 4 % tamponada con bórax. Se identificaron los principales grupos de zooplancton presentes en las muestras, al menor nivel de resolución taxonómica posible (Boltovskoy, 1981). Se estimó la abundancia de los organismos mediante conteos bajo lupa binocular y en cámaras de tipo Bogorov. Las muestras se fraccionaron según la densidad de organismos en alícuotas que representaron entre 1/4 y 1/30 de la muestra total; se contaron entre 1- 2998 organismos. Se estimó la abundancia para cada uno de los grupos zooplanctónicos (ind m^{-3}) para cada periodo del año como el

cociente entre el número de organismos totales en la muestra y el volumen total de agua muestreado por la red, y se expresó como ind m^{-3} . También se estimó la biomasa de los principales taxa presentes, para lo cual se midieron ca. 20 individuos de cada uno y posteriormente se utilizó dicha información en relaciones largo- peso (como carbono) a partir de la bibliografía: copépodos y nauplios de copépodos (largo total; Mauchline, 1998), nauplios de cirripedios (largo total; Glynn, 1973), larvas de moluscos (longitud máxima de la proconcha embrionaria; Pechenick, 1980; Romero & Valdebenito, 2002) y de bivalvo (largo mayor de las valvas; Fotel *et al.*, 1999) y cladóceros (largo total; Vrede *et al.*, 2002).

Abundancia, biomasa y distribución de misidáceos

Para la estimación de la abundancia y biomasa de misidáceos se realizaron colectas de macrozooplancton con muestreador epibentónico provisto de una red de malla de 500 μm y flujómetro (Fig. 1.4) en las 10 estaciones señaladas en la figura 1.3. Las muestras se preservaron en solución de formol al 4 % tamponada con bórax.

Los misidáceos fueron clasificados y contados por estadío y por sexo, y se cuantificó su abundancia (ind m^{-3}) mediante conteos bajo lupa binocular en cámaras de tipo Bogorov. Se analizó la totalidad de la muestra en todos los períodos excepto para las muestras de primavera en las cuales se extrajeron fracciones de entre 1/4 y 1/16 de la muestra total. De cada muestra se separaron al azar algunos individuos a los cuales se les midió el largo total (desde la punta del rostro hasta el inicio del telson) y se discriminaron por estadío y sexo ($n=30$ para cada estadío). Los organismos se clasificaron según sus caracteres sexuales en:

- i. Juveniles (J): sin caracteres sexuales visibles.
- ii. Machos (M): con el cuarto par de pleópodos desarrollados.
- iii. Hembras (H): con el marsupio vacío.

iv. Hembras grávidas (Hg): con huevos o larvas en el marsupio.

La biomasa individual (mg C ind^{-1}) se estimó a partir de los datos de largo total y su posterior conversión a unidades de carbono a partir de una regresión largo- peso (peso carbono, ver siguiente sección). A partir de los datos de abundancia y de biomasa individual se calculó la biomasa poblacional para cada uno de los períodos y se expresó como mg C m^{-3} .



Figura 2.1. Fotografías de ejemplares vivos en sus diferentes estadíos y sexos. Superior: juvenil, medio: macho con cuartos pleópodos desarrollados, inferior: hembra grávida. Foto: Noé Espinosa.

Estimación del contenido de carbono

Para la estimación de la biomasa individual de *N. americana* en unidades de carbono se realizó una única regresión largo- contenido de carbono a partir de 19 individuos colectados en primavera de 2014 que incluyeron un amplio rango de tamaños y condiciones (juveniles y adultos, sexos y estadío reproductivo de hembras). Cada ejemplar fue medido

bajo lupa binocular tal como se describió en párrafos anteriores, almacenado en un criovial y congelado a -80 °C.

El contenido de carbono orgánico individual se midió en un analizador de Carbono y Nitrógeno (TOC/TN-L, Shimadzu. módulo de análisis de sólidos). Para ello cada ejemplar fue colocado en un contenedor de cerámica y cubierto con fibra de vidrio (todo el material fue previamente quemado a 500 °C durante 2 h para remover cualquier contenido de carbono alógeno) y posteriormente incinerado a 600 °C. A partir de dicha combustión se cuantificó el CO₂ liberado y en base a una curva de calibración (CO₂ vs concentración conocida de carbono) en una solución estándar de Talato se obtuvo el contenido de carbono orgánico de la muestra.

Con los datos de contenido de carbono obtenidos y largo de los individuos se realizó una regresión y se obtuvo su correspondiente ecuación, a partir de la cual se calculó el contenido de carbono de los organismos utilizados para las estimaciones de biomasa y de los componentes de la ecuación de bioenergética (Capítulo 3).

Análisis de datos

La estructura poblacional de *N. americana* se determinó a partir del análisis de la proporción de sexos y estadíos como la razón entre la abundancia de hembras y la abundancia de machos presentes en las muestras y la razón entre la abundancia de juveniles y la abundancia total de misidáceos, respectivamente. Los análisis de la frecuencia de tallas se realizaron mediante la construcción de histogramas en los cuales se representaron las tallas de los misidáceos en clases de tamaño de 2 mm. Así, se construyeron seis clases de tamaños: I. 0- 2 mm; II. 2,1- 4 mm; III. 4,1- 6 mm; IV. 6,1- 8 mm;

V. 8,1- 10 mm y VI. 10,1- 12 mm. Las clases de tamaños I y II corresponden a los estadios juveniles (Viñas *et al.*, 2005).

La relación de la abundancia de misidáceos con las variables ambientales se exploró con un modelo aditivo generalizado (Software estadístico R , R core team 2016) . Los modelos aditivos generalizados (GAM, Hastie & Tibshirani, 1985, 1990) permiten explorar relaciones no-lineales entre variables donde el predictor lineal se especifica como la suma de funciones suavizadas (“smooth”) de las covariables. Así, el modelo se expresa como:

$$\begin{aligned}
 y_i &= \beta_0 + \sum_{j=1}^p f_j(x_{ij}) + \epsilon_i \\
 &= \beta_0 + f_1(x_{i1}) + f_2(x_{i2}) + \dots + f_p(x_{ip}) + \epsilon_i.
 \end{aligned}$$

donde y_i es la variable de respuesta, x_i son los predictores, β_0 es una constante y ϵ_i es el término de error. En los GAM, se calcula un f_j para cada X_j y luego se agregan todas sus contribuciones. El modelo luego se ajustó mediante *splines*. Estos se ajustaron mediante la siguiente función:

$$\sum_{i=1}^n (y_i - g(x_i))^2 + \lambda \int g''(t)^2 dt$$

donde λ es un parámetro de ajuste no-negativo. La función g que minimiza la función anterior es conocida como *smoothing spline*. El término

$$\sum_{i=1}^n (y_i - g(x_i))^2$$

es una función *loss* que favorece que ajuste a los datos correctamente. Mientras que el término

$$\lambda \int g''(t)^2 dt$$

es llamado *penalty term* y penaliza la variabilidad de g , esta función es una medida del cambio de $g'(t)$ a lo largo de todo su rango. La predictibilidad del modelo se corroboró por medio de la rutina "*leave-one-out cross validation*", en el mismo se eliminan una a una las variables y se predice el valor de cada una.

Resultados

Caracterización ambiental

La temperatura promedio fue $19,4 \pm 5,7$ °C. Esta varió estacionalmente (ANOVA, $p < 0,05$) con similares tendencias a los registros previos en LR y para la región, registrándose las máximas en verano $27,3 \pm 2,6$ °C (Tukey, $P < 0,05$, $N = 10$) y las mínimas en invierno $12,1 \pm 1$ °C (Fig. 2.2).

La distribución espacial de la temperatura no fue homogénea en la laguna, se registraron gradientes N- S o E-W según época del año analizada. En verano se observó una combinación en la variabilidad horizontal de la temperatura N- S y E- W mientras que en otoño la variabilidad fue de E- W. En invierno y primavera se observó variabilidad N- S (Fig. 2.2).

La salinidad promedio fue $9,4 \pm 5,3$ (rango: 2,4 -14,9), varió entre períodos (ANOVA, $p < 0,05$) registrándose los mínimos en invierno (Tukey, $P < 0,05$, $N = 10$). Verano y primavera fueron los períodos que presentaron mayor heterogeneidad espacial (valores que variaron espacialmente entre 10 y 15, respectivamente), mientras que otoño e invierno fueron más homogéneos (entre 4 y 2, respectivamente). En general no se observaron gradientes claros y consistentes N- S o E- W para esta variable (Fig. 2.3).

Los valores de clorofila-a se distribuyeron en un rango de 1- 52 mg m^{-3} . El promedio general fue $12,6 \pm 12,7$ mg m^{-3} . En primavera se registraron los mayores valores puntuales (52 mg m^{-3} estación 2) y promedio (29 ± 16 mg m^{-3} , Tukey, $P < 0,05$, $N = 10$) y los mínimos en otoño (0,9 mg m^{-3} , estación 1), promedio ($4,8 \pm 2,2$ mg m^{-3}).

Los valores de oxígeno disuelto variaron entre 10 – 16 mg L⁻¹. El promedio general fue 12 ± 1,2 mg L⁻¹. No se registraron diferencias significativas entre estaciones del año (ANOVA, P > 0,05).

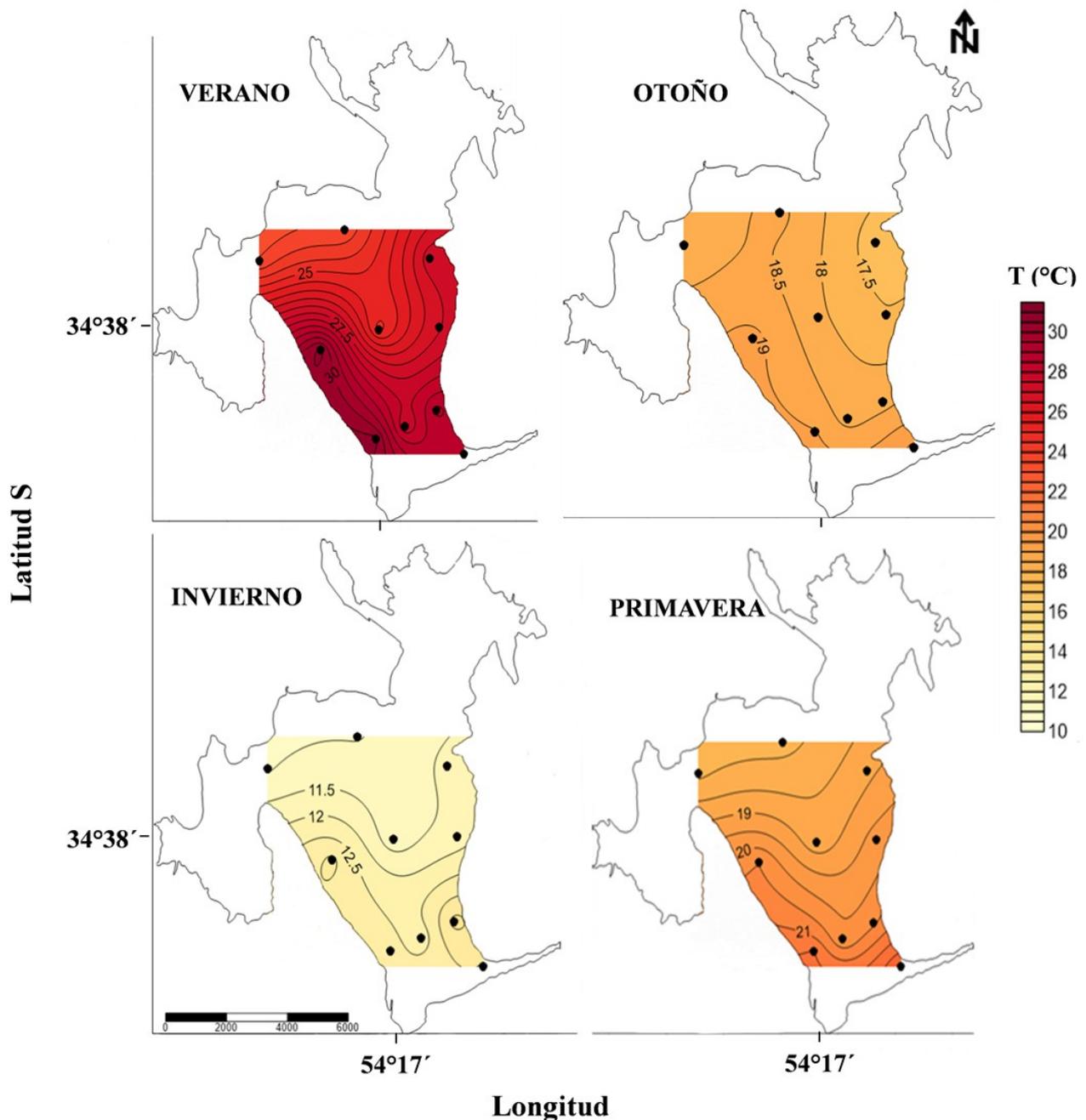


Figura 2.2. Laguna de Rocha: distribución horizontal de la temperatura (°C) durante los cuatro períodos estacionales entre enero y noviembre de 2013. Los círculos indican las estaciones donde se registró la variable.

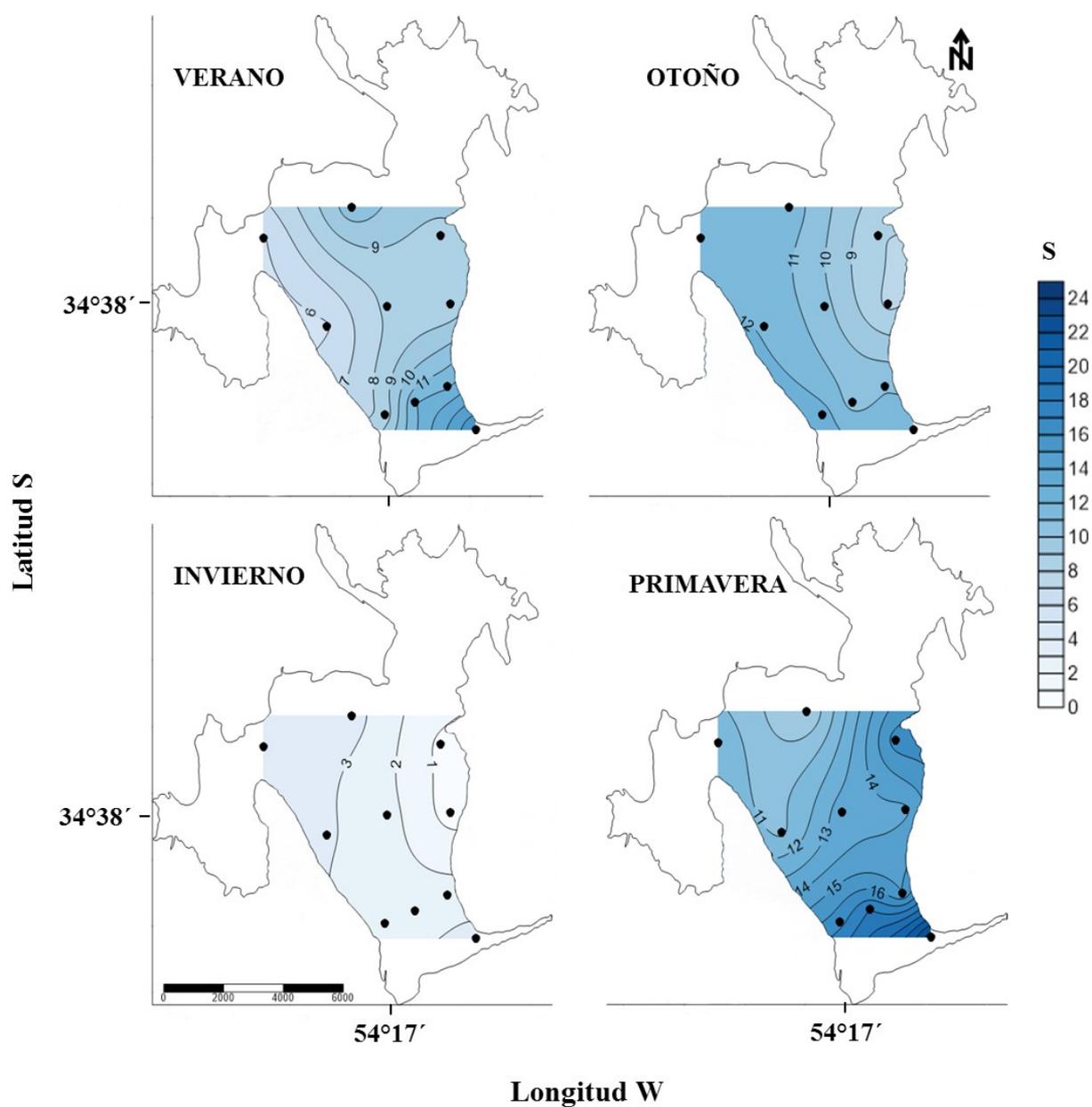


Figura 2.3. Laguna de Rocha: distribución horizontal de la salinidad durante los cuatro períodos estacionales entre enero y noviembre de 2013. Los círculos indican las estaciones donde se registró la variable.

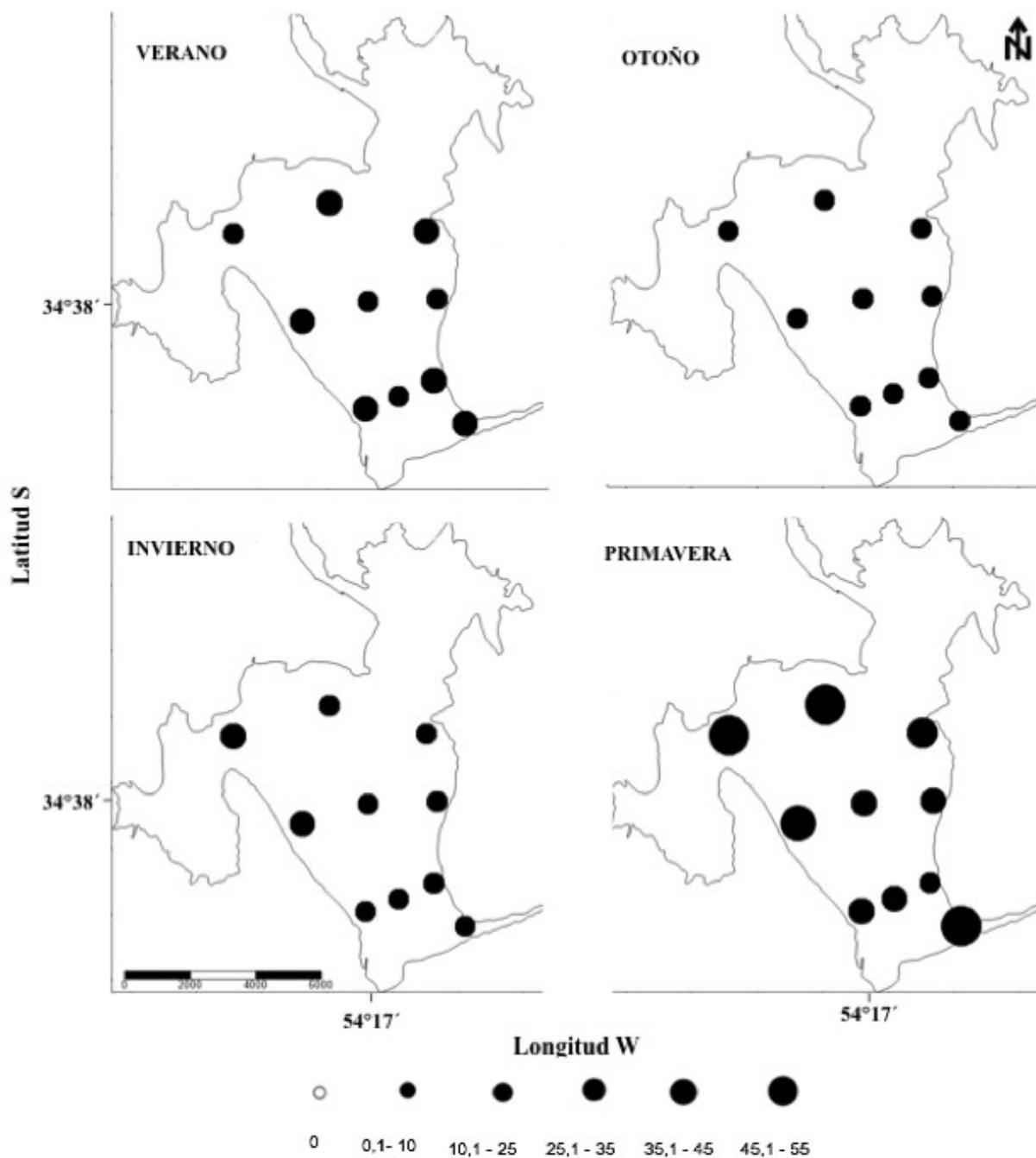


Figura 2.4. Concentración de clorofila-a (mg m^{-3}) durante los cuatro períodos estacionales entre enero y noviembre de 2013. Los círculos indican las estaciones donde se registró la variable.

La turbidez promedio fue 49 ± 78 UNT (rango 0- 332), varió estacionalmente (ANOVA, $p < 0,05$), siendo en verano y otoño menores que en invierno y primavera (Tukey, $P < 0,05$, $N = 10$). Invierno y primavera fueron los períodos que presentaron mayor heterogeneidad

espacial (valores que variaron espacialmente entre 10- 112 y 10- 332, respectivamente). En verano y otoño la turbidez evidenció gradientes N- S, en primavera se observó gradiente E- W, mientras que en invierno no se observaron gradientes claros (Fig. 2.5).

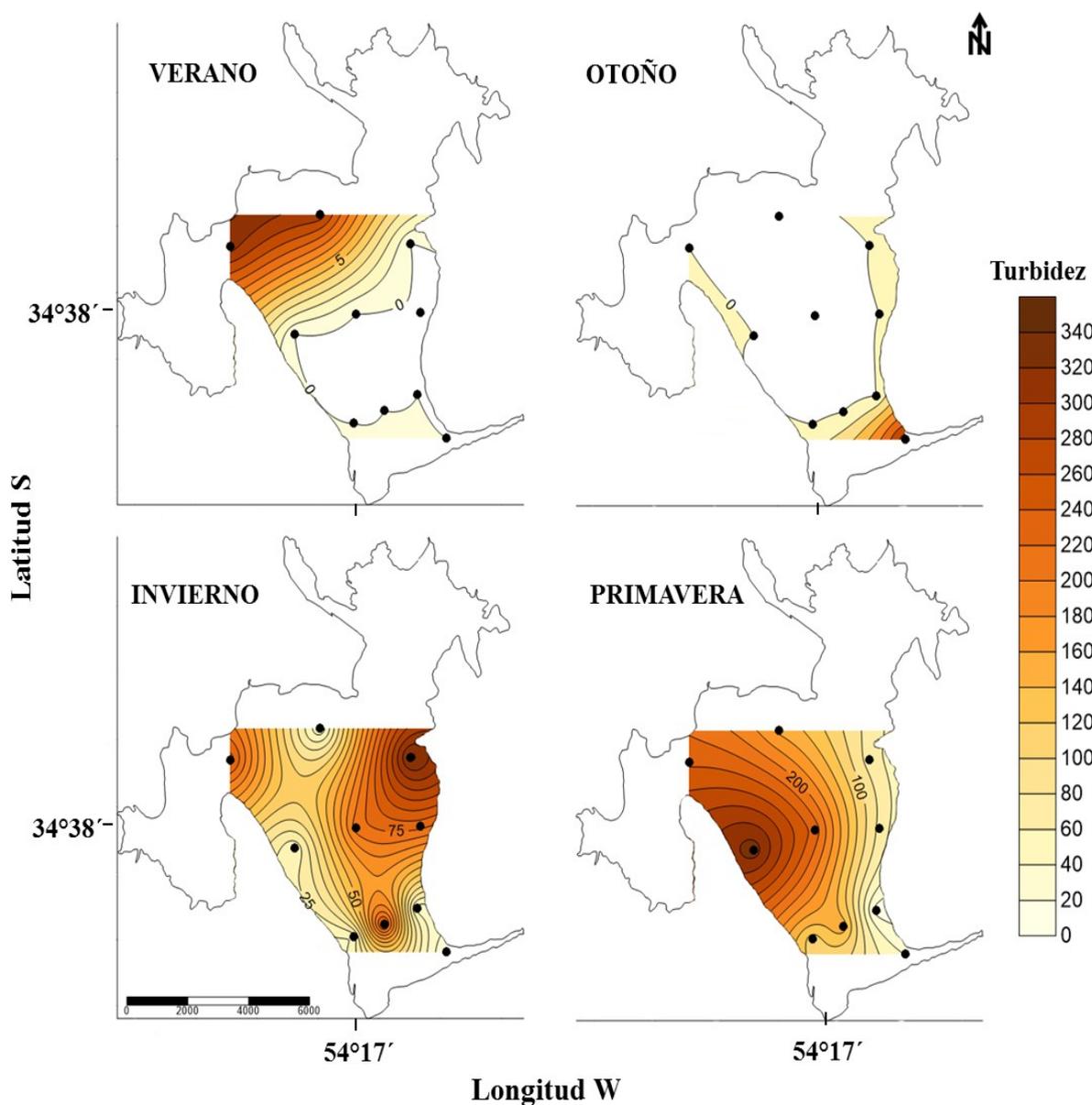


Figura 2.5. Laguna de Rocha: distribución horizontal de la turbidez (UNT) durante los cuatro períodos estacionales entre enero y noviembre de 2013. Los círculos indican las estaciones donde se registró la variable.

Abundancia mesozooplanctónica

La abundancia promedio del mesozooplancton fue 3890 ± 3523 ind m^{-3} , (rango 1114-9071 ind m^{-3}). La abundancia fue mayor en invierno (9071 ± 6775 ind m^{-3}) que en otoño (1114 ± 873 ind m^{-3} , Tukey, $P < 0,05$, $N = 10$).

Los principales grupos de mesozooplancton estuvieron representados por copépodos, nauplios de copépodos, larvas de moluscos (gasterópodos y bivalvos), nauplios de cirripedios, rotíferos, larvas de crustáceos decápodos (zoea) y cladóceros. Los copépodos representaron entre el 20 y 60 % del total del mesozooplancton. El copépodo *A. tonsa* predominó en todos los periodos a excepción del verano en el cual *Paracalanus sp* representó el 40 % de la abundancia total de zooplancton. Estacionalmente todos los períodos, excepto el otoño, estuvieron caracterizados por mayores abundancias de copépodos, por la presencia de nauplios de copépodos y de cirripedios y larvas de molusco. El verano fue el período que presentó la mayor diversidad de grupos, mientras que el otoño presentó la menor diversidad. Los nauplios de copépodos también representaron ocasionalmente una alta proporción, en otoño alcanzaron el 70 % del total de la abundancia de zooplancton registrada (Fig 2.6).

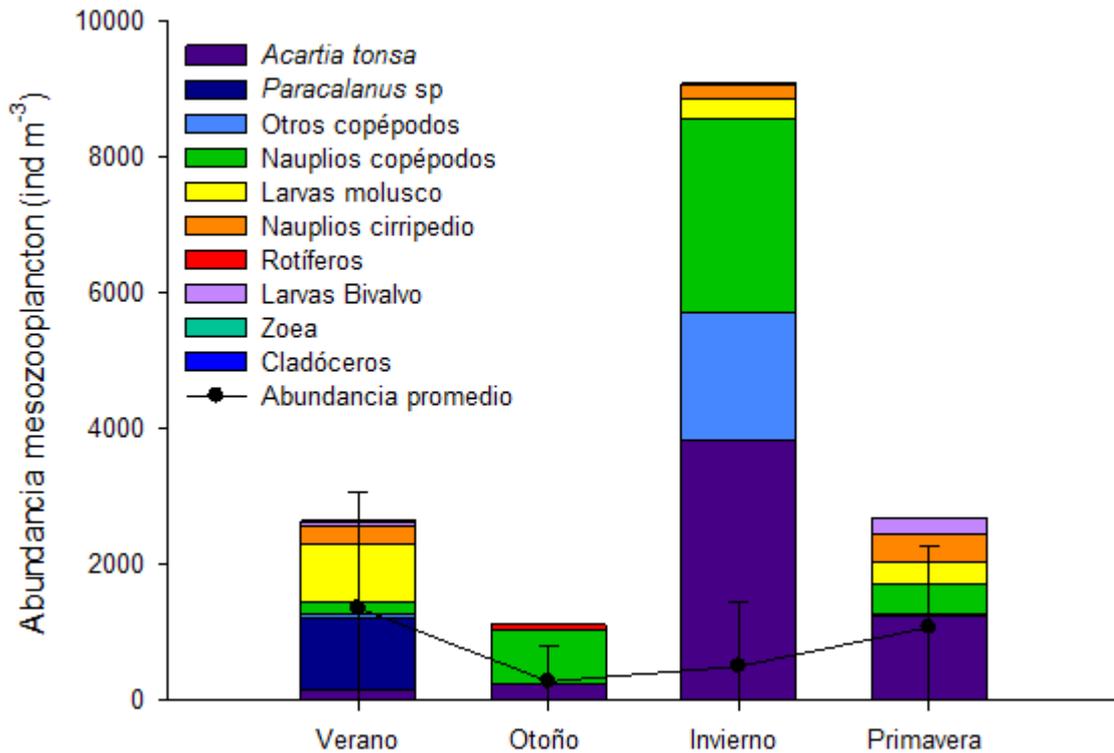


Figura 2.6. Abundancia ($\text{ind m}^{-3} \pm \text{ds}$) de los principales grupos zooplanctónicos registrados en un ciclo anual en LR. Se representan los valores promedio para cada uno de los períodos.

***Neomysis americana*: distribución y estructura poblacional**

N. americana estuvo presente en la LR a lo largo de todo el ciclo anual, con abundancias promedio de $41 \pm 116 \text{ ind m}^{-3}$, rango $0- 655 \text{ ind m}^{-3}$. La abundancia fue mayor en primavera ($129 \pm 199 \text{ ind m}^{-3}$) que en verano ($3,5 \pm 6,2 \text{ ind m}^{-3}$; Tukey, $P < 0,05$, $N = 10$) y otoño ($0,57 \pm 0,81 \text{ ind m}^{-3}$, Tukey, $P < 0,05$, $N = 10$).

Respecto de su distribución espacial, la abundancia de misidáceos varió según la época del año aunque no hubo un patrón claramente definido. En otoño se distribuyó

uniformemente mientras que en verano se observaron mayores valores en las estaciones situadas al sur de la laguna. En invierno predominaron en la zona central y en primavera los máximos de abundancia se registraron en la zona norte y centro de la misma (Fig. 2.7). La biomasa total expresada en mg C m^{-3} mostró aproximadamente las mismas tendencias que la abundancia, fue mayor en primavera ($0,41 \pm 0,14 \text{ mg C m}^{-3}$) que en verano ($0,20 \pm 0,20 \text{ mg C m}^{-3}$; Tukey, $P < 0,05$, $N = 10$) y otoño ($0,21 \pm 0,15 \text{ mg C m}^{-3}$; Tukey, $P < 0,05$, $N = 10$), asimismo la biomasa en invierno ($0,40 \pm 0,14 \text{ mg C m}^{-3}$) fue mayor que en otoño (Tukey, $P < 0,05$, $N = 10$) (Fig. 2.8).

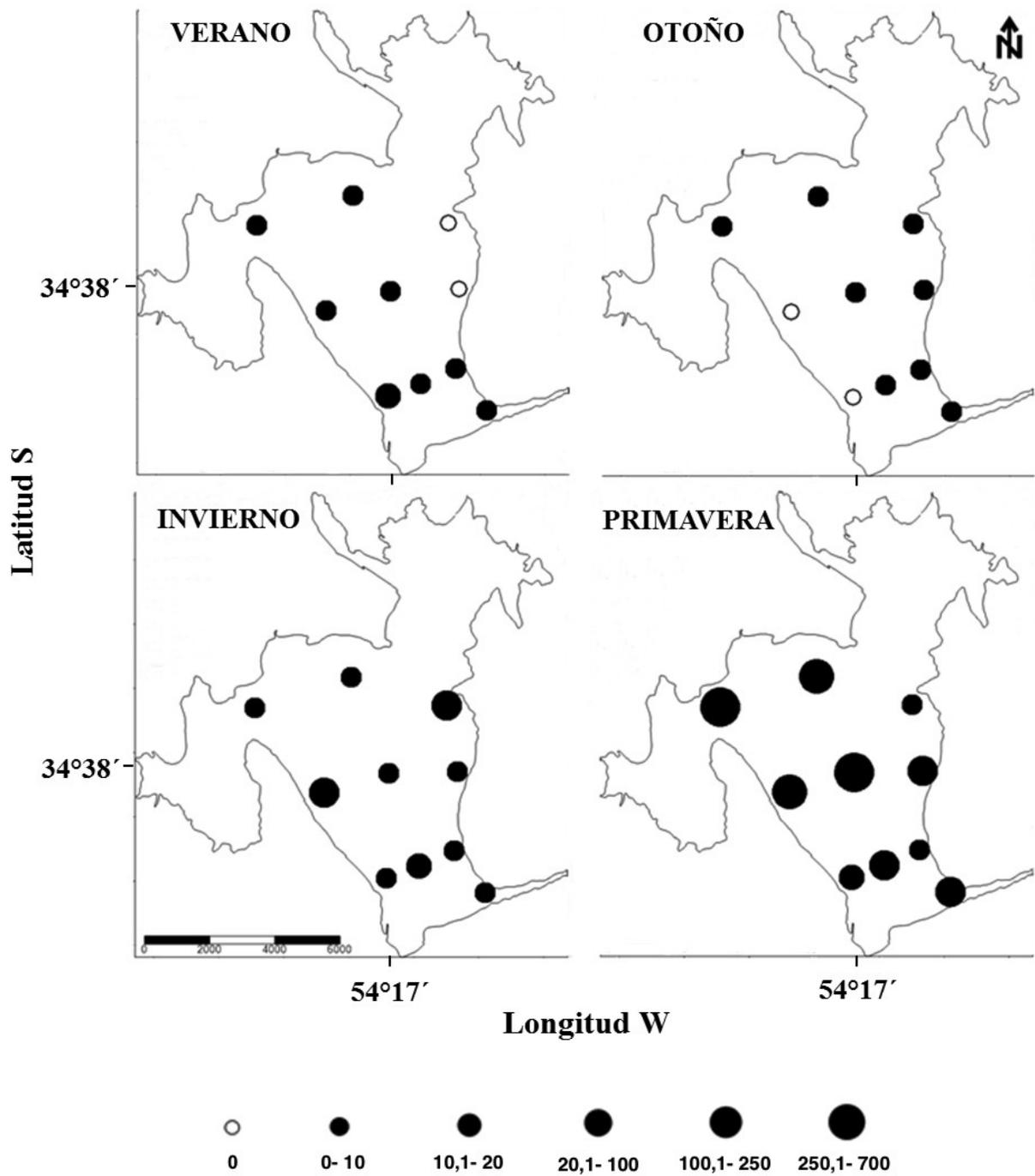


Figura 2.7. Distribución espacial de la abundancia total (ind m⁻³) de *N. americana* durante los cuatro períodos estacionales entre enero de 2013 y noviembre de 2013.

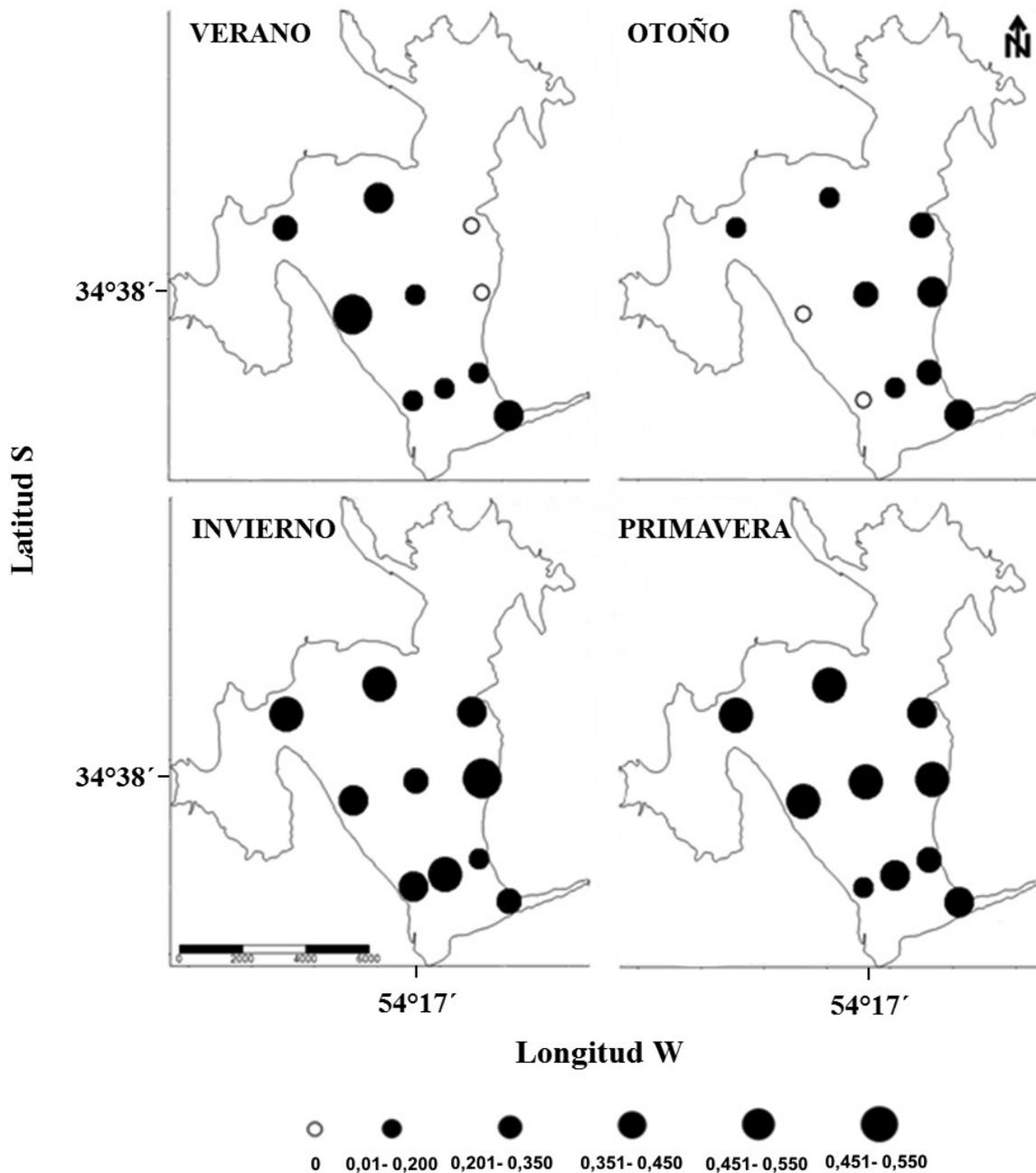


Figura 2.8. Distribución espacial de la biomasa total (mg C m^{-3}) de *N. americana* durante los cuatro períodos estacionales entre enero de 2013 y noviembre de 2013.

Discriminados por estadios, los juveniles fueron más abundantes que los adultos en verano (proporción J / A= 2,4) y los adultos lo fueron en otoño (0,61), invierno (0,88) y primavera (0,66). Respecto de la proporción de sexos (H/ M), las hembras fueron más

abundantes en todos los periodos (relación H/ M 1,5; 2,5 y 1,7 para el verano, otoño e invierno respectivamente), a excepción de la primavera en la cual los machos fueron más abundantes (relación H/ M= 0,73). La proporción de hembras grávidas (Hg) en relación al total de hembras sólo fue > 1 en primavera, donde las primeras representaron el 65 % del total (Hg/H = 1,9) (Fig. 2.9).

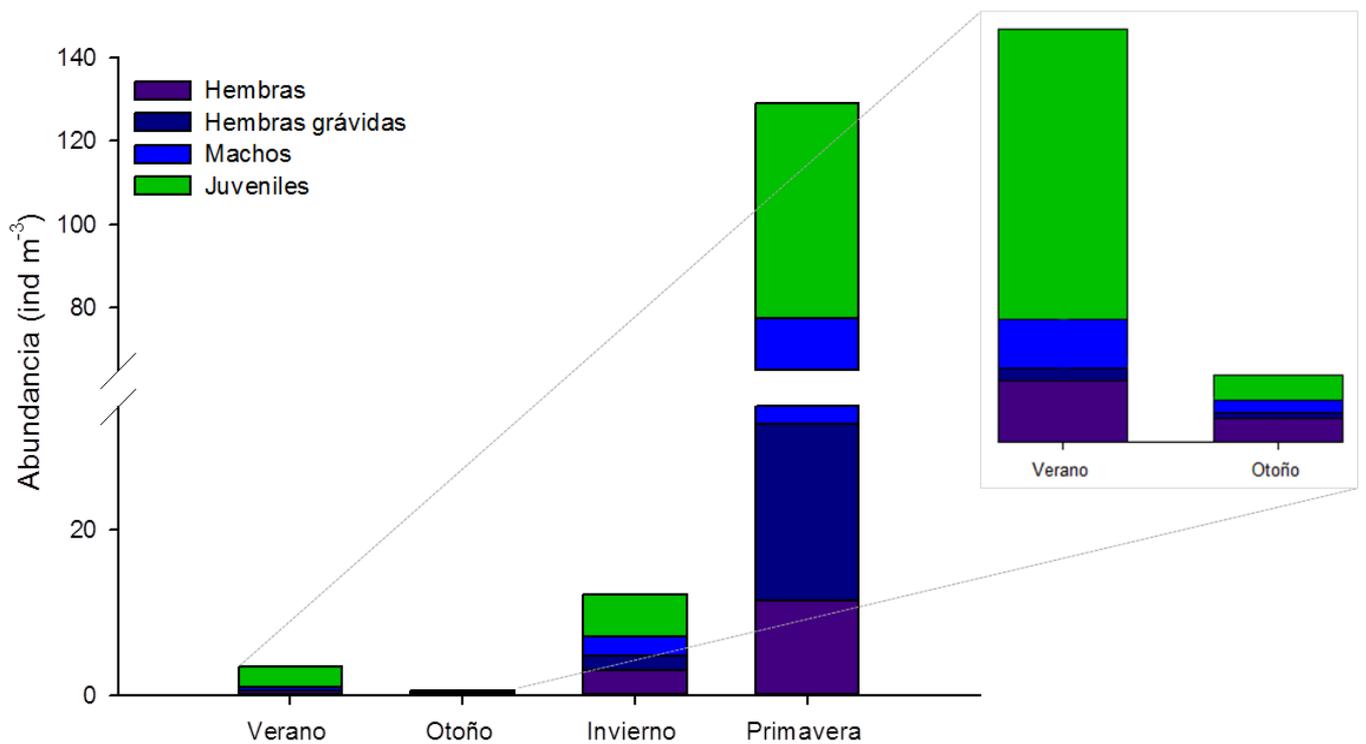


Figura 2.9. Abundancia (ind m⁻³) de estadios (juveniles, hembras, machos y hembras grávidas) para: verano, otoño, invierno y primavera.

Respecto a la estructura de tamaños de la población de *N. americana*, las menores tallas se registraron en verano donde el rango de tamaño dominante fue 4- 6 mm. En otoño el rango de tallas más frecuente se registró entre 4- 8 mm mientras que en invierno y primavera estuvieron comprendidos entre 4- 6 y 8-10 mm respectivamente (Fig. 2.10).

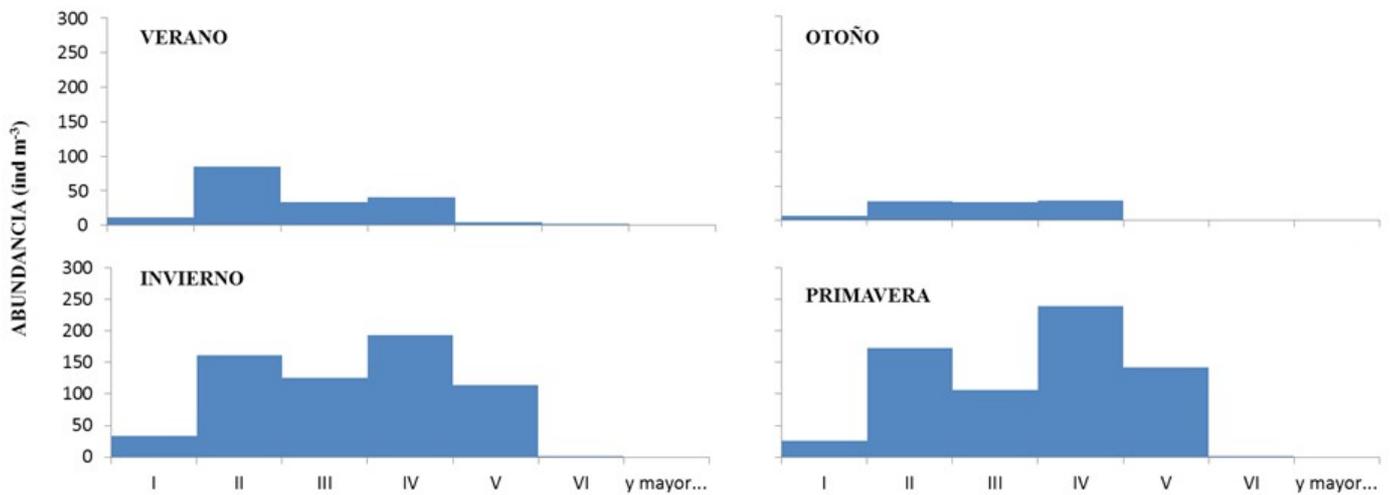


Figura 2.10. Estructura de tallas (mm) de la población de *N. americana* para: verano, otoño, invierno y primavera. Referencias: I: 0-2; II: 2,1- 4; III: 4,1- 6; IV: 6,1- 8; V: 8,1-10; VI: 10,1- 12.

Los resultados del GAM indican que la abundancia presentó un mínimo a valores de temperatura ca. 20 °C, y que a menores y mayores valores la misma tendió a aumentar. La abundancia de *N. americana* mostró una relación positiva tanto con la salinidad, como con la turbidez: a mayores valores de estas variables, se observó una mayor abundancia de misidáceos. Sin embargo, no se observó una relación clara entre la abundancia y la concentración de clorofila-*a* (Fig. 2.11).

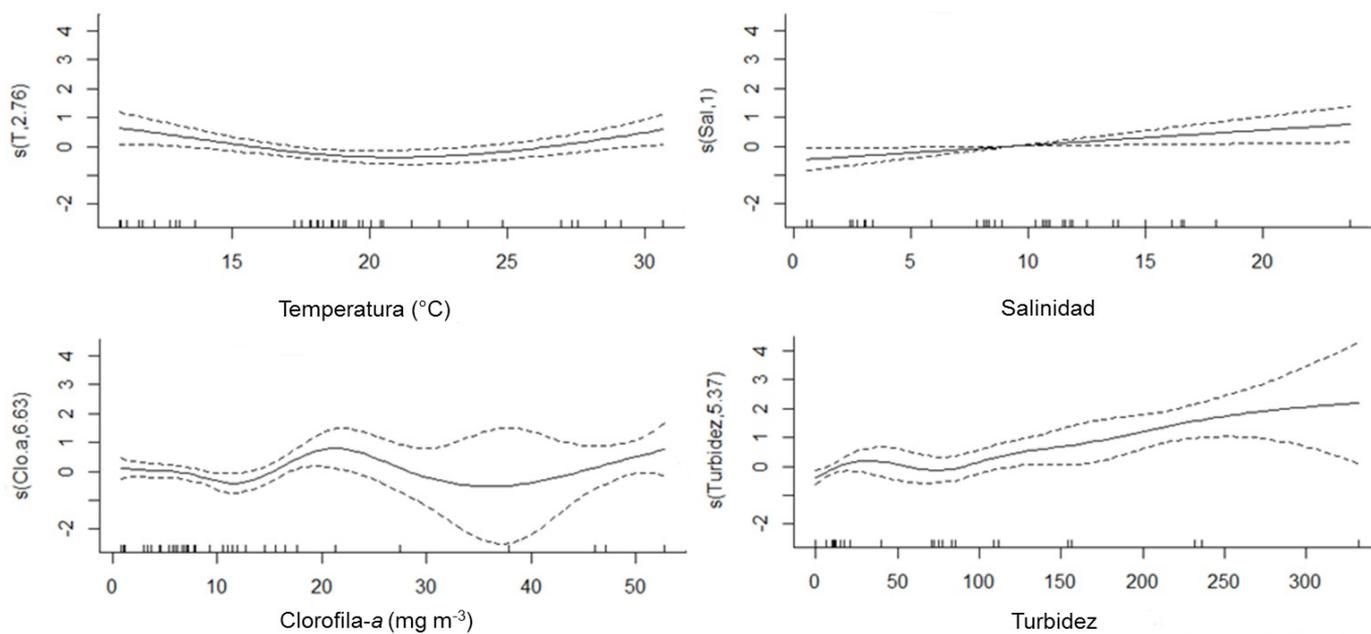


Figura 2.11. Relación entre la abundancia de *N. americana* con la temperatura (T, °C), salinidad (Sal), concentración de clorofila-a (Clo.a, mg m⁻³) y turbidez.

La Tabla 2.1 muestra la salida del modelo aditivo generalizado, se observa que los términos $s(T)$, $s(\text{Sal})$ y $s(\text{Turbidez})$ se ajustan a los *splines* construidos para las variables temperatura, salinidad y turbidez, respectivamente. El término $s(\text{Clo.a})$ no se ajusta al *spline* construido para la concentración de clorofila-a.

Tabla 2.1. Salida del modelo aditivo generalizado para la abundancia de misidáceos (AB) en relación a las variables: temperatura (T), salinidad (Sal), concentración de clorofila-a (Clo.a) y turbidez de la LR.

Fórmula				
AB ~s(T) + s(Sal) + s(Turbidez)				
Coefficientes paramétricos				
	Estimación	Error estándar	Valor de t	Pr (> t)
(Intercepto)	0,81007	0,04954	16,35	3,033-14 ***
Significancia aproximada de los splines:				
	df	Ref. Df	F	p-valor
s(T)	2,763	3,385	4,719	0,008304 **
s(Sal)	1,000	1,000	5,809	0,024069 *
s(Clo.a)	6,628	7,406	1,878	0,116027
s(Turbidez)	5,368	6,075	6,872	0,000162 ***
R ² = 0,827				
Desviación explicada= 89,7 %				
GCV= 0,16895 Escala est. = 0,09817 n= 40				

El análisis de la relación entre la abundancia observada vs la abundancia predicha (Fig. 2.12) indica que el modelo construido a partir de las variables ambientales predice la abundancia de *N. americana* con un margen de error moderado (R²= 0,76; Fig. 2.12). La ecuación de la recta obtenida fue:

$$f(x) = 0,86845x$$

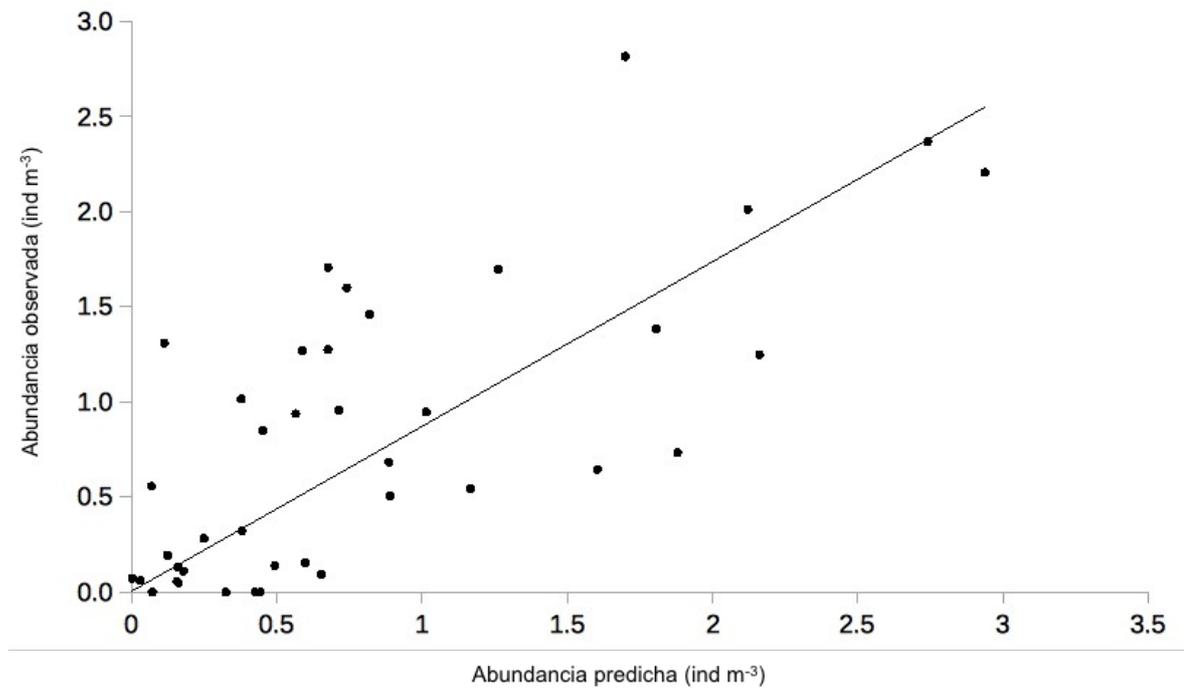


Figura 2.12. Abundancia observada (ind m⁻³) vs abundancia predicha (ind m⁻³) por el modelo aditivo generalizado.

Contenido de carbono individual

La relación entre los logaritmos del largo total (en μm) y el peso en carbono (μg) se ajusto a la función lineal:

$$\text{Peso} = 2,99 \text{ largo total} - 8,77 \quad (R^2 = 0.96, p < 0.01, \text{ Fig. 2.13})$$

Dicha ecuación se utilizó posteriormente para los cálculos de biomasa y las tasas vitales de *N. americana* (Capítulo 3).

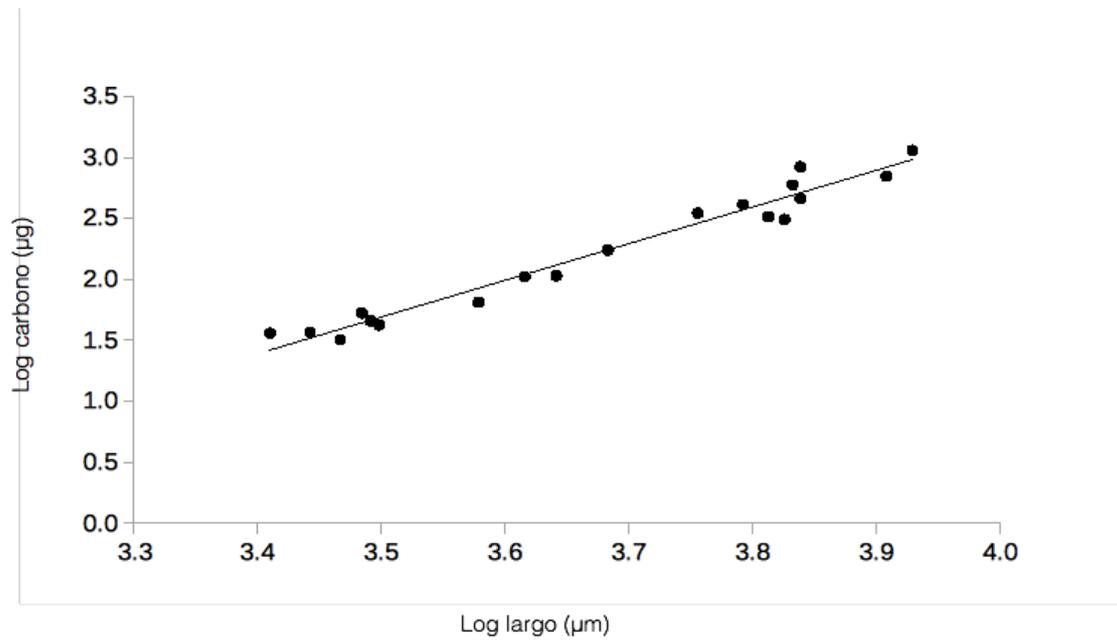


Fig. 2.13. Relación del largo total (μm) de *N. americana* y contenido de carbono corporal (μg) estimado en este estudio. $R^2= 0,96$.

Discusión

El ambiente en el que ocurre N. americana y su variabilidad natural

Las lagunas costeras son estuarios particulares que se caracterizan por poseer una relación superficie- volumen muy alta y que se conectan de forma intermitente con el océano lo que determina una gran variabilidad espacial y temporal (Day *et al.*, 2012). Algunas variables son más afectadas por la conectividad con el océano (e.g. salinidad), mientras que otras como la temperatura o biomasa vegetal y animal se ven también afectadas por la estacionalidad del sistema en regiones subtropicales como la que se encuentra LR.

La temperatura siguió el patrón estacional para la región subtropical y fue similar a la reportada por otros autores (Bonilla *et al.*, 2005; Rodríguez-Graña *et al.*, 2008; Calliari *et al.*, 2009; Amaral, 2015). La salinidad presentó una amplia variabilidad (0,6- 24) a lo largo del periodo de estudio, coincidente con el rango de salinidad registrado en estudios previos (Bonilla *et al.*, 2005; Cabrera, 2015). Sin embargo, las variaciones en la salinidad no reflejaron las intrusiones salinas o aportes de agua dulce asociadas generalmente a la condición barra abierta/ cerrada, ni tampoco a patrones estacionales. Las variaciones en salinidad también están sujetas a otros factores como tasas de evaporación y precipitación (Sumner & Belaineh, 2005), la duración de la apertura y cierre de la barra (Bonilla *et al.*, 2006) así como la dinámica de los vientos (Conde *et al.*, 2000).

El modelo conceptual establecido para la LR supone la modulación de la hidrología por los aportes de agua dulce desde los tributarios, el estado de la barra arenosa que la conecta con el mar adyacente (barra abierta/ cerrada) y el ingreso de agua marina (Conde *et al.* 2000). Este modelo considera también la acción del estado del mar, el nivel de agua en la laguna y la acción de los vientos, y predice la dominancia de gradientes N – S (en salinidad primariamente, pero también de otras dimensiones ambientales) como factores

estructuradores de primer orden de la ecología de LR. Los resultados aquí presentados (Figs. 2.2 y 2.3) sugieren que los patrones predichos (N - S) no son necesariamente dominantes, y que al menos gran parte del tiempo pueden predominar gradientes espacialmente ortogonales a los esperados (es decir, E - W). Estos resultados son consistentes con reportes previos que no encontraron las diferencias esperadas en diversos aspectos ecológicos entre regiones N y S de LR (Rodríguez-Graña *et al.* 2008, Amaral *et al.* 2016). Los procesos forzantes de la hidrología de LR invocados por el modelo de Conde y col. (2000) (flujos de aguas dulce y marina, viento, estado de barra) son claramente razonables, pero el resultado de la interacción aparentemente resulta en una hidrología y patrones espaciales de atributos ecológicos más complejos de lo esperado (Rodríguez-Graña *et al.* 2008, Amaral *et al.* 2016, Figs. 2.4, 2.7, 2.8).

En las lagunas costeras del Atlántico sur las variaciones en la biomasa fitoplanctónica se ven mayormente determinadas por el régimen hidrológico de las mismas (Abreu *et al.*, 1995; Conde *et al.*, 2000; Bonilla *et al.*, 2005). Los valores máximos de clorofila-*a* registrados en este trabajo fueron ca. 3 veces mayores en primavera que los registrados para el mismo período del año en estudios anteriores (Rodríguez-Graña *et al.*, 2008), y en general para la LR (Conde *et al.*, 2000; Aubriot *et al.*, 2005; Calliari *et al.*, 2009). La barra de arena de la LR estaba abierta desde setiembre de 2013, por lo que el máximo de concentración de clorofila-*a* podría estar asociado a la fase de la LR que se genera luego de la intrusión de agua salina, donde se encontrarían los mayores valores de abundancia de organismos fitoplanctónicos (Conde *et al.*, 2000) tal como se observó en el presente trabajo y en la laguna de los Patos (Abreu & Castelo, 1997).

La abundancia del mesozooplankton fue moderada a lo largo del año (rango 1114-9071 ind. m⁻³) y estuvo mayormente representada por copépodos adultos y sus estadios,

siendo ambos ítemes presa de *N. americana* (Fulton, 1983; Calliari *et al.*, 2009). Su variabilidad anual siguió la misma tendencia que los cambios en la producción primaria del ecosistema, a excepción de la primavera donde se registraron máximos de PP y clorofila-a y no así de abundancia de mesozooplancton. Estas bajas abundancias registradas en primavera pudieron deberse a un retardo entre el aumento del fitoplancton (máximo de primavera) y la respuesta del mesozooplancton a este aumento. Pero también, durante este periodo la abundancia del mesozooplancton pudo haber sido afectada por otros factores tales como la presión de depredación, ya que el alimento disponible (en términos de clorofila-a y de PP) no parece haber sido un factor limitante para el mesozooplancton. Esta hipótesis se sustentaría además en el hecho de que en primavera se registró un máximo en la densidad de misidáceos, los cuáles depredan sobre el zooplancton.

Distribución de N. americana y su relación con las variables ambientales

La población de *N. americana* de la LR se caracterizó por estar presente durante todas las estaciones del año en el período anual estudiado y en altas abundancias, con máximos en primavera. De acuerdo a lo esperado para otras especies de misidáceos que habitan estuarios, *N. americana* estuvo presente en un rango amplio de temperatura (11,7 - 30,6 °C). Esta especie ha sido registrada en el rango entre 10 - 27,8 °C. En el estuario Ao. Solís Grande fue reportada en el rango 10- 26,2 °C (Calliari *et al.*, 2001), en el Río de la Plata entre 10- 24 °C (Viñas *et al.*, 2005), en el estuario de Bahía Blanca en el rango 10- 23,3 °C (Cardelli *et al.*, 2006) y en la laguna de los Patos en el rango 10,8- 27,8 °C (Gama, 2008). Dado que en el presente trabajo la especie se registró a un máximo de temperatura de 30,6 °C, se amplía así el rango de tolerancia descrito para la especie. Pero los máximos de abundancia de la especie han sido registrados a diferentes temperaturas según el

ambiente. Por ejemplo, en el Ao. Solís Grande durante un período de 15 días, Calliari y col. (2001) encontraron mayores abundancias en valores relativamente bajos de temperatura (alrededor de 15 °C), Viñas y col. (2005) registraron las máximas abundancias en verano (24 °C) e invierno (10- 11 °C) y Gama (2008) registró los máximos en invierno (11 °C). Y recientemente un estudio experimental en laboratorio con individuos provenientes de LR, evidenció que la mayor sobrevivencia de juveniles tendió a ocurrir a temperaturas en el entorno de 20 °C (Paul & Calliari, 2016). En el presente trabajo *N. americana* ocurrió en mayores abundancias a temperaturas menores y mayores de 20 °C, por lo que se podría concluir que la especie presenta amplia tolerancia a los cambios de temperatura y que su abundancia y distribución estarían determinadas por otros factores ambientales, además de la temperatura.

En los estuarios y ambientes costeros, la salinidad presenta un amplio rango de variación modulando la distribución de muchos organismos zooplanctónicos (Calliari *et al.*, 2006) incluidos los misidáceos (Calliari *et al.*, 2007). En concordancia con otros trabajos publicados para la especie, la presencia de *N. americana* coincidió con valores de salinidad inferiores a 24 (rango entre 0,6 – 24). En el estuario Delaware, la especie fue registrada en el rango de salinidades de 4,5- 26 (Hulburt, 1957), mientras que en el golfo de St. Lawrence se la registró a muy bajas salinidades (0,5; Winkler *et al.*, 2003). En el RdelaP, esta especie se distribuiría en un rango de salinidad de 0- 34, pero su mayor abundancia estaría asociada a las cercanías del frente de salinidad (Schiariti *et al.*, 2006) con preferencia clara por salinidades < 28 (Calliari *et al.*, 2007). En la Laguna de los Patos, *N. americana* estuvo asociada a valores de salinidad de 4 (Gama, 2008). Tal como se muestra en Fig. 2.12, la abundancia de *N. americana* en la LR se relacionó positivamente con la salinidad pero con mayores abundancias a salinidades cercanas a 15 (primavera) y mínimos de abundancia a

valores de salinidad de 11 (otoño). Resultados recientes de un estudio que evaluó los rangos termo-halinos de tolerancia de *N. americana* en laboratorio indican máxima sobrevivencia a salinidades de 20 y temperaturas de 25 °C (Paul & Calliari, 2016). Esto sugeriría que si bien *N. americana* ocurre preferentemente a valores intermedios de salinidad al igual que con la temperatura, esta variable por si solas no determinaría la abundancia de la especie.

Los resultados del GAM evidenciaron además, una relación positiva entre la abundancia de misidáceos y la turbidez del ambiente. La turbidez en los ecosistemas acuáticos está determinada por la cantidad de partículas en suspensión, las cuales dispersan y absorben la luz en la columna de agua modulando la visibilidad de los depredadores visuales (Lythgoe, 1979). *N. americana* constituye una parte importante en la dieta de muchos peces en LR (Magnone *et al.*, 2015) por lo que la presencia de material en suspensión podría representar una protección para la especie frente a la presión de los depredadores. En el estuario Delaware tanto la distribución horizontal como vertical de *N. americana* se asoció con la intensidad de la luz, encontrándose altas densidades de misidáceos por debajo de un valor crítico de intensidad de luz (Hulburt, 1957). Asimismo, los misidáceos consumen material en suspensión (Rodríguez-Graña *et al.*, 2008), y en ocasiones sustentan a sus poblaciones consumiendo detrito y material particulado de la columna de agua (Zagursky & Feller, 1985), por lo que la presencia de material particulado en altas densidades favorecería la presencia de misidáceos por dos motivos: evitar presión de depredación y aumentar las tasas de ingestión de MOP en aquellos periodos de baja abundancia mesozooplanctónica. Los eventos de resuspensión en la columna de agua que tienden a ocurrir en LR (Conde *et al.*, 2000) podrían ser por lo tanto un factor favorable para la presencia de *N. americana*.

Por otra parte, el análisis GAM no evidenció relación alguna entre la abundancia de *N. americana* y la biomasa fitoplanctónica (clorofila-*a*), pese a que ésta última presentó un rango extremadamente amplio. Este resultado sugiere que, pese a que *N. americana*, al igual que muchas otras especies de misidáceos son omnívoras y pueden consumir fitoplancton (Mauchline, 1980), éste componente podría no ser dominante o de alta significancia en la dieta de *N. americana* en la LR, en comparación con el zooplancton (ver capítulo 3).

Se podría concluir que en invierno y primavera se registraron las condiciones termohalinas y de turbidez que favorecieron la presencia de misidáceos en altas abundancias y biomasa. Estas condiciones podrían dar cuenta de los patrones de abundancia y biomasa observados a lo largo de todo el periodo anual para *N. americana*.

Estructura poblacional de *N. americana*

En tres de cuatro períodos, la proporción de hembras fue mayor que la de los machos, situación comúnmente observada en otras poblaciones de misidáceos (Mauchline, 1980; Viñas *et al.*, 2005). En el Rdelap las mayores proporciones de hembras se registraron en otoño e invierno (Viñas *et al.*, 2005), patrón opuesto al registrado para poblaciones de la costa de Estados Unidos (Pezzack & Corey, 1979). La mayor proporción de Hg en la LR se registró en primavera, período previo a uno de los máximos de juveniles registrados. La presencia de juveniles pequeños del año indicaría que *N. americana* presenta actividad reproductiva continua en este ecosistema. Las mayores proporciones de juveniles se registraron en tres períodos del año: verano, invierno y primavera, resultados que coinciden con lo reportado para el Rdelap (Viñas *et al.*, 2005) y estuarios de América del norte (Williams, 1972).

La frecuencia de muestreo impide una evaluación precisa del comportamiento reproductivo y dinámica poblacional de *N. americana*. Sin embargo, es posible realizar una caracterización preliminar de dichos aspectos en la LR en base a los cambios en la estructura poblacional observada en los diferentes períodos y al conocimiento general de la especie en otros ecosistemas. Se ha propuesto que la temperatura modularía el número de generaciones anuales: si la temperatura del período cálido es igual o mayor a 20 °C se esperan tres generaciones de *N. americana*, mientras que si la misma es menor 20 °C se esperan dos generaciones (Pezzack & Corey, 1979; Prouse, 1986; Viñas *et al.*, 2005). En LR, donde la temperatura promedio del período cálido es mayor a 20 °C (Conde *et al.*, 2002; Bonilla *et al.*, 2005), el presente trabajo sugiere la ocurrencia de tres generaciones. Durante el período considerado (enero 2013- noviembre 2013) se registraron dos máximos de juveniles: enero ($J/A = 2,38$), julio ($J/A = 0,88$) y un máximo en la proporción de hembras grávidas (noviembre, $Hg/H = 1,9$). Si bien la especie se reproduciría de forma continua a lo largo del año, existirían períodos con máximos actividad reproductiva, como se registró en noviembre de 2013 en este estudio. Durante ese período las Hg de primavera darían lugar a la alta proporción de J reportada en verano.

Conclusiones y perspectivas

La LR evidenció el patrón esperado de temperatura y los niveles de biomasa fitoplanctónica medios y altos se condicen con lo reportado. El diseño espacial de muestreo permitió además capturar patrones más complejos de variación ambiental no registrados hasta entonces por el modelo conceptual vigente, donde gradientes N- S, E- W y patrones no monotónicos (es decir, mínimos en zonas centrales) fueron recurrentes para diferentes variables y estaciones del año. La caracterización rigurosa de la hidrología y sus forzantes son aspectos que deberán ser abordados en próximos trabajos. Una mejor comprensión de la dinámica hidrográfica es imprescindible para interpretar patrones ecológicos y orientar futuros estudios.

N. americana estuvo presente en los cuatro períodos muestreados. En términos generales la abundancia de esta población siguió el mismo patrón anual que los niveles de producción primaria y de biomasa fitoplanctónica con mayores valores en primavera y en menor grado se correspondió con la densidad del mesozooplancton, sobre el cuál la población de misidáceos podría estar ejerciendo una importante presión de depredación. La abundancia poblacional se relacionó positivamente con la salinidad y la turbidez, y fue mayor a temperaturas mayores y menores a 20 °C.

El análisis de la estructura poblacional de tallas, estadíos y sexos sugiere una dinámica poblacional con tres generaciones anuales, con altas abundancias poblacionales en invierno y primavera, altas proporciones de juveniles en invierno, primavera y verano y máximos de Hg en primavera. Asimismo la proporción de H/ M presentó valores dentro del rango esperado, con una tendencia a la dominancia de hembras a lo largo del período de estudio. Muestreos con una resolución temporal más frecuente, podrían permitir estimar con

mayor exactitud el número de generaciones anuales de la especie así como el número de cohortes que producen las hembras.

Se concluye que la especie es numéricamente importante en la LR, las variables ambientales y la disponibilidad de alimento (especialmente zooplancton) tendrían un efecto en la distribución y abundancia de los misidáceos, sin embargo debido a que los misidáceos estarían presentes a lo largo del año, esto indicaría que serían flexibles a las variaciones en temperatura, salinidad y oferta de alimento, lo que podría explicar su exitosa presencia en el ecosistema de LR.

CAPÍTULO 2. MODELO BIOENERGÉTICO DE *Neomysis americana* EN LA LAGUNA DE ROCHA

Introducción

El funcionamiento de los ecosistemas se ve determinado por cómo éstos se estructuran y la forma en la que el flujo de energía se transfiere a través de los diferentes compartimentos. Se ha postulado que la estructura y el número de niveles tróficos dependen de la cantidad de energía que fluye a través de las poblaciones que integran el ecosistema (Clutter & Theilacker, 1971; Rooney & Mc Cann, 2012). Los organismos que conforman las poblaciones se comportan como sistemas abiertos que intercambian energía con su entorno. Esta energía se aloja en las moléculas orgánicas tomadas del alimento, las que son transformadas por procesos químicos, y utilizadas en los diferentes procesos vitales que incluyen crecimiento y mantenimiento basal (Valiela, 2013; Gorokhova, 1998; Anger, 2001). En este sentido, el principio de conservación de la energía aplica a todos aquellos procesos por los cuales los organismos nacen, crecen, se reproducen y mueren.

El destino de la energía obtenida a partir de la alimentación se puede representar mediante la construcción de un modelo bioenergético. Este modelo cuantifica el destino de la energía incorporada y cómo la misma es repartida entre las diferentes funciones vitales de un organismo asumiendo un balance energético u homeostasis biológica de energía (Rudstam, 1989; Valiela, 2013; Gorokhova, 1998). El balance energético se estima mediante la siguiente ecuación:

$$\mathbf{C = G + R + E}$$

donde C es la energía obtenida de la dieta, medida como tasa de consumo; G es la energía que se utiliza para la producción de tejidos, medida como tasa de crecimiento; R es la energía destinada a los procesos metabólicos, medida como tasa de respiración, y E es la

energía perdida en forma de fecas y la excretada a partir de compuestos metabolizados, medida como tasa de egestión (Rudstam, 1989; Valiela, 1995; Gorokhova & Hansson, 1997; Gorokhova, 1998; Anger, 2001). El balance energético resultante es especie-específico y depende de factores tales como el estadio de desarrollo, sexo y estado fisiológico; y es modulado por las condiciones ambientales en las que ocurren los organismos (Gorokhova, 1998, Anger, 2001, Ogonowski *et al.*, 2012).

El empleo de modelos bioenergéticos tiene varias aplicaciones, entre ellas la estimación de tasas de crecimiento y de consumo (Astthorsson & Ralph, 1984; Chigbu, 2004), grado de limitación por alimento (Cochram & Rice, 1982) e interacciones competitivas entre organismos (Carline *et al.*, 1984). También se han empleado en el seguimiento y destino de contaminantes, incluido la transferencia de partículas de plástico en las tramas tróficas acuáticas (Post *et al.*, 1996; Nipper & Williams, 1997; Setala *et al.*, 2014). En el caso de los misidáceos, esta aproximación se ha aplicado a diversas especies: para *Metamysidopsis elongata* (Clutter & Theilacker, 1971) y *Mysis relicta* (Lasenby & Langford, 1972) se realizaron estudios basados en estimaciones de laboratorio sobre crecimiento y respiración. En el caso de *Mysids mixta* se construyó un modelo bioenergético a partir de estimaciones de crecimiento y tasas de consumo, los cuales fueron utilizados para estimar las tasas de consumo estacionales en el Mar Báltico (Rudstam, 1989) así como para predicciones de la dinámica de crecimiento de la especie y los cambios en la concentración de carbono (Gorokhova *et al.*, 1998).

También existen antecedentes de estimaciones de tasas de crecimiento y de respiración en misidáceos. Se estimó el crecimiento de *Neomysis integer* en el estuario Ythan (Escocia) y en laboratorio, y como resultado se observó que tiene relación positiva con la temperatura, mayores tasas de crecimiento a mayores temperaturas (Astthorsson & Ralph, 1984). La tasa

de respiración masa-específica del *Tenagomysis novaezealandiae* también mostró una relación positiva con la temperatura, sin embargo la tasa de consumo de oxígeno del misidáceo *Tenagomysis chiltoni* no mostró relación con la temperatura (Paul *et al.*, 2015). Esta falta de relación entre las tasas de consumo de oxígeno y la temperatura ocurrirían cuando los organismos se encuentran bien aclimatados a los gradientes físicos de sus respectivos ambientes (Emmerson, 1985), o bien por efectos de otras variables ambientales.

Respecto del impacto de los misidáceos sobre otras comunidades y por ende sus efectos sobre los flujos de energía de los ecosistemas, se han realizado algunas estimaciones a partir de la cuantificación de las tasas de consumo. *Neomysis mercedis* (Lago Washington, USA) consume *Daphnia* sp a razón de entre 1,03 y 16,3 mg peso seco d⁻¹, pudiendo controlar su población (Chigbu, 2004). En el mar Báltico se encontró que son mayormente los juveniles de *Mysis relicta* y *M. mixta* aquellos que depredan sobre el cladóceros invasor *Cercopagis pengoi* (Gorokhova & Lethinieme, 2007). Los resultados antes mencionados destacan la importancia de los misidáceos en las tramas tróficas, tanto en el pasaje de energía como en el control de ciertas poblaciones de organismos mesozooplancónicos. Sin embargo, hasta la fecha no se han realizado balances bioenergéticos para *Neomysis americana* ni tampoco cuantificado su efecto sobre la transferencia de la producción primaria hacia los niveles tróficos superiores en ecosistemas acuáticos. Dada la importancia de dicha especie en la trama trófica de LR, su posición central en la transferencia de energía en este ecosistema (Rodríguez-Graña *et al.*, 2008; Magnone *et al.*, 2015), y su carácter de especie potencialmente invasora, se hace necesario generar dicha información.

En el presente capítulo se describió el balance bioenergético de *N. americana* en LR, a partir de estimaciones a nivel individual, y su contribución a los flujos de carbono en base a

estimaciones a nivel poblacional, para las cuatro estaciones del año. También se estimó la productividad primaria (PP) de LR en los mismos períodos. A partir de dicho enfoque se evaluó la contribución *N. americana* a los flujos de carbono (es decir, la fracción de la PP fitoplanctónica canalizada por esta especie), así como el impacto sobre el mesozooplancton de LR. El conjunto de esta información aportará al conocimiento sobre el papel de *N. americana* en los flujos de carbono para este ecosistema.

Los objetivos específicos propuestos fueron:

- I. Estimar las tasas de consumo sobre zooplancton natural de *N. americana* a nivel individual (I_i ; mg C ind⁻¹ d⁻¹) y a nivel poblacional (I_p ; mg C m⁻³ d⁻¹).
- II. Estimar las tasas de egestión de *N. americana* a nivel individual (E_i ; mg C ind⁻¹ d⁻¹) y a nivel poblacional (E_p ; mg C m⁻³ d⁻¹).
- III. Determinar las tasas de crecimiento mediante estimaciones de laboratorio a nivel individual (G_i ; mg C ind⁻¹ d⁻¹), emulando las condiciones ambientales (temperatura y concentración de alimento *in situ* para cada período del año) y a partir de ello determinar las tasas de crecimiento a nivel poblacional (G_p ; mg C m⁻³ d⁻¹).
- IV. Estimar las tasas de respiración de *N. americana* mediante estimaciones de laboratorio a nivel individual (R_i ; mg C ind⁻¹ d⁻¹) y a nivel poblacional (R_p ; mg C m⁻³ d⁻¹), emulando las condiciones ambientales (temperatura *in situ* para cada período del año).
- V. Estimar la productividad primaria en LR a escala estacional.

VI. Generar un modelo bioenergético para *N. americana* a nivel individual y poblacional y estimar el impacto sobre la comunidad del zooplancton de LR y el porcentaje de productividad primaria que es canalizada a través de esta población.

Metodología

La estrategia general de muestreo para la obtención de ejemplares vivos para experimentación (misidáceos y mesozooplancton) así como el registro de variables ambientales se basó en los procedimientos descritos en la sección métodos del capítulo 1.

Tasas de consumo y de producción de pellets fecales

El procedimiento descrito a continuación se repitió en cada una de las estaciones del año. En LR se colectaron misidáceos para realizar incubaciones y estimar tasas de consumo (I_i) y de egestión (E_i ; medida como producción de *pellets* fecales). También se tomaron muestras cuantitativas de mesozooplancton con red cónica de 117 μm para ser utilizado como alimento durante las estimaciones de I_i y E_i . Misidáceos y mesozooplancton fueron trasladados vivos al laboratorio en tanques térmicos de 10 L con agua de LR. En laboratorio se separaron los misidáceos a ser utilizados en las incubaciones (ver siguientes párrafos) y se cuantificó la oferta de alimento natural a partir de los arrastres de plancton para emular las concentraciones de alimento (ind L^{-1}) *in situ* que se ofrecieron durante los experimentos.

I_i y E_i se estimaron para los estadíos juveniles y adultos separadamente. Para ello se realizaron incubaciones en botellas plásticas de 4,5 L en agua de la laguna previamente filtrada por 0,7 μm . Se incubaron dos juveniles por botella y por triplicado ($R=3$) y dos adultos por botella y por triplicado ($R=3$). Se agregó el alimento para alcanzar una concentración inicial similar a la registrada *in situ* y se incubaron a la temperatura en la que se encontraban al momento de la colecta y en oscuridad por 2 h (Fig. 3.1).

La densidad de mesozooplancton *in situ* se estimó a partir del recuento de varias submuestras (entre 4 - 5) tomadas de los recipientes que contenían la muestra viva de zooplancton. En base a ello se se estimó el volumen requerido de alimento vivo que debía ser agregado a cada réplica con misidáceos para alcanzar la densidad natural del ambiente. Estos procedimientos se realizaron de forma rápida, inmediatamente luego de llegar al laboratorio, y aproximadamente dentro de la primera hora de colectada la muestra.

Las incubaciones experimentales para estimación de I_i y E_i incluyeron 5 controles con mesozooplancton y sin misidáceos. Transcurrido el tiempo de incubación, se recuperaron los misidáceos y el zooplancton remanente de las botellas con misidáceos y de los controles filtrando cuidadosamente el agua de cada recipiente. Se verificó el estado de los misidáceos y sólo se consideraron aquellas réplicas donde los organismos hubieran sobrevivido a la incubación en buen estado. Misidáceos, mesozooplancton y *pellets* fecales producidos durante el experimento se fijaron en solución de Lugol para su posterior conteo y medición con reglilla micrométrica bajo lupa binocular.

La tasa de ingestión I_i se estimó como:

$$I_i \text{ (presas ind}^{-1} \text{ d}^{-1}\text{)} = (C_i - C_f) / (t * N) * V$$

siendo C_i y C_f la concentración inicial y final del alimento (ind L^{-1}), respectivamente; t el tiempo de incubación (d), N el número de misidáceos utilizados en cada una de las incubaciones y V (L) el volumen en el cual se realizaron las mismas.

La concentración de alimento inicial C_i fue estimada a partir del recuento de organismos en los controles al final de las incubaciones; en tanto C_f fue obtenida del recuento de la concentración final en las botellas con misidáceos. Esta aproximación

requiere dos supuestos: 1. no existe crecimiento poblacional de las presas durante el transcurso de las incubaciones; 2. la cantidad de alimento proporcionada en cada botella es idéntica. El primero de los supuestos es muy robusto, en tanto el tiempo de incubación (2 h) es mucho más corto que el tiempo generacional de las presas típicas (en caso de copépodos, aprox. 2 semanas). El segundo supuesto es una aproximación estadística y está sujeto a un cierto margen de error (cuantificable).

La tasa I_i fue convertida a unidades de Carbono ($\text{mg C ind}^{-1} \text{ d}^{-1}$) a partir de mediciones del largo de las presas y su relación largo- contenido de C obtenidos de la literatura (ver Metodología, Capítulo 1, sección “*Caracterización del mesozooplancton*”). La tasa de consumo poblacional (I_p) se expresó en $\text{mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ y se estimó como:

$$I_p (\text{mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}) = I_i * \text{Abundancia} (\text{ind m}^{-3})$$

La tasa E_i se estimó para cada réplica a partir del conteo de los *pellets* fecales producidos durante las incubaciones como:

$$E_i (\text{pellets ind}^{-1} \text{ d}^{-1}) = P / (t * N)$$

donde P es el número de pellets fecales producidos por los misidáceos en cada una de las incubaciones, t el tiempo de incubación (en días, d) y N el número de misidáceos.

Cada *pellet* se midió, se estimó su biovolumen a partir de la ecuación $V = (\pi/4) * d^2 * (h - d/3)$ (González, 1992), asumiendo una forma cilíndrica donde h es la altura y d es el ancho del *pellet*. Los mismos fueron convertidos a unidades de Carbono (mg C pellet^{-1}) según la relación $0,07617 * \text{volumen}$ (González *et al.*, 2000). E_i ($\text{mg C ind}^{-1} \text{ d}^{-1}$) se estimó como:

$$E_i (\text{mg C ind}^{-1} \text{ d}^{-1}) = E_i (\text{pellets ind}^{-1} \text{ d}^{-1}) * \text{Carbono pellets} (\text{mg C pellet}^{-1})$$

La tasa de egestión poblacional (E_p) se expresó en $\text{mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ y se estimó como:

$$E_p (\text{mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}) = E_i * \text{Abundancia (ind m}^{-3}\text{)}$$

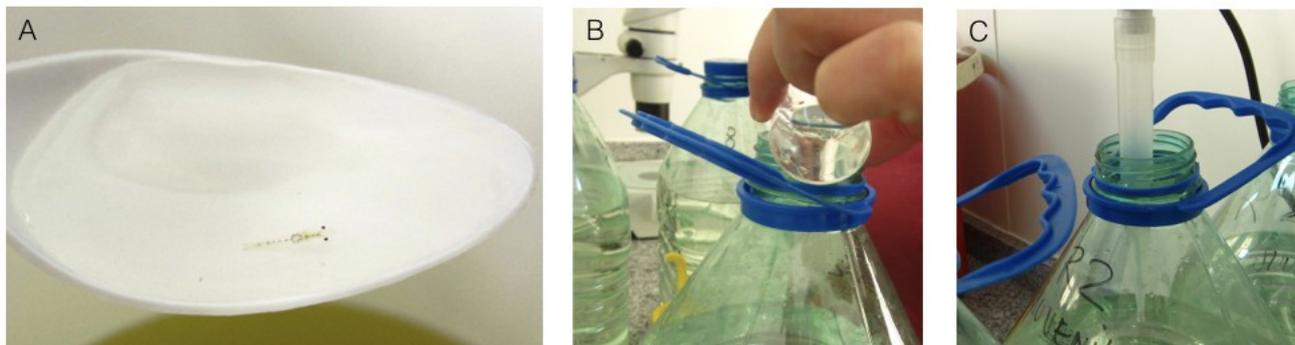


Figura 3.1. Preparación de experimentos para estimación de tasas de consumo y de producción de pellets fecales de misidáceos. Se observan (A) los organismos seleccionados (B) al momento de ser colocados en los contenedores, así como (C) la adición del alimento.

Tasas de crecimiento y respiración de misidáceos

En setiembre de 2014 se colectaron organismos para estimar las tasas de crecimiento (G_i) y respiración (R_i) individuales. La obtención de los organismos se realizó en la estación 5 (Fig. 1.4) y según la metodología descrita en el Capítulo 1. Los organismos se trasladaron vivos al laboratorio en tanques térmicos de 10 L con agua de la laguna. Una vez en el laboratorio, los ejemplares se acondicionaron en nuevos tanques con aireación. Para los experimentos se seleccionaron tres temperaturas, correspondientes a las registradas en los muestreos estacionales previos: invierno ($12\text{ }^{\circ}\text{C}$), otoño y primavera ($18\text{ }^{\circ}\text{C}$) y verano ($27\text{ }^{\circ}\text{C}$).

Para las estimaciones de crecimiento los misidáceos se separaron y trasladaron a contenedores de vidrio de $\frac{1}{2}$ L con agua artificial a salinidad de 16, previo a los experimentos se los aclimató a las temperaturas mencionadas. Las incubaciones de 18 y 27

°C se realizaron en habitaciones con temperatura controlada, mientras que para la incubación a 12 °C se utilizó una incubadora TUCSON. G_i se estimó a partir de incubaciones durante 72 h. En cada recipiente se colocaron 3 organismos: un juvenil, una hembra y un macho por contenedor, considerando 10 réplicas por tratamiento de temperatura. El largo corporal de cada ejemplar en cada tratamiento se midió mediante análisis de imagen. Para ello cada ejemplar se fotografió vivo con cámara digital montada en una lupa binocular y posteriormente se midió con el software Image J el largo corporal desde el rostro hasta la base del telson (Fig. 3.2). Las mediciones se realizaron al inicio de los tratamientos y cada 24 h durante las siguientes 72 h de incubación.

Durante los experimentos de crecimiento los misidáceos fueron alimentados cada 24 h con mesozooplancton *ad libitum* colectado en la misma estación de muestreo. El mesozooplancton a su vez fue mantenido con la microalga *Rhodomonas* sp obtenida a partir de cultivos de laboratorio.

G_i se estimó como:

$$G_i \text{ (mm d}^{-1}\text{)} = (L_{\text{final}} - L_{\text{inicial}}) / t$$

donde L_{final} (mm) es el largo total al final de la incubación, L_{inicial} (mm) es el largo total al inicio del experimento y t el tiempo de incubación (d). Las tasas de crecimiento fueron estimadas en mm d^{-1} , y convertidas a unidades de carbono con la ecuación obtenida de la relación largo- contenido de carbono (ver sección Metodología, Capítulo 1) y expresadas en términos poblacionales (P), en $\text{mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ como:

$$G_p \text{ (mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}\text{)} = G_i * \text{Abundancia (ind m}^{-3}\text{)}$$

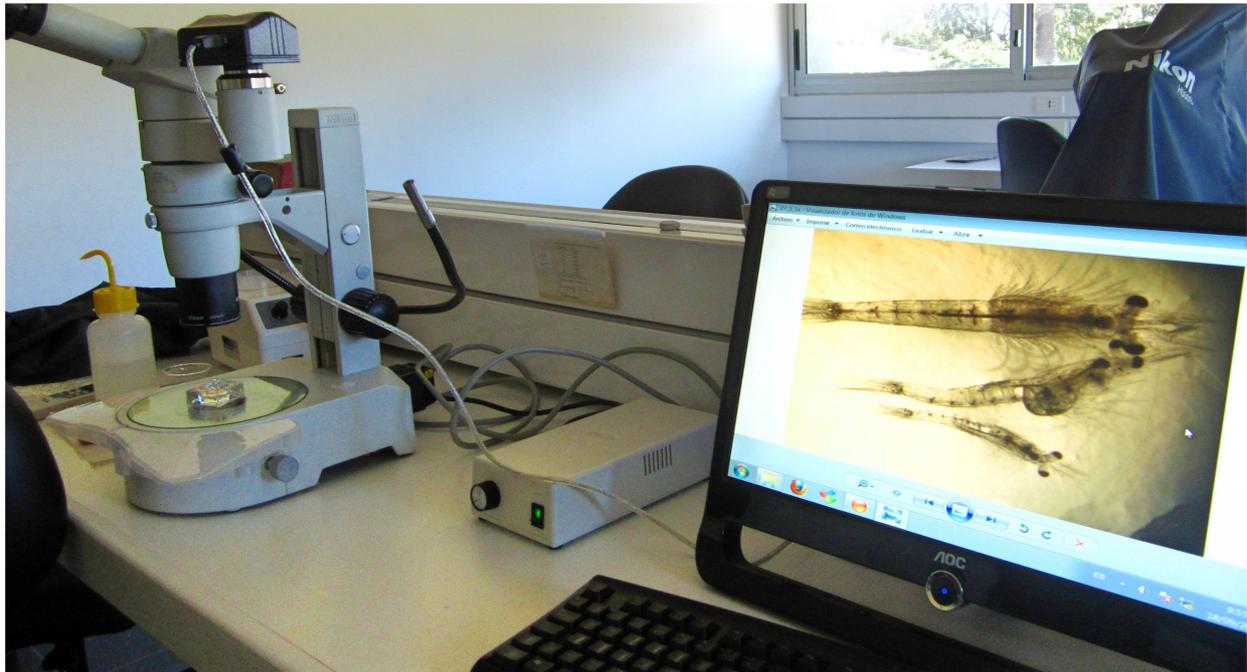


Figura 3.2. Detalle de la logística empleada para la estimación de G_i . Los ejemplares se fotografiaron vivos bajo lupa binocular y la imagen fue posteriormente procesada con software Image J.

La estimación de la tasa de respiración individual (R_i) se realizó a partir de la cuantificación del consumo de oxígeno ($\text{mg O}_2 \text{ ind}^{-1}\text{d}^{-1}$) registrado con un oxímetro óptico Presens OXY-4 mini (Alemania) (Fig. 3.3). Las incubaciones se realizaron en botellas de vidrio (Schott) de 250 mL durante 24 h, con agua de mar artificial a salinidad de 16 y sin alimento. Se incubaron 4 juveniles por botella ($R = 6$) y 2 adultos por botella ($R = 3$ por sexo) a las tres temperaturas mencionadas.

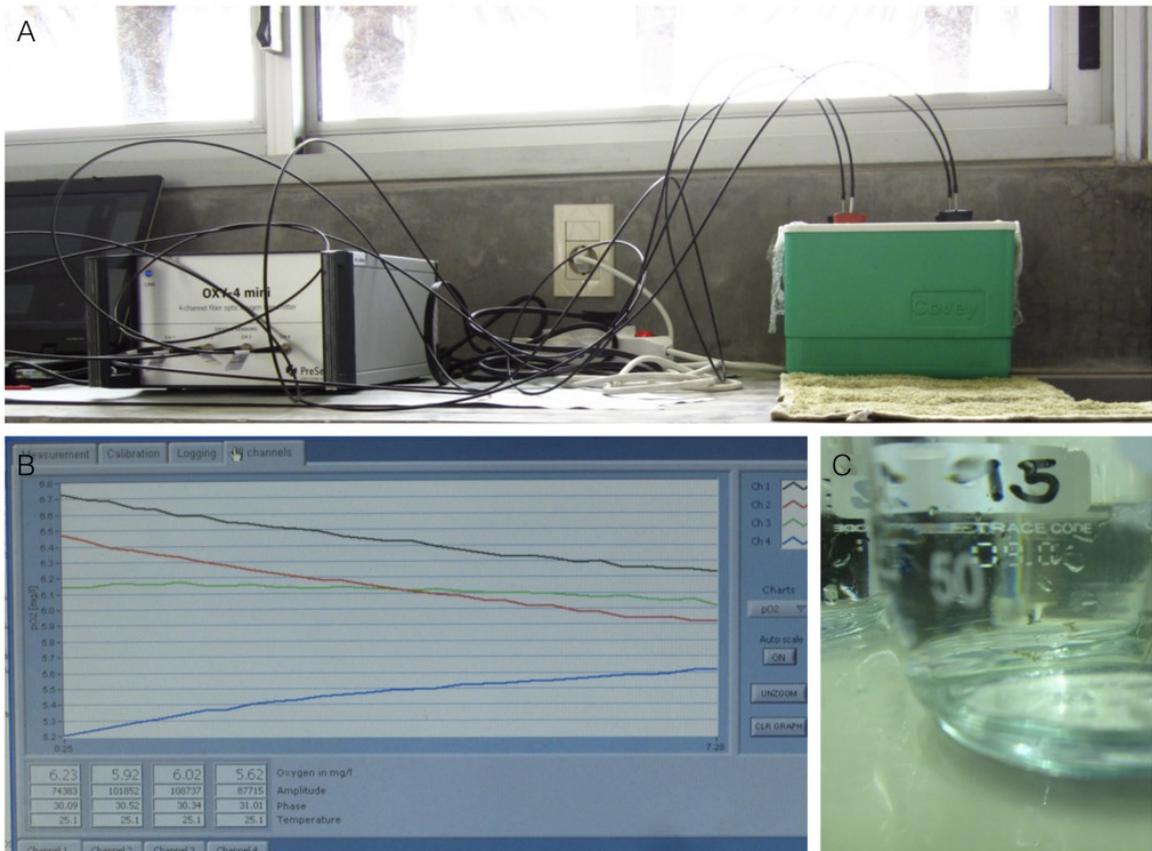


Figura 3.3. Estimación de concentración de oxígeno. (A) Oxímetro OXI-4 mini utilizado para medir la concentración de oxígeno, (B) detalle de la salida de datos que el oxímetro entrega, (C) detalle de botella con misidáceos.

R_i se calculó como la diferencia de la concentración de oxígeno disuelto antes y después del período de incubación, las mismas se expresaron como $\text{mg O}_2 \text{ ind}^{-1} \text{ d}^{-1}$, y fueron transformadas a unidades de carbono según Parsons y col. (1984):

$\text{mg C respirados por unidad de tiempo} = \text{mg O}_2 \text{ consumidos por unidad de tiempo} / \text{RQ} * 32 / 12$
 donde RQ el cociente de respiración, $\text{RQ} = 1$ para los misidáceos.

Las tasas de respiración se estimaron en términos poblacionales (R_p) en $\text{mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ como:

$$R_p (\text{mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}) = R_i * \text{Abundancia} (\text{ind m}^{-3})$$

Todas las tasas individuales fueron además convertidas en tasas biomasa-específicas (expresadas como I_{ie} , E_{ie} , G_{ie} y R_{ie}) para facilitar algunas comparaciones de interés (e.g. entre estadíos, períodos). Para ello, el resultado numérico de cada tasa individual fue dividido por la biomasa del mismo individuo (o de un conjunto de individuos, en ciertos casos) sobre la cual fue medida. La biomasa individual, en unidades de carbono fue estimada a partir del largo de cada ejemplar medido, y en base a la relación alométrica específica para *N. americana* descrita en el capítulo 2.

Producción primaria

En cada período del año se colectaron muestras de agua para estimaciones de producción primaria (PP, $\text{mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$) en una estación al Norte y otra al Sur de la laguna. La PP se estimó por el método de botellas claras y oscuras (Wetzel & Likens, 1991). Para cada estación se incubaron botellas claras ($n= 3$) y botellas oscuras ($n= 3$) durante 24 h a temperatura ambiente. Se midió la concentración de OD antes y después de las incubaciones, con un oxímetro óptico (Presens, OXY-4 mini, Alemania).

La producción primaria bruta (PPB) se calculó como:

$$\mathbf{PPB= PPN- R \text{ y se expresó en } \text{mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}.$$

La producción primaria neta (PPN) se calculó como:

$$\mathbf{PPN= dO_2 \text{ final- } dO_2 \text{ inicial en las botellas claras.}$$

La respiración (R) se calculó como:

$$\mathbf{R= dO_2 \text{ inicial- } dO_2 \text{ final en las botellas oscuras.}$$

Modelo de flujo de carbono mediado por N. americana en la laguna de Rocha

El flujo de carbono mediado por *N. americana* en LR, se representó mediante un modelo de cajas cuantitativo que incorpora dos componentes: (i) el modelo bioenergético estimado para la población y (ii) el porcentaje de consumo indirecto de la producción primaria por la vía herbívora (Fig. 1.5).

El componente bioenergético se basó en las estimaciones realizadas a nivel individual ya descritas. Para la población se estimó como:

$$I_p = G_p + R_p + E_p$$

siendo I_p la tasa de consumo poblacional, G_p la tasa de producción poblacional, R_p la tasa de respiración poblacional y E_p la tasa de egestión poblacional.

Con los valores de producción poblacional se calculó qué valor de producción primaria estimada para LR sería necesario para sustentar la producción secundaria de la población de misidáceos medida como:

$$PP_r = G_p * E^{n-1}$$

donde PP_r es la productividad primaria necesaria para sustentar la biomasa de misidáceos del sistema, E^{n-1} es la eficiencia ecológica en el nivel $n-1$ y n es el número de transferencias tróficas. La eficiencia se consideró 10 % y $n = 2$ (Parsons *et al.*, 1984). Asimismo, PP_r fue comparada con la PP para estimar qué porcentaje de la misma fue canalizado por *N. americana* como:

$$PP_r / PP * 100$$

donde PP_r es la producción primaria necesaria para sustentar la biomasa de misidáceos del sistema y PP es la producción primaria de LR.

Análisis de datos

Las diferencias en las tasas vitales estimadas en las diferentes estaciones del año y de los estadíos/ sexo de *N. americana* se analizaron mediante análisis de ANOVA de una vía y posterior test de Tukey (Software estadístico R, R core team 2016).

Resultados

Tasas vitales individuales de Neomysis americana en la laguna de Rocha

La tasa de consumo promedio individual (I_i) en LR fue de $0,082 (\pm 0,101)$ mg C ind⁻¹ d⁻¹ (Fig. 3.4), mientras que I_{ie} (consumo biomasa- específico) fue $0,40 (\pm 0,15)$ d⁻¹, esto significa que los organismos consumieron en promedio el equivalente al 40 % de su biomasa. I_i varió estacionalmente (ANOVA, $p < 0,05$), siendo significativamente mayor en invierno que para el resto de los periodos del año (Tukey $P < 0,001$; $N = 19$). No se registraron diferencias significativas entre adultos y juveniles (Tukey $P > 0,05$; $N = 19$).

La tasa de egestión promedio individual (E_i) para *N. americana* fue de $0,015 (\pm 0,013)$ mg C ind⁻¹ d⁻¹ (Fig. 3.4), mientras que E_{ie} (egestión biomasa- específico) fue $0,048 (\pm 0,017)$ d⁻¹, lo que significa que los misidáceos egestaron en promedio el equivalente al 4,8 % de su biomasa. E_i varió estacionalmente (ANOVA, $p < 0,005$), siendo significativamente mayor en invierno y verano que en otoño y primavera (Tukey $P < 0,001$; $N = 24$). No se registraron diferencias significativas entre adultos y juveniles (Tukey $P > 0,05$; $N = 24$).

La tasa de crecimiento promedio individual G para *N. americana* fue de $0,018 (\pm 0,006)$ mg C ind⁻¹ d⁻¹ (Fig. 3.4), mientras que G_{ie} (crecimiento biomasa- específico) fue $0,040 (\pm 0,019)$ d⁻¹, en este caso los misidáceos crecieron en promedio el equivalente al 4 % de su biomasa. G_i varió entre las diferentes temperaturas (ANOVA, $p < 0,005$) fue menor en las estimaciones a 12 °C (Tukey $P < 0,001$; $N = 75$) y fue mayor en juveniles respecto a los adultos (Tukey $P < 0,001$; $N = 76$). No se observaron diferencias significativas en G_i entre hembras y machos (Tukey $P > 0,05$; $N = 52$).

La tasa de respiración promedio individual (R_i) fue $0,068 (\pm 0,026)$ mg C ind⁻¹ d⁻¹ (Fig. 3.4), mientras que R_{ie} (respiración biomasa- específica) fue $0,20 (\pm 0,034)$ d⁻¹, en este caso los misidáceos respiraron en promedio el 20 % de su biomasa. R_i varió entre las diferentes temperaturas y estadíos (ANOVA, $p < 0,005$). R_i estimada en juveniles fue mayor que en adultos (Tukey $P < 0,001$; $N = 33$). R_i de juveniles fue mayor a 12 °C (Tukey $P < 0,001$; $N = 33$), R_i de adultos no mostró diferencias significativas entre las diferentes condiciones de temperatura (Tukey $P > 0,05$; $N = 33$). No se encontraron diferencias significativas entre R_i de hembras y machos (Tukey $P > 0,05$, $N = 18$).

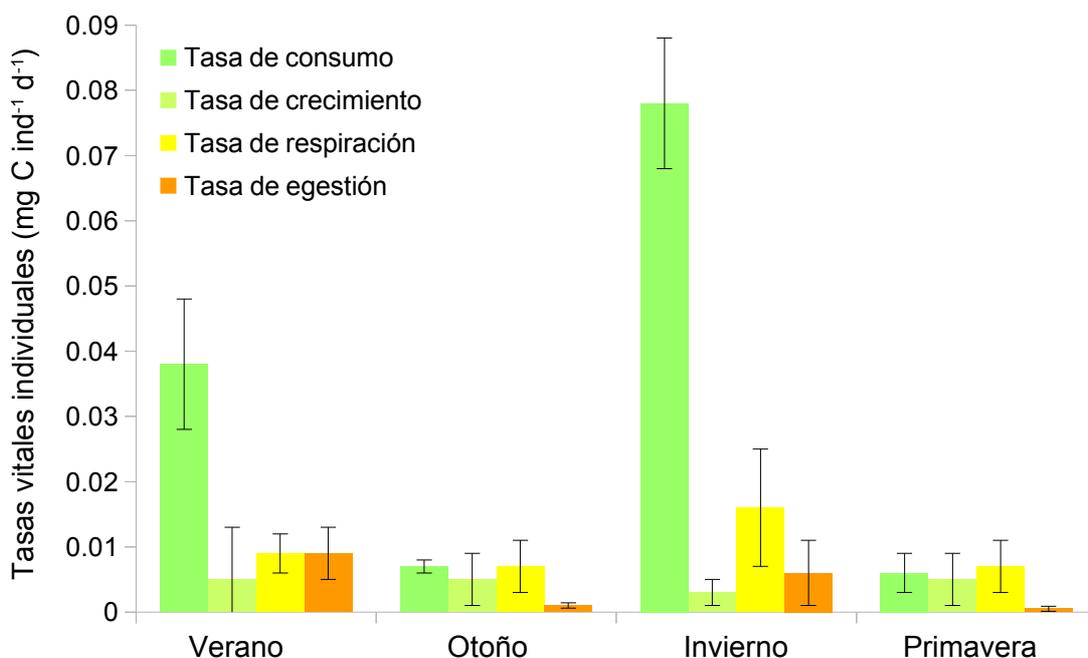


Fig.3.4. Tasas vitales promedio individuales de juveniles ($d^{-1} \pm ds$) de *N. americana* en los cuatro períodos de muestreo.

La ecuación de bioenergética presentó desbalances según la época del año. Para el caso de los juveniles el balance fue positivo ($I_i > R_i + G_i + E_i$) en verano e invierno, mientras

que para los adultos el balance fue positivo únicamente en invierno, período en el cual se registraron las mayores tasas de consumo (Tabla 3.1 y 3.2).

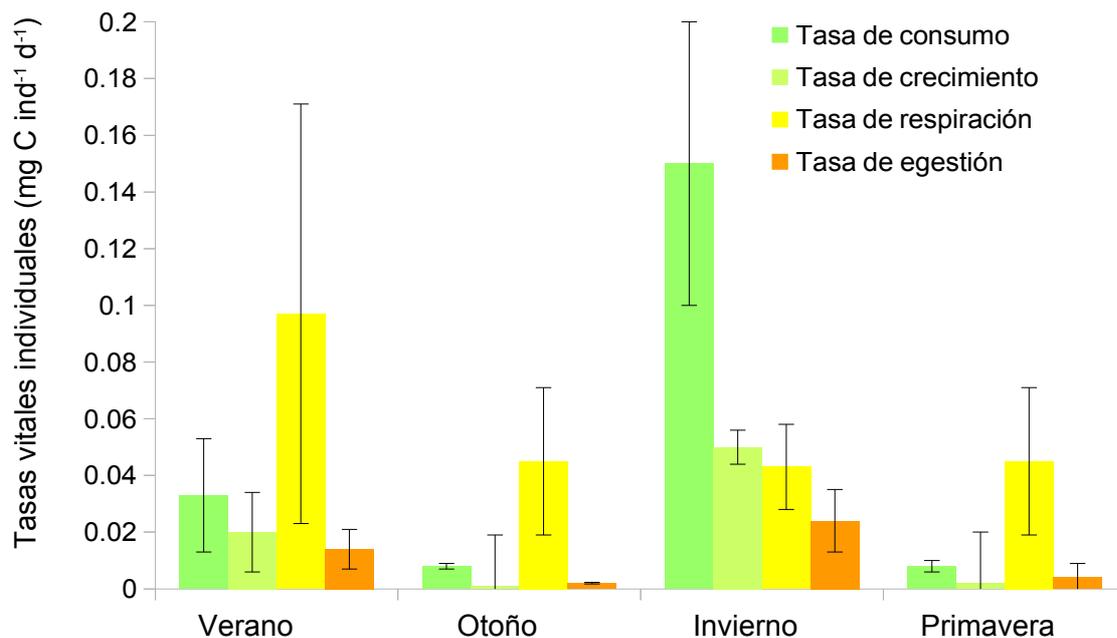


Fig.3.5. Tasas vitales promedio individuales de adultos ($d^{-1} \pm ds$) de *N. americana* en los cuatro períodos de muestreo.

Tabla 3.1. Ecuación de bioenergética de *Neomysis americana*, para juveniles. Refs. I_i : tasa de consumo promedio individual, G_i : tasa de crecimiento promedio individual, R_i : tasa de respiración promedio individual, E_i : tasa de egestión promedio individual, $(G_i + R_i + E_i) - I_i / I_i * 100$: balance de la ecuación de bioenergética en relación a I_i . Todas las unidades están expresadas en $mg\ C\ ind^{-1}\ d^{-1}$.

	I_i	G_i	R_i	E_i	$(G_i + R_i + E_i) - I_i / I_i * 100$
Verano	0,038	0,005	0,009	0,009	- 39 %
Otoño	0,007	0,005	0,007	0,001	91 %
Invierno	0,078	0,003	0,016	0,006	- 69 %
Primavera	0,006	0,005	0,007	0,0005	105 %

Tabla 3.2. Ecuación de bioenergética de *Neomysis americana*, para adultos. Refs. I_i : tasas de consumo promedio individual, G_i : tasa de crecimiento promedio individual, R_i : tasa de respiración promedio individual, E_i : tasa de egestión promedio individual, $(G_i + R_i + E_i) - I_i / I_i * 100$: balance de la ecuación de bioenergética en relación a I_i . Todas las unidades están expresadas en $\text{mg C m}^{-3} \text{d}^{-1}$.

	I_i	G_i	R_i	E_i	$(G_i + R_i + E_i) - I_i / I_i * 100$
Verano	0,033	0,014	0,097	0,014	280 %
Otoño	0,008	0,018	0,045	0,002	706 %
Invierno	0,150	0,006	0,043	0,024	- 51 %
Primavera	0,008	0,018	0,045	0,004	737%

Tasas poblacionales de *Neomysis americana* en la laguna de Rocha

La tasa de consumo promedio poblacional (I_p) de *N. americana* fue de $0,680 (\pm 0,767)$ $\text{mg C m}^{-3} \text{d}^{-1}$ (Fig. 3.6). I_p varió estacionalmente (ANOVA, $p < 0,05$), siendo significativamente mayor en invierno y primavera (Tukey $P < 0,01$; $N = 19$). La misma no mostró variación entre estadíos (Tukey $P > 0,05$; $N = 19$).

La tasa de egestión promedio poblacional (E_p) fue $0,145 (\pm 0,148)$ $\text{mg C m}^{-3} \text{d}^{-1}$ (Fig. 3.6). E_p varió estacionalmente (ANOVA, $p < 0,05$) siendo mayor en primavera que en otoño y verano (Tukey $P < 0,05$ ($N=19$)). La misma no mostró diferencias significativas entre estadíos (Tukey $P > 0,05$; $N = 24$).

La tasa de producción secundaria promedio poblacional (G_p) fue $0,431 (\pm 0,793)$ $\text{mg C m}^{-3} \text{d}^{-1}$ (Fig. 3.6). G_p varió estacionalmente (ANOVA, $p < 0,05$), siendo mayor en primavera que en el resto de los períodos del año (Tukey $P < 0,001$; $N = 105$). G_p de adultos fue mayor que G_p de juveniles (Tukey $P < 0,01$; $N = 105$). No se observaron diferencias en G_p entre hembras y machos (Tukey $P > 0,05$; $N = 105$). (Fig. 3.6).

La tasa de respiración promedio poblacional (R_p) fue de $1,128 (\pm 1,908)$ $\text{mg C m}^{-3} \text{d}^{-1}$ (Fig. 3.6). R_p varió entre temperaturas y estadíos (ANOVA, $p < 0,05$), esta fue

significativamente mayor en primavera que en el resto de los períodos del año (Tukey $P < 0,001$; $N = 42$). R_p de adultos fue mayor respecto a R_p de juveniles (Tukey $P < 0,01$; $N = 42$), no se registraron diferencias significativas en R_p de hembras y machos (Tukey $P > 0,05$; $N = 42$) (Fig. 3.6).

La ecuación de bioenergética para el total de la población evidenció las mismas tendencias que las estimadas individualmente: balance positivo para invierno (Tabla 3.3).

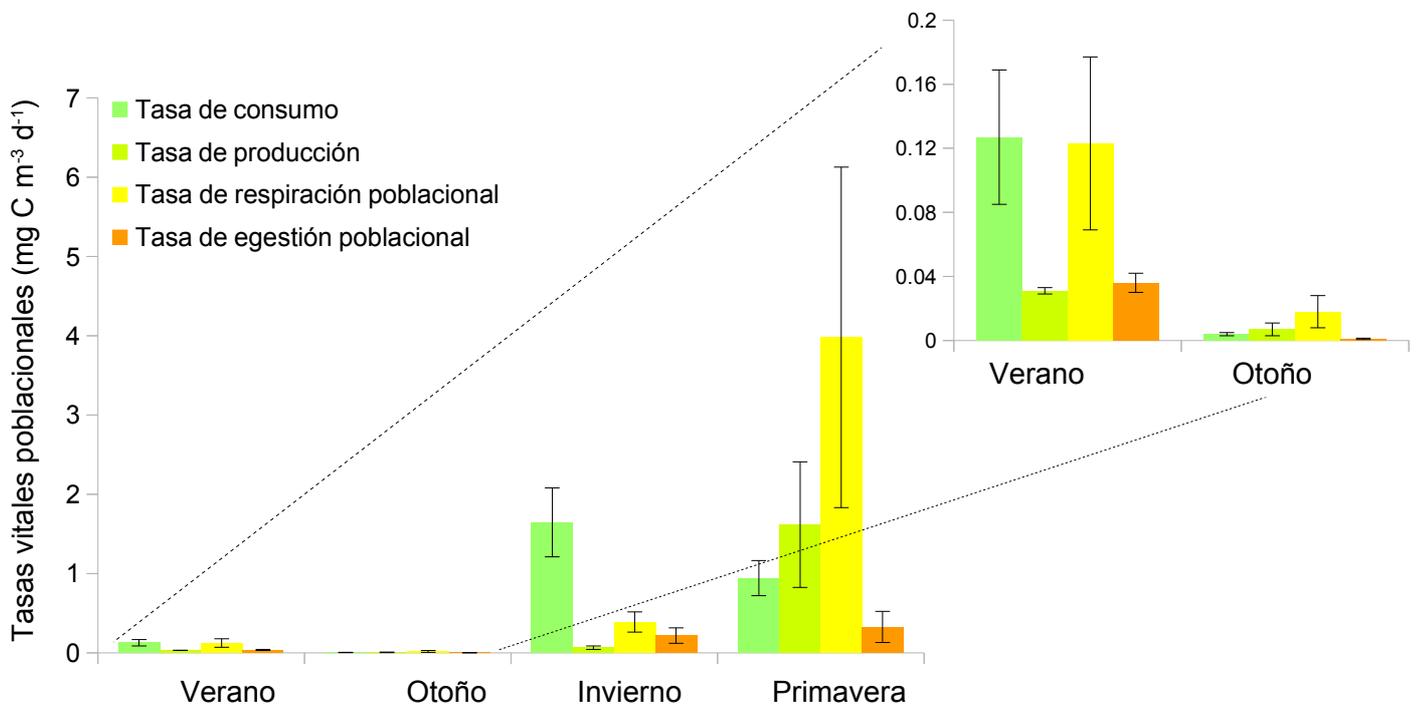


Fig. 3.6. Tasas vitales promedio poblacionales ($\text{mg C m}^{-3} \text{d}^{-1} \pm \text{ds}$) de *N. americana* en los cuatro períodos de muestreo. Ver referencias en lista de referencias.

Tabla 3.3. Ecuación de bioenergética poblacional de *Neomysis americana*. Refs. I_p : tasa de consumo promedio poblacional, G_p : tasa de producción promedio poblacional, R_p : tasa de respiración promedio poblacional, E_p : tasa de egestión promedio poblacional, $(G_p + R_p + E_p) - I_p / I_p * 100$: balance de la ecuación de bioenergética en relación a I_p . Todas las unidades están expresadas en $\text{mg C m}^{-3} \text{d}^{-1}$.

	I_p	G_p	R_p	E_p	$(G_p + R + E) - I_p / I_p * 100$
Verano	0,127	0,031	0,123	0,036	51 %
Otoño	0,004	0,007	0,018	0,001	512 %
Invierno	1,645	0,064	0,389	0,218	- 59 %
Primavera	0,328	1,619	3,980	0,326	529%

N. americana consumió entre 0,54- 35 % de la abundancia de mesozooplancton, en promedio un 23 % (± 16) y el máximo consumo se registró en primavera (35 %).

N. americana canalizó en promedio el 1,22 % ($\pm 2,57$) de la producción primaria anual de LR a través del consumo directo de mesozooplancton (presumiblemente herbívoro). El porcentaje canalizado por los misidáceos varió entre 0,13 % en otoño y 4,35 % en primavera.

Producción primaria bruta

Los valores promedio de producción primaria bruta fueron de $2601 \pm 1842 \text{ mg C m}^{-3} \text{d}^{-1}$, con mínimos en otoño ($563 \pm 340 \text{ mg C m}^{-3} \text{d}^{-1}$; Tukey, $P < 0,05$, $N = 10$) (Fig. 3.7).

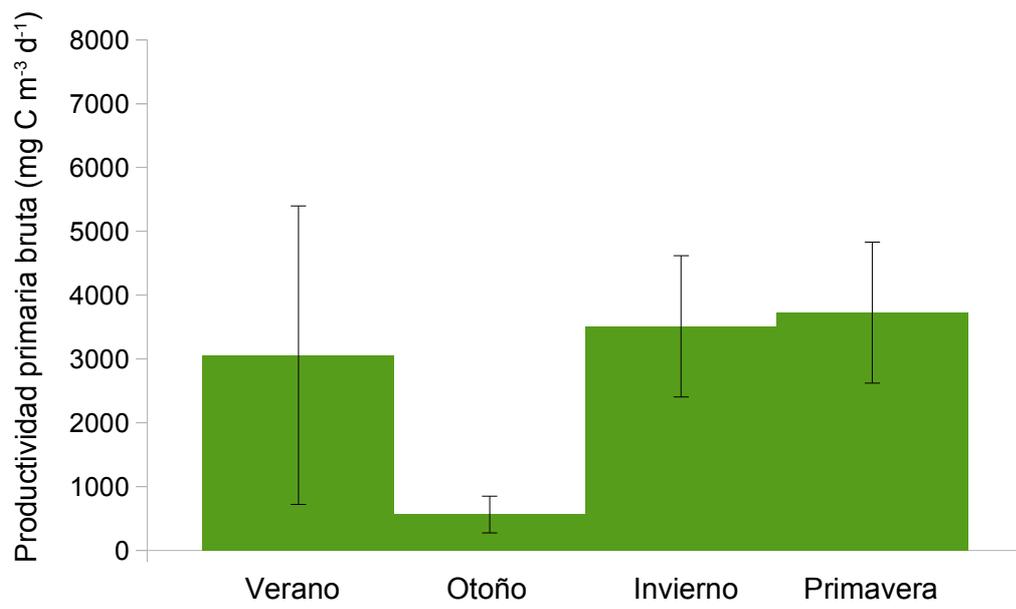


Fig. 3.7. Productividad primaria bruta (mg C m⁻³ d⁻¹ ± ds) registrada a lo largo de un período anual en LR.

Discusión

El principal objetivo del presente capítulo fue estimar la contribución de *N. americana* a los flujos de carbono en LR. Para ello se realizaron estimaciones de tasas vitales: consumo, egestión, crecimiento y respiración. Las tasas vitales se estimaron a nivel individual y luego se extrapolaron a la población de misidáceos presente en LR en un ciclo anual. En ambos niveles de organización se realizó el balance bioenergético de la especie. Asimismo, se estimó cuánto de la producción primaria del ecosistema fue canalizada por *N. americana* y cuál fue su impacto sobre la comunidad mesozooplanctónica.

Modelo bioenergético de Neomysis americana para la laguna de Rocha

En invierno se registraron las mayores tasas de consumo de *N. americana* así como las mayores abundancias de organismos mesozooplanctónicos. Los misidáceos son omnívoros oportunistas en cuanto a su alimentación y el grado de selectividad alimentaria varía de acuerdo a su tamaño y estadío así como a la concentración y tipo de presas (Mauchline, 1980; Vilas *et al.*, 2008; Lehtiniemi *et al.*, 2009). En general, las abundancias de mesozooplancton registradas durante este estudio fueron moderadas y bajas, en relación a lo esperado para estuarios productivos (e.g. Bahía San Francisco, Amber *et al.*, 1985; Laguna de los Patos, Muxagata *et al.*, 2012). Las altas tasas de ingestión coincidieron con aquellas presas zooplanctónicas más abundantes y con rangos de tamaños entre 300- 400 μm (Miyashita, 2014). En el presente estudio se registró la mayor abundancia de mesozooplancton en invierno, en este período los misidáceos se encontraron con una buena oferta de alimento que favoreció altas tasas de consumo y un balance energético superavitario, es decir que el consumo superó la suma de los usos definidos. Las especies mesozooplanctónicas presentes en el ambiente y sus tamaños fueron adecuados para su

consumo tanto por misidáceos juveniles como por adultos (rango más frecuente 160- 480 μm) y coincide con las altas tasas de ingestión registradas durante los experimentos. Los juveniles también presentaron un balance positivo en verano. En esta época se registró la mayor variabilidad de tipo de presas y en general éstas presentaron menores tamaños (rango 160- 280 μm). Sin embargo, en otoño y primavera el balance energético de juveniles fue negativo, mientras que el de los adultos fue negativo en verano, otoño y primavera. Esto podría significar que la energía obtenida del consumo directo sobre el mesozooplancton no fue suficiente para contrarrestar los gastos metabólicos y que podrían estar haciendo uso de otros recursos. Los misidáceos pueden consumir *detritus* o directamente fitoplancton o fitobentos. Por ejemplo se ha reportado que *N. americana* exhibió altas tasas de ingestión sobre detritus de macrófitas cuando las densidades de mesozooplancton resultaron bajas (Zagursky & Feller, 1985). Otra especie, *Paramysis lacustris*, consumió detritus de plantas vasculares cuando la productividad primaria fitoplanctónica fue baja (Lesutiene *et al.*, 2008). Por tanto, los valores negativos registrados para esta tasa podrían reflejar que *N. americana* complementó el consumo de zooplancton con otras fuentes de alimento durante aquellos períodos donde el balance fue negativo. De esta forma, los desbalances resultantes podrían ser un indicador de la contribución de fuentes alternativas de alimento en cada período.

Existe una correspondencia positiva entre tasa de consumo y de egestión, de manera que las tasas de egestión aumentan cuando lo hacen las tasas de consumo (Gorokhova, 1998). De hecho, las tasas de egestión de otros crustáceos se utilizan como medidas de las tasas de consumo (Reeve & Walter, 1977; Urban-Rich *et al.*, 1998; Besiktepe & Dam, 2002), por lo que se espera que aumenten cuando lo hacen las tasas de consumo. Las tasas de egestión de *N. americana* para LR siguieron los mismos patrones que las tasas de consumo, coincidiendo con lo esperado.

Fue posible determinar experimentalmente las tasas de crecimiento de *N. americana* en juveniles y adultos. La temperatura ambiente, como variable de primer orden que modula los procesos metabólicos de los poiquilotermos, es un factor regulador de las tasas de crecimiento de los misidáceos. Así, varios autores han relacionado positivamente el crecimiento con altas temperaturas (Mess *et al.*, 1994; Astthorsson & Ralph, 1994; Akiyama *et al.*, 2015). En concordancia con lo esperado, el crecimiento de *N. americana* fue mayor a 18 y 27 °C (0,064 y 0,082 mm d⁻¹), mientras que a 12 °C crecieron a razón de 0,035 mm d⁻¹. Es decir, el crecimiento siguió una tendencia esperada en cuanto a su relación con la temperatura: menor en condiciones invierno y mayor en verano. Asimismo, los juveniles crecieron a mayores tasas que los adultos, coincidiendo con el patrón reportado para misidáceos en el Rdelap y para juveniles en general (Viñas *et al.*, 2005). Cuando se comparan las tasas estimadas para LR con aquellas obtenidas para *N. americana* en el Rdelap (Viñas *et al.*, 2005) se observa que los valores de crecimiento para los períodos con temperaturas más bajas fueron similares, pero los máximos de crecimiento registrados para el Rdelap fueron más altos que los registrados en este estudio. Estas diferencias en tasas de crecimiento entre ecosistemas pueden deberse a otros factores que no se consideraron experimentalmente en este estudio tales como diferencias en los regímenes de salinidad o en la calidad de la oferta de alimento. Por ejemplo Paul & Closs (2014) estudiaron los efectos de la salinidad y la calidad del alimento en las tasas de crecimiento de poblaciones sub-adultas de misidáceos del género *Tenagomysis sp.* y encontraron que el crecimiento de *T. chiltoni* se vio influenciado por las variaciones en salinidad, mientras que el de *T. novaezealandie* se vio mayormente influenciado por la calidad del alimento. Si bien se pudo demostrar que la tasa de crecimiento de los misidáceos responde a los cambios en la temperatura, pudo haber sucedido que el tiempo de incubación y/o aclimatación para

estimar la tasa de crecimiento no fuera el suficiente como para reflejar los valores máximos de crecimiento, similares a los registrados para el RdelaP. En sucesivos estudios se podrían realizar estimaciones con misidáceos criados en laboratorio, cuya historia alimentaria sea conocida y bajo condiciones de temperatura y salinidad controladas para poder estimar el efecto de cada una de las variables en la tasa de crecimiento de los mismos.

La tasa de respiración de los misidáceos es función de la temperatura del ambiente, del tamaño del organismo, del consumo y de la egestión (Mauchline, 1980; Hiller-Adams & Childress, 1983; Ikeda, 2013). Se esperan mayores tasas de respiración a mayores temperaturas así como en organismos de mayor tamaño (Ikeda, 2013; Herrera *et al.*, 2014). En LR las tasas de respiración se mantuvieron constantes y comparativamente altas a lo largo del año. Sin embargo, las tasas de respiración de juveniles resultaron ser mayores que las de los adultos y en invierno. Los resultados encontrados en este estudio podrían indicar que la tasa de respiración de juveniles estaría modulada principalmente por otros factores además de por la temperatura y el tamaño corporal. A nivel especulativo, también debería considerarse la posibilidad de que el desacople entre crecimiento y respiración observado especialmente en juveniles (i.e. crecimiento mínimo en invierno y respiración elevada a baja temperatura) podría indicar condiciones ambientales cercanas al extremo del rango de tolerancia para esta especie/ estadio. Paul y Calliari (2016) encontraron que 12 °C es una temperatura límite para la sobrevivencia de juveniles de *N. americana* procedentes de LR, lo cual podría implicar gastos metabólicos altos pero que no necesariamente se reflejen en crecimiento somático.

Los resultados en su conjunto muestran que, a excepción del invierno, y verano para el caso de los juveniles, *N. americana* se encontraría limitada por la disponibilidad del alimento

bajo la forma de mesozooplankton en LR. El consumo directo sobre el mesozooplankton no sería suficiente para compensar las necesidades energéticas de la especie. Sin embargo, otros factores podrían estar influyendo en los resultados obtenidos. Así, las estimaciones de las tasas de consumo y de egestión fueron realizadas en escalas de tiempo cortas (aprox. 2 h), mientras que las estimaciones de las tasas de respiración y crecimiento se realizaron en escalas mayores (24- 72 h) por lo que podría existir un desfase entre ambas estimaciones. Además, estas aproximaciones suponen que el metabolismo se encuentra en todo momento equilibrado, de manera tal que los usos de la energía se igualarían con la entrada. En general, esto se cumple para el zooplankton pequeño y en escalas cortas (horas, día), pero en algunos casos podría no cumplirse, por ejemplo en aquellos organismos que son capaces de almacenar energía de alguna forma (e.g. grasas o similares). Ha sido reportado que los misidáceos acumulan energía en forma de lípidos, pero además el porcentaje de energía acumulado es función del tamaño, de la estación del año y del ambiente (Adare & Lasenby, 2011). No existe información acerca de acumulación de lípidos en el caso de *N. americana*. Finalmente, las estimaciones de consumo y egestión se realizaron con organismos colectados en las respectivas estaciones del año, mientras que las tasas de crecimiento y respiración se realizaron con organismos colectados en la siguiente primavera y aclimatados a las temperaturas a las cuales se estimaron las tasas de consumo y egestión. Esto podría haber influido en los desbalances encontrados. A pesar de ello, cabe destacar que los resultados obtenidos son congruentes con otros estudios en misidáceos y representan una primera aproximación al modelo bioenergético de *Neomysis americana*.

Neomysis americana y su rol en la transferencia de energía en la laguna de Rocha

La población de *Neomysis americana* en la laguna de Rocha evidenció en términos generales tendencias similares en sus tasas poblacionales respecto de aquellas estimadas individualmente. El consumo poblacional registró sus máximos en invierno y primavera. Durante la primavera en LR se registraron las mayores densidades de misidáceos lo que lleva a un aumento en las estimaciones de consumo para ese período. Al igual que para las tasas de consumo la tasa de egestión poblacional siguió un patrón similar: tendió a aumentar en los períodos en los que las tasas de consumo poblacional fueron más altas.

Las tasas de producción poblacional mostraron sus máximos en primavera. Pero a diferencia de lo reportado a nivel individual, la tasa de producción poblacional en adultos fue mayor que en juveniles. Esto pudo deberse a que en los períodos de mayor abundancia los individuos de mayor tamaño aportaron de manera más significativa a la biomasa poblacional, dando como resultado mayores tasas de producción.

En LR, los resultados de las estimaciones de la tasa de consumo poblacional en la laguna de Rocha mostraron que *N. americana* consumió en promedio 23 % de la biomasa mesozooplanctónica por día. Los máximos valores de remoción de biomasa mesozooplanctónica se registraron en primavera (35 %) seguidos del verano (33 %). Interesantemente, estos valores máximos se registraron bajo situaciones diferentes. En verano, se observaron valores medios de abundancia de zooplancton y de la tasa de consumo sobre el mismo, dando como resultado una alta proporción de biomasa mesozooplanctónica removida. En primavera, se registraron valores medios de abundancia de mesozooplancton, valores mínimos de tasas de consumo de misidáceos pero una alta abundancia de éstos últimos, todo lo cual podría explicar los resultados observados. En

invierno se registraron las tasas de consumo máximas, pero la abundancia de mesozooplancton fue máxima también, dando como resultado un porcentaje de remoción de 22 %. Esto indicaría que siempre están consumiendo algo más aunque haya suficiente mesozooplancton para cumplir con sus demandas energéticas. La abundancia de misidáceos resultó ser un factor más determinante en la transferencia de energía en la trama trófica de LR que las tasas de consumo.

Los resultados de consumo sobre el mesozooplancton obtenidos para la laguna de Rocha son más altos en comparación con otras especies por ejemplo aquellos obtenidos para *Mysis diluviana* en el lago Champlain (Estados Unidos), donde los misidáceos consumieron entre 0,017- 6,5 % de la biomasa zooplanctónica por día ejerciendo poca influencia sobre dichas poblaciones (Hycik *et al.*, 2015). En el lago Ontario (Estados Unidos) la especie *Mysis relicta* registró tasas de consumo promedio de 2,5 % de la biomasa de mesozooplancton disponible (máximo 10 %) (Gal *et al.*, 2006). En el lago Pend Oreille (Estados Unidos), los misidáceos consumieron entre el 5- 70 % de la biomasa de cladóceros por día, impactando de manera significativa sobre dicha comunidad (Chipps & Bennett, 2000). Considerando que *N. americana* en la LR llegaría a consumir el 35% de la biomasa mesozooplanctónica, se podría concluir que esta especie tendría un papel importante en la estructuración de las comunidades mesozooplanctónicas en este ecosistema.

Respecto al porcentaje de la productividad primaria canalizada por los misidáceos, los valores tendieron a ser bajos, 1,22 % ($\pm 0,02$) aunque fue máximo en primavera (4,3%), coincidiendo con el máximo en la abundancia de *N. americana*, tal como fuera planteado en la hipótesis. En ecosistemas productivos- como lo es el de LR, la fracción de la

productividad primaria consumida por el zooplancton tiende a ser baja, dando como resultado una baja eficiencia de transferencia de energía por esta vía (Calbet, 2001). En el caso de LR, se ha hipotetizado que esto se debería a que uno de los principales herbívoros planctónicos que dominan este sistema, el copépodo *Acartia tonsa* se encontraría bajo control *topdown* y su biomasa se vería reducida por la presión de depredación a la que está sujeta en parte por los misidáceos (Calliari *et al.*, 2009). Los resultados derivados de la presente tesis tienden a apoyar dicha idea.

Conclusiones y perspectivas

Las tasas vitales individuales de *N. americana* se estimaron experimentalmente de manera adecuada. Éstas variaron estacionalmente, siguiendo en general los patrones reportados para otros ecosistemas.

El balance bioenergético de los juveniles y adultos fue positivo en verano e invierno, indicando que en estas estaciones del año el consumo sobre el mesozooplancton sería suficiente para contrarrestar las necesidades energéticas de los mismos. En el caso de los adultos el balance bioenergético fue positivo solo en invierno.

N. americana si bien consume mesozooplancton y en ciertas épocas sería suficiente para contrarrestar las necesidades energéticas tanto de juveniles como de adultos, también consumiría sobre otras fuentes de alimento para sustentar sus poblaciones, principalmente en aquellas épocas donde la abundancia del mesozooplancton es baja.

La tasa de producción de *pellets* fecales poblacionales fueron bajas en comparación con resultados obtenidos por otros autores para otros ambientes. Mientras que las tasas de respiración poblacionales fueron altas.

La presión de depredación de *N. americana* sobre el mesozooplancton resultó alta, 23 % en promedio, y máxima en primavera (35 %), por lo que los misidáceos tendrían un papel relevante en la estructuración de las comunidades mesozooplanctónicas.

N. americana canalizó en promedio el 1,2 % del total de la PP de LR anualmente, este valor fue máximo en primavera (4,3 %), cuando la abundancia de misidáceos también lo fue. Los datos en su conjunto nos llevan a concluir que la abundancia sería el factor más

determinante de la importancia de la especie en LR, canalizando mayor energía cuando la misma se encuentra en mayores densidades. Conocer la fracción total de energía que los misidáceos canalizan en L teniendo en cuenta todas las posibles fuentes de alimento contribuirá a una mejor aproximación al papel de *N. americana* en LR.

Experimentos en los cuales se incluyan los otros grupos sobre los que consume *N. americana* permitirán estimar el rol de lo misidáceos en la trama trófica de LR de manera más precisa.

DISCUSIÓN GENERAL, CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

El análisis de los resultados en su conjunto permitió estimar la contribución de *N. americana* a los flujos de carbono en LR así como cuáles podrían haber sido las variables y/o factores que tuvieron un efecto sobre sus tasas vitales. *Neomysis americana* ocupa un lugar clave en la transferencia de energía en el ecosistema de la laguna de Rocha. Por un lado, debido a su impacto sobre las poblaciones de mesozooplankton que llegó en algunos períodos a valores entre 33 y 35 % de la biomasa del zooplankton. Esto puede tener implicancias sobre especies también claves en este ecosistema como *Acartia tonsa* así como para otros grupos que también se alimentan de dicha especie (larvas de peces, peces adultos, gelatinosos; Rodríguez-Graña *et al.*, 2008; Machado *et al.* 2017). Es decir no sólo se destaca por su papel regulador de la biomasa de copépodos sino también como competidor con otras especies de zooplankton y peces zooplanktívoros. Por otro lado *N. americana* es un ítem presa de peces como *Odontesthes argentinensis*, *Paralichthys orbignyanus* y *Brevoortia aurea* (Magnone *et al.*, 2015). *N. americana* es considerada por algunos autores como una especie críptogénica en Uruguay y en Sudamérica, es decir hay dudas respecto a si es nativa o exótica. Algunas especies de misidáceos han invadido diversos ambientes acuáticos generando impactos tanto en las poblaciones de misidáceos locales (*Mysis salemaai* y *M. diluviana*, Dick *et al.*, 2013), como sobre otros grupos de zooplankton (cladóceros, rotíferos y ostrácodos, Ricciardi *et al.*, 2012 y referencias) así como de fitoplancton (Borcherdin *et al.*, 2006). De ser *N. americana* una potencial especie invasora, estos resultados podrían aportar a planes de manejo en sistemas que reúnan aquellas condiciones ambientales más propicias para el desarrollo de esta especie (subtropicales a templados, régimen estuarino, productivos).

El análisis de las implicancias de algunas de las tasas vitales a nivel poblacional dan cuenta del papel real o potencial de *N. americana* en los flujos de carbono de LR. Por ejemplo las tasas de respiración poblacionales aportarían en última instancia al carbono atmosférico (Frankignoulle *et al.*, 1996), por lo que estimar la contribución de los misidáceos a las mismas cobra gran importancia. Al considerar la tasa de respiración de los misidáceos para toda la laguna (considerando una superficie de la laguna 72 km² y una profundidad promedio de 0,6 m), los misidáceos aportarían 17,8 (± 30,1) ton C en 72 km² anuales al reservorio atmosférico. Este valor fue máximo en primavera, 62,8 (± 33,9) ton C, determinado por las abundancias de misidáceos. Estimaciones recientes de la respiración ecosistémica en sistemas continentales de Uruguay reportaron valores entre 11,6 (± 10,5) y 46,3 (± 23,3) mg C m⁻² d⁻² (Gaucher, 2016), mientras que la respiración de *N. americana* en LR varió entre 0,01 (± 0,006) y 2,4 (± 1,3) mg C m⁻² d⁻¹, por lo que estimar la contribución de los misidáceos en sistemas costeros cobra importancia en el contexto de balance del carbono y cambio climático. Los *pellets* fecales producidos por el zooplancton son importantes en el transporte de carbono desde la superficie hacia el fondo de los sistemas acuáticos (Noji, 1991), pudiendo transportar un porcentaje importante del carbono desde la columna de agua a mayores profundidades (Urban-Rich *et al.*, 1999). La importancia de este transporte depende de factores como las tasas de hundimiento de los *pellets* fecales, la composición y el destino de los mismos (descomposición y coprofagia) (Turner, 2002). En el presente trabajo los misidáceos produjeron ca. 0,087 (± 0,092) mg C m⁻² d⁻¹ en la forma de *pellets* fecales, equivalentes a 2,3 ton C en 72 Km² anuales al sedimento de LR. Si bien estos valores podrían considerarse bajos al ser comparados con la tasa de exportación de carbono a través de *pellets* fecales en otros ambientes (ambiente marino 0- 78 mg C m⁻² d⁻¹; Cavan *et al.*, 2015), o especies (e.g. copépodos en lagunas del Uruguay 0,1- 14 mg C m⁻² d⁻¹,

Carballo, 2015), contribuyen al ciclado del carbono en cuanto o son depositados en el sustrato (LR es un ambiente somero), o son consumidos en la columna de agua y reempaquetados por otros zoopláncteres (Paffenhofer & Knowles, 1979). Futuros trabajos en este ecosistema deberían incorporar trampas de sedimento y con ello cuantificar cuánto representan los *pellets* fecales de los misidáceos al carbono que llega al fondo. La fig. 4.1 resume la participación de *N. americana* en los flujos de C en LR anualmente.

Las mediciones permitieron estimar que en LR esta especie contribuiría con unas 18 ton C anuales al reservorio atmosférico a través de su respiración y durante su egestión, aportaría a los sedimentos y columna de agua unas 2 ton C bajo la forma de *pellets* fecales. El conjunto de esta información da cuenta de la relevancia de la especie para el ecosistema LR. La contribución de los misidáceos en ecosistemas costeros cobra importancia en el contexto del balance de C en estos ambientes y bajo escenarios de cambio climático.

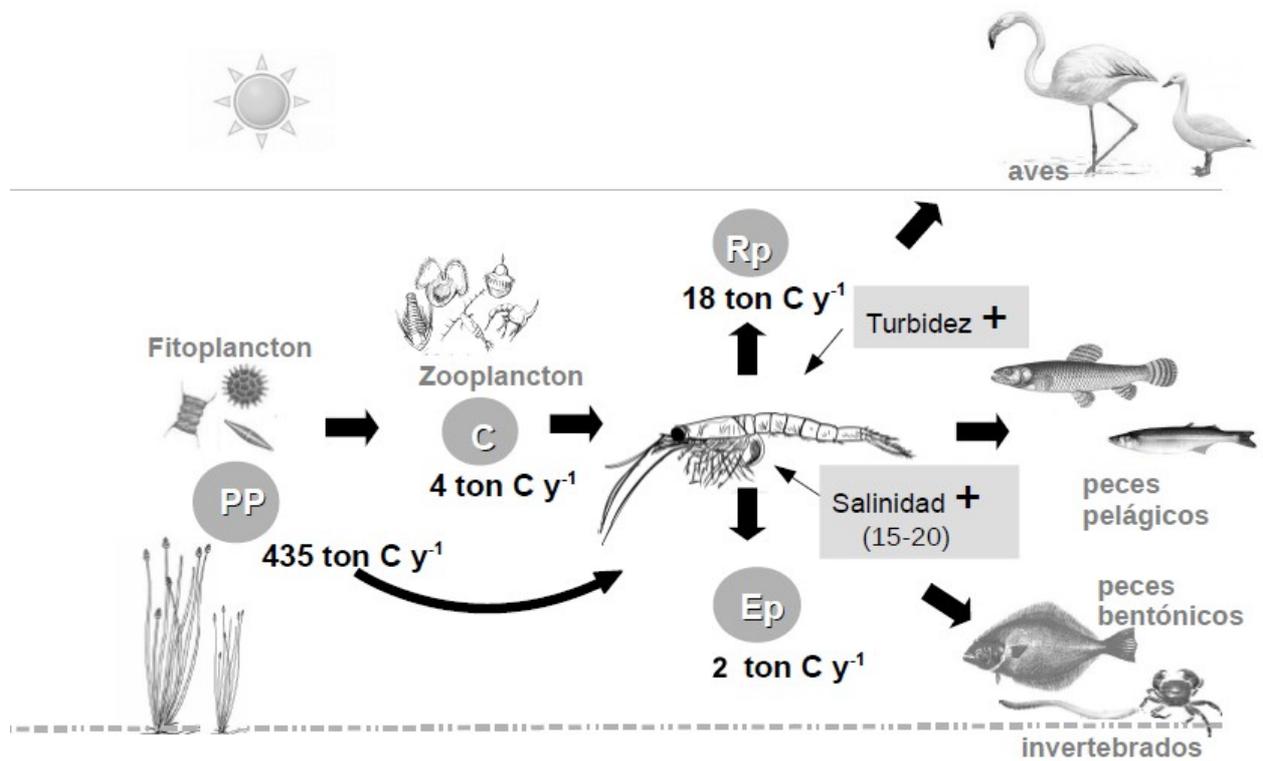


Fig. 4.1. Esquema conceptual de los flujos de C mediados por *N. americana* para LR. Se indican aquellas variables ambientales que incidirían positivamente en la abundancia de la especie. Las especies depredadoras de *N. americana* se basaron en Millessi *et al.*, 2010.

Conclusiones

La Tabla 4.1 , resume el conjunto de las características ambientales donde ocurrió *N. americana* en una escala estacional, los resultados de las tasas vitales y estimaciones de la remoción de zooplancton así como de la producción primaria removida por dicha especie.

N. americana estuvo presente a lo largo de todo el año, presentando los máximos valores de abundancia y biomasa en primavera. Según el análisis de tallas en las estaciones analizadas la especie presentaría tres generaciones anuales y la presencia de juveniles a lo largo de todo el año indicaría que la especie tendría actividad reproductiva continua.

La abundancia de los misidáceos en LR se relacionó positivamente con la salinidad y la turbidez, así como con valores de temperatura mayores y menores a 20 °C. Primavera fue el período que registró las condiciones óptimas para los misidáceos ya que se registraron las mayores densidades de los mismos.

Fue posible estimar las tasas vitales de la especie: consumo, egestión, crecimiento y respiración. En general las tasas vitales individuales siguieron los patrones esperados: mayores en condiciones de mayor temperatura.

La ecuación de bioenergética a nivel individuo fue positiva en verano y en invierno para los juveniles, mientras que para los adultos lo fue en invierno. En estas estaciones del año el consumo sobre el mesozooplancton sería suficiente para cubrir las demandas energéticas de los organismos.

La presión de depredación de los misidáceos sobre el mesozooplancton fue máxima en primavera, coincidiendo con la mayor abundancia y el mayor porcentaje de PP canalizada por la población. Por lo que la abundancia de *N. americana* sería un factor determinante en la transferencia de energía hacia niveles tróficos superiores.

Tabla 4.1. Variables ambientales (bióticas y abióticas) registradas en LR a lo largo de un período anual y tasas vitales estimadas para *N. americana*.

	Verano	Otoño	Invierno	Primavera
T (°C)	27	18	12	19
Salinidad	10	11	2	9
Turbidez	2	0,7	51	141
Clorofila-a (mg m ⁻³)	10	5	7	29
PP (mg C m ⁻³ d ⁻¹)	3058	563	3512	3726
Mesozooplancton (ind m ⁻³)	2690	1114	9071	2684
Copépodos	<i>Paracalanus sp</i> 55 %	<i>Acartia tonsa</i> 90 %	<i>Acartia tonsa</i> 90 %	<i>Acartia tonsa</i> 60 %
<i>Neomysis americana</i> (ind m ⁻³)	3,5	0,6	14	129
P ₀ / PP	0,1%	0,1 %	0,2 %	4,3 %
Presión sobre mesozooplancton	33 %	0,5 %	22 %	35 %
Balance Juveniles	+	-	+	-
Balance Adultos	-	-	+	-
G _J	0,005	0,005	0,003	0,005
G _A	0,014	0,02	0,006	0,02
G _{p J+A}	0,03	0,007	0,06	1,6
I/ I _p	0,07/ 0,13	0,015/ 0,004	0,23/ 1,65	0,01/ 0,33
R/ R _p	0,02/ 0,12	0,02/ 0,02	0,009/ 0,4	0,02/ 4
E/ E _p	0,02/ 0,04	0,003/ 0,001	0,03/ 0,2	0,004/ 0,3

BIBLIOGRAFÍA

- Abreu P.C., C. Hartman & C. Odebrecht. 1995. Nutrient-rich saltwater and its influence on the phytoplankton of the Patos lagoon estuary, Southern Brazil. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 40: 219- 229.
- Abreu P.C. & J. P. Castelo. 1997. Interacciones entre los ambientes estuarino e marino en: Seeliger U. Odebrecht C & J. P. Castello (Eds) *Os ecossistemas costeiro e marinho do extremo sul do Brasil*. *Ecocientia*: 199- 201.
- Adare K.I. & D.C. Lasenby. 2011. Seasonal changes in the total lipid content of the opossum shrimp, *Mysis relicta* (Malacostraca: Mysidacea). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 51: 1935-1941.
- Akiyama S., M. Ueno & Y. Yamashita. 2015. Population dynamics and reproductive biology of the mysid *Orientomysis japonica* in Tango Bay, Japan. *Plankton & Benthos research*, 10: 121- 131.
- Amaral V. 2015. Bomba de Carbono microbiana a lo largo del ciclo hidrológico de una laguna costera. Tesis de Maestría en Geociencias. Centro Universitario regional Este, PEDECIBA Universidad de la República- 170 pp.
- Amaral V., D. Graeber, D. Calliari & C. Alonso 2016. Strong linkages between DOM optical properties and main clades of aquatic bacteria. *Limnology & Oceanography* doi: 10.1002/lno.10258.
- Amber J.W., J.E. Cloern & A. Hutchinson. 1985. Seasonal cycles of zooplankton from San Francisco Bay. *Hydrobiologia*, 129: 177- 197.
- Anger K. 2001. *The Biology of Decapod Crustacean Larvae*. A. A. Balkema, Rotterdam, the Netherlands, 420 pp.
- Astthorsson O.S. & R. Ralph. 1984. Growth and moulting of *Neomysis integer* (Crustacea: Mysidacea). *Marine Biology*, 79: 55-61.
- Aubriot L., D. Conde, S. Bonilla, V. Hein & A. Britos. 2005. Vulnerabilidad de una laguna costera Reserva de Biósfera: indicios recientes de eutrofización. En: Vila & Pizarro (eds.) *Memorias del 3er Taller Internacional de Eutrofización de Lagos y Embalses*. CYTED-XVII B pp 65-88.
- Baldó F., L.J. Taracido, A.M. Arias & P. Drake. 2001. Distribution and life history of the mysid *Rhopalophthalmus mediterraneus* in the Guadalquivir estuary (SW Spain). *Journal of Crustacean Biology*, 21: 961- 972.
- Benke A.C. 2010. Secondary production as part of bioenergetic theory- contributions from freshwater benthic science. *River Research and application*, 26: 36-44.
- Besiktepe S. & H.G. Dam. 2002. Coupling of ingestion and defecation as a function of diet in the calanoid copepod *Acartia tonsa*. *Marine Ecology Progress Series*, 229: 151- 164.
- Boltovskoy D. 1981. *Atlas del zooplancton del Atlántico Sudoccidental y métodos de trabajo con zooplanton marino*. INIDEP. Mar del Plata. Argentina. 936 pp.
- Bonilla S., D. Conde, L. Aubriot & M.C. Pérez. 2005. Influence of hydrology on phytoplankton species composition and life strategies in a subtropical coastal lagoon periodically connected with the Atlantic ocean. *Estuaries*, 28: 884-895.

- Borcherding J., S. Murawski & H. Arndt, 2006. Population ecology, vertical migration and feeding of the Ponto-Caspian invader *Hemimysis anomala* in a gravel-pit lake connected to the River Rhine. *Freshwater Biology*, 51: 2376–2387.
- Cabrera C. 2015. Optimización de usos del suelo para prevenir floraciones nocivas de fitoplancton en la laguna de Rocha, Uruguay. Tesis de Maestría en Geociencias, Facultad de Ciencias, PEDECIBA Universidad de la República 152 pp.
- Calbet A. 2001. Mesozooplankton grazing effect on primary production: A global comparative analysis in marine ecosystems. *Limnology and Oceanography*, 46: 1824-1830.
- Calbet A. & M.R. Landry. 2004. Phytoplankton growth, microzooplankton grazing, and carbon cycling in marine systems. *Limnology and Oceanography*, 49: 51-57.
- Calliari D., G. Cervetto & M. Gómez. 2001. Short-term variability in abundance and vertical distribution of the opossum shrimp *Neomysis americana* in the Solís Grande river estuary, Uruguay. *Atlantica, Rio Grande*, 23: 117- 125.
- Calliari D., C.M. Andersen, P. Thor, E. Gorokhova & P. Tiselius. 2006. Salinity modulates the energy balance and reproductive success of co-occurring copepods *Acartia tonsa* and *A. clausi* in different ways. *Marine Ecology Progress Series*, 312: 177-188.
- Calliari D., G. Cervetto, R. Castiglioni & L. Rodríguez-Graña. 2007. Salinity preferences and habitat partitioning between dominant mysids at the Río de la Plata estuary (Uruguay). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 87: 501- 506.
- Calliari D., A. Britos & D. Conde. 2009. Testing the relationship between primary production and *Acartia tonsa* grazing pressure in an estuarine lagoon. *Journal of plankton research*, 31: 1045- 1058.
- Carballo C. 2015. Implicancias del zooplancton en la exportación de carbono en lagos subtropicales. Tesis de maestría en Biología, PEDECIBA. Facultad de Ciencias, Universidad de la República. 64 pp.
- Cardelli N.V., P.M. Cervellini & M.C. Piccolo. 2006. Abundancia estacional y distribución espacial de Mysidacea en el Atlántico sudoccidental, estuario de Bahía Blanca (38°42'- 39°26' S y 62°28'- 61°40' W). *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 4: 177-185.
- Carline R.F., B.L. Johnson & T.J. Hall. 1984. Estimation and interpretation of proportional stock density for fish populations in Ohio impoundments. *North American journal of fisheries management*, 4: 139- 154.
- Cavan E.L., F.A.C Le Moigne, A.J. Poulton, G.A. Tarling, P. Ward, C.J. Daniels, G. Fragoso & R.J. Sanders. 2015. Zooplankton fecal pellets control the attenuation of particulate organic carbon flux in the Scotia Sea, *Southern Ocean Geophysical Research Letters*, 42: 821-830.
- Cervetto G. 1987. Fluctuaciones del zooplancton del arroyo Solís Grande, Uruguay. Tesis de Licenciatura en Oceanografía Biológica. Facultad de Humanidades y Ciencias, Universidad de la República, 155 pp.
- Cervetto G., R. Castiglioni, L. Rodríguez-Graña & D. Calliari. 2016. Mysids from the Río de la Plata Estuary, with new record of *Mysidopsis rionegrensis*, Hoffmeyer 1993, and *Promysis atlantica* Tattersall, 1923 (Mysida: Mysidae). *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*, 11: 179-187.
- Chigbu P. 2004. Assessment of the potential impact of the mysid shrimp, *Neomysis mercedis*, on *Daphnia*. *Journal of plankton research*, 26: 295- 306.

- Chipps S.R. & D.H. Bennet. 2000. Zooplanktivory and nutrient regeneration by invertebrate (*Mysis relicta*) and vertebrate (*Oncorhynchus nerka*) planktivores: implications for trophic interactions in oligotrophic lakes. *Transactions of the American Fisheries Society*, 129: 569- 583.
- Clutter R.I. & G.H. Theilaker. 1971. Ecological efficiency of a pelagic mysid shrimp; estimates from growth, energy budget, and mortality studies. *Fisheries bulletin*, 69: 93-115.
- Cochram P.A. & J.A. Rice. 1982. A comparison of bioenergetics and direct field estimations of cumulative seasonal food consumption by largemouth bass (*Micropterus salmoides*). In Gutshop '81: fish food habits studies. Edited by G. Cailliet and C. Simenstad. Washington Sea Grant, Seattle, Wash. pp. 88-96.
- Conde D., S. Bonilla, L. Aubriot, R. de León & W. Pintos. 1999. Comparison of the areal amount of chlorophyll a of planktonic and attached microalgae in a shallow coastal lagoon. *Hydrobiologia*, 408/409: 285-291.
- Conde D. & R. Somaruga. 1999. A review of the state of Limnology in Uruguay in: *Limnology in developing countries 2* Wetzel & Gopal (eds) International Scientific Publications/SIL, New Delhi, p 1-31.
- Conde D., L. Aubriot & R. Sommaruga. 2000. Changes in UV penetration associated with marine intrusions and freshwater discharge in a shallow coastal lagoon of the Southern Atlantic Ocean. *Marine Ecology progress series*, 207: 19-31.
- Conde D., L. Aubriot, S. Bonilla & R. Sommaruga. 2002. Marine intrusions in a coastal lagoon enhance the negative effect of solar UV radiation on phytoplankton photosynthetic rates. *Marine Ecology progress series*, 240: 57-70.
- Conover R.J. & M. Huntley. 1991. Copepods in ice-covered seas- Distribution, adaptations to seasonally limited food, metabolism, growth patterns and life cycles strategies in polar seas. *Journal of Marine Systems*, 2: 1-41.
- Dam H.G., X. Zhang, M. Butler & M.R. Roman. 1995. Mesozooplankton grazing and metabolism at the equator in the central Pacific: Implications for carbon and nitrogen fluxes. *Deep-Sea Research II*, 42: 735-756.
- Day J.W., C.A.S. Hall & W.M. Kemp. 2012. *Estuarine Ecology*. Wiley Interscience Publishers, New York.
- Dick J.T.A., K. Gallagher, S. Avlijas, H.C. Clarke, S.E. Lewis, S. Leung, D. Minchin, J. Caffrey, M.E. Alexander, C. Maguire, C. Harrod, N. Reid, N.R. Haddaway, K.D. Farnsworth, M. Penk, A. Ricciardi. 2013. *Biological Invasions*, 15: 837-846.
- Donnelly J., H. Kawal, S.P. Geiger & J.J. Torres. 2004. Metabolism of Antarctic micronektonic crustacea across a summer ice-edge bloom: respiration, composition, and enzymatic activity. *Deep-sea Research II*, 51: 2225-2245.
- Durbin E.G., A.G. Durbin, T.J. Smayda & P.G. Verity. 1983. Food limitation of production by adult *Acartia tonsa* in Narragansett Bay, Rhode Island. *Limnology and Oceanography*, 28: 1199- 1213.
- Emmerson W.D. 1985. Oxygen consumption in *Palaemon pacificus* (Stimpson) (Decapoda: Palaemonidae) in relation to temperature, size and season. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 81: 71-78.
- Fotel F.L., N.J. Jensen, L. Wittrup & B.W. Hansen. 1999. *In situ* and laboratory growth by a population of blue mussel larvae (*Mytilus edulis* L.) from a Danish embayment, Knebel Vig.
- Frankignoulle M., L. Bourge & R. Wollast. 1996. Atmospheric CO₂ fluxes in a highly polluted estuary (the Scheldt). *Limnology and Oceanography*, 41: 365-369.

- Froneman P.W. & C.D. McQuaid. 1997. Preliminary investigation of the ecological role of microzooplankton in the Kariega estuary, South Africa. *Estuarine, coastal and shelf science*, 45: 689- 695.
- Frost B.W. 1987. Grazing control of phytoplankton stock in the open subarctic Pacific Ocean: A model assessing the role of mesozooplankton, particularly the large calanoid copepodos *Neocalanus* spp. *Marine Ecology Progress Series*, 39: 49- 68.
- Fulton R.S. 1982. Predatory feeding of two marine mysids. *Marine Biology*, 72: 183- 191.
- Fulton R.S. 1983. Interactive effects of temperature and predation on an estuarine zooplankton community. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 72: 67-81.
- Gal G., L.G. Rudstam, O.E. Johannsson & C. Greene. 2006. Mysid and fish zooplanktivory in Lake Ontario: Quantification of direct and indirect effects. *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences*, 63: 2734-2747.
- Gama A.M. 2008. Fatores ambientais e mecanismos comportamentais determinantes da Ocorrência de Mysida (Crustacea) no Estuário da Laguna dos Patos e região costeira adajacente. Tesis de Doctorado, Porto Alegre- RS- Brasil, 89 pp.
- Gaucher L. 2016. Contribución de arroyos y lagos subtropicales al ciclo del carbono: efectos del grado de impacto, estacionalidad y aproximaciones metodológicas. Tesis de Maestría en Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, 91 pp.
- Glynn P.W. 1973. Ecology of a Caribbean Coral Reef. The *Porites* Reef-Flat Biotope: Part II. Plankton Community with Evidence for Depletion, 22: 1-21.
- Gomes Tavares L.M. & D.G. BondBockup. 1991. Os Mysidacea da Regiao Litoranea e e s t u a r i n a d e Tramandaí, RS, Brasil (Crustacea, Peracarida, Mysidacea). *Revista Brasileira de Zoología*, 7: 47- 57.
- González L.A. 1974. Hallazgo de *Neomysis americana* Smith (1873) (Crustacea: Mysidacea) en el Río de la Plata. *Revista de Biología del Uruguay*, 2: 119- 130).
- González H.E. 1992. The distribution and abundance of krill faecal material and oval pellets in the Scotia and Weddell Seas (Antarctica) and their role in particle flux. *Polar biology*, 12: 81- 91.
- González H.E., V.C. Ortiz & M. Sobarzo. 2000. The role of faecal material in the particulate organic carbon flux in the northern Humbolt Current, Chile (23 °S), before and during the 1997- 1998 El Niño. *Journal of Plankton Research*, 22: 499- 529.
- Gorokhova E. & S. Hansson. 1997. Effects of experimental conditions on the feeding rate of *Mysids mixta* (Crustacea, Mysidacea). *Hydrobiologia*, 355: 167- 172.
- Gorokhova E. 1998. Exploring and modeling the growth dynamics of *Mysis mixta*. *Ecological Modelling*, 110: 45- 54.
- Gorokhova E. & M. Lehtiniemi 2007. A combined approach to understand trophic interactions between *Cercopagis pengoi* (Cladocera: Onychopoda) and mysids in the Gulf of Finland. *Limnology and Oceanography*, 52: 685- 695.
- Gorokhova E. 2009. Toxic cyanobacteria *Nodularia spumigena* in the diet of Baltic mysids: Evidence from molecular diet analysis. *Harmful Algae*, 8: 264- 272.

- Greenwood J.G., M.B. Jones & J. Greenwood. 1989. Salinity effects on brood maturation of the Mysid Crustacean *Mesopodopsis slabery*. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 69: 683- 694.
- Gregor J. & B. Marsálek. 2004. Freshwater phytoplankton quantification by chlorophyll a: a comparative study of in vitro, in vivo and in situ methods. Water research, 38: 517- 522.
- Grossnickle N.E. 1982. Feeding habits of *Mysis relicta*- an overview. Hydrobiologia, 93: 101- 107.
- Hastie T.J. & R.J. Tibshirani. 1985. Generalized additive models: some applications. Journal of the American Statistical Association, 82: 371- 386.
- Hastie T.J. & R.J. Tibshirani. 1990. Generalized additive models. Vol. 43. CRC Press.
- Harris R., P. Wiebe, J. Lenz, H.R. Skjoldal & M. Huntley (Eds). 2000. ICES zooplankton methodology manual. Academic Press.
- Hedges J.I. 1992. Global biogeochemical cycles: progress and problems. Marine Chemistry, 39: 67- 93.
- Herman S.S. 1963. Spectral sensitivity and phototaxis in the opossum shrimp, *Neomysis americana* Smith. Biology bulletin, 123: 562- 570.
- Herrera A., J.M. Landeira, F. Tuya, T. Packard, F. Espino & M. Gómez. 2014. Seasonal variability of suprabenthic crustaceans associated with *Cymodocea nodosa* seagrass meadows off Gran Canaria (eastern Atlantic). Continental Shelf Research, 88: 1-10.
- Hiller- Adams P. & J.J. Childress. 1983. Effects of feeding, feeding history, and food deprivation on respiration and excretion rates of the bathypelagic mysid *Gnathophausia ingens*. Biology bulletin, 165: 182- 196.
- Hodum P., W.J. Sydeman, G.H. Visser & W.W. Weathers. 1998. Energy expenditure and food requirement of Cassin's auklets provisioning nestlings. Condor, 546-550.
- Hoffmeyer M.S. 1990. The occurrence of *Neomysis americana* in two new localities of the south American coast (Mysidacea). Crustaceana, 58: 186- 192.
- Hoffmeyer M.S. 2004. Decadal change in zooplankton seasonal succession in the Bahía Blanca estuary, Argentina, following introduction of two zooplankton species. Journal of plankton research, 26: 181-189.
- Hulbert E.M. 1957. The distribution of *Neomysis americana* in the estuary of the Delaware river. Limnology and Oceanography, 2: 1-11.
- Hycik A.R., P.W. Simonin, L.G. Rudstam, D.L. Parrish, B. Pientka & T.B. Mihuc. 2015. Mysis zooplanktivory in Lake Champlain: A bioenergetic analysis. Journal of Great Lakes Research, 41: 492- 501.
- Ikeda T. 2013. Synthesis towards a global-bathymetric model of metabolism and chemical composition of mysid crustacean. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 445: 79-87.
- Jerling H.L. & T.H. Wooldridge. 1995. Feeding of two mysids species on plankton in a temperate in a South African estuary. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 188: 243- 259.
- Johannsson O.E., M.F. Legget, L.G. Rudstam, M.R. Servos, M.A. Mohammadian, G. Gal, R.M. Dermott & R.H. Hesslein. 2001. Diet of *Mysis relicta* in Lake Ontario as revealed by stable isotope and gut content analysis. Canadian journal of fisheries and aquatic sciences, 58: 1975- 1986.

- Johannsson O.E., L.G. Rudstam & D. Lasenby. 2011. *Mysis relicta*: Assessment of Metalimnetic Feeding and Implications for Competition with Fish in Lakes Ontario and Michigan. Canadian journal of fisheries and aquatic sciences, 51: 2591-2602.
- Johnston N.T & D.C. Lasenby. 1982. Diet and feeding of *Neomysis mercedis* Holmes (Crustacea, Mysidacea) from the Fraser River Estuary, British Columbia. Canadian Journal of zoology, 60: 813- 824.
- Johnston N.M. & D.A. Ritz. 2001. Synchronous development and release of broods by the swarming mysids *Anisomysis mixta australis*, *Paramesopodopsis rufa* and *Tenagomysis asmaniae* (Mysidacea: Crustacea). Marine Ecology Progress Series, 223: 225- 233.
- Knoppers B.A. 1994. Aquatic primary production in coastal lagoons. In: Kjerfve B. (Ed), Coastal Lagoon Processes. Elsevier Science Publication, Amsterdam, Elsevier Oceanography Series, pp. 245-286.
- Lake S., H. Burton & J. Van den Hoff. 2003. Regional, temporal and fine-scale spatial variation in Weddel seal diet at four coastal locations in east Antarctica. Marine Ecology Progress Series, 254: 293-305.
- Lampert W., W. Fleckner, H. Rai & B.E. Taylor. 1986. Phytoplankton control by grazing zooplankton: a study on the spring clear-water phase. Limnology and Oceanography, 31: 478- 490.
- Lane P.V.Z., S.L. Smith, J.L. Urban & P.E. Biscaye. 1994. Carbon flux and recycling associated with zooplanktonic fecal pellets on the shelf of the Middle Atlantic Bight. Deep Sea Research Part II: Tropical Studies in Oceanography, 41: 437- 457.
- Lasenby D.C. & R.R. Langford. 1972. Growth, life history and respiration of *Mysis relicta* in an arctic and temperate lake. Journal of the fisheries research board of Canada, 29: 1701-1708.
- Latour R.J., J. Gartland, C.F. Bonzek & R.M. A. Johnson. 2008. The trophic dynamics of summer flounder (*Paralichthys dentatus*) in Chesapeake Bay. Fishery Bulletin, 106: 47-57.
- Lee C.Y. & P. Chin. 1976. Effects of temperature and starvation on the oxygen consumption and nitrogen excretion of a mysid, *Parecanthomysis hispida*. Li. Publ. Inst. Mar. Sci. Nat. Fish. Univ. Busan 9: 25–31.
- Lesutiene J., E. Gorokhova, Z.R. Gasiunaite & A. Razinkovas. 2008. Role of mysids seasonal migrations in the organic matter transfer in the Curonian Lagoon, south-eastern Baltic Sea. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 80: 225-234.
- Lehtiniemi M., M. Kiljunen & R.I. Jones. 2009. Winter food utilisation by sympatric mysids in the Baltic Sea, studied by combined gut content and stable isotope analyses. Marine Biology, 156: 619-628.
- Lough R.G. & A. Aretxabaleta. 2014. Transport and retention of vertically migrating adult mysid and decapod shrimp in the tidal front on Georges Bank. Marine Ecology Progress Series, 514: 119- 135.
- Lythgoe J.N. 1979. The ecology of vision. Clarendon Press, Oxford.
- Machado I. 2017. Coupling suitable prey field to in situ fish larval condition and abundance in a subtropical estuary. Estuarine, coastal and shelf science, 187: 31-42.
- Madeira P.T., A.S. Brooks & D.B. Seale. 1982. Excretion of total phosphorous, dissolved reactive phosphorous, ammonia, and urea by lake Michigan *Mysis relicta*. Hydrobiologia, 93: 145- 154.
- Magnone L., M. Bessonart, J. Gadea & M. Salhi. 2015. Trophic relationships in an estuarine environment: A quantitative fatty acid analysis signature approach. Estuarine, coastal and Shelf Science, 166: 24-33.

- Mauchline J. 1980. The biology of mysids. *Advances in Marine Biology*, pp. 681.
- Mauchline J. 1990. Aspects of production in a marginal oceanic region, the Rockall Trough, northeastern Atlantic Ocean. *CRC crit. Rev. Aquat. Sci.*, 2: 167-183.
- Mauchline J. 1998. *The Biology of Calanoid Copepods*. Elsevier Academic Press, California, USA. 710pp.
- Mess J., Abdulkerein Z. & Hamerlynck O. 1994. Life history, growth and production of *Nemysis integer* in the Westerschelde estuary (SW Netherlands). *Marine Ecology Progress Series*, 109: 43-57.
- Milesi A.C., C. Danilo, L. Rodríguez-Graña, D. Conde, J. Sellanes & L. Rodríguez-Gallego. 2010. Trophic mass-balance model of a subtropical coastal lagoon, including a comparison with a stable isotope analysis of the food-web. *Ecological modelling*, 221: 2859-2869.
- Miyashita L.K. 2014. Biodiversity, distribution, feeding and trophic role of marine mysids (Crustacea, Peracarida, Mysida). PhD thesis, Oceanographic institute of the University of São Paulo, 91 pp.
- Miyashita L.K., D. Calliari. 2014. Revision of mysids (Crustacea: Peracarida: Mysida) zoogeographical distribution in the south-west Atlantic (0° to 40° S). *Marine Biodiversity Records*, 7: 1-13.
- Moffat A.M. & M.B. Jones. 1993. Correlation of the distribution of *Mesopodopsis slabberi* (Crustacea, Mysidacea) with physicochemical gradients in a partially-mixed estuary (Tamar, England). *Netherlands Journal of Aquatic Ecology*, 27: 155-162.
- Muxagata E., J.A.W. Amaral & C.N. Barbosa. 2012. *Acartia tonsa* production in the Patos Lagoon estuary, Brazil. *ICES Journal of Marine Science*, 69: 475-482.
- Nipper M.G. & E.K. Williams. 1997. Culturing and toxicity testing with the New Zealand mysid *Tenagomysis novae-zealandiae*, with a summary of toxicological research in this group. *Australasian journal of Ecotoxicology*, 3: 117-129.
- Noji T.T. 1991. The influence of macrozooplankton on vertical particulate flux. *Sarsia*, 76: 1-9.
- Ogonowsky M., K. Andersson & S. Hansson. 2012. A weight and temperature-dependent model of respiration in *Praunus flexuosus* (Crustacea, Mysidacea). *Journal of Plankton research*, 34: 642-645.
- Orensanz J.M., E. Schwindt, G. Pastorino, A. Bortolus, G. Casas, G. Darrigran, R. Elías, J.J. López Gappa, S. Obenat, M. Pascual, P. Penchaszadeh, M.L. Piriz, F. Scarabino, E.D. Spivak & E.A. Vallarino. 2002. *Biological Invasions*, 4: 115-143.
- Paffenhofer G.A. & S.C. Knowles. 1979. Ecological implications of fecal pellets size, production and consumption by copepods. *Journal of Marine Research*, 37: 35-49.
- Paffenhofer G.A. 1984. Food ingestion by the marine planktonic copepod *Paracalanus* in relation to abundance and size distribution of food. *Marine Biology*, 80: 323-333.
- Paffenhofer G.A. & W.S. Gardner. 1984. Ammonium release by juveniles and adult females of the subtropical marine copepod *Eucalanus pileatus*. *Journal of plankton research*, 6: 505-513.
- Parker M. & B. West. 1979. The natural history of *Neomysis integer* (Leach) in Lough Furnace, Co. Mayo, a brackish lough in the west of Ireland. *Estuarine and Coastal Marine Science*, 8: 157-167.
- Parsons T. R., Y. Maita & M. Lalli. 1984. *A Manual of Chemical and Biological Methods for Seawater Analyses*. Pergamon Press, New York, 173 pp.

- Paul S. & G.P. Closs. 2014. Effects of salinity and food quality on the growth of sub-adult mysids of *Tenagomysis* spp.: a laboratory study. *Aquatic Ecology*, 48: 229- 235.
- Paul S., P.K. Probert & G.P. Closs. Oxygen consumption of adult females of *Tenagomysis* spp (Crustacea: Mysida) in relation to body size and salinity. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, DOI: [10.1080/00288330.2015.1027712](https://doi.org/10.1080/00288330.2015.1027712).
- Paul S. & D. Calliari. 2016. Salinity and temperature tolerances of *Neomysis americana* (Crustacea: Mysida) sub adults: Perspectives on vulnerability, and distribution in South America. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 486: 373-378.
- Pechenick J.A. 1980. Growth and energy balance during the larval lives of three prosobranch gastropods. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 44: 1-28.
- Pezzack D.S. & S. Corey. 1979. The life history and distribution of *Neomysis americana* (Smith) (Crustacea, Mysidacea) in Passamaquoddy Bay. *Canadian Journal of Zoology*, 57: 785-793.
- Piccini C., Conde D., C. Alonso, Sommaruga R. & J. Pernthaler. 2006. Blooms of single bacterial species in a coastal lagoon of the southwestern Atlantic ocean. *Applied and Environmental Microbiology*, 72: 6560- 6568.
- Post J.R., R. Vandenbos & D.J. McQueen. 1996. Uptake rates of food-chain and waterborne mercury by fish: field measurements, a mechanistic model, and an assessment of uncertainties. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 53: 395-407.
- Prouse N.J. 1986. Distribution and abundance of mysids in the Cumberland basin, upper Bay of Fundy, 36: 1-11.
- Raat A.J.P. 1990. Production, consumption and prey availability of pike (*Esox lucius*), pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) and European catfish (*Silurus glanis*): a bioenergetics approach. *Hydrobiologia*, 200: 497-509.
- Reeve M.R. & M.A. Walter. 1977. Observations on the existence of lower threshold and upper critical food concentrations for the copepod *Acartia tonsa* Dana. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 29: 211-221.
- Ricciardi A., S. Avlijas, J. Marty. 2012. Forecasting the ecological impacts of the *Hemimysis anomala* invasion in North America: Lessons from other freshwater mysid introductions. *Journal of Great Lakes Research*, 38: 7-13.
- Rodríguez- Graña L., D. Calliari, D. Conde, J. Sellanes & R. Urrutia. 2008. Food web of a SW Atlantic shallow coastal lagoon: spatial environmental variability does not impose substantial changes in the trophic structure. *Marine Ecology progress series*, 362: 69- 83.
- Rodríguez- Gallego L., E. Meerhoff, L. Poersch, L. Aubriot, C. Fagetti, J. Vitancurt & D. Conde. 2008. Establishing limits to aquaculture in a protected coastal lagoon: impact of *Farfantepenaeus paulensis* pens on water quality, sediment and benthic biota. *ScienceDirect*, 277: 30-38.
- Rodríguez- Gallego L., E. Meerhof, J. M. Clemente & D. Conde. 2010. Can ephemeral proliferations of submerged macrophytes influence zoobenthos and water quality in coastal lagoons? *Hydrobiologia*, 646: 253-269.
- Rooney N. & K.S. McCann. 2012. Integrating food web diversity, structure and stability. *Trends in ecology & evolution*, 27: 40-46.

- Rudstam L. G. 1989. A bioenergetic model for *Mysis* growth and consumption applied to a Baltic population of *Mysis mixta*. *Journal of Plankton Research*, 11: 971-983.
- Ryther J.H. & J.G. Sanders. 1980. Experimental evidence of zooplankton control of species composition and size distribution of marine phytoplankton. *Marine Ecology Progress Series*, 3: 279-283.
- Sabatini M.E. 1989. Ciclo anual del copépodo *Acartia tonsa* Dana, 1849 en la zona interna de la bahía Blanca (Pcia. De Buenos Aires, Argentina). *Scientia Marina*, 53: 847-856.
- Saona G., F. Forni, D. Vizziano & W. Norbis. 2003. Estructura por tallas, sexo y estadios de madurez de la corvina blanca (*Micropogonias furnieri*, Desmarest, 1823; Telesotei: Scieanidae), captura incidental en la pesquería artesanal en la laguna de Rocha, Uruguay. *Ciencias Marinas*, 29: 315-324.
- Schiriati A., A.D. Berasategui, D.A. Gilberto, R.A. Guerrero, E.M. Acha & H.W. Mianzan. 2006. Living in the front: *Neomysis americana* (Mysidacea) in the Río de la Plata estuary, Argentina- Uruguay. *Marine Biology*, 149: 483-489.
- Setälä O., V. Fleming-Lehtinen, & M. Lehtiniemi. 2014. Ingestion and transfer of microplastics in the planktonic food web. *Environmental pollution*, 185: 77-83.
- Springer A.M., C.P. McRoy, & K.R. Turco. 1989. The paradox of pelagic food webs in the northern Bering Sea — II. Zooplankton communities. *Continental Shelf Research*, 9: 359-386.
- Sumner, D. M., & Belaine, G. 2005. Evaporation, precipitation, and associated salinity changes at a humid, subtropical estuary. *Estuaries*, 28: 844-855.
- Thor P., G. Cervetto, S. Besiktepe, E. Ribera-Maycas, K.W. Tang, & H.G. Dam. 2002. Influence of two different green algal diets on specific dynamic action and incorporation of carbon into biochemical fractions in the copepod *Acartia tonsa*. *Journal of Plankton Research*, 24: 293-300.
- Toda H., M. Takahashi, & S.E. Ichimura. 1984. The effect of temperature on the post-embryonic growth of *Neomysis intermedia* Czernlawsky (Crustacea, Mysidacea) under laboratory conditions. *Journal of plankton research*, 6: 647-662.
- Turner J.T. 2002. Zooplankton fecal pellets, marine snow and sinking phytoplankton blooms. *Aquatic Microbial Ecology*, 27: 57-102.
- Urban- Rich J. 1999. Release of dissolved organic carbon from copepod fecal pellets in the Greenland Sea. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 232: 107- 124.
- Urban-Rich J., D.A. Hansell & M. R. Roman. 1998. Analysis of copepod fecal pellet carbon using a high temperature combustion method. *Marine Ecology Progress Series*, 171:199-208.
- Valiela I. 2013. *Marine ecological processes*. Springer Science & Business Media.
- Vrede T., J. Persson & G. Aronsen. 2002. The influence of food quality (P: C ratio) on RNA: DNA and somatic growth rate of *Daphnia*. *Limnology and Oceanography*, 47: 487-494.
- Viherluoto M., H. Kuosa, J. Flinkman & M. Viitasalo. 2000. Food utilisation of pelagic mysids, *Mysis mixta* and *Mysis relicta*, during their growing season in the northern Baltic Sea. *Marine Biology*, 136: 553- 559.
- Viherluoto M. 2001. Food selection and feeding behaviour of Baltic Sea mysid shrimps. Academic dissertation. University of Helsinki, Faculty of Science, Department of Ecology and Systematics, 35 pp.

- Viitasalo M. & Rautio M. 1998. Zooplanktivory by *Praunus flexuosus* (Crustacea: Mysidacea): functional responses and prey selection in relation to prey escape responses. Marine Ecology Progress Series, 174: 77-87.
- Viitasalo S. & Viitasalo M. 2004. Predation by the mysid shrimps *Mysis mixta* and *M. relicta* on benthic eggs of *Bosmina longispina* maritima (Cladocera) in the northern Baltic Sea. Marine Ecology Progress Series, 281: 155-163.
- Viitasalo S. 2007. Effects of bioturbation by three macrozoobenthic species and predation by necto-benthic mysids on cladoceran benthic eggs. Marine Ecology Progress Series, 336: 131-140.
- Vilas C., P. Drake & N. Fockedey. 2008. Feeding preferences of estuarine mysids *Neomysis integer* and *Rhopalophthalmus tartessicus* in a temperate estuary (Guadalquivir Estuary, SW Spain). Estuarine, coastal and shelf science, 77: 345- 356.
- Viñas M. D., F. C. Ramírez & H. W. Mianzan. 2005. Annual population dynamics of the opossum shrimp *Neomysis americana* Smith, 1873 (Crustacea: Mysidacea) from an estuarine sector of the Argentine Sea. Scientia Marina, 69: 493-502.
- Wasmund N., I. Topp & D. Schories. 2006. Optimising the storage and extraction of chlorophyll samples. Oceanologia, 48(1).
- Wetzel R.G. & G.E. Likens .1991. Lake Basin Characteristics and Morphometry. In Limnological Analyses (pp. 1-14). Springer New York.
- White J.R. & M.R. Roman. 1992. Egg production by the calanoid copepod *Acartia tonsa* in the mesohaline Chesapeake Bay: the importance of food resources and temperature. Marine Ecology-Progress Series, 86: 239-239.
- Williams A.B. 1953. Identification of juvenile shrimp (Penaeidae) in North Carolina. Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society, 69: 156-160.
- Williams A.B. 1972. A ten-years study of meroplankton in North Carolina estuaries: mysid shrimps. Chesapeake Science, 13: 254-262.
- Williams A.B., T.E. Bowman & D.M. Damkaer. 1974. Distribution, variation, and supplemental description of the opossum shrimp, *Neomysis americana* (Crustacea: Mysidacea). Fishery Bulletin, 72(3), 835.
- Winkler G., J.J. Dodson, N. Bertrand, D. Thivierge & W.F. Vincent. 2003. Trophic coupling across the St. Lawrence river estuarine transition zone. Marine Ecology Progress Series, 251: 59-73.
- Wotton R. S. & B. Malmqvist. 2001. Feces in Aquatic Ecosystems. BioScience, 57: 537-544.
- Zagursky G. & R. J. Feller. 1985. Macrophyte detritus in the winter diet of the estuarine mysid, *Neomysis americana*. Estuaries, 8: 355- 362.