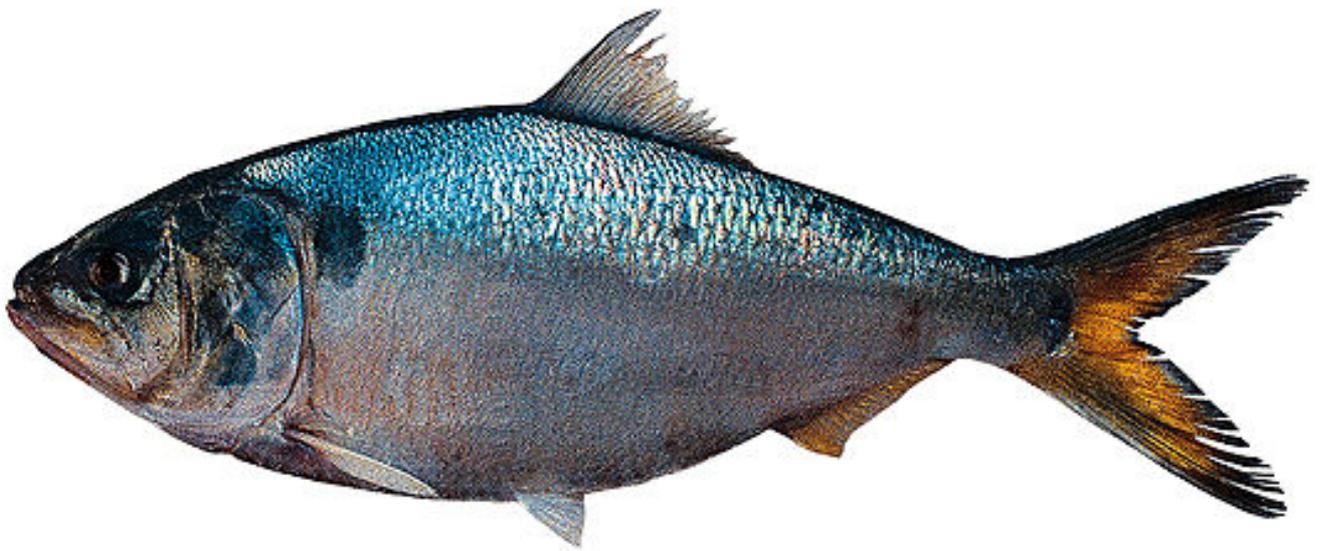


Ciclo gonadal y Potencial Reproductivo de la lacha (*Brevoortia aurea*) en la Laguna de Rocha



Lic. César Rodríguez

Fecha de defensa: 11 de marzo de 2016



**UNIVERSIDAD
DE LA REPÚBLICA
URUGUAY**

Ciclo gonadal y potencial reproductivo de la lacha (*Brevoortia aurea*) en la Laguna de Rocha

Lic. César Rodríguez Bolaña (crodriguez@fcien.edu.uy)

Director: Dr. Walter Norbis Podstavka (wnorbis@fcien.edu.uy)
Co-directora: Dra. Denise Vizziano Cantonnet (vizziano@fcien.edu.uy)

Miembros del Tribunal

Dr. Marcelo Loureiro
Presidente

Dr. Oscar Galli
Dra. Estela Delgado
Vocales

Tesis de Maestría PEDECIBA
Biología opción Zoología

Universidad de la Republica

Montevideo, Uruguay

RESUMEN

Se estudió el ciclo reproductivo y el efecto de la estructura de la población y de las variables ambientales sobre el potencial reproductivo de la lacha (*Brevoortia aurea*) en la Laguna de Rocha (LR). En base al análisis histológico de los ovarios se logró determinar por primera vez para la especie, el uso de una laguna costera como área de reproducción. La principal actividad reproductiva ocurrió durante la primavera, encontrándose un segundo desove más restringido temporalmente, durante marzo de 2010 (otoño), hecho no registrado previamente para la lacha. Las variaciones interanuales en las condiciones ambientales determinaron cambios en la condición nutricional y en el ciclo de maduración gonadal de los individuos. Se estimó por primera vez la talla de primera madurez sexual (20,5 cm y 21,5 cm para hembras y machos respectivamente). Las estimaciones de fecundidad parcial oscilaron entre 8.976 (20,5 cm longitud fork) y 139.810 (32,5 cm longitud fork) ovocitos hidratados por hembra. Se estudiaron las relaciones entre la fecundidad parcial y la longitud fork, el peso y el factor de condición de las hembras maduras. La fecundidad relativa varió entre 60 y 252 ovocitos por gramo de hembras libres de ovarios. El potencial reproductivo de la especie se encuentra determinado por la estructura de la población y por las condiciones del ambiente. Se encontraron diferencias en el número y tamaño de huevos liberados por puesta, con respecto a lo reportado para la especie en el Río de la Plata (RdLP). Estos cambios en el potencial reproductivo representa el primer antecedente para *B. aurea*. Los resultados de este trabajo sugieren que en la laguna de Rocha la especie encontraría mejores condiciones para su crecimiento y desarrollo que en el RdLP, debido a la alta disponibilidad de alimento, los patrones de retención larval y la profundidad de la laguna.

Palabras claves: *Brevoortia aurea*, Potencial Reproductivo, Laguna de Rocha

ABSTRACT

This work studies the reproductive cycle and the effect of the population structure and environmental conditions in the reproductive potential of the Brazilian menhaden (*Brevoortia aurea*) in Rocha Lagoon (RL). On the basis of the histological analysis of the ovaries during two annual cycles, it was determined that *B. aurea* is a multiple spawner with indeterminate annual fecundity and their principal reproductive activity in the lagoon happens during October and December (spring). A second spawning was observed, more restricted in time during March 2010 (autumn). This fact has not been registered before for *B. aurea*. Large interannual variations in environmental conditions of the lagoon were observed, particularly in the water conductivity. There was a significant negative correlation between the increase in conductivity and condition factor of individuals, causing a decrease in the reproductive potential of the species, which led to reproductive failure in March 2011. Length of first maturity was determined for first time for *B. aurea* (20.5 cm for females and 21.5 cm for males). Batch fecundity estimates ranged from 8,976 (20.5 cm fork length) to 139,810 (32.5 cm fork length) hydrated oocytes. The relationship between fecundity and fork length, weight and condition factor of mature females were studied. The relative fecundity estimated varied between 60 and 252 oocytes/gr of female (ovary free). Differences in batch fecundity and eggs size were found with respect to Río de la Plata. The role of the RL in the growth and development of *B. aurea* and its effect in the reproductive strategy changes is discussed.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a mis orientadores, Walter y Denise por aceptarme en su laboratorio y guiarme a través de este proceso. A Walter por su ayuda constante en la parte logística y metodológica de este trabajo, por sus sugerencias estadísticas y por su entusiasmo en las salidas de campo (te muestreaba la mano si te descuidabas...jaja). Un gran amigo.

A Denise por la paciencia a lo largo de estos años y por brindarme sus conocimientos sobre reproducción e histología.

A los pescadores artesanales de la Laguna de Rocha, especialmente a Santiago Ballesteros por brindarme las muestras para la realización de este trabajo

A todos los amigos que me ayudaron en las tareas de muestreo durante dos años: Daniela Olsson, Ximena Lagos, Javier Sánchez, Gabriela Uscudum, Óscar Galli, Pablo Maneiro, Estela Delgado y Daniel Carnevia, Al Tito por los viajes hasta la laguna.

Al Laboratorio de Fisiología de la Reproducción y Ecología de Peces por brindarme las instalaciones e insumos para la realización de la parte histológica. A Agustín Carnikian por ayudarme en la metodología y por compartir tantas horas muertas entre deshidrataciones y parafinas...

A Pablo Álvarez, por su amistad allá en Vigo y por enseñarme las aplicaciones del ImageJ en el análisis histológico.

A mi madre, mi hermano y mis amigos. A mi compañera de la vida María Angel, por su motivación y ayuda constante a lo largo de esta etapa. Al Santi, que es lo mejor que me ha pasado y que me ayudó de mil maneras para que esta tesis se terminase.

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN	1
Introducción General	1
Antecedentes Biológicos de la especie	3
Características de la zona de estudio	4
HIPÓTESIS Y OBJETIVOS	6
METODOLOGÍA Y ÁREA DE ESTUDIO	8
Área de Estudio	8
Variables Ambientales	8
Muestreo Biológico	9
Análisis de la estructura de la población	11
Estudio del ciclo reproductivo	12
Estudio de la fecundidad	13
RESULTADOS	16
Análisis de las condiciones ambientales	16
Estructura de la población	20
Análisis del factor de condición (K)	27
Validación de escala macroscópica a partir del análisis histológico	29
Histología del ovario y Ovogénesis	31
Anatomía macroscópica de los ovarios	31
Tipos de ovocitos identificados	32
Análisis del diámetro de los ovocitos	39
Análisis del ciclo de reproducción	40
Relación del ciclo de reproducción y el factor de condición, con las características ambientales	43
Fecundidad	45
Relación Fecundidad Parcial-Largo Total	45
Relación Fecundidad Parcial-Peso	47
Relación Fecundidad Parcial-Factor de Condición	48
Fecundidad Relativa	49
DISCUSIÓN	51

Características del Ambiente	52
Estructura de la población	54
Ciclo Reproductivo	57
Desove y condiciones ambientales	60
Potencial Reproductivo	64
CONCLUSIONES	68
PERSPECTIVAS	69
BIBLIOGRAFÍA	70

INTRODUCCIÓN

Introducción General

El análisis de la biología reproductiva de los peces es de fundamental importancia en el estudio de la dinámica de las poblaciones y en la gestión de los recursos pesqueros (Hilborn y Walters, 1992; Sparre & Venema, 1997; Hoggarth et al. 2006). En este contexto, el estudio de la relación entre el “stock parental” y el reclutamiento (entendido como la incorporación de los peces jóvenes nacidos en cada generación, a la población adulta) suele ser considerado el problema central en los estudios pesqueros (Hilborn y Walters, 1992; Cooper, 2006). De esta manera, se suele tener una estimación del reclutamiento esperable para una especie determinada, dependiendo de las características del stock reproductor de la misma (Hilborn y Walters, 1992; Cooper, 2006). Actualmente, la gestión de la mayoría de las poblaciones explotadas se realiza a través de modelos stock parental–reclutamiento, desarrollados por Ricker (1954), Beverton y Holt (1957) y Shepherd (1982). Si bien estos modelos inicialmente incorporaban el término fecundidad como parámetro biológico de referencia (Trippel et al. 1997; Saborido-Rey, 2008) posteriormente este término se reemplazó por el concepto de biomasa de población adulta (SSB: Spawning Stock Biomass) como aproximación a la fecundidad (Cushing, 1996, Trippel et al. 1997). De esta manera, las relaciones SSB-Reclutamiento se basan en la hipótesis de que el factor determinante en el tamaño del reclutamiento es la abundancia del stock parental, por lo que determinada biomasa de población adulta tiene la misma probabilidad de generar el mismo nivel de reclutamiento (Tomkiewicz et al. 2003; Morgan et al. 2011). Si bien la relación stock-reclutamiento existe, este principio ha demostrado que en muchos casos carece de fiabilidad, ya que en la práctica existen una serie de factores que introducen considerables desviaciones a los modelos teóricos (Murua y Saborido-Rey, 2003; Brander, 2005; Brunel, 2010; Morgan et al. 2011; Brooks, 2013). Tradicionalmente estas desviaciones en los procesos del reclutamiento se atribuían a la variabilidad ambiental (Anon, 2000; Brander, 2005). Sin embargo se ha demostrado que la incorporación de las características biológicas del grupo de reproductores o “stock” reproductor, tales como la proporción de sexos, estructura de edades, proporción de hembras multíparas y curvas de maduración, mejoran considerablemente el ajuste teórico de la relación SSB-reclutamiento, ya que estos influyen considerablemente en la viabilidad potencial de los

huevos y larvas (Marteinsdottir y Steinarsson, 1998; Marteinsdottir y Begg, 2002; Saborido-Rey, 2008; Brunel, 2010; Brooks, 2013).

En este sentido, durante los últimos años se ha extendido una nueva visión sobre los procesos de reclutamiento, desarrollándose el concepto de potencial reproductivo, entendido como la capacidad de la población de producir óvulos y larvas viables en un año determinado (Murua y Motos, 2006, Saborido-Rey, 2008; Morgan et al. 2011). Este nuevo enfoque le agrega a los factores basados en las características del stock mencionados más arriba, los factores basados en las condiciones individuales de los organismos de la población. Así, se ha comprobado que factores maternos como la fecundidad individual, frecuencia de puesta, tasas de atresia, estado de condición nutricional, talla y edad de primera madurez, serían los mayores determinantes en las fluctuaciones del reclutamiento (Murua y Saborido-Rey, 2003; Brunel, 2010; Morgan et al. 2011; Patterson et al. 2013). Por lo tanto, el peso de los individuos maduros ya no es proporcional a la fecundidad, debido a que las características del stock y sobre todo las características de los reproductores (potencial reproductivo) determinan el grado de supervivencia de huevos y larvas, así como su posterior crecimiento y mortalidad en las fases iniciales de vida (Tomkiewicz et al. 2003; Saborido-Rey 2008; Morgan et al. 2011). Por lo tanto, para estimar las relaciones de stock reproductor-reclutamiento, lo primero que se debe determinar es la fecundidad de los individuos (Fitzhugh et al. 2012; Armstrong y Witthames, 2012) y particularmente las variaciones interanuales de esa fecundidad debido a los cambios en las condiciones ambientales (Brander, 2005; Saborido-Rey, 2008). La determinación de la fecundidad también permite estimar la supervivencia, determinar el número de individuos necesario para mantener un stock sostenible en el tiempo y como parámetro para identificar diferentes unidades o grupos de stock (Saborido-Rey, 2008).

En base a las características del ciclo reproductivo de los peces teleósteos se han establecido dos tipos de fecundidad (Murua y Motos 2006; Saborido-Rey, 2008). El ciclo reproductivo de una especie comprende desde la gametogénesis hasta la fecundación (Saborido-Rey, 2008) y se encuentra determinado directamente por la supervivencia de sus larvas (Hunter et al. 1992; Brooks, 2013) ya que estas deben eclosionar en un ambiente dónde la calidad y cantidad de alimento, así como las condiciones ambientales favorezcan su crecimiento y desarrollo (Hunter et al. 1992; Morgan et al. 2011). Algunas especies presentan un desarrollo

ovárico de tipo sincrónico, dónde todos los ovocitos se desarrollan y ovulan al mismo tiempo. En este tipo de peces la fecundidad es de tipo determinada, ya que es posible saber de antemano el número de huevos que van a ser liberados en la estación reproductiva, puesto que no hay adicción de nuevos ovocitos vitelogénicos una vez que han comenzado a desovar, (Hunter et al. 1992; Murua y Motos, 2006). En cambio, la fecundidad es indeterminada en aquellas especies con desarrollo ovárico asincrónico, dónde existen ovocitos de todos los estadios de maduración en una misma gónada, ya que existe un aporte continuo de ovocitos vitelogénicos durante la época de puesta. (Murua y Motos, 2006; Saborido-Rey, 2008).

Antecedentes biológicos de la especie

Brevoortia aurea, (Spix & Agassiz, 1829) es una especie pelágica costera, que se distribuye en el Atlántico Sudoccidental, entre Salvador de Bahía (Brasil) y los 40°31'S en Argentina (Cousseau y Díaz de Astarloa, 1993; Cousseau y Perrota, 2000). Es un pez filtrador, que se alimenta de diatomeas y dinoflagelados en sus primeras etapas de desarrollo y mayoritariamente de copépodos en su etapa adulta (Sánchez 1989, Giangioffe y Sánchez, 1993). Estudios de crecimiento han establecido la existencia de edades entre 0 y 11 años, correspondientes a tallas entre 3 y 41 cm (López Cazorla, 1985). Se consideran juveniles a los ejemplares con edades entre 0 y 2 años y tallas inferiores a 20 cm (López Cazorla, 1985). En el Río de la Plata, la lacha se distribuye por todo el estuario, particularmente en la zona costera, y es considerada una especie eurihalina (Cousseau y Díaz de Astarloa, 1993; Acha, 1999 y Acha y Macchi, 2000). Sus mayores abundancias se localizan a profundidades menores a 10 m, especialmente en la Bahía de Samborombón y en las zonas costeras de Montevideo, Piriápolis y Punta del Este (Díaz de Astarloa y Cousseau 1993; Cousseau y Perrota, 2000).

En base a datos provenientes de tres cruceros de evaluación realizados en el Río de la Plata durante el mes de noviembre, se ha logrado caracterizar a la especie como un desovante múltiple, con una fecundidad anual indeterminada (Macchi y Acha, 2000). La época reproductiva se extiende de octubre a enero principalmente (Ciechomski, 1968; Cassia et al. 1978; López-Cazorla, 1985; Acha, 1999 y Macchi y Acha, 2000). Las hembras desovan en torno al frente salino y de turbidez del Río de la Plata, encontrándose huevos en un amplio rango termohalino, de entre 13°C y 23°C y entre 10-25 de salinidad (Lasta y Ciechomski, 1988; Acha y Macchi, 2000). Estas áreas de reproducción están asociadas a procesos de producción planctónica y

retención larval (Acha, 1999; Acha y Macchi, 2000), lo cual favorecería una mejor supervivencia de larvas y juveniles.

En la Laguna de Rocha, la lacha cumpliría todo su ciclo vital, aunque presenta migraciones desde y hacia el mar de acuerdo a la apertura o cierre de la barra (Santana y Fabiano, 1999). Es la especie más capturada por las pesquerías artesanales de la Laguna de Rocha (Santana y Fabiano, 1999), con abundancias máximas en el sector sur de la laguna, disminuyendo hacia el interior (sector norte), de mayor influencia dulceacuícola. Algunos estudios (Fabiano et al. 1995 y Santana y Fabiano, 1999) han señalado que la Laguna de Rocha es una posible área de desove para la especie. Sin embargo, a pesar de estos antecedentes, no existen trabajos a lo largo de su área de distribución, que analicen el ciclo de reproducción así como el potencial reproductivo de la especie y sus posibles variaciones en función de las condiciones ambientales. Tampoco se conocen estimaciones de la talla de inicio de madurez, uno de los parámetros biológicos de referencia a la hora de establecer medidas de gestión de un recurso en relación al efecto de la pesca (Sparre y Venema, 1997). En este sentido, diversos autores advierten el papel clave que juega la especie en el espectro trófico del ecosistema, al representar un alimento abundante para la fauna de peces ictiófagos y otros predadores que habitan en la laguna, como las aves (Santana y Fabiano, 1999; Alfaro, 2008; Rodríguez-Graña et al. 2008; Milessi et al 2010). Por su parte, en el Río de la Plata, su población se encuentra explotada incidentalmente por la flota comercial, pero es capturada asiduamente por la pesca artesanal en las costas de Montevideo y Canelones, que la utiliza como carnada para la pesca con palangres (Norbis et al. 1992; Norbis y Verocai, 2001a).

Características de las zonas de estudio

La Laguna de Rocha, se encuentra ubicada en el litoral Atlántico uruguayo, entre los 34°31' - 34°38' S y los 54°12'-54°22' W, presenta una profundidad media de 0.55 m y un área de 72 km² (Pintos et al. 1991). Se encuentra periódicamente conectada con el Océano Atlántico a través de un canal, cuya apertura ocurre naturalmente (a veces artificialmente por acción humana) de 2 a 6 veces por año (Conde et al. 2000; Conde et al. 2002). La interacción de masas de agua continentales y marinas generan dos zonas claramente diferenciadas, una zona Norte con influencia fluvial, de baja salinidad y alta turbidez y una zona Sur de influencia marina, de mayor salinidad y mayor penetración de la luz (Conde et al. 2002). En general, las lagunas costeras

representan ambientes muy productivos (Day et al. 1987, Wootton, 1990; Kjerve, 1994) y la biomasa de peces es generalmente alta (Day et al. 1987). La Laguna de Rocha es la laguna costera más productiva del Uruguay (Santana y Fabiano, 1999), esto debido a la escasa profundidad, el alto contenido de nutrientes y la disponibilidad de luz en toda la columna de agua (Conde et al. 1999; Bonilla et al. 2006; Vidal et al. 2007). En ella ocurren además de la lacha, la corvina blanca (*Micropogonias furnieri*), el pejerrey (*Odonthestes argentiniensis*), la lisa (*Mugil liza*), el lenguado (*Paralichthys orbignyanus*) y el bagre negro (*Rhamdia sapo*) (Santana y Fabiano 1999; Norbis y Verocai, 2001b; Norbis y Galli 2004).

Los antecedentes referidos a la reproducción de otras especies en el lugar, señalan que el área es utilizada como lugar de desove por la corvina blanca y el pejerrey (Vizziano et al. 2002). Como se mencionó anteriormente, Santana y Fabiano (1999) infieren que la laguna es una posible área de desove para la lacha, pero sin estudios reproductivos que sustenten esta hipótesis. Asimismo, Machado et al. (2011) reportan que las larvas de *B. aurea* representan el 71% del total del ictioplancton en la laguna durante la época estival, lo que sugiere que el sitio representa un área de cría para la especie. Este comportamiento representaría una estrategia de la especie, ya que la misma presenta áreas de crianza y desarrollo dentro de otras lagunas costeras de la región, como la Lagoa dos Patos (Brasil) aunque se ha observado que el desove ocurre en aguas oceánicas y los huevos y larvas ingresan con la intrusión de agua salina al sistema (Weiss y Krugg, 1977; Weiss, 1981). En este sentido, en la Laguna de Rocha, la especie encontraría condiciones favorables para la supervivencia y desarrollo de sus huevos y larvas. Factores como la alta disponibilidad de alimento (Kjerve, 1994; Conde et al. 1999; Bonilla et al. 2005; Vidal et al. 2007); los patrones de retención larval (Sherman et al. 1984; Day et al., 1989), así como la ausencia de grandes predadores por tratarse de un sitio somero (Blaber y Blaber 1980), determinaría un ambiente particular como zona de desove y cría para la especie. La presente investigación representa el primer estudio poblacional y reproductivo de la lacha en la Laguna de Rocha. Esta información permitirá conocer los aspectos reproductivos de la especie y la importancia de la Laguna de Rocha como área de desove y cría para la misma. Asimismo, este trabajo puede ser comparado con los escasos estudios realizados para la especie en el Río de la Plata, permitiendo un mejor conocimiento de su potencial reproductivo.

OBJETIVOS E HIPÓTESIS

El potencial reproductivo de una especie se encuentra determinado por la estructura de su población y por las condiciones del ambiente, ya que ambos factores influyen directamente en su capacidad para producir óvulos y larvas viables. La hipótesis general de este trabajo es que:

El crecimiento y desarrollo de la lacha en la Laguna de Rocha se encontrará favorecido por las condiciones ambientales del sistema. Por ello, la especie utilizará la laguna como área de reproducción y su fecundidad estará positivamente influenciada por las características del ambiente.

En función de esta hipótesis se espera que:

- 1- Su época de desove coincida con los períodos de mayor disponibilidad de alimento para sus larvas.
- 2- Su estrategia reproductiva es diferente a la adoptada por la especie en el Río de la Plata, como respuesta a la variabilidad ambiental de la Laguna de Rocha.

Objetivo general

Determinar las características del ciclo reproductivo de la lacha y su relación con las condiciones ambientales en la Laguna de Rocha y analizar su estrategia reproductiva mediante el estudio de la fecundidad y de las características de la población desovante.

Objetivos específicos

- (1) Describir anatómica e histológicamente el ciclo reproductivo de la especie y analizar los factores ambientales implicados en su variabilidad.
- (2) Determinar el período de desove de la especie en la Laguna de Rocha.
- (3) Estimar el potencial reproductivo de la especie (fecundidad, frecuencia de puesta, longitud de primera maduración), y su relación con la estructura de la población y las características ambientales (salinidad, temperatura y fotoperíodo).

(4) Determinar las variaciones interanuales de salinidad y temperatura en la Laguna de Rocha y su relación con el estado de la barra arenosa que conecta este sistema con el mar (barra abierta o barra cerrada).

METODOLOGÍA Y ÁREA DE ESTUDIO

Este trabajo se enfocó en la zona sur de la Laguna de Rocha debido a su mayor influencia marina. La estrategia metodológica incluyó el análisis ambiental de dicha zona y el estudio de la población de la lacha que allí habita durante dos ciclos anuales (2009-2011). Se determinó (1) la estructura de la población, (2) las tallas de primera madurez por sexos, (3) curvas largo-peso, (4) factor de condición, (5) índice gonadosomático, (6) ciclo histológico, (7) diámetro ovocitario y (8) fecundidad.

Área de Estudio

La Laguna de Rocha se encuentra ubicada en el litoral Atlántico uruguayo, entre los 34°31' - 34°38'S y los 54°12'-54°22'W (**Fig. 1**). Forma parte del Sistema Nacional de Áreas Protegidas de Uruguay, con la categoría de Paisaje Protegido (SNAP, 2010). Presenta una profundidad media de 0.55m y un área de 72 km² (Pintos et al. 1991). Su cuenca abarca un área de 1312 km² y cuenta con tres afluentes principales, de los cuales el más importante es el Arroyo Rocha debido al caudal que le aporta anualmente (Pintos et al. 1991). Se encuentra periódicamente conectada con el Océano Atlántico a través de un canal, cuya apertura ocurre naturalmente por efecto de los vientos del sur, por las precipitaciones sobre la cuenca y muchas veces de manera artificial por acción humana (Pintos et al. 1991; Conde et al. 2002). La interacción de masas de agua continentales y marinas generan dos zonas claramente diferenciadas, una zona Norte con influencia fluvial, de baja salinidad y alta turbidez y una zona Sur de influencia marina, de mayor salinidad y penetración de la luz. (Conde et al. 2000).

Variables Ambientales

Las muestras para la obtención de los parámetros ambientales se realizaron en la parte sur de la Laguna, cercana al área de captura de los ejemplares. En cada fecha de muestreo, se tomaron datos de temperatura del aire y temperatura y conductividad del agua por mes (noviembre 2009 a setiembre 2011), con un multiparámetro marca AKRON. Asimismo, se llevó un registro del estado de la barra (abierta/cerrada), así como la causa y fecha de su apertura.

Para conocer el efecto del régimen de precipitaciones anuales sobre la cuenca de la laguna, se utilizó el índice de Precipitación Estandarizado proporcionado por el Instituto

Uruguay de Meteorología- INUMET (<http://www.meteorologia.com.uy/ServCli/ipe>). Este índice mide el nivel de exceso o déficit de precipitación para un lugar y período determinado, comparando el acumulado de precipitación para ese lugar y período, contra valores históricos de un período de referencia (1981-2010).

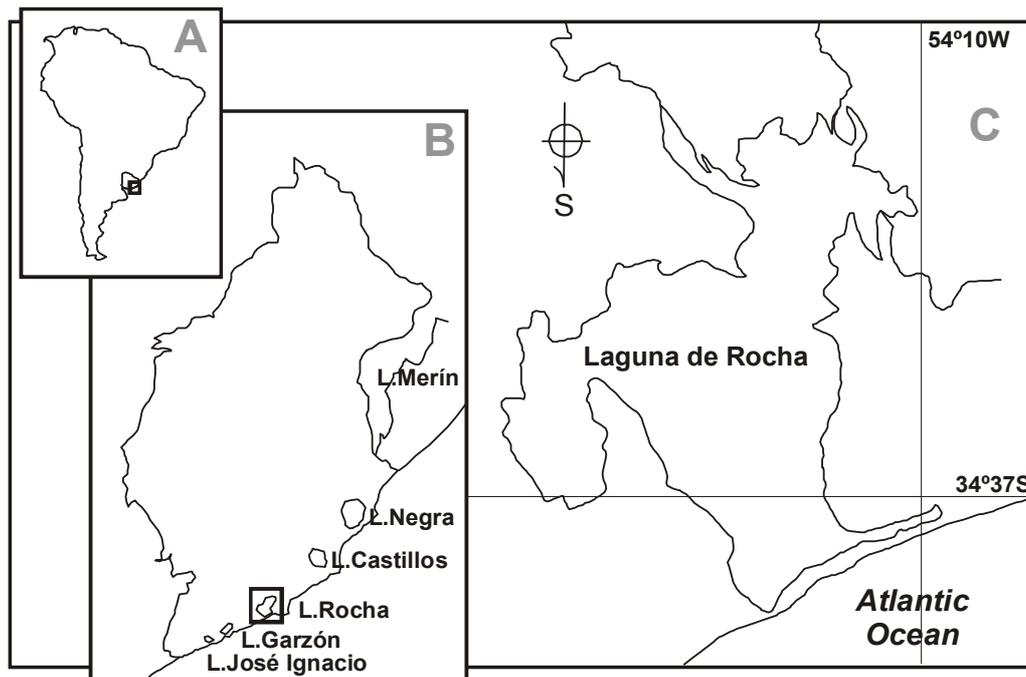


Figura 1. (A) Ubicación de Uruguay en Sud América. (B) Bañados del Este Reserva de la Biósfera, con el sistema de lagunas costeras. (C) Laguna de Rocha (indicando el punto de muestreo). (Tomado de Saona et al. 2003)

Muestreo Biológico

Los muestreos se realizaron mensualmente en el sector sur de la laguna entre Noviembre 2009 – Setiembre 2011, colectándose un total de 2881 individuos. Los ejemplares fueron obtenidos a partir de las capturas realizadas por los pescadores artesanales que habitan en la Laguna de Rocha, mediante el empleo de una red de enmalle de 10 cm de apertura entre nudos opuestos y 120 m de longitud. También se utilizaron ejemplares capturados en la pesca del pejerrey (*O. argentinensis*), la cual se realiza empleando una red de arrastre de playa de 4 cm de apertura entre nudos opuestos. Se realizó un muestreo estratificado por clase de tamaños (cm), tratando de cubrir todo el rango de tallas de los peces capturados. De esta manera se evitó la

sobre-representación de los individuos cuyos tamaños fueran más frecuentes y estuvieron más representados en las capturas.

De cada ejemplar se colectaron datos de longitud fork (mm), peso total (gr), sexo, peso gonadal (gr) y peso eviscerado (gr). El grado de maduración gonadal de cada ejemplar se determinó utilizando una escala macroscópica de 6 estados, según West (1990): 1) Inmaduro; 2) Maduración inicial; 3) Maduración total; 4) Desovante; 5) Ovario parcialmente desovado y 6) Post-puesta, Esta clasificación se basó en las características morfológicas de las gónadas distinguibles a simple vista (tamaño, color, irrigación y turgencia), así como en las características macroscópicas de los ovarios, tales como la visualización de ovocitos a través de la pared ovárica (**Tabla 1**). Esta escala fue corroborada posteriormente, mediante el estudio de cortes histológicos, para estudiar la correspondencia morfo – histológica de las gónadas y establecer por primera vez una escala de madurez para la especie. .

Tabla 1. Escala macroscópica con los distintos grados de maduración gonadal y sus respectivas características macroscópicas, utilizada para clasificar los individuos muestreados en la Laguna de Rocha. Adaptado de West (1990)

Grado de Madurez	Características Macroscópicas
1- Inmaduro	Ovarios y testículos muy pequeños Gónadas translúcidas No se distinguen ovocitos a simple vista
2- Maduración inicial	Gónadas de mayor tamaño que grado 1 Ovarios anaranjado - amarillo. No uniforme. No se distinguen ovocitos Testículos mas firmes, de color blanquecino
3- Maduración	Gónadas ocupan casi la mitad de la cavidad abdominal. Ovarios de color amarillo o naranja claro. Alta vascularización. Ovocitos distinguibles Testículos de color blanco intenso. No liberan esperma al manipularlos.
4- Desovante	Gónadas ocupan casi la totalidad de la cavidad abdominal. Ovarios de color amarillo con ovocitos visibles a través de la pared ovárica. Testículos de color blanco intenso. Liberan esperma al manipularlos.
5- Desovado Parcial	Gónadas de disminuyen su tamaño con respecto al grado anterior Ovarios de color amarronado, con zonas hemorrágicas. Semi flácidos, acuosos Testículos adquieren color cremoso-amarronado. Con zonas hemorragicas.
6- Post -Puesta	Gónadas muy pequeñas. Tamaño similar a grado 2. Ovarios de color anaranjado, homogéneos. No se observan ovocitos. Testículos flácidos. Color amarronado.

Análisis de la estructura de la población

Se analizó la distribución mensual de tallas de los individuos muestreados totales y por sexos. Se calcularon sus estadísticos descriptivos y se obtuvieron las frecuencias relativas y acumuladas de las distribuciones de tallas. Para conocer si no existen diferencias entre sexos para las distribuciones de tamaños, se aplicó el test no - paramétrico de Kolmogorov-Smirnov (Sokal y Rohlf, 1998). En caso de encontrarse diferencias entre sexos, se comprobó la hipótesis de que no existen diferencias significativas entre los tamaños promedio de cada sexo mediante el uso del test de Student, previa comprobación de supuestos de homogeneidad o en caso de no cumplir con los supuestos, el test no – paramétrico de Mann – Whitney (Sokal y Rohlf, 1998).

Para comprobar la hipótesis de que no existen diferencias significativas entre las tallas de los machos y las hembras entre meses se aplicó el análisis de la varianza. El supuesto de normalidad fue comprobado mediante el uso del test de Shapiro –Wilk y el de homogeneidad de varianzas mediante el test de Levene (Sokal y Rohlf, 1998). De no verificarse los supuestos, fue utilizado en análisis de varianza no – paramétrico de Kruskall – Wallis y en caso de encontrarse diferencias significativas entre meses, el test de Mann – Whitney corregido por el criterio de Bonferroni (Sokal y Rohlf, 1998).

Se determinó la proporción de sexos por mes y por clase de tallas. Se utilizó una prueba de chi-cuadrado (Sokal y Rohlf 1998) para determinar si no existían diferencias significativas ($p < 0.05$) entre la proporción de sexos por mes y por clase de tallas.

Se estimó la talla media de primera madurez por sexo, sobre la base del criterio del 50% de la fracción de individuos maduros (Arancibia et al. 1994), según la siguiente ecuación logística:

$$Fa = 1 / (1 + e^{-(b_0 + b_1 * T)});$$

siendo: Fa la frecuencia acumulada de individuos maduros; b_0 y b_1 constantes del modelo y T la talla de los individuos.

Posteriormente se calculó la talla de individuos 50% maduros según la ecuación: $P(0,5) = b_0 / b_1$.

Se calcularon las relaciones largo – peso para el total de individuos y por sexos mediante el ajuste de un modelo de regresión funcional (Froese, 2006). Para conocer si no existen diferencias significativas para las relaciones largo – peso entre sexos, se utilizó un análisis de covarianza (ANCOVA)

Se calculó el Factor de Condición por individuo sin eviscerar y eviscerado y por sexo mediante el índice de Fulton (K) (Froese, 2006) según:

$$K=100 (W/L^b);$$

siendo: W el peso corporal (gr); L la Longitud (mm) y b el coeficiente del modelo de regresión de la curva Largo-Peso estimada.

El análisis de la variación del factor de condición (K) por mes a lo largo del periodo de muestro, se realizó mediante la aplicación del análisis de varianza no - paramétrico de Kruskal-Wallis (Sokal y Rohlf, 1998). En caso de encontrarse diferencias significativas entre meses, se aplicó el test de Mann – Whitney corregido por el criterio de Bonferroni (Sokal y Rohlf, 1998).

Estudio del ciclo reproductivo

Para el estudio del ciclo reproductivo de la lacha (*B. aurea*) se realizó el análisis histológico solamente para los individuos hembras. Esto debido a que la descripción macroscópica de los diferentes estadios de maduración es fácilmente reconocible en los individuos machos, y a que comúnmente en peces teleósteos, se observa que los machos liberan el esperma una vez que las hembras han comenzado a desovar (Smith y Wooton, 1995; Kvarnemo y Ahnesjö, 1996; Brown y Laland, 2003).

Se analizaron 120 hembras colectadas mensualmente durante el período de muestreo. Los ovarios, removidos y pesados (g), fueron fijados en fórmula Bouin Holanda (Gabe, 1968). En el laboratorio, cada gónada fue seccionada en tres zonas: anterior, media y posterior. Cada fragmento fue deshidratado con etanol y alcohol butílico en concentraciones crecientes y posteriormente incluido en parafina. Se realizaron cortes con un micrótopo de 5 µm de sección en cada bloque y fueron coloreados con Hematoxilina-Eosina (Ganter y Jolles, 1970). Cada corte

histológico fue fotografiado en un microscopio con cámara digital integrada y analizado con el software de imágenes ImageJ (Schneider et al., 2012; <http://imagej.nih.gov/ij/>).

El grado de desarrollo de los ovocitos fue clasificado según Tyler y Sumpter (1996), considerando el estadio de desarrollo más avanzado, independientemente de su frecuencia. Para el cálculo del diámetro de los ovocitos se tomaron en cuenta 40 ovarios hidratados (n=3442 ovocitos analizados) sin presencia de Folículos Post-Ovulatorios (FPO), los cuales fueron fotografiados con un microscopio con cámara digital integrada y medidos utilizando el software de imágenes ImageJ. Se aplicó un método de máxima verosimilitud para estimar los parámetros individuales de media, desvío y proporción de una mezcla de distribuciones (Dempster et al. 1977) (en este caso distribuciones de tamaños de ovocitos). Asimismo se midieron los diámetros de los ovocitos de un ovario inmaduro (Grado 2) y un ovario desovante sin FPO (Grado 4), para determinar las posibles diferencias en las camadas de ovocitos.

Se representaron la frecuencia de los estadios gonadales por mes y por sexo y se calculó el índice gonadosómico (IGS) por mes y por sexo, según Wootton (1990):

$$\text{IGS} = \text{PG} * 100 / \text{PT};$$

siendo PG el peso de las gónadas y PT peso total del individuo.

Para analizar las posibles diferencias entre los meses de desove y reposo gonadal se analizó para cada sexo la relación entre el peso de la gónada y el peso del individuo eviscerado mediante un análisis de covarianza (ANCOVA) (Sokal y Rohlf, 1998).

Estudio de la fecundidad

Para la estimación de la fecundidad se estudiaron únicamente las hembras ya que la fecundidad se encuentra más limitada por la producción de óvulos que de espermatozoides (Saborido-Rey, 2008). En peces con fecundidad indeterminada, el número de óvulos liberados por estación reproductiva no es fijo, ya que existe una maduración continua de ovocitos para remplazar a los óvulos liberados (Hunter et al. 1992). En este caso, la fecundidad se estudia a partir de las fecundidades parciales a lo largo de la estación reproductiva (Murua y Motos 2006; Saborido-Rey, 2008).

La fecundidad parcial (FP; número de óvulos liberados por desove) se estimó por gravimetría según el método de ovocitos hidratados (Hunter et al. 1985). Después de un examen histológico con el objetivo de identificar ovarios hidratados sin registros de folículos post-ovulatorios, se seleccionaron 51 muestras. Las gónadas procesadas pertenecieron a los meses de desove (**Tabla 2**) y se correspondieron con individuos comprendidos entre los 210 y 325 mm de largo y entre los 150 y 782 gr de peso eviscerado.

Se tomaron tres submuestras de cada gónada en el rango 0.1-0.2 g (± 0.1 mg), de los sectores anterior, medio y posterior de la misma. Cada submuestra fue extendida sobre un portaobjetos y se le agregaron 3-4 gotas de glicerina. Mediante un microscopio con cámara digital integrada, las submuestras fueron fotografiadas y posteriormente se contaron los ovocitos hidratados con el software de imágenes ImageJ (Schneider et al. 2012). Se tomaron en cuenta solamente aquellos ovocitos cuyos diámetros fueron mayores a 580 μm , valor correspondiente al tamaño de los ovocitos hidratados encontrados en este trabajo.

Tabla 2. Número de gónadas utilizadas para el estudio de la Fecundidad Parcial por mes.

Mes	Gónadas muestreadas
nov-09	10
dic-09	5
mar-10	6
oct-10	10
nov-10	10
dic-10	10
TOTAL	51

La fecundidad parcial de cada hembra se estimó según:

$$F = n \cdot PG;$$

siendo: n número promedio de ovocitos hidratados en las tres submuestras por gramo y PG peso de ambas gónadas en gramos.

Para conocer si no existen diferencias en la fecundidad parcial durante la época reproductiva se aplicó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis (Sokal y Rohlf, 1998) y en

caso de encontrarse diferencias significativas entre meses, se aplicó el test de Mann – Whitney corregido por el criterio de Bonferroni (Sokal y Rohlf, 1998).

Se estudiaron las relaciones entre la fecundidad parcial y la longitud fork; la fecundidad parcial y el peso total eviscerado y entre la fecundidad parcial y el factor de condición, mediante el empleo de análisis de regresión. Se analizó la significancia de las constantes de proporcionalidad del modelo (a y b) mediante un test de Student (Sokal y Rohlf, 1998).

Asimismo, se realizó un análisis de covarianza (ANCOVA), para encontrar posibles diferencias mensuales entre las relaciones longitud/peso y la fecundidad parcial (Draper & Smith, 1981) durante la época reproductiva.

Para estudiar las posibles diferencias en la relación entre la fecundidad/y el factor de condición, se realizó un test de ANOVA (Sokal y Rohlf, 1998).

Se calculó la fecundidad relativa (FR; número de ovocitos hidratados por gramo de peso sin gónadas) según:

$$FR = FP / (Pt - Pg);$$

siendo: FP fecundidad parcial, Pt peso total eviscerado (gr), Pg peso gonadal (gr).

Para el cálculo de la fecundidad relativa no se tuvo en cuenta el peso de las gónadas, ya que las hembras maduras en una población acumulan diferentes cantidades de agua en los ovarios durante la hidratación de los ovocitos (Saborido-Rey, 2008).

Para conocer si no existen diferencias en la fecundidad relativa durante la época reproductiva se aplicó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis (Sokal y Rohlf, 1998).

RESULTADOS

Análisis de las condiciones ambientales

La temperatura presentó un patrón marcadamente estacional, con valores inferiores a 15°C en los meses de junio y julio (año 2010) y mayo, julio, agosto y septiembre (año 2011) y valores superiores a los 20°C durante los meses de noviembre, diciembre (año 2009), enero, febrero y marzo y de octubre a diciembre (año 2010) y durante enero, febrero y marzo (año 2011) (**Fig. 2**).

La conductividad mostró importantes diferencias interanuales. Para el primer año estudiado (Nov. 2009-Dic 2010) presentó valores máximos en primavera (octubre – noviembre – diciembre) y otoño (abril – mayo – junio) y mínimos durante el invierno (julio – agosto – septiembre). En el año 2011, fueron mucho más altos que en el año 2010 (> 15 mS/cm), salvo durante el mes de agosto de 2011, dónde se observó un descenso brusco de la misma (**Fig. 2**).

El aumento sostenido de la conductividad desde octubre de 2010 a mayo de 2011, se explica por las escasas precipitaciones registradas durante este período. El comportamiento del índice de precipitación estandarizado (IPE) alcanzó valores de -1,9 a -0,51, inferiores al valor normal anual histórico (**Fig. 3**). Desde octubre de 2010 a junio de 2011 se observó una gran sequía en la laguna (**Fig. 4**) producto de este fenómeno. Según la clasificación de IPE, los valores registrados durante este período se corresponden con los valores históricos de una “sequía severa” (<http://www.meteorologia.com.uy/ServCli/ipe>). Desde el comienzo del período de muestreo (noviembre de 2009) y durante casi todo el año 2010 la apertura y cierre de la barra arenosa que conecta la laguna con el océano, estuvo asociada a un régimen de precipitaciones que puede considerarse “normal”. Lo mismo ocurrió con la conductividad, que presentó una variabilidad temporal asociada con el aumento y disminución de las precipitaciones a lo largo del año (**Fig. 3** y **Tabla 3**). Sin embargo, durante el período de severo déficit hídrico en la región, la barra arenosa se cerró a partir del mes de noviembre de 2010 y permaneció cerrada hasta julio del año 2011 (**Tabla 3** y **Fig. 5**). Este contraste entre valores con IPE mayores al valor normal y valores con déficit hídrico, puede observarse al comparar la distribución espacial del índice para los meses de agosto de 2010 y septiembre de 2011 (**Fig. 6**).

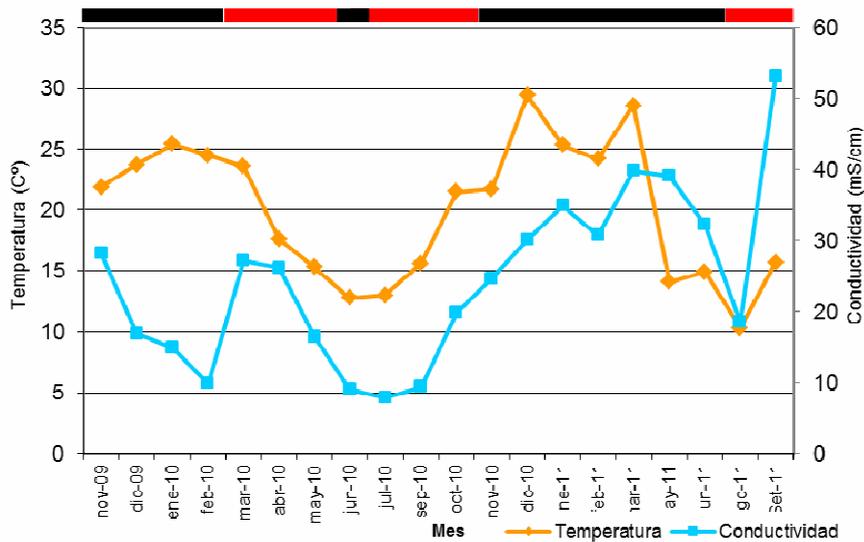


Figura 2. Evolución de la temperatura (°C) y de la conductividad (mSm/cm) por mes en la Laguna de Rocha para el período noviembre 2009-setiembre 2011. La barra superior señala los períodos de barra cerrada (negro) y barra abierta (rojo).

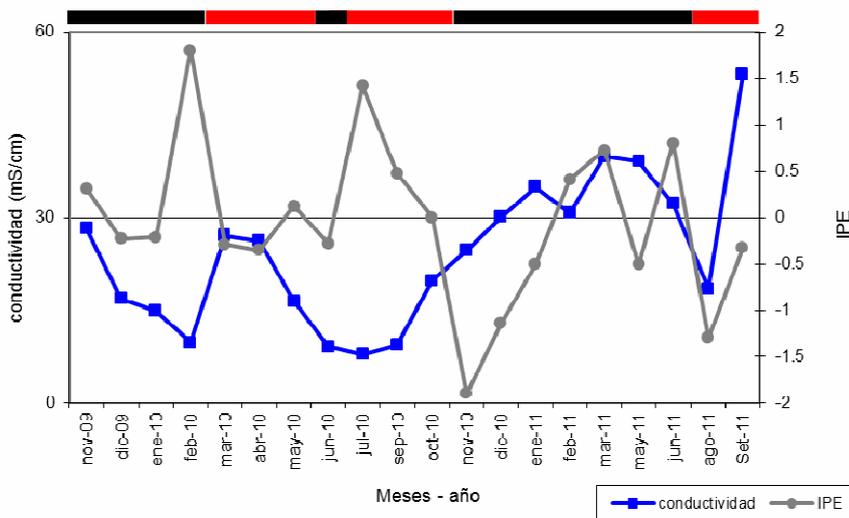


Figura 3. Evolución mensual de la conductividad (mS/cm) en la Laguna de Rocha y del Índice de Precipitación Estandarizado (IPE) para la región de la Laguna de Rocha durante el período noviembre 2009 – septiembre 2011. La barra superior señala los períodos de barra cerrada (negro) y barra abierta (rojo).



Figura 4. Imágenes del sector de la barra de la Laguna de Rocha. Comparación del nivel de agua de la laguna en marzo del año 2010 (arriba izquierda) y marzo del año 2011 (arriba derecha). En las restantes imágenes se observa la gran bajante producida por la sequía severa que afecto la región para los meses de abril (medio) y mayo (abajo) del año 2011.

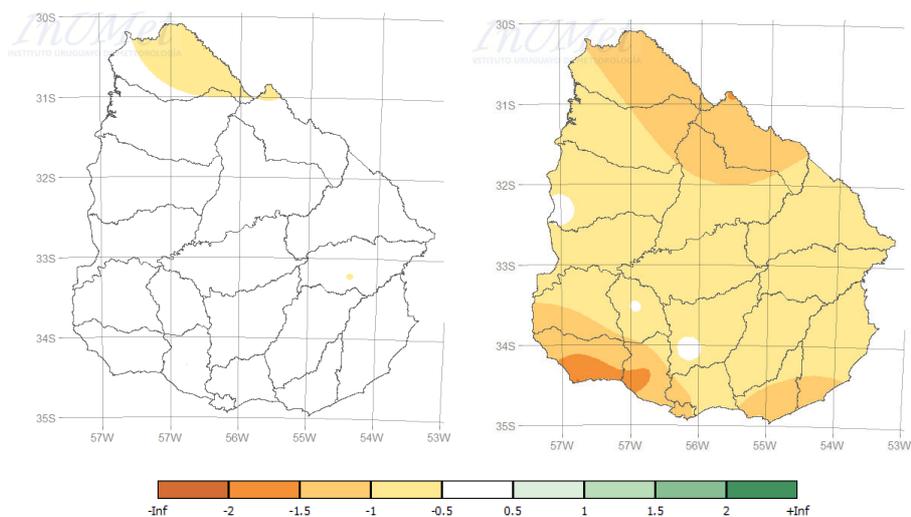


Figura 5. Distribución espacial del índice de precipitación estandarizado (IPE) para el período noviembre 2009- noviembre 2010 (izquierda), que estaría indicando un año de precipitaciones “normal” en la región que comprende la Laguna de Rocha y para el periodo noviembre 2010-noviembre 2011 (derecha), donde se observa un año con un notorio déficit hídrico (Colores rojos indican que la precipitación fue menor al valor normal del IPE; colores verdes indican que fue mayor al valor normal) (Fuente: <http://www.meteorologia.com.uy/ServCli/ipe>)

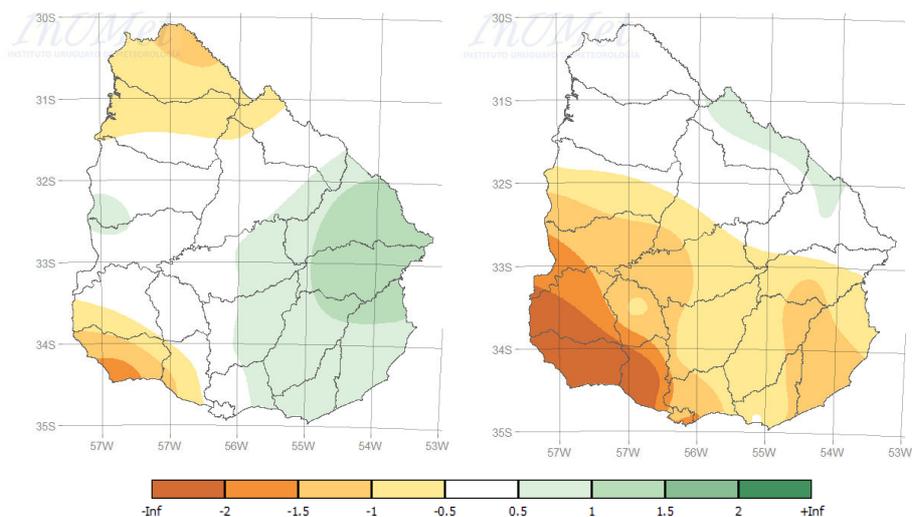


Figura 6. Distribución espacial del índice de precipitación estandarizado (IPE) para Agosto de 2010 (izquierda) y setiembre de 2011 (derecha) (Colores rojos indican que la precipitación fue menor al valor normal del IPE para el período considerado; colores verdes indican que fue mayor al valor normal) (Fuente: <http://www.meteorologia.com.uy/ServCli/ipe>)

Tabla 3. Estado mensual de la barra (A: abierta; C: cerrada) que comunica la Laguna con el Océano.

Estado Barra	nov-09	dic-09	ene-10	feb-10	mar-10	abr-10	may-10	jun-10	jul-10	ago-10	sep-10	oct-10	nov-10	dic-10	ene-11	feb-11	mar-11	may-11	jun-11	jul-11	ago-11	sep-11
Abierta/Cerrada	C	C	C	C	A	A	A	C	A	A	A	A	C	C	C	C	C	C	C	C	A	A

Estructura de la población

De los 2881 individuos muestreados durante el período noviembre 2009 – setiembre de 2011, 1614 fueron hembras y 1266 fueron machos. Las longitudes promedio y la mediana para el total de individuos muestreados fueron de 26 cm en ambos casos (**Tabla 4**). Las hembras presentaron valores de 26,7 cm y 26,5 cm y los machos de 25,3 cm y 25,5 cm, para las longitudes promedio y la mediana, respectivamente (**Tabla 4**). La distribución de tallas entre sexos fue significativa (test de Kolmogorov – Smirnov: $K\text{-SDmáx} = 0,27$; $p = 1,27 \cdot 10^{-46} < 0.05$), por lo que existe dimorfismo sexual, siendo los machos menores que las hembras (**Fig.7**).

Tabla 4. Estadísticos descriptivos para el total de individuos (población) muestreados durante el periodo de estudio y para hembras y machos, respectivamente.

	Población	Hembras	Machos
Media	26.0	26.5	25.5
Error estándar	0.04	0.05	0.06
Mediana	26.0	26.5	25.5
Desvio estándar	2.0	1.9	2.0
Varianza	4.1	3.6	4.1
Mínimo	15.8	17.0	15.8
Máximo	34.1	34.1	30.1
Número de datos	2881	1614	1266

La evolución de las tallas medianas (**Fig.8**) evidenció en general un descenso de las mismas luego de la época reproductiva, con los valores más bajos para ambos sexos en invierno (23 cm hembras y 22 cm machos en julio 2010) y máximos en enero, al final del período de desove primaveral (28,7 cm en hembras, enero de 2010 y 27,4 machos en enero de 2011). El test de Kruskal-Wallis mostró diferencias significativas entre todos los meses analizados para ambos sexos ($H = 438,2$; $p = 4,76 \cdot 10^{-81}$ para las hembras y $K = 464,7$; $p = 1,37 \cdot 10^{-86}$ para los machos) (**Tabla 5**).

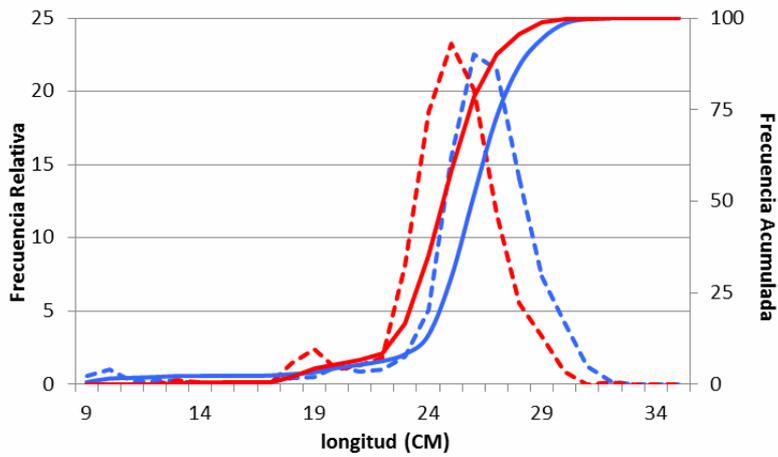


Figura 7. Frecuencia relativa y acumulada de la distribución de tallas para machos (rojo) y hembras (azul), para el total de individuos obtenidos durante el período noviembre 2009 – septiembre de 2011.

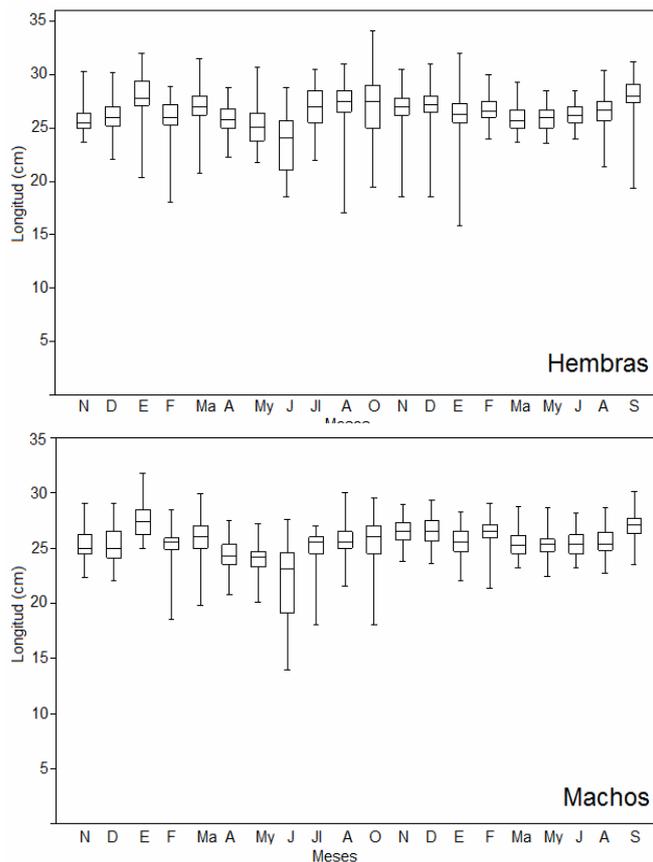


Figura 8. Diagrama de cajas que muestra la evolución de las tallas medianas por mes para hembras (arriba) y machos (debajo) durante el período noviembre 2009 – setiembre de 2011. (Ma: Marzo; Ji: Julio)

Tabla 5. Diferencias entre meses en las tallas de hembras (I) y machos (II) según el test de Kruskal-Wallis. Diferencias significativas en negrita.

I	N	D	E	F	M	A	My	J	Jl	S	O	N	D	E	F	M	My	Ju	A	S
N	0	0.0112	9.76E-24	0.007509	2.10E-12	0.4738	0.03375	1.87E-06	0.0008194	6.06E-12	0.0005607	7.41E-14	2.60E-12	1.70E-05	3.71E-09	0.4268	0.1863	0.001611	3.43E-05	9.06E-20
D	1	0	2.91E-21	0.5831	9.42E-08	0.2712	0.0001705	4.53E-10	0.01403	2.12E-08	0.01187	1.69E-08	2.34E-08	0.02657	0.0001075	0.1294	0.384	0.297	0.007851	1.66E-17
E	1.86E-21	5.53E-19	0	3.86E-16	3.47E-06	3.64E-14	7.49E-20	2.03E-21	0.01946	0.005673	0.01645	5.03E-10	0.0002611	1.10E-13	2.03E-11	2.23E-21	2.97E-19	4.85E-15	1.16E-07	0.7412
F	1	1	7.33E-14	0	5.30E-06	0.1721	0.0001284	9.90E-09	0.01633	7.85E-07	0.01395	9.97E-06	2.61E-06	0.1073	0.003808	0.04676	0.1869	0.7156	0.04617	1.21E-14
M	3.99E-10	1.79E-05	0.0006595	0.001007	0	1.38E-06	4.26E-11	1.99E-14	0.8141	0.1911	0.766	0.3824	0.5215	0.002643	0.03877	1.94E-09	2.73E-08	3.31E-05	0.1054	7.95E-06
A	1	1	6.92E-12	1	0.000263	0	0.04403	1.90E-05	0.005719	2.11E-07	0.006058	1.26E-06	3.33E-07	0.01391	0.0001997	0.3872	0.7812	0.1116	0.006611	1.45E-12
My	1	0.03239	1.42E-17	0.02439	8.09E-09	1	0	0.001984	0.0001986	4.39E-11	0.0002225	1.05E-12	1.39E-11	5.14E-06	8.67E-09	0.008042	0.005722	8.25E-05	9.56E-06	1.81E-17
J	0.0003545	8.61E-08	3.85E-19	1.88E-06	3.78E-12	0.003603	0.3769	0	3.74E-07	2.79E-13	1.57E-06	1.44E-16	6.90E-14	1.87E-10	1.90E-12	3.56E-07	6.35E-07	2.63E-08	1.21E-08	1.38E-19
Jl	0.1557	1	1	1	1	1	0.03773	7.11E-05	0	0.6983	0.9435	0.4663	0.9101	0.113	0.239	0.003219	0.003904	0.02387	0.2611	0.03678
S	1.15E-09	4.03E-06	1	0.0001491	1	4.01E-05	8.34E-09	5.29E-11	1	0	0.7012	0.01547	4.408	0.001772	0.0009095	1.01E-09	3.43E-09	1.31E-06	0.009423	0.003532
O	0.1065	1	1	1	1	1	0.04227	0.002988	1	1	0	0.4398	0.9405	0.09535	0.1944	0.002477	0.002957	0.01799	0.2638	0.02705
N	1.41E-11	3.14E-06	9.55E-08	0.001894	1	0.0002388	1.99E-10	2.74E-14	1	1	1	0	0.09273	0.003215	0.0972	1.23E-10	7.52E-09	5.23E-05	0.2006	4.34E-10
D	4.94E-10	4.44E-06	0.04961	0.0004958	1	6.32E-05	2.63E-09	1.31E-11	1	1	1	1	1	0	0.0003126	0.004998	4.82E-10	4.19E-09	3.72E-06	0.0001028
E	0.003236	1	2.10E-11	1	0.5022	1	0.0009763	3.58E-08	1	0.03366	1	0.6108	0.0594	1	0.1349	0.0008992	0.007168	0.2871	0.2964	2.37E-11
F	7.05E-07	0.02042	3.86E-09	0.7235	1	0.03795	1.65E-06	3.61E-10	1	0.1728	1	1	1	0.9496	1	2.54E-06	3.76E-05	0.01213	0.8894	1.16E-10
M	1	1	4.25E-19	1	3.68E-07	1	1	6.76E-05	0.6116	1.93E-07	0.4707	2.33E-08	9.17E-08	0.1709	0.0004828	0	0.6658	0.02516	0.0005218	2.68E-18
My	1	1	5.65E-17	1	5.19E-06	1	1	0.0001207	0.7418	6.52E-07	0.5618	1.43E-06	7.96E-07	1	0.007152	1	1	0.09779	0.001879	5.18E-17
Ju	0.3061	1	9.21E-13	1	0.006281	1	0.01568	5.00E-06	1	0.0002497	1	0.009929	0.0007065	1	1	1	1	0	0.05495	7.31E-14
A	0.006522	1	2.20E-05	1	1	1	0.001816	2.31E-06	1	1	1	1	1	1	1	1	0.09915	0.357	1	0.138E-07
S	1.72E-17	3.16E-15	1	2.30E-12	0.001511	2.76E-10	3.43E-15	2.62E-17	1	0.671	1	8.25E-08	0.01953	4.50E-09	2.21E-08	5.10E-16	9.85E-15	1.39E-11	2.63E-05	0

II	N	D	E	F	M	A	My	J	Jl	S	O	N	D	E	F	M	My	Ju	A	S	
N	0	0.8535	5.52E-10	0.1613	0.009466	0.008876	5.68E-06	3.22E-08	0.6306	0.08973	0.1495	6.68E-05	3.53E-06	0.2066	1.27E-06	0.2459	0.3191	0.3358	0.1055	1.91E-08	
D	1	0.685E-10	6.85E-10	0.4271	0.02608	0.003957	1.89E-06	1.97E-09	0.7896	0.1578	0.2281	0.0001712	9.56E-06	0.3753	3.25E-06	0.435	0.7263	0.536	0.275	2.94E-08	
E	1.05E-07	1.30E-07	0	1.25E-11	5.89E-08	2.26E-15	1.85E-25	1.40E-21	9.32E-08	4.03E-09	0.0001372	0.001975	0.003206	1.06E-10	2.53E-05	1.28E-13	2.60E-15	2.22E-13	2.13E-10	0.1398	
F	1	1	2.38E-09	0	0.0287	2.54E-05	2.15E-11	5.91E-13	0.9889	0.6284	0.2671	4.50E-05	1.00E-06	0.9851	9.88E-08	0.7402	0.358	0.6497	0.7524	7.43E-11	
M	1	1	1.12E-05	1	0	1.50E-07	1.85E-15	3.01E-16	0.1022	3.19E-09	0.3186	0.02204	0.003345	0.07374	0.003775	0.01974	0.001464	0.01473	0.1109	8.79E-07	
A	1	0.7519	4.29E-13	0.00482	2.88E-05	0	0.1918	3.06E-05	0.005987	3.30E-06	0.001413	1.68E-09	6.62E-12	6.57E-05	3.35E-14	9.83E-06	2.20E-05	2.85E-05	1.98E-05	7.36E-14	
My	0.001079	0.0003597	3.51E-23	4.09E-09	3.52E-13	1	0	5.41E-06	4.95E-05	1.18E-13	1.39E-05	7.97E-15	1.08E-20	9.88E-11	5.14E-28	3.84E-14	5.90E-14	7.08E-13	2.88E-11	3.21E-22	
J	6.11E-06	3.74E-07	2.66E-19	1.12E-10	5.73E-14	0.005805	0.001027	0	4.44E-06	2.85E-14	4.71E-07	6.24E-14	2.62E-18	4.23E-12	3.33E-23	1.22E-14	1.10E-14	2.43E-14	1.61E-12	1.68E-19	
Jl	1	1	1.77E-05	1	1	1	0.009407	0.0008428	0	0.5037	0.3075	0.0009134	0.0001854	0.7342	0.0001588	0.8617	0.6401	0.9765	0.6269	2.10E-07	
S	0	1	1	1	1	1	0.0006274	2.24E-11	5.42E-12	1	0	0.6362	0.002085	0.0001242	0.6045	5.34E-05	0.3593	0.1717	0.3035	1.36E-07	
O	1	1	0.02607	1	1	1	0.2686	0.002648	8.95E-05	1	0	0.08985	0.03568	0.3716	0.05658	0.2486	0.09245	0.2272	0.4352	0.0008688	
N	0.01269	0.03253	0.3753	0.008551	1	3.19E-07	1.51E-12	1.19E-11	0.1736	0.3962	1	0	0.7026	0.0002734	0.7784	1.39E-05	7.07E-07	1.98E-05	0.0002955	0.03179	
D	0.0006703	0.001816	0.6092	0.0001902	0.6355	1.29E-09	2.06E-18	4.98E-16	0.03522	0.02359	1	1	0	1.29E-05	0.4708	1.97E-07	2.85E-09	1.92E-07	1.57E-05	0.04695	
E	1	1	2.01E-08	1	1	1	0.01247	1.88E-08	8.04E-10	1	1	0.05195	0.002446	0	4.64E-06	0.6914	0.4042	0.636	0.7694	2.69E-09	
F	0.000241	0.0006182	0.004812	1.88E-05	0.7172	6.37E-12	9.76E-26	6.32E-21	0.03016	0.01015	1	1	1	0.000882	1	0.101E-08	1.97E-11	1.81E-08	9.27E-06	0.001241	
M	1	1	2.43E-11	1	1	1	0.001867	7.29E-12	2.31E-12	1	1	0.002642	3.75E-05	1	1.91E-06	0	0.7706	0.8768	0.4171	9.93E-12	
My	1	1	4.94E-13	1	0.2781	0.004184	1.12E-11	2.10E-12	1	1	1	0.0001342	5.41E-07	1	3.74E-09	1	0	0.8131	0.2728	4.09E-14	
Ju	1	1	4.22E-11	1	1	1	0.005418	1.34E-10	4.62E-12	1	1	0.003769	3.65E-05	1	3.44E-06	1	1	1	0	0.4581	1.54E-11
A	1	1	4.04E-08	1	1	1	0.003768	5.47E-09	3.07E-10	1	1	0.05615	0.002979	1	0.001762	1	1	1	0	3.62E-09	
S	3.62E-06	5.59E-06	1	1.41E-08	0.0001669	1.40E-11	6.10E-20	3.19E-17	3.99E-05	2.58E-05	0.1651	1	1	5.12E-07	0.2357	1.89E-09	7.77E-12	2.92E-09	6.89E-07	0	

Del total de individuos muestreados el 56,3% fueron hembras y el 47,7% machos. Para el período noviembre 2009-noviembre 2010, el 58% del total se correspondieron con individuos hembras y el 42% con machos y para el período diciembre 2010-octubre 2011 las hembras representaron el 53,7% de los ejemplares muestreados.

En general se observó un predominio de hembras en la población a lo largo de todo el período de estudio (noviembre 2009-setiembre 2011), salvo para los meses de mayo-julio de 2010 (**Fig. 9**). Las hembras fueron predominantes durante los meses de octubre – diciembre para ambos ciclos estudiados. Durante el resto del año, no se encontraron diferencias significativas (**Tabla 6**).

Los machos predominaron en las clases de talla menores y las hembras en las mayores, con un predominio estadísticamente significativo sobre los machos, a partir de los 26 cm de longitud (**Fig. 10; Tabla 7**).

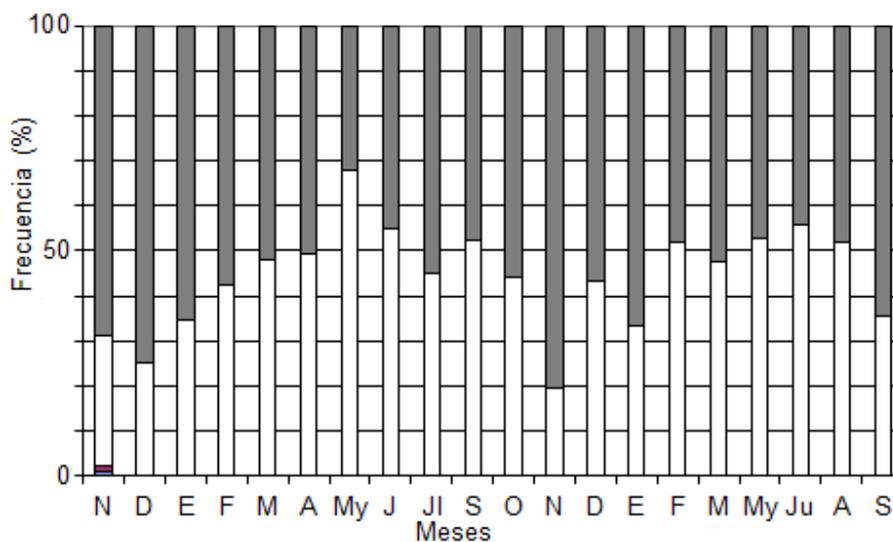


Figura 9. Proporción de hembras (gris) y machos (blanco) por mes para período noviembre 2009 – setiembre de 2011. (Ma: Marzo; Jl: Julio).

Tabla 6. Meses y años de muestreo, total de individuos muestreados por sexo y valor de la prueba de chi-cuadrado (χ^2) (En negrita se muestran las diferencias significativas entre sexos).

Mes	Total	Hembras	Machos	χ^2
Noviembre 2009	135	95	40	22.41
Diciembre 2009	191	143	48	47.25
Enero 2010	174	114	60	16.76
Febrero 2010	144	83	61	3.36
Marzo 2010	159	83	76	0.31
Abril 2010	97	49	48	0.01
Mayo 2010	197	63	130	22.79
Junio 2010	149	67	82	1.51
Julio 2010	58	32	26	0.62
Setiembre 2010	126	60	66	0.29
Octubre 2010	61	34	27	0.80
Noviembre 2010	186	150	36	69.87
Diciembre 2010	113	76	41	10.84
Enero 2011	175	117	58	19.89
Febrero 2011	181	87	94	0.27
Marzo 2011	178	93	85	0.36
Mayo 2011	156	74	82	0.41
Junio 2011	143	63	80	2.02
Agosto 2011	106	51	55	0.15
Setiembre 2011	152	98	54	12.74

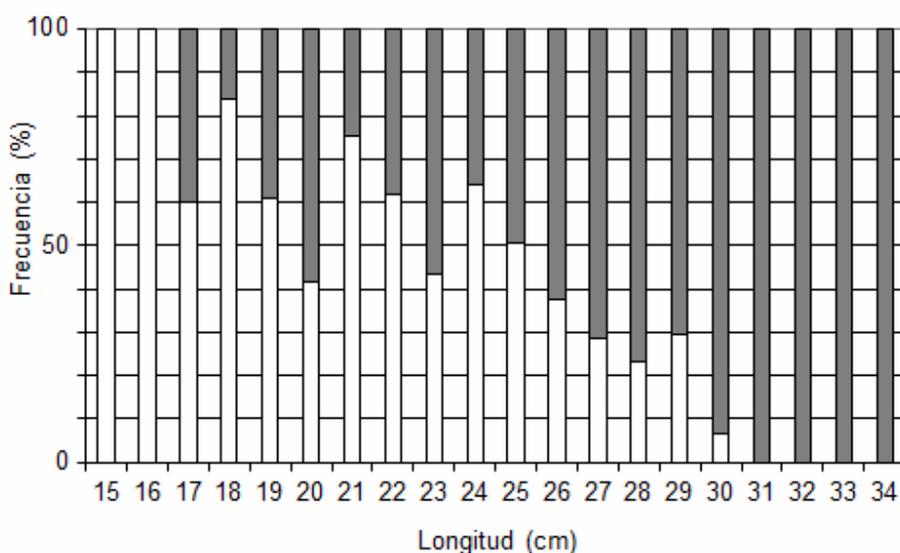


Figura 10. Proporción de sexos por tallas para hembras (gris) y machos (blanco) durante el período noviembre 2009 – setiembre de 2011.

Tabla 7. Longitud de los individuos muestreados, total de individuos muestreados por sexo y valor de la prueba de chi-cuadrado (χ^2) (En negrita se muestran las diferencias significativas entre sexos).

Longitud (cm)	Total	Hembras	Machos	χ^2
15	2	0	2	2.00
16	1	0	1	1.00
17	3	1	2	0.33
18	24	3	21	13.50
19	18	7	11	0.89
20	24	14	10	0.67
21	134	33	101	34.51
22	55	21	34	3.07
23	163	92	71	2.71
24	400	144	256	31.36
25	629	311	318	0.08
26	636	396	240	38.26
27	483	344	139	87.01
28	231	177	54	65.49
29	17	12	5	2.88
30	46	43	3	34.78
31	11	11	0	11.00
32	2	2	0	-
33	1	1	0	-
34	1	1	0	-

La talla estimada de primera madurez para los machos fue de 21,5 cm (**Fig. 11**). Los parámetros de la ecuación fueron: $a = 1,75$ y $b = -4,87$. El valor del coeficiente de correlación ($r = 0,824$), fue significativo ($p < 0,05$). Para las hembras, la talla estimada de primera madurez fue de 20,5 cm y los parámetros estimados de la ecuación fueron: $a = 1,59$ y $b = -4,33$, con un coeficiente de correlación ($r = 0,946$), significativo ($p < 0,05$).

La relación longitud-peso ($P = 0,0175$, $Lt = 3,029$), calculada para el total de individuos analizados fue significativa ($n = 2960$, $b = 3,029$; $sb = 0,015$; $tc = 201,9 > 1,96$) con un coeficiente de correlación significativo ($r = 0,952$; $p < 0,05$) (**Fig. 12**). Si bien el parámetro b fue levemente superior a 3 ($b = 3,029$), la especie presentó una relación isométrica ($b = 3$; $p < 0,05$), lo que sugiere que el crecimiento en longitud es proporcional al peso.

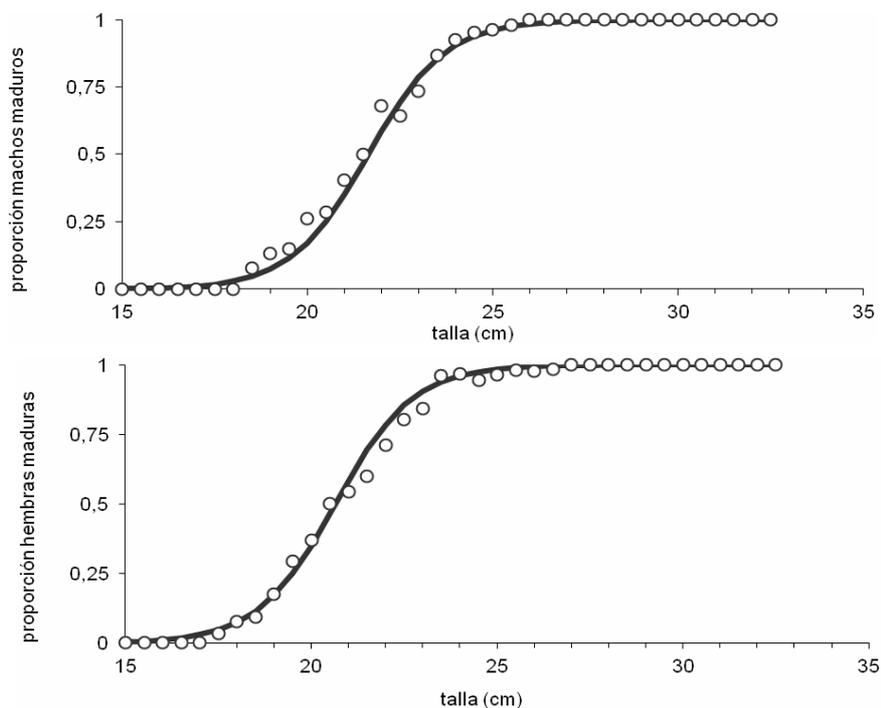


Figura 11. Curva logística calculada para la estimación de la talla de primera madurez sexual de machos (arriba) y hembras (abajo) de la lacha en la Laguna de Rocha (Círculos representan datos observados; línea continua valores estimados según el modelo) (N machos= 574; N hembras= 759).

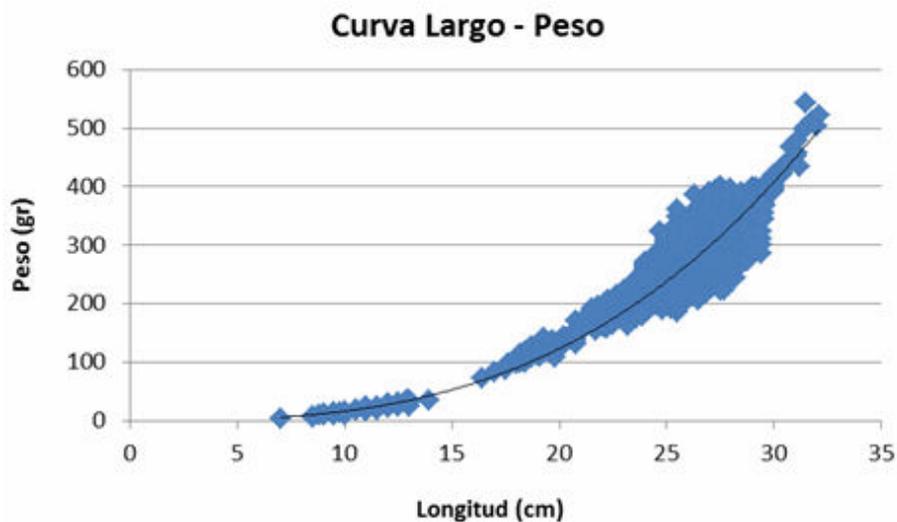


Figura 12. Relación longitud-peso de la lacha en la Laguna de Rocha (n=2960)

Análisis del factor de condición (K)

El K presentó los valores más altos cuando la barra estuvo abierta, alcanzando su valor máximo en setiembre de 2010 (1,782) y los valores más bajos con la barra cerrada, durante el período de sequía severa, con un mínimo en junio de 2011 (0,937) (**Fig. 13**). En general, se observó que el K aumenta durante los meses previos al desove (julio – setiembre) y disminuye durante la época reproductiva (octubre - diciembre), alcanzando los valores más bajos después del desove (enero-febrero). Se encontraron diferencias significativas para el valor de K entre los períodos de maduración gonadal, desove y regresión (Test de Kruskal – Wallis KW= 11,09; p= 0,0039 < 0,05) (**Tabla 8**).

Los valores de K estimados para otoño del año 2010 (marzo-junio) fueron mayores y significativamente diferentes (p< 0,05), a los estimados para otoño de 2011. Asimismo, en los meses siguientes (julio-setiembre), cuando la sequía se vuelve más severa, los valores de K fueron aún menores. Este fenómeno podría estar relacionado al aumento sostenido en la conductividad (**Fig. 14**), ya que en general se observa que a medida que esta va aumentando a los largo del año, el estado nutricional de las hembras desciende bruscamente.

El mínimo valor de K se encontró en junio 2011 (K=0,937). Asimismo, en coincidencia con el aumento en el nivel de agua de la laguna y la posterior apertura de la barra (agosto 2011), se observó un aumento significativo (p< 0,05) en la condición de los individuos a partir de agosto de 2011. Sin embargo, aunque el valor de K aumentó en el mes de septiembre de 2011(1,43), este valor es significativamente más bajo que el valor estimado para septiembre del año 2011 (1,43 y 1,78 respectivamente).

Tabla 8. Diferencias en el valor de K para los períodos de maduración gonadal, desove y regresión identificados a lo largo del año según el test de Kruskal – Wallis. Los valores estadísticamente significativos se presentan en negrita.

	Maduración gonadal	Desove	Regresión gonadal
Maduración gonadal	0	0.3413	0.006536
Desove	0.05143	0	0.005766
Regresión gonadal	0.01961	0.0173	0

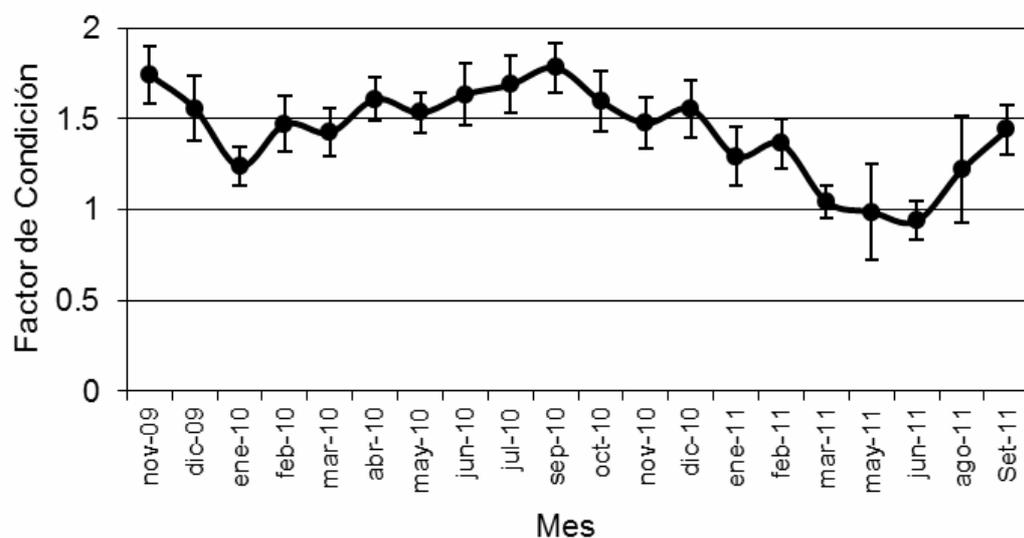


Figura 13. Evolución del Factor de Condición de los individuos de lacha en la laguna de Rocha para el período estudiado. (N=1758)

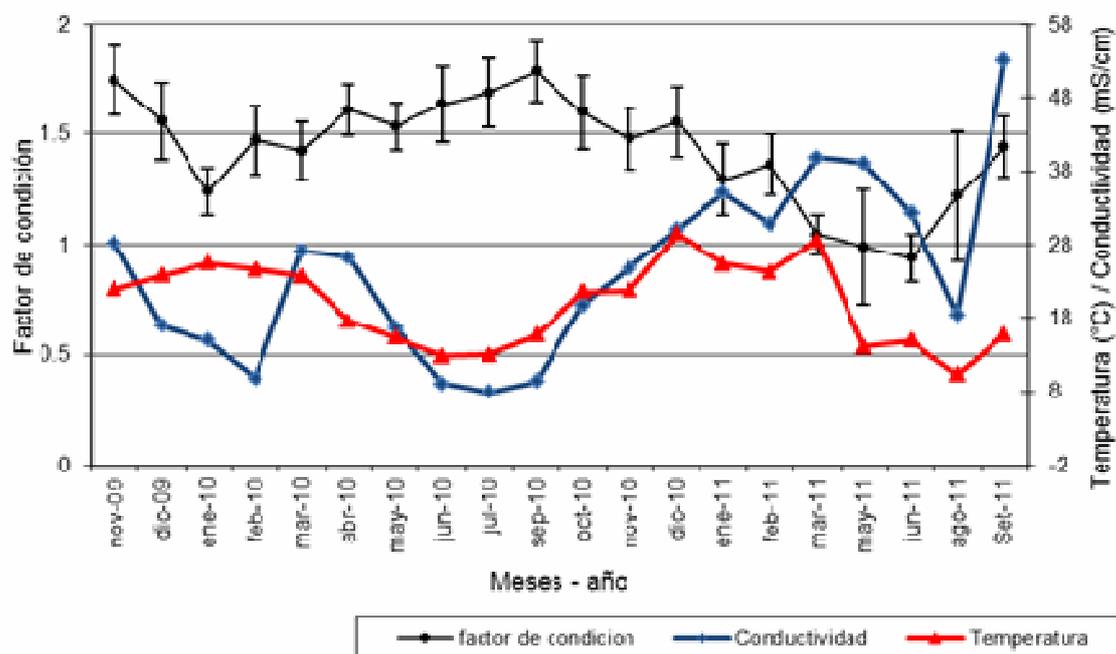


Figura 14. Evolución del Factor de Condición de los individuos y de las condiciones de salinidad y conductividad en la laguna de Rocha para el período estudiado. (N=1758)

Validación de la escala macroscópica a partir del análisis histológico.

Los estadios macroscópicos de maduración gonadal se validaron a través del análisis histológico. Se observaron diferentes características morfológicas de las gónadas en los distintos grados de madurez, fácilmente reconocibles a simple vista, que se relacionan con distintas características a nivel celular. Para la especie estudiada, se determinó una escala de seis grados de estadios gonadales, la cual se presenta en la **Tabla 9**.

Como consecuencia de la selectividad del arte de pesca utilizado para capturar los ejemplares utilizados para llevar a cabo este trabajo, los individuos más pequeños (inmaduros) estuvieron poco representados. Los ejemplares grado 1 representaron menos del 3% y los de grados 2 representaron el 5% del total de ejemplares analizados. Sin embargo, se consiguieron relacionar sus características macro-micro de manera satisfactoria.

Tabla 9. Características macroscópicas y microscópicas de los ovarios para cada estadio de maduración.

Grado de Madurez	Características Macroscópicas	Características Microscópicas
1 - Inmaduro	Ovarios muy pequeños Translúcidos No se distinguen ovocitos a simple vista	Núcleo grande. Citoplasma de color uniforme (sin vacuolas) Ovocitos en Crecimiento primario (previtelogénicos) . De pequeño tamaño. Ovarios de poco volumen. Lamelas ovigeras muy separadas entre sí.
2- Maduración Inicial En Desarrollo	Ovarios de mayor tamaño que grado 1 Color anaranjado - amarillo. No uniforme No se distinguen ovocitos	Predominancia de ovocitos en crecimiento primario (previtelogénicos) Aparición de gránulos de vitelo (Ovocitos en vitelogénesis primaria) Distancia entre lamelas ovigeras disminuye.
3- Maduración Desarrollo avanzado	Ovarios continúan aumentando su tamaño, ocupando mitad de la cavidad abdominal. Color amarillo o naranja claro. Firmes al tacto Alta vascularización Ovocitos distinguibles	Gránulos de vitelo más evidentes en el citoplasma, pudiendo ocuparlo completamente (Vitelogénesis tardía) Vacuolas lipídicas se agrupan alrededor del núcleo Lamelas ovigeras con muy poco espacio entre sí.
4- Desovante	Ovarios grandes, ocupando casi la totalidad de la cavidad abdominal. Color amarillo claro, casi translúcido. Gelatinoso al tacto Ovocitos hidratados de gran tamaño, fácilmente distinguibles.	Ovocitos comienzan la Hidratación . Brusco aumento de tamaño. Adoptan morfología irregular, grandes gotas lipídicas en citoplasma. Núcleo periférico No se distinguen fácilmente las lamelas ovigeras
5- Desovado Parcial Post-desove	Ovarios disminuyen su tamaño con respecto al grado anterior Color amarronado, con zonas hemorrágicas Ovarios semi flácidos, acuosos Ovocitos identificables a simple vista, aunque en menor medida que estado anterior.	Alta frecuencia de Folículos post-ovulatorios . Mayor espacio entre ovocitos. Presencia de ovocitos en vitelogénesis total y en hidratación, que serán expulsados en la siguiente puesta. Aumenta distancia entre las lamelas ovigeras
6- Post-Puesta Regresión	Ovarios muy pequeños. Tamaño similar a grado 1. Color anaranjado, homogéneos. No se observan ovocitos	Ovocitos vitelados en distintas fases de reabsorción (Atresia) Alta frecuencia de ovocitos del stock de reserva. Ovarios distendidos. Mayor separación entre las lamelas ovigeras

En general, la mayor dificultad para distinguir macroscópicamente las gónadas de las hembras se dio entre los individuos en maduración inicial (Grado 2) y en regresión gonadal (Grado 6). En ambos casos se observaron gónadas pequeñas y sin ovocitos distinguibles a simple vista. Sin embargo, teniendo en cuenta la coloración (anaranjado homogéneo en el caso de

individuos en regresión y amarillentos en los inmaduros) y la morfología (más irregular en el caso de individuos en regresión) fue posible identificar correctamente cada estadio (**Fig. 15**).

Los demás estadios de maduración no presentaron demasiadas dificultades para su identificación. Individuos en grado 3 fueron fácilmente reconocibles a simple vista debido a la alta vascularización de las gónadas, su turgencia y color. Los ovarios clasificados como grado 4 ocuparon casi la totalidad de la cavidad abdominal y sus ovocitos se distinguen fácilmente a simple vista. Asimismo, y a diferencia de las gónadas en desove parcial (grado 5) no presentan zonas hemorrágicas y son más firmes al tacto.

Un individuo en grado 4 puede rápidamente convertirse en grado 5 cuando comienza a desovar. Si en el desove libera escasa cantidad de óvulos, su aspecto macroscópico no permitiría clasificarlo como un desovante parcial ya que sus características podrían continuar siendo la de un grado 4. En estos casos el análisis histológico es la única herramienta para clasificarlos correctamente.



Figura 15. Aspecto macroscópico de diferentes estadios de maduración gonadal para ejemplares hembras y machos (La barra negra representa 5 cm; la característica de cada grado se describe en la Tabla 9).

Histología del ovario y ovogénesis

Anatomía macroscópica de los ovarios

Los ovarios de la lacha son órganos pares y fusiformes en sentido longitudinal. Presentan diferente tamaño, grado de turgencia y vascularización dependiendo del estado de maduración (**Tabla 9**). En corte transversal, se observa que el extremo anterior presenta forma redondeada, la parte media del órgano es la que presenta un mayor grosor, y se va afinando hacia el extremo posterior, donde termina en ángulo (**Fig. 16**). La túnica ovárica que recubre el órgano es gruesa y de ella parten tabiques hacia el interior donde se encuentran los ovocitos en distintos grados de desarrollo. La gónada de la lacha pertenece al tipo denominado cistovárico, donde los ovocitos son liberados a una cavidad delimitada en el propio ovario, que se continúa con el oviducto.

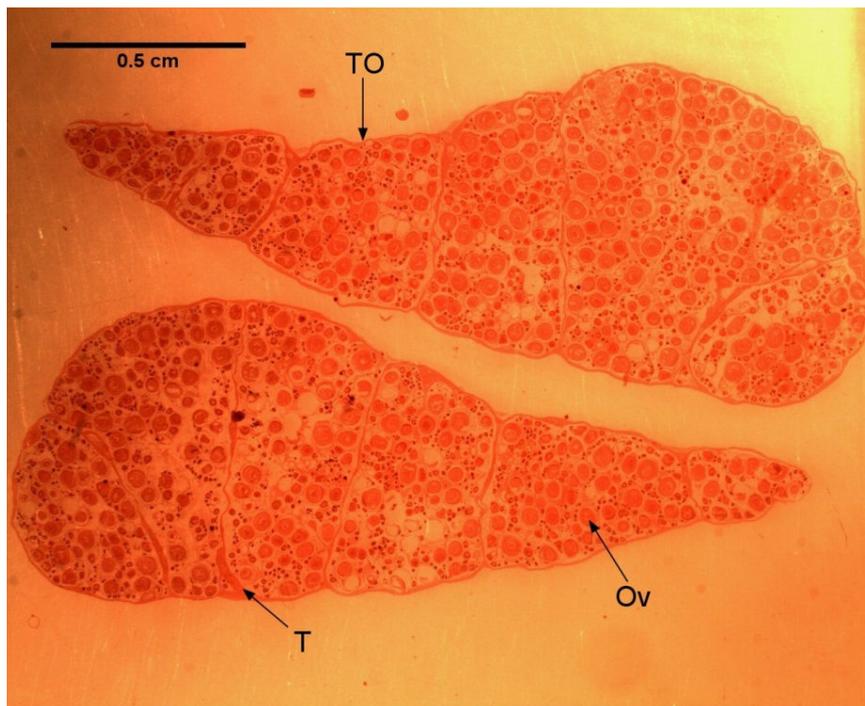


Figura 16. Corte transversal de ovario de lacha (*B. aurea*), donde se observa la túnica ovárica (TO); los tabiques (T) y los ovocitos en distinto grado de desarrollo (Ov).

Tipos de ovocitos identificados

Los ovocitos de la lacha son transparentes, con un vitelo amarillento. Histológicamente, se observa que este vitelo se encuentra dividido en grandes vacuolas que se van fusionando a medida que progresa la maduración. No se observó gota oleosa en ninguno de los cortes histológicos analizados.

Durante el proceso de maduración ovocitaria se observaron cambios a nivel del núcleo, citoplasma y membranas que envuelven al ovocito. En este sentido, uno de los eventos más importantes en éste proceso es la formación y acumulación de vitelo en el citoplasma.

En base al estudio microscópico, se observaron diferentes tipos de ovocitos, que comprenden los siguientes estadios: crecimiento primario, alvéolos corticales, vitelogénesis, maduración y atresia.

1. Crecimiento primario: Fase inicial, donde fue posible distinguir 2 etapas (**Fig. 17**).

a. Etapa núcleo-cromatina. Se observaron ovocitos de pequeño tamaño y de forma irregular. Presenta un citoplasma fuertemente basófilo y teñido uniformemente (sin vacuolas). El núcleo es grande, esférico y en su interior se observaron gránulos de cromatina.

b. Etapa perinuclear. A medida que el desarrollo continúa, el tamaño del ovocito aumenta y su forma es redondeada o poligonal. El núcleo es circular y presenta múltiples nucléolos en su periferia y contacto con la envoltura nuclear. El citoplasma es homogéneo y menos basófilo que en el estado anterior. Comienza a desarrollarse la pared folicular. El diámetro medio de estos ovocitos fue de 66,68 μm . con un desvío de 38,40 μm (**Fig. 17**)

Los ovocitos en crecimiento primario se encontraron en todos los estados de desarrollo ovárico y conformaron la totalidad de los ovarios en las hembras juveniles. El diámetro medio de estos ovocitos fue de 63,67 μm . con un desvío de 16,8 μm (**Fig. 23 y Tabla 10**).

2. Alvéolos corticales: Se observa la aparición de vesículas (alvéolos) en el citoplasma (**Fig. 17**). Los ovocitos adoptan una forma más redondeada y aumentan de tamaño. El núcleo es

grande y presenta numerosos nucléolos en su periferia, aunque en menor cantidad que en la fase anterior. A medida que este estado avanza, las vesículas en el citoplasma aumentan de tamaño y número y pueden formar varias filas en su periferia. Aún no hay aparición de vitelo. Se distingue la envoltura vitelina y la pared folicular. Este estado determinaría el inicio de la maduración. El tamaño medio de estos ovocitos fue de $120,74 \mu\text{m}$ con un desvío de $41,23 \mu\text{m}$ (**Fig 23 y Tabla 10**).

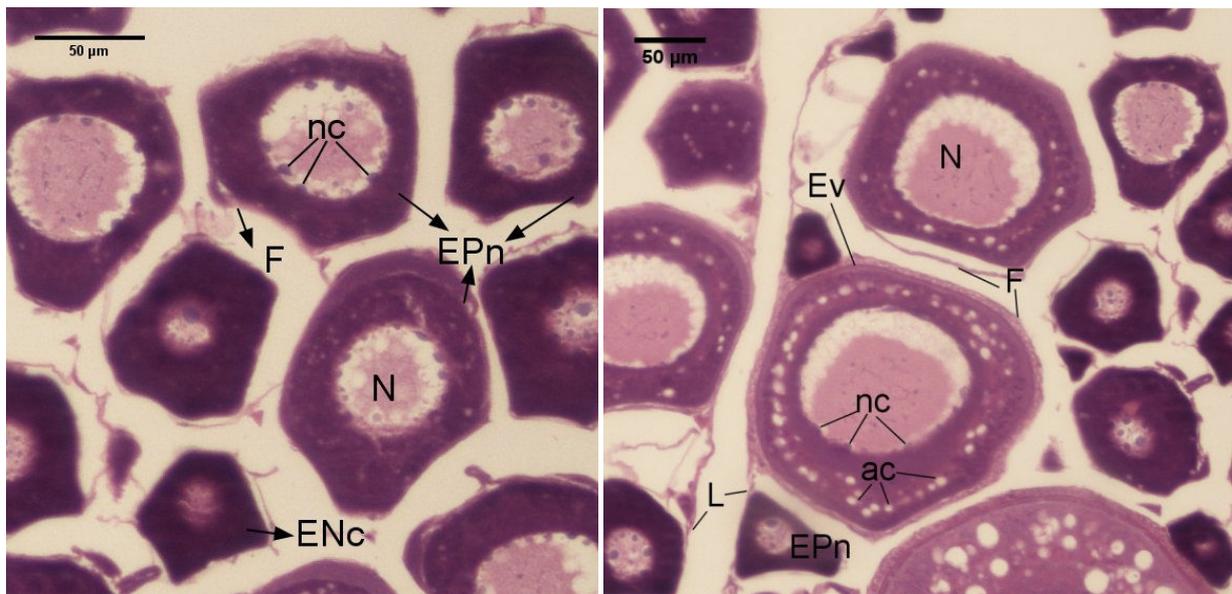


Figura 17. Corte de ovario. Se observan ovocitos en crecimiento primario (izquierda) y en alvéolos corticales (derecha). ENc- Etapa Núcleo-Cromatina; EPn- Etapa Perinuclear; N-núcleo; nc. Nucléolos; F-folículo; ac.- alveolos corticales; Ev- Envuelta vitelina; L-lumen.

3. Vitelogénesis: Se caracterizó por la aparición de vesículas de vitelo en el citoplasma (**Fig. 18**). El núcleo se vuelve acidófilo y se tiñe uniformemente. No se distinguen varios nucléolos. El citoplasma es menos basófilo que en el estado anterior y en él se observa la aparición de gránulos de vitelo. A medida que la maduración avanza, el número y tamaño de estos gránulos (eosinófilos) aumenta, llegando a ocupar casi la totalidad del citoplasma. Los ovocitos también aumentan su tamaño considerablemente. Envolviendo el ovocito se distingue claramente la envoltura vitelina y la pared folicular de mayor grosor que en el estado anterior. El tamaño medio de estos ovocitos fue de $373,77 \mu\text{m}$ con un desvío de $117,29 \mu\text{m}$ (**Fig 23 y Tabla 10**).

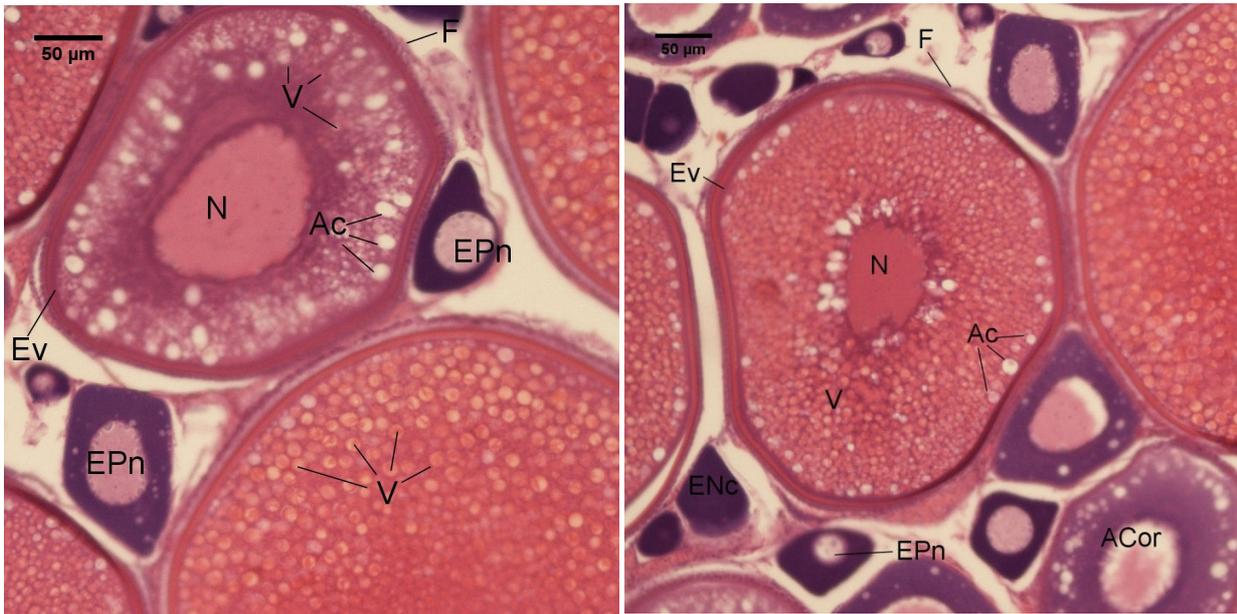


Figura 18. Corte de ovario. Se observan ovocitos en vitelogénesis temprana (izquierda) y en vitelogénesis tardía (derecha). V. gránulos de vitelo; ac.- alveolos corticales; N-núcleo; Ev- Envuelta vitelina; F-folículo; EPn- Etapa Perinuclear; ACor- Etapa alvéolos corticales; ENc- Etapa Núcleo-Cromatina.

4. Maduración: Esta fase está caracterizada por la migración del núcleo hacia la periferia del citoplasma y la fusión de los gránulos de vitelo (**Fig. 19**). El ovocito aumenta considerablemente su tamaño y presenta abundantes gránulos de vitelo en su citoplasma. Dichas estructuras presentaron dos coloraciones ante la tinción: un tipo es fuertemente eosinófilo y se presenta en forma de gránulos y el otro adopta un color blanco – transparente y se organiza formando grandes gotas en el citoplasma. El núcleo es eosinófilo y pierde su forma redondeada característica de los estados anteriores, pasando a adoptar una forma irregular. Por fuera del ovocito se observa en la pared folicular la teca y la granulosa. A medida que avanza este estado, los glóbulos de vitelo se fusionan formando una masa más grande y los gránulos eosinófilos tienden a disgregarse.

El tamaño medio de estos ovocitos fue de 580 μm y un desvío de 187,32 μm (**Fig. 23** y **Tabla 10**).

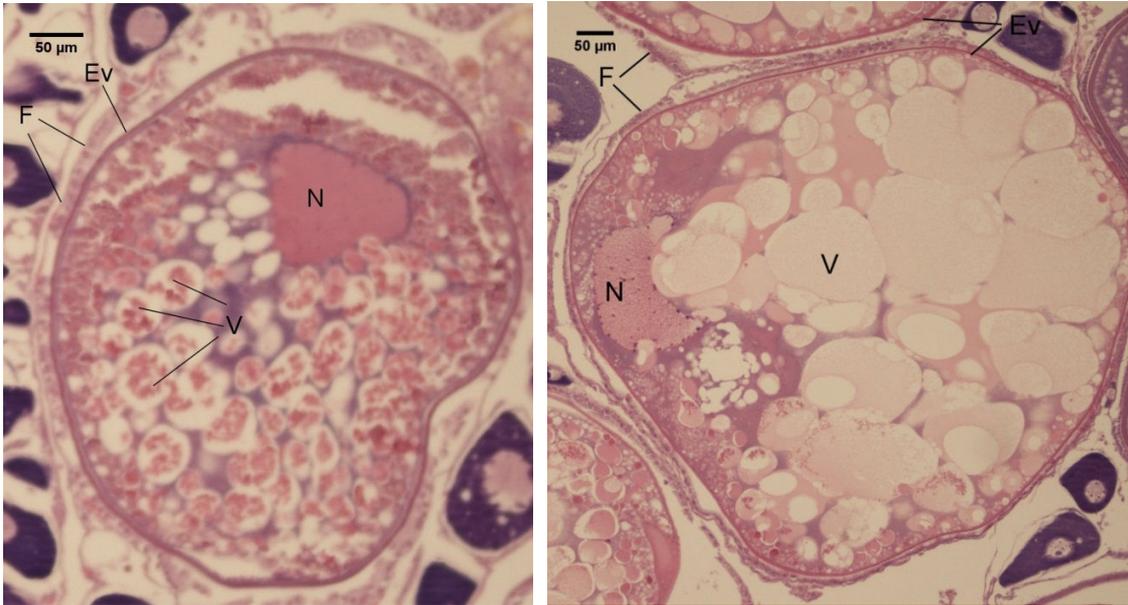


Figura 19. Corte de ovario. Se observan ovocitos en maduración con el núcleo migrando hacia la periferia (N) en la figura de la izquierda y el núcleo (N) próximo a la membrana ovocitaria para ser liberado como corpúsculo polar en la imagen de la derecha. En ambos casos se observa que el vitelo glico-proteico se encuentra en desintegración que es el signo que muestra que el ovocito se encuentra hidratándose (V. gránulos de vitelo). Ev- Envuelta vitelina; F- folículo.

5. Hidratación: Esta etapa se caracterizó por un gran incremento en el tamaño del ovocito y en una mayor coalescencia de los gránulos de vitelo (**Fig. 20**). El ovocito adquiere una forma más irregular y se observa una disminución en el tamaño de la envoltura vitelínica. En el inicio de esta etapa se observó una gran fusión de los glóbulos de vitelo y la desaparición del vitelo eosinófilo. El núcleo migra hasta tomar contacto con la membrana vitelínica. Conforme avanza este estado, el núcleo deja de ser visible y el ovocito alcanza su mayor tamaño. El tamaño medio de estos ovocitos fue de 743,73 µm. con un desvío de 41,40 µm (**Fig. 23** y **Tabla 10**).

6. Folículos Post-ovulatorios: La ruptura del folículo que contenía el ovocito (que es liberado en el lumen del ovario), deja los folículos post-ovulatorios como evidencia de un desove reciente (**Fig. 21**). Estos folículos se caracterizan por su forma alargada, con una luz en su interior y se encuentran constituidos por hileras de células de la granulosa. Por fuera de estas, se observan las células tecaes. A medida que el folículo degenera, su tamaño disminuye y la luz en su

interior comienza a obliterarse, hasta desaparecer totalmente. En general son fácilmente identificables cuando son recientes, pero degeneran rápidamente y pueden confundirse con ovocitos en atresia.

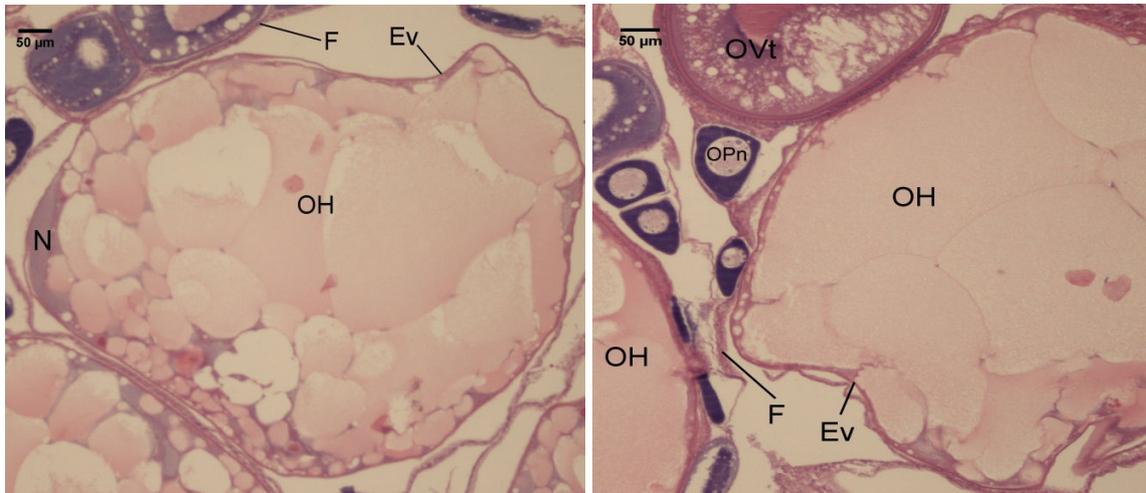


Figura 20. Corte de ovario. Se observan ovocitos en hidratación avanzada (izquierda) y casi total (derecha). A medida que avanza este estado se observa una mayor fusión de los glóbulos de vitelo. OH-ovocito hidratado; Ev- Envuelta vitelina; F- folículo; OPn- Ovocito en etapa Perinuclear; OVt- Ovocito en vitelogénesis.

7. Atresia: Esta etapa se caracteriza por una ruptura de la pared folicular y por una invasión de las células de la granulosa en el citoplasma del ovocito (**Fig. 22**). Uno de los signos que caracterizan esta etapa es la degradación de la membrana pelúcida acelular eosinófila. El ovocito presenta una forma irregular y los gránulos de vitelo comienzan a disgregarse. Las células de la granulosa aumentan su tamaño y a medida que avanza este estado se localizan entre los gránulos de vitelo y es posible identificar sus núcleos basófilos. El vitelo reabsorbido deja espacios blancos en el citoplasma y aquellos que están en proceso de reabsorción se presentan como una mancha eosinófila difusa.

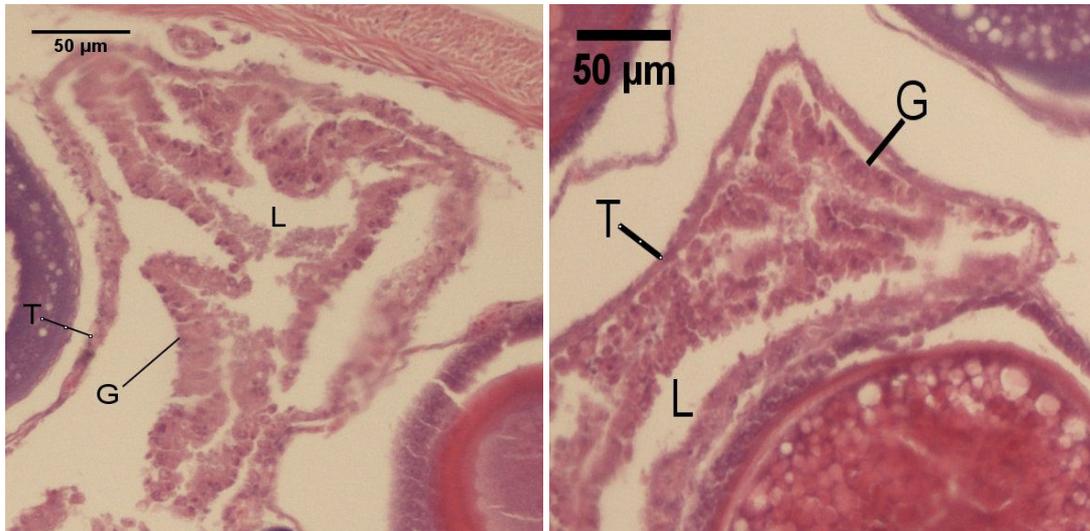


Figura 21. Corte de ovario. Se observan folículos post-ovulatorios de formación reciente (izquierda) y en atresia final (derecha). T- teca; G- granulosa; L- lumen.

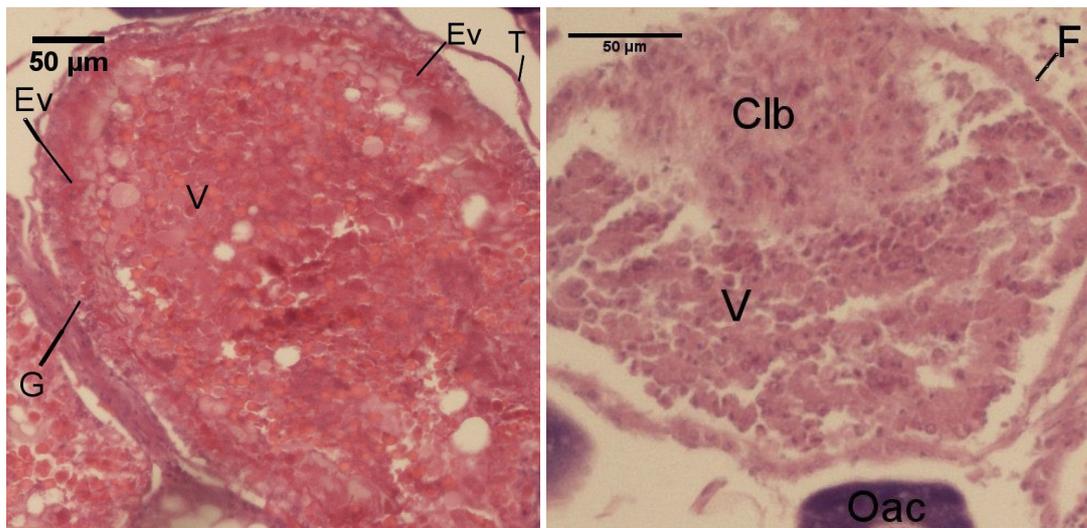


Figura 22. Corte de ovario. Se observan ovocitos en regresión inicial (izquierda) y final (derecha). Al comienzo de la regresión la envuelta vitelina (Ev) se degrada y la granulosa (G) se hipertrofia observándose varias hileras de núcleos basófilos. Hacia el final de la misma, el vitelo comienza a reabsorberse y se observan células de la línea blanca de la sangre fagocitando el ovocito (Clb). ; V- vitelo; Oac- Etapa alvéolos corticales; F- folículo.

Análisis del diámetro de los ovocitos.

La distribución del diámetro de los ovocitos encontrados en hembras desovantes se muestra en las **Figura 23** y **Figura. 24**. El grupo de mayor frecuencia se corresponde con los ovocitos de menor tamaño, en crecimiento primario (menores a 110 μm). El segundo grupo más numeroso fue el de los ovocitos en alvéolos corticales y vitelogénesis temprana (110 μm a 250 μm). Un tercer grupo se compuso por huevos en vitelogénesis total y maduración, presentando un diámetro comprendido entre los 250 μm y 580 μm . El cuarto grupo, determinado por los ovocitos más grandes (580 μm a 890 μm) se correspondió con los ovocitos en hidratación.

El análisis de la distribución de ovocitos por tamaño en un ovario en desarrollo (Grado 2) se presenta en la **Figura 25(A)**. Se observó una mayor frecuencia de ovocitos entre los 60 μm y 250 μm , correspondientes a ovocitos en crecimiento primario y alvéolos corticales (con escasa cantidad de vitelo). Sin embargo una pequeña fracción de los ovocitos ha comenzado la vitelogénesis.

El análisis de la distribución de ovocitos por tamaño en un ovario maduro e hidratado (Grado 4) se presenta en la **Figura 25(B)**. En la misma se observa que los rangos de tamaño se han desplazado, encontrándose ovocitos más grandes. Si bien siguen predominando los ovocitos en crecimiento primario y en alvéolos corticales, se observó un gran porcentaje de ovocitos entre los 300 μm y los 550 μm (vitelogénesis total) y entre los 600 μm y 850 μm (hidratados). Como es esperable para un ovario en momento de puesta, destacan por su tamaño los ovocitos hidratados.

Tabla 10. Diámetro medio y desvío estandar de los distintos grupos de ovocitos encontrados en los ovarios hidratados de lacha (*B. aurea*), resultado de aplicar el método de máxima verosimilitud (véase material y métodos) (N= 3442)

Tipo ovocito	N	Media	Desvío
Crecimiento Primario	1866	63.668	16.841
Alvéolos corticales	447	120.74	41.237
Vitelogénesis	631	373.77	117.29
Hidratado	498	744.73	41.401

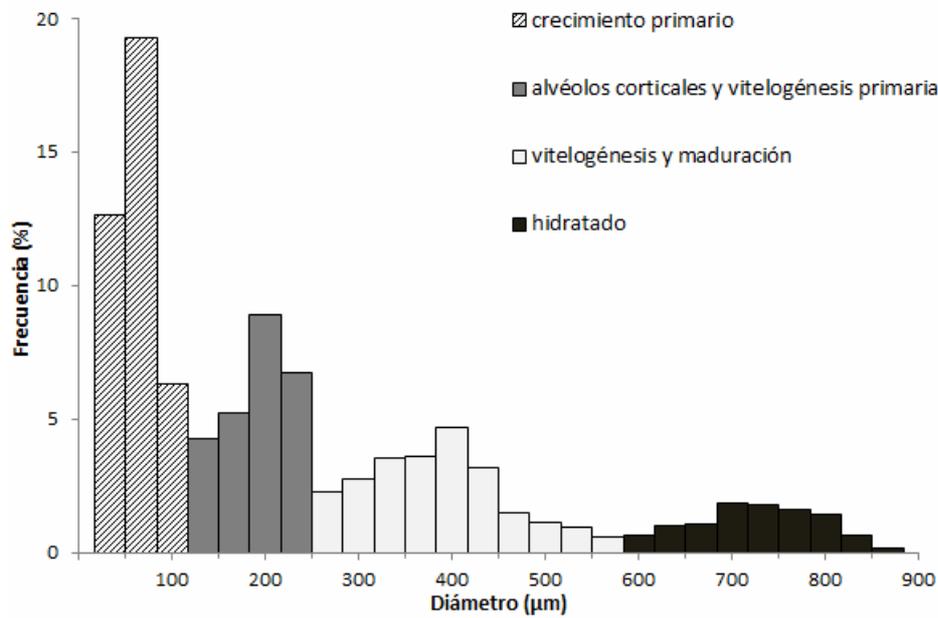


Figura 23. Distribución del diámetro de los ovocitos en ovarios hidratados de lacha (*B. aurea*). N= 3442. (Véase también **Tabla 10**)

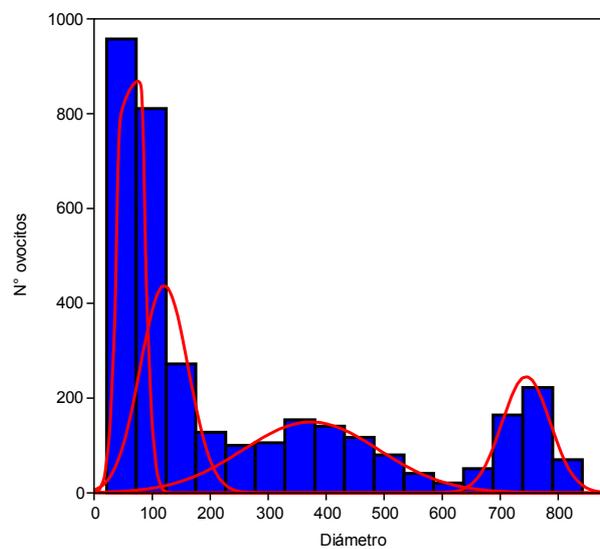


Figura 24. Distribución de los distintos grupos de ovocitos encontrados en los ovarios hidratados de lacha (*B. aurea*) y separación de grupos (línea roja) resultado de aplicar el método de máxima verosimilitud (véase material y métodos). N= 3442. (Véase también **Tabla 10**)

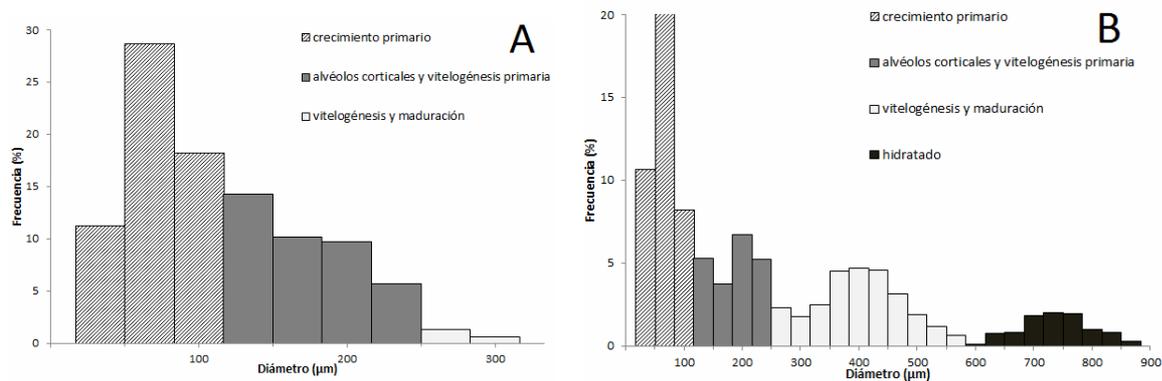


Figura 25. Distribución del diámetro de los ovocitos en un ovario inmaduro (A) y un ovario desovante (B).

Análisis del ciclo de reproducción

La evolución temporal mensual de los porcentajes de los diferentes estadios gonadales por sexo a lo largo del período estudiado (noviembre 2009 – setiembre 2011), se presenta en la **Figura 26**. Se observó una alta ocurrencia de individuos desovantes (Grado 4) y post-desovantes (Grado 5) de ambos sexos durante los meses de octubre- diciembre, lo que estaría indicando que la especie en la Laguna de Rocha desova en primavera y comienzos de verano

Este desove llega a su fin en enero, dónde se observó que casi toda la población se encuentra en post-desove y reversión gonadal (Grado 6). Sin embargo, se observan grandes diferencias interanuales en la ocurrencia de los distintos estadios de maduración durante el otoño (marzo-junio).

En marzo de 2010 hay una reaparición de individuos desovantes y post-desovantes en la población, lo que estaría indicando un segundo desove de la especie. Aunque en esta oportunidad la puesta se restringe únicamente a marzo, ya que en abril no hay desovantes, y prácticamente todos los individuos se encontraron en post-puesta y reversión gonadal. Este segundo desove no se observó en marzo de 2011, ya que toda la población se encontró en regresión gonadal, indicativo de que no hubo actividad reproductiva (**Fig. 26**).

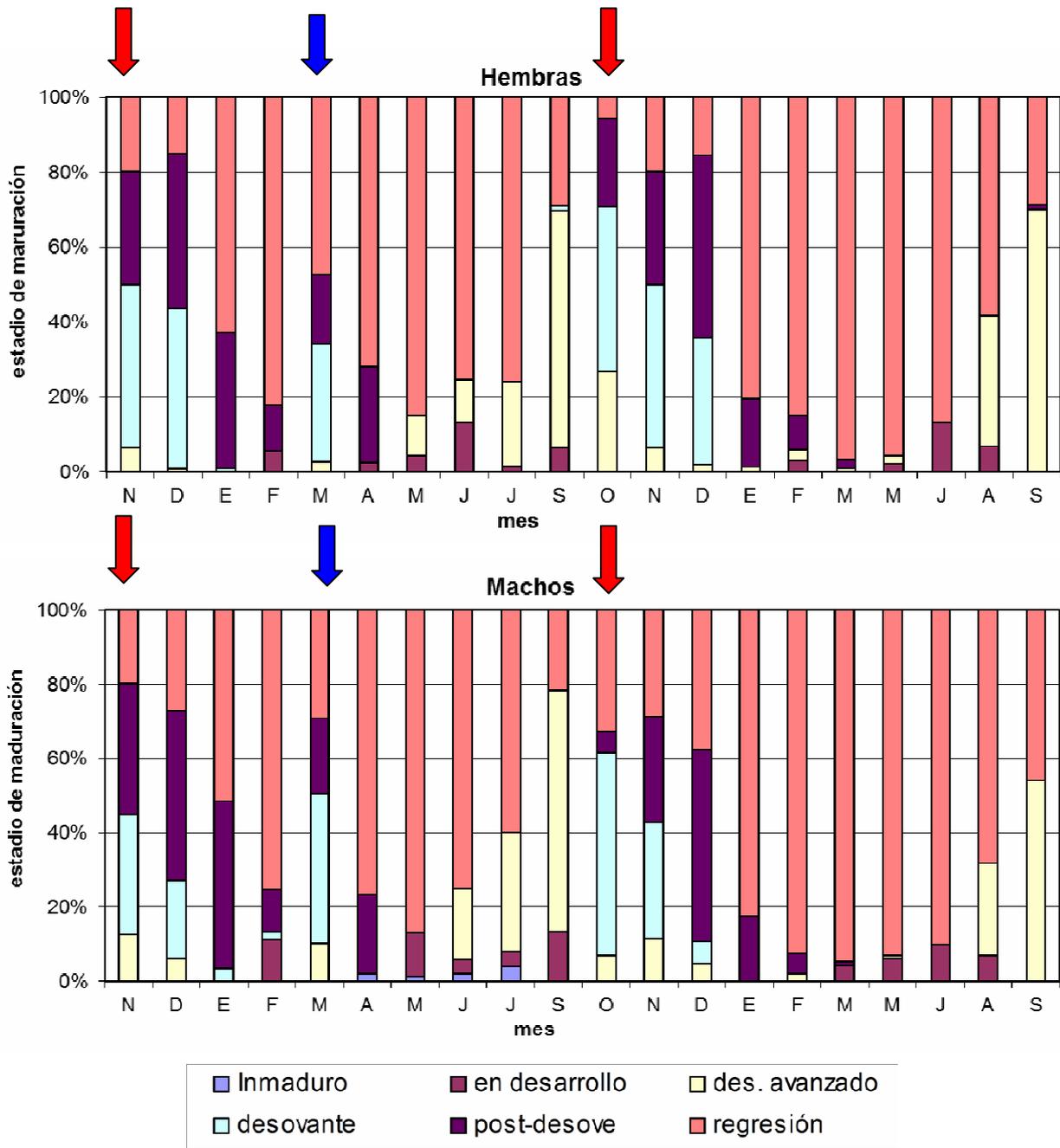


Figura 26. Porcentaje de estadios gonadales por mes y por sexo de la lacha en la Laguna de Rocha. La flecha roja indica el comienzo del desove primaveral y la flecha azul el desove encontrado en marzo de 2010. (N=2881 individuos)

Durante los meses de abril a junio de 2010 y 2011, se observó que la especie se encuentra en reposo, con una alta ocurrencia de individuos machos y hembras en reversión gonadal (Grado 6). A partir de julio y hasta setiembre de 2010 y 2011, la especie comenzaría el proceso de maduración gonadal, ya que se observó un aumento en la ocurrencia de los individuos grado 3 y grado 4. Esta maduración se presenta más tardía en el año 2011 (agosto) con respecto al año anterior (mayo). Como se mencionó más arriba, durante el año 2011 los valores de conductividad en la laguna fueron muchos más altos que el año anterior y el factor de condición de los individuos fue significativamente menor en el año 2011 con respecto al año 2010. Si bien no se continuó con el muestro más allá de setiembre de 2011, es esperable un desove en octubre dada la alta ocurrencia de individuos en desarrollo avanzado en setiembre de 2011.

La evolución temporal del índice gonadosomático (IGS) (**Fig. 27**) confirma lo descrito para la evolución temporal de los porcentajes de estadios gonadales y resultó similar para ambos sexos. El índice gonadosomático, varió de 0,42 (mayo 2011) a 6,9 (setiembre 2010) para los machos y de 0,67 (mayo 2011) a 8,4 (octubre 2010) para las hembras y se pueden identificar 3 períodos claramente diferenciados durante el periodo de estudio: desove, reposo y maduración. El test de K-W (ANCOVA) entre los distintos valores de K mostro diferencias significativas ($p < 0,05$) entre todos los períodos

1. Desove: durante los meses de octubre-diciembre; se caracterizó por un descenso brusco del IGS, luego de alcanzar sus valores máximos en meses anteriores. Asimismo, durante marzo de 2010 se observó un segundo pico de IGS, lo que indicaría un segundo desove en esta época del año. El valor de IGS de marzo 2010 es mayor y significativamente diferente ($p < 0,05$) a los valores de febrero y abril de 2010. Sin embargo para el otoño de 2011 no se observaron valores significativamente altos de IGS ($p < 0,05$), lo que indicaría que no hubo desove otoñal en ese período.

2. Reposo. Ocurre durante el período abril-junio 2010. En el año 2011 se observó que esta etapa comienza tres meses antes (enero) y continúa hasta junio como en el año anterior. Durante esta época los valores de IGS fueron significativamente ($p < 0,05$) más bajos que el resto de los meses analizados (julio-marzo).

3. Maduración gonadal. Ocurre desde julio a setiembre. Esta etapa se caracterizó por un aumento significativo ($p < 0,05$) en el valor del IGS y es cuando alcanzó su máximo valor. Este comportamiento se observó para ambos sexos y para los dos años estudiados.

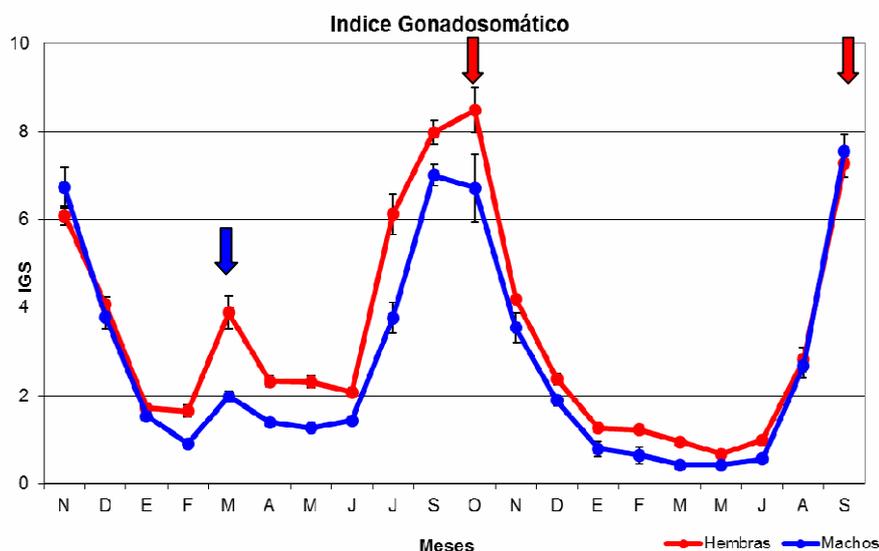


Figura 27. Evolución temporal del índice gonadosomático para machos y hembras durante el período de estudio (N machos= 903; N hembras= 1090).

Relación del ciclo de reproducción y el factor de condición, con las características ambientales

El período de desove de la lacha es coincidente con los períodos de mayor temperatura y conductividad en la laguna (**Fig. 28**). En la misma se observa que los valores de IGS disminuyen a medida que aumentan ambas variables. Sin embargo el aumento “anormal” de la conductividad ocurrida entre diciembre 2010- setiembre 2011, produjo un bajo desarrollo gonadal (**Fig. 28**) y nutricional en los individuos (**Fig. 13**). Durante este período predominaron individuos en reversión gonadal e inmaduros (**Fig. 26**).

El desove coincidió con un aumento brusco de la temperatura del agua (desde los 15,6°C en setiembre 2010 a 21,7°C en octubre 2010) predominando individuos en maduración gonadal y desovantes en la población (**Fig. 26**). Durante el invierno, predominaron los individuos

inmaduros y en reversión gonadal y en verano se observó una mayor frecuencia de individuos desovantes y post-desovantes en la población (**Fig. 24**). Tanto para el desove principal en octubre-diciembre, como para el secundario en marzo 2010, se registró a una temperatura del agua superior a 20°C.

Si bien durante los meses de principal actividad reproductiva (octubre- diciembre 2010) la barra permaneció cerrada, se observó que en los meses previos (julio-setiembre 2010) la misma se encontró abierta (**Tabla 3**). Por su parte, el desove otoñal en 2010 coincidió con la apertura de la barra luego de permanecer cerrada desde noviembre de 2009. Durante otoño de 2011 la barra permaneció cerrada y no se registró desove. Su apertura en agosto, coincidió nuevamente con el inicio de la madurez gonadal (Figura 26).

El efecto de la apertura de la barra y su relación con la madurez de las gónadas, también se relaciona con la evolución temporal del factor de condición (**Fig.13**). Los máximos valores ocurrieron cuando la barra estuvo abierta (setiembre de 2010; K= 1,782) y mínimos con la barra cerrada (junio de 2011; K= 0,937). En general, se observó un mayor valor de K en los meses previos al desove, y que este disminuye a medida que avanza la época reproductiva. El máximo observado corresponde al mes de setiembre de 2010 (1,782).

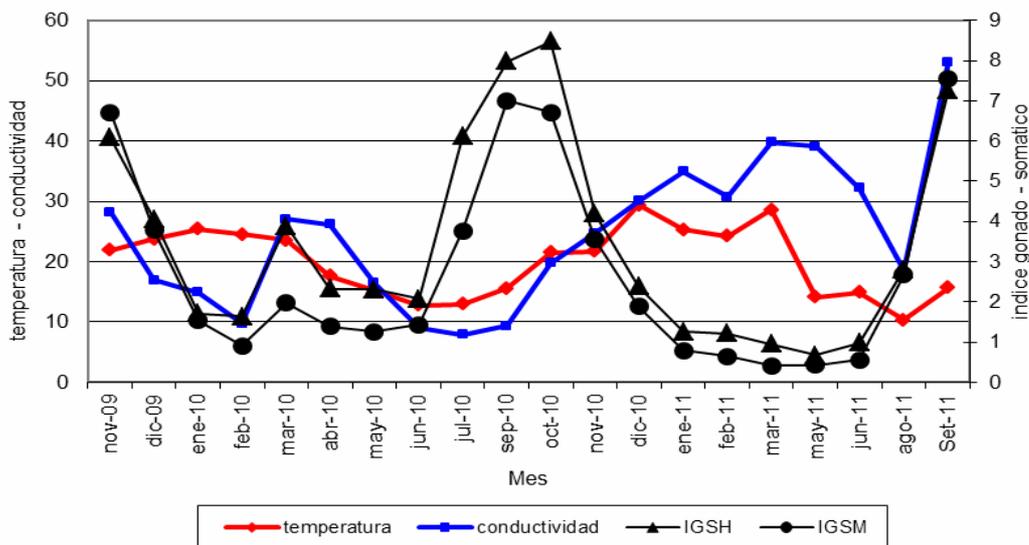


Figura 28. Evolución de la temperatura, conductividad e índice gonadosomático de machos y hembras de *B. aurea* en la laguna para el período noviembre 2009-setiembre 2011.

Fecundidad

La fecundidad parcial se incrementó en forma potencial con la talla y lineal con el peso de las hembras y el factor de condición, con valores comprendidos entre 8976 ovocitos hidratados para una hembra de 20,5 cm de longitud y 150,5 gr de peso y de 139810 ovocitos hidratados para una hembra de 32,5 cm y 631 gr de peso total.

Si bien se observó una disminución en la fecundidad a lo largo del período de puesta principal (octubre-diciembre), estas diferencias no fueron significativas ni para el período noviembre 2009 – diciembre 2010 (KW=0,42; $p=0,81 > 0,05$) ni para el período octubre 2010-diciembre 2010 (KW=1,21; $p=0,27 > 0,05$). En ambos años se observa una mayor variación de la fecundidad en la misma estación reproductiva que entre años (KW=2,38; $p=0,82 > 0,05$) (**Tabla 11**). Tampoco fueron significativas las diferencias en la fecundidad entre marzo 2010 y los desoves primaverales de 2009 y 2010 (KW= 0,65; $p=0,42 > 0,05$) (**Tabla 11**).

Tabla 11. Diferencias no significativas para la fecundidad de la lacha en la laguna de Rocha entre cada uno de los meses reproductivos considerados en este estudio (Debajo de la diagonal: test de Mann – Whitney corregido por el criterio de Bonferroni).

	nov-09	dic-10	mar-10	oct-10	nov-10	dic-10
nov-09	0	0,2979	0,4808	0,9698	0,6776	0,7913
dic-10	1	0	0,92773	0,2979	0,7595	0,3583
mar-10	1	1	0	0,4159	0,6255	0,3028
oct-10	1	1	1	0	0,7337	0,9097
nov-10	1	1	1	1	0	0,5205
dic-10	1	1	1	1	1	0

Relación fecundidad parcial-largo total

La relación entre la fecundidad (F) y la longitud fork (Lt) de las hembras se ajustó a un modelo de regresión potencial ($F=0,0013.Lt^{5,323}$), significativo ($r = 0,90$; $n= 51$; $p = 2,9-22 < 0,05$) (**Fig. 29**).

El análisis de covarianza entre la talla de las hembras y la frecuencia relativa solo mostró diferencias significativas ($p < 0,05$) cuando se compararon las relaciones entre marzo y noviembre de 2010 (Tabla 12).

Si bien durante el desove primaveral (octubre-diciembre) la fecundidad varió entre 8.712 (20,5 cm) y 139.810 (32,5 cm) ovocitos, correspondientes a diciembre de 2010 y diciembre 2011 respectivamente, el análisis de covarianza no arrojó diferencias significativas en el número de ovocitos en función de la longitud ni entre meses, ni entre años. Sin embargo, el análisis de covarianza evidenció diferencias entre el desove otoñal (marzo de 2010) y el mes de octubre 2010 (inicio desove primaveral). Para octubre 2010 se observó una fecundidad menor en función de la talla de los individuos, con valores que van de 19289 (24 cm) a 68895 (28 cm) ovocitos.

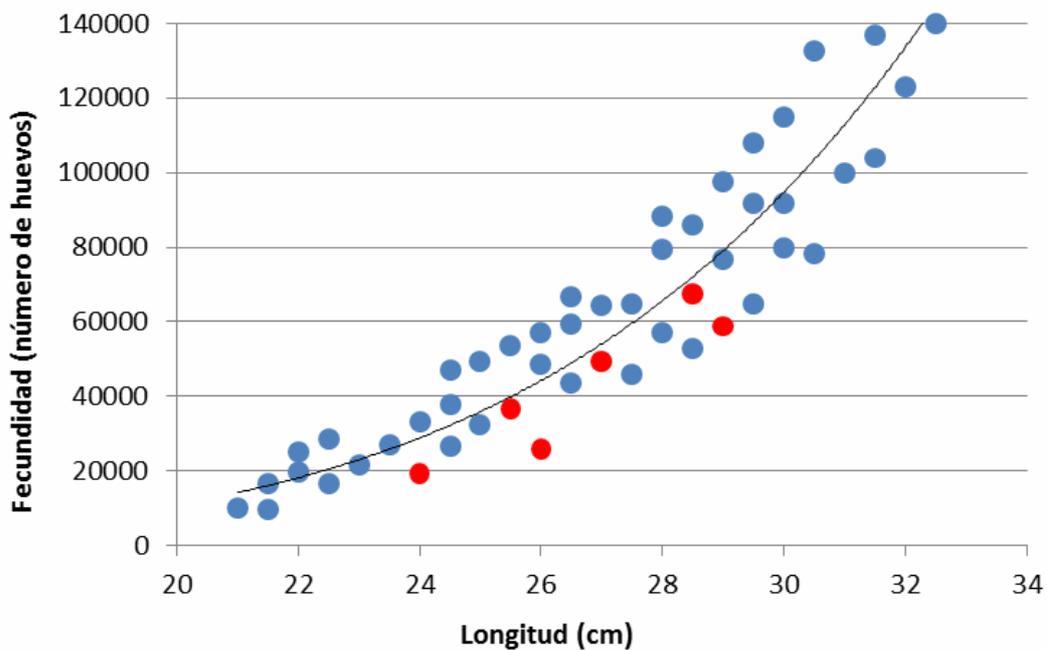


Figura 29. Relación entre la longitud fork y la fecundidad parcial estimada para la lacha (*B. aurea*) en La laguna de Rocha. En rojo se presentan los datos correspondientes a marzo de 2010. N=51 individuos

Tabla 12. Resultados del análisis de covarianza que comparan las relaciones longitud fork y fecundidad parcial por mes con datos linealizados. En negrita se muestran las diferencias significativas ($p < 0,05$)

	F	p(pendientes)	Valor de p
nov 2009 - dic 2009	6.305	0.02894	0.4118
dic 2009 -mar 2010	0.1236	0.7355	0.06399
mar 2010 - oct 2010	0.4984	0.4937	0.01544
oct 2010 - nov 2010	2.085	0.1681	0.7202
nov 2010 -dic 2010	0.5214	0.4807	0.8693

Relación fecundidad parcial-peso

La relación entre la fecundidad (F) y el peso de las hembras (Pe) evisceradas se ajustó a un modelo de regresión lineal $F = -21316 + 263,36Pe$ positiva y significativa ($r = 0,878$; $n = 51$; $p = 0.014 < 0.05$) (**Fig. 30**).

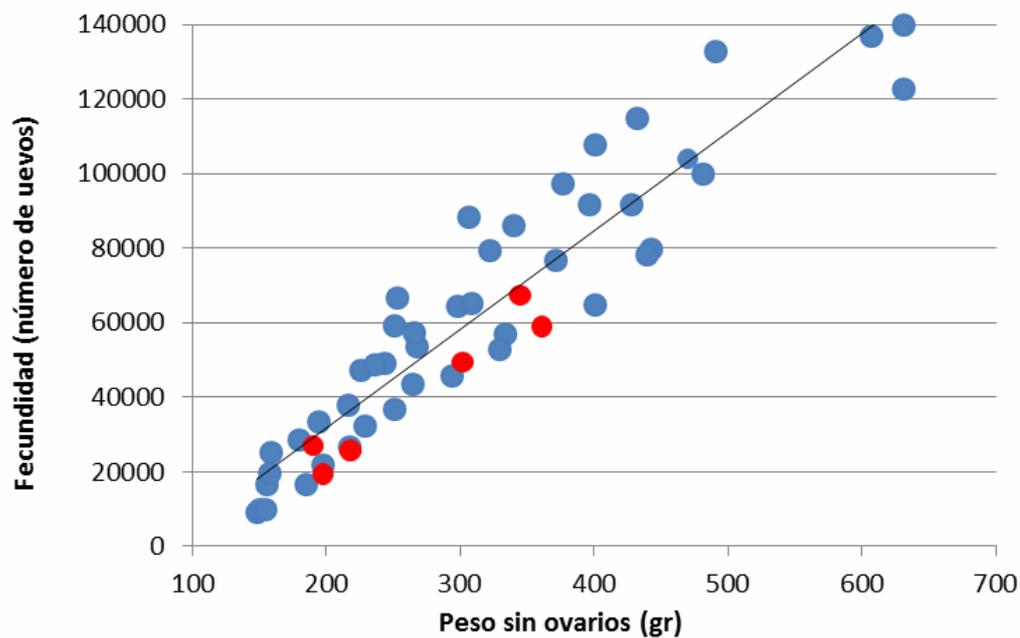


Figura 30. Relación entre el peso eviscerado (Pe) y la fecundidad parcial estimada para la lacha (*B. aurea*) en la Laguna de Rocha. En rojo se presentan los datos correspondientes a marzo de 2010. N=51 individuos

Los valores de fecundidad por peso variaron entre 8976 ovocitos hidratados para hembras de 150,5 gr de peso y 139810 ovocitos hidratados para hembras de 631 gr de peso. El análisis de covarianza no mostró diferencias significativas ($p > 0,05$) entre las pendientes de regresión F-P, ni entre meses, ni entre años. (**Tabla 13**)

Tabla 13. Resultados del análisis de covarianza que comparan las relaciones peso hembras (gr) evisceradas y fecundidad parcial por mes con datos linealizados.

	F	p(pendientes)	Valor de p
nov 2009 - dic 2009	0.9316	0.3552	0.9448
dic 2009 - mar 2010	0.02952	0.8684	0.4659
mar 2010 - oct 2010	0.08804	0.7718	0.7915
oct 2010 - nov 2010	1.748	0.2047	0.2916
nov 2010 - dic 2010	0.01631	0.9	0.7064

Relación fecundidad parcial-factor de condición

La relación entre la fecundidad (F) y el factor de condición (Fc) de las hembras se ajustó a un modelo de regresión lineal $F = -66325 + 79802F_c$, positivo y significativo ($r = 0,902$; $n = 51$; $p = 0,00051 < 0,05$). (**Fig. 31**).

Los valores promedios de la fecundidad variaron entre 8632 y 121184 ovocitos hidratados, correspondientes a valores de K de 1 y 2.2, respectivamente. El análisis de varianza (ANOVA) del número promedio de óvulos para categorías crecientes del factor de condición, indicó diferencias significativas ($p < 0,05$) para todas las muestras analizadas. Se observó un incremento paulatino de la fecundidad a medida que los individuos mejoran su estado nutricional. Este crecimiento se hace notablemente más alto a partir de valores de K superiores a 2. (**Fig. 29**)

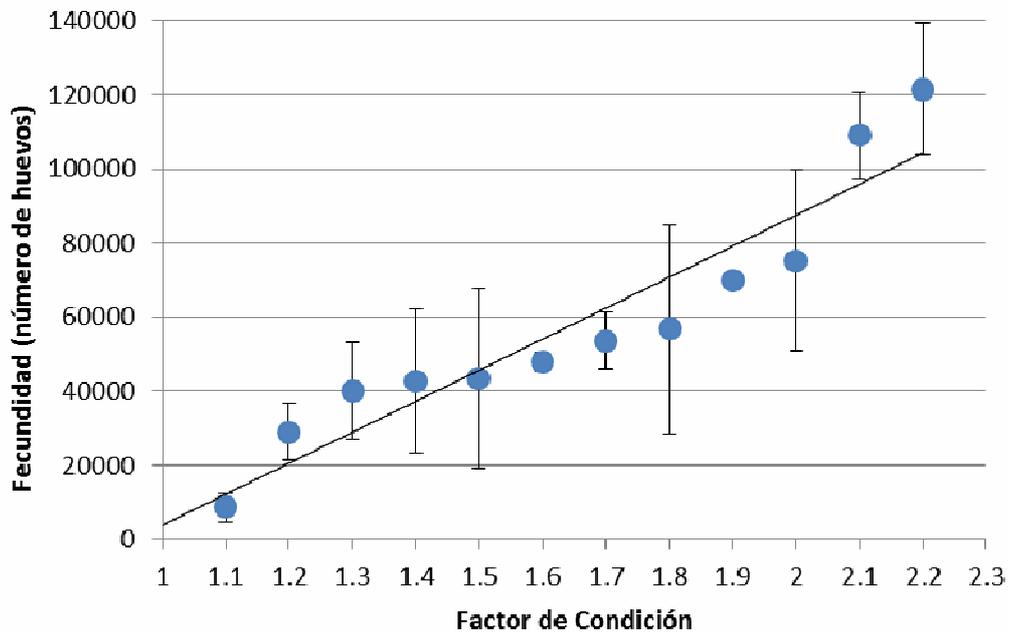


Figura 31. Relación entre el factor de condición y la fecundidad parcial estimada para la lacha en la laguna de Rocha.

Fecundidad Relativa

La fecundidad relativa varió entre 60 y 252 huevos por gramo de peso sin gónadas, correspondientes a hembras de 20,5 cm y 31,5 cm de longitud fork respectivamente. En general, se observó que esta tiende a aumentar con respecto al tamaño de la hembra (**Tabla 14**). Sin embargo, en los rangos de tallas mayores (32-33cm) se observó un descenso en la fecundidad relativa, con valores similares a hembras en el rango de 27-28 cm (**Tabla 14**). En general se observó una disminución de la fecundidad relativa media a lo largo del período de puesta (**Fig. 32**), aunque la prueba de Kruskal-Wallis no arrojó diferencias significativas entre ninguno de los meses analizados ($KW = 2,70$; $p = 0,74 > 0,05$).

Tabla 14. Fecundidad relativa media por rangos de longitud total.

Largo (cm)	n° ovocitos/gr
20-21	63
21-22	74
22-23	121
23-24	124
24-25	135
25-26	162
26-27	167
27-28	171
28-29	178
29-30	180
30-31	182
31-32	194
32-33	179

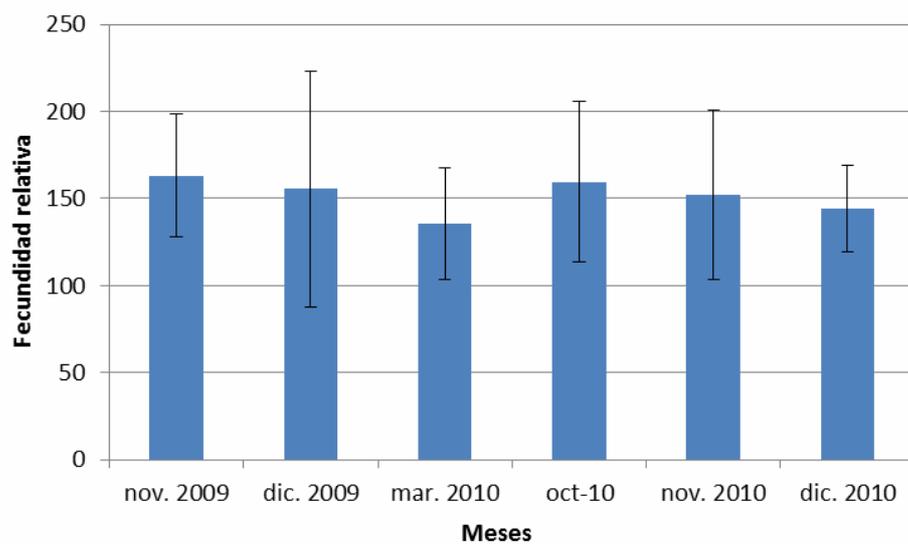


Figura 32. Fecundidad relativa promedio por mes durante la época reproductiva analizada para la lacha (*B. aurea*) en la Laguna de Rocha.

DISCUSIÓN

Este estudio determina por primera vez la utilización de una laguna costera como área de reproducción para la lacha (*B. aurea*). Su principal actividad reproductiva ocurre en primavera y se describe por primera vez para la especie un segundo desove más restringido temporalmente durante marzo de 2010 (otoño).

Se estimó el potencial reproductivo de la especie en la Laguna de Rocha y se comprobó la hipótesis de que este se encuentra determinado por la estructura de la población y por las condiciones ambientales del sistema. La especie produce óvulos de menor tamaño y en mayor cantidad a igual talla de los individuos que en el Río de la Plata. Estos cambios en el potencial reproductivo representan el primer antecedente para *B. aurea*. Las variaciones interanuales en la conductividad de la laguna determinaron un descenso en la condición nutricional de los individuos y cambios en el ciclo de maduración gonadal. Se determinaron por primera vez para la especie la talla de inicio de madurez y una escala de madurez macroscópica basada en el análisis histológico. En la Laguna de Rocha la especie encuentra mejores condiciones para su crecimiento y desarrollo que en el Río de la Plata. .

En base al análisis morfológico de las gónadas, a la evolución del índice gonadosomático en ambos sexos y al estudio histológico de las gónadas de las hembras, se determinó que la especie presenta su principal actividad reproductiva durante los meses de octubre y diciembre. Este desove primaveral coincidió con lo reportado por diversos autores para la especie en el estuario del Río de la Plata (Cassia et al. 1978; López-Cazorla, 1985; Acha, 1999; Macchi y Acha, 2000). La presencia de huevos de lacha en el estuario del Río de la Plata, ha sido reportada desde octubre a diciembre, con un pico de abundancia en noviembre (Ciechomski, 1968; Cassia y Booman, 1985; Lasta y Ciechomski, 1988). Sin embargo, no hay antecedentes de que la especie presente un segundo desove, más restringido temporalmente, como el encontrado durante el otoño (marzo de 2010) en este trabajo.

Estos resultados ponen de manifiesto la importancia de la laguna de Rocha en el ciclo de reproducción de la especie. Antes de este estudio, *B. aurea* estaba considerada como un desovante estuarino, pero que no presentaba actividad reproductiva dentro de lagunas costeras

(López-Cazorla, 1985; Ciechomski 1988; Acha, 1999; Macchi y Acha, 2000). En el mismo sentido, las dos especies más estudiadas del género: *Brevoortia tyrannus* (Atlantic Menhaden) y *Brevoortia patronus* (Gulf Menhaden), que presentan características morfológicas y biológicas similares con *B. aurea* (Ahrenholz, 1991; Acha, 1999), presentan sus áreas de desove exclusivamente en zonas oceánicas de plataforma (Sherman et al. 1984; Day et al. 1989; Ahrenholz, 1991).

Asimismo, en la Laguna de los Patos (sur de Brasil), un sistema que presenta un canal que la conecta de manera permanente con el océano y dónde el intercambio de agua está determinado por el régimen de vientos y las precipitaciones (Monteiro et al. 2011; Barros y Márquez, 2012), los estudios sobre ictioplanton (Weiss, 1981) y sobre el desarrollo larval de *B. aurea* (Weiss y Kruug, 1977) en el sistema, señalaron que la especie es un desovante marino. La puesta tendría lugar en aguas costeras, cercanas a la boca de la laguna y no en su interior (Weiss y Kruug, 1977; Weiss, 1981), fenómeno similar a lo descrito por Calliari et al. (1997) para la corvina (*M. furnieri*). De esta manera *B. aurea* y *M. furnieri*, desovan en primavera y comienzos del verano en aguas oceánicas del sur de Brasil, y aprovechan la intrusión de agua salina, generada principalmente por los vientos del sudeste, para transportar sus huevos y larvas desde la zona oceánica costera hacia el interior de la laguna (Weiss y Kruug, 1977 y Weiss, 1981; Costa et al. 2014), pero no desoven en ella.

Características del Ambiente

Las condiciones ambientales de la laguna a lo largo de este estudio pusieron de manifiesto la gran variabilidad ambiental que caracteriza al sistema (Conde et al. 2000; Bonilla et al. 2006; Rodríguez-Graña et al. 2008). Si bien la temperatura presentó un patrón estacional, típico de las aguas en zonas templadas (Pintos et al. 1991), la conductividad presentó grandes variaciones interanuales.

Durante el primer año estudiado (noviembre 2009 - diciembre 2010), las variaciones de conductividad respondieron a los patrones de precipitaciones considerados “normales” sobre la cuenca, a lo largo del ciclo anual. Los valores mínimos de conductividad en invierno, se asociaron al aumento de las precipitaciones y descargas de los tributarios (Pintos et al. 1991;

Arocena et al. 1996) y los máximos en primavera, al aumento en la intensidad de los vientos de sudeste (Bidegain et al. 2005), a la apertura de la barra y a las escasas precipitaciones (Arocena et al., 1996; Conde et al. 2002). Durante la primavera es cuando se observa el mayor gradiente salino entre los sectores sur y norte de la laguna (Conde et al. 2002).

Si bien en otoño, los vientos predominantes no son del sudeste (Bidegain et al. 2005), la condición de barra abierta durante ese período permitió un aumento en la conductividad en marzo y abril de 2010.

Sin embargo, para el segundo período de estudio (enero 2011-setiembre 2011) la severa sequía registrada, producto de precipitaciones anuales inferiores al valor anual histórico (<http://www.meteorologia.com.uy/ServCli/ipe>), determinaron un aumento drástico en la conductividad en el agua de la laguna. El hecho que la barra haya permanecido cerrada hasta agosto de 2011, determinaría que este aumento sostenido en la conductividad podría deberse a los procesos de evaporación durante la sequía (Lopes et al. 2010) y no a la intrusión salina que se genera cuando se abre la barra.

Este evento de escasas precipitaciones, se encontró asociado al fenómeno de La Niña, que según datos del Centro de Predicción Climática, ocurrió en el período Agosto 2010 – Mayo 2011 (http://www.cpc.ncep.noaa.gov/products/analysis_monitoring/ensostuff/ensoyears.shtml) con una intensidad “Fuerte”. La Niña, produce una disminución de las precipitaciones en la cuenca del Plata con respecto a la climatología habitual (Grimm et al. 1998), y afecta negativamente el nivel de agua de la Laguna de Rocha (Fanning, 2014). Los efectos de este fenómeno sobre las comunidades de peces en la laguna se desconocen, sin embargo en la Laguna de los Patos (Brasil) García et al. (2001) reportan cambios abruptos en la estructura y dinámica de las poblaciones de peces que allí habitan durante los eventos de “La Niña”. Durante dicho período la abundancia y riqueza de especies marinas aumenta en la laguna producto de las escasas precipitaciones y la disminución de las descargas de los ríos tributarios (García et al. 2001).

Estructura de la población

Este es el primer estudio sobre la estructura de la población de *B. aurea* en la Laguna de Rocha. Asimismo, si bien para el Río de la Plata se han descripto características de su historia de vida, como su reproducción (Cassia et al. 1978; Acha, 1999 y Acha y Macchi, 2000), alimentación ((Sánchez, 1989; Giangioffe y Sánchez, 1993), edad y crecimiento (López-Cazorla, 1985), desarrollo larval (de Ciechomski, 1968; Cassia y Booman, 1985 y Lasta y Ciechomski, 1988) y taxonomía (Cousseau y Díaz de Astarola, 1993 y García et al. 2008), no existen análisis y estimaciones de parámetros biológicos tan importantes como la edad de primera madurez sexual, relación largo-peso, así como tampoco se conoce el efecto de las variaciones ambientales e interanuales en la estructura de la población y su potencial reproductivo.

La mayoría de los individuos colectados para este estudio se obtuvieron con el arte de pesca utilizado por los pescadores artesanales para su captura habitual. Esto explicaría la elevada talla media y mediana encontrada para los individuos (26,5 cm las hembras y 25,5 cm los machos). El hecho de que las hembras predominaran sobre los machos en las tallas más grandes es común en la mayoría de las poblaciones de peces teleósteos (Wotton, 1990) y estarían contribuyendo a aumentar la fecundidad del stock, para un mismo nivel de biomasa (Nikolsky, 1963). En este sentido, López-Cazorla (1985) determinó que a igual edad, las hembras presentan talla y peso mayores que los machos, así como mayor longitud asintótica.

Los escasos estudios sobre la estructura de tallas de los individuos en el Río de la Plata, refieren a los trabajos de Lopez-Cazorla (1985) que reporta para la especie una talla máxima de 41 cm correspondiente a las hembras y el trabajo de Macchi y Acha (2000), 15 años después, dónde encontraron una talla máxima de 34 cm para las hembras, igual a la encontrada en este trabajo para la Laguna de Rocha.

En la laguna se observó una estructura de tallas mayor durante los períodos de post-desove (veranos), con tallas medias cercanas a los 28 cm y 27 cm para las hembras y machos, respectivamente. El comportamiento opuesto se da durante los inviernos, donde las tallas medias de ambos sexos disminuyeron, al aumentar la ocurrencia de individuos más pequeños (23 cm para las hembras y 22 cm los machos), que estarían comprendidos entre dos y tres años de edad

(López-Cazorla 1985). Estos individuos presentaron tamaños cercanos a la talla de primera madurez sexual estimada en este trabajo, lo que podría estar evidenciando una incorporación de individuos jóvenes al stock reproductor durante la fase de alimentación y desarrollo gonadal (invierno). Estos individuos más pequeños, contribuirán posteriormente al desove primaveral.

La mayor proporción de individuos hembras durante casi todo el período de estudio podría deberse a una segregación espacial por sexos de los individuos en la laguna. Debido a que la barra permaneció cerrada la mayor parte de este estudio, los machos posiblemente ocuparían una posición más al norte de los puntos de captura. La lacha es una especie que presenta migraciones reproductivas (López-Cazorla 1985; Macchi y Acha, 2000), al igual que las otras especies del género *Brevoortia* (Whitehead, 1985). Sin embargo, no hay registros de distribución diferencial por sexos para la especie, por lo que serían necesarios estudios más completos, enfocados en estos posibles patrones de segregación y migración dentro de la laguna, para corroborar esta hipótesis.

La talla de primera madurez estimada de 20,5 cm para las hembras y de 21,5 cm para los machos es mucho menor que la talla mediana (26,5 cm y 25,5 cm para hembras y machos, respectivamente), a la cual queda retenida el 50% de la población por el arte de pesca utilizado para su captura. Dependiendo de la demanda circunstancial de *B. aurea* para la exportación (principalmente a Brasil), o cuando es utilizada como carnada para los palangres, por la pesca artesanal que opera desde el puerto de La Paloma dirigida a la brótola (*Urophycis brasiliensis*) (Delfino et al. 2006), la especie es objeto de pesca dirigida utilizando el mismo tipo de arte que el que fue utilizado para obtener los datos analizados en este trabajo. Esto sugiere que si bien la talla mediana está 4 a 5 cm por encima de la talla de primera madurez, la mayor presión pesquera se estaría produciendo en las fracciones de la población ya maduras sexualmente, lo que explicaría la alta biomasa que la lacha presenta en la laguna (Santana y Fabiano, 1999).

No existen estimaciones de talla de primera madurez para la especie. El único antecedente refiere a Cassia et al. (1979) quienes en base al análisis histológico, documentaron para el Río de la Plata una talla mínima de maduración para las hembras de 22,5 cm. Sin embargo esa talla se corresponde con la talla mínima de los individuos utilizados para sus estudios reproductivos, por

lo que no tienen en cuenta individuos más pequeños. En este sentido, contar con estimaciones del valor de la talla de madurez para el Río de Plata, permitiría comparar aspectos de la estructura de la población, así como los efectos ambientales y de la pesca.

Si bien las tallas de primera madurez son similares para machos y hembras, el dimorfismo sexual encontrado en la población (hembras presentan talla y peso mayores que los machos) ocurriría después de la madurez sexual. En este sentido, Nikolsky (1963; 1969) relaciona el dimorfismo sexual con el desarrollo y la maduración de las gónadas y Rochet (2000) reporta que para las especies de Clupeidos, las mayores tasas de crecimiento corporal se dan después de la maduración gonadal.

La relación largo-peso demostró que la lacha presenta un crecimiento isométrico positivo ($b=3,03$), lo que estaría indicando que la tasa de incremento en peso es proporcional a la tasa de incremento en longitud (Froese, 2006). Para la región del Río de la Plata y las lagunas costeras de Uruguay, Argentina y el sur de Brasil, este trabajo representa el primer antecedente para la especie. Franco et al. (2013), estimaron para ejemplares juveniles (1,9 a 12 cm) capturados en una laguna costera de Río de Janeiro (Brasil), que *B. aurea* presenta también isometría positiva ($b=3.11$), constituyéndose este en el único antecedente al respecto.

Los altos valores del factor de condición durante el período noviembre 2009-noviembre 2010 indican que el estado nutricional de la especie con condiciones ambientales consideradas “normales” es alto (Froese, 2006). El único antecedente para el Río de la Plata fue estimado por Cassia et al. (1979), quienes reportan valores mucho más bajos del factor de condición (entre 0,37 y 1,49) por lo que la laguna de Rocha representaría un ambiente mucho más favorable para el crecimiento y desarrollo de la especie.

Al igual que para el lenguado *P. orbignyana* (Norbis y Galli (2004) y para la corvina (*M. furnieri*) (Olsson et al. 2013), la lacha presenta una marcada etapa de alimentación en la Laguna de Rocha entre febrero y setiembre (final del verano hasta principios de primavera), evidenciado por un aumento de los valores del factor de condición. Durante esta época los individuos acumulan reservas energéticas para la producción de huevos (Bohemen, 1981; Brooks et al. 1997) encontrándose ovarios inmaduros o en reposo. Por el contrario, a partir de octubre y hasta

febrero (primavera – fines del verano), la especie disminuye su estado nutricional, asociado al gasto energético que involucra la maduración y el desove (Bohemen, 1981; Marteinsdottir y Steinarsson, 1998). Durante este período prevalecieron los ovarios en maduración y post desove. Estos ciclos anuales de aumento y disminución de las reservas energéticas son característicos de las especies de peces teleósteos que habitan latitudes templadas (Wootton, 1990). Sin embargo, las características de la variación y los períodos cambiaron drásticamente durante el año 2011, donde se observó que durante la etapa de mayor alimentación, el estado nutricional de los individuos fue mucho más bajo al observado en el año 2010.

Esta variación interanual en el factor de condición, se asocia con los cambios en las condiciones ambientales registradas durante el año 2011, fundamentalmente la alta conductividad del agua de la laguna, que pudo haber disminuido la disponibilidad de alimento en la laguna, entre otros factores, que serán discutidos en el siguiente capítulo.

Si se tiene en cuenta que el principal factor que disminuye la viabilidad de los huevos, es una deficiente acumulación de reservas por parte de las hembras maduras durante la fase de alimentación (Brooks, 1997; Marteinsdottir y Steinarsson 1998), esta disminución en el estado nutricional de las hembras podrá afectar directamente los procesos de reclutamiento de la especie en la laguna (Trippel et al. 1997; Rickman et al. 2000; Marteinsdottir y Begg, 2002; Fitzhugh et al. 2012).

Ciclo Reproductivo

Como se mencionó al comienzo de esta discusión, el estudio del ciclo reproductivo permitió determinar que la especie presenta su época reproductiva durante los meses de octubre-diciembre. Asimismo, la alta ocurrencia de ovarios con ovocitos en hidratación y folículos post-ovulatorios permitió identificar un segundo desove en marzo de 2010.

La distribución polimodal de los diámetros ovocitarios en una misma gónada, permiten establecer que la lacha presenta un proceso continuo de maduración gonadal (Tomkiewicz et al. 2003; Murua y Motos, 2006.), lo que pone de manifiesto a su vez un desarrollo ovárico asincrónico (Tomkiewicz et al. 2003). La lacha es un desovante parcial (Acha, 1999; Macchi y

Acha, 2000), que presentaría una fecundidad anual indeterminada (Hunter et al. 1992), ya que a medida que va liberando los óvulos, estos son reemplazados por nuevos ovocitos que completan su maduración y que estarán prontos para ser desovados en la puesta siguiente (Hunter et al. 1992; Fitzhugh et al. 2012). Para la población del Río de la Plata la frecuencia de puestas durante los tres meses de actividad reproductiva fue de 8 días (Macchi y Acha, 2000).

La selección de la época reproductiva de una especie determina directamente la supervivencia de sus huevos y larvas (Wotton, 1990; Brooks, 2013), ya que una de las principales causas de mortalidad larval es la falta de alimento del tamaño adecuado, una vez que la larva absorbe el vitelo del saco digestivo (Fiuman et al. 2009).

En general, para especies de aguas frías y templadas dicha época reproductiva ocurre durante la primavera e inicios del verano (Wotton, 1990). Este patrón estacional de desove ha sido explicado como una estrategia para sincronizar la eclosión de larvas con los ciclos de producción planctónica oceánica, característicos de esas latitudes (Wotton, 1990; Fiuman et al. 2009). De esta manera, las larvas eclosionan en un ambiente donde la calidad y cantidad de alimento permiten maximizar su crecimiento y desarrollo (Fiuman et al. 2009).

Debido a este comportamiento, la lacha presenta su mayor desarrollo gonadal durante los meses de invierno, evidenciado por la evolución de los valores del factor de condición e IGS de ambos sexos. En esta época se observa un importante incremento del peso corporal de los individuos. Durante los meses previos al desove, los individuos aumentan sus reservas de nutrientes básicamente en forma de proteínas y lípidos (Bohemen, 1981). Este proceso es importante ya que la cantidad y la calidad de los huevos van a depender de la capacidad de los individuos de acumularlas durante los meses de alimentación (Bohemen, 1981; Brooks, 1997; Marteinsdottir y Steinarsson, 1998).

A nivel histológico, la vitelogénesis comienza en otoño, se prolonga durante el invierno, completándose la maduración de los ovocitos a principios de primavera. Durante los meses de octubre-diciembre ya se observan en un mismo ovario ovocitos en vitelogénesis total, hidratados y folículos post-ovulatorios (FPO). La frecuencia de ovocitos hidratados aumenta a medida que avanza la época reproductiva, así como la de los FPO. Estos últimos son evidencia de un desove

reciente (Hunter et al., 1992); sin embargo la frecuencia mensual de los muestreos no permitió identificar gran cantidad de FPO, puesto que una vez liberados los ovocitos, los folículos degradan rápidamente y sólo es posible identificarlos dentro de las 48 horas después de producido el desove (Hunter et al. 1992). Debido a esto no fue posible determinar la frecuencia de puesta de los individuos en la Laguna de Rocha. Futuros trabajos en la reproducción de la especie deberían contemplar la periodicidad de los muestreos a efectos de poder estimar dicho parámetro reproductivo.

La frecuencia de ovocitos atrésicos fue escasa al inicio de la época reproductiva, posiblemente debido a la buena condición nutricional de las hembras (Brooks, 1997; Marteinsdottir y Steinarsson, 1998), pero fueron abundantes hacia el final de la puesta.

Para marzo de 2010, los ovarios no presentaron diferencias morfológicas sustanciales con respecto a las gónadas observadas al inicio de la madurez. En este sentido, no se encontraron mayores frecuencias de ovocitos con folículos post-ovulatorios, o atrésicos, o con señales de haber desovado previamente. Esto podría estar indicando la existencia de una segunda camada de desovantes, o que los individuos se recuperaron rápidamente del desove anterior. Hubiese sido interesante analizar los ovarios de marzo de 2011 para compararlos con los del marzo del 2010. De esta manera las diferencias en la presencia de ovocitos vitelados, o con una mayor frecuencia de atresia esperada, permitirían entender un poco más el fallo reproductivo durante otoño del 2011.

En general el tamaño de los ovocitos fue menor a los reportados por Acha (1999) y Macchi y Acha (2000) para el Río de la Plata. En este sentido, para óvulos hidratados, listos a ser desovados, los autores estimaron tamaños de entre 1100 μm a 1500 μm (Macchi y Acha, 2000), mientras que en este trabajo, los mismos ovocitos no superaron las 900 μm .

Si bien el tamaño de los ovocitos está directamente relacionado con la viabilidad de los mismos (Brooks, 1997), es característica de los peces pelágicos liberar gran cantidad de pequeños huevos, nutricionalmente muy pobres, en un amplio rango espacial y temporal (Sherman et al. 1984; Fiuman et al. 2009). De esta manera maximizan la supervivencia de los estadios iniciales

de vida en ambientes dinámicos y altamente productivos, como son los estuarios (Day et al. 1987), o la Laguna de Rocha (Bonilla et al. 2006).

Desove y condiciones ambientales

La Laguna de Rocha es un sistema altamente cambiante y productivo (Conde et al. 2000; Bonilla et al. 2006; este trabajo) y presentaría ciertas características que favorecerían el desarrollo de las larvas. Así, las hembras optarían por invertir su energía en producir mayor cantidad de óvulos en vez de gastarla en incorporarles mayor cantidad de vitelo. En este sentido, el hecho de que el 71% del ictioplancton encontrado durante el verano en la Laguna de Rocha, se corresponda con larvas de *B. aurea* (Machado et al. 2011) y a que durante su desarrollo, se observe la aparición de caracteres larvales a tallas más pequeñas que las encontradas en el Río de la Plata (Cassia y García de la Rosa, 1993; Machado et al. 2011), inducirían a pensar que en la laguna encuentran condiciones óptimas para su desarrollo. Asimismo, Santana y Fabiano (1999) reportan que en la laguna, el 84,3% de la biomasa de peces se corresponde con juveniles y adultos de lacha, que sería la especie dominante.

De esta manera, existen al menos tres características que serían de vital importancia para el desarrollo del ciclo biológico de la especie:

1) **la disponibilidad de alimento.** La Laguna de Rocha es la laguna costera más productiva del Uruguay (Santana y Fabiano, 1999; Bonilla et al. 2006), debido a la escasa profundidad, la mezcla continua que produce el efecto del viento, el alto contenido de nutrientes y la disponibilidad de luz en toda la columna de agua (Conde et al. 1999; Bonilla et al. 2006; Vidal et al. 2007 y Calliari et al. 2009). Los estudios sobre el reclutamiento larval en *B. patronus* (Raynie, y Shaw, 1994) y en *B. tyrannus* (Keller et al. 1990), que habitan en estuarios del hemisferio norte, determinaron un aumento en el número de reclutas en función de la mayor disponibilidad de alimento. El lenguado *P. orbignyianus*, que se alimenta y crece en la Laguna de Rocha (Norbis y Galli, 2004), presentó una mayor acumulación de lípidos en sus ovarios, que *Paralichthys patagonicus* que habita en aguas oceánicas, producto de la mayor disponibilidad de alimento (Álvarez et al. 2015). Las larvas de lacha se alimentan fundamentalmente de copépodos y de larvas de invertebrados (Giangiobbe y Sanchez, 1993). En la Laguna de Rocha, los

copéodos presentan altas tasas reproductivas, pero densidades poblacionales bajas, lo que podría estar asociado a la fuerte presión que ejercen los zooplantófagos del lugar, entre los que se encuentran las larvas, juveniles y adultos de la lacha (Calliari et al. 2009).

2) **Los patrones de retención de larvas.** A diferencia de los individuos que viven en el Río de la Plata, que deben migrar a las zonas de retención larval (López Cazorla, 1985; Acha, 1999), la Laguna de Rocha representa un sitio ideal para la cría, puesto que protege a huevos y larvas de las derivas (Blaber y Blaber 1980; Sherman et al. 1984). En este sentido, Bruno et al. (2015) sugieren que la variable ambiental que mejor explica el reclutamiento de la especie en la laguna de Mar Chiquita es el patrón de vientos del lugar, que durante la época reproductiva impulsan los huevos desde el océano hacia el interior de la misma. Sin embargo, la Laguna de Rocha presenta una barra arenosa que la separa del océano (Pintos et al. 1991; Arocena et al. 1996) y durante el período de estudio permaneció cerrada durante los tres períodos reproductivos descritos y analizados. De esta manera la laguna con la barra cerrada, actuaría como un factor de retención de huevos y larvas dentro de la misma y evitaría la deriva y dispersión. Si bien los vientos pueden dispersar huevos y larvas desde el sector sur de la laguna (con mayor influencia marina) hasta el sector norte (con mayor influencia dulceacuícola) (Machado et al. 2011), la estructura biológica y trófica de ambos sectores es similar (Rodríguez-Grana et al. 2008). Estos patrones de retención larval parecen ser una estrategia importante para el género *Brevoortia*. En este sentido, *B. tyrannus* y *B. patronus*, al contrario de *B. aurea* desovan en épocas frías (otoño-invierno), estrategia que le permite aprovechar la circulación oceánica que predomina en esa época en el hemisferio norte y que transporta los huevos y larvas a las zonas de cría en los estuarios (Nelson et al. 1977); por lo que el desove de estas dos especies se encontraría más relacionado con el transporte hacia la costa y no con el pico de producción planctónica (Sherman et al. 1984; Day et al. 1989; Ahrenholz, 1991).

Otra ventaja de este desove localizado en la Laguna de Rocha, es que permitiría evitar el alto gasto energético que implica la migración hacia el lugar de desove, como lo hace la lacha que habita en el Río de la Plata (López Cazorla, 1985).

3) **la poca profundidad de la Laguna de Rocha.** Los vientos y la escasa profundidad de la laguna, favorecen la mezcla de aguas de superficie y fondo, generando una constante re-suspensión del sedimento (Conde et al. 2000). Producto de esa turbidez, las larvas podrían aumentar sus tasas de escape frente a los predadores (Blaber y Blaber, 1980; Kjerve, 1994). Adicionalmente, las partículas suspendidas desde el sedimento constituirían una fuente de alimento para las mismas (Rodríguez-Grana et al. 2008). El menor tamaño de los ovocitos que generan las hembras en la laguna, también podría estar asociado al hecho de que el mayor volumen de los óvulos de la especie en el Río de la Plata, ayuda a disminuir su densidad (Acha, 1999). En este sentido, el análisis histológico de los huevos realizados en este trabajo, no permitió identificar la presencia de gota oleosa. Según de Ciechowski (1968), los huevos de lacha presentan una única gota oleosa de pequeño tamaño, cerca del polo vegetativo.

En aguas más profundas como las del Río de la Plata, este hecho resulta beneficioso, ya que evita que los óvulos se depositen en el fondo; sin embargo en la Laguna de Rocha, debido a la poca profundidad y a la constante mezcla de las aguas por efecto del viento (Conde et al. 2000), el depósito de los ovocitos en el fondo sería menos probable.

El registro de un segundo desove para *B. aurea* en la Laguna de Rocha en marzo de 2010, constituye un comportamiento novedoso y no descrito anteriormente para la especie en el Río de la Plata (Cassia et al. 1978 y Acha y Macchi, 2000). Estos autores, aseveran que la especie solo desova en primavera, al igual que las dos especies más estudiadas del género, *B. tyrannus* y *B. patronus* (Sherman et al. 1984 y Ahrenholz, 1991) que habitan en el hemisferio norte.

La puesta registrada en marzo ocurre luego de una etapa de alimentación en verano, donde los individuos aumentaron su condición nutricional. Las características de este desove son similares al observado durante la primavera anterior y la puesta siguiente, ya que el número y el tamaño de los huevos hidratados no fueron estadísticamente diferentes a los a los huevos cuantificados en los períodos noviembre-diciembre 2009 y octubre-diciembre 2011. La presencia de este nuevo desove posiblemente se encuentre asociado al segundo pico de producción planctónica característico de las lagunas templadas (Day et al. 1987 y Kjerfve, 1994). De esta

manera en la Laguna de Rocha la especie contribuye a aumentar su éxito reproductivo, al incrementar la distribución temporal de sus óvulos (Saborido-Rey, 2008).

El otoño de 2011 estuvo caracterizado por la ausencia de desove. Este hecho posiblemente se encuentre asociado a la gran variabilidad ambiental observada en la laguna para ese período; existió un aumento de la conductividad del agua desde octubre de 2010 a marzo de 2011 y una correlación negativa y significativa entre el aumento de la conductividad y el factor de condición de los individuos (Spearman $r_s = -0.58$, $p = 0.008 < 0.05$; $n = 20$). Si bien la lacha es una especie eurihalina (Macchi y Acha, 2000), el estado nutricional de las hembras durante el verano-otoño 2011 fue bajo, como producto del aumento de la conductividad, consecuencia de la seca registrada en ese periodo. Por lo tanto este posible fallo reproductivo podría deberse a las escasas reservas energéticas de las hembras, que serían insuficientes para garantizar el éxito de los huevos producidos (Brooks et al. 1997; Marteinsdottir y Steinarsson 1998).

Las concentraciones de lípidos en el ovario del lenguado (*P. orbignyanus*), se ven afectadas negativamente con el aumento de la salinidad de la laguna (Magnone et al. 2015). El lenguado es un predador tope (Norbis y Galli, 2004), mientras que la lacha es un filtrador (Sanchez, 1989; Giangiobbe y Sanchez, 1993), por lo tanto la tendencia negativa entre el aumento de la conductividad y el estado nutricional o condición de los individuos, también ocurre en niveles tróficos inferiores.

La producción primaria en la Laguna de Rocha, se encuentra fuertemente asociada a los gradientes salinos, con máximos a salinidades intermedias (Conde et al. 2002; Bonilla et al. 2006). Rodríguez-Gallego et al. (2015) encontraron que la salinidad es el principal estructurados de la riqueza y abundancia de plantas sumergidas y fitoplancton en la laguna. Asimismo, Calliari et al. (2006) describen que la abundancia y biomasa de *A. tonsa*, principal ítem alimenticio de la lacha (Sánchez, 1989; Giangiobbe y Sánchez, 1993) presentan sus mayores abundancias también en salinidades intermedias. De esta manera, aumentos en la salinidad alterarían el espectro trófico de la laguna (Rodríguez-Graña et al. 2008), produciendo un efecto negativo en la condición nutricional de las hembras y por lo tanto de su potencial reproductivo (Brooks, 1997; Fuiman et al. 2009; Patterson et al. 2013). Por otra parte, cambios abruptos en la salinidad interfieren en la

capacidad de osmorregulación de los juveniles de *B. tyrannus* (De Vries et al. 1995) y en general las larvas soportan menos las altas salinidades que los individuos jóvenes y adultos (Engel et al. 1987). Para *B. aurea* se ha demostrado que la distribución espacial de sus huevos y larvas en el Río de la Plata se encuentra determinada por la salinidad, no encontrándose estos estadios tempranos en las zonas de mayor salinidad (Cassia y Booman, 1985; Lasta y Ciechowski, 1988).

Por lo expuesto, futuros trabajos sobre reproducción en la Laguna de Rocha, tendrán que contemplar los efectos de las condiciones ambientales en la estructura de las poblaciones y sobretodo en sus variaciones interanuales, ya que estas puedan afectar al potencial reproductivo y el reclutamiento de las especies en el lugar.

Potencial Reproductivo

Las estimaciones de fecundidad parcial para la especie en la Laguna de Rocha oscilan entre 8.976 ovocitos y 139.810 ovocitos correspondientes a hembras de entre 20,5 y 32,5 cm de longitud fork, respectivamente. El potencial reproductivo de un stock, es su capacidad de producir huevos y larvas viables (Saborido-Rey, 2008, Morgan et al. 2011). En este sentido, la fecundidad y los factores que afectan su variación interanual suelen ser considerados como la principal medida del éxito reproductivo de una especie (Murua & Saborido-Rey 2003; Morgan et al. 2011; Brooks, 2013). Para especies de desarrollo asincrónico como la lacha, el parámetro para medir el potencial reproductivo más utilizado es el de fecundidad parcial. La fecundidad parcial se utiliza junto a la talla de primera madurez, proporción de sexos y características del ciclo biológico, para comparar el potencial reproductivo a nivel específico ya que permite identificar poblaciones o “stocks” (Trippel et al. 1997; Saborido-Rey, 2008).

A menudo, la fecundidad parcial se relaciona con la talla y el peso de las hembras maduras (Trippel et al. 1997; Fitzhugh et al. 2012; Brooks, 2013). La relación de tipo potencial observada entre la longitud de las hembras maduras y el número de ovocitos liberados es casi una regla general en peces telósteos (Trippel et al. 1997), así como la relación de tipo lineal entre el peso de las hembras y el número de ovocitos que liberan (Trippel et al. 1997). Ambas relaciones presentaron una gran significancia estadística y ponen de manifiesto que los individuos más grandes de la especie son los más fecundos (Morgan et al. 2011; Fitzhugh et al. 2012). Un

parámetro importante de la relación talla-fecundidad parcial es el valor de la pendiente de la recta (b). En general, su rango de variación es de 1 a 7, y con valores medios en torno a 3 (Saborido-Rey, 2008). Valores superiores a 3, como el encontrado en este trabajo (5,32), es característico de especies longevas y de supervivencia larvaria alta (Saborido-Rey, 2008). En este sentido, se ha observado que en general los peces pelágicos tienen un crecimiento rápido y una vida corta, de hasta 8 años (Csirke, 1995; Uriarte et al. 1996; Rochet, 2000). Sin embargo, López-Cazorla (1985) determinó mediante el método de la lectura de escamas, una edad máxima para *B. aurea* de 12 años. Esto representa una mayor longevidad de la lacha, con respecto a las dos especies más estudiadas del género *Brevoortia* en el hemisferio norte, ya que Nicholson (1971) reporta para *B. tyrannus* una edad máxima de 8 años y Vaughan et al. (2000) una longevidad de 4 años para *B. patronus*.

Los valores de fecundidad estimados en este trabajo, fueron superiores a los calculados previamente para la especie en el Río de la Plata. Acha (1999) reporta para un individuo de 35 cm de longitud, una fecundidad parcial de 55.000 ovocitos. Por su parte, Machii y Acha, (2000) estimaron que los rangos de fecundidad parcial varían de entre 20.000 ovocitos para hembras de 27 cm y 120.000 ovocitos para hembras de 34 cm. El otro antecedente de fecundidad para la especie es el trabajo de Cassia et al. (1979), pero estos autores midieron la fecundidad potencial, o sea el número total de huevos que en una estación determinada están preparados para desarrollarse y ser liberados (Hunter et al. 1992; Saborido, 2008) y que por lo tanto no pueden compararse con la fecundidad parcial (Hunter et al., 1992).

Estos resultados determinan que mientras una hembra de 27 cm de longitud en el Río de la Plata libera 20.000 ovocitos por tanda, en la laguna liberan más del doble (59.198 ± 7271). Asimismo, para la mayor longitud analizada en este trabajo (32,5 cm de longitud), se observó una mayor fecundidad que en hembras más grandes (34 cm) capturadas en el Río de la Plata (139.810 y 120.000 ovocitos hidratados, en la Laguna de Rocha y en el Río de la Plata, respectivamente).

La fecundidad puede variar debido a cambios en la estructura de la población (Trippel et al. 1997 y Patterson et al. 2013); biomasa del stock desovante (Tomkiewicz et al. 2003); edad y talla de primera madurez sexual (Tomkiewicz et al. 2003; Fitzhugh et al. 2012), condición

nutricional de las hembras (Brooks et al., 1997; Marteinsdottir y Steinarsson 1998) y variaciones de las condiciones ambientales (Rickman et al. 2000; Brander, 2005).

Como regla general, la fecundidad de los individuos aumenta con la talla (Trippel et al. 1997). Si bien no se cuenta con información actualizada acerca de la estructura de la población en el Río de la Plata, estas grandes diferencias en la fecundidad no se explicarían por una composición desigual de tallas en la población, ya que justamente las variaciones observadas se dan en individuos de una misma talla.

Con respecto a la talla de primera madurez, como se mencionó más arriba, este estudio representa la primera estimación para la especie. Sería importante calcular este parámetro para el Río de la Plata ya que podría explicar muchos de los aspectos reproductivos de la especie (Tomkiewicz et al. 2003). Esto debido a que posibles cambios en el crecimiento, a cambios en las condiciones ambientales (como la temperatura) y sobre todo al efecto de la pesca, podrían disminuir la talla de primera maduración de los individuos, afectando negativamente su potencial reproductivo (Tomkiewicz et al. 2003; Fitzhugh et al. 2012). Al madurar prematuramente, los individuos deben gastar gran parte de sus energías en la reproducción, en detrimento de su crecimiento (Wootton, 1992). Como resultado, la población producirá menos cantidad de huevos y de pobre calidad (Brooks, 2013). Este comportamiento de compensación de los más jóvenes ante la pérdida de biomasa reproductora por sobre-pesca ha sido descrito como un mecanismo característico de los Clupeiformes (Rochet, 2000).

La relación lineal obtenida entre el factor de condición y el número de huevos liberados, indican que las hembras con mejor condición nutricional son las que liberan mayor cantidad de huevos. El análisis de varianza determinó diferencias significativas en el promedio de huevos desovados para categorías crecientes del factor de condición. El incremento es paulatino hasta valores de K inferiores a 2, a partir de ahí el crecimiento se hace notablemente más alto. El único antecedente para el Río de la Plata (Cassia et al. 1979) también reporta un incremento de la fecundidad a medida que aumenta el factor de condición. Sin embargo, estos autores encontraron valores máximos de K de 1,49 (y fecundidades menores), por lo que en la laguna la especie presenta una mejor condición nutricional y mayor producción de huevos.

La gran cantidad de huevos producidos en la laguna, podría deberse al menor tamaño de los mismos. En este sentido, mientras que en el Río de la Plata la especie produciría huevos grandes, para favorecer su flotabilidad y supervivencia en el estuario (Acha, 1999), en la laguna de Rocha, la lacha optaría por acumular menos vitelo en sus huevos, para de esta manera producir mayor cantidad de ovocitos, sin riesgos de ver disminuido su potencial reproductivo como fue discutido más arriba.

En este sentido, la fecundidad relativa (número de huevos por unidad de peso) permite comparar la cantidad de energía que los individuos asignan a la reproducción (Trippel et al. 1997; Saborido-Rey, 2008). Los valores estimados en este trabajo fueron similares a los encontrados por Macchi y Acha (2000) en el Río de la Plata, lo que indicaría que ambas poblaciones invierten cantidades similares de energía en la producción de sus huevos, aunque de tamaño diferente, consecuencia de las distintas condiciones ambientales donde se desarrollan.

Los cambios en la estrategia reproductiva dentro de una misma especie en función de las condiciones ambientales han sido largamente reportados (Trippel et al. 1997; Rickman, 2000; Brander, 2005; Saborido-Rey, 2008; Patterson et al. 2013). Sin embargo este es el primer antecedente para *B. aurea*.

CONCLUSIONES

- ❖ La lacha (*B. aurea*) utiliza la Laguna de Rocha como área de reproducción. Este es el primer trabajo que determina que la especie desarrolla su ciclo reproductivo y desove en el interior de una laguna costera.
- ❖ La principal actividad reproductiva tiene lugar durante los meses de octubre y diciembre (primavera). Se describe por primera vez para la especie un segundo desove más restringido temporalmente durante marzo de 2010 (otoño).
- ❖ Las grandes variaciones interanuales en la conductividad determinaron un descenso en la condición nutricional de los individuos. Esto puede haber llevado a una disminución en su potencial reproductivo y explicaría la ausencia de desove en marzo de 2011. Sin embargo no se puede descartar que el desove en marzo de 2010 se deba a individuos que ingresaron con la barra abierta desde el océano. Serían necesarios estudios a largo plazo para confirmar estas hipótesis. Se estimó por primera vez para la especie la talla de primera madurez sexual (20,5 cm para las hembras y de 21,5 cm para los machos)
- ❖ Para una misma talla, las hembras de la Laguna de Rocha producen óvulos de menor tamaño y en mayor cantidad que las hembras del Río de la Plata y ambas poblaciones invierten casi la misma energía en la reproducción. Esto estaría provocado por diferentes características de las condiciones ambientales entre los ambientes.
- ❖ Estos cambios en el potencial reproductivo en función de las condiciones ambientales representa el primer antecedente para *B. aurea*.
- ❖ Existen al menos tres características de la Laguna de Rocha que explican estos cambios en la estrategia reproductiva de la especie: 1) la alta disponibilidad de alimento; 2) los patrones de retención de larvas y 3) su poca profundidad.
- ❖ En la Laguna de Rocha la especie encuentra mejores condiciones para su crecimiento y desarrollo que en el Río de la Plata, debido a la alta disponibilidad de alimento, los patrones de retención larval y la profundidad de la laguna.

PERSPECTIVAS

- Futuros estudios acerca de la estrategia reproductiva de la especie deberían comparar la calidad de los huevos liberados en la Laguna de Rocha (peso, concentración de lípidos y ácidos grasos) con respecto a la población del Río de la Plata, para confirmar los resultados obtenidos en este trabajo. Asimismo, sería necesario analizar la importancia de la barra arenosa en el ingreso de individuos reproductores desde la costa oceánica hacia la laguna.
- Las nuevas investigaciones sobre dinámica de poblaciones de peces en la Laguna de Rocha (dónde no se dispone de series históricas, ni de información suficiente para establecer bases de datos de calidad) deberían centrarse en la estimación del potencial reproductivo de las especies y en su variabilidad interanual, como herramienta para establecer puntos de referencia alternativos a la relación stock parental - reclutamiento.
- El conocimiento de la estructura de las poblaciones de peces y de sus estrategias reproductivas en la Laguna de Rocha, sería un criterio fundamental a la hora de decidir la apertura artificial de la barra. El conflicto de intereses que dificulta su manejo, se vería minimizado si se tiene en cuenta el impacto de la salinidad y el régimen hídrico de la misma en el estado nutricional y en la fecundidad de los individuos.

BIBLIOGRAFÍA

- Acha, E. M. 1999. Estrategia reproductiva de la saraca (*Brevoortia aurea*) (Spix y Agassiz, 1829) (Pisces: Clupeiformes) en el estuario del Río de la Plata. Tesis Doctoral. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, Argentina.
- Ahrenholz, D.W., 1981. Recruitment and exploitation of gulf menhaden, *Brevoortia patronus*. Fisheries Bulletin. 79(2):325-335.
- Ahrenholz, D. W. 1991. Population biology and life history of the North American menhadens, *Brevoortia spp.* Marine Fisheries Review, 53(4), 3-19.
- Alfaro, M. 2008. Ecología trófica del Gaviotín Sudamericano (*S. hirundinacea*) y del Gaviotín golondrina (*Sterna hirundo*) en Rocha, Uruguay. Tesis de Maestría en Biología (Opción Ecología) PEDECIBA - Biología.
- Alvarez, J. L. G., Bessonart, M., Magnone, L., Féola, F., Salhi, M. 2015. Life history traits influence in gonad composition of two sympatric species of flatfish. Brazilian Journal of Oceanography, 63(3), 171-179.
- Arancibia, H., Cubillos, L., Remmaggi, J., Alarcón, R. 1994. Determinación de la talla de primera madurez sexual y fecundidad parcial en la sardina común, *Strangomera bentincki* (Norman, 1936), del área de Talcahuano, Chile. Biología Pesquera, 23, 11-17.
- Armstrong, M. J., Witthames, P. R. 2012. Developments in understanding of fecundity of fish stocks in relation to egg production methods for estimating spawning stock biomass. Fisheries Research, 117, 35-47.
- Arocena, R., Conde, D., Fabián, D., Gorga, J., Clemente, J. 1996. Calidad del agua en la Laguna de Rocha: rol de sus principales tributarios. Reporte Final. GEF/PROBIDES. Rocha. 42 p.
- Barros, G. P., Marques, W. C. 2012. Long-Term Temporal Variability of the Freshwater Discharge and Water Levels at Patos Lagoon, Rio Grande do Sul, Brazil. International Journal of Geophysics, 2012.
- Beverton, R. J. H., S. J. Holt. 1957. On the dynamics of exploited fish populations. Fisheries Investigation. London 19: 553 pp.
- Bidegain, M., Caffera, R. M., Blixen, F., Shennikov, V. P., Lagomarsino, L. L., Forbes, E. A., Nagy, G. J. 2005. Tendencias climáticas, hidrológicas y oceanográficas en el Río de la Plata y costa Uruguay. El cambio climático en el Río de la Plata, 14, 137-143.
- Blaber, S. J. M., Blaber, T. G., 1980. Factors affecting the distribution of juvenile estuarine and inshore fish. Journal of Fish Biology. 17, 143-162.
- Bohemen, Ch. G. van., Lambert, J. G. D., Peute, J. 1981. Annual changes in plasma and liver in relation to vitellogenesis in the female rainbow trout, *Salmo gairdneri*. General and comparative Endocrinology. 44, 94-107.

- Bonilla, S., Conde, D., Aubriot, L., del Carmen Pérez, M. 2005. Influence of hydrology on phytoplankton species composition and life strategies in a subtropical coastal lagoon periodically connected with the Atlantic Ocean. *Estuaries*, 28(6), 884-895.
- Brander, K.M. 2005. Cod recruitment is strongly affected by climate when stock biomass is low. *ICES Journal of Marine Science*, 62(3): 339-343.
- Brown, C., Laland, K. N. 2003. Social learning in fishes: a review. *Fish and Fisheries*, 4(3), 280-288.
- Bruno, D. O., Cousseau, M. B., Díaz de Astarloa, J. M., Acha, E. M. 2015. Recruitment of juvenile fishes into a small temperate choked lagoon (Argentina) and the influence of environmental factors during the process. *Scientia Marina*, 79(1), 43-55.
- Brooks, S., Tyler, C. R., Stumpter, J. P. 1997. Egg quality in fish: what makes a good egg?. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 7, 387-416.
- Brooks, E. N. 2013. Effects of variable reproductive potential on reference points for fisheries management. *Fisheries Research*, 138, 152-158.
- Brunel T. 2010. Age-structure-dependent recruitment: a meta-analysis applied to northeast Atlantic fish stocks. *ICES Journal of Marine Science*, 67(9): 1921-193
- Calliari, L. J., Garcia, C. A. E., Niencheski, L. F., Baumgarten, M. G., Costa, C. S. B., Seeliger, U., Pinedo, M. C. 1997. Environment and biota of the Patos Lagoon Estuary. En *Subtropical Convergence Environments*, Seeliger, U., Odebrecht, C., Castello, J.P. (Eds.) Springer Berlin Heidelberg. 13-64 pp.
- Calliari, D., Andersen, C. M., Thor, P., Gorokhova, E., Tiselius, P. 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.
- Cassia, M. C., Booman, C. I. 1985. Distribución del ictioplancton en el Mar Argentino en los años 1981-1982. *Physis*. 43, 91-111
- Cassia, M. C., Ciechomski, J. D. de., Christiansen, H. E. 1979. Estudios sobre la reproducción y fecundidad de la saraca, *Brevoortia aurea* (Agassiz, 1829) Hildebrand, 1948 (Pisces, Clupeidae) y la comparación de dos métodos utilizados. *Physis* 38(94), 39-46.
- Conde, D., Bonilla, S., Aubriot, L., De León, R., Pintos, W. 1999. Comparison of the areal amount of chlorophyll a of planktonic and attached microalgae in a shallow coastal lagoon. *Hydrobiologia*. 408, 285-291.
- Conde, D., Aubriot, L., Sommaruga, R. 2000. Changes in UV penetration associated with marine intrusions and freshwater discharge in a shallow coastal lagoon of the southern Atlantic Ocean. *Marine Ecology Progress Series* 207, 19-31.
- Conde, D., Aubriot, L., Bonilla, S., Sommaruga, R. 2002. Marine intrusions in a coastal lagoon enhances the effects of UV radiation on the phytoplankton photosynthetic rate. *Marine Ecology Progress Series* 204, 57-70.
- Cooper, A.B. 2006. A guide to fisheries stock assessment. From data to recommendations. New Hampshire Sea Grant, 44p.

- Costa, M. D. P., Muelbert, J. H., Moraes, L. E., Vieira, J. P., Castello, J. P. 2014. Estuarine early life stage habitat occupancy patterns of whitemouth croaker *Micropogonias furnieri* (Desmarest, 1830) from the Patos Lagoon, Brazil. *Fisheries Research*, 160, 77-84.
- Couseau, J., Díaz de Astarloa, J. M. 1993. El género *Brevoortia* en la costa atlántica sudamericana. *Frente Marítimo*. 14 (A), 49-57.
- Couseau, M. B., Perrota, R.G. 2000. Peces marinos de Argentina, biología, distribución, pesca. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero. Mar del Plata, Argentina. 167p.
- Csirke, J. 1995. Fluctuation in abundance of small and mid-size pelagics. *Scientia Marina*, 59: 481-490.
- Cushing, D. H., Kinne, O., Costlow, J. D. 1996. Towards a science of recruitment in fish populations. Ecology Institute, Luhe, Alemania. 175 pp.
- Day, J. W., Hall, C. A. S., Kemp, W. M., Yañez-Arancibia, A. 1987 *Estuarine ecology*. Wiley Interscience Publications, New York: 558p.
- de Ciechowski, J. D. 1968. Huevos y larvas de tres especies de peces marinos, *Anchoa marinii*, *Brevoortia aurea* y *Prionotus nudigula* de la zona de Mar del Plata. – *Boletín del Instituto de Biología Marina*, 17, 28 pp.
- De Vries, M. C., Forward, R. B., Hettler, W. F. 1995. Behavioral response of larval Atlantic menhaden *Brevoortia tyrannus* (Latrobe) and spot *Leiostomus xanthurus* (Lacepede) to rates of salinity change. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 185(1), 93-108.
- Domínguez-Petit, R. 2007. Study of reproductive potential of *Merluccius merluccius* in the Galician Shelf. Doctoral thesis, University of Vigo
- Draper, N., Smith, H. 1981. Applied regression analysis. Second edition. J. Wiley & Sons, New York. 709p.
- Dempster, A.P., Laird, N.M. Rubin, D.B. 1977. Maximum likelihood from incomplete data via the EM algorithm". *Journal of the Royal Statistical Society, Series, (B)*, 39:1-38.
- Engel, D. W., Hettler, W. F., Coston-Clements, L., Hoss, D. E. 1987. The effect of abrupt salinity changes on the osmoregulatory abilities of the Atlantic menhaden *Brevoortia tyrannus*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 86(4), 723-727.
- Fabiano, G., Santana, O., Elgue, C. 1995. Fish communities in the coastal lagoons of Uruguay. Abstracts XXVI Congress of International Association of Theoretical and Applied Limnology, Sao Paulo, Brazil. 72p.
- Fanning, A. L. 2014. Towards Valuing Climate Change Impacts on the Ecosystem Services of a Uruguayan Coastal Lagoon. In *International Perspectives on Climate Change*. Filho W. L., Alves, F., Caeiro, S., Azeiteiro, U.M. (Eds.). Springer International Publishing, 61-77pp.
- Fitzhugh, G. R., Shertzer, K. W., Kellison, G. T., Wyanski, D. M. 2012. Review of size-and age-dependence in batch spawning: implications for stock assessment of fish species exhibiting indeterminate fecundity *Fishery Bulletin*, 110(4), 413-425.

- Fuiman, L. A., Werner, R. G. 2009. Fishery science: the unique contributions of early life stages. John Wiley & Sons, New York, 336 p.
- Froese, R. 2006. Cube law, condition factor and weight–length relationships: history, meta-analysis and recommendations. *Journal of Applied Ichthyology*, 22(4), 241-253.
- Gabe, M. 1968. *Techniques histologiques*, Masson, Paris, 918-921p.
- Ganter, P., Jolles, C. 1970. *Histochimie normale et pathologique*. Gauthiers-Vilars. Paris. Vol 2, 1904p.
- Garcia, A. M., Vieira, J. P., Winemiller, K. O. 2001. Dynamics of the shallow water fish assemblage of the Patos Lagoon estuary (Brazil) during cold and warm ENSO episodes. *Journal of Fish Biology*, 59(5), 1218-1238.
- García, G., Vergara, J., Gutiérrez, V. 2008. Phylogeography of the Southwestern Atlantic menhaden genus *Brevoortia* (Clupeidae, Alosinae). *Marine Biology*, 155(3), 325-336.
- Giangiobbe, A., Sánchez, M. F. 1993. Alimentación de la saraca (*Brevoortia aurea*). *Frente Marítimo*. 14 (A), 71-80.
- Grimm, A. M., Ferraz, S. E., Gomes, J. 1998. Precipitation anomalies in southern Brazil associated with El Niño and La Niña events. *Journal of Climate*, 11 (11), 2863-2880.
- Helfman, G. S., Collette, B. B., Facey, D. E. 1997. *The diversity of fishes*. Blackwell Science, London, England. 529 p.
- Hilborn, R., Walters. C.J. 1992. *Quantitative Fisheries Stock Assessment: Choice, Dynamics and Uncertainty*. Chapman & Hall, New York. 570p.
- Hoggarth, D.D., Abeyasekera, S., Arthur, R.I., Beddington, J.R., Burn, R.W., Halls, A.S. 2006. Stock assessment for fishery management. A framework guide to the stock assessment tools of the Fisheries Management Science Programme. FAO Fisheries Technical Paper. Roma. 487p
- Hunter, J. R., Lo, N. C., Leong, R. J. 1985. Batch fecundity in multiple spawning fishes. NOAA Technical Report NMFS, 36, 67-77.
- Hunter, J. R., Macewicz, B. J., Lo, N. C. H., Kimbrell, C. A. 1992. Fecundity, spawning, and maturity of female Dover sole, *Microstomus pacificus*, with an evaluation of assumptions and precision. *Fisheries Bulletin*, 90, 101-128.
- Hubold, G., Ehrlich, M. D. 1981. Distribution of Eggs and Larvae of Five Clupeoid Fish Species in the Southwest Atlantic Between 25 degree S and 40 degree S. *Meeresforschung*, 29, 17-29.
- Keller, A. A., Doering, P. H., Kelly, S. P., Sullivan, B. K. 1990. Growth of juvenile Atlantic menhaden, *Brevoortia tyrannus* (Pisces: Clupeidae). *Limnology and Oceanography*, 35(1), 109-122.
- Kjerfve, B. 1994. *Coastal Lagoons*. Elsevier Oceanography Series, 60, 1-8.
- Kvarnemo, C., Ahnesjö, I. 1996. The dynamics of operational sex ratios and competition for mates. *Trends in Ecology & Evolution*, 11(10), 404-408.

- Lasta, C., de Ciechowski, J. D. 1988. Primeros resultados de los estudios sobre la distribución de huevos y larvas de peces en bahía de Samborombón en relación a temperatura y salinidad. Publicaciones Comisión Técnica Mixta Frente marítimo. 4, 133-141.
- Lewis, R.M.; Roithmayr, C.M. 1981. Spawning and sexual maturity of Gulf menhaden, *Brevoortia patronus*. Fishery Bulletin, 78(4):947-951.
- Lewis, R. M., Ahrenholz, D. W., Epperly, S. P. 1987. Fecundity of Atlantic menhaden, *Brevoortia tyrannus*. Estuaries, 10(4), 347-350.
- López Cazorla A., 1985. Edad, crecimiento y comportamiento migratorio de *Brevoortia aurea* (Agassiz, 1889) (Osteichthyes, Clupeidae) de Bahía Blanca (Argentina). Revista de Investigación Pesquera. 49 (2), 297-313.
- Lopes, J. F., Almeida, M. A., Cunha, M. A. 2010. Modelling the ecological patterns of a temperate lagoon in a very wet spring season. Ecological Modelling, 221(19), 2302-2322.
- Love, R. M. 1970. The chemical biology of fishes. Academic Press, London. 547p.
- Lozano, C., Houde, E. D., Wingate, R. L., Secor, D. H. 2012. Age, growth and hatch dates of ingressing larvae and surviving juveniles of Atlantic menhaden *Brevoortia tyrannus*. Journal of fish biology, 81(5), 1665-1685.
- Macchi, G. J., Acha, E. M. 2000. Spawning frequency and batch fecundity in the Brazilian menhaden, *Brevoortia aurea*, in the Río de la Plata estuary off Argentina and Uruguay. Fishery Bulletin. 98, 283-289.
- Machado, I; Rodríguez-Graña, L., Calliari, D. 2011. Composition and spatial distribution of ichthyoplankton in intermittenly-open coastal lagoons of Uruguay. Pan-American Journal of Aquatic Sciences, 6(3), 237-243.
- Magnone, L., Bessonart, M., Rocamora, M., Gadea, J., Salhi, M. 2015. Diet estimation of *Paralichthys orbignyanus* in a coastal lagoon via quantitative fatty acid signature analysis. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 462, 36-49.
- Marteinsdottir, G., K. Steinarsson 1998. Maternal influence on the size and viability of Icelandic cod (*Gadus morhua*) eggs and larvae. Journal of Fish Biology, 52 (6), 1241 – 1258.
- Marteinsdottir, G., Begg, G. A. 2002. Essential relationships incorporating the influence of age, size and condition on variables required for estimation of reproductive potential in Atlantic cod *Gadus morhua*. Marine Ecology Progress Series, 235, 235-256.
- Nikolsky, G. V. (1963). The ecology of fishes. London: Academic Press. 352 pp.
- Milessi, A. C., Calliari, D., Rodriguez-Graña, L., Conde, D., Sellanes, J., Rodríguez-Gallego, L. 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(24), 2859-2869.
- Monteiro, I. O., Marques, W. C., Fernandes, E. H., Gonçalves, R. C., Möller Jr, O. O. 2011. On the effect of earth rotation, river discharge, tidal oscillations, and wind in the dynamics of the Patos Lagoon coastal plume. Journal of Coastal Research, 27(1), 120-130.

- Morgan, M. J.; Perez-Rodriguez, A., Saborido-Rey, F. 2011. Does increased information about reproductive potential result in better prediction of recruitment?. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 68 (8), 1361-1368.
- Murua, H., & Saborido-Rey, F. 2003. Female reproductive strategies of marine fish species of the North Atlantic. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*. 33, 23-31.
- Murua, H., & Motos, L. 2006. Reproductive strategy and spawning activity of the European hake *Merluccius merluccius* (L.) in the Bay of Biscay. *Journal of Fish Biology*, 69(5), 1288-1303.
- Nicholson, W. R. 1971. Coastal movements of Atlantic menhaden as inferred from changes in age and length distributions. *Transactions of the American Fisheries Society*, 100(4), 708-716.
- Norbis, W., Paesch, L., Verocai, J., Villamaría, G. 1992. Cambios en la estructura de la población de corvina (*Micropogonias furnieri*) capturada en la pesquería artesanal de Pajas Blancas (Montevideo, Uruguay). *Publicaciones Comisión Técnica Mixta Frente Marítimo*. 11, 37-46.
- Norbis, W., Verocai, J. 2001. Características de la actividad de pesca y evolución de las capturas realizadas por la flota artesanal. En: Vizziano, D., Puig, P., Mesones, C., Nagy, G (Eds). *El Rio de la Plata. Investigación para la gestión del ambiente, los recursos pesqueros y la pesquería en el Frente Salino*. Programa Ecoplata, Montevideo, Uruguay. 199–216p.
- Norbis, W., Galli, O. 2004. Feeding habits of the flounder *Paralichthys orbignyanus* (Valenciennes 1842) in a shallow coastal lagoon of the southern Atlantic Ocean: Rocha Uruguay. *Ciencias Marinas*, 30 (4), 619–626
- Olsson, D., Forni, F., Saona, G., Verocai, J., Norbis, W. 2013. Temporal feeding habits of the whitemouth croaker *Micropogonias furnieri* in a shallow coastal lagoon (southwestern Atlantic Ocean, Uruguay). *Ciencias Marinas*, 39(3), 265-276.
- Orlando, S., Fabiano, G. 1999. Medidas y mecanismos de administración de los recursos de las lagunas costeras del litoral atlántico del Uruguay (lagunas José Ignacio, Garzón, de Rocha y de Castillos). Proyecto URU/92/003. INAPE-PNUD, Montevideo.
- Patterson, J. T., Allgood, T. G., Green, C. C. 2013. Intraspecific variation in reproductive potential with maternal body size in Gulf killifish *Fundulus grandis*. *Aquaculture*, 384, 134-139.
- Pintos, W., Conde, D., De León, R., Cardezo, M. J., Jorcin, A., Sommaruga, R. 1991. Some limnological characteristics of Laguna de Rocha (Uruguay). *Revista Brasileira de Biologia*. 51, 79-84.
- Raynie, R.C., Shaw, R.F. 1994. A comparison of larval and postlarval gulf menhaden, *Brevoortia patronus*, growth rates between an offshore spawning ground and an estuarine nursery. *Fishery Bulletin*, 92:890-894.
- Ricker, W. E. 1954. Stock and recruitment. *Bulletin Fisheries Research*. Board of Canada. 30: 409 – 434.

- Rickman, S. J., Dulvy, N. K., Jennings, S., Reynolds, J. D. 2000. Recruitment variation related to fecundity in marine fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 57(1), 116-124.
- Rochet, M. J. 2000. A comparative approach to life-history strategies and tactics among four orders of teleost fish. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 57(2), 228-239.
- Rodríguez-Graña, L., Calliari, D., Conde, D., Sellanes, J., Urrutia, R. 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.
- Saborido-Rey, F. 2008. Ecología de la reproducción y potencial reproductivo en las poblaciones de peces marinos. Curso doutoramento do bienio 2002-2004. Universidade de Vigo. 70p.
- Sánchez M. F. 1989. Características morfológicas del aparato digestivo y espectro trófico de la saraca (*Brevoortia aurea*, Clupeiformes, Pisces). *Physis*, Buenos Aires, Sección A., 47 (112): 21-33.
- Santana, O., Fabiano, G. 1999 Medidas y mecanismos de administración de los recursos de las lagunas costeras del litoral atlántico del Uruguay Lagunas José Ignacio Garzón de Rocha y de Castillos. Rey M., Amestoy, F., Arena, G. (Eds). Plan de investigación Pesquera INAPE-PNUD URU/92/003. 165p.
- Saona G, Forni F, Vizziano D, Norbis W. 2003. Structure by size, sex, and maturity stage of the white croaker (*Micropogonias furnieri*, Desmarest 1823; Teleostei: Sciaenidae) in the bycatch of the artisanal fishery at Rocha Lagoon, Uruguay. *Ciencias Marinas* 29: 315-324.
- Shepherd, J. G. 1982. A versatile new stock-recruitment relationship for fisheries, and the construction of sustainable yield curves. *Journal of Marine Science*, 40: 67-75.
- Sherman, K., Smith, W., Morse, W., Berman, M., Green, J., Ejsymont, L. 1984. Spawning strategies of fisher in relation to circulation, phytoplankton production, and pulses in zooplankton off the northeastern United States. *Marine Ecology*. 18, 1-19.
- Schneider, C.A., Rasband, W.S., Eliceiri, K.W. 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods* 9, 671-675.
- Smith, C., Wootton, R. J. 1995. The costs of parental care in teleost fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 5(1), 7-22.
- SNAP. 2010. Laguna de Rocha. Selección y delimitación del área natural protegida. Decreto N° 61/010
- Sokal, R. R., Rohlf, F. J. 1998. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. Freeman W.H. and Company.(ed.). New York. 887p
- Sparre P., Venema, S.C. 1997. Introducción a la evaluación de recursos pesqueros tropicales. Parte 1. Manual. FAO Documento Técnico de Pesca. 306, 420 p.
- Tomkiewicz, J.; Morgan, M.J.; Burnett, J., Saborido-Rey, F. 2003. Available Information for Estimating Reproductive Potential of Northwest Atlantic Groundfish Stocks. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*. 33, 1-21.

- Trippel, E. A., Kjesbu, O.S., Solemdal, P. 1997. Effects of adult age and size structure on reproductive output in marine fishes. En: Early Life History and Recruitment in Fish Populations. Chambers, R.C., Trippel, E. A. (Eds.) Chapman & Hall. London, 31-62p.
- Tyler, C.R., J. P. Sumpter. 1996. Oocyte growth and development in teleosts. Reviews in fish biology and fisheries, 6, 287-318.
- Udupa, K. S. 1986. Statistical method of estimating the size at first maturity in fishes. Fishbyte 4, 8-10.
- Uriarte, A., Prouzet, P., Villamor, B. 1996. Bay of Biscay and Ibero Atlantic anchovy populations and their fisheries. Scientia Marina, 60 (2), 237-255.
- Vaughan, D. S., Smith, J. W., Prager, M. H. 2000. Population characteristics of gulf menhaden, *Brevoortia patronus*. NOAA Technical Report NMFS, 149, 19p.
- Vidal, L., Gallego, L. R., Conde, D., López, W. M., Bonilla, S. 2007. Biomass of autotrophic picoplankton in subtropical coastal lagoons: is it relevant?. Limnetica, 26(2), 441-452.
- Vizziano, D., Forni, F., Saona, G., Norbis, W. 2002. Reproduction of *Micropogonias furnieri* in a shallow temperate coastal lagoon in the southern Atlantic Journal of Fish Biology. 61 (A), 196-206.
- Weiss, G. Kruug, L. C. 1977. Características do desenvolvimento e metamorphose de *Lycengraulis olidus* (Engraulidae) e *Brevoortia pectinata* (Clupeidae) no estuario da Lagoa dos Patos, Brasil. Atlántica. 2, 83-117.
- Weiss, G. 1981. Ictioplancton del estuario de Lagoa dos Patos, Brasil. Tesis Doctorado, Universidad Nacional De La Plata, Buenos Aires.
- West, G. 1990. Methods of assessing ovarian development in fishes: a review. Marine and Freshwater Research, 41(2), 199-222.
- Whitehead, P. J. P., 1985. Clupeid fishes of the world (Suborder Clupeioidi): an annotated and illustrated catalogue of the herrings, sardines, pilchards, sprats, shads, anchovies, and wolfherrings. FAO species catalogue, vol. 7 (1), 303 p.
- Wootton, R. J. 1990. Ecology of teleost fishes. Series fish and fisheries. Vol. 1. Chapman & Hall, London, 404 p.