



UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
FACULTAD DE CIENCIAS

Tesis para optar al Título de Magíster en Geociencias

**MECANISMOS MODULADORES DE LA ESTRUCTURA TRÓFICA
EN UNA ZONA COSTERA DE TRANSICIÓN OCEANOGRÁFICA
(PUNTA DEL DIABLO, URUGUAY)**

Lic. Valentina Leoni Silva

Tutor: Dr. Angel M. Segura Castillo
Co-tutora: Dra. Laura Rodríguez-Graña

Rocha, Uruguay
2017

Universidad de la República
Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas
Área Geociencias

La tesis de maestría “Mecanismos moduladores de la estructura trófica en una zona costera de transición oceanográfica (Punta del Diablo, Uruguay)” de la Lic. Valentina Leoni ha sido aprobada con Mención por la siguiente Comisión de Evaluación:

Dr. Felipe García Rodríguez (CURE, UdelaR)
Dra. Beatriz Yannicelli (CURE, UdelaR)
Dr. Iván González (Facultad de Ciencias, UdelaR)

Fecha: 6 de diciembre de 2017

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar quiero agradecer a mis orientadores Angel y Laura. Agradecerles a ambos por la confianza, la calidez humana, por estar siempre presentes y por el tiempo que dedicaron a esta tesis. Gracias a Angel por la orientación en cada etapa de la tesis y por ayudarme a discriminar entre lo realmente importante y los aspectos secundarios. Quizás lo transmitido no haya quedado plasmado en la tesis de la mejor manera, pero la enseñanza queda, y espero seguir mejorando sobre esta base. A Laura por la ayuda con el trabajo en laboratorio y las correcciones detalladas en la redacción.

A los miembros del tribunal, por aportarme tanto en la redacción de la tesis, la discusión en aspectos metodológicos y en enriquecer la discusión de los resultados obtenidos.

A la ANII por la financiación de la beca que me permitió realizar la maestría y por el financiamiento del proyecto marco, que hizo posible la colecta de datos para poder realizar la tesis. A la CAP-CSIC por el financiamiento de la beca que me permitió continuar y terminar la redacción de la tesis.

Al CURE Rocha y el Museo Nacional de Historia Natural, por apoyar esta tesis y brindarme el espacio de trabajo. Gracias a tod@s los compañeros del CURE que hicieron siempre más agradable las largas jornadas en el laboratorio, con un mate o una charla.

A la Universidad de la República y al programa PEDECIBA Geociencias.

A Fabrizio Scarabino, por apoyar e incentivar siempre nuestros trabajos, la ayuda incondicional en campo y en la identificación de los invertebrados.

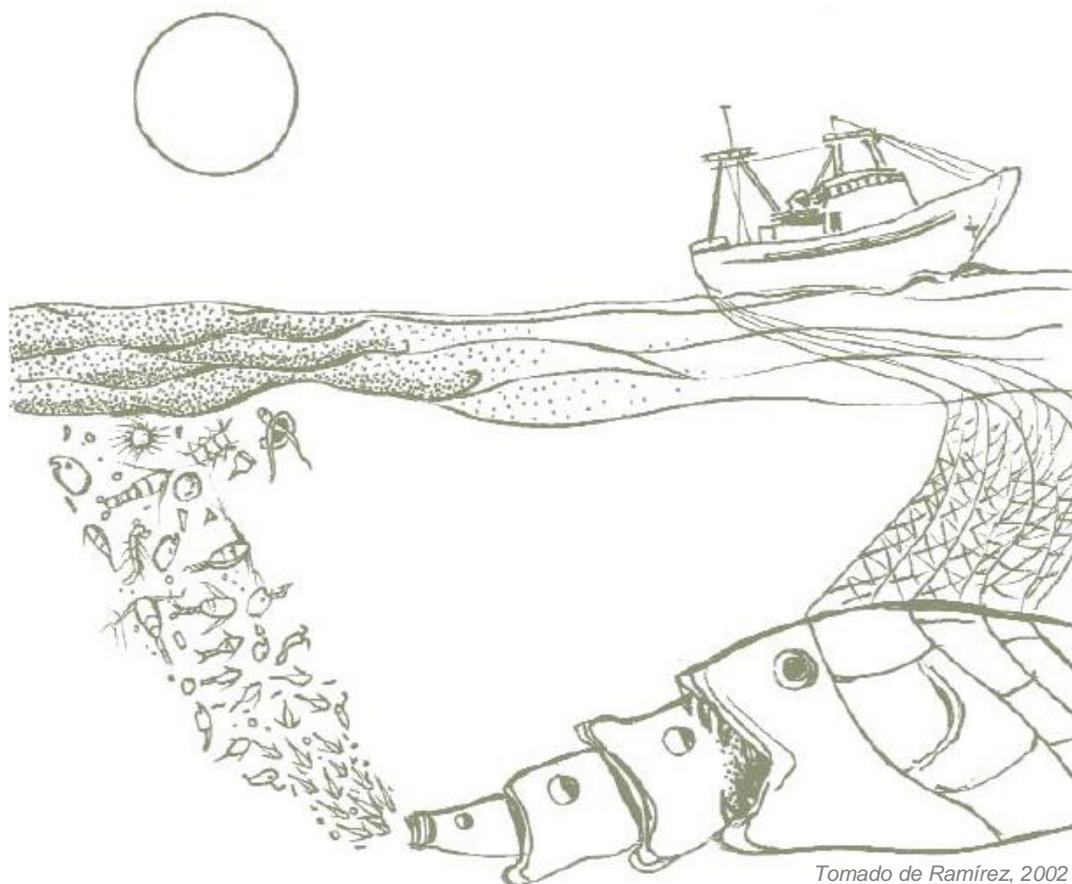
A los pescadores de Punta del Diablo.

A tod@s los que participaron en las salidas de campo: Gaby, Romi, Ine, Lía, Eli, Nacho, Emanuel, Lea y Clarita. En particular, a Gaby Vélez por la ayuda con las macroalgas y acompañarme en el laboratorio, y a Ana Martínez por la identificación del fitoplancton. Agradecer también a quienes me dieron una mano en momentos particulares, pero que sin ellos todo se hacía más cuesta arriba: Valen, Gastón, Mapi, Andrés, Nacho, Mei, Rafa, Mauri y Pablo.

A mis amigos que me aguantan el corazón y la cabeza: Romi, Fran, Mei, PeCo, Vicky, Mai, Mapi, Juan, Dami, a toda la barra de ciencias y los amigos de siempre.

A Ale, por su amor, su paciencia y por ayudarme a ver todo de manera más objetiva.

A mi familia, en especial a mis pilares: mis padres, por el amor incondicional, por levantarse conmigo en la madrugada en cada ida a Rocha y apoyarme en todo lo que hago. A mis hermanas, mis cuñados y mi sobrino, por llenarme la vida de alegría. Gracias por ser parte de mí y ayudarme a seguir.



Tomado de Ramírez, 2002

Dedicada a papá, por transmitirme el amor por la naturaleza.

CONTENIDO

RESUMEN	VI
Palabras clave.....	VI
LISTA DE ABREVIATURAS.....	VII
LISTA DE FIGURAS	VIII
INTRODUCCIÓN	11
OBJETIVO GENERAL	18
HIPÓTESIS DE TRABAJO.....	18
OBJETIVOS ESPECÍFICOS	19
MATERIALES Y MÉTODOS	20
Área de estudio	20
Estrategia de muestreo	23
Productores primarios.....	24
Consumidores primarios, secundarios y terciarios	24
Análisis de laboratorio	25
Identificación de especies.....	25
Preparación y análisis de muestras para determinación isotópica ...	25
Análisis de datos	27
Caracterización biótica	27
Identificación de los productores primarios	27
Identificación de consumidores primarios, secundarios y terciarios	28
Variabilidad estacional de la comunidad.....	29
Relación tamaño corporal – $\delta^{15}\text{N}$	31
Integración de vías energéticas	32
RESULTADOS	33
Caracterización ambiental.....	33
Caracterización biótica	34
Caracterización de productores primarios.....	36
Identificación de consumidores primarios	37
Identificación de consumidores secundarios y terciarios.....	38
Variabilidad estacional de la comunidad	41
Relación TC - $\delta^{15}\text{N}$	42
Integración de vías energéticas.....	45
DISCUSIÓN	47
CONCLUSIONES	54
ANEXO.....	65

RESUMEN

Analizar cómo la variabilidad ambiental modula la estructura trófica, los flujos de energía y las interrelaciones entre ambientes contribuye a comprender el funcionamiento de los ecosistemas acuáticos. Las zonas de transición oceanográfica presentan marcadas fluctuaciones ambientales, ocurrencia alternada de especies y han sido escasamente exploradas. El presente trabajo analizó la influencia de la variabilidad estacional en la estructura trófica de las comunidades pelágicas y bentónicas y su interrelación trófica en el ecosistema costero-marino de Punta del Diablo (Rocha, Uruguay) y se evaluaron los principales mecanismos que modulan dicha estructura. Se postularon tres hipótesis referidas a: i) efecto del recambio estacional de especies en la estructura de la red trófica, ii) los patrones de consumo relacionados al tamaño corporal (TC) y iii) la integración de vías de energía por parte de los grandes predadores pelágicos. La estructura trófica se definió en base a isótopos estables de carbono y nitrógeno. Se evaluaron 256 organismos (51 especies), desde productores primarios (TC~1e⁻⁹Kg) hasta tiburones (TC~65Kg) en verano e invierno. El patrón estacional mostró un marcado contraste en las condiciones oceanográficas y se registraron cambios parciales en la identidad de las especies. Sin embargo, no se observaron diferencias entre períodos en los grupos tróficos identificados ni en el espacio de nicho isotópico comunitario. Se halló evidencia que apoya la hipótesis de restricción morfológica al consumo en organismos pelágicos, pero se detectan restricciones diferenciales en los organismos bentónicos según los hábitos alimentarios. Se detectó un fuerte acoplamiento bento-pelágico mediado por los organismos filtradores del bentos de los diferentes subsistemas (infralitoral, playa, roca) y la integración de vías en los predadores topes pelágicos. En general se observó que la estructura de la red trófica es estable y que los reemplazos de identidad taxonómica no generan cambios sustantivos. Los resultados aportan a comprender los patrones de flujos de materia y energía en ambientes costeros, y el efecto de la variabilidad ambiental en las comunidades.

Palabras clave

Zona de transición oceanográfica, restricción morfológica, integración bento-pelágica, isótopos estables.

LISTA DE ABREVIATURAS

TC: Tamaño corporal

PT: Posición trófica

IE: Isótopos estables

RMPP: Relación de masa predador-presa

MOP: Material orgánico particulado

SNAP: Sistema Nacional de Áreas Protegidas

$\delta^{13}\text{C}$: Relación entre el isótopo estable pesado y liviano de carbono, respecto a un estándar de referencia.

$\delta^{15}\text{N}$: Relación entre el isótopo estable pesado y liviano de nitrógeno, respecto a un estándar de referencia.

TSM: Temperatura Superficial del Mar

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** A. Ubicación de Uruguay en América del Sur B. Departamento de Rocha (gris oscuro) y ubicación de la zona de estudio (círculo). Se muestra la temperatura promedio anual superficial (NASA). C. Detalle del área de estudio donde se indican las estaciones de muestreo en los ambientes propuestos: ambiente pelágico-bentónico del infralitoral, ambiente bentónico de playa (Playa Grande) y de roca (Cerro Rivero) y. Se indica el Área Marina Protegida de Cerro Verde adyacente en recuadro punteado. 21
- Figura 2.** Ambientes estudiados en el ecosistema costero-marino de Punta del Diablo: A. ambiente bentónico del litoral rocoso (Cerro Rivero Norte); B. ambiente bentónico de playa (Playa Grande); C. ambiente bentónico del infralitoral arenoso; D. ambiente pelágico. 23
- Figura 3.** Perfiles de temperatura (°C) y salinidad en diferentes puntos de la columna de agua en el ambiente pelágico para verano (líneas rojas) e invierno (líneas azules)..... 33
- Figura 4.** Valor de isótopos estables de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ (media \pm sd) para los taxa analizados en verano (puntos rojos) e invierno (triángulos celestes). Criterio de ordenamiento especies según orden creciente del valor promedio de $\delta^{15}\text{N}$ 35
- Figura 5.** Valores de $\delta^{13}\text{C}$ (A y B) y $\delta^{15}\text{N}$ (C y D) de los productores primarios en la columna de agua (MOP) y de roca (*Ulva* spp.) para verano e invierno. Se observa variabilidad entre ambientes en $\delta^{13}\text{C}$, y variabilidad estacional en $\delta^{15}\text{N}$ 36
- Figura 6.** Valores de $\delta^{13}\text{C}$ (A y B) y $\delta^{15}\text{N}$ (C y D) para los grupos de consumidores primarios identificados en el análisis de agrupamiento para cada ambiente (AP: pelágico, AB: bentónico infralitoral, CRN: bentos del litoral rocoso, PG: bentos de playa). *: Grupo de ramoneadores que presentó diferencias significativas en $\delta^{13}\text{C}$ respecto a todos los grupos. 38
- Figura 7.** Análisis de agrupamiento jerárquico para todas las especies pelágicas (A) y bentónicas (B). *Abreviaciones:* PP: productores primarios, Consumidores 1: consumidores primarios, 2: secundarios, 3: terciarios. 40
- Figura 8.** $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (media \pm SD) de los grupos tróficos definido en el análisis de agrupamiento jerárquicos (ver Fig. 7). 41

- Figura 9.** Nicho isotópico basado en elipses bayesianas (líneas continuas) para verano (círculos rojos) invierno (triángulos azules). Se incluyen todas las especies presentes relevadas en cada período, sin incluir a los productores primarios. Las líneas punteadas indican el área total del nicho isotópico (*Convex hull*) para el total de la comunidad en cada período. 42
- Figura 10.** Logaritmo natural del tamaño corporal individual para los organismos pelágicos (A) y bentónicos (B) entre períodos. *diferencias significativas en organismos pelágicos..... 43
- Figura 11.** Regresión lineal positiva entre los valores individuales de $\delta^{15}\text{N}$ y el logaritmo natural del tamaño corporal para individuos pelágicos para verano (círculos vacíos rojos; línea discontinua) e invierno (círculos llenos azules; línea continua) y bentónicos. 44
- Figura 12.** Compartimiento bentónico. Regresiones lineales entre los valores individuales de $\delta^{15}\text{N}$ y el logaritmo natural del tamaño corporal, discriminados en las principales clases taxonómicas; decápodos (Malacostraca) y poliquetos (Polychaeta). La regresión para gasterópodos (Gastropoda) no fue significativa. 45
- Figura 13.** Relación entre el desvío estándar de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ en función creciente de $\delta^{15}\text{N}$ para los taxa del ambiente pelágico ($b=-0.18$) y bentónico. La relación es significativa y negativa para el ambiente pelágico. 46
- Figura 14.** A. *Centro*: Representación de las diferentes vías de energía identificadas en base a los grupos tróficos obtenidos en el análisis de agrupamiento jerárquico sin incluir la estacionalidad; pelágica (azul), bentónicas (rojo) de afinidad bento-pelágica (rombos) y afinidad bentónica (cuadrados). El tamaño los símbolos es proporcional a la variabilidad de los grupos. *Izquierda y derecha*: Relación lineal entre la posición trófica y la variabilidad en la señal de $\delta^{15}\text{N}$ para pelágicos (azul) y bentónicos (rojo). B. Relación del tamaño corporal y la posición trófica de las especies en las vías de energía identificadas; pelágica (azul) y bentónica (gris). Dentro de las bentónicas se identifican relaciones lineales significativas para crustáceos y poliquetos, y relación nula para gasterópodos..... 53

LISTA DE TABLAS

- Tabla 1.** Ambientes considerados en el área de estudio, comunidades de organismos relevados en cada uno y las metodologías de colecta empleadas (MOP: Material orgánico particulado). 24
- Tabla 2.** Clasificación de consumidores primarios en base a la literatura. Se indican las especies registradas en cada ambiente, sus hábitos alimentarios, y la referencia bibliográfica. 37
- Tabla 3.** Modelo ajustado a la relación del valor isotópico de $\delta^{15}\text{N}$ individual: tamaño corporal (gramos) incorporando la variabilidad estacional en los casos que fue significativa. Se indica la proporción de la varianza explicada (R^2), la significancia de la regresión (p-valor) y los parámetros estimados con su IC 95%.44
- Tabla 4.** Modelo ajustado a la relación del valor isotópico de $\delta^{15}\text{N}$ individual: tamaño corporal (gramos) para las principales Clases de organismos bentónicos. Se indica la proporción de la varianza explicada (R^2), la significancia de la regresión (p-valor) y los parámetros estimados con su IC 95%. 45

INTRODUCCIÓN

Los ecosistemas marinos presentan variabilidad ambiental natural que determina cambios a diferentes escalas temporales y espaciales (Levin 1992). Las comunidades responden a dichos cambios estacionales (Corbisier *et al.* 2014), interanuales o decadales (McMeans *et al.* 2015), de forma cualitativa por cambios en la composición de especies (Anderson & Piatt 1999) y/o cuantitativa por cambios en la abundancia o biomasa (Cury *et al.* 2001). Estos cambios comunitarios inciden a mayores niveles de organización (Hunter & Price 1992, Holt 1996, Boyer *et al.* 2003, Hunt & McKinnell 2006, Layman *et al.* 2007) y modulan las funciones ecosistémicas esenciales, como la producción primaria, secundaria o el metabolismo ecosistémico (Doney *et al.* 2012, Belgrano *et al.* 2005). La variabilidad ambiental y sus efectos en la estructura de las redes tróficas en ambientes marinos ha sido analizada principalmente de manera teórica y experimental en laboratorio (*e.g.* cambios en la temperatura) (Dakos *et al.* 2011, Brose *et al.* 2012), siendo escasos los trabajos enfocados en sistemas naturales que la consideran explícitamente (Bergamino *et al.* 2011, McMeans *et al.* 2015, Romero-Romero *et al.* 2016).

A nivel mundial las zonas de transición oceanográficas son áreas de gran variabilidad ambiental debido a la confluencia de corrientes con características contrastantes (*e.g.* en temperatura y salinidad) (Olson 2001, Mann & Lazzier 2005). Esta variabilidad puede afectar los procesos fisiológicos de los organismos (crecimiento o reproducción), la migración de especies (Richert *et al.* 2015), la estructura del ecosistema y los procesos relacionados a éste (relación predador-presa y competencia) (Stenseth *et al.* 2002) así como a la productividad del sistema, la cual tiene un rol fundamental en la composición de especies, rango de tamaños corporales, abundancias o biomásas (Hillebrand & Azovsky 2001). Las relaciones de consumo entre organismos (*i.e.* relaciones tróficas) también se ven afectadas por los cambios ambientales (Arim *et al.* 2007) y generan cambios en los flujos de energía y otros procesos ecosistémicos. Entender cómo se modulan las relaciones tróficas entre los organismos y sus consecuencias en los procesos ecosistémicos, como la productividad y el flujo de nutrientes nos permite mejorar la comprensión de procesos como el secuestro de carbono y los ciclos biogeoquímicos en general

(Cebrian 2015).

En el medio acuático, el tamaño corporal (TC) de los organismos ha sido de gran utilidad para entender y formular hipótesis sobre los mecanismos que modulan la estructura comunitaria (Sheldon *et al.* 1972). El TC determina numerosos atributos y patrones de interacción entre los organismos, y resume rasgos fisiológicos y ecológicos (*e.g.* requerimientos energéticos, dispersión, consumo de presas, percepción diferencial del ambiente y su uso) (Cury *et al.* 2001, De Roos *et al.* 2003, Hildrew *et al.* 2007, Nakazawa *et al.* 2011, Carbone *et al.* 2014). Por lo tanto, el TC individual influye en la abundancia y la posición trófica (PT) de una especie en la red (Brose *et al.* 2006a, Maury *et al.* 2007, Gilbert & DeLong 2014), cumpliendo un rol importante en la estructuración de las comunidades (Woodward *et al.* 2005) con implicancias a nivel ecosistémico (Allen *et al.* 2005, Yvon-Durocher *et al.* 2012).

Debido a la relación entre la escala de la variabilidad ambiental y el ciclo de vida de las especies, dicha variabilidad tendrá mayor efecto sobre aquellos organismos pequeños con rápido crecimiento (*e.g.* fitoplancton) respecto a organismos de mayor tamaño y crecimiento lento (Richardson & Schoheman 2004). Los primeros responden rápidamente a dichos cambios mientras que los organismos de gran tamaño son capaces de integrar la variabilidad (Hildrew *et al.* 2007, Jennings *et al.* 2008, Reum & Marshall 2013). La dimensionalidad del ambiente puede determinar además ciertos atributos de las especies, como puede ser la movilidad y las formas de obtención de alimento, que genere diferencias en las respuestas de los organismos a la variabilidad ambiental (Cohen 1994, Blanchard *et al.* 2009, Carbone *et al.* 2014, Griffiths *et al.* 2017). En este sentido, la dimensionalidad del ambiente (dos vs. tres dimensiones) se ha propuesto como una característica determinante en la estructura de las redes tróficas y la dinámica del ecosistema (Whitehead & Walde 1992, Witting 1995, Pawar *et al.* 2012, Carbone *et al.* 2014). Evaluar la influencia de la variabilidad ambiental en las comunidades presentes en ambientes con características contrastantes puede arrojar evidencia sobre los mecanismos que modulan estas respuestas.

La relación entre el TC y la PT conecta las tramas tróficas con la estructura comunitaria (Jennings *et al.* 2007, Treblico *et al.* 2013) y ambos atributos determinan la estabilidad de los ecosistemas (Brose *et al.* 2006a) y el

flujo de energía (McCanns 2012, Tucker & Rogers 2014), entre otros aspectos ecosistémicos. La relación TC-PT puede presentar diversos patrones empíricos, desde relaciones positivas, negativas, patrones en campana o ninguna relación evidente (Arim *et al.* 2007, Segura *et al.* 2015), los cuales dependen del mecanismo imperante y de la escala espacial/temporal de observación (Arim *et al.* 2007, 2010).

Dentro de los mecanismos planteados para comprender los patrones comunitarios de interacción alimenticia, la hipótesis de la Restricción Morfológica al Consumo (Pimm 1982) plantea que los organismos están limitados por su TC en su capacidad de consumir presas de determinado tamaño. En el ambiente marino los ecosistemas tienden a estar fuertemente estructurados por TC (Barnes *et al.* 2010), donde se observan grandes consumidores alimentándose de especies más pequeñas (Sheldon *et al.* 1977, Belgrano *et al.* 2005, Tucker & Rogers 2014). Este mecanismo permite una mayor estabilidad de las redes debido, por ejemplo, a una menor pérdida de biomasa desde la presa al predador, cuando el predador es de mayor tamaño que su presa (Kartascheff *et al.* 2010). Trabajos recientes identifican la Restricción Morfológica al Consumo como el principal determinante de la PT en comunidades marinas locales (Brose *et al.* 2006b, Arim *et al.* 2007, Segura *et al.* 2015), mientras que a escalas espaciales mayores que incluyan organismos de mayor TC (> 200kg) los mecanismos relacionados a la limitación energética son más importantes (ver Arim *et al.* 2007, Segura *et al.* 2015).

Si bien la hipótesis de limitación al consumo mediada por el TC es ampliamente aceptada en los ambientes acuáticos (Cohen *et al.* 2003), ciertos organismos podrían evadir dicha restricción (Brose *et al.* 2006b). Las diferencias más marcadas en las relaciones tróficas se detectan entre ambientes de distinta dimensionalidad, como son los ambientes pelágicos y bentónicos, o entre ambientes terrestres y marinos (Cohen 1994, Blanchard *et al.* 2009, Carbone *et al.* 2014). La capacidad de manipulación del alimento diferencial pueden modificar la relación de tamaños entre el predador y la presa, y por lo tanto, los mecanismos que modulen las interacciones tróficas en organismos pelágicos y bentónicos (Blanchard *et al.* 2009, Nakasawa *et al.* 2013). Por ejemplo, debido a la capacidad de ciertos invertebrados de realizar la digestión externa a base de toxinas y/o mayor capacidad de manipulación, estos organismos pueden evadir

las restricciones morfológicas al consumo (Warren & Lawton 1987, Brose *et al.* 2006b). Sin embargo, en general no se evalúa directamente este efecto y cómo influye en la estructura y variabilidad de la red (Brose *et al.* 2006b).

Históricamente los estudios que demostraban la relación entre TC-PT se basaban en el análisis simultáneo del TC y la dieta, análisis teóricos, contenido estomacal, revisiones bibliográficas de hábitos alimentarios u observaciones en campo y laboratorio (ver Romero-Romero *et al.* 2016). El uso de los isótopos estables (IE) como marcadores naturales es útil en la caracterización de la estructura trófica e identificación de las vías del flujo de energía a través de la red, y proveen información útil y complementaria (Michener & Schell 1994, Boecklen *et al.* 2011; Cuadro 1). El análisis de IE de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) es útil para discriminar las fuentes de materia orgánica (DeNiro & Epstein 1978), mientras que el enriquecimiento isotópico de nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) entre niveles tróficos adyacentes permite estimar la PT relativa de los diferentes componentes dentro del ecosistema (Cabana & Rasmussen 1996). Además es posible caracterizar en el espacio isotópico $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$, el nicho isotópico, el cual es un análogo al nicho ecológico (Hutchinson 1978) donde las coordenadas son los valores isotópicos (Newsome *et al.* 2007). Este análisis permite caracterizar de manera cuantitativa la diversidad trófica, abarcando todos los recursos presentes en el sistema y los organismos que integran la comunidad (Newsome *et al.* 2007). El análisis de IE permite evaluar dietas de organismos con hábitos, formas y tamaños diferentes, por lo que reviste particular interés para evaluar la variabilidad ambiental y su efecto a diferentes escalas.

Trabajos realizados en ambientes de aguas profundas reportan una marcada diferencia estacional en la relación entre el TC-PT en especies del compartimiento pelágico y bentónico, donde se plantea que puede deberse a cambios estacionales en la estructura trófica de la comunidad y a cambios en la productividad primaria del ecosistema (Romero-Romero *et al.* 2016). Debido a esto, existe una demanda creciente de estudios que cubran un amplio rango de tamaños corporales, grupos taxonómicos y ambientes de diferentes dimensiones (Jennings *et al.* 2008) que permitan derivar en reglas universales. Los estudios previos que examinan la estructura trófica en ambientes acuáticos utilizando IE se enfocan en un compartimiento específico (e.g. bentónico, pelágico, peces demersales o zooplancton: France *et al.* 1998, Fry & Quiñones 1994, Jennings *et*

al. 2001, 2002a, Bode *et al.* 2007, Al- Habsi *et al.* 2008). Son escasos los estudios que incluyen organismos tanto del compartimiento pelágico como bentónico (Akin & Winemiller 2008, Persaud *et al.* 2011), y más escasos aún trabajos que incluyan comunidades planctónicas, nectónicas y bentónicas (Rodríguez Graña *et al.* 2008, Bergamino *et al.* 2011, Romero-Romero *et al.* 2016).

CUADRO 1. Uso de isótopos estables en ecología trófica

Los isótopos estables son formas de un mismo elemento que difieren en el número de neutrones, en su masa atómica y que no presentan decaimiento radiactivo (Fry 2006). Para el estudio de las tramas tróficas es ampliamente utilizada la medición de la concentración relativa de los isótopos estables. Principalmente se emplean aquellos isótopos estables de Carbono y Nitrógeno. La relación de isótopos de nitrógeno $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ (expresado respecto a un estándar de referencia*: $\delta^{15}\text{N}$) exhibe un enriquecimiento entre los sucesivos niveles tróficos, y es una herramienta útil para la estimación de la posición trófica de un organismo en la red (Minagawa & Wada 1984, Peterson & Fry 1987, Post 2002). La relación de isótopos de carbono ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ respecto a un estándar*: $\delta^{13}\text{C}$) varía sustancialmente entre productores primarios con diferentes vías fotosintéticas (e.g. plantas C3 *versus* C4), pero con pequeños cambios en los sucesivos niveles tróficos (DeNiro & Epstein 1981, Inger & Bearhop 2008, Peterson & Fry 1987, Post 2002). Por lo tanto, el $\delta^{13}\text{C}$ puede utilizarse para determinar la principal fuente de carbono de la red. Por otra parte, el espacio en el gráfico (*biplot*) entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ se denomina espacio de nicho, espacio trófico, espacio isotópico, o nicho isotópico. En el presente trabajo se adopta el término “nicho isotópico”. En este sentido, se considera la información ecológica contenida en el *biplot* de los valores de isótopos estables como un proxy de algunas de las n -dimensiones del hipervolumen del nicho ecológico Hutchinsoniano (Hutchinson 1957). El nicho isotópico no es exactamente el nicho ecológico, pero puede representar aspectos del mismo (e.g. fuentes de materia orgánica utilizada en la comunidad o la posición trófica relativa en la red) (Layman *et al.* 2012).

* V-AIR para el nitrógeno y Vienna Pee Dee Belemnite para el carbono.

Actualmente existe un aumento creciente en la descripción y entendimiento de los procesos que acoplan estos ambientes pelágicos y bentónicos, especialmente aquellos mediados por organismos vivos (Marcus & Boero 1998, Hildrew *et al.* 2007, Blanchard *et al.* 2009, Prugh *et al.* 2009,

Griffiths *et al.* 2017, Mussap & Zavatarelli 2017). Dichos procesos incluyen cambios ontogenéticos en el uso del hábitat, migraciones diarias o estacionales, efectos del ciclado de nutrientes por bioturbación, y filtración por organismos bentónicos (Griffiths *et al.* 2017). Esta conexión mediada por organismos vivos, por ejemplo mediante la filtración por organismos bentónicos, es particularmente importante en ecosistemas costeros (profundidad <30m), ya que determina procesos biogeoquímicos en el sedimento que afectan la dinámica de estos ambientes al acoplar la producción del ambiente pelágico con la composición del sedimento (Hildrew *et al.* 2007, Baustian *et al.* 2014, Mussap & Zavatarelli 2017). Sin embargo, existe mayor conocimiento de las conexiones que existen entre bentos y pélagos en lagos dulceacuícolas respecto a ecosistemas marinos (Baustian *et al.* 2014).

En ecosistemas acuáticos que experimentan variabilidad ambiental en determinados rangos de escalas espaciales y temporales, la depredación, vinculada al TC, ha sido reconocida como una fuerza estabilizadora (Cury *et al.* 2001, Hildrew *et al.* 2007). Los peces de gran TC con amplias áreas de distribución tienen un importante rol como depredadores (Jetz *et al.* 2004, Prugh *et al.* 2009). Estos organismos suelen consumir presas de diferentes compartimientos (*e.g.*, bentónico y pelágico) y de áreas distantes, utilizan una gran fracción de los recursos disponibles en el sistema (Gruber *et al.* 1988, Vander Zander & Vadeboncoeur 2002, Vogler *et al.* 2003, Rooney *et al.* 2008, McCann & Rooney 2009), e integran varias fuentes de energía (Pinnegar *et al.* 2003, Rooney *et al.* 2006, Lasalle *et al.* 2011, Massol *et al.* 2011, Rooney & McCann 2012). Identificar la integración de las diferentes vías de energía es fundamental para poder comprender los ciclos biogeoquímicos en los ecosistemas (Hildrew *et al.* 2007, Baustian *et al.* 2014, Griffiths *et al.* 2017). Además, dada la presión pesquera a la que los predadores tope están expuestos es de particular importancia identificar el rol trófico de estos organismos (Voigt *et al.* 2003).

En particular, la zona costero-marina de Punta del Diablo (Rocha, Uruguay) se encuentra en una zona de transición oceanográfica de corrientes, donde confluyen las ramas costeras de masas de agua con características contrastantes (Guerrero *et al.* 1997, Piola *et al.* 2000). Esta variabilidad en las características ambientales induce cambios estacionales en la ocurrencia de

taxas de la macrofauna bento-pelágica de este ecosistema (Segura *et al.* 2008b, Izzo *et al.* 2010). Aunque existe un amplio conocimiento de la biodiversidad íctica y de macroinvertebrados de la zona (e.g. Scarabino 2006, Segura 2006, Carranza *et al.* 2007, Segura *et al.* 2008a, 2012, Segura & Milessi 2009, Rabellino 2011, Trinchin 2012, Sampognaro 2014), el conocimiento de estructura trófica de la comunidad marina es limitado y han sido poco explorados los mecanismos que modulan los flujos de energía y sus variaciones estacionales. Este aspecto es de particular importancia en el marco de un contexto de cambio climático (McMeans *et al.* 2015), donde se predicen cambios en la composición de especies de los ecosistemas de transición (Burrows *et al.* 2011).

OBJETIVO GENERAL

Caracterizar la estructura trófica de la comunidad costero-marina de Uruguay y evaluar el efecto de la variabilidad ambiental sobre los mecanismos que estructuran dicha comunidad en el ambiente pelágico y bentónico, utilizando como herramienta los isótopos estables.

HIPÓTESIS DE TRABAJO

Hipótesis 1.

La composición de especies que conforman la comunidad está asociada a la variabilidad ambiental estacional, lo que modifica la estructura trófica y los mecanismos de control de los flujos de energía.

Predicciones:

- La alternancia estacional de especies entre verano e invierno modificará los grupos tróficos presentes en la comunidad.
- Este recambio modificará el nicho isotópico comunitario si cambian los hábitos alimentarios de las especies reemplazadas.

Hipótesis 2.

- La mayor capacidad de manipulación del alimento en el ambiente bentónico respecto al ambiente pelágico genera una menor restricción morfológica al consumo de presas.

Predicciones:

- Existirá una relación positiva entre el TC y el valor de $\delta^{15}\text{N}$ en los organismos del ambiente pelágico.
- No existirá relación entre el TC y el valor de $\delta^{15}\text{N}$ en los organismos del ambiente bentónico.

Hipótesis 3.

La variabilidad ambiental genera cambios en la señal de isótopos estables a niveles tróficos bajos que se atenúan con el aumento de la posición trófica debido a la integración de vías de energía.

Predicciones:

- La señal de $\delta^{13}\text{C}$ del predador tope será intermedia a toda la comunidad.
- La variabilidad en la señal de $\delta^{15}\text{N}$ de las poblaciones disminuirá conforme aumente el valor promedio de $\delta^{15}\text{N}$.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Caracterizar las principales condiciones oceanográficas locales (temperatura y salinidad) en verano e invierno.
2. Identificar las potenciales fuentes de materia orgánica del sistema mediante los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de los productores primarios en el ambiente bentónico y pelágico.
3. Caracterizar los grupos de consumidores primarios, secundarios y terciarios en cada ambiente, durante verano e invierno en base a la señal isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, y a información existente en la literatura.
4. Comparar entre verano e invierno el nicho isotópico que ocupa la comunidad.
5. Comparar entre verano e invierno, y entre los compartimientos pelágicos y bentónicos la relación TC: $\delta^{15}\text{N}$.
6. Identificar la integración espacial de las diferentes vías de energía presentes en el sistema mediante la señal de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El presente estudio se realizó en el sistema marino costero de Punta del Diablo ubicado en la costa Atlántica del Departamento de Rocha, Uruguay ($33^{\circ}54' S - 53^{\circ}30' W$ y los $34^{\circ}02' S - 53^{\circ}32' W$) (Fig. 1). Esta zona costera se ubica dentro de la denominada "Zona Oceánica" acorde con una clasificación en base a la salinidad promedio (Defeo *et al.* 2009), y es influida por el sistema de plataforma continental adyacente. En la plataforma continental confluyen e interactúan masas de agua de diferente origen: i) Aguas Subantárticas ($4 < T < 15$, $33.7 < S < 34.15$) que dominan este sistema en invierno-primavera, ii) Aguas Tropicales y Subtropicales ($T > 20$, $S > 36$) con mayor influencia durante verano-otoño y iii) aguas costeras (definidas en base a su salinidad < 33.2) principalmente provenientes de la descarga de la cuenca del Plata (Sverdrup *et al.* 1942, Emilsson 1961, Thomsen 1962, Bianchi *et al.* 1993, Guerrero & Piola 1997, Guerrero *et al.* 1997, Piola *et al.* 2000, Nagy *et al.* 2002). Estas características se pueden agrupar en un período estival cálido (rango $20-21^{\circ}C$) y un período invernal frío (rango $12-14^{\circ}C$) (Lima *et al.* 1996, García 1998).

La TSM (Temperatura Superficial del Mar) en la costa uruguaya sigue un régimen característico de ambientes subtropicales con rangos entre 11 y $25^{\circ}C$. La variación de la salinidad en esa zona está regida fundamentalmente por la variación del caudal medio del Río de la Plata y el estrés del viento (Piola *et al.* 2000).

El área marino-costero de Punta del Diablo es adyacente a dos áreas protegidas: Cerro Verde y Cabo Polonio (SNAP 2009), constituye un sistema altamente productivo y es considerado área de cría multiespecífica para diversas especies marinas bajo explotación y otras de interés para la conservación (Nion *et al.* 1986, Segura 2006, Segura *et al.* 2008a,b, Rabellino 2011, Trinchin 2012). Esto se debe en parte a que este sistema presenta heterogeneidad espacial (zonas de playas arenosas y puntas rocosas) ofreciendo así diversidad de ambientes, áreas de refugio y alimentación para las comunidades que allí ocurren. En el área opera una pesquería artesanal enfocada principalmente al camarón (*P. muelleri*), la cual genera la captura incidental tanto de juveniles de

peces de interés para la conservación, como de otras especies de invertebrados (Segura *et al.* 2008a), lo que sugiere potenciales impactos sobre la comunidad nectónica y bentónica.

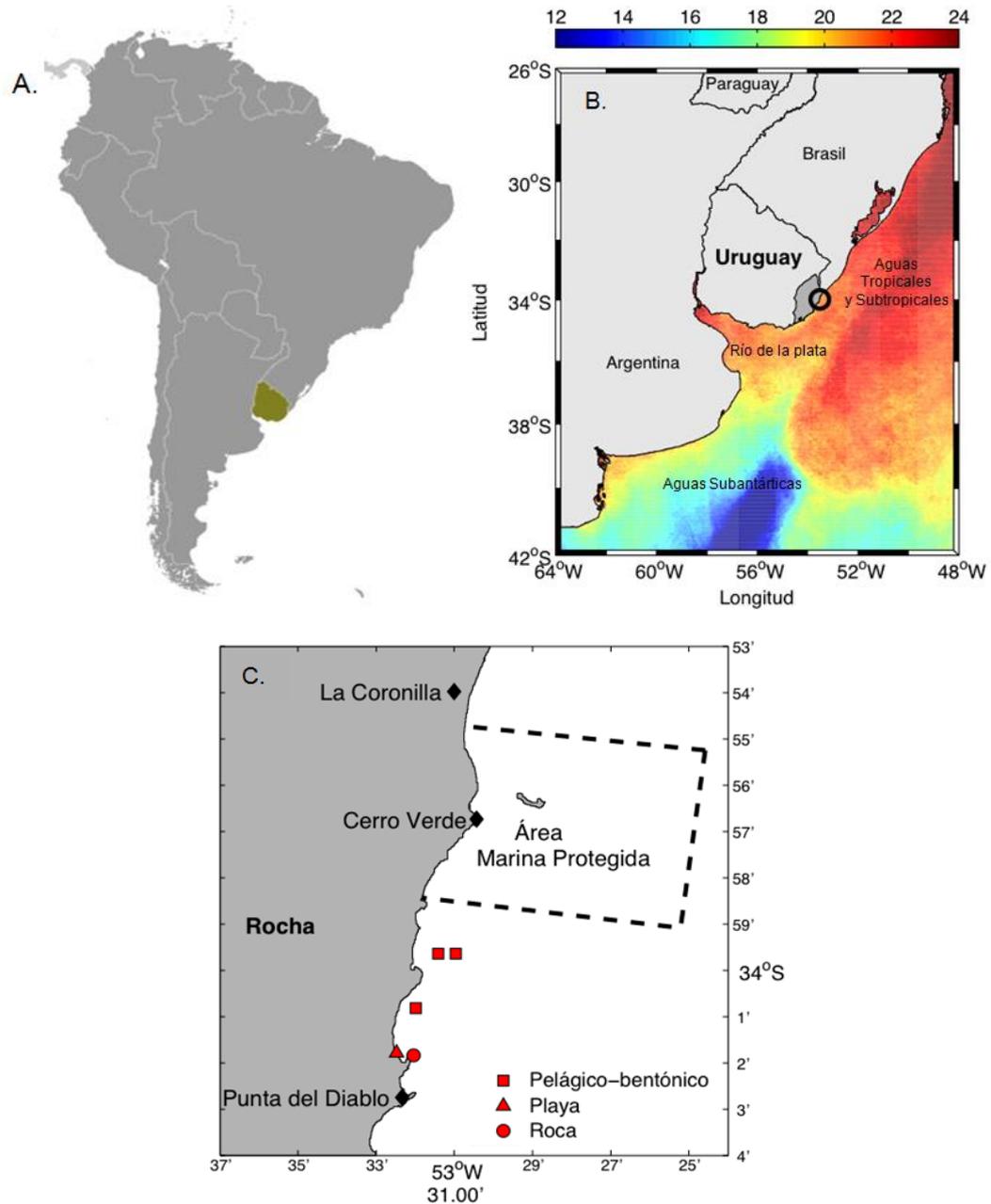


Figura 1. A. Ubicación de Uruguay en América del Sur B. Departamento de Rocha (gris oscuro) y ubicación de la zona de estudio (círculo). Se muestra la temperatura promedio anual superficial (NASA). C. Detalle del área de estudio donde se indican las estaciones de muestreo en los ambientes propuestos: ambiente pelágico-bentónico del infralitoral, ambiente bentónico de playa (Playa Grande) y de roca (Cerro Rivero) y. Se indica el Área Marina Protegida de Cerro Verde adyacente en recuadro punteado.

Dada la diversidad de hábitats que presenta este ecosistema, éste se dividió en cuatro ambientes según sus características geomorfológicas y físicas dominantes (Fig. 2): 1. Ambiente bentónico del litoral rocoso (Cerro Rivero Norte), 2. Ambiente bentónico de playa adyacente (Playa Grande), 3. Ambiente bentónico del infralitoral submarino y 4. Ambiente pelágico.

1. El ambiente bentónico del litoral rocoso es afectado por mareas semidiurnas de baja amplitud (< 0.5 m), fuertemente modificadas por las condiciones de vientos (dirección y velocidad). Espacialmente la comunidad se estructura en tres sectores: intermareal alto dominado por una capa de cianobacterias, intermareal medio dominado por balanos e intermareal bajo-submareal somero (< 1 m) caracterizado por una cubierta densa de mejillones y/o macroalgas (Carranza *et al.* 2007) (Fig. 2A).
2. Playa Grande es un arco de playa disipativa de grano fino, con una extensión de ca. 3.5 km, y es afectada por el sistema de mareas semidiurnas de baja amplitud. En estas playas se encuentran bivalvos y crustáceos filtradores, y como consumidores secundarios, anfípodos, gasterópodos y poliquetos (Bergamino *et al.* 2011) (Fig. 2B).
3. El ambiente bentónico arenoso del infralitoral submarino correspondió al infralitoral siempre cubierto por agua, por debajo del límite inferior de la marea baja (profundidad < 15 m, Fig. 2C).
4. El ambiente pelágico correspondió al ambiente nerítico costero (columna de agua sobre plataforma), entre la costa y la isobata de 15 m (Fig. 2D).

El ambiente pelágico y bentónico infralitoral en conjunto albergan 35 especies de peces óseos y cartilaginosos (juveniles y adultos) y ca. 100 especies de invertebrados, incluyendo moluscos, crustáceos, equinodermos, poliquetos y cnidarios (Segura *et al.* 2008a, Rabellino 2011, Trinchin 2012, Segura *et al.* 2014).

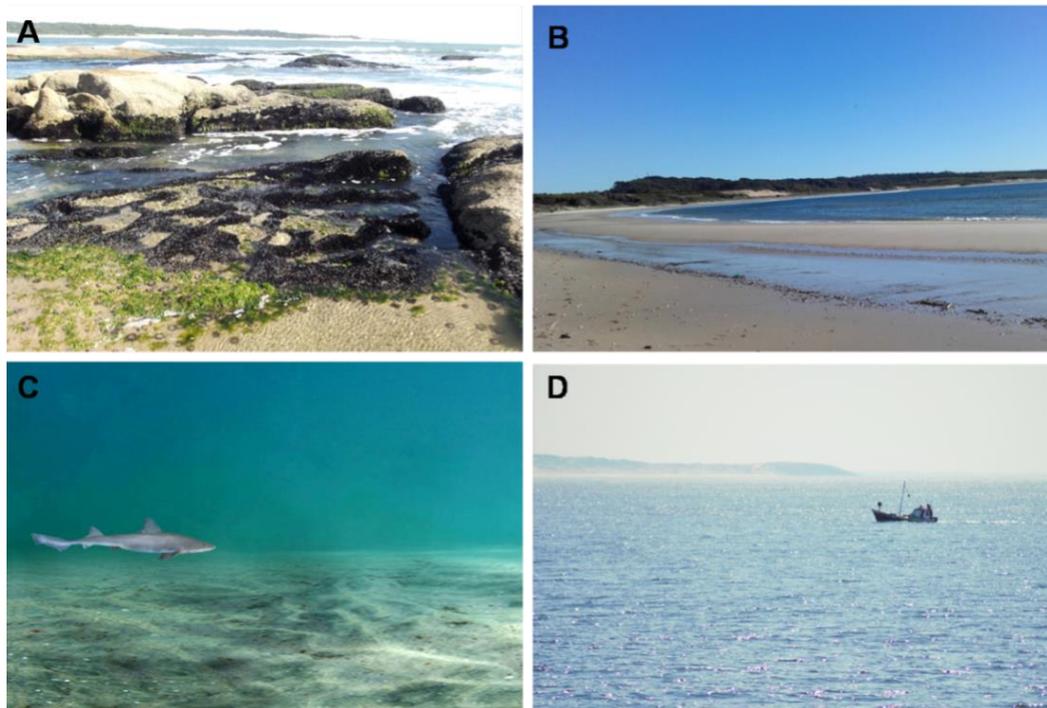


Figura 2. Ambientes estudiados en el ecosistema costero-marino de Punta del Diablo: **A.** ambiente bentónico del litoral rocoso (Cerro Rivero Norte); **B.** ambiente bentónico de playa (Playa Grande); **C.** ambiente bentónico del infralitoral arenoso (imagen: Gustavo Lecuona); **D.** ambiente pelágico.

Estrategia de muestreo

El diseño de muestreo estuvo dirigido a la caracterización y comparación de la variabilidad de comunidad biológica y su estructura trófica en verano e invierno mediante el análisis de IE. Se realizaron dos muestreos en 2015: verano (12 de febrero) e invierno (14 de setiembre) en los cuatro ambientes.

Se caracterizaron los ambientes en cada período mediante perfilador CTD (CastAway) el cual registró temperatura ($^{\circ}\text{C}$) y salinidad entre superficie y fondo hasta ca. 13 metros en el ambiente pelágico. En playa y litoral rocoso se registró la temperatura y salinidad superficial con multiparámetro Horiba.

La colecta de los organismos en cada uno de los ambientes requirió de diversas aproximaciones metodológicas y equipamiento que se resumen en la Tabla 1. De las especies capturadas se seleccionaron organismos a los que se les realizó el análisis de IE. Todos los organismos colectados fueron identificados a nivel de especie o género. A continuación se detalla la metodología utilizada para las colectas de los diferentes grupos de organismos.

Tabla 1. Ambientes considerados en el área de estudio, comunidades de organismos relevados en cada uno y las metodologías de colecta empleadas (MOP: Material orgánico particulado).

Ambiente	Ubicación	Grupos	Método de colecta
Pelágico	Columna de agua	-MOP -Zooplancton -Macroinvertebrados y Peces	-Colecta de agua -Red zooplancton 150µm y 500µm -Red de arrastre de fondo
Infralitoral	Fondo arenoso sumergido	-Macroinvertebrados	-Red de arrastre de fondo
Playa	Zona de rompiente de la ola (intermareal)	-MOP -Macroinvertebrados	-Colecta de agua -Manual
Roca	Intermareal y submareal somero	MOP -Macroinvertebrados y Macroalgas	-Colecta de agua -Manual

Productores primarios

Fitoplancton: Como indicador de la señal isotópica del fitoplancton se consideraron las fracciones de material orgánico particulado (MOP) de 0.7-50µm y 50-100 µm (Bergamino *et al.* 2011). Para ello se tomaron muestras de agua en el ambiente pelágico, playa y roca para analizar la señal isotópica y las especies de fitoplancton dominantes en cada estación. Se colectó agua superficial con recipientes de 10 L en cada estación de muestreo. Las muestras se mantuvieron y trasladaron en oscuridad y ambiente fresco para su posterior análisis en laboratorio. Cada muestra de agua se fraccionó en dos: una fracción de 300 mL se preservó en lugol ácido (Thronsdén 1978) para analizar la composición taxonómica del fitoplancton y otra fracción de 5 L se reservó para el análisis de IE del MOP en las fracciones consideradas. Se asumió que el fitoplancton es el grupo dominante y principal fuente de materia orgánica para la comunidad de esos ambientes (France 1995), coincidiendo con lo registrado al menos para playas de la costa atlántica uruguaya (Bergamino *et al.* 2016).

Macroalgas: Se colectaron manualmente tres ejemplares de cada una de las especies de macroalgas más abundantes en el litoral rocoso, intermareal y submareal somero (lista de especies en Coll & Olivera 1999), para el análisis de IE: *Ulva* spp., *Grateloupia cuneifolia* y *Condracanthus teedei*.

Consumidores primarios, secundarios y terciarios

Los consumidores heterótrofos estuvieron representados por el zooplancton del ambiente pelágico, macroinvertebrados de los cuatro ambientes,

y peces óseos y cartilagosos del ambiente pelágico y bentónico del infralitoral.

Zooplancton: El zooplancton se colectó mediante arrastres con redes cónicas de 150 μm y 500 μm de malla, donde se discriminaron en dos fracciones de tamaño: 100-300 μm y >300 μm . Se colectaron entre dos y tres réplicas por estación de muestreo, las cuales se conservaron en contenedores termoinsulados (5 L) con agua in situ para su posterior análisis de IE.

Los macroinvertebrados y peces del ambiente pelágico y del infralitoral se obtuvieron mediante lances de pesca (R=3) con red camaronera de arrastre de fondo de 9 m de apertura horizontal, con malla de 25 mm y dos portones de 18 kg cada uno (Segura *et al.* 2014). El tiempo de arrastre de fondo promedio fue de 15 minutos a una velocidad promedio de 2.3 nudos. Sumado a esto, se analizaron algunas especies capturadas en redes de enmalle por los pescadores de la zona. Las colectas de macroinvertebrados bentónicos del ambiente litoral de playa y roca se realizaron manualmente. Todos los organismos fueron identificados taxonómicamente y se registró su largo total y peso, y se mantuvieron en un ambiente fresco para su posterior análisis de IE.

Análisis de laboratorio

Identificación de especies

El fitoplancton fue identificado por un especialista bajo microscopio invertido con contraste de fase empleando cámaras de sedimentación de 5 a 10 ml. Para la determinación taxonómica de diatomeas se oxidaron alícuotas de las muestras siguiendo la técnica propuesta por Hasle & Fryxell (1970) (Ferrario *et al.* 1995). Para identificación se utilizó bibliografía clásica (e.g. Balech 1988, Round *et al.* 1990, Tomas 1995).

Las especies de macroinvertebrados y peces se identificaron según claves taxonómicas regionales junto con especialistas (peces: Menni *et al.* 1984, Menezes *et al.* 2003, invertebrados: ver referencias en Scarabino 2006).

Preparación y análisis de muestras para determinación isotópica

Cada tipo de muestra se preparó y acondicionó para su posterior análisis de IE de acuerdo a diferentes protocolos y procedimientos. A continuación se detalla el procedimiento realizado para el análisis de IE en cada uno de los

grupos considerados.

Materia orgánica particulada (MOP): La muestra de agua colectada se fraccionó en dos rangos de tamaño: $<50\mu$ y $50-100\mu$, mediante tamices. Cada fracción se concentró en filtros Whatman GF/F precombustionados a 500°C durante 1 hora para eliminar todo resto de materia orgánica. Cada filtro se secó en estufa a 60°C durante 48h para su posterior análisis de IE.

Macroalgas: Las macroalgas se enjuagaron en agua destilada para eliminar cualquier resto de organismos o materia orgánica adherido a las mismas. Posteriormente las algas se secaron en estufa a 60°C durante 72h, y de cada ejemplar seco se tomaron 5 mg (peso seco) de muestra para su posterior análisis de IE.

Zooplancton: A partir de la muestra viva conservada en tanques termoaisulados, se tomaron muestras de zooplancton discriminadas en dos fracciones de tamaño: $100-300\mu$ y $>300\mu$, mediante tamices. Las muestras se concentraron en filtros Whatman GF/F precombustionados (500°C durante 1h) y se secaron en estufa a 60°C durante 48h. Los filtros se guardaron en sobres de aluminio y se almacenaron en un desecador para su posterior análisis.

Macroinvertebrados y peces: De cada ejemplar se tomaron muestras de músculo asumiendo que este tejido abarca un período de tiempo de recambio del orden de días o pocos meses (Nordstrom *et al.* 2009, Vander Zander *et al.* 2015). En base a las relaciones propuestas por Vander Zander *et al.* (2015) para estimar la vida media de recambio del músculo para vertebrados ectotermos ($\ln(\text{vida media, días})=0.16*\ln(\text{TC, gramos})+3.17$) e invertebrados ($\ln(\text{vida media, días})=0.23*\ln(\text{TC, gramos})+3.25$) se calcularon los valores para las especies presentes. El número de réplicas por especie, sitio y talla varió entre 1 y 10 según la disponibilidad de ejemplares capturados. Una vez removido el músculo, éste se congeló a -80°C . Las muestras fueron almacenadas entre una semana a un mes previo a su acondicionamiento para análisis de IE. Posteriormente cada muestra se secó a 60°C durante 72 hs y se almacenó 1 mg (peso seco) en cápsulas de estaño y se conservaron en desecador hasta su envío para el análisis de IE.

En ningún caso se realizó la extracción de lípidos ni carbonatos de las muestras para el análisis de IE (Jacob *et al.* 2005, Post *et al.* 2007, Serrano *et al.* 2008). Para aquellas especies de peces con alto contenido graso (relación C:N $>$

4) se realizó la corrección matemática propuesta por Post *et al.* (2007) para el valor de $\delta^{13}\text{C}$:

$$\delta^{13}\text{C corregido} = \delta^{13}\text{C sin tratar} - 3.32 + 0.99 * \text{C:N}$$

Los análisis para la determinación de isótopos estables de carbono y nitrógeno se realizaron en el Centro de Isótopos Estables de la Universidad de Nuevo México (<http://csi.unm.edu/>). Las mediciones se realizaron con un Analizador Elemental de Flujo Continuo (Analizador Elemental Costech ECS 4010) acoplado a un espectrometro de masa de la Relación Isotópica (ThermoFisher Scientific Delta V Advantage) vía una interfase CONFLO IV. La precisión analítica promedio dada por el laboratorio fue superior al 0.1‰ (1sigma) para ambos $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$. La composición isotópica de carbono y nitrógeno fue reportada como el valor relativo de la muestra respecto un estándar internacional (V-AIR para el nitrógeno y Vienna Pee Dee Belemnite para el carbono) y expresada como desvíos respecto a dicho estándar en partes por mil en la notación delta (δ ‰):

$$\delta\text{‰} = [(R_{\text{muestra}} - R_{\text{referencia}}) - 1] * 1000$$

donde R es la relación del isótopo pesado respecto al liviano = $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ (o $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$), de la muestra y del estándar de referencia (Sulzman 2007). De esta manera, un δ (delta) positivo indica que la muestra presenta más del isótopo pesado que el estándar (enriquecido), mientras que valores negativos indican menos del isótopo pesado en relación al estándar (empobrecido) (Ben-David & Flaherty 2012).

Análisis de datos

Caracterización biótica

Identificación de los productores primarios

Para evaluar el origen y aporte de los productores primarios al pool de carbono y el grado de conexión entre los subsistemas definidos, se comparó entre los mismos la señal isotópica de carbono en MOP y macroalgas. Para identificar variaciones en la señal del MOP entre verano e invierno se evaluó la existencia de diferencias en la señal de ambos isótopos entre períodos. Se comparó la señal de ambos isótopos entre las diferentes fracciones del MOP analizadas para identificar posible variabilidad entre rangos de tamaño dentro del

fitoplancton. Para esto se realizaron test ANOVA en los casos que los datos cumplieran con homogeneidad de varianza y normalidad. Cuando dichos criterios no se cumplieron, se realizaron modelos lineales por el método de mínimos cuadrados generalizados, incorporando la interacción de las variables: tamaño, ambiente y período, y se consideró la heterogeneidad en la varianza entre grupos. Los modelos se compararon mediante el Criterio de Información de Akaike (AIC), seleccionando por criterio de parsimonia el modelo más simple.

Identificación de consumidores primarios, secundarios y terciarios

Para evaluar si existen diferencias estacionales en la estructura de la red trófica se identificaron los diferentes grupos tróficos en cada estación del año. Se realizó un análisis de agrupamiento jerárquico utilizando distancias Euclidianas entre los valores promedio estandarizados de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de todos los taxa identificados (Nagata *et al.* 2015) en cada período. Este análisis se realizó para organismos bentónicos y pelágicos en verano e invierno.

Una vez asignada cada especie a un grupo se compararon los resultados con información de los hábitos alimentarios recopilada de la literatura. Se consideraron trabajos de dieta realizados con análisis de contenido estomacal y/o IE. En los casos en los que no se encontró información sobre la especie, se utilizó información basada en el género registrado en otras zonas de la región y comunicaciones personales con especialistas. En casos puntuales se realizó un análisis exploratorio del contenido estomacal. Para esto se seleccionaron algunos ejemplares a los cuales se les analizó el contenido estomacal y se identificaron los ítems presa bajo lupa binocular.

Se consideró el efecto que podrían tener los cambios en la dieta asociados a la ontogenia (Norton & Cook 1999), y por tanto en la PT (Nakazawa *et al.* 2010). Para ello se asumió que esta variación sólo la presentaron los peces y que ocurrió en todas las especies de peces consideradas. La discriminación en estadios de madurez (juveniles o adultos) se asignó sólo en ejemplares utilizados para el análisis de IE en base a la talla (Cury *et al.* 2001).

Se evaluó la existencia de diferencias en $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ entre las fracciones de zooplancton analizadas utilizando modelos lineales por el método de mínimos cuadrados generalizados, en los cuales se incorporó la heterogeneidad en la varianza de los grupos. El mismo procedimiento se realizó para la comparación

entre los grupos de consumidores primarios de macroinvertebrados.

Para todos los análisis se trabajó con el valor de $\delta^{15}\text{N}$ como proxy de la PT. Esta aproximación es válida dado que estamos trabajando en un área reducida donde no se esperan cambios en los niveles basales de la red (Jennings *et al.* 2001, Akin & Winemiller 2008, Segura *et al.* 2015). No se realizó la estimación de la PT propuesta por Post (2002) dada la necesidad de utilizar un factor de enriquecimiento, el cual no ha sido calculado para la zona y que se considera puede ser variable a lo largo de la red y según la dieta (Husey *et al.* 2010, 2014).

Estimación de abundancia y biomasa

A continuación se detallan los cálculos realizados para la estimación de abundancia y biomasa de los diferentes grupos.

Fitoplancton: Se realizaron conteos de las muestras de agua para cada uno de los sitios de muestreo mediante microscopio invertido Olympus IM empleando cámaras de sedimentación según la técnica de Üthermol (1958) a una magnificación de 100 X (Andersen & Throndsen 2003). La abundancia se expresó en céls/L.

Necton y bentos del infralitoral arenoso: La abundancia por especie (número de individuos por unidad de área) y biomasa (Kg por unidad de área) del macrobentos en el infralitoral y del necton se estimaron con el método de área barrida (Sparre & Venema 1997), según la siguiente ecuación: $(Cp/a) * (1/q)$ donde Cp es la captura media, expresada como individuos o Kg, de las especies por lance y por estación del año; a corresponde al área barrida por la red de arrastre, estimada a partir de la ecuación: $a = V * t * rs * x$

de la cual $V * t$ define la distancia que recorre la red por el fondo, siendo V la velocidad de desplazamiento (millas náuticas / hora) y t el tiempo que dura el arrastre. $rs * x$ describen lo que se denomina “apertura de las alas”. Por último, q es el coeficiente de capturabilidad, que representa la proporción realmente retenida en el sector efectivo de barrido (Segura *et al.* 2014). Para el presente trabajo se consideró el valor de $q= 1$.

Variabilidad estacional de la comunidad

Las diferencias entre verano e invierno de la comunidad se analizaron

mediante la comparación del nicho isotópico comunitario (Layman *et al.* 2007) en cada estación del año (excluyendo los productores primarios). La posición de una especie en el espacio $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$, refleja su nicho isotópico, el cual puede ser considerado como una aproximación al nicho ecológico de la especie (Jackson *et al.* 2011). El conjunto de nichos isotópicos específicos en una comunidad generará un espacio en $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$ (nicho comunitario) que puede ser resumido mediante elipses bayesianas (Newsome *et al.* 2007). Una de las métricas utilizada para cuantificar ese nicho comunitario es el área estandarizada de la elipse corregida por el tamaño de la muestra (SEAc). Estas elipses bi-variadas ($\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$) se crean mediante simulaciones de Monte Carlo, englobando en elipses aquellos datos que se ubican dentro de un 95% de intervalo de confianza en las distribuciones de ambos isótopos estables (Jackson *et al.* 2011). Por otro lado, para comparar entre comunidades o detectar variaciones estacionales se utiliza el solapamiento de las elipses como indicador del cambio.

El SEAc es una medida del núcleo isotópico de la comunidad, es robusto respecto a la variación en el tamaño de la muestra y a valores extremos, y se enfoca en aquellos organismos con valores promedios de la comunidad (Jackson *et al.* 2011). La extensión total de la diversidad trófica en una red se basa en el tamaño total del área (TA ó *Convex Hull*) ocupada por las especies en el espacio isotópico (Layman *et al.* 2007), por lo que están influenciadas por aquellas especies que presenten valores extremos, así como por el tamaño de la muestra. Ambas medidas, TA y SEAc son informativas y complementarias, ya que permiten integrar toda la variabilidad individual y brindan el valor medio del nicho trófico de la comunidad, respectivamente.

Se evaluaron además las diferencias en el nicho isotópico comunitario entre verano e invierno para aquellos taxa presentes en ambos períodos mediante el grado de solapamiento de las elipses, debido a que la variación en la señal isotópica que experimente la comunidad puede deberse a cambios en la composición de especies y/o a cambios en la señal isotópica de las especies entre períodos.

Con el objetivo de evaluar diferencias comunitarias entre verano e invierno, se estimaron de las métricas de Layman, las cuales reflejan aspectos particulares de la estructura de la red trófica en una comunidad. Los rangos de nitrógeno (dNr) y de carbono (dCr) nos da información del largo de la comunidad

y de la diversidad de fuentes de materia orgánica del sistema, respectivamente. La distancia media al centroide (CD) es una distancia euclídeana promedio de las especies al centro del espacio isotópico, y provee una medida del grado promedio de diversidad trófica en una red. Esta última métrica se relaciona a la distancia media al vecino más cercano (MNND), la cual da idea del empaquetamiento de las especies en el espacio isotópico o redundancia de funciones. Por lo tanto, aquellas redes constituidas por especies con hábitos tróficos similares, presentaran valores más bajos de MNND respecto a aquellas más diversas en términos tróficos. Por último, el desvío estándar de la MNND (SDNND) es una medida de cuán uniforme es el empaquetamiento de especies en el espacio isotópico. Por lo tanto, pequeños valores del SDNND sugiere una distribución más uniforme del nicho trófico (Layman *et al.* 2007).

Esta aproximación provee un marco en el cual se integra la información individual en la diversidad trófica de la red (Layman *et al.* 2012). Para este análisis se utilizó el paquete estadístico SIBER del programa R de acceso libre (Jackson *et al.* 2011).

Relación tamaño corporal – $\delta^{15}\text{N}$

La relación entre el valor de $\delta^{15}\text{N}$ y tamaño corporal (peso) se analizó para la comunidad en su totalidad, y para organismos pelágicos y bentónicos (incluyendo los tres ambientes bentónicos) de forma independiente. Siguiendo el criterio de parsimonia, se prefirió el modelo más simple según un criterio de tipo AIC. La relación se ajustó en base a un modelo de regresión lineal (Akin & Winemiller 2008, Segura *et al.* 2015):

$$\delta^{15}\text{N} = b * \ln(\text{tamaño corporal(g)}) + a + \varepsilon_i \sim N(0, \sigma^2)$$

Donde b es la pendiente, a el intercepto y ε_i el error asociado. Con el mejor modelo ajustado se analizaron las diferencias entre períodos mediante la incorporación de la interacción del período y el tamaño corporal. La comparación se realizó analizando el solapamiento de los intervalos de confianza de los parámetros estimados.

La relación de tamaño corporal (masa) que existe entre predador y presa (r) se calculó para la comunidad a partir de la pendiente (b) obtenida de la relación entre el logaritmo del tamaño corporal individual y el valor de $\delta^{15}\text{N}$, como

$b=1/\ln(r)$ (Segura *et al.* 2015). Con el objetivo de comparar la relación de masas predador presa con estimaciones previas registradas en la literatura, dicho valor se convirtió a logaritmo en base 10 de la relación de masa entre el consumidor (M_C) y la presa (M_R) como $BMR = \log_{10}(r)$ (*i.e.* $\log_{10}(M_C/M_R)$) (BMR: *body mass ratio*) (Brose *et al.* 2006) y a $RMPP = e^{(3.4/b)}$ (Jennings *et al.* 2002).

Integración de vías energéticas

Se analizó la posición relativa del grupo de predadores tope en los valores de $\delta^{13}\text{C}$, respecto a los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de toda la comunidad. Además se realizó una búsqueda de la información disponible en la literatura sobre el contenido estomacal de dichas especies. Con el objetivo de identificar la existencia de una disminución de la variabilidad con el aumento del valor de $\delta^{15}\text{N}$ se estimó la significancia de la relación lineal entre el desvío estándar de $\delta^{15}\text{N}$ de cada especie y el valor de $\delta^{15}\text{N}$ de las especies, tanto para el compartimiento pelágico como bentónico.

Todos los análisis fueron realizados en el programa R de acceso libre (R Core Team 2015), y fueron considerados estadísticamente significativos para un valor de $P < 0.05$.

RESULTADOS

Caracterización ambiental

Se observaron diferencias marcadas en la temperatura y salinidad entre verano e invierno (Fig. 3). En verano la columna de agua presentó estratificación térmica, con una diferencia máxima de 4.42°C entre superficie y fondo, mientras que en invierno la temperatura fue uniforme en la columna de agua con una diferencia máxima de 0.78°C entre superficie y fondo. El perfil de salinidad mostró un aumento de la misma con la profundidad en verano si bien no se observó un gradiente pronunciado o haloclina (salinidad mínima superficie 29.79; salinidad máxima de fondo 31.11). El invierno mostró un patrón similar pero con menores valores (salinidad mínima de superficie 22.95; salinidad máxima de fondo 24.72) (Fig. 3).

El ambiente costero no presentó diferencias en temperatura y salinidad entre el litoral rocoso y playa, por lo cual se promediaron estacionalmente. Se registró una marcada diferencia estacional en la temperatura y salinidad, con valores promedio de temperatura en costa de 22.2°C y 13.8±0.3°C, y valores de salinidad de 33.9 y 23.5±0.7 para verano e invierno, respectivamente.

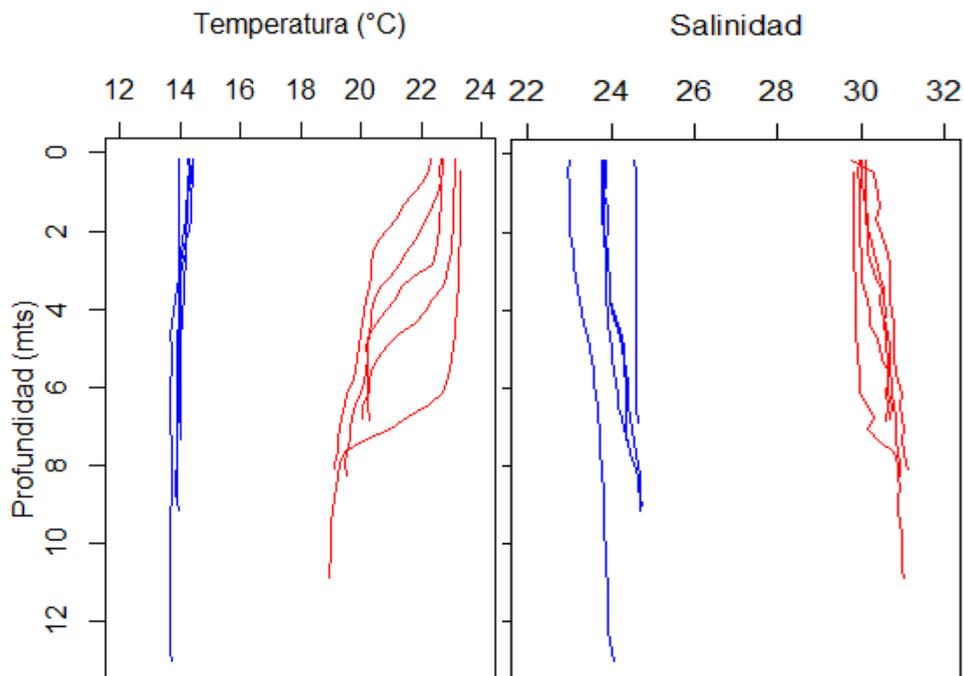


Figura 3. Perfiles de temperatura (°C) y salinidad en diferentes puntos de la columna de agua en el ambiente pelágico para verano (líneas rojas) e invierno (líneas azules).

Caracterización biótica

Se analizaron 256 muestras (156 en verano y 100 en invierno) de las que se estimó la composición de IE (Fig. 4). Se analizaron 17 muestras de MOP, 17 de macroalgas, 10 de zooplancton, 123 de macroinvertebrados y 89 de peces.

Durante verano la comunidad de fitoplancton estuvo dominada por diatomeas y en invierno por dinoflagelados (ver Anexo 1). Para la macrofauna del ambiente pelágico y bentónico del infralitoral se registraron 32 taxa de macroinvertebrados, 12 taxa de peces teleósteos y 7 taxa de peces cartilaginosos. En cada período se registraron 22 taxa de macroinvertebrados en verano y 20 taxa en invierno. En verano se registraron 6 taxa de peces teleósteos y 5 especies de cartilaginosos y en invierno 9 especies de teleósteos y 3 especies de cartilaginosos. En el ambiente bentónico de playa y roca se registraron 12 especies de macroinvertebrados. De todas las especies registradas, 17 estuvieron presentes ambos períodos.

La vida media de recambio del músculo (*i.e.* el tiempo de asimilación en el cual reflejan el consumo de las presas actuales) para peces varió entre el orden de 3 días a 3 meses, mientras que para invertebrados varió entre el orden de 13 días a 2 meses.

El rango de valores de $\delta^{13}\text{C}$ estuvo entre -21.1‰ y -8.1‰ en verano, y entre -20.9‰ y -6.5‰ en invierno (Fig. 4). En ambos períodos, los valores más bajos de $\delta^{13}\text{C}$ fueron del MOP, y los más altos se detectaron en los moluscos ramoneadores del ambiente de roca. El rango de valores de $\delta^{15}\text{N}$ estuvo entre 7.6‰ y 18.3‰ en verano, y entre 7‰ y 17.8‰ en invierno. Los valores de $\delta^{15}\text{N}$ más bajos correspondieron a los productores primarios (Fig. 4), mientras que los valores más altos correspondieron a los tiburones *Cacharias taurus* y *Squatina guggeheim* durante el verano, y a *S. guggeheim* y los peces óseos, el lenguado *Paralichthys orbignyanus* y la anchoa *Pomatomus saltatrix* durante el invierno.

A continuación se presentan los resultados que describen y comparan estacionalmente los valores de isotopos estables de los productores primarios, los consumidores secundarios y terciarios en cada uno de los ambientes.

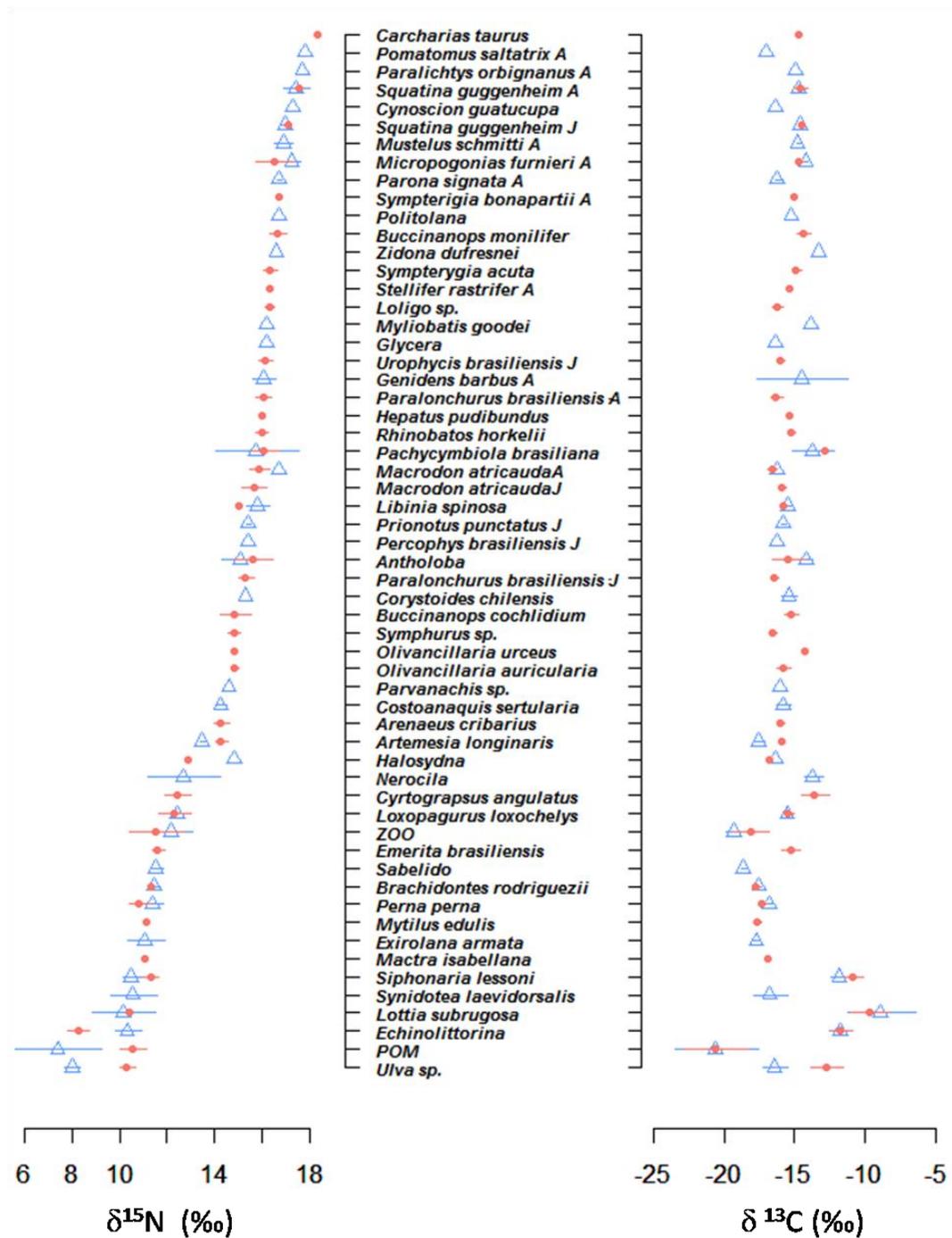


Figura 4. Valor de isótopos estables de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ (media \pm sd) para los taxa analizados en verano (puntos rojos) e invierno (triángulos celestes). Criterio de ordenamiento especies según orden creciente del valor promedio de $\delta^{15}\text{N}$.

Caracterización de productores primarios

La señal promedio de $\delta^{13}\text{C}$ del MOP fue de $-20.6 \pm 2.5\text{‰}$, y no presentó diferencias significativas entre las fracciones de tamaño analizadas ($F_{1,13} = 3.79$, $p = 0.07$), ambientes ($F_{2,12} = 0.05$, $p = 0.95$) o períodos ($F_{1,13} = 0.04$, $p = 0.85$, Fig. 5). Debido a ello se utilizó en los restantes análisis la señal de $\delta^{13}\text{C}$ del MOP integrada como representativa del fitoplancton en playa, roca y ambiente pelágico. Los valores de $\delta^{15}\text{N}$ del MOP no presentaron diferencias significativas entre las fracciones de tamaño analizadas ($F_{1,13} = 0.14$, $p = 0.72$) o ambientes ($F_{2,12} = 0.59$, $p = 0.57$). Los valores de $\delta^{15}\text{N}$ del MOP presentaron diferencias entre períodos ($F_{1,13} = 19.61$, $p < 0.001$), con valores medios de $10.5 \pm 0.6\text{‰}$ en verano y $7.4 \pm 1.8\text{‰}$ en invierno (Fig. 5).

Debido a la gran variabilidad en la señal de $\delta^{13}\text{C}$ (12.2δ unidades) entre los ejemplares de macroalgas, se utilizó a la especie *Ulva* spp. para caracterizar este grupo, que además presentó valores de isótopos más constantes entre ejemplares. Esta especie presentó variabilidad estacional en los valores isotópicos, con valores medios de $\delta^{13}\text{C}$ de $-12.7 \pm 1.2\text{‰}$ en verano y $-16.4 \pm 0.9\text{‰}$ en invierno ($F_{1,4} = 17.29$, $p = 0.01$), y valores medios de $\delta^{15}\text{N}$ de $10.3 \pm 0.4\text{‰}$ en verano y $8.0 \pm 0.3\text{‰}$ en invierno ($F_{1,4} = 63.48$, $p = 0.001$) (Fig. 5).

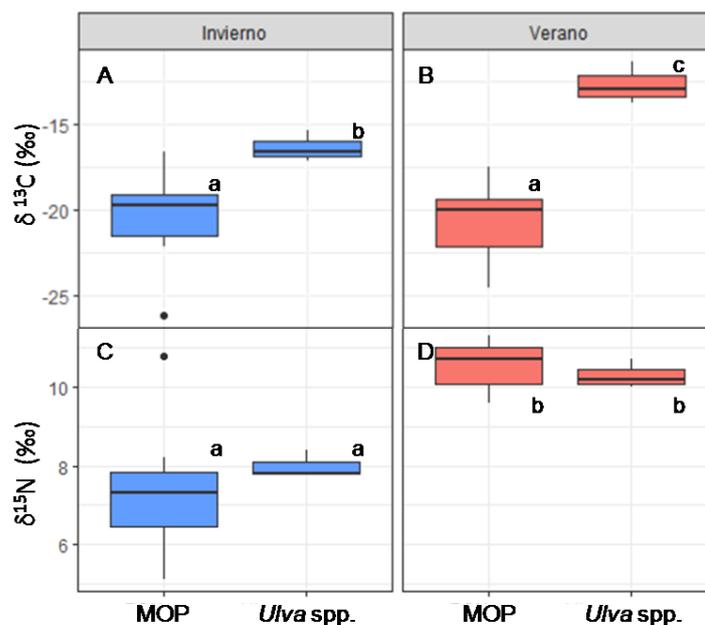


Figura 5. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ (A y B) y $\delta^{15}\text{N}$ (C y D) de los productores primarios en la columna de agua (MOP) y de roca (*Ulva* spp.) para verano e invierno. Se observa variabilidad entre ambientes en $\delta^{13}\text{C}$, y variabilidad estacional en $\delta^{15}\text{N}$.

Se identificaron diferencias en la señal de $\delta^{13}\text{C}$ entre MOP y *Ulva* sp. en ambos períodos del año: ~ 7 δ unidades en verano (GLS, $p < 0.05$) y ~ 3 δ unidades en invierno (GLS, $p < 0.05$). Dentro de cada período del año no se observaron diferencias significativas en la señal de $\delta^{15}\text{N}$ entre el MOP y *Ulva* sp. (GLS, $p > 0.05$) (Fig. 5).

Identificación de consumidores primarios

En cada ambiente se identificó un grupo o especie dominante de consumidor primario en base a la literatura (Tabla 2). Los grupos de filtradores no presentaron diferencias significativas en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ entre períodos (GLS, $p > 0.05$) (Fig. 6). Los filtradores del infralitoral sí presentaron diferencias estacionales significativas en $\delta^{13}\text{C}$ (GLS, $p < 0.05$). Solamente en verano se observó el crustáceo filtrador de playa *Emerita brasiliensis*, que presentó diferencias en $\delta^{13}\text{C}$ con todos los filtradores (GLS, posthoc TukeyHSD, $p < 0.05$). Los ramoneadores del litoral rocoso se diferenciaron de los otros grupos en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ en ambas estaciones (GLS, posthoc TukeyHSD, $p < 0.05$) (Fig. 6). El rango de variación de $\delta^{13}\text{C}$ del zooplancton fue de 4.5 unidades (-20.3‰ a -15.8‰), y fue el grupo que presentó los valores de $\delta^{13}\text{C}$ más bajos entre los hervíboros, y gran variabilidad en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ (Fig. 6).

Tabla 2. Clasificación de consumidores primarios en base a la literatura. Se indican las especies registradas en cada ambiente, sus hábitos alimentarios, y la referencia bibliográfica.

Ambiente	Especie/grupo	Hábito alimentario	Referencia
Pélagos	Zooplancton	Varios	-----
Playa	Crustacea <i>Emerita brasiliensis</i>	Filtrador	Bergamino <i>et al.</i> 2011
Infralitoral	Mollusca <i>Mactra isabellana</i>	Filtrador	Botto <i>et al.</i> 2011
	<i>Echinolittorina</i>	Ramoneador	Pardal-Souza <i>et al.</i> 2017
	<i>Lottia subrugosa</i>	Ramoneador	Pardal-Souza <i>et al.</i> 2017
Roca	<i>Siphonaria lessona</i>	Ramoneador	Bastida <i>et al.</i> 1971
	<i>Mytilus edulis</i>	Filtrador	Ulrik Riisgard <i>et al.</i> 2011
	<i>Brachidontes rodriguezii</i>	Filtrador	Torroglosa 2015
	<i>Perna perna</i>	Filtrador	Suplicy <i>et al.</i> 2003

En base a los valores de $\delta^{13}\text{C}$ fue posible discriminar en verano e invierno organismos sustentados principalmente por MOP (filtradores) de aquellos que

deponderían de otra fuente de MO (perifiton o macroalgas) tales como moluscos ramoneadores. En base a estos resultados, se consideró para los siguientes análisis al compartimiento bentónico como el conjunto de todos los organismos del bentos del infralitoral, de playa y de roca, excluyendo a los ramoneadores.

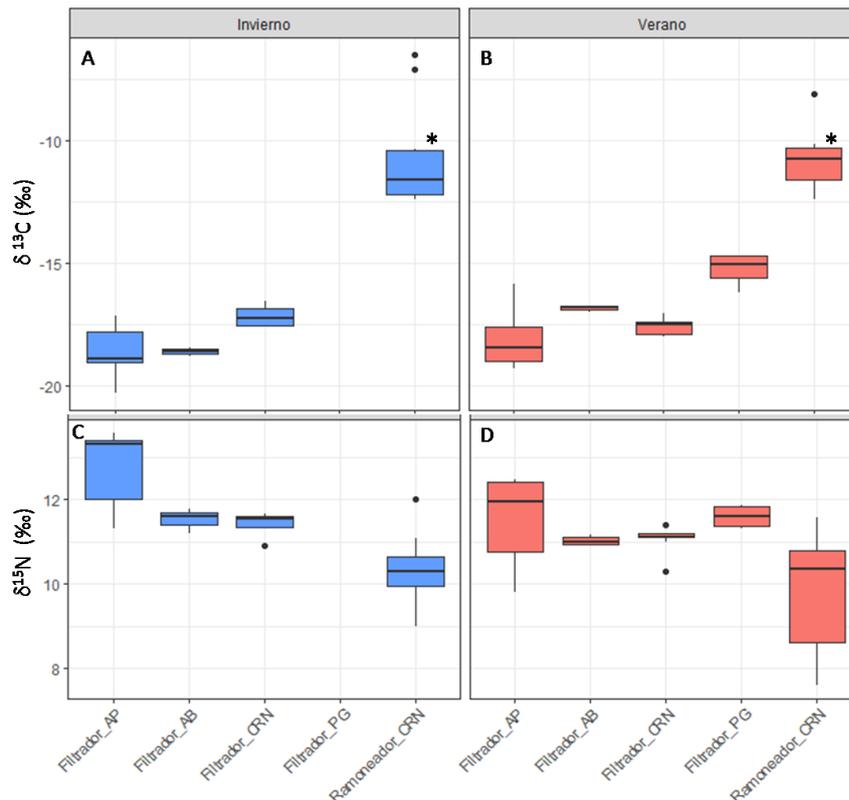


Figura 6. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ (A y B) y $\delta^{15}\text{N}$ (C y D) para los grupos de consumidores primarios identificados en el análisis de agrupamiento para cada ambiente (AP: pelágico, AB: bentónico infralitoral, CRN: bentos del litoral rocoso, PG: bentos de playa). *: Grupo de ramoneadores que presentó diferencias significativas en $\delta^{13}\text{C}$ respecto a todos los grupos.

Identificación de consumidores secundarios y terciarios

Los análisis de clúster agruparon los taxa de cada compartimiento según su señal isotópica de carbono y nitrógeno (Fig. 7). En el ambiente pelágico se identificó el grupo de productores primarios (MOP), consumidores primarios (zooplancton), omnívoros de afinidad pelágica (peces e invertebrados), consumidores secundarios (peces carnívoros) con afinidades pelágicas y bento-pelágicas, y terciarios (peces carnívoros predadores tope). En el bentos se identifica el productor primario (macroalga), consumidores primarios (herbívoros)

filtradores y ramoneadores, omnívoros de afinidad bentónica y bento-pelágica, consumidores secundarios (carnívoros) de afinidad bento-pelágica y consumidores terciarios (carnívoros) de afinidad bentónica.

La denominación de cada grupo se realizó en base a la literatura según las características alimentarias de las especies que los conformaron. En ambos ambientes el análisis de agrupamiento agrupó coherentemente las especies con los hábitos alimentarios de las mismas según lo registrado en la literatura (ver Anexo 1). La formación de los grupos basado en sus hábitos alimentarios fue similar entre períodos del año para ambos compartimientos, pero varió la composición taxonómica entre períodos. Dada la ausencia de diferencias en los grupos entre verano e invierno, los organismos pelágicos y bentónicos se analizan sin distinguir entre períodos (Fig. 7).

Los valores isotópicos medios (\pm desvío estándar) de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de los grupos identificados fueron ploteados junto con las fuentes de carbono, para tener una visualización general de la estructura de la red trófica (Fig. 8).

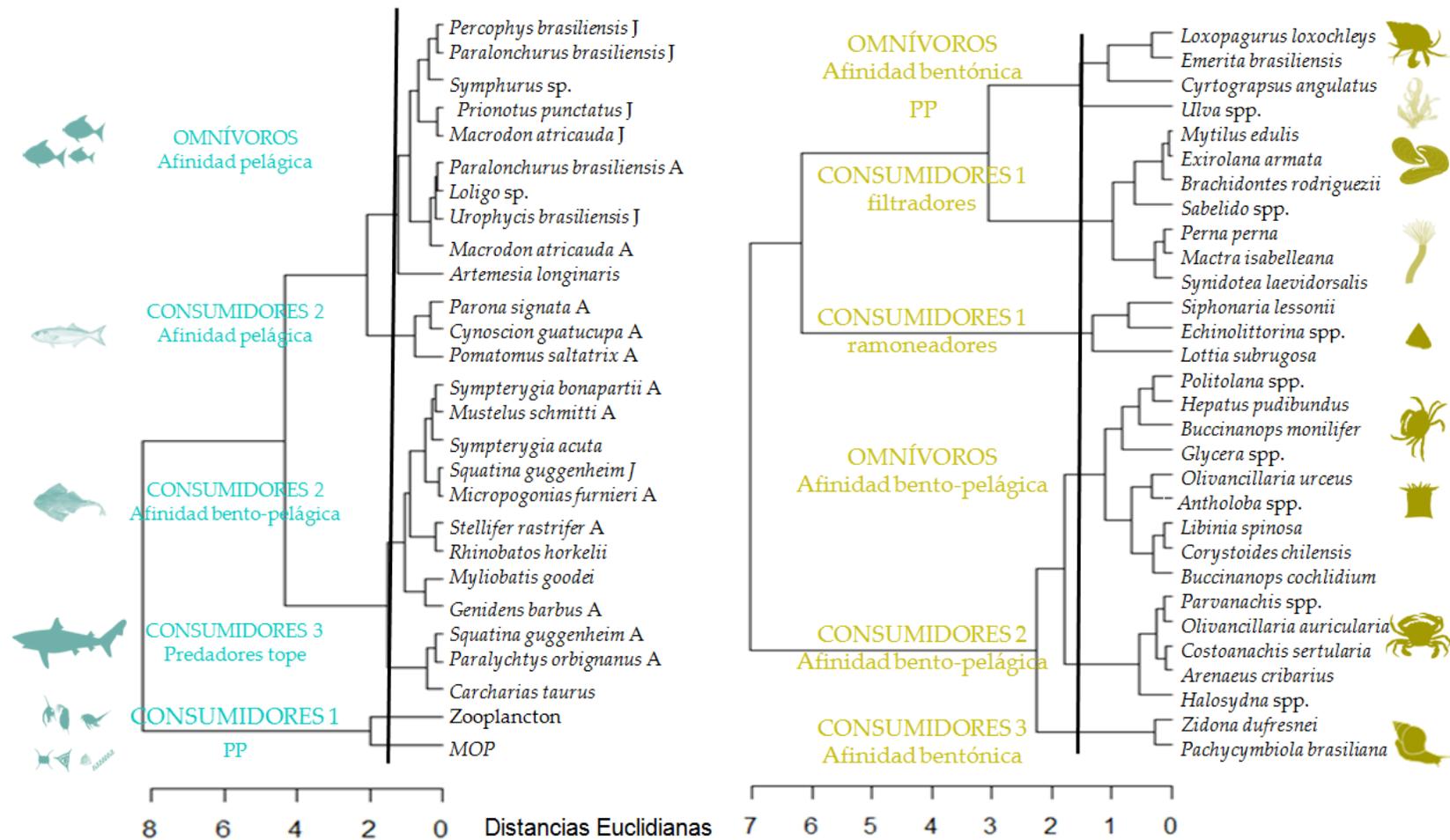


Figura 7. Análisis de agrupamiento jerárquico para todas las especies pelágicas (A) y bentónicas (B). Abreviaciones: PP: productores primarios, Consumidores 1: consumidores primarios, 2: secundarios, 3: terciarios.

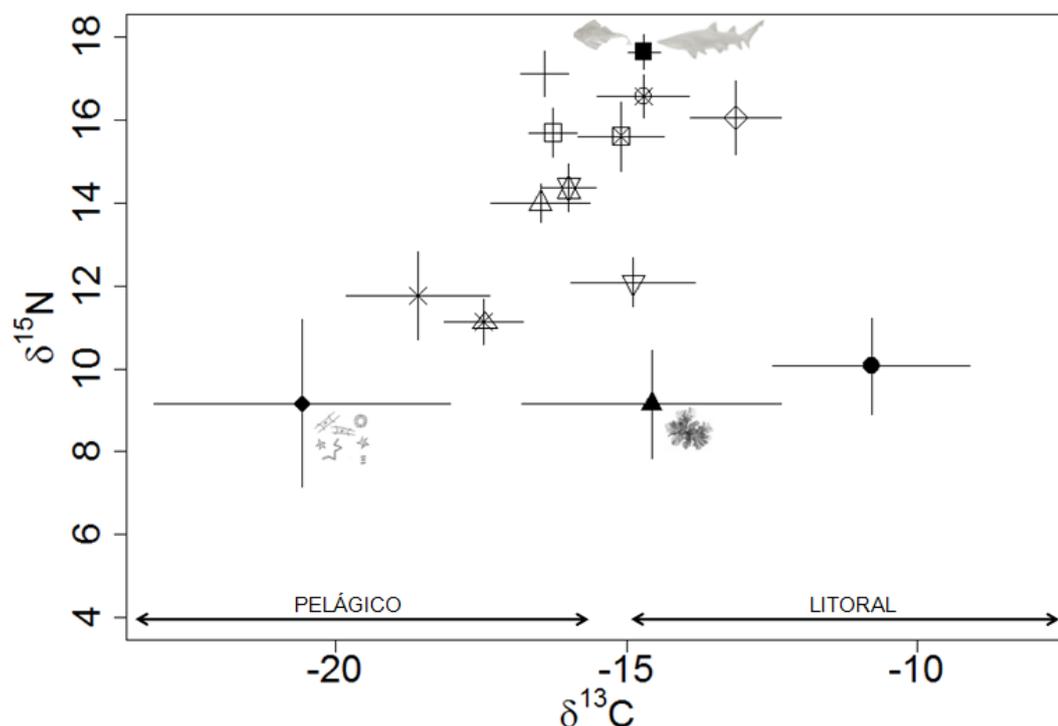


Figura 8. $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (media \pm SD) de los grupos tróficos definido en el análisis de agrupamiento jerárquicos (ver Fig. 7).

- | | |
|--|-------------------------------------|
| ◆ Materia orgánica particulada | ● Herbívoros ramoneadores |
| * Zooplancton | ▲ Macroalgas |
| △ Camarón | ⊗ Herbívoros filtradores |
| □ Omnívoros afinidad pelágica | ▽ Omnívoro afinidad bentónica |
| + Peces carnívoros afinidad pelágica | ⊠ Omnívoro afinidad bento-pelágica |
| ⊗ Peces carnívoros afinidad bento-pelágica | ⊠ Carnívoro afinidad bento-pelágica |
| ■ Predadores tope | ◇ Carnívoro afinidad bentónica |

Variabilidad estacional de la comunidad

En esta sección se analizará el efecto de la variabilidad estacional en la comunidad en su conjunto mediante el solapamiento de los nichos isotópicos comunitarios.

La amplitud del nicho isotópico de la comunidad no presentó diferencias estacionales, con un solapamiento de nicho entre períodos mayor al 80% (97.9% para la elipse de verano y 83.3% para la elipse de invierno). En amplitud, el área estandarizada de la elipse corregida SEAc fue menor en verano (13.9‰²) que en invierno (16.2‰²) al igual que el tamaño del área total de nicho isotópico (TA) (verano =45.7‰², invierno =48.0‰²) (Fig. 9).

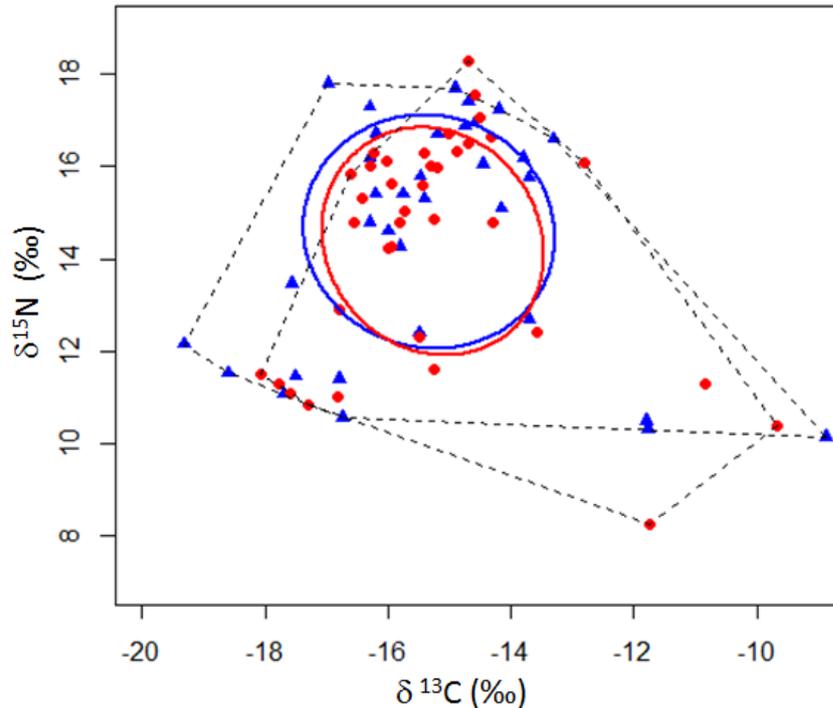


Figura 9. Nicho isotópico basado en elipses bayesianas (líneas continuas) para verano (círculos rojos) invierno (triángulos azules). Se incluyen todas las especies presentes relevadas en cada período, sin incluir a los productores primarios. Las líneas punteadas indican el área total del nicho isotópico (*Convex hull*) para el total de la comunidad en cada período.

El nicho isotópico basado sólo en aquellas especies comunes a ambos períodos presentó un solapamiento de las elipses para verano de 95.86% y de 84.67% en invierno. Los valores de SEAc fueron 24.25‰² en verano y 27.46‰² en invierno, y el TA de 50.1‰² en verano y 62.46‰² en invierno. Algunas de estas especies presentaron valores similares entre períodos, mientras otras variaron en $\delta^{13}\text{C}$ y/o $\delta^{15}\text{N}$, aunque sin un patrón definido.

Relación TC - $\delta^{15}\text{N}$

Las muestras analizadas cubrieron un amplio rango de tamaños, desde 4×10^{-6} g (MOP) hasta 6.5×10^4 g (tiburón *Carcharias taurus*). En verano los organismos pelágicos presentaron menores tamaños corporales respecto al invierno (GLS, $p < 0.05$) (Fig. 10A). Los organismos bentónicos no presentaron diferencias significativas en sus tamaños corporales entre verano e invierno (GLS, $p = 0.05$) (Fig. 10B). Este patrón se observa al comparar los tamaños corporales del total de organismos de la comunidad y de la submuestra considerada para realizar los análisis de IE.

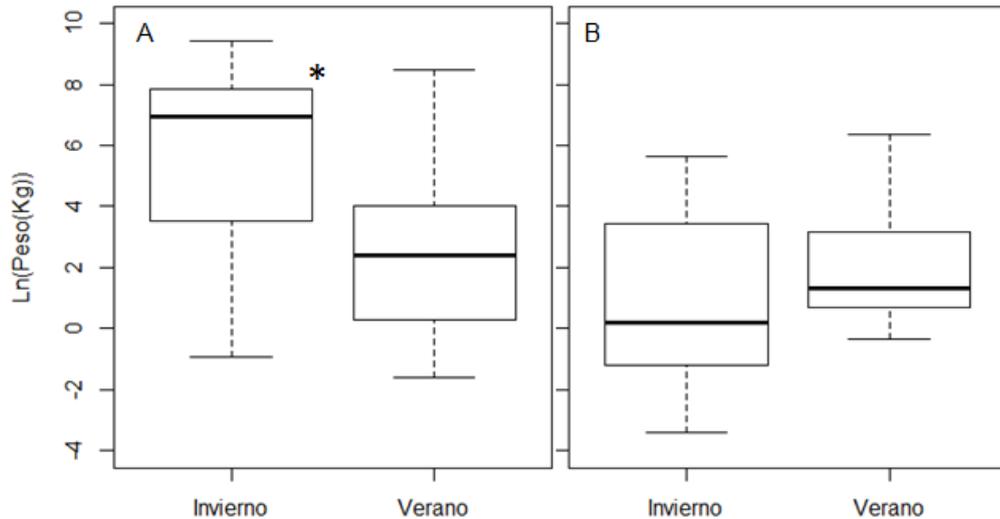


Figura 10. Logaritmo natural del tamaño corporal individual para los organismos pelágicos (A) y bentónicos (B) entre periodos. *diferencias significativas en organismos pelágicos.

Se encontró una relación lineal positiva entre el logaritmo del TC (gramos) de todos los organismos y el valor de $\delta^{15}\text{N}$ ($a=13.87$ [13.65-14.08]; $b=0.38$ [0.34-0.42]; 64% de varianza explicada; $p<0.001$). De acuerdo con el criterio tipo AIC, el modelo más adecuado consideró los compartimientos bentónico y pelágico de manera independiente ($\Delta\text{AIC}=30.8$) (75% de varianza explicada; $p<0.001$).

Los organismos pelágicos presentaron una relación lineal positiva entre el logaritmo del TC y el valor de $\delta^{15}\text{N}$ ($R^2=0.88$; $p<0.001$), presentando diferencias significativas entre verano e invierno en la pendiente ($p<0.001$), con valores más elevados durante invierno respecto al verano (Tabla 3, Fig. 11) (ΔAIC modelo sin estacionalidad y modelo incluyendo el efecto estacional=26.1).

Los organismos bentónicos presentaron una relación lineal positiva entre el logaritmo del TC y el valor de $\delta^{15}\text{N}$, con una varianza explicada moderada ($R^2=0.29$), sin diferencias significativas entre verano e invierno en los parámetros ($p>0.1$). El intervalo de confianza (IC 95%) de la pendiente en organismos bentónicos fue mayor en relación a los organismos pelágicos (Tabla 3, Fig. 11). El modelo con la identidad taxonómica a nivel de Clase para poliquetos, crustáceos y gasterópodos (Tabla 4, Fig. 12) mejoró el porcentaje de varianza explicada del modelo ($\Delta\text{AIC}=92.4$) ($R^2=0.57$; $p<0.001$). Se observó una relación lineal positiva y significativa en intercepto y pendiente para poliquetos y crustáceos y ausencia de relación en gasterópodos (Tabla 4).

Tabla 3. Modelo ajustado a la relación del valor isotópico de $\delta^{15}\text{N}$ individual: tamaño corporal (gramos) incorporando la variabilidad estacional en los casos que fue significativa. Se indica la proporción de la varianza explicada (R^2), la significancia de la regresión (p-valor) y los parámetros estimados con su IC 95%.

	Ambiente pelágico		Ambiente bentónico
	Invierno	Verano	Sin diferencias estacionales
Modelo ajustado	$\delta^{15}\text{N} = a + b \cdot \ln(\text{peso}) + \varepsilon_i \sim N(0, \sigma^2)$		
Varianza explicada (R^2)	0.87	0.89	0.29
p-valor	<0.001	<0.001	<0.001
Parámetros [IC 95%]	a=13.84[13.37-14.30] b=0.44 [0.38-0.49]*	a=14.65[14.50-14.80] b=0.33 [0.30-0.35]*	a=13.12[12.70-13.52] b=0.46 [0.31-0.61]

En los organismos pelágicos en verano los predadores eran ca. 20 veces mayores que sus presas, con una BMR de 1.32 y una RMPP promedio de 29823:1, mientras que en invierno se observó que los predadores eran ca. 10 veces mayores que sus presas, con una BMR de 0.99 y una RMPP promedio de 2269:1. Para el conjunto de organismos bentónicos se estimó una BMR de 0.94 y una RMPP promedio de 1622:1. En organismos bentónicos, separados por clases taxonómicas, los crustáceos fueron ca. 5 veces mayores que sus presas, con una BMR de 0.63 y una RMPP de 138:1, mientras que los poliquetos fueron ca. 2 veces mayores que sus presas, con una BMR de 0.15 y una RMPP de 3:1.

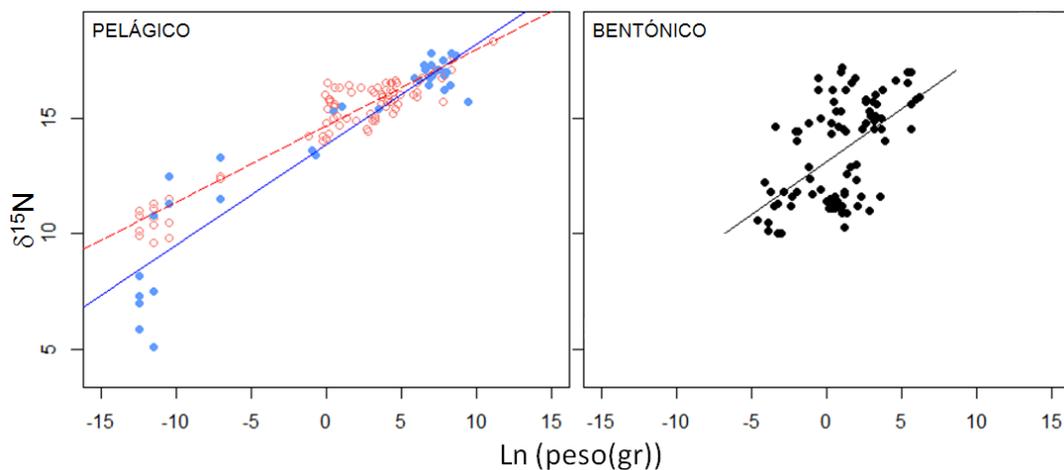


Figura 11. Regresión lineal positiva entre los valores individuales de $\delta^{15}\text{N}$ y el logaritmo natural del tamaño corporal para individuos pelágicos para verano (círculos vacíos rojos; línea discontinua) e invierno (círculos llenos azules; línea continua) y bentónicos.

Tabla 4. Modelo ajustado a la relación del valor isotópico de $\delta^{15}\text{N}$ individual: tamaño corporal (gramos) para las principales Clases de organismos bentónicos. Se indica la proporción de la varianza explicada (R^2), la significancia de la regresión (p-valor) y los parámetros estimados con su IC 95%.

	Ambiente bentónico		
	Polychaeta	Malacostraca	Gastropoda
Modelo ajustado	$\delta^{15}\text{N} = a + b \cdot \ln(\text{peso}) + \epsilon_i \sim N(0, \sigma^2)$		
Varianza explicada (R^2)	0.96	0.62	0.08
p-valor	<0.01	<0.01	0.33
Parámetros [IC 95%]	a=17.75 [16.17-19.33] b=2.78 [1.91-3.66]*	a=17.45 [15.96-18.95] b=0.69 [0.42-0.96]*	a=15.51 [14.84-16.18] b=0.09 [-0.09-0.28]

En general, para los organismos del ambiente pelágico se observaron diferencias estacionales en composición taxonómica de la comunidad (Anexo 1) y el tamaño corporal promedio de los individuos (Fig. 10), así como en los valores de RMPP, mientras que para el ambiente bentónico únicamente se observaron diferencias estacionales en la composición taxonómica (Anexo 1).

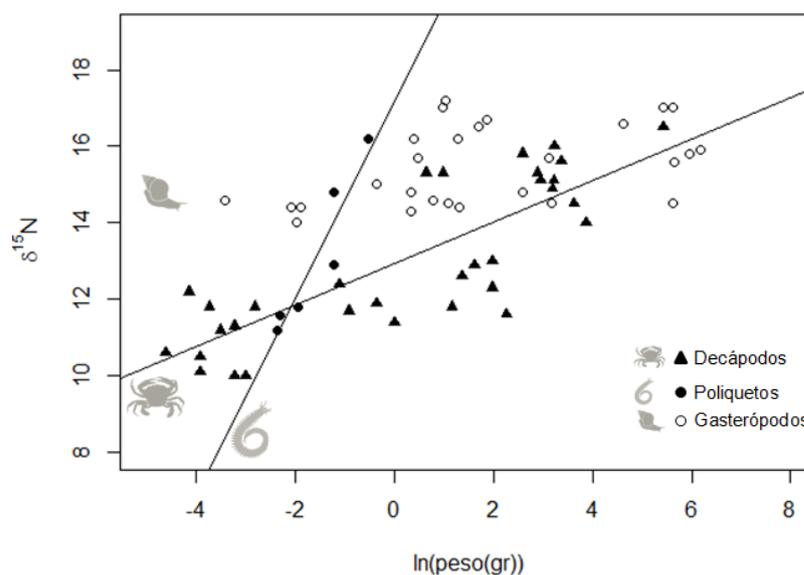


Figura 122. Compartimiento bentónico. Regresiones lineales entre los valores individuales de $\delta^{15}\text{N}$ y el logaritmo natural del tamaño corporal, discriminados en las principales clases taxonómicas; decápodos (Malacostraca) y poliquetos (Polychaeta). La regresión para gasterópodos (Gastropoda) no fue significativa.

Integración de vías energéticas

Los organismos con los mayores valores de $\delta^{15}\text{N}$ presentaron valores de $\delta^{13}\text{C}$ intermedios en la comunidad y varianza menor que los grupos de posiciones tróficas más bajas en ambos períodos. Los productores primarios

presentaron gran variabilidad en las señales de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (Fig. 4).

Los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de las especies pelágicas presentaron una relación lineal negativa y significativa ($R^2=0.78$; $p<0.001$) con el desvío estándar (sd) de $\delta^{15}\text{N}$ (modelo lineal: $\text{sd} = 3.38 - 0.18 * \delta^{15}\text{N}$) (Fig. 13). Los organismos bentónicos no presentaron una relación significativa entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de las especies y su desvío estándar (sd) de $\delta^{15}\text{N}$ ($R^2=-0.04$; $p>0.1$) (Fig. 13).

En base a la búsqueda bibliográfica se observa que las especies de predadores tope del sistema (Anexo 1) son organismos que se alimentan de presas presentes en el ambiente pelágico y bentónico.

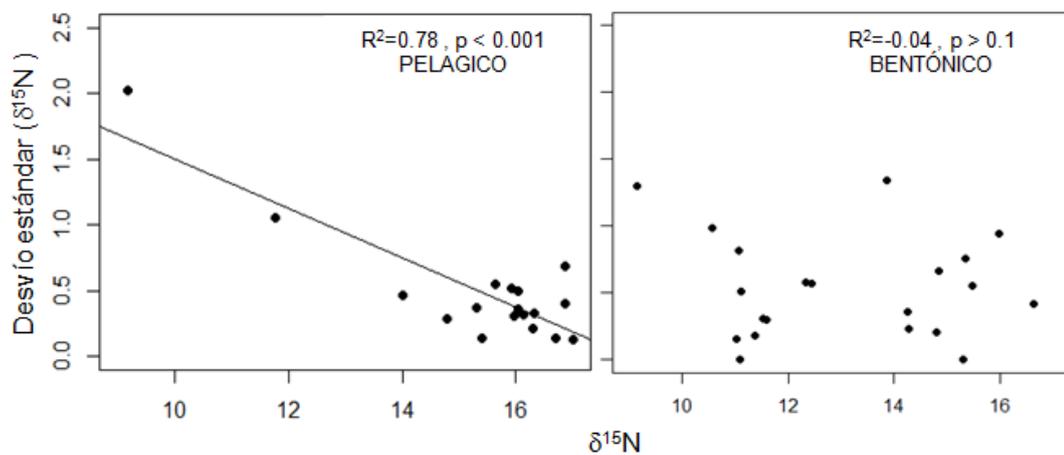


Figura 13. Relación entre el desvío estándar de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ en función creciente de $\delta^{15}\text{N}$ para los taxa del ambiente pelágico ($b=-0.18$) y bentónico. La relación es significativa y negativa para el ambiente pelágico.

DISCUSIÓN

El presente trabajo describió y analizó la variabilidad estacional de la estructura trófica de las comunidades del compartimiento pelágico y bentónico del ecosistema costero-marino de Punta del Diablo, aportando evidencia acerca de los mecanismos que modulan dicha estructura. El patrón estacional en este ecosistema de transición oceanográfica estuvo asociado a cambios en la identidad de las especies pero no en la estructura trófica. Los resultados son consistentes con la hipótesis de restricción morfológica al consumo como mecanismo que modula la estructura de las redes tróficas en el ambiente pelágico, pero se observó un patrón más relajado en el bentos. Los resultados revelaron que existió una integración de vías de energía en los predadores tope pelágicos, y se detectó el acoplamiento bento-pelágico mediado por filtradores del bentos (Fig. 14).

Las variaciones ambientales oceanográficas del área presentaron un patrón estacional esperado (Guerrero & Piola 1997, Guerrero *et al.* 1997, Piola *et al.* 2000), con una marcada diferencia en la salinidad y temperatura entre verano e invierno. Estos cambios en el ambiente corresponden a la variabilidad estacional en la influencia de las principales corrientes que confluyen en la zona, transportando aguas de origen subantártico (invierno) y subtropical (verano). Esto influyó en la composición diferencial de especies presentes en cada período (Rabellino 2011, Trinchin 2012). En base al conocimiento previo del área, se puede afirmar que los 51 taxa utilizados en los análisis de IE son representativos de la comunidad en ambos períodos. La identidad taxonómica presentó diferencias estacionales en algunos taxa, pero con menor influencia en la estructura de la red trófica, lo que indicaría que las interacciones basadas en TC controlan la transferencia de energía en este ecosistema, como ha sido planteado para el ambiente marino en general (Cury *et al.* 2001).

Los productores primarios presentaron gran variabilidad y diferencias estacionales en la señal isotópica de $\delta^{15}\text{N}$, como ha sido observado en ambientes costeros templados (Le Loc'h *et al.* 2008, Botto *et al.* 2011) y en zonas costeras de Uruguay (Bergamino *et al.* 2011). Este cambio puede estar asociado a diversos factores ambientales, como se ha detectado en otros ambientes, por un recambio estacional de aguas con distinta composición de nutrientes (Sherwood & Rose 2005), cambio en la composición del fitoplancton (Le Loch *et al.* 2008), o al aporte de aguas residuales urbanas (Cabana &

Rasmussen 1996, Riera *et al.* 2000, Botto *et al.* 2011, Orlandi *et al.* 2014). Los consumidores primarios fueron fácilmente diferenciables en sus hábitos alimentarios en base a los valores isotópicos, y presentaron estabilidad en la señal isotópica entre verano e invierno, congruente con el patrón esperado (Cabana & Rasmussen 1996, Post 2002, Jennings *et al.* 2008, Reum & Marshall 2013). En este contexto, se plantea como perspectiva realizar estudios fisiológicos para evaluar la variabilidad isotópica observada en los productores primarios (e.g. macroalgas).

El tiempo de recambio del músculo tanto en peces como en invertebrados fue variable (de días a meses) y dependiente del TC individual (Vander Zander *et al.* 2015), lo que puede ser un sesgo en el presente trabajo. Por tanto, se considera relevante complementar este tipo de estudios incorporando métodos directos (e.g. análisis de contenido estomacal) y la utilización de tejidos con un tiempo de recambio menor (e.g. hígado) (Hussey *et al.* 2014).

Los grupos tróficos identificados fueron similares entre ambas estaciones e independientes de la composición taxonómica de la comunidad. Este agrupamiento brinda información ecológica del rol de las especies en la red, identificando funciones tróficas similares en especies que componen cada grupo, además de sintetizar información para comprender la estructura de la comunidad (May 1972). El amplio grado de solapamiento del nicho isotópico de la comunidad en verano e invierno indica que los grupos funcionales se mantienen aunque se modifique la composición de especies. En este sentido, los resultados apoyan la hipótesis sobre la capacidad de la red de mantener la estabilidad a pesar de la variabilidad estacional de las características ambientales (Holt 1996, Rooney *et al.* 2006, Vasseur & Fox 2007, Rodriguez-Graña *et al.* 2008).

Los resultados son consistentes con la hipótesis de restricción morfológica al consumo que predice una relación positiva entre el TC y los valores isotópicos de $\delta^{15}\text{N}$. Además la comunidad pelágica presentó menor variabilidad asociada a la tendencia central respecto al bentos, que sugiere que los mecanismos de restricción morfológica son más fuertes en el ambiente pelágico (Blanchard *et al.* 2009, Carbone *et al.* 2014). El TC explicó ca. 90% de la variabilidad en la PT en organismos pelágicos, resultado que concuerda con trabajos previos y destaca la importancia del TC en un ambiente donde la posibilidad de consumo de la presa depende casi exclusivamente del tamaño de la boca (Arim *et al.* 2007, 2010). El alto porcentaje de varianza explicada es

mayor al registrado en otros trabajos en ambientes acuáticos (Masdeu 2011, Romanuk *et al.* 2011, Reum & Marshall 2013, Segura *et al.* 2015, Romero-Romero *et al.* 2016).

Los valores de la relación promedio de masa entre predador y presa estimados en el presente trabajo se ubican dentro del rango de $1:10^2$ a 10^3 , observada para varios trabajos en ambientes marinos (Cushing 1975, Jennings *et al.* 2001, 2002b, Cohen *et al.* 2003, Bode *et al.* 2003, 2007, Jonson *et al.* 2005, Al-Habsi *et al.* 2008, Nakazawa *et al.* 2011, Segura *et al.* 2015, Romero-Romero *et al.* 2016). Al diferenciar entre organismos pelágicos y bentónicos, la RMPP es independiente del TC del predador (Nakazawa *et al.* 2011, Jonsson 2014, Tsai *et al.* 2016), siendo los valores observados en el presente estudio válidos en la descripción de cada comunidad. Sumado a esto, los valores de BMR y de las pendientes de las regresiones TC- $\delta^{15}\text{N}$ de ambos períodos estuvieron incluidos dentro del intervalo de confianza (IC 95%) del valor calculado recientemente (pendiente: 0.33 ± 0.08 , BMR: 1.31 [0.9 - 2.40] Segura *et al.* 2015).

Los organismos bentónicos estarían menos limitados por las restricciones morfológicas al consumo en relación a los peces, por lo que la RMPP promedio para este grupo fue menor respecto a organismos pelágicos con valores similares a los reportados en comunidades marinas (Jennings *et al.* 2002a,b, Jennings & Warr 2003, Brose *et al.* 2006b). La gran variabilidad asociada a la tendencia central registrada en la relación TC- $\delta^{15}\text{N}$ en organismos bentónicos puede ser interpretada en términos ecológicos. En este trabajo se demuestra que los diferentes comportamientos alimentarios de los invertebrados bentónicos son relevantes para el análisis de las relaciones tróficas, encontrando un amplio rango de señales isotópicas y estrategias de alimentación (Davenport & Bax 2002, Pawar *et al.* 2012). Al considerar los grupos taxonómicos del bentos, se logró explicar el 70% de la relación TC- $\delta^{15}\text{N}$. Incluir las relaciones filogenéticas de las especies en los análisis ha sido propuesto en estudios previos (Allen *et al.* 2006, Bersier & Kehrli 2008, Nakazawa *et al.* 2011), dado que permite identificar los efectos de la historia evolutiva de las especies en la distribución de tamaños corporales y en la RMPP. Estos efectos incluyen rasgos morfológicos y modos de alimentación de cada taxón, que generan limitaciones morfológicas al consumo diferenciales (Bersier & Kehrli 2008).

Al analizar los organismos bentónicos según su clase taxonómica se

observan diferentes patrones, con relaciones lineales positivas y significativas entre TC- $\delta^{15}\text{N}$ en poliquetos y crustáceos. Los poliquetos pertenecieron a especies con diversos hábitos tróficos, desde especies suspensívoras (*Sabelido* sp.) a carnívoras (*Glycera* sp.) (Paiva 1994). En el caso de los crustáceos pudo deberse a un aumento del tamaño de los quelípedos con el aumento del TC individual (Lee 1995). Esto les permitiría alcanzar una mayor PT al ampliar la diversidad y tamaño de presas (Seed 1980). Ambos grupos presentan una RMPP equivalente a 10^1 , mucho menor que las estimaciones promedio en la literatura (10^3), y similar a lo registrado para otros grupos de invertebrados (Romero-Romero *et al.* 2016), los cuales consumen presas un orden de magnitud menores en TC. Estas restricciones no ocurrirían en gasterópodos, donde ausencia de una relación lineal significativa entre TC- $\delta^{15}\text{N}$ se asocia a una alimentación oportunista e independiente del tamaño (Averbuj *et al.* 2012, Jonsson 2014). Este patrón fue observado en especies detritívoras (Chouly *et al.* 2017) o en peces que consumen un trozo de la presa, lo que los posibilita a evadir la restricción morfológica de manera eficiente (Romanuk *et al.* 2011). Los altos valores de $\delta^{15}\text{N}$ de los gasterópodos en todo el rango de TC son consistentes con valores registrados en organismos bentónicos de otros ambientes (Saino & Hattori 1980, Mintenbeck *et al.* 2007), lo que sugiere la presencia de organismos muertos en la alimentación, explicado por la preferencia el isótopo liviano por parte de las bacterias durante el proceso microbiano (Saino & Hattori 1980, Mintenbeck *et al.* 2007).

Se hallaron diferencias estacionales en la relación TC- $\delta^{15}\text{N}$, y por lo tanto en la RMPP estimada para los organismos pelágicos. Aunque puede deberse a los cambios en la señal isotópica de los productores primarios, al excluir este grupo del modelo la estacionalidad se conservó y se mantuvo el mismo patrón. Este resultado concuerda con trabajos previos que demuestran que la MOP forma parte de la estructura de tamaños de la comunidad (Boyce *et al.* 2015). Se propone que la temperatura puede influir en las interacciones tróficas, de manera que al aumentar el metabolismo de las especies durante la estación cálida, aumenta la demanda energética de los organismos, que genera que grandes peces consuman presas en niveles tróficos más bajos (Brown *et al.* 2004), aumentando los valores de la RMPP. Estos resultados pueden indicar una alimentación en peces principalmente oportunista y más dependiente del TC de la presa que de su identidad taxonómica (Ursin 1973). Trabajos previos reportan

una variabilidad estacional marcada tanto en la identidad de las especies como en la relación TC-PT para ambientes marinos en el pélagos y en el bentos (Romero-Romero *et al.* 2016). En el presente trabajo, la ausencia de estacionalidad registrada en el bentos puede deberse al hábito omnívoro de los organismos bentónicos, el cual puede brindar estabilidad a la red cuando el ambiente es fluctuante, y por tanto los recursos son variables (Gillies *et al.* 2013).

Se identificaron dos vías principales de flujo de energía en el ambiente costero-marino de Punta del Diablo descritas como la vía pelágica y la vía bentónica, similar a lo registrado para otras zonas en latitudes similares (e.g. costa de Francia; Le Loc'h *et al.* 2008), o en el Mar del Norte (Blanchard *et al.* 2009) y Ártico (Hobson *et al.* 2002). Sin embargo, para otros ambientes costeros (costa mediterránea, Carlier *et al.* 2007) se ha identificado una única vía bentónica, aunque en dicho estudio se planteó la posibilidad de la existencia de una vía pelágica alternativa que no fue descrita. En el presente trabajo se demuestra que ambas vías presentaron conexiones en niveles basales (moluscos filtradores) y la integración en los predadores tope.

En este sistema la vía pelágica y bentónica están sustentadas principalmente por la producción primaria del fitoplancton. El ingreso de la producción primaria pelágica hacia el ambiente bentónico mediante acción de la biota estaría mediada principalmente por los organismos suspensívoros y filtradores bentónicos (bivalvos y poliquetos herbívoros), coincidiendo con estudios previos para otros ambientes marinos (Hobson *et al.* 1995, Iken *et al.* 2001, Grall *et al.* 2006, Carlier *et al.* 2007, Le Loche *et al.* 2008, Blanchard *et al.* 2009).

La disminución de la variabilidad en la señal isotópica de $\delta^{15}\text{N}$ al aumentar el valor de $\delta^{15}\text{N}$ de las especies de la vía pelágica y los valores de $\delta^{13}\text{C}$ promedio respecto a toda la comunidad, junto con la información registrada en la literatura sobre la dieta de estas especies, es consistente con la hipótesis de integración de vías en los grandes predadores y con lo reportado para otros ecosistemas marinos (Broman *et al.* 1992, Davenport & Bax 2002, Tilley *et al.* 2013, Nagata *et al.* 2015). La menor variabilidad en predadores tope puede responder a una especialización de todos los individuos en presas de diversos ambientes que permita la integración de vías (Vaudo & Heithaus 2011, Barría *et al.* 2015). Esta idea se sustenta además en la hipótesis que plantea que el aumento de la diversidad de presas consumidas por predadores al aumentar el

TC posibilita alcanzar altas posiciones tróficas (Arim *et al.* 2010). Dada la importancia de estos organismos en la integración de vías energéticas, modificaciones poblacionales debido a impactos antropogénicos pueden generar cambios en los ciclos de nutrientes y dinámica energética del ecosistema (Polis & Strong 1996, Stevens *et al.* 2000, Blanchard *et al.* 2004, Knight *et al.* 2005, 2006, Ramos & González-Solís 2012).

La vía bentónica presentó gran variabilidad en la señal isotópica de $\delta^{15}\text{N}$ desde los consumidores primarios hasta los niveles tróficos superiores, consistente con trabajos previos realizados en otros ambientes marinos costeros (Hobson *et al.* 2002, Le Loche *et al.* 2008, Nagata *et al.* 2015). Esta variabilidad isotópica del bentos respecto al pelágico pudo deberse al consumo mayoritario de presas bentónicas, cuyos valores isotópicos son muy variables en todos los niveles (Grall *et al.* 2006, Quevedo *et al.* 2009). Al no detectar una relación significativa entre el desvío estándar y los valores de $\delta^{15}\text{N}$, estos organismos se alimentarían a distintos niveles tróficos, con un alto grado de omnivoría, como se ha visto en trabajos recientes (Romanuk *et al.* 2017). Los resultados sugieren que el mecanismo de integración de vías de energía no se cumpliría en el bentos (Blanchard *et al.* 2009), debido a que los organismos bentónicos son principalmente oportunistas y consumen una amplia variedad de presas aumentando el grado de omnivoría con el TC (France 1997).

Considerar los compartimientos bento-pelágico en trabajos futuros en el ambiente marino aportará a reducir la variabilidad no explicada en la relación del TC- $\delta^{15}\text{N}$ (*e.g.* Brose *et al.* 2006b, Carlier *et al.* 2007). Son necesarios más estudios que comparen ambientes con distinta dimensionalidad que permitan una mejor resolución de los patrones observados (Pawar *et al.* 2012), y mediante la acumulación de evidencia empírica, lograr modelos teóricos sobre las redes tróficas estructuradas por TC que permitan entender los mecanismos que estructuran las comunidades. Tanto en comunidades bentónicas o terrestres, como pelágicas, la estructura trófica y su variabilidad juegan un rol significativo en la determinación de la tasa de fijación de energía por los productores primarios y en la eficiencia de transferencia de esa energía a niveles tróficos superiores. Sin embargo, estos procesos estarían determinados inicialmente por la dimensionalidad del ambiente (*i.e.* dos o tres dimensiones), lo cual impondría diferencias en la eficiencia en la transferencia de energía debido a que los mecanismos operantes serían diferentes en cada ambiente (Hairston & Hairston

1993).

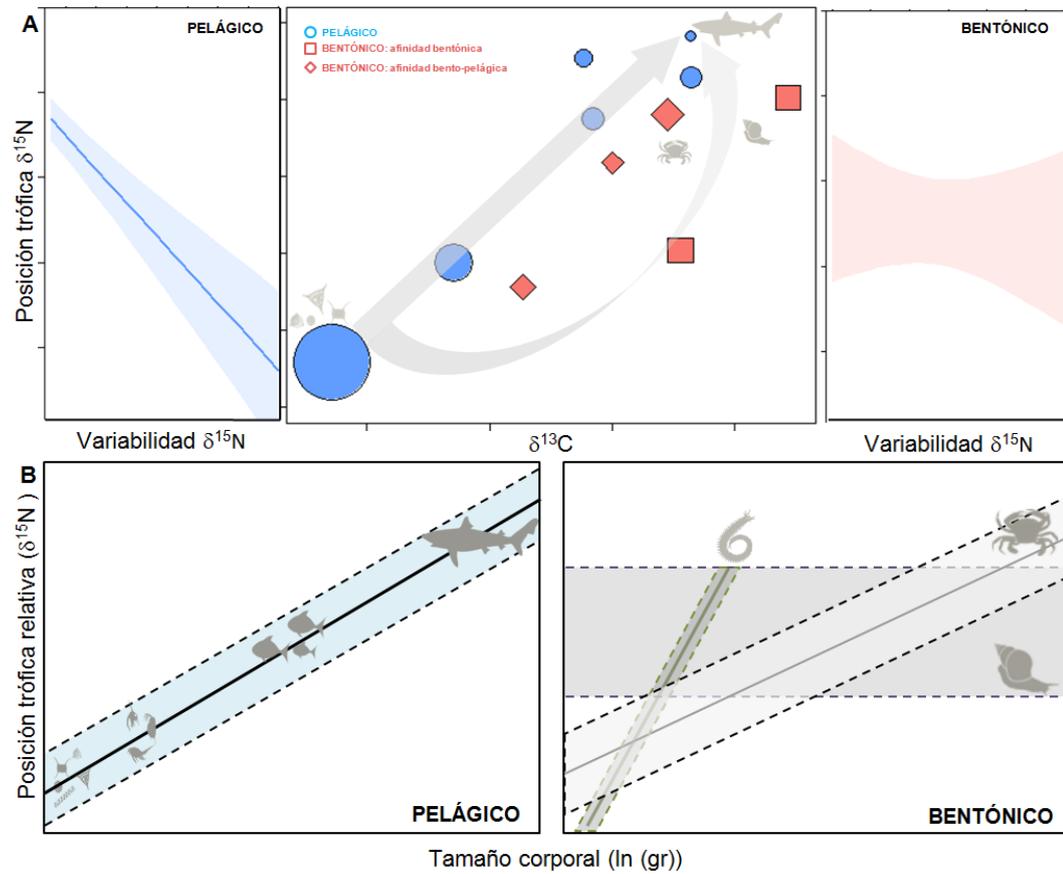


Figura 14. A. Centro: Representación de las diferentes vías de energía identificadas en base a los grupos tróficos obtenidos en el análisis de agrupamiento jerárquico sin incluir la estacionalidad; pelágica (azul), bentónicas (rojo) de afinidad bento-pelágica (rombos) y afinidad bentónica (cuadrados). El tamaño los símbolos es proporcional a la variabilidad de los grupos. *Izquierda y derecha:* Relación lineal entre la posición trófica y la variabilidad en la señal de $\delta^{15}\text{N}$ para pelágicos (azul) y bentónicos (rojo). **B.** Relación del tamaño corporal y la posición trófica de las especies en las vías de energía identificadas; pelágica (azul) y bentónica (gris). Dentro de las bentónicas se identifican relaciones lineales significativas para crustáceos y poliquetos, y relación nula para gasterópodos.

CONCLUSIONES

Para la comunidad marino costera de Punta del Diablo, la estacionalidad no fue un factor condicionante en la estructura de la red trófica, mientras que los diferentes compartimientos y hábitos alimenticios jugaron un rol fundamental. Los resultados sugieren la existencia de diferencias en los mecanismos que regulan la estructura de la red trófica entre compartimientos pelágico y bentónico. Los resultados obtenidos son útiles tanto para comprender el funcionamiento en sistemas acuáticos como terrestres, en los que se hallaron patrones y variaciones similares (Brose *et al.* 2006b, Pawar *et al.* 2012).

La limitación morfológica al consumo es el principal mecanismo que estructura la comunidad de organismos pelágicos. En el ambiente bentónico, por otra parte, la utilidad del TC como indicador de la PT únicamente es apropiado en ciertos grupos taxonómicos. Existe una relajación de la restricción morfológica al consumo en aquellos organismos de dieta carroñera, capaces de consumir presas mayores a su TC.

La producción primaria del ambiente pelágico es el principal sustento para toda la comunidad marino-costera en invierno y verano, identificando a los organismos bentónicos suspensívoros y filtradores como acopladores bento-pelágicos. Los predadores tope son importantes en la integración de vías de energía. Aunque la identidad taxonómica de los predadores varió parcialmente de manera estacional, la función de este grupo fue estable.

Se resalta la importancia de las estrategias de alimentación y la estructuración de tamaños corporales para la estabilidad de las redes y en el mantenimiento de las funciones esenciales del ecosistema, que aportan información empírica valiosa en para la generación de modelos teóricos generales.

REFERENCIAS

- Akin S. & Winemiller K.O. 2008. Body size and trophic position in a temperate estuarine food web. *Acta oecologica*. 33:144-153.
- Allen A.P., Gillooly J.F. & Brown J.H. 2005. Linking the global carbon cycle to individual metabolism. *Functional Ecology*. 19:202-2013.
- Allen C.R., Garmestani A.S., Havlicek T.D., Marquet P.A., Peterson G.D., Restrepo C., Stow C.A. & Weeks B.E. 2006. Patterns in body mass distributions: shifting among alternative hypotheses. *Ecology Letters*. 9:630-643.
- Al-Habsi S., Sweeting C., Polunin N. & Graham N. 2008. $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ elucidation of size-structured food webs in a Western Arabian Sea demersal trawl assemblage. *Marine Ecology Progress Series*. 353:55-63.
- Anderson P.J. & Piatt J.F. 1999. Community reorganization in the Gulf of Alaska following ocean climate regime shift. *Marine Ecology Progress Series*. 189:117-123.
- Arim M., Bozinovic F. & Marquet P.A. 2007. On the relationship between trophic position, body mass and temperature: reformulating the energy limitation hypothesis. *Oikos*. 116:1524-1530.
- Arim M., Abades S.R., Laufer G., Loureiro M. & Marquet P.A. 2010. Food web structure and body size: trophic position and resource acquisition. *Oikos*. 119:147-153.
- Averbuj A., Palomo G., Brogger M.I. & Penchaszadeh P.E. 2012. Diet and feeding of the nassariid *Buccinanops cochlidium* from northern Patagonia, Argentina. *Aquatic Biology*. 17:261-268.
- Balech E. 1988. Los Dinoflagelados del Atlántico Sudoccidental. Instituto Español de Oceanografía, Madrid. Publicaciones Especiales. 305p.
- Barnes C., Maxwell D., Reuman D.C. & Jennings S. 2010. Global patterns in predator-prey size relationships reveal size dependency of trophic transfer efficiency. *Ecology*. 91(1):222-232.
- Barría C., Coll M. & Navarro J. 2015. Unravelling the ecological role and trophic relationship of uncommon and threatened elasmobranchs in the western Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress Series*. 539:225-240.
- Bastida R., Capezzani A. & Torti M.R. 1971. Fouling organisms in the port of Mar del Plata (Argentina). I. *Siphonaria lessona*: ecological and biometric aspects. *Marine Biology*. 10:297-307.
- Baustian M.M., Hansen G.J.A., de Kluijver A., Robinson K., Henry E.N., Knoll L.B., Rose K.C. & Carey C.C. 2014. Linking the bottom to the top in aquatic ecosystems: mechanisms and stressors of benthic-pelagic coupling. *Association for the Sciences of Limnology and Oceanography*. Eco-DAS X. 3:25-47.
- Belgrano A., Scharler U.M., Dunne J. & Ulanowicz R.E. 2005. *Aquatic Food Webs: an ecosystem approach*. Oxford University Press, Oxford. 272p.
- Ben-David M. & Flaherty E.A. 2012. Stable isotopes in mammalian research: a beginner's guide. *Journal of Mammalogy*. 93(2):312-328.
- Bergamino L., Lercari D. & Defeo O. 2011. Food web structure of sandy beaches: Temporal and spatial variation using stable isotope analysis. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 91:536-543.
- Bergamino L., Martínez A., Han E., Lercari D. & Defeo O. 2016. Trophic niche shifts driven by phytoplankton in sandy beach ecosystems. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 180: 33-40.
- Bersier L-F. & Kehrli P. 2008. The signature of phylogenetic constraints on food-web structure. *Ecological complexity*. 5:132-139.
- Bianchi A.A., Giulivi C.F. & Piola A.R. 1993. Mixing in the Brazil-Malvinas Confluence. *Deep Sea Research* 40(7): 1345-1358.
- Blanchard F., LeLoc'h F., Hily C. & Boucher J. 2004. Fishing effects on diversity, size and community structure of the benthic invertebrate and fish megafauna on the Bay of Biscay coast of France. *Marine Ecology Progress Series*. 280:249-250.
- Blanchard J.L., Jennings S., Law R., Castle M.D., McCloghrie P., Rochet M.J. & Benoît E. 2009. How does abundance scale with body size in coupled size-structured food webs? *Journal of Animal Ecology*. 78:270-280.
- Bode A., Carrera P. & Lens S. 2003. The pelagic foodweb in the upwelling ecosystem of

- Galicia (NW Spain) during spring: natural abundance of stable carbon and nitrogen isotopes. *Journal of Marine Science*. 60: 11–22.
- Bode A., Alvarez-Ossorio M., Cunha M.E., Garrido S., Peleteiro J., Porteiro C., Valdés L. & Varela M. 2007. Stable nitrogen isotope studies of the pelagic food web on the Atlantic shelf of the Iberian Peninsula. *Progress in Oceanography*. 74:115-131.
- Boecklen W.J., Yarnes C.T., Cook B.A. & James A.C. 2011. On the use of stable isotopes in trophic ecology. *The Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 42:411-440.
- Botto F., Gaitán E., Mianzan H., Acha M., Giberto D., Schiariti A. & Iribarne O. 2011. Origin of resources and trophic pathways in a large SW Atlantic estuary: An evaluation using stable isotopes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 92(1):70-77.
- Boyce D.G., Frank K.T., Worm B. & Leggett W.C. 2015. Spatial patterns and predictors of trophic control in marine ecosystems. *Ecology Letters*. 18: 1001-1011.
- Boyer A.G., Swearingen R.E., Blaha M.A., Fortson C.T., Gremillion S.K., Osborn K.A. & Moran M.D. 2003. Seasonal variation in top-down and bottom-up processes in a grassland arthropod community. *Oecologia*. 136:309-316.
- Broman D., Naf C., Rolff C., Zebuhr Y., Fry B. & Hobbies J. 1992. Using ratios of stable nitrogen isotopes to estimate bioaccumulation and flux of polychlorinated dibenzo-p-dioxins (PCDDs) and dibenzofurans (PCDFs) in two food chains from the northern baltic. *Environmental Toxicology and Chemistry*. 11:331-345.
- Brose U., Williams R.J. & Martinez N.D. 2006a. Allometric scaling enhances stability in complex food webs *Ecology Letters*. 9:1228-1236.
- Brose U., Jonsson T., Berlow E.L., Warren P., Banasek-Richter C., Bersier L.F., Blanchard J.L., Brey T., Carpenter S.R., Cattin Blandenier M.F., Cushing L., Dawah H. A., Dell T., Edwards F., Harper-Smith S., Jacob U., Ledger M.E., Martinez N.D., Memmott J., Mintenbeck K., Pinnegar J.K., Rall B. C., Rayner T.S., Reuman D.C., Ruess L., Ulrich W., Williams R.J., Woodward G. & Cohen J.E. 2006b. Consumer-resource body-size relationships in natural food webs. *Ecology* 87:2411-2417.
- Brose U., Dunne J.A., Montoya J.M., Petchey O.L, Schneider F.D. & Jacob U. 2012. Climate change in size-structured ecosystems. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 367:2903-2912.
- Brown J.H., Gillooly J.F., Allen A.P., Savage V.M. & West G.B. 2004. *Ecology*. 85(7):1771-1789.
- Burrows M.T., Schoeman D.S., Buckley L.B., Moore P., Poloczanska E.S., Brander K.M., Brown C., Bruno J.F., Duarte C.M., Halpern B.S., Holding J., Kappel C.V., Kiessling W., O'Connor M.I., Pandolfi J.M., Parmesan C., Schwing F.B., Sydeman W.J., Richardson A.J. 2011. The Pace of Shifting Climate in Marine and Terrestrial Ecosystems. *Science*. 334:652-655.
- Cabana G. & Rasmussen J.B. 1996. Comparison of aquatic food chains using nitrogen isotopes. *Proceedings of the National Academy of Science* 93:10844-10847.
- Carbone C., Codron D., Scofield C., Clauss M. & Bielby J. 2014. Geometric factors influencing the diet of vertebrate predators in marine and terrestrial environments. *Ecology Letters*. 17:1553-1559.
- Carlier A., Riera P., Amouroux J-M., Bodiou J-Y, Gremare A. 2007. Benthic trophic network in the Bay of Banyuls-sur-Mer (northwest Mediterranean, France): An assessment based on stable carbon and nitrogen isotopes analysis. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 72:1-15.
- Carranza A., Borges M., Rodriguez M. & Borthagaray A.I. 2007. Ophiuroidea (Echinodermata) from La Coronilla-Cerro Verde (Uruguay): a new record for the Uruguayan coast. *Biota Neotropica*. 7(3):103-107.
- Cebrian J. 2015. Energy flows in ecosystems. *Science*. 349: 6252.
- Chouly O., Montaña C.G. & Winemiller K.O. 2017. Body size - Trophic position relationship among fishes of the lower Mekong basin. *Royal Society open science*. 4:1-11.
- Cohen J.E. 1994. Marine and continental food webs: three paradoxes? *Philosophical*

- Transactions: Biological Sciences. 343:57-69.
- Cohen J.E., Jonsson T. & Carpenter S.R. 2003. Ecological community description using the food web, species abundance, and body size. *Proceedings of the National Academic of Science*. 100(4):1781-1786.
- Coll J. & Oliveira E.C. 1999. The Benthic Marine Algae of Uruguay. *Botanica Marina* 42(1):129-135.
- Corbisier T.N., Petti M.A.V., Soares L.S.H., Muto E.Y., Bromberg S., Valiela I. 2014. Trophic structure of benthic communities in the Cabo Frio upwelling system (southeastern Brazilian shelf): a temporal study using stable isotope analysis. *Marine Ecology Progress Series*. 512:23-38.
- Cury P., Shannon L. & Shin Y.J. 2001. The functioning of marine ecosystems. Reykjavik Conference on Responsible Fisheries in the Marine Ecosystem. Reykjavik, Iceland. 22 p.
- Cushing D.H. 1975. *Marine ecology and fisheries*. Cambridge University Press, Cambridge. 278p.
- Dakos V., Kefi S., Rietkerk M., van Nes E.H. & Scheffer M. 2011. Slowing down in spatially patterned ecosystems at the Brink of Collapse. *The American Naturalist*. 177(6):153-166.
- Davenport S.R. & Bax N.J. 2002. A trophic study of a marine ecosystem off southeastern Australia using stable isotopes of carbón and nitrogen. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*. 59:514-530.
- Defeo O., Horta S., Carranza A., Lercari D., de Álava A., Gómez J., Martínez G., Lozoya J. P., Celentano E. 2009. Hacia un manejo ecosistémico de pesquerías. *Áreas Marinas Protegidas en Uruguay*. Facultad de Ciencias-DINARA, Montevideo, 122p.
- De Niro M. J. & Epstein S. 1978. Influence of diet on the distribution of carbón isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 42: 495-506.
- De Roos A. M., Persson L. & McCauley E. 2003. The influence of size-dependent life-history traits on the structure and dynamics of populations and communities *Ecology Letters* 6: 473–487.
- Doney S.C., Ruckelshaus M., Duffy J.E., Barry J.P., Chan F., English C.A., Galindo H.M., Grebmeier J.M., Hollowed A.B., Knowlton N., Polovina J., Rabalais N.N., Sydeman W.J. & Talley L.D. 2012. Climatic Change Impacts on Marine Ecosystems. *Annual Review of Marine Science*. 4:11-37.
- Emilsson I. 1961. The shelf and coastal waters off southern Brazil. *Boletim do Instituto Oceanográfico da Universidade de Sao Paulo*. 11(2):101-112.
- Ferrario M.E, Sar E.A & Sala S.E. 1995. Metodología básica para el estudio del fitoplancton con especial referencia a las diatomeas. En: Alveal K., Ferrario M.E., Oliveira E.C., Sar E (Eds) *Manual de Métodos Ficológicos*. Universidad de Concepción, Chile: 1-23.
- France R.L. 1995. Carbon-13 enrichment in benthic compared to planktonic algae: foodweb implications. *Marine Ecology Progress Series*. 124:307-312.
- France R.L. 1997. $\delta^{15}\text{N}$ Examination of the Lindeman-Hutchinson-Peters Theory of increasing omnivory with trophic height in aquatic foodwebs. *Research on Population Biology*. 39(2):121-125.
- France R., Chandler M. & Peters R. 1998. Mapping trophic continua of benthic foodwebs: Body size- $\delta^{15}\text{N}$ relationships. *Marine Ecology Progress Series*. 174:301-306.
- Fry B. & Quiñones R. 1994. Biomass spectra and stable isotope indicators of trophic level in zooplankton of the northwest Atlantic. *Marine Ecology Progress Series* 112:201-204.
- Fry B. 2006. *Stable Isotope Ecology*. 317p.
- García C.A.E. 1998. Oceanografía física. In: Seeliger U., Odebrecht C. & Castello J.P. (eds.), *Os Ecosistemas Costeiro e Marinho do Extremo Sul do Brasil*. Rio Grande, Brasil: Ecoscientia, pp. 104-106.
- Gilbert J.P. & DeLong J.P. 2014. Temperature alters food web body-size structure. *Biology Letters* 10:1-5.
- Gillies C.L., Stark J.S., Johnstone G.J. & Smith S.D.A. 2013. Establishing a food web model for coastal antarctic benthic communities: a case study from the Vestfold

- Hills. Marine Ecology Progress Series. 478:27-41.
- Grall J., Le Loc'h F., Guyonnet B. & Riera P. 2006. Community structure and food web base don stable isotopes ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) analysis of a North Eastern Atlantic maerl bed. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 338:1-15.
- Griffiths J.R., Kadin M., Nascimento F.J.A., Tamelander T., Tornroos A., Bonanglia S., Bonsdorff E., Bruchert V., Gardmark A., Jarnstrom M., Kotta J., Lindegren M., Nordstrom M.C., Norkko A., Olsson J., Weigel B., Zydalis R., Blenckner T., Niiranen S. & Winder M. 2017. The importance of benthic–pelagic coupling for marine ecosystem functioning in a changing world *Global Change Biology*. 23:2179–2196.
- Gruber S.H., Nelson D.R. & Morrissey J.F. 1988. Patterns of activity and space utilization of lemon sharks, *Negaprion brevirostris*, in a shallow Bahamian lagoon. *Bulletin of Marine Science*. 43:61-76.
- Guerrero R.A. & Piola A.R. 1997. Masas de agua en la Plataforma Continental. En: Boschi E.E. (ed.), *El Mar Argentino y sus Recursos Pesqueros*, Vol.1. Mar del Plata, Argentina: Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, pp. 107-118.
- Guerrero R.A., Acha E.M., Framin A.N. & Lasta C.A. 1997. Physical Oceanography of the Rio de la Plata estuary, Argentina. *Continental Shelf Research*. 17(7):727-742.
- Hairston N.G.Jr. & Hairston N.G.Sr. 1993. Cause-Effect Relationships in Energy Flow, Trophic Structure, and Interspecific Interactions. *The American Naturalist*. 142(3):379-411.
- Hilldrew A., Raffaelli D. & Edmonds-Brown R. 2007. *Body Size: The Structure and Function of Aqueatic Ecosystems*. Cambridge University Press. 357p.
- Hillebrand H. & Azovsky A.I. 2001. Body size determines the strength of the latitudinal diversity gradient. *Ecography*. 24:251-256.
- Hobson K.A., Ambrose Jr. W.G. & Renaud P.E. 1995. Sources of primary production, benthic-pelagic coupling, and trophic relationships within the Northeast Water Polynya: insights from d^{13}C and d^{15}N analysis. *Marine Ecology Progress Series*. 128:1-10.
- Hobson K.A., Fisk A., Karnovsky N., Holst M., Gagnon J-M. & Fortier M. 2002. A stable isotope ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) model for the North Water food web: implications for evaluating trophodynamics and the flow of energy and contaminants. *Deep-Sea Research II*. 49:5131-5150.
- Holt R.D. 1996. Temporal and spatial aspects of food web structure and dynamics. En: *Food Webs: Integration of Patterns and Dynamics* (Eds G.A. Polis & K.O. Winemiller, 1995), pp. 255-257. Chapman & Hall, New York, NY.
- Hunt G.L. Jr & McKinnell S. 2006. Interplay between top-down, bottom-up, and wasp-waist control in marine ecosystems. *Progress in Oceanography*. 68:115-124.
- Hunter M.D. & Price P.W. 1992. Playing chutes and ladders: Heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology* 73(3):724-732.
- Hussey N.E., Brush J., McCarthy I.D., Fisk A.T. 2010. $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ diet tissue discrimination factors for large sharks under semi-controlled conditions. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A*. 155: 445-453.
- Hussey N.E., MacNeil M.A., McMeans B.C., Olin J.A., Dudley S.F.J., Cliff G., Wintner S.P., Fennessy S.T., Fisk A.T. 2014. Rescaling the trophic structure of marine food webs. *Ecology Letters*. 17: 239-250.
- Hutchinson G.E. 1957. Concluding remarks: Cold Spring Harbor symposium. *Quantitative Biology*. 22: 415-477.
- Hutchinson G.E. 1978. *An introduction to population biology*. New Haven, CT: Yale University Press.
- Iken K., Brey T., Wand U., Voigt J. & Junghans P. 2001. Food web structure of the benthic community at the Porcupine Abyssal Plain (NE Atlantic): a stable isotope analysis. *Progress in Oceanography*. 50:383-405.
- Inger R. & Bearhop S. 2008. Applications of stable isotope analyses to avian ecology. *Ibis* 150, 447–461.
- Izzo P., Milessi A.C., Ortega L. & Segura A. M. 2010. First record of *Aluterus scriptus*

- (Monacanthidae) in Mar del Plata, Argentina. *Marine Biodiversity Records* 3:1-2.
- Jackson A.L., Inger R., Parnell A.C. & Bearhop S. 2011. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER - Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology*. 1-8.
- Jacob U., Mintenbeck K., Brey T., Knust R. & Beyer K. 2005. Stable isotope food web studies: a case for standardized sample treatment. *Marine Ecology Progress Series*. 287:251-253.
- Jennings S., Pinnegar J.K., Polunin N.V.C. & Boon T.W. 2001. Weak cross-species relationships between body size and trophic level belie powerful size-based trophic structuring in fish communities. *Journal of Animal Ecology*. 70:934-944.
- Jennings S., Pinnegar J., Polunin N. & Warr K. 2002a. Linking size-based and trophic analyses of benthic community structure. *Marine Ecology Progress Series*. 226:77-85.
- Jennings S., Warr K.J. & Mackinson S. 2002b. Use of size-based production and stable isotope analyses to predict trophic transfer efficiencies and predator-prey body mass ratios in food webs. *Marine Ecology Progress Series*. 240:11-20.
- Jennings S. & Warr K.J. 2003. Smaller predator-prey body size ratios in longer food chains. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 270:1413-7.
- Jennings S., De Oliveira J.A.A. & Warr K.J. 2007. Measurement of body size and abundance in tests of macroecological and food web theory. *Journal of Animal Ecology* 76:72-82.
- Jennings S., Mélin F., Blanchard J.L., Forster R.M., Dulvy N.K. & Wilson R.W. 2008. Global-scale predictions of community and ecosystem properties from simple ecological theory. *Proceedings of the Royal Society of London B*. 275:1375-1383.
- Jetz W., Carbone C., Fulford J. & Brown J.H. 2004. The Scaling of Animal Space Use. *Science* 306: 266-268.
- Jonsson T., Cohen J.E. & Carpenter S.R. 2005. Food webs, body size, and species abundance in ecological community description. *Advances in Ecological Research*. 36:1-84.
- Jonsson T. 2014. Trophic links and the relationship between predator and prey body sizes in food webs. *Community Ecology*. 15:54-64.
- Kartascheff B., Heckmann L., Drossel B. & Guill C. 2010. Why allometric scaling enhances stability in food web models. *Theoretical Ecology*. 3:195-208.
- Knight T.M., McCoy M.W, Chase J.M., McCoy K.A. & Holt R.D. 2005. Trophic cascades across ecosystems. *Nature*. 437:880-883.
- Knight T.M., Chase J.M., Hillebrand H. & Holt R.D. 2006. Predation on mutualists can reduce the strength of trophic cascades. *Ecology Letters*. 9:1173-1178.
- Lasalle G., Lobry J, Le Loch F., Bustamante P., Certain G., Delmas D., Dupuy C., Hily C., Labry C., Le Pape O., Marquis E., Petitgas P., Pusineri C., Ridoux V., Spitz J. & Niquil N. 2011. Lower trophic levels and detrital biomass control the Bay of Biscay continental shelf food web: Implications for ecosystem management. *Progress in Oceanography*. 91(4):561-575.
- Layman C.A., Quattrochi J.P., Peyer C.M. & Allgeier J.E. 2007. Niche width collapse in a resilient top predator following ecosystem fragmentation. *Ecology Letters* 10: 937-944.
- Layman C.A., Araujo M.S., Boucek R., Harrison E., Jud Z.R., Matich P., Hammerschlag-Peyer C.M., Rosenblatt A. E., Vaudo J.J., Yeager L.A., Post D. & Bearhop S. 2012. Applying Stable Isotopes to Examine Food Web Structure: An Overview of Analytical Tools. *Biological Reviews*. 87:542-562.
- Lee S.Y. 1995. Cheliped size and structure: the evolution of a multifunctional decapod organ. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 193(1-2):161-176.
- Levin S.A. 1992. The Problem of Pattern and Scale in Ecology: The Robert H. MacArthur Award Lecture. *Ecological Society of America*. 73(6):1943-1967.
- Le Loc'h F., Hily C. & Grall J. 2008. Benthic community and food web structure on the continental shelf of the Bay of Biscay (North Eastern Atlantic) revealed by stable isotope analysis. *Journal of Marine Systems*. 72:17-34.

- Lima I.D., García C.A.E. & Moller O.O. 1996. Ocean surface processes on the southern Brazilian shelf: characterization and seasonal variability. *Continental Shelf Research*. 16(10):1307-1317.
- Mann K.H. & Lazzier R.N. 2005. *Dynamics of Marine Ecosystems: Biological-Physical Interactions in the Oceans*, 3rd Edition. 512p.
- Marcus N.H. & Boero F. 1998. Minireview: The importance of benthic-pelagic coupling and the forgotten role of life cycles in coastal aquatic systems *Limnology and Oceanography*. 43(5):763-768.
- Massol F., Gravel D., Mouquet N., Cadotte M. W., Fukami T. & Leibold M. A. 2011. Linking community and ecosystem dynamics through spatial ecology. *Ecology Letters*. 14:313-323.
- Masdeu M.L. 2011. Estructura trófica de las comunidades de peces de arroyos subtropicales y templados. Tesis de Maestría. UdelaR. 93p.
- Maury O., Shin Y-J., Faugeras B., Ari T.B. & Marsac F. 2007. Modeling environmental effects on the size-structured energy flow through marine ecosystems. Part 2: simulations, *Progress in Oceanography*.
- May R.M. 1972. Will a large complex system be stable? *Nature*. 238:413-414.
- McCann K.S. & Rooney N. 2009. The more food webs change, the more they stay the same. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 364:1789-1801.
- McCann K.S. 2012. *Food webs*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- McMeans B.C., McCann K.S., Humphries M., Rooney N & Fisk A.T. 2015. Food webs structure in temporally-forced ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*. 30(11):662-672.
- Menezes N.A., Buckup P.A., Figueiredo J.L. & Moura R.L. 2003. Catálogo das espécies de peixes marinhos do Brasil. Museu de zoologia da USP, São Paulo 159 pp.
- Menni R.C., Ringuelet R.H. & Aramburu R.H. 1984. *Peces marinos de Argentina y Uruguay*. Buenos Aires: Editorial Hemisferio Sur. 359 pp.
- Michener R.H. & Schell D.M. 1994. Stable isotope ratios as tracers in marine aquatic food webs. In *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science*, ed. K Lajtha, RH Michener, pp. 138-57. Boston: Blackwell Sci.
- Minagawa M. & Wada E. 1984. Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: further evidence and the relation between ^{15}N and animal age. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 48. 1135-1140.
- Mintenbeck K., Jacob U., Knust R., Arntz W.E. & Brey T. 2007. Depth-dependence in stable isotope ratio $\delta^{15}\text{N}$ of benthic POM consumers: The role of particle dynamics and organism trophic guild. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*. 54:1015-1023.
- Mussap G. & Zavatarelli M. 2017. A numerical study of the benthic-pelagic coupling in a shallow shelf sea (Gulf of Trieste). *Regional Studies in Marine Science*. 9:24-34.
- Nagata R.M., Zacharias Moreira M., Pimentel C.R. & Morandini A.C. 2015. Food web characterization based on $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ reveals isotopic niche partitioning between fish and jellyfish in a relatively pristine ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*. 519:13-27.
- Nagy G.J. Pshennikov V. & Robatto P. 2002. Monthly variability of salinity in the frontal zone of the Río de la Plata off Montevideo, in response to consecutive ENSO fluctuations and the flow of the Uruguayan River (1998–2000). In: Vizziano D.; Puig P.; Mesones C. & Nagy G.J. (eds.), *The Río of the La Plata. Research to Manage the Environment, Fish Resources and the Fishery in the Saline Front*. Montevideo, Uruguay: Ecoplata Program, pp. 21-30.
- Nakazawa T., Sakai Y., Hsieh C., Koitabashi T., Tayasu I., Yamamura N., Okuda N. 2010. Is the Relationship between Body Size and Trophic Niche Position Time-Invariant in a Predatory Fish? First Stable Isotope Evidence. *PLoS ONE* 5(2):e9120.
- Nakazawa T., Ushio M. & Kondoh M. 2011. Scale Dependence of Predator–Prey Mass Ratio: Determinants and Applications. *Advances in Ecological Research*. 45:269-302.
- Nakazawa T., Ohba S. & Ushio M. 2013. Predator-prey body size relationships when predators can consume prey larger than themselves. *Biology Letters*. 9:1-5.

- NASA Sea Surface Temperature (SST) from MODIS aqua sensor, anual composite.
Recurso: <http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/>
- Newsome S.D., Martinez del Rio C., Bearhop S. & Phillips D.L. 2007 A niche for isotopic ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 5(8): 429-436.
- Nion H., Ríos C., Leta R. & Elgue J.C. 1986. Descripción de un área de cría multiespecífica en el frente oceánico del Uruguay. Segunda parte. *Comisión Técnica Mixta del Frente Marítimo* 1: 369-408.
- Nordstrom M., Aarnio K. & Bonsdorff E. 2009. Temporal variability of a benthic food web: patterns and process in a low-diversity system. *Marine Ecology Progress Series*. 378: 13-26.
- Norton S.F. & Cook A.E. 1999. Predation by fishes in the intertidal. En: Horn M.H., Martin K.L.M., Chotkowski M.A. (Eds.). *Intertidal Fishes*. Academic Press, New York, pp. 223e255.
- Olson D.B. 2001. Biophysical dynamics of western transition zones: a preliminary synthesis. *Fisheries Oceanography*. 10(2):133-150.
- Orlandi L., Bentivoglio F., Carlino P., Calizza E., Rossi D., Costantini M. L. & Rossi L. 2014 $\delta^{15}\text{N}$ variation in *Ulva lactuca* as a proxy for anthropogenic nitrogen inputs in coastal areas of Gulf of Gaeta (Mediterranean Sea). *Marine Pollution Bulletin*. 84:76-82.
- Paiva P.C. 1994. Trophic structure of a shelf polychaete taxocoenosis in southern Brazil. *Cahiers de Biologie Marine*. 35:39-55.
- Pardal-Souza A.L., Dias G.M., Jenkins S.R., Ciotti Á.M. & Christofolletti R.A. 2017. Shading impacts by coastal infrastructure on biological communities from subtropical rocky shores. *Journal of Applied Ecology*. 54:826-835.
- Pawar S., Dell A.I. & Savage V.M. 2012. Dimensionality of consumer search space drives trophic interaction strengths. *Nature*. 486:485-489.
- Peterson B.J. & Fry B. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18, 293–320.
- Persaud A.D., Dillon P.J., Molot L.A. & Hargan K.E. 2011. Relationships between body size and trophic position of consumers in temperate freshwater lakes. *Aquatic Sciences*. 74:203-212.
- Pinnegar J.K., Trenkel V.M., Tidd A.N., Dawson W.A. & Du buit M.H. 2003. Does diet in Celtic Sea fishes reflect prey availability? *Journal of fish biology*. 63(1):197-212.
- Pimm S.L. 1982. *Food webs*. Chapman y Hall, Londres.
- Piola A.R., Campos E.J.D., Möller Jr.O., Charo M. & Martínez C. 2000. Subtropical shelf front off Eastern South America. *Journal of Geophysical Research*. 105:6565-6578.
- Polis G.A. & Strong D.R. 1996. Food web complexity and community dynamics. *American Naturalist*. 147:813-846.
- Post D.M., Layman C.A., Arrington D.A., Takimoto G., Quattrochi J. & Montaña C.G. 2007. Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses. *Oecologia* 152:179-189.
- Post D.M. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: Models, methods, and assumptions. *Ecology*. 83(3):703-718.
- Prugh L.R., Stoner C.J., Epps C.W., Bean W.T., Ripple W.J., Laliberte A.S. & Brashares J.S. 2009. The Rise of the Mesopredator. *BioScience*. 59(9):779-791.
- Quevedo M., Svanback R. & Eklov P. 2009. Intrapopulation niche partitioning in a generalist predator limits food web connectivity. *Ecology*. 90(8):2263-2274.
- R Core Team 2015. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Rabellino J. 2011. Variación estacional de la asociación de peces costeros en Punta del Diablo (Rocha-Uruguay). Tesis de Licenciatura Facultad de Ciencias-UdelaR, Montevideo-Uruguay 37p.
- Ramírez F.C. 2002. *Plancton sin Formol*. Publicaciones Especiales INIDEP.
- Ramos R. & González-Solís J. 2012. Trace me if you can: the use of intrinsic biogeochemical markers in marine top predators. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 10(5):258-266.

- Reum J.C.P. & Marshall K.N. 2013. Evaluating $\delta^{15}\text{N}$ -body size relationships across taxonomic levels using hierarchical models. *Oecologia*. 173:1159-1168.
- Richardson A.J. & Schoeman D.S. 2004 Climate impact on plankton ecosystems in the Northeast Atlantic. *Science*. 305:1609-1612.
- Richert J.E., Galvan-Magana F., Klimley A.P. 2015. Interpreting nitrogen stable isotopes in the study of migratory fishes in marine ecosystems. *Marine Biology*. 162(5):1099-1110.
- Riera P., Stal L.J. & Nieuwenhuize J. 2000. Heavy $\delta^{15}\text{N}$ in Intertidal benthic algae and invertebrates in the Scheldt Estuary (The Netherlands): Effect of river nitrogen inputs. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 51:365-372.
- 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.
- Romanuk T.I., Hayward A. & Hutchings J.A. 2011. Trophic level scales positively with body size in fishes. *Global Ecology and Biogeography*. 20:231-240.
- Romanuk T.N., Beisner B.E., Martinez N.D. & Kolasa J. 2017. Non-omnivorous generality promotes population stability. *Biological Letters*. 2: 374-377.
- Romero-Romero S., Molina-Ramírez A., Höfer J., Acuña J.L. 2016. Body size-based trophic structure of a deep marine ecosystem. *Ecological Society of America* 97(1):171-181.
- Rooney N., McCann K., Gellner G. & Moore J.C. 2006. Structural asymmetry and the stability of diverse food webs. *Nature*. 442:265-269.
- Rooney N., McCann K. & Moore J.C. 2008. A landscape theory for food web architecture. *Ecology Letters*. 11:867-881.
- Rooney N. & McCann K.S. 2012. Integrating food web diversity, structure and stability. *Trends in Ecology and Evolution*. 27(1):40-48.
- Round F.E., Crawford R.M & Mann D.G. 1990. The diatoms: Biology and morphology of the genera. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Saino T. & Hattori A. 1980. ^{15}N natural abundance in oceanic suspended particulate matter. *Nature*. 283:752-754.
- Sampognaro L. 2014. Estructura y dinámica poblacional del camarón *Artemesia longinaris* Bate, 1888 (Crustacea: Decapoda: Penaidae) en Punta del Diablo, Uruguay. Tesis de Licenciatura Facultad de Ciencias-UdelaR, Montevideo-Uruguay 32p.
- Scarabino F. 2006. Faunística y taxonomía de invertebrados bentónicos marinos y estuarinos de la costa uruguaya. En: Menafrá R., Rodríguez-Gallego L., Scarabino F. & Conde D. (eds) 2006. Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya. VIDA SILVESTRE URUGUAY, Montevideo. 668p.
- Seed R. 1980. Predator-prey relationship between the mud crab *Panopeus herbstii*, the blue crab, *Callinectes sapidus* and the atlantic ribbed mussel *Geukensia (=Modiolus) demissa*. *Estuarine and Coastal Marine Science*. 11:445-458.
- Segura A.M. 2006. Aspectos biológicos y pesqueros del langostino *Pleoticus muelleri* (Bate, 1888) (Decapoda: Solenoceridae) en Punta del Diablo, Uruguay. Tesis de Licenciatura Facultad de Ciencias - UdelaR, Montevideo-Uruguay, 49p.
- Segura A.M., Delgado E.A. & Carranza A. 2008a. La pesquería de langostino en Punta Del Diablo (Uruguay): un primer acercamiento Pan-American Journal of Aquatic Sciences. 3(3): 232-236
- Segura A.M., Carranza A., Rubio L.E., Ortega L. & M. García. 2008b. *Stellifer rastrifer* (Pisces: Sciaenidae): first Uruguayan records and a 1200 km range extensión. *Journal of the Marine Biological Association - Biodiversity Records*.1-2.
- Segura A. M. & Milessi A. C. 2009. Biological and reproductive characteristics of the Patagonian smoothhound *Mustelus schmitti* (Chondrichthyes, Triakidae) as documented from an artisanal fishery in Uruguay. *Journal of Applied Ichthyology* 25:78-82.
- Segura A.M., Trinchin R., Rabellino J., Scarabino F., Teixeira-de Mello F. & Carranza A. 2012. Length-weight relationships of 14 coastal fish species from Punta del Diablo (Rocha, Uruguay). *Journal of Applied Ichthyology*. 1-2.

- Segura A.M., Carranza A., Marín Y., Chocca J.F., Gonzalez B., Beathyate G. & Scarabino F. 2014. Primera experiencia para la evaluación de un arte selectivo para la pesca artesanal del langostino (*Pleoticus muelleri*) en la costa atlántica uruguaya. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero* 25: 27-38.
- Segura A.M., Franco-Trecu V., Franco-Fraguas P. & Arim M. 2015. Gape and energy limitation determine a humped relationship between trophic position and body size. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 72 (2):198-205.
- Serrano O., Serrano L., Mateo M. A., Colombini I., Chelazzi L., Gagnarli E. & Fallaci M. 2008. Acid washing effect on elemental and isotopic composition of whole beach arthropods: implications for food web studies using stable isotopes. *Acta Oecologia*. 34:89-96.
- Sheldon R.W., Prakash A. & Sutcliffe W.H. Jr. 1972. The size distribution of particles in the ocean. *Limnology and Oceanography*. 17(3):327-340.
- Sheldon R.W., Sutcliffe W.H. Jr. & Paranjape M.A. 1977. Structure of pelagic food chain and relationship between plankton and fish production. *Journal of the Fishery Research Board of Canada*. 34:2344-2353.
- Sherwood G.D. & Rose G.A. 2005. Stable isotope analysis of some representative fish and invertebrates of the Newfoundland and Labrador continental shelf food web. *Estuarine coastal and shelf science*. 63:537-549.
- SNAP;PáginaWeb:<http://www.snap.gub.uy/dmdocuments/Decreto%20cerro%20verde.pdf>
Decreto Área de manejo de hábitats y/o especies Cerro Verde e Islas de La Coronilla. [Consulta: Jueves, 24/05/2017].
- Stenseth N.S., Mysterd A., Ottersen G., Hurrell J.W., Chan K.S. & Lima M. 2002. Ecological effects of climate fluctuations. *Science*. 297:1292-1295.
- Stevens J.D., Bonfil R., Dulvy N.K. & Walker P.A. 2000. The effects of fishing on sharks, rays, and chimaeras (chondrichthyans), and the implications for marine ecosystems. *ICES Journal of Marine Science*. 57: 476-494.
- Sulzman C. 2007. *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science*. Michener R. & Lajtha K., 2nd ed. 594p.
- Suplicy F.M., Schmitt J.F., Molschaniwskyj N.A. & Ferreira J.F. 2003. Modelling of filter-feeding behaviour in the Brown mussel *Perna perna* (L.), exposed to natural variations of seston availability in Santa Catarina, Brazil. *Journal of Shellfish Research*. 22:125-134.
- Svedrup H.U., Johnson M. & Fleming R. 1942. *The Oceans. Their Physics, Chemistry and General Biology*. New York: Prentice Hall. 1087p.
- Thomsen H. 1962. Masas de agua características del Océano Atlántico (parte Sudoeste). Buenos Aires: Servicio de Hidrografía Naval, Secretaria Marina, Publ H632, pp. 1-27.
- Thronsen J. 1978. Preservation and storage. En: SOURNIA, A. (Ed.). *Phytoplankton manual*. UNESCO Monogr. Oceanogr. Method. UNESCO. 6: 69-74
- Tilley A., López-Angarita J. & Turner J.R. 2013. Diet reconstruction and resource partitioning of a caribbean marine mesopredator using stable isotope bayesian modelling. *Plos One*. 8 (11):1-10
- Tomas C.R., 1995. *Identifying Marine Phytoplankton*. Academic Press, 385p.
- Torroglosa M.E. 2015. *Biología reproductiva y crecimiento de Brachidontes rodriguezii (d'Orbigny, 1846) en sustratos duros artificiales e playas arenosas de la provincia de Buenos Aires*. Universidad de Buenos Aires. Tesis Doctoral. 143 pp.
- Treblico R., Baum J.K., Salomon A.K. & Dulvy N.K. 2013. Ecosystem ecology: size-based constraints on the pyramids of life. *Trends in Ecology & Evolution*. 28(7):423-431.
- Trinchin R. 2012. *Diversidad y dinámica de peces en la zona de Punta del Diablo, Cerro Verde e Islas de la Coronilla (Rocha, Uruguay)*. Tesis de Licenciatura Facultad de Ciencias - UdelaR, Montevideo-Uruguay 42pp.
- Tsai C.H., Hsieh C.H. & Nakazawa T. 2016. Predator-prey mass ratio revisited: does preference of relative prey body size depend on individual predator size? *Functional Ecology*. 1-9.
- Tucker M.A. & Rogers T.L. 2014. Examining predator-prey body size, trophic level and

- body mass across marine and terrestrial mammals. *Proceedings of the Royal Society B*. 281: 2014-2103.
- Ulrik Riisgard H., Egede P.P. & Barreiro Saavedra I. 2011. Feeding Behaviour of the Mussel, *Mytilus edulis*: New Observations, with a Minireview of Current Knowledge. *Journal of Marine Biology*. 1:13.
- Ursin E. 1973. On the prey size preferences of cod and dab. *Meddr. Danm. Fisk. og Havunders.* 7: 85-98.
- Vander Zanden M.J. & Vadeboncoeur Y. 2002. Fishes as integrators of benthic and pelagic food webs in lakes. *Ecology* 83:2152-2161.
- Vander Zander M.J., Clayton M.K., Moody E.K., Solomon C.T. & Weidel B.C. Stable Isotope Turnover and Half-Life in Animal Tissues: A Literature Synthesis. *PLoS ONE*. 10(1): 1-16.
- Vasseur D.A. & Fox J.W. 2007. Environmental fluctuations can stabilize food web dynamics by increasing synchrony. *Ecology Letters*. 10:1066-1074.
- Vaudo J.J. & Heithaus M.R. 2011. Dietary niche overlap in a nearshore elasmobranch mesopredator community. *Marine ecology progress series*. 425: 247-260.
- Vogler R., Milessi A.C. & Quiñones R.A. 2003. Trophic ecology of *Squatina guggenheim* on the continental shelf off Uruguay and northern Argentina. *Journal of Fish Biology*. 62: 1254-1267.
- Voigt W., J. Perner, A.J. Davis, T. Eggers, J. Schumacher, R. Bahrmann, B. Fabian, W. Heinrich, G. Kohler, D. Lichter, R. Marstaller & F.W. Sander. 2003. Trophic levels are differentially sensitive to climate. *Ecology*. 84(9):2444–2453.
- Warren P.H. & Lawton J.H. 1987. Invertebrate Predator-Prey Body Size Relationships: An Explanation for Upper Triangular Food Webs and Patterns in Food Web Structure? *Oecologia*. 74(2):231-235.
- Whitehead H. & Walde S.J. 1992 Habitat dimensionality and mean search distances of top predators: implications for ecosystem structure. *Theoretical Population Biology*. 42:1–9.
- Witting L. 1995. The bodymass allometries as evolutionarily determined by the foraging of mobile organisms. *Journal of Theoretical Biology*. 177:129–137.
- Woodward G., Ebenman B., Emmerson M., Montoya J.M., Olesen J.M., Valido A. & Warren P.H. 2005. Body size in ecological networks. *Trends in Ecology and Evolution*. 20(7):402- 409
- Yvon-Durocher G., Caffrey J.M., Cescatti A., Dossena M., del Giorgio P., Gasol J.M., Montoya J.M., Pumpanen J., Staehr P.A., Trimmer M., Woodward G. & Allen A.P. 2012. Reconciling the temperature dependence of respiration across timescales and ecosystem types. *Nature*. 487:472-476.

ANEXO

RESULTADOS

La riqueza de especies de fitoplancton fue similar entre períodos (23 especies en verano y 29 en invierno), aunque la identidad de las especies presentó variación entre verano e invierno (Tabla 1_Anexo1). Durante el verano la comunidad estuvo dominada por diatomeas y en invierno por dinoflagelados. No se registraron diferencias entre los sitios de muestreo en el mismo período del año. La abundancia máxima de fitoplancton fue menor en verano (1080 cél /L) y con especies de gran tamaño tales como *Coscinodiscus wailessi* que miden de alrededor de 500 μm . Por el contrario en invierno las especies fueron de menor tamaño, de aproximadamente unas 50 μm y la abundancia fue muy superior debido a una floración del dinoflagelado *Scrippsiella trochoidea* (abundancia máxima de *S. trochoidea*: 643636 cél/L) la cual constituyó entre un 75 y un 95% de la comunidad (Tabla 1_Anexo1).

Las abundancias (ind/mn^2) y biomásas (kg/mn^2) de peces y macroinvertebrados fueron calculadas para los taxa colectados en el ambiente pelágico y bentónico (Tabla 2_Anexo1). Los peces se clasificaron en juveniles o adultos, observando algunas especies que presentaron ambos estadios de desarrollo, mientras que otras únicamente estuvieron presentes como juveniles o adultos (Tabla 3_Anexo1).

Las métricas de Layman para los consumidores en la red trófica fueron menores en verano (probabilidad > 50% de observar valores más bajos en verano respecto al invierno) (Fig. 1_Anexo1). La distancia al centroide (CD) fue la métrica que presentó la mayor diferencia estacional, con valores más bajos en verano (probabilidad >90% de observar valores más bajos en verano respecto al invierno).

Los hábitos alimentarios registrados en la literatura de todas las especies analizadas se detallan en las Tablas 4 (Invertebrados) y 5 (Peces) del Anexo 2. Se detalla el ambiente en el que se registró en el presente trabajo, la especie, el hábito alimenticio, los principales ítems en la dieta (en los casos que se detallaba en la literatura) y la referencia.

Tabla 1_Anexo1. Datos de abundancia promedio (células/L) y abundancias relativas (%) durante verano e invierno para todas las especies de fitoplancton relevadas.

Especie	Verano		Invierno	
	Abundancias Promedio (células/L)	Abundancia Relativa (%)	Abundancias Promedio (células/L)	Abundancia Relativa (%)
Diatomeas				
<i>Actinocyclus octonarius</i>	306.67	37.40	556	0.07
<i>Actinoptychus senarius</i>	13.33	1.63	0	0
<i>Achnanthes</i>	0	0	16	0
<i>Coscinodiscus wailesii</i>	66.67	8.13	0	0
<i>Coscinodiscus centralis</i>	26.67	3.25	0	0

<i>Coscinodiscus radiatus</i>	13.33	1.63	184	0.02
<i>Diploneis sp</i>	6.67	0.81	0	0
<i>Ditylum brightwellii</i>	0	0	20	0
<i>Guinardia delicatula</i>	0	0	5770.80	0.71
<i>Leptocylindrus danicus</i>	0	0	7151.52	0.88
<i>Navicula sp (chica)</i>	33.33	4.07	0	0
<i>Nitzschia sp</i>	13.33	1.63	0	0
<i>Odontella aurita</i>	0	0	16	0
<i>Pleurosigma</i>	0	0	72	0.01
<i>Pseudonitzschia c seriata</i>	0	0	37612.00	4.61
<i>Rhabdonema sp</i>	13.33	1.63	0	0
<i>Rhizosolenia robusta</i>	20	2.44	0	0
<i>Rhizosolenia setigera</i>	0	0	11669.58	1.43
<i>Thalassionema nitzschioides</i>	46.67	5.69	0.00	0.00
<i>Thalassiosira rotula</i>	0	0	208.00	0.03
<i>Thalassiosira sp</i>	33.33	4.07	0	0
<i>Thalassiosira weisflogii</i>	26.67	3.25	0	0
Dinoflagelados				
<i>Akashiwo sanguinea</i>	6.67	0.81	0	0
<i>Alexandrium fraterculus</i>	33.33	4.07	0	0
<i>Dinophysis acuminata</i>	26.67	3.25	3100.40	0.38
<i>Dinophysis caudata</i>	0	0	148	0.02
<i>Gonyaulax digitalis</i>	0	0	229.60	0.03
<i>Heterocapsa triquetra</i>	0	0	1787.88	0.22
<i>Neoceratium furca</i>	33.33	4.07	176	0.02
<i>Neoceratium fusus</i>	0	0	116	0.01
<i>Neoceratium kofoidii</i>	0	0	8	0
<i>Neoceratium massiliense</i>	0	0	293.40	0.04
<i>Noctiluca scintillans</i>	26.67	3.25	836.80	0.10
<i>Neoceratium trichoceros</i>	6.67	0.81	0	0
<i>Neoceratium tripos</i>	0	0	1139.60	0.14
<i>Oxyphysis oxytoxoides</i>	0	0	3449	0.42
<i>Prorocentrum compressus</i>	0	0	1269.94	0.16
<i>Prorocentrum scutellum</i>	26.67	3.25	0	0
<i>Protoperidinium pentagonum</i>	20	2.44	0	0
<i>Prorocentrum micans</i>	13.33	1.63	2061.60	0.25
<i>Prorocentrum minimum</i>	0	0	6989.70	0.86
<i>Protoceratium reticulatum</i>	0	0	2261.60	0.28
<i>Protoperidinium obtusum</i>	0	0	40	0
<i>Scrippsiella trochoidea</i>	6.67	0.81	352560.12	43.19
Silicoflagelados				
<i>Dictyocha fibula</i>	0	0	52	0.01
nauplio	0	0	20	0
tintínido	0	0	40	0
TOTAL	820	100	816375.16	100

Tabla 2_Anexo1. Datos de biomasa (kg/mn²) y abundancia (ind/mn²) durante verano e invierno para todas las especies del ambiente pelágico y bentónico capturadas con red de arrastre de fondo.

Especie	Verano		Invierno	
	Biomasa (kg/mn ²)	Abundancia (ind/mn ²)	Biomasa (kg/mn ²)	Abundancia (ind/mn ²)
Cnidaria				
<i>Chrysaora lactea</i>	NC	27162	0	0
<i>Lychnorhiza lucerna</i>	NC	3844	0	0
<i>Olindias sambaquiensis</i>	NC	1538	0	0
Polychaeta				
<i>Glycera</i>	0.00	0.00	0.28	471
<i>Halosydna</i> sp.	0	0	0.14	471
Sabelido	0	0	0.16	1413
Crustacea				
<i>Arenaeus cribarius</i>	22.37	513	0	0
<i>Artemesia longinaris</i>	16.76	16144	0.66	1413
<i>Corystoides chilensis</i>	0	0	2.17	942
<i>Hepatus pudibundus</i>	7.07	513	0.00	0.00
<i>Libinia spinosa</i>	174.58	6663	28.35	1413
<i>Loxopagurus loxochelis</i>	59.17	4613	0.16	471
<i>Idotea</i> sp.	0	0	0.38	1413
<i>Synidotea laevidorsalis</i>	0	0	0.06	1413
<i>Pleoticus muelleri</i>	0.77	769	0	0
Mollusca				
<i>Parvanachis</i> sp.	0	0	0.02	471
<i>Buccinanops cochlidium</i>	30.75	2563	0	0
<i>Buccinanops monilifer</i>	14.35	6150	0	0
<i>Loligo sanpaulensis</i>	2.33	1025	0	0
<i>Olivancillaria urceus</i>	3.43	256	0	0
<i>Pachycymbiola brasiliiana</i>	440.75	1025	0	0
<i>Mactra isabelleana</i>	12.63	5638	0	0
Teleosteos				
<i>Urophycis brasiliensis</i>	92.53	2050	0	0
<i>Macrodon atricauda</i>	3738.18	98912	0	0
<i>Percophis brasiliensis</i>	0	0	15.64	471
<i>Paralonchurus brasiliensis</i>	409.36	26906	0	0
<i>Peprilus parus</i>	1.54	256	0	0
<i>Prionotus punctatus</i>	0	0	3.25	1413
<i>Stellifer rastrifer</i>	7.61	256	0	0
<i>Symphurus</i> sp.	33.57	1538	0	0
Cartilaginosos				
<i>Sympterygia acuta</i>	83.59	256	0	0

Tabla 3_Anexo1. Clasificación de peces utilizados en el análisis de isótopos estables en estadio juvenil o adulto en base a las tallas de primera madurez gonadal (Parte de la información recopilada en Trinchin 2012).

Especie	Talla de madurez (cm)	Estadío	Referencia
Teleosteos			
<i>Genidens barbatus</i>	41.5	Adulto	Froese & Pauly 2012
<i>Micropogonias furnieri</i>	30.95	Adulto	Macchi & Acha 1998
<i>Paralanchurus brasiliensis</i>	17.5	Juvenil y adulto	Robert <i>et al.</i> 2007
<i>Percophis brasiliensis</i>	29.24	Juvenil	Militelli & Macchi 2001
<i>Pomatomus saltatrix</i>	3.5	Adulto	Haimovici & Krug 1992
<i>Prionotus punctatus</i>	15	Juvenil	Soares <i>et al.</i> 1998
<i>Stellifer rastrifer</i>	11.7	Adulto	Camargo & Isaac 2005
<i>Macrodon atricauda</i>	18	Juvenil y adulto	Cordo 1986
<i>Urophycis brasiliensis</i>	23	Juvenil	Acuña & Verocai 2001
Cartilagosos			
<i>Sympterygia bonapartii</i>	65.5 H 50-57 M	Adulto	Oddone & Velasco 2004
<i>Mustelus schmitti</i>	56.6	Adulto	Segura & Milessi 2009
<i>Squatina guggenheim</i>	71.52	Juvenil y adulto	Colonello 2005

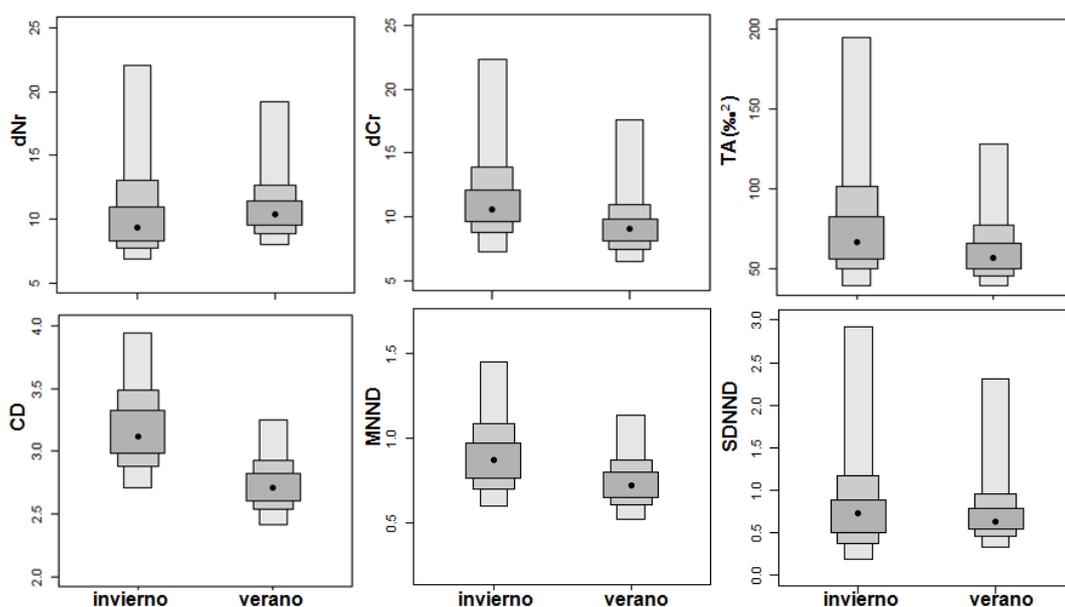


Figura 1_Anexo1. Métricas de Layman para los consumidores de la red trófica calculadas mediante estadística bayesiana basado en remuestreos (n=10.000) en verano e invierno. Los puntos representan la media y las cajas (desde más oscura a más clara) representan los intervalos de credibilidad al 50, 75 y 95% de la media estimada. dNr: rango de nitrógeno; dCr: rango de carbono; TA: área total; CD: distancia al centroide $\delta^{13}\text{C}-\delta^{15}\text{N}$; MNND: distancia media al vecino más cercano; SDNND: desvío de la distancia al vecino más cercano.

Tabla 4_Anexo1. Clasificación de las especies de invertebrados según sus hábitos alimentarios en base a la literatura. Se indica el ambiente, el hábito alimentario, los principales componentes en la dieta y la literatura de referencia.

Ambiente	Especie	Habito alimentario	Ítem principales en la dieta	Referencia
Pelágico	Cefalopoda			
	<i>Loligo sampaulensis</i>	Carnívoro	Peces, camarones	Andrighetto & Haimovici 1997, Santos & Haimovici 1998
	Crustacea			
	<i>Artemesia longinaris</i>	Omnívoro	Crustáceos, poliquetos, detritus, restos vegetales, diatomeas	Spanjerberg et al. 2006, Boschi 1969, Gavio & Boschi 2004
Bentónico	Cnidaria			
	<i>Antholoba</i>	Carnívoro	Cangrejos, caracoles (epifauna), bivalvos (<i>Amiantis purpurata</i>)	Luzzatto & Pastorino 2006
	Gasteropoda			
	<i>Parvanachis</i> sp.	Carnívoro	NA	Queiroz & Dias 2014
	<i>Buccinanops cochlidium</i>	Carnívoro	Bivalvos , crustáceos, gasterópodos, peces muertos	Averbuj <i>et al.</i> 2012
	<i>Buccinanops monilifer</i>	Carnívoro	Crustáceos, bivalvos	Penchaszadeh 1971
	<i>Zidona dufresnei</i>	Carnívoro	Moluscos y otros invertebrados	de las Mercedes Roche 2013
	<i>Olivancillaria urceus</i>	Carnívoro	Bivalvos, carroña	Taylor & Taylor (1977)
	<i>Pachycymbiola brasiliana</i>	Predador	Bivalvos (<i>Amiantis purpurata</i>) y gasterópodos	Luzzatto & Pastorino 2006 , Bigatti <i>et al.</i> 2009
	Crustacea			
	<i>Synidotea laevidorsalis</i>	Carnívoro	Zooplancton	InBUy
	<i>Corystoides chilensis</i>	NA	NA	NA
	<i>Hepatus pudibundus</i>	Predador	Crustáceos, peces, sedimento, moluscos	Mantelatto & Petacco 1997
	<i>Libinia spinosa</i>	Omnívoro	Sedimento, peces, moluscos, crustáceos, algas, poliquetos, cnidarios, poríferos.	De Paiva Barros <i>et al.</i> 2008
	<i>Arenaeus cribarius</i>	Omnívoro	Sedimento, crustáceos, peces	Carmona-Suárez & Conde 2005
	<i>Loxopagurus loxochelys</i>	Omnívoro	Materia orgánica	Mantelatto <i>et al.</i> 2004
	<i>Politolana</i>	Carnívoro	<i>Mustelus schmitti</i>	Scarabino com. pers.
<i>Nerocila</i>	Carnívoro	<i>Genidens barbatus</i>	Presente trabajo, Smith <i>et al.</i> 2014	

	Polychaeta				
	Sabelido	Omnívoro	NA		Scarabino com. pers.
	<i>Glycera</i>	Omnívoro	Poliquetos, detritus		Klawe & Dickie 1957
Roca	Crustaceo				
	<i>Cyrtograpsus angulatus</i>	Omnívoro	Detritus, restos vegetales nemátodos, gasterópodos, bivalvos		Spivak 1997, Capitoli & Ortega 1993
	Polychaeta				
	<i>Halosydna</i>	Omnívoro	NA		Horton <i>et al.</i> 2017
	Gasteropoda				
	<i>Costoanachis sertularia</i>	Omnívoro	NA		Scarabino com. pers.
Playa	Crustaceo				
	<i>Exirolana armata</i>	Omnívoro	Carroña, fitoplancton		Petracco <i>et al.</i> 2012
	Gasteropoda				
	<i>Olivancillaria auricularia</i>	Carnívoro	<i>Emerita brasiliensis</i> , <i>Mesodesma mactroides</i> , <i>Donax hanleyanus</i>		Bergamino <i>et al.</i> 2011, de Almeida Rocha-Barreira 2002

Tabla 5_Anexo1. Clasificación de las especies de peces en base a la literatura. Se indica el ambiente, la clasificación según biomasa realizada para la zona (*Trinchin 2012), el hábito alimentario, los principales componentes en la dieta y la literatura de referencia

Ambiente	Especie	Clasificación por biomasa*	Hábito alimentario	Principales ítems en la dieta	Referencia
Teleosteos	<i>Parona signata</i>	NA	Carnívoro pelágico	Peces, cefalopodos, crustáceos	San Román 1972, Milesi & Casagrande 2013
	<i>Percophys brasiliensis</i>	Rara	Carnívoro pelágico	Peces bentónicos, <i>Loligo sampaulensis</i> , crustáceos	Santos & Haimovici 1998
	<i>Pomatomus saltatrix</i>	Rara	Carnívoro pelágico	<i>Loligo sampaulensis</i> , <i>Artemesia onginaris</i> , <i>Paralonchurus brasiliensis</i>	Lucerna <i>et al.</i> 2000, Santos & Haimovici 1998
	<i>Cynoscion guatucupa</i>	Dominante	Carnívoro pelágico	<i>Artemesia longinaris</i> , <i>Paralonchurus brasiliensis</i>	Lucena <i>et al.</i> 2000
	<i>Urophycis brasiliensis</i>	Dominante	Carnívoro pelágico	<i>Artemesia longinaris</i> , <i>Cynoscion guatucupa</i>	Acuña <i>et al.</i> 2007, presente trabajo
	<i>Stellifer rastrifer</i>	Rara	Carnívoro demersal	Crustaceos, poliquetos, copépodos, Miscidáceos	Chavez & Vendel 1998, Sabinson <i>et al.</i> 2015, presente trabajo
	<i>Macrodon atricauda</i>	Dominante	Carnívoro pelágico	<i>Artemesia longinaris</i> , teleosteos, <i>Loligo sampaulensis</i>	Cardoso & Haimovici 2016, Santos & Haimovici 1998, presente trabajo

	<i>Prionotus punctatus</i>	Común	Carnívoro bento-pelágico	Cangrejos y camarones	Soares <i>et al.</i> 1998
	<i>Paralichthys orbignanus</i>	Rara	Carnívoro bento-pelágico	Peces, camarones, cangrejos	López-Cazorla & Forte 2005, Rivera Prisco <i>et al.</i> 2001, Rodríguez-Graña <i>et al.</i> 2008
	<i>Micropogonias furnieri</i>	Dominante	Carnívoro bento-pelágico	Crustaceos, poliquetos, moluscos bivalvos, peces juveniles	Olsson <i>et al.</i> 2013, Soares & Vazzoler 2001, Penchaszadeh <i>et al.</i> 2006
	<i>Paralanchurus brasiliensis</i>	Dominante	Carnívoro bento-pelágico	Poliquetos, camarones, tanaidáceos	Soares & Vazzoler 2001, presente trabajo
	<i>Symphurus</i> sp.	Común	Carnívoro demersal	Poliquetos, crustáceos, bivalvos, tanaidáceos	Macpherson 1978, presente trabajo
	<i>Genidens barbatus</i>	Común	Carnívoro bento-pelágico	Crustáceos, bivalvos, peces	Denadai <i>et al.</i> 2012, Mendoza-Carranza & Vieira 2009
Cartilaginosos	<i>Myliobatis goodei</i>	Ocasional	Carnívoro demersal	Crustaceos, poliquetos, bivalvos	De Rezende <i>et al.</i> 2015, Molina & Lopez Cazorla 2015, Botto <i>et al.</i> 2011
	<i>Sympterygia bonapartii</i>	Común	Carnívoro bento-pelágico	<i>Artemesia longinaris</i> , Isopodos, cangrejos, peces, bivalvos	De Queiroz 1984, Pires 1987, Estalles <i>et al.</i> 2015, Penchaszadeh <i>et al.</i> 2006, presente trabajo
	<i>Sympterygia acuta</i>	Dominante	Carnívoro bento-pelágico	Peces óseos, <i>Artemesia longinaris</i> , Isopodos, poliquetos, decápodos	De Queiroz 1984, Pires 1987, Barbini & Lucifora 2015, Botto <i>et al.</i> 2011, presente trabajo
	<i>Rhinobatos horkelii</i>	Rara	Carnívoro bento-pelágico	Crustaceos, moluscos, poliqueto, pequeños peces	http://www.inidep.edu.ar
	<i>Squatina guggenheim</i>	Ocasional	Carnívoro bento-pelágico	Peces, crustáceos (camarones), moluscos	Vogler <i>et al.</i> 2003, Colonello 2005
	<i>Mustelus schmitti</i>	Común	Carnívoro bento-pelágico	Crustáceos, poliquetos, peces, otros invertebrados	Belleggia <i>et al.</i> 2012, Botto <i>et al.</i> 2011, http://www.inidep.edu.ar
	<i>Carcharias taurus</i>	NA	Carnívoro bento-pelágico	Peces oseos, elasmobranquios y cefalópodos	Smale 2005

REFERENCIAS ANEXO

- Acuña A. & Verocai J. 2001. Importancia de la pesquería artesanal y biología de la brótola, *Urophycis brasiliensis* (Kaup, 1858) (Phycidae, Gadiformes) en la costa uruguaya. *Investigaciones Marinas, Valparaíso* 29: 47-58.
- Acuña Plavan A., Sellanes J., Rodríguez L. & Burone L. 2007. Feeding ecology of *Urophycis brasiliensis* on the Uruguayan coast of the Río de la Plata estuary. *Journal of Apply Ichthyology*. 23. 231-239.
- Andersen P. & Throndsen J. 2003. Estimating cell numbers. pp. 99-129 In: Hallegraeff G.M., Anderson D.M. & Cembella A.D. (Eds.). *Manual on harmful marine microalgae*. UNESCO Publishing, Paris, 793 p.
- Andrighetto J.M. & Haimovici M. 1997. Feeding habits of *Loligo sampaulensis* Brakonieccki, 1984 (Cephalopoda, Loliginidae) in southern brazil. *Nerítica, Curitiba*. 11: 63-76.
- Barbini S.A. & Lucifora L.O. 2015. Big fish (and a smallish skate) eat small fish: diet variation and trophic level of *Sympterygia acuta*, a médium-sized skate high in the food web. *Marine Ecology*. 37: 283-293.
- Belleggia M., Figueroa D.E., Sánchez F. & Bremee C. 2012. The feeding ecology of *Mustelus schmitti* in the southwestern Atlantic: geographic variations and dietary shifts. *Environ Biol Fish*. 95: 99-114.
- Bigatti G., Sanchez Antelo C.J.M., Miloslavich P. & Penchaszadeh P.E. 2009. Feeding behavior of *Adelomelon ancilla* (Lihfoot, 1786): A predatory neogastropod (Gastropoda: Voutidae) in Patagonian benthic communities. *The Nautilus*. 123(3):159-165.
- Boschi E.E. 1969. Estudio biológico pesquero del camarón *Artemesia longinaris* Bate de Mar del Plata. 18: 4-47.
- Camargo M. & Isaac. V. 2005. Reproductive Biology and spatio-temporal distribution of *Stellifer rastrifer*, stellifer naso and *Macrodon ancylodon* (Sciaenidae) in the caeté estuary, nothern Brasil. *Brazilian Journal of Oceanography* 53:13-21.
- Capitoli R.R. & Ortega E.L. 1993. Contribucao ao conhecimento do espectro trófico de *Cyrtograpsus angulatus* Dana nas enseadas vegetadas de águas rasas da Lagoa dos Patos, RS Brasil. *Nauplius* 1: 81-87.
- Cardoso L.G. & Haimiovici M. 2016. Density-dependent changes in the feeding behaviour of *Macrodon atricauda* of southern Brazil. *Journal of fish biology*. 1-7.
- Carmona-Suárez C.A. & Conde J.E. 2005. The natural diet of *Arenaeus cribarius* (Decapoda, Brachyura, Portunidae) on two arid beaches in Western Venezuela. *Crustaceana*. 78(5): 525-541.
- Chavez P.C. & Vendel A.L. 1998. Feeding habits of *Stellifer rastrifer* (Perciformes, Scianidae) at Guaratuba Mangrove, Parana, Brazil. *Brazilian Achives of Biology and Technology*. 41(4): 423-428.
- Colonello J.H. 2005. Ecología reproductiva y hábitos alimentarios del pez ángel, *Squatina guggenheim* (Chondrichthyes: Squatinidae), en el Distrito Biogeográfico Bonaerense, entre 34° y 42°S. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata 73p.
- Cordo H.D. 1986. Estudios biológicos sobre peces costeros con datos de dos campañas de investigación realizadas en 1981. IV. La pescadilla real (*Macrodon ancylodon*). Primera parte. Publicaciones de Comisión Técnica Mixta del Frente Marítimo. Montevideo 1: 47-52.
- De Almeida Rocha-Barreira C. 2002. Feeding behavior of *Olivancillaria vesica* auricularia (Lamark, 1810) (Mollusca, Olividae). *Thalassas*. 18(2):83-89.
- De las Mercedes Roche M.A. 2013. Historia de vida de *Zidona dufresnei* Donovan, 1823 (Mollusca: Gastropoda) en la Bahía San Antonio, una especie de creciente interés comercial. Tesis Doctoral. Facultad de Ciancias Naturales y Museo. UNP. 179 pp.
- Denadai M.R., Bessa E., Borges Santos F., Silva Fernandez W., Motta da Costa Santos

- F., Malagutti Feijó M., Días Arcuri A.C. & Turra A. 2012. Life history of three catfish species (Siluriformes:Ariidae) from southeastern Brazil. *Biota Neotropica*. 12(4): 1-10.
- De Paiva Barros S., Cobo V.J. & Fransozo A. 2008. Feeding habits of the spider crab *Libinia spinosa* H. Milne Edwards, 1834 (Decapoda, Brachyura) in Ubatuba Bay, Sao Paulo, Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology*. 51(2): 413-417.
- De-Queiroz E.L. 1984 *Sympterygia acuta* e *S. bonapartei* (Elasmobranchii: Rajiformes) Hábitos alimentares e aspectos da reprodução na costa do Grande do Sul). In Resumos do XI Congresso Brasileiro de Zoologia, Fevereiro 12-17. Belém: Universidade Federal do Pará. 207p.
- De Rezende G.A., Capitoli R.R. & Vooren C.M. 2015. Dieta e morfología da cabeça, boca e denticação de duas raias simpátricas, *Myliobatis goodei* e *M. ridens* (Batoidea: Myliobatiformes). *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitao*. 37(3):255-270.
- Estalles M.L., Perier M.R. & Di Giácomo E.E. 2015. Trophic ecology of the smallnose fanskate *Sympterygia bonapartii* in the San Matías Gulf, northern Patagonia, Argentina. *Ichthyological Research*. 63: 207-217.
- Froese R. & Pauly D. (Eds). 2012. FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org, version (04/2017).
- Gavio M.A. & Boschi E.E. 2004. Biology of the shrimp *Artemesia longinaris* Bate, 1888 (Decapoda: Penaeidae) from Mar del Plata coast, Argentina. *Nauplius*. 12(2): 83-94.
- Haimovici M. & L.C. Krug. 1992. Alimentação e reprodução da enchova *Pomatomus saltatrix* no litoral sul do Brasil. *Revista Brasileira de Biologia* 52: 503-513.
- Horton T. *et al.* 2017. World Register of Marine Species. Available from <http://www.marinespecies.org> at VLIZ. Accessed 2017-10-05. doi:10.14284/170
- Klawe W.L. & Dickie L.M. 1957. Biology of the bloodworm, *Glycera dibranchiata* Ehlers, and its relation to the bloodworm fishery of the Maritime Provinces. *Fisheries Research Board of Canada Biological Station, St. Andrews, N. B.* 15: 1-37.
- López-Cazorla & Forte 2005. Food and feeding habits of flounder *Paralichthys orbignyanus* (Jenyns, 1842) in Bahía Blanca Estuary, Argentina. *Hydrobiología*. 549(1): 251-257.
- Lucena F.M., Vaske Jr. T., Ellis J.R. & O'Brien C.M. 2000. Seasonal variation in the diets of bluefish, *Pomatomus saltatrix* (Pomatomidae) and striped weakfish, *Cynoscion guatucupa* (Scianidae) in southern Brazil: implications of food partitioning. *Environmental Biology of fishes*. 57: 423-434.
- Luzzatto D. & Pastorino G. 2006. Adelomelon brasiliense and Antholoba achates: a phoretic association between a volutid gastropod and a sea anemone in argentine waters. *Bulletin of Marine Science*. 78(2):281-286.
- Macchi G.J. & Acha E.M. 1998. Aspectos reproductivos de las principales especies de peces en la zona común de pesca argentino-uruguayana y en El rincón. Noviembre 1994. INIDEP. Informe técnico 21: 67-89.
- Macpherson E. 1978. Régimen alimentario de *Symphurus nigrescens* (Pisces, Cynoglossidae) en el Mediterráneo. Instituto de Investigaciones Pesqueras. 42(2): 325-333.
- Mantelatto F.L.M. & Petacco M. 1997. Natural diet of the crab *Hepatus pudibundus* (Brachyura: Calappidae) in Fortaleza Bay, Ubatuba (SP), Brazil. *Journal of Crustacean Biology*. 17(3): 440-446.
- Mantelatto F.L.M., Martinelli J.M. & Fransozo A. 2004. Temporal-spatial distribution of the hermit crab *Loxopagurus loxochelis* (Decapoda: Diogenidae) from Ubatuba Bay, Sao Paulo State, Brazil. 52(1): 47-55.
- Mendoza-Carranza M. & Vieira J.P. 2009. Ontogenetic niche feeding partitioning on juvenile of White sea catfish *Genidens barbatus* in estuarine environments, southern Brazil. *Journal of the Marine Biological Association of the United*

- Kindom. 89(4): 839-848.
- Milessi A.C. & Casagrande P. 2013. Análisis de la dieta en 13 especies de peces óseos costeros. INIDEP Informe de Investigación 86: 6p.
- Militelli M.A. & Macchi G.J. 2001. Reproducción del pez palo (*Percophis brasiliensis*) en aguas costeras de la provincia de Buenos Aires. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero* 14: 5-21.
- Molina J.M. & Lopez Cazorla A. 2015. Biology of *Myliobatis goodei* (Springer, 1939), a widely distributed Eagle ray, caught in northern Patagonia. *Journal of Sea Research*. 95: 106-114.
- Oddone M.C. & G Velasco. 2004. Size at maturity of the smallnose fanskate *Sympterygia bonapartii* (Müller & Henle, 1841) (Pisces, Elasmobranchii, Rajidae) in the SW Atlantic. *Journal of Marine Science* 61: 293-296.
- 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.
- Penchaszadeh P.E. 1971. Observaciones sobre la reproducción y ecología de *Dorsanum moniliferum* (Valenciennes, 1834) (Gastropoda: Buccinidae) en la región de Mar del Plata. *Neotropica* 17: 49-54.
- Penchaszadeh P.E., Arrighetti F., Cledón M., Livore J.P., Botto F. & Iribarne O.O. 2006. Bivalve contribution to shallow Sandy bottom food web off Mar del Plata (Argentina): Inference from stomach contents and stable isotope analysis. *Journal of Shellfish Research*. 25(1): 51-54.
- Petracco M., Silva Cardoso R., Turra A. & Navajas Corbisier T. 2012. Production of *Excirolana armata* (Dana, 1853) (Isopoda, Cirolanidae) on an exposed sandy beach in southeastern Brazil. *Helgol Mar Res*. 66:265-274.
- Pires A.M.S. 1987. The contribution of isopods in the feeding of *Sympterygia* spp (Pisces: Rajidae) with a description of *Ancinus gaucho* sp. n. (Isopoda: Sphaeromatidae). *Bolm Inst. oceanogr.* 35(2):115-122.
- Queiroz R.N.M. & Dias T.L.P. 2014. Molluscs associated with the macroalgae of the genus *Gracilaria* (Rhodophyta): importance of algal fronds as microhabitat in a hypersaline mangrove in Northeastern Brazil. *Braz. J. Biol.* 74 (3): S52-S63.
- Rivera Prisco A., García de la Rosa S. & Díaz de Astarlos J.M. 2001. Feeding Ecology of Flatfish Juveniles (Pleuronectiformes) in Mar Chiquita Coastal Lagoon (Buenos Aires, Argentina). *Estuaries*. 24(6):917-925.
- Robert M.C., M.A. Michels-Souza & P.deT. Chaves. 2007. Biología de *Paralonchurus brasiliensis* (Steindachner) (Teleostei, Sciaenidae) no litoral sul do Estado do Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 24: 191-198.
- Sabinson L.M., Rodrigues-Filho J.L., Peret A.C., Branco J.O. & Verani J.R. 2015. Feeding habits of the congeneric species *Stellifer rastrifer* and *Stellifer brasiliensis* (Acanthopterygii: Sciaenidae) co-occurring in the coast of the state of Santa Catarina, Brazil. *Braz. J. Biol.* 75(2):423-430.
- San Román N.A. 1972. Alimentación de la "Palometa" *Parona signata* (Jenyns, 1842) Berg, 1895. *Physis (A)* 31 (83): 597-603.
- Santos R.A. & Haimovici M. 1998. Trophic relationships of the long finned squid *Loligo sanpaulensis* on the southern Brazilian shelf. *South Africa Journal of Marine Science*. 20(1):81-91.
- Smale M.J. 2005. The diet of the ragged-tooth shark *Carcharias taurus* Rafinesque 1810 in the Eastern Cape, South Africa. *Journal of Marine Science*. 27(1): 331-335.
- Smith N.J., Bruce N.L. & Hadfield K.A. 2014. Global diversity of fish parasitic isopod crustaceans of the family Cymothoidae. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife* 3: 188-197.
- Soares L.S.H., A. Jarre-Teichmann & C.L. Del Bianco Rosi-Wongtschowski. 1998. Field estimates of food consumption of the searobin *Prionotus punctatus* (Bloch, 1797) on the continental shelf off Ubatuba, southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Oceanografía* 46: 45-60.

- Soares L.S.H. & Vazzoler A.E.A de M. 2001. Diel changes and feeding activity of sciaenid fishes from the south-western atlantic, Brazil. *Rev. Bras. Biol.* 61(2): 197-216.
- Spanjerberg G., Roux A. & Caille G. 2006. Composición cualitativa de la dieta del camarón *Artemesia longinaris* Bate, 1888 (DEcapoda, Penaeidae) de Bahía Engaño (Chubut), Argentina. *Boletín Instituto español de oceanografía.* 22(1-4): 99-111.
- Sparre P. & S.C. Venema. 1997. Introducción a la evaluación de recursos pesqueros tropicales. Parte 1: Manual. FAO Fisheries Technical Papers 306.1. 420pp.
- Spivak E.D. 1997. Cangrejos estuariales del Atlántico sudoccidental (25°-41°S) (Crustacea: Decapoda: Brachyura). *Invest. Mar. Valparaiso.* 25: 105-120.
- Taylor J.D. & Taylor C.N. 1977. Latitudinal distribution of predatory gastropods on the eastern Atlantic shelf. *J Biogeogr* 4:73-81.
- InBUy. Base de Datos de Especies Invasoras para Uruguay. <http://inbuy.fcien.edu.uy/>
- INIDEP. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pequero. Página web: <http://www.inidep.edu.ar>