Conectividad entre la Laguna de Rocha y la zona marina adyacente: implicancias para el reclutamiento de larvas de peces y decápodos



Tesis doctoral

Universidad de la República

2022

Conectividad entre la Laguna de Rocha y la zona marina adyacente: implicancias para el reclutamiento de larvas de peces y decápodos

Irene Machado Baranzano

Comité de tesis

Director Prof. Dr. Danilo Calliari Oceanografía y Ecología Marina, Facultad de Ciencias, Universidad de la República.

Co-Directora

Prof. Dra. Lorena Rodríguez-Gallego

Departamento Interdisciplinarios de Estudios Costeros y Marinos, Centro Universitario de la Región Este, Universidad de la República.

Tribunal

Prof. Dr. Marcelo Barreiro

Instituto de Física, Facultad de Ciencias, Universidad de la República.

Prof. Dra. Beatriz Yannicelli

Departamento Interdisciplinarios de Estudios Costeros y Marinos, Centro Universitario de la Región Este. Universidad de la República

Prof. Dr. Luis Giménez

School of Ocean Sciences. Bangor University.

Conectividad entre la Laguna de Rocha y la zona marina adyacente: implicancias para el reclutamiento de larvas de peces y decápodos

> Irene Machado Baranzano Rocha, 2022

Tesis doctoral en Biología Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas Centro Universitario Regional Este Universidad de la República





Irene Machado Baranzano.

Conectividad entre la Laguna de Rocha y la zona marina adyacente: implicancias para el reclutamiento de larvas de peces y decápodos. Tesis doctoral. Universidad de la República. 176 áginas.

Agradecimientos

Esta tesis es el resultado del trabajo realizado durante varios años y la verdad tengo que agradecerles infinitamente a muchas personas que lo han hecho posible. Personas, que contribuyeron desde múltiples lugares, desde lo académico, lo técnico y lo personal.

A todas ellas, ¡muchas gracias!

Quiero agradecer especialmente,

A mis orientadores, Danilo y Lorena por haber aceptado esta tarea y haberle dedicado tanto tiempo y esfuerzo. A Danilo, por sus enseñanzas y su preocupación por cada detalle de la tesis que contribuyó a mejorar sustancialmente la calidad del trabajo realizado. A Lorena por enseñarme y transmitirme sus conocimientos, experiencia y optimismo que fueron fundamentales para transitar y terminar este proceso.

A los integrantes de la Comisión de Seguimiento de la tesis, Daniel Conde, Marcelo Barreiro y Diego Lercari, por la gran disposición para el seguimiento de la tesis y por los aportes que hicieron al análisis de resultados y discusión de algunos capítulos de la tesis.

A mis compañeras de Ecología Acuática - Gige, Carla, Laura, Vale, Ceci - por compartir el día a día de esta tesis, la consideración y paciencia durante los muestreos de campo y el análisis de laboratorio. Quiero agradecer especialmente a Gige y a Vale, que además fueron mis compañeras de oficina y maestras de la vida.

A todo el equipo de informática del CURE y afines, por la colaboración y por encargarse de la instalación de los programas necesarios para realizar una parte de la tesis. Muy especialmente a Federico, Javier González y Emiliano Pereira.

Al Dr. Rony Vieira y Dr. Danilo Calazans del Laboratorio de Decápodos de la Universidad Federal do Rio Grande por enseñarme a identificar las larvas de cangrejos y otros decápodos. Fue para mí un mundo completamente nuevo, inesperadamente complejo y sorprendentemente fascinante Quiero agradecer también a todas las personas de ese laboratorio con quienes compartí la estadía, y muy especialmente a lleana Ortega por traducirme el portugués del nordeste al español.

Al Profesor João M. Dias del Núcleo de Modelación Estuarina y Costera de la Universidade de Aveiro, por recibirme en el laboratorio. Por su gran disposición, por enseñarme y responderme cada una de las dudas que me surgieron durante y después de la pasantía. Quiero agradecer también a todas las personas del laboratorio de Modelación, especialmente a Magda Sousa que me guió en el día a dia. A Américo Ribeiro, João Pinheiro y Carina Lopes por su ayuda y colaboración en diferentes momentos de mi trabajo. A Ana Costa, Sandra Fernández y Nuno Cordeiro por las charlas amenas entre almuerzos y cafés.

A todas las personas que colaboraron en las salidas de campo y en el análisis de laboratorio; aportes que fueron indispensable para la tesis. Quiero agradecer especialmente a Cesar Vidal por su ayuda y por la buena disposición en cada una de las salidas. A Andrés Sosa, Daniel Sosa, Héctor Caymaris, Maxi Cassou, Clara González, Camila Rebollo, Florencia Biancalana, Pablo González. A Carolina Lescano, por su incondicional apoyo para todo lo que fuera necesario antes, durante o después de las salidas. A los Rolling Stones por amenizar mi festejo del primer muestreo de la tesis, aquel 14 de febrero de 2016. A Soledad Pasquariello y a Victoria Vidal por el tiempo y trabajo compartido en el laboratorio.

A quienes aportaron equipos, información o me dieron una mano con el análisis de datos. Muy especialmente a Cristian Chreties, Daniel Conde, Sebastián Solari, Manuel Teixeira, Andrea Cardoso, Gastón Manta.

A mis amigos y amigas, por saber que siempre están y que cuento con ellos. A las chiquis de siempre, a los camarones, a los medusos. Quiero agradecer especialmente a Anamar por la ayuda en la edición en el último minuto de las tesis. A Fer, Nico, Jime, Ro, Nandi, Juan, Mari, Fonchi, Elo. ¡Me gustaría nombrarlos a todes, pero son muchos!

A mi familia. A mi padre y a mi madre por su apoyo incondicional. A Bárbara y a Luis, Damián y Any, a Laura, a Daniela. A mi suegro y a mi suegra, por la ayuda que nos han dado en diferentes momentos. A todos mis sobrinos, por la alegría que nos dan.

A Ale, por todo el amor, por el respeto a mi trabajo y por toda la paciencia en todos estos años. Por acompañarme siempre (¡hasta en algún muestreo!) A Lauti, que llegó en plena pandemia, para iluminar y alegrar mi vida y que ha sido la motivación fundamental en este último tiempo para terminar la tesis. A Ale y a Lauti les dedico esta tesis.

Índice

Agradecimientos
Descripción de la Tesis9
Resumen11
Abstract15
Introducción y enfoque metodológico17
Hipótesis y predicciones
Objetivo general y específicos28
Capítulo I: Species-specific traits and the environment drive ichthyoplankton fluxes between an intermittently closed-open lagoon and adjacent coastal waters
Capítulo II: Retención e intercambio de larvas de decápodos en una laguna costera con conexión intermitente y la zona marina adyacente
Capítulo III: Intrusiones marinas en una laguna costera micromareal y sus implicancias para el ingreso de meroplancton de especies estuarino-relacionadas
Síntesis de resultados y discusión general149
Conclusiones y perspectivas161
Bibliografía general163

Descripción de la Tesis

Varios organismos marinos tales como peces e invertebrados presentan ciclos de vida complejos que comprenden estadíos larvales pequeños y planctónicos que distan mucho de parecerse a los estadíos más conocidos, los adultos. Las larvas son muy propensas a la dispersión por las corrientes marinas, lo que les confiere una ventaja a estos organismos para colonizar nuevos ambientes y para conectarse entre diferentes poblaciones. Por otro lado, las larvas son altamente vulnerables, presentando elevadas tasas de mortalidad. Desde hace décadas se conoce que la sobrevivencia de estos estadíos es responsable de las grandes fluctuaciones interanuales de la abundancia que presentan las poblaciones. El interés en estos estadíos ha ido incrementando en el tiempo ya que también han sido reconocidos por su importante rol en las tramas tróficas acuáticas. Esta tesis se enfoca particularmente en el estudio de los estadíos larvales de peces y decápodos, y de la conectividad entre una laguna costera y el mar, para entender cómo es el intercambio de agua y organismos planctónicos entre ambos ambientes.

La estructura de la tesis incluye una introducción general dónde se expone el marco conceptual de la temática que se aborda, y el enfoque metodológico utilizado. Posteriormente se presentan tres capítulos autocontenidos donde se desarrolla cada hipótesis, se describe la metodología utilizada para su contrastación, se presentan y discuten los resultados obtenidos y se cita la bibliografía utilizada. Los Capítulos I y II analizan la dinámica espacio-temporal de las condiciones ambientales y la abundancia de larvas de peces (capítulo I) y decápodos (capítulo II) mediante muestreos de campo. A través de esto se determina el intercambio de agua y larvas entre ambientes. El Capítulo I reproduce el contenido de un artículo publicado en una revista científica, por lo que se optó por mantener su redacción en inglés. El capítulo III analiza el intercambio de agua entre la laguna y el mar adyacente a escala diaria y subdiaria y evalúa la importancia relativa de los forzantes físicos que intervienen, a través de la modelación hidrodinámica. De esta forma se proponen y discuten mecanismos que puedan estar utilizando las larvas para el ingreso a la laguna. La tesis finaliza con una discusión, que procura integrar y sintetizar la información generada.

Artículo publicado

Machado I, Rodríguez-Gallego L., Lescano C. y Calliari D. (2021). Species-specific traits and the environment drive ichthyoplankton fluxes between an intermittently closed-open lagoon and adjacent coastal Waters. Estuarine, Coastal and Shelf Science, (261) 107549.

Resumen

La Laguna de Rocha es una laguna costera con conexión intermitente al mar, ubicada en la costa Este de Uruguay. Esta Laguna y su área marina adyacente constituyen una unidad de protección ambiental del Sistema Nacional de Áreas Protegidas de Uruguay, denominada Paisaje Protegido Laguna de Rocha. El área se destaca por su alto valor paisajístico y creciente interés turístico. Constituye una importante área de alimentación y cría para peces y decápodos, y por la diversidad de aves residentes y migradoras. Este ambiente sustenta pesquerías artesanales que capturan principalmente corvinas, lenguados, anchoas, pejerreyes, camarones y cangrejo sirí. Varias de las especies explotadas en la pesquería transitan entre la laguna y el mar a lo largo de sus vidas, incluyendo especies marinas que ingresan obligada u oportunamente durante el estadío larval a la laguna (especies marinas estuarino-relacionadas) o aquellas que liberan larvas en la laguna que luego son exportadas a la zona costera para completar su desarrollo (especies estuarinas con exportación de larvas). La apertura de un canal sobre la barra de arena ubicada entre la laguna y el mar ocurre al menos una vez al año, y determina el intercambio de agua y organismos entre ambos subsistemas. El objetivo de esta tesis fue determinar el intercambio de agua y larvas de peces y decápodos entre la laguna y el mar adyacente, así como los forzantes involucrados. Para esto se utilizó una estrategia que abordó diferentes escalas temporales y herramientas metodológicas. Por un lado, se realizaron muestreos de campo durante un año, con una frecuencia que varió en función del estado de la barra (abierta o cerrada). Durante la fase de barra cerrada se mantuvo una frecuencia de muestreo estacional, y se aumentó la frecuencia una vez que se abrió el canal sobre la barra. Por otro lado, se utilizó una modelación hidrodinámica para determinar el intercambio de agua durante el ciclo diario y bajo condiciones simuladas de nivel del mar, descarga fluvial y viento. Los resultados de los muestreos de campo indicaron una diferencia entre la función que cumple la laguna y la zona marina adyacente para los estadíos tempranos de peces y decápodos. En total siete taxones de peces y decápodos desovaron o liberaron sus larvas en la laguna. Cuatro de ellos pertenecieron a la categoría estuarina y utilizaron además a la laguna como área de cría (lacha o Brevoortia aurea, pejerrey o Odonteshtes argentinensis, aguja o Syngnathus folletti, y camarón de agua dulce o Palaemon argentinus), mientras que tres de ellas pertenecieron a la categoría de especies estuarinas con exportación de larvas (cangrejo cavador o Neohelice granulata, Cyrtograpsus angulatus, y sirí o Callinectes sapidus), que utilizan la zona marina adyacente durante cierto tiempo hasta volver a ingresar a la laguna en etapas de desarrollo más avanzadas. La utilización de la Laguna de Rocha como área de reproducción de peces la diferencia de otras lagunas costeras de la región. Por otro lado, 14 taxones de peces y

decápodos desovaron o liberaron las larvas en la zona marina adyacente, siendo ésta un área potencialmente de desove y cría de la anchoa Anchoa marinii y de cría para las demás especies. El intercambio de larvas entre la Laguna de Rocha y la zona marina adyacente estuvo determinado por los factores físicos y biológicos que generaron las condiciones adecuadas para el ingreso de agua y larvas, respectivamente. Entre los factores físicos se destaca la presencia del canal sobre la barra como el principal factor que induce al intercambio de agua. Entre los factores biológicos, los ciclos reproductivos de las especies determinaron la presencia (abundancia) de larvas. Asimismo, las características ecológicas de cada taxón determinaron si las larvas quedaron retenidas en un lugar o si se movieron entre ambos ambientes en las condiciones meteorológicas más frecuentes (precipitaciones nulas a bajas, vientos suaves a moderados,). Las condiciones meteorológicas extremas tales como fuertes descargas fluviales o severas tormentas de mar, generaron flujos de agua intensos y la consecuente advección de los estadíos tempranos desde los sitios donde se encontraban. En suma, el intercambio apropiado de larvas entre ambos ambientes fue mayor durante la fase de barra abierta y cuando ocurrieron condiciones meteorológicas calmas (ej. sin elevadas precipitaciones). La presencia de la barra de arena no impidió que algunas larvas de peces marinos estuarino-relacionados (ej. corvina o Micropogonias furnieri y lengüita o Symphurus plagusia) ingresaran a la laguna, dado que éstas pudieron ingresar igualmente a través de los eventos de fuerte oleaje que sobrepasa la barra (overwashing), aunque en menor abundancia. Sin embargo, la presencia de la barra de arena impidió el intercambio de larvas de decápodos. Por ejemplo, las larvas de las especies estuarinas con exportación de larvas no se desarrollaron dentro de la laguna y tampoco se registraron evidencias de ingreso de las larvas de decápodos mediante overwashing. Los resultados de la modelación hidrodinámica mostraron que en condiciones meteorológicas frecuentes (descarga basal, vientos suaves a moderados), existe al menos una intrusión marina al día que alcanza el canal y sus inmediaciones. En cambio, cuando ocurren condiciones particulares de mayor nivel del mar debido a la sumatoria de diferentes factores (ej. marea viva, vientos hacia la costa u otros factores atmosféricos), la intrusión marina presenta mayor duración y puede alcanzar la zona centro-norte de la laguna. Contrariamente, descargas fluviales elevadas generaron importantes descargas de la laguna en el mar adyacente y si el nivel del mar era bajo las intrusiones marinas quedaron prácticamente impedidas. Estos resultados en conjunto con la revisión bibliográfica sobre el comportamiento larval asociado al ingreso a los estuarios, indicarían que las condiciones para el ingreso de larvas ocurren de manera frecuente en ambientes micromareales. Sin embargo, se propone que el ingreso será mayor cuando aumente la duración de la intrusión marina en horas nocturnas, la cual estaría mayormente

relacionada al nivel del mar. Finalmente, se destaca que esta tesis contribuyó al entendimiento del funcionamiento ecosistémico del área protegida y propuso algunas recomendaciones para su manejo.

Abstract

Laguna de Rocha is a coastal lagoon with an intermittent connection to the sea, located on the eastern coast of Uruguay. The National System of Protected Areas of Uruguay recognises this lagoon and its adjacent marine area as a conservation unit "Paisaje Protegido Laguna de Rocha". The area stands out for its ecological and biodiversity relevance. It is an important feeding and breeding area for fish, decapods, and resident and migratory birds. This environment supports artisanal fisheries that target croakers, soles, anchovies, silverside, pink shrimp and blue crab. Several of the species exploited in the fishery move between the lagoon and the sea throughout their life span, including marine species that require or prefer to enter the lagoon during the larval stage (estuarine-related marine species) or those that release larvae in the lagoon that are then exported to the marine adjacent area to complete their larval development (larval export strategy species). The opening of an inlet on the sandbar occurs at least once a year and determines the exchange of water and organisms between the lagoon and the sea. This thesis aimed to determine the exchange of water and fish and decapod larvae between the lagoon and the adjacent marine area, as well as the drivers involved. For this purpose, we developed a strategy that addressed different time scales and methodological tools. First, field samples were taken during one year, with a frequency that varied depending on the sandbar state (open or closed). During the closed sandbar state, samplings were carried out on a seasonal frequency, and the frequency was increased once the sandbar breached and the inlet channel connected the lagoon and sea. On the other hand, hydrodynamic modelling was used to determine the exchange of water during the daily cycle and under simulated sea level, fluvial discharge and wind conditions. The results of the field samplings showed a difference between the role of the lagoon and the adjacent sea for the early stages of fish and decapods. A total of seven taxa of fish and decapods spawned or released their larvae in the lagoon. Four of them belonged to the estuarine category and also used the lagoon as a breeding area (menhaden or *Brevoortia aurea*, silverside or *Odonteshtes argentinensis*, pipefish or Syngnathus folletti, and freshwater shrimp or Palaemon argentinus), and the other three belonged to the category of estuarine species with larval export (burrowing crab or Neohelice granulata, mud crab or Cyrtograpsus angulatus, and blue crab or Callinectes sapidus), which use the adjacent marine area for larval growth until re-entering the lagoon in more advanced larval stages. The use of Laguna de Rocha as a breeding area for fish differentiates it from other coastal lagoons in the region. Furthermore, 14 fish and decapod taxa spawned or released their larvae in the adjacent marine area, this being a potential spawning and nursery area for the anchovy Anchoa marinii and nursery for the other species. The exchange of larvae between Laguna de Rocha and the adjacent coastal zone was determined

by the physical and biological drivers that induced adequate conditions for the entry of water and larvae. Among the physical drivers, the state of the sandbar was the main factor determining the exchange of water. Among the biological drivers, the reproductive cycles of the species determined the abundance of larvae. Also, the ecological characteristics of each taxon determined whether the larvae were retained in one place or migrated between the two environments during the most frequent meteorological conditions (light to moderate winds, zero to low rainfall). Extreme weather conditions such as strong fluvial discharges or heavy sea storms caused intense water flows and the consequent advection of the early stages from their nursery areas. Thus, the proper exchange of larvae between both environments was greater during the open sandbar state under calm weather conditions (e.g. without heavy rainfall). The closed sandbar state did not prevent some larvae of estuarine-related marine fish (e.g. croaker or Micropogonias furnieri and tonguefish or Symphurus plagusia) from entering the lagoon, since they could also enter through swash that exceeds the sandbar height (overwashing), although in less abundance. However, the closed sandbar state prevented the exchange of decapod larvae. For example, the larvae of the export strategy species confined inside the lagoon did not grow under these conditions and there was no evidence of decapod larvae entering through overwashing. The results of the hydrodynamic modelling showed that under frequent meteorological conditions (basal discharge, light to moderate winds), there is at least one seawater intrusion per day that reaches the inlet and its surroundings. On the other hand, when special conditions of higher sea level occur due to the overlapping of different factors (e.g. spring tides, onshore winds or other atmospheric drivers), the seawater intrusion lasts longer and may reach the inner part of the lagoon. Conversely, high fluvial discharges induced significant outflow from the lagoon into the adjacent sea, and when the sea level was low, seawater intrusions were almost nonexistent. These results, together with the literature review on larval behaviour related to estuarine migration, would indicate that conditions for larval inflow occur frequently in microtidal environments. However, it is proposed that larval inflow will be higher at night, when the duration of the seawater intrusion increases, and therefore it would be mostly related to sea level. Finally, it is worth noting that this thesis contributed to the understanding of the ecosystem functioning of the protected area and suggested some recommendations for its management.

Introducción y enfoque metodológico

Importancia de los estadíos larvales en el reclutamiento

La gran mayoría de las especies de peces óseos (de aguí en más peces) y decápodos presentan estadíos tempranos que son pequeños, pelágicos y forman parte del plancton. Los estadíos tempranos presentan elevadas tasas de mortalidad hasta que los individuos sobrepasan un tamaño o edad crítico (Fuiman y Werner, 2002). La baja sobrevivencia de los estadíos tempranos se debe a que son mucho más vulnerables dado su escaso desarrollo en comparación con los juveniles y adultos. Es decir, varios de sus sistemas tales como el locomotor, sensorial y digestivo, no están completamente desarrollados lo cual limita la capacidad en algunas actividades fundamentales para su sobrevivencia. Por ejemplo, detectar y capturar las presas para alimentarse, o detectar y evadir a los predadores. Asimismo, su escaso desarrollo locomotor limita su capacidad de nadar y mantenerse o transportarse a ambientes favorables para su crecimiento por lo que dependen en gran medida de las corrientes circundantes (Pineda et al. 2007). Parte de esta estrategia reproductiva implica que la descendencia inicialmente es muy numerosa para asegurarse que al menos un porcentaje de individuos alcance el estadío juvenil. Por esta razón, es que pequeños cambios en la sobrevivencia de los estadíos tempranos como respuesta a las variaciones ambientales (e.g. disponibilidad de alimento, intensidad de corrientes) puede determinar grandes variaciones en la cantidad de adultos de la población (Fuiman y Werner, 2002; Pineda et al. 2007).

Existen diferencias morfológicas y fisiológicas entre los estadíos larvales de peces y decápodos. La mayoría de los peces marinos presentan fecundación externa por tanto los huevos ya están en contacto directo con el ambiente. Del huevo eclosiona una larva que va creciendo progresivamente en tamaño y completando el desarrollo de sus diferentes órganos hasta alcanzar el estadío juvenil que es similar al adulto, aunque éste es más pequeño de tamaño y carece de capacidad para reproducirse (Fuiman, 2002). Los decápodos son un Orden dentro de los crustáceos que incluye a los grupos comúnmente llamados camarones, cangrejos, cangrejos hermitaños, entre otros. La mayoría de los decápodos presentan fecundación interna. Algunos grupos liberan los huevos al ambiente (ej. camarones peneidos), mientras que otros retienen los huevos durante un tiempo y liberan larvas en diferentes estadíos de desarrollo (ej. cangrejos, camarones carideos), según sea el grupo o especie (Anger et al. 2015). En algunos casos los estadíos larvales son muy diferentes morfológicamente a los adultos y solo presentan una apariencia similar cuando alcanzan el estadío juvenil. La diversidad en la morfología y estrategias utilizadas en los decápodos (Martin

et al. 2014). Otra particularidad de los decápodos, es que las larvas crecen de forma discreta pasando por una serie de mudas, tal como ocurre con los demás crustáceos con exoesqueleto de quitina. La muda y el desarrollo larval ocurre cuando los individuos encuentran las señales ambientales adecuadas, que le indican al individuo que está en un ambiente favorable para su desarrollo (ej. Giménez y Anger, 2003). Generalmente se denomina metamorfosis al proceso de muda que inicia en el último estadío larval y da lugar a un juvenil. Por tanto, es diferente el modo en que las larvas de peces y de decápodos son condicionadas por el ambiente, así como la forma en que responden a este. Estas diferencias ameritaron que en esta tesis se dedicara un capítulo a cada grupo y así presentar los resultados y discutirlos en mayor profundad.

Durante décadas y hasta el presente la mayoría de los estudios sobre reclutamiento larval se han enfocado en establecer cómo las condiciones ambientales condicionan la sobrevivencia de las larvas, dando lugar a diferentes teorías, no excluyentes entre sí. Algunas teorías incluyen como causa principal de mortalidad a la inanición o la falta de alimento adecuado durante cierta etapa del período larval (Hipótesis del Período Crítico, Hjort, 1914) o durante todo el período larval (hipótesis de ajuste y desajuste, Cushing, 1975). Otras teorías señalan a la depredación como la principal causa de mortalidad de los estadíos tempranos (ej. hipótesis de duración del estadio, Houde, 1987). Asimismo, otras teorías se diferencian de las anteriores en que asumen que los procesos físicos son los que principalmente determinan el reclutamiento. Es decir, las especies tienden a desovar en momentos y lugares relativamente fijos, que coinciden con procesos físicos relativamente estables en el largo plazo (ej. frente térmico o salino, frente de marea, corrientes marinas). Estas condiciones son favorables para la sobrevivencia de los estadíos tempranos ya que generan áreas de retención de huevos y larvas o promueven el traslado de estos hacia las áreas de cría en aquellas especies que presentan áreas de desove y cría separadas espacialmente (ej. Yannicelli et al. 2012). Las diferencias interanuales en los procesos físicos (ej. intensidad o dirección de las corrientes) puede incidir en la eficiencia de las áreas de retención o de transporte larval (Hipótesis del miembro/errante, Sinclair 1988). Si bien estas teorías han sido desarrolladas inicialmente para explicar la dinámica poblacional de los peces, también pueden aplicarse a los decápodos dado que ambos presentan estadíos larvales numerosos y altamente vulnerables (Miller y Shanks, 2004, Anger et al. 2015). En particular, los procesos físicos que inciden en la dispersión y transporte larval presentan gran relevancia en este grupo, debido a que la metamorfosis y el asentamiento larval de mayoría de ellos requiere condiciones muy específicas vinculadas al hábitat parental (ej. tipo de sedimento, tipo de vegetación acuática) (Pineda et al. 2007, Yannicelli et al. 2012).

Diversidad de ciclos de vida y mecanismos para la retención y transporte larval

El ciclo de vida de los peces y decápodos comprende estadíos de desarrollo muy diferentes a lo largo de la vida, que presentan requerimientos (ej. tipo y tamaño de alimento) y tolerancias ambientales (salinidad, temperatura) características de cada estadío. La diversidad de estos organismos es muy elevada y por tanto se encuentran diferentes estrategias de vida. Para estudiar a los peces y los decápodos se han generado categorías ecológicas específicas de cada grupo, basado en los sitios (ej. estuario, plataforma interna, talud) donde se pueden encontrar en los diferentes estadíos de vida (ej. Queiroga y Blanton, 2005) o en las formas en que los individuos utilizan los estuarios (Potter et al. 2015). Sin embargo, se puede explicar de manera general las estrategias utilizadas por ambos grupos, haciendo referencia a como estos organismos utilizan el mar, el estuario y el agua dulce a lo largo de la vida de los organismos. La mayoría de las especies de peces y decápodos cumplen todo el ciclo de vida en el mar (especies marinas) o en ríos, arroyos o lagunas (especies de agua dulce). Un número menor de especies cumple todo su ciclo de vida en los estuarios (especies estuarinas), un ambiente que presenta agua salobre y grandes variaciones en la salinidad y por lo tanto que genera un estrés osmótico en los individuos. Por último, se encuentran un conjunto de especies que requieren transitar por más de uno de estos ambientes a lo largo de su vida. Los casos más extremos son las especies diádromas, que liberan sus huevos y/o larvas en el mar y luego migran hacia el agua dulce dónde habitan los adultos (especies anádromas), o viceversa (especies catádromas). Esta estrategia de vida requiere de adaptaciones muy complejas y es exclusiva de algunas especies de peces. Las larvas de algunas especies estuarinas no son capaces de tolerar las aguas salobres y con variaciones importantes de salinidad de los estuarios y por tanto requieren alcanzar el mar para sobrevivir (especies estuarinas con exportación de larvas). Esta estrategia es común en algunos decápodos (ej. cangrejos) y en unas pocas especies de peces. Finalmente hay especias que liberan las larvas en el mar, y utilizan a los estuarios como áreas de cría, y se diferencian entre aquellas que requieren ingresar a los estuarios (marinas estuarino-dependientes) y las que ingresan solo si se presenta la oportunidad (marinas estuarino-oportunistas). Esta estrategia es bastante frecuente en los peces marinos costeros y en algunos grupos de decápodos (e.g. camarones peneideos). El ingreso a los estuarios suele ocurrir durante el estadío larval o juvenil.

La distribución de los huevos y larvas recién eclosionadas de peces y decápodos en el ambiente está inicialmente determinada por las épocas y las áreas de desove de los adultos. En la mayoría de las especies, este proceso está finamente regulado y tiende a coincidir con condiciones que sean favorables para la progenie (Fuiman y Werner, 2002). Los huevos presentan una densidad específica que determina su flotabilidad y por tanto la posición en la columna de agua. Durante cierto tiempo prevaleció la idea de que los huevos y larvas de peces y decápodos podrían ser consideradas como partículas neutras debido a su nula o escasa capacidad de nado. Actualmente es conocido que las larvas son capaces de detectar señales del ambiente (ej. presión hidrostática, dirección o intensidad de las corrientes), nadar activamente y desarrollar un comportamiento que les permite controlar su distribución en el espacio (Anger et al. 2015; Faillettaz et al. 2018). Una de las principales estrategias utilizadas y que es compartida por numerosas especies implica controlar su posición en la columna de agua a través de movimientos migratorios verticales (Forward et al. 2003; Hale y Targett, 2018). De esta forma pueden aprovechar las diferentes intensidades de corriente que existen a lo largo de la columna de agua. Incluso pueden beneficiarse de diferentes direcciones de la corriente en la columna de agua en los ambientes que presentan estas características. De esta forma, las larvas pueden mantenerse dentro de las áreas de cría o trasladase más eficientemente hacia ellas. Incluso, algunos estudios han observado una gran capacidad de nado de larvas en estadío avanzado y juveniles de peces (Baptista et al. 2019; Clark et al. 2005). Por tanto, la retención y el transporte larval es un proceso complejo, controlado por la interacción entre el comportamiento biológico y los forzantes físicos (Queiroga y Blanton, 2005; Pineda et al. 2007; Faillettaz et al. 2018).

La utilización de los estuarios como áreas de cría por numerosas especies marinas ha impulsado el estudio de los mecanismos que subyacen al ingreso de individuos a estos ambientes. Particular interés ha tenido entender cómo los estadíos larvales que están tan escasamente desarrollados logran ingresar a los estuarios, y por tanto atravesar situaciones potencialmente adversas debido a las fuertes y variables corrientes que se generan tanto en la zona costera como en la boca de los estuarios. Se ha propuesto que este proceso ocurre en dos etapas (Miller y Shanks, 2004). Primero, las larvas se acercan a la costa y detectan la presencia de los estuarios. De ello resulta una concentración de larvas de especies marinas estuarino-dependientes u oportunistas (de aquí en más marinas estuarino-relacionadas) o con exportación de larvas en la zona costera, en las inmediaciones de los estuarios para ingresar en ellos en una segunda etapa (Strydom, 2003). Las corrientes entrantes a los estuarios son el principal recurso que utilizan estas larvas para su transporte durante esta segunda etapa. Las características de la zona costera y del tipo de estuario son clave para determinar el mecanismo utilizado por las larvas. En ambientes macromareales (> 2 m) donde las corrientes de mareas son importantes, los organismos tienden a generar ritmos cíclicos de movimiento vertical para beneficiarse de las mareas. A este mecanismo se le denomina transporte

selectivo por corrientes de marea (Selective Tidal-Stream Transport). Para el ingreso a los estuarios, este mecanismo consiste en que las larvas se acercan a la superficie durante las mareas entrantes y se hunden hacia el fondo durante la marea saliente, donde la corriente es menor (Forward y Tankersley 2001). Esto genera un flujo neto de las larvas hacia los estuarios en cada ciclo de marea. En estos ambientes se ha observado incluso que algunas especies presentan un comportamiento innato (ritmo endógeno) de movimiento vertical sincronizado con la marea. En los estuarios micromareales (< 2m) las corrientes de marea son más débiles, y la circulación en los estuarios está principalmente dirigida por el viento y la descarga fluvial (ej. Snedden et al. 2012). En general estos estuarios suelen tener una desembocadura más angosta y presentar menor influencia marina que en los estuarios macromareales. No se han registrado organismos con ritmos endógenos relacionado a las mareas en estos ambientes, por lo que la señal que les indica la presencia de una corriente de agua entrante debe ser externa. Algunos estudios en este tipo de ambientes mencionan la importancia de las corrientes de marea para el ingreso de larvas a los estuarios (ej. Strydom y Wooldridge, 2005), mientras que otros destacan la importancia del viento y la brisa marina (Bruno et al. 2014, 2018; Martins et al. 2007). El ingreso de larvas en los ambientes micromareales es mucho menos conocido y no está claro si existe un mecanismo general que explique las diversas situaciones.

Lagunas costeras con conexión intermitente como caso particular de estudio

Las lagunas costeras con conexión intermitente al océano (*Intermitently closed/open lagoons and lakes*, ICOLLs) son un tipo particular de estuario que se encuentran en costas de latitudes medias y constituyen un 15 % de los estuarios situados en regiones micromareales (McSweeney et al. 2017). Estos ambientes sustentan importantes servicios ecosistémicos y están sujetos a diferentes presiones ambientales y antrópicas (ej. apertura artificial de la barra, infraestructura vial), que modifican su hidrología y ponen en riesgo su integridad ecosistémica. Se caracterizan por una amplia superficie de agua con extensas zonas de escasa profundidad, comúnmente con profundidad promedio < 3-4 m. La circulación de estos sistemas está determinada principalmente por el ciclo de apertura y cierre de un canal sobre la barra de arena que determina la conexión con el mar. Asimismo, la descarga fluvial y el viento son determinantes para la circulación y para modular el intercambio laguna-océano durante el período de conexión con el mar. En función del estado de la barra (abierta: con canal, cerrada: sin canal) se han caracterizado diferentes condiciones dentro de las ICOLLs (Conde et al. 2000): i- La barra de arena está cerrada y la laguna se encuentra separada del océano. La

descarga de los tributarios y las precipitaciones desencadenan el aumento del nivel de agua en la laguna, en este período el agua en la laguna es dulce y las condiciones son relativamente estables. ii- Cuando el nivel de agua dentro de la laguna es relativamente alto, la barra de arena se rompe por la presión hidrostática dentro de la laguna y el olejae marino, y permite la conexión con el mar a través de un canal (barra abierta) por el cual ocurre la descarga de agua de la laguna al mar (Conde et al. 2019; Teixeira, 2019). iii- Ocurre la intrusión de agua marina a la laguna en la zona cercana a la barra y si las condiciones son propicias (ej. viento) la intrusión puede alcanzar toda la laguna (Conde et al. 2000). Durante este período se alternan sucesivamente descargas de la laguna e intrusiones marinas (Whitfield et al. 2012) iv) La barra de arena se vuelve a formar por la deposición lateral o perpendicular de arena y quedan separadas nuevamente (Conde et al. 2000; Conde et al. 2019). Cuando estos depósitos de arena son relativamente recientes y no han alcanzado cierto nivel de altura el oleaje de las tormentas marinas puede llegar a romper nuevamente la barra y reabrir el canal en la barra.

La dinámica de la barra es relativamente compleja y en muchas ICOLLs existe un manejo de apertura artificial de la barra con el fin de controlar las condiciones dentro de las lagunas y beneficiar actividades económicas que se desarrollan en la zona (ej. Conde et al. 2019). Varios estudios de modelación hidro-morfodinámica se han enfocado en ver la dinámica del canal en el momento inmediatamente posterior a la apertura de la barra (McSweeney et al. 2018; Teixeira, 2019). El conocimiento acerca de la dinámica del agua en la zona de influencia marina de las ICOLLs y en el canal de entrada durante la fase de barra abierta es similar a la conexión de las lagunas costeras de regiones micromareales que presentan permanentemente con el mar. En estos ambientes, la marea suele tener escasa relevancia y solo influiría en el canal y sus inmediaciones (Fiandrino et al. 2017; Teixeira, 2019). Sin embargo, las elevaciones del nivel del mar por factores atmosféricos pueden ser importantes (Santoro et al. 2011; Saraceno et al. 2014), y se pueden propagar dentro de las ICOLLs (ej.Teixeira, 2019). El viento puede generar cierta variabilidad, y se ha observado un aumento en el nivel del mar asociado a viento en dirección a la tierra (onshore), y una disminución del nivel del mar generado por el viento en dirección al mar (offshore) (D'Onofrio et al. 2008; Verocai et al. 2016). Asimismo, la descarga de los afluentes es otro factor relevante para la dinámica del agua y es necesaria para mantener el canal abierto (McSweeney et al. 2017; Whitfield et al. 2012). Durante el estado de barra cerrada el flujo de agua entre la laguna y el océano es mínimo. En este período se puede observar un rebase de agua de la laguna sobre la barra de arena (overtopping) sin romper la barra de arena o, por el contrario, que la ola sobrepase la barra de arena y alcance la laguna (overwashing) (Kemp y Froneman, 2004; Whitfield et al. 2012).

Las especies que habitan estas lagunas y la zona marina adyacente presentan diferentes ciclos de vida y estrategias reproductivas (ej..Potter et al. 2015), y por tanto la conectividad laguna-océano las afectan de forma diferente. Por ejemplo, durante la fase de barra cerrada cuando las condiciones de salinidad son estables y típicamente salobres a dulces, predominan las especies estuarinas que son favorecidas por dichas condiciones (Strydom et al. 2003; Netto y Fonseca, 2017). Las especies que requieren transitar entre ambos sub-sistemas dependerán en gran medida de que ocurran las condiciones favorables para su traslado, es decir condiciones de barra abierta. El ingreso de estadíos tempranos es mayor durante la fase de barra abierta, cuando la señal en la zona costera que indica la presencia de la laguna es más intensa (Tweddle y Froneman, 2017; Whitfield et al. 2012). Igualmente, los eventos de overwashing cuando la barra está cerrada, han sido planteados como un mecanismo adicional para el ingreso de larvas y juveniles en algunas lagunas costeras (Cowley et al. 2001; Kemp y Froneman, 2004). El conocimiento actual sobre la incidencia de la dinámica de la barra en las comunidades de peces y decápodos en las ICOLLs proviene mayoritariamente de estudios centrados en juveniles y adultos (Lill et al. 2012; Tweddle et al. 2016) en comparación con los estudios centrados en estadíos larvales (Strydom et al. 2003; Macedo-Soares et al. 2009). Mucho menos se conoce acerca de la influencia de la conexión intermitente laguna-océano en las condiciones ambientales y el meroplancton en la zona marina adyacente (ej.Strydom, 2003; Vorwerk y Froneman, 2009). Por lo que son relevantes estudios en estos estadíos y además que permitan evaluar la situación de las poblaciones en ambos ambientes (laguna y mar adyacente) de forma simultánea.

Lagunas costeras de Uruguay y área marina adyacente

La costa Atlántica del Uruguay presenta una serie de ICOLLs (José Ignacio, Garzón, de Rocha y de Castillos), con conexión periódica al Océano Atlántico a través de un canal que se abre sobre la barra de arena, causando variaciones en las condiciones abióticas (ej. salinidad, temperatura, turbidez) y en las comunidades biológicas (ej. Bonilla et al. 2005; Rodríguez-Gallego et al. 2015; Espinosa et al. 2019). Estas lagunas y la zona marina adyacente han sido declaradas áreas naturales protegidas que integran el Sistema Nacional. A su vez, las lagunas han sido reconocidas por convenciones internacionales debido a la presencia de numerosas especies, a su alta productividad biológica y por los servicios ecosistémicos que ofrecen. Entre los servicios ecosistémicos que brindan las lagunas se destaca las pesquerías artesanales por su valor social, ecológico y cultural.

Las principales especies capturadas por la pesquería artesanal dentro de las lagunas son especies estuarinas tales como *Brevoortia aurea* (lacha), *Odontesthes argentinensis* (pejerrey), *Callinectes sapidus* (cangrejo sirí) (Machado et al. 2011; Uscudum, 2014; Rodríguez, 2016). Otras especies que son objeto de estas pesquerías son especies marinas que ingresan en determinados momentos a la laguna, tales como *Paralychthys orbignyanus* (lenguado), *Micropogonias furnieri* (corvina), *Mugil lisa* (lisa), *Penaeus paulensis* (camarón rosado) (Norbis y Galli, 2004; Fabiano y Santana, 2006; Mellado et al. 2014). Las pesquerías artesanales que operan en la zona marina se centran en especies marinas costeras tales como *Engraulis anchoíta* (anchoa), *Pomatomus saltatrix* (anchoa de banco), corvinas y lenguados (Vögler et al. 2020).

La dinámica de la barra es clave para el funcionamiento ecosistémico de las lagunas y la zona marina adyacente. Varias de las especies marinas que son capturadas por la pesquería artesanal de la laguna ingresan durante el estadío larval o juvenil. Por ejemplo, la zafra de *F. paulensis* y *C. sapidus* es de suma importancia para la economía de estos pescadores y la misma presenta grandes variaciones interanuales dependiendo de la eficiencia del reclutamiento de las larvas dentro de las lagunas (Fabiano y Santana, 2006). El plan de manejo del Paisaje Protegido Laguna de Rocha reconoce a la dinámica de la barra y a los peces y decápodos de interés comercial como objetos focales de conservación y establece medidas de manejo para los mismos. Asimismo, en esta laguna existe una legislación específica para el manejo de la apertura artificial de la barra por parte de las autoridades locales.

En Uruguay, la mayoría de los estudios sobre los peces y decápodos en las lagunas costeras también están enfocados mayoritariamente en adultos (Fabiano y Santana, 2006; Mellado et al. 2014; Uscudum, 2014) en comparación con los estadíos larvales (Machado et al. 2011). De hecho, no existen antecedentes de estudios sobre la comunidad larval de decápodos. Numerosos estudios han abordado la influencia del mar en las condiciones abióticas y bióticas dentro de las lagunas costeras (Bonilla et al. 2006) y citas mencionadas). Sin embargo, poco se conoce sobre los efectos de las lagunas en los procesos ecológicos que ocurren en la zona marina adyacente. Por tanto, a pesar de la importancia de las lagunas costeras y el área marina adyacente para la conservación de ecosistemas lacustres y marinos, existen aún interrogantes sobre los efectos de la conectividad laguna-océano en ambos sub-sistemas.

Aproximación metodológica

Las ICOLLs y el mar adyacente son ambientes estrechamente ligados, y para comprender su funcionamiento es necesario estudiar el sistema en su conjunto (Able, 2005). Si bien en la fase

de barra cerrada se generan condiciones relativamente estables dentro de las ICOLLs, durante la fase de barra abierta las condiciones ambientales pueden variar considerablemente (Conde et al. 2000; Rodríguez-Gallego et al. 2015; Espinosa et al. 2019). Ciertos atributos de la conexión entre los dos ambientes (ej. frecuencia, duración, momento del año) son relevantes para determinar variaciones en las comunidades biológicas que las habitan (Strydom et al. 2003; Netto y Fonseca, 2017). Esto es particularmente relevante para los peces y decápodos que requieren moverse entre la laguna y el mar para completar sus ciclos de vida, y que poseen larvas planctónicas muy vulnerables a la advección. La presencia de estas larvas a su vez, está fuertemente ligada a la época y área de reproducción de los adultos. En ambientes subtropicales la principal época de reproducción de los peces y decápodos es entre primavera y otoño (Anger et al. 1994; Vizziano et al. 2002; Uscudum, 2014), aunque algunas especies pueden reproducirse durante todo el año (ej.Acha y Macchi, 2000).

Los estudios en campo son una aproximación muy utilizada en ecología acuática para obtener datos durante períodos prolongados de tiempo, lo que permite evaluar espacial y temporalmente procesos ecológicos. Esto es particularmente relevante para ambientes o procesos poco conocidos, ya que la acumulación de evidencia empírica proporciona las bases para la generación de teorías, modelos conceptuales, y para entender el funcionamiento de los sistemas acuáticos en general, entre otros (Forward et al. 2003; Whitfield et al. 2012; Conde et al. 2019). Para poder comparar y evaluar el intercambio larval entre ambientes es fundamental realizar estudios de campo que contemplen mediciones in situ y colecta de organismos de forma simultánea en la laguna y el mar (Able, 2005). A su vez, el ingreso de larvas de especies marinas estuarino-relacionadas y estuarinas con exportación de larvas a las ICOLLs requiere un abordaje a distintas escalas, que abarquen tanto los ciclos estacionales de reproducción, la dinámica de apertura y cierre de la barra y los ciclos de intercambio de agua entre ambos sub-sistemas. Sin embargo, en ocasiones es difícil implementar estudios de campo que abarquen todas las escalas temporales y espaciales, dado que la variabilidad ambiental que modula el intercambio de agua entre ambientes es impredecible. Por tanto, abarcar todas las escalas requiere una complejidad logística, y elevados costos de recursos materiales y humanos.

El desarrollo de la tecnología computacional de los últimos años y su mayor accesibilidad ha permitido incrementar el uso de la modelación hidrodinámica como una herramienta complementaria para trabajar a diferentes escalas espacio-temporales en estudios ecológicos. Esta herramienta nos permite simular espacialmente en dos o tres dimensiones la circulación del agua y los procesos ecológicos de interés en los sistemas acuáticos (ej. Faillettaz et al. 2018; Dias et al. 2021). Por tanto, son muy útiles para entender patrones observados

25

empíricamente, determinar los flujos entre los estuarios y el océano e inferir procesos ecológicos asociados (Yannicelli et al. 2012; Des et al. 2019). La modelación hidrodinámica se puede implementar utilizando datos obtenidos en campo, datos obtenidos a través de reanálisis y satélites, o con una combinación de ambos. Otra ventaja que presenta es que se pueden estudiar e incluso generar escenarios simulando condiciones ambientales que sean relevantes para entender la conectividad e intercambio larval entre ambientes pero que son muy difíciles de capturar por estudios de campo, como episodios de corta duración o eventos que se dan cada varios años (ej. Martins et al. 2007; Des et al. 2019).

Esta tesis utilizó de manera combinada muestreos de campo y modelación hidrodinámica abarcando estudios de diferentes procesos ecológicos que comprenden escalas temporales que varían entre horas y un año (Fig. IG1). Esta aproximación permitió comprender con un buen nivel de detalle cual es el rol de las ICOLLs y el mar adyacente para los estadíos tempranos de peces y decápodos, cómo inciden los factores físicos en la retención e intercambio larval entre ambientes y cuáles podrían ser los posibles mecanismos utilizados por las larvas para el ingreso a lagunas costeras. Este enfoque, asimismo tiene el potencial para evaluar las implicancias en el reclutamiento de las especies y pautar posibles recomendaciones para el manejo de la barra de arena. En esta tesis se utilizó como caso de estudio a la Laguna de Rocha y el área marina adyacente.



Salidas de campo

Figura IG1. Diagrama que indica los factores biológicos y físicos, y las escalas temporales involucradas en la evaluación del intercambio de agua, sal, clorofila-a, seston y larvas entre la Laguna de Rocha y la zona marina adyacente. Asimismo, se indican las herramientas metodológicas (salidas de campo y modelación hidrodinámica) utilizados en esta tesis para abordar las preguntas.

Hipótesis y predicciones

El intercambio de larvas de peces y decápodos entre la Laguna de Rocha y la zona marina adyacente está fundamentalmente determinado por procesos físicos y biológicos cuyo resultante depende del grupo ecológico considerado. Las especies que completan todo su ciclo de vida en la laguna o en el mar, permanecen en esos ambientes aun cuando la barra esté abierta y exista flujo de agua entre ambos sub-sistemas. Bajo las mismas condiciones, las larvas pertenecientes a los grupos ecológicos marino estuarino-relacionados o estuarino con exportación de larvas atraviesan el canal de comunicación entre la laguna y el océano. Para ello, por ejemplo, podrían detectar la ubicación de las lagunas y congregarse en la zona marina adyacente, de manera que cuando se establezca la conexión entre ambos ambientes y se produzca la intrusión de agua marina ingresen al estuario. Esta distribución y comportamiento de las larvas de acuerdo al grupo ecológico deja de operar durante eventos extremos, por ejemplo, condiciones de gran descarga de agua dulce o de fuerte oleaje y elevado nivel del mar, que advectan fuera de la zona de cría las larvas competentes, impidiendo o forzando el ingreso de larvas a la laguna o su exportación al mar.

En función de la hipótesis se plantean las siguientes predicciones acerca del ingreso de larvas de peces y decápodos a la Laguna de Rocha, las cuales se organizan según el estado de la barra:

Estado de barra abierta

 i) dentro de la laguna la abundancia de larvas de especies marinas estuarinorelacionadas o estuarinas con exportación de larvas aumentará en la zona más cercana a la desembocadura con el ingreso de agua marina a la laguna.

 La abundancia de los grupos ecológicos que no requieren atravesar el canal durante su ciclo de vida no se verá afectada por la conectividad laguna-océano.

 iii) Niveles elevados del mar inducidos por factores astronómicos y atmosféricos favorecerá la entrada de agua marina a la laguna

iv) Elevados flujos de descarga fluvial impedirán o limitarán el ingreso de agua marina a la laguna.

Condiciones de barra cerrada

 v) Durante eventos de overwashing se registrará la presencia de larvas de especies marinas estuarino-relacionadas o estuarinas con exportación de larvas dentro de la laguna en la zona más cercana a la desembocadura.

Objetivo general y específicos

Objetivo general

Evaluar las condiciones de ocurrencia y los factores forzantes del transporte de larvas de peces y decápodos entre la Laguna de Rocha y la zona marina adyacente mediante una combinación de aproximaciones metodológicas: muestreos de campo y modelación hidrodinámica.

Objetivos específicos

1) Evaluar *in situ* el efecto de la conexión laguna-océano sobre la distribución de larvas de peces y decápodos en la zona centro-sur de la laguna y la zona marina adyacente.

 Evaluar *in situ* los efectos de la conexión laguna-océano en las condiciones ambientales –ej. temperatura, salinidad, seston, clorofila-a- de la zona centro-sur de la laguna y la zona marina adyacente.

3) Evaluar *in situ* los efectos de los principales forzantes (ej. viento, precipitaciones) en la presencia y distribución de larvas en la zona centro-sur de la laguna y la zona marina adyacente.

4) Evaluar el papel e importancia relativa del nivel del mar, precipitaciones y viento sobre el intercambio de agua entre la zona centro-sur de la laguna y el mar adyacente bajo condiciones de barra abierta mediante una aproximación de modelación hidrodinámica.

5) Evaluar la frecuencia y el alcance de las intrusiones marinas dentro de la laguna durante la fase de barra abierta, bajo distintas condiciones de nivel del mar, precipitaciones y viento mediante una aproximación de modelación hidrodinámica.

Capítulo I: Species-specific traits and the environment drive ichthyoplankton fluxes between an intermittently closed-open lagoon and adjacent coastal waters

Irene Machado Baranzano

Machado et al. (2021). Estuarine, Coastal and Shelf Science, (261) 107549.

Abstract

This study evaluated the connectivity between an intermittently closed-open lagoon (LR) and adjacent coastal waters (CW), and the influence of that connection on ichthyoplankton assemblages. We performed field surveys along a year in LR and CW to capture different sandbar states (open/ closed) and lagoon-sea connectivity processes (e.g. lagoon discharges, marine intrusion, overwashing). Results showed differences in environmental conditions and ichthyoplankton communities between LR and CW, and also evidenced different mechanisms of exchange of water and ichthyoplankton. At least three estuarine species were found to spawn and use LR as a nursery ground. Larval stages of six marine species were found at CW. Environmental factors (e.g. wind and runoff) and species-specific traits (e.g. life cycle strategy, spawning season) determined ichthyoplankton exchange vs. retention. Marine estuarinerelated species entered LR mostly during summer-autumn, at their peak abundance in CW. Sandbar closure did not impede the entrance of these species. Overwashing events (closed bar) and light onshore winds during the open-sandbar period were the most important process that promoted the transport of these larvae into LR. Conversely, there was no evidence of entrance of marine estuarine-independent larvae to LR. Eggs and larvae of estuarine species that spawned within LR were effectively retained there, except when heavy rains led to severe lagoon discharges. Similarly, unusual strong onshore winds advected eggs from CW to LR, possibly reducing their survival. Generally, eggs were more vulnerable to drift than larvae. Many of the estuarine larvae that drifted out of the lagoon seemed to survive, suggesting a loss of individuals from the lagoon population but a potential contribution to the genetic flux among coastal populations.

Keywords: coastal lagoon, coastal waters, ichthyoplankton, connectivity,

Southwestern Atlantic, Uruguay

Resumen

Este estudio evaluó la conectividad entre una laguna costera con conexión intermitente al océano (LR) y la zona marina adyacente (CW) y su influencia sobre la comunidad de ictioplancton. Se realizaron muestreos de campo a lo largo de un año en LR y CW para obtener muestras correspondientes a diferentes estados de la barra (abierto o cerrado) y procesos en la conectividad laguna océano (ej. descargas de la laguna, intrusiones marinas, *overwashing*). Los resultados mostraron diferencias en las condiciones ambientales y en la comunidad de larvas de LR y CW y se evidenciaron diferentes mecanismos de intercambio de agua e

ictioplancton. Al menos tres especies estuarinas desovaron o utilizaron a LR como área de cría. Los estadíos larvales de seis especies marinas fueron registrados en CW. Factores ambientales (ej. viento y precipitaciones) y características especie-específicas de los organismos (ej. estrategia del ciclo de vida, época de desove) determinaron el intercambio vs. la retención. Las especies marinas estuarino-relacionadas entraron a LR mayormente en verano-otoño, cuando ocurrió la mayor abundancia en CW. La ausencia del canal sobre la barra no impidió el ingreso de estas especies. Los eventos de overwashing y vientos suaves en dirección a la tierra (onshore) durante la fase de barra abierta fueron los procesos más importantes implicados en el transporte de esas larvas hacia LR. Contrariamente, no hubo evidencia de entrada de larvas marinas estuarino-independiente a LR. Los huevos y larvas de especies estuarinas que desovaron dentro de LR fueron retenidas dentro de la laguna, excepto cuando elevadas precipitaciones generaron una fuerte descarga de la laguna hacia el mar. Asimismo, una fuerte e inusual tormenta de mar advectó huevos de CW hacia LR, posiblemente reduciendo su supervivencia. Generalmente, los huevos fueron más vulnerables a la advección. Muchas de las larvas estuarinas advectadas hacia la zona costera sobrevivieron en esa zona, sugiriendo por un lado la pérdida de individuos de la población de LR y por otro lado una contribución al flujo genético entre poblaciones costeras.

Introduction

Most marine fish and invertebrate species produce free and small early-stages which are part of the plankton. These incompletely developed individuals are highly vulnerable to unsuitable conditions like starvation and environmental variability, and it was early recognized that survival during these stages often regulates recruitment and adult population size (Cowan and Shaw 2002, Pineda 2007). Recruitment theories have thus focused on the environmental modulation of larval survival, and they generally assume that while spawning occurs within relatively fixed time-frames along the year cycle, hydrographic conditions and plankton production show higher inter-annual variability (e.g. Wootton and Smith 2014). Recruitment variability can result from diverse processes operating on different time and space scales, and represents an integrated process acting throughout pre-recruit life (Houde 2008). Specifically, the Member/ Vagrant Hypothesis (Sinclair 1988, Sinclair and Iles 1989) suggests that egg and larval retention versus advection out of nursery areas is a primary determinant of recruitment success. According to that hypothesis spawning aggregations in fish populations (stocks) often match geographic areas where long term average conditions favor offspring retention and maintenance of population units by ensuring effective life cycle-closure. These areas are characterized by the presence of predictable hydrographic structures (e.g. fronts) but nonetheless subjected to seasonal and interannual variability (Iles and Sinclair 1982). Interannual deviations from long-term mean conditions may impair retention and lead to loss of early stages from areas inhabited by the parental stock, and thus to failure in the recruitment to an adult population in that particular year (Sinclair and Iles 1989).

Coastal lagoons and adjacent sea waters are closely linked environments, but radically different in terms of morphology, depth, hydrography and salinity regimes. Exchange of water, nutrients and organisms between lagoon and sea play key roles in the structure and functioning of these environments. Increased urbanization and other anthropic impacts threaten these environments and their biological resources (Esteves et al. 2008; El Mahrad et al. 2020). Intermittently closed-open lagoons (ICOLLs) are separated from the sea by a sand barrier. Opening/closing of the connection between lagoon and sea typically depends on the height of the sandbar, the water level inside the lagoon and other physical processes, e.g. runoff and wind (Conde et al. 2019 and references therein). The connection occurs through breaches in the sand bar and it usually implies abrupt shifts in water conditions and in the plankton within the ICOLL (e.g. Conde et al. 2000, Bonilla et al, 2005, Tweddle and Froneman 2017). Little is known regarding the influence of that connectivity on abiotic and biotic conditions in the adjacent coastal waters (e.g. Strydom 2003, Vorwerk and Froneman 2010, Costalago 2018).

Species inhabiting the lagoons and the sea show different life cycles and reproductive strategies (e.g. Potter et al. 2015), and therefore the connectivity between ICOLLs and coastal waters will likely affect them differently. When the sandbar is closed, more stable conditions ensue within the lagoons, favoring the growth of estuarine species (e.g. Netto and Fonseca 2017). On the other hand, an open, active connection is crucial for fishes whose life cycles involve the transit between ICOLLs and coastal waters (Tweddle and Froneman 2017). Young estuarine-dependent fishes may also take advantage of overwashing events to enter ICOLLs, even when the sandbar is closed (Cowley et al. 2001, Kemp and Froneman 2004). Overwash of the berm is usually of short duration driven by strong onshore winds, particularly during high tides. Under these conditions marine waves may flow over the sandbar without actually opening a breach, but still pushing significant amounts of marine water into the ICOLLs.

Studies concerning temporal variability in fish assemblages in ICOLLs have mainly focused on juvenile or adult stages (e.g. Jones and West 2005, Taddese et al. 2018) rather than on early stages (e.g. Macedo-Soares 2009). Comparative studies between sea and estuaries have been suggested as a necessary avenue of research in order to advance knowledge about fluxes of organisms between both environments, and on processes affecting habitat use by

fishes (Able 2005). Understanding the influence of lagoon-sea connectivity on water conditions and assemblages of early life stages of fish is crucial for sustainable fisheries management and biodiversity protection of lagoon estuaries. To our knowledge, no previous studies have tackled the consequences of lagoon-sea connectivity on the ichthyoplankton of both ICOLLs and coastal waters simultaneously. The present study aimed to assess the influence of the connectivity between a South American ICOLL and the adjacent sea on ichthyoplankton exchange. The sampling design covered different sandbar states and simultaneous sampling in both lagoon and coastal waters during an annual cycle. The working hypothesis was that movement of ichthyoplankton between the lagoon and adjacent coastal waters depends on the match between intrinsic, species-specific traits (e.g. life cycle strategy, spawning season) and environmental conditions (e.g. sandbar state, lagoon discharge, marine intrusions). Thus, entrance of early stages of marine estuarine-related species to the lagoon will occur when their abundance is high in coastal sea waters and the sandbar is open. Conversely, minimal exchange is expected for estuarine and marine species when the sandbar is closed, regardless of their abundance.

Material and methods

Study area

Laguna de Rocha (LR) is a shallow ICOLL (average depth = 0.6 m, surface = 72 km²) on the subtropical South West Atlantic (34 ° 38 'S - 54 ° 17' W, Uruguay, Fig. I1) (Rodríguez-Gallego et al. 2017). Adjacent coastal waters (CW) are characterized by a microtidal regime. LR connects with the sea by a narrow channel that opens through a sand barrier. When LR is closed, runoff increases water level inside the lagoon to a point where the sandbar breaches (open state). Once the connection is established, the lagoon discharges excess water into the coastal sea and intrusion of marine waters generally follows so long as sea level is higher than lagoon water level. Lagoon-sea exchange persists until littoral sediment dynamics rebuild the sandbar. While the berm remains low, high sea level and waves (e.g. sea storms) can overwash the sandbar or reopen the inlet (Conde et al. 2000, 2019). The sandbar inlet opens every year, either naturally or artificially, often more than once per year. Artificial openings are frequent in winter or spring. The lagoon-sea exchange is highly dynamic and may induce steep abiotic (e.g. salinity, turbidity) and biological variability inside the lagoon (e.g. Bonilla et al. 2005, Rodríguez-Gallego et al 2017, Espinosa et al. 2019). The brackish plume of the Río de la Plata Estuary may reach CW, especially during autumn and wintertime when southeastward winds push the plume northwards towards the Brazilian coast (Piola et al. 2008). In contrast,
northwestward winds favor marine influence on the Uruguayan shelf during warm months (Piola et al. 2008).

Laguna de Rocha is a Ramsar site, a MaB Biosphere Reserve, and part of the National System of Protected Areas. It constitutes a feeding and nursery area for important fish and invertebrate species (Fabiano and Santana 2006; Norbis and Galli 2004) and for resident and migratory aquatic birds (Aldabe et al. 2019). It has also been suggested as a spawning site for marine coastal fish (e.g. croaker and menhaden, Vizziano et al. 2002, Machado et al. 2011, Rodríguez 2016). Artisanal fisheries within LR target silversides, soles, croakers, shrimps and crabs (Fabiano and Santana 2006, Mellado et al. 2016).



Figure I1. A) Location of Laguna de Rocha and coastal waters. The spatial location of sampling stations (black circles) is indicated.

Sampling and laboratory procedures

Records of sandbar state (open/closed) and qualitative observations regarding occurrence of significant events such as strong lagoon discharges, marine intrusions and overwashing were provided by Laguna de Rocha rangers. Rainfall and wind data were recorded at a station 20

km north of the lagoon (Rocha station) and provided by the National Meteorological Institute (INUMET).

Sampling was designed to evaluate the influence of lagoon-sea connectivity on water abiotic conditions and the exchange of ichthyoplankton. The first sampling trip was conducted in February 2016 and the last one in February 2017. A total of 15 sampling trips (S1 to S15) were carried out within LR. These were conducted in four fixed stations placed 3 - 5 km apart (Center = Stn1, South = Stn2, Southeast = Stn3, east narrow inlet = Stn4, Fig. I1), except for S1 to S4 when sampling was conducted in stations Stn1 and Stn2 only (Table IS1, Supplementary material). At CW, a total of 12 samplings were carried out in two stations at a distance of approximately 300 - 500 m from the shore (Stn5: off the mouth of LR, and Stn6: 5 km East of Stn5). Three sampling trips in CW had to be canceled due to adverse weather conditions for navigation (Table IS1 in Supplementary Material). Stations within LR differed in their distance to the inlet and thus in the expected degree of marine influence, while CW stations were expected to be subjected to the influence of the LR discharge to a different extent (Fig. I1). Sample trips to LR and CW were conducted in consecutive days whenever possible, or within the shortest time interval depending on sea conditions. During periods when the sandbar was closed, sampling trips were conducted every 45-60 days throughout the year. When the sandbar opened, samples were taken every 7-15 days in order to obtain at least two consecutive samplings during 15 days (Autumn) and 45 days (Spring), starting as soon as conditions allowed; i.e. two to five days after bar-breaching.

Temperature, salinity and turbidity were measured at each station, near the bottom (LR) or one meter below the surface (CW), with electronic sensors (multiparameter Horiba U-50). Water column depth (Z, hand-held depth probe) and Secchi depths (SD, 20 cm disk) were also recorded and subsurface water samples collected with a bucket for chlorophyll-a (Chl-a) and seston (TPM) determination. All samples and measurements were performed by triplicate.

Water samples were maintained in dark and cool conditions while transport, and once in the laboratory they were filtered through GF/F filters for Chl-a determination and through GF/C filters for suspended solids. Chl-a concentration was quantified spectrophotometrically following a 24 h cold ethanol extraction (Jespersen and Christoffersen 1987). Sample volumes for Chl-a ranged from 0.25 to 0.5 L in LR and 0.4 to 1 L in CW. The total content of seston and inorganic material (PIM) was determined as the weight difference in previously dried and burned filters (Parsons et al. 1984); for those analyses the volume of water filtered ranged from 0.05 to 0.3 L in LR, and 0.25 to 0.75 L in CW.

At each station, ichthyoplankton was collected by triplicate oblique hauls of a conical net (65 cm diameter, 500 μ m mesh size) in CW and an epibenthic sledge trawl (100 x 100 cm, 500 μ m mesh) in LR. Typically, tows lasted for 5 minutes at a speed of 2 knots. Flowmeters attached to the nets were used to estimate the volume of filtered water, which on average was 42 m³ in LR and 38 m³ in CW. The abundance of organisms is reported as number per 100 m³.

Fish eggs and larvae were counted and identified under a stereoscopic microscope to the lowest possible taxon, using regional keys and taxonomic guides (e.g. Ciechomski 1968, Weiss 1981, Bonecker and Castro 2006). Unknown egg taxa were characterized according to morphological characteristics (e.g. egg diameter, presence and size of the oil drop, presence of pigment, perivitelline space) and coded as Type 1 to n.

Data analysis

The relationships between environmental variables were determined by Spearman correlations, and a p value of 0.05 was taken as significance limit in all cases.

Olmstead-Tukey diagrams (frequency of occurrence vs. abundance plots, Sokal and Rohlf 1981) were used to define ecological dominance of species into the following categories: dominant, common, occasional and rare. The following criteria were applied: Dominant (species with higher than verage frequency and relative abundance); Common (species with lower relative abundance, but higher relative frequency than the average); Occasional (species with higher relative abundance, but lower relative frequency than the average); Rare (species with lower relative abundance and frequency than the average). Numbers in replicate samples were averaged to derive a single estimate per station and time. All analyses were performed separately for eggs and larvae.

Species were also classified by the guild approach following Potter et al. (2015), according to the use of estuaries by fish. That classification comprises several guilds in four categories. The *Marine* category included the guilds *Marine Stragglers* (MS), *Marine-Estuarine Opportunists* (MEO) and *Estuarine Dependent* (MED); the *Estuarine* category included the guild *Estuarine and Marine* (EM); the *Freshwater* category included the guilds, nor to the category *Diadromous*.

The overlap in species of ichthyoplankton assemblages between LR and CW for each sampling date was evaluated with the Whittaker Index (Beta diversity, β ; Whittaker 1972), so that β = S / α -1, where S is the number of species for each date in the entire area (LR plus CW) and α represents the average number of species in each site (LR and CW) and date. This index

ranges from 0 when all taxa are shared by both assemblages and 1 when they have no common taxa. This information was used to explore the exchange of ichthyoplankton between LR and CW. Eggs and larvae considered for this analysis included unidentified species characterized morphologically.

A non-multidimensional scaling (NMDS) analysis was conducted (R Vegan package) to perform a station ordination based on a Bray-Curtis dissimilarity matrix of transformed abundances (log (x + 1)). Taxa with abundance lower than 1% were excluded from this analysis (Kruskal 1964). This analysis allowed to visualize gradual temporal changes (e.g. decrease/increase in taxa abundances) as well as similarities between assemblages.

Results

Sandbar state, lagoon-sea connectivity and environmental variables

The first and the last sampling trips were conducted in summer when the sandbar was closed (Table IS1 in Supplementary Material). Two breaches occurred during the study period, the first in autumn (April) and the second in spring (October). The first breach followed an historical precipitation event (300 mm in two days). Several events of heavy rains (> 50 mm d⁻¹) followed from May through September, which kept the sandbar open until October (Fig. I2). An unusual strong sea storm (wind gusts up to 30 m s⁻¹) and a sea level increase produced the second opening of the recently settled sandbar in late October (Fig. I2). Additionally, two overwashing events were recorded associated to strong onshore S and SE winds (Fig. I2), the first in summer 2016 (March) and the second in summer 2017 (February).



Figure I2. Weather conditions during the study period at a meteorological station located 20 km north of the lagoon. A) Daily precipitation (mm) (left axis) and cumulated precipitation (mm) (right axis). B) and C) hourly wind (ms⁻¹) during the first (B) and second (C) sandbar breaching. The arrows indicate u and v average per hour respect to the coastal line. Y-axis indicates the v-velocity (across-shore) and the X-axis the date. The horizontal arrow shows the u-velocity scale (along-shore). The vertical dashed lines indicate each sampling (S1 to S15), the black horizontal bars show the closed-sandbar state, and the white triangles indicate overwashing events.

Depth was markedly lower in LR than in CW (Table I1). Temperature followed the typical annual cycle in subtropical regions. The highest (summer) and lowest (winter) temperatures were recorded in LR. Salinity was generally higher in CW than in LR (Table I1, Fig. I3B). A sharp salinity decrease in both sites occurred in autumn (S3) during the first opening period, and salinity remained relatively low (<10 in LR, and <25 in CW) during most of the winter. Higher salinity was recorded from spring (S7) until end of summer in CW and occasionally in LR (Fig. I3B).

individual stations are also presented. LR stations: Stn1, Stn2, Stn3, Stn4. CW stations: Stn5, Stn6. Z: depth (m), SD: Secchi disk (cm), Tur: Turbidity (NTU), T: Temperature (°C), S: Salinity, TPM: seston (mg L⁻¹), PIM: particulate inorganic matter (mg L⁻¹), Chl-a: Chlorophyll-a (mg Table 11. Mean ± standard deviation (range) of environmental variables in Laguna de Rocha (LR) and the coastal waters (CW). Data for L⁻¹).

variables	Ч	CW	Stn1	Stn2	Stn3	Stn4	Stn5	Stn6
Z	1,2±0,4	9,1±1,7	1.4 ±0.26	0.87±0.27	1.35±0.27	0.94±0.36	7.2±1.0	10.4±0.75
	(0.45-2.0)	(6-11)	(1.2-2)	(0.45-1.3)	(1.0-1.9)	(0.5-1.6)	(6 – 8.9)	(8.5 - 11)
SD	62 ± 27	275 ± 190	59.7±29.4	59.1±22	58.3±28	89±37.8	299.5±234	337.6±240
	(20- 120)	(70- 800)	(20-117.5)	(30-85)	(20-100)	(30-120)	(70-800)	(126-800)
Tur	23,3 ± 28	0,8 ± 1,7	32.3±35.3	18.2±20.8	25.4±31.4	12.5±25.4	0.97 ±1.4	0.32±0.77
	(0-112.6)	(0-3.6)	(0-112.6)	(0-70)	(0-86.5)	(0-87.3)	(0-3.6)	(0-2.3)
ب	17,5 ± 4,4 (8.2-28.6)	17,0±4,2 (10.8- 22.6)	18.1±5 (8.5-28.6)	17.8±4.6 (8.2-24.5)	16.9 <u>+</u> 4.9 (9.1-24.8)	17.7±5.5 (11.4-25.5)	17.1±4.3 (10.8-22.6)	17.2±4.2 (11.1- 22.6)
S	18,7 ± 6,8 (1.1-30.7)	25, 4 ± 8,2 (6.5-33.3)	16.7 <u>±</u> 8.4 (1.2-30.7)	15.6±7.2 (1.1-29.2)	18.0±8.2 (6.3-30.7)	18.9±8.6 (7.6-30.7)	24.6±8.9 (6.8-32.5)	25.4±8.9 (6.5-33.3)
MAT	30 ± 24 (7.4-125.8)	13,6±8,2 (3.1-41.0)	44 <u>+</u> 33.9 (12.8- 125.8)	24.1±17.1 (9.2-69.0)	32.2±22.8 (7.4-65.5)	29.3±29.3 (11.6- 116.8)	12.0 <u>+</u> 8.5 (3.1-41.0)	9.6±5.5 (3.2-25.8)
MId	26.7±22.9	10.8±7.1	36.5±28.1	20.2±15.0	25.2±18.0	24.1±27.2	12.0 <u>+</u> 8.5	9.6±5.5
	(6.3-106.0)	(2.3-35.0)	(9.6-106.0)	(7.4-59.5)	(6.3-55.7)	(9.2-105.2)	(3.1-35.0)	(2.3-21.1)
Chl-a	3.9±2.8	2,5±2,4	5.2±3.7	2.9+2.0	3.9±2.2	3.7 <u>+</u> 2.4	2.4±1.9	2.6 <u>+</u> 2.8
	(0.5-12.7)	(0.1-10.8)	(0.6-12.7)	(0.5-6.3)	(0.9-7.3)	(1.6-10.2)	(0.3-7.9)	(0.1- 10.8)

Mean water turbidity was higher in LR, but also very variable. Turbidity increased after the first sandbar breach in LR, and a marked decrease was recorded after S11 (November 4th, Fig. I3C). Conversely, turbidity was always low in CW. Turbidity correlated with seston (TPM) and PIM (Spearman, r =0.79 and 0.78 respectively, N = 74 and p < 0.05 in both cases) and was inversely correlated to Secchi depth (Spearman, r = -0.92, N = 48, p<0.05). Turbidity and Secchi depth showed similar spatio-temporal dynamics (data not shown).

Chl-a < 5 ug l⁻¹ prevailed in both LR and CW until October 2016. Higher and more variable Chla was found from October and until the end of the sampling period. After both sandbar breaches, Chl-a decreased in LR whereas highest values were recorded in summer and spring 2016 (>10 ug l-1). Conversely, Chl-a in CW increased after the first sandbar breach and peaked in summer 2017 after the sandbar closed (Fig. I3D).

Stn1 in LR showed the highest depth, turbidity, seston, PIM and ChI-a while the station closest to the inlet channel (Stn2) showed the lowest depth, turbidity, and ChI-a (Table I1). In CW, the station closest to the lagoon inlet (Stn5) was shallower, more turbid, and with higher seston and PIM.



Figure I3. Temporal dynamics in environmental variables during the study period in Laguna de Rocha (four stations, circles) and in the coastal waters (two stations, squares). A) temperature, B) salinity, C) turbidity and D) Chlorophyll-a. Horizontal black bars on top indicate closed-sandbar state and white triangles overwashing events (top). The grey bars indicate the season (bottom).

Ichthyoplankton composition and ecological guilds

A total of 18 taxa were identified at the egg stage (11 in LR and 10 in CW). Five taxa were determined to genus or species, whereas the remaining were coded as Types 1 to 13 (Table IS2 in Supplementary Material). Three taxa (Types 1, 2 and 6) were recorded in both LR and CW. According to Olmstead-Tukey analysis, *Brevoortia aurea*, Types 6, 10 and 12 were dominant in LR; *Odontesthes argentinensis* and Type 9 were common, and Type 11 was

occasional (Table I2). In CW, the dominant taxa were *Anchoa marinii*, and Types 1 and 4, while *Engraulis anchoita* and Type 6 were common, and Type 2 occasional (Table 2). Remaining taxa were classified as rare, in both sites.

Twelve taxa were found in larval stage (9 in LR and 9 in CW). One species remained unidentified (Table IS2 in Supplementary Material). Six species were found at both sites. *Brevoortia aurea* and *O. argentinensis* were classified as dominant in LR, whereas *Syngnathus folletti* as common (Table I2). In CW, *E. anchoita*, *B. aurea*, *Micropogonias furnieri*, and *Paralonchurus brasiliensis* were classified as common (Table I2). Remaining species were classified as common (Table as a common (Table I2). The CW, *E. anchoita*, *B. aurea*, *Micropogonias furnieri*, and *Paralonchurus brasiliensis* were classified as common (Table I2). Remaining species were classified as rare.

Identified species belonged to three ecological categories (Marine, Estuarine and Freshwater) and five guilds (4 in LR and 4 in CW). The FS guild was exclusive to LR, while the MS guild was exclusive to CW (Table IS2 in Supplementary Material). Reproduction strategies of species found in LR included pelagic spawners (*B. aurea*, and one unknown species with small and spherical eggs, and thin chorion), demersal eggs (*O. argentinensis*), and external bearers (brooder) (*S. folletti*). The primary reproduction strategy at CW was pelagic spawners, with the only exception of the demersal spawner blenny *H. fissicornis*.

Table I2. Fish eggs and larvae dominance according to Olmstead-Tukey diagram analysis in Laguna de Rocha and coastal waters.

Category	Egg	6	Lai	rvae
	Laguna de Rocha	Coastal waters	Laguna de Rocha	Coastal waters
Dominant	<i>B. aurea</i> , Type 12, 10, 6	<i>A. marinii</i> , Type 4, 1	B. aurea, O. argentinensis	E. anchoíta, M. furnieri, B. aurea, P. brasiliensis
Common	O. argentinensis, Type 9	<i>E. anchoíta</i> , Type 6	S. folletti	S. plagiusa, A. marinii, H. fissicornis
Occasional	Type 11	Type 2		
Rare	+ 3 spp.	+ 6 spp	+ 7 spp	+ 4 spp

Spatial and seasonal changes of ichthyoplankton composition and abundance

Average egg abundance was higher in LR (164.8 \pm 345.0) than in CW (30.6 \pm 55.2) (Table IS2 in Supplementary Material). Both sites showed the typical subtropical pattern, with highest abundances between spring and autumn (Fig. I4). In LR, two peaks of egg abundance were evident, the first in summer 2016 and the second in spring (Fig. I4A). Higher abundance was found in summer 2016 (mainly Type 12 and 10) in southern stations, followed by spring (mostly *B. aurea*) (Fig. I I4B), where most eggs were found in the central station (data not shown). Richness showed a similar trend, being higher in summer 2016 (S = 3) and spring (S= 4, Fig.

I IS1 in Supplementary Material). In CW, two peaks of egg abundance were also found in autumn and spring (Fig. I I4A). In autumn, eggs belonged mostly to *A. marinii* and Type 6, and in spring to egg Types 1 and 2. Similar abundances were found at the two marine stations (data not shown). Taxonomic richness was higher (S= 7) in summer 2016, whereas in spring it was minimal (Fig. I IS1 in Supplementary Material).



Figure I4. Fish eggs abundance and composition in Laguna de Rocha (LR, left bars) and coastal waters (CW, right bars) during the study (S1 to S15). A) Average total abundance (ind 100 m⁻³). B) Relative abundances (%) per species. Oar: *O. argentinensis*, Bau: *B. aurea*, T9: Type 9, T10: Type 10, T12: Type 12, T6: Type 6, T4: Type 4, T2 = Type 2, T1: Type 1, Ama: *A marinii*, Spl: *S. plagiusa*, Ean: *E. anchoita*, Oth: Others (includes Type 3, Type 5, Type 7, Type 11, Type 13). The crosses indicate the lack of samplings in CW. The horizontal black bars indicate the closed-sandbar state and the white triangles overwashing events (top). The grey bars the season (bottom). Ecological categories, according to Potter et al. (2015): marine: marine struggler (MS), marine-estuarine opportunists (MEO), estuarine dependent (MED) guilds; estuarine: estuarine and marine (EM) guilds, and freshwater category: freshwater stragglers (FS) guild. Unknown species were not classified.

Mean larval abundance was similar in LR and CW (Table IS2 in Supplementary Material). LR showed two seasonal larval peaks, the main one in spring and a smaller one in summer 2017 (Fig. I5A). Larvae during peak abundances belonged mainly to the estuarine *B. aurea*, but also to *O. argentinensis*. A relatively high abundance of *Syngnathus folletti* was observed in late

spring to early summer, peaking in summer 2017 (Fig. I I5B). Taxonomic richness was higher in early autumn (S=5), decreasing afterwards and reaching a second maximum in summer 2017 (S = 4). At larval stage, no spatial pattern was recorded regarding abundance or species richness (data not shown). In CW, a single larval peak was found in autumn, when dominant species were *E. anchoita*, *M. furnieri*, and *P. brasiliensis*. At this site, abundance and species richness increased from summer (S = 3) to autumn (S = 6). During winter, anchovies (e.g. *A. marinii* and *E. anchoita*) also attained high abundances (Fig. I I5B). Unlike eggs, extremely low larval abundance and species richness was found in spring and summer 2017 at CW (Fig. I I5B and S1 in the Supplementary Material), with no differences between stations.



Figure I5. Fish larvae abundance and composition in Laguna de Rocha (LR, left bars) and coastal waters (CW, right bars) during the study (S1 to S15). A) Average total abundance (ind 100 m⁻³). B) Relative abundances (%) per species. Cca: *C. Carpio*, TF: Type F, Oar: *O. argentinensis*, Bau: *B. aurea*, Sfo: *S. folletti*, Mfu: *M. furnieri*, Pbr: *P. brasiliensis*, Hfi: *H. fissicornis*, Ama: *A. marinii*, Spl: *S. plagiusa*, Ean: *E. anchoita*, Oth: Others (includes *P. paru*, Engraulids ni, larvae ni). The crosses indicate the lack of samplings in CW. The horizontal black bars indicate the closed-sandbar state and the white triangles indicate overwashing events (top). The grey bars indicate the season (bottom). Marine: marine straggler (MS), marine-estuarine opportunists (MEO), estuarine dependent (MED) guilds; estuary category: estuarine and marine (EM) guilds, and freshwater category: freshwater stragglers (FS) guild. Unknown species were not classified.

Ichthyoplankton exchange according to ecological guilds and lagoon-sea connectivity

At the egg stage, assemblages in LR and CW were different ($\beta = 1$, in all cases) (Fig.I6A). Conversely, at the larval stage, both communities had species in common under particular conditions (Fig.I6B). A decrease in the β index occurred after the first overwashing event (S2) due to the presence of larvae in LR, which belonged to ecological categories MED (*M. furnieri*) and MEO (*S. plagiusa*) (Fig. I6B), with a subsequent increase in LR species richness (Fig. IS1 in Supplementary Material). MED species were found in the southernmost station (data not shown). Also, after the first sandbar breach and freshwater discharge, abundance of eggs and taxonomic richness decreased sharply in LR (e.g. *B. aurea*) and in CW (Fig. I4), and they were nearly devoid of eggs during the following autumn. The lagoon discharge led to a decrease in egg taxonomic richness (from S= 3 to S= 1, Fig. IS1 in Supplementary Material).

At the larval stage, species exchange between LR and CW was evident during this first opensandbar period. The first, but slight, increment in β (S3) was due to the presence of FS species in LR (*Cyprinus carpio;* Fig. I6B). At this time, species richness slightly decreased in LR due to disappearance of *S. folletti*, on the contrary, it slightly increased in CW due to advection of *B.aurea* from LR (Fig S1 in Supplementary Material). A further decrease in β (S4) resulted from advection of *B. aurea* and *O. argentinensis* larvae from LR to CW, and absence of *H. fissicornis* and *S. plagiusa* previously recorded in CW. The minimum β value occurred in autumn (S5, β =0, identical species composition at LR and CW, Fig. I6B). This condition resulted from the presence of EM *B. aurea* larvae in CW and MEO *A. marinii* in LR.

In early spring (second closed-sandbar period, S9), completely different taxa were found at the egg stage in LR and CW (β =1), whereas *O. argentinensis* was found at the larval stage in both sites (Fig. 16). After this second sandbar breach caused by a sea storm, egg Types 1 and 2 (previously collected in CW) were found inside LR (S10 and S12). After this event, no eggs were found in CW until late spring (Fig. I4 and S1 in Supplementary Material); therefore, completely different assemblages were present at both sites (Fig. 16 A). At the larval stage, abundances and species richness were extremely low in CW and belonged to marine taxa (*Peprilus paru* and *H. fissicornis*) (Fig. I5B and IS1 in Supplementary Material).



Figure I6. Whittaker Index (beta diversity) comparing LR and CW taxa during the study period (S1 to S15). A) Fish eggs and B) Fish larvae. The crosses indicate cases where lack of sampling in CW (S8, S10 and S11) or where absence of eggs in CW (S3) prevented calculations. Horizontal bars indicate closed-sandbar state (top) and season (bottom). White triangles indicate overwashing events.

Patterns in the NMDS plot were consistent with the previous description of ichthyoplankton exchange between LR and CW (Fig. 17). NMDS analysis based on egg abundance displayed CW and LR stations clearly separated (Fig. 17A). Egg assemblages were most similar during S9 in CW and S12 in LR, as well as during S2 in CW and S15 in LR. In the former case, similarities were due to the common presence of egg Types 1 and 2, whereas in the latter, it was due to egg Type 6. NMDS based on larval abundance showed that assemblages differed between LR and CW stations at the beginning of the study, but similarity increased after the first sandbar breach (from S3 to S5) (Fig. 17B). Exchange of EM *B. aurea, O. argentinensis, S. folletti*, and MEO *A. marinii* explained the increase in similarity. After July, similarity between LR and CW decreased again. As mentioned above, that resulted from low larval abundance and the presence of marine taxa in CW during the last part of the study, as opposed to LR, where estuarine species (eg. *B. aurea* and O. *argentinensis*) were found in high abundance.



Figure 17. Non-metric multidimensional scaling (nMDS) ordination plot of A) Fish eggs and B) Fish larvae. Species abundances were log (x + 1) transformed and ordination was performed with the Bray-Curtis dissimilarity matrix. Circles indicate Laguna de Rocha (LR, grey) and coastal waters (CW, black) samplings (numbers). Sampling data missing in the plot (In A: S4, S6 and S5 for CW and S3 for LR; In B: S12 for CW) correspond to samplings with < 1% threshold abundance. Black crosses in the plot indicate each taxon contribution. Eggs taxa: Oar: *O. argentinensis*, Bau: *B. aurea*, T9: Type 9, T10: Type 10, T12: Type 12, T6: Type 6, T4: Type 4, T2: Type 2, T1: Type 1, Ama: *A. marinii*, Larvae taxa: Oar: *O. argentinensis*, Bau: *B. aurea*, Sfo: *S. folletti*, Mfu: *M. furnieri*, Pbr: *P. brasiliensis*, Hfi: *H. fissicornis*, Ama: *A. marinii*, Spl: *S. plagiusa*, Ean: *E. anchoita*.

Discussion

The exchange of water and ichthyoplankton between LR and CW was repeatedly recorded all along the study period through diverse mechanisms and in different intensities. One example was the extreme rainfall event which generated a rapid water level rise in LR and caused the first sandbar breach. That led to the advection of freshwater and estuarine taxa towards the southern part of the lagoon and to adjacent coastal waters, respectively. In another case, eggs of marine origin were carried into LR by strong onshore winds during the open sandbar state. These processes resulted in decreased local ichthyoplankton populations inside the lagoon, and to the displacement of marine ichthyoplankton from CW into LR. Between these two extreme and opposite processes, several in-between situations, relevant for the transport and recruitment of marine and estuarine-related species, were identified. For example, light winds during periods of open-sandbar and minimum hydraulic head between LR and CW seemed to be one of the main transport mechanisms of ichthyoplankton into LR. Interestingly, the arrival of marine larvae in the lagoon occurred mostly during their peak abundance, regardless of the sandbar state. Overwashing appeared as an additional, non-trivial, entrance mechanism.

Environmental variability and annual changes in lagoon-sea connectivity

LR was characterized by lower salinity, higher Chl-a and turbidity than CW. However, winddriven resuspension of bottom particles, freshwater discharge, and marine intrusions notably altered water conditions in LR. Temperature showed the typical seasonal pattern in both sites, but year 2016 was unusual due to the occurrence of several wind storms and severe precipitation events. Precipitations impacted salinity and Chl-a in LR and CW after the heavy rains in autumn. Salinity decreased in both sites, whereas Chl-a decreased inside LR and slightly increased in CW, likely reflecting advection of phytoplankton from LR to CW (e.g. Vorwerk and Froneman 2010). Even though salinity and chl-a were highly variable, both tended to be higher during warmer months. Turbidity was invariably low in CW and highly fluctuating in LR, where it changes in response to wind induced turbulence over very shallow bottoms, and to turbid freshwater inputs from the upper basin (Conde et al. 2002, Bonilla et al. 2005).

Unusually low salinity (< 15) in CW during autumn and winter was possibly associated to strong local runoff caused by heavy rainfalls (Fig. I2 A), but also to the extension of the Río de la Plata estuarine plume over the inner shelf (Piola et al. 2008). A strong wind storm in spring reopened the inlet channel, which remained open until summer 2017. That allowed for a rather extended period of active lagoon-sea connection.

The two overwashing events recorded along the studied period were not reflected in the salinity records, probably to the limited volume of marine water entering the lagoon. Future assessments of such poorly studied and potentially important ecological process will require specific observation designs and approaches.

Laguna de Rocha and adjacent waters as breeding ground for fish

Larval abundance and the high ratio of larval to egg numbers in CW suggest that the area is used as a breeding ground by several estuarine-related species of marine origin, i.e., species belonging to ecological categories MEO and MED (Potter et al 2015). In turn, LR seems to serve both as a spawning and nursery ground for a limited number of estuarine fishes, as suggested by similarly high abundance of both eggs and larvae. As expected, species richness was higher in CW compared to LR, probably as a consequence of more stable environmental conditions (e.g. Harris et al. 2001).

The role of LR as a spawning and larval growing area for species such as *B. aurea* and *O. argentinensis* had been suggested based on preliminary ichthyoplankton surveys (Machado et al. 2011), on the reproductive status of adults (Rodríguez 2016), and on local fishermen knowledge (Mellado et al. 2016). Current results reinforce the role of LR as a spawning and larval nursery ground for *B. aurea* and *O. argentinensis*, and suggest the same may also be true for *S. folletti*. Thus, LR may host local populations different from those in open, inner shelf waters within the same region (e.g., outer zone of the Río de la Plata Estuary (Acha and Macchi 2000), and inner shelf waters in South Brazil coast (Moresco and Benvenutti 2006). Estuarine spawners usually lay demersal eggs (e.g. *O. argentinensis*) or exhibit parental care (e.g. *S. folletti*) to avoid offspring advection. However, contrary to such generalization, current results showed that the dominant species in LR (*B. aurea*) is a pelagic spawner (Acha and Macchi 2000, Bersategui et al. 2004). A different strategy observed in gobies in Southern African estuaries relies on the coupling between the release of preflexion larvae at high tide, which leave the system on the ebb tide before returning several weeks later as postlarvae (Whitfield 1989). That does not seem to be the case for species spawning in microtidal LR.

Current results do not support the idea that *M. furnieri* spawns within LR, as opposed to previous suggestions based on adult reproductive status (gonadal histology) or local knowledge (Vizziano et al. 2002, Mellado et al. 2016). In summer 2017, immediately after the sandbar was rebuilt, *M. furnieri* larvae were found inside the lagoon in very low abundances, while egg Type 6 co-occurred with *M. furnieri* larvae both in CW and LR. Improved egg

identification (e.g. genetic identification) may contribute to a better understanding of the potential role of LR as a spawning site for *M. furnieri*.

Species *A. marinii*, *P. brasiliensis*, *S. plagiusa*, *M. furnieri*, *E. anchoita*, and *H. fissicornis* spawned in marine waters, although egg densities generally observed suggest that reproduction did not take place in coastal waters near LR. For example, *E. anchoita* is known to spawn in the inner shelf off the Rio de la Plata, near the subtropical shelf front (Sánchez and Ciechomski 1995, Acha et al. 2018). Those eggs may have reached the current study site by dispersion processes. Potential exceptions were *A. marinii*, and species corresponding to eggs Types 1 and 4, whose eggs were abundant and numerically dominant in CW, likely indicating relative proximity to their spawning grounds. It should be noted that although *B. aurea* was classified as dominant in the larval assemblage of CW, their occurrence was restricted to the autumn period after the first sand bar breach, and it is most likely that their presence resulted from the strong discharge of lagoon waters.

Overall, a higher number of frequent and abundant taxa (i.e., dominant, common and occasional species) were found as eggs rather than at their larval stage. Upon closer examination, it became apparent that such mismatch was true for LR (7 vs. 3 taxa), but not for CW (6 vs. 7 taxa) (Table I2). That may indicate a loss of specific components from the ichthyoplankton assemblage of LR between egg and larval stages. Unsuitable water conditions (e.g. salinity, pH, dissolved oxygen), advection out of the estuary, detrimental biological interactions (e.g. low prey availability, predation) or intrinsic factors (e.g. size-at-hatch) are known to induce great losses during egg and larval stages (Houde 2008, Plaza and Ishida 2008, Garrido et al. 2015). Certain processes may affect the broader assemblage (e.g., a strong discharge of estuarine water to the sea), while others could impact specific taxa; for instance, if a strong discharge matches the abundance peak of a given species. Other processes, e.g., water quality or detrimental biological interactions can be expected to be more species-specific. Any of these species-specific processes may explain the observed decoupling between taxonomic richness of dominant eggs and larval assemblages in LR, and lower species richness compared to CW. That is a matter that deserves further attention as it constitutes a potential mechanism of recruitment failure for populations using LR as a spawning area.

Ichthyoplankton exchange according to ecological guilds and lagoon-sea connectivity

Although distinct assemblages were characteristic for LR and CW, movement of ichthyoplankton between both environments was the rule (Fig. I8). Sandbar dynamics impose

additional constrains for the use of ICOLLs by marine species (Tweddle and Froneman 2017, Netto and Fonseca. 2017, Pérez-Ruzafa 2019). In the present case, movement between lagoon and sea preferentially involved larval stages and it was verified for the most part during the open sandbar period. However, there was also evidence of larval fluxes between LR and CW during the closed-sandbar state, taking advantage of overwashing events (e.g. Bell et al. 2001, Cowley et al. 2001). In any case, species-specific traits, e.g. ecological guilds and timing of larval abundance peaks, seem to be key issues for an effective movement between environments. In other words, the potential for exchange is maximal when two simultaneous conditions are fulfilled: (a) estuary-associated larvae aggregate in high abundances in coastal waters, and (b) physical processes move marine water towards the lagoon. This subject is further discussed below. Figure 8 synthesizes a conceptual model for the use of LR and CW by the main species inhabiting these environments, as well as the potential for ichthyoplankton exchange according to sandbar state. It is probable that fish move into LR as early juveniles (e.g. Cowley & Whitfield 2001, Tweddle & Froneman 2017), a stage which was not surveyed in this study.

The fact that the arrival of early stages in LR occurred during the larval stage, and only in the case of estuarine-related taxa, suggests an active, species-specific behavior was involved so that larvae could effectively enter when conditions were favorable. For instance, estuarine-related species *M. furnieri* and *S. plagiusa* seem to have accumulated on the sea side close to LR, ready to take advantage of entrance opportunities. These larvae (e.g. summer 2016) actually entered the lagoon by overwashing, evidencing the importance of these short-lasting events which can be easily overlooked by standard sampling and monitoring procedures. As expected, estuarine-related taxa also entered during the open sandbar period. That is the case for *A. marinii* during autumn. Although there was no evidence of a strong marine intrusion in autumn, estuarine-related species may move from coastal waters into LR along with minor seawater intrusions driven by light onshore winds (Bruno et al. 2018). On the other hand, strong onshore winds during spring seem to be responsible for the transport of eggs may impair hatching or induce abnormal larval development due to the lack of adequate osmoregulation capabilities necessary to survive under estuarine conditions (Varsamos et al. 2005).



Figure I8. Conceptual diagram of the exchange of water and larvae of ichthyoplankton between Laguna de Rocha (LR) and adjacent coastal waters (CW) along the year. Seasonal fluctuations of the dominant larval abundance in LR (top) and CW (bottom) during the study are shown. The brighter colors indicate higher larval abundance. The central panel of the diagram outlines ichthyoplankton assemblages inside the lagoon (salmon shaded area, LR) and seaward (skyblue shaded area, CW). The black horizontal bar and the dotted lines represent the sandbar state, whereas grey bar indicate the sandbar overwashed. The gray area indicates the mixing degree of both the LR and CW larvae assemblages. White arrows indicate ichthyoplankton exchange in relation to the main hydrodynamic processes (overwashing, lagoon discharge and marine intrusion).

ICOLLs are well known for providing shelter to early and juvenile fish stages (Able 2005). Present results indicate that estuarine and freshwater taxa can cope with normal discharge flows. Retention in preferred nursery habitats may be achieved by different strategies, like laying demersal eggs or by active larval behavior (e.g. Havel and Fuiman 2016). In the current study there was no evidence of estuarine larval advection toward the sea in the springtime, despite the highest larval abundance (e.g. B. aurea) inside LR and the open-sandbar state. However, severe river runoff may have negative consequences in the plankton of small-sized ICOLLs. The heavy rains in April 2016, that led to a strong lagoon discharge after the first sandbar breach, reduced drastically the abundance of phytoplankton in LR (see section 4.1), but also the abundance and taxonomic richness of pelagic eggs both in LR and CW. Although larval abundance decreased inside LR and assemblages changed in both sites (Fig. I7 B), some of the larvae survived. For instance, freshwater species (e.g. C. carpio) became frequent in the southern part of LR, while estuarine species (e.g. B. aurea, O. argentinensis) dominated in coastal waters during several weeks. Therefore, high discharge favored a slight increase in larval richness in CW due to the accumulation of species from different origin, but a decrease in the egg and larval richness in LR. An outstanding feature of LR and other coastal lagoons is the irregular, non-periodic behavior of critical environmental variables, and very specifically the physical connection between lagoon and sea. Long-term research would be required to better understand ichthyoplankton exchange between LR and CW in greater detail, eg. whether exchange follows predictable patterns or shows large interannual variability.

The timing and duration of sandbar openings may be decisive for fish recruitment

The timing of sandbar opening may be decisive for inlet channel duration (Mc Sweneey et al. 2017, Conde et al. 2019), and also for fish exchange. This is particularly important for species that depend on both ICOLLs and coastal waters for completing their life-cycles (e.g. Tweddle and Froneman 2017). This study showed that the magnitude, duration, and timing of freshwater discharge and marine intrusion during open-sandbar state may be key factors for recruitment in LR. However, these events are somewhat unpredictable as they are driven by stochastic processes, i.e., heavy rain or wind storms. Their consequences in larval survival remains unknown. A recent modeling study has shown higher probabilities for larvae to be advected off ICOLLs toward the sea than the other way around (Pérez-Ruzafa et al. 2019), suggesting that estuarine larvae advected offshore will be likely lost for the system. Therefore, strong discharge and drifting events may be detrimental for the survival of early stages and for the recruitment of lagoon populations. An exception could be species with larval export strategies, like South African gobies, that may return to their home estuaries at later stages (Whitfield 1989). Climate change is often associated with unusual weather conditions such as extreme rainfall and heatwaves (Martínez-Gómez and Barreiro 2017). An emerging issue in the light of current findings

is the implication of these changes on lagoon-sea connectivity, larval survival, and fish recruitment success.

For the last 50-70 years, LR has been opened artificially to prevent flooding of urban areas and range lands, and to improve fisheries by allowing the entrance of marine fish to the lagoon (Conde et al. 2019). However, the scientific foundations of such management strategy in terms of improved fisheries is unclear, or non-existent. Previous research in similar ICOLLs warned about the impact of artificial opening on fish assemblages (Jones and West 2005). These effects are dual, i.e., potentially beneficial for certain species but generally detrimental for others (e.g., freshwater species). Higher richness and recruitment of marine and estuarine species were observed in Australian (Griffiths, 1999), Brazilian (Saad et al. 2002), North American (Reese et al. 2008), and South African (Perissinoto et al. 2010) ICOLLs after artificial openings. However, effects depend on the frequency, duration, and timing of the connection with the sea, and on how these relate to key events in the life cycle of the species present, i.e., spawning and transport of early stages. Recently, a formal breaching protocol for LR based on hydrologic, geomorphologic, and local knowledge was implemented to avoid conflicts among stakeholders and to reduce threats to aquatic biodiversity (Conde et al. 2019). Current findings suggest that the complex life cycles of fishes inhabiting this area are highly sensitive to the connection status between LR and the coastal sea. As seen in other systems, some species may benefit from one situation (open connection) which may be detrimental to others; also, intrinsically stochastic events like precipitation and wind add their effects on top of biological and man-induced variability. On a broad perspective, the consequences of lagoon-sea connectivity in recruitment success and ecological integrity remain largely unknown. Therefore, human intervention should be exercised with great caution to avoid unwanted consequences for ecosystem functioning and the well-being of key populations.

Conclusions and perspectives

Laguna de Rocha and the adjacent sea showed distinct ichthyoplankton assemblages. However, clear evidence was found for water, eggs and larval exchange between both environments. The lagoon is a spawning and nursery ground for the estuarine *B. aurea*, and for the first time, it is proposed as such for *O. argentinensis* and *S. folletti*. CW serve as breeding ground for larvae of marine species *A. marinii*, *P. brasiliensis*, *S. plagiusa*, *M. furnieri*, *E. anchoita*, and *H. fissicornis*. Additionally, they may also constitute a spawning site for *A. marinii* and two unknown species (Type 1 and 4). Eggs were more vulnerable to advection than larval stages. Environmental (e.g. wind and runoff) and intrinsic factors (life cycle strategy, larval behavior) determined exchange or retention. Under normal hydrology and open bar conditions, estuarine larvae spawned within the lagoon were effectively retained, but after heavy rains and under conditions of strong lagoon discharge larvae were purged to the ocean. At least some of the estuarine larvae advected survived in coastal waters. Estuarine-related larvae were capable of entering the lagoon under open or closed sandbar conditions (i.e., by overwashing). Typically, marine straggler species were retained in coastal waters and did not enter the lagoon. Further multi-year research could improve the understanding of ocean-lagoon connectivity mediated by sporadic, low frequency mechanisms.

References

- Able, K. (2005). A re-examination of fish estuarine dependence: Evidence for connectivity between estuarine and ocean habitats. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 64, 5– 17. doi: 10.1016/j.ecss.2005.02.002
- Acha, E. M., Ehrlich, M. D., Muelbert, J. H., Pájaro, M., Bruno, D., Machinandiarena, L., & Cadaveira, M. (2018). Ichthyoplankton Associated to the Frontal Regions of the Southwestern Atlantic. In M. S. Hoffmeyer, M. E. Sabatini, F. P. Brandini, D. L. Calliari, & N. H. Santinelli (Eds.), *Plankton Ecology of the Southwestern Atlantic: From the Subtropical to the Subantarctic Realm* (pp. 219–246). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-77869-3_11
- Acha, E., & Macchi, G. (2000). Spawning of Brazilian menhaden, *Brevoortia aurea*, in the Rio de la Plata estuary off Argentina and Uruguay. *Fishery Bulletin*, 98, 227–235.
- Aldabe, J. Lanctot, R.B., Blanco D., Rocca P., Inchausti P. (2019). Managing grasslands to maximize migratory shorebird use and livestock production. *Rangeland Ecology & Management*. 72 (1): 150-159 https://doi.org/10.1016/j.rama.2018.08.001
- Bell, K.N. Cowley P.D & Whitfield, A. (2001). Seasonality in Frequency of Marine Access to an Intermittently Open Estuary: Implications for Recruitment Strategies. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 52 (3): 327-337. <u>https://doi.org/10.1006/ecss.2000.0709</u>
- Berasategui, A., Acha, E., Fernandez-Araoz, N., 2004. Spatial patterns of ichthyoplankton
- assemblages in the Rio de la Plata estuary (Argentina-Uruguay). *Estuarine Coastal and Shelf Science* 60, 599-610. <u>http://dx.doi.org/10.1016/j.ecss.2004.02.015</u>.
- Bonecker, A., & de Castro, M. (2006). *Atlas de larvas de peixes da Região Central da Zona Econômica Exclusiva Brasileira.* REVIZEE Score Central.
- Bonilla, S., Conde, D., Aubriot, L., & Pérez, M. del C. (2005). Influence of hydrology on phytoplankton species composition and life strategies in a subtropical coastal lagoon periodically connected with the Atlantic Ocean. *Estuaries*, 28(6), 884–895. https://doi.org/10.1007/BF02696017
- Bruno, D. O., Delpiani, S. M., & Acha, E. M. (2018). Diel variation of ichthyoplankton recruitment in a wind-dominated temperate coastal lagoon (Argentina). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 205, 91–99. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2018.03.015

- Ciechomski, J. D. de. (1968). Huevos y larvas de tres especies de peces marinos, *Anchoa marinii, Brevoortia aurea y Prionotus nudigula. Boletín del Instituto de Biología Marina,* 17, 1–28.
- Conde, D., Aubriot, L., & Sommaruga, R. (2000). Changes in UV penetration associated with marine intrusions and freshwater discharge in a shallow coastal lagoon of the Southern Atlantic Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 207, 19–31. https://doi.org/10.3354/meps207019
- Conde, D., Aubriot, L., Bonilla, S., & Sommaruga, R. (2002). Marine intrusions in a coastal lagoon enhance the negative effect of solar UV radiation on phytoplankton photosynthetic rates. *Marine Ecology Progress Series*, 240, 57–70. https://doi.org/10.3354/meps240057
- Conde, D., Solari, S., de Álava, D., Rodríguez-Gallego, L., Verrastro, N., Chreties, C., Lagos, X., Piñeiro, G., Teixeira, L., Seijo, L., Vitancurt, J., Caymaris, H., & Panario, D. (2019).
 Ecological and social basis for the development of a sand barrier breaching model in Laguna de Rocha, Uruguay. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, *219*, 300–316. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2019.02.003
- Costalago D., Potter P., Pattrick P., Strydom N. (2018). Influence of environmental variables on the larval stages of anchovy, *Engraulis encrasicolus*, and sardine, *Sardinops sagax*, in Algoa Bay, South Africa. *Environmental Biology of Fishes*. 101 (2): 225-236 https://doi.org/10.1007/s10641-017-0693-z
- Cowan, J. J., & Shaw, R. (2002). Recruitment. In L. Fuiman & R. Werner (Eds.), *Fishery Science. The Unique Contributions of Early Life Stages.* Blackwell Science Ltda, Oxford pp. 88–111.
- Cowley, P. D., Whitfield, A. K., & Bell, K. N. I. (2001). The Surf Zone Ichthyoplankton Adjacent to an Intermittently Open Estuary, with Evidence of Recruitment during Marine Overwash Events. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 52(3), 339–348. https://doi.org/10.1006/ecss.2000.0710
- Cowley P. D.& A. K. Whitfield 2001. Fish population size estimates from a small intermittently open estuary in South Africa, based on mark-recapture techniques. *Marine and Freshwater Research* 52(3) 283 290. https://doi.org/10.1071/MF99143
- El Mahrad, B., Abalansa, S., Newton, A., Icely, J. D., Snoussi, M., & Kacimi, I. (2020). Social-Environmental Analysis for the Management of Coastal Lagoons in North Africa. *Frontiers in Environmental Science*, *8*. https://doi.org/10.3389/fenvs.2020.00037
- Espinosa, N., Calliari, D. & Rodríguez-Graña, L., (2019). Life history, population structure and environmental modulation of *Neomysis americana* (Mysinae) in an intermittently open coastal lagoon of the South West Atlantic. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 223: 129-137.
- Esteves, F. A., Caliman, A., Santangelo, J. M., Guariento, R. D., Farjalla, V. F., & Bozelli, R. L. (2008). Neotropical coastal lagoons: An appraisal of their biodiversity, functioning, threats and conservation management. *Brazilian Journal of Biology*, *68(4)*, 967–981. <u>https://doi.org/10.1590/S1519-69842008000500006</u>
- Fabiano, G., & Santana, O. (2006). Las pesquerías en las lagunas costeras salobres de Uruguay. In: Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya. Menafra, R., Rodríguez-Gallego L., Scarabino, F. & Conde D., (Eds.). Graphis: Vida Silvestre, Montevideo. 557-565 pp.

- Garrido, S., Ben-Hamadou, R., Santos, A. M. P., Ferreira, S., Teodósio, M. A., Cotano, U., Irigoien, X., Peck, M. A., Saiz, E., & Ré, P. (2015). Born small, die young: Intrinsic, sizeselective mortality in marine larval fish. *Scientific Reports*, 5(1), 1–10. https://doi.org/10.1038/srep17065
- Griffiths, S. P., & West, R. J. (1999). Preliminary assessment of shallow water fish in three small intermittently open estuaries in southeastern Australia. *Fisheries Management and Ecology*, 6(4), 311–321. https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.1999.tb00082.x
- Havel, L. N., & Fuiman, L. A. (2016). Settlement-Size Larval Red Drum (Sciaenops ocellatus) Respond to Estuarine Chemical Cues. *Estuaries and Coasts*, 39(2), 560–570. https://doi.org/10.1007/s12237-015-0008-6
- Houde, E. D. (2008). Emerging from Hjort's Shadow. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, *41*: 53-70.
- Iles, T. D., & Sinclair, M. (1982). Atlantic Herring: Stock Discreteness and Abundance. Science, 215(4533), 627–633. <u>https://doi.org/10.1126/science.215.4533.627</u>
- Jespersen, A. & Christoffersen K. (1987). Measurements of chlorophyll—a from phytoplankton using ethanol as extraction solvent. *Archiv für Hydrobiologie*. 109 (3): 445-454.
- Jones, M. V., & West, R. J. (2005). Spatial and temporal variability of seagrass fishes in intermittently closed and open coastal lakes in southeastern Australia. *Estuarine, Coastal and Shelf Science, 64*(2), 277–288. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2005.02.021
- Kemp, J. O. G., & Froneman, P. W. (2004). Recruitment of ichthyoplankton and macrozooplankton during overtopping events into a temporarily open/closed southern African estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 61(3), 529–537. <u>https://doi.org/10.1016/j.ecss.2004.06.016</u>
- Kruskal J.B. (1964). Nonmetric multidimensional scaling: a numerical method. *Psychometrika*. 29: 115-129.
- Macedo-Soares, L. C. P., Birolo, A. B., & Freire, A. S. (2009). Spatial and temporal distribution of -fish eggs and larvae in a subtropical coastal lagoon, Santa Catarina State, Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 7(2), 231–240. https://doi.org/10.1590/S1679-62252009000200015
- Machado, I., Conde, D., & Rodríguez-Graña, L. (2011). Composition and spatial distribution of ichthyoplankton in intermittenly-open coastal lagoons of Uruguay. *Pan American Journal of Aquatic Science*, 6, 237–243.
- Martín-Gómez, V., & Barreiro, M. (2017). Effect of future climate change on the coupling between the tropical oceans and precipitation over Southeastern South America. *Climatic Change*, 141(2), 315–329. https://doi.org/10.1007/s10584-016-1888-6
- McSweeney, S. L., Kennedy, D. M., Rutherfurd, I. D., & Stout, J. C. (2017). Intermittently Closed/Open Lakes and Lagoons: Their global distribution and boundary conditions. *Geomorphology*, 292, 142–152. https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2017.04.022
- Mellado, T., Brochier, T., Timor, J., & Vitancurt, J. (2014). Use of local knowledge in marine protected area management. *Marine Policy*, *44*, 390–396. https://doi.org/10.1016/j.marpol.2013.10.004
- Moresco, A., & Bemvenuti, M. de A. (2006). Reproductive biology of silverside *Odontesthes argentinensis* (Valenciennes) (Atherinopsidae) of coastal sea region of the south of Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 23(4), 1168–1174. https://doi.org/10.1590/S0101-81752006000400025

- Netto, S. A., & Fonseca, G. (2017). Regime shifts in coastal lagoons: Evidence from free-living marine nematodes. *PLOS ONE*, *12*(2), e0172366. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0172366
- Norbis, W., & Galli, O. (2004). Feeding habits of the flounder *Paralichthys orbignyanus* (Valenciennes, 1842) in a shallow coastal lagoon of the southern Atlantic Ocean: Rocha, Uruguay. *Ciencias Marinas*, 30(4), 619–625. <u>https://doi.org/10.7773/cm.v30i4.338</u>
- Parsons, T.; Maita, Y.; Lalli, C., (1984). A manual of chemical and biological methods for seawater analysis. Oxford Pergamon Press, 173 pp.
- Pérez-Ruzafa, A., De Pascalis, F., Ghezzo, M., Quispe-Becerra, J. I., Hernández-García, R., Muñoz, I., Vergara, C., Pérez-Ruzafa, I. M., Umgiesser, G., & Marcos, C. (2019). Connectivity between coastal lagoons and sea: Asymmetrical effects on assemblages' and populations' structure. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, *216*, 171–186. <u>https://doi.org/10.1016/j.ecss.2018.02.031</u>
- Perissinotto, R., Stretch, D.D., Whitfield, A.K., Adams, J. B., Forbes, A. T. (2010). Temporarily Open/ Closed Estuaries in South Africa. In: Crane J.R. & Solomon A.E. Estuaries: Types, Movement patterns and climatical Impacts, Nova Science Publishers, Inc. Hauppauge, New York. 1-69 pp.
- Pineda J., Hare J.A. y Sponaugle S. (2007). Larval Transport and Dispersal in the Coastal Ocean and Consequences. Special Publication: Population Connectivity. Oceanography, 20(3) :22–39.
- Piola, A., Romero, S., & Zajaczkovski, U. (2008). Space– time variability of the Plata plume inferred from ocean color. *Continental Shelf Research*, 28, 1556–1567.
- Plaza, G., & Ishida, M. (2008). The growth–mortality relationship in larval cohorts of Sardinops melanostictus, revealed by using two new approaches to analyse longitudinal data from otoliths. Journal of Fish Biology, 73(7), 1531–1553. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2008.02012.x
- Potter, I. C., Tweedley, J. R., Elliott, M., & Whitfield, A. K. (2015). The ways in which fish use estuaries: A refinement and expansion of the guild approach. *Fish and Fisheries*, 16(2), 230–239. https://doi.org/10.1111/faf.12050
- Reese, M. M., Stunz, G. W., & Bushon, A. M. (2008). Recruitment of Estuarine-Dependent Nekton Through a New Tidal Inlet: The Opening of Packery Channel in Corpus Christi, TX, USA. *Estuaries and Coasts*, *31*(6), 1143–1157. https://doi.org/10.1007/s12237-008-9096-x
- Rodríguez, C. (2016). Ciclo gonadal y Potencial Reproductivo de la lacha (Brevoortia aurea) en la Laguna de Rocha. MSc. Thesis. Universidad de la República, Montevideo, Uruguay. Unpublished
- Rodríguez-Gallego, L., Achkar, M., Defeo, O., Vidal, L., Meerhoff, E., & Conde, D. (2017). Effects of land use changes on eutrophication indicators in five coastal lagoons of the Southwestern Atlantic Ocean. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, *188*, 116–126. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2017.02.010
- Saad, A. M., Beaumord, A. C., & Caramaschi, E. P. (2002). Effects of Artificial Canal Openings on Fish Community Structure of Imboassica Coastal Lagoon, Rio deJaneiro, Brazil. *Journal of Coastal Research*, 36(sp1), 634–639. https://doi.org/10.2112/1551-5036-36.sp1.634

- Sinclair, M. (1988). *Marine populations: An essay on population regulation and speciation.* Washington Sea Grant Program, University Of Washington Press.
- Sinclair, M., & Iles, T. D. (1989). Population regulation and speciation in the oceans. *ICES Journal of Marine Science*, 45(2), 165–175. https://doi.org/10.1093/icesjms/45.2.165
- Sokal, R. R., & Rohlf, F. J. (1981). *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. W.H. Freeman and Company, New York. 915
- Strydom, N. A. (2003). Occurrence of Larval and Early Juvenile Fishes in the Surf Zone Adjacent to two Intermittently Open Estuaries, South Africa. *Environmental Biology of Fishes*, 66(4), 349–359. <u>https://doi.org/10.1023/A:1023949607821</u>
- Taddese, F., Schallenberg, M., Mikheev, P., Jarvis, M. G., & Closs, G. P. (2018). Ichthyofaunal assemblages in shallow littoral habitats of permanently open estuaries and intermittently closed and open lakes or lagoons in Otago, New Zealand. Marine and Freshwater Research, 69(8): 1222–1230. https://doi.org/10.1071/MF17334
- Tweddle, G. P., & Froneman, P. W. (2017). Fish recruitment into a South African temporarily open/closed temperate estuary during three different hydrological mouth phases. *African Journal of Marine Science*, *39*(2), 203–209. https://doi.org/10.2989/1814232X.2017.1329168
- Varsamos, S., Nebel, C., & Charmantier, G. (2005). Ontogeny of osmoregulation in postembryonic fish: A review. Comparative Biochemistry and Physiology. Part A, *Molecular & Integrative Physiology*, 141(4), 401–429. https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2005.01.013
- Vizziano, D., Forni, F., Saona, G., & Norbis, W. (2002). Reproduction of *Micropogonias funieri* in a shallow temperate coastal lagoon in the southern Atlantic. *Journal of Fish Biology*, 61, 196–206. <u>https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2002.tb01771.x</u>
- Vorwerk P.D. & Froneman P. W (2009). The importance of estuarine-derived carbon for the nearshore marine environment: studies on two contrasting South African estuaries. African Journal of Aquatic Science. 34:137-146.
- Weiss, G. (1981). *Ictioplancton del estuario de Lagoa dos Patos, Brasil* PhD Thesis, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina. Unpublished
- Whitfield A. (1989). Ichthyoplankton interchange in the mouth region of a southern African estuary. *Marine Ecology Progress Series* 54: 25-33. https://doi.org/10.1016/0272-7714(89)90009-7
- Whittaker, R. H. (1972). Evolution and Measurement of Species Diversity. *Taxon*, 21(2/3), 213–251. https://doi.org/10.2307/1218190
- Wootton, R. J., & Smith, C. (2014). *Reproductive Biology of Teleost Fishes*. John Wiley & Sons, Oxford, 496 pp.

Suppelmetary Material I

Table IS1. Samplings date (S1 to S15) in Laguna de Rocha and adjacent coastal waters, and the sandbar phase (open/close) are shown. The hvohen indicates missing sampling trips due to adverse weather conditions for navigation.

Sandbar	Closed	Closed	Opened	6 Opened	6 Opened	6 Opened	6 Opened	Opened	6 Closed	Opened	Opened	6 Opened	6 Opened	6 Opened	6 Closed
stations	St 1,2,5,6	St 1,2,5,6	St 1,2,5,6	St 1,2,3,4,5,	St 1,2,3,4,5,	St 1,2,3,4,5,	St 1,2,3,4,5,	St 1,2,3,4	St 1,2,3,4,5,	St 1,2,3,4	St 1,2,3,4	St 1,2,3,4,5,	St 1,2,3,4,5,	St 1,2,3,4,5,	St 12.3.4.5.
Coastal waters	26/2/2016	31/3/2016	22/4/2016	5/5/2016	15/6/2016	9/8/2016	7/10/2016	100	22/10/2016			15/11/2016	30/11/2016	21/12/2016	3/2/2017
Laguna de Rocha	16/2/2016	30/3/2016	21/4/2016	30/4/2016	13/6/2016	28/7/2016	6/10/2016	14/10/2016	21/10/2016	29/10/2016	4/11/2016	14/11/2016	29/11/2016	15/12/2016	14/2/2017
Samplings	SI	S2	S3	S4	SS	S6	S7	SS	S9	S10	S11	S12	S13	S14	S15

Table IS2 Fish egg (above) and larvae (below) taxa according to stations (St1 to St6) and sites (Laguna de Rocha and coastal waters). Average ± ds abundance (A, ind. 100 m-3), relative abundance (%), frequency of occurrence (% FO) and the relative importance (IR = A *% FO). Ecological categories, according to Potter et al. 2015. Marine: marine struggler (MS), marine-estuarine opportunists (MEO), estuarine dependent (MED) guilds; estuary category: estuarine and marine (EM) guilds, and freshwater category: freshwater stragglers (FS) guild, -: unclassified N: Number of samples.

										Laguna d	le Roch	a (N=11	(†)	Coasta	ul Wate	rs (N=7	(0
Family	Таха	Name	guild	Stl	St2	St3	St4	St5	St6	¥	9% A	0%FO	R	A	66 A	%EO	IR
	Eggs																
Clupeidae	B. aurea	menhaden	EM	139.4	41.5	48.6	3.7	0	0	90.4 ± 181.3	45.4	30	2697	0.0	0.0	0	0
Engraulidae	E. anchoita	anchovie	MIS	0.0	0.0	0.0	0.0	0.4	0.95	0.0	0.0	0	0	0.7 ± 2.4	2.3	7	5
Engraulidae	A. marinii	anchovie	MEO	0.0	0.0	0.0	0.0	6.0	12.0	0:0	0.0	0	0	9.0 ± 30.2	29.5	17	155
Cynoglossidae	S. plagiusa	tonguefish	MEO	0.0	0.0	0.0	0.0	0.06	0.5	0.0	0.0	0	0	0.3 ± 0.7	6.0	4	1
Atherinidae	O. argentinensis.	silverside	EM	3.7	0.2	0.0	0.2	0	0	2.0 ± 4.0	1.0	11	21				
Ni	Type 1		•	0.2	0.1	0.0	0.0	5.9	7.3	0.1 ± 0.5	0.1	2	0	6.6 ± 22.9	21.6	9	38
Ni	Type 2			2.4	0.4	0.0	0.0	6.3	5.8	1.4 ± 5.4	0.7	4	9	6.0 ± 20.9	19.7	9	17
Ni	Type 3			0.0	0.0	0.0	0.0	0.05	0.2	0.0	0.0	0	0	0.1 ± 0.4	0.5	3	0
Ni	Type 4			0.0	0.0	0.0	0.0	0.8	9.5	0.0	0.0	0	0	5.2 ± 18.0	17.0	7	37
Ni	Type 5		0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.2	0.4	0.0	0.0	0	0	0.3 ± 0.6	1.0	4	1
Ni	Type 6		a.	3.2	2.2	2.2	9.4	1.0	2.0	2.7 ± 10.5	1.4	4	12	1.5 ± 4.1	4.9	11	17
Ni	Type 7		•	0.0	0.0	0.0	0.0	0.6	0	0.0	0.0	0	0	0.3 ± 1.1	1.0	1	0
Ni	Type 8		0	0.0	0.8	1.0	0.3	0	0	0.4 ± 1.4	0.2	2	1	0	0	0	0
Ni	Type 9		÷	1.6	1.8	0.0	2.9	0	0	1.7 ± 5.7	0.8	7	12	0	0	0	0
N	Type 10		C	30.4	0.2	0.0	0.5	0	0	15.2 ± 58.0	7.6	5	80	0	0	0	0
Ni	Type 11			5.6	0.0	0.0	0.0	0	0	2.8 ± 10.9	1.4	8	7	0	0	0	0
Ni	Type 12		n	54.5	109.3	3.8	6.0	0	0	81.9 ± 304.5	41.1	18	1509	0	0	0	0
Ni	Type 13			0.9	0.0	0.0	0.0	0	0	0.5 ± 1.8	0.2	1	0	0	0	0	0
Ni	n.			0.1	0.1	0.2	0.0	0.7	0.4	0.1 ± 0.2	0.0			0.5±0.9	1.6		
Total				242± 414	147.4± 359	69.5±	22.4±4	22.1 ± 447.1	39.1± 466.9	164.8± 345.0				30.6± 55.2			

	53	331	00		21	12	82	21	0	2	0	0	0		
	16	21	6		17	11	6	7	1	4	1	0	0		
	8.8	40.4	2.5		3.2	2.7	25.2	7.8	0.1	6.0	0.1	0.0	0.0		
	3.3± 9.3	15.4± 44.7	0.9± 3.0		1.2± 2.7	1.0± 3.2	9.6± 33.0	3.0± 9.8	0.03 ± 0.1	0.4 ± 0.8	0.0	0.0	0.0	2.4± 4.4	35.3±
	1787	0	0	1	0	0	0	0	0	72	5	0	6		
	43	0	1	2	1	0	5	0	0	22	6	3	2		
	88.0	0.0	0.2	1.0	0.1	0.0	0.1	0.0	0.0	6.9	11	0.4	0.7	1.6	
	41.6± 91.5	0.0	0.1± 0.3	0.5± 1.8	0.01±	0.0	0.01±	0.0	0.0	3.3± 6.4	0.5± 1.1	0.2± 0.6	0.3± 0.9	0.7± 1.9	42.9±
	3.4	<u>15.9</u>	0.5	0.0	6.0	12	9.7	5.4	0.1	0.7	0.1	0.0	0.0	0.7	35.3+
	3.4	15.0	1.4	0.0	1.6	0.8	9.5	9.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	3.8	35 3+
	10.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	5.4	1.0	0.0	0.0	0.0	15.64
	6.09	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.5	0.0	0.0	0.7	23	0.0	0.0	0.3	647+
	42.5	0.0	0.1	0.5	0.1	0.0	1.0	0.0	0.0	2.8	5.0	0.1	0.2	1.0	47.04
	40.7	0.0	0.0	0.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	3.7	9.0	0.3	0.4	1.4	47 5+
	EM	MS	MEO		MEO	MS	MED	MEO	MEO	EM	EM	ß	9	- 22	
	menhaden	Anchovie	Anchovie	Anchovie	Tonguefish	Blenny	whitecroaker	bandedcroaker	harvestfish	silverside	pipefish	carpa			
Larvae	B. aurea	E. anchoita	A marini	Engraulidos ni	S. plaginca	H. fissicornis	M fumieri	P. brasiliensis	P. paru	0. argentinensis.	S. folletti	C. carpio	Type F	'n	
	Clupeidae	Engraufidae	Engraufidae	Engraulidae	Cynoglossidae	Blenniidae	Scianidae	Scianidae	Stromateidae	Atherinidae	Syngnathidae	Cyprinidae	Ni	'a	and the second se

Capítulo II: Retención e intercambio de larvas de decápodos en una laguna costera con conexión intermitente y la zona marina adyacente.

Irene Machado Baranzano

Abstract

Lagoon-ocean connectivity is crucial for the exchange of organisms that inhabit intermittently open-closed lagoons and lakes (ICOLLs) and the adjacent marine zone. This study evaluated the retention and exchange of decapod larvae between both areas in relation to different states of the sandbar (open/closed), hydrodynamic processes (lagoon discharge, marine intrusion) and intrinsic species-specific factors (ej. life cycle strategy, development stage, spawning season). Field samplings were carried out over a year in an ICOLL on the coast of South America -Laguna de Rocha (LR)- and its adjacent marine zone (ZM). The results showed differences in the decapod community of LR and the ZM, and different patterns of larval movement between environments, according to their ontogeny and life cycle characteristics. Three taxa release their larvae in LR, one of them (*P. argentinus*) uses LR as a breeding area while the other two (Varunidae, C. sapidus) move to the coastal zone where they live for some time. At least eight taxa release their larvae in the ZM (shelf and estuarine-opportunistic species) and use this environment as a breeding area or biological corridor. Both environmental (ej. sandbar state) and species-specific factors (ej. life cycle strategy, spawning season) determined larval exchange versus retention in both LR and the ZM. Taxa with a larval export strategy and opportunistic-estuarine shelf species entered LR mostly in spring when their highest abundance was found. The open sandbar state and the most common weather conditions calm-to-moderate during the study promoted the greatest larval exchange between LR and the ZM. Conversely, no evidence of exchange of obligate shelf or estuarine species was observed under these conditions. This suggests that they were effectively retained within their breeding areas. However, evidence of advection of these larvae during extreme meteorological conditions, such as the high lagoon discharge (in autumn) or the strong sea storm (in spring) was recorded. The closed sandbar state prevented larval emigration of estuarine species with an export strategy. Finally, this work discusses the effects that the season and the duration of the connection between both environments would have on the recruitment of decapods and therefore on the management of the area.

Resumen

La conectividad laguna océano es crucial para el intercambio de organismos habitando lagunas costeras con conexión intermitente (ICOLLs) y la zona marina adyacente. Este estudio evaluó la retención y el intercambio de larvas de decápodos entre ambos sitios en relación a diferentes estados de la barra de arena (abierta/cerrada), procesos hidrodinámicos (descarga de laguna, intrusión marina) y factores intrínsecos especie-específicos (ej. estrategia del ciclo de vida, estadío de desarrollo, época de desove). Se realizaron muestreos de campo a lo largo de un año en una ICOLL en la costa de Sudamérica -Laguna de Rocha (LR)- y en la zona marina adyacente (ZM). Los resultados mostraron diferencias en la comunidad de decápodos de LR y ZM, y también se evidencia diferentes patrones de movimiento de larvas entre ambientes, de acuerdo a su ontogenia y a las características del ciclo de vida. Tres taxones liberan sus larvas en LR, una de ellas (P. argentinus) utiliza la LR como área de cría mientras que los otros dos (Varunidae, C.sapidus) se mueven a la zona costera dónde habitan cierto tiempo. Al menos ocho taxones liberan sus larvas en ZM (especies de plataforma y estuarinooportunistas) y utilizan este ambiente como área de cría o corredor biológico. Ambos, factores ambientales (ej. estado de la barra) y especie-específicos (ej. estrategia del ciclo de vida, época de desove) determinaron el intercambio de larvas versus retención tanto en LR como en ZM. Los taxones con estrategia de exportación de larvas y las especies de plataforma estuarino-oportunistas, ingresaron a LR mayormente en primavera cuando se registró su mayor abundancia. El estado de barra abierta y condiciones meteorológicas calmas a moderadas fue la situación que predominó durante el estudio y la que promovió el mayor intercambio de larvas entre LR y ZM. Contrariamente, no se observaron evidencias de intercambio de especies de plataforma o estuarinas obligadas bajo esas condiciones. Esto sugiere que las mismas fueron efectivamente retenidas dentro de sus áreas de cría. Sin embargo, se registraron evidencias de advección de las mismas en condiciones meteorológicas extremas, tales como fuertes descargas de la laguna o tormenta de mar. El estado de barra cerrada impidió la salida de larvas de las especies con estrategia de exportación. Finalmente se discutieron los efectos que tendrían la época y la duración de la conexión entre ambos ambientes en el reclutamiento de decápodos y por tanto en el manejo del área.

Palabras clave: lagunas costeras, aguas costeras, larvas de decápodos, intercambio larval, conectividad, Atlántico Sudoccidental, Uruguay

Introducción

La mayoría de los peces y decápodos marinos presentan un estadío larval planctónico antes de ocupar el hábitat pelágico o bentónico de los adultos. La sobrevivencia y la dispersión larval están estrechamente ligados a la regulación del reclutamiento poblacional (Mc Conaugha 1992, Pineda et al. 2007). En estas especies con elevada dispersión larval, la variabilidad en el reclutamiento puede depender del transporte hacia o fuera de las áreas adecuadas para el crecimiento y asentamiento (Hjort 1914, Cushing 1975, Sinclair 1988). Para regular su

distribución las larvas pueden utilizar de forma diferencial las distintas intensidades y direcciones de las corrientes a diferentes profundidades (Queiroga et al. 1997, Pineda et al. 2007, Anger et al. 2015).

El grupo de los decápodos es muy diverso (ej. cangrejos verdaderos, cangrejos anomura, camarones, entre otros) y está conformado por especies con diferentes estrategias de vida (Anger et al. 2020). Algunas especies pueden permanecer tanto en su fase larval como en la fase adulta en el mismo hábitat (ej. zona costera marina) y otras suelen cambiar de hábitat (estuarios- zona costera) (Queiroga y Blanton 2005). Entre las últimas, están las que se reproducen en el mar y las larvas ingresan de manera obligada a los estuarios (ej. camarón rosado, *Penaeus paulensis*) (Fabiano y Santana 2006, Noleto-Filho et al 2017), y aquellas cuyos juveniles y adultos ingresan de manera oportunista (ej. *Peisos petrunkevitchi*). Incluso existen especies que presentan ciclos más complejos, donde ocurren varios cambios de hábitat a lo largo de la ontogenia. Por ejemplo, en las especies con exportación de larvas (ej. cangrejo sirí o *Callinectes sapidus*, cangrejo cavador o *Neohelice granulata*), se liberan las primeras larvas (zoea I) en los estuarios y luego requieren alcanzar la zona costera para desarrollarse. A su vez, los estadíos larvales más avanzados (ej. zoea IV, megalopa) reingresan nuevamente a los estuarios para alcanzar el estadío juvenil (Anger et al. 1994, Giménez et al. 2004).

Las lagunas costeras se vinculan estrechamente a la zona marina adyacente mediante intercambio de agua, nutrientes, y organismos, y estos procesos determinan la estructura y funcionamiento de ambos sistemas (Conde et al. 2019, Espinosa et al. 2019, Capítulo I). La dinámica migratoria de los decápodos entre océano y estuarios puede tener fuertes implicancias ecológicas, económicas y sociales (Pauly y Yañez-Arancibia 1994, Fabiano y Santana 2006, Conde et al. 2019). Por un lado, los decápodos suelen representar una de las vías de transferencia energética entre el ambiente bentónico y pelágico en las tramas tróficas de lagunas costeras (ej. Iribarne et al. 2005, Rodríguez-Graña et al. 2008). Por otro lado, especies como el cangrejo sirí (C. sapidus), y el camarón rosado (F. paulensis) son objetivos de pesquerías artesanales (Fabiano y Santana 2006). En las lagunas con conexión intermitente (ICOLLs) el intercambio también depende del estado de la barra de arena. Cuando la barra se encuentra cerrada, se establecen condiciones estables dentro de la laguna, lo que favorece el crecimiento de especies estuarinas (ej. Netto y Fonseca 2017, Capítulo I). Por otro lado, la apertura de la barra es crucial para las poblaciones de decápodos que dependen de la exportación de larvas al océano para completar su ciclo de vida (Queiroga y Blanton 2005).

El capítulo I analizó el efecto de la conectividad entre una ICOLL y la zona marina adyacente sobre las condiciones físico-químicas del agua y el intercambio de ictioplancton. Se encontraron diferencias marcadas en las características ambientales entre ambos ambientes. Las larvas de peces fueron retenidas en sus áreas de cría (laguna o zona costera) bajo condiciones meteorológicas calmas, pero fueron advectadas de esos lugares bajo condiciones meteorológicas extremas, tales como elevadas descargas de agua dulce o tormentas de mar severas. Asimismo, se observó que bajo condiciones calmas (vientos suaves a moderados) y sin una barrera de arena elevada (ej. barra abierta, eventos *overwashing*) únicamente las especies marino estuarinas oportunistas o dependientes ingresaron al estuario.

Los estudios que evalúan la incidencia de la dinámica de la barra en las comunidades biológicas en las ICOLLs son mayoritariamente en peces. Los trabajos sobre decápodos son escasos y en general están enfocados a especies de interés comercial (ej. Bernard y Froneman 2005, Brosset et al. 2019) y a la fase bentónica (Lill et al. 2012, Giménez et al. 2014, Tweddle et al. 2016). Para comprender los ciclos de vida de especies que habitan en las lagunas y en la zona costera son necesarios estudios en ambos ambientes (Able 2005). Este trabajo se centra en evaluar la influencia de la conectividad entre una ICOLL en la costa atlántica de Sudamérica -Laguna de Rocha- y la zona costera adyacente sobre la retención, así como el intercambio de larvas de decápodos. Para esto se analizaron factores intrínsecos especie-específicos (ej. estrategia del ciclo de vida, el estadío de desarrollo, época de desoves) y las condiciones ambientales (ej. estado de la barra) y meteorológicas. La hipótesis de trabajo plantea que las larvas quedan retenidas dentro de sus áreas de cría en cada ambiente (laguna y zona marina adyacente) y que solo ocurre intercambio de larvas de aquellas especies que necesitan transitar por ambos ambientes durante su etapa larval, cuando existan las condiciones de conectividad adecuadas (ej. barra abierta). Por lo tanto, se espera que el intercambio de estadios larvales de estas especies será mayor cuando su abundancia sea máxima (época de reproducción) y cuando la barra esté abierta. Esto puede ser alterado en condiciones meteorológicas extremas como fuertes descargas de agua dulces o tormentas de mar, forzando el ingreso o advectando a las especies fuera de su hábitat. Esto puede dificultar la metamorfosis y el asentamiento larval ya que para dar inicio a este proceso los decápodos frecuentemente requieren estímulos químicos específicos relacionados con el hábitat parental.
Materiales y métodos

Área de estudio

La Laguna de Rocha (LR) y la zona marina adyacente (ZM) están ubicados en la región subtropical y con régimen micromareal del Atlántico Sudoccidental (34° 38 'S - 54° 17' W, Uruguay, Fig. 1). La LR es una ICOLL muy somera (profundidad promedio = 0,6 m, superficie = 72 km²) la cual se conecta con el océano a través de un canal que se forma sobre la barra de arena (Rodríguez-Gallego et al. 2017). Cuando la barra de arena está formada (estado: barra cerrada), la descarga fluvial aumenta el nivel del agua dentro de la laguna hasta que sobrepasa la barra de arena y se abre el canal (estado: barra abierta). Cuando se establece la conexión primero descarga la laguna y luego que se nivela el agua en ambos sitios generalmente ocurre una intrusión marina. El intercambio laguna-océano persiste hasta que la dinámica litoral de los sedimentos reconstruye la barra de arena. Mientras la berma permanece baja, ciertas condiciones (ej. tormenta de mar) puede generar un fuerte oleaje que sobrepase la barra (Conde et al. 2019, Capítulo I). El canal sobre la barra se forma al menos una vez al año, natural o artificialmente. La apertura de la barra y su posterior intercambio entre laguna y mar genera procesos altamente dinámicos y generalmente provoca una marcada variabilidad en las condiciones abióticas (ej. salinidad, turbidez) y biológicas dentro de la laguna (ej. Rodríguez-Gallego et al 2017, Espinosa et al. 2019, Capítulo I). La pluma del Río de la Plata conjuntamente con la descarga fluvial y las aguas subterráneas alcanzan la ZM, particularmente en el otoño e invierno y puede reducir la salinidad a menos de 20 (Capítulo 1).

La Laguna de Rocha es un sitio Ramsar, una Reserva de Biosfera, y junto con la zona costera adyacente conforman un Área Protegida del Sistema Nacional de Áreas Protegidas de Uruguay. Esta constituye un área de alimentación y cría para varias especies de peces y decápodos (Norbis y Galli 2004, Fabiano y Santana 2006) y para especies de aves acuáticas residentes y migradoras (Aldabe et al. 2010). La pesquería artesanal de LR está basada en *Odontesthes argentinensis* (pejerrey), *Paralychthys orbignyanus* (lenguado), *Micropogonias furnieri* (corvina), *F. paulensis* (camarón rosado) y *C. sapidus* (cangrejo sirí) (Fabiano y Santana 2006, Mellado et al. 2014). En ZM las pesquerias artesanales se basa en *Engraulis anchoíta* (anchoa), *Pomatomus saltatrix* (anchoa de banco), corvinas y lenguados (Vögler et al. 2020).



Figura II1. A) Mapa de Uruguay ubicando a la Laguna de Rocha y la zona marina adyacente. B) Mapa de la Laguna de Rocha y la zona marina, donde se indican los sitios de muestreo (círculos negros) (figura modificada del Capítulo I).

Muestreos y análisis de laboratorio

Los guardaparques de LR registraron el estado de la barra (abierto/cerrada) y realizaron observaciones cualitativas sobre la ocurrencia de eventos tales como descargas, intrusiones marinas y *overwashing*. Los datos de precipitaciones utilizados corresponden a la Estación de Rocha (ubicada a 20 km al norte de la laguna) del Instituto Nacional de Meteorología [INUMET, sf].

El muestreo (febrero 2016 a febrero 2017) fue diseñado para evaluar la influencia de la conectividad laguna-océano en las condiciones abióticas del agua y en las larvas de decápodos. La frecuencia de los muestreos varió de acuerdo al estado de la barra. Durante el estado de barra cerrada, los muestreos se realizaron cada 45-60 días. Cuando se abrió el canal las muestras se tomaron cada 7-15 días empezando apenas se dieron las condiciones adecuadas para la navegación; ej. dos a cinco días después de la apertura. En total se realizaron 15 muestreos (S1 a S15) dentro de LR, que incluyó cuatro sitios de muestreo espaciados entre 3 - 5 km (centro = st1, sur = st2, suroeste = st3, canal este paralelo a la costa

= st4, Fig. 1), excepto desde S1 a S4 cuando solo se muestreó el sitio centro y sur (st1 y st2, Tabla I1 en Capítulo I). Estas estaciones difieren en su distancia al canal de la barra y por tanto se espera un gradiente en la influencia marina. En ZM, los muestreos se realizaron en dos sitios a una distancia aproximada de 300 - 500 m desde la costa (st5: frente a la boca de LR y st6: 5 km al este de st5). Se espera que los sitios de ZM presenten diferente influencia de LR (Fig. II1). En este caso, tres muestreos (S8, S11, S12) fueron cancelados debido a las condiciones climáticas adversas para la navegación. Los muestreos en LR y ZM fueron realizados en el menor intervalo de tiempo posible de acuerdo a las condiciones del tiempo; mayoritariamente ocurrieron en días consecutivos.

La temperatura, salinidad y turbidez fueron medidos por triplicado (multiparámetro Horiba U-50) en cada sitio cerca del fondo en LR y a un metro de la superficie en ZC. Se registró la profundidad de la columna de agua y del disco de Secchi (disco de 20 cm) y se colectaron muestras de agua (ca. 30 cm debajo de la superficie) para determinar la clorofila a (ChI-a) y el seston. Las muestras de agua se mantuvieron en oscuridad y frío mientras se transportaba y se analizaron en el laboratorio. Las técnicas y los volúmenes utilizados para la determinación de clorofila y seston están detalladas en el Capítulo I.

Las larvas de decápodos fueron colectadas por triplicado en cada sitio. Se utilizó una rastra epibentónica (100 x 85 cm, red de 500 μ m) en LR y se realizaron arrastres oblicuos con una red cónica (65 cm diámetro, red de 500) en ZM. Cada arrastre duró 5 minutos a una velocidad de 2 nudos. En ambas redes se adjuntó un flujómetro para estimar el volumen de agua filtrada (promedio: 42 m³ en LR, 38 m³ en ZM). Las larvas de decápodos fueron preservadas en formol al 4% y la abundancia de organismos fue estandarizada a 100 m³.

Las larvas de decápodos fueron contadas e identificadas bajo lupa estereoscópica hasta el taxón más bajo posible, usando claves y guías taxonómicas (ej. Santos y González-Gordillo 2004, Vieira y Calazans 2010, Martin et al. 2014). Los individuos fueron clasificados en estadíos larvales (zoea o megalopa en cangrejos, y protozoea, mysis o decapodito en camarones), o como juveniles. Las larvas tempranas (ej. zoea I) y juveniles pueden estar subestimados debido al tamaño de las redes o por evasión de redes, respectivamente. Sin embargo, su inclusión en el análisis permite comparaciones temporales durante este estudio.

Análisis de datos

La dominancia ecológica de las especies en LR y ZM se analizó con el diagrama de Olmstead-Tukey (frecuencia de ocurrencia vs. abundancia, Sokal y Rohlf 2012). Los taxones fueron clasificados en categorías: dominantes, comunes, ocasionales y raras. Las especies dominantes presentaron frecuencia y abundancia relativa por encima del promedio. Las especies comunes presentaron abundancia relativa por debajo del promedio, pero frecuencia relativa por encima. Las especies ocasionales, presentaron abundancia relativa por encima del promedio y frecuencia por debajo. Finalmente, las especies raras son las que presentaron abundancias relativa y frecuencia por debajo del promedio. Los valores obtenidos en cada replica fueron promediados por sitio de modo de obtener un solo valor por sitio en cada muestreo.

Los taxones también fueron clasificados en categorías ecológicas de acuerdo al hábitat que ocupan (estuario, plataforma, talud) durante su ciclo de vida (adulto/larva) (Queiroga y Blanton, 2005). Esta clasificación incluye especies estuarinas obligadas (estuario/estuario, OE), especies estuarinas que exportan sus larvas hacia la plataforma continental (estuario/plataforma, EE), especies de plataforma que pueden ingresar a los estuarios como adultos (= estuarino-oportunista) (plataforma, estuario/plataforma, PEO), especies de plataforma que utilizan los estuarios como áreas de cría (plataforma/plataforma, estuario, PED), especies de plataforma que se mantienen ahí todo el tiempo (plataforma/plataforma, P). Las otras categorías establecidas no fueron registradas en este estudio.

El intercambio de especies entre LR y ZM se exploró mediante el índice de Whittaker (IW o diversidad Beta; Whittaker 1972). Este índice mide la superposición en la composición de taxones de larvas de decápodos en los dos ambientes, en cada muestreo. El índice de Whittaker = S / α -1, donde S es el número de especies del muestreo correspondiente a toda el área (LR + ZM) y α representa el número promedio de especies en cada sitio (LR y ZM). El IW varía entre 0 cuando todos los taxones son comunes y 1 cuando los sitios no presentan taxones en común (incluyendo el caso de ausencia de taxones en uno de los sitios).

Complementariamente, se realizó un análisis de escalamiento multidimensional (NMDS) con el paquete Vegan de R para determinar el intercambio de especies entre LR y ZM. El NMDS realizó un ordenamiento de los sitios de muestreo en los dos ejes principales, basado en la matriz de disimilaridad de Bray-Curtis, realizado con datos de presencia-ausencia de taxones (Field et al. 1982). Los taxones con abundancias menores a 1% (que ocurren ocasionalmente) fueron excluidos del análisis para evitar sesgos en los resultados (Kruskal 1964). El procedimiento para la obtención del NMDS se repitió entre un mínimo de 20 y un máximo de 100 veces, hasta encontrar una solución estable. Los agrupamientos fueron definidos por el método de k—mean, el cual consiste en minimizar la suma de distancias cuadráticas entre cada muestreo y el centroide de su grupo.

Resultados

Estado de la barra, conectividad laguna-océano y variables ambientales

El muestreo se realizó entre el verano de 2016 y el de 2017. Se produjeron dos aperturas de la barra de arena, en otoño y en primavera. La primera apertura ocurrió después de fuertes lluvias, que marcaron un máximo histórico para el área (300 mm en dos días), lo que provocó grandes escorrentías de agua dulce (Fig. II2 A). La persistencia de varios eventos de lluvia mantuvo el canal sobre la barra abierto hasta octubre. Una fuerte e inusual tormenta de mar (ráfagas de viento de hasta 30 ms⁻¹) en octubre produjo la segunda apertura del canal, sobre la barra de arena recientemente formada. El estado de barra abierta se mantuvo hasta el verano de 2017, extendiendo el período de intercambio entre la laguna y el mar por varios meses más. Además, dos eventos de *overwashing* ocurrieron por fuertes vientos (dirección S y SE), uno en el verano de 2016 y el otro en el verano de 2017.

La profundidad fue marcadamente más baja en LR que en ZM y generalmente LR mostró menor salinidad, mayor clorofila-a, turbidez y temperatura que ZM (Tabla II1). La temperatura en ambos sitios mostró el patrón estacional típico de ambientes subtropicales, con temperaturas máximas en verano y mínimas en invierno (Fig. II2 B). El máximo y mínimo de temperatura se registraron en LR. La salinidad en LR disminuyó bruscamente debido a las fuertes lluvias en otoño y posteriormente a la apertura de la barra se observó un aumento en su variabilidad debido al intercambio de aguas con ZM, alcanzado los valores máximos durante la primavera (Fig. II2 C). En ZM, durante el otoño se registraron los valores mínimos de salinidad, los que fueron inusualmente bajos (<15). La alta frecuencia de las tormentas de viento en primavera posiblemente promovió las altas salinidades registradas en LR en ese período (Fig. II2 C). Información detallada sobre la dinámica de la barra y las variables ambientales fueron presentadas y discutidas en el Capítulo I.



Figura II2 A) Precipitación diaria (mm). B) y C) Variación temporal de la temperatura y salinidad, respectivamente. Se indica el valor promedio de cada muestreo en la Laguna de Rocha (LR, círculos grises) y la zona marina (ZM, círculos negros) Las líneas verticales representan el momento de cada muestreo (S1 a S15), Las líneas negras horizontales muestran el estado de barra cerrada y los triángulos los eventos de *overwashing* (arriba) y las líneas grises verticales indican la estación del año (abajo)

Tabla II1. Promedio ± desvio estándar de las variables ambientales en la Laguna de Rocha (LR) y zona marina (ZM).

Variables	LR	ZM
Profundidad (m)	1,1 ± 0,4	9,1 ± 1,7
Disco Secchi (cm)	62 ± 27	275 ± 190
Turbidez (NTU)	23,3 ± 28	0,8 ± 1,7
Temperatura (°C)	17,5 ± 4,4	17,0 ± 4,2
Salinidad	18,7 ± 6,8	25, 4 ± 8,2
Seston (mg L ⁻¹)	30 ± 24	13,6 ± 8,2
Clorofila-a (mg m ⁻³)	4,3 ± 3,5	2,1 ± 1,8

Composición de larvas de decápodos y categorías ecológicas

Se registraron un total de 20 taxones de decápodos durante el período de estudio (6 en LR y 15 en ZM), correspondientes a cuatro infraórdenes: Brachyura, Anomura, Caridea, Stenopodidea, y dos superfamilias Sergestoidea y Penaeoidea (Tabla IIA1 y IIA2 en Anexo II1). Trece taxones fueron identificados a nivel de especie, mientras que los demás a nivel de género o familia. Tres taxones (*Cyrtograpsus angulatus, Neohelice granulata* y *Callinectes sapidus*) fueron registrados en ambos sitios, LR y ZM. Debido a que no fue posible diferenciar a la totalidad de los individuos de los cangrejos brachyura de las especies *C. angulatus y N. granulata*, estas se agruparon y analizaron cuantitativamente como Varunidae.

En LR, el taxón ampliamente dominante (de acuerdo a frecuencia de ocurrencia y abundancias) fue el de los cangrejos Varunidae, seguido del camarón de agua dulce *Palaemon argentinus* que fue exclusivamente encontrado en este ambiente (Tabla II2). El camarón *Peisos petrunkevichti* fue clasificado como común por su frecuencia en LR y el cangrejo azul *Callinectes sapidus* como ocasional. En ZM, los taxones dominantes también fueron larvas de los cangrejos Varunidae, seguido de *Acantholobulus schmitti* y de la especie exótica *Rhithropanopeus harrisii.* Los anomura Porcellanidae y *Emerita brasiliensis* también fueron clasificados como dominantes en ZM. Larvas de los camarones *P. petrunkevitchi, Artemesia longinaris* y *Lucifer* sp. quedaron clasificados como comunes. Con excepción de Varunidae y *P. petrunkevitchi* todos los taxones de ZC fueron exclusivos de dicho sitio (Tabla II2).

Tabla II2. Principales taxones (abundancia > 1%) registrados durante el estudio en la Laguna de Rocha y en la zona marina. De cada taxón se indica la categoría ecológica (Ecol. Cat. Queiroga y Blanton 2005), la abundancia (A, ind 100 m⁻³), frecuencia de ocurrencia (FO, %) y la categoría de Olmested-Tukey (Cat. O-T) en cada sitio. Cat. Ecol. EE: estuarino con exportación de larvas, EO: estuarino obligado, P: especies de plataforma, PEO, especies de plataforma estuarino-oportunistas.

Taxón		Lag	una de Rocha		Z	ona marina	
Nombre	Cat. Ecol.	Cat. O-T	A	% FO	O-T Cat	A	% FO
Varunidae	EE	Dominante	674,7 ± 1127	54,4	Dominante	1260 ± 2879	75,7
C. sapidus	EE	Ocasional	13,1 ± 39,5	6,1	Rara	0,3±1,1	1,4
A. schmitti	Р	-	-	-	Dominante	34,2 ± 45	21,4
R. harrisii	EO	-	-	-	Dominante	15,9 ± 53,2	17,1
Porcellanidae	Р	-	-	-	Dominante	26,8 ± 49	31,4
E. brasiliensis	Р	-	-	-	Dominante	7,1 ± 18,9	14,3
P. argentinus	EO	Dominante	14 31,8	26,3	-	-	-
P. petrunkevitchi	PEO	Común	1,8 4,5	8,8	Común	2,6± 4,4	27,1
A.longinaris	Р	-	-	-	Común	2,7± 9,0	8,6

Se registraron en total 4 categorías ecológicas (EE, EO, PEO, P). Se destacó en ambos sitios la dominancia de taxones con estrategia de exportación de larvas (EE, eg. Varunidae, *C. sapiuds*) y especies costeras que ingresan esporádicamente a los estuarios como adulto (PEO, ej. *P. petrunkevitchi*). Se registraron dos especies estuarino obligadas (EO, *P. argentinus* y *R. harrisii*), una de ellas que estuvo presente solo en LR y la otro solo en ZM. Las especies costeras (P, ej. *A. schmitti, E brasiliensis*) se encontraron exclusivamente en ZM (Tabla II2 y Tabla IIA1 en Anexo II1).

Variabilidad espacial y temporal en la abundancia y estadíos larvales

El promedio de abundancia de larvas de decápodos fue mayor en ZM (113 ± 538 ind 100m⁻³) que en LR (35 ± 141 ind 100 m⁻³). En ambos sitios se registraron dos momentos de máxima abundancia de larvas de decápodos, siguiendo el patrón típico de ambientes subtropicales (transición verano-otoño y primavera) (Fig. II3). En verano-otoño de 2016 se registró un primer pico de abundancia de decápodos. Luego de la primera apertura de la barra tras intensas lluvias a inicio de otoño, la abundancia de decápodos disminuyó fuertemente en el área de estudio. Incluso, en LR no se registraron individuos en tres muestreos consecutivos. La

abundancia de decápodos fue baja en el otoño-invierno. Desde el final del invierno se observó un aumento en la abundancia de larvas de decápodos, siendo el pico máximo en la primavera (Fig. II3).



Figura II3. Abundancia y composición de larvas de decápodos en la Laguna de rocha (LR, barra izquierda) y la zona marina (ZM, barras derechas) durante el período de estudio (S1 a S15). Pal: *P. argentinus*, Rha. *R. harrisii* Csa: *C. sapidus*, Var.: Varunidae, Ppe: *P. petrunkevitchi*, Por.: Porcellanidae, Alo.: *A. longinaris*, Asc.: *A. schmitti*, Eme: *E. brasiliensis*, Otr: Otros. Las cruces indican la ausencia de muestreo en ZM. Las líneas negras horizontales muestran el estado de barra cerrada y los triángulos los eventos de *overwashing* (arriba) y las líneas grises verticales indican la estación del año (abajo). Categorias ecológicas, modificado de Queiroga y Blanton (2005). Especies de plataforma (P), especies de plataforma estuarino-oportunistas (PEO), especies de plataforma estuarinop dependientes (SED), estuarinas con exportación de larvas (EE), estuarinas obligadas (EO). Las especies no identificadas no fueron clasificadas.

En LR, se destacó la presencia de larvas de Varunidae y *C. sapidus* en verano de 2016, en condiciones de barra cerrada (Fig. II3, Fig. II4 A). Todas las larvas se encontraban en estadío zoea, y en el primer estadío (zoea I, datos no mostrados). Asimismo, en ese período se registraron abundancias moderadas de larvas del camarón PEO *P. argentinus* (Fig. II3) y las mismas estuvieron mayormente en estadío de protozoea y muy pocas en mysis (Tabla IIA2 en Anexo II1). En el invierno se destacó la presencia de algunos juveniles de Varunidae (Fig. II4). Desde finales del invierno y hasta el verano la abundancia de Varunidae aumentó

progresivamente, con una clara dominancia de zoeas (I-V, datos no mostrados) y presencia de megalopas y juveniles del mismo grupo (Fig. II4 A). En primavera se volvieron a registrar protozoeas de *P. argentinus* (EO). En esta época también se registró la presencia de *P. petrunkevitchi*, en estadíos de protozoeas a decapoditos, siendo mayor la abundancia a partir de la segunda apertura de la barra (octubre) tras la fuerte tormenta de mar (Fig. II3 y II4 B). Después de la tormenta de mar se registraron por única vez dentro de LR y en bajas abundancias zoeas y megalopas de grupos típicamente costeros (P) tales como *L. spinosa* (P) y otros anomuros no identificados (Tabla IIA1 en Anexo II1).

En ZM, se constató la presencia de Varunidae en estadío zoea y megalopa (Fig. II4 A), así como zoeas de otras especies asociadas a la ZM (Porcellanidae, *A. schmitti, R. harrisii*) en verano e inicios de otoño. Luego de la primera apertura de la barra ocurrida a inicios de otoño, la abundancia de Varunidae disminuyó drásticamente. Los grupos presentes en ZM en ese momento correspondieron mayormente a zoeas P de *A. schmitti, R. harrissi y E. brasiliensis* (Fig. II3). A partir del quinto muestreo (invierno) se observó la presencia de los camarones *A. longinaris* (P) y *P. petrunkevitchi* (PEO) en ZM (Fig. II3), principalmente en estadío de protozoea y mysis, y algunas en estadío de decapodito (Fig. II4 B y C). Esta última especie disminuyó su abundancia de larvas de Varunidae, con un máximo que superó a lo registrado en verano-otoño (Fig II3, Fig. II4 A). También la abundancia fue mayor que en LR (en verano-otoño y primavera). Las larvas de Varunidae estaban mayormente en estadío de zoea, y también se observaron megalopas en la primavera tardía. En primavera se volvieron a registrar zoeas de anomuros (P) en ZM (Fig. II3).



Figura II4. Abundancia logarítmica de los diferentes estadíos de desarrollo en la Laguna de Rocha (LR, abajo) y en la zona marina (ZM, arriba) durante el período de estudio. A) cangrejos Varunidae (estadíos zoea, megalopa y juveniles), B) y C) camarones *Peisos petrunkevitchi* y *Artemesia longinaris* (estadíos nauplio, protozoea, mysis and decapodito), respectivamente. Las cruces indican la ausencia de muestreo en ZM. Las líneas negras horizontales muestran el estado de barra cerrada y los triángulos los eventos de overwashing (arriba) y las líneas grises verticales indican la estación del año (abajo).

Retención e Intercambio larval entre la laguna y el océano

Si bien LR y ZM estuvieron dominados por los mismos taxones, también presentaron especies típicas y exclusivas de cada lugar. Esa composición de especies resultó en un bajo grado de solapamiento taxonómico en gran parte del período de estudio, con valores del índice de whittaker > 0,5 (Fig. II5). El NMDS presentó un valor de stress aceptable (0.11) y la partición de los muestreos en 3 grupos de acuerdo al k-means mostró una mayor similitud general entre las muestras de LR (Grupo 1), mientras que las muestras de ZM se dividieron en dos grupos. Uno de ellos representa a los muestreos con mayor presencia de R. harrisi y E. brasiliensis (Grupo 2) y el otro por la presencia de P. petrunkevitchi y A. longinaris (Grupo 3) (Fig. 116). Esta diferenciación de los muestreos de LR respecto a los de ZM se mantuvo en gran medida, incluso durante los largos períodos de barra abierta. Por ejemplo, las larvas de los taxones P (ej. porcelanidos, A. schmitti, A. longinaris, Fig II3 y Fig II4 C) alcanzaron abundancias elevadas en ZM durante períodos de barra abierta, pese a lo cual no fueron observadas en LR. Sólo se registraron especies P (L. spinosa y anomura ni) dentro de LR luego de la tormenta de mar de primavera. Las únicas especies que fueron comunes a ambos ambientes fueron aquellas con afinidad a los estuarios, de la categoría EE (Varunidae, C.sapidus) y PEO (P. petrunkevitchi), sugiriendo intercambio de larvas entre sitios.



Figura II5. Índice de Whittaker (IW o diversidad beta) durante el período de estudio (S1 a S15) basado en los taxones de larvas de decápodos. Las cruces indican la ausencia de muestreos en la zona costera y por tanto no se calculó el IW. Las líneas negras horizontales muestran el estado de barra cerrada y los triángulos los eventos de *overwashing* (arriba) y las líneas grises verticales indican la estación del año (abajo). El IW varía entre 0 cuando todos los taxones están en ambos sitios y 1 cuando los sitios no tienen taxones en común. Este último caso incluye los muestreos en que no se registró ningún taxón en uno de los sitios (S3, S5 y S6).

La disminución de la abundancia de zoeas de Varunidae y *C.sapidus* en LR tras la apertura de la barra en otoño indican su salida hacia ZM. De hecho, el efecto inmediato fue la ausencia

de larvas de decápodos en LR en S3. Hacia finales de otoño e invierno, nuevamente la ausencia de larvas de decápodos en LR (S5 y S6) indicó ensambles completamente diferentes entre sitios (IW =1, Fig. II5). La presencia de juveniles de Varunidae en LR en invierno indicó el ingreso de individuos desde ZM. En cambio, no se registraron megalopas ni juveniles de *C. sapidus* en LR. Si bien se observó tanto la salida de larvas como el ingreso de juveniles, el período desde otoño a invierno de 2016 estuvo caracterizado por una baja abundancia larval.

En la primavera, los valores del índice de Whittaker se mantuvieron en valores medios (IW = 0,5-0,7), debido a la presencia de Varunidae en ambos sitios (Fig. II5). En ese período también se pudo observar una mayor similitud del muestreo S8 de LR con los muestreos de ZM de esa misma época (primavera), debido a la presencia de *P. petrunkevitchi* en todas ellas (Grupo 3, Fig. II6). A pesar que el ingreso de *P. petrunkevitchi* a LR fue mayor luego de la tormenta de mar (S10, segunda apertura), la reaparición de especies típicas de la laguna generó que la composición de especies no se diferenciara de los demás muestreos realizados dentro de LR (Fig. II6). Aunque el camarón P *A. longinaris* presentó abundancias y estadíos similares a los de *P. petrunkevitchi* en ZM, no se observó el ingreso de sus larvas a LR (Fig. II4 C).

Finalmente, en verano de 2017 volvió a registrarse un mínimo en el índice de Whittaker (IW = 0,3) y una mayor similaridad de las comunidades a pesar que la barra de arena estuvo cerrada. Esto coincide con el ordenamiento de S15 de ZM en el NMDS, dentro del grupo compuesto por los muestreos de LR. Esto se debió principalmente al bajo número de taxones en ambos sitios y particularmente en ZM.



Figura. II6. Gráfico del escalamiento multidimensional (nMDS). La abundancia de especies fue transformada en datos de presencia /ausencia y se calculó la matriz de disimilaridad con el índice de Bray-Curtis. Se indican los muestreos realizados en la Laguna de Rocha (LR, círculos grises) y en la zona marina (ZM, círculos negros). Los muestreos fueron identificados con números (S1= 1 al S15=15). Los polígonos con líneas punteadas indican los grupos obtenidos de acuerdo al método de k-mean. Las cruces negras indican la contribución a la gráfica de cada taxon. Pal: *P. argentinus*, Rha. *R. harrisii* Csa: *C. sapidus*, Var.: Varunidae, *P. petrunkevitchi*, Por.: Porcellanidae, Alo.: *A. longinaris*, Asc.: *A. schmitti*, Eme: *E. brasiliensis*.

Discusión

Durante el período de barra abierta ocurrió un intercambio sistemático de taxones con exportación de larvas o de plataforma estuarino-oportunistas, tal como se plantea en la hipótesis de estudio. Este proceso fue fundamental para que pueda darse el reclutamiento de estas especies dentro LR. El mayor intercambio (salida e ingreso) de larvas se produjo principalmente durante el momento de mayor abundancia para todos los taxones, en primavera. Los intercambios de agua moderados entre la laguna y el océano parecieron ser el principal mecanismo para el transporte de las larvas que requieren moverse entre ambos ambientes. Las especies que requieren mantenerse en uno de los ambientes, fueron retenidas bajo condiciones meteorológicas calmas a moderadas, aun estando la barra abierta. La ocurrencia de condiciones meteorológicas extremas como fuerte descarga y tormenta de mar fueron importantes para la conexión laguna-océano, pero podrían tener efectos negativos para la retención de especies dentro de sus áreas de cría, particularmente las estuarinas dentro de LR. Finalmente discutimos el efecto de diferentes momentos y de la magnitud de la

conectividad entre LR y ZM en el éxito del reclutamiento de las especies que hacen uso de estos ambientes.

Laguna de Rocha y zona costera como área de reproducción y cría

LR se caracterizó por presentar menor profundidad y mayor variabilidad en las condiciones físico-químicas del agua respecto a ZM, principalmente de la salinidad. La dinámica de la barra, las variaciones en las precipitaciones locales y el viento incidieron en las condiciones ambientales en el área de estudio. En el Capítulo I se describen las principales características ambientales de LR y ZM, los cambios estacionales y la dinámica laguna-océano durante el período de estudio y su efecto en las condiciones ambientales.

La abundancia de zoeas de Varunidae y particularmente la presencia de zoeas I, sugiere que LR sería un sitio de liberación y dispersión de larvas de *N. granulata* y *C. angulatus*, independientemente del estado de la barra (Fig. II4 A). Otra especie que liberó zoeas en LR, al menos una vez durante el estudio, fue *C. sapidus*. El desarrollo de larvas zoeas en estas especies ocurre en aguas marinas, ya sea cercanas (Varunidae) o alejadas de la costa (*C. sapidus*) (Fabiano y Santana 2006, Uscudum 2014, Vieira y Calazans 2015). La ausencia de zoeas avanzadas (zoeas II-IV) y de megalopas de estas especies dentro de LR en condiciones de barra cerrada prolongada (ej. cuatro meses) indicarían que ni Varunidae ni *C. sapidus* completan exitosamente su ciclo adentro de LR en esas condiciones; ello es consistente con resultados que indican dificultades en el desarrollo de *N. granulata* a salinidades < 15 (ej. Giménez y Torres 2002). Este estudió demostró que LR también es zona de liberación de larvas y de cría del carideo sudamericano *P. argentinus*, donde se registraron tanto protozoeas como myisis. Este pequeño camarón de agua dulce se encuentra bien adaptado a las condiciones salobres de LR, al igual que ocurre en otras lagunas costeras de Argentina y Brasil (Spivak 1997, Dumont y D'Incao 2004).

Por otro lado, ZM registró la mayor abundancia de zoeas y megalopas de Varunidae, lo que sugiere que este ambiente es utilizado como área de cría para esas especies. La presencia de zoeas Varunidae (ej. *C. angulatus*) y de *C. sapidus* en ZM aun estando la barra cerrada (Fig. II5 A), deja abierta la posibilidad de que este sitio además sea utilizado por estos cangrejos para liberar y dispersar sus larvas. Otras explicaciones se discuten en la sección 4.3. A su vez en ZM se destaca la presencia de larvas de varias especies epibentónicas costeras tales como cangrejos brachyura Xanthoidea, y anomuros (porcellanidos y *E. brasiliensis*), y de los camarones dendrobranchiata *A. longinaris* y *P. petrunkevitchi*. Si bien estas son especies relativamente conocidas en su fase adulta (ej. Delgado y Defeo 2006,

Dumont y D'Incao 2008, Segura y Delgado 2012), se cuenta con poca información sobre la fase larval pelágica de su ciclo de vida (Calazans 2002). Estos resultados muestran que la ZM constituye un área de gran relevancia para los decápodos con afinidad a los estuarios, que lo utilizan como área de cría o ruta migratoria, y para las diferentes especies costeras que habitan, se reproducen y crían allí.

Este estudio constituyó el primer registro del cangrejo invasor R. harrisii en las costas uruguayas, particularmente en ZM y en verano (rango de abundancia: 3 – 305 ind 100 m⁻³). Este cangrejo originario del Atlántico Noroeste ha sido reportado como especie invasora en varios estuarios de la costa de Europa, Centro y Sudamérica (Roche et al. 2009, Projecto-Garcia et al. 2010, Rodrigues y D´Íncao 2015). El registro de esta especie en la ZM frente a LR constituye el reporte más austral de la especie. El estadío adulto, que es de pequeño tamaño (adultos ca. 2 cm), aún no ha sido registrado en Uruguay. Sin embargo, a unos 300 km al norte, en la Laguna de los Patos (laguna de gran tamaño y conexión permanente al mar) esta especie fue registrada por primera vez en la década del 90 (D´Íncao y Martins 1998) y se considera que la población está establecida en dicha laguna (Tavares 2011). Por otra parte, la ausencia del camarón rosado Penaeus paulensis durante este estudio puede explicarse por abundancias larvales muy bajas durante la primavera debido a las intensas lluvias y alta descarga del Río de la Plata en ese año, que pudieron retrasar la llegada de los estadíos más avanzados desde el sur de Brasil a la Laguna de Rocha (Santana et al. 2015). A su vez, es poco probable que con el arte de pesca utilizado (rastra epibentónica) se puedan colectar estadíos juveniles que suelen estar enterradas en el sedimento durante las horas diurnas (Ruas et al 2014).

Efectos de la estacionalidad en la abundancia de larvas

Se registró una estacionalidad bastante marcada en la abundancia de la mayoría de las larvas de decápodos, lo que es típico de ambientes subtropicales (Vieira y Calazans 2015). Si bien, la mayor abundancia de decápodos se registró en los meses más cálidos (primavera a otoño) existen diferencias en la abundancia que son especie-específicas. Por ejemplo, en LR *P. argentinus* y Varunidae se registraron tanto en verano como en primavera, aunque el primer taxón fue más abundante en verano y el segundo en primavera (Fig. II3). Otras especies (ej. camarón *P. petrunkevitchi*) solo fueron registradas en primavera en LR. En ZM, se destacó la presencia de varios grupos en el verano y otoño (ej. Varunidae, Porcellanidae, *A. schmitti, R. harrisii*). Algunos (eg. Varunidae) se volvieron a registrar en la primavera, incluso con mayores abundancias. Finalmente, los meses fríos del invierno se caracterizaron por la presencia de

camarones dendrobranchiata *A. longinaris* y *P. petrunkevitchi. Artemesia longinaris* ya ha sido asociado a masas de agua frías (Dumont y D'Incao 2004), aunque su reproducción ocurre durante todo el año (Calazans 2002). La menor abundancia de larvas de decápodos, especialmente de Varunidae en otoño-invierno puede responder a una combinación de menores tasas de reproducción en esa época (Bas et al. 2009), tanto como a las condiciones ambientales desfavorables para su crecimiento y reproducción en el área de estudio durante ese período (ej. menor temperatura y cambios en salinidad) (ej. Luppi y Rodríguez 2020, Šargač et al. 2021).

Retención e Intercambio de larvas de decápodos de acuerdo a la conectividad lagunaocéano

Pese a la prolongada conectividad entre LR y ZM, los conjuntos larvales de decápodos difirieron entre LR y ZM. Solamente para unos pocos taxones existió evidencia de intercambio entre ambientes durante períodos de barra abierta. Se destaca la importancia de factores intrínsecos, tales como comportamiento larval, que habría determinado que solo ingresaran a la LR abundancias relevantes de las especies con afinidad a los estuarios y en los estadíos más avanzados (ej. Varunidae, *P. petrunkevitchi*). A su vez, las larvas estuarinas obligadas (*P. argentinus*) estuvieron presentes dentro de la laguna y las especies de plataforma (ej. Porcellanidae, *A. longinaris*) en la zona costera pese a que la barra estuvo abierta en primavera, indicando que fueron efectivamente retenidas dentro de sus áreas de cría (Fig. II7). La abundancia también fue un factor clave; cuando ésta fue elevada y las condiciones ambientales lo permitieron ocurrió el máximo intercambio de las especies de plataforma estuarion-oportunistas. La Figura II7 sintetiza en un modelo conceptual estos resultados.



Figura II7. Diagrama conceptual. Variaciones estacionales en la abundancia de larvas de decápodos en la Laguna de Rocha (LR, arriba) y de la zona marina (ZM, abajo) durante este estudio. La variación de color indica diferencias en la abundancia, siendo mayor la abundancia a mayor oscuridad de las barras. La sección central del diagrama representa la comunidad de decápodos encima (LR, área gris rayada) y debajo (ZM, área blanca rayada) de la barrera de arena (barras horizontales en negro). El área gris con rayas en ambos sentidos indica la superposición de las comunidades de ambos ambientes. Las flechas blancas hacia arriba y abajo indican el intercambio de larvas y juveniles en relación a los principales procesos hidrodinámicos (*overwashing*, descarga de la laguna, intrusión marina).

En organismos cuyo ciclo de vida requiere el movimiento entre ambientes diferentes la conectividad puede ser un cuello de botella poblacional (Giménez et al. 2014). En LR, el cierre de la barra de arena constituyó un impedimento para la salida de larvas que se desarrollan en

aguas costeras (ej. verano 2016), a pesar de que algunas especies (ej. *Neohelice granulata*) han mostrado presentar una gran plasticidad fisiológica en relación a la salinidad (Giménez 2003, Giménez 2020). Esto sugiere que las condiciones de barra cerrada, constituyen un factor estructurador para los decápodos con exportación de larvas y para los de plataforma estuarino-oportunista. Sin embargo, se registraron larvas de *C. sapidus* en ZM bajo estas condiciones. El origen de estas larvas es incierto, ya que podrían provenir de estuarios cercanos. O, alternativamente, el conocimiento local y registros no publicados (A. Sosa y W. Norbis com. Pers.) indican que hembras ovígeras de *C. sapidus* pueden encontrar la salida al mar desplazándose sobre la barra cerrada y eventualmente favorecidas por eventos de *overwashing* (Whitfield et al. 2012).

La apertura de la barra de arena, luego de un período prolongado de estar cerrada (otoño 2016) marcó el inicio de una etapa de intercambio de organismos entre los dos ambientes. La ausencia de larvas de Varunidae en LR y la presencia de las zoeas recién eclosionadas (zoea I) en ZM (datos no mostrados) inmediatamente luego de la apertura refuerza la idea de que hubo un aporte de larvas Varunidae desde LR u otros estuarios cercanos hacia ZM tras este episodio. A su vez, la mayor abundancia de las zoeas de Varunidae en ZM que en LR en primavera, (período de barra abierta) indicaría que las zoeas de LR se mueven hacia la ZM cuando la barra está abierta. Igualmente, no se descarta el aporte de zoeas desde otros estuarios de la región.

A diferencia de lo que ocurrió con las larvas de peces, no se observó un reemplazo de la comunidad de ZM por los taxones de LR luego de la apertura de la barra en el otoño (Capítulo I). Esto se explica por la presencia de grupos similares en ambos ambientes (ej. Varunidae). Tampoco aparecieron otras especies de decápodos de agua dulce en LR. Esto indicaría que los tributarios no estarían aportando estadíos larvales de decápodos y que la mayor población de P. argentinus está en la LR, remarcando la importancia de las lagunas costeras con características límnicas y marinas para la reproducción de este pequeño decápodo nativo. Los eventos de descarga fuerte como el que ocurrió en otoño 2016 podrían afectar el reclutamiento de P. argentinus, ya que no fue registrado en la laguna en el momento inmediato a la apertura. Es poco esperable que larvas de esta especie con origen de agua dulce (ltuarte et al. 2005) sobreviva en las aguas costeras. A su vez, la presencia de larvas nuevamente en LR durante la primavera indicaría que al menos algunos adultos pudieron evitar la advección y seguir reproduciéndose cuando se reestablecieron condiciones adecuadas. Por el contrario, la tormenta fuerte de mar como la de primavera de 2016 puede advectar larvas de especies marinas (ej. L. spinosa, anomura ni), tal como ocurrió con algunos huevos de peces marinos en el mismo período (Capítulo I).

Nuestros resultados muestran que los eventos extremos de intercambio de agua entre LR y ZM parecen constituir más un factor de disturbio que de relevancia para mantener el ciclo de vida de las poblaciones en cada sistema, a diferencia de los procesos de intercambio moderados ocasionadas por vientos y lluvias de menor intensidad. Igualmente, es importante resaltar la importancia de dichos procesos físicos (ej. la tormenta de mar) en mantener las condiciones de barra abierta por períodos prolongados de tiempo. La larga duración de la conectividad entre ambos ambientes fue lo que permitió el reclutamiento de los cangrejos Varunidae en LR (S11-S14).

El momento y la duración en la conexión laguna-océano puede determinar el reclutamiento

Este estudio mostró que la apertura de la barra es esencial para la salida de las zoeas de algunas especies con exportación de larvas (ej. C.sapidus, Varunidae). El reingreso a los estuarios de los estadíos más avanzados de las especies con exportación de larvas es un proceso determinante para su reclutamiento (Anger et al. 1994, Queiroga y Blanton 2005). Los individuos de F. paulensis, C. sapidus y Varunidae ingresan a los estuarios en estadíos larvales avanzados (ej. decapoditos, megalopas) o juveniles (Vieira y Calazans 2015). Varios estudios han observado la capacidad de especies de Varunidae de aumentar la duración del estadío larval hasta registrar las señales químicas que indican el hábitat parental y desencadenen la muda y el asentamiento larval (Giménez 2003, Giménez 2020). Debido a esta plasticidad fisiológica es posible que las larvas e incluso juveniles puedan sobrevivir durante un tiempo en la ZM en períodos de barra cerrada, e ingresar en momentos que las condiciones físicas faciliten el ingreso hacia LR (ej. apertura de la barra, overwashing). En conjunto, estas especies son de las más relevantes de la laguna, por su rol ecológico en las tramas tróficas (Rodríguez-Graña et al. 2008, Luppi y Rodríguez 2020), o por su en la actividad pesquera artesanal y en la gastronomía local (Mellado et al. 2014). Conocer su dinámica poblacional y como son afectados por el manejo de la barra de la laguna puede ser esencial para una pesca sustentable.

La apertura de la barra de arena de LR ha sido manejada por el municipio en los últimos 70 años para favorecer actividades humanas (prevenir inundación de campos y áreas urbanas, ingreso de especies de interés pesquero) (Conde et al. 2019). Recientemente se ha generado un protocolo de apertura de la barra, basado en criterios objetivos (evidencia hidrológica y geomorfológica) y conocimiento local de forma de minimizar los conflictos de interés entre las actividades humanas y reducir las amenazas para la diversidad acuática (Conde et al. 2019).

Los impactos de la duración y el momento en que ocurre la conexión entre LR y ZM han sido discutidos en el Capítulo I. Esos resultados en conjunto con los de este estudio sugieren que los peces y decápodos que presentan ciclos de vida complejo son muy sensibles al estado de la barra. Los mismos procesos hidrodinámicos pueden presentar efectos diferentes en las especies, y en función del momento del año en que ocurren.

La conexión entre LR y ZM en verano puede ser crucial para el ingreso de larvas de *Micropogonias furnieri,* y *Symphurus plagiusa* (Capítulo I) y de cangrejos *C. sapidus.* Asimismo, la conexión en la primavera puede ser decisivo para el reclutamiento de otros cangrejos con exportación de larva tales como *Neohelice granulata* y *Cyrtograpsus angulatus* y para el camarón de plataforma estuarino-oportunista *P. petrunkevitchi.* Sin embargo, una conectividad reducida puede limitar el potencial de invasión de LR por especies exóticas invasoras tal como *R. harrisii* (Garside et al. 2014) y favorecer taxones estuarinos y de agua dulce con importancia económica o ecológica (Fabiano y Santana 2006, Rodríguez-Graña et al. 2008). Por tanto, este estudio plantea la necesidad de que las aperturas artificiales sean manejadas con cautela y únicamente si es estrictamente necesario. Prevenir impactos sistemáticos en las mismas especies debería ser evitado, por ejemplo, cuando las aperturas son hechas a intervalos regulares, todos los años en la misma época. Es recomendable un manejo mínimo basado en procesos naturales, siguiendo los patrones meteorológicos favoreciendo a diferentes taxones a lo largo del tiempo.

Conclusiones

Laguna de Rocha y ZM mostraron comunidades diferentes de larvas de decápodos, aunque se observó el mismo grupo dominante y se evidenció movimiento de algunas especies entre ambos sitios. Se confirmó LR como área para el desarrollo de todo el ciclo de vida de *P. argentinus*, y cómo área de liberación de zoeas de Varunidae (*N. granulata y C. angulatus*) y probablemente como sitio de cría de *P. petrunkevitchi*. Asimismo, la ZM constituyó un área de liberación de larvas y cría para especies costeras tales como *A. schmitti*, Porcellanidae, *P. petrunkevitchi*, *A. longinaris*, *E. brasiliensis*. También se demostró el importante rol que cumple la ZM como área de cría para especies estuarinas con exportación de larvas (ej. Varunidae), las que pueden reingresar a los estuarios en fase de desarrollo más avanzadas. También en ZM se constató la presencia de larvas del cangrejo invasor *R. harrisii*, indicando un rol como corredor biológico para especies estuarinas, incluso invasoras.

Factores ambientales (ej. dinámica de la barra, viento y descargas) y factores intrínsecos (estrategias ecológicas del ciclo de vida, comportamiento larval, estadío larval y adaptaciones fisiológicas) determinaron que las especies sean transportadas de un ambiente a otro o retenidas en los ambientes preferidos. Sin embargo, para las especies de LR con exportación de larvas parece fundamental la apertura de la barra para pasar al estadío siguiente y por tanto sobrevivir. El reingreso de Varunidae como megalopa o juvenil desde el mar ocurrió en invierno y primavera (mayormente en este último período). Asimismo, las especies costeras y las zoeas de Varunidae parecen ser efectivamente retenidas en ZM, excepto durante eventos extremos como fuertes tormentas de mar. El rol de la barra arenosa como regulador del movimiento de especies con diferentes ciclos de vida y requerimientos ambientales, a veces contrapuestos, indica que difícilmente exista un régimen de conexión que beneficie a todos los componentes. Así, la manipulación artificial de la conexión entre la laguna y el mar debe restringirse al mínimo imprescindible y realizarse con máxima precaución, dadas las consecuencias sobre los complejos ciclos de vida de los organismos y el funcionamiento del ecosistema.

Referencias

- Able, K. (2005). A re-examination of fish estuarine dependence: Evidence for connectivity between estuarine and ocean habitats. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, *64*, 5–17.
- Aldabe, J., Rocca, P., & Claramunt, S. (2010). Uruguay. In *Important Bird Areas Americas Priority sites for biodiversity conservation*. (BirdLife International, pp. 383–392).
- Anger, K., Harzsch, S., & Thiel, M. (2020). The Natural History of the Crustacea: Developmental Biology and Larval Ecology, Volume 7. Oxford University Press.
- Anger, K., Queiroga, H., & Calado, R. (2015). Crustacea. Larval development and behaviour strategies in brachyura.
- Anger, K., Spivak, E., Bas, C., Ismael, D., & Luppi, T. (1994). Hatching rhythms and dispersion of decapod crustacean larvae in a brackish coastal lagoon in Argentina. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, 48(4), 445–466. https://doi.org/10.1007/BF02366257
- Bas, C., Luppi, T., Spivak, E., & Schejter, L. (2009). Larval dispersion of the estuarine crab Neohelice granulata in coastal marine waters of the Southwest Atlantic. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 83(4), 569–576. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2009.05.004
- Bernard, A. T. F., & Froneman, P. W. (2005). Population dynamics of the caridean shrimp Palaemon peringueyi in a temperate temporarily open/closed southern African estuary. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 63(1), 73–81. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2004.10.011

- Brosset, P., Bourdages, H., Blais, M., Scarratt, M., & Plourde, S. (2019). Local environment affecting northern shrimp recruitment: A comparative study of Gulf of St. Lawrence stocks. *ICES Journal of Marine Science*, 76(4), 974–986. https://doi.org/10.1093/icesjms/fsy185
- Calazans, D. K. de. (2002). Seasonal larval composition and abundance of shrimps in the surrounding area of the Patos Laggon Mouth. *Nauplius*, *10*(2), 111–120.
- Conde, D., Solari, S., de Álava, D., Rodríguez-Gallego, L., Verrastro, N., Chreties, C., Lagos, X., Piñeiro, G., Teixeira, L., Seijo, L., Vitancurt, J., Caymaris, H., & Panario, D. (2019).
 Ecological and social basis for the development of a sand barrier breaching model in Laguna de Rocha, Uruguay. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, *219*, 300–316. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2019.02.003
- Cushing, D. H. (1975). Marine ecology and fisheries. Cambridge University Press.
- Delgado, E., & Defeo, O. (2006). A complex sexual cycle in sandy beaches: The reproductive strategy of *Emerita brasiliensis* (Decapoda: Anomura). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, *86*(2), 361–368. https://doi.org/10.1017/S002531540601321X
- D'Incao, F., & Martins, S. T. S. (1998). Occurrence of *Rhithropanopeus harrisii* (Gould, 1841) in the southern coast of Brazil (Decapoda, Xanthidae). *Nauplius*, *6*, 191–194.
- Dumont, L. F. C., & D'Incao, F. (2004). Growth and reproductive pattern of the caridean shrimp Palaemonetes argentinus (Decapoda: Caridea) in southern Brazil. *Nauplius*, *12*(2), 151–163.
- Dumont, L. F. C., & D'Incao, F. (2008). Distribution and abundance of the argentinean (*Artemesia longinaris*) and red (*Pleoticus muelleri*) prawns (Decapoda:Penaeoidea) in Southern Brazil during the commercial double-rig trawl fishery season. *Nauplius* 16(2): 83-94.
- Espinosa, N., Calliari, D., & Rodríguez-Graña, L. (2019). Life history, population structure and environmental modulation of *Neomysis americana* (Mysinae) in an intermittently open coastal lagoon of the South West Atlantic. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 223, 129–137. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2019.04.019
- Fabiano, G., & Santana, O. (2006). Las pesquerías en las lagunas costeras salobres de Uruguay. En R. Menafra, L. Rodríguez-Gallego, F. Scarabino, & D. Conde (Eds.). En Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya (pp. 557–565). Vida Silvestre.
- Field, J.; Clarke, K.; Warwick, R. (1982). A Practical Strategy for Analysing Multispecies Distribution Patterns. *Marine Ecology Progress Series*. 8, 37–52.
- Garside, C. J., Glasby, T. M., Coleman, 2 M. A., Kelaher, B. P., & Bishop, M. J. (2014). The frequency of connection of coastal water bodies to the ocean predicts *Carcinus maenas* invasion. *Limnology and Oceranography*, 59(4), 1288–1296.

- Giménez, L. (2003). Potential effects of physiological plastic responses to salinity on population networks of the estuarine crab *Chasmagnathus granulata*. *Helgoland Marine Research*, *56*(4), 265–273. https://doi.org/10.1007/s10152-002-0127-x
- Giménez, L. (2020). Phenotypic plasticity and phenotypic links in larval development. En K. Anger, S. Harzsch, & M. Thiel (Eds.), 'Developmental Biology and Larval Ecology: The Natural History of the Crustaceans (pp. 284–307). Oxford University Press.
- Giménez, L., Anger, K., & Torres, G. (2004). Linking life history traits in successive phases of a complex life cycle: Effects of larval biomass on early juvenile development in an estuarine crab, *Chasmagnathus granulata*. *Oikos*, 104(3), 570–580. https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.12957.x
- Giménez, L., & Torres, G. (2002). Larval growth in the estuarine crab Chasmagnathus granulata: The importance of salinity experienced during embryonic development, and the initial larval biomass. Marine Biology, 141(5), 877–885. https://doi.org/10.1007/s00227-002-0887-5
- Giménez, L., Venturini, N., Kandratavicius, N., Hutton, M., Lanfranconi, A., Rodríguez, M., Brugnoli, E., & Muniz, P. (2014). Macrofaunal patterns and animal–sediment relationships in Uruguayan estuaries and coastal lagoons (Atlantic coast of South America). Journal of Sea Research, 87, 46–55. https://doi.org/10.1016/j.seares.2013.12.005
- Hjort, J. (1914). Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research. *Con Int Explor Mer*, 20, 1–228.
- Instituto Nacional de Meteorología (s.f.). Ministerio de Medio Ambiente. https://www.inumet.gub.uy/.
- Iribarne, O., Bruschetti, M., Escapa, M., Bava, J., Botto, F., Gutierrez, J., Palomo, G., Delhey, K., Petracci, P., & Gagliardini, A. (2005). Small- and large-scale effect of the SW Atlantic burrowing crab *Chasmagnathus granulatus* on habitat use by migratory shorebirds. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 315(1), 87-101. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2004.09.006
- Ituarte, R. B., Spivak, E., & Anger, K. (2005). Effects of salinity on embryonic development of Palaemonetes argentinus (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) cultured in vitro. Invertebrate Reproduction & Development, 47(3), 213–223. https://doi.org/10.1080/07924259.2005.9652162
- Kruskal, J. B. (1964). Nonmetric multidimensional scaling: A numerical method. *Psychometrika*, 29, 115–129.
- Lill, A. W. T., Closs, G. P., Schallenberg, M., & Savage, C. (2012). Impact of Berm Breaching on Hyperbenthic Macroinvertebrate Communities in Intermittently Closed Estuaries. *Estuaries and Coasts*, 35(1), 155–168. https://doi.org/10.1007/s12237-011-9436-0
- Luppi, T. A., & Rodríguez, E. M. (2020). *Neohelice granulata, a Model Species for Studies on Crustaceans, Volume I.* Cambridge Scholars Publishing.

- Martin, J. W., Olesen, J., & Høeg, J. T. (2014). *Atlas of Crustacean Larvae*. Johns Hopkins University Press. https://muse.jhu.edu/book/31448
- McConaugha, J. (1992). Decapod Larvae: Dispersal, Mortality, and Ecology. A Working Hypothesis1 | Integrative and Comparative Biology. Oxford Academic. *American Zoologist*, 32 (3), 512–523.
- Mellado, T., Brochier, T., Timor, J., & Vitancurt, J. (2014). Use of local knowledge in marine protected area management. *Marine Policy*, *44*, 390–396. https://doi.org/10.1016/j.marpol.2013.10.004
- Netto, S. A., & Fonseca, G. (2017). Regime shifts in coastal lagoons: Evidence from free-living marine nematodes. *PLOS ONE*, *12*(2), e0172366. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0172366
- Noleto-Filho, E. M., Pucciarelli, P., & Dumont, L. F. C. (2017). Spatial and temporal variation in juvenile size distribution of the pink shrimp (*Penaeus paulensis*) in the Patos Lagoon Estuary, Brazil. *Marine Biology Research*, 13(1), 62–73. https://doi.org/10.1080/17451000.2016.1248851
- Norbis, W., & Galli, O. (2004). Feeding habits of the flounder *Paralichthys orbignyanus* (Valenciennes, 1842) in a shallow coastal lagoon of the southern Atlantic Ocean: Rocha, Uruguay. *Ciencias Marinas*, *30*(4), 619–625. https://doi.org/10.7773/cm.v30i4.338
- Pauly, D., & Yáñez-Arancibia, A. (1994). Chapter 13 Fisheries En Coastal Lagoons. En B. Kjerfve (Ed.), *Elsevier Oceanography Series* (Vol. 60, pp. 377–399). Elsevier. https://doi.org/10.1016/S0422-9894(08)70018-7
- Pineda, J., Hare, J. A., & Sponaugle, S. (2007). Larval Transport and Dispersal in the Coastal Ocean and Consequences for Population Connectivity. *Oceanography*, *20*(3), 22–39.
- Projecto-Garcia, J., Cabral, H., & Schubart, C. D. (2010). High regional differentiation in a North American crab species throughout its native range and invaded European waters: A phylogeographic analysis. *Biological Invasions*, 12(1), 253. https://doi.org/10.1007/s10530-009-9447-y
- Queiroga, H., & Blanton, J. (2005). Interactions between behaviour and physical forcing in the control of horizontal transport of decapod crustacean larvae. *Advances in Marine Biology*, 47, 107–214. https://doi.org/10.1016/S0065-2881(04)47002-3
- Queiroga, H., Jd, C., & Mh, M. (1997). Vertical migration of the crab Carcinus maenas first zoea in an estuary: Implications for tidal stream transport. Marine Ecology Progress Series, 149, 121–132. https://doi.org/10.3354/meps149121
- Roche, D. G., Torchin, M. E., Leung, B., & Binning, S. A. (2009). Localized invasion of the North American Harris mud crab, *Rhithropanopeus harrisii*, in the Panama Canal: Implications for eradication and spread. *Biological Invasions*, *11*(4), 983–993. https://doi.org/10.1007/s10530-008-9310-6
- Rodrigues, M. A., & D'Incao, F. (2015). Abundance and Biometric Relations of the Invader Crab Rhithropanopeus harrisii (Crustacea, Decapoda) on the Patos Lagoon Estuary, Rio

Grande do Sul, Brazil (in Portuguese). *Boletim Do Museu de Biologia Mello Leitão*, 37(2), 219–232.

- Rodríguez-Gallego, L., Achkar, M., Defeo, O., Vidal, L., Meerhoff, E., & Conde, D. (2017). Effects of land use changes on eutrophication indicators in five coastal lagoons of the Southwestern Atlantic Ocean. *Estuarine, Coastal and Shelf Science, 188*, 116–126. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2017.02.010
- 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. https://doi.org/10.3354/meps07401
- Ruas, V. M., Rodrigues, M. A., Dumont, L. F. C., & D'Incao, F. (2014). Habitat selection of the pink shrimp *Farfantepenaeus paulensis* and the blue crab *Callinectes sapidus* in an estuary in southern Brazil: Influence of salinity and submerged seagrass meadows. *Nauplius*, 22. https://doi.org/10.1590/S0104-64972014000200005
- Santana, O., Silveira, S., & Fabiano, G. (2015). Catch variability and growth of pink shrimp (*Farfantepenaeus paulensis*) in two coastal lagoons of Uruguay and their relationship with ENSO events. *Brazilian Journal of Oceanography*, 63 (3). https://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1679-87592015000300355&lng=en&tlng=en
- Santos, A. dos, & González-Gordillo, J. I. (2004). Illustrated keys for the identification of the Pleocyemata (Crustacea: Decapoda) zoeal stages, from the coastal region of southwestern Europe. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 84(1), 205–227. https://doi.org/10.1017/S0025315404009075h
- Šargač, Z. Giménez, L. Harzsch, S. Krieger, J., Fjordside, K. Torres, G. (2021). Contrasting offspring responses to variation in salinity and temperature among populations of a coastal crab: A maladaptive ecological surprise?. MEPS 677:51-65. https://doi.org/10.3354/meps13851
- Segura, A. M., & Delgado, E. (2012). Size at sexual maturity and growth of the red shrimp *Pleoticus muelleri* (Decapoda: Penaeoidea) captured artisanally in the Atlantic coast of Uruguay. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*, 7(3), 125–134.
- Sinclair, M. (1988). *Marine populations: An essay on population regulation and speciation.* Washington Sea Grant Program, University Of Washington Press.
- Sokal, R. R., & Rohlf, F. J. (2012). *Biometry: The principles and practice of statistics in biological research* (fourth). W.H. Freeman and Company.
- Spivak, E. D. (1997). Life history of a brackish-water population of Palaemonetes argentinus (Decapoda: Caridea) in Argentina Annales de Limnologie—International Journal of Limnology. r http://dx.doi.org/10.1051/limn/1997017
- Tavares, M. (2011). Alien Decapod Crustaceans in the Southwestern Atlantic Ocean. En B. S. Galil, P. F. Clark, & J. T. Carlton (Eds.), *In the Wrong Place—Alien Marine Crustaceans: Distribution, Biology and Impacts* (pp. 251–268). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-007-0591-3_7

- Tweddle, G. P., Cyrus, D. P., & Vivier, L. (2016). Penaeid and carid community changes in the St Lucia estuarine lake system, South Africa, under low water level, extended closed periods and marine reconnection conditions. *African Journal of Aquatic Science*, 41(3), 251–266. https://doi.org/10.2989/16085914.2016.1198886
- Uscudum, G. (2014). Estrategia reproductiva del cangrejo siri Callinectes sapidus Rathbun 1896 (Decapoda, Brachyura, Portunidae). Tesis de Maestría. Universidad de la Republica.
- Vieira, R. R. R., & Calazans, D. K. de. (2010). Chave ilustrada para identificação das zoés de Brachyura do estuário da Lagoa dos Patos (RS) e região costeira adjacente. *Biota Neotropica*, 10(3), 431–438. https://doi.org/10.1590/S1676-06032010000300036
- Vieira, R. R. R., & Calazans, D. K. de. (2015). Abundance and distribution of Portunidae larval phases (Crustacea: Brachyura) in the estuarine and coastal region of the Patos Lagoon, southern Brazil. *Nauplius*, 23(2), 132–145. https://doi.org/10.1590/S0104-64972015002303
- Vögler, R., González, C., & Segura, A. M. (2020). Spatio-temporal dynamics of the fish community associated with artisanal fisheries activities within a key marine protected area of the Southwest Atlantic (Uruguay). Ocean & Coastal Management, 190, 105175. https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2020.105175
- Whitfield, A., Bate, G., Adams, J., Cowley, P., Froneman, P., Gama, P., Strydom, N., Taljaard, S., Theron, A., Turpie, J., van Niekerk, L., & Wooldridge, T. (2012). A review of the ecology and management of temporarily open/closed estuaries in South Africa, with particular emphasis on river flow and mouth state as primary drivers of these systems. *African Journal of Marine Science*, 34(2), 163–180. https://doi.org/10.2989/1814232X.2012.675041
- Whittaker, R. H. (1972). Evolution and Measurement of Species Diversity. *Taxon*, 21(2/3), 213–251. JSTOR. https://doi.org/10.2307/1218190

Anexo II

mar adyacente (CW) durante todo el muestreo. Se indica el promedio ± ds de la abundancia (A, ind. 100 m⁻³), abundancia relativa (%A) y la frecuencia de ocurrencia (%FO) de cada taxón y el total. Cat. Ecol.: Categorías ecológicas de acuerdo a Queiroga y Blanton (2005): especies estuarinas obligadas (OE), estuarinas que exportan larvas a las aguas costeras (EE), especies de plataforma que pueden ingresar a los estuarios Tabla IIA1. Taxones de especies tipo-cangrejo identificados en estadío de zoea (arriba) y megalopa (abajo) en la Laguna de Rocha (LR) y en el (SEO), especies de plataforma que utilizan a los estuarios como áreas de cría (SED), especies de plataforma (S). ni: individuos no identificados.

Tipo- cangrejo				L				CW		
Infraorden	Taxones	Cat. Ecol.	۷	ds	¥ %	%F0	A	ds	₩₩	%FO
	Zoeas									
Anomura	Emerita brasiliensis	ი	0.0	0.0	0.0	0	7.1	18.9	0.5	14
Anomura	Porcellanidae	S	0.0	0.0	0.0	0	26.0	47.1	1.9	31
Brachyura	ïZ		0.0	0.2	0.0	-	6.8	23.2	0.5	7
Brachyura	Varunidae	出	699.6	1881.0	97.5	20	1241.9	3661.4	92.8	80
Brachyura	Acantholobulus schmitti	ი	0.0	0.0	0.0	0	34.2	45.0	2.6	43
Brachyura	<i>Pinnixa</i> sp.	ა	0.0	0.0	0.0	0	5.7	12.3	0.4	21
Brachyura	Rithropanopeus harrisii	Ы	0.0	0.0	0.0	0	15.9	53.2	1.2	17
Brachyura	Callinectes sapidus	Ш	13.1	39.5	1.8	9	0.3	1.1	0.0	-
Me	galopas									
Anomura	Porcellanidae	S	0.0	0.0	0.0	0	0.8	2.2	3.0	4
Anomura	Paguridae	S	0.0	0.0	0.0	0	0.1	0.2	0.2	-
Anomura	ïŻ	ĩ	0.0	0.0	0.0	0	3.1	5.8	11.5	6

0	34	9	ო	9	-	-	-	ę	4		0
0.0	80.8	0.7	0.7	1.5	0.1	0.1	0.3	0.3	0.7		0.0
0.0	59.9	0.5	0.5	1.2	0.1	0.1	0.2	0.3	0.4		0.0
0.0	21.7	0.2	0.2	0.4	0.0	0.0	0.1	0.1	0.2		0.0
-	7	0	0	0	0	0	0	0	2		თ
13.6	70.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	16.3		100.0
1.0	2.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.1		7.8
0.3	1.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.3		2.7
S	Ш	SEO	ä	ī	ï	ı	ĩ	•	ĩ		Ш
Libinia spinosa	Varunidae	Uca uruguayensis	Xanthoidea	Tipo 1	Tipo 2	Tipo 3	Tipo 4	Tipo 5	Tipo 6	veniles	Varunidae
Brachyura	Brachyura	Brachyura	Brachyura	Brachyura	Brachyura	Brachyura	Brachyura	Brachyura	Brachyura	η	Brachyura

en el mar (CW) durante todo el muestreo. Se indica el promedio ± ds de la abundancia (A, ind. 100 m-3), abundancia relativa (%A) y la frecuencia de ocurrencia (%FO) de cada taxa y el total. Cat. Ecol.: Categorías ecológicas de acuerdo a Blanton y Queiroga (2005): especies estuarinas Tabla IIA2. Taxones de especies tipo-camarones identificados en estadío de protozoea, mysis, decapodito y adulto en la Laguna de Rocha (LR) y obligadas (OE), estuarinas que exportan larvas a las aguas costeras (EE), especies de Plataforma que pueden ingresar a los estuarios (SEO), especies de Plataforma que utilizan a los estuarios como áreas de cría (SED), especies de Plataforma (S). ni: individuos no identificados.

Tipo-camarón					LR			CW		
infraorden	Taxones	UE	۷	ds	Α%	%F0	٩	ds	Α %	%FO
proto	zoea									
Penaeoidea	Pleoticus muelleri	ი	0.0	0.0	0.0	0	0.0	0.0	0.0	0
Penaeoidea	Artemesia Ionginaris	S	0.0	0.0	0.0	0	9.0	12	29.4	14
Sergestoidea	Peisos petrunkevitchi	SEO	0.9	1.9	5.8	9	1.4	2.1	64.9	21
Sergestoidea	Lucifer sp.	S	0.0	0.0	0.0	0	0.0	0.0	0.0	0
Stenopodidae	Ē	•	0.0	0.0	0.0	0	0.0	0.2	2.2	ო
Caridea	Exhippolysmata oplophoroides	თ	0.0	0.0	0.0	0	0.0	0.1	2.0	~
Caridea	Palaemon argentinus	Ы	13. 9	31.8	94.2	26	0.0	0.0	0.0	0
My	sis									
Penaeoidea	Pleoticus muelleri	S	0.0	0.0	0.0	0	0.0	0.0	0.0	0
Penaeoidea	Artemesia Ionginaris	ა	0.0	0.0	0.0	0	2.1	3.8	68.6	23
Sergestoidea	Peisos petrunkevitchi	SEO	0.2	0.9	65.2		0.9	2.6	31.4	6
Sergestoidea	Lucifer sp.	S	0.0	0.0	0.0	0	0.0	0.0	0.0	0
Stenopodidae	ē	,	0.0	0.0	0.0	0	0.0	0.0	0.0	0
Caridea	Exhippolysmata oplophoroides	ი	0.0	0.0	0.0	0	0.0	0.0	0.0	0

Caridea	Decap	Sergestoidea	Adu	Caridae
Palaemon argentinus	odito	Peisos petrunkevitchi	fo	Palaemon argentinus
ЭC		SEO		Ы
0.1		0.7		0.4
0.5		2.0		1.6
34.8		100.0		100.0
4		5		-
0.0		0.2		0.0
0.0		0.7		0.0
0.0		100.0		0.0
0		9		0

Capítulo III: Intrusiones marinas en una laguna costera micromareal y sus implicancias para el ingreso de meroplancton de especies estuarinorelacionadas

Irene Machado Baranzano

Abstract

Connectivity between intermittently closed/open lagoons and lakes (ICOLLs) and the adjacent sea is crucial for the ecosystem functioning of these environments. The fluxes of water between both sub-systems during the open sandbar state are exploited by the larval stages of estuarinedependent or larval export strategy species (estuarine-related species) that need to migrate between both environments to complete their life cycle. Seawater intrusions are used by planktonic larvae to enter the ICOLLs during the open sandbar state. Several factors influence seawater intrusions in microtidal ecosystems, such as wind and rainfall. This study focused on evaluating the dynamics of seawater intrusions in a microtidal ICOLL during the open sandbar state. A 2D hydrodynamic modelling of Laguna de Rocha and the adjacent sea was performed using the FLOW module of the Delft3D software. The model applied was based on satellite information and in situ data, and was validated with in situ water level measurements inside the lagoon. The model was calibrated and validated with in situ information. A tracer from the FLOW module was used to determine the frequency, duration and intensity of seawater intrusions. The tracer concentration was estimated in the inlet channel (C1) and at three sites inward (L1, L2, L3), located at an increasing distance from the inlet up to about three km from the mouth. To evaluate the relative importance of three drivers -sea level, wind and fluvial discharge- in seawater intrusions dynamics, a total of 30 scenarios simulated different driver conditions. The results showed that under calm conditions (light wind and basal discharge) at least one seawater intrusion per day occurred in the surroundings of the inlet, as a consequence of the high tide. Mean sea level was the main driver in determining the duration of seawater intrusions. Higher sea levels increased the duration and spatial extension of seawater intrusions. Fluvial discharge, followed by sea level, was the main variable explaining the intensity of the seawater intrusions. Generally, the intensity of seawater intrusions was higher in the inlet surroundings, except for the scenario of low sea level and high fluvial discharge. The strong SE wind increased the duration of seawater intrusions in all the scenarios and intrusion intensity in low sea level scenarios. Finally, based on hydrodynamical modelling results and a literature review on larval behaviour entering estuaries, this work analyses the optimal conditions for the larval entry of estuarine-related species to Laguna de Rocha.

Resumen

La conectividad entre estuarios y océanos es de vital importancia para el funcionamiento ecosistémico de estos ambientes. A su vez, las intrusiones marinas suelen ser aprovechadas por las larvas de especies estuarino-relacionadas de peces y decápodos (= meroplancton)

cuando estas requieren ingresar para completar su ciclo de vida. En ambientes micromareales, varios forzantes pueden incidir en la ocurrencia de las intrusiones. En particular se ha observado la importancia de factores meteorológicos, como el viento y las precipitaciones. Este estudio se enfocó en evaluar la dinámica de las intrusiones marinas en una laguna costera micromareal. Para ello se realizó una modelación hidrodinámica en 2D de la Laguna de Rocha y el mar adyacente, utilizando el módulo FLOW del software Delft 3D. El modelo se calibró y validó con información obtenida in situ. Para determinar la frecuencia, duración e intensidad de las intrusiones marinas se utilizó un trazador de aguas marinas, para lo cual también se utilizó el módulo FLOW. La concentración del trazador se estimó en el canal de entrada (C1) y en tres sitios dentro de la laguna (L1, L2, L3), ubicados a una distancia creciente del canal hasta unos tres km de la boca. Para evaluar la importancia de tres forzantes -nivel del mar, viento y descarga fluvial- en la generación de intrusiones marinas, se plantearon escenarios (total 30) simulando distintas condiciones y combinaciones de los forzantes. Los resultados mostraron que bajo condiciones calmas (viento suave y descarga basal) se observó al menos una intrusión al día en las inmediaciones del canal, que coincide con el pico diario más alto del nivel del mar (al que seguramente contribuye la pleamar). El nivel promedio del mar fue el principal forzante en determinar la duración de las intrusiones. Un mayor nivel del mar, generó intrusiones marinas de mayor duración y alcance espacial. La descarga fluvial, seguido del nivel del mar determinaron en mayor medida la intensidad de las intrusiones. En general la intensidad fue alta en las inmediaciones del canal, con excepción del escenario de nivel del mar bajo y descarga fluvial alta. El viento fuerte SE tendió a aumentar la duración de las intrusiones en cualquiera de los escenarios y de la intensidad en los escenarios de nivel del mar bajo. Por último, se discute en base a los resultados obtenidos y a la bibliografía sobre comportamiento larval, cuáles serían las condiciones más propicias para el ingreso de meroplancton de especies estuarino-relacionadas a la Laguna de Rocha.

Palabras clave: conectividad, modelación hidrodinámica, lagunas costeras, micromareal, intrusiones marinas, meroplancton

Introducción

La conectividad entre estuarios y océanos es de vital importancia para el funcionamiento ecosistémico de estos ambientes. El intercambio de masas de agua entre el mar y los estuarios depende de forzantes como las descargas de los tributarios, la amplitud de la marea, el efecto del viento y la geomorfología del sistema (Valle-Levinson 2010). En ambientes meso a macromareales las intrusiones marinas están principalmente determinadas por las corrientes
de marea, mientras que otros factores como el viento presentan menor relevancia (ej. Dias et al. 2021). En estos estuarios, las pleamares generan corrientes entrantes que aportan agua marina, macromoléculas y organismos de origen marino, mientras las bajamares exportan desde los estuarios a los océanos estos elementos de origen fluvial y terrestre (ej. Amaral et al. 2020). En el caso de estuarios meso a micromareales, las corrientes de marea suelen ser menos relevantes por lo que el intercambio entre estuario y océano depende mayormente del viento y de la descarga fluvial que inciden directamente en el nivel de agua de ambos sistemas (Martins et al. 2007, Bruno y Acha 2015, Tuchkovenko et al. 2019). Las lagunas costeras son ambientes particulares, que suelen formarse en latitudes medias donde la amplitud de marea es baja y la acción de las olas permite formar una barra de arena a lo largo de la costa (ej. Mc Sweeney et al. 2017). La intrusión de agua marina en estos ambientes también depende de la morfología de las lagunas y del canal que lo conecta al mar (Fiandrino et al. 2017, Tuchkovenko et al. 2019).

Algunas de las especies clave en las lagunas costeras son especies estuarino-dependientes u oportunistas, entre ellas se destacan las corvinas (ej. Micropogonias furnieri), lisas (ej. Mugil lisa), camarones (ej. camarón rosado, Penaeus paulensis) por su importancia económica (ej. Fabiano y Santana 2006). Asimismo, algunos cangrejos como el sirí (ej. Callinectes sapidus) o los cavadores (ej. Neohelice granulata) tienen un rol importante como especie objetivo de pesca o por su gran actividad en los sedimentos que contribuye al funcionamiento ecológico de las lagunas (ingeniero ecosistémico), y presentan estrategia de exportación de larvas (Bas et al. 2009, Epifanio 2019). Todas estas especies requieren ingresar a los estuarios durante su etapa larval (= estuarino-relacionadas), y por tanto es importante conocer los posibles mecanismos implicados. Es conocido que las larvas son planctónicas, y que su capacidad de nado es limitada por lo que necesitan desarrollar estrategias que les permita aprovechar las corrientes para moverse de un ambiente a otro (Joyeux 1998, Pineda et al. 2007). Por tanto, factores físicos y comportamentales determinan el transporte larval desde las áreas de reproducción hasta las áreas de cría (Tankersley 2001, Queiroga y Blanton 2005). El reclutamiento y por tanto el stock de adultos depende en gran medida del éxito que tengan estos organismos en concluir ese proceso durante estas etapas del estadío larval (lles y Sinclair 1982, Pineda et al. 2007).

El proceso en el que las larvas acoplan un determinado comportamiento en función de las corrientes de mareas ha sido ampliamente estudiado y se le ha denominado como transporte selectivo por corrientes de marea (*Selective Tidal Stream Transport,* STST) (ej. Tankersley 2001). Diversos trabajos establecen la importancia de STST para el ingreso de los estadíos

larvales de especies estuarino-dependientes de camarones (ej. Ogburn et al. 2013) y peces (ej. Jager 1999, Hale y Targett 2018) o para el reingreso de larvas de cangrejos con exportación de larvas (Queiroga et al. 2006, Epifanio 2019). También se ha observado que el viento con su efecto en los niveles del mar y la circulación puede modular (ampliando o disminuyendo) los efectos de las mareas y por tanto incidir en el transporte larval (Joyeux 1998, Queiroga et al. 2006). En las lagunas costeras, donde las corrientes de marea son insuficientes para el ingreso y retención de larvas otros forzantes intervienen en este proceso (Brown et al. 2000). Por ejemplo, se ha observado una combinación entre la marea y la intensidad de viento como agentes propulsores de la entrada de larvas estuarino-dependientes (Bruno y Acha 2015, Bruno et al. 2018). También se ha observado que períodos prolongados con lluvias intensas podrían dificultar la presencia de reclutas de alguna de estas especies (ej. Möller et al. 2009).

Debido a la alta variabilidad en los forzantes planteados, los trabajos de campo para determinar estos aspectos suelen ser muy complejos: requieren un esfuerzo de muestreo importante en la distribución espacial y temporal y así mismo podrían no quedar representados algunos procesos clave. La modelación hidrodinámica es una herramienta potente y eficaz para entender procesos espacio-temporales complejos que requieren alta resolución espacial y temporal para seguir adecuadamente los efectos de forzantes que son poco predecibles (ej. forzantes no astronómicos). Con este tipo de herramienta se ha logrado establecer el transporte de larvas hacia las áreas de cría (Martins et al. 2007, Dickey-Collas et al. 2009). Por ejemplo, se ha observado la importancia de la dirección e intensidad del viento en la circulación y el transporte larval (Simionato et al. 2008, Franzen et al. 2019). Asimismo, a través de la modelación podemos simular diferentes escenarios y ver cómo actúan los diferentes forzantes en la hidrodinámica de los estuarios o transporte larval (Martins et al. 2007, Simionato et al. 2008, Dias et al. 2021).

A pesar de los estudios realizados previamente en estuarios micromareales y en particular en lagunas costeras quedan pendientes contestar algunas preguntas relevantes respecto al ingreso de larvas de especies estuarino-relacionadas: i) ¿con qué frecuencia ocurren procesos de intrusión marina que faciliten el ingreso de larvas? ii) ¿cuáles es la duración e intensidad de esas intrusiones? iii) ¿Cómo afectan el nivel del mar, la descarga de ríos y el viento a la duración e intensidad de las intrusiones marinas? iv) ¿existen diferencias espaciales dentro de las lagunas en cuanto al alcance de las intrusiones?

El objetivo de este estudio fue entender el proceso de intercambio de agua entre una laguna y el mar utilizando la modelación hidrodinámica como herramienta para contestar estas preguntas, utilizando como caso de estudio la Laguna de Rocha, Uruguay. Se utilizó el software Delft3D con información registrada *in situ* para calibrar y validar el modelo, así como para interpretar los resultados obtenidos. Primero, se calibró y validó en Delft3D un modelo hidrodinámico para el área de estudio. Luego se realizaron simulaciones numéricas a modo de escenarios pasibles de ocurrir, a partir de la combinación de diferentes variables climáticas e hidrológicas, usando el módulo FLOW del Delft3D. Estas simulaciones permitieron analizar la dinámica del movimiento de las aguas. Finalmente se discutieron los mecanismos más probables que puedan ser utilizados por las larvas estuarino-relacionadas para el ingreso a los estuarios y las dificultades naturales con las que se pueden encontrar debido a la variabilidad meteorológica.

Área de estudio

La Laguna de Rocha (.LR) y la zona marina adyacente (ZM) son ambientes subtropicales y están ubicados en la costa del Atlántico Sudoccidental (34º 38 'S - 54º 17' W, Uruguay, Fig. III1). Esta zona se caracteriza por presentar dos mareas semidiurnas con desigualdades diurnas, siendo la principal componente la M2 (componente lunar principal semidiurna) con un 65% del total de la energía de marea (D'Onofrio et al. 1999). La amplitud de marea (aprox. 40 cm) se corresponde con un régimen micromareal. Sin embargo, las perturbaciones generadas por los forzantes atmosféricos (ej. viento) superan en amplitud a las astronómicas, conduciendo a grandes diferencias en el nivel del mar siendo la máxima registrada de aproximadamente 3 m por encima de la marea astronómica predicha (ej. Alonso et al. 2017). Las variaciones del nivel del mar generadas en la plataforma argentina son claves en determinar las variaciones de nivel en aguas marinas y estuarinas uruguayas, donde la señal puede ser amplificada o reducida por las condiciones locales (Alonso et al. 2017). En la costa de Uruguay predomina viento del NE durante todo el año, siendo más frecuentes en primaveraverano. En la costa Este de Uruguay también son importantes los vientos del E (Manta 2017). A su vez, en el área de estudio se destaca la presencia e importancia de la brisa de mar, circulación de aire generada por el calentamiento diferencial entre la tierra y el mar. Generalmente la brisa marina comienza a las 11:00 en la costa oceánica, tiene dirección sureste y alcanza una velocidad máxima de 7.1 m s⁻¹ cerca de las 16:00 (Manta et al. 2021). Este fenómeno ocurre con mayor frecuencia en verano. La precipitación en el área de estudio es de 1122 mm anuales y no existen variaciones estacionales (Instituto Uruguayo de Meteorología [INUMET], s.f.), aunque la evapotranspiración si presenta una estacionalidad marcada.



Figura III1. A) Ubicación del área de estudio en la costa Atlántica de Uruguay. B) Grilla irregular curvilínea (327 x 453 celdas) utilizada para la modelación hidrodinámica de la Laguna de Rocha y el mar adyacente. Las flechas negras indican la ubicación de los cinco sitios de descarga de afluentes incluidos en el modelo. La línea curva indica la frontera abierta oceánica. C) Detalle de la batimetría del área del canal (gradiente de colores) y ubicación de las celdas de la grilla del modelo donde se observaron los datos de salida del modelo (círculos negros) y de la boya donde estaban anclados los sensores de campo (círculo blanco).

LR es una laguna muy somera (profundidad promedio = 0.6 m, superficie = 72 km²) con conexión intermitente al mar (ICOLL). La conexión con el mar se da a través de un canal que se abre sobre la barrera de arena (Rodríguez-Gallego et al. 2017). Cuando LR está separada del mar, las descargas de los afluentes incrementan el nivel del agua dentro de la laguna hasta que se rompe la barra de arena y se forma un canal, estableciéndose la conexión al mar que puede durar varios meses. Al inicio ocurre la descarga de la laguna al mar y luego ocurre una intrusión marina. El intercambio entre la laguna y el mar persiste mientras permanece abierto el canal que conecta ambos ambientes, hasta que finalmente la dinámica de transporte de sedimentos reconstruye la barra de arena. La barra de arena abre al menos una vez al año, ya sea natural o artificialmente. El intercambio entre la laguna y el océano durante el período de barra abierta genera procesos muy dinámicos en las condiciones ambientales (ej. salinidad y turbidez) y biológicas dentro de la laguna (Conde et al. 2000, Rodríguez-Gallego et al. 2017, Espinosa et al. 2019, Capítulo I).

La Laguna de Rocha y el mar adyacente han sido declaradas área protegida por normativas nacionales y convenciones internacionales por su valor paisajístico y los servicios ecosistémicos que provee. Algunas especies clave en estos ambientes tales como los cangrejos *Neohelice granulata* (cavador) y *Callinectes sapidus* (sirí), el camarón *Peaneus paulensis* (camarón rosado) los peces como *Micropogonias furnieri* (corvina), *Symphurus plagiusa* (lenguita) y *Paralichthyys orbignyanus* (lenguado) son especies estuarino-dependientes u oportunistas. Estas especies transitan entre el mar y la laguna, entrando generalmente en un estadío larval avanzado para finalmente reclutar dentro de la laguna (Santana et al. 2015, Capítulo I Y II). Si bien se ha observado el ingreso de estas larvas a través de eventos de *overwashing*, el intercambio suele ser mayor durante el período de barra abierta (Capítulo I).

Modelación numérica

Delft3D-FLOW es un programa de código abierto para realizar modelaciones hidrodinámicas y ha sido desarrollado por el Instituto Deltares en cooperación con *Delft University of Technology*. El modelo resuelve en 2D o 3D la ecuación baroclínica de Navier-Stokes y la ecuación de transporte bajo la asunción de Boussinesq. El módulo FLOW, realiza cálculos de nivel del agua. Una descripción detallada de este modelo se muestra en Lesser et al. (2004). Para evaluar la dinámica de las intrusiones marinas en la laguna bajo diferentes forzantes se utilizó un trazador de aguas marinas, que está incluido en el módulo FLOW.

Este módulo Delf3D-FLOW ha tenido un extenso uso en sistemas estuarinos de diferentes regiones tales como Portugal (ej. Sousa et al. 2018), España (ej. Carballo et al. 2009) y China (ej. Hu et al. 2009), entre otros. En Uruguay fue empleado por primera vez por Cabrera (2015) para modelar nutrientes y clorofila en la Laguna de Rocha y por Texeira (2019) para describir la dinámica de la barra de la laguna. Esta es la primera vez que se utilizó para simular los procesos por los cuales puede ingresar meroplancton a las lagunas costeras.

Configuración del modelo

El área utilizada para los cálculos hidrodinámicos comprende tanto a la Laguna de Rocha como al mar adyacente y corresponde a una situación de barra abierta (Fig. III1, Tabla III1). Se realizó un modelo en dos dimensiones. La plataforma del Delft3D-FLOW fue configurada con una grilla irregular curvilínea (327×453 celdas) con una resolución que va desde ~200 m en el mar, de ~ 9 – 30 m en la zona del canal que conecta a la laguna con el océano, incrementando gradualmente a 120 m en el norte de la laguna y en la frontera abierta del mar (Fig. III1 B). Se asumió que la forma del canal no cambia en el tiempo (barra abierta), que el fluido es Newtoniano y que su densidad es constante. Se consideró la rugosidad del fondo uniforme en el área de estudio y sin variaciones temporales. La viscosidad y la difusividad horizontal de eddy se consideraron constantes. El modelo se implementó con información de setiembre a octubre de 2016. El primer mes se consideró como el tiempo en que el modelo alcanza el equilibrio (*spin up*) y las variables se equilibran. La Tabla III1 resume las principales características de la simulación, incluyendo resolución y parametrización.

Tabla III1. Principales características y parámetros utilizados en las simulaciones numéricas del Delft3D.

Parámetro	Especificación
Dominio	entre 54 22 W a 54 10 W y desde 34 32 S a 34 50 S
Resolución	~200 m en el mar, de ~9 – 30 m en la zona del canal que conecta la laguna con el océano, incrementando gradualmente a 120 m en el norte de la laguna
Gravedad	9,81 m s ⁻²
Densidad del agua y aire	1000 kg m ⁻³ y 1 kg m ⁻³
Forzante de la frontera de mar (Oceanic boundary Forcing)	Nivel del agua horaria, calculadas en base a los constituyentes harmónicos y nivel del mar en la zona.
Condiciones de transporte	Nivel del agua
Sitios de descargas de afluentes	descarga diaria de 5 arroyos, cálculos basados en precipitaciones medidas en la zona de estudio
Rugosidad del fondo	Coeficiente de rugosidad de Manning = 0,024 (constante) o Chezy con diferentes diámetros (500 a 4000 μm) de sedimentos
Viscosidad horizontal de eddy (Horizontal eddy Viscosity)	0,5 m ² s ⁻¹ (constante)
Difusividad horizontal de eddy (Horizontal eddy Diffusivity)	10 m ² s ⁻¹ (constante)
Viento	datos horarios de estación ubicada sobre la costa, a 40 km del área de estudio (Uniforme espacialmente)
Período de tiempo	01/08/16 - 31/10/16
Paso de tiempo (<i>Time step</i>)	15 segundos

La batimetría de todo el dominio se creó a partir de diferentes sets de datos disponibles tomados en diferentes momentos que incluyeron el cuerpo de la laguna, el área de inundación, la zona del canal que conecta el mar, la laguna y la zona costera. En su mayoría pertenecen a mediciones realizadas por la Universidad de la República y por la Armada Nacional (ej cartas náuticas). Para asignar un valor de batimetría a cada nodo de la grilla se utilizó primeramente la función de promediar y luego la de interpolación triangular. Se realizaron varias batimetrías teniendo en cuenta diferentes formas del canal de acceso (profundidad y ancho), así como de los canales internos de la zona de la desembocadura, para lo cual se utilizaron como guía imágenes satelitales de la zona de estudio (mediante análisis de *true-color*, RGB). Las distintas batimetrías fueron parte de los ajustes de calibración del modelo.

Para forzar la frontera oceánica abierta se utilizaron datos de nivel del mar con resolución horaria. Se calcularon los armónicos correspondientes al nivel del mar en el área de estudio a globales del modelo TPXO 7.2 TOPEX/ Poseidon partir de datos Altimetry (http:volkov.oce.orst.edu./tides/global). Asimismo, se obtuvieron datos horarios correspondiente a la zona de estudio del Reanalysis global (PHY_001_024) de Copernicus (https://resources.marine.copernicus.eu/products). Finalmente se utilizó el nivel del mar correspondiente a la suma de la amplitud de marea astronómica (calculada en base a los armónicos) y la amplitud del nivel del mar obtenido de la base nivel del mar de Copernicus. Esto se realizó para obtener una serie de tiempo que contemple tanto la marea astronómica como la meteorológica (con resolución horaria), siendo la que obtuvo mejor ajuste con los datos observados in situ en el Puerto de La Paloma (SHOMA).

La ubicación de las descargas se definió de acuerdo a los principales afluentes de la laguna, cuatro en el norte de la laguna y uno al sureste (Fig. III1 B). Se utilizaron estimaciones de descargas diarias (m³ s⁻¹) generadas por el IMFIA-UdelaR utilizando el modelo GR4J (Perrin et al. 2003) adaptado para el Uruguay (Narbondo et al. 2020). Este modelo se basó en datos de precipitaciones y de evapotranspiración potencial obtenidas de la estación meteorológica de Rocha de INUMET situada a 20 km del área de estudio, dentro de la cuenca hidrográfica de la Laguna. La mayor descarga a la laguna la aporta el Arroyo Rocha (60 %), seguido de Las conchas (17,5 %), La Palma (10 %), Los Noques (9,4 %) y cañada de los Ceibos que desemboca en la "barra vieja" (3,1 %) (Rodó 2013).

Las condiciones de borde superficiales se establecieron utilizando datos horarios de viento de una estación meteorológica costera cercana al área de estudio obtenidas por la UdelaR (ubicada en José Ignacio, aprox. 40 km de distancia). Se consideró el viento uniforme espacialmente.

La calibración del modelo se realizó ajustando el coeficiente de fricción del fondo, la viscosidad, la batimetría de los canales que conectan el canal principal y el centro de la laguna. La rugosidad del fondo se asumió uniforme en el área de estudio y sin variaciones temporales. Se hicieron varias simulaciones cambiando la rugosidad del fondo, utilizando por un lado el coeficiente de Manning (0,024, para u y v), y por otro lado, variando el tamaño medio de grano de sedimento en el coeficiente de Chezy entre 500 y 4000 µm.

La validación del modelo se realizó mediante la comparación de la evolución temporal del nivel de agua predicho dentro de la laguna en L2 y los datos medidos *in situ* con un mareógrafo (EMAC-IADO) ubicado en el mismo sitio (Fig. III1 B) durante el mes de setiembre de 2016.

Debido al problema de referenciación de los datos de nivel de la laguna medidos *in situ*, los datos se compararon removiendo la media (RM). Para determinar el desempeño de cada modelo en el nivel de agua dentro de la laguna se estimó el error cuadrático medio (RMSE) y su error asociado (Skill) (Dias et al. 2009). El RMSE y el skill pueden presentar valores entre 0 y 1; un RMSE de 0 y un *skill* de 1 indica que el modelo es excelente.

Simulación de escenarios de intrusión marina

La frecuencia, duración e intensidad de las intrusiones marinas bajo diferentes condiciones ambientales o escenarios se exploró para la primavera, -principal período en que las larvas de especies estuarinas-relacionadas ingresan a la laguna. Se utilizaron 10 días para el entrenamiento (spin up) y luego se ajustaron las condiciones con condiciones (descargas, viento) de acuerdo a los escenarios planteados durante tres días. La intrusión o ingreso de agua marina a la laguna (condición necesaria para el ingreso de larvas), se evaluó mediante el seguimiento de un trazador de agua marina, que simula partículas neutras (densidad 1000 kg m⁻³), con una concentración inicial arbitraria en el mar de 1 kg m⁻³. La concentración del trazador se estimó en el canal de entrada (C1) y en tres sitios dentro de la laguna (L1, L2, L3), ubicados a una distancia creciente del canal (aprox. 0,5 km, 1,5 km y 3 km) (Fig. III1 C). Para el seguimiento del trazador también se utilizó el módulo Delft3D-FLOW. Se analizaron en total 30 escenarios. La construcción de dichos escenarios involucró la combinación de los tres forzantes (factores) con mayor efecto esperado sobre la hidrodinámica del sistema: viento (cinco condiciones), entrada de agua dulce (dos condiciones) y nivel del mar (tres condiciones). Respecto al viento, las condiciones consideradas fueron las combinaciones de dirección e intensidad más frecuentes en el área de estudio durante la primavera (Manta 2017): suave del NE, moderado del NE, moderado del SEE, fuerte del SE. La quinta condición simula el ciclo de brisa marina. En este caso, durante el día hay viento hacia tierra, que se intensifica al medio día y tarde (máximo 7,1 m/s, Manta et al. 2021). En la noche el patrón se invierte, siendo el viento en dirección al mar. Las dos condiciones de descarga se definieron en base al estudio de las descargas totales estimadas (desde 1983 hasta 2017) en la Laguna de Rocha en primavera (Narbondo et al. 2020). En función de eso se definió una condición de descarga basal de 5 m³ s⁻¹ y una de descarga alta de 75 m³ s⁻¹. Para elegir los tres períodos con diferentes niveles de mar se analizaron las condiciones de frontera de nivel de agua en el océano. El período de nivel bajo (2-4 de octubre) tuvo un nivel del mar promedio de -0,1 m, el del nivel medio (21 a 23 de octubre) fue 0,1 m y el nivel alto (15-17 de noviembre) de 0,3 m. La Tabla III2 resume los escenarios planteados ($n = 5 \times 2 \times 3 = 30$).

Tabla III2. Escenarios planteados (n=30) para evaluar la duración e intensidad de las intrusiones marinas mediante un trazador. En la tabla se muestran los tres forzantes con sus respectivas categorías: 1) viento (m s⁻¹): 5 categorías, 4 fijas y 1 cambiante. 2) nivel del mar (m): 3 categorías. 3) descarga (m³ s⁻¹): 2 categorías.

Viento (m s ⁻¹ , grados)		Nivel mar bajo (NMB: promedio= - 0,3)		Nivel mar medio (NMM: promedio= - 0,1)		Nivel mar alto (NMA: promedio= 0,1)	
FIJO	Suave NE (S- NE: 2 m s ⁻¹ , 45 grados)	Descarga basal (5 m³ s⁻¹)	Descarga alta (75 m ³ s ⁻¹)	Descarga basal (5 m³ s⁻¹)	Descarga alta (75 m ³ s ⁻¹)	Descarga basal (5 m³ s⁻¹)	Descarga alta (75 m ³ s ⁻¹)
	moderado NE (M-NE: 6 m s ⁻¹ , 45 grados)	Descarga basal (5 m³s⁻¹)	Descarga alta (75 m³ s⁻¹)	Descarga basal (5 m³ s⁻¹)	Descarga alta (75 m³ s⁻¹)	Descarga basal (5 m³ s⁻¹)	Descarga alta (75 m ³ s ⁻¹)
	Moderado SEE (M-SEE: 6 m s ⁻¹), 129 grados)	Descarga basal (5 m³ s⁻¹)	Descarga alta (75 m³ s⁻¹)	Descarga basal (5 m³s⁻¹)	Descarga alta (75 m³ s⁻¹)	Descarga basal (5 m³ s ⁻¹)	Descarga alta (75 m ³ s ⁻¹)
	fuerte SE (F- SE: 12 m s ⁻¹ , 135 grados)	Descarga basal (5 m³ s⁻¹)	Descarga alta (75 m³ s⁻¹)	Descarga basal (5 m³ s⁻¹)	Descarga alta (75 m ³ s ⁻¹)	Descarga basal (5 m ³ s ⁻¹)	Descarga alta (75 m ³ s ⁻¹)
CAMBIANTE	Ciclo de brisa marina (BM, viento hacia tierra entre 10 y 18 hs, máximo 7,1 m/s)	Descarga basal (5 m³ s ⁻¹)	Descarga alta (75 m³ s⁻¹)	Descarga basal (5 m³ s ⁻¹)	Descarga alta (75 m ³ s ⁻¹)	Descarga basal (5 m³ s⁻¹)	Descarga alta (75 m³ s⁻¹)

Procesamiento de los resultados numéricos obtenidos con el modelo

Para caracterizar las intrusiones marinas en la laguna se calculó el número, la duración y la intensidad de las mismas estimadas a través de los cambios de concentración del trazador en los cuatro sitios de observación del modelo (C1, L1 a L3). Las intrusiones marinas se definieron como los períodos en que el trazador aumentó su concentración por encima de los valores umbrales. Los umbrales se definieron en 0,70 y 0,80 kg m⁻³, siendo esos valores el doble de la concentración basal en los escenarios calmos (viento suave y sin lluvias) correspondientes al nivel del mar bajo y medio respectivamente. La frecuencia se determinó como el número de veces que el trazador superó esos umbrales en el período de simulación (72 h). Para calcular la duración de la intrusión se sumaron los anchos (h) de los períodos que el trazador estaba por encima de los umbrales predefinidos en cada día de simulación (24 h) y se calculó el promedio de los picos en los tres días (72 h) de simulación. La intensidad se calculó promediando la altura máxima de cada día de simulación. A estos promedios diarios se la lama casos en el análisis subsiguiente de datos.

Se comparó el nivel del mar en las condiciones de frontera oceánica con la concentración del trazador a nivel del canal (C1). Se determinó la diferencia de tiempo (desfasaje) entre el momento en que ocurre el pico máximo de nivel del mar en la frontera (pleamar más alta) y el momento cuando se registra el pico máximo del trazador en el canal. La relación entre las dos variables se exploró a través de una correlación de Spearman.

Para identificar patrones en la duración e intensidad de las intrusiones en el canal y para determinar la importancia de los diferentes forzantes se realizó un modelo de árbol de regresión y clasificación (CART, por su sigla en inglés). Los modelos CART son simples de interpretar y proveen decisiones "sí o no" respecto a valores umbrales de las variables más importantes que están involucradas en las divisiones de las ramas (ej. De'ath y Fabricius 2000). Para realizar el CART los casos (n=90, uno por día de simulación, i.e., 3 por cada escenario) tanto para la duración como para la intensidad fueron divididos en 2/3 (n=60) y 1/3 (n=30). El conjunto con mayor número de casos fue utilizado para construir los modelos usando el rpart v. 4.1.15 (Therneau et al. 2022) y el partykit v. 1.2.6 (Hothorn y Zeileis 2015). Para la construcción de los árboles se tuvo en cuenta un coeficiente de complejidad (cp) de 0,001 y un mínimo de 5 casos antes de cada división. Los árboles resultantes (uno basado en la respuesta duración y otro en intensidad) se podaron de acuerdo a la regla de 1-SE para quedar con el árbol que tuviera el mejor desempeño en relación al costo-complejidad. La precisión de los árboles se evaluó con el conjunto con menor número de casos (1/3). El error de cada modelo se calculó como el número de casos que no fueron bien clasificados, divido el total de casos. Los árboles finales obtenidos fueron presentados gráficamente. Todos los análisis fueron realizados con R 3.5.3 (R Core Team 2019).

Para evaluar el alcance de las intrusiones marinas dentro de la laguna se comparó la duración e intensidad de las mismas en los cuatro sitios de observación en los escenarios de viento con mayores probabilidades, moderado SEE y fuerte SE. Asimismo, se determinó la concentración promedio y el desvío del trazador durante los tres días de modelación en el área de estudio.

Resultados

En esta sección se mencionan los resultados de la validación del modelo y de las características de las intrusiones marinas obtenidas bajo los diferentes escenarios planteados. La descripción realizada en los apartados *Cantidad, duración e intensidad de las intrusiones marinas en diferentes condiciones de los forzantes* y en *Importancia de los forzantes en la duración e intensidad de las intrusiones* está basada en observaciones y métricas

correspondientes al canal (C1). En el apartado *Diferencias espaciales en la duración e intensidad de las intrusiones marinas* se analizan además otras zonas de la laguna.

Validación del modelo

La validación del modelo se realizó en el mes de setiembre de 2016. En ese período, el nivel del agua medido *in situ* presentó tres picos principales, y la amplitud máxima registrada fue de 1,15 m (Fig. III2). El error cuadrático medio (RMSE) estuvo entre 9,5 % y 17,5 % de la amplitud local, lo cual significa que el desempeño del modelo fue de muy bueno a bueno (Dias et al. 2009). Para simular la dispersión del trazador de aguas marinas se seleccionó el modelo con el mejor desempeño (modelo 4) que presentó un RMSE de 0,12 cm y un *skill* de 0,90 (Tabla III3).



Figura III2. Niveles de agua observados *in situ* en la laguna (boya = L2) y los predichos por los modelos de acuerdo a las distintas configuraciones utilizadas. En la gráfica se indica la serie correspondiente a los datos in situ (verde claro) y al modelo con mejor desempeño (verde oscuro, Modelo 4).

Tabla III2. Resumen de las configuraciones implementadas en el Delft3D, con el respectivo error cuadrático medio (RMSE) y su error asociado (*Skill*). En negrita se indica el modelo seleccionado por su mejor desempeño (Modelo 4).

Código modelo	Rugosidad	Batimetría	RMSE	skill
Modelo 1	Manning u=0,24 v=0,24	Canal de acceso, sin canales en desembocadura	0,12	0,83
Modelo 2	Manning u=0,24 v=0,24	Canal de acceso, con canales en desembocadura	0,20	0,86
Modelo 3	Chezy SD ₅₀ =3500µm	Canal de acceso con canales en desembocadura	0,12	0,86
Modelo 4	Chezy SD₅₀=500µm	Canal de acceso con canales en desembocadura profundos overtopping	0,12	0,90
Modelo 5	Chezy SD₅₀=500µm	Canal de acceso con canales en desembocadura	0,11	0,89
Modelo 6	Chezy SD₅₀=4000µm	Canal de acceso con canales en desembocadura profundos	0,12	0,90
Modelo 7	Chezy SD ₅₀ =3000µm	Canal de acceso con canales en desembocadura	0,11	0,89
Modelo 8	Chezy SD₅₀=3500µm	Canal de acceso con canales en desembocadura profundos	0,11	0,89
Modelo 9	Chezy SD ₅₀ =3500µm	Canal de acceso profundo con canales en desembocadura profundos	0,11	0,89
Modelo 10	Chezy SD ₅₀ =3500µm	Canal de acceso profundo con canales en desembocadura profundos overtopping	0,11	0,89
Modelo 11	Chezy SD ₅₀ =3500µm	Canal de acceso ancho con canales en desembocadura overtopping	0,12	0,90
Modelo 12	Chezy SD ₅₀ =3500µm	Canal de acceso ancho con canales en desembocadura someros overtopping	0,12	0,90

Cantidad, duración e intensidad de las intrusiones marinas en diferentes condiciones de los forzantes

Bajo condiciones de descarga basal ocurrieron de dos a tres intrusiones en 72 h (Fig. III3). El aumento en la descarga de afluentes provocó un cambio en el número de intrusiones dependiendo del nivel del mar. Asimismo, se observó un aumento en la duración de las intrusiones con el aumento del nivel del mar tanto en el escenario de descarga basal (4-11 h en NMB a 16-23 h en NMA) como el de descarga alta (0-4 h en NMB a 21 h). El aumento en la descarga fluvial disminuyó la duración de la intrusión en cualquiera de los escenarios de nivel del mar (Fig. III4). El viento fuerte SE en general generó intrusiones fue en general muy similar entre escenarios de viento. La intensidad de las intrusiones fue en general muy similar entre escenarios superando los 0,85 kg m⁻³ y solo se observó un cambio en condiciones de descarga alta y nivel del mar bajo, en las que no ocurrieron intrusiones a nivel del canal o fueron menos intensas.

En condiciones meteorológicas calmas (viento suave y descarga basal) y nivel del mar bajo o medio, se observaron tres eventos de intrusión en la zona del canal. Estos eventos se dieron cada 24 h. La concentración del trazador estuvo relacionada con las variaciones en el nivel del mar en las condiciones de frontera (Spearman, rho=0,55 y 0,59; p<0,01), en particular con el pico diario más alto del nivel del mar, que probablemente coincide con la pleamar (Fig. III3 A y B). En condiciones calmas y nivel del mar alto (NMA) se observaron dos intrusiones y la concentración del trazador presentó una mayor correlación con el nivel del mar en la frontera respecto a la registrada en los otros escenarios de nivel del mar (Spearman, rho=0,69; p<0,01). En este caso, los picos diarios más bajos del nivel del mar también provocaron intrusiones marinas (Fig. III3 C). Las intrusiones en condiciones calmas presentaron mayor duración promedio a medida que aumentó el nivel del mar (de 3 a 18 h, Tabla III4). La intensidad de las intrusiones marinas fue menor cuando el nivel del mar fue bajo (NMB), en comparación con las otras dos condiciones de nivel del mar (Tabla III4). La diferencia de tiempo entre el pico más alto del nivel del mar en la frontera oceánica y el pico del trazador en el canal también aumentó con el promedio del nivel del mar (1,4; 3,4 y 4 h respectivamente, Tabla III4). Estos resultados indicarían que aún en condiciones calmas existen diariamente momentos que pueden ser propicios para la entrada de larvas y que las condiciones mejoran con el aumento del nivel del mar.



Figura III3. Variación temporal del trazador (eje izquierdo) en el canal de entrada (C1) y del nivel del mar en la frontera del mar (eje derecho) en condiciones calmas (viento suave NE y descarga basal). a) nivel del mar bajo, b) nivel del mar medio y c) nivel del mar alto. Las líneas horizontales indican los umbrales 0,7 y 0,8 del trazador.

Tabla III4. Resumen de la comparación entre concentración del trazador y nivel del mar en la frontera oceánica bajo condiciones calmas (viento suave NE y descarga basal) para las tres categorías de nivel del mar. También se indica el tiempo trascurrido (desfasaje) entre el pico de nivel del mar en la frontera y el pico del trazador en la laguna, la correlación entre estas dos variables y el promedio del ancho y la altura ± desvío estándar de los picos en el canal (C1). NMB: nivel del mar bajo, NMM: nivel del mar medio, NMA nivel del mar alto.

Nivel mar	Desfasaje entre picos de nivel mar (min)	Spearman	Spearman (desfasaje 60 min)	Ancho pico trazador (h)	Altura pico trazador (kg m ⁻³)
NMB	83	0,59 ***	0,71 ***	2,7 ± 0,4	0,86 ± 0,00
NMM	203	0,55 ***	0,64 ***	8,4 ± 1,6	0,94 ± 0,00
NMA	240	0,69 ***	0,76 ***	18,2 ± 9,8	0,95 ± 0,02

En el caso de NMB y descarga basal, el número de intrusiones se mantuvo en tres eventos en 72 h para todas las condiciones de viento, con excepción del escenario de viento fuerte SE en que se registraron cinco eventos (Fig. III4 A). La duración e intensidad fue mayor en el escenario de viento fuerte (10,7 h y 1,0 kg m⁻³ respectivamente) en comparación con las demás condiciones de viento (rango: 2,6-4,2 h y rango: 0,86-0,94 kg m⁻³, respectivamente). El aumento de la descarga fluvial disminuyó el número de intrusiones a dos cuando el viento es fuerte del SE. e impidió que ocurrieran en los demás escenarios de viento. El aumento en la descarga también causó una disminución marcada en la duración (a 2,5 h) e intensidad promedio (0,63 kg m⁻³) de la intrusión en condiciones de viento fuerte (Fig. III4 A y B).



Figura 4. A) Duración (ancho de los picos > 0,80 kg m⁻³) y B) Intensidad (altura de los picos > 0,80 kg m⁻³) de la intrusión marina en el canal (C1) en los diferentes escenarios planteados. Los números en los paneles superiores indican el número de intrusiones en los días de simulación (72 h) y entre paréntesis el promedio.

Para el caso de NMM y descarga fluvial basal, el número de intrusiones también se mantuvo en tres en 72 h y alcanzó cinco eventos en condiciones de viento fuerte SE. Los dos escenarios de descarga fluvial presentaron un número de intrusiones similar (Fig. III4 A). La duración de la intrusión en el escenario de descarga basal fue mayor en condiciones de viento fuerte (13,4 h) en comparación con las demás condiciones de viento (rango: 8,3 - 9,1 h). La intensidad también fue mayor en condiciones de viento fuerte, pero las diferencias con los otros escenarios de viento fueron escasas siendo todas > 0,94 kg m⁻³. En los escenarios de descarga alta, la duración de las intrusiones disminuyó en todas las condiciones de viento (rango: 4,6 - 8,4 h). La intensidad disminuyó levemente, con excepción del escenario con viento fuerte que mantuvo el promedio en 1 kg m⁻³.

En NMA y descarga fluvial basal, se registraron dos eventos de intrusión marina en 72 h en todas las condiciones de viento. La duración promedio de las mismas fue muy prolongada (rango: 18,2 – 22,1 h) y la intensidad fue mayor en condiciones de viento fuerte, con escasas diferencias con las demás condiciones de viento siendo (> 0,96 kg m⁻³) (Fig. III4 A). La

descarga fluvial alta en este caso aumentó el número de intrusiones en todas las condiciones de viento, alcanzando los valores máximos registrados. Asimismo, disminuyó la duración de las intrusiones en todos los casos (rango: 10,3-13,4 h). Al igual que bajo condiciones de nivel medio, la intensidad de la intrusión solo disminuyó levemente con excepción del viento fuerte, para la cual se mantuvo en 1 kg m⁻³.

Importancia de los forzantes en la duración e intensidad de las intrusiones

Los resultados del CART aportan una visión complementaria a lo descrito anteriormente sobre la duración e intensidad de las intrusiones en diferentes condiciones de los principales forzantes (Fig. III5). En general se observó una importancia relativa alta del nivel del mar y la descarga fluvial de afluentes en la duración e intensidad de las intrusiones.

En relación a la duración de las intrusiones la forzante con mayor importancia relativa fue el nivel del mar (83 %), y muy por debajo la descarga fluvial (16%) y el viento (1 %). El mejor modelo de regresión indicó que cuando ocurren condiciones de NMA la duración de las intrusiones fue en promedio 19 h bajo condiciones de descarga fluvial basal y de 11 h con descarga fluvial alta (Fig. III5 A). Por otro lado, la duración de la intrusión fue en promedio de 7,7 h en condiciones de NMM y de 2,5 h en NMB. El error de predicción estimado para el modelo fue de 4,6 h.

Respecto a la intensidad de las intrusiones, el modelo CART mostró una mayor importancia relativa de la descarga fluvial (46 %), seguida con escasa diferencia por el nivel del mar (40 %) y muy por debajo el viento (14 %). El mejor modelo de regresión indicó que bajo condiciones de NMM o NMA, la intensidad promedio fue de 0,95 kg m⁻³. En caso de NMB, se obtuvo una intensidad de 0,91 kg m⁻³ en condiciones de descarga fluvial basal y de 0 kg m⁻³ cuando la descarga fluvial fue alta, con excepción de la ocurrencia de vientos fuertes SE que predijo una intensidad promedio de 0,63 kg m⁻³. El error de predicción para este modelo fue de 0,034 kg m⁻³.



Figura III5. Diagrama del árbol de regresión (CART) de acuerdo a A) la duración y B) la intensidad de las intrusiones marinas. En cada diagrama se indica el error de predicción (EC), el promedio de duración o intensidad (círculos celestes), el número de observaciones finales de cada nodo terminal y el porcentaje correspondiente.

Diferencias espaciales en la duración e intensidad de las intrusiones marinas

En general el alcance espacial y la duración de las intrusiones disminuyó con el aumento de la distancia al canal, siendo más intensas durante NMA, descarga fluvial basal y vientos fuertes. La zona del canal fue la que presentó mayor variación del trazador.

Las intrusiones alcanzaron el sitio de observación más alejado (L3) únicamente con NMA y cuando la descarga fluvial fue basal (Fig. III6). Mientras que en condiciones NMB las intrusiones no alcanzaron a observarse más allá del canal, con excepción de cuando ocurrieron condiciones de viento fuerte SE y descarga fluvial basal (Fig. III6).



Figura III6. Los paneles superiores (A y B) indican la duración (ancho de los picos > 0,80 kg m⁻³) e intensidad (altura de los picos > 0,80 kg m⁻³) de las intrusiones marinas en los diferentes sitios de observación de la laguna (C1, L1 a L3) bajo condiciones de viento moderado SEE. Los paneles inferiores (C y D) muestran lo mismo para el viento fuerte SE.

La duración de las intrusiones marinas dentro de la laguna disminuyó a medida que aumenta la distancia al canal, para todos los escenarios de nivel del mar y para ambas condiciones de viento (moderada SEE y fuerte SE) evaluadas (Fig. III6). Asimismo, se observó un aumento de la duración de las intrusiones con el aumento del nivel del mar para ambas condiciones de viento y de descarga fluvial (Fig. III6).

Respecto a la intensidad de las intrusiones se observó que en general tanto C1 como L1 presentaron mayores concentraciones del trazador (rango: 0,62 -1 kg m⁻³), las que se diferencian notoriamente de L2 y L3 con concentraciones bastante menores (rango: 0,28 - 0,61 y 0,27 - 0,59 kg m⁻³ respectivamente) (Fig. III6). En L3 la duración e intensidad de la intrusión marina fue mayor en condiciones de viento moderado SEE, siendo mayor incluso que con viento fuerte del SE (Fig. III6).

Durante NMB y descarga fluvial basal, se observaron concentraciones muy bajas del trazador, entre 0,2 y 0,4 kg m⁻³ del trazador, en la mayor parte de la superficie de la laguna. La mayor concentración se observó en los bordes y la zona del canal, mientras que el desvío estándar fue más marcado en las inmediaciones del canal, siendo mayores durante condiciones de viento fuerte SE (Fig. III7). La concentración del trazador quedó aún más atenuada cuando la descarga fluvial fue alta (< 0,2 kg m⁻³, Fig. III7).

En condiciones de NMM y descarga fluvial basal se observó influencia del trazador en la zona media de la laguna (aprox. 0, 4 kg m⁻³), pero fue más marcado en la zona del canal (concentración > 0,6 kg m⁻³). El viento fuerte SE tuvo el efecto de aumentar el promedio y el desvío del trazador en la zona sur-oeste de la laguna (Fig. III8). Con descarga fluvial alta se observó el mismo patrón que con descarga fluvial basal, pero con una atenuación de la concentración del trazador en toda el área de estudio. En este caso se observó que el desvío estándar fue mayor en la zona del canal en comparación con el desvío estándar de los escenarios de la descarga fluvial basal.

Para el caso de NMA y descarga fluvial basal se observó que el trazador alcanzó concentraciones muy elevadas (aprox. 0,8 – 1 kg m⁻³) y desvíos considerables (aprox. 0,4 – 0,6 kg m⁻³) en la zona centro-sur de la laguna (Fig. III9). En los escenarios de viento moderado SEE y fuerte SE, se observó que las mayores concentraciones del trazador también presentaron una distribución espacial en forma de ´´V´´ (mayores concentraciones en los bordes), siendo más pronunciada en el segundo escenario. Esta distribución espacial en se diferencia del resto de los escenarios en los que el gradiente de concentración fue más homogéneo en el sentido E-W, o incluso presentaron una forma de ´´V´´ invertida (menores concentraciones en los bordes) (Fig. III9). Un patrón similar ocurrió en la concentración del trazador en el escenario de descarga fluvial alta, con la diferencia de que las concentraciones fueron menores y los desvíos mayores (Fig. III9).



Figura III7. Promedio y desvío estándar de la concentración del trazador en la laguna y el mar adyacente correspondiente a cuando el nivel del mar es bajo, y en las distintas condiciones de viento (paneles superiores a inferiores) y descargas planteadas (paneles de izquierda a derecha).



Figura III8. Promedio y desvío estándar de la concentración del trazador en la laguna y el mar adyacente correspondiente a cuando el nivel del mar es medio, y en las distintas condiciones de viento (paneles superiores a inferiores) y descargas planteadas (paneles izquierda a derecha).



Figura III9. Promedio y desvío estándar de la concentración del trazador en la laguna y el mar adyacente correspondiente a cuando nivel del mar alto, y en las distintas condiciones de viento (paneles superiores a inferiores) y descargas planteadas (paneles izquierda a derecha).

Discusión

Este estudio contribuye a entender el proceso de intercambio entre la laguna de Rocha y el mar adyacente y dar respuestas a las preguntas planteadas. Se observó que en condiciones de niveles bajos del mar existen algunos momentos en el día (2 - 4 h de duración) que son favorables para el ingreso de agua marina como consecuencia de la pleamar más alta. La duración de las intrusiones marinas estuvo relacionada al nivel del mar; niveles altos del mar y descarga fluvial basal generaron intrusiones muy prolongadas (19 - 22 h). La intensidad de las intrusiones en el canal dependió principalmente de la descarga fluvial y del nivel del mar, siendo prácticamente impedidas o restringidas a la zona del canal cuando el nivel del mar fue bajo y la descarga fluvial de afluentes fue alta. Por otro lado, cuando el nivel del mar fue medio o alto las intrusiones se observan con claridad en la zona centro-sur de la laguna.

Contexto de validez del modelo

El modelo implementado mostró un buen desempeño para representar los niveles de agua en la Laguna. Dicho modelo presentó algunas asunciones tales como que, la batimetría y geomorfología en la zona del canal de entrada no cambia y que la laguna está conectada al océano, lo cual es en realidad una simplificación del sistema (Teixeira 2019). Los valores de RMSE en este estudio estuvieron levemente por encima de los registrados en una modelación de la Laguna de los Patos (Martins et al. 2007) y las Rías de Aveiro (ej. Vaz et al. 2019), sistemas de grandes dimensiones que presentan una conexión permanente con el océano a través de un canal de aprox. 300 y 600 m de ancho respectivamente. Por tanto, una mayor diferencia entre lo observado y lo predicho por el modelo en este estudio puede estar relacionado a esta simplificación. A su vez, la validación de este modelo está basada únicamente en los niveles de agua predichos y observados. Una variable clave a contrastar hubiera sido la salinidad, por ser un indicador directo de intrusión marina. A su vez, el estudio se realizó en la primavera por ser la época en que frecuentemente ingresan larvas de especies estuarino-relacionadas (Santana et al. 2015, Capítulo II). Estos resultados no se deberían generalizar para otras épocas del año (ej. verano cuando la evapotranspiración es mayor) ni para cualquier estado del canal sobre la barra, sino que queda restringida para los momentos en que el canal está bien formado. En función de las limitaciones antes discutidas y la precisión general del modelo (RMSE, sub-óptimo pero en un rango aceptable), puede considerarse que las características generales de la circulación en la laguna son captadas de manera satisfactoria por el modelo, por lo cual éste constituye una herramienta útil para la evaluación de procesos de intrusión marina.

Intrusiones marinas en relación al nivel del mar, descarga fluvial y viento

Los resultados de este estudio indicaron que la duración e intensidad de las intrusiones marinas fueron muy sensibles al nivel del mar. La relación entre las intrusiones marinas en la zona del canal y las corrientes generadas por el nivel del mar ya se había observado en una bahía micromareal (Brown et al. 2000). Este estudio muestra que, aunque la variación del nivel del mar debido a la marea es escasa, cuando se sobrepasa un cierto nivel del mar al que seguramente contribuye la pleamar más alta, se asegura al menos una intrusión marina por día en condiciones de descarga fluvial basal bajo cualquiera de los escenarios de nivel del mar planteados. Si bien los resultados del CART que comparan el efecto de los tres forzantes identifican al nivel del mar como una de las variables más relevantes, también identifican la importancia de las descargas fluviales y los vientos, éste último con menor importancia relativa. A su vez, estos forzantes en conjunto con otras variables inciden en las variaciones del nivel del mar (Teixeira 2019).

Las principales variaciones del nivel del mar en la costa Atlántica de Uruguay y el Río de la Plata responden a factores meteorológicos como la temperatura, el viento y la descarga de agua del Río de la Plata, los cuales se combinan de diferentes maneras dependiendo de las escalas espacio-temporales (D´Onofrio et al. 2008, Saraceno et al. 2014, Verocai et al. 2016). A escala regional los eventos de mayores niveles del mar en el área de estudio se han relacionado a vientos fuertes del SE (*onshore*), olas generadas por tormentas (*surge storm*) que se originan en la plataforma Patagónica o a una combinación de ambas (Simionato et al. 2004, D´Onofrio et al. 2008, Verocai et al. 2016). Por el contrario, menores niveles del mar sobre la costa uruguaya ocurren en condiciones de vientos persistentes con componente norte (*offshore*) (Verocai et al. 2016, Saraceno et al. 2014). Asimismo, los vientos paralelos a la línea de costa también afectan el nivel del mar debido al transporte de Ekman. Vientos desde el SW que se dan generalmente en el otoño-invierno tienden a generar anomalías positivas del nivel del mar en la costa Atlántica de Uruguay, mientras que el viento del NE genera anomalías negativas (Saraceno et al. 2014, Trinchín et al. 2019).

Este estudio confirma que los aumentos de la descarga fluvial de la laguna impiden o limitan la duración e intensidad de las intrusiones marinas cuando el nivel del mar es bajo. Esta dinámica de condiciones límnicas dentro de la laguna y evidencias de grandes descargas al mar adyacente se observaron en la Laguna de los Patos (aprox. 300 km de la Launa de Rocha) durante un período de altas precipitaciones (evento El Niño) (Fernandes et al. 2002, Möller et al. 2009). El mayor efecto de la descarga fluvial en la intensidad de las intrusiones observado por el CART, confirmó que esta tuvo un gran impacto cuando el nivel del mar fue bajo. Cuando el nivel del mar fue alto, disminuyó la duración de las intrusiones, pero aumentó la frecuencia en la que ocurren. Un patrón general que se observó en todas las condiciones de viento y nivel del mar relacionado con la descarga fluvial alta fue una mayor variabilidad del trazador en la zona sur y en el canal de entrada evidenciando un mayor intercambio entre la laguna y el océano, en ambos sentidos. Este mismo patrón fue observado en otra laguna costera (Fiandrino et al. 2017).

Asimismo, de acuerdo a los resultados de las simulaciones los vientos más frecuentes del área de estudio (suave NE, moderado NE, moderado SEE, brisa de mar) no tuvieron un efecto inmediato en la generación de intrusiones marinas, con excepción del viento fuerte SE. Las diferencias en la duración de la intrusión entre vientos de dirección similar como el moderado SEE y fuerte SE, indican que la intensidad es un factor relevante para dicha variable. Otros estudios en lagunas costeras mostraron al viento como el principal factor que determina las intrusiones marinas y el ingreso de larvas (Martins et al. 2007, Franzen et al. 2019). En nuestro estudio, el viento presentó menor relevancia. Esta diferencia se puede explicar por varios factores. Uno de ellos es que las variables de respuesta en este estudio son la duración e intensidad de las intrusiones y que en este caso se está comparando con otros forzantes, lo que en otros estudios no se ha evaluado. Los otros estudios se han basado principalmente en la dispersión alcanzada por partículas neutras que simulan la presencia de larvas de peces. Asimismo, en este estudio no se consideran los efectos regionales del viento (ej. modelos anidados), sino únicamente los efectos locales (ej. stress local del viento).

Las condiciones que predominan en el área de estudio son viento suave a moderado NE al SE (2-6 m s⁻¹), descarga fluvial total < 18 m³ s⁻¹, y nivel del mar promedio de -0.1 m con oscilaciones semidiurnas desiguales. Sin embargo, estudios basados en datos históricos han observado cambios en las tendencias de algunas variables meteorológicas (D'Onofrio et al. 2008, Verocai et al. 2016). Por ejemplo, se ha observado una tendencia al aumento de la precipitación anual desde 1970 (Bidegain et al. 2012). Asimismo, las tendencias han mostrado un aumento en la frecuencia de lluvias intensas (> 25 mm día⁻¹) y a un aumento en la frecuencia de sequías (ej. Bidegain et al. 2012, Caorsi et al. 2018). Asimismo, se han observado aumentos del nivel del mar (de 1 a 3 mm año⁻¹, 1955-2014), mayor frecuencia de eventos de nivel del mar alto y se han observado niveles cada vez más extremos en el mínimo

del mar (ej. D´Onofrio et al. 2008, Verocai et al. 2016). Estos cambios podrían tener ciertas implicancias en la dinámica de las intrusiones marinas. Por ejemplo, el aumento de las precipitaciones tendería a disminuir la intensidad y duración de las intrusiones marinas. Sin embargo, el aumento del nivel medio del mar generaría una tendencia opuesta, contribuyendo a aumentar la duración e intensidad de las intrusiones. De acuerdo a los resultados de este estudio, cuando estas dos tendencias opuestas ocurren en simultáneo el resultado es una mayor frecuencia en las intrusiones y una mayor variabilidad en las condiciones ambientales en la zona sur de la laguna e inmediaciones del canal, producto de la alternancia de las intrusiones marinas y las descargas fluviales (ej. Fig. III4 A, Fig III8 y III9).

Aportes al modelo conceptual de la hidrodinámica de la Laguna de Rocha

Anteriormente se ha propuesto un modelo conceptual para la hidrodinámica de la Laguna de Rocha (Conde et al. 2000, 2019). Este modelo establece que cuando la barra está cerrada, las condiciones serían límnicas y homogéneas dentro de la laguna. El nivel de agua aumentaría en la laguna por el aporte de agua recibido desde la cuenca hidrográfica. La apertura del canal sobre la barra ocurre cuando el nivel de la laguna alcanza la berma y existe un intenso oleaje del lado del mar, causando conjuntamente la erosión de la barra. En primer lugar, ocurre la descarga de la laguna hacia el mar. Una vez que se igualan los niveles de agua, ocurre una intrusión de aguas marinas que alcanza la parte centro sur de la laguna, y bajo condiciones de viento fuerte del SE puede alcanzar la zona norte. Bajo condiciones calmas los flujos entre la laguna y el mar son más reducidos, aunque la conexión permite diferenciar una zona con condiciones límnicas en el Norte y otra con condiciones marinas en el Sur. El transporte de sedimentos a lo largo de la costa marina acumula arena sobre la barra, aumentando la berma hasta que la laguna vuelve a quedar aislada del mar. En resumen, durante el período de barra abierta, la zona sur de la laguna es salobre o salada y la zona norte es primero dominada por agua dulce y luego en casos de intrusiones fuertes puede estar muy salobre. Esta zonificación de la salinidad promovida por las intrusiones marinas produce marcados gradientes en la mayoría de las variables abióticas (ej. Conde et al. 2000, Bonilla 2005) y determina la presencia de especies de diferente origen entre norte (especies de agua dulce) y sur (especies marinas) (ej. Bonilla et al. 2005, Rodríguez-Gallego et al. 2015).

Este estudio aportó conocimiento sobre la variabilidad temporal y sobre la heterogeneidad espacial como resultado del intercambio de agua entre la laguna y el océano durante el período de barra abierta. En particular mostró la importancia de procesos a menor escala temporal

(horas a días), como los que ocurren en la zona del canal y sus inmediaciones. Por un lado, estableció la importancia del nivel del mar, la descarga fluvial de afluentes y en menor medida de la dirección e intensidad del viento local como los forzantes responsables del intercambio entre la laguna y el océano. Este intercambio depende de las combinaciones de los tres forzantes mencionados determinando la frecuencia, duración, intensidad y alcance de las intrusiones marinas y se caracteriza como un proceso fuertemente dinámico y de alta frecuencia, con flujos de entrada y salida a escala diaria y sub-diaria. En general se observó que la zona sur y particularmente las inmediaciones del canal son muy variables. Esta variabilidad se acentúa cuando la descarga fluvial es alta. Por ejemplo, en las inmediaciones del canal se puede encontrar agua marina (ej. > 70 % de agua marina) o salobre (ej. < 70 % de agua marina) dependiendo del momento del día (Fig. IIIA1, IIIA2 y IIIA3 en Anexo III1). Además, evidenció la presencia de gradientes con sentido Oeste-Este. Estos gradientes ya habían sido observados previamente (ej. Amaral et al. 2016, Espinosa et al. 2019) y de acuerdo a este estudio podrían responder a la acción de los vientos una vez que ingresa una masa de agua desde el mar. Este estudio confirmó la diferenciación Norte-Sur de la influencia del mar, propuesta por Conde et al. 2000. Otras características del modelo conceptual de Conde et al. 2000, 2019 no pudieron ser evaluados (ej. otras fases del ciclo completo apertura/cierre) por el corto período representado por las simulaciones realizadas.

Implicancia de las intrusiones marinas en el ingreso y reclutamiento de meroplancton

Las condiciones más frecuentes en este estudio alternan eventos de descarga de la laguna y de intrusiones marinas, permitiendo la emisión de las señales ambientales necesarias para orientar a las larvas estuarino-relacionadas en condiciones de ingresar a la laguna. Cuando estas larvas alcanzan la zona costera, transitan a lo largo de esta buscando la presencia de los estuarios para poder ingresar. En general las larvas ubican la descarga de los estuarios a través de las señales químicas (sustancias húmicas, salinidad) o físicas (temperatura, presión hidrostática) que son características de estos ambientes (ej. Wheeler y Epifanio 1978, Epifanio 2019). Una vez que esto sucede, suele desencadenarse un comportamiento para mantenerse en el lugar, hasta que coincidan las condiciones necesarias para el ingreso al estuario (ej. Strydom 2003). Este proceso es clave, en el sentido que la cantidad de larvas que ingresa a los estuarios depende en parte de la concentración inicial de organismos afuera (Miller y Shanks 2004, Queiroga et al. 2006, Santana et al. 2015).

La entrada de larvas al estuario es un proceso complejo, controlado por la interacción entre el comportamiento y forzantes físicos (Queiroga y Blanton 2005). Actualmente es conocido que el ingreso de larvas de peces y decápodos ocurre principalmente durante flujos entrantes de agua, que son reconocidos por los organismos de acuerdo a los cambios en la presión hidrostática, la salinidad, temperatura, entre otros (Rogers et al. 1993, Queiroga et al. 2006, Epifanio 2019). Las respuestas de las larvas a esas señales pueden incluir cambios en la orientación del nado (taxis) y cambios en la frecuencia o velocidad de nado (kinesis) (ej. Epifanio 2019). Este estudio mostró que los flujos entrantes se generan principalmente por elevaciones del nivel del mar, ya sea por acción del viento, de las mareas o ambas, algo que ha sido observado por otros autores en sistemas similares (Martins et al. 2007, Xiong y Berger 2010). A su vez, las larvas frecuentemente presentan cambios en la actividad asociado a factores ambientales cíclicos tales como ciclos día-noche y fases lunares (Wheeler y Epifanio 1978, Queiroga et al. 2006, Bruno et al. 2018).

En el caso particular de la Laguna de Rocha y mar adyacente, se han observado varias especies que cumplen todo su ciclo de vida en el mar y muy pocas lo hacen dentro de la laguna (ej. Capítulo I y II). Un número intermedio de especies, transita entre el mar y la laguna, entrando generalmente en un estadío larval avanzado para finalmente reclutarse dentro de la laguna (Santana et al. 2015, Capítulo I y II). Entre las especies estuarino-relacionadas que ingresan desde el mar a la Laguna de Rocha durante la fase larval se destacan M. furnieri (corvina), Symphurus plagiusa (lenguita), Callinectes sapidus (siri), Neohelice granulata (cangrejo cavador) y Penaeus paulensis (camarón rosado). Varios estudios han abordado la distribución espacial y temporal de las larvas de estas especies en lagunas costeras y el área costera adyacente y se conocen algunos patrones sobre las preferencias ambientales y los patrones del ciclo de vida (Bas et al 2009, Vieira y Calazans 2015, Acha et al. 2018, Capítulo I). Sin embargo, los estudios sobre los mecanismos implicados en el ingreso a los estuarios de larvas estuarino-relacionados son muy recientes en el Atlántico Sur (ej. Martins et al. 2007, Bruno et al. 2018, Franzen et al. 2019). La mayoría de los estudios en relación a esta temática proviene de estudios en el Atlántico Norte y Golfo de México, los cuales comenzaron varias décadas atrás (ej. Epifanio et al. 1984, Joyeaux 1998, Rogers et al. 1993).

De acuerdo a la literatura sobre estas especies o especies emparentadas del Atlántico Norte, se espera que los patrones de actividad varíen de acuerdo al taxón, al estadío de desarrollo, y a lo largo de gradientes ambientales espaciales y temporales (Bruno y Acha 2015, Vieira y Calazans 2015, Hale y Targett 2018). Una característica común a la mayoría de las larvas de interés (ej. megalopas de *C. sapidus y N. granulata*, decapoditos de *Peaneus* spp. o peneideos

y larvas de Micropogonias spp o corvinas) es que se esperan mayores concentraciones en los estuarios o canales de ingreso durante los flujos de agua entrante que se dan en la noche (Olmi 1994, Cházaro-Olvera et al. 2009, Hale y Targett 2018), y que será mayor cuanto mayor sea la duración de esos flujos (ej. Wenner et al. 2005, Biermann et al. 2016). De acuerdo a los resultados de las simulaciones realizadas en este estudio, se espera que en la Laguna de Rocha la mayor abundancia ocurra en noches en que el nivel del mar sea medio a alto (ej. intrusiones marinas > 8 h). A su vez, si bien se ha observado que las larvas utilizan el mecanismo de STST, los estudios más complejos que incluyeron múltiples forzantes ambientales establecen que en general aprovechan pulsos de corrientes entrante favorables que generan los vientos (Joyeux 1998, Queiroga et al. 2006). Aún en ambientes donde la amplitud de marea y la morfología del canal (ej. ancho, profundo) es suficiente para generar corrientes dentro de los estuarios, la variabilidad interanual en los máximos de abundancia de cangrejos portunidos con exportación de larvas se han relacionado a eventos esporádicos de vientos favorables para el ingreso (ej. Queiroga et al. 2006). En ese mismo sentido, es de esperar que en la Laguna de Rocha el reclutamiento de meroplancton de especies estuarinorelacionadas ocurra siempre que se congreguen larvas en la zona marina adyacente y vayan entrando a través de los pulsos generados por aumentos diarios del nivel del mar (ej. pleamar más alta). Sin embargo, también se esperaría que haya mayores reclutamientos cuando además coincidan condiciones meteorológicas que favorezcan el incremento en el nivel del mar en esta zona de la costa (ej. viento moderado a fuerte del SE y del SW). Se ha observado una gran capacidad de nado en estadíos avanzados y juveniles de algunas especies estuarino-dependientes de peces que les permite mantenerse o incluso avanzar a contracorriente (Clark et al. 2005, Baptista et al. 2019). Por tanto, no se descarta que los juveniles de peces de esta categoría ecológica puedan ingresar aún en condiciones de flujo saliente (ej. Strydom y Wooldridge 2005, Tweddle y Froneman 2017).

Por otro lado, se han reportado situaciones en la que las abundancias de los reclutas han sido muy bajas, indicando un impedimento o dificultad en el ingreso de las larvas. En las lagunas costeras de Uruguay uno de los principales factores es la presencia de la barra arenosa que impide la conectividad del agua y de los organismos entre la laguna y el océano (Conde et al. 2000, 2019, Capítulo I y II). El efecto de la barra arenosa en impedir el ingreso de larvas es muy evidente en el caso de *F. paulensis*, siendo más frecuentes las zafras de juveniles en las lagunas con mayor conexión al océano (Fabiano y Santana 2006). A pesar de que se ha observado el ingreso de larvas estuarino-dependientes en los eventos de *overwashing*, el intercambio suele ser menor que cuando está formado el canal sobre la barra (Tweddle y Froneman 2017, Capítulo I). Otro factor que parece dificultar el ingreso de larvas son períodos

de alta descarga de agua dulce (Möller et al. 2009). Esto coincide con los resultados de este estudio siendo que la duración y eventualmente la frecuencia de las intrusiones marinas disminuyeron en condiciones de descargas fluviales altas y nivel del mar bajo. Asimismo, algunos estudios muestran que vientos que favorecen la descarga de las lagunas (ej. Martins et al. 2007, Franzen et al. 2019) o que retiran agua de la zona costera (ej. surgencias) limitan el ingreso larval (Queiroga et al. 2006). Por tanto, es esperable que el reclutamiento de especies estuarino-relacionadas en la Laguna de Rocha sea menor en el caso que coincida una elevada abundancia de larvas en la costa, pero que la barra esté cerrada, o que ocurran intensas precipitaciones en ese período de tiempo o que el nivel del mar sea bajo (ej. vientos fuerte del NW o paralelos a la costa del NE).

En resumen, los resultados de este estudio sobre la frecuencia, duración, intensidad y alcance de las intrusiones marinas en las inmediaciones del canal de la Laguna de Rocha indicaron que las condiciones para la entrada de larvas se dan con frecuencia diaria. Se destaca el nivel del mar como el principal forzante en determinar la duración de las intrusiones. A mayor nivel promedio del mar, mayor duración y alcance espacial de las intrusiones marinas. Se destaca la descarga fluvial, seguida del nivel del mar como los principales factores en determinar la variabilidad de la intensidad de las intrusiones marinas. La intensidad de las intrusiones fue generalmente alta en las inmediaciones del canal, con excepción del escenario de nivel del mar bajo y descarga fluvial alta. El viento fuerte SE tendió a aumentar la duración de las intrusiones en cualquiera de los escenarios y de la intensidad en los escenarios de nivel del mar bajo. La revisión bibliográfica realizada resalta a la duración de las intrusiones marinas y el momento del día en que estas ocurren, como uno de los principales determinantes del ingreso de larvas de especies estuarino-relacionadas a los estuarios. En particular se establece que el ingreso de larvas será máximo cuando coincidan abundancia de larvas competentes en la zona marina, nivel del mar elevado durante las noches, y descarga fluvial de los tributarios pequeños o moderados, permitiendo así intrusiones marinas de duración prolongada. En el área de estudio la elevación del nivel del mar ocurre por la combinación de factores astronómicos y atmosféricos. Por ejemplo, cuando coinciden y se amplifican las señales de factores tales como las mareas vivas, mareas originadas en lugares remotos, vientos locales que favorecen la elevación del nivel del mar (ej. vientos hacia la costa o paralelos del SW).

Por último, cabe destacar que estos resultados aportan información relevante para el entendimiento y manejo del Área Protegida Laguna de Rocha. Por un lado, permitirá diseñar metodologías de estudio más precisas para profundizar en el conocimiento de procesos a escalas temporales y espaciales pequeñas. Por ejemplo, evaluar con estudios de campo los efectos de las intrusiones marinas de diferente duración y alcance en el ingreso de meroplancton. Hasta el momento, el protocolo de apertura artificial de la barra se basa únicamente en las condiciones que afectan el nivel de agua de la laguna con origen en la cuenca hidrográfica (ej pronóstico de precipitaciones) (Conde et al. 2019). Los resultados de este estudio establecen la importancia de otros factores en el intercambio laguna-océano - como el nivel del mar- que podrían incluirse como criterios que complementen las decisiones de manejo a futuro.

Referencias

- Acha, E. M., Ehrlich, M. D., Muelbert, J. H., Pájaro, M., Bruno, D., Machinandiarena, L., & Cadaveira, M. (2018). Ichthyoplankton Associated to the Frontal Regions of the Southwestern Atlantic. En M. S. Hoffmeyer, M. E. Sabatini, F. P. Brandini, D. L. Calliari, & N. H. Santinelli (Eds.), Plankton Ecology of the Southwestern Atlantic: From the Subtropical to the Subantarctic Realm (pp. 219–246). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-77869-3_11
- Alonso, R., Jackson, M., Santoro, P., Fossati, M., Solari, S., & Teixeira, L. (2017). Wave and tidal energy resource assessment in Uruguayan shelf seas. Renewable Energy, 114, 18–31. https://doi.org/10.1016/j.renene.2017.03.074
- Amaral, V., Graeber, D., Calliari, D., & Alonso, C. (2016). Strong linkages between DOM optical properties and main clades of aquatic bacteria. Limnology and Oceanography, 61(3), 906–918. https://doi.org/10.1002/lno.10258
- Amaral, V., Romera-Castillo, C., García-Delgado, M., Gómez-Parra, A., & Forja, J. (2020). Distribution of dissolved organic matter in estuaries of the southern Iberian Atlantic Basin: Sources, behavior and export to the coastal zone. Marine Chemistry, 226, 103857. https://doi.org/10.1016/j.marchem.2020.103857
- Baptista, V., Morais, P., Cruz, J., Castanho, S., Ribeiro, L., Pousão-Ferreira, P., Leitão, F., Wolanski, E., & Teodósio, M. A. (2019). Swimming Abilities of Temperate Pelagic Fish Larvae Prove that They May Control Their Dispersion in Coastal Areas. Diversity, 11(10), 185. https://doi.org/10.3390/d11100185
- Bas, C., Luppi, T., Spivak, E., & Schejter, L. (2009). Larval dispersion of the estuarine crab Neohelice granulata in coastal marine waters of the Southwest Atlantic. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 83(4), 569–576. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2009.05.004
- Bidegain, M., Crisci, C., Del Puerto, L., Inda, H., Mazzeo, N., Taks, J., & Terra, R. (2012). Clima de cambios. Nuevos desafíos de adaptación en Uruguay. Variabilidad climática de importancia para el sector productivo. (FAO-MGAP, Vol. 1). 125 pp.

- Biermann, J. L., North, E. W., & Boicourt, W. C. (2016). The Distribution of Blue Crab (*Callinectes sapidus*) Megalopae at the Mouths of Chesapeake and Delaware Bays: Implications for Larval Ingress. Estuaries and Coasts, 39(1), 201–217. https://doi.org/10.1007/s12237-015-9978-7
- Bonilla, S., Conde, D., Aubriot, L., & Pérez, M. del C. (2005). Influence of hydrology on phytoplankton species composition and life strategies in a subtropical coastal lagoon periodically connected with the Atlantic Ocean. Estuaries, 28(6), 884–895. https://doi.org/10.1007/BF02696017
- Brown, C. A., Jackson, G. A., & Brooks, D. A. (2000). Particle transport through a narrow tidal inlet due to tidal forcing and implications for larval transport. Journal of Geophysical Research: Oceans, 105(C10), 24141–24156. https://doi.org/10.1029/2000JC000211
- Bruno, D. O., & Acha, E. (2015). Winds vs. Tides: Factors ruling the recruitment of larval and juvenile fishes into a micro-tidal and shallow choked lagoon (Argentina). Environmental Biology of Fish, 98(5), 1449–1458.
- Bruno, D. O., Delpiani, S. M., & Acha, E. M. (2018). Diel variation of ichthyoplankton recruitment in a wind-dominated temperate coastal lagoon (Argentina). Estuarine, Coastal and Shelf Science, 205, 91–99. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2018.03.015
- Cabrera, C. (2015). Optimización de usos del suelo para prevenir floraciones nocivas de fitoplancton en la Laguna de Rocha, Uruguay Tesis Maestría. Universidad de la República.
- Caorsi, M. L., Cruz, G., Terra, R., Astigarraga, L., Caorsi, M. L., Cruz, G., Terra, R., & Astigarraga, L. (2018). Variación de la precipitación y la ocurrencia de sequías en la cuenca lechera del SW del Uruguay en el período 1939—2011. Agrociencia (Uruguay), 22(1), 116–123. https://doi.org/10.31285/agro.22.1.12
- Carballo, R., Iglesias, G., & Castro, A. (2009). Residual circulation in the Ría de Muros (NW Spain): A 3D numerical model study. Journal of Marine Systems, 75(1), 116–130. https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2008.08.004
- Cházaro-Olvera, S., Winfield, I., & Coria-Olvera, V. (2009). Transport of *Farfantepenaeus aztecus* postlarvae in Three Lagoon-System Inlets in the Southwestern Gulf of Mexico. Crustaceana, 82(4), 425–437.
- Clark, D. L., Leis, J. M., Hay, A. C., & Trnski, T. (2005). Swimming ontogeny of larvae of four temperate marine fishes. Marine Ecology Progress Series, 292, 287–300. https://doi.org/10.3354/meps292287
- Conde, D., Aubriot, L., & Sommaruga, R. (2000). Changes in UV penetration associated with marine intrusions and freshwater discharge in a shallow coastal lagoon of the Southern Atlantic Ocean. Marine Ecology Progress Series, 207, 19–31. https://doi.org/10.3354/meps207019
- Conde, D., Solari, S., de Álava, D., Rodríguez-Gallego, L., Verrastro, N., Chreties, C., Lagos, X., Piñeiro, G., Teixeira, L., Seijo, L., Vitancurt, J., Caymaris, H., & Panario, D. (2019).

Ecological and social basis for the development of a sand barrier breaching model in Laguna de Rocha, Uruguay. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 219, 300–316. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2019.02.003

- De'ath, G., & Fabricius, K. (2000). Classification and regression trees: A powerful yet simple technique for ecological data analysis Ecology. Wiley Online Library. https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1890/0012-9658(2000)
- Dias, J. M., Pereira, F., Picado, A., Lopes, C. L., Pinheiro, J. P., Lopes, S. M., & Pinho, P. G. (2021). A Comprehensive Estuarine Hydrodynamics-Salinity Study: Impact of Morphologic Changes on Ria de Aveiro (Atlantic Coast of Portugal). Journal of Marine Science and Engineering, 9(2), 234. https://doi.org/10.3390/jmse9020234
- Dias, J. M., Sousa, M. C., Bertin, X., Fortunato, A. B., & Oliveira, A. (2009). Numerical modeling of the impact of the Ancão Inlet relocation (Ria Formosa, Portugal). Environmental Modelling & Software, 24(6), 711–725. https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2008.10.017
- Dickey-Collas, M., Bolle, L. J., Beek, J. K. L. van, & Erftemeijer, P. L. A. (2009). Variability in transport of fish eggs and larvae. II. Effects of hydrodynamics on the transport of Downs herring larvae. Marine Ecology Progress Series, 390, 183–194. https://doi.org/10.3354/meps08172
- D'Onofrio, E. E., Fiore, M. M. E., & Pousa, J. L. (2008). Changes in the Regime of Storm Surges at Buenos Aires, Argentina. Journal of Coastal Research, 24(sp1), 260–265. https://doi.org/10.2112/05-0588.1
- D'Onofrio, E. E., Fiore, M. M. E., & Romero, S. I. (1999). Return periods of extreme water levels estimated for some vulnerable areas of Buenos Aires. Continental Shelf Research, 19(13), 1681–1693. https://doi.org/10.1016/S0278-4343(98)00115-0
- Epifanio, C. E. (2019). Early Life History of the Blue Crab *Callinectes sapidus*: A Review. Journal of Shellfish Research, 38(1), 1–22. https://doi.org/10.2983/035.038.0101
- Epifanio, C. E., Valenti, C. C., & Pembroke, A. E. (1984). Dispersal and recruitment of blue crab larvae in Delaware Bay, U.S.A. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 18(1), 1– 12. https://doi.org/10.1016/0272-7714(84)90002-7
- Espinosa, N., Calliari, D., & Rodríguez-Graña, L. (2019). Life history, population structure and environmental modulation of *Neomysis americana* (Mysinae) in an intermittently open coastal lagoon of the South West Atlantic. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 223, 129–137. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2019.04.019
- Fabiano, G., & Santana, O. (2006). Las pesquerías en las lagunas costeras salobres de Uruguay. En: Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya (pp. 557– 565). Vida Silvestre.
- Fernandes, E. H. L., Dyer, K. R., Moller, O. O., & Niencheski, L. F. H. (2002). The Patos Lagoon hydrodynamics during an El Niño event (1998). Continental Shelf Research, 22(11), 1699–1713. https://doi.org/10.1016/S0278-4343(02)00033-X

- Fiandrino, A., Ouisse, V., Dumas, F., Lagarde, F., Pete, R., Malet, N., Le Noc, S., & de Wit, R. (2017). Spatial patterns in coastal lagoons related to the hydrodynamics of seawater intrusion. Marine Pollution Bulletin, 119(1), 132–144. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.03.006
- Franzen, M. O., Muelbert, J. H., & Fernandes, E. H. (2019). Influence of wind events on the transport of early stages of *Micropogonias furnieri* (Desmarest, 1823) to a subtropical estuary. Latin American Journal of Aquatic Research, 47(3), 536–546. https://doi.org/10.3856/vol47-issue3-fulltext-15
- Hale, E. A., & Targett, T. E. (2018). Vertical distribution of larval Atlantic menhaden (*Brevoortia tyrannus*) and Atlantic croaker (*Micropogonias undulatus*): Implications for vertical migratory behaviour and transport. Fisheries Oceanography, 27(3), 222–231. https://doi.org/10.1111/fog.12247
- Hothorn, T., & Zeileis, A. (2015). partykit: A Modular Toolkit for Recursive Partytioning in R. Journal of Machine Learning Research, 16(118), 3905–3909.
- Hu, K., Ding, P., Wang, Z., & Yang, S. (2009). A 2D/3D hydrodynamic and sediment transport model for the Yangtze Estuary, China. Journal of Marine Systems, 77(1), 114–136. https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2008.11.014
- Iles, T. D., & Sinclair, M. (1982). Atlantic Herring: Stock Discreteness and Abundance. Science, 215(4533), 627–633. https://doi.org/10.1126/science.215.4533.627
- Instituto Uruguayo de Meteorología (s.f.). Estadísticas climátológicas: Caracteríticas climáticas. https://www.inumet.gub.uy/clima/estadisticas-climatologicas/caracteristicas-climaticas. Accedido 20.11.2021
- Jager, Z. (1999). Selective Tidal Stream Transport of Flounder Larvae (*Platichthys flesus*) in the Dollard (Ems Estuary). Estuarine, Coastal and Shelf Science, 49(3), 347–362. https://doi.org/10.1006/ecss.1999.0504
- Joyeux, J.-C. (1998). Spatial and Temporal Entry Patterns of Fish Larvae into North Carolina Estuaries: Comparisons Among One Pelagic and Two Demersal Species. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 47(6), 731–752. https://doi.org/10.1006/ecss.1998.0378
- Lesser, G. R., Roelvink, J. A., van Kester, J. A. T. M., & Stelling, G. S. (2004). Development and validation of a three-dimensional morphological model. Coastal Engineering, 51(8), 883–915. https://doi.org/10.1016/j.coastaleng.2004.07.014
- Manta, G. (2017). Caracterización de la brisa marina en Uruguay. Tesis de Maestría. Universidad de la República.
- Manta, G., Barreiro, M., & Renom, M., (2021). Climatología de la brisa marina en Uruguay. Meteorologica, 46(1), 1–14. https://doi.org/10.24215/1850468Xe002
- Martins, I. M., Dias, J. M., Fernandes, E. H., & Muelbert, J. H. (2007). Numerical modelling of fish eggs dispersion at the Patos Lagoon estuary—Brazil. Journal of Marine Systems, 68(3), 537–555. https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2007.02.004
- McSweeney, S. L., Kennedy, D. M., Rutherfurd, I. D., & Stout, J. C. (2017). Intermittently Closed/Open Lakes and Lagoons: Their global distribution and boundary conditions. Geomorphology, 292, 142–152. https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2017.04.022
- Miller J, & Shanks A. (2004). Ocean-estuary coupling in the Oregon upwelling region: Abundance and transport of juvenile fish and of crab megalopae. Marine Ecology Progress Series, 271, 267–279.
- Möller, O. O., Castello, J. P., & Vaz, A. C. (2009). The Effect of River Discharge and Winds on the Interannual Variability of the Pink Shrimp *Farfantepenaeus paulensis* Production in Patos Lagoon. Estuaries and Coasts, 32(4), 787–796. https://doi.org/10.1007/s12237-009-9168-6
- Narbondo, S., Gorgoglione, A., Crisci, M., & Chreties, C. (2020). Enhancing Physical Similarity Approach to Predict Runoff in Ungauged Watersheds in Sub-Tropical Regions. Water, 12(2), 528. https://doi.org/10.3390/w12020528
- Ogburn, M. B., Criales, M. M., Thompson, R. T., & Browder, J. A. (2013). Endogenous swimming activity rhythms of postlarvae and juveniles of the penaeid shrimp *Farfantepenaeus aztecus*, *Farfantepenaeus duorarum*, and *Litopenaeus setiferus*. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 440, 149–155. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2012.12.007
- Olmi, E. (1994). Vertical migration of blue crab Callinectes sapidus megalopae: Implications for transport in estuaries. Marine Ecology Progress Series, 113, 39–54. https://doi.org/10.3354/meps113039
- Perrin, C., Michel, C., & Andréassian, V. (2003). Improvement of a parsimonious model for streamflow simulation. Journal of Hydrology, 279(1), 275–289. https://doi.org/10.1016/S0022-1694(03)00225-7
- Pineda, J., Hare, J. A., & Sponaugle, S. (2007). Larval Transport and Dispersal in the Coastal Ocean and Consequences for Population Connectivity. Oceanography, 20(3), 22–39.
- Queiroga, H., Almeida, M. J., Alpuim, T., Flores, A. A. V., Francisco, S., Gonzàlez-Gordillo, I., Miranda, A. I., Silva, I., & Paula, J. (2006). Tide and wind control of megalopal supply to estuarine crab populations on the Portuguese west coast. Marine Ecology Progress Series, 307, 21–36. https://doi.org/10.3354/meps307021
- Queiroga, H., & Blanton, J. (2005). Interactions between behaviour and physical forcing in the control of horizontal transport of decapod crustacean larvae. Advances in Marine Biology, 47, 107–214. https://doi.org/10.1016/S0065-2881(04)47002-3
- Rodó, E. (2013). Dinámica de los ciclos biogeoquímicos de nitrógeno y fósforo en la Laguna de Rocha. Tesis de Maestría. Universidad de la República. 86 pp.
- Rodríguez-Gallego, L., Achkar, M., Defeo, O., Vidal, L., Meerhoff, E., & Conde, D. (2017). Effects of land use changes on eutrophication indicators in five coastal lagoons of the Southwestern Atlantic Ocean. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 188, 116–126. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2017.02.010

- Rodríguez-Gallego, L., Sabaj, V., Masciadri, S., Kruk, C., Arocena, R., & Conde, D. (2015). Salinity as a Major Driver for Submerged Aquatic Vegetation in Coastal Lagoons: A Multi-Year Analysis in the Subtropical Laguna de Rocha. Estuaries and Coasts, 38(2), 451–465. https://doi.org/10.1007/s12237-014-9842-1
- Rogers, B. D., Shaw, R. F., Herke, W. H., & Blanchet, R. H. (1993). Recruitment of Postlarval and Juvenile Brown Shrimp (*Penaeus aztecus* Ives) from Offshore to Estuarine Waters of the Northwestern Gulf of Mexico. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 36(4), 377– 394. https://doi.org/10.1006/ecss.1993.1023
- Santana, O., Silveira, S., & Fabiano, G. (2015). Catch variability and growth of pink shrimp (*Farfantepenaeus paulensis*) in two coastal lagoons of Uruguay and their relationship with ENSO events. Brazilian Journal of Oceanography, 63 (3). https://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1679-87592015000300355&Ing=en&tIng=en
- Saraceno, M., Simionato, C. G., & Ruiz-Etcheverry, L. A. (2014). Sea surface height trend and variability at seasonal and interannual time scales in the Southeastern South American continental shelf between 27°S and 40°S. Continental Shelf Research, 91, 82–94. https://doi.org/10.1016/j.csr.2014.09.002
- Simionato, C. G., Berasategui, A., Meccia, V. L., Acha, M., & Mianzan, H. (2008). On the short time-scale wind forced variability in the Rio de la Plata estuary and its role on ichthyoplankton retention. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 76, 211–226.
- Simionato, C. G., Dragani, W., Nuñez, M., & Engel, M. (2004). A set of 3-D nested models for tidal propagation from the Argentinean continental shelf to the Río de la Plata estuary— Part I. M2. Journal of Coastal Research, 20(3), 893–912.
- Sousa, M. C., Ribeiro, A. S., Des, M., Mendes, R., Alvarez, I., Gomez-Gesteira, M., & Dias, J. M. (2018). Integrated High-resolution Numerical Model for the NW Iberian Peninsula Coast and Main Estuarine Systems. Journal of Coastal Research, 85(sp1), 66–70. https://doi.org/10.2112/SI85-014.1
- Strydom, N. A. (2003). Occurrence of Larval and Early Juvenile Fishes in the Surf Zone Adjacent to two Intermittently Open Estuaries, South Africa. Environmental Biology of Fishes, 66(4), 349–359. https://doi.org/10.1023/A:1023949607821
- Strydom, N., & Wooldridge, T. (2005). Diel and tidal variations in larval fish exchange in the mouth region of the Gamtoos Estuary, South Africa. African Journal of Aquatic Science, 30(2), 131-140. https://doi.org/10.2989/16085910509503847
- Tankersley, R. A. (2001). Selective Tidal-Stream transport of marine animals. In Oceanography and Marine Biology, An Annual Review, (Vol. 39). CRC Press.
- Teixeira, M. (2019). Modelos morfodinámicos aplicados a la gestión de las lagunas litorales. Tesis de Maestría. Universidad de la República. 134 pp.
- Therneau, T. M., Atkinson, E. J., & Foundation, M. (2022). An Introduction to Recursive Partitioning Using the RPART Routines. https://cran.r-project.org/web/packages/rpart/

- Trinchin, R., Ortega, L., & Barreiro, M. (2019). Spatiotemporal characterization of summer coastal upwelling events in Uruguay, South America. Regional Studies in Marine Science, 31, 100787. https://doi.org/10.1016/j.rsma.2019.100787
- Tuchkovenko, Y., Tuchkovenko, O., & Khokhlov, V. (2019). Modelling water exchange between coastal elongated lagoon and sea: Influence of morphometric characteristics of connecting channel on water renewal in lagoon. EUREKA: Physics and Engineering, 5, 37–46. https://doi.org/10.21303/2461-4262.2019.00979
- Tweddle, G. P., & Froneman, P. W. (2017). Fish recruitment into a South African temporarily open/closed temperate estuary during three different hydrological mouth phases. African Journal of Marine Science, 39(2), 203–209. https://doi.org/10.2989/1814232X.2017.1329168
- Valle-Levinson, A. (2010). Contemporary Issues in Estuarine Physics. Cambridge University Press, Cambridge, U.K. 326 pp.
- Vaz, L., Frankenbach, S., Serôdio, J., & Dias, J. M. (2019). New insights about the primary production dependence on abiotic factors: Ria de Aveiro case study. Ecological Indicators, 106, 105555. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105555
- Verocai, J., Nagy, G. J., & Bidegain, M. (2016). Sea-level Trends along Freshwater and Seawater Mixing in the Uruguayan Rio de la Plata Estuary and Atlantic Ocean Coast. International Journal of Marine Science, 6(0), Article 0. https://www.aquapublisher.com/index.php/ijms/article/view/2282
- Vieira, R. R. R., & Calazans, D. K. de. (2015). Abundance and distribution of Portunidae larval phases (Crustacea: Brachyura) in the estuarine and coastal region of the Patos Lagoon, southern Brazil. Nauplius, 23(2), 132–145. https://doi.org/10.1590/S0104-64972015002303
- Wenner, E. L., Knott, D. M., Barans, C. A., Wilde, S., Blanton, J. O., & Amft, J. (2005). Key factors influencing transport of white shrimp (*Litopenaeus setiferus*) post-larvae into the Ossabaw Sound system, Georgia, USA. Fisheries Oceanography, 14(3), 175–194. https://doi.org/10.1111/j.1365-2419.2005.00328.x
- Wheeler, D. E., & Epifanio, C. E. (1978). Behavioral response to hydrostatic pressure in larvae of two species of xanthid crabs. Marine Biology, 46(2), 167–174. https://doi.org/10.1007/BF00391533
- Xiong, Y., & Berger, C. (2010). Chesapeake Bay Tidal Characteristics. Journal of Water Resource and Protection, 2010. https://doi.org/10.4236/jwarp.2010.27071

Anexo III

Figura IIIA1. Concentración del trazador marino (Kg m⁻³) en los diferentes sitios de observación de la modelación (C1, L1, L2, L3) en los escenarios planteados de nivel del mar bajo (2 al 5 de octubre).



Figura IIIA2. Concentración del trazador marino (Kg m⁻³) en los diferentes sitios de observación de la modelación (C1, L1, L2, L3) en los escenarios planteados de nivel medio del mar (21 al 24 de octubre).



Figura IIIA3. Concentración del trazador marino (Kg m⁻³) en los diferentes sitios de observación de la modelación (C1, L1, L2, L3) en los escenarios planteados de nivel del mar alto (15 al 18 de noviembre).



Síntesis de resultados y discusión general

Esta tesis evaluó la conectividad entre una laguna costera y la zona marina adyacente y sus implicancias para el reclutamiento de peces y decápodos. Para esto se realizó una evaluación simultánea de procesos físicos (estado de la barra y forzantes hidrodinámicos) y biológicos (abundancia larval y categorías ecológicas) en ambos ambientes. Otro aspecto novedoso de esta tesis es que combinó herramientas de campo y de modelación hidrodinámica para entender la dinámica de las larvas de dichos organismos, que permitió enfocarse en condiciones ambientales simuladas incluyendo condiciones frecuentes y extremas. Esta combinación de herramientas permitió estudiar procesos en una amplia escala temporal y por tanto complementar y extender el conocimiento obtenido en estudios previos acerca del intercambio de agua y de larvas de peces y decápodos entre estos ambientes. Esto se realizó para la zona centro y sur de la laguna y en dos sitios costeros, uno frente a la desembocadura de la laguna en el mar y otro hacia el Este. El trabajo desarrollado permitió evaluar la hipótesis planteada y contrastar las predicciones propuestas. Los capítulos I y II comprenden los resultados obtenidos en las salidas de campo, con las cuales se verificaron las predicciones 1, 2 y 5, observando procesos que variaron entre una escala de días a un año. El capítulo I se centra en las larvas de peces y el capítulo II en las de decápodos. El capítulo III contiene los resultados de la modelación hidrodinámica que analizó el proceso de ingreso de agua marina a la laguna, con el cual se verificaron las predicciones 3 y 4. Este capítulo evaluó los principales forzantes involucrados en el intercambio de agua entre la laguna y el mar a una escala horaria y diaria.

El intercambio de agua entre la Laguna de Rocha (LR) y el mar adyacente dependió de factores físicos, mientras que el intercambio de larvas dependió tanto de fatores físicos como biológicos. Dentro de los factores físicos (desarrollado en los Capítulos I y III), el estado de la barra fue uno de los principales determinantes del intercambio laguna-océano (Fig. DG1), lo que fue a su vez condicionado y modulado por las condiciones meteorológicas. La figura DG1 muestra un diagrama conceptual con las principales características ambientales de LR y el mar adyacente, las principales especies que ocurren y como fue el intercambio en función del estado de la barra. Debido a ciertas similitudes en las estrategias de las larvas de peces y decápodos, se tratarán estos grupos de forma conjunta en esta sección, y se utilizarán las categorías ecológicas mencionadas en la introducción general para clasificarlas (Tabla A1DG y A2DG en Anexo DG1). A lo largo de la discusión se hará referencia a los procesos mencionados en la figura. Finalmente se mencionarán algunas contribuciones de los resultados de esta tesis al manejo del área protegida Laguna de Rocha.



Figura DG1. Diagrama conceptual de las principales características y procesos observados en esta tesis en el área de estudio, de acuerdo al estado de la barra. Se integran los resultados del trabajo de campo y la modelación hidrodinámica, mostrando las diferencias entre ambos ambientes. A) Barra cerrada B) Barra abierta. Se indican las principales categorías ecológicas y los sitios donde se registraron. Las flechas azules indican el intercambio de larvas entre ambientes y las rojas la posible advección de larvas debido a procesos inusuales o poco frecuentes. Categorías ecológicas: agua dulce (AD, ej. *Cyprinus carpio*), estuarinas (E, ej. *Brevoortia aurea, Syngnathus folletti, Odontesthes argentinensis, Palaemon argentinus*), estuarinas con exportación de larvas (EE, ej. *Neohelice granulata, Cyrtograpsus angulatus, Callinectes sapidus*) marinas estuarino- relacionadas (ER, ej. *Micropogonias furnieri, Symphurus plagusia, Anchoa marinii*), marinas (M, ej. *Engraulis anchoíta, Paralonchurus brasiliensis, Hypleurochilus fissicornis, Acantholobulus schmitti, Pinnixa* sp. *Emerita brasiliensis*, porcellanidae). El Anexo DG1 contiene el listado completo de las especies y su categoría ecológica.

Implicancias ecológicas de la conectividad laguna-océano durante la fase de barra cerrada

Durante el estudio de campo, cuando la barra de arena estuvo cerrada, se registraron valores medios de salinidad en la región centro-sur de la laguna (12-17) siendo estos valores menores que los del mar adyacente (22-31) (Fig. I3). En momentos puntuales se observaron eventos de *overwashing*, que seguramente generaron aportes puntuales de agua marina en la región cercana a la barra de arena, pero no fueron detectados por aumentos de la salinidad en el sitio de muestreo más cercano (Fig. DG1). Durante la fase de barra cerrada, la comunicación entre las ICOLLs y el mar adyacente se limita a la conexión subterránea a través de la barra de arena y a los eventos de *overwashing* o *overtopping* (ej. Tweddle y Froneman, 2017; Conde et al. 2019). Dentro de estos últimos, los eventos reportados con mayor frecuencia en los estudios de campo son los de *overwashing* (Cowley et al. 2001; Kemp y Froneman, 2004; Tweddle y Froneman, 2017), tal como ocurrió en este estudio.

Una situación poco frecuente en las ICOLL y el mar adyacente es que ambos presenten salinidades bajas durante la fase de barra cerrada, como ocurrió en el otoño 2016 durante este estudio. La baja salinidad frente a la costa uruguaya durante determinadas épocas del año ocurre por la dinámica estacional de la pluma de descarga del Río de la Plata (Piola et al. 2008). En otoño e invierno, la predominancia de vientos hacia el sureste extiende la pluma de descarga sobre la costa de Uruguay pudiendo alcanzar incluso el sur de Brasil (Piola et al. 2008). Asimismo, las descargas de agua subterránea también podrían contribuir a disminuir la salinidad en esta región (Niencheski et al. 2007).

En regiones con bajas precipitaciones y elevadas tasas de evaporación, o en momentos de intensas sequías, pueden darse situaciones en que las ICOLLs presenten mayor salinidad que el mar durante la fase de barra cerrada (Perissinotto et al. 2010). En LR se ha observado evaporación en zonas y en momentos puntuales, asociadas a veranos con baja precipitación (Rodríguez-Gallego et al. 2015), aunque no alcanzaron salinidades extremas debido a que las temperaturas del verano en esta región subtropical no son tan elevadas. En el otro extremo, cuando las precipitaciones son elevadas, pueden darse situaciones en que las ICOLLs queden en condiciones casi límnicas (Conde et al. 2000; Perissinotto et al. 2010). Esto fue reportado anteriormente en LR durante el invierno (ej. Conde et al. 2000; Espinosa et al. 2019). Sin embargo, no fue observado en este estudio, pese a las elevadas precipitaciones, lo que estaría relacionado a que la apertura de la barra ocurrió en otoño y se mantuvo el canal por un tiempo inusualmente prolongado, que comprendió gran parte del período de estudio permitiendo el ingreso de agua marina.

La presencia de larvas de peces y decápodos en LR y el mar adyacente mientras estuvo cerrada la barra de arena permitió diferenciar el rol de ambos sub-sistemas para estas comunidades, así como evaluar los efectos de la apertura de la barra sobre las larvas (Fig. DG1). En total siete taxones de peces y decápodos desovaron o liberaron sus larvas en LR (Fig. DG1 A). Cuatro de ellos pertenecieron a la categoría estuarina y utilizaron a LR como área de cría (Brevoortia aurea, Odontesthes argentinensis, Syngnathus folletti, y Palaemon argentinus), mientras que tres de ellas pertenecieron a la categoría de especies estuarinas con exportación de larvas (Neohelice granulata, Cyrtograpsus angulatus, y Callinectes sapidus), que utilizan la zona marina adyacente durante cierto tiempo hasta volver a ingresar a LR en etapas de desarrollo más avanzadas. La barra cerrada impidió el desarrollo de estas últimas dentro de LR, ya que solo se registraron larvas recién liberadas (zoeas I) en dichas condiciones. Por otro lado, 14 taxones de peces y decápodos desovaron o liberaron las larvas en la zona marina adyacente, siendo esta zona un área potencialmente de desove y cría de Anchoa marinii y de cría para las demás especies. Dos de las tres especies pertenecientes a la categoría marina estuarino-relacionadas ingresaron a LR a través de overwashing durante la fase larval (Micropogonias furnieri y Symphurus plagiusa, Fig. DG1 A). Algunas especies estuarinas o con exportación de larvas (ej. C. sapidus, Varunidae) registradas en LR también estuvieron presentes en el mar adyacente, aunque la barra estuviera cerrada.

Las especies estuarinas (completan su ciclo de vida dentro de los estuarios) suelen ser escasas, debido a que no todas las especies toleran las condiciones salobres y cambiantes de estos ambientes (Day et al. 2012). En particular, los estadios tempranos presentan menor capacidad de osmoregulación, y por tanto es más frecuente el uso de estos ambientes como

área de cría de juveniles o que las larvas requieran salir del estuario y permanecer en aguas con mayor salinidad (ej. Giménez y Anger, 2003; Able, 2005). La utilización de LR como área de desove y cría de varias especies de origen marino (*B. aurea, S. folletti, M. furnieri*) (Vizziano et al. 2002; Machado et al. 2011) la diferencia de otras lagunas costeras tanto de la región (ej. Laguna de los Patos en Brasil, (ej. Costa et al. 2016) y Mar Chiquita en Argentina, (ej. Bruno et al. 2014) como de otros continentes (Sudáfrica, Whitfield, 1989). Sin embargo, un estudio previo en la población de *B. aurea* de LR indica que la intensidad reproductiva es mayor cuando está presente el canal de comunicación con el mar (Rodríguez, 2016). Por tanto, la conexión de LR con el mar, al menos intermitente, parece ser necesaria para que los desoves de las especies de origen marino ocurran.

La ausencia en LR de estadíos avanzados (Zoeas III, IV y megalopas) de las especies estuarinas con exportación de larvas durante la fase de barra cerrada es esperable ya que varios estudios indican la necesidad de aguas con elevada salinidad (> 15-20) para que ocurra el correcto desarrollo larval y éstas sobrevivan (Giménez y Torres, 2002; Ogburn et al. 2007; Chung et al. 2012). Asimismo, la ausencia de megalopas indica que las mismas no pudieron ingresar a LR, al menos de forma significativa. Las condiciones de salinidad en el mar adyacente serían óptimas (> 15-20) para la liberación de larvas, así como para el desarrollo de zoeas de especies pertenecientes a la categoría de estuarina con exportación de larvas. Por tanto, la presencia de dichas larvas en el mar adyacente durante la fase de barra cerrada es incierto y podría ser el resultado de larvas liberadas en estuarios cercanos. El conocimiento local y registros no publicados (A. Sosa y W. Norbis com. Pers.) indican que hembras ovígeras de *C. sapidus* pueden alcanzar el mar desplazándose sobre la barra de arena y eventualmente favorecidas por eventos de *overwashing*. Alternativamente, esto podría también explicar la presencia de esas larvas en la zona marina.

Implicancias ecológicas de la conectividad laguna-océano durante la fase de barra abierta

La apertura de la barra de LR ocurrió dos veces en el período del estudio de campo. La primera de ellas ocurrió luego de intensas precipitaciones que marcaron un récord histórico para la zona de estudio (300 mm en dos días). La segunda apertura ocurrió como consecuencia de una fuerte tormenta de mar (ciclón extratropical, con ráfagas de hasta 30 m s⁻¹) que incrementó el nivel del mar y rompió la barra de arena recientemente formada. Esto determinó una conexión entre LR y el mar adyacente que se extendió por 8 -9 meses durante el período de estudio. La prolongada conexión entre LR y el mar adyacente la ubica dentro de las lagunas

con mayor conectividad dentro de las ICOLLs (Whitfield et al. 2012; Netto y Fonseca, 2017). Esta conexión propicia la exportación de nutrientes y microalgas desde las ICOLLs a la zona costera (Whitfield et al. 2012), evitando la eutrofización de las lagunas (ej. Rodríguez-Gallego, 2011; Rodríguez et al. 2017). Asimismo, favorece la presencia de organismos marinos o con exportación de larvas en las lagunas (Perissinotto et al. 2010; Netto y Fonseca, 2017; Tweddle y Froneman, 2017). A su vez, la presencia de un canal relativamente angosto y somero entre las ICOLLs y el océano suele reducir significativamente las fluctuaciones y corrientes de mareas en comparación con los estuarios permanentemente abiertos y/o de ambientes macromareales (Kjerfve, 1994; Tweedley et al. 2016; Teixeira, 2019). Por tanto, comparativamente las ICOLLs suelen presentar menor influencia del océano y menor cantidad de especies de origen marino (Tweedley et al. 2016).

Los resultados de esta tesis indicaron que durante la fase de barra abierta se observó un importante y frecuente intercambio de agua y larvas entre LR y el mar adyacente (Fig. DG1 B). En los muestreos de campo se observó en esta fase la mayor variabilidad temporal en la salinidad en la región centro-sur de LR (rango 1,1 – 30,7) y en el mar adyacente (rango: 6,5 a 33,3), evidenciando diversas situaciones (Fig. I3). Después de la primera apertura se observó una importante disminución de la salinidad en LR y el mar adyacente, mientras que la clorofilaa disminuyó en LR y aumentó en el mar adyacente. Luego de la segunda apertura se observó una salinidad similar en la región centro-sur de LR y en el mar adyacente. Por tanto, los procesos de apertura de la barra causaron gran parte de la variabilidad ocurrida durante la fase de barra abierta y fue donde se alcanzó los valores extremos de salinidad. Incluso, se observó que una importante parte de la transferencia de agua dulce y organismos planctónicos (ej. fito y meroplancton) al mar adyacente ocurrió en el momento que se abre la barra debido a las fuertes precipitaciones. Los resultados obtenidos de las simulaciones realizadas con la modelación hidrodinámica aportaron elementos para entender cómo los forzantes clave se combinan dando lugar al complejo proceso de conexión e intercambio laguna-océano durante la fase de barra abierta (Capítulo III), en una escala temporal que va de horas a días.

La combinación de los tres forzantes (la descarga fluvial, el nivel del mar y el viento local) generó una alternancia entre descarga de LR e intrusiones marinas. La duración de las intrusiones marinas varió de acuerdo a las diferentes condiciones de las forzantes (entre 0 y 24 h) (Fig. DG1 B). En las condiciones meteorológicas y del nivel del mar más frecuentes en el área de estudio (bajas precipitaciones, vientos suaves a moderados, nivel del mar medio, Verocai et al. 2016, Manta 2017, Conde et al. 2019), una intrusión marina corta (7-8 h, Fig. III5) alcanzó la zona cercana al canal al menos una vez al día (Fig. DG1 B). A medida que aumentó la descarga fluvial (relacionada a las precipitaciones en la cuenca), disminuyó la

duración e intensidad de las intrusiones marinas, y se generó mayor variabilidad en la zona de la desembocadura, como resultado de la mayor alternancia de descargas e intrusiones (Figura III7 a III9). La situación extrema en que casi no se detectaron las intrusiones marinas, ocurrió cuando coincidieron elevadas descargas y bajo nivel del mar (Fig. DG1 B). Los resultados también indicaron que a medida que aumentó el nivel del mar (relacionado a la marea astronómica y a factores atmosféricos), aumentó la duración e intensidad de las intrusiones marinas en las inmediaciones del canal, e incluso alcanzaron la zona centro - sur de LR (Fig. III4 y III6). Los resultados de la tesis evidenciaron la importancia del viento fuerte SE (onshore para el sitio de estudio) en aumentar la duración de las intrusiones. Estudios previos mostraron la importancia del viento moderado a fuerte SE (osnhore) en aumentar el nivel del mar en la costa este uruguaya debido a la acumulación de agua en la zona costera (ej. Verocai et al. 2015). Asimismo, también se ha observado un efecto importante del viento paralelo a la costa del SW (no evaluados en esta tesis) en aumentar el nivel del mar en la zona de estudio debido a la acumulación de agua sobre la costa debido al transporte de Ekman (ej. Saraceno et al. 2014, Trinchín et al. 2019). Las simulaciones mostraron que cuando ocasionalmente ocurren elevados niveles del mar, viento fuerte del SE y descarga basal, la mayor parte del día está ingresando agua marina, lo cual también sería una situación extrema o poco frecuente (Fig. DG1 B).

En resumen, los resultados de esta tesis indican que durante la fase de barra abierta en el mar adyacente existen condiciones ambientales relativamente estables la mayor parte del tiempo. En el centro y sur de LR, algunas condiciones ambientales pueden variar localmente (ej. turbidez, seston, clorofila-a) pero la salinidad tiende a mantenerse en valores intermedios, aun cuando existe un canal de comunicación con el mar. La mayor variabilidad en la salinidad se registró en las inmediaciones del canal, donde continuamente se alternaron eventos de descarga y de intrusiones marinas. Esto coincidió con un estudio previo basado en modelación hidrodinámica en la zona del canal de comunicación entre una Bahía y el océano en un ambiente micromareal (Brown et al. 2000). De acuerdo al mencionado estudio, las corrientes generadas por las variaciones en el nivel del mar debido a las mareas apenas sobrepasaron el canal de entrada. Un estudio en LR basado en modelos numéricos indicó que el ingreso de agua marina a LR está relacionada al componente meteorológico del nivel del mar, más que al astronómico (Teixeira, 2019). Estas intrusiones que se dan por elevaciones del nivel del mar por factores meteorológicos serían relativamente frecuentes y pueden durar varios días. Además, nuestros resultados indicaron que las intrusiones se darían a través de pulsos diarios que son detectados fundamentalmente en el canal y la zona circundante, y no de forma continua. Asimismo, se destaca que esos pulsos son el resultado de la sumatoria de todos los

forzantes que inciden en el aumento del nivel del mar (ej. astronómicos y atmosféricos). El balance entre el nivel del mar alcanzado y el nivel de la laguna determina el valor umbral del nivel del agua en que comienza la intrusión marina, así como la duración y el alcance espacial de la misma.

El agua marina que ingresa durante dichos pulsos probablemente se mezcle continuamente por efecto del viento con el agua de LR, que comparativamente es un volumen mucho mayor. Esta dinámica explica las escasas diferencias de salinidad promedio entre el centro y sur de LR, siendo mayores las diferencias entre esa zona y el norte de LR (desembocadura del principal afluente) o el mar adyacente (Bonilla et al. 2005; Rodríguez-Gallego et al. 2015, Capítulo I). La diferencia de salinidad en sentido oeste-este ya había sido observada previamente en LR (ej. Amaral et al. 2016; Espinosa et al. 2019) y de acuerdo a este estudio podrían responder a la acción de los vientos una vez que ingresa una masa de agua desde el mar, donde (Lambert, 2022) describió celdas de recirculación mediante modelación numérica. A su vez, la descarga de LR en el mar tendría un efecto muy local en la zona de rompiente frente al canal, pero es casi imperceptible mediante el registro de variables físico-químicas en la zona marina adyacente (ca. 500 m de la costa). Las fuertes corrientes litorales del mar generan una gran homogeneidad en las variables físico-químicas a lo largo de la zona costera (Strydom, 2003; Pattrick y Strydom, 2008).

Algunos estudios indican la ausencia de diferencias en la comunidad planctónica respecto al gradiente esperado de salinidad dentro del cuerpo principal de las ICOLLs, lo cual se explica por la condición eurihalina de los organismos dominantes (ej. Bonilla et al. 2005; Froneman, 2004; Tweedley et al. 2016). Esto se condice en parte con las escasas diferencias en la salinidad promedio del agua en la zona central de las lagunas costeras micromareales, mencionadas anteriormente, donde los gradientes salinos más extremos son de corta duración. Sin embargo, en algunos momentos pueden observarse diferencias en la abundancia de meroplancton dentro de un área restringida (ej. 5-10 km) de las ICOLLs (Anger et al. 1994). Por ejemplo, durante este estudio se observaron diferencias espaciales en la abundancia de huevos y larvas recién eclosionadas de B. aurea y de las zoeas de C. sapidus dentro de la región centro-sur de LR. Las diferencias en la abundancia de los primeros estadíos de meroplancton (ej. huevos o larvas recién eclosionadas), se explica por la distribución de los adultos reproductores (Anger et al. 1994; Fuiman, 2002). A pesar que las larvas estuarinas presentan un comportamiento que promueven su retención dentro de ciertas áreas (ej. migraciones verticales, velocidad de nado), después de cierto tiempo suelen dispersarse y distribuirse más homogéneamente, como fue el caso de las larvas más avanzadas de B. aurea en la región centro-sur de LR durante este estudio. Aunque en la zona marina también existen

áreas de desove y liberación de larvas, resulta aún más difícil de registrar diferencias espaciales en la abundancia de los estadíos tempranos en un área restringida (ej. 5-10 km), ya que este es un ambiente más abierto y que está expuesto a la acción de las corrientes litorales (Strydom, 2003; Pattrick y Strydom, 2008).

La continua descarga de los afluentes hacia LR y la mayor probabilidad de que ocurran pulsos relativamente cortos de intrusiones marinas coincide con otros estudios que indican que es más probable que una partícula (ej. agua o larva) sea advectada desde una laguna costera hacia el mar a través del canal de comunicación, que viceversa (Pérez-Ruzafa et al. 2019). Las especies que desovaron en LR presentaron huevos demersales (ej. O. argentinensis) o cierto tipo de cuidado parental que implica la incubación de los huevos (ej. P. argentinus, C. granulata, C. cyrtograpsus, y C. sapidus) o larvas (ej. S. folletti), estrategia que es frecuentemente usada por especies estuarinas para evitar la advección de la progenie (Fuiman, 2002). El caso más atípico fueron los desoves de huevos pelágicos de B. aurea. Sin embargo, estos últimos suelen concentrarse en el centro de la laguna, que es el área de mayor profundidad (Capítulo I, Machado et al. 2011). En el centro de LR la salinidad es intermedia y probablemente las celdas de recirculación que se forman en esa parte de la laguna debido al viento puedan generar áreas de retención larval (Lambert, 2022). Esta especie también desova en el frente de salinidad del Río de la Plata (Berasategui et al. 2004), donde la batimetría del lugar y la dinámica del viento genera un área de retención de huevos y larvas recién eclosionadas (Simionato et al. 2008).

En este estudio se observó que las larvas estuarinas quedaron generalmente retenidas en LR y las marinas en el mar a pesar de estar la barra abierta (Fig. DG1 B). Durante esta fase solo ocurrió el intercambio de larvas de peces marinos estuarino-relacionados (ej. *A. marinii*) y de decápodos con exportación de larvas (ej. Varunidae) entre LR y el mar adyacente. Por tanto, nuestros resultados indican que la categoría ecológica a la cual pertenecen las larvas fue uno de los factores biológicos clave en determinar si un individuo se mantiene en uno de los subsistemas o si debe moverse entre ellos. Nuestros resultados también mostraron que las condiciones ambientales relativamente estables entre ambos sub-sistemas serían importantes para la retención y/o traslado de larvas de acuerdo a sus necesidades ecológicas, mientras que situaciones extremas que conlleven a cambios importantes en la hidrodinámica del agua podrían dificultar dichos procesos. Un ejemplo de esto último se observó cuando las elevadas precipitaciones de otoño de 2016 que generaron la apertura de la barra y una fuerte descarga fluvial, advectaron larvas de agua dulce (ej. *Cyprinus carpio*) hacia el centro-sur de LR y de las larvas estuarinas de LR (ej. *B. aurea, P. argentinus*) hacia el mar adyacente. Asimismo, la fuerte tormenta de mar (ciclón extratropical) que generó la segunda apertura de la barra y una

importante intrusión marina, ingresó puntualmente algunas larvas marinas a LR (ej. zoeas de anomuras) (Fig. DG1 B). Estas elevadas precipitaciones y la fuerte tormenta de mar son bastante inusuales en el área de estudio. Por tanto, durante los estudios de campo de esta tesis se obtuvo información sobre dos situaciones opuestas y extremas sobre el intercambio de agua y larvas de meroplancton, que seguramente ocurran con menor asiduidad en dichos ambientes y que han sido difíciles de observar empíricamente (ej. Macedo-Soares et al. 2009). Esto se condice con otros estudios en ICOLLs y la zona marina costera que mencionan que la mayor variabilidad en las condiciones físico-químicas del agua y de la comunidad de meroplancton ocurre a lo largo del tiempo, más que en el espacio (ej. Strydom, 2003; Bas et al. 2009).

Es esperable que las larvas que necesitan ingresar a LR y a las ICOLLs de ambientes micromareales, estén aprovechando los pulsos diarios de ingreso de agua marina. De hecho, los estudios en campo indicaron que la mayor parte del ingreso de larvas marinas o con exportación de larvas en la fase de barra abierta se observó durante los períodos de mayor abundancia larval y en condiciones meteorológicas frecuentes, más que durante eventos extremos. Por ejemplo, la mayor abundancia de megalopas de Varunidae en LR se registró a finales de noviembre cuando la abundancia larval en el mar era alta, y la salinidad de LR y el mar adyacente eran similares (Fig. II2 y II4). Esto estaría indicando un ingreso de agua marina y larvas a pesar de que la intensidad del viento fue suave a moderada (Fig. I2). No se observó el ingreso de larvas de peces marinos estuarino-relacionados en ese mismo período, probablemente porque la abundancia de estas en el mar era muy baja (Fig. 14). En una laguna costera de la región, observaron un mayor ingreso de larvas de peces estuarino-dependientes bajo condiciones de viento suave en dirección hacia la tierra (Bruno et al. 2018). A su vez, en estuarios donde las corrientes de marea son mayores se ha observado que si bien algunas larvas pertenecientes a especies estuarinas con exportación de larvas utilizan los flujos de marea entrante para el ingreso a los estuarios (Selective Tidal Stream Transport), el mayor ingreso se ha relacionado a momentos en que el flujo entrante aumenta por factores atmosféricos (Joyeux, 1998; Queiroga et al. 2006). Por tanto, seria esperable que en LR y en ambientes similares, las larvas que requieren ingresar al estuario y están concentradas en la zona marina adyacente, puedan utilizar los pequeños pulsos diarios para ingresar, pero que sean más efectivos los pulsos de mayor intensidad y alcance generados por aumentos del nivel del mar debido a la sumatoria de los forzantes astronómicos (ej. pleamar, mareas vivas) y atmosféricos (ej. viento onshore o paralelo a la costa con la tierra a la izquierda /derecha en el hemisferio sur/norte).

Las distintas especies con estadíos larvales presentaron diferente abundancia a lo largo del año de estudio dependiendo de las épocas reproductivas de cada especie, o de la llegada de las larvas a la zona costera frente a LR (ej. Fig. I4, I5 y II3). Por tanto, el intercambio de larvas entre ambientes va a depender de la abundancia de las mismas en relación a los ciclos reproductivos de cada especie. Asimismo, otros factores biológicos que no fueron abordados en esta tesis tales como los ciclos lunares y de luz-oscuridad podrían estar incidiendo en la abundancia larval (ej. Anger et al. 1994; Joyeux, 1998). Por ejemplo, si bien son varias y diferentes entre sí las especies que requieren moverse entre LR y el mar adyacente, ya sean decápodos o peces (ej. cangrejos, camarones, corvinas), los estudios realizados por otros autores de estas especies o especies emparentadas, indican que las estrategias que utilizan para el ingreso a los estuarios comparten cierta similitud respecto al ciclo luz-oscuridad. Los trabajos que se centran en variaciones diarias mencionan que las máximas abundancias de estas larvas en los canales de entrada a los estuarios se registran durante la noche (ej. Biermann et al. 2016; Bruno et al. 2018). De hecho, la migración nocturna a aguas superficiales es el tipo más extendido de migración diaria en zooplancton e hiperbentos de ambientes someros (ej. Calliari et al. 2001) y estaría relacionado a la evasión de predadores y de daños generados por la radiación UV (Williamson et al. 2011). Otros estudios indican que el mayor ingreso de larvas estuarinas-relacionadas ocurre durante los flujos de agua entrante nocturnos y de mayor duración (Olmi 1994 Wenner et al 2005, Hale y Targett 2018). Por tanto, futuros estudios que se centren en los mecanismos utilizados para el intercambio larval también deberían tener en cuenta las variaciones en la abundancia en relación al ciclo diario luzoscuridad.

Contribución al manejo del área protegida Laguna de Rocha

La Laguna de Rocha y la zona costera constituyen una unidad de protección ambiental del Sistema Nacional de Áreas Protegidas de Uruguay. Esa área presenta una gran diversidad de flora y fauna, y alberga tanto a especies residentes como a especies migradoras. Algunas de las especies clave por su importancia en las pesquerías artesanales o por el rol ecosistémico que cumplen fueron estudiadas en esta tesis (ej. cangrejos, camarones, corvinas, pejerreyes, entre otras), contribuyendo a su conocimiento ecológico y de la dinámica de la abundancia de las larvas y de los posibles mecanismos utilizados en el intercambio con el mar a través de la conexión intermitente entre la laguna y el mar. También identificó la presencia de larvas de dos especies exóticas potencialmente invasoras (*C. carpio* y *Rhithropanopeus harrisii*) dentro del área protegida. Una de ellas es un cangrejo potencialmente invasor que fue registrado por primera vez en Uruguay en este estudio.

La Laguna de Rocha y la zona costera adyacente presentan un funcionamiento ecosistémico muy complejo debido a la elevada dinámica producto de la interacción cuenca-laguna-océano. La mayoría de la información cuantitativa sobre las condiciones ambientales y las comunidades biológicas que se conoce de esta área corresponde a estudios realizados dentro de LR (Bonilla et al. 2006 y citas mencionadas allí) y algunos pocos incluyen además la cuenca y sus tributarios. Esta es la primera vez que se realiza un estudio cuantitativo centrado en el intercambio laguna-océano y que obtuvo información de ambos sitios. La necesidad de estudios cuantitativos enfocados en el intercambio laguna-océano ha sido planteada en el plan de Manejo del Área (SNAP 2016). Asimismo, la zona donde se forma la barra de arena entre la laguna y el mar es considerada un objeto focal de conservación del área protegida, por la relevancia ecosistémica que presenta.

Recientemente se ha generado un protocolo para regular la apertura artificial de la barra, basado en criterios objetivos (evidencia hidrológica y geomorfológica) y conocimiento local (Conde et al. 2019). Dicho protocolo promueve la realización de aperturas artificiales únicamente cuando las condiciones son favorables para que el canal permanezca durante un tiempo considerable (ej. cierto nivel de agua dentro de la laguna). Los resultados de esta tesis indican que las aperturas de la barra generan gran parte de la variabilidad de la salinidad en LR y la zona marina adyacente. Asimismo, muestran que existen pocas especies de peces y decápodos capaces de cumplir todo su ciclo de vida en LR y un número un poco mayor que cumplen su ciclo de vida en el mar adyacente. La presencia de especies marinas capaces de desovar dentro de LR indica que allí ha ocurrido un proceso de diferenciación de esa población a lo largo del tiempo, y que incluso puede ser el inicio de procesos de especiación como ha ocurrido en otras lagunas costeras (González-Castro et al. 2019). La presencia de la barra de arena separando la laguna del mar temporalmente, probablemente sea un factor determinante para que esto ocurra, ya que asegura que durante cierto tiempo los individuos están en condiciones estables (ej. salinidad) para prevenir estrés fisiológico y la advección de los estadíos tempranos.

Esta tesis también evidenció que algunas especies requieren moverse de un ambiente a otro, por lo que la presencia de la barrera de arena puede limitar este intercambio. Por tanto, se destaca la importancia de la conexión intermitente entre LR y el mar adyacente, que asegura la comunicación de ambos sub-sistemas a través del canal durante cierto tiempo, para que las larvas puedan salir e ingresar a LR con mayor facilidad. Debido a la variabilidad en las épocas reproductivas de las especies resulta difícil encontrar una época óptima que comprenda el manejo de las larvas de las múltiples especies. Además, el intercambio de individuos entre ambientes también puede ocurrir en otros estadíos de vida no comprendidos en esta tesis (ej. juveniles). Por tanto, este estudio plantea la necesidad de que las aperturas artificiales o cualquier modificación que afecte la hidrodinámica del sistema sean manejadas con cautela y únicamente si es necesario. Es recomendable evitar posibles impactos sistemáticos en las mismas especies, lo cual podría ocurrir cuando las aperturas son hechas a intervalos regulares, todos los años en la misma época. Es recomendable un manejo mínimo basado en procesos naturales, siguiendo los patrones meteorológicos favoreciendo en lo posible a diferentes taxones a lo largo del tiempo.

Conclusiones y perspectivas

La combinación de enfoques metodológicos permitió evidenciar el intercambio de agua y meroplancton entre LR y el mar adyacente en diferentes escalas temporales y condiciones ambientales. El estado de la barra fue determinante para el intercambio de agua y meroplancton. Durante la fase de barra cerrada el intercambio fue mínimo. El overwashing fue importante para el ingreso de larvas marinas estuarino-relacionadas durante esta fase, aunque con una importancia relativa menor. Las aperturas de la barra de arena generaron grandes cambios en las condiciones físico-químicas y biológicas de LR y del mar adyacente. Durante la fase de barra abierta, se alternaron diariamente descargas e intrusiones marinas en la zona del canal. El aumento del nivel del mar aumentó la duración y alcance espacial de las intrusiones marinas, mientras que la descarga fluvial las disminuyó. El aumento del nivel del mar es el resultado de la sumatoria de factores astronómicos y atmosféricos, estando entre estos últimos el viento fuerte SE. Las larvas estuarinas quedaron retenidas en LR y las marinas en la zona marina adyacente, aun cuando la barra estuvo abierta. El intercambio larval ocurrió únicamente en las especies que requieren moverse entre ambos sub-sistemas. Las larvas que requieren ingresar a LR estarían favorecidas por las intrusiones de mayor duración y alcance, que ocurren de manera relativamente frecuente. Por el contrario, las condiciones meteorológicas extremas y poco frecuentes (elevadas descarga o tormenta de mar) aumentaron el flujo de agua y advectaron las larvas estuarinas y marinas de sus áreas de cría.

A futuro se recomienda profundizar el estudio de campo de los mecanismos utilizados por las larvas para el ingreso a LR durante la fase de barra abierta, teniendo en cuenta el momento del año que es más probable que aparezcan y que posiblemente estas ingresen mediante intrusiones marinas que ocurren durante la noche. Respecto a la modelación hidrodinámica,

sería recomendable acoplar un modelo hidrodinámico regional para representar mejor las condiciones de frontera oceánica. De esa forma se podría capturar los efectos de los procesos regionales en los forzantes estudiados. Asimismo, sería importante modelar el transporte de larvas teniendo en cuenta algunas de sus características biológicas (flotabilidad, velocidad de nado) mediante modelos de acoplamiento físico-biológico (ej. IBM). Respecto al manejo del Paisaje Protegido Laguna de Rocha se recomienda el monitoreo y seguimiento de la población del cangrejo potencialmente invasor *R. harrisii*, tanto en las etapas larvales como adulta. Asimismo, se recomienda la mínima intervención humana en la ejecución de las aperturas artificiales, ya que se evidenciaron múltiples efectos de las aperturas de la barra y sus consecuencias en los distintos grupos biológicos, de acuerdo a las condiciones meteorológicas preponderantes y a la época del año.

Bibliografía general

Able, K. W. (2005). A re-examination of fish estuarine dependence: Evidence for connectivity between estuarine and ocean habitats. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 64(1), 5-17. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2005.02.002

Acha, M., & Macchi, G. (2000). Spawning of Brazilian menhaden, *Brevoortia aurea*, in the Rio de la Plata estuary off Argentina and Uruguay. Fishery Bulletin, 98, 227-235.

Amaral, V., Graeber, D., Calliari, D., & Alonso, C. (2016). Strong linkages between DOM optical properties and main clades of aquatic bacteria. Limnology and Oceanography, 61(3), 906-918. https://doi.org/10.1002/lno.10258

Anger, K., Queiroga, H., & Calado, R. (2015). Larval development and behaviour strategies in Brachyura (pp. 317-374). Brill. https://doi.org/10.1163/9789004190832_008

Anger, K., Spivak, E., Bas, C., Ismael, D., & Luppi, T. (1994). Hatching rhythms and dispersion of decapod crustacean larvae in a brackish coastal lagoon in Argentina. Helgoländer Meeresuntersuchungen, 48(4), 445-466. https://doi.org/10.1007/BF02366257

Baptista, V., Morais, P., Cruz, J., Castanho, S., Ribeiro, L., Pousão-Ferreira, P., Leitão, F., Wolanski, E., & Teodósio, M. A. (2019). Swimming Abilities of Temperate Pelagic Fish Larvae Prove that They May Control Their Dispersion in Coastal Areas. Diversity, 11(10), 185. https://doi.org/10.3390/d11100185

Bas, C., Luppi, T., Spivak, E., & Schejter, L. (2009). Larval dispersion of the estuarine crab *Neohelice granulata* in coastal marine waters of the Southwest Atlantic. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 83(4), 569-576. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2009.05.004

Berasategui, A. D., Acha, E. M., & Fernández Araoz, N. C. (2004). Spatial patterns of ichthyoplankton assemblages in the Río de la Plata Estuary (Argentina–Uruguay). Estuarine, Coastal and Shelf Science, 60(4), 599-610. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2004.02.015

Biermann, J. L., North, E. W., & Boicourt, W. C. (2016). The Distribution of Blue Crab (*Callinectes sapidus*) Megalopae at the Mouths of Chesapeake and Delaware Bays: Implications for Larval Ingress. Estuaries and Coasts, 39(1), 201-217. https://doi.org/10.1007/s12237-015-9978-7

Bonilla, S., Conde, D., Aubriot, L., & Pérez, M. del C. (2005). Influence of hydrology on phytoplankton species composition and life strategies in a subtropical coastal lagoon periodically connected with the Atlantic Ocean. Estuaries, 28(6), 884-895. https://doi.org/10.1007/BF02696017

Bonilla, S., Conde, D., Aubriot, L., Rodríguez-Gallego, Piccini, C., Meerhoff, E., Rodríguez-Graña, Machado, I., & Britos, A. (2006). Procesos estructuradores de las comunidades biológicas en lagunas costeras de Uruguay. En D. Calliari, P. Gómez, R. Menafra, L. Rodríguez-Gallego, F. Scarabino, & D. Conde (Eds.), Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya (pp. 611-630). Vida Silvestre, Uruguay.

Brown, C. A., Jackson, G. A., & Brooks, D. A. (2000). Particle transport through a narrow tidal inlet due to tidal forcing and implications for larval transport. Journal of Geophysical Research: Oceans, 105(C10), 24141-24156. https://doi.org/10.1029/2000JC000211

Bruno, D. O., Delpiani, S. M., & Acha, E. M. (2018). Diel variation of ichthyoplankton recruitment in a wind-dominated temperate coastal lagoon (Argentina). Estuarine, Coastal and Shelf Science, 205, 91-99. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2018.03.015

Bruno, D. O., Delpiani, S. M., Cousseau, M. B., Astarloa, J. M. D. de, Blasina, G. E., Mabragaña, E., Acha, E. M., Bruno, D. O., Delpiani, S. M., Cousseau, M. B., Astarloa, J. M. D. de, Blasina, G. E., Mabragaña, E., & Acha, E. M. (2014). Ocean–estuarine connection for ichthyoplankton through the inlet channel of a temperate choked coastal lagoon (Argentina). Marine and Freshwater Research, 65(12), 1116-1130. https://doi.org/10.1071/MF13128

Bruno, M. A., & Muelbert, J. H. (2009). Distribuição espacial e variações temporais da abundância de ovos e larvas de *Micropogonias furnieri*, no estuário da Lagoa dos Patos: Registros históricos e forçantes ambientais. Atlântica (Rio Grande), 31(1), 51-68. https://doi.org/10.5088/atlântica.v31i1.1530

Calliari, D., Cervetto, G., & Gómez Erache, M. (2001). Short-term variability in abundance and vertical distribution of the opossum shrimp *Neomysis americana* in the Solis Grande river estuary, Uruguay. Atlantica, 23, 117-121.

Chung, J. S., Maurer, L., Bratcher, M., Pitula, J. S., & Ogburn, M. B. (2012). Cloning of aquaporin-1 of the blue crab, Callinectes sapidus: Its expression during the larval development in hyposalinity. Aquatic Biosystems, 8(1), 21. https://doi.org/10.1186/2046-9063-8-21

Clark, D. L., Leis, J. M., Hay, A. C., & Trnski, T. (2005). Swimming ontogeny of larvae of four temperate marine fishes. Marine Ecology Progress Series, 292, 287-300. https://doi.org/10.3354/meps292287

Conde, D., Aubriot, L., & Sommaruga, R. (2000). Changes in UV penetration associated with marine intrusions and freshwater discharge in a shallow coastal lagoon of the Southern Atlantic Ocean. Marine Ecology Progress Series, 207, 19-31. https://doi.org/10.3354/meps207019

Conde, D., Solari, S., de Álava, D., Rodríguez-Gallego, L., Verrastro, N., Chreties, C., Lagos, X., Piñeiro, G., Teixeira, L., Seijo, L., Vitancurt, J., Caymaris, H., & Panario, D. (2019). Ecological and social basis for the development of a sand barrier breaching model in Laguna de Rocha, Uruguay. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 219, 300-316. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2019.02.003

Costa, M. D. P., Possingham, H. P., & Muelbert, J. H. (2016). Incorporating early life stages of fishes into estuarine spatial conservation planning. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems, 26(6), 1013-1030. https://doi.org/10.1002/aqc.2584

Cowley, P. D., Whitfield, A. K., & Bell, K. N. I. (2001). The Surf Zone Ichthyoplankton Adjacent to an Intermittently Open Estuary, with Evidence of Recruitment during Marine Overwash Events. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 52(3), 339-348. https://doi.org/10.1006/ecss.2000.0710

Cushing, D. H. (1975). Marine Ecology and Fisheries. CUP Archive.

Day, J. W., Yáñez-Arancibia, A., Kemp, W. M., & Crump, B. C. (2012). Introduction to Estuarine Ecology. En Estuarine Ecology (pp. 1-18). John Wiley & Sons, Ltd. https://doi.org/10.1002/9781118412787.ch1

Des, M., de Castro, M., Sousa, M. C., Dias, J. M., & Gómez-Gesteira, M. (2019). Hydrodynamics of river plume intrusion into an adjacent estuary: The Minho River and Ria de Vigo. Journal of Marine Systems, 189, 87-97. https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2018.10.003

Dias, J. M., Pereira, F., Picado, A., Lopes, C. L., Pinheiro, J. P., Lopes, S. M., & Pinho, P. G. (2021). A Comprehensive Estuarine Hydrodynamics-Salinity Study: Impact of Morphologic Changes on Ria de Aveiro (Atlantic Coast of Portugal). Journal of Marine Science and Engineering, 9(2), 234. https://doi.org/10.3390/jmse9020234

D'Onofrio, E. E., Fiore, M. M. E., & Pousa, J. L. (2008). Changes in the Regime of Storm Surges at Buenos Aires, Argentina. Journal of Coastal Research, 24(sp1), 260-265. https://doi.org/10.2112/05-0588.1

Espinosa, N., Calliari, D., & Rodríguez-Graña, L. (2019). Life history, population structure and environmental modulation of *Neomysis americana* (Mysinae) in an intermittently open coastal lagoon of the South West Atlantic. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 223, 129-137. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2019.04.019

Fabiano, G., & Santana, O. (2006). Las pesquerías en las lagunas costeras salobres de Uruguay. En R. Menafra, L. Rodríguez-Gallego, F. Scarabino, & D. Conde (Eds.), Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya (pp. 557-566). Vida Silvestre, Uruguay.

Faillettaz, R., Paris, C. B., & Irisson, J.-O. (2018). Larval Fish Swimming Behavior Alters Dispersal Patterns From Marine Protected Areas in the North-Western Mediterranean Sea. Frontiers in Marine Science, 5. https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fmars.2018.00097

Fiandrino, A., Ouisse, V., Dumas, F., Lagarde, F., Pete, R., Malet, N., Le Noc, S., & de Wit, R. (2017). Spatial patterns in coastal lagoons related to the hydrodynamics of seawater intrusion. Marine Pollution Bulletin, 119(1), 132-144. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.03.006

Forward, R. B., Tankersley, R. A., & Welch, J. M. (2003). Selective tidal-stream transport of the blue crab *Callinectes sapidus*: An overview. Bulletin of Marine Science, 72(2), 347-365.

Forward, R. B., Tankersley, R. A. (2001). Selective tidal-stream transport of marine animals. Oceanography and Marine Biology, 39:305-353.

Froneman, P. W. (2004). Zooplankton community structure and biomass in a southern African temporarily open/closed estuary. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 60(1), 125-132. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2003.12.002

Fuiman, L. A. (2002). Special considerations of fish eggs and larvae. En L. A. Fuiman & R. G. Werner (Eds.), Fishery Science: The Unique Contributions of Early Life Stages (pp. 88-111). Wiley-Blackwell.

Fuiman, L. A., & Werner, R. G. (2002). Fishery Science: The Unique Contributions of Early LifeStagesWiley.Wiley-Blackwell.https://www.wiley.com/en-us/Fishery+Science%3A+The+Unique+Contributions+of+Early+Life+Stages-p-9780632056613

Giménez, L., & Anger, K. (2003). Larval performance in an estuarine crab, *Chasmagnathus granulata*, is a consequence of both larval and embryonic experience. Marine Ecology Progress Series, 249, 251-264. https://doi.org/10.3354/meps249251

Giménez, L., & Torres, G. (2002). Larval growth in the estuarine crab *Chasmagnathus granulata*: The importance of salinity experienced during embryonic development, and the initial larval biomass. Marine Biology, 141(5), 877-885. https://doi.org/10.1007/s00227-002-0887-5

González-Castro, M., Rosso, J. J., Delpiani, S. M., Mabragaña, E., & Díaz de Astarloa, J. M. (2019). Inferring boundaries among fish species of the new world silversides (Atherinopsidae; genus Odontesthes): New evidences of incipient speciation between marine and brackish populations of Odontesthes argentinensis. Genetica, 147(3), 217-229. https://doi.org/10.1007/s10709-019-00066-2

Hale, E. A., & Targett, T. E. (2018). Vertical distribution of larval Atlantic menhaden (*Brevoortia tyrannus*) and Atlantic croaker (*Micropogonias undulatus*): Implications for vertical migratory behaviour and transport. Fisheries Oceanography, 27(3), 222-231. https://doi.org/10.1111/fog.12247

Hjort, J. (1914). Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research (Rapports et Proces-Verbaux Reunions N.o 20). Conseil International pour I Exploration de la Mer.

Houde, E. D. (1987). Fish early life dynamics and recruitment variability. American Fisheries Society Symposium, 2, 17-29.

Joyeux, J.-C. (1998). Spatial and Temporal Entry Patterns of Fish Larvae into North Carolina Estuaries: Comparisons Among One Pelagic and Two Demersal Species. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 47(6), 731-752. https://doi.org/10.1006/ecss.1998.0378

Kemp, J. O. G., & Froneman, P. W. (2004). Recruitment of ichthyoplankton and macrozooplankton during overtopping events into a temporarily open/closed southern African estuary. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 61(3), 529-537. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2004.06.016

Kjerfve, B. (1994). Coastal Lagoon Processes. Elsevier Science. http://qut.eblib.com.au/patron/FullRecord.aspx?p=404013

Lambert, M. (2022). Variabilidad espacial y temporal de variables físico-químicas en la Laguna de Rocha [Maestría]. Universidad de la República.

Lill, A. W. T., Closs, G. P., Schallenberg, M., & Savage, C. (2012). Impact of Berm Breaching on Hyperbenthic Macroinvertebrate Communities in Intermittently Closed Estuaries. Estuaries and Coasts, 35(1), 155-168. https://doi.org/10.1007/s12237-011-9436-0

Macedo-Soares, L. C. P., Birolo, A. B., & Freire, A. S. (2009). Spatial and temporal distribution of fish eggs and larvae in a subtropical coastal lagoon, Santa Catarina State, Brazil. Neotropical lchthyology, 7, 231-240. https://doi.org/10.1590/S1679-62252009000200015

Machado, I., Conde, D., & Rodríguez-Graña, L. (2011). Composition and spatial distribution of ichthyoplankton in intermittently-open coastal lagoons of Uruguay. Pan-American Journal of Aquatic Sciences, 6(3), 237-243.

Manta, G. (2017). Caracterización de la brisa marina en Uruguay. Tesis de Maestría, Universidad de la República.

Martin, J. W., Olesen, J., & Høeg, J. T. (Eds.). (2014). Atlas of Crustacean Larvae. Johns Hopkins University Press.

Martins, I. M., Dias, J. M., Fernandes, E. H., & Muelbert, J. H. (2007). Numerical modelling of fish eggs dispersion at the Patos Lagoon estuary—Brazil. Journal of Marine Systems, 68(3), 537-555. https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2007.02.004

McSweeney, S. L., Kennedy, D. M., & Rutherfurd, I. D. (2018). The daily-scale entrance dynamics of intermittently open/closed estuaries. Earth Surface Processes and Landforms, 43(4), 791-807. https://doi.org/10.1002/esp.4280

McSweeney, S. L., Kennedy, D. M., Rutherfurd, I. D., & Stout, J. C. (2017). Intermittently Closed/Open Lakes and Lagoons: Their global distribution and boundary conditions. Geomorphology, 292, 142-152. https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2017.04.022

Mellado, T., Brochier, T., Timor, J., & Vitancurt, J. (2014). Use of local knowledge in marine protected area management. Marine Policy, 44, 390-396. https://doi.org/10.1016/j.marpol.2013.10.004

Miller, J. A., & Shanks, A. L. (2004). Ocean-estuary coupling in the Oregon upwelling region: Abundance and transport of juvenile fish and of crab megalopae. Marine Ecology Progress Series, 271, 267-279. https://doi.org/10.3354/meps271267

Netto, S. A., & Fonseca, G. (2017). Regime shifts in coastal lagoons: Evidence from free-living marine nematodes. PLOS ONE, 12(2), e0172366. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0172366

Niencheski, L. F. H., Windom, H. L., Moore, W. S., & Jahnke, R. A. (2007). Submarine groundwater discharge of nutrients to the ocean along a coastal lagoon barrier, Southern Brazil. Marine Chemistry, 106(3-4), 546-561. https://doi.org/10.1016/j.marchem.2007.06.004

Norbis, W., & Galli, O. (2004). Feeding habits of the flounder *Paralichthys orbignyanus* (Valenciennes, 1842) in a shallow coastal lagoon of the southern Atlantic Ocean: Rocha, Uruguay. Ciencias Marinas, 30(4), 619-625. https://doi.org/10.7773/cm.v30i4.338

Ogburn, M. B., Jackson, J. L., & Forward, R. B. (2007). Comparison of low salinity tolerance in *Callinectes sapidus* Rathbun and *Callinectes similis* Williams postlarvae upon entry into an estuary. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 352(2), 343-350. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.08.008

Olmi, E. (1994). Vertical migration of blue crab *Callinectes sapidus* megalopae: Implications for transport in estuaries. Marine Ecology Progress Series, 113, 39-54. https://doi.org/10.3354/meps113039

Pattrick, P., & Strydom, N. A. (2008). Composition, abundance, distribution and seasonality of larval fishes in the shallow nearshore of the proposed Greater Addo Marine Reserve, Algoa Bay, South Africa. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 79(2), 251-262. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2008.04.009

Pérez-Ruzafa, A., De Pascalis, F., Ghezzo, M., Quispe-Becerra, J. I., Hernández-García, R., Muñoz, I., Vergara, C., Pérez-Ruzafa, I. M., Umgiesser, G., & Marcos, C. (2019). Connectivity

between coastal lagoons and sea: Asymmetrical effects on assemblages' and populations' structure. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 216, 171-186. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2018.02.031

Perissinotto, R., Stretch, D., Whitfield, A., Adams, J., Forbes, A., & Demetriades, N. T. (2010). Temporarily open-closed estuaries in South Africa. En Estuaries: Types, movement patterns and climatical impacts (pp. 1-69). Nova Science Publishers.

Pineda, J., Hare, J. A., & Sponaugle, S. U. (2007). Larval Transport and Dispersal in the Coastal Ocean and Consequences for Population Connectivity. Oceanography, 20(3), 22-39.

Piola, A. R., Romero, S. I., & Zajaczkovski, U. (2008). Space–time variability of the Plata plume inferred from ocean color. Continental Shelf Research, 28(13), 1556-1567. https://doi.org/10.1016/j.csr.2007.02.013

Potter, I. C., Tweedley, J. R., Elliott, M., & Whitfield, A. K. (2015). The ways in which fish use estuaries: A refinement and expansion of the guild approach. Fish and Fisheries, 16(2), 230-239. https://doi.org/10.1111/faf.12050

Queiroga, H., Almeida, M. J., Alpuim, T., Flores, A. A. V., Francisco, S., Gonzàlez-Gordillo, I., Miranda, A. I., Silva, I., & Paula, J. (2006). Tide and wind control of megalopal supply to estuarine crab populations on the Portuguese west coast. Marine Ecology Progress Series, 307, 21-36. https://doi.org/10.3354/meps307021

Queiroga, H., & Blanton, J. (2005). Interactions between behaviour and physical forcing in the control of horizontal transport of decapod crustacean larvae. Advances in Marine Biology, 47, 107-214. https://doi.org/10.1016/s0065-2881(04)47002-3

Rodríguez, C. (2016). Ciclo gonadal y potencial reproductivo de la lacha (*Brevoortia aurea*) en la Laguna de Rocha Tesis de Maestria, Universidad de la República.

Rodríguez, C., Galli, O., Olsson, D., Tellechea, J. S., & Norbis, W. (2017). Length-weight relationships and condition factor of eight fish species inhabiting the Rocha Lagoon, Uruguay. Brazilian Journal of Oceanography, 65(1), 97-100. https://doi.org/10.1590/s1679-87592017107306501

Rodríguez-Gallego, L. (2011). Eutrofización de las lagunas costeras de Uruguay: Impacto y optimización de los usos del suelo [Universidad de la República]. https://www.colibri.udelar.edu.uy/jspui/handle/20.500.12008/8164

Rodríguez-Gallego, L., Sabaj, V., Masciadri, S., Kruk, C., Arocena, R., & Conde, D. (2015). Salinity as a Major Driver for Submerged Aquatic Vegetation in Coastal Lagoons: A Multi-Year Analysis in the Subtropical Laguna de Rocha. Estuaries and Coasts, 38(2), 451-465. https://doi.org/10.1007/s12237-014-9842-1

Santoro, P., Fernández, M., Fossati, M., Cazes, G., Terra, R., & Piedra-Cueva, I. (2011). Preoperational forecasting of sea level height for the Río de la Plata. Applied Mathematical Modelling, 35(5), 2462-2478. https://doi.org/10.1016/j.apm.2010.11.065

Saraceno, M., Simionato, C. G., & Ruiz-Etcheverry, L. A. (2014). Sea surface height trend and variability at seasonal and interannual time scales in the Southeastern South American

continental shelf between 27°S and 40°S. Continental Shelf Research, 91(1), 82-94. https://doi.org/10.1016/j.csr.2014.09.002

Simionato, C. G., Berasategui, A., Meccia, V. L., Acha, M., & Mianzan, H. (2008). Short timescale wind forced variability in the Río de la Plata Estuary and its role on ichthyoplankton retention. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 76(2), 211-226. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.07.031

Snedden, G. A., Cable, J. E., & Kjerfve, B. (2012). Estuarine Geomorphology and Coastal Hydrology. En Estuarine Ecology (pp. 19-38). John Wiley & Sons, Ltd. https://doi.org/10.1002/9781118412787.ch2

Strydom, N. A. (2003). Occurrence of Larval and Early Juvenile Fishes in the Surf Zone Adjacent to two Intermittently Open Estuaries, South Africa. Environmental Biology of Fishes, 66(4), 349-359. https://doi.org/10.1023/A:1023949607821

Strydom, N. A., Whitfield, A. K., & Wooldridge, T. H. (2003). The role of estuarine type in characterizing early stage fish assemblages in warm temperate estuaries, South Africa. African Zoology, 38(1), 29-43. https://doi.org/10.1080/15627020.2003.11657192

Strydom, N., & Wooldridge, T. (2005). Diel and tidal variations in larval fish exchange in the mouth region of the Gamtoos Estuary, South Africa. African Journal of Aquatic Science, 30(2), 131-140. https://doi.org/10.2989/16085910509503847

Teixeira, M. (2019). Modelos morfodinámicos aplicados a la gestión de las lagunas litorales: El caso de la Laguna de Rocha Tesis de Maestria, Universidad de la República.

Tweddle, G., Cyrus, D., & Vivier, L. (2016). Penaeid and carid community changes in the St Lucia estuarine lake system, South Africa, under low water level, extended closed periods and marine reconnection conditions. African Journal of Aquatic Science, 41(3), 251-266. https://doi.org/10.2989/16085914.2016.1198886

Tweddle, G., & Froneman, P. (2017). Fish recruitment into a South African temporarily open/closed temperate estuary during three different hydrological mouth phases. African Journal of Marine Science, 39(2), 203-209. https://doi.org/10.2989/1814232X.2017.1329168

Tweedley, J. R., Warwick, R., & Potter, I. (2016). The Contrasting Ecology of Temperate Macrotidal and Microtidal Estuaries. En Oceanography and Marine Biology: An annual review. CRC Press.

Uscudum, G. (2014). Estrategia reproductiva del cangrejo Sirí Callinectes sapidus Rathbun, 1896 (Decapoda, Brachyura, Portunidae), en la laguna de Rocha, Uruguay Tesis de Maestría, Universidad de la República.

Verocai, J. E., Gómez-Erache, M., Nagy, G. J., & Bidegain, M. (2015). Addressing climate extremes in Coastal Management: The case of the Uruguayan coast of the Rio de la Plata System. Revista de Gestão Costeira Integrada, 91-107. https://doi.org/10.5894/rgci555

Verocai, J., Nagy, G., & Bidegain Dorelo. (2016). Sea-level trends along freshwater and seawater mixing in the Uruguayan Rio de la Plata estuary and Atlantic Ocean coast. International Journal of Marine Science, 6(7), 1-18. https://doi.org/10.5376/ijms.2016.06.0007

Vizziano, D., Forni, F., Saona, G., & Norbis, W. (2002). Reproduction of *Micropogonias funieri* in a shallow temperate coastal lagoon in the southern Atlantic. Journal of Fish Biology, 61(sA), 196-206. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2002.tb01771.x

Vögler, R., González, C., & Segura, A. M. (2020). Spatio-temporal dynamics of the fish community associated with artisanal fisheries activities within a key marine protected area of the Southwest Atlantic (Uruguay). Ocean & Coastal Management, 190, 105175. https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2020.105175

Vorwerk, P., & Froneman, P. (2009). The importance of estuarine-derived carbon for the nearshore marine environment: Studies on two contrasting South African estuaries. https://doi.org/10.2989/AJAS.2009.34.2.4.891

Wenner, E. L., Knott, D. M., Barans, C. A., Wilde, S., Blanton, J. O., & Amft, J. (2005). Key factors influencing transport of white shrimp (*Litopenaeus setiferus*) post-larvae into the Ossabaw Sound system, Georgia, USA. Fisheries Oceanography, 14(3), 175-194. https://doi.org/10.1111/j.1365-2419.2005.00328.x

Whitfield, A., Bate, G., Adams, J., Cowley, P., Froneman, P., Gama, P., Strydom, N., Taljaard, S., Theron, A., Turpie, J., van Niekerk, L., & Wooldridge, T. (2012). A review of the ecology and management of temporarily open/closed estuaries in South Africa, with particular emphasis on river flow and mouth state as primary drivers of these systems. African Journal of Marine Science, 34(2), 163-180. https://doi.org/10.2989/1814232X.2012.675041

Whitfield, A. K. (1989). Ichthyoplankton in a southern African surf zone: Nursery area for the postlarvae of estuarine associated fish species? Estuarine, Coastal and Shelf Science, 29(6), 533-547. https://doi.org/10.1016/0272-7714(89)90009-7

Williamson, C. E., Fischer, J. M., Bollens, S. M., Overholt, E. P., & Breckenridge, J. K. (2011). Toward a more comprehensive theory of zooplankton diel vertical migration: Integrating ultraviolet radiation and water transparency into the biotic paradigm. Limnology and Oceanography, 56(5), 1603-1623. https://doi.org/10.4319/lo.2011.56.5.1603

Yannicelli, B., Castro, L., Parada, C., Schneider, W., Colas, F., & Donoso, D. (2012). Distribution of *Pleuroncodes monodon* larvae over the continental shelf of south-central Chile: Field and modeling evidence for partial local retention and transport. Progress in Oceanography, 92-95, 206-227. https://doi.org/10.1016/j.pocean.2011.07.005

Anexo DG

indica el nombre científico, el/los nombres comunes con los que se le conoce en Uruguay, la categoría ecológica de acuerdo a Tabla A1DG. Taxones de peces registrados en la Laguna de Rocha (LR) y el mar adyacente (MR) en las salidas de campo. Se Se incluye una breve descripción de la ecología y distribución nativa de las especies y de si existe interés en la pesquería la clasificación de Potter et al. 2015 para peces, la categoría ecológica general utilizada para peces y decápodos en esta tesis. artesanal o deportiva de Uruguay.

Fuente	Fishbase	Fishbase	Fishbase	Fishbase	Fishbase
Interés en pesca	ਯ	ភ	ភ	ت	No
Ecología y distribución	Especie pelágica costera. Habita aguas someras desde Cabo Frío (22° S, Brasil) hasta las costas bonaerenses.	Especie pelágica costera y estuarina. Atlántico Sudoccidental, desde Salvador de Bahía a golfo San Matías (40 S)	Especie exótica invasora, originaria de Europa. Habita arroyos y lagos y lagunas costeras.	Especie pelágica costera. Atlántico Sudoccidental, desde San Pablo (Brasil) a Golfo San Matías (40 S, Argentina)	Especie aguas muy someras y zonas rocosas. Atlántico Sur, desde Paraiba Brasil a Uruguay.
Categoría ecológica - general	Estuarino- relacionada	Estuarina	Agua dulce	Marina	Marina
Categoría ecológica - peces	Marina: Marino- estuarino oportunista	Estuarina: Marina y estuarina	Agua dulce: Agua dulce	Marina: marina	Marina: marina
Nombre común	Anchoa	Lacha	Carpa	Anchoita	
Taxón	Anchoa marinii	Brevoortia aurea	Cyprinus carpio	Engraulis anchoita	Hypleurochilus fissicornis

Fuente	Fishbase	Fishbase	Fishbase	Fishbase	Fishbase Bruno et al.	Fishbase
Interés en pesca	ਨਾ	ភ	ਯ	ଅ	°N N	°Z
Ecología y distribución	Especie bentónica costera. Atlántico Sudoccidental. Desde Costa Rica a Argentina.	Especie pelágica costera y estuarina. Atlántico Sudoccidental. Desde Brasil (25 S) a Argentina (43 S).	Especie demersal costera y estuarina. Atlántico Occidental desde Panamá hasta Uruguay.	Especie pelágica costera y estuarina. Atlántico Occidental desde USA hasta Argentina.	Especie demersal marina y estuarina Attántico Sudoccidental. Límite sur: Mar Chiquita, Argentina.	Especie demersal marina y estuarina. Atlántico Occidental. Desde Puerto Rico (25 N) hasta Uruguay (35 S).
Categoría ecológica - general	Estuarino- relacionada	Estuarina	Estuarino- relacionada	Marina	Estuarina	Estuarino- relacionada
Categoría ecológica - peces	Marina: Marino- estuarino dependiente	Estuarina: Marina y estuarina	Marina: marino estuarino- oportunista	Marina: Marina	Estuarino: Marina y estuarina	Marino: marino- estuarino oportunista
Nombre común	Corvina	Pejerrey	Córvalo	Palometa ñata	Aguja	Lenguita
Taxón	Micropogonias furnieri	Odontesthes argentinensis	Paralonchurus brasiliensis	Peprilus paru	Syngnathus folletti	Symphurus plagusia

esta tesis. Se incluye una breve descripción de la ecología y distribución nativa de las especies y de si existe interés en la Tabla A2DG. Taxones de peces registrados en la Laguna de Rocha (LR) y el mar adyacente (MR) en las salidas de campo. Se indica el nombre científico, el/los nombres comunes con los que se le conoce en Uruguay, la categoría ecológica de acuerdo a la clasificación de Queiroga y Blanton 2005 para decápodos, la categoría ecológica general utilizada para peces y decápodos en pesquería artesanal o deportiva de Uruguay.

TaxónNombre categoriaCategoria ecológica - decapodosCategoria generalEcologia y distribuciónInterés en pescaFuenteAcantholobulusCangrejoPlataforma decapodosBantoEspecie bentónica marina. AtlánticoSealifebaseAcantholobulusCangrejoPlataforma decapodosMarinaEspecie bentónica marina. AtlánticoSealifebaseArtentesiaCamarónPlataforma marinaMarinaEspecie bentónica marina. AtlánticoNoSealifebaseArtennesiacamarónPlataformaMarinaSudoccidental. Desde Garaí (Brasil)NoSealifebaseArtennesiacangrejo siri, siete bartosCamarónPlataformaNarinaSudoccidental. Desde2019Artennesiacangrejo azul congrejo azul de larvaCandad) hasta PuertoNoSealifebaseCalifnectesCangrejo azul de larvaCocidental. Nueve EscociaNoSealifebaseCangrejo azul de larvaexportación deEspecie bentonelágica de agua de aguaSi SystemaSoalifebaseCangrejo azul de larvaexportación deEspecie bentonelágica de agua de aguaSi Soalifebase2019Candad) hasta PuertoCandad) hasta PuertoSi Soalifebase2019Candad) hasta PuertoCangrejo azul de larvaCocidental. Nueve EscociaSi SoalifebaseCangrejo azul de larvaexportación deEspecie bentoneláge en doriaSi2019Cangrejo azul de larvaexportación deEspecie netónica de larva <th></th> <th></th> <th></th> <th></th> <th></th> <th></th>						
TaxónNombre continCategoría deciópida-Categoría generalEcología y distribuciónInterés en pescaAcantholobuluscomúnecológica- deciópida-general generalEcología y distribuciónInterés en pescaAcantholobulusCangrejoPlataformaMarinaEspecie bentónica marina. AtlánticoNoArtemesiacanarónPlataformaMarinaEspecie bentónica marina. AtlánticoNoArtemesiacangrejoplataformaMarinaEspecie bentónica marina. AtlánticoNoArtemesiacangrejo sirí, siete barbascangrejo sirí, oonEspecie bentónica marina. AtlánticoNoArtemesiacangrejo sirí, ooncangrejo sirí, oonEspecie bentónica marina. AtlánticoNoCallinectescangrejo sirí, ooncondice y salote: ArtanticoS. Argentina)SiGallinectescangrejo azul exportaciónconEspecie bentónica marina. AtlánticoNoSidoccidentalDesde RioCanarónPlata ArtanticoNoGallinectescangrejo azul exportaciónconEspecie bentónica de aguaSiGallinectescangrejo azul exportaciónconEspecie bentónica marina. AtlánticoNoGallinectescangrejo azul exportaciónconEspecie bentónica de aguaSiGallinectescangrejo azul exportaciónconEspecie bentónica de aguaSiCangrejo azul exportaciónconEspecie bentónica de aguaSiNo	Fuente	Sealifebase Spivak et al. 2019	Sealifebase Sampognaro 2014, Boschi 1969	Sealifebase Spivak et al. 2019	Spivak et al. 2019	Sealifebase
TaxónNombre comúnCategoría decójodosCategoría generalEcología y distribuciónMarinaEcológica- generalEcológica- generalEcológia y distribuciónAcantholobulusCangrejo atternesiaPlataforma generalMarina a Bespecie bentônica marina. Atlántico a MarinaAcantholobulusCangrejo atternesiaPlataforma burinaMarina Bespecie bentônica marina. Atlántico a MarinaArternesiaCamarónPlataforma a MarinaMarina Bespecie bentônica marina. Atlántico a MarinaArternesiaCamarónPlataforma a MarinaEspecie bentônica marina. Atlántico a MarinaInfrectesCangrejo azul a siete barbasMarina a MarinaEspecie bentônica marina. Atlántico braneiro (21 S, Brasil) hasta Puerto Janeiro (21 S, Brasil) hasta Puerto ansta Puerto a sapoidusCallinectesCangrejo azul 	Interés en pesca		<mark>8</mark>	ō	S	٩
TaxónNombre comúnCategoríaTaxónNombreCategoríaCategoríaAcantholobulusCangrejoPlataformaMarinaAcantholobulusCamarónPlataformaMarinaArtemesiaCamarónPlataformaMarinaArtemesiaCamarónPlataformaMarinaInoginarisCamarónPlataformaMarinaInoginarisCamarónPlataformaMarinaInoginarisCamarónPlataformaMarinaInoginarisCamarónPlataformaMarinaInoginarisCamarónPlataformaMarinaInoginarisCamarónPlataformaMarinaInoginarisCangrejo sirl, conEstuarinaExportación de larvaInogulatusCangrejo azul 	Ecología y distribución	Especie bentónica marina. Atlántico Sudoccidental. Desde Ceará (Brasil) a Mar del Plata (Argentina)	Especie bentónica marina. Atlántico Sudoccidental. Desde Río de Janeiro (21 S, Brasil) hasta Puerto Rawson (43 S, Argentina)	Especie bentopelágica de agua dulce y salobre. Atlántico Occidental. Nueva Escocia (Canadá) hasta Mar chiquita, Argentina. Introducida en otras regiones del mundo (potencialmente invasora)	Especie netónica del intermareal e infralitoral. Desde Río de Janeiro (Brasil) a Santa Cruz (Argentina). También en Islas San Lorenzo (Perú)	Especie bentónica de aguas marinas someras. Atlántico
TaxónNombre comúnCategoríaTaxónNombreCategoríaAcantholobulusCangrejoPlataformaArtemesiaCangrejoPlataformaArtemesiacangrejo sirí,EstuarinaIonginarissiete barbasPlataformaCallinectesCangrejo sirí,Estuarinacangrejo azulexportaciónetarinaSapidusCangrejo azulexportaciónCallinectesCangrejo azulexportaciónVarunidae)Varunidae)etarinaCyrtoprapsuslas rocasexportaciónExhippolysmataCamarónPlataformaDolopholoroidesCamarónPlataforma	Categoría ecológica - general	Marina	Marina	Exportación de Iarva	Exportación de Iarva	Marina
TaxónNombre comúnAcantholobulusCangrejoAcantholobulusCangrejoArtemesiaCamarónIonginarissiete barbasCallinectesCangrejo sirí,sapiduscangrejo azulCyrtograpsuslas rocasFamiliaVarunidae)Varunidae)CamarónExhippolysmataCamarón	Categoría ecológica - decápodos	Plataforma	Plataforma	Estuarina con de larva	Estuarina con exportación de larva	Plataforma
Taxón Acantholobulus schmitti Artemesia longinaris longinaris callinectes sapidus sapidus cyrtograpsus familia Varunidae) Exhippolysmata Oplophloroides	Nombre común	Cangrejo	Camarón siete barbas	Cangrejo sirí, cangrejo azul	Cangrejo de las rocas	Camarón
	Taxón	Acantholobulus schmitti	Artemesia Ionginaris	Callinectes sapidus	<i>Cyrtograpsus</i> a <i>ngulatus</i> Familia Varunidae)	Exhippolysmata Oplophloroides

légoria Eco lógica - eneral Occidenta Norte (US)
tación de E arva A
larina
larina
ttación de E arva s
larina E
larina F
tuarino E s d

Fuente	Sealifebase Spivak et al. 2019	Sealifebase Spivak et al. 2019	Sealifebase	Sealifebase	Sealifebase
Interés en pesca	٩ ۷	ن	No	٩ ٧	No
Ecología y distribución	Especie pelágica de aguas costeras. Atlántico Sudoccidental. Desde Brasil a Argentina.	Especie bentónica marino y costero. Atlántico Sudoccidental desde Brasil a Argentina.	Cangrejos anomuros típicamente de aguas marinas.	Especie bentónica, estuarina. Atlántico Noroccidental. Introducidas en otras regiones del mundo (potencialmente invasora)	Familia de cangrejo barquiura tipicamente marinos
Categoría ecológica - general	Estuarino- relacionada	Marina	Marina	Estuarino	Marina
Categoría ecológica - decápodos	Plataforma estuarino- oportunista	Plataforma	Plataforma	Estuarino obligado	Plataforma
Nombre común	Camarón	Langostino	Cangrejo porcelanido	Cangrejo Del barro	Cangrejo
Taxón	Peisos petrunkevitchi	Pleoticus muelleri	Porcellanidae	Rhithropanopeus harrisii	Xhantoidea

Referencias Anexo DG1

- Boschi (1969). Estudio biológico pesquero del camarón Artemesia longinaris (Bate, 1988) de Mar del Plata. Boletín del Instituto de Biología Marina de Mar del Plata 18, 1-51.
- Christoffersen, M.L. (2016). Avaliação de Exhippolysmata oplophoroides (Holthuis, 1948) (Decapoda: Lysmatidae).. En: M. Pinheiro and H. Boos (eds), Livro Vermelho dos Crustáceos do Brasil: Avaliação 2010-2014, Cruz das Almas, Bahia, Universidade Federal do Recôncavo da Bahia, Sociedade Brasileira de Carcinologia 203-211 pp
- Defeo O. y Cardoso R. (2004). Latitudinal patterns in abundance and life-history traits of the mole crab Emerita brasiliensis on South American sandy beaches. Diversity and Distributions (10)2: 89-98.

Fishbase (s.f.). Accedido el 10 mayo de 2022 en https://www.fishbase.se/