

Condición nutricional en larvas de peces y su relación con la disponibilidad y calidad del alimento en un estuario de la costa uruguaya



Lic. Irene Machado

Fecha de defensa: 29 agosto 2013



Condición nutricional en larvas de peces y su relación con la disponibilidad y calidad del alimento en un estuario de la costa uruguaya

Lic. Irene Machado Baranzano (imachado@fcien.edu.uy)

Director: Dra. Laura Rodríguez-Graña (laurod@fcien.edu.uy)
Co-director: Dr. Danilo Calliari Cuadro (dcalliar@fcien.edu.uy)

Miembros del tribunal

Dra. Mariana Meerhoff
Presidente

Dr. Diego Lercari
Dr. Javier García Alonso

Tesis de Maestría PEDECIBA
Biología opción Ecología

Universidad de la República

Montevideo, Uruguay

RESUMEN

La sobrevivencia de las larvas de peces depende de la coincidencia espacial y temporal con su alimento, y de la calidad del mismo. Esta Tesis evalúa la relación entre la oferta del alimento y la condición nutricional de las larvas del estuario del Arroyo Solís Grande (SG), durante una temporada reproductiva (primavera 2009, verano y otoño de 2010). La hipótesis plantea que la sobrevivencia de las larvas es favorecida por una óptima condición nutricional y que estas respuestas son máximas bajo condiciones de alta abundancia de alimento de buena calidad. Se midió temperatura, salinidad, oxígeno disuelto y transparencia del agua. Las larvas y sus potenciales presas (micro y mesozooplankton) fueron colectadas con botellas y redes de plancton. Se determinó la disponibilidad (abundancia y biomasa) y calidad (contenido de ácidos grasos) del alimento. Se determinó la composición de la dieta y la condición nutricional de las mismas (actividad enzimática aminoacil ARNt sintetetasas e incidencia alimentaria). La abundancia de larvas fue moderada (2-11 ind 100m⁻³) comparada con otros estuarios de la región. Se registraron mayormente especies marino-estuarino oportunistas (e.g. Clupeidae, Engraulidae, Scianidae y Stromatoidae). Las larvas seleccionaron principalmente copépodos y huevos de invertebrados como alimento. La calidad del SG como área de alimentación para larvas fue buena respecto a la disponibilidad de alimento (e.g. abundancia y diversidad de tamaños) y moderada respecto a la calidad (e.g. DHA/EPA en *Acartia tonsa*). Las diferencias en la disponibilidad y calidad del alimento en los distintos períodos, no se reflejó en la condición nutricional de las larvas por la complementariedad de factores en cada período (e.g. abundancia vs. calidad). Esta complementariedad de factores favorece la estrategia reproductiva que predomina en la región con un período reproductivo prolongado.

ABSTRACT

Fish larvae survival depends on the spatial and temporal encounter with their prey as well as on its prey quality. This thesis evaluated the relationship between food offer and fish larvae nutritional status in Solís Grande Stream estuary (SG), during the main reproductive period (spring 2009, summer and autumn 2010). The hypothesis established that fish larvae's survival is enhanced by optimal nutritional condition and under high quality food abundance. Temperature, salinity, dissolved oxygen and water transparency were measured. Fish larvae and potential prey (micro and mesozooplankton) were collected with bottles and plankton nets. The availability (abundance and biomass) and quality (essential fatty acids content) of food were estimated. Diet analyses and nutritional condition (aminoacyl tRNA synthetases activity and feeding incidence) of fish larvae were assessed. In comparison to other similar estuaries moderate fish larvae abundance (2-11 ind 100m⁻³) was found. A high number of marine-estuarine opportunist species was found (e.g. Clupeidae, Engraulidae, Scianidae y Stromatoidae). Fish larvae preyed mainly on copepods (nauplii and adults) and invertebrate eggs. The SG estuary was good as feeding area regarding prey availability (e.g. abundance and size diversity) and moderate concerning prey quality (e.g. DHA/EPA in *Acartia tonsa*). In spite of the differences in food offer between seasons, no differences in nutritional condition of fish larvae was assessed due to the complementary factors (abundance vs. quality) in each season. This complementary gives an advantage to the reproductive strategy in the region with a long reproductive period.

AGRADECIMIENTOS

A todas aquellas personas que de alguna forma hicieron posible esta Tesis.

A mis orientadores, Laura Rodríguez y Danilo Calliari por tener ese rol fundamental. A Laura por permitirme desarrollar mi tesis en el marco de su proyecto. Por su detallada organización que permitió realizar la Tesis, desde un excelente trabajo de campo hasta el manuscrito final. A Danilo por su paciencia, y por enseñarme y ayudarme con el análisis de los resultados y los datos.

A los miembros del tribunal, Diego Lercari, Mariana Meerhoff y Javier García por sus valorables aportes que permitieron mejorar la redacción de la Tesis.

A Ana Denicola por su ayuda en el laboratorio y por explicarme pacientemente la estimación de la actividad de las enzimas; por realizar todos esos dibujos, gráficas y ecuaciones que conservo como a un tesoro. A todas las demás personas del laboratorio de Físico-Química Biológica que estuvieron para darme una mano cuando más lo necesitaba.

A todas las personas que colaboraron en los muestreos de campo, a Daniel Conde, Carmela Carballo. Muy especialmente a Pablo Píriz, mi compañero de maestría, por hacer el trabajo ameno, por las charlas y por ser el maestro de los nudos para asegurar el transporte del cargamento.

A la Prefectura por el préstamo del bote y todo el apoyo brindado en el campo, que fue fundamental para que los muestreos fueran tan exitosos.

Al Yacht Club de Jaureguiberry, por el apoyo logístico brindado. Por convertir sus instalaciones en un perfecto laboratorio de campo. Especialmente a Juanita y Esteban por su buena disposición y por los madrugones para abrirnos el Club.

Al laboratorio de Oceanografía y Ecología Marina y a su gente, donde inicié los análisis de laboratorio de esta tesis. Especialmente a la Dra. Acuña por compartir su oficina, por las charlas y los té. Especialmente a Marisa, Noelia, Anita, Laurita, Noé, Andrea, María Elena, Marcel, Mariano, Angelo y José por compartir los almuerzos y a las chicas por compartir además los dulces de la tarde.

Al laboratorio de Ecología Funcional de Sistemas Acuáticos (CURE), donde terminé los análisis de laboratorio. Especialmente a Lorena, Gige, Valentina, Florencia y Ceci.

A la Sección de Limnología, dónde se realizaron parte de los análisis de esta Tesis.

A Anamar Britos y Noé Espinosa, por su ayuda en la elaboración final de la tesis. Por haber leído con paciencia algún pedacito de la tesis y darme su valorable opinión.

A mis amigos, por compartir buenos y divertidos momentos. Especialmente a Maite, Vale, Anamare, Fer, Ele, Paty, Chochi y a la barra de Malvín y compañía.

A mi familia, por estar siempre. A mi madre, mi padre, mis hermanos y mis sobrinos por alegrarme la vida. A Ale por su apoyo incondicional y su enorme paciencia en los momentos más difíciles. Por todos los buenos momentos, andanzas y mudanzas que pasamos juntos, por los arreglos (chapucerías) en la casa de Rocha y por esas ricas comidas; gracias Ale por ser mi compañero de vida.

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN	1
Alimentación en larvas de peces: implicancias para la sobrevivencia	1
Oferta de alimento en ambientes subtropicales y estuarinos	2
Índices de condición nutricional	4
El papel de los estuarios como áreas de cría de peces	5
Antecedentes sobre ictioplancton en Uruguay y contribuciones del estudio	6
HIPÓTESIS Y OBJETIVOS	8
METODOLOGIA	10
Área de estudio	10
Época y frecuencia de muestreo	11
Caracterización del ambiente	11
Variables abióticas	11
Oferta del alimento <i>in situ</i>	12
Calidad del alimento	13
Caracterización de la comunidad de larvas de peces	14
Muestreo y análisis de ictioplancton	14
Análisis de dieta	14
Condición nutricional	15
Análisis de datos	18
RESULTADOS	21
A° Solís Grande como área de alimentación para larvas	21
Condiciones abióticas	21
Disponibilidad del alimento	23
Calidad del alimento	27
Caracterización de la comunidad de larvas	32
Abundancia y estadios de desarrollo	32
Composición taxonómica	36
Comunidad y su relación con el ambiente	38
Composición de la dieta	39
Condición nutricional	43
Incidencia alimentaria	43
Actividad enzimática AARS	44
AARS en relación a las condiciones ambientales	46
DISCUSIÓN	48
El estuario del A° Solís Grande como área de alimentación	48
Uso del estuario por los estadios tempranos de peces	51
Oferta estacional de alimento y condición nutricional	54
CONCLUSIONES	58
PERSPECTIVAS	59
BIBLIOGRAFÍA	60
ANEXOS	69
1- Potenciales presas	69
2- Nombres comunes de larvas colectadas	70
3- Composición de la dieta por especie	71
4- Abundancia y distribución de huevos de peces	72
5- Artículo: First record of an <i>Elops smithi</i> (Pisces: Elopidae) larva in a South American subtropical-temperate estuary.	73

INTRODUCCIÓN

Alimentación en larvas de peces: implicancias para la sobrevivencia

La variabilidad interanual en el reclutamiento (sobrevivencia de una cohorte anual al año de vida) es un proceso central en la regulación de la abundancia y dinámica poblacional de los peces (Fuiman y Werner 2002). Actualmente existe el consenso que dichas fluctuaciones responden fundamentalmente a variaciones en la sobrevivencia de los estadios tempranos, principalmente de huevos y larvas (Werner 2002). Una de las principales causas de mortalidad larval es la inanición (May 1974, Leak y Houde 1987), debido a que una alimentación deficiente disminuye la tasa de crecimiento e incrementa la vulnerabilidad de las larvas frente a los depredadores (Buckley 1984, Folkvord y Hunter 1986). Durante décadas y hasta el presente la mayoría de los estudios sobre reclutamiento larval se han enfocado a establecer cómo la presencia y cambios en el tipo de alimento durante el desarrollo larval condicionan su sobrevivencia, dando lugar a diferentes hipótesis y teorías aun vigentes y no excluyentes entre sí. Entre dichas hipótesis/teorías se encuentran (1) Hipótesis del Período Crítico (Hjort 1914). La misma establece que la falta de alimento durante la etapa de transición (período crítico) entre alimentación endógena (vitelo) y la exógena (presas), conduce a mortalidades masivas por inanición. (2) Teoría de Ajuste-Desajuste (Cushing 1975) propone que la cantidad de nuevos reclutas en ambientes templados dependerá de en qué medida coincidan espacial y temporalmente las larvas con la abundancia de presas en función del ciclo de producción del alimento. Si bien el mecanismo por el cual se explica la mortalidad (inanición o deficiencia alimentaria) es el mismo que la Hipótesis del Período Crítico, esta teoría la extiende a todo el período larval y no sólo a la etapa de transición alimentaria. Existen algunas evidencias empíricas que concuerdan con ello. Por ejemplo, Fortier y colaboradores (1995) observaron que en la Bahía Hudson (Canadá) las larvas de bacalao ártico (*Boreogadus saida*) absorbieron el vitelo y comenzaron a capturar las presas en el mismo período en dos años consecutivos. Sin embargo la abundancia y pico máximo en la presencia de sus principales presas (huevos y nauplios de copépodos) variaron sustancialmente en esos años. Esos autores concluyeron que los desoves serían relativamente fijos en esta especie mientras que la disponibilidad de su alimento es variable dando lugar a un ajuste o desajuste y con ello a fluctuaciones en el reclutamiento. 3) Hipótesis de crecimiento-mortalidad (Anderson 1988). La misma se

basa en que las larvas que crecen más rápido y presentan mayor tamaño alcanzan la metamorfosis a una edad más temprana. Como la predación en gran parte es dependiente del tamaño (Cowan et al. 1996), aquellos individuos que retarden su crecimiento se mantendrán durante más tiempo en las etapas vulnerables y acumularán mayor riesgo de predación. Esta teoría incluye la inanición o deficiencia alimentaria como causa de un bajo crecimiento pero no descarta otras tales como enfermedades. Por ejemplo, sobrevivieron al año los individuos de anchoíta *Engraulis japonicus* que presentaron mayor crecimiento en el estadio larval y durante la metamorfosis (Takahashi y Watanabe 2004).

Oferta del alimento en ambientes subtropicales y estuarinos

En ambientes subtropicales y estuarinos la oferta de zooplancton es más abundante en primavera y otoño, siguiendo el ciclo de producción primaria (Mann y Lazier 2006, Pérez-Ruzafa et al. 2004, Lara-López y Neira 2008); los desoves de los peces presentan una tendencia temporal similar (Miller y Kendall 2009, Fuiman y Werner 2002). Las larvas de peces se alimentan principalmente de copépodos y sus estadios de desarrollo (huevos, nauplios y copepoditos), larvas de invertebrados, tintínidos, y en menor grado de fitoplancton, y la preferencia por determinados grupos de presas tiende a ser especie-específica (Gerking 1994, Pepin y Penney 1997, Rodríguez-Graña et al. 2005, Islam et al. 2006, Vera et al. 2009a). El tamaño de las presas que consumen las larvas está comprendido principalmente entre 50 y 500 μm y su tamaño aumenta con el desarrollo larval (Pepin y Penney 1997, Rodríguez-Graña et al. 2005). Por ejemplo, larvas recién eclosionadas (menos desarrolladas) consumen huevos y nauplios mientras que larvas en estadios postflexión (más desarrolladas) depredan sobre copepoditos y copépodos adultos (Pepin y Penney 1997, Robert et al. 2011). Diversos estudios reportaron correlaciones entre la abundancia del ictioplancton y la producción primaria y/o la abundancia del zooplancton a lo largo del ciclo anual (Pepin y Penney 1997, Pérez-Ruzafa et al. 2004, Lara-López y Neira 2008). Sin embargo, estos resultados no consideraron que la sobrevivencia larval también requiere de alimento de buena calidad que asegure un buen desarrollo larval (Bell y Sargent. 1996, Fuiman y Werner 2002).

Se entiende por alimento de buena calidad aquel cuya composición química contiene los elementos esenciales para el normal desarrollo individual, por ejemplo

ácidos grasos, vitaminas y aminoácidos esenciales (Izquierdo et al. 2000, Dalsgaard et al. 2003). Los peces y en particular las larvas, requieren la incorporación a través de la dieta de los elementos esenciales ya que no los pueden sintetizar de *novo*, entre ellos los ácidos grasos altamente insaturados (HUFA por su sigla en inglés). La importancia de algunos HUFA como el ácido docosahexanoico (DHA, 22:6n-3), ácido eicosapentanoico (EPA; 20:5n-3) y ácido araquidónico (ARA, 20:4n-6) ha sido ampliamente estudiada en larvas de peces y juveniles en condiciones de laboratorio, concluyéndose que los mismos influyen en su desarrollo y sobrevivencia (Sargent et al. 1993, Sargent et al. 1999, Izquierdo et al. 2000, Koussoroplis et al. 2011). La importancia de estos HUFAs radica en que forman parte de los fosfolípidos de la bicapa lipídica de las membranas celulares, que son precursores de hormonas lipídicas y moléculas mediadoras del sistema nervioso central (Arts et al. 2009). Un incremento en HUFA en la dieta mejora el crecimiento larval (Salhi et al. 1997, Izquierdo 2005), mientras que dietas deficientes en HUFA, especialmente en DHA, conducen a una reducción en el crecimiento, alteraciones de comportamiento, disminución de la capacidad visual y de la capacidad de nado (Navarro y Sargent 1992, Bell et al. 1995). Esto se traduce indirectamente en una menor sobrevivencia por ineficiencia en la captura de presas o por la mayor susceptibilidad a los depredadores. Asimismo, es necesario mantener ciertas proporciones de HUFA en la dieta y en el organismo debido a la naturaleza competitiva de cada ácido graso en las reacciones bioquímicas. Por ejemplo, St John et al. (2001) observaron mayor crecimiento en larvas de bacalao alimentadas con nauplios con una proporción DHA/EPA = 47,5 en comparación con aquellas alimentadas con una dieta de menor proporción de DHA/EPA ($\approx 0,5$).

En el ambiente marino la síntesis de ácidos grasos se le atribuye al fitoplancton y éstos se transfieren a través de las redes tróficas (Arts et al. 2009), por lo que las larvas los incorporan mediante la ingesta de sus presas, principalmente vía el zooplancton. El contenido en ácidos grasos varía entre grupos taxonómicos del fitoplancton siendo algunos grupos ricos en DHA (e.g. prymnesiofitas y cryptomonas), otros ricos en ARA (e.g. eustigmatofitas y diatomeas) (Volkman et al. 1989, Dunstan et al. 1994). A su vez, los diferentes grupos de zooplancton modifican los porcentajes de ácidos grasos de acuerdo a su capacidad para metabolizarlos (Brett et al. 2009, Kainz et al. 2004, Tiselius et al. 2012). Por tanto, la sucesión ecológica de fitoplancton y zooplancton en los diferentes períodos cambia el contenido de ácidos grasos disponibles

para las larvas en función de los grupos dominantes de plancton (Dalsgaard et al. 2003) determinando así la calidad nutricional de un ambiente.

Índices de condición nutricional

La condición nutricional se refiere al estado fisiológico de un individuo y está determinado por el balance entre lo que ingiere y sus requerimientos energéticos y nutricionales. Los índices de condición nutricional permiten evaluar individualmente el estado nutricional de la larva y por tanto inferir si está bien alimentada y creciendo óptimamente (Jones 2002).

Los métodos tradicionales para evaluar condición nutricional en larvas se basan en el análisis del contenido estomacal (tipos de presa y su cuantificación) y en técnicas morfométricas (Díaz 2010). Este último método se basa en que las larvas que presentan una deficiencia alimentaria son típicamente más delgadas y presentan menor peso para una determinada talla. La desventaja del método es su baja sensibilidad y que los efectos de la desnutrición solamente son detectables luego de un tiempo prolongado (e.g. semanas) (Ferron y Leggett 1994, Jones 2002). El índice de incidencia alimentaria (porcentaje de larvas con contenido estomacal) puede ser considerado como una medida del éxito en la alimentación para una larva o un conjunto de larvas (Llopiz 2013) y por tanto ser utilizado como un indicador de condición nutricional. Este método es sencillo y de bajo costo pero presenta la desventaja que no permite inferir el crecimiento potencial futuro ya que se desconoce qué fracción de la biomasa ingerida es efectivamente asimilada y estará disponible para traducirse en crecimiento somático (Werner 2002).

Actualmente los índices bioquímicos son los más usados debido a su alta sensibilidad. Entre ellos se encuentra el que estima la proporción de ácidos nucleicos ARN:ADN (Clemmesen 1994, Chícharo et al. 2003, Höök et al. 2008, Vasconcelos et al. 2009, Díaz 2010). Este método se basa en que la cantidad de ADN se mantiene constante en una célula, mientras que la cantidad de ARN es proporcional a la tasa de síntesis proteica. De esta manera un mayor cociente refleja un mejor estado nutricional (Clemmesen 1994). Si bien el método es muy sensible, a su vez es complejo para ser aplicado debido a la inestabilidad del ARN durante la manipulación. Recientemente, se ha probado con éxito en zooplancton de agua dulce (cladóceros) y marino (copépodos)

y bajo condiciones *in situ* el empleo de la actividad específica del grupo de enzimas aminoacil-ARNt sintetetasas (AARS) como indicador de crecimiento somático (Yebra y Hernández-León 2004, Yebra et al. 2005, Yebra et al. 2006, Herrera et al. 2012). Dicho método se basa en que el grupo de enzimas AARS catalizan el primer paso en la síntesis de proteínas, y la actividad específica de éstas presenta una elevada correlación positiva con el crecimiento (Chang et al. 1984). Este método ha sido validado experimentalmente y fue comparado exitosamente con otros métodos estándares de determinación de crecimiento y condición nutricional en copépodos (e.g. *Calanus helgolandicus*, Yebra et al. 2005). También permite diferenciar copépodos en dormancia (metabolismo basal) de aquellos metabólicamente activos (Yebra et al. 2006). Además presenta como ventajas que es simple y lo más importante determina el crecimiento somático como respuesta a la ingesta en un tiempo anterior inmediato (24 h; Yebra y Hernández-León 2004).

La mayoría de los estudios que evalúan la condición nutricional y crecimiento de las larvas en función de la abundancia y calidad de la dieta se basan en condiciones experimentales (Izquierdo et al. 2000, St. John et al. 2001, Rossi-Wongtschowski et al. 2003). Son pocos los estudios que evalúan los efectos de la abundancia del alimento en la condición nutricional larval en el ambiente natural (Chícharo et al. 2003, Höök et al. 2008, Díaz et al. 2009, Canino et al. 1991), y menos frecuentes son aquellos que incorporan la ocurrencia de alimento de buena calidad en el ambiente natural (Paulsen et al. 2011, Paulsen et al. 2012).

El papel de los estuarios como áreas de cría de peces

Los estuarios y zonas costeras son importantes áreas de cría para muchas especies de peces de relevancia ecológica y económica (Beck et al. 2001, Able 2005). Su importancia radica en que son ambientes muy productivos y presentan una elevada oferta de alimento (Kjerfve 1994). Una de las características que permite identificar a un sitio como lugar de cría, es la presencia de estadíos tempranos de peces. Las larvas y los juveniles de algunas especies toleran y se adaptan a la variabilidad abiótica de estos hábitats (e. g. variaciones en salinidad) beneficiándose de una buena oferta de alimento adecuado para asegurar tasas de crecimiento altas y maximizar la exportación de reclutas a los hábitats de los adultos (Gibson 1994, Beck et al. 2001).

Debido a la variabilidad en las condiciones abióticas sólo algunas especies se pueden adaptar a las zonas estuarinas, por lo tanto la diversidad de larvas es moderada a baja (Pérez-Ruzafa et al. 2004, Harris y Cyrus. 2000). Sin embargo, aquellas especies adaptadas a estos ambientes alcanzan abundancias elevadas (Day et al. 1989). En estuarios subtropicales, las variables que influyen en la presencia, abundancia y ocurrencia de larvas y juveniles de peces son principalmente la temperatura, la biomasa del fitoplancton y del zooplancton y la época de desove (Pérez-Ruzafa et al. 2004, Lara-López y Neira 2008, Acuña et al. 2010). A una escala de tiempo más corta (e.g. semanal) la presencia de larvas puede ser fuertemente influenciada por la salinidad, la turbidez y la profundidad (Harris y Cyrus 2000).

Antecedentes sobre ictioplancton en Uruguay y contribución del presente estudio

En Uruguay existe evidencia de la ocurrencia de desoves de especies marinas y de la presencia de estadios larvales de varias especies de peces en el estuario del Río de la Plata. Algunas especies estarían asociadas a la parte media del estuario (e.g. *Micropogonias furnieri* (corvina), *Brevoortia aurea* (lacha), *Gobiosoma parri* (gobido) mientras que otras estarían asociadas a la región más externa (e.g. *Engraulis anchoita* (anchoita), *Peprilus paru* (palometa ñata), *Trachurus lathami* (surel) (Acha 1994; Acha y Macchi 2000, Macchi et al. 2002, Berasategui et al. 2004, Vera 2011, Cambon 2011). *Micropogonias furnieri* y *B. aurea* desovan todo el año pero presentan el principal pico de desove en primavera y un segundo pico en otoño (Acha y Macchi 2000, Macchi et al. 2002, Braverman et al. 2009). Otras especies tales como *P. paru*, *Paralichthys orbignyanus* han sido escasamente estudiadas. En dichos estudios se han observado huevos, larvas y hembras reproductivamente activas a finales de primavera y verano en ambientes marinos (Cerqueira y Haimovici 1990, Berasategui et al. 2004, López Cazorla 2005). *Gobiosoma parri* desova en ambientes estuarinos principalmente en primavera y verano (Acha 1994, Berasategui et al. 2004).

Las zonas estuarinas de los arroyos que desembocan en la costa rioplatense han sido propuestas como áreas sensibles para el desarrollo pesquero basado en la presencia permanente de especies de relevancia económica en estado adulto y juvenil (Richly 2004, Retta et al. 2006, Defeo et al. 2009, Acuña et al. 2010, Muñoz et al. 2012). Por ejemplo, en la zona estuarina del A° Pando y A° Solís Grande se ha registrado la presencia de juveniles, principalmente de *Odontesthes* sp. (pejerrey), *Platanichthys*

platana (sardina), *B. aurea*, *M. furnieri* (Acuña et al 2010, Muñoz et al 2012). El conjunto de dicha información estaría señalando que estas zonas son sitios de cría (Richly 2004, Retta et al. 2006). En arroyos costeros hasta la fecha no se han realizado estudios dirigidos al ictioplancton, y solo en un caso las larvas registradas fueron obtenidas como fauna acompañante en un estudio enfocado al mesozooplancton (Cervetto 1987).

Respecto a la alimentación en larvas, los antecedentes con los que se cuenta para el Río de la Plata se han basado en la ecología trófica de larvas de corvina, de surel y de lacha, destacándose como principales presas a los tintínidos en el caso de la corvina y los nauplios y copepoditos para el surel y la lacha (Vera et al. 2009a, b, Vera 2011). Las larvas de estas especies presentaron un elevado índice de incidencia alimentaria, sugiriendo una buena condición nutricional (Vera et al. 2009a, b, Vera 2011).

Esta Tesis analizó la condición nutricional de las larvas de peces teniendo en cuenta la disponibilidad y la calidad de su alimento bajo condiciones naturales en el estuario del A° Solís Grande, para evaluar este ambiente como sitio de alimentación y desarrollo de larvas de peces marino-estuarinos. Se evaluó el grado de ajuste que existe entre la abundancia de larvas y la abundancia y calidad de sus presas durante una temporada reproductiva. La condición nutricional se determinó con una combinación de herramientas tradicionales (incidencia alimentaria) y bioquímicas (actividad enzimática). Esta es la primera vez que dicho método enzimático es aplicado al estudio de las respuestas eco-fisiológicas en larvas de peces. Este estudio también analizó la composición de la comunidad de larvas de peces y sus principales factores estructuradores teniendo en cuenta la escala estacional e intraestacional, así como aspectos de la ecología trófica de las mismas. Por último este trabajo contribuyó a ampliar el número de especies de peces registradas en Uruguay (Anexo 5).

OBJETIVOS E HIPÓTESIS

Las causas que condicionan negativamente la sobrevivencia larval consideran a la inanición o baja calidad del alimento como los principales factores. En este trabajo se propone como hipótesis que:

la sobrevivencia de las larvas es favorecida por una óptima condición nutricional y crecimiento somático, y estas respuestas son máximas bajo condiciones de alta abundancia de alimento de buena calidad. Por ello el período de máxima abundancia larval coincidirá con momentos de buena disponibilidad de alimento y cuando su composición bioquímica sea rica en ácidos grasos esenciales.

En función de esta hipótesis se espera que:

- 1.- los períodos de mayor abundancia de larvas coincidan con los períodos de mayor cantidad de sus potenciales presas y de mejor calidad nutricional.
- 2.- en los períodos en que la disponibilidad de potenciales presas sea mayor y su calidad nutricional mejor, las larvas evidenciarán una mejor condición nutricional.

Objetivo General

El objetivo general de este trabajo fue determinar la relación entre la oferta de alimento (calidad y abundancia) y la condición nutricional en larvas de peces en el estuario del Arroyo Solís Grande durante una temporada reproductiva y caracterizar períodos o condiciones más favorables para su sobrevivencia.

Objetivos Específicos

- (1) Caracterizar el ambiente abiótico en el área de estudio en términos de variables físico-químicas del agua en primavera, verano y otoño de una temporada reproductiva.
- (2) Determinar la oferta (tipo y abundancia) y la calidad (composición de ácidos grasos) de presas que ocurren en el área de estudio en la primavera, verano y otoño de una temporada reproductiva.

(3) Determinar la abundancia y la estructura de la comunidad larval y los principales factores ambientales estructuradores en el área de estudio en primavera, verano y otoño de una temporada reproductiva.

(4) Analizar la composición de la dieta, la selectividad del alimento y la condición nutricional de las larvas en cada período y especie.

(5) Relacionar la abundancia de larvas, la oferta de alimento, la calidad del alimento y la condición nutricional larval en primavera, verano y otoño de una temporada reproductiva.

METODOLOGÍA Y ÁREA DE ESTUDIO

Este estudio se enfocó en la zona estuarina del A° Solís Grande, dada su importancia como hábitat para peces y a la existencia de estudios previos sobre la comunidad ictícola y zooplanctónica. La estrategia general de este estudio incluyó una descripción físico-química de dicha zona y la evaluación de la condición nutricional de las larvas de peces allí presentes teniendo en cuenta tres períodos consecutivos en una temporada reproductiva: primavera, verano y otoño. Para ello se determinaron 1) las características físico-químicas de la columna de agua (temperatura, salinidad, oxígeno disuelto y transparencia), 2) la disponibilidad (abundancia y biomasa) de presas del micro y mesozooplankton, 3) la calidad (contenido de ácidos grasos) de las presas, y 4) la condición nutricional y crecimiento somático utilizando como indicadores la incidencia alimentaria de la comunidad larval y la actividad enzimática individual de cada larva.

Área de estudio

El estuario del A° Solís Grande (SG, Fig. 1) es un arroyo que desemboca en el estuario del Río de la Plata (RDP). La desembocadura del arroyo presenta escasa pendiente y la comunicación con el RDP es permanente permitiendo el intercambio de agua entre ambos cuerpos. Al igual que otros ambientes estuarinos, presenta una alta dinámica temporal y espacial en las condiciones ambientales, específicamente en la salinidad, la temperatura y la turbidez del agua (Gómez-Erache et al. 2000). Los principales forzantes que influyen sobre este ambiente son la descarga fluvial, la onda de marea oceánica y los vientos que soplan sobre la superficie del agua. El viento en esta región predomina desde el SE en verano y NE en invierno (Nagy et al. 1997). Sin embargo, a una escala menor (e.g. de días) el viento cambia de dirección continuamente (Gómez-Erache et al. 2000, Calliari et al. 2001). No existen datos para las mareas astronómicas del SG pero el área adyacente (RDP) se caracteriza por presentar un régimen astronómico micromareal (0,3 m) y semidiurno (Nagy et al. 1997).

En el estuario del SG se realizaron estudios que abordaron diversos aspectos del plancton (Cervetto 1987, Gómez-Erache et al. 2000, Calliari et al. 2001, Giménez y Torres 2002). El zooplankton está compuesto principalmente por copépodos y sus estadíos de desarrollo, misidáceos, quetognatos, anfípodos, isópodos, larvas de

decápodos, cirripedios, bivalvos y poliquetos (Cervetto 1987, Gómez-Erache et al. 2000). Respecto a los peces, predominan principalmente juveniles y en menor medida adultos de pejerrey, sardina de agua dulce, lenguado, lisa (*Mugil* sp.), lacha y corvina. Ocasionalmente se encuentran especies de agua dulce (e.g. *Cyprinus carpio*) o visitantes marinos (e.g. *Urophycis brasiliensis*) (Giménez y Verocai 2001, Retta et al. 2006, Gurdek et al. 2011, Muñoz et al. 2012).

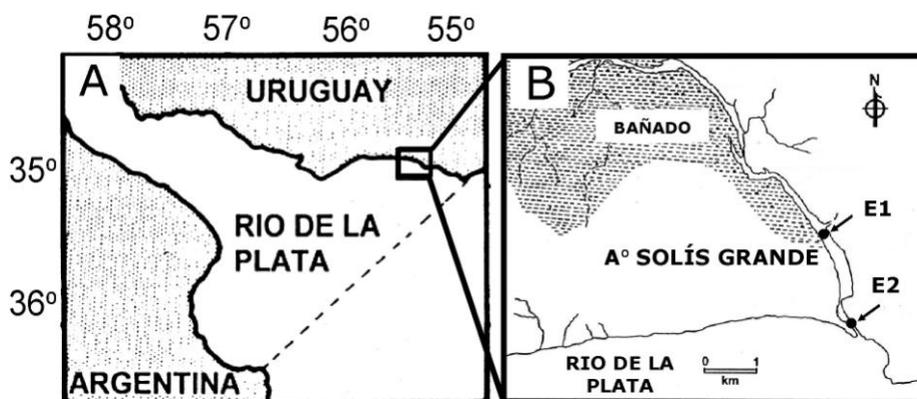


Figura 1. Área de estudio y ubicación de las estaciones de muestreo (E1 y E2). Modificado de Gómez-Erache et al 2000.

Época y frecuencia de muestreo

Los muestreos de larvas y sus potenciales presas así como el registro de variables ambientales se realizaron durante la principal época reproductiva de los peces estuarinos-marinos de la región (primavera, verano y otoño; Cousseau y Perrota 2000), pero se contempló la variabilidad natural del ambiente a escala diaria. Por ello el muestreo se realizó día por medio: en primavera entre el 21 y el 28 de setiembre de 2009, en verano entre el 14 y 20 de enero y en otoño entre el 19 y 27 de marzo de 2010. Este estudio solo se centró en la zona de influencia marina del SG. Para ello se tomaron muestras en dicha zona, en dos sitios separados unos 1,5 km uno del otro (Fig. 1).

Caracterización del ambiente

Variables abióticas

En cada estación, día y período de muestreo se realizaron mediciones *in situ*. Las variables físico-químicas consideradas fueron: profundidad (m), temperatura (°C), oxígeno disuelto (mg L^{-1}) y salinidad (Multiparámetro YSI plus). Dichas medidas se

tomaron en la superficie y cerca del fondo. Se realizaron perfiles de radiación fotosintéticamente disponible (PAR; Li-cor, LI-250) para calcular el coeficiente de extinción de la luz (K_d).

Oferta del alimento *in situ*

La disponibilidad de fitoplancton se consideró como un indicador indirecto de alimento y se estimó mediante la cuantificación de la clorofila-a (mg m^{-3}). Las muestras de agua se tomaron con botellas Hydrobios justo bajo la superficie y cerca del fondo. En el laboratorio se cuantificó la clorofila-a total y la de la fracción de fitoplancton menor a $10 \mu\text{m}$ por fluorometría (Parsons et al. 1984).

La colecta de microzooplancton se realizó con botella muestreadora Hydrobios de 5 L y se concentró con un tamiz de $23 \mu\text{m}$. Las muestras se preservaron en formaldehído 4% neutralizado con bórax. Por tanto, en el presente trabajo el término microzooplancton se refiere a los organismos de tamaño $> 23 \mu\text{m}$. En el laboratorio se identificó y cuantificó su abundancia (ind L^{-1}) y se midió el largo y ancho máximo de los organismos con reglilla ocular bajo microscopio invertido.

La colecta del mesozoplancton se realizó con una red de arrastre de plancton de $117 \mu\text{m}$, con un flujómetro para estimar el volumen de agua filtrada. Las muestras se preservaron en formaldehído 4% y bórax. En el laboratorio se identificó y cuantificó la abundancia del mesozoplancton (ind m^{-3}), se midió el largo y ancho máximo de las especies más representativas con reglilla ocular bajo lupa estereoscópica. Se identificaron y midieron los estadios de desarrollo de las dos especies dominantes de copépodos: *Acartia tonsa* y *Paracalanus* sp.

A partir de las medidas corporales realizadas (largo total y largo de prosoma) se estimó la biomasa individual de los copépodos (huevos, nauplios y adultos), principales ítemes que componen la dieta de larvas de peces. Se estimó la densidad de biomasa ($\mu\text{gC m}^{-3}$) de las dos especies más abundantes *Acartia tonsa* (Berggreen et al. 1988) y *Paracalanus* sp. (Davis 1984) utilizando la biomasa individual y la abundancia *in situ*. Como los huevos y nauplios no fueron identificados a nivel de especie, para el cálculo de biomasa individual se utilizó el factor de conversión de la especie más abundante del día correspondiente (Davis 1984, Berggreen et al. 1988).

Calidad del alimento

La calidad del alimento se determinó en base al contenido y concentración de ácidos grasos en el material orgánico particulado (MOP) (i) y en los principales grupos del mesozooplancton (ii).

(i) La calidad del MOP se determinó a partir del perfil de ácidos grasos en dos fracciones del seston, MOP_{total} y de la fracción del MOP $< 10 \mu m$ ($MOP_{<10}$). El MOP se colectó con botella Hydrobios de 5 L. La fracción total se colectó sobre un filtro GF/F prequemado; la fracción $< 10 \mu m$ se filtró previamente por un tamiz de $10 \mu m$ y luego se colectó sobre un filtro tipo GF/F prequemado. Los filtros se preservaron de forma inmediata en nitrógeno líquido. La extracción de lípidos se realizó mediante una mezcla 2:1 de cloroformo y metanol según el método de Folch et al. (1957). Una solución de éster metílico del ácido tricosanoico en metanol fue agregado a cada vial como estándar interno. Las muestras de lípidos fueron trans esterificadas por cloruro de acetilo en metanol. Los ésteres metílicos de ácidos grasos se analizaron por cromatografía de gases acoplado a espectrometría de masa (Agilent 6890N MS 5973 Inert, con inyector automático). El cromatógrafo de gases está equipado con una columna (100 m, ID 0,2 μm , espesor de película 0,25 mm) con helio como gas portador a un caudal constante de $0,7 \text{ ml min}^{-1}$. El programa de temperatura del horno fue inicialmente $60 \text{ }^\circ \text{C}$ con un incremento de temperatura de $25 \text{ }^\circ \text{C min}^{-1}$ hasta $200 \text{ }^\circ \text{C}$, que se mantuvo durante 10 minutos, seguido por un segundo incremento de temperatura de $5 \text{ }^\circ \text{C min}^{-1}$ hasta $250 \text{ }^\circ \text{C}$, que se mantuvo durante 3 minutos. La espectrometría de masas se llevó a cabo en el modo de control de iones selectivo mediante el monitoreo de iones característicos $m/z = 55, 74, 79$ y 81 . La entrada de vaporización de temperatura programable se hizo funcionar en el modo sin división con el programa de evaporación que va desde 60 hasta $300 \text{ }^\circ \text{C}$ con un incremento de temperatura de $72 \text{ }^\circ \text{C min}^{-1}$ y se mantuvo a $300 \text{ }^\circ \text{C}$ durante 2 minutos. Los picos fueron identificados usando 5 concentraciones de cada uno de los ácidos grasos (total 37 componentes, Supelco). La extracción de lípidos se realizó en Facultad de Ciencias mientras que los ésteres metílicos de ácidos grasos se analizaron en el Laboratorio Tecnológico del Uruguay (LATU).

(ii) La composición de ácidos grasos del mesozooplancton dominante se analizó en copépodos (*Acartia tonsa* y *Paracalanus* sp.), cladóceros (*Evadne* sp. y *Pleopis* sp.) y nauplios de cirripedios. El mesozooplancton se colectó con una red de plancton de 117

µm y se almacenó en una tarrina de 10 litros. En cada estación se tomaron 3 réplicas y cada muestra se concentró sobre una malla de 100 µm la que fue inmediatamente congelada con nitrógeno líquido. En el laboratorio y bajo lupa estereoscópica se separó un número conocido de individuos de cada grupo por malla, y el contenido de ácidos grasos para cada muestra se determinó según la descripción anteriormente mencionada.

Caracterización de la comunidad de larvas de peces

Muestreo y análisis de ictioplancton

Las larvas de peces se colectaron con dos muestreadores i) rastra liviana adaptada a ambientes someros y equipada con malla de 500 µm (Steffe 1999), ii) red cónica pelágica equipada con malla de 500 µm. El uso conjunto de ambos muestreadores aseguró la colecta de larvas distribuidas en la columna de agua (red cónica) y de aquellas que se encuentran cerca del fondo (rastra). En cada red se incluyó un flujómetro para estimar el volumen de agua filtrada. Dos set de muestras fueron colectados en cada estación; las larvas del primer set fueron separadas inmediatamente a la captura y congeladas en nitrógeno líquido para la determinación de la actividad enzimática; el segundo set fue preservado en formaldehído 4% neutralizado con bórax para determinar la abundancia larval (ind 100m⁻³) por taxa, el estadio de desarrollo (saco vitelino, preflexión o postflexión), talla corporal y el contenido estomacal. Adicionalmente se cuantificó la abundancia de huevos (huevos 100m⁻³) y los resultados se presentan en el Anexo 4.

Análisis de dieta

Para conocer el espectro de las presas ingeridas por las larvas se analizó su contenido estomacal. La disección del estómago se realizó bajo lupa estereoscópica con aguja entomológica sobre un portaobjeto. El contenido estomacal se identificó taxonómicamente bajo microscopio. Se determinó el número y tipo de presas. Se calculó por especie e individuo y por período la frecuencia de ocurrencia de cada presa en los estómagos (% F) y la frecuencia de cada ítem respecto al total de ítems presas (% N). El producto de estos dos índices resulta un indicador de la importancia relativa de cada ítem (% IRI, índice de importancia relativa) (Laroche 1982):

$$IRI = \%F\%N$$

La selectividad de una presa implica que la frecuencia con que esa presa es encontrada en el estómago de la larva es mayor a la frecuencia de esa presa en su ambiente natural (Chesson 1978). Para evaluar la selectividad se utilizó el índice de Chesson (1978):

$$\alpha_i = (d_i/p_i) / \sum (d_j/p_j) \text{ para } i = 1 \dots N$$

dónde α_i es la selectividad, N es el número de ítems presa en los estómagos de la especie de depredador considerada, (d_j/p_j) es la proporción de la presa j en la dieta (d_j) y en el plancton (p_j), y $\sum (d_i/p_i)$ es la suma de esta proporción para todos los taxa presa involucrados. Los valores de este índice varían entre 0 y 1, siendo más selectivo con una presa cuanto mayor sea el α_i . Valores del índice mayores al valor crítico $1/\alpha$ indican una selección positiva, siendo α el número total de potenciales presas.

Condición nutricional

La condición nutricional de las larvas se estimó a través de la incidencia alimentaria de las larvas y un índice enzimático.

La incidencia alimentaria (%IA) se estimó como el porcentaje de larvas con contenido estomacal para cada especie y periodo.

El índice enzimático propuesto en este estudio estuvo basado en la actividad de las aminoacil ARNt sintetasas (AARS). Éstas son un grupo de enzimas que catalizan el primer paso en la síntesis de proteínas y presentan una elevada correlación positiva con el crecimiento (Chang et al. 1984). Como índice de condición nutricional se estimó la actividad específica (actividad de la enzima por mg de proteína corporal) de estas enzimas siguiendo el método propuesto por Yebra y Hernández-León (2004) al cual se le hicieron algunas modificaciones (ver siguientes párrafos).

La técnica está basada en que durante la adición del aminoácido (aa) al ARNt por las AARS se libera pirofosfato inorgánico (PPi), y la liberación de PPi produce la oxidación del NADH mediante una reacción acoplada, por lo tanto el mismo puede ser visualizado en un espectrofotómetro como una disminución de la absorbancia en el tiempo (Chang et al. 1984).

La figura 2 resume el procedimiento seguido, el cual se realizó en el Laboratorio de Físico-Química Biológica de la Facultad de Ciencias. Brevemente, cada larva fue descongelada y su tejido homogeneizado en 1 ml de buffer Tris-HCl a pH 7,8, con sonicador de ultrasonido (1 min.) a 0 °C. El homogenizado se centrifugó (0 °C, 10 min, 3360 rcf) y el sobrenadante se subdividió en dos partes, una para la determinación de AARS y la otra para estimar la concentración de proteínas en la muestra (Fig. 2). Para la determinación de la AARS, a diferencia de lo especificado en el protocolo de Yebra y Hernández-León (2004), se utilizó un lector múltiple de placas (Thermo, Varioskan) en lugar de un espectrofotómetro estándar. El lector múltiple permite analizar varias muestras simultáneamente por lo que el tiempo de análisis es menor y permite utilizar volúmenes más pequeños de muestra y reactivos. Por tanto, la actividad de la enzima en este caso se estimó utilizando 150 µL del sobrenadante y 50 µL del reactivo PPI (Sigma P7275) y se observó el decaimiento en la absorbancia de éstos a 340 nm (10 min, 37 °C). El valor del paso óptico multiplicado por la absorptividad ($\epsilon \cdot l$) en el lector de placas depende del volumen de la muestra que se analiza y del tipo de microplaca. Por tanto, se realizó una curva de calibración con concentraciones conocidas de NADH utilizando el mismo volumen que en la mezcla medida (200 µL) y microplacas con fondo plano. El valor de la pendiente de la curva fue el utilizado en los cálculos. La tasa de oxidación del NADH (región lineal inicial de la curva absorbancia vs minutos, $dA \text{ min}^{-1}$) fue convertida a PPI liberado utilizando la siguiente ecuación:

$$\text{nmol PPI h}^{-1} \text{ mL}^{-1} = (dA \text{ min}^{-1} 10^3 60 V_h) (V_{\text{rm}} 2,52 2)^{-1}$$

dónde V_{rm} es el volumen de reacción de la mezcla (ml), $2,52 = \epsilon \cdot l$ es la absorptividad del NADH a 340 nm (calculado para microplacas de fondo plano y 200 µl de volumen de mezcla) y 2 es el número de moles de β -NADH oxidado por mol de PPI consumido.

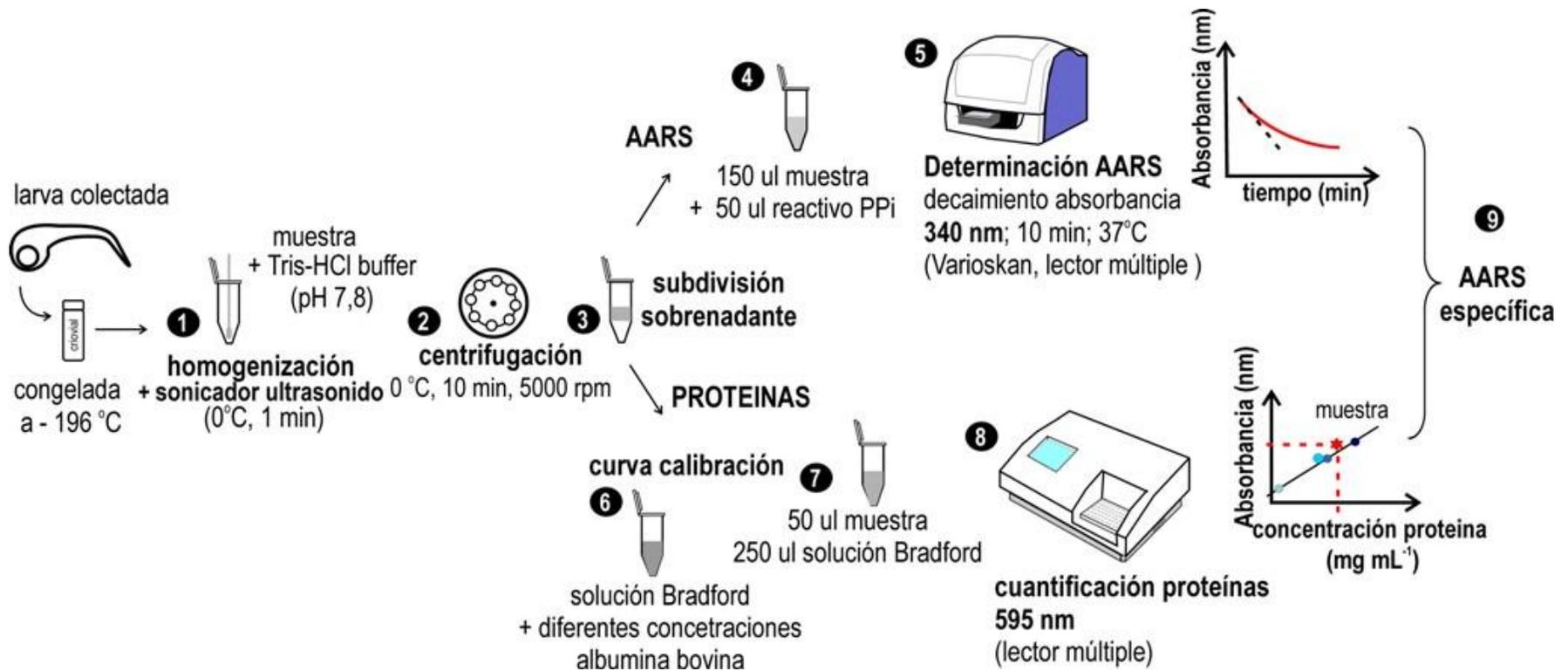


Figura 2. Esquema con la secuencia de pasos para determinar la actividad enzimática AARS y la cuantificación proteica en larvas de peces (modificado de Rodríguez-Graña et al. 2012)

La actividad AARS determinada en el laboratorio fue corregida por la temperatura *in situ* (Yebra et al. 2005):

$$\text{AARS}_{\text{situ}} = \text{AARS}_{\text{incubación}}^{[1/(Ea T_{\text{incubación}} - T_{\text{situ}})]/R}$$

dónde la $\text{AARS}_{\text{incubación}}$ es la actividad de la enzima a la $T_{\text{incubación}}$ ($310 \text{ °K} = 37 \text{ °C}$), $\text{AARS}_{\text{situ}}$ es la actividad enzimática a la temperatura *in situ* (en °K), R la constante de gas ($1,987 \text{ cal K}^{-1} \text{ mol}^{-1}$) y Ea la energía de activación de las enzimas ($8,57 \text{ cal mol}^{-1}$).

El contenido proteico de las larvas se determinó siguiendo el método de Bradford (1976). Para ello se utilizó 50 μl del sobrenadante (muestra) y 250 μl del reactivo Bradford y se midió la absorbancia a 595 nm en un lector de placas (Thermo scientific varioskan). Se realizó una curva de calibración con concentraciones conocidas de proteína de albumina bovina para cuantificar la proteína en las larvas.

Finalmente la actividad específica se obtuvo como la actividad corregida por la temperatura *in situ* y estandarizada por el contenido proteico: $\text{AARS}_{\text{situ}} / \text{mg proteína}$ (Fig. 2).

Análisis de datos

Para evaluar cambios en el tiempo de todas las variables (abióticas, bióticas y condición nutricional) se realizaron comparaciones entre períodos utilizando el test de Kruskal-Wallis y de Mann Whitney ($p < 0,05$). No se pudieron realizar comparaciones especie-específicos entre períodos debido a que no siempre las mismas especies estuvieron presentes en todos los períodos. Asimismo, se realizaron comparaciones entre días de cada período utilizando las pruebas de Kruskal-Wallis y de Mann Whitney ($p < 0,05$). Para ello se agruparon las muestras de todas las estaciones y profundidad de cada día. En el caso del mesozooplankton no se agruparon considerando distintas profundidades debido a que los arrastres fueron oblicuos e integraron toda la columna de agua.

Para el análisis de la comunidad de ictioplancton se categorizó cada especie de acuerdo al grado de utilización de los ambientes estuarinos durante su ciclo de vida en: marinas (M), marino-estuarino oportunistas (O), estuarinas (E) y dulce-acuícolas (D) (Elliot et al. 2007). En este estudio la categoría estuarino (E) incluye aquellas especies que desovan en estuarios, pero no necesariamente cumplen todo su ciclo de vida dentro de ellos. La información que permitió caracterizar las especies encontradas se basó en bibliografía

(Cousseau y Perrota 2000, Acha y Macchi 2000, Vizziano et al. 2002, Macchi et al. 2003, Berasategui et al. 2004, Muñoz 2012).

Se analizó la estructura de la comunidad de ictioplancton mediante análisis de agrupamientos jerárquicos y ordenamiento multi-dimensional (MDS) basados en una matriz de similitud de Bray-Curtis (Bray y Curtis 1957). Dicha matriz se definió en base a las abundancias estandarizadas (ind. 100 m⁻³) y transformadas con raíz cuarta (Clarke y Warwick 1994). Los grupos fueron definidos utilizando como umbral de corte el promedio de la matriz de similitud (Arancibia 1988).

Se evaluó la relación entre la abundancia total de larvas y las condiciones ambientales con una regresión múltiple *forward stepwise*. Para ello se correlacionó la abundancia total de larvas (variable dependiente) y las variables ambientales (variables independientes/indicadoras) más relevantes: temperatura, salinidad, oxígeno disuelto, clorofila-a total, biomasa de copépodos, biomasa de nauplios, abundancia de microzooplancton.

La relación entre la presencia de especies y las condiciones ambientales durante todo el período estudiado (primavera a otoño) se analizó mediante el procedimiento BIO-ENV (Clarke y Ainsworth 1993). Dicho procedimiento consiste en relacionar mediante el coeficiente de Spearman una matriz de similitud de las abundancias por especie en cada punto de muestreo y la matriz de similitud de variables ambientales en los mismos puntos. La matriz de similitud basada en las abundancias de las especies se construyó según el índice de Bray-Curtis, con las abundancias estandarizadas y transformadas con raíz cuarta. Se incluyeron las especies con abundancia > 5% y que aparecieron al menos en dos estaciones. La matriz de similitud basada en las variables ambientales se construyó considerando la distancia euclideana según los valores de las variables más relevantes: temperatura, salinidad, oxígeno disuelto, clorofila-a total, biomasa de copépodos, biomasa de nauplios, abundancia de microzooplancton. Dichos valores fueron estandarizados y transformados con $[\log(x+1)]$. La variable o la combinación de variables ambientales que presentaron el máximo de correlación (Z) se consideraron como aquellas que mejor explicaron la distribución de las especies observadas (Clarke y Ainsworth 1993).

Para el análisis de la condición nutricional basado en el índice enzimático, se realizó primero una regresión lineal entre las AARS y el largo corporal para el total de las especies y

para la especie *P. paru* (por ser ampliamente dominante en uno de los períodos). Esta información permitió evaluar el efecto del tamaño individual sobre la tasa metabólica. En caso de encontrarse una correlación significativa entre dichas variables se eliminó el efecto alométrico. Para ello se estimaron los residuos de la regresión AARS vs. tamaño los cuales fueron posteriormente utilizados en los análisis siguientes que involucraran a la AARS (AARS-sc).

Se exploró el efecto de las condiciones ambientales (alimento y condiciones abióticas) en la actividad enzimática de las larvas mediante 1) correlación de Pearson. Esta correlación se realizó entre las AARS del total de las larvas y de *P. paru* (especie con mayor número de individuos analizados) vs. cada una de las variables ambientales. 2) análisis de componentes principales (PCA) basado en la matriz de correlación (centrado y estandarizado para adaptar las variables a una escala común) que incluyó la AARS para el total de las especies, para *P. paru* y las variables ambientales más relevantes: temperatura, salinidad, oxígeno disuelto, total clorofila-a, biomasa de copépodos, biomasa de nauplios, abundancia de microzooplancton, % HUFA y DHA/EPA en MOP, % HUFA y DHA/EPA en copépodos, abundancia de *P. paru* y abundancia total de larvas. La correlación con la abundancia de larvas se incluyó en este análisis para evaluar posibles procesos de denso-dependencia (e.g. competencia).

RESULTADOS

A° Solís Grande como área de alimentación para larvas de peces

Condiciones abióticas

El A° SG y el Río de la Plata estuvieron conectados durante todo el estudio. La profundidad promedio de las estaciones de muestreo para todo el estudio fue $2 \pm 1,3$ m (media \pm ds), y varió entre 0,5 y 4,7 m.

La temperatura promedio del agua fue $19,8 \pm 4,6$ °C. La temperatura fue menor en primavera ($14,0 \pm 1,3$ °C) que en verano ($24,1 \pm 1,1$ °C) y otoño (Mann-Whitney; $p < 0,01$; $N = 49$) (Fig. 3). Las variaciones diarias de temperatura dentro de cada período fueron escasas en la primavera y otoño, mientras que en verano se registraron variaciones significativas (Mann-Whitney; $p < 0,05$; $N = 8$) (Fig. 4).

La salinidad promedio en todo el período bajo estudio fue $11,9 \pm 5,9$ (rango: 1,7 - 27,8) y no se registraron diferencias entre períodos (Kruskal-Wallis; $p > 0,05$; $N = 50$) (Fig. 3). Se registraron variaciones diarias significativas en el verano y en el otoño (Mann-Whitney; $p < 0,05$; $N = 8$, Fig. 4), y se evidenciaron intrusiones de agua más salobre al estuario así como eventos de descarga de agua dulce.

El promedio del oxígeno disuelto para todo el estudio fue $7,9 \pm 1,9$ mg L⁻¹. El oxígeno disuelto fue mayor en primavera que en los demás períodos (Mann-Whitney; $p < 0,01$; $N = 49$), y en general fueron concentraciones altas (Fig. 3). La variación entre días fue significativa únicamente en el otoño (Mann-Whitney; $p < 0,05$; $N = 8$) (Fig. 4).

El coeficiente de extinción de la luz promedio para todo el estudio fue $0,59 \pm 0,26$ m⁻¹. No se registraron diferencias significativas entre períodos (Kruskal-Wallis; $p > 0,05$; $N = 24$), aunque fue levemente más transparente en primavera ($K_d = 0,38 \pm 0,27$ m⁻¹). No se registraron diferencias entre días dentro de un mismo período (Mann-Whitney; $p > 0,05$; $N = 8$ en todos los casos).

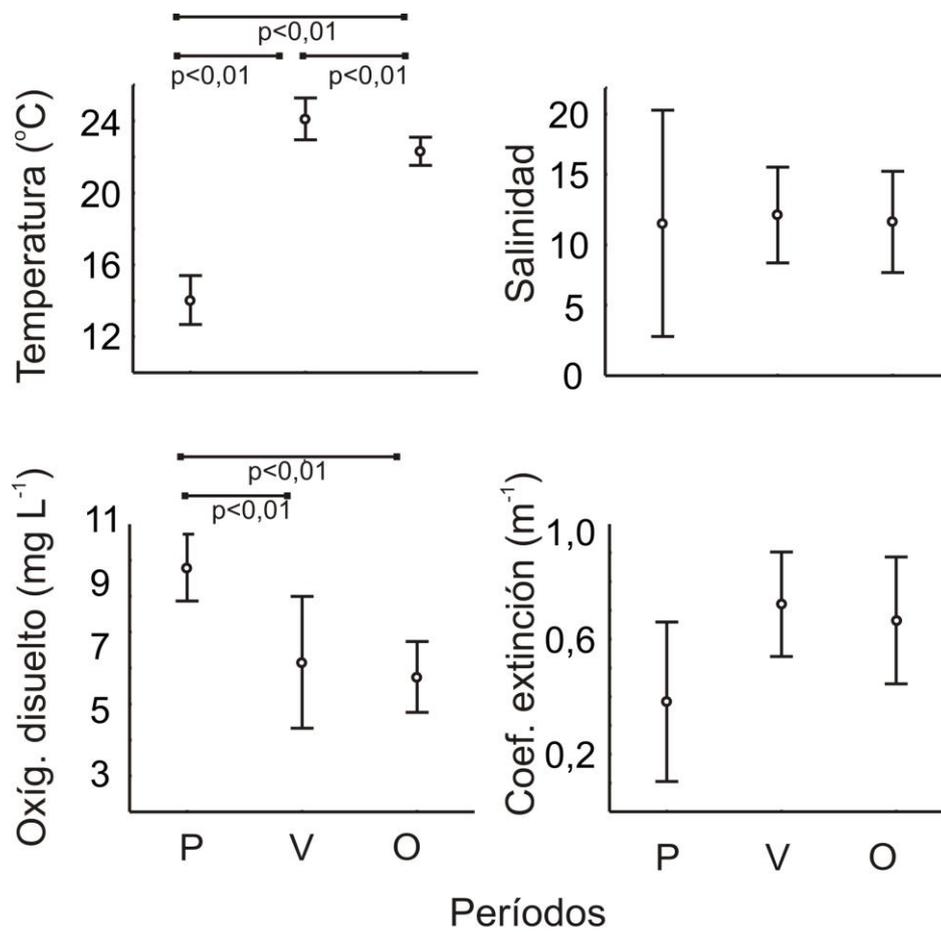


Figura 3. Variables abióticas consideradas en el estudio: temperatura (°C), salinidad, oxígeno disuelto (mg L⁻¹), coeficiente de extinción de la luz (m⁻¹). Las barras horizontales indican diferencias significativas según el test de Mann-Whitney. Debajo de cada barra se indica el valor de p. P: primavera, V: verano, O: otoño.

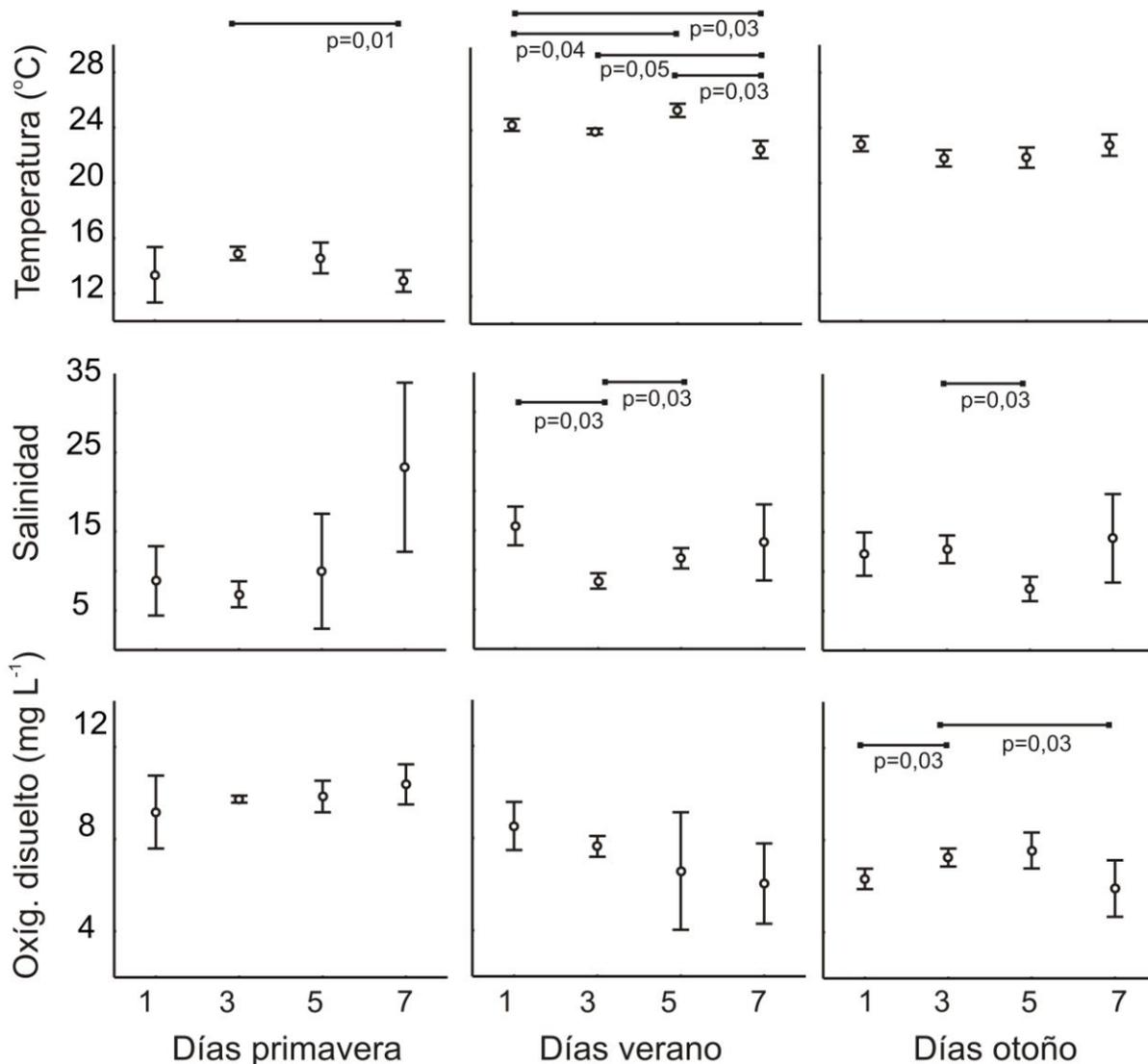


Figura 4. Variaciones diarias (profundidad y estaciones) de las variables abióticas: temperatura (°C), salinidad, oxígeno disuelto (mg L⁻¹). La barra horizontal indica diferencias significativas según el test de Mann-Whitney. Debajo de cada barra se indica el valor de p.

Disponibilidad del alimento

El promedio \pm ds de clorofila-a total fue $4,1 \pm 3,5$ mg m⁻³ para todo el estudio. La clorofila-a fue menor en primavera ($1,7 \pm 1,5$ mg m⁻³) comparado con los restantes períodos (Mann-Whitney; $p < 0,05$; $N = 46$). Únicamente se registraron diferencias significativas entre días en otoño (Mann-Whitney; $p = 0,03$; $N = 16$) (Fig. 5). En general los organismos < 10 μ m aportaron la mayor parte de la clorofila-a (> 50 %) (Fig. 5 y 6).

En base a una revisión bibliográfica del total de taxones de organismos disponibles en el medio, se seleccionaron grupos del zooplancton como potenciales presas que pertenecen a

la fracción del microzooplancton ($> 23 \mu\text{m}$) y a la de mesozooplancton ($> 117 \mu\text{m}$). El listado completo de taxa está en el Anexo 1.

La abundancia promedio \pm ds del microzooplancton para todo el estudio fue $9945 \pm 18380 \text{ ind L}^{-1}$. Ésta fue menor en la primavera ($3220 \pm 4110 \text{ ind L}^{-1}$) y otoño ($5390 \pm 5670 \text{ ind L}^{-1}$) respecto al verano ($21225 \pm 28733 \text{ ind L}^{-1}$) (Mann-Whitney; $p = 0,008$; $N = 20$ y $p = 0,03$; $N = 20$ respectivamente). Dentro de esta fracción, los dinoflagelados fueron los más abundantes en todos los períodos, seguido de los ciliados (tintínidos y ciliados atecados) (Fig. 5, Anexo 1).

No se registraron diferencias significativas en la abundancia del microzooplancton entre días de un mismo período (Mann-Whitney; $p > 0,05$; $N = 8$). Sin embargo la abundancia relativa de los taxa varió levemente y algunos días los nauplios de copépodos, rotíferos y huevos de invertebrados presentaron mayor importancia relativa (entre 4 y 38 %, Fig. 6).

La abundancia promedio \pm ds del mesozooplancton para todo el estudio fue $6800 \pm 1850 \text{ ind m}^{-3}$. No se registraron diferencias significativas entre períodos (Kruskal-Wallis; $p > 0,05$; $N = 24$). Los copépodos predominaron en todos los períodos, seguido de nauplios de cirripedios en verano y de cladóceros en otoño (Fig. 5).

La composición de taxa fue diferente entre días de un mismo período, con excepción de la primavera cuando predominó ampliamente *Acartia tonsa* ($> 80 \%$) (Fig. 6). *Paracalanus* sp. presentó mayor abundancia relativa en los días que ocurrió una entrada de agua más salobre al estuario y *Pleopis* sp. estuvo presente cuando la salinidad fue más baja (Fig. 6). Se destaca en el verano días con mayor abundancia de nauplios de cirripedios, huevos de invertebrados (principalmente de copépodos) y otras especies de copépodos (e.g. *Oithona* sp., *Corycaeus* sp. y *Euterpina acutifrons*) (Anexo 1, Fig. 6).

A partir de medidas corporales se calculó la biomasa de los diferentes estadios de copépodos, principal presa de las larvas en este estudio. Este es un indicador más preciso de la disponibilidad de alimento en comparación a la abundancia, debido a las diferencias de tamaño entre estadios de desarrollo y entre especies. Para todo el estudio la biomasa promedio de copépodos (*A. tonsa* y *Paracalanus* sp.) considerando todos los estadios de desarrollo fue $32284 \pm 38863 \mu\text{gC m}^{-3}$. No se registraron diferencias significativas entre períodos (Kruskal Wallis, $p > 0,05$; $N = 24$) (Fig. 5).

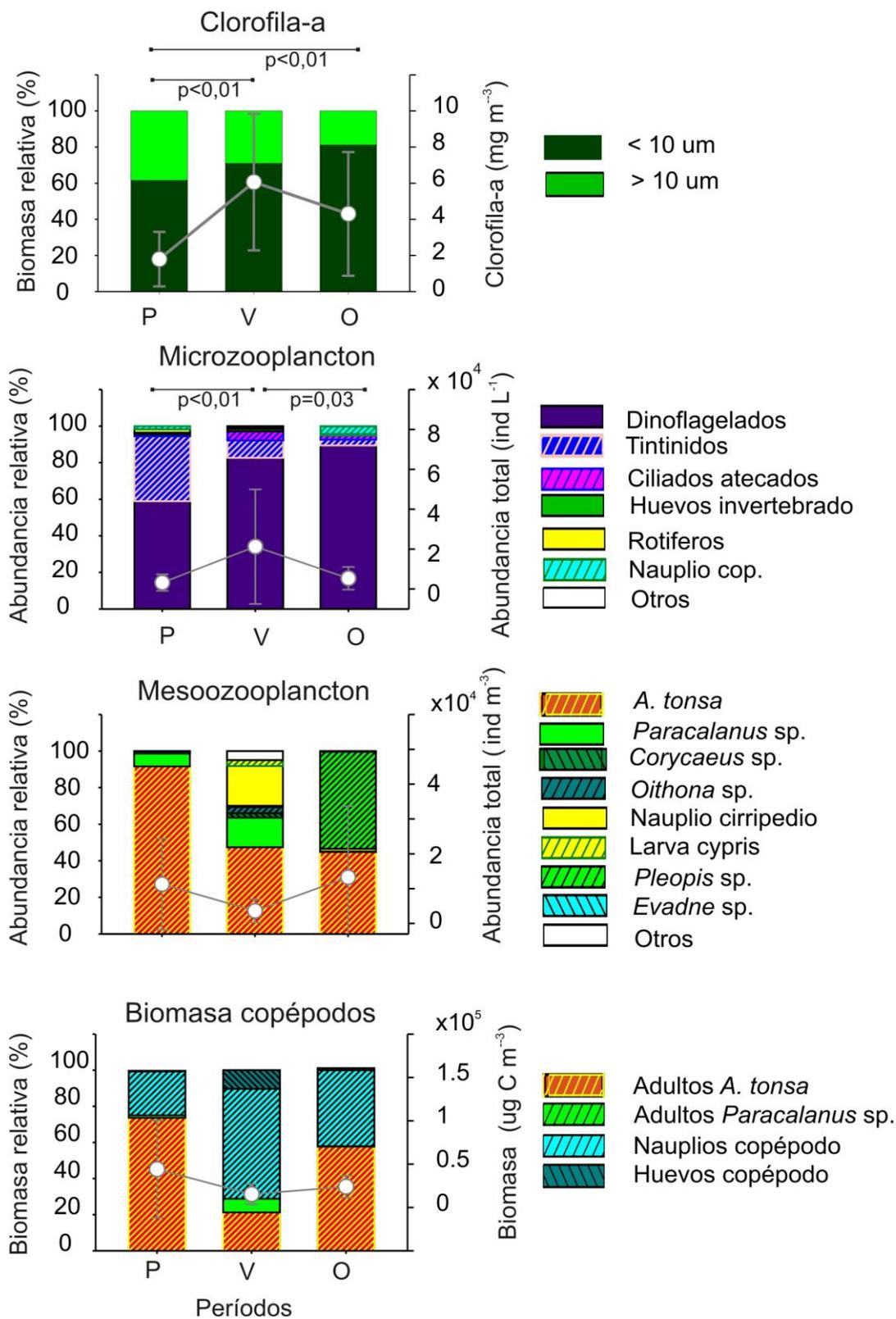


Figura 5. Disponibilidad de alimento en cada período de muestreo (estación, profundidad, días). Porcentaje de los principales taxa (eje de la izquierda) y concentración (eje de la derecha) de clorofila-a (mg m⁻³ ± ds; N = 46), abundancia total del microzooplancton (ind L⁻¹ ± ds; N=30), del mesozooplankton (ind m⁻³ ± ds; N=24), y biomasa de copéodos (ug C m⁻³ ± ds). La barra horizontal indica diferencias significativas según el test de Mann-Whitney, debajo de la barra se indica el valor de p. P: primavera, V: verano, O: otoño.

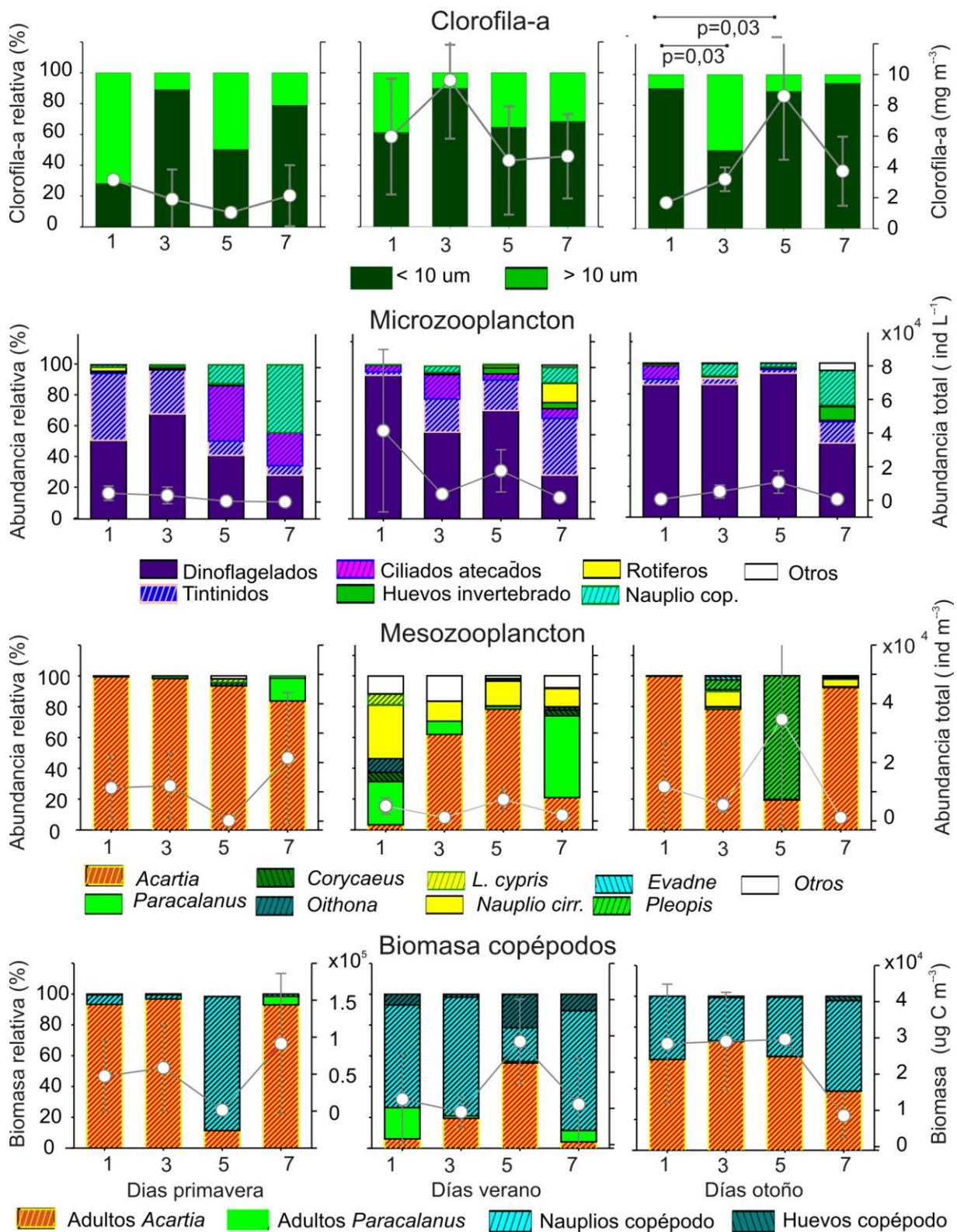


Figura 6. Disponibilidad de alimento diaria (estación, profundidad) en cada período de muestreo. Porcentaje de los principales taxa (eje de la izquierda) y concentración (eje de la derecha) de clorofila-a (mg m⁻³ ± ds; N = 46), abundancia total del microzooplankton (ind L⁻¹ ± ds; N=30), del mesozooplancton (ind m⁻³ ± ds; N=24), y biomasa de copépodos (μg C m⁻³ ± ds). La barra horizontal indica diferencias significativas según el test de Mann-Whitney, debajo de la barra se indica el valor de p.

Discriminado por estadios, la biomasa promedio de juveniles y adultos de copépodos fue significativamente menor en verano ($2450 \pm 4350 \mu\text{gC m}^{-3}$) que en otoño ($13850 \pm 14280 \mu\text{gC m}^{-3}$) y que en primavera ($46940 \pm 55530 \mu\text{gC m}^{-3}$) (Mann-Whitney, $p < 0,05$, $N = 16$ en ambos casos), y la especie que contribuyó mayormente a esa biomasa fue *A. tonsa*. Por otro lado, la biomasa de huevos y nauplios de copépodos fue menor en primavera ($2150 \pm 1682 \mu\text{gC m}^{-3}$) respecto al verano y otoño (Mann-Whitney, $p < 0,05$, $N = 20$). La predominancia de los distintos grupos presentó algunas diferencias entre días dentro de un mismo período (Fig. 6).

Calidad del alimento

El promedio de los ácidos grasos altamente insaturados (HUFA = % ARA, % EPA, % DHA) en el $\text{MOP}_{<10}$ en este estudio fue $3,8 \pm 4,2$ %. El % HUFA de esta fracción fue mayor en verano, seguido del otoño con mínimos en la primavera, y presentó diferencias significativas entre períodos (Mann-Whitney; $p < 0,05$ en todos los casos) (Tabla 1). La proporción de DHA/EPA fue significativamente mayor en primavera ($1,1 \pm 0,5$) que en el otoño ($0,5 \pm 0,2$) (Mann-Whitney; $p = 0,04$; $N = 15$) y de forma contraria el % ARA fue significativamente menor en primavera que en el otoño (Mann-Whitney; $p = 0,04$; $N = 15$). Las especies de ácidos grasos saturados (% SFA) fueron dominantes en todos los períodos (Tabla 1), siendo el ácido palmítico (C16:0) y el ácido esteárico (C18:0) los más importantes (Fig. 7). La composición diaria de los ácidos grasos esenciales fue similar dentro de cada período (Fig. 7, Tabla 1).

El promedio de % HUFA en el $\text{MOP}_{\text{total}}$ durante todo el estudio fue $9,4 \pm 9,6$ %. Al igual que para el $\text{MOP}_{<10}$, el % HUFA fue mayor en el verano, seguido del otoño y mínimo en la primavera y presentó diferencias significativas entre períodos (Mann-Whitney; $p < 0,05$ en todos los casos) (Tabla 1). La proporción de DHA/EPA fue máxima en verano ($24,4 \pm 58,3$) y mínima en otoño ($0,7 \pm 0,2$) y se registraron diferencias significativas entre estos dos períodos (Mann-Whitney; $p = 0,004$; $N = 15$). El % ARA fue significativamente mayor en verano ($0,3 \pm 0,5$) respecto a los restantes períodos (Mann-Whitney; $p < 0,05$; $N = 15$ en ambos casos). Los SFA presentaron un elevado porcentaje en todos los períodos, y se destacaron los aportes de C16:0 y C18:0. La composición diaria de los ácidos grasos esenciales también fue similar dentro de cada período, con excepción del % DHA en verano (Fig. 7, Tabla 1).

El contenido de ácidos grasos en el mesozooplankton fue analizado sólo en verano y otoño. El promedio de % HUFA en *A. tonsa* fue $12,6 \pm 4,7$ %. En este caso, el mayor %

HUFA ocurrió en otoño (Mann-Whitney; $p = 0,02$; $N = 13$), y el % ARA fue significativamente mayor en el verano ($0,6 \pm 0,6$) (Mann-Whitney; $p = 0,004$; $N = 13$). No se registraron diferencias significativas en la proporción de DHA/EPA (Mann-Whitney; $p > 0,05$; $N = 13$). El mayor porcentaje de ácidos grasos también correspondió a los % SFA, y los principales contribuyentes fueron C16:0 y C18:0. La composición diaria de HUFA fue similar dentro de cada período. Los restantes grupos del mesozooplancton fueron analizados en un número reducido de muestras por lo que no se pudo hacer comparaciones entre períodos (Tabla 1).

La comparación de HUFA entre grupos del mesozooplancton indicó que *Acartia tonsa* fue la especie que presentó mayor proporción de DHA/EPA, seguido de *Paracalanus* sp. y de nauplios de cirripedios. Por el contrario los cladóceros *Pleopis* sp. y *Evadne* sp. presentaron una baja proporción de DHA/EPA (Tabla 1). Excepto en *A. tonsa*, no se pudo realizar un número elevado de análisis en los restantes grupos. Por esta razón los análisis de correlaciones que incluyen ácidos grasos esenciales se realizaron sólo con *A. tonsa*.

La comparación entre los ácidos grasos esenciales del MOP y de *A. tonsa* permitió considerar cual presa fue potencialmente más nutritiva para las larvas de peces. En el verano, el MOP_{total} fue más rico en % EPA y % DHA en comparación con *A. tonsa*, pero no lo fue respecto al % ARA. En el otoño este patrón se dio de forma inversa (Fig. 8).

Tabla 1. Porcentaje promedio \pm ds (estaciones y días) de ácidos grasos en el material orgánico particulado ($MOP_{<10}$ y MOP_{total}) y en algunos grupos del zooplancton en cada período. SFA: ácidos grasos saturados, MUFA: ácidos grasos monoinsaturados, PUFA: ácidos grasos poliinsaturados, HUFA: ácidos grasos altamente insaturados, DHA (ácido docosahexanoico, 22:6n-3): EPA ácido eicosapentanoico, 20:5n-3), ARA (ácido araquidónico, 20:4n-6). N = número de muestras (3 réplicas por muestra). -: ausente del período de estudio o no analizado.

		Primavera	Verano	Otoño
MOP_{<10} N=23	Σ SFA	81,4 \pm 8,2	78,4 \pm 8,8	85,0 \pm 3,7
	Σ MUFA	14,7 \pm 7,7	10,0 \pm 3,4	9,7 \pm 2,4
	Σ PUFA	2,6 \pm 1,7	4,3 \pm 3,4	2,2 \pm 0,8
	Σ HUFA	1,1 \pm 0,8	7,1 \pm 5,7	2,9 \pm 1,3
	ARA	0,0 \pm 0,0	0,5 \pm 0,5	0,5 \pm 0,4
	EPA	0,4 \pm 0,2	1,5 \pm 1,1	1,4 \pm 1,0
	DHA	0,5 \pm 0,6	2,3 \pm 3,1	0,7 \pm 0,4
	DHA/EPA	1,1 \pm 0,7	2,4 \pm 3,8	0,5 \pm 0,2
MOP_{total} N=22	Σ SFA	78,0 \pm 9,5	66,9 \pm 12,2	80,1 \pm 4,9
	Σ MUFA	14,2 \pm 4,2	11,1 \pm 1,8	11,6 \pm 1,5
	Σ PUFA	4,5 \pm 3,5	3,0 \pm 1,1	2,7 \pm 0,7
	Σ HUFA	3,4 \pm 2,3	19,2 \pm 12,1	5,8 \pm 3,4
	ARA	0,0 \pm 0,0	0,3 \pm 0,5	0,0 \pm 0,1
	EPA	1,1 \pm 0,4	4,6 \pm 4,2	3,0 \pm 1,9
	DHA	1,3 \pm 1,2	12,0 \pm 8,8	2,2 \pm 1,4
	DHA/EPA	1,1 \pm 0,5	24,4 \pm 58,3	0,7 \pm 0,2
Acartia tonsa N=11	Σ SFA	-	78,9 \pm 7,4	70,0 \pm 7,0
	Σ MUFA	-	6,7 \pm 2,9	11,3 \pm 7,3
	Σ PUFA	-	3,9 \pm 3,0	3,9 \pm 1,9
	Σ HUFA	-	10,0 \pm 2,3	14,4 \pm 5,4
	ARA	-	0,6 \pm 0,6	0,0 \pm 0,0
	EPA	-	2,2 \pm 0,7	4,2 \pm 2,1
	DHA	-	6,6 \pm 2,1	8,7 \pm 3,8
	DHA/EPA	-	6,8 \pm 8,7	1,9 \pm 0,6
Paracalanus sp. N=1	Σ SFA	-	88,0 \pm 2,8	-
	Σ MUFA	-	4,6 \pm 1,6	-
	Σ PUFA	-	1,0 \pm 0,0	-
	Σ HUFA	-	6,0 \pm 4,5	-
	ARA	-	1,9 \pm 0,4	-
	EPA	-	1,2 \pm 1,1	-
	DHA	-	2,7 \pm 3,8	-
	DHA/EPA	-	1,3	-
Nauplio cirripedios N=2	Σ SFA	-	73,0 \pm 5,5	-
	Σ MUFA	-	15,2 \pm 1,2	-
	Σ PUFA	-	3,5 \pm 1,2	-
	Σ HUFA	-	7,6 \pm 3,3	-
	ARA	-	0,3 \pm 0,2	-
	EPA	-	4,0 \pm 2,3	-
	DHA	-	3,2 \pm 2,0	-
	DHA/EPA	-	0,9 \pm 0,6	-

		Primavera	Verano	Otoño
<i>Evadne sp.</i> N=1	Σ SFA	-	38,7	-
	Σ MUFA	-	29,4	-
	Σ PUFA	-	17,0	-
	Σ HUFA	-	14,6	-
	ARA	-	0,0	-
	EPA	-	14,0	-
	DHA	-	0,2	-
	DHA/EPA	-	0,01	-
<i>Pleopis sp.</i> N=1	Σ SFA	-	-	74,8 ± 1,8
	Σ MUFA	-	-	8,3 ± 0,1
	Σ PUFA	-	-	3,3 ± 1,2
	Σ HUFA	-	-	13,2 ± 3,2
	ARA	-	-	0,0 ± 0,0
	EPA	-	-	6,8 ± 2,4
	DHA	-	-	4,3 ± 0,5
	DHA/EPA	-	-	0,7 ± 0,2

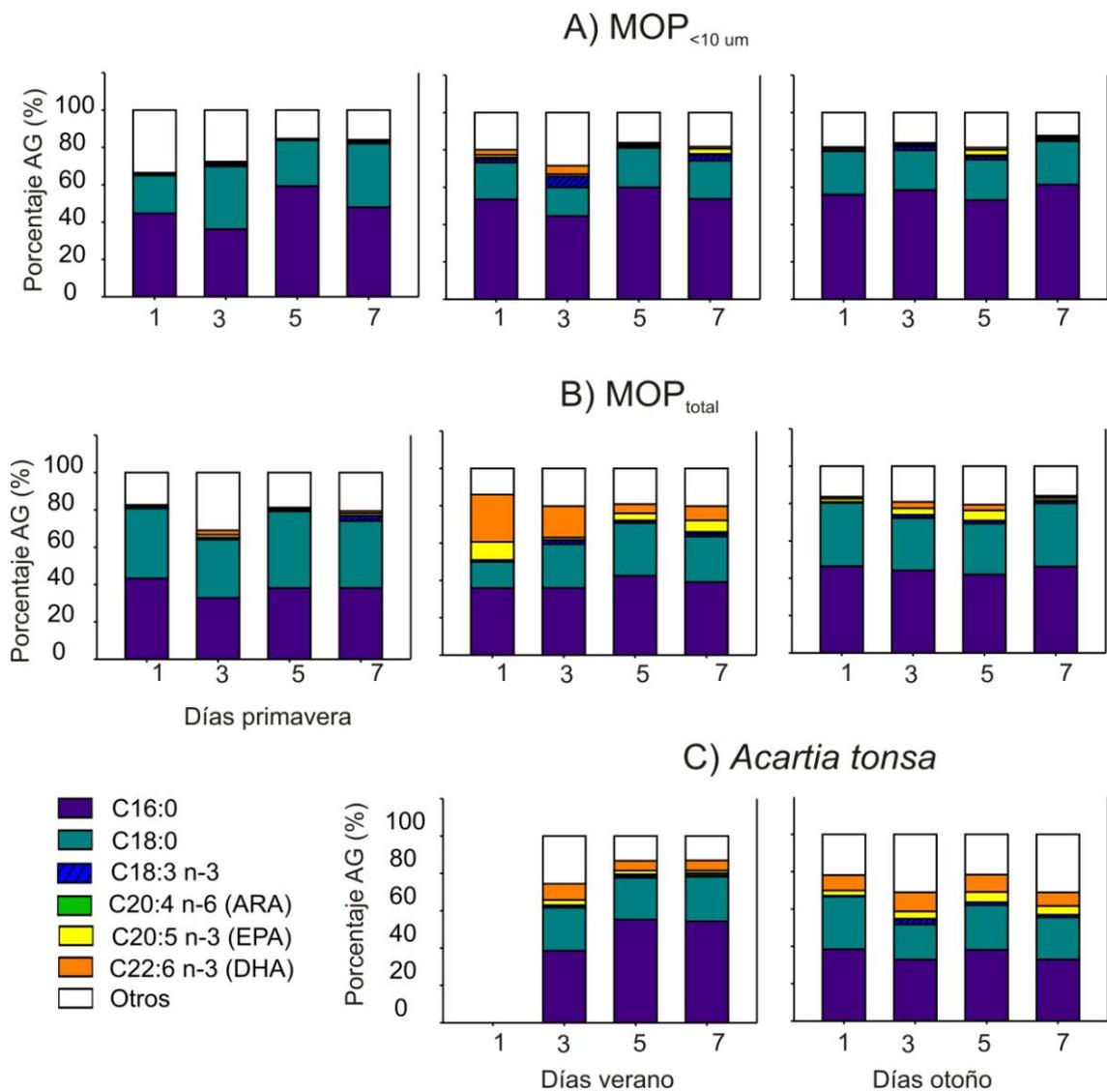


Figura 7. Porcentaje de ácidos grasos (AG) en A) MOP_{<10}, B) MOP_{total} y en C) *Acartia tonsa* en cada periodo analizado.

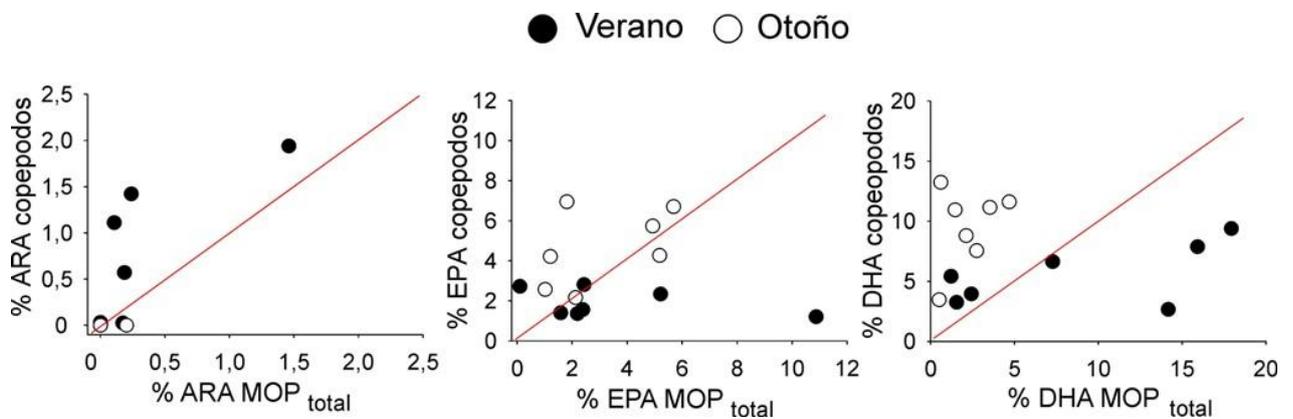


Figura 8. Comparación del contenido de los ácidos grasos esenciales (% ARA, % EPA, % DHA) en el MOP_{total} y en *A. tonsa*. La línea roja indica la pendiente =1.

Caracterización de la comunidad de larvas de peces

Abundancia y estadíos de desarrollo

Durante el estudio se registró un total de 16 especies en estadio larval en la zona estuarina del A° Solís Grande, que pertenecieron a 11 familias (Fig. 9). Se registró un menor número de especies en primavera ($S = 5$) y máximo en otoño ($S = 10$).

El promedio de la abundancia de larvas para todo el estudio fue 7 ± 14 ind. 100 m^{-3} . La menor abundancia de larvas ($2,0 \pm 0,9$ ind 100 m^{-3}) se registró en primavera y la mayor abundancia en otoño ($11 \pm 5,8$ ind 100 m^{-3}) (Mann-Whitney; $p = 0,017$; $N = 47$). La mayoría de las larvas fueron capturadas con el arte de fondo (Fig. 10).

Se registraron diferencias significativas en la abundancia larval entre días de un mismo período en primavera y otoño (Kruskal-Wallis; $p = 0,03$; $N = 18$ y 15 respectivamente). En ambos casos ocurrió un descenso de la abundancia larval el cual coincidió con un aumento en la salinidad del estuario (Fig. 11).

El largo corporal (largo notocordal o estándar) de las larvas estuvo comprendido entre $1,9$ y $61,0$ mm ($8,8 \pm 9,3$ mm) y dentro de ese rango se encontraron larvas en saco vitelino (SV), en preflexión y flexión (PF), en postflexión (PsF) y en metamorfosis (MF) (Fig. 12).

En primavera la mayoría de las larvas correspondieron al estadio PF (46,3 %), seguido por estadíos en MF (24,4 %). En el verano la mayoría de las larvas se encontraron en PsF (72,6 %), y se observó un porcentaje bajo en SV. En el otoño predominaron larvas en PF (62,5 %), así como también el mayor porcentaje de larvas en SV.

Dentro de cada período se registraron diferencias en los porcentajes de estadíos en los diferentes días, principalmente en primavera y otoño (Fig. 13).

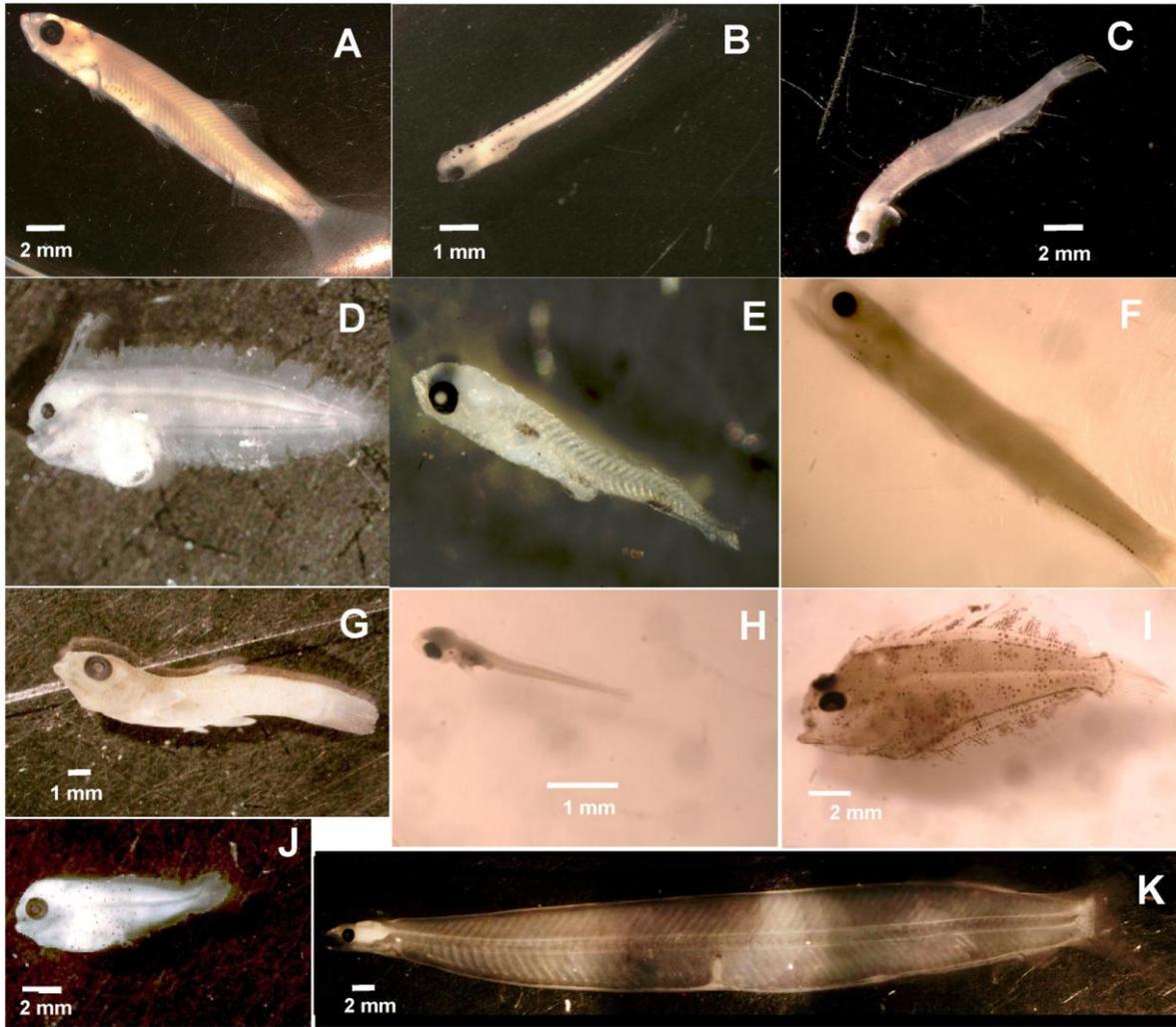


Figura 9. Fotografía de algunas de las especies encontradas en el estuario del Solís Grande. A) *Platanichthys platana*, B) *Odontesthes* sp., C) *Anchoa marinii*, D) *Symphurus plagiusa*, E) *Gobiosoma parri*, F) *Lycengraulis grossidens*, G) *Jenynsia* sp., H) *Bleniidae*, I) *Paralichthys orbignyanus*, J) *Peprilus paru*, K) *Elops smithi*.

Tabla 2. Lista de taxa y abundancia de larvas (ind. 100 m⁻³ ± ds) en primavera, verano y otoño. Ni: no identificados. D: visitante dulce-acuícola, E: estuarino, O: marino-estuarino oportunista (según Elliot et al. 2007).

Orden	Taxa		Ciclo vida	Primavera		Verano		Otoño	
	Familia	Especie		media ± ds	Total	media ± ds	Total	media ± ds	Total
Clupeiformes	Clupeidae	<i>Brevoortia aurea</i>	E	0,6 ± 1,3	10,6	0,3 ± 0,7	4,9	2,3 ± 7,6	31,9
		<i>Platanichthys platana</i>	D	1,2 ± 3,5	21,2	-	-	0,3 ± 1,1	4
		Ni							
	Engraulidae	<i>Anchoa marinii</i>	O	0 ± 0,2	0,7	-	-	-	-
		<i>Lycengraulis grossidens</i>	O	-	-	0,5 ± 1,5	7,5	-	-
		Ni						48,9	
Atheriniformes	Atherinidae	<i>Odontesthes sp</i>	-	0,3 ± 1,3	5,3	-	-	-	-
Perciformes	Gobiidae	<i>Gobiosoma parri</i>	E	-	-	0,8 ± 1,3	11,6	-	-
	Stromateidae	<i>Peprilus paru</i>	O	-	-	6,2 ± 9,8	93,5	0,3 ± 0,8	4,6
	Sciaenidae	<i>Micropogonias furnieri</i>	E	-	-	-	-	2,1 ± 6,0	30,0
		Ni						0,1 ± 0,1	
		Blennidae	<i>Hypoleurochilus fissicornis</i>	O	-	-	0,3 ± 1	3,8	0,1 ± 0,5
Pleuronectiformes	Paralichthyidae	<i>Paralichthys orbignyanus</i>	O	-	-	-	-	0,7 ± 1,7	10,3
	Cynoglossidae	<i>Symphurus plagiusa</i>	O	-	-	0,4 ± 1,2	6,5	0,1 ± 0,3	1,0
Cyprinodontiformes	Anablepidae	<i>Jenynsia sp</i>	D	-	-	0,2 ± 0,7	2,7	-	-
Elopiformes	Elopidae	<i>Elops smithi</i>	O	-	-	-	-	0,1 ± 0,3	1,2
No identificadas	Ni		-		1,6				1,7

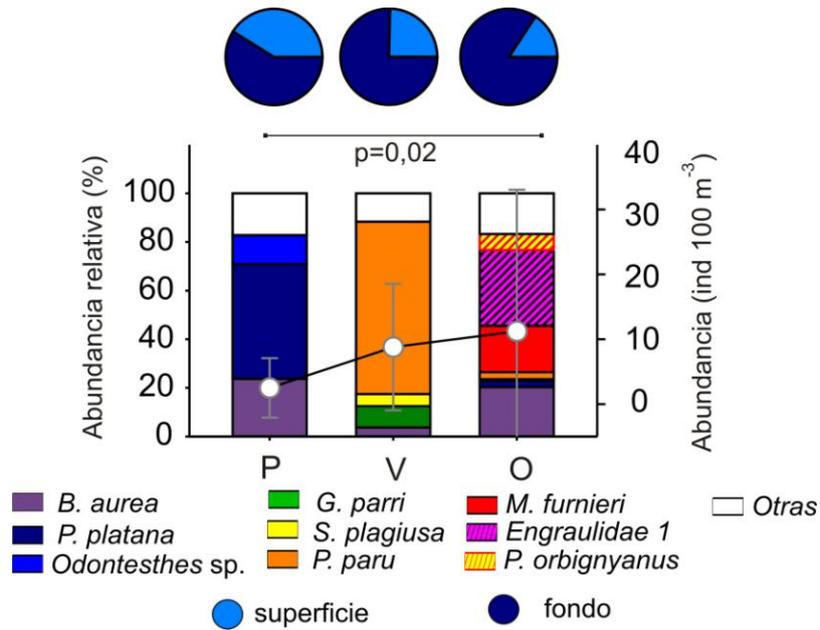


Figura 10. Abundancia de las larvas capturadas en todo el período de estudio (profundidad, estaciones y días). Porcentaje de cada especie (eje izquierdo) y promedio (eje derecho) de abundancia larval (ind m⁻³ ± ds, N= 50). Se indica el porcentaje de las especies capturadas en superficie (celestes) y cercanas al fondo (azul) (gráficos circulares). P: primavera, V: verano, O: otoño.

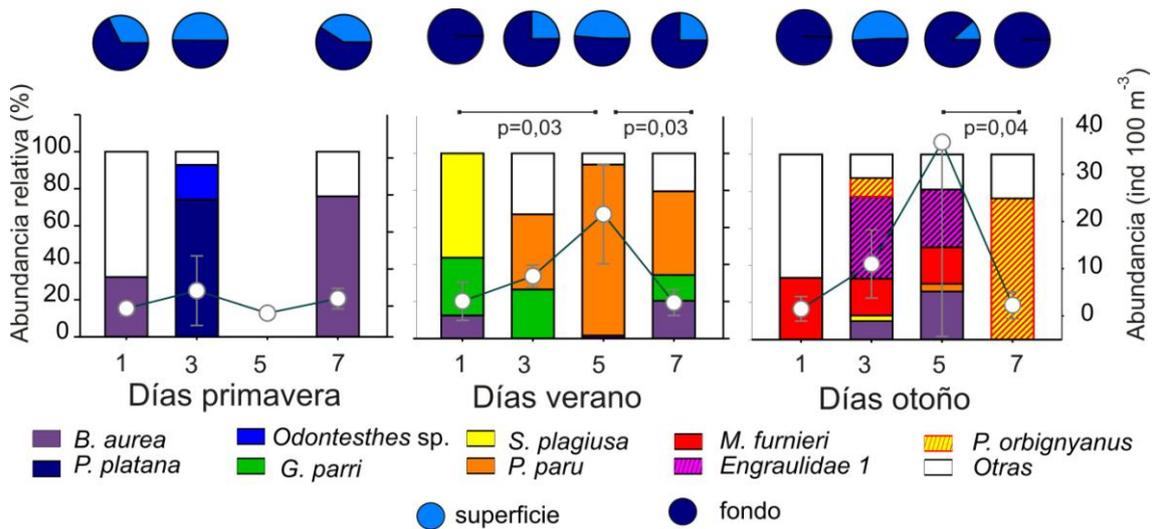


Figura 11. Abundancia de larvas capturadas en cada día de primavera, verano y otoño. Porcentaje (eje izquierdo) de las especies más abundantes y promedio (eje derecho) de abundancias (ind m⁻³ ± ds, N= 50). Se indica el porcentaje de las especies capturadas en superficie (celestes) y cercanas al fondo (azul) (gráficos circulares).

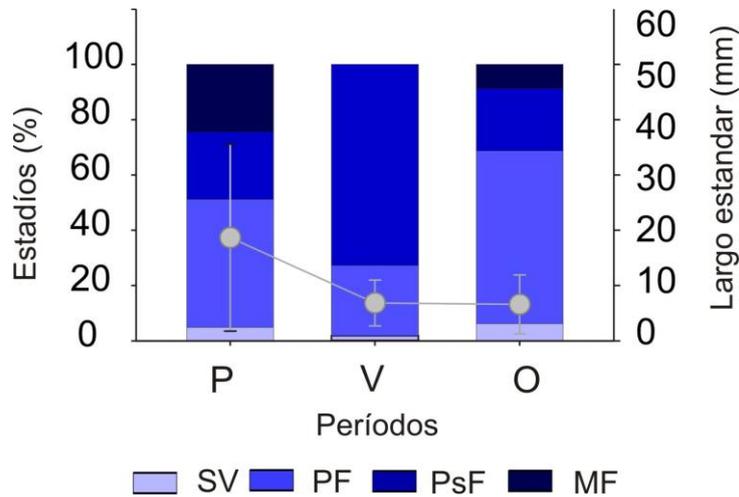


Figura 12. Tallas y estadios de desarrollo de las larvas capturadas en todo el período de estudio (profundidad, estaciones y días). Porcentaje promedio correspondiente a cada estadio de desarrollo de las larvas (eje izquierdo) y promedio de la talla corporal (estándar o notocordal) (mm \pm ds, N= 217) (eje derecha). SV: saco vitelino, PF: Preflexión, PsF: Postflexión, MF: metamorfosis, P: primavera, V: verano, O: otoño.

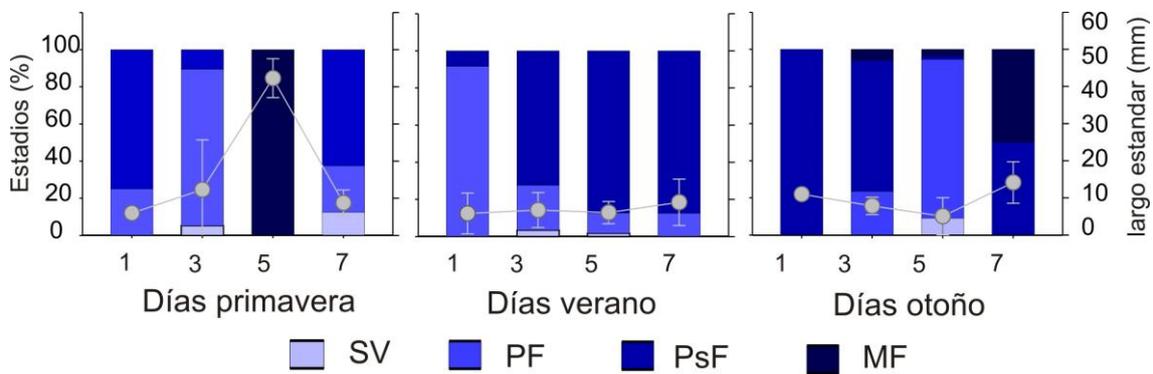


Figura 13. Tallas y estadios de desarrollo de las larvas capturadas en cada día de primavera, verano y otoño. Porcentaje (eje izquierdo) de estadios y promedio (eje derecho) del largo corporal (mm \pm ds, N= 217). SV: saco vitelino, PF: Preflexión, PsF: Postflexión, MF: metamorfosis.

Composición taxonómica de las larvas

En primavera predominaron larvas de Clupeidae, representada por *Platanichthys platana* (47 %) y *Brevoortia aurea* (24 %) (Tabla 2, Fig. 11, Anexo 2). La familia que le siguió en términos de abundancia fue Atherinidae, y sus larvas pertenecieron al género *Odontesthes* (12 %).

En verano predominaron larvas de Stromatidae (*Peprilus paru*, 71 %). La familia que le siguió en abundancia fue Gobiidae (*Gobiosoma parri*, 8,8 %) y Engraulidae (*Lycengraulis grossidens*, 5,7 %; Tabla 2).

En otoño predominaron larvas de la familia Clupeidae, entre las cuales se destacó la especie *B. aurea* (20,4 %) y le siguió en términos de importancia *P. platana* (2,5 %), mientras que otras que se encontraban en un estadio muy temprano no pudieron ser identificadas a nivel de género (15,5 %). Las larvas de Engraulidae fueron las segundas más abundantes (31,2 %), pero tampoco fue posible identificarlas a nivel de género o especie (Engraulidae 1). Larvas de Scianidae, principalmente de *Micropogonias furnieri* estuvieron bien representadas (19,1 %) (Tabla 2).

La única especie que estuvo presente en los tres períodos bajo estudio fue *B. aurea*. Otras especies como *P. platana*, *P. paru*, *H. fissicornis* y *S. plagiusa* ocurrieron en dos períodos y las restantes especies sólo en uno (Tabla 2).

En el sitio de estudio y durante todo el período considerado, estuvieron principalmente presentes especies marino-estuarino oportunistas seguidas por especies estuarinas (Tabla 2). Solamente estuvieron presentes dos especies de agua dulce: *P. platana* (primavera y verano) y *Jenynsia* sp. (verano). Sin embargo, en términos de abundancias, en primavera predominó una especie de agua dulce (*P. platana*), en verano predominó una especie marino-estuarino oportunista (*P. paru*), y en otoño predominaron especies estuarinas (*B. aurea*, *M. furnieri*).

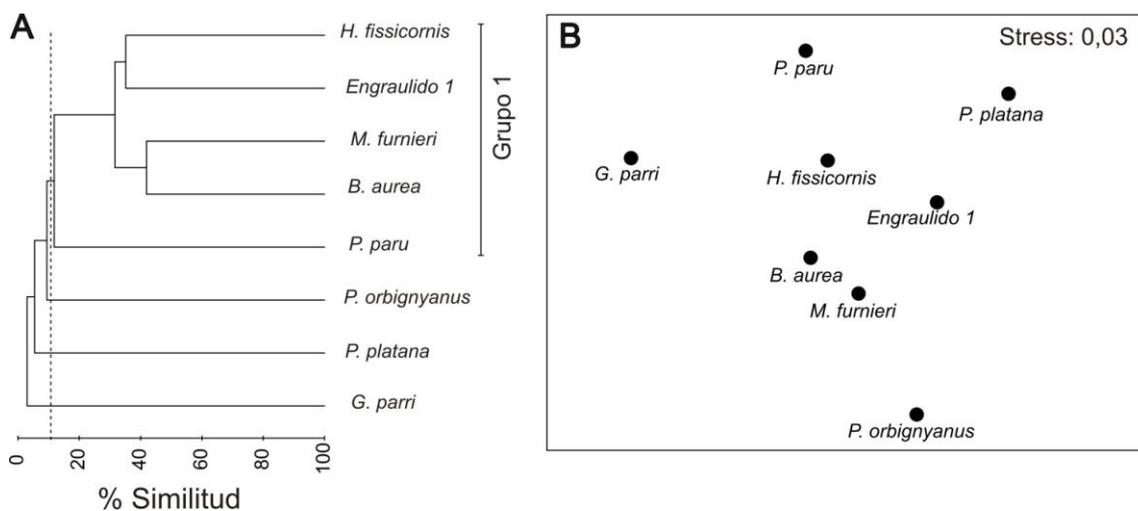


Figura 14. A) Agrupamiento jerárquico basado en la matriz de similitud de abundancias según Bray-Curtis en el arroyo Solís Grande. Grupo definido a un nivel de 12,5 % de similitud. B) Ordenamiento MDS en 2-dimensiones de las especies basado en la matriz de similitud de abundancias según Bray-Curtis.

El análisis de agrupamiento jerárquico de especies mostró un grupo dominante en la comunidad de larvas de peces, con la línea de corte ubicada en 12,5 % (Fig. 14 A). Este grupo estuvo constituido por las especies más abundantes presentes en verano y/u otoño (*P. paru*, *M. furnieri*, *B. aurea*, *Engraulidae 1*, *H. fissicornis*). *Paralichthys orbignyanus*, *P. platana*, y *G. parri* no se agruparon con ninguna otra especie (Fig. 14). El análisis MDS dio como resultado un ordenamiento de las especies similar al del *cluster* (Fig. 14 B). El bajo valor de stress (0,03; Fig. 14 B) indicó que el ordenamiento obtenido correspondió con una buena representación de los datos, es decir la asociación de especies no fue aleatoria.

Comunidad y su relación con el ambiente

La regresión múltiple entre la abundancia total de las larvas y las variables ambientales (temperatura, salinidad, oxígeno disuelto, clorofila total, biomasa de copépodos, biomasa de nauplios y abundancia del microzooplancton) para todo el período de estudio presentó una correlación significativa solamente con la clorofila total ($\beta = 0,52$; $p = 0,013$; $R = 0,66$; $R^2 = 0,43$).

El procedimiento BIO-ENV que comparó la matriz de abundancia larval con la matriz de las variables ambientales determinó que la temperatura ($\rho = 0,29$) fue la

variable que mejor explicó el patrón de distribución de las especies seguido por la clorofila total ($\rho = 0,21$). Sin embargo, el análisis RELATE (basado en correlación Spearman) realizado entre las dos matrices de similitud no resultó significativo ($p=0,87$).

Composición de la dieta en larvas de peces

Composición de la dieta por período

Se realizó el análisis de contenido estomacal de 142 larvas correspondientes a las 8 especies más abundantes (ca. 80 % del total de larvas capturadas) del total de las 16 especies registradas.

El análisis de selectividad de presas se estimó en base a 19 tipos de organismos que potencialmente pueden ser ingeridos por larvas de peces. Para todo el estudio, el valor crítico ($1/\alpha = 1/19$) para determinar selectividad sobre un tipo de presa fue 0,05; por lo que valores superiores a 0,05 indicaron selección positiva. El análisis de selectividad mostró que los copépodos adultos, los nauplios de copépodos, y los huevos de invertebrados fueron los ítems selectivamente depredados por las larvas (Fig. 15).

En primavera, la frecuencia de ocurrencia (F) en los estómagos de las larvas y el índice de importancia relativa (IRI) indicó que las larvas en PF consumieron mayoritariamente nauplios de copépodos y las larvas en PsF copépodos (estadios juveniles y adultos) (Tabla 3). En concordancia con esto, el análisis de selectividad indicó que las larvas en PF seleccionaron nauplios de copépodos ($\alpha = 0,4$) pero además huevos de invertebrados ($\alpha = 0,4$), y en menor medida copepoditos y adultos ($\alpha = 0,1$) (Tabla 3). Las larvas en PsF seleccionaron exclusivamente copépodos adultos y copepoditos ($\alpha = 1$), destacándose la presencia de *A. tonsa* como ítem predominante (% N= 70) seguido de *Paracalanus* sp. (% N= 10).

En verano, independientemente del estadio de las larvas, F e IRI para copépodos (juveniles y adultos) fueron superiores al 95%, por lo que fue marcadamente la presa consumida más importante de ese período (Tabla 3). Esto se confirma con el índice de selección que indica que tanto las larvas en PF como PsF depredaron selectivamente sobre copépodos juveniles y adultos ($\alpha = 1$). Algunos de las especies consumidas fueron *A. tonsa*, *Paracalanus* sp. y *Euterpina acutifrons*.

En otoño se registró una mayor F e IRI para copépodos (juveniles y adultos) y nauplios de copépodos (Tabla 3). Las larvas en PF presentaron una elevada F e IRI de nauplios de copépodos. En este período se determinó el contenido estomacal de larvas en MF que por su escaso número los resultados se analizaron conjuntamente con las larvas en PsF en el análisis. Las larvas en PsF consumieron copépodos juveniles y adultos. El índice de Chesson indicó que las larvas en PF presentaron selección únicamente sobre huevos de invertebrados ($\alpha = 0,98$). Las larvas en PsF seleccionaron exclusivamente copépodos adultos ($\alpha = 1$).

Tabla 3. Composición de la dieta de larvas discriminada por estadio y por período del año, expresada como frecuencia de ocurrencia de las presas en los estómagos (% F), porcentaje del número total de presas en la dieta (% N), y porcentaje de la importancia relativa de la presa (% IRI). N: número de larvas analizadas. Se indica el total de copépodos (incluyó los no identificados). α : índice de Chesson; en negrita se señala las presas que presentaron selectividad positiva.

Ítemes presas	Primavera					Verano					Otoño				
	%Fi	%N	%IRI	α	N	%Fi	%N	%IRI	α	N	%Fi	%N	%IRI	α	N
preflexión					14					15					20
<i>E. acutifrons</i>						13	148	5							
<i>A. tonsa</i>						27	296	10			5	3	0.5		
<i>Paracalanus</i> . sp						33	833	29			5	3	0.5		
Copépodo	21.4	9.1	3.2	0.1	80	81	96	1		40	37	38.9	0.02		
Nauplio copépodo	78.6	69.7	90.4	0.4	7	19	1	0		40	57	67.0	0.0		
Nauplio cirripedio					7	19	1								
Dinoflagelado					7	19	1								
Tintínido	14.3	9.1	2.1	0.0						5	3	0.5	0.0		
Huevo invertebrado	21.4	12.1	4.3	0.4	20	222	8	0.0		5	3	0.5	0.98		
Ostrácodo															
Misidáceo															
Poliqueto															
Foraminífero															
postflexión					6					26					11
<i>E. acutifrons</i>						4	2	0			9	3	1.0		
<i>A. tonsa</i>	67	70	71.8		19	19	7			27	26	25.7			
<i>Paracalanus</i> sp.	17	10	2.6		27	13	7								
Copépodo	83	100	100	1	81	100	100	1		64	79	95.5	1		
Nauplio copépodo															
Nauplio cirripedio															
Dinoflagelado															
Tintínido															
Huevo invertebrado															
Ostrácodo										18	6	3.8			
Misidáceo										9	12	3.8			
Poliqueto										9	3	1.0			
Foraminífero															

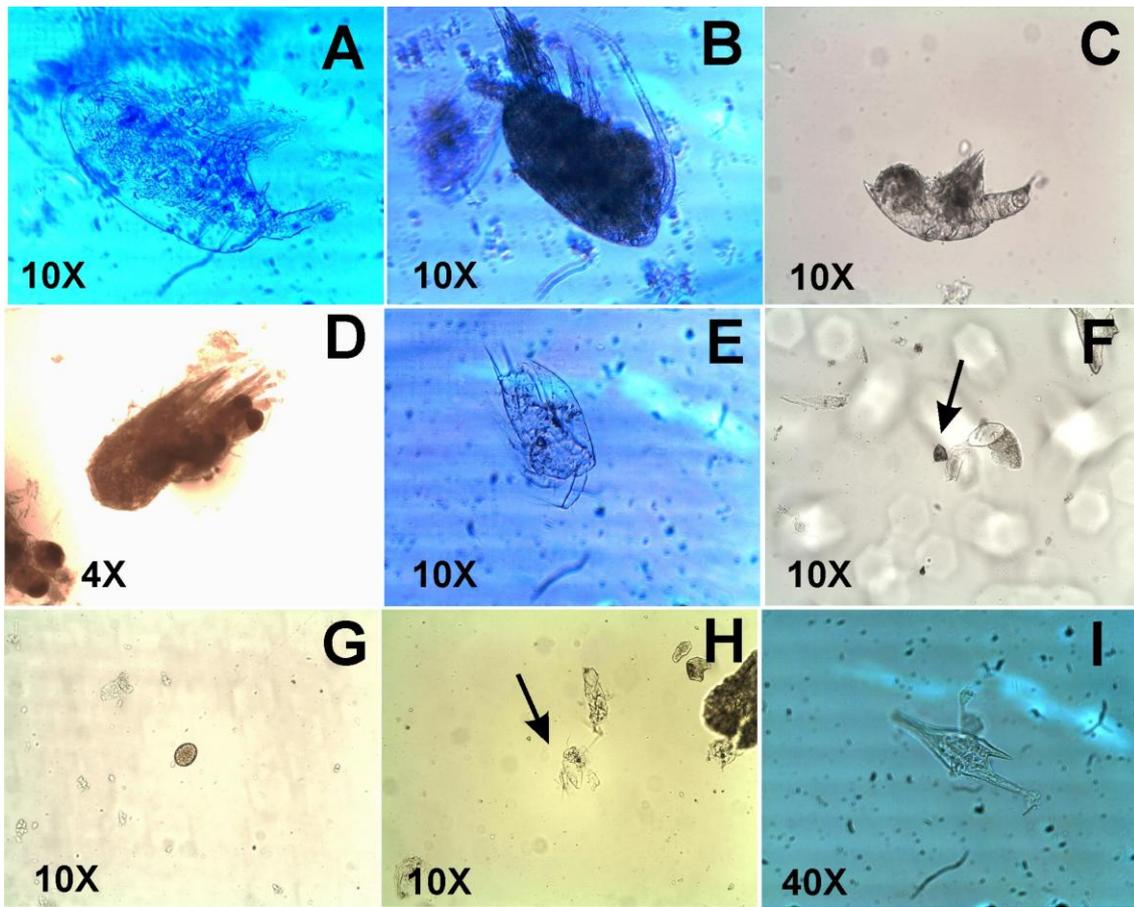


Figura 15. Fotografías de presas encontradas en los estómagos de las larvas. A) Copépodo: *Acartia tonsa*, B) Copépodo: *Paracalanus* sp., C) Copépodo: *Euterpina acutifrons*, D) mysidáceo, E) nauplio de cirripedio, F) tintínido, G) huevo de invertebrado, H) nauplio de copépodo, I) dinoflagelado: *Ceratium furca*. Se indica el aumento del microscopio a la que foto fue tomada.

Composición de la dieta por especie

El análisis de contenido estomacal y el listado de las 8 especies analizadas se presentan en el Anexo 3. En general las larvas en preflexión consumieron presas de tamaño pequeño tales como nauplios de copépodos, huevos de invertebrados, tintínidos, o copépodos pequeños (e.g. *E. acutifrons*, *Paracalanus* sp.) y las larvas en postflexión consumieron copépodos de mayor talla o tamaño ya sea en estadio juvenil y adulto.

Si bien los copépodos fueron el principal ítem presa para la mayoría de las especies, hubo diferencias inter-específicas en los copépodos consumidos. Por ejemplo, *Euterpina acutifrons* fue seleccionada por *G. parri* y *L. grossidens*; *Paracalanus* sp. fue seleccionada por *S. plagiata*; y *Acartia tonsa* fue seleccionada por *B. aurea* y *M.*

furnieri (Anexo 3). En *P. paru*, *M. furnieri*, *P. orbignyana* no fue posible identificar la mayoría de los copépodos a nivel de especie por su grado de digestión, por lo que no fue posible conocer la especie seleccionada, aunque éstos eran copépodos del tipo calanoide.

En *M. furnieri*, *B. aurea* y *P. orbignyana* se observaron cambios ontogénicos en la dieta en la F, IRI y selección de las presas. Las primeras dos especies consumieron nauplios de copépodos y huevos de invertebrados en el estadio PF mientras que consumieron juveniles y adultos de copépodos en el estadio PsF. *Paralichthys orbignyana* consumió copépodos en el estadio de PsF y misidáceos en el estadio de MF. *Peprilus paru* no presentó cambios en la F, IRI ni en la selectividad en los estadios analizados (PF y PsF), siendo siempre importantes los juveniles y adultos de copépodos. Las demás especies estuvieron presentes en un solo estadio por lo que no fue posible realizar comparaciones ontogénicas.

Condición nutricional en larvas de peces

Índice de incidencia alimentaria en cada período

Se analizó la incidencia alimentaria de 142 larvas correspondiente a un total de 8 especies (Tabla 4). El % IA se consideró para el total de las larvas, y se discriminó por estadio preflexión (% IA_{PF}), postflexión y metamorfosis (% IA_{PsF}). El % IA fue mayor en primavera (rango: 77,8 – 100 %), con valores intermedios en verano y mínimos en otoño (rango: 23,4 - 73,3 %) independientemente del estadio considerado (Tabla 4).

Tabla 4. Porcentaje promedio de la incidencia alimentaria en cada período de muestreo. % IA: total de larvas, % IA_{PF}: larvas en preflexión y % IA_{PsF}: larvas en postflexión y metamorfosis.

	Primavera	Verano	Otoño
% IA	83,3 (N = 24)	73,2 (N = 56)	45,2 (N = 62)
% IA _{PF}	77,8 (N = 18)	65,2 (N = 23)	23,4 (N = 47)
% IA _{PsF}	100 (N = 6)	78,8 (N = 33)	73,3 (N = 15)

Índice de incidencia alimentaria por especie

El porcentaje de incidencia alimentaria (IA) en general fue alto para la mayoría de las especies analizadas. Los estadios en preflexión presentaron menor IA (rango IA_{PF}: 13 – 60%) que las que se encontraron en estadio más avanzados (rango IA_{PsF}: 75 –

100%). La excepción fue para *M. furnieri* y *P. platana* cuyos estadíos de postflexión presentaron una menor IA (IA_{PF}: 85 y 73; IA_{PsF}: 50 y 50% respectivamente) (Tabla 5).

Tabla 5. Porcentaje de incidencia alimentaria (%IA) para cada especie y por estadío de desarrollo. Se indica el rango del largo corporal (LS) y el período del año en que fueron capturadas. n: número de larvas analizadas. PF: preflexión y flexión, PsF: postflexión, MF: metamorfosis.

Especies	Estadío	n	% IA	LS (mm)	Periodo del año
<i>P. paru</i>	PF	10	60	2,5-5,2	verano-otoño
	PsF	28	75	3,1-8,3	Verano
<i>P. orbignyanus</i>	PF	-	-	-	-
	PsF	4	100	6,9-7,4	Otoño
	MF	2	100	10,5-21,0	Otoño
<i>L. grossidens</i>	PF	-	-	-	-
	PsF	7	100	14,9 - 25,0	verano-otoño
<i>S. plagiusa</i>	PF	8	87.5	3,5 - 6,9	verano-otoño
	PsF	-	-	-	-
<i>G. parri</i>	PF	8	37.5	1,9 - 3,2	Verano
	PsF	-	-	-	-
<i>M.furnieri</i>	PF	14	85.7	2,3 - 4, 1	Otoño
	PsF	6	50.0	7,6 - 11,5	Otoño
<i>B. aurea</i>	PF	17	29.4	3,2 - 7,4	primavera-otoño
	PsF	5	100	9,3 - 14	Primavera
<i>P. platana</i>	PF	15	73.3	4,8 - 9,0	Primavera
	PsF	2	50	14, 5 - 22,2	primavera-otoño
Engraulido 1	PF	15	13.3	3,2 - 6,5	Otoño
	PsF	-	-	-	-

Índice enzimático en cada período

Se analizó la actividad enzimática específica (AARS_{esp}) en un total de 42 larvas de peces que incluyeron individuos de *Platanichthys platana*, *Brevoortia aurea*, *Odontesthes* sp., *Peprilus paru*, *Micropogonias furnieri*, *Paralichthys orbignyanus*, *Hyleurochilus fissicornis* y a una especie de Engraulidae no identificada. El tamaño corporal de las larvas estuvo comprendido entre 3,1 y 52,0 mm. La cantidad de proteína medida en cada individuo varió entre 0,02 y 9,64 mg mL⁻¹ y presentó una correlación positiva con el largo de las larvas (Spearman, $r = 0,51$; $p < 0,001$, $N = 42$) (Fig. 16 A).

La actividad específica de AARS por individuo estuvo comprendida entre 17 y 4595 nmol h⁻¹ mg pr⁻¹. Se evidenció una correlación negativa entre el largo corporal de las larvas y el logaritmo de AARS_{esp} (Spearman, $r = -0,35$; $p = 0,02$, $N = 42$) (Fig. 16 B). Para corregir el efecto del tamaño sobre la actividad AARS_{esp} se realizó una

regresión lineal entre estas dos variables; los residuales fueron transformados con la función exponencial y usados para todos los subsiguientes análisis (AARS-sc).

La AARS-sc promedio fue mayor en verano ($2,3 \pm 2,9 \text{ nmol h}^{-1} \text{ mg pr}^{-1} \text{ mm}^{-1}$), que en primavera ($2,1 \pm 1,6 \text{ nmol h}^{-1} \text{ mg pr}^{-1} \text{ mm}^{-1}$) y otoño ($1,4 \pm 1,8 \text{ nmol h}^{-1} \text{ mg pr}^{-1} \text{ mm}^{-1}$), aunque no se registraron diferencias significativas de la AARS-sc entre períodos (Kruskal-Wallis; $p = 0,4$; $N=42$) (Fig. 16 C).

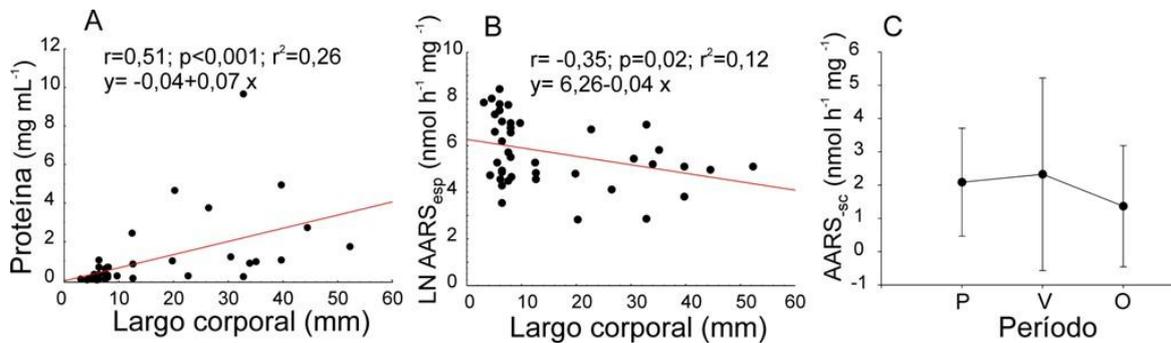


Figura 16. A) Regresión lineal entre la cantidad de proteína en cada larva y su largo corporal. B) Regresión lineal entre la actividad enzimática específica ($AARS_{esp}$) y el largo corporal. Se indica el coeficiente de Spearman y el valor de p. C) Promedio de la $AARS_{esp}$ corregida por el efecto del tamaño ($AARS_{sc}$) en cada período del año; la barra indica el desvío estándar. P: primavera, V: verano, O: otoño.

Índice enzimático en larvas de *Peprilus paru*

Peprilus paru fue la especie con mayor número de individuos a los que se analizó la actividad enzimática ($N=17$). Esto permitió explorar los efectos del ambiente sobre la condición nutricional a nivel específico. Las larvas de *P. paru* presentaron un largo corporal entre 4,2 y 8,1 mm. La cantidad de proteína medida en cada individuo varió entre 0,03 y 0,69 mg mL^{-1} y presentó una correlación positiva y significativa con el largo corporal (Spearman; $r = 0,63$; $p = 0,005$; $N = 17$) (Fig 17 A).

La actividad enzimática presentó un rango amplio con valores comprendidos entre 37 y 4595 $\text{nmol h}^{-1} \text{ mg pr}^{-1}$. En esta especie no se observó una correlación entre $AARS_{esp}$ y el largo estándar de las larvas (Spearman; $r = -0,17$; $p = 0,49$; $N = 17$) (Figura 17 B).

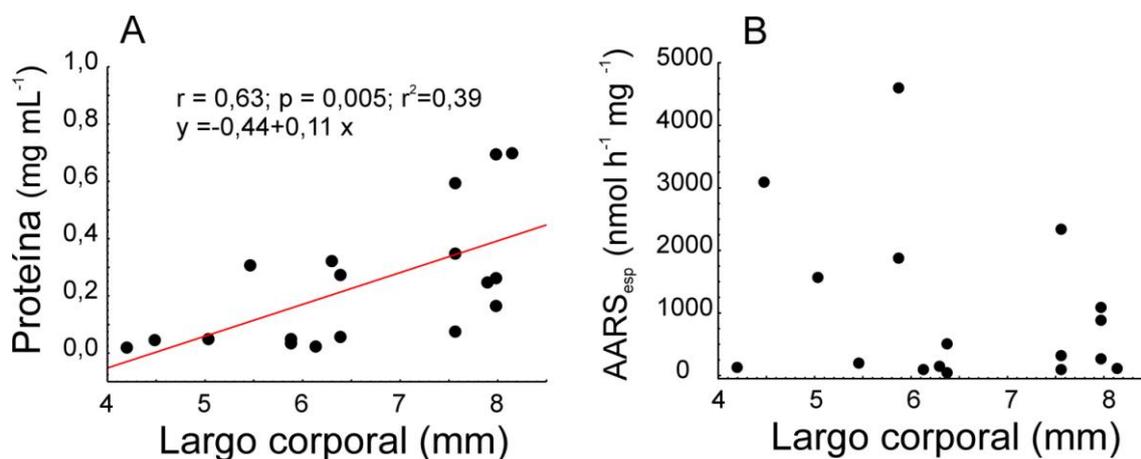


Figura 17 A) Regresión lineal entre la cantidad de proteína individual de *Peprilus paru* y su largo corporal. Se indica el coeficiente de Spearman y el valor de p. B) Regresión lineal de la actividad enzimática específica de *P. paru* y su largo corporal.

Actividad enzimática en relación a las condiciones ambientales

La actividad enzimática específica corregida por tamaño (AARS-sc) para el conjunto de larvas estuvo correlacionada sólo con los ácidos grasos. Dentro de éstos presentó una correlación positiva con % MUFA en MOP <10 μm (Pearson; $r = 0,33$; $p = 0,033$; $N = 41$) y negativa con % SFA en MOP <10 μm (Pearson; $r = -0,33$; $p = 0,033$; $N = 41$). Las restantes variables no presentaron una correlación significativa.

La AARS_{esp} en larvas de *Peprilus paru* estuvo correlacionada positivamente con la clorofila total (Pearson; $r = 0,59$; $p = 0,01$; $N = 17$) y negativamente con la abundancia total de larvas y las de su propia especie (Pearson, $r = -0,49$, $N = 17$; $p = 0,04$, $N = 17$ para los dos casos).

El primer componente del análisis de componentes principales explicó el 52 % de la varianza de los datos mientras que el segundo explicó el 20,5 %. La contribución de cada variable a cada eje se detalla en la Tabla 6. Las variables que más contribuyeron al factor 1 se encuentran del lado negativo del eje: biomasa de copépodos, abundancia de larvas y salinidad; del lado positivo del eje se encuentran las variables relacionadas a la calidad del alimento, la biomasa de nauplios de copépodos y la actividad AARS. Las variables que contribuyeron al factor 2 fueron: oxígeno disuelto, microzooplancton, temperatura y la calidad nutritiva de *A. tonsa* dispuestas del lado positivo del eje (Fig. 18).

Tabla 6. Análisis de componentes principales. Factor de coordinación realizado al Factor 1 y al Factor 2 por cada una de las variables analizadas. En negrita se indican las variables que mayor aporte realizaron a cada factor ($< -0,8$; $> 0,8$).

Variable	Acrónimo	Factor 1	Factor 2
AARS-sc	AARS-sc	0,46	0,2
AARS P, paru	AARS P. paru	0,45	0,20
Larvas	Larvas	-0,88	0,13
Clorofila	Clo.	0,36	-0,01
Temperatura	Temp.	-0,8	0,60
Salinidad	Sal.	-0,82	-0,10
Oxígeno disuelto	OD	0,49	0,83
%HUFA MOP _{total}	HUFA _{MOP}	0,90	-0,40
DHA/EPA MOP _{total}	DHA/EPA _{MOP}	0,90	-0,40
%HUFA A. tonsa	HUFA _{Ac}	0,77	0,61
DHA/EPA A. tonsa	DHA/EPA _{Ac}	0,78	0,61
Biomasa copépodos	BCop.	-0,99	-0,04
Biomasa nauplio copépodos	BNCop	0,65	0,05
Microzooplancton	Microp.	-0,45	0,81

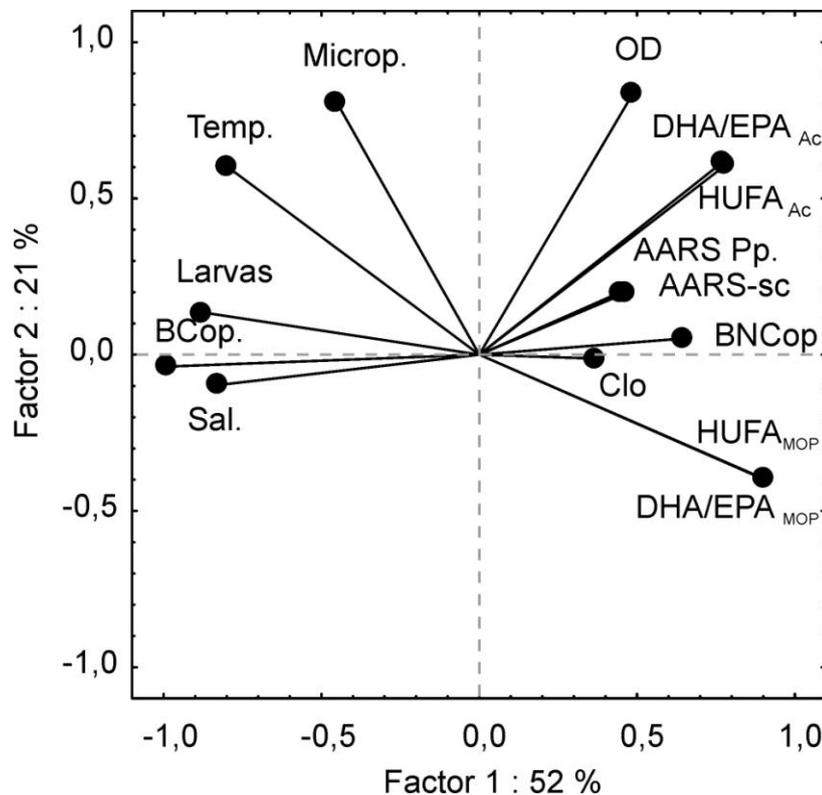


Figura 18. Ordenamiento de los dos ejes principales basado en la matriz de correlación de la AARS-sc, AARS *P. paru* y las variables abióticas, disponibilidad de alimento y calidad del alimento y abundancia de larvas (total y de *P. paru*). Las abreviaciones se indican en la Tabla 6.

DISCUSIÓN

Este estudio brinda por primera vez información sobre la abundancia y condición nutricional de las larvas de peces que ocurren en el estuario del SG, así como la exploración de las interacciones entre el ambiente y la comunidad larval.

En la zona estuarina del SG ocurrieron larvas de peces durante el principal período reproductivo (primavera a otoño), con una abundancia moderada y positivamente correlacionada con la temperatura y la clorofila-a. En cada período predominaron especies de distinto origen (dulce-acuícola, marino-estuarino oportunistas) destacando así la importancia del SG para especies con distintas estrategias de vida. Este trabajo amplió el rango de salinidad en el cual se encuentran las larvas de *Peprilus paru* y se registró por primera vez en Uruguay la especie *Elops smithi* en estadio larval y se extendió límite de distribución sur de esa especie.

La teoría indica que los peces desovan en momentos que existe una buena oferta de alimento, para asegurar la sobrevivencia de su descendencia (Werner 2002). Los resultados obtenidos muestran que no existe un único período en la temporada reproductiva donde coincidan la mayor cantidad y mejor calidad de presas con una mayor abundancia de larvas en todo el período reproductivo. Por tanto la predicción 1 de la hipótesis se cumplió parcialmente ya que en otoño se registró la mayor abundancia larval y una buena disponibilidad de alimento, pero no la mejor calidad del mismo. No se cumplió la predicción 2 propuesta, dado que la condición nutricional fue similar en todos los períodos, posiblemente por la complementariedad entre abundancia, diversidad de presas y calidad de las mismas que presentaron los períodos. Esto sería favorable para aquellas especies que presentan un período reproductivo prolongado.

El estuario del A° Solís Grande cómo área de alimentación para larvas

Las condiciones ambientales del estuario del SG son características de ambientes estuarinos subtropicales en general, tanto en la variabilidad estacional de temperatura, salinidad, oxígeno disuelto y clorofila-a (Conde et al. 1999, Calliari et al. 2009, Acuña et al. 2010, Espinosa 2012) como en su variabilidad diaria (Gómez-Erache et al. 2000, Fujita y Odebrecht 2007). Las condiciones de temperatura (11 - 26 °C), salinidad (1,7 - 29,8), oxígeno (3,2 - 11,3 mg L⁻¹) en el estuario del SG serían propicias para la inducción del desove de especies tales como *M. furnieri*, *B. aurea* y *O. argentinensis* y

para el desarrollo de sus larvas (Phonlor & Cousin 1997, Acha y Macchi 2000, Vizziano et al. 2002, Berasategui et al 2004).

La abundancia de potenciales presas del microzooplancton (75 - 97700 ind L⁻¹) y del mesozooplancton (100 – 37000 ind m⁻³) en el SG se encontró dentro de los rangos de abundancia registrados en estuarios cercanos al sitio de estudio (e.g. Laguna de Rocha y Río de la Plata (RDP), Britos 2010, Vera 2011). La concentración de presas *in situ* en este estudio fue elevada si se compara con las concentraciones de alimento ofrecidas a larvas peces en condiciones de laboratorio (e.g. 5000 rotíferos L⁻¹, 1000 nauplios *Artemia* L⁻¹, Clemmesen et al. 1994). La alta disponibilidad de alimento en el SG contribuiría a una captura exitosa de presas por parte de las larvas. De hecho, las larvas colectadas en el estuario del SG presentaron una mayor incidencia alimentaria (45-83%) que las larvas colectadas en otros estuarios subtropicales (42 %, Houde y Lovdal 1984) y similar que las larvas del RDP (81 - 92%, Vera 2011).

Acartia tonsa es la especie de copépodo más abundante en las zonas estuarinas de esta región y *Paracalanus* sp. alcanza abundancias importantes bajo la influencia de agua marina (Gómez-Erache et al. 2000, Britos 2010, Espinosa 2012), y estas especies fueron seleccionadas como alimento por las larvas en el SG. La salinidad tiene efectos importantes en las tasas vitales de *A. tonsa*, siendo su abundancia y biomasa mayores a salinidades intermedias (10-20) (Calliari et al. 2006). Por el contrario, *Paracalanus* sp. presenta mayor abundancia, biomasa y producción de huevos a salinidades más altas (>30) (Uye y Shibuno 1992, Espinosa 2012). Por tanto, a pesar de la variabilidad diaria en la salinidad, la presencia de especies con óptimos de crecimiento a distintas rangos de salinidad aseguraría la permanencia de alimento para las larvas en diferentes momentos y durante períodos prolongados.

La calidad nutricional de un ambiente está relacionada a la abundancia de presas pero también a su contenido en HUFA (Veloza 2005, Paulsen et al. 2012). La importancia de la presencia y composición de HUFA en los niveles tróficos inferiores radica en que éstos son transferidos a los niveles tróficos superiores (Kainz et al. 2004) y por tanto afectan la sobrevivencia y crecimiento de las larvas (Sargent et al. 1999). El porcentaje de HUFA en el MOP_{<10} (0,2 -21 %) y en el MOP_{total} (1 – 35 %) registrados en el SG se encuentran dentro de los rangos más bajos encontrados en otros ambientes estuarinos (Tiselius et al. 2012, Veloza et al. 2005, Loh y Canuel 2006). Cabe destacar

que la escasa información sobre este tema impide realizar comparaciones con estuarios de características similares (morfología, contexto climático). A su vez, en el estuario del SG se registraron % SFA más elevados (81 % en MOP_{<10}, 75 % en MOP) que en otros estuarios (e.g. Veloza 2005), aunque menores a los valores obtenidos en ambientes marinos con dominancia de especies con bajo valor nutritivo (e.g. *Phaeocystis* sp., Cottonnec 2001). La presencia de PUFA y HUFA es un indicador de fitoplancton “fresco”, debido a que los ácidos grasos de cadena larga e insaturados son los primeros en descomponerse (Bianchi 2007, Balzano et al. 2011). Por tanto, el elevado % SFA, así como el bajo % HUFA en la fracción < 10 µm y en el seston total en el SG podría estar indicando la presencia de algas en estado senescente, la resuspensión de sedimentos o presencia de algas de bajo valor nutritivo (Cottonnec 2001, Balzano et al. 2011), o una combinación de estos procesos.

Aunque los HUFA pueden ser sintetizados de *novo* por el fitoplancton, algunos organismos de mayor nivel trófico (e.g. protistas heterotróficos) son capaces de aumentar el contenido de éstos, ya sea por bioacumulación o por conversión de alguno de sus precursores (e.g. ácido α-linolenico (C18:3 n-3), el C18:4(n-3), y 18:5(n-3) a DHA y EPA; Kainz et al. 2004, Veloza et al. 2006, Arts et al. 2009). Este mecanismo podría explicar el mayor % HUFA que ocurrió en la fracción del MOP_{total} respecto a la del MOP_{<10} en el SG, y que fue más marcado en el verano (19,2 y 7,1 % HUFA respectivamente).

En el SG *A. tonsa* y por tanto el alimento de las larvas de peces presentaron una baja calidad respecto al % HUFA (13 ± 5) y moderada respecto al DHA/EPA (3), en comparación con los resultados experimentales de Veloza et al. (2006) y con el contenido de ácidos grasos en copépodos en ambientes naturales (Kattner y Hagen 2009). A pesar de ello, sí hubo una fuerte selección de las larvas hacia los copépodos y sus estadios de desarrollo (nauplios, copepoditos y adultos). Esto ha sido observado también en el RDP (Vera et al 2009a, b, Vera 2011) y en otros ambientes subtropicales y templados (Pepin y Penney 1997, Siordia 2007, Robert et al. 2011, Llopiz 2013). Los copépodos *Acartia tonsa* y *Paracalanus* sp. en el SG presentaron una elevada abundancia y también presentaron una mejor calidad nutritiva (% HUFA y DHA/EPA) en comparación con otros zooplanctones que co-ocurrieron durante el mismo período (e.g. *Evadne* sp., *Pleopis* sp.). Este resultado se condice con la tendencia de seleccionar

presas de mejor calidad. La baja proporción de DHA/EPA (<1) en los cladóceros respecto a los copépodos ha sido observada previamente (Kainz 2004, Brett et al. 2009, Tiselius et al. 2012) y se ha propuesto que estas diferencias pueden ser filogénicas (Person y Verde 2006). Por tanto, la preferencia que presentan las larvas de peces por los copépodos podría tener un sentido adaptativo.

Si bien existe una fuerte selección de las larvas hacia los copépodos, casi siempre se observa un cambio en la selección de la dieta durante la ontogenia larval (Wells y Roocker 2009, Llopiz 2013); por ejemplo larvas recién eclosionadas consumen presas pequeñas tales como huevos y nauplios, mientras que larvas más desarrolladas consumen presas más grandes como copepoditos y copépodos adultos (Pepin y Penney 1997, Rodríguez-Graña et al. 2005, Robert et al. 2011). Similares cambios ontogénicos en la selección de la dieta se observaron en *Micropogonias furnieri*, *Brevoortia aurea* y en *Paralichthys orbignyanus* en este estudio, probablemente por los cambios morfométricos (e.g. ancho de la boca) ocurridos en el desarrollo larval. El cambio en la dieta de *P. orbignyanus* (lenguado) estaría relacionado además a un cambio en el comportamiento: larvas pelágicas que seleccionaron copépodos a larvas en metamorfosis más relacionadas al sustrato y que consumieron organismos bentónicos tales como misidáceos y ostrácodos.

Uso del estuario por los estadíos tempranos de peces

El rango de abundancia total de larvas en el SG durante este estudio ($0 - 84 \text{ ind } 100\text{m}^{-3}$) fue comparable a los rangos registrados en el Río de la Plata (RDP) (Berasategui et al. 2004) y menor al registrado en lagunas costeras del Este de Uruguay (Machado et al. 2011) y de la laguna de los Patos en Brasil (Muelbert y Weiss 1996). En ocasiones en el RDP se registran abundancias muy elevadas de larvas ($>1000 \text{ ind } 100\text{m}^{-3}$, Cambón 2011) que corresponden a momentos o áreas de desove. La ausencia de abundancias muy elevadas en el SG respecto al RDP podría indicar que hay un transporte pasivo de larvas desde las principales áreas de desove en el RDP al SG. La mayor abundancia de larvas en el fondo del SG podría indicar un comportamiento activo de éstas para evitar la advección fuera del estuario (intrusión salina circula por el fondo), tal como se ha observado en estuarios y especies similares (e.g. *Gobiosoma* sp., *Brevoortia* sp.) (Whitefield 1989, Schultz et al. 2003, Hare et al. 2006).

La distribución de las larvas de peces depende principalmente del área de desove de los adultos (especie-específico) y de los patrones de circulación del agua (Werner 2002). La baja abundancia de larvas en primavera durante este estudio puede estar relacionada a que el muestreo ocurrió en la primavera temprana (21 al 29 de setiembre) y que el pico de reproducción de algunas especies en esta región se inicia en la primavera tardía (Acuña et al. 1997, Acha y Macchi 2000, Macchi et al. 2003). Algunos predadores de huevos y larvas de peces como las noctilucas (10856 ± 27187 ind m^{-3}) y los cnidarios (345 ± 818 ind m^{-3}) fueron más abundantes en verano y su abundancia fue muy baja en los demás períodos (< 10 ind m^{-3}), por tanto podrían estar afectando negativamente la abundancia larval en verano. Por otro lado, la mayor abundancia de larvas pudo deberse a la sumatoria de larvas recién eclosionadas en dicho período y a una menor tasa de predación (Muelbert y Weiss 1996, Cowan et al. 1993).

La abundancia total de larvas estuvo correlacionada positivamente con la clorofila-a, y la estructura de la comunidad de larvas estuvo mayormente influenciada por la temperatura y también por la clorofila-a. Resultados similares han sido observados en distintos tipos de estuarios, tanto en larvas (e.g. Laguna costera, Pérez-Ruzafa et al. 2004) como en juveniles (e.g. costero, Acuña et al. 2010). La temperatura y la clorofila-a presentaron valores característicos a cada período del año por lo que estas variables podrían funcionar como señales ambientales (efectores directos) sobre la reproducción durante el período de estudio. La ausencia de correlación entre la abundancia de larvas y la abundancia de presas o con el contenido de ácidos grasos en MOP y *A. tonsa*, podría indicar un mayor efecto de las variables abióticas (e.g. temperatura) que de la oferta del alimento (Newton 1996).

Las familias Clupeidae, Engraulidae, Atherinidae, Gobiidae y Scianidae que dominaron en el SG, se caracterizan por estar asociadas a ambientes estuarinos (e.g. Muelbert y Weiss 1996, Whitfield 1999, Esteves et al. 2000, Berasategui et al. 2004). La familia Stromatidae presentó una abundancia relativa alta en este estudio, lo cual no se había registrado previamente. Respecto a las especies, la mayoría de ellas pertenecieron a la categoría marino-estuarino oportunista y son comúnmente encontradas en zonas estuarinas de la región tanto en estadio larval como juvenil y adulto (Acuña et al. 2010, Machado et al. 2011). En las lagunas costeras con conexión periódica al mar, donde el transporte de larvas hacia dentro y fuera del sistema es de

escasa magnitud, predominan especies estuarinas (Machado et al. 2011, Neira y Potter 1992). La conexión permanente del SG con el RDP podría facilitar el ingreso de especies marino-estuarino oportunistas. Sin embargo, en términos de abundancia el SG estuvo caracterizado por especies de diferente origen (dulce-acuícola, marino-estuarino oportunista y estuarina) en cada período muestreado, mostrando la importancia de este ambiente como hábitat para larvas de peces con diferentes estrategias de vida.

La presencia de distintas especies en cada período se explicaría por las características de los desoves de cada especie. Las especies registradas en primavera coinciden con las especies más abundantes en estadio juvenil y adulto, que ocurren en este arroyo a lo largo del ciclo anual (e.g. *Odontesthes* sp. *Platanichthys platana*) (Muñoz et al. 2012). En los demás períodos se registraron especies marino-estuarino oportunistas que desovan en primavera tardía hasta otoño (e.g. *Paralichthys* sp., *M. Furnieri*, etc). La presencia de *Elops smithi* en el otoño, constituyó el primer registro de esta especie en estadio larval en Uruguay y extendió el límite de distribución de esta especie desde el sureste de Brasil (~19 °S, Castro y Bonecker 2005) hasta la zona costera de Uruguay (~34°S, Machado et al. 2012) (Anexo 5).

Berasategui et al. 2004 encontraron que *M. furnieri* y *B. aurea* conformaban un mismo agrupamiento en el RDP y ocurrían en un rango muy amplio de salinidad (0.9 – 33), mientras que *H. fissicornis* y *P. paru* formaban parte de otro agrupamiento de salinidades más altas (21 – 31). Los resultados de este estudio clasifican a las especies mencionadas en un solo grupo caracterizado por altas abundancias presentes en verano y/o otoño. *Brevoortia aurea* y *M. furnieri* estuvieron presentes dentro de los rangos de salinidad ya conocidos (7 – 29 y 7-15 respectivamente) mientras que *P. paru* y *H. fissicornis* estuvieron presentes en salinidades más bajas (6,5 - 16,5 y 7 – 13 respectivamente) a las registradas en el estudio previo.

Paralichthys orbignyanus no se agrupó con otras especies, estuvo presente solamente en otoño, en salinidades moderadas (14 – 21) y todas sus larvas fueron colectadas del fondo. En general se entiende que esta especie desova en el mar e ingresa a los estuarios como juveniles y adultos para alimentarse (Norbis y Galli 2004, Radonic 2011).

Platanichthys platana habita en ríos, arroyos y lagunas en las cuencas de todo el Uruguay, pero también es común encontrarla en aguas salobres (Teixeira de Mello et al. 2011) y es una de las especies más abundantes y con mayor biomasa en el SG en estadio juvenil y adulto (Gurdek et al. 2011, Muñoz et al. 2012). No se conocen aspectos reproductivos de esta especie. En este estudio, esta especie no se agrupó con otras, estuvo mayormente presente en primavera y en salinidades entre 8 y 10. La baja abundancia del estadio larval en comparación con los adultos sugiere que los desoves probablemente ocurran en zonas con menor influencia salina.

Gobiosoma parri es una especie estuarina, que habita regiones costeras tales como arroyos y lagunas que desembocan al océano Atlántico (Acha 1994); antes de este estudio, sus larvas se habían registrado en la parte media del RDP (Berasategui et al. 2004, Cambon 2011). En dicho estuario las larvas de esta especie son colectadas en verano y otoño (Berasategui et al. 2004, Cambon 2011), tal como ocurrió en el SG. A diferencia de otras especies (e.g. *P. paru*) que co-ocurrieron en el mismo período durante este estudio, las larvas de *G. parri* se colectaron únicamente en el fondo y en salinidad entre 9 y 18 por lo que no se agrupó con otras especies.

Oferta estacional de alimento y condición nutricional

Los resultados obtenidos muestran que no coincidió la mayor cantidad y mejor calidad de presas en un único período en la temporada reproductiva estudiada (Fig. 19). El otoño presentó una buena cantidad de alimento tanto para larvas en preflexión (huevos y nauplios) como para larvas en postflexión (coppéodos), pero no ocurrió la mejor calidad del seston y de *Acartia tonsa* (Fig. 19). Si bien *A. tonsa* presentó mayor % HUFA en otoño y su mayor % HUFA respecto al seston indicaría que estaría acumulando ácidos grasos esenciales en este período, estos no presentaron la mejor proporción (< DHA/EPA y % ARA) (St. John et al. 2001, Brett et al. 2009, Tiseluis et al. 2012).

En verano se registró la menor biomasa de copépodos y a su vez la mayor diversidad de especies pequeñas tales como *E. acutifrons*, *Paracalanus sp.* y *Oithona sp.*, y éstos últimos fueron seleccionados por las larvas en preflexión a pesar de la abundante oferta de huevos y nauplios de copépodos (e.g. *G. parri* y *S. plagiusa*). Se ha observado que los copépodos tienden a acumular ácidos grasos durante su desarrollo

(nauplio-adulto) (Kattner et al. 2009), lo cual pudo disminuir la selección de huevos y nauplios ya que éstos últimos brindarían a las larvas un menor retorno energético.

Por tanto, los resultados obtenidos muestran que la mayor abundancia larval en la temporada estudiada sólo coincidió con la mayor cantidad de alimento, y no coincidió con la mejor calidad del mismo por lo que la predicción 1 se cumple parcialmente.

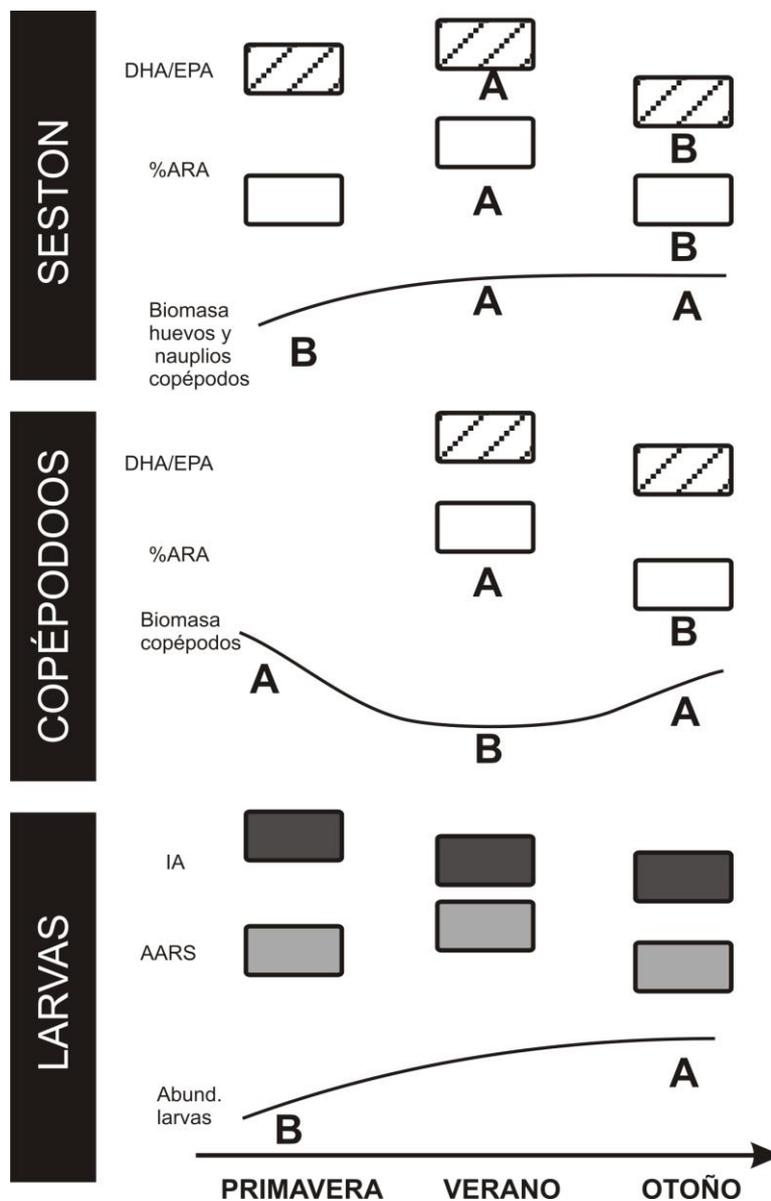


Figura 19. Esquema de tendencias generales en la calidad (DHA/EPA y % ARA) y disponibilidad (biomasa) de las presas y de la condición nutricional (IA y AARS) y abundancia de las larvas. Las letras diferentes indican diferencias significativas entre períodos (Kruskal-Wallis, $p < 0,05$).

La incidencia alimentaria está fuertemente influida por el estadio larval debido a que los órganos sensoriales se van desarrollando a medida que progresa el desarrollo larval y ocurre concomitantemente una mejora en la percepción de la presa y por tanto el éxito en la alimentación (Hubbs y Blaxter 1986, Llopiz 2003). La baja incidencia alimentaria registrada en otoño (IA = 45 %) en este estudio estuvo fuertemente influida por la elevada proporción de individuos en preflexión y con tallas muy pequeñas (< 4 mm), particularmente en *B. aurea* y Engraulido 1 (Tabla 5). Considerando únicamente la incidencia alimentaria de las larvas en postflexión (IAPsF: 73 – 100%), esta sería alta en todos los períodos.

No se vieron reflejadas en la incidencia alimentaria de las larvas las diferencias encontradas en cada período en la cantidad de alimento brindado por el ambiente (Fig. 19). Por ejemplo, el verano presentó la menor biomasa de adultos y juveniles copépodos pero esto no se vio reflejado en una menor incidencia alimentaria a pesar que tanto el conjunto de las larvas (preflexión y postflexión) consumieron copépodos. Por lo anterior, la condición nutricional de las larvas de acuerdo a este indicador no estaría directamente relacionada con la cantidad de presas disponibles y otros factores tales como la turbidez podrían también estar influyendo en el éxito en la captura de presas (Dauvin y Dodson 1990).

La evaluación de la condición nutricional en las larvas de peces con índices bioquímicos es muy importante ya que resume todos los factores que influyen a las larvas, teniendo en cuenta sus requerimientos energéticos, la cantidad y también la calidad del alimento (Werner 2002). Este estudio exploró el uso de una nueva herramienta para evaluar la condición nutricional en larvas de peces, mediante la actividad de las enzimas aminoacyl-ARNt sintetasa (AARS). Los resultados indicaron que la actividad AARS pudo ser determinada en larvas de un amplio rango de tamaño (3 a 52 mm). Es conocido que los organismos de menor tamaño presentan una mayor actividad metabólica específica (Gillooly et al. 2001), por lo que es esperable una correlación negativa entre AARS (estandarizada por biomasa) y tamaño corporal. Estos valores relativos de actividad enzimática requieren una calibración para establecer niveles de crecimiento absoluto correspondientes a larvas en buena condición nutricional y a larvas en estado de desnutrición.

El análisis de AARS no mostró diferencias significativas entre períodos a pesar de las diferencias encontradas en cantidad, calidad y tipos de presa a lo largo del estudio, por lo cual no se cumplió la 2 predicción de la hipótesis. Algunos estudios *in situ* han observado una mayor importancia de la calidad del alimento respecto a su abundancia en la relación ARN/ADN corporal en larvas de peces (Paulsen et al. 2011, Paulsen et al. 2012). El resultado del ACP indicaría que la AARS-sc y AARS en *P. paru* también estuvieron más relacionadas a la calidad del alimento que a la biomasa de copépodos. Sin embargo, dado que el aporte de la AARS a los principales factores del ACP fue bajo ($<0,5$, Fig. 18) y que los indicadores de buena calidad de alimento (HUFAs) no se correlacionaron con la AARS-sc, la calidad del alimento no sería un determinante importante para la condición nutricional en este estudio. La correlación negativa de las AARS-sc con % SFA del $MOP_{<10}$ podría indicar un efecto indirecto negativo del seston, por presencia de material detrítico o fitoplancton nutritivamente pobre (e.g. rico en ácidos grasos saturados).

La complementariedad entre abundancia y calidad de las presas así como de la diversidad de tamaño de las mismas en los diferentes períodos podría explicar la ausencia de diferencias en la condición nutricional (incidencia alimentaria y AARS). La estrategia reproductiva dominante para las especies de peces en esta región está caracterizada por desoves múltiples durante una temporada reproductiva prolongada (primavera-otoño) (Acuña et al. 1997, Acha y Macchi 2000, Macchi et al. 2003). Esta estrategia se ve favorecida por esta complementariedad de factores que mejoran la calidad nutricional de las larvas a lo largo de dicho período. De este modo la sobrevivencia larval no solo estaría asegurada por un solapamiento espacio-temporal entre las larvas y sus presas de acuerdo a lo que predice la hipótesis de ajuste/desajuste de Cushing (1975), sino además por el solapamiento con alimento de buena calidad tal como lo propone Bell y Sargent (1996).

CONCLUSIONES

- La calidad del estuario del SG como área de alimentación para larvas de peces parece ser relativamente favorable por su variabilidad abiótica, porque presenta una elevada diversidad y abundancia de recursos como potenciales presa. La calidad de las presas fue variable durante este estudio y en general reflejó un valor nutritivo moderado.
- Las larvas seleccionaron principalmente copépodos, y éstos presentaron la mejor calidad nutricional (mayor DHA/EPA y % ARA) en comparación a otras presas del mesozooplankton que co-ocurrieron (e.g. nauplio cirripedios, *Evadne* sp. *Pleopis* sp.).
- La abundancia larval presentó una correlación positiva con la clorofila-a y la estructura de la comunidad estuvo influenciada por la temperatura y la clorofila-a. Esto podría indicar que la temperatura y clorofila fueron las variables que funcionaron como señales ambientales (efectores directos) sobre la reproducción durante el período de estudio.
- Las larvas predominantes en cada período presentaron diferente origen (dulceacuicola, marino-estuarino oportunistas y estuarinas) señalando la importancia del estuario del SG como hábitat para especies con diferentes estrategias de vida.
- En este estudio no se registró un único período óptimo en la oferta de alimento sino que ocurrió una complementariedad entre abundancia, calidad y diversidad de presas, por lo que no hubo diferencias en la condición nutricional de las larvas. Esto favorece a las especies con un período reproductivo prolongado, como ocurre en varias especies de la región.

PERSPECTIVAS

- Futuros estudios acerca de la relación entre la disponibilidad y calidad del alimento y la condición nutricional en otros años deberían llevarse a cabo para evaluar si la complementariedad de factores (abundancia vs calidad) en la principal época de desove es un proceso que ocurre cada año y así consolidar los resultados obtenidos en esta Tesis. Asimismo se podrían incluir todas las estaciones del año, incluyendo el invierno, el cual no fue considerado en este estudio por no ser, a priori, un período reproductivo importante.
- Son necesarios experimentos bajo condiciones controladas de alimento para conocer los umbrales del crecimiento somático en larvas según la actividad de las enzimas aminoacil ARNt sintetasas y simular diferentes contextos de oferta de alimento *in situ*. De esta forma sería posible conocer la condición nutricional (buena o mala) de larvas capturadas *in situ*.

BIBLIOGRAFÍA

- 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.
- Acha, E., 1994. Development and occurrence of larvae of the goby, *Gobiosoma parri* (Ginsburg) (Gobiidae), in the estuary of the Rio de la Plata, Argentina. *Scientia Marina* 58 (4), 337-343
- 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.
- Acuña, A., Passadore, C., Giménez, L., 2010. Fish assemblage in a temperate estuary on the uruguayan coast: seasonal variation and environmental influence. *Brazilian Journal of Oceanography* 58, 299-314.
- Acuña, A., Arena, G., Berois, N., Mantero, G., Masello, A., Nion, H., Retta, S., Rodríguez, M., 1997. The croaker (*Micropogonias furnieri*): biological cycle and fisheries in the Río de la Plata and its oceanic front. En: Wells, R. J. y Darbon (Eds), *The Río de la Plata: an environmental overview*. Bounty Print, Halifax, 185-222.
- Anderson, J. T., 1988. A review of size dependent survival during pre-recruit stages of fishes in relation to recruitment. *Journal of Northwest Atlantic Fisheries Science* 8, 55-66.
- Arancibia, H., 1988 Cluster analysis: The use of a simple statistical method in the identification of groups. ICES Council meeting, Copenhagen. Denmark. 18 p.
- Arts, M.T., Brett, M.T., Kainz, M., 2009. *Lipids in Aquatic Ecosystems*. Springer, New York. 367 p.
- Balzano, S., Pancost, R.D., Lloyd, J.R., Statham, P.J., 2011. Changes in fatty acid composition in degrading algal aggregates. *Marine Chemistry*. 124:2-13.
- Beck, M.W., Heck K.L., Able, K., Childers, D.L., Eggleston, D.B., Gillanders, B.M., Halpern, B., Hays, C.G., Hoshino, K., Minello, T.J., Orth, R.J., Sheridan, P.F., Weinstein, M.R., 2001. The identification, conservation and management of estuarine and marine nurseries for fish and invertebrates. *Bioscience* 51, 633-641.
- Bell, M.V., Batty, R.S., Dick, J.R., Fretwell, K., Navarro, J.C., Sargent, J.R., 1995. Dietary deficiency of docosahexaenoic acid impairs vision at low light intensities in juvenile herring (*Clupea harengus* L.). *Lipids* 30, 443-449.
- Bell, M.V., Sargent, J.R., 1996. Lipid nutrition and fish recruitment. *Marine Ecology Progress Series* 134, 315-316.
- 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.
- Berggreen, U., Hansen, B., KiØrboe, T., 1988. Food size spectra, ingestion and growth of the copepod *Acartia tonsa* during development: implications for determination of copepod production. *Marine Biology* 99, 341-352.
- Bianchi, T. S. 2007. *Biogeochemistry of Estuaries*. Oxford University Press, New York 689 p.
- Bradford, M.M., 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry* 72, 248-254.
- Braverman, M. S., Acha, M., Gagliardini, D. A., Rivarossa, M., 2009. Distribution of whitemouth croaker (*Micropogonias furnieri*, Desmarest 1823) larvae in the Río de la Plata estuarine front. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 82, 557-565.

- Bray, J., Curtis, J., 1957. An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monographs* 27, 325-349.
- Brett, M.T., Müller-Navarra, D.C., Persson, J., 2009. Crustacean Zooplankton Fatty Acid Composition En: Arts, M.T., Brett, M.T., Kainz, M. (Eds.). *Lipids in Aquatic Ecosystems*, Springer, pp. 115-145
- Britos, A., 2010. Estructura del microzooplancton e impacto relativo de su herbivoría en dos estuarios de Uruguay (Laguna de Rocha y Río de la Plata). Tesis de Maestría en Biología. Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, 87 p.
- Buckley, L.J., 1984. RNA-DNA ratio: an index of larval fish growth in the sea. *Marine Biology* 80, 291-298.
- Calliari, D., Andersen, C.M., Thor, P., Gorokhova, E., Tiselius, P., 2006. Salinity modulates the energy balance and reproductive success of co-occurring copepods *Acartia tonsa* and *A. clausi* in different way. *Marine Ecology Progress Series* 312, 177-188.
- Calliari, D., Britos, A., Conde, D., 2009. Testing the relationship between primary production and *Acartia tonsa* grazing pressure in an estuarine lagoon. *Journal of Plankton Research* 31, 1045-1058.
- Calliari, D., Cervetto, G., Gómez-Erache, M., Bastreri, D., 2001. Short-term variability in abundance and vertical distribution of the opossum shrimp *Neomysis americana* in the Solís Grande river estuary, Uruguay. *Atlantica* 23, 117-125.
- Cambon, D., 2011. Distribución y abundancia de larvas de peces del Río de la Plata Exterior en la primavera de 2001. Tesis de Grado en Biología. Facultad de Ciencias, Universidad de la Republica, Montevideo, 64 p.
- Canino, M.F., Bailey, K.M., Incze, L.S., 1991. Temporal and geographic differences in feeding and nutritional condition of walleye pollock larvae *Theragra chalcogramma* in Shelikof Strait, Gulf of Alaska *Marine Ecology Progress Series* 79, 27-35.
- Castro, M.S., Bonecker, A.C.T., 2005. Leptocephali collected off the eastern coast of Brazil (12°-23°S) *Zootaxa* 935, 1-28.
- Cerqueira, V.R., Haimovici, M., 1990. Dinamica populacional do gordinho *Peprilus paru* (Pisces, Stromateidae), no litoral sul do Brasil. *Revista Brasileira de Biologia*, 50 (3), 599-613.
- Cervetto, G., 1987. Fluctuaciones del zooplancton del arroyo Solís Grande, Uruguay (16 al 30/11/1982). Tesis de Grado en Oceanografía Biológica. Facultad de Humanidades y Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, 153 p.
- Chang, G., Hang, G., Pan, F., Lin Y., Wang, H., 1984. Continuous spectrophotometric assay for aminoacyl-trna synthetases. *Analytical Biochemistry* 142, 369-372.
- Chesson, J., 1978. Measuring preferences in selective predation. *Ecology* 59, 211-215.
- Chícharo, A.M., Esteves, E., Santos, A.M.P., Dos Santos, A., Peliz, A., Ré, P., 2003. Are sardine larvae caught off northern Portugal in winter starving? An approach examining nutritional conditions. *Marine Ecology Progress Series* 257, 303-309.
- Clarke, K., Ainsworth, M., 1993. A method of linking multivariate community structure to environmental variables. *Marine Ecology Progress Series* 92, 205-219.
- Clarke, K., Warwick, R., 1994. Linking community analyses to environmental variables. En: *Change in Marine Communities: an Approach to Statistical Analysis and Interpretation*. Natural Environment Research Council, Plymouth Marine Laboratory, Plymouth, pp. 1-11

- Clemmesen, C., 1994. The effect of food availability, age or size on the RNA/DNA ratio of individually measured herring larvae: laboratory calibration. *Marine Biology* 118, 377-382.
- Conde, D., Bonilla, S., Aubriot, L., de León, R., Pintos, W., 1999. Comparison of the areal amount of chlorophyll a of planktonic and attached microalgae in a shallow coastal lagoon. *Hydrobiologia* 408/409, 285-229.
- Cottonec, G., 2001. Nutritive value and selection of food particles by copepods during a spring bloom of *Phaeocystis* sp. in the English Channel, as determined by pigment and fatty acids analyses. *Journal of Plankton Research* 23, 693-703.
- Cousseau, M.B., Perrota, R.G., 2000. Peces marinos de Argentina: biología, distribución y pesca. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, Buenos Aires.
- Cowan, J.H., Houde, E.D., Rose, K.A., 1993. Relative predation potentials of scyphomedusae, ctenophores and planktivorous fish on ichthyoplankton in Chesapeake Bay. *Marine Ecology Progress Series* 95, 55-65.
- Cowan, J.H., Houde, E.D., Rose, K.A., 1996. Size-dependent vulnerability of marine fish larvae to predation: an individual-based numerical experiment. *Journal of Marine Science* 53, 23-37.
- Cushing, D.H., 1975. *Marine ecology and fisheries*. Cambridge University Press, London.
- Dalsgaard, J., St. John, M.A., Kattner, G., Müller-Navarra, D., Hagen, W., 2003. Fatty acid trophic markers in the pelagic marine environment. *Advances in Marine Biology* 46, 225-341.
- Dauvin, J. C., Dodson, J. J. 1990. Relationship between feeding incidence and vertical and longitudinal distribution of rainbow smelt larvae (*Osmerus mordax*) in a turbid well-mixed estuary. *Marine Ecology Progress Series*, 60, 1-12.
- Davis, C.S., 1984. Food concentrations on George Bank: non-limiting effect on development and survival of laboratory reared *Pseudocalanus* sp. and *Paracalanus parvus* (Copepoda: Calanoida). *Marine Biology* 82, 41-46.
- Day, J.W., Hall, C.A.S., Kemp, W.M., Yañez-Arancibia, A., 1989. *Estuarine Ecology*. Wiley & Sons. New Jersey, 537 p.
- Defeo, O., Horta, S., Carranza, A., Lercari, L., de Álava, A., Gómez, J., Martínez, G., Lozoya, J.P., Celentano, E., 2009. Hacia un manejo ecosistémico de pesquerías: áreas marinas protegidas en Uruguay. Facultad de Ciencias-DINARA, Montevideo. 122 p.
- Díaz, M. V., 2010. Análisis espacio-temporal del estado nutricional de las larvas de anchoita *Engraulis anchoita*. Relación con las características hidrográficas y la disponibilidad de alimento. Tesis de Doctorado. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, 283 p.
- Díaz, M.V., Pájaro, N., Sánchez, R., 2009. Employment of morphometric variables to assess nutritional condition of Argentine anchovy larvae *Engraulis anchoita* Hubbs & Marini, 1935. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 44, 539-549.
- Dunstan, G.A., Volkman, J.K., Barrett, S.M., Leroi, J.M., Jeffrey, S.W., 1994. Essential polyunsaturated fatty acids from fourteen species of diatom (Bacillariophyceae). *Phytochemistry* 35, 155-161.
- Elliott, M., Whitfield, A., Potter, I., Blaber, S., Cyrus, D., Nordlie, F., Harrison, T., 2007. The guild approach to categorizing estuarine fish assemblages: a global review *Journal compilation*. *Fish and Fisheries* 8, 241-268.
- Espinosa, N., 2012. Caracterización de la producción de huevos y pellets de copepodos en la región oligohalina del Río de la Plata. Tesis de Grado en Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, 26 p.

- Esteves, E., Pina, T., Chícharo, M.A., Andrade, J.P., 2000. The distribution of estuarine fish larvae: Nutritional condition and co-occurrence with predators and prey. *Acta Oecologica* 21, 161–117.
- Ferron, A., Leggett, W. C. 1994. An Appraisal of condition measures for marine fish larvae. *Advances in Marine Biology* 30, 217-303.
- Folch, J., Lees, M., Sloane-Stanely, G. H. 1957. A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues. *Journal of Biological Chemistry* 226, 497–507.
- Folkvord, A., Hunter, J.R., 1986. Size specific vulnerability of northern anchovy (*Engraulis mordax*) larvae to predation by fishes. *Fish. Bulletin* 84, 859-869.
- Fortier, L., Ponton, D., Gilbert, M., 1995. The match/mismatch hypothesis and the feeding success of fish larvae in ice-covered southeastern Hudson Bay. *Marine Ecology Progress Series* 120, 11-27.
- Fuiman, L.A., Werner, R.G., 2002. *Fishery Science. The unique contributions of early life stages.* Blackwell, Science, 324 p.
- Fujita, C., Odebrecht, C., 2007. Short term variability of chlorophyll a and phytoplankton composition in a shallow area of the Patos lagoon estuary (southern Brazil). *Atlantica* 29(2), 93-106.
- Gerking, S.D., 1994. *Feeding ecology of fish.* Academic Press, San Diego, 416 p.
- Gibson, R.N., 1994. Impact of habitat quality and quantity on the recruitment of juvenile fishes. *Netherlands. Journal of. Sea Research.* 32, 191-206.
- Gillooly, J. F., Brown, J. H., West, G. B., Savage, V. M., Charnov, E. L., 2001. Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science* 293, 2248-2251.
- 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, 877-885.
- Giménez, L., Verocai, J., 2001. Relevamiento de la biodiversidad costera de Uruguay: invertebrados bentónicos y peces. Informe técnico FREPLATA-Facultad de Ciencias, Montevideo, 60 p.
- Gómez-Erache, M., Norbis, W., Basterri, D., 2000. Wind effect as forcing factor controlling distribution and diversity of copepods in a shallow temperate estuary (Solís Grande, Uruguay). *Scientia Marina* 64, 87-95.
- Gurdek, R., Muñoz, N., Puppi, V., Bianchinotti, B. Acuña, A. 2011. Variación nictimeral de la ictiofauna en la región estuarial del arroyo Solís Grande, Uruguay. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay* 20, 11-21.
- Hare, J.A., Walsh, H.J., Wuenschel, M.J., 2006. Sinking rates of late-stage fish larvae: Implications for larval ingress into estuarine nursery habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 330, 493– 504.
- Harris, S.A., Cyrus, D.P., 2000. Comparison of larval fish assemblages in three large estuarine systems, KwaZulu-Natal, South Africa. *Marine Biology* 137, 527-541.
- Herrera, I., Yebra, L., Hernández-León, S., 2012. Effect of temperature and food concentration on the relationship between growth and AARS activity in *Paracartia grani* nauplii. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 416-417, 101-109.
- Hjort, J., 1914. Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research. *Reunion Conseil international pour l'Exploration de la Mer* 20, 1-228.
- Hoffmeyer, M.S., Menéndez, M.C., Biancalana, F., Nizovoy, A.M., Torres, E.R., 2009. Ichthyoplankton spatial pattern in the inner shelf off Bahía Blanca Estuary, SW Atlantic Ocean. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 84, 383–392.

- Höök, T.O., Gorokhova, E., Hansson, S., 2008. RNA:DNA ratios of Baltic Sea herring larvae and copepods in embayment and open sea habitats. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 76, 29-35.
- Houde, E. D., Lovdal, J. D. 1984. Patterns of variability in ichthyoplankton occurrence and abundance in Biscayne Bay, Florida. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 20(1), 79-103.
- Hubbs, C., Blaxter, J. H. S. 1986. Development of sense organs and behaviour of teleost larvae with special reference to feeding and predator avoidance. *Transactions of the American Fisheries Society* 115 (1), 98-114.
- Islam, S., Hibino, M., Tanaka, M., 2006. Distribution and diets of larval and juvenile fishes: influence of salinity gradient and turbidity maximum in a temperate estuary in upper Ariake Bay, Japan. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 68, 62-74.
- Izquierdo, M., 2005. Essential fatty acid requirements in Mediterranean fish species. *Cahiers Options Méditerranéennes* 63, 91-102.
- Izquierdo, M.S., Socorro, J., Arantzamendi, L., Hernandez-Cruz, C.M., 2000. Recent advances in lipid nutrition in fish larvae. *Fish Physiology and Biochemistry* 22, 97-107.
- Jones, C., 2002. Age and Growth. En: Fuiman, L.A., Werner, R.G. (Eds.), *Fishery science: the unique contributions of early life stages*, Blackwell Science, Malden, 121- 142 p.
- Kainz, M., Arts, M.T., Mazumder, A., 2004. Essential Fatty Acids in the Planktonic Food Web and Their Ecological Role for Higher Trophic Levels. *Limnology and Oceanography* 49, 1784-1793.
- Kattner, G., Hagen, W., 2009. Lipids in Marine Copepods: Latitudinal Characteristics and Perspective to Global Warming. En: Arts, M.T., Brett, M.T., Kainz, M. (Eds.), *Lipids in Aquatic Ecosystem*, Springer, 257-280 p.
- Kjerfve, B., 1994. Coastal lagoons. En: Kjerfve, B. (Ed.) *Coastal lagoon processes*, Elsevier, Amsterdam, 243–286 p.
- Koussoroplis, A.M., Beca, A., Pergac, M.E., Koutrakisd, E., Bourdiera, G., Desvillettes, C., 2011. Fatty acid transfer in the food web of a coastal Mediterranean lagoon: Evidence for high arachidonic acid retention in fish. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 91, 450–461.
- Lara-López, L., Neira, F., 2008. Synchronicity between zooplankton biomass and larval fish concentrations along a highly flushed Tasmanian estuary: assessment using net and acoustic methods. *Journal of Plankton Research* 30, 1061-1073.
- Laroche, J. L., 1982. Trophic patterns among larvae of five species of sculpins (Family: Cottidae) in a Maine estuary. *Fishery Bulletin* 80 (4), 827-840.
- Leak, J. C., Houde, E.D., 1987. Cohort growth and survival of bay anchovy *Anchoa mitchilli* larvae in Biscayne Bay, Florida. *Marine Ecology Progress Series* 37, 109-122.
- Llopiz, J.K., 2013. Latitudinal and taxonomic patterns in the feeding ecologies of fish larvae: A literature synthesis. *Journal of Marine Systems* 109–110, 69–77.
- Loh, A.N., Canuel, E., 2006. Dissolved and particulate organic matter source-age characterization in the upper and lower Chesapeake Bay: A combined isotope and biochemical approach. *Limnology and Oceanography* 51, 1421-1431.
- López-Cazorla, A. 2005. On the age and growth of flounder *Paralichthys orbignyanus* (Jenyns, 1842) in Bahía Blanca Estuary, Argentina. *Hydrobiología*, 537, 81-87.
- Macchi, G., Acha, E.M., Lasta, C., 2002. Reproduction of black drum (*Pogonias cromis*) in the Río de la Plata estuary, Argentina. *Fisheries Research* 59, 83–92.

- Macchi, G., Acha, E.M., Militelli, M., 2003. Seasonal egg production of whitemouth croaker (*Micropogonias furnieri*) in the Rio de la Plata estuary, Argentina-Uruguay. *Fishery Bulletin* 101, 332–342.
- Macchi, G., Pajaro, M., 2003. Comparative reproductive biology of some commercial marine fishes from Argentina. En: Kjesbu, O.S. Hunter, J.R. Witthames, P.R. (Eds.) *Modern approaches to assess maturity and fecundity of warm- and cold-water fish and squids*, Institute of Marine Research, Bergen, 70-77 p.
- Machado, I., Rodríguez-Graña, L., Calliari, D., 2011. Composition and spatial distribution of ichthyoplankton in intermittently-open coastal lagoons of Uruguay. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences* 6, 237-243.
- Machado, I., Vera, M., Calliari, D., Rodríguez-Graña, L., 2012. First record of an *Elops smithi* (Pisces: Elopidae) larva in a South American subtropical-temperate estuary. *Marine Biodiversity Records* 5, 1-15.
- Mann, K.H., Lazier, J.R.N., 2006. *Dynamics of marine ecosystems: biological-physical interactions in the oceans*. Blackwell Scientific Publications, Malden 489 p.
- Miller, B.S., Kendall, A.W.J., 2009. Fish Reproduction. En: Miller, B.S., Kendall, A.W.J., (Eds) *Early Life History of Marine Fishes*, University of California Press, California, 9-37
- Muelbert, J.H., Weiss, G., 1996. Abundance and Distribution of Fish Larvae in the Channel Area of the Patos Lagoon Estuary, Brazil. NOAA Technical Report NMFS 95: Larval fish recruitment and Research.
- Muñoz, N., 2012. Categorías ecológicas de peces en el estuario del Río de la Plata. Tesis de Grado en Biología. Facultad de Ciencias, Universidad de la República, 73 p.
- Muñoz, N. Gómez-Erache, M., Machado, I., Kandratavicius, N., Manta, G., Stebniki, S., Severi, V., Spósito, M. Demicheli, A. Gurdek, R. Acuña, A. 2012. Biodiversidad en los estuarios Pando, Solís Chico y Solís Grande: relevancia ecológica. Resumen. Jornadas de Biodiversidad y Ecología. La Paloma, Uruguay.
- Nagy, G. J., Martinez, C., Caffera, R.M., Pedrosa, G., Forbes, E., Perdomo, A., López Laborde, J., 1997. The hydrological and climatic setting of the Río de la Plata. En: Wells, P.G., Daborn, G.R. (Eds.), *The Rio de la Plata. an environmental overview*, Bounty Print, Halifax, 17-68 p.
- Navarro, J.C., Sargent, J.R., 1992. Behavioural differences in starving herring *Clupea harengus* L. larvae correlate with body levels of essential fatty acids. *Journal of Fish Biology* 41, 509-513.
- Neira, F.J., Potter, I.C., Bradley, J. S., 1992. Seasonal and spatial changes in the larval fish fauna within a large temperate Australian estuary. *Marine Biology* 112, 1-16.
- Neira, F.J., Potter, I.C., 1992. Movement of larval fishes through the entrance channel of a seasonally open estuary in western Australia. *Estuarine, Coastal and Shelf Sciences* 35, 213-224.
- Newton G.M. 1996. Estuarine ichthyoplankton ecology in relation to hydrology and zooplankton dynamics in salt-wedge estuary. *Marine and Freshwater Research* 47(2) 99 – 111.
- 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, 619–626.
- Parsons, T. R., Maita, Y., Lalli, C. M., 1984. *A Manual of Chemical and Biological Methods for Seawater Analysis*. Pergamon Press, Oxford, 173 pp.
- Paulsen, M., Clemmesen, C., Malzahn, A., 2011. Essential fatty acid (Docosahexaenoic acid, DHA), affects RNA/DNA ratio of larval herring in the field. Resumen en: ICES Annual Science Conference Poland 126 p.

- Paulsen, M., Clemmesen, C., Polte, P., 2012. What characterises a productive recruitment area? Comparing growth conditions of two spawning sites of western Baltic spring spawner herring. Resumen en: Annual Fish Larvae Conferences Os, Noruega.
- Pepin, P., Penney, R.W., 1997. Patterns of prey size and taxonomic composition in larval fish: are there general size-dependent models?. *Journal of Fish Biology* 51, 84-100.
- Pérez-Ruzafa, A., Quispe-Becerra, J., García-Charton, J.A., Marcos, C., 2004. Composition, structure and distribution of the ichthyoplankton in a Mediterranean coastal lagoon. *Journal of Fish Biology* 64, 202-218.
- Person, J., Vrede, T., 2006. Polyunsaturated fatty acids in zooplankton: variation due to taxonomy and trophic position. *Freshwater Biology* 51, 887-900.
- Phonlor, G., Cousin, J. C., 1997. Early life history of silverside fishes. En: Subtropical convergence environments: the coast and sea in southwestern Atlantic, 136-141.
- Radonic, M., 2011. Biología reproductiva del lenguado *Paralichthys orignyanus*: maduración y potencial reproductivo en ejemplares cultivados y salvajes. Tesis de doctorado en Biología, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata 179 p.
- Retta, S., Martínez, G., Errea, A., 2006. Áreas de cría de especies de peces en la costa uruguaya. En: Menafra, R., Rodríguez-Gallego, L., Scarabino, F., Conde, D. (Eds.), Bases para la conservación y manejo de la costa uruguaya, VIDA SILVESTRE, Graphis Ltda., Montevideo, 211-217 p.
- Richly, J., 2004. ¿Constituye la región estuarial del arroyo pando un área de cría de juveniles de peces? Tesis de Grado en Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, 37 p.
- Robert, D., Levesque, K., Gagné, J., Fortier, L., 2011. Change in prey selectivity during the larval life of Atlantic cod in the southern Gulf of St Lawrence. *Journal of Plankton Research* 33, 195-200.
- Rodríguez-Graña, L., Castro, L.R., Loureiro, L., Gonzalez, H.E., Calliari, D., 2005. Feeding ecology of dominant larval myctophids in an upwelling area of the Humboldt Current. *Marine Ecology Progress Series* 290, 119-134.
- Rodríguez-Graña, L., Machado, I., Denicola, A., Calliari, D., 2012. Aminoacyl-tRNA synthetases activity of fish larvae as a tool for determining growth and protein synthesis. Annual Fish Larval Conferences. Os, Noruega.
- Rossi-Wongtschowski, C.L., Clemmesen, C., Ueberschar, B., Dias, J.F., 2003. Larval condition and growth of *Sardinella brasiliensis* (Steindachner, 1879): preliminary results from laboratory studies. *Scientia Marina* 67, 13-23.
- Salhi, M., Izquierdo, M.S., Hernandez-Cruz, C.M., Socorro, J., Fernandez-Palacios, H., 1997. The improved incorporation of polyunsaturated fatty acids and changes in liver structure in larval gilthead seabream fed on microdiets. *Journal of Fish Biology* 51, 869-879.
- Sargent, J.R., Bell, J.G., Bell, M.V., Henderson, R.J., Tocher, D.J., 1993. The metabolism of phospholipids and polyunsaturated fatty acids in fish. En: Lahlou, B., Vitiello, P. Eds., Aquaculture: Fundamental and Applied Research Coastal and Estuarine Studies 43. American Geophysical Union, Washington, DC, pp. 103-124.
- Sargent, J., McEvoy, L., Estevez, A., Bell, G., Bell, M., Henderson, J., Tocher, D., 1999. Lipid nutrition of marine fish during early development: current status and future directions. *Aquaculture* 179, 217-229.

- Schultz, E.T., Lwiza, K.M.M., Fencil, M.C., Martin, J.M., 2003. Mechanisms promoting upriver transport of larvae of two fish species in the Hudson River estuary. *Marine Ecology Progress Series* 251, 263-277.
- Siordia, M.P., 2007. Distribución y alimentación de larvas de especies de especies dominantes en Bahía de la Paz, Golfo de California (Julio 1997, Agosto 1998). Doctor en Ciencias Marinas. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas Instituto Politecnico Nacional, La Paz, Mexico, 92 p.
- St. John, M.A., Clemmensen, C., Lund, T., Köster, T., 2001. Diatom production in the marine environment: implications for larval fish growth and condition. *Journal of Marine Science* 58, 1106-1113.
- Steffe, A.S., 1999. A durable dual purpose epibenthic sled for collecting estuarine ichthyoplankton and crustacean macroplankton. En: *School of Biological Sciences, Macquarie University, Australia*, p. 11
- Takahashi, M., Watanabe, Y., 2004. Growth rate-dependent recruitment of Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in the Kuroshio–Oyashio transitional waters. *Marine Ecology Progress Series* 266, 227–238.
- Teixeira de Mello, F. González-Bergonzoni, I., Loureiro, M. 2011. Peces de agua dulce de Uruguay. PPR-MGAP. 188 pp.
- Tiselius, P., Hansen, B.W., Calliari, D., 2012. Fatty acid transformation in zooplankton: from seston to benthos. *Marine Ecology Progress Series* 446, 131–144.
- Uye, S., Shibuno, N., 1992. Reproductive biology of the planktonic copepod *Paracalanus* sp. in the Inland Sea of Japan. *Journal of Plankton Research* 14, 343-358.
- Vasconcelos, R.P., Reis-Santos, P., Fonseca, V., Ruano, M., Tanner, S., Costa, M.J., Cabral, N. H., 2009. Juvenile fish condition in estuarine nurseries along the Portuguese coast. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 82, 128–138.
- Veloza, A., 2005. Transfer of essential fatty acids by marine plankton. Tesis de Maestría en Ciencias, Faculty of the School of Marine Science, College of William and Mary, 106 p.
- Veloza, A., Chu, F.E., Tang, K.W., 2006. Trophic modification of essential fatty acids by heterotrophic protists and its effects on the fatty acid composition of the copepod *Acartia tonsa*. *Marine Biology* 148, 779-788.
- Vera, M., 2011. Distribución y ecología trófica en larvas de corvina (*Micropogonias furnieri*) y surel (*Trachurus lathami*) en el Río de la Plata. Tesis de Maestría en Biología, Facultad de Ciencias Universidad de la República, Montevideo, 54 p.
- Vera, M., Calliari, D., Mantero, G., Rodríguez-Graña, L., 2009a. Alimentación de Larvas de *Brevoortia aurea* Durante la Primavera del 2005 en la Costa Uruguaya del Río de la Plata. Congreso Latinoamericano de Ciencias del Mar, La Habana, Cuba,
- Vera, M., Calliari, D., Rodríguez-Graña, L., 2009b. Distribución y alimentación en larvas de *Micropogonias furnieri* y *Trachurus lathami* en el Río de la Plata Exterior durante primavera-verano de 2006-2007 Resumen en: Congreso Latinoamericano de Ciencias del Mar, La Habana, Cuba.
- Vizziano, D., Forni, F., Saona, G., Norbis, W. 2002. Reproduction of *Micropogonias furnieri* in a shallow temperate coastal lagoon in the southern Atlantic. *Journal of Fish Biology* 61, 96-206.
- Volkman, J.K., Jeffrey, S.W., Nichols, P.D., Rogers, G.I., Garland, C.D., 1989. Fatty acid and lipid composition of 10 species of microalgae used in mariculture. *Journal of Experimental Marine Biology* 128, 219-240.
- Wells, R.J., Rooker, J.R., 2009. Feeding ecology of pelagic fish larvae and juveniles in slope waters of the Gulf of Mexico. *Journal of Fish Biology* 75, 1719–1732.

- Werner, R., 2002. Habitat requirements. En: Fuiman, L.W., R. (Ed.) Fishery science: the unique contributions of early life stages, Blackwell, Malden, pp. 161- 182.
- Whitefield, A., 1989. Ichthyoplankton interchange in the mouth region of a southern African estuary. Marine Ecology Progress Series 4, 25-33.
- Yebra, L., Harris, P. & Smith, T. , 2005. Comparison of five methods for estimating growth of *Calanus helgolandicus* later developmental stages (CV–CVI). Marine Biology 147, 1367-1375.
- Yebra, L., Hernández-León, S., 2004. Aminoacyl-tRNA synthetases activity as a growth index in zooplankton. Journal of Plankton Research 26, 351-356.
- Yebra, L., Hirst, A.G.& Hernández -León, S., 2006. Assessment of *Calanus finmarchicus* growth and dormancy using the aminoacyl-tRNA synthetases method. Journal of Plankton Research 28, 1191-1198.

ANEXO 1. Abundancia promedio \pm ds (profundidad, estación y días) de las potenciales presas del microzooplancton (N = 30) y mesozooplancton (N = 24) presentes en primavera, verano y otoño durante el estudio. La abundancia del microzooplancton (*) está expresada en ind L⁻¹ y la del mesozooplancton en ind m⁻³. Se indica el largo y ancho máximo (μ m) de cada taxón. N= número de muestras.

Grupos	Primavera	Verano	Otoño		
	Ab media \pm ds	Ab media \pm ds	Ab media \pm ds	Largo \pm ds	Ancho \pm ds
Dinoflagelados					
<i>Ceratium</i> sp.*	4 \pm 11	10219 \pm 22969	1637 \pm 1982	183 \pm 42	59 \pm 21
<i>Prorocentrum</i> *	7 \pm 23	1105 \pm 2077	745 \pm 871	41 \pm 6	37 \pm 5
<i>Protoberidinium</i> *	-	489 \pm 1023	-	50 \pm 5	50 \pm 6
<i>Gymnodinium</i> *	8 \pm 17	-	44 \pm 76	40 \pm 6	39 \pm 4
<i>Polykrikos</i> *	0 \pm 1	1037 \pm 2290	9 \pm 27	114 \pm 34	74 \pm 13
<i>Dynophysis</i> *	20 \pm 32	53 \pm 141	13 \pm 20	68 \pm 22	36 \pm 10
Peridinales*	1855 \pm 3093	4539 \pm 5730	2372 \pm 3293	52 \pm 41	57 \pm 38
Ciliados					
Tintinidos*	1141 \pm 1546	2017 \pm 2127	168 \pm 163	86 \pm 51	37 \pm 10
Otros ciliados*	37 \pm 69	1036 \pm 1188	119 \pm 235	88 \pm 59	91 \pm 57
Ameboide					
<i>Arcella</i> sp.*	1 \pm 2	-	-		64 \pm 12
Rotíferos*	60 \pm 79	158 \pm 170	18 \pm 52	111 \pm 58	77 \pm 34
Copépodos					
Huevos*	28 \pm 43	305 \pm 649	27 \pm 31		56 \pm 11
Nauplio*	55 \pm 42	142 \pm 105	218 \pm 137	135 \pm 40	
<i>Acartia tonsa</i>	9888 \pm 11557	1709 \pm 2822	5936 \pm 7149	898 \pm 265	344 \pm 68
<i>Paracalanus</i> sp	800 \pm 2246	582 \pm 723	31 \pm 33	700 \pm 30	275 \pm 12
<i>Corycaeus</i> sp.	-	91 \pm 201	1 \pm 2	443 \pm 155	219 \pm 113
<i>Oithona</i> sp.	69 \pm 182	121 \pm 225	6 \pm 15	304 \pm 22	163 \pm 11
<i>Oncaea</i> sp.	<0,1	-	-	452 \pm 132	240 \pm 64
<i>Euterpina acutifrons</i>	-	23 \pm 50	1 \pm 3	470 \pm 49	176 \pm 0
<i>Temora stylifera</i>	-	-	5 \pm 7		
Copépodo ni	-	49 \pm 113	6 \pm 9		
Cladóceros					
<i>Evadne</i> sp.	8 \pm 18	-	35 \pm 56	600 \pm 92	341 \pm 52
<i>Pleopis</i> sp.	49 \pm 129	0 \pm 1	7025 \pm 19060	426 \pm 74	272 \pm 63
<i>Penilia</i> sp.	1 \pm 2	-	-		
Cirripedios					
Nauplios	2 \pm 3	783 \pm 811	173 \pm 299		
Larva cypris	21 \pm 21	118 \pm 237	202 \pm 334		
Ostrácodos	-	17 \pm 38	3 \pm 7		
Misidáceos					
<i>Neomysis americana</i>	1 \pm 1	-	-		
Moluscos					
Larvas bivalvo	-	112 \pm 152	-		
Larvas gasterópodo	-	1 \pm 2	1 \pm 3		
Poliquetos					
Larvas poliquetos*	-	16 \pm 22	7 \pm 22	188 \pm 68	112 \pm 2

ANEXO 2. Listado de especies y nombres comunes capturados en este estudio en el estuario del A° Solís Grande.

Taxa			
Orden	Familia	Especie	Nombre común
Clupeiformes	Clupeidae	<i>Brevoortia aurea</i>	Lacha
		<i>Platanichthys platana</i>	Sardina de río
	Engraulidae	<i>Anchoa marinii</i>	Anchoa
		<i>Lycengraulis grossidens</i>	Anchoa de río
Atheriniformes	Atherinidae	<i>Odontesthes sp</i>	Pejerrey
Perciformes	Gobiidae	<i>Gobiosoma parri</i>	Gobio
	Stromateidae	<i>Peprilus paru</i>	Palometa ñata
	Sciaenidae	<i>Micropogonias furnieri</i>	Corvina
		<i>Ni</i>	
Pleuronectiformes	Blennidae	<i>Hypleurochilus fissicornis</i>	Blenio
	Paralichthyidae	<i>Paralichthys orbignyanus</i>	Lenguado
	Cynoglossidae	<i>Symphurus plagiusa</i>	Lengüita
Cyprinodontiformes	Anablepidae	<i>Jenynsia sp</i>	Overito
Elopiformes	Elopidae	<i>Elops smithi</i>	Malacho

ANEXO 3. Composición de la dieta de cada especie en estadio de preflexión, postflexión y metamorfosis, expresada como frecuencia de ocurrencia de las presas en los estómagos (%F), porcentaje del número total de presas en la dieta (%N), y porcentaje de la importancia relativa de la presa (%IRI). N: número de larvas analizadas. Los copépodos están discriminados a nivel de género/especie cuando fue posible su identificación y también se indica el total de copépodos (incluyó los no identificados). α : índice de Chesson; en negrita se indica las presas que presentaron selectividad positiva ($\alpha > 0,05$). Parac. sp.: *Paracalanus* sp. Cop. : copépodos, harpact.: harpacticoide, Euterpina: *Euterpina acutifrons*, nauplio cop. nauplio copépodo, nauplio cirr.: nauplio cirripedio, dinoflag.: dinoflagelado, huevo: huevo invertebrado.

Especies	ítemes	preflexión					posflexión					metamorfosis				
		%Fi	%N	%IRI	α	N	%Fi	%N	%IRI	α	N	%Fi	%N	%IRI	α	N
<i>P. paru</i>	<i>A tonsa</i>	50,0	25,0	18,8	0,38	6	28,6	20,2	8,7	0,20	49					
	Parac. sp	0	0	0			33,3	14,3	7,1	0,41						
	Cop.	100,0	81,3	97,5	0,96		85,7	95,2	100,0	1,00						
	nauplio cirr.	16,7	6,3	1,6	0,03		0	0	0							
	Dinoflag.	16,7	6,3	1,6	0,00		0	0	0							
<i>P. orbignyanus</i>	Harpact.						0	0	0		4	50	14,3	14,3	2	
	Cop.						25	66,7	66,7			50	14,3	14,3		
	Ostrácodo						25	33,3	33,3			50	14,3	14,3		
	Poliqueto						0	0	0			50	14,3	14,3		
	Misidaceo						0	0	0			50	57,1	57,1		
<i>L. grossidens</i>	<i>A tonsa</i>						28,6	54,5	40,0	0,00	7					
	Parac. sp.						14,3	9,1	3,3	0,02						
	Euterpina						14,3	9,1	3,3	0,97						
	Cop.						57,1	100,0	100,0							
	Tipo pellet						71,4	0								
<i>S. plagiusa</i>	Euterpina	14,3	11,1	3,3	0,84	7										
	Parac. sp	0	50,0	72,6	0,15											
	<i>A tonsa</i>	0	0	0												
	Cop.	85,7	88,9	98,0	0,99											
<i>G. parri</i>	Huevo	14,3	11,1	3,2	0,00											
	Harpact.	33,3	25	25	1,00	3										
	Huevo	33,3	50	50	0,00											
	nauplio cop	33,3	25	25	0,00											

Especies	ítemes	preflexión					posflexión					metamorfosis				
		%Fi	%N	%IRI	α	N	%Fi	%N	%IRI	α	N	%Fi	%N	%IRI	α	N
<i>M. furnieri</i>	<i>A tonsa</i>	0	0	0		12	100,0	90,0	96,4	0,90	3					
	Calanoide ni	16,7	11,5	4,3			33,3	10,0	3,6	0,10						
	Cop.	40,0	22,2	29,6	0,94		100	100	100	1,00						
	Nauplio cop	58,3	61,5	80,0	0,05		0	0	0							
	Tintínido	8,3	3,8	0,7	0,00		0	0	0							
	Foraminifero	8,3	3,8	0,7			0	0	0							
<i>B.aurea</i>	<i>A tonsa</i>	20	11,1	6,7		5	80,0	70,0	96,6	0,35	5					
	Parac. sp.	20	11,1	6,7			20,0	10,0	3,4	0,61						
	Cop.	40	33,3	33,3	0,2		100,0	100,0	100,0	1,00						
	Nauplio cop	20	22,2	13,3	0,0		0	0	0							
	Tintínido	20	11,1	6,7	0,0		0	0	0							
	Huevo	60	33,3	60,0	0,7		0	0	0							
<i>P platana</i>	Cop.	18,2	7,4	1,8	0,13	11										
	Nauplio cop	90,9	77,8	96,3	0,5											
	Titntinido	9,1	7,4	0,9	0,02											
	Huevo	9,1	7,4	0,9	0,31											

ANEXO 4. Abundancia y distribución de huevos de peces

El promedio de la abundancia de huevos en el SG para todo el estudio fue 62 ± 203 huevos 100 m^{-3} . La menor abundancia de huevos de peces estuvo presente en verano (12 ± 24 huevos 100 m^{-3}) y la mayor abundancia en otoño (140 ± 346 huevos 100 m^{-3}) (Tabla 1). No se registraron diferencias significativas entre los períodos (Kruskal-Wallis, $p=0,74$).

Tabla 1. Abundancia promedio de huevos (huevos 100m^{-3}) en cada período de muestreo.

	Primavera	Verano	Otoño
	Media \pm ds (rango)	Media \pm ds (rango)	Media \pm ds (rango)
Huevos (ind 100 m^{-3})	44 ± 108 (0 - 407)	12 ± 24 (0 - 82)	140 ± 346 (0 - 1200)

En las zonas de desoves de peces se observan alta abundancia de huevos (>10000 huevos 100m^{-3}), como en el frente salino de fondo del RDP y la en la zona interna de Bahía Blanca (Argentina) (Acha et al. 2000) (Hoffmeyer et al. 2009). Otros estudios realizados en la zona interna y externa del RDP registraron entre 1- 850 huevos 100m^{-3} . La abundancia de huevos registrada en el SG durante este estudio (máximo $1200 \text{ ind } 100\text{m}^{-3}$), indicaría que esta no fue un área de desove durante este estudio. Posiblemente los desoves ocurrieron en el área costera adyacente e ingresen al SG con las intrusiones de agua del RDP. La correlación positiva y significativa entre la abundancia de huevos y la salinidad confirmaría esta hipótesis (Spearman, $r = 0,5$, $p < 0,001$, $N = 47$).

En regiones templadas y subtropicales es posible encontrar huevos y larvas de peces durante todo el año, con mayor número de especies y abundancias entre primavera y otoño (Muelbert y Weiss 1996, Neira et al. 1992, Lara-López et al. 2008). En el SG, la abundancia de huevos presentó un patrón bimodal, con un pico en primavera y otro más alto en el otoño. Las especies que desovan en la zona (e.g. corvina, corvina negra, lacha, anchoíta) presentan un patrón bimodal con un pico más alto de desove en primavera tardía (octubre-noviembre) y uno menor en otoño (Vizziano et al. 2002, Acha et al. 2000, Macchi et al. 2002, Macchi et al. 2003). Las diferencias en la magnitud de los picos de abundancia de huevos entre este estudio y la bibliografía estaría relacionado a que los muestreos en el SG se hicieron en primavera temprana (setiembre), previo a que ocurra la mayor actividad reproductiva.

ANEXO 5

Artículo: Machado, I., Vera, M., Calliari, D., Rodríguez-Graña, L. 2012. First record of an *Elops smithi* (Pisces: Elopidae) larva in a South American subtropical-temperate estuary. *Marine Biodiversity Records*, 5: 1-5.

First record of an *Elops smithi* (Pisces: Elopidae) larva in a South American subtropical-temperate estuary

IRENE MACHADO^{1,2}, MARIO VERA³, DANILO CALLIARI^{2,3} AND LAURA RODRÍGUEZ-GRAÑA^{1,2}

¹Centro Universitario Regional Este, Universidad de la República (UDELAR), Rincón s/n, CP 27000, Rocha, Uruguay, ²Ecología Funcional de Sistemas Acuáticos, UDELAR, ³Laboratorio de Oceanografía y Ecología Marina, Facultad de Ciencias, UDELAR. Iguá 4225, CP 11400, Montevideo, Uruguay

*This is the first record of a ladyfish (*Elops smithi*) larva in Uruguay and the southernmost South Atlantic record. We provide morphological–meristic and environmental information about the larva collected in March 2010 in brackish waters of the Solís Grande estuary. The sampling site was 0.9 m depth, water was warm (21.7 °C), low salinity (12.3) and with high oxygen content (7.7 mg l⁻¹). The larva was very transparent, 31 mm in standard length and had a total of 76 myomeres. The dorsal fin (24 rays) and the anal fin (16 rays) did not overlap. The caudal fin was forked; the pectoral fin without rays and pelvic fin was in an early phase. The swim bladder was inverted U shaped. The half premaxilla had 8 teeth and the half mandible 10 (of similar size and appearance). Pigments were present in the ventral line (from the thorax to anus) and in the middle lateral trunk and caudal peduncle line. These characteristics suggested an early-metamorphic stage of the larva. This species is recorded with low abundances in southern Brazil. The collection of this individual occurred during a period of strong El Niño (2009–2010). These events are associated with warm sea surface temperature anomalies in the south-western Atlantic and northerly winds anomalies in the Brazilian–Uruguayan continental shelf.*

Keywords: leptocephalus larva, *Elops smithi*, ladyfish, Río de la Plata, Solís Grande, Uruguay

Submitted 4 September 2011; accepted 11 September 2012

INTRODUCTION

The genus *Elops* (Elopidae) is distributed worldwide in tropical and subtropical marine and brackish waters (Eschmeyer & Fong, 2011) and includes seven species. Until recently, only ladyfish had been described for the western Atlantic, *Elops saurus* (Linnaeus, 1766) (Gehring, 1959; Figueroa & Menezes, 1978). Some authors recognized two morphs of *Elops* in that area (Smith, 1989; McBride & Horodysky, 2004). Smith (1989) recognized *Elops saurus* larvae as a high-count morph (79–86 total myomeres) and *Elops* sp. larvae as a low-count morph (74–78 total myomeres). This author also mentioned differences in preanal and predorsal myomeres counts (76–80 versus 68–72 and 66–71 versus 61–66, respectively). *Elops saurus* morph inhabits the United States coasts to the Gulf of Mexico, while *Elops* sp. inhabits the Caribbean Sea and the northern coast of South America (Smith & Crabtree, 2002; McBride & Horodysky, 2004; Richardson & Cowen, 2004). Recent studies based on mtDNA cytochrome analysis confirmed the occurrence of two species; the high-count myomeres species remained as *E. saurus* while the low-count was named *E. smithi* (McBride *et al.*, 2010).

The juveniles and adults of *Elops* sp. have been found in tropical and subtropical bays, river estuaries and hypersaline coastal bodies (Cervigón *et al.*, 1992; Joyeux *et al.*, 2004; Richardson & Cowen, 2004; Castro & Bonecker, 2005; Goch *et al.*, 2006; Rodríguez-Olarte *et al.*, 2006; Azevedo *et al.*, 2007). In northern South America (~10°N), this species is collected in 5 to 10% of total catches (Rodríguez-Olarte *et al.*, 2006), while in eastern South America (~23°S) it is less abundant (<1% total catches) (Azevedo *et al.*, 2007; Vasconcellos *et al.*, 2011). Proper knowledge about abundances of *Elops* larvae is scarce because most studies of ichthyoplankton identified leptocephali mainly to the order level (Richardson & Cowen, 2004; Castro & Bonecker, 2005).

Elopidae has a typical leptocephalus larva characterized by a very laterally compressed and transparent body, but the genus differs from anguilliform leptocephali by the presence of forked tail. Adults and early larval stages of *Elops* are captured in oceanic waters near the shelf break where spawning seems to occur and then, late larval stages and juveniles enter estuaries (Gehring, 1959; Govoni & Merriner, 1978; McBride & Horodysky, 2004), and *Elops* has been recognized as an estuarine-dependent species (McBride *et al.*, 2001). Since leptocephali grow faster and show a more active swimming behaviour than other fish larvae, they are rarely collected by the standard-sized ichthyoplankton nets (Miller, 2009). In consequence little is known about the distribution of early developmental stages of genus *Elops*, particularly in South America (Bonecker & Castro, 2006).

Corresponding author:
I. Machado
Email: imachado@fcien.edu.uy

The southernmost distribution in the south-western Atlantic for *Elops* larvae is 19°S on the Brazilian central coast (Castro & Bonecker, 2005). In summer 2010, one larval specimen of genus *Elops* was collected alive at the mouth of Solís Grande estuary (34°S; Figure 1). This constituted the first record of this stage for Uruguay and the southernmost record for the south-western Atlantic. A partial description for the larval stage of *Elops* has been provided by Bonecker & Castro (2006). In the current study we present a detailed description of the larva and an estimation of its stage of development. We also provided information on the environmental conditions where the larva occurred.

MATERIALS AND METHODS

Study area and sampling

Solís Grande (34°45'59.4"S 55°24'29.8"; Figure 1) is a stream 90 km long, with a mean flow of 14.5 m³s⁻¹ that runs into the Río de la Plata estuary. Its lower reaches constitute a shallow and small scale sub-estuary where brackish waters entering from the Río de la Plata estuary reach ~10 km upstream (Bastreri, 1991). Salinity varies between 2 and 30 according to winds and runoff, and temperature is under a typical

seasonal influence for subtropical systems. Zooplankton community is dominated by copepods (*Acartia tonsa*, *Paracalanus* spp. and *Oithona* spp.) and also chaetognaths (*Sagitta friderici*), mysids (*Neomysis americana*) and barnacles nauplii (*Balanus improvisus*) (Gómez-Erache et al., 2000; Calliari et al., 2001). This sub-estuary has been proposed as a nursery area for valuable fish species such as sciaenids and sardines (Defeo et al., 2009).

This study was part of a major project that aimed to describe the occurrence and abundance of ichthyoplankton in Solís Grande, and that included sampling collection at two stations during the main fish reproductive season (September 2009–March 2010). Ichthyoplankton sampling was performed with a sled plankton net (mesh pore size 500 µm) specifically designed for shallow systems (La Bolle et al., 1985). Depth (m), temperature (°C), dissolved oxygen (mg l⁻¹) and salinity were recorded at the sampling station with an YSI ProPlus probe. Salinity was measured based on conductivity; values correspond to the practical salinity unit and are reported without units.

The larva was first anaesthetized with MS-222 and then preserved in 4% buffered formaldehyde. Taxonomic identification was based on Bonecker & Castro (2006) and McBride et al. (2010). The specimen was measured (mm, total and standard length) with a 0.1 mm resolution micrometer and myomeres were counted under stereomicroscope. Drawings were prepared with a camera lucida and photographs were taken with digital camera and the software Infinity Capture®.

RESULTS

The larva was collected alive on 24 March 2010, 1.5 km upstream from the estuarine mouth (station 1; Figure 1C). The specimen was captured in a shallow region (depth = 0.9 m) next to a salt marsh. Water temperature at the time of collection was 21.7°C and salinity was 12.3. Oxygen concentration was 7.75 mg l⁻¹ corresponding to near saturation levels (96.2%).

Larval description

As is usual in leptocephali, the body was very laterally compressed (body depth 13.4% of standard length (SL)), transparent and elongated (SL = 31.7 mm, total length = 35 mm) (Table 1; Figure 2). According to the presence of a forked caudal fin with equal lobes, the absence of overlap between dorsal and anal fins (Figure 3C, D), and total number of myomeres (76), we corroborated that the specimen corresponded to *Elops smithi* (McBride et al., 2010). The head was shallower in depth than the body, but relatively large (head length 9.2% of SL). Eyes were pigmented and relatively big (eye diameter 1.8% of head length). The half premaxilla had a total of 8 teeth and the half mandible had 10 teeth, all of them similar in size and appearance (Figure 3A). The caudal fin was completely developed, while pectoral and pelvic fins were in an early developmental stage: the first one without rays and the second one as a small protuberance (bud) (Figure 3B, C, D). The larva had a conspicuous swim bladder shaped as an inverted U (Figure 3E). The kidney was evident as a mass of tissue in the dorsal wall of digestive tract posterior to the swim bladder location. Two large blood vessels extended from the kidney toward the notochord region (Figure 3F).

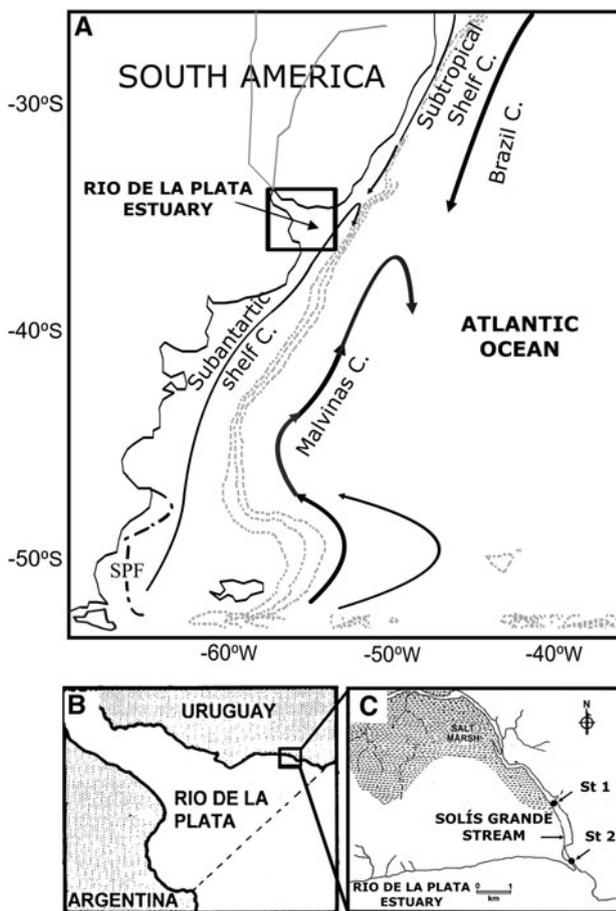


Fig. 1. Collection site: (A) south-western Atlantic and Río de la Plata estuary location (rectangle). Schematic ocean currents were indicated; (B) Solís Grande Stream location (rectangle) at Río de la Plata; (C) sampling stations (station 1 and station 2) at Solís Grande Stream; adapted from Gómez-Erache et al. (2000).

Table 1. *Elops smithi*: morphometric and meristic data of the specimen collected at Solís Grande.

Attributes	Length/number/type
Total myomeres	76
Last vertical blood vessel myomeres position	50–53
Preal anal myomeres	66
Predorsal myomeres	58
Total length	35.0 mm
Standard length	31.7 mm
Pre-anal distance	28.0 mm
Body depth	4.7 mm
% body depth/standard length	13.4
Head length	2.92 mm
Head depth	1.5 mm
Snout length	0.85 mm
Eye diameter	0.52 mm
Teeth per half premaxilla	8
Teeth per half mandible	10
Dorsal fin	Present, 24 rays
Anal fin	Present, 16 rays
Pectoral fin	Present, without rays
Pelvic fin	Bud
Caudal fin	Present, forked
Swim bladder shape	Inverted-U shape

Two lines of punctuate melanophores were distinguished. One of them was distributed along the ventral line from the thorax to anus and the other set of melanophores was located just below the midline from trunk to caudal peduncle (Figure 2A). The upper part of the swim bladder also had branched melanophores (Figure 3E).

DISCUSSION

Before the description of the new species of *Elops* by McBride *et al.* (2010) most studies reported ladyfish on the South American coast as *Elops* sp. (e.g. McBride & Horodysky, 2004; Richardson & Cowen, 2004; Bonecker & Castro, 2006) or *Elops saurus* (e.g. Goch *et al.*, 2006; Azevedo *et al.*, 2007). If we consider these previous records as *Elops smithi*, the distribution of this species could be inferred to extend from the Caribbean Sea to central Brazilian coasts (Richardson & Cowen, 2004; Bonecker & Castro 2006; Bonecker *et al.*, 2009; Vasconcellos *et al.*, 2011). The southernmost record available so far for *E. smithi* (= *Elops* sp.)

was 19°S on the coasts of Rio de Janeiro State, Brazil (Castro & Bonecker, 2005).

The current report represents an extension in the distribution of this species of 16° latitude, or nearly 2700 km of coastline stretch, and also evidences occurrence under a wider range of climatic regions than previously known, encompassing subtropical/temperate transition systems besides tropical and subtropical systems. During the same season when the current larva of *E. smithi* was collected in Solís Grande, juveniles of *E. smithi* were also found in the Río de la Plata and in a coastal lagoon along the Uruguayan coast by independent research groups according to preliminary communications (Caballero *et al.*, 2010; Fabiano *et al.*, 2010).

Previous studies report low abundances of *Elops* sp. larvae in both oceanic and estuarine waters. Near Barbados Island (~13°N) catch rates ranged between 0.99 and 3.6 ind 10⁵ m³ (Richardson & Cowen, 2004). In the eastern Brazilian continental shelf (16–19°S), 4 individuals were captured during 3 cruises involving a high sampling effort (300 tows; Castro & Bonecker, 2005). In a tropical river estuary on the eastern South America coast (~19°S) *Elops* sp. larvae were present with a mean abundance of 43.4 ± 101.5 ind 10⁵ m³ (Joyeux *et al.*, 2004), mainly during flood tide (Bonecker *et al.*, 2009). According to Miller (2009), samplers with a larger mouth opening than common ichthyoplankton nets (e.g. 8 m²) are recommended for successful capture of leptocephali. We collected one *Elops smithi* larva with an epibenthic sled (0.75 m high and 1m²). Based on the characteristic of the study site (average depth = 2.0 m, width of stream < 150 m) and sampling gear and effort (a total of 43 tows and 2500 m³ of seawater filtered) it is highly likely that collection of a single specimen also reflected a natural low abundance of *E. smithi* in the Solís Grande estuary.

The environmental characteristics (temperature, salinity and dissolved oxygen) of the Solís Grande estuary were typical for the system and season sampled (Gómez-Erache *et al.*, 2000; Calliari *et al.*, 2001; Acuña *et al.*, 2010). However, on a broader scale and according to the Oceanic Niño Index, the sampling period coincided with a strong El Niño event (2009–2010) (<http://ggweather.com/enso/oni.htm>). These events are associated with positive sea surface temperature anomalies in the south-western Atlantic and with northerly wind anomalies over the Brazilian and Uruguayan continental shelf (Alexander *et al.*, 2002; Piola *et al.*, 2005). We hypothesize that such conditions may have resulted in an enhanced southern transport of the warm subtropical shelf current (Figure 1A). Since *E. smithi* larvae

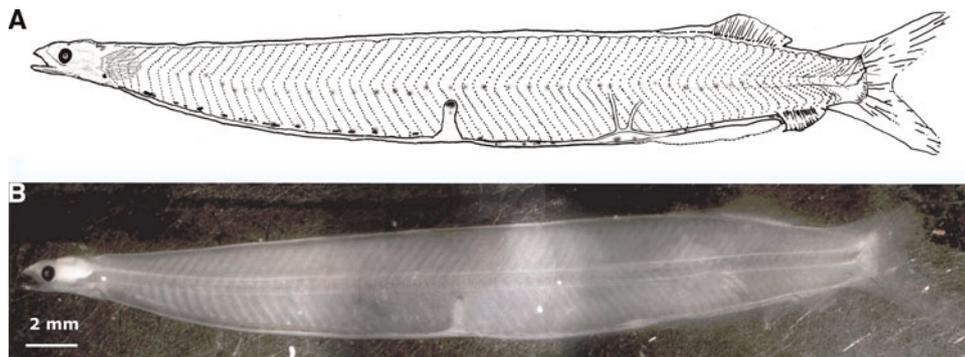


Fig. 2. *Elops smithi* larva: (A) general scheme of the specimen; (B) panoramic photograph.

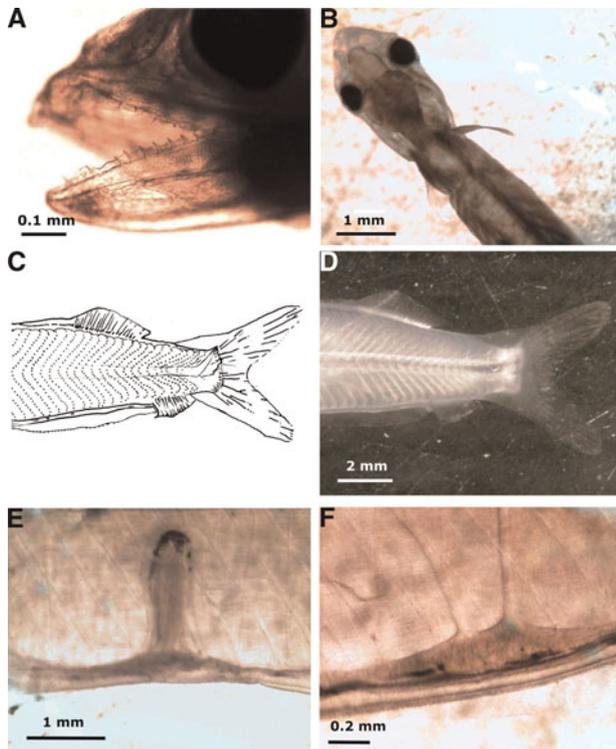


Fig. 3. *Elops smithi* larva: (A) photograph of half premaxilla and half mandible; (B) pectoral fin; (C) scheme; (D) photograph of dorsal and anal fins; (E) photograph of swim bladder; (F) photograph of kidney with blood vessels.

(= *Elops* sp.) occur in warm waters ($T > 23^{\circ}\text{C}$; Richardson & Cowen, 2004; Bonecker *et al.*, 2009) its presence on the Uruguayan coast (i.e. Solís Grande (this study), Río de la Plata (Caballero *et al.*, 2010) and coastal lagoons (Fabiano *et al.*, 2010)) could be a consequence of the large scale oceanographic anomalies that prevailed along this period. More data are needed to clarify this issue.

The congeneric *Elops saurus* exhibits a larval development divided in four stages: premetamorphic, early, mid and late metamorphic (Gehringer, 1959). Based on this description, the larva we collected corresponded to an early metamorphic stage according to total length, swim bladder and kidney shape, and teeth appearance. This stage of development of *Elops* is commonly found in coastal areas and entering into the estuarine systems (Gehringer, 1959; McBride & Horodysky, 2004).

This is the first time a larva of this group has been collected on the Uruguayan coast, but collections and studies of ichthyoplankton are rather scarce over that area and particularly in small sub-estuaries of the Río de la Plata. Future surveys should clarify the meridional limits in the distribution of this species, and discern whether the occurrence of *E. smithi* in this region was a result of atypical environmental conditions.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank all colleagues involved in the field surveys and Sección Limnología (UDELAR). We thank David G. Smith for providing us with valuable literature and we thank the anonymous referees for their comments. This research was funded by Marie-Curie Incoming Fellowship

(MIF2-CT-2006-980072) and CSIC I+D Groups Program Grant No. 1037.

REFERENCES

- Acuña A., Passadore C. and Giménez L. (2010) Fish assemblage in a temperate estuary on the Uruguayan coast: seasonal variation and environmental influence. *Brazilian Journal of Oceanography* 58, 299–314.
- Alexander M.A., Blade I., Newman M., Lanzante J.R., Ngar-Cheung L. and Scott J.D. (2002) The atmospheric bridge: the influence of ENSO teleconnections on air–sea interaction over the global oceans. *Journal of Climate* 15, 2205–2231.
- Azevedo M.C.C., Araujo F.G., Gomes da Cruz-Filho A., Pessanha A.L.M., Silva M.A. and Guedes A.P.P. (2007) Demersal fishes in a tropical bay in southeastern Brazil: partitioning the spatial, temporal and environmental components of ecological variation. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 75, 468–480.
- Bastreri D. (1991) *Distribución de los copépodos planctónicos en el estuario del arroyo Solís Grande. Análisis en componentes principales*. Upgrade thesis. Universidad de la República, Montevideo, Uruguay.
- Bonecker F.T., Castro M.S. and Bonecker A.C.T. (2009) Larval fish assemblage in a tropical estuary in relation to tidal cycles, day/night and seasonal variations. *Pan-American Journal of Aquatic Science* 4, 239–246.
- Bonecker A.C.T. and Castro M.S. (2006) *Atlas de larvas de peixes da região central da Zona Econômica Exclusiva Brasileira*. Rio de Janeiro: Museu Nacional.
- Caballero J.M., Segura A. and Loureiro M. (2010) Primer registro de *Elops smithi* (Pisces: Elopidae) en Uruguay. In *Proceedings of I Congreso de Zoología del Uruguay, Universidad de la República, Montevideo, 5–11 December 2010*. [Abstract.]
- Calliari D., Cervetto G., Gómez-Erache M. and Bastreri D. (2001) Short-term variability in abundance and vertical distribution of the opossum shrimp *Neomysis americana* in the Solís Grande river estuary, Uruguay. *Atlántica* 23, 117–125.
- Castro M.S. and Bonecker A.C.T. (2005) Leptocephali collected off the eastern coast of Brazil (12° – 23°S). *Zootaxa* 935, 1–28.
- Cervigón F., Cipriani R., Fischer W., Garibaldi L., Hendrickx M., Lemus A.J., Márquez R., Poutiers J.M., Robaina G. and Rodríguez B. (1992) *Guía de campo de las especies comerciales marinas y de aguas salobres de la costa septentrional de Sur América*. Rome: FAO.
- Defeo O., Horta S., Carranza A., Lercari L., de Álava A., Gómez J., Martínez G., Lozoya J.P. and Celentano E. (2009) *Hacia un manejo ecosistémico de pesquerías: áreas marinas protegidas en Uruguay*. Montevideo: Facultad de Ciencias-DINARA.
- Eschmeyer W.N. and Fong J.D. (2011) *Species by family/subfamily in the catalog of fishes*. Available from <http://research.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/SpeciesByFamily.asp> (accessed 29 July 2011).
- Fabiano G., Santana O., Silveira S. and Nieddu M. (2010) Peces de las lagunas costeras salobres del Uruguay: especies frecuentes, raras y exóticas invasoras. In *Proceedings of VIII Congreso Internacional de Profesores de Biología, La Paloma, 20–21 September 2010*. [Abstract.]
- Figueredo J.L. and Menezes N.A. (1978) *Manual de peixes marinhos do sudeste de Brasil. II Teleostei (1)*. São Paulo: Museu de Zoologia, Universidad de São Paulo.
- Gehringer J.W. (1959) Early development and metamorphosis of the tenpounder *Elops saurus* Linnaeus. *Fishery Bulletin* 155, 619–646.

- Goch Y.G.F., Krumme U., Saint-Paul U. and Zuanon J.A.S.** (2006) Seasonal and diurnal changes in the fish fauna composition of a mangrove lake in the Caeté estuary, north Brazil. *Amazoniana* 18, 299–315.
- Gómez-Erache M., Norbis W. and Bastreri D.** (2000) Wind effect as forcing factor controlling distribution and diversity of copepods in a shallow temperate estuary (Solis Grande, Uruguay). *Scientia Marina* 64, 87–95.
- Govoni J.J. and Merriner J.V.** (1978) The occurrence of ladyfish, *Elops saurus*, larvae in low salinity waters and another record for Chesapeake Bay. *Estuaries and Coast* 1, 205–206.
- Joyeux J.C., Pereira B.B. and Almeida H.G.** (2004) The flood-tide ichthyoplanktonic community at the entrance into a Brazilian tropical estuary. *Journal of Plankton Research* 26, 1277–1287.
- La Bolle L.D. Jr, Li H.W. and Mundy B.C.** (1985) Comparison of two samplers for quantitatively collecting larval fishes in upper littoral habitats. *Journal of Fish Biology* 26, 139–146.
- Linnaeus C.** (1766) *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus I, [Regnum animale]. [Pars I].* Holmiae [Stockholm]: Impensis Direct. Laurentii Salvii. Available from <http://gallica.bnf.fr/ark:/12148/bpt6k99004c.r=Systema+naturae.langEN> (accessed 29 July 2011).
- McBride R.S. and Horodysky A.Z.** (2004) Mechanisms maintaining sympatric distributions of two ladyfish (Elopidae: *Elops*) morphs in the Gulf of Mexico and western North Atlantic Ocean. *Limnology and Oceanography* 49, 1173–1181.
- McBride R.S., MacDonald T.C., Matheson R.E., Rydene D.A. and Hood P.B.** (2001) Nursery habitats for ladyfish, *Elops saurus*, along salinity gradients in two Florida estuaries. *Fishery Bulletin* 99, 443–458.
- McBride R.S., Rocha C.R., Ruiz-Carus R. and Bowen B.W.** (2010) A new species of ladyfish, of the genus *Elops* (Elopiformes: Elopidae), from the western Atlantic Ocean. *Zootaxa* 2346, 29–41.
- Miller M.J.** (2009) Ecology of anguilliform leptocephali: remarkable transparent fish larvae of the ocean surface layer. *Aqua-BioScience Monographs* 2, 1–94.
- Piola A., Matano R., Palma D., Möller O. Jr and Campos E.** (2005) The influence of the Plata River discharge on the western South Atlantic shelf. *Geophysical Research Letters* 32, 1–4.
- Richardson D.E. and Cowen R.K.** (2004) Diversity of leptocephalus larvae around the island of Barbados (West Indies): relevance to regional distributions. *Marine Ecology Progress Series* 282, 271–284.
- Rodríguez-Olarte D., Coronel J., Taphorn D.C. and Amaro A.** (2006) Los peces y su conservación en el río Tocuyo, la cuenca andina de la vertiente Caribe en Venezuela. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales* 165, 33–61.
- Smith D.G.** (1989) Order Elopiformes. Families Elopidae, Megalopidae and Albulidae: leptocephali. In Böhlke E.B. (ed.) *Fishes of the western North Atlantic*. New Haven, CT: Sears Foundation for Marine Research, pp. 961–972.
- Smith D.G. and Crabtree R.** (2002) Order Elopiformes, Elopidae, tenpounders (ladyfishes). In Carpenter K.E. (ed.) *The living marine resources of the western central Atlantic*. Volume 2. Rome: FAO, pp. 679–680.
- and
- Vasconcellos R.M., Araújo F.G., de Sousa J.N.S. and Araújo M.S.** (2011) Diel seasonality in fish biodiversity on a sandy beach in south-eastern Brazil. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 91, 1337–1344.

Correspondence should be addressed to:

I. Machado
 CURE, Universidad de la República
 Rincón s/n, CP 27000, Rocha, Uruguay
 email: imachado@fcien.edu.uy