UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
FACULTAD DE CIENCIAS

Tesis de Licenciatura en Ciencias Biológicas

Abundancia y relaciones ambientales de
Mugil liza, *Odontesthes argentinensis* y
Paralichthys orbignyanus en
subestuarios de la costa del Río de la
Plata

Sofía Santos Raggio

Tutor:

Dr. Rodolfo Vögler. Centro Universitario Regional del Este, UDELAR

Tribunal:

Dr. Diego Lercari. Facultad de Ciencias, UDELAR

Lic. Andrés de la Rosa. Centro Universitario Regional del Este, UDELAR

*Mg. Patricia Correa. ~~Consultoría BOSKALIS~~ Consorcio Boskalis - Dredging
International*

Índice

RESUMEN	v
INTRODUCCIÓN	1
Antecedentes	1
Hipótesis.....	4
OBJETIVO GENERAL	5
OBJETIVOS ESPECÍFICOS	5
MATERIALES Y MÉTODOS	5
Área de estudio.....	5
Especies estudiadas	7
Bases de datos	9
Análisis ambiental.....	12
Análisis biológico	13
Relaciones especie-ambiente	13
RESULTADOS	14
Análisis ambiental.....	14
Análisis biológico	23
Relaciones especie-ambiente	27
DISCUSIÓN	31
Variables ambientales	31
Ecología de las especies	32
Relaciones especie-ambiente	34

CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS	36
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	37

RESUMEN

El lenguado (*Paralichthys orbignyanus*), el pejerrey (*Odontesthes argentinensis*) y la lisa (*Mugil liza*) representan algunas de las especies de peces más abundantes en zonas costeras y constituyen recursos pesqueros de interés comercial capturados por flotas artesanales e industriales en el sur de Brasil, Uruguay y norte de Argentina. En la frontera entre la zona estuarina interna y externa del Río de la Plata, donde se desplaza un frente de turbidez y un frente salino, se distribuyen los ecosistemas subestuariales Pando y Solís Grande. El objetivo de este trabajo fue analizar la variabilidad espacio-temporal de abundancia en juveniles y adultos dentro de cada especie, y evaluar las relaciones especie-ambiente en los subestuarios Pando y Solís Grande. Se aplicaron las pruebas de Kruskal Wallis y Mann-Whitney corregido por Bonferroni para identificar diferencias estacionales de variables abióticas, posteriormente se utilizaron los métodos BIOENV y Análisis Canónico de Correspondencia para correlacionar la matriz biótica con las variables ambientales dentro de la escala estacional. Se identificaron distribución incompleta de los datos bióticos (abundancia por especie) y alta variabilidad de los datos abióticos (temperatura, salinidad, oxígeno disuelto; en superficie y fondo). Los resultados confirman el uso de ambos subestuarios como área de cría, debido a la alta proporción de individuos juveniles de las tres especies. Tanto lisa como pejerrey fueron más abundantes en Pando, particularmente en verano, con condiciones de mayor temperatura y menor concentración de oxígeno disuelto. El lenguado, en cambio, presentó mayor abundancia en Solís Grande principalmente

en primavera y otoño, con condiciones de mayor salinidad. En Pando, la variable que mejor explicó la abundancia estacional por especie fue la temperatura, asociada al ciclo reproductivo de las especies. En Solís Grande, la variable que mejor explicó la abundancia de las especies fue la salinidad de superficie, sujeta a variaciones en la descarga de agua dulce.

Palabras clave: *Mugil liza*, *Odontesthes argentinensis* y *Paralichthys orbignyanus*; Ecosistemas costeros; procesos físico-químico-biológicos; uso de hábitat; peces de interés comercial; estadios de crecimiento; costa uruguaya del Río de la Plata.

ABSTRACT

The mud flounder *Paralichthys orbignyanus*, the silverside *Odontesthes argentinensis* and the mullet *Mugil liza* represent some of the most abundant coastal fish species, they are commercially exploited resources, and are caught by artisanal and industrial fleets in southern Brazil, Uruguay and northern Argentina. On the border between the internal and external estuarine zone of the Río de la Plata, where a turbidity front and a saline front move, the Pando and Solís Grande subestuary ecosystems are distributed. The aim of this study was to analyze the spatio-temporal variability in juveniles' and adults' abundance within each species, and to evaluate the species-environment relationships in the Pando and Solís Grande subestuaries. Exploratory graphs (histograms, box plots) identified incomplete distribution of biotic data (abundance by species) and high variability of abiotic data (temperature, salinity, dissolved oxygen; on the surface and bottom). The tests of normality and homogeneity of variances applied to the abiotic data indicated non-compliance with both assumptions, which promoted the use of non-parametric statistics, applying the tests of Kruskal Wallis and Mann-Whitney corrected by Bonferroni, to identify seasonal differences in the abiotic variables. The use of multivariate methods, combining BIOENV and Canonical Correspondence Analysis, allowed correlating the biotic matrix with the environmental variables within a seasonal scale. The results confirm the use of both subestuaries as breeding areas, due to the high proportion of juveniles of the three species. Both mullet and silverside were more abundant in Pando, particularly in summer, under conditions of higher temperature and lower dissolved oxygen concentration. The mud flounder, on the other hand,

showed higher abundance in Solís Grande, mainly in spring and autumn, under higher salinity conditions. In Pando, the variable that best explained the seasonal abundance by species was the temperature, associated with the reproductive cycle of the species. In Solís Grande, the variable that best explained the species abundance was the surface salinity, subject to variations in freshwater discharge.

Key words: Coastal ecosystems; physical-chemical-biological processes; habitat use; fish of commercial interest; growth stages; Uruguayan coast of the Río de la Plata

INTRODUCCIÓN

Antecedentes

Un estuario es un cuerpo de agua semi-cerrado conectado al mar, hasta el límite de marea o el límite de intrusión salina, que recibe escorrentía de agua dulce. Tanto el flujo superficial de agua dulce como la intrusión salina profunda no tienen por qué ocurrir de forma permanente (Wolanski & Elliott, 2015). Las condiciones físico-químicas del agua, tales como salinidad, temperatura y turbiedad tienden a ser muy variables en los ecosistemas estuarinos, tanto en el espacio como en el tiempo. Estos ecosistemas son afectados estacionalmente por una fuerte variación en la posición de la pluma fluvial, debido a la acción del viento, la marea y el caudal de descarga de su(s) tributario(s) (Dethier & Harper, 2011).

Sobre las cuencas de los ecosistemas estuariales se desarrollan gran parte de las ciudades costeras, debido a los servicios ecosistémicos que estos proporcionan (Elliott & Whitfield, 2011). Los estuarios están expuestos a la contaminación debido a las actividades humanas (Amado et al., 2006a; Amado et al., 2006b; Gutiérrez et al., 2015), originadas por efluentes industriales, domésticos y productos de las actividades agropecuarias (Borja et al., 2012). Al mismo tiempo, las comunidades biológicas estuarinas están sujetas a la influencia humana a través de la captura comercial de ciertas especies, así como la introducción de especies exóticas (Borja et al., 2012).

El balance de las variables ambientales (salinidad, turbiedad, oxígeno disuelto, temperatura, descarga de agua dulce, apertura de la boca, hábitats disponibles, etc.) regula en distintas escalas, de tiempo y espacio, los aspectos del

uso de estos sistemas por parte de los peces (Acuña et al., 2019). En este sentido, los estuarios tienen roles bien definidos como áreas de desove, de cría y alimentación, áreas de refugio y rutas de migración de especies de vertebrados e invertebrados acuáticos (Elliott et al., 2007). Según el tipo de uso que hacen del estuario los peces pueden clasificarse como visitantes marinos (especies marinas que ocurren raramente en el estuario), visitantes de agua dulce (especies de agua dulce que ocurren raramente en el estuario), estuarino residentes (especies que completan su ciclo de vida en el estuario), estuarino migrantes (emplean el estuario como área de cría), marino estuarino oportunistas (usan el estuario y otras zonas costeras como área de cría y/o reproducción) o diádromos (utilizan el estuario como ruta de migración) (Elliott et al., 2007; Acuña et al., 2019).

El Río de la Plata (RdIP) es un estuario de gran superficie, con una alta descarga de agua dulce y una conexión amplia y permanente al océano (Acha et al., 2008). Está ubicado en la costa del Atlántico Sudoccidental (35-36 °S) delimitado en su costa norte por Uruguay y en su costa sur por Argentina. Recibe la descarga de agua dulce desde la Cuenca del Plata, la segunda cuenca más grande de América del Sur (alrededor de 3,2 millones de km²), a través de los ríos Paraná y Uruguay (Acha et al., 2008). Se caracteriza por una baja amplitud de marea y una alta relación superficie/volumen, la cual hace que este estuario sea muy sensible a los cambios atmosféricos, especialmente a la turbulencia inducida por el viento (Acha et al., 2008).

Las condiciones que presenta el RdIP en sus características hidrodinámicas y físico-químicas hacen que en el mismo ocurran distintos ensamblajes de peces

según la zona del RdLP y a la estación del año que se tenga en cuenta. Estos procesos hidrográficos y oceanográficos determinan que este sistema sea utilizado por especies en diferentes estadios del ciclo de vida (Jaureguizar et al., 2016).

En la zona exterior del RdLP, se desplaza un frente de turbidez y un frente salino, ambos influenciados por la descarga fluvial, las mareas y el viento (Maciel et al., 2020; Sepúlveda et al., 2004). En esta zona se distribuyen estuarios menores dentro de un estuario mayor, los cuales son denominados subestuarios, entre ellos se encuentran los arroyos Pando, Solís Chico y Solís Grande (Acuña et al., 2019) (Figura 1). Estos ecosistemas representan sistemas de transición entre agua dulce proveniente de ríos y arroyos y agua salobre aportada por el RdLP. Los arroyos Solís Chico y Grande atraviesan zonas sin industria, mientras que la cuenca del arroyo Pando presenta alta urbanización e industrias como papel, carne y tratamiento de aguas residuales. La zona comprendida entre estos tres subestuarios es utilizada como zona de refugio, alimentación y reproducción de diversas especies de peces: *Odontesthes argentinensis* (pejerrey), *Brevoortia aurea* (lacha), *Paralichthys orbignyanus* (lenguado), *Micropogonias furnieri* (corvina rubia), *Mugil liza* (lisa), *Lycengraulis grossidens* (anchoa de río) y *Platanichthys platana* (sardina) (Gutiérrez et al., 2015). Los arroyos Pando (Canelones) y Solís Grande (Maldonado), están entre los principales subestuarios de esta área (Achkar et al., 2013). En ambos subestuarios predominan estadios juveniles de especies de gran interés comercial como *Micropogonias furnieri* (corvina rubia), *Brevoortia aurea* (lacha), *Mugil liza* (lisa), *Odontesthes argentinensis* (pejerrey) y *Paralichthys orbignyanus* (lenguado) (Acuña et al., 2019; Defeo et al., 2009).

Pese a la existencia de estudios previos que evalúen cambios de abundancia relacionados con estadíos de desarrollo de las especies y con variabilidad en factores físicos y químicos de los subestuarios Pando y Solís Grande (Acuña et al., 2017, 2019; Gurdek et al., 2016), y dado que el lenguado, el pejerrey y la lisa se encuentran dentro de las especies de peces más abundantes en zonas costeras del sur de Brasil (Pessanha & Araújo, 2003; Lemos et al., 2014), Uruguay (Defeo et al., 2009; Acuña et al., 2019) y norte de Argentina (Díaz de Astarloa & Munroe, 1998; López Cazorla, 2004; Castro et al., 2009), este trabajo pretende generar un aporte al conocimiento de especies costeras con importancia ecosistémica y pesquera, focalizando el esfuerzo en lisa, pejerrey y lenguado y mediante el uso de distintas herramientas multivariadas aplicadas a ecología de peces. Para esto se generaron las siguientes preguntas:

¿Existe una variabilidad temporal en las condiciones fisicoquímicas de los subestuarios Pando y Solís Grande? ¿Cómo se distribuyen las abundancias de pejerrey, lisa y lenguado en relación a su ciclo de vida? ¿Cómo son las relaciones especie-ambiente para ambos subestuarios en relación al ciclo de vida de la ictiofauna?

Hipótesis

La variabilidad espacio-temporal de factores ambientales en los subestuarios Pando y Solís Grande, afecta la abundancia de juveniles y adultos de lisa, pejerrey y lenguado modulando el uso de hábitat de estas especies de peces costeros.

OBJETIVO GENERAL

Analizar la variabilidad espacio-temporal de abundancia en juveniles y adultos de tres especies de peces costeros en los subestuarios Pando y Solís Grande, evaluando sus relaciones con factores ambientales.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Analizar el comportamiento temporal de las variables físico-químicas (temperatura, salinidad, oxígeno disuelto) en superficie y fondo, en los subestuarios Pando y Solís Grande, haciendo foco en las diferencias entre estaciones anuales.
2. Analizar los cambios temporales en la abundancia de *P. orbignyanus*, *O. argentinensis* y *M. liza* en los subestuarios Pando y Solís Grande, considerando estadios de desarrollo juveniles y adultos).
3. Evaluar las relaciones especie-ambiente entre *P. orbignyanus*, *O. argentinensis* y *M. liza* y variables físico-químicas, en los subestuarios Pando y Solís Grande, considerando los estadios de desarrollo juvenil y adulto.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El área de estudio abarca dos subestuarios ubicados en la costa uruguaya del RdIP: el arroyo Pando (34°58 S, 56°08'W) y el arroyo Solís Grande (34°47' S,

55°23' W) (Figura 1). Ambos sistemas son contrastantes en cuanto a tamaño, geomorfología y condiciones físico-químicas.

Figura 1. Ubicación geográfica de los subestuarios Pando y Solís Grande, Uruguay.

El arroyo Pando presenta un área de cuenca de 974 km² y un caudal medio de 10,9 m³/s. En el margen Este y cercano a su boca, se suma el aporte del arroyo Tropa Vieja con un área de cuenca de 78 km² y un caudal medio de 0,88 m³/s (Gutiérrez & Panario, 2005). El arroyo Pando tiene una orientación N-S desde su nacimiento, mientras que su último tramo presenta una dirección WNW-ESE (Gutiérrez & Panario, 2005), y su desembocadura pertenece a la zona estuarina exterior del RdIP (Maciel et al., 2020). Dada su cercanía con el área de desove de *M.furnieri*, *B.aurea* y *C.guaticupa* en el RdIP, éste subestuario presenta una alta abundancia de peces en estadíos juveniles (Acuña et al., 2019).

El arroyo Solís Grande presenta un área de cuenca de 1409 km² y un caudal medio de 145 m³/s. Su área estuarina se extiende hasta 10 km cauce arriba de su desembocadura y su ubicación geográfica está en la zona estuarina externa del RdIP (Defeo et al., 2009). Este subestuario funciona como hábitat tanto para especies que desovan típicamente en agua dulce como para aquellas que lo hacen en aguas típicamente salobres (Acuña et al., 2019).

Especies estudiadas

La lisa (*Mugil liza*), perteneciente a la familia Mugilidae, es una especie estuarino dependiente (Lemos et al., 2014) que se distribuye desde Venezuela hasta Argentina. Recientemente fue confirmado que *M. liza* y *M. platanus* constituyen la misma especie (Menezes et al., 2010; Siccha-Ramirez et al., 2014) que se encuentra representada por una única población (Siccha-Ramirez et al., 2014). En la laguna costera de Mar Chiquita, Argentina, es más abundante en meses más cálidos (de octubre a marzo) (Cousseau et al., 2011). La lisa es la segunda especie en abundancia en el arroyo Pando (Acuña et al., 2010). Los individuos post larvales y juveniles de esta especie utilizan el subestuario Solís Grande como área de cría (Gurdek et al., 2016). Tanto en el arroyo Pando como en el Solís Grande la dieta omnívora de *M. liza* se compone de fibras vegetales, taxas como Foraminífera, Ostracoda y Bacilliarophyta (Stebniki, 2014). La lisa se encuentra subexplotada en la zona del RdIP y su frente marítimo, siendo un recurso pesquero capturado por la flota artesanal e industrial (Defeo et al., 2009). La talla máxima larval es de 6,2 mm (Monteiro-Ribas & Bonecker, 2001) y la talla de primera madurez 350 mm (Albieri & Araújo, 2010).

El pejerrey (*Odontesthes argentinensis*), perteneciente a la familia Atherinopsidae, es una especie estuarino residente (Bemvenuti, 2006). Esta especie presenta una amplia distribución geográfica, desde el sur de Brasil (Bemvenuti, 2006) hasta Mar Chiquita, Argentina (Bruno et al., 2013). Es altamente tolerante a condiciones ambientales variables, principalmente de temperatura y salinidad (Bemvenuti, 2006; Castro et al., 2009; Llompert et al., 2013). En Mar Chiquita, Argentina, es más abundante en meses más cálidos (de octubre a marzo) (Cousseau et al., 2011). Esta especie es dominante en el subestuario Solís Grande (Acuña et al., 2017). Presenta una dieta carnívora tipo generalista, compuesta principalmente por los taxa Polychaeta y Copépoda en el Solís Grande, e Insecta, Copépoda y Polychaeta en el arroyo Pando (Stebniki, 2014). El pejerrey es un recurso de interés comercial para la pesquería artesanal, siendo desembarcado en los puertos de José Ignacio (Maldonado), La Paloma y Punta del Diablo (Rocha) (Defeo et al., 2009). Presenta una talla de primera madurez de 161 mm (Moresco & Bemvenuti, 2006).

El lenguado (*Paralichthys orbignyanus*), perteneciente a la familia Paralichthyidae, es una especie marino-estuarino dependiente (Castro et al., 2009) que se distribuye desde el Estado de Río de Janeiro, Brasil (Pessanha & Araújo, 2003), hasta por lo menos Punta Villarino (40°50'S), Argentina (Díaz de Astarloa & Munroe, 1998). Utiliza como área de cría a la zona del RdIP (Jaureguizar et al., 2004) junto a la laguna de Mar Chiquita, Argentina (Díaz de Astarloa & Munroe, 1998) y Laguna de los Patos, Brasil (Chao et al., 1982). En el estuario de Bahía Blanca (Argentina) está categorizada como especie eurihalina y euriterma (López Cazorla, 2004) con dieta carnívora basada principalmente en peces y cangrejos, sin

presencia de canibalismo (López Cazorla & Forte, 2005). En Mar Chiquita (Argentina) es la especie más abundante y su dieta está basada principalmente en crustáceos y poliquetos (Prisco et al., 2001). En Laguna de Rocha (Uruguay) durante la fase juvenil, el lenguado presenta una dieta generalista basada en peces, gasterópodos y crustáceos, mientras que en la fase adulta se alimenta de peces (Magnone et al., 2015). El lenguado se encuentra sobreexplotado en la zona del Río de la Plata y su frente marítimo (Defeo et al., 2009). De acuerdo a información obtenida en el marco del proyecto Ictioestuarios (no publicada), la talla máxima larval es de 30 mm y la talla de primera madurez es de 352 mm.

Bases de datos

Los datos provienen de 9 muestreos realizados en los subestuarios Pando (en primavera: 2, en otoño: 1, en invierno:1 y en verano: 1) y Solís Grande (invierno: 2, otoño: 1, primavera: 1), entre octubre de 2011 y marzo de 2013, en el marco del proyecto Ictioestuarios (responsable: Dra. Alicia Acuña). Los peces fueron colectados utilizando red de arrastre manual. Este arte de pesca presentaba 12 m de largo con una bolsa central de 6.70 m de largo y malla de 12 mm, a su vez, contaba con dos alas laterales de 5 m de largo y 2 m de alto. El arrastre manual fue perpendicular a la orilla, manteniendo la red lo más cerca posible del fondo para cubrir un área de aproximadamente 300 m². Fueron realizados 12 arrastres en cada período de muestreo, seis en cada margen de los subestuarios a aproximadamente 1000m de la boca, comenzando al amanecer. Todos los individuos colectados fueron contados, medidos y pesados. Fueron registrados datos poblacionales por especie (número de individuos) y datos merísticos de los individuos colectados

(largo total (cm), peso total (g)). Los individuos fueron clasificados en larvas (talla menor a la talla máxima larval), juveniles (talla comprendida entre la talla larval y la talla de primera madurez) y adultos (talla mayor a la talla de primera madurez). En lisa, las tallas larval y de primera madurez sexual fueron determinadas mediante bibliografía. En pejerrey, no se encontró la talla larval, por lo que se utilizó información de *O. bonariensis* (23 mm) descrito por Chalde et al. (2011). En lenguado, la talla larval y de primera madurez sexual fueron determinadas *in situ* (Proyecto Ictioestuarios).

Las variables ambientales (temperatura (°C), salinidad y oxígeno disuelto (mg/l)) fueron medidas en superficie y fondo utilizando un multiparámetro (YsiPro-plus). Las mediciones de las variables ambientales fueron obtenidas en diferentes puntos de muestreo ambiental distribuidos en sentido longitudinal al eje del subestuario, partiendo aguas arriba hacia la boca, estos valores fueron promediados posteriormente para la realización de matrices y tomadas como réplicas en los análisis univariados (Figura 2).

Figura 2. Ubicación de los sitios de muestreo ambiental (E1, E2, E3 y E4) y biológico (A, arrastre) en los subestuarios Pando (arriba) y Solís Grande (abajo).

A partir de los datos biológicos y ambientales colectados *in situ* en cada subestuario, fue construida una matriz biológica y otra físico-química (abiótica). La matriz abiótica incluyó promedios de cada variable físico-química, en los cuatro puntos de muestreo ambiental, por estación del año, posteriormente estandarizada $((x - \mu) / \sigma)$ y normalizada. La matriz biótica fue construida considerando la abundancia por especie en sus estadíos juvenil y adulto por estación del año. La

transformación $\log(x+1)$ fue aplicada a los datos de abundancia. Para la realización de las transformaciones se utilizó el programa informático PRIMER 6.0 (Clarke & Gorley, 2006).

Análisis ambiental

Variables físico-químicas

Análisis gráfico

Para explorar la distribución de los datos físico-químicos e identificar tendencias o estructuras subyacentes, fueron aplicados análisis gráficos de caja. Estos gráficos se desarrollaron utilizando el software SigmaPlot 10.0.

Análisis estadístico

Normalidad y Homocedasticidad

Las pruebas de normalidad y homocedasticidad (Prueba de Levene) fueron aplicadas a las variables ambientales por estación anual, para evaluar normalidad y homogeneidad de varianzas, respectivamente. Las pruebas fueron aplicadas utilizando el programa estadístico Statistica 7 (Statsoft, 2004).

Pruebas de Kruskal Wallis y Mann Whitney (corregido por Bonferroni)

Al no cumplirse los supuestos de normalidad y heterocedasticidad entre muestras de variables ambientales fueron aplicados análisis no-paramétricos. En este sentido, para identificar diferencias entre estaciones anuales fue realizada la prueba de Kruskal-Wallis (H) para combinaciones múltiples, y la prueba de Mann Whitney (U) corregido por Bonferroni, para comparaciones pareadas. La corrección

de Bonferroni se realizó para evitar errores de tipo I y se estableció un nivel de significancia de $p < 0.005$ para Pando y de $p < 0.0086$ para Solís Grande. Los análisis fueron aplicados utilizando los programas estadísticos Past 4.07 (Hammer et al., 2001) y Statistica 7 (Statsoft, 2004).

Análisis biológico

Análisis gráfico

Para visualizar las diferencias de abundancias en los dos estadios estudiados se realizaron gráficos de barras.

Relaciones especie-ambiente

Los métodos de análisis multivariados BIOENV y Análisis Canónico de Correspondencia (ACC) fueron aplicados con el fin de analizar cambios de abundancia estacional para juveniles y adultos de lisa, pejerrey y lenguado en los subestuarios Pando y Solís Grande respecto a las variables físico-químicas (temperatura, salinidad, oxígeno disuelto).

El análisis BIOENV correlaciona la matriz de disimilitudes de todas las combinaciones posibles de variables ambientales con la matriz de disimilitud biótica, para seleccionar el subconjunto de variables ambientales que muestra la mayor correlación con los datos bióticos (Clarke & Ainsworth, 1993). El Análisis Canónico de Correspondencia (ACC) fue aplicado para complementar el BIOENV. El ACC analiza la relación entre una tabla de datos bióticos (abundancia de las diferentes especies) y una tabla de factores ambientales que se consideran variables explicativas de los datos bióticos. El ACC, siendo un análisis de ordenamiento,

permite introducir las variables explicativas dentro de un espacio bidimensional de componentes principales capaz de representar de forma simplificada la relación entre los datos bióticos y los datos abióticos (Kostov, 2008). Para correr el ACC fue utilizado el programa informático PAST 4.07(Hammer et al., 2001).

RESULTADOS

Análisis ambiental

Normalidad y heterocedasticidad

Las variables ambientales (temperatura, salinidad y oxígeno disuelto) analizadas en superficie y fondo no presentaron distribución normal ni homogeneidad de varianza, tanto en Pando (Anexo, Tabla 1) como en Solís Grande (Anexo, Tabla 2). Por tanto, las diferencias significativas entre muestras se evaluaron utilizando estadística no-paramétrica aplicando las pruebas de H y U.

Variables físico-químicas

Pando

La temperatura en superficie presentó valores entre 13,3 y 24,5°C, mientras que la de fondo se encontró entre los 13,3 y 32,2 °C. En general, el patrón estacional quedó registrado, siendo mayor la temperatura durante primavera y verano. La temperatura, presentó diferencias significativas ($p < 0.005$) entre las estaciones de primavera 2011, otoño 2012 e invierno 2012, con menor temperatura, y las estaciones de primavera 2012 y verano 2013, con mayor temperatura. Estas diferencias se observaron tanto en superficie como en fondo. La excepción fue la primavera 2011 que no presentó diferencias significativas con otoño 2011 e invierno 2012 en superficie y con invierno 2012 en fondo (Figura 3, Tabla 1).

Figura 3. Temperatura (°C), salinidad, oxígeno disuelto (mg/l) en superficie (A , C y E) y fondo (B, D y F) en muestreos estacionales del subestuarios Pando. Pri11: primavera 2011; Oto12: otoño 2012; Inv12: invierno 2012; Pri12: primavera 2012; Ver13: verano 2013.

La salinidad de superficie presentó un amplio rango de valores, oscilando entre 0,82 y 30,09. Los valores de otoño 2012 e invierno 2012 presentaron diferencias significativas ($p < 0.005$) con los de primavera 2011, primavera 2012 y

verano 2013, presentando estos últimos los valores más altos. De igual forma, la salinidad de fondo osciló en rango amplio situado entre 0,85 y 30,83 y presentó las diferencias mencionadas en la salinidad de superficie (Figura 3, Tabla 1).

El oxígeno disuelto en superficie abarcó entre 3,44 y 15,08 mg/l. En verano 2013 se registraron los valores menores, siendo esta estación del año la que presentó diferencias significativas ($p < 0.005$) respecto a las otras estaciones anuales. En fondo, el oxígeno disuelto presentó un amplio rango de valores situado entre 0,60 y 33,70 mg/l. Los registros de verano 2013 y otoño de 2012 registraron los valores menores, presentando diferencias significativas ($p < 0.005$) con las otras estaciones del año (Figura 3, Tabla 1).

Solís Grande

La temperatura en superficie osciló entre 16,7 y 20,4 °C. La temperatura de fondo registró valores entre 13,1 y 21,1 °C. Otoño 2012 y primavera 2012 presentaron valores altos de temperatura en comparación a las demás estaciones anuales. Siguiendo el patrón estacional, invierno 2011 e invierno 2012 registraron valores térmicos bajos (Figura 4, Tabla 2).

Figura 4. Temperatura (°C), salinidad, oxígeno disuelto (mg/l) en superficie (A , C y E) y fondo (B, D y F) en muestreos estacionales del subestuarios Solís Grande. Inv11: invierno 2011; Oto12: otoño 2012; Inv12: invierno 2012; Pri12: primavera 2012.

La salinidad en superficie presentó valores bajos, oscilando entre 5,71 y 23,19, lo cual evidencia la descarga continental de agua dulce. En concordancia con el patrón estacional, los registros salinos más bajos ocurrieron en invierno 2012, presentando diferencias significativas ($p < 0.005$) respecto a las otras estaciones anuales. Los valores de salinidad de fondo oscilaron entre 7,21 y 32,48, indicando la incidencia de intrusión salina principalmente en primavera y otoño. Solo se

registraron diferencias significativas ($p < 0.005$) entre invierno 2012 y primavera 2012, siendo superiores los valores de primavera (Figura 4, Tabla 2).

El oxígeno disuelto en superficie abarcó entre 7,57 y 12,90 mg/l. En invierno 2011 los valores fueron más altos a aquellos registrados en otoño, invierno y primavera de 2012. En fondo, el rango de valores osciló entre 5,51 y 10,23 mg/l, manteniéndose la tendencia observada en superficie, con valores superiores en invierno de 2011 respecto a las tres estaciones de 2012 (Figura 4, Tabla 2).

Prueba de Kruskal Wallis (H)

La prueba H indicó diferencias significativas ($p < 0.05$) estacionales para cada una de las variables físico-químicas, tanto en superficie como en fondo, tanto en Pando (Tabla 1) como en Solís Grande (Tabla 2).

Prueba de Mann Whitney (U) corregido por Bonferroni

Pando

La temperatura, presentó diferencias significativas ($p < 0.005$) entre las estaciones de primavera 2011, otoño 2012 e invierno 2012 y las estaciones de primavera 2012 y verano 2013. Estas diferencias se observaron tanto en superficie como en fondo. La excepción fue la primavera 2011 que no presentó diferencias significativas con otoño 2011 e invierno 2012 en superficie y con invierno 2012 en fondo (Tabla 1).

La salinidad en superficie y fondo presentó diferencias significativas ($p < 0.005$) entre la mayoría de las estaciones anuales. Sin embargo, entre primavera 2011, primavera 2012 y verano 2013 no hubo diferencias significativas. La

salinidad de otoño 2012 e invierno 2012 presentó diferencias significativas ($p < 0.005$) respecto a primavera 2011, primavera 2012 y verano 2013. No fueron encontradas diferencias entre primavera 2011, invierno 2012 y primavera 2012, tampoco existieron diferencias significativas entre otoño 2012 e invierno 2012, o entre primavera 2012 y verano 2013 (Tabla 1).

El oxígeno disuelto en superficie presentó diferencias significativas ($p < 0.005$) en 5 de las 10 comparaciones entre estaciones. Verano 2013 presentó diferencias significativas ($p < 0.005$) respecto a las restantes estaciones anuales, mientras que existieron diferencias significativas entre primavera 2012 e invierno 2012. En fondo, hubo diferencias significativas ($p < 0.005$) en 5 de las 10 comparaciones. Verano 2013 presentó diferencias respecto a todas las estaciones excepto con otoño 2012, además invierno 2012 presentó diferencias significativas con primavera 2012 (Tabla 1).

Tabla 1. Pando. Prueba de Kruskal Wallis (H) y Mann-Whitney (U) para comparaciones múltiples y pareadas, respectivamente de las variables ambientales en superficie y fondo. Valores de $p < 0.005$ indicados en **negrita***.

		Primavera11	Otoño12	Invierno12	Primavera12	Verano13
Temperatura (°C)	en superficie	H (4, N= 55) =47,994, p = 0,000				
		Primavera11				
		Otoño12	0,006			
		U Invierno12	0,005	0,000*		
		Primavera12	0,000*	0,000*	0,000*	
	Verano13	0,000*	0,000*	0,000*	0,015	
	en fondo	H (4, N= 57) =51,752, p = 0,000				
		Primavera11				
		Otoño12	0,001*			
		U Invierno12	0,700	0,000*		
Primavera12		0,000*	0,000*	0,000*		
Verano13	0,000*	0,000*	0,000*	0,000*		
Salinidad	en superficie	H (4, N= 55) =32,930, p = 0,000				
		Primavera11				
		Otoño12	0,002*			
		U Invierno12	0,000*			
		Primavera12	0,190	0,001*	0,001*	
	Verano13	0,190	0,001*	0,000*	0,386	
	en fondo	H (4, N= 57) =42,980, p = 0,000				
		Primavera11				
		Otoño12	0,001*			
		U Invierno12	0,015	0,670		
Primavera12		0,014	0,000*	0,000*		
Verano13	0,002*	0,001*	0,000*	0,029		
Oxígeno disuelto (mg/l)	en superficie	H (4, N= 55) =33,341, p = 0,000				
		Primavera11				
		Otoño12	0,563			
		U Invierno12	0,031	0,176		
		Primavera12	0,006	0,230	0,000*	
	Verano13	0,000*	0,001*	0,000*	0,001*	
	en fondo	H (4, N= 54) =29,150, p = 0,000				
		Primavera11				
		Otoño12	0,149			
		U Invierno12	0,009	0,016		
Primavera12		0,589	0,256	0,004*		
Verano13	0,000*	0,133	0,000*	0,001*		
		Primavera11	Otoño12	Invierno12	Primavera12	Verano13

Solís Grande

La temperatura, en superficie y fondo, presentó diferencias significativas ($p < 0.005$) entre la mayoría de las estaciones anuales. Sin embargo, no existieron diferencias entre otoño 2012 e invierno 2012 en superficie, y entre invierno 2011 e invierno 2012 en el fondo de la columna de agua (Tabla 2).

La salinidad en superficie presentó diferencias significativas ($p < 0.0083$) entre estaciones anuales de años diferentes mientras que no hubo diferencias entre estaciones del mismo año (otoño, invierno y primavera de 2012). En fondo, se encontraron diferencias significativas ($p < 0.0083$) únicamente entre invierno 2012 y primavera 2012 (Tabla 2).

El oxígeno disuelto, en superficie presentó diferencias significativas ($p < 0.0083$) entre la mayoría de las estaciones anuales, a excepción de otoño 2012 y primavera 2012. En fondo, se encontraron diferencias significativas ($p < 0.0083$) entre años, particularmente entre invierno 2011 y las tres estaciones anuales de 2012 (Tabla 2).

Tabla 2. Solís Grande. Prueba de Kruskal Wallis (H) y Mann-Whitney (U) para comparaciones múltiples y pareadas, respectivamente, de las variables ambientales en superficie y fondo. Valores de $p < 0.0083$ indicados en **negrita***.

		Invierno11	Otoño12	Invierno12	Primavera12
Temperatura (°C)	en superficie	H (3, N= 47) =39,782, p = 0,000 Invierno11 Otoño12 U Invierno12 Primavera12 0,000* 0,000* 0,516 0,000* 0,000* 0,000*			
	en fondo	H (3, N= 47) =39,782, p = 0,000 Invierno11 Otoño12 U Invierno12 Primavera12 0,000* 0,649 0,000* 0,000* 0,000* 0,000*			
Salinidad	en superficie	H (3, N= 44) =27,681 p = 0,000 Invierno11 Otoño12 U Invierno12 Primavera12 0,670 0,000* 0,000* 0,201 0,006* 0,000*			
	en fondo	H (3, N= 47) =11,476 p = 0,009 Invierno11 Otoño12 U Invierno12 Primavera12 0,522 0,063 0,712 0,531 0,028 0,000*			
Oxígeno disuelto (mg/l)	en superficie	H (3, N= 43) =27,952 p = 0,000 Invierno11 Otoño12 U Invierno12 Primavera12 0,000* 0,003* 0,001* 0,000* 0,386 0,001*			
	en fondo	H (3, N= 44) =17,154 p = 0,001 Invierno11 Otoño12 U Invierno12 Primavera12 0,000* 0,003* 0,460 0,001* 0,795 0,498			
		Invierno11	Otoño12	Invierno12	Primavera12

Análisis biológico

Pando

Considerando la totalidad de los muestreos realizados, la especie que presentó mayor abundancia fue lisa (1906 individuos), seguido por pejerrey (620 individuos) y lenguado (5 individuos) (Figura 5).

Figura 5. Abundancia de lisa, pejerrey y lenguado en muestreos estacionales del sub estuario Pando. Pri11: primavera 2011; Oto12: otoño 2012; Inv12: invierno 2012; Pri12: primavera 2012; Ver13: verano 2013.

Al considerar estadíos de madurez, los juveniles presentaron las mayores abundancias en las tres especies estudiadas, representando el 100% en lisa y lenguado, y el 86,1% en pejerrey.

Fueron identificadas diferencias estacionales de abundancia por especie y estadio de tamaño. En pejerrey, los adultos representaron un 63% y 61% del total de individuos en primavera 2012 y verano 2013, respectivamente (Figura 5). La mayor abundancia de juveniles de lisa ocurrió en verano 2013 (1130 individuos), mientras que la menor fue registrada en primavera 2011 (1 individuo). El pejerrey presentó su mayor abundancia en otoño 2012 y la menor en verano 2013. Los juveniles de lenguado fueron capturados únicamente en primavera 2012 (Figura 5).

Solís Grande

La especie que presentó mayor abundancia fue pejerrey (210 individuos), seguido por lenguado (33 individuos) y lisa (28 individuos) (Figura 6).

Figura 6. Abundancia de lisa (A), pejerrey (B) y lenguado (C) en muestreos estacionales del sub estuario Pando. Inv11: invierno 2011; Oto12: otoño 2012; Inv12: invierno 2012; Pri12: primavera 2012.

Considerando estadíos de madurez, los juveniles presentaron las mayores abundancias en las tres especies, representando 100% en lisa, 70,5% pejerrey y 97,0% en lenguado.

Las diferencias estacionales de abundancia por especie y estadio de madurez indicaron que la mayor abundancia de juveniles de lisa fue registrada en primavera 2012 (16 individuos), mientras la menor fue registrada en invierno 2012. A su vez, en pejerrey ocurrió un aumento en la abundancia de adultos durante otoño e invierno (2011, 2012), con cambios de abundancia de juveniles en la mayoría de las estaciones anuales (2011: invierno; 2012: otoño y primavera). En lenguado, los adultos aumentaron su abundancia únicamente en invierno (2012), mientras que se registraron cambios de abundancia de juveniles en todas las estaciones anuales, siendo más abundantes en otoño (2012, 16 individuos) y menos abundantes en invierno (2012, 2 individuos) (Figura 6).

Relaciones especie-ambiente

Análisis BIOENV

Pando

En Pando, los resultados del BIOENV indicaron que la combinación de variables ambientales que mejor explicó los patrones biológicos observados fueron temperatura de fondo y salinidad de fondo ($\rho=0.874$). También la combinación de temperatura de superficie, temperatura de fondo y salinidad de fondo presentó alta correlación ($\rho=0.862$) (Tabla 3).

Tabla 3. Pando. Análisis BIOENV (biota-ambiente) de las relaciones entre las variables ambientales y las 3 especies estudiadas (lisa, pejerrey, lenguado). ρ : Coeficiente de correlación de rango de Spearman; ts: temperatura en superficie; tf: temperatura defondo; sf: salinidad defondo. ρ global: 0,874.

Nro. de variables	ρ	Variables ambientales
2	0,874	tf, sf
3	0,862	ts,tf, sf
2	0,854	ts, sf

Solís Grande

En Solís Grande, el análisis BIOENV indicó que la variable ambiental que mejor explicó los patrones biológicos observados fue la salinidad de superficie ($\rho=1.000$). La combinación entre salinidad, temperatura y oxígeno disuelto de superficie junto con salinidad de fondo también presentó alta correlación ($\rho=0.943$) (Tabla 4).

Tabla 4. Solís Grande. Análisis BIOENV (biota-ambiente) de las relaciones entre las variables ambientales y las 3 especies estudiadas (lisa, pejerrey, lenguado). ρ : Coeficiente de correlación de rango de Spearman; ts: temperatura en superficie; ss: salinidad de superficie; sf: salinidad de fondo; ods: oxígeno disuelto de superficie; odf: oxígeno disuelto de fondo. ρ global: 1,000.

Nro. de variables	P	Variables ambientales
1	1,000	ss
4	0,943	ts, ss, sf, ods
4	0,943	ts, sf, ods, odf

Análisis Canónico de Correspondencia

Pando

Los ejes 1 y 2 del ACC fueron significativos, explicando el 98.7% de la varianza total de datos (Tabla 5, Figura 7), con auto-valores de 0.14 y 0.06 para los ejes 1 y

2 respectivamente. Juveniles de lenguado se correlacionaron positivamente con la salinidad de superficie y negativamente con el oxígeno disuelto de fondo, con baja correlación respecto a la temperatura -de superficie y fondo- y a la salinidad de fondo, situados próximo a la primavera de 2012 (cuadrante superior izquierdo). Juveniles de pejerrey, se correlacionaron positivamente con la salinidad de fondo y negativamente con la temperatura -de superficie y fondo-, situados junto a la primavera de 2011 (cuadrante superior derecho). Por su parte, juveniles de lisa y adultos de pejerrey se correlacionaron positivamente con la temperatura -de superficie y fondo- y negativamente con la salinidad de fondo, ubicados junto al verano de 2013 (cuadrante inferior izquierdo) (Figura 7).

Tabla 5. Pando. Análisis Canónico de Correspondencia. Porcentaje de varianza explicada, auto-valor y valor de significancia (P) para los ejes 1 y 2.

Eje	%	Auto-valor	P
1	68,27	0,14	0,03
2	30,45	0,06	0,08

Figura 7. Pando. Diagrama del Análisis Canónico de Correspondencia considerando estaciones anuales y variables ambientales (temperatura, salinidad, oxígeno disuelto) para tres especies de peces (lisa, pejerrey, lenguado) en sus estadios juvenil y adulto. liJ: lisa juvenil; peJ: pejerrey juvenil; peA: pejerrey adulto; leJ: lenguado juvenil; ts: temperatura de superficie; tf: temperatura de fondo; ss: salinidad de superficie; sf: salinidad de fondo; ods: oxígeno disuelto de superficie; odf: oxígeno disuelto de fondo; Pri11: primavera 2011; Oto12: otoño 2012; Inv12: invierno 2012; Pri12: primavera 2012; Ver13: verano 2013.

Solís Grande

Los dos primeros ejes del ACC explicaron el 99.7% de la varianza total de los datos, sin embargo, ambos ejes no fueron significativos (Tabla 6).

Tabla 6. Solís Grande. Análisis Canónico de Correspondencia. Porcentaje de varianza explicada, auto-valor y valor de significancia (P) para los ejes 1 y 2.

Eje	%	Auto-valor	P
1	84,74	0,12	0,28
2	14,98	0,02	0,55

DISCUSIÓN

El presente estudio puso de manifiesto la importancia de los dos subestuarios, Pando y Solís Grande, como área de cría de las tres especies analizadas (lisa, pejerrey y lenguado). A su vez, se señala la influencia de las variables ambientales en la modulación del uso del hábitat de estas especies en ambos subestuarios. Mientras en Pando fueron la temperatura y la salinidad de superficie las variables que mejor explicaron la distribución de juveniles y a adultos de las especies estudiadas, en Solís Grande es la salinidad de superficie.

Variabes ambientales

En Pando, la temperatura, tanto en superficie como en fondo, presentó patrones estacionales típicos de climas templados, con temperaturas máximas registradas en estaciones cálidas (primavera-verano) y mínimas en estaciones frías (otoño-invierno). Los valores observados son similares a los encontradas por Acuña et al. (2010) en el mismo subestuario. Por su parte, la salinidad, en superficie y fondo, presentó valores mayores en estaciones frías respecto a las estaciones cálidas, coincidente con los resultados de Acuña et al., (2010). El oxígeno disuelto,

en superficie y fondo, presentó valores menores en verano y primavera, cuando la temperatura fue mayor. Esto es consistente con la relación inversa entre la concentración de oxígeno disuelto en agua y la temperatura (al aumentar la temperatura disminuye la concentración de oxígeno disuelto)(Weiss, 1970), por lo que es esperable encontrar menores valores de oxígeno disuelto en las estaciones cálidas.

En Solís Grande, la temperatura, de superficie y fondo, presentó valores más elevados en primavera con respecto al resto de las estaciones del año, coincidente con lo encontrado en este mismo estudio en Pando, con patrones típicos de climas templados. A su vez, la salinidad superficial registró valores inferiores a la de fondo, poniendo de manifiesto la estratificación de la columna de agua y la intrusión salina de fondo, debido a la mayor influencia de agua oceánica en este subestuario. En invierno de 2011, la salinidad de fondo y la concentración de oxígeno disuelto, de superficie y fondo, registraron valores más altos respecto a las estaciones anuales de 2012, mientras que las temperaturas de superficie y fondo fueron inferiores, consistente con la relación inversa entre concentración de oxígeno disuelto en el agua y temperatura, discutida en el párrafo anterior.

Ecología de las especies

El rol de los subestuarios Pando y Solís Grande como área de cría para lisa, pejerrey y lenguado quedó evidenciado por la alta proporción de juveniles de las tres especies estudiadas. Estudios previos en la región indicaron un uso similar de los estuarios y sub-estuarios por parte de estas especies en Uruguay (Acuña et al.,

2017), el sur de Brasil (Bemvenuti, 2006; Lemos et al., 2014) y Mar Chiquita, Argentina (González Castro et al., 2009).

Para la lisa, tanto Pando como Solís Grande, representan potenciales áreas de cría, dado que únicamente se colectaron individuos juveniles. Esto coincide con lo encontrado por Gurdek et al. (2016) en Solís Grande y Lemos et al. (2014) en la costa de Brasil. En este sentido cabe destacar que fue Pando el subestuario con mayor cantidad de juveniles colectados en todas las estaciones del año. La mayor abundancia ocurrió en primavera y verano, cuando la salinidad fue menor, coincidente con lo indicado por Acuña et al. (2010, 2017) para el subestuario Pando. A su vez, estudios previos, en Laguna de los Patos (Brasil) y Mar Chiquita (Argentina), también vincularon la mayor abundancia de individuos de lisa a valores bajos de salinidad (Vieira, 1991; González Castro et al., 2009; Vieira, 1991). Los individuos juveniles encontrados en primavera y verano pueden ser resultado de un evento de desove primario que tiene su pico máximo en junio (Lemos et al., 2014; Castellini et al., 2017), mientras que los juveniles encontrados en otoño e invierno pueden deberse a un evento de desove secundario de hembras que migran al Río de la Plata y desovan en verano (Castellini et al., 2017).

El pejerrey, podría estar utilizando ambos subestuarios como área de alimentación y refugio de individuos adultos, dado que esta especie es estuarino residente (Moresco & Bemvenuti, 2006) y fue el estadio más abundante en primavera 2012 y verano 2013. Esta especie, en Bahía de San Blas (Argentina) desova entre los meses de octubre y noviembre (Llompart et al., 2013), mientras que en la región costera de Laguna de los Patos (Brasil), desova entre los meses

agosto y diciembre (Moresco & Bemvenuti, 2006), por lo que se esperaría una mayor presencia de individuos juveniles en verano, aunque no es esperable el pico de juveniles en otoño que fue encontrado en este trabajo. En este caso, los juveniles capturados en otoño pueden ser producto de un evento de desove producido en verano, del que no se encontró registro en la bibliografía consultada. Sin embargo, en el presente estudio no fueron realizados muestreos en verano tal que permita contrastar esta hipótesis.

El lenguado presentó juveniles en ambos subestuarios, siendo mayor la abundancia en Solís Grande y menor en Pando. Este hecho sugiere el uso de ambos subestuarios como potenciales áreas de cría para el lenguado. En Solís Grande se colectaron juveniles en todas las estaciones del año, con mayor abundancia en otoño y primavera, relacionado a altos valores de temperatura en superficie y bajos valores de temperatura y oxígeno disuelto. El pico de abundancia en otoño, es consistente con el ciclo de vida de la especie, ya que el desove ocurre en verano y es en otoño cuando empiezan a ocurrir los juveniles. Sin embargo, los juveniles colectados en primavera pueden ser resultado de un desove más tardío, aunque no se encontró evidencia de este hecho en estudios previos a nivel regional tal que permitan contrastar esta hipótesis.

Relaciones especie-ambiente

En Pando, la temperatura y salinidad de fondo fueron las variables ambientales que mejor explicaron la abundancia de las tres especies presentes en este subestuario. Estas variables se correlacionaron negativamente entre sí. La

temperatura de fondo se correlacionó positivamente con la abundancia de juveniles de lisa y adultos de pejerrey en verano de 2013, y de forma negativa con la abundancia de juveniles de pejerrey en primavera de 2011. Thiel et al. (1995) indicaron a la temperatura del agua como el principal predictor de los cambios temporales en la abundancia de peces en el estuario Elba (Alemania). De la misma forma, Acuña et al. (2010) y Bruno et al. (2013) definieron a la temperatura y salinidad como factores relevantes que influyen en la composición y distribución de las comunidades de peces estuariales, en Pando (Uruguay) y Mar Chiquita (Argentina), respectivamente. Estudios previos sugieren que el uso de los estuarios como área de cría de juveniles es explicado por la alta productividad, mayor temperatura de las aguas y mayor heterogeneidad espacial, todas variables que conjugadas permiten un crecimiento más acelerado, proveen de refugio contra depredadores y disminuyen la competencia por recursos (Potter et al., 1990; Wasserman & Strydom, 2011).

En el caso de Mar Chiquita, la relación entre especies y condiciones ambientales se debió principalmente al arribo de peces pre-juveniles de especies que desovan al final del invierno y principio de primavera, mientras que la alta abundancia de adultos se debió a que vuelven a usar el subestuario como área de alimentación durante el periodo de post reproducción (Bruno et al., 2013). El rol protagónico de la temperatura en el ciclo reproductivo de las tres especies analizadas en este estudio ha sido evidenciado tanto en el sur de Brasil como en Argentina (Moresco & Bemvenuti, 2006; Radonic et al., 2007; Llompart et al., 2013; Lemos et al., 2014).

En Solís Grande, la salinidad de superficie fue la principal variable ambiental que explicó la abundancia de lisa, pejerrey y lenguado. La salinidad representa otro de los factores ambientales más relevantes capaces de influir la composición y distribución de las comunidades de peces estuariales (Acuña et al., 2010; Bruno et al., 2013). Cabe destacar las diferencias de tamaño, geomorfología y posición geográfica entre los subestuarios Pando y Solís Grande. Estas características diferenciales pueden explicar el desarrollo de condiciones ambientales que facilitan o impiden la presencia y abundancia de cierta especie en determinado estadio de tamaño.

CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

En ambos subestuarios los juveniles de las tres especies estudiadas fueron el estadio más abundante, esta evidencia confirma resultados de estudios previos que señalan el potencial uso de ambos subestuarios como áreas de cría. Para lisa y pejerrey se resalta la importancia del subestuario Pando como área de cría. La variable ambiental que mejor explicó la abundancia de juveniles y adultos de las tres especies en Pando fue la temperatura y la salinidad en fondo, proveniente de la intrusión oceánica. En Solís Grande, se registraron mayores niveles de salinidad de fondo, debido a su mayor cercanía al océano. Sin embargo, fue la salinidad superficial, sujeta a variaciones en la descarga de agua dulce, la variable que mejor explicó la abundancia de las tres especies en el subestuario Solís Grande.

Se sugiere incluir, en futuros estudios, a la productividad primaria y la heterogeneidad espacial como variables explicativas para poder cuantificar, a través de modelos estadísticos, su influencia en estos dos subestuarios.

A su vez, un muestreo de mayor amplitud temporal, con representatividad estacional equilibrada entre años y considerando aquellas estaciones anuales más contrastantes respecto a cambios en condiciones ambientales (e.g. invierno y verano), permitiría afianzar las inferencias en cuanto a posibles cambios intra- e inter-anales en la abundancia de las especies de peces. Una estrategia de muestreo complementaria que pudiera aplicarse en el futuro para obtener mayor representatividad de estadios y especies podría ser aplicar arrastres costeros en todas las estaciones utilizando un tamaño de malla menor.

Para validar la hipótesis de un desove más tardío de pejerrey, que explique la presencia de juveniles en otoño se sugiere la realización de un trabajo que incluya el estudio de los grados de madurez. A su vez, se propone realizar el mismo trabajo para explicar la presencia de juveniles de lenguado en primavera.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Acha, E. M., Mianzan, H., Guerrero, R., Carreto, J., Giberto, D., Montoya, N., & Carignan, M. (2008). An overview of physical and ecological processes in the Rio de la Plata Estuary. *Continental Shelf Research*, 28(13), 1579–1588.
- Achkar, M., Dominguez, A., & Pesce, F. (2013). Cuencas hidrográficas del Uruguay. *Situación y Perspectivas Ambientales y Territoriales. Montevideo: Programa Uruguay Sustentable.*
- Acuña, A., Muñoz, N., Gurdek Bas, R., Machado, I., & Severi, V. (2017). Inter-estuarine and temporal patterns of the fish assemblage of subtropical subestuaries along the Río de la Plata coast (Uruguay). *Brazilian Journal of Oceanography*, 2017, 65 (2), Pp. 173-186.

- Acuña, A., Passadore, C., & Gimenez, 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., Verocai, J., Gurdek, R., Muñoz, N., Canavese, R., Machado, I., De La Rosa, A., Severi, V., Stebeniki, S., & Gutierrez, J. (2019). Estuarios del Uruguay. Biodiversidad y estructura de la asociación de peces. In P. Muniz, E. Brugnoli, N. Venturini, & D. Conde (Eds.), *Ciencias marino-costeras en el umbral del siglo XXI: Desafíos en Latinoamérica y el Caribe* (Vol. 1, pp. 1–44).
- Albieri, R. J., & Araújo, F. G. (2010). Reproductive biology of the mullet *Mugiliza* (Teleostei: Mugilidae) in a tropical Brazilian bay. *Zoologia (Curitiba)*, 27(3), 331–340.
- Amado, L., da Rosa, C. E., Leite, A. M., Moraes, L., Pires, W. V., Pinho, G. L. L., Martins, C. M. G., Robaldo, R. B., Nery, L. E. M., & Monserrat, J. M. (2006). Biomarkers in croakers *Micropogonias furnieri* (Teleostei: Sciaenidae) from polluted and non-polluted areas from the Patos Lagoon estuary (Southern Brazil): Evidences of genotoxic and immunological effects. *Marine Pollution Bulletin*, 52(2), 199–206.
- Amado, L., Robaldo, R., Geracitano, L., Monserrat, J. M., & Bianchini, A. (2006). Biomarkers of exposure and effect in the Brazilian flounder *Paralichthys orbignyanus* (Teleostei: Paralichthyidae) from the Patos Lagoon estuary (Southern Brazil). *Marine Pollution Bulletin*, 52(2), 207–213.
- Bemvenuti, M. A. (2006). Silversides in South Brazil: Morphological and ecological aspects. *Biocell*, 30(1), 111–118.
- Borja, A., Basset, A., Bricker, S., Dauvin, J.-C., Elliot, M., Harrison, T., Marques, J. C., Weisberg, S. B., & West, R. (2012). *Classifying ecological quality and integrity of estuaries*.
- Bruno, D. O., Barbini, S. A., Díaz de Astarloa, J. M., & Martos, P. (2013). Fish abundance and distribution patterns related to environmental factors in a choked temperate coastal lagoon (Argentina). *Brazilian Journal of Oceanography*, 61, 43–53.
- Castellini, D. L., Brown, D., Lajud, N. A., de Astarloa, J. M. D., & González-Castro, M. (2019). Juveniles recruitment and daily growth of the southern stock of *Mugiliza* (Actinopterygii; Fam. Mugilidae): new evidence for the current life-history model. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 99(1), 215–221.
- Castro, M. G., de Astarloa, J. M. D., Cousseau, M. B., Figueroa, D. E., Delpiani, S. M., Bruno, D. O., Guzzoni, J. M., Blasina, G. E., & Antoni, M. Y. D. (2009). Fish composition in a south-western Atlantic temperate coastal lagoon: spatial–temporal variation and relationships with environmental variables. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 89(3), 593–604.
- Chalde, T., Fernández, D. A., Cussac, V. E., & Somoza, G. M. (2011). The effect of rearing temperature in larval development of pejerrey, *Odontesthes bonariensis*: morphological indicators of development. *Neotropical Ichthyology*, 9, 747–756.

- Chao, L. N., Pereira, L. E., Vieira, J. P., Bemvenuti, M. A., & Cunha, L. P. R. (1982). Relação preliminar dos peixes estuarinos e marinhos da Lagoa dos Patos e região costeira adjacente, Rio Grande do Sul, Brasil. *Atlântica*, 5(1), 67–75.
- Clarke, K. R., & Ainsworth, M. (1993). A method of linking multivariate community structure to environmental variables. *Marine Ecology-Progress Series*, 92, 205.
- Clarke, K. R., & Gorley, R. N. (2006). Primer. *PRIMER-e, Plymouth*, 866.
- Cousseau, M. B., Marchesi, M. C., Figueroa, D. E., Díaz De Astarloa, J. M., & González-Castro, M. (2011). Relación íctica entre la laguna costera Mar Chiquita y el mar adyacente. *Hist. Nat*, 1(2), 85–100.
- Defeo, O., Horta, S., Carranza, A., Lercari, D., de Álava, A., Gómez, J., Martínez, G., Lozoya, J. P., & Celentano, E. (2009). *Hacia un manejo ecosistémico de pesquerías. Áreas marinas protegidas en Uruguay*. Facultad de Ciencias-UNDECIMAR.
- Dethier, M. N., & Harper, J. (2011). *Classes of nearshore coasts*.
- Díaz de Astarloa, J. M., & Munroe, T. A. (1998). Systematics, distribution and ecology of commercially important paralichthyid flounders occurring in Argentinean-Uruguayan waters (Paralichthys, Paralichthyidae): an overview. *Journal of Sea Research (Den Burg)*, 39(1–2), 1–9.
- Elliott, M., & Whitfield, A. K. (2011). Challenging paradigms in estuarine ecology and management. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 94(4), 306–314.
- Elliott, M., Whitfield, A. K., Potter, I. C., Blaber, S. J. M., Cyrus, D. P., Nordlie, F. G., & Harrison, T. D. (2007). The guild approach to categorizing estuarine fish assemblages: a global review. *Fish and Fisheries*, 8(3), 241–268.
- González Castro, M., Díaz De Astarloa, J. M., Cousseau, M. B., Figueroa, D. E., Delpiani, S. M., Bruno, D. O., Guzzoni, J. M., Blasina, G. E., & Deli Antoni, M. Y. (2009). Fish composition in a south-western Atlantic temperate coastal lagoon: spatial–temporal variation and relationships with environmental variables. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 89(3), 593–604.
- Gurdek, R., de la Rosa, A., Corrales, D., Canavese, R., Gutiérrez, J. M., Stebniki Cristobo, S., Muñoz, N., Severi, V., & Acuña Plavan, A. (2016). Estuarine use and composition of fish species in the Solís Grande sub-estuary, Uruguay. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*, 2016, 11 (1): 82-86.
- Gutiérrez, J. M., Villar, S., & Acuña, A. (2015). Micronucleus test in fishes as indicators of environmental quality in subestuaries of the Río de la Plata (Uruguay). *Marine Pollution Bulletin*, 91(2), 518–523.
- Gutiérrez, O., & Panario, D. (2005). *Dinámica geomorfológica de la desembocadura del Arroyo Pando, Uruguay. Geografía histórica y SIG, análisis de tendencias naturales y efectos antrópicos sobre sistemas dinámicos*.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T., & Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1), 9.

- Jaureguizar, A. J., Menni, R., Guerrero, R., & Lasta, C. (2004). Environmental factors structuring fish communities of the Río de la Plata estuary. *Fisheries Research*, 66(2–3), 195–211.
- Jaureguizar, A. J., Solari, A., Cortés, F., Milessi, A. C., Militelli, M. I., Camiolo, M. D., Luz Clara, M., & García, M. (2016). Fish diversity in the Río de la Plata and adjacent waters: an overview of environmental influences on its spatial and temporal structure. *Journal of Fish Biology*, 89(1), 569–600.
- Kostov, B. A. (2008). *Aportación del análisis canónico de correspondencias al análisis textual*.
- Lemos, V. M., Varela Jr, A. S., Schwingel, P. R., Muelbert, J. H., & Vieira, J. P. (2014). Migration and reproductive biology of *Mugil liza* (Teleostei: Mugilidae) in south Brazil. *Journal of Fish Biology*, 85(3), 671–687.
- Llompert, F. M., Colautti, D. C., Maiztegui, T., Cruz-Jiménez, A. M., & Baigún, C. R. M. (2013). Biological traits and growth patterns of pejerrey *Odontesthes argentinensis*. *Journal of Fish Biology*, 82(2), 458–474.
- López Cazorla, A. (2004). Peces. *El Ecosistema Del Estuario de Bahía Blanca. IADO, Bahía Blanca, Argentina*, 191–201.
- López Cazorla, A., & Forte, S. (2005). Food and feeding habits of flounder *Paralichthys orbignyanus* (Jenyns, 1842) in Bahía Blanca Estuary, Argentina. *Hydrobiologia*, 549(1), 251–257.
- Maciel, F. P., Santoro, P. E., & Pedocchi, F. (2020). Spatio-temporal dynamics of the Río de la Plata turbidity front; combining remote sensing with in-situ measurements and numerical modeling. *Continental Shelf Research*, 213, 104301.
- Magnone, L., Bessonart, M., Rocamora, M., Gadea, J., & Salhi, M. (2015). Diet estimation of *Paralichthys orbignyanus* in a coastal lagoon via quantitative fatty acid signature analysis. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 462, 36–49.
- Menezes, N. A., Oliveira, C. de, & Nirchio, M. (2010). An old taxonomic dilemma: the identity of the western south Atlantic lebranche mullet (Teleostei: Perciformes: Mugilidae). *Zootaxa*, 2519(1), 59–68.
- Monteiro-Ribas, W. M., & Bonecker, A. C. T. (2001). Artificial fertilization and development in laboratory of *Mugil liza* (Valenciennes, 1836)(Osteichthyes, Mugilidae). *Bulletin of Marine Science*, 68(3), 427–433.
- Moresco, A., & Bemvenuti, M. de A. (2006). Biología reproductiva do peixe-rei *Odontesthes argentinensis* (Valenciennes)(Atherinopsidae) da região marinha costeira do sul do Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 23, 1168–1174.
- Pessanha, A. L. M., & Araújo, F. G. (2003). Spatial, temporal and diel variations of fish assemblages at two sandy beaches in the Sepetiba Bay, Rio de Janeiro, Brazil. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 57(5–6), 817–828.
- Potter, I. C., Beckley, L. E., Whitfield, A. K., & Lenanton, R. C. J. (1990). Comparisons between the roles played by estuaries in the life cycles of fishes in temperate Western Australia and Southern Africa. *Alternative Life-History Styles of Fishes*, 143–178.

- Prisco, A. R., de La Rosa, S. B. G., & de Astrarhoa, J. M. D. (2001). Feeding ecology of flatfish juveniles (Pleuronectiformes) in Mar Chiquita coastal lagoon (Buenos Aires, Argentina). *Estuaries*, 24(6), 917–925.
- Radonic, M., Müller, M. I., López, A. v, Bambill, G. A., Spinedi, M., & Boccanfuso, J. J. (2007). Improvement in flounder *Paralichthys orbignyanus* controlled spawning in Argentina. *Ciencias Marinas*, 33(2), 187–196.
- Sepúlveda, H. H., Valle-Levinson, A., & Framiñan, M. B. (2004). Observations of subtidal and tidal flow in the Río de la Plata Estuary. *Continental Shelf Research*, 24(4–5), 509–525.
- Siccha-Ramirez, R., Menezes, N. A., Nirchio, M., Foresti, F., & Oliveira, C. (2014). Molecular identification of mullet species of the Atlantic South Caribbean and South America and the phylogeographic analysis of *Mugiliza*. *Reviews in Fisheries Science & Aquaculture*, 22(1), 86–96.
- Statsoft, I. N. C. (2004). STATISTICA (data analysis software system). *Version*, 7, 1984–2004.
- Stebniki Cristobo, S. (2014). *Hábitos tróficos de cuatro especies de peces en los estuarios Pando, Solis Chico y Solis Grande (Dpto. de Canelones, Uruguay)*.
- Thiel, R., Sepulveda, A., Kafemann, R., & Nellen, W. (1995). Environmental factors as forces structuring the fish community of the Elbe Estuary. *Journal of Fish Biology*, 46(1), 47–69.
- Vieira, J. P. (1991). Juvenile mullets (Pisces: Mugilidae) in the estuary of Lagoa dos Patos, RS, Brazil. *Copeia*, 409–418.
- Wasserman, R. J., & Strydom, N. A. (2011). The importance of estuary head waters as nursery areas for young estuary-and marine-spawned fishes in temperate South Africa. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 94(1), 56–67.
- Weiss, R. F. (1970). The solubility of nitrogen, oxygen and argon in water and seawater. *Deep Sea Research and Oceanographic Abstracts*, 17(4), 721–735.
- Wolanski, E., & Elliott, M. (2015). *Estuarine ecohydrology: an introduction*. Elsevier.

ANEXO.Tabla 1. Pando. Prueba de Normalidad y de Heterocedasticidad para las variables ambientales en superficie y fondo, comparando entre estaciones anuales. Valores de $p < 0.05$ indicados en **negrita***.

		Primavera11	Otoño12	Invierno12	Primavera12	Verano13		
Temperatura (°C)	en superficie	Normalidad	0,789	0,814	0,013*	0,003*	0,074	
		Heterocedasticidad	Primavera11					
			Otoño12	0,156				
			Invierno12	0,036*	0,088			
			Primavera12	0,799	0,087	0,007*		
	Verano13		0,240	0,524	0,028*	0,187		
	en fondo	Normalidad	0,604	0,038*	0,045*	0,076	0,000*	
		Heterocedasticidad	Primavera11					
			Otoño12	0,029*				
			Invierno12	0,052	0,151			
Primavera12			0,459	0,000*	0,001*			
Verano13	0,328		0,133	0,109	0,248			
Salinidad	en superficie	Normalidad	0,000*	0,000*	0,007*	0,007*	0,028*	
		Heterocedasticidad	Primavera11					
			Otoño12	0,623				
			Invierno12	0,174	0,142			
			Primavera12	0,812	0,429	0,142		
	Verano13		0,992	0,504	0,002*	0,706		
	en fondo	Normalidad	0,051	0,003*	0,009*	0,038*	0,002*	
		Heterocedasticidad	Primavera11					
			Otoño12	0,006*				
			Invierno12	0,070	0,000*			
Primavera12			0,015*	0,000*	0,095			
Verano13	0,604		0,000*	0,122	0,022*			
Oxígeno disuelto (mg/l)	en superficie	Normalidad	0,034*	0,535	0,493	0,195	0,058	
		Heterocedasticidad	Primavera11					
			Otoño12	0,053				
			Invierno12	0,353	0,007*			
			Primavera12	0,523	0,042*	0,073		
	Verano13		0,007*	0,259	0,000*	0,023*		
	en fondo	Normalidad	0,454	0,001*	0,572	0,173	0,069	
		Heterocedasticidad	Primavera11					
			Otoño12	0,074				
			Invierno12	0,687	0,030*			
Primavera12			0,101	0,056	0,077			
Verano13	0,003*		0,058	0,001*	0,496			

ANEXO.Tabla 2. Solís Grande. Prueba de Normalidad y de Heterocedasticidad para las variables ambientales en superficie y fondo, comparando entre estaciones anuales. Valores de $p < 0.05$ indicados en **negrita***.

		Invierno11	Otoño12	Invierno12	Primavera12		
Temperatura (°C)	en superficie	Normalidad	0,263	0,422	0,027*	0,035*	
		Heterocedasticidad	Invierno11				
			Otoño12	0,000*			
			Invierno12	0,012*	0,177		
	Primavera12		0,000*	0,258	0,036*		
	en fondo	Normalidad	0,278	0,054	0,000*	0,008*	
		Heterocedasticidad	Invierno11				
			Otoño12	0,356			
Invierno12			0,845	0,465			
Primavera12	0,542		0,847	0,518			
Salinidad	en superficie	Normalidad	0,590	0,883	0,007*	0,617	
		Heterocedasticidad	Invierno11				
			Otoño12	0,000*			
			Invierno12	0,000*	0,895		
	Primavera12		0,000*	0,042*	0,040*		
	en fondo	Normalidad	0,005*	0,000*	0,002*	0,000*	
		Heterocedasticidad	Invierno11				
			Otoño12	0,936			
Invierno12			0,142	0,198			
Primavera12	0,000*		0,001*	0,001*			
Oxígeno disuelto (mg/l)	en superficie	Normalidad	0,100	0,084	0,058	0,086	
		Heterocedasticidad	Invierno11				
			Otoño12	0,000*			
			Invierno12	0,000*	0,616		
	Primavera12		0,006*	0,141	0,346		
	en fondo	Normalidad	0,437	0,001*	0,041*	0,420	
		Heterocedasticidad	Invierno11				
			Otoño12	0,029*			
Invierno12			0,867	0,031*			
Primavera12	0,245		0,329	0,275			
		Invierno11	Otoño12	Invierno12	Primavera12		