



UNIVERSIDAD
DE LA REPÚBLICA
URUGUAY



PEDECIBA
Geociencias

Facultad de Ciencias, Universidad de la República

Programa de Posgrado PEDECIBA Geociencias

Tesis de Maestría presentada como parte de los requisitos necesarios para la
obtención del título de Magíster en Geociencias.

**Estructura comunitaria, tasas vitales y flujos de carbono mediados
por el zooplancton en zonas contrastantes del litoral marino:
rompiente vs litoral adyacente de una playa arenosa**

Autor: Lic. María Elena Cazarré

Orientador: Dr. Danilo Calliari

Montevideo – Uruguay

2025

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue financiado por el Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas (PEDECIBA- Geociencias), la Agencia Nacional de Investigación e Innovación (ANII) a través de la Beca de Posgrado Nacional, y la Comisión Sectorial de Investigación Científica (CSIC) mediante el Programa Iniciación a la investigación.

Quiero agradecer especialmente a mi tutor, Danilo Calliari, por haberme recibido en su grupo de trabajo e incentivarme a tomar nuevos desafíos, por la confianza y todo lo enseñado, por estar siempre a disposición. A Laura Rodríguez-Graña por su apoyo constante y su calidez. A ambos muchas gracias por acompañarme en este proceso.

Al Centro Universitario Regional Este (CURE), a la sección Oceanografía y Ecología Marina de la Facultad de Ciencias de la Universidad de la República y PROBIDES. A los funcionarios de Prefectura del puerto de La Paloma por el apoyo logístico y disposición para llevar a delante los muestreos de campo.

También a los Dres. Erik Muxagata y Octavio Esquivel del Laboratório de Zooplâncton - Instituto de Oceanografía de la Universidad Federal de Río Grande (IO-FURG), y Dra. Anabela Berasategui del Instituto Argentino de Oceanografía (IADO-CONICET, EFZOO), por la hospitalidad y capacitación brindada.

A los compañeros del CURE, en particular a Lía Sampognaro, Florencia Castiglioni y Mariano Martínez por las conversas tan necesarias, por la ayuda en los muestreos e instancias de laboratorio, por enseñarme, darme para adelante y aportar a través de sus experiencias a este trabajo.

A mis amigas de fierro, Lore, Vicky, Eri, Peti, Vir, Nati, Vito, Ceci. A la Cultura de Barrio que siempre está ahí.

Por último quiero agradecer a mi familia, en especial a mis padres que me han acompañado en todos los caminos que elegí, y a mis hermanos por su complicidad y aguante, por ser mis mejores amigos. A mis abuelos. Gracias!

TABLA DE CONTENIDO

Tablas y figuras	5
Lista de abreviaciones	9
Resumen	10
1. INTRODUCCIÓN GENERAL	12
1.1. Rol del zooplancton en las redes tróficas y ciclos biogeoquímicos.....	12
1.2. Estado del conocimiento del zooplancton en ecosistemas costeros	14
Caracterización física de las playas de arena	15
Zooplancton de zona de rompiente	17
Problemas para el zooplancton en la zona de rompiente.....	17
1.3. Hipótesis y resultados esperados	19
1.4. Objetivos	20
2. MATERIALES Y MÉTODOS	21
2.1. Contexto oceanográfico y caracterización del área de estudio	21
2.2. Estrategia de muestreo	24
2.3. Trabajo de campo	25
Caracterización ambiental	25
Muestreo de zooplancton	25
2.4. Trabajo de laboratorio	27
Variables ambientales de la columna de agua	27
Estado morfodinámico de la playa	28
Estructura comunitaria y estado vital	29
Tasas fisiológicas	31
Flujos de carbono	34
2.5. Análisis estadístico	35
3. RESULTADOS	36
3.1. Caracterización ambiental de la playa La Aguada	36
3.2. Descripción de la comunidad de zooplancton	38
Estructura	38
Proporción de sexos	45
Estado vital	46
3.3. Tasas fisiológicas	47
<i>Acartia (Acanthacartia) tonsa</i>	47
<i>Paracalanus quasimodo</i>	48
<i>Temora turbinata</i>	50
Copépodos Calanoida: copepoditos y nauplios	52
3.4. Flujos poblacionales	53
3.5. Flujos comunitarios	56
4. DISCUSIÓN	57

Características físicas y ambientales de la playa La Aguada	57
Estructura de la comunidad de zooplancton	58
Estado vital	62
Tasas fisiológicas	65
Flujos poblacionales y comunitarios: rol del zooplancton de rompiente en la transferencia de materia y energía	70
5. CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS	74
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	76
ANEXOS	91
1. Ejemplo de fotografías tomadas en el marco de la identificación taxonómica de la comunidad de copépodos	91
2. Ejemplo de fotografías tomadas en el marco de la determinación del estado vital de la comunidad de copépodos mediante tinción con rojo neutro	94
3. Datos de factores hidrodinámicos y meteorológicos del área de estudio correspondientes a los días de muestreo	96
4. Listado de taxones registrados en la playa de La Aguada (Rocha, Uruguay) correspondientes a la comunidad de zooplancton	97
5. Abundancia (ind m ⁻³) por taxón y estadíos registrada por día y zona de muestreo en la playa de La Aguada agrupados de acuerdo a su ciclo vital	99
6. Tablas 1 a 5 donde se muestran valores correspondientes a biomasa, tasas y flujos registrados por especie, estadío y/o grupo analizado	102

TABLAS Y FIGURAS

Tabla 1. Especies y estadíos de copépodos analizados para cuantificación de fluorescencia entérica y estimación de las tasas de herbivoría, por sitio y día de muestreo. Cuando no se especifica se trata de individuos adultos. ZR: zona de rompiente, ZL: zona litoral adyacente. 31

Tabla 2. Relaciones empíricas utilizadas para el cálculo de la biomasa expresada en unidades de carbono. PS = peso seco, LP: largo prosoma, LT: largo total, V: volumen pellet, CI-CVI: estadíos copepodito a adulto. (*): el contenido de carbono (C) en μgC se estimó como $\text{PS} \times 0.4$ de acuerdo a [127,128]. 32

Tabla 3. Especies de copépodos incubadas para estimación de la tasa de producción de huevos (TPH) y de pellets (TPP) por día y estación de muestreo. ZR: zona de rompiente, ZL: zona litoral adyacente. (*) Muestra conformada casi exclusivamente por copepoditos y nauplios. 33

Tabla 4. Índices de diversidad promedio ($\pm$ desvío estándar) por zona para la comunidad de zooplancton y de copépodos. ZR: zona de rompiente, ZL: zona litoral adyacente, S: riqueza taxonómica, H' : índice de Shannon-Weaver, λ : índice de Simpson, J' : equitatividad de Pielou. 44

Tabla 5. Índices de diversidad promedio ($\pm$ desvío estándar) para la comunidad de zooplancton y de copépodos. Diversidad beta (β): índice de disimilitud de Sørensen (dS_{or}) con los componentes de anidamiento ($dS_{\text{or_SIM}}$) y de recambio ($dS_{\text{or_SNE}}$), e índice de Bray-Curtis (dBC) compuesto por disimilitud de gradiente (dBC – gra) y variación balanceada de la abundancia (dBC - bal). 44

Tabla 6. Proporción de sexos (machos/hembras) para las especies dominantes de copépodos. DS: desvío estándar. 45

Figura 1. Ubicación de los copépodos como integrantes clave de las redes tróficas marinas y esquema metabólico como parte de las rutas del ciclo de carbono en el océano. COD: carbono orgánico disuelto, COP: carbono orgánico particulado. Modificado de Steinberg y Landry [7].	13
Figura 2. Perfil y componentes clave de una playa de arena. Modificado de McLachlan y Defeo [38].	16
Figura 3. Mapa del área de estudio donde se muestra la ubicación de la playa de arena analizada, La Aguada, indicada por un círculo rojo. 1. Punta del Este; 2. Cabo Santa María; 3. Arroyo Chuy. Creado en SimpleMappr (https://www.simplemappr.net) usando el sistema de coordenadas Lambert para América del Sur.	21
Figura 4. A) Detalle del arco de costa donde se ubica la playa La Aguada, La Paloma, Rocha (rectángulo rojo). B) Puntos de muestreo en playa La Aguada. En rojo se señala la zona de rompiente (ZR) y en azul la zona litoral adyacente (ZL) a la salida del Puerto de La Paloma. Mapas creados con QGIS versión 3.22 gratuito y de código abierto.	23
Figura 5. Trabajo de campo en playa La Aguada; a: medición de pendiente de la playa, b: arrastre horizontal de red de plancton en zona de rompiente, c: muestra de zooplancton de red para recuento de organismos, d y e: incubación con rojo neutro y filtrado posterior para determinación de estado vital, f: congelado <i>in situ</i> de muestra para estimación de tasa de herbivoría.	26
Figura 6. Ejemplo de fotografías tomadas en el marco de la identificación taxonómica. A la izquierda ampliación de imagen obtenida bajo microscopio óptico de vista dorsal de ejemplar macho de <i>Onychocorycaeus giesbrechti</i> ; a la derecha ampliación de pieza teñida y fijada (apéndice n °5) de ejemplar macho de <i>Temora turbinata</i> .	30
Figura 7. Boxplot de las variables ambientales por zona y estación del año. Se destacan con asterisco variables con diferencias significativas (U de Mann-Whitney, $p < 0.05$). Los puntos indican valores atípicos (outliers). ZR: zona de rompiente, ZL: zona litoral adyacente, Temp: temperatura, Fluor: fluorescencia en Unidades relativas de fluorescencia (URF), Turb: turbiedad en Unidades nefelométricas de turbiedad (UNT), Clo a: clorofila a, Pha: feopigmentos, MOP: materia orgánica particulada.	37
Figura 8. Abundancia por zona y día de muestreo de la comunidad de zooplancton y de copépodos (superior), y por grupos de acuerdo a su ciclo vital (inferior). ZR: zona de rompiente, ZL: zona litoral adyacente.	39

Figura 9. Abundancia (ind m^{-3}) de las principales especies de copépodos (estadio adulto) por zona y día de muestreo durante primavera y otoño. ZR: zona de rompiente, ZL: zona litoral adyacente.	40
Figura 10. Abundancia (ind m^{-3}) por zona (1-6) y en función de la turbiedad (7-8) para algunos de los principales agrupamientos de la comunidad de zooplancton. (*): ajuste de modelos lineales generalizados ($p < 0.05$). ZR: zona de rompiente, ZL: zona litoral adyacente.	41
Figura 11. Abundancia (ind m^{-3}) de estadios nauplio y copepodito por zona y día de muestreo durante primavera y otoño. ZR: zona de rompiente, ZL: zona litoral adyacente.	43
Figura 12. Incidencia de copépodos muertos (ICM, %) por día y zona de muestreo. (*): diferencias significativas entre la abundancia total y corregida por la ICM dentro de cada zona (U de Mann-Whitney pareado, p - valor < 0.05). ZR: zona de rompiente, ZL: zona litoral adyacente.	46
Figura 13. Tasas fisiológicas por zona de muestreo para la especie <i>Acartia tonsa</i> . TPH: tasa de producción de huevos ($\text{h H}^{-1} \text{d}^{-1}$); TPP: tasa de producción de pellets ($\text{p H}^{-1} \text{d}^{-1}$); TH: tasa de herbivoría ($\text{ng Clo a eq ind}^{-1} \text{d}^{-1}$). Las tasas específicas están expresadas en d^{-1} . (*): ajuste de modelos lineales generalizados y/o significancia de test paramétrico/no paramétrico.	48
Figura 14. Tasas fisiológicas por zona de muestreo para la especie <i>Paracalanus quasimodo</i> . TPH: tasa de producción de huevos ($\text{h H}^{-1} \text{d}^{-1}$); TPP: tasa de producción de pellets ($\text{p H}^{-1} \text{d}^{-1}$); TH: tasa de herbivoría ($\text{ng Clo a eq ind}^{-1} \text{d}^{-1}$). Las tasas específicas están expresadas en d^{-1} . (*): ajuste de modelos lineales generalizados y/o significancia de test paramétrico/no paramétrico.	49
Figura 15. Tasas fisiológicas por zona de muestreo para la especie <i>Temora turbinata</i> . TPH: tasa de producción de huevos ($\text{h H}^{-1} \text{d}^{-1}$); TPP: tasa de producción de pellets ($\text{p H}^{-1} \text{d}^{-1}$); TH: tasa de herbivoría ($\text{ng Clo a eq ind}^{-1} \text{d}^{-1}$). Las tasas específicas están expresadas en d^{-1} . (*): ajuste de modelos lineales generalizados y/o significancia de test paramétrico/no paramétrico.	50
Figura 16. Tasa de herbivoría (TH, $\text{ng Clo a eq ind}^{-1} \text{d}^{-1}$) por zona de muestreo en copepoditos de <i>Temora turbinata</i> (a), copepoditos del orden Calanoida (b) y nauplios (c). Las tasas específicas están expresadas en d^{-1} . (*): ajuste de modelos lineales generalizados y/o significancia de test paramétrico/no paramétrico.	51

Figura 17. Modelo conceptual de las tasas metabólicas promedio ($\pm$ desvío estándar) para las principales especies y estadíos de copépodos por zona de muestreo. (*): ajuste de modelos lineales generalizados y/o significancia de test paramétrico/no paramétrico; (+): efecto positivo, (-): efecto negativo. Modificado de McLachlan y Defeo [38]. 53

Figura 18. Flujos de C ($\mu\text{gC m}^{-3} \text{d}^{-1}$) por respuesta y zona para las especies y estadíos de copépodos analizados. Fc_TPH: flujo como tasa de producción de huevos; Fc_TPP: flujo como tasa de producción de pellets; Fc_H: flujo como tasa de herbivoría. (*): ajuste de modelos lineales generalizados y/o significancia de test paramétrico/no paramétrico. 54

Figura 19. Modelo conceptual de los flujos poblacionales promedio ($\pm$ desvío estándar) para las principales especies y estadíos de copépodos por zona de muestreo. Los flujos de C están expresados $\mu\text{gC m}^{-3} \text{d}^{-1}$. (*): ajuste de modelos lineales generalizados y/o significancia de test paramétrico/no paramétrico; (+): efecto positivo, (-): efecto negativo. Modificado de McLachlan y Defeo [38]. 56

Figura 20. Modelo conceptual donde se resumen los principales resultados obtenidos (color) e interpretación realizada (gris) respecto al rol de los copépodos en los flujos de C de la zona de rompiente. Las flechas rectas (punteadas y continuas) indican relaciones de efecto: positivo (+), negativo (-), neutro (sin referencia). AB: abundancia, ICM: incidencia de copépodos muertos, PP: producción primaria, TH: tasa de herbivoría, TPH: tasa de producción de huevos, TPP: tasa de producción de pellets. 75

LISTA DE ABREVIACIONES

CB: Corriente de Brasil

CBM: Confluencia Brasil-Malvinas

Clo *a*: Clorofila *a*

CM: Corriente de Malvinas

CMS: Capa de Mezcla Superficial

FSTP: Frente Subtropical de Plataforma

G: Fluorescencia Entérica

GLM: Modelos Lineales Generalizados

ICM: Incidencia de Copépodos Muertos

MOP: Materia Orgánica Particulada

OASO: Océano Atlántico Sudoccidental

Pha: Feopigmentos

PS: Producción Secundaria

RdIP: Río de la Plata

MPS: Material particulado en suspensión

SS: Sedimentos en suspensión

TH: Tasa de Herbivoría

TPH: Tasa de Producción de Huevos

TPP: Tasa de Producción de Pellets

ZL: Zona Litoral Adyacente

ZR: Zona de Rompiente

RESUMEN

El zooplancton es uno de los grupos más importantes en ecosistemas marinos, donde desempeñan un papel fundamental en los flujos de energía y carbono orgánico. Dentro de este grupo, los copépodos son los metazoarios planctónicos más abundantes. Por su posición clave en las redes tróficas, sus tasas fisiológicas y demográficas impactan en la trofodinámica y ciclos biogeoquímicos. En la zona de rompiente de costas arenosas la intensa hidrodinámica genera ambientes extremadamente turbulentos y turbios en comparación con el pélagos marino. Evidencia indirecta sugiere que dichas condiciones impactarían sobre la estructura comunitaria, sobrevivencia y tasas fisiológicas del zooplancton, por lo que su rol ecológico podría diferir respecto al desarrollado en el medio pelágico. Este trabajo evaluó el efecto del ambiente de la zona de rompiente (ZR) respecto a la zona litoral adyacente (ZL) sobre respuestas ecofisiológicas y comunitarias del metazooplancton: i) estructura comunitaria; ii) incidencia de copépodos muertos (ICM); iii) tasas de herbivoría (TH), producción de pellets (TPP), producción de huevos (TPH), crecimiento y flujos de C asociados de las principales especies de copépodos. La TH se estimó además para copepoditos y nauplios. El estudio fue abordado mediante aproximaciones de campo y de laboratorio, con muestreos realizados en la playa La Aguada (Rocha, Uruguay) durante dos estaciones del año con replicación temporal de corto plazo. La mayor disipación de energía mecánica en ZR se reflejó en una mayor turbiedad, concentración de seston y materia orgánica particulada respecto a ZL. La estructura comunitaria se diferenció principalmente por una disminución significativa de la abundancia en ZR, resultado de las condiciones energéticas. Además, la ICM tendió a ser mayor en la rompiente y redujo la abundancia de modo significativo en ambas zonas del litoral. La TH disminuyó en la zona de rompiente, excepto para *T. turbinata*. Sin embargo, TPP, TPH y crecimiento, no mostraron un patrón claro de reducción. En el mismo sentido, los flujos por herbivoría se redujeron debido a la disminución de las tasas biomasa-específicas, la menor biomasa poblacional y la mayor ICM. Independientemente del comportamiento de las tasas, los flujos por TPP y producción secundaria disminuyeron en ZR debido a la caída en la biomasa poblacional. De esta forma, el dominio de la vía microbiana vs. clásica que caracteriza al medio pelágico sería acentuado por la reducción del flujo de C canalizado por el metazooplancton a través de la vía clásica, por decrecimiento del consumo herbívoro y de la producción secundaria. Los resultados obtenidos son concluyentes respecto al impacto negativo del ambiente de rompiente sobre esta comunidad, lo que se ve reflejado en la reducción de los flujos poblacionales y comunitarios analizados.

Palabras clave: Zooplancton, Ecofisiología, Flujos de carbono, Playas arenosas, Zona de rompiente

ABSTRACT

Zooplankton is one of the most important groups in marine ecosystems, where it plays a fundamental role in the flow of energy and organic carbon. Within this group, copepods are the most abundant planktonic metazoans. Due to their key position in food webs, their physiological and demographic rates impact trophodynamics and biogeochemical cycles. In the surf zone of sandy coasts, the intense hydrodynamics generates extremely turbulent and turbid environments compared to the pelagic marine environment. Indirect evidence suggests that these conditions would impact the community structure, survival, and physiological rates of zooplankton, so their ecological role could differ from that developed in the pelagic environment. This study evaluated the effect of the surf zone (SZ) environment relative to the adjacent littoral zone (LZ) on the ecophysiological and community responses of metazooplankton: i) community structure; ii) incidence of dead copepods (IDC); iii) herbivory rate (HR), pellet production rate (PPR), egg production rate (EPR), growth, and associated carbon fluxes of the main copepod species. HR was also estimated for copepodites and nauplii. The study was conducted using field and laboratory approaches, with sampling conducted at La Aguada beach (Rocha, Uruguay) during two seasons with short-term temporal replication. The greater dissipation of mechanical energy in SZ was reflected in higher turbidity, seston concentrations, and particulate organic matter compared to LZ. The community structure was differentiated mainly by a significant decrease in abundance in SZ, a result of energy conditions. Furthermore, IDC tended to be higher in the surf zone and significantly reduced abundance in both coastal zones. HR decreased in the surf zone, except for *T. turbinata*. However, PPR, EPR, and growth did not show a clear pattern of reduction. Similarly, herbivory fluxes were reduced due to decreased biomass-specific rates, lower population biomass and higher IDC. Regardless of the behavior of the ratios, PPR and secondary production fluxes decreased in SZ due to the decline in population biomass. Thus, the dominance of the microbial versus classical pathway that characterizes the pelagic environment would be accentuated by the reduction in C flux channeled by metazooplankton through the classical pathway, due to decreased herbivorous consumption and secondary production. The results obtained are conclusive regarding the negative impact of the surf zone environment on this community, which is reflected in the reduction of the population and community fluxes analyzed.

Keywords: Zooplankton, Ecophysiology, Carbon fluxes, Sandy beaches, Surf zone

1. INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1. Rol del zooplancton en las redes tróficas y ciclos biogeoquímicos

Aspectos centrales del funcionamiento de los ecosistemas están determinados por los procesos biológicos, geológicos, químicos y físicos a través de los cuales los materiales y la energía son intercambiados y reutilizados entre los diferentes compartimentos [1,2]. En los océanos el plancton es el conjunto de organismos que domina en términos cuantitativos todas las funciones ecosistémicas centrales como producción primaria, producción secundaria, flujos trofodinámicos y respiración en los ambientes pelágicos [3]. En particular, el zooplancton es uno de los grupos principales en ecosistemas marinos, y desempeña un papel fundamental en la transferencia de energía y carbono orgánico en las redes tróficas y en los ciclos biogeoquímicos [3-6]. Los copépodos son el grupo más abundante y ubicuo entre los metazoarios planctónicos (metazooplancton), y ocupan una posición clave en las tramas tróficas como nexo entre los productores primarios y los consumidores superiores, y también entre las vías clásica y microbiana [7,8]. Su éxito evolutivo supone especializaciones anatómicas y funcionales notables, y una adaptación crítica para manejar un delicado balance de fuerzas inerciales y viscosas para el desarrollo de las diversas funciones ecológicas [9,10]. Los copépodos son alimento de casi todas las especies de peces de importancia comercial y se encuentran en el límite inferior del espectro de tamaños consumidos por las ballenas, pero además son consumidos por una amplia variedad de invertebrados, tanto pelágicos como epibénticos [9,11]. Los copépodos marinos pueden potencialmente obtener alimento de cualquier reserva conocida de materia orgánica en forma particulada [12]. Sus apéndices alimentarios y su comportamiento les permiten capturar fitoplancton o detritos de unas pocas micras de tamaño, o atacar zooplancton vivo, como quetognatos, medusas u otros copépodos [9]. La mayoría actúan como omnívoros que se alimentan ampliamente de protistas heterótrofos, animales pequeños (e.g., huevos y nauplios) y detritos, además del fitoplancton [13-16]. De este modo, representan la principal vía de utilización de la producción secundaria (PS) generada por consumidores más pequeños (microzooplancton), actuando también como vínculo trófico fundamental entre el fitoplancton, microzooplancton y los consumidores de nivel superior [7] (Fig. 1).

La transferencia de energía y materia a través de interacciones entre organismos en distintos niveles tróficos, sus variaciones temporales y espaciales, así como los factores que modulan dicha transferencia conforman la trofodinámica de un sistema [17]. Dichos procesos se encuentran fuertemente mediados por las características fisiológicas y comportamentales de los organismos. Por ejemplo, modificaciones en la estructura poblacional y cambios ontogénicos en las dietas de los copépodos producto de aumentos del tamaño corporal (i.e., crecimiento) y cambios de comportamiento en los patrones de alimentación [18-20] afectan

directamente los flujos de materia y energía en el ecosistema. Además, los copépodos son responsables del flujo activo de carbono (C) y nitrógeno orgánico a diferentes estratos de la columna de agua resultado de migraciones verticales diarias donde liberan materia disuelta a través de la excreción y la respiración, y particulada a través de la producción de pellets fecales, mudas y mortalidad de los organismos [21,22]. Puntualmente, el reempaquetamiento de los productos de digestión bajo la forma de pellets fecales aporta principalmente al ciclado de nutrientes en la columna de agua [23] y favorece el flujo vertical de C por hundimiento hacia las zonas más profundas de los ambientes acuáticos [7,23-25]. Del mismo modo, los cadáveres y mudas de zooplankton actúan como vectores de exportación de materia orgánica [7,26] y son “puntos calientes” de colonización microbiana fundamentales para el circuito microbiano y la remineralización de nutrientes en la columna de agua [24,27-29]. Los procesos de advección, el hundimiento de partículas y la migración vertical son componentes relevantes de la bomba biológica de C [7] (Fig. 1).

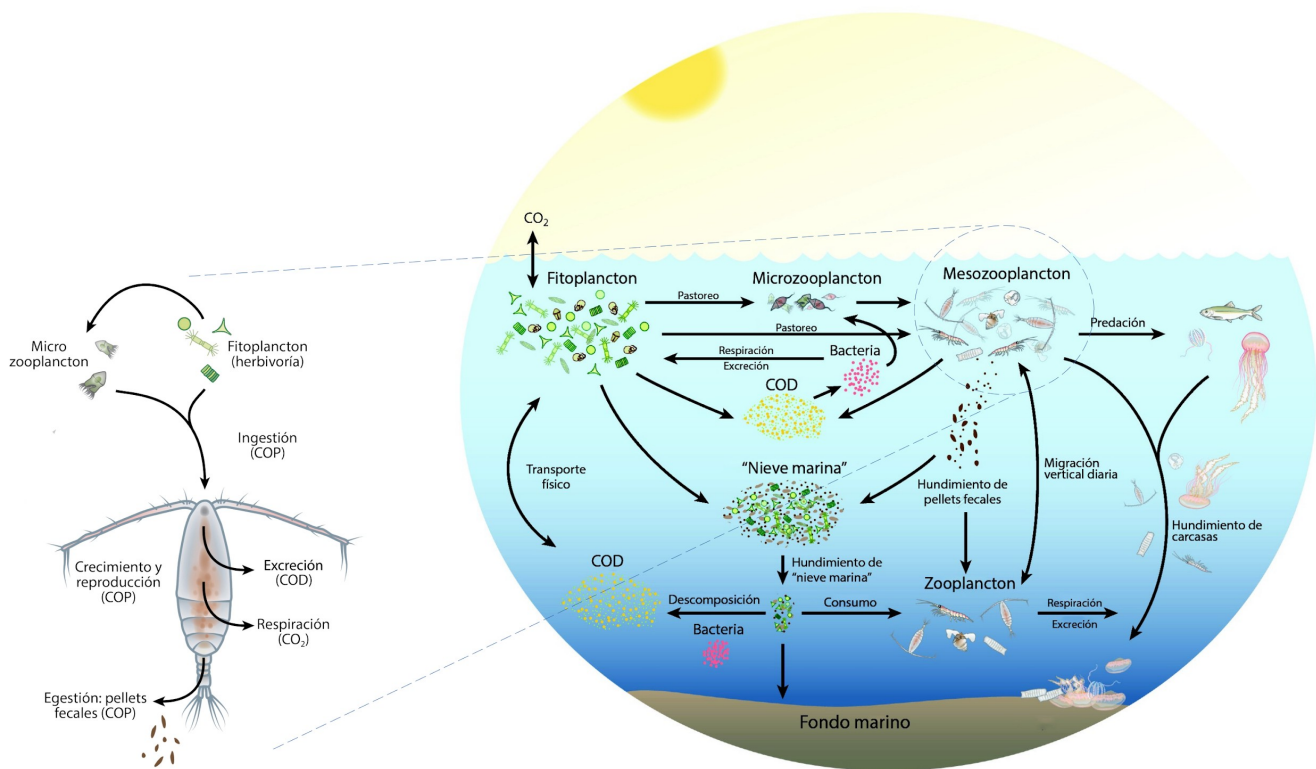


Figura 1. Ubicación de los copépodos como integrantes clave de las redes tróficas marinas y esquema metabólico como parte de las rutas del ciclo de carbono en el océano. COD: carbono orgánico disuelto, COP: carbono orgánico particulado. Modificado de Steinberg y Landry [7].

Por otra parte, el flujo y destino de los elementos y compuestos químicos entre los organismos y su entorno también dependen de la tasa con que dichos elementos son ingeridos, absorbidos y devueltos al ambiente mediados por procesos metabólicos (respiración, excreción, crecimiento y producción) [30,31]. El equilibrio entre la entrada y el gasto de energía es un requisito clave para la existencia en sistemas vivos termodinámicamente abiertos. A nivel del organismo este requisito se traduce en la necesidad de un suministro de energía suficiente para cubrir los costos de mantenimiento basal (i.e., la supervivencia) y de las distintas funciones relacionadas con la aptitud física, como la actividad, el crecimiento y la reproducción [31]. La tasa de ingesta y asimilación de energía, así como la capacidad metabólica para convertir los alimentos ingeridos en ATP, están inherentemente limitadas en cualquier organismo y sujetas a un costo metabólico [32]. Esto conduce a la compensación y optimización en las asignaciones de energía de manera de maximizar la aptitud darwiniana [33]. La energía se distribuye en forma diferente según la especie, el estado fisiológico de los organismos, la ontogenia, el sexo, y en respuesta a las condiciones ambientales [30,31]. A partir de los modelos bioenergéticos se puede evaluar la contribución de una especie a los flujos de materia y energía en las tramas tróficas de un ecosistema [31,34]. En definitiva, el balance energético es el responsable de modular los procesos de producción secundaria tanto a nivel de individuo (aumento de biomasa corporal) como a nivel poblacional (reproducción) [9,17,31]. Por estas razones, las tasas fisiológicas (ingestión, crecimiento, metabólica) y demográficas (fecundidad, reclutamiento, mortalidad) influyen directamente en la trofodinámica y en los procesos que controlan los ciclos biogeoquímicos de los sistemas marinos.

1.2. Estado del conocimiento del zooplancton en ecosistemas costeros

Diversas revisiones muestran que el conocimiento del zooplancton de zonas costeras, estuarinas y oceánicas de Uruguay es restringido [35-37] a pesar de que son ambientes importantes desde el punto de vista ecológico y socioeconómico. Estos sustentan funciones y brindan servicios ecosistémicos clave como áreas de recreación, turismo, y hábitats de cría, alimentación y reproducción de numerosas especies [38-41]. Los estudios taxonómicos y las descripciones de la distribución en el espacio/tiempo han sido las investigaciones más frecuentes en esta área [42-48], en contraste con los estudios orientados a procesos. Existen grandes vacíos de información en lo que refiere a la evaluación y cuantificación de las funciones ecosistémicas fundamentales como producción primaria y secundaria, respiración, flujos biológicos o biogeoquímicos, y tasas de procesos biológicos en general [35-37]. En tal sentido, el análisis de los procesos ecológicos moduladores de los flujos de energía y el destino final de la materia orgánica fueron anteriormente identificados como prioridades de investigación a nivel local [35,36] y ello puede considerarse una valoración vigente.

Globalmente, el conocimiento ecológico sobre las playas de arena se ha centrado principalmente en la macrofauna bentónica y el fitoplancton, con pocos estudios que abarquen el zooplancton [49-51]. Asimismo, la complejidad y el funcionamiento de las redes alimentarias planctónicas, así como el papel de la morfodinámica en la organización de las interacciones tróficas, los flujos de biomasa en la columna de agua y la estructura del ecosistema, son esencialmente desconocidas [51]. El rol ecológico del zooplancton en litorales arenosos se presume similar al del ambiente pelágico general [38], pero la información concreta en relación a su vínculo entre productores primarios y niveles tróficos superiores (e.g., especies nectónicas), y a su importancia en las redes tróficas microbianas, es prácticamente inexistente. Por tanto, el conocimiento de la estructura de la comunidad del zooplancton y de sus patrones de distribución en estos ambientes se vuelve fundamental para la comprensión de la ecología trófica, así como para evaluar o predecir eventuales efectos de perturbaciones naturales o antrópicas sobre el ecosistema y sus componentes. Del mismo modo, la determinación de la producción secundaria y tasas de crecimiento, al igual que los factores que intervienen en su modulación, son fundamentales para comprender el papel del zooplancton de playas como fuente de energía y materia a niveles tróficos superiores.

Caracterización física de las playas de arena

Desde el punto de vista geológico la playa es un ambiente de sedimentación que se caracteriza por sus dimensiones (ancho y largo), forma (rectilínea o curva), pendiente, materiales que la componen (granulometría, mineralogía) y por la energía del oleaje que actúa sobre estos materiales [53-55]. Las playas arenosas ocurren en todas las costas sedimentarias expuestas a oleaje, donde hay sedimento suficiente para que las olas lo depositen en la porción sub-aérea de la costa [54]. Las costas de arena son ambientes altamente dinámicos conformados por un único sistema geomórfico denominado zona litoral activa caracterizada por el intercambio de arena en equilibrio dinámico y que actúa como interfase entre el mar abierto y el continente [38] (Fig. 2). Aquí, la estructura física del hábitat está determinada por la interacción entre sedimentos, acción del viento, olas, corrientes litorales y mareas [38]. Dentro de esta unidad geomórfica se unen dos componentes: el ecosistema terrestre - dunar controlado fundamentalmente por el viento, y el ecosistema de playa/zona de rompiente que se caracteriza por una intensa hidrodinámica local dada por la energía de las olas y las corrientes [38]. A través de la zona de rompiente ocurren los intercambios de materiales orgánicos y nutrientes entre la zona litoral y el mar [38]. Como resultado, esta zona presenta ambientes extremadamente turbulentos y turbios en comparación con las condiciones típicas del pélagos marino. A esto se suma la presencia de fuertes gradientes espacio-temporales en condiciones tales como temperatura, salinidad, concentración y tipo de alimento. Inmediatamente por detrás de la zona de rompiente se

encuentra la zona de formación de la ola. El intermareal, también conocido como mesolitoral, es el área de la playa periódicamente cubierta por el agua y está acotada por los límites inferior y superior de la marea. La zona de lavado se define como aquella donde ocurre el movimiento de avance y retroceso del agua luego de que la ola rompe en la arena [56]. Por encima de esta zona se encuentra el supralitoral (playa seca), que nunca está totalmente inundado pero es salpicado regularmente por la acción de las olas. El área hacia el mar permanentemente cubierta por agua se denomina infralitoral (o submareal) [57].

La acción de la ola es la variable maestra que controla la ecología de las playas. Directa o indirectamente esta dirige los procesos relacionados con la interacción entre el tamaño de grano, el clima de la zona de lavado y el régimen de mareas que conducen a un gradiente de estados morfodinámicos desde playas reflectivas (angostas, con sedimentos gruesos y pendientes pronunciadas) hasta playas disipativas (anchas, de arenas finas y pendiente suave) [38,58]. Las playas reflectivas presentan una estrecha zona de rompiente por lo que parte de la energía de las olas se refleja hacia el mar luego del impacto sobre la playa, y el clima de la zona de lavado es más riguroso, dinámico y turbulento [38,52,58]. Por el contrario, las playas disipativas tienen extensas zonas de rompiente donde gran parte de la energía de las olas es disipada antes de llegar a la playa y el clima de la zona de lavado es menos intenso [38,52,58]. Entre ambos extremos, las playas intermedias tienen arenas finas a medianas, oleaje de moderado a fuerte, pendientes medias y zonas de rompiente caracterizadas por barras, canales y corrientes de resaca [59].

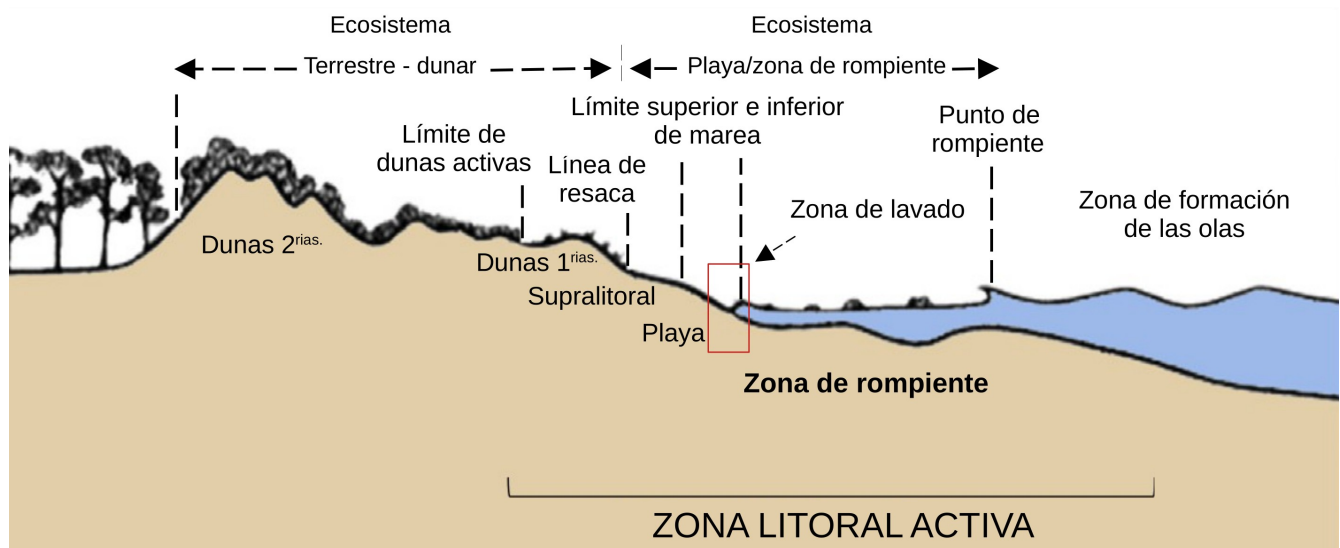


Figura 2. Perfil y componentes clave de una playa de arena. Modificado de McLachlan y Defeo [38].

Zooplankton de zona de rompiente

La alta dinámica que caracteriza las zonas de rompiente ha llevado a que las comunidades zooplanctónicas sean de las menos estudiadas en el mundo, principalmente por la dificultad experimentada en su muestreo [38]. A pesar de ello, existen distintos estudios en playas de arena de climas templados [60-68] y de áreas tropicales y subtropicales [69-77], centrados mayormente en descripciones de las especies que habitan las zonas de rompiente, su dinámica estacional y la influencia de factores abióticos.

En el ecosistema playa/zona de rompiente la fauna residente (i.e., de ocurrencia regular) es de origen marino [38]. Además de su importancia en la configuración de la playa y el transporte de materiales, este es un ecosistema que sustenta una fauna costera diversa formada por comunidades fitoplanctónicas y zooplanctónicas, larvas, juveniles y adultos de peces, e invertebrados bentónicos [e.g.,38,78]. En particular, la comunidad de zooplankton está principalmente compuesta por copépodos, organismos gelatinosos y larvas planctónicas de invertebrados bentónicos [e.g.,38,69-72]. A pesar de las condiciones hidrodinámicas severas, estas aguas albergan comunidades ricas en mesozooplankton típicas de aguas neríticas o estuarinas lo que evidencia la conectividad entre los ecosistemas [e.g.,63,71,79]. La distribución espacio-temporal así como la abundancia y composición de las comunidades planctónicas en las zonas de rompiente son afectadas por distintas variables ambientales [e.g.,62,63,74,76]. En particular, la temperatura, la salinidad y la variación estacional en las precipitaciones han sido señaladas como las principales variables que afectan la dinámica del zooplankton en playas de arena de climas tropicales y subtropicales [69-72,75,76]. En playas de clima templado se ha encontrado que la comunidad de mesozooplankton está sujeta a una fuerte estacionalidad asociada al ciclo de temperatura junto con la variación de concentración de material particulado en suspensión y clorofila *a* [63,74]. Asimismo, la dirección de las corrientes, las olas, los vientos locales, los eventos de tormenta y las turbulencias asociadas son factores clave que influyen en la dinámica del zooplankton a escalas espaciales pequeñas y subestacionales [e.g.,65,66,76,77,79]. Sin embargo, aún no se dispone de información del impacto potencial de estos procesos sobre las respuestas del zooplankton a nivel fisiológico (e.g., estado vital, tasas fisiológicas, supervivencia), fundamentales en la modulación de los flujos biogeoquímicos y trofodinámicos.

Problemas para el zooplankton en la zona de rompiente

La falta de antecedentes específicos no permite realizar predicciones sobre los efectos de las condiciones extremas encontradas en la zona de rompiente sobre la fisiología y el desempeño de las funciones vitales fundamentales en el zooplankton, o conceptualizar con más rigurosidad y precisión su rol en este tipo de ecosistemas. Sin embargo, como se

describe a continuación, antecedentes experimentales no vinculados directamente al contexto ecológico de la zona de rompiente proveen información relevante en este sentido.

La fuerte turbulencia y elevada turbiedad típicas de la zona de rompiente implica que las comunidades de zooplancton residentes deben hacer frente de alguna manera a regímenes de alta energía, aunque no está claro cómo ello puede funcionar. Existe evidencia de que los factores que dominan la zona de rompiente afectan la distribución, estructura comunitaria, tasas fisiológicas e incluso la sobrevivencia de los organismos adaptados al medio pelágico como el zooplancton, y en particular de los copépodos [80-91]. Se ha observado que el flujo turbulento puede afectar las tasas de encuentro predador-presa, la eficiencia de captura y la tasa de ingestión de copépodos [86-88]. A pesar de que la turbulencia puede incrementar las tasas de encuentro, niveles altos afectan negativamente los procesos de captura de partículas al desestabilizar o interferir con las corrientes de alimentación y el campo perceptivo [86,88,89], lo que conduce a una alimentación ineficaz. Sumado a esto, las tasas metabólicas se ven incrementadas debido a modificaciones en el comportamiento como el nado errático, el aumento de saltos y de respuestas de escape [89,90]. Esto genera un cambio en el presupuesto energético que puede afectar el estado físico, por ejemplo al reducir la tasa de crecimiento con una consecuente pérdida de biomasa [86,91]. Por otra parte, las altas concentraciones de sedimentos generalmente tienen impactos negativos en funciones biológicas de los copépodos como la alimentación, el crecimiento, la reproducción y la supervivencia [80-85]. También afectan procesos locomotores, de selección de alimento y de comportamiento [81,83-85]. Se ha observado que aumentan los saltos y las rutas de nado adoptan geometrías más complejas, probablemente como respuestas de escape o intentando abandonar el área [81,85]. Asimismo, los individuos pueden confundir las partículas suspendidas con presas potenciales, lo que afectaría el balance energético [85]. La ingestión de partículas inorgánicas provoca una falsa saciedad que potencialmente impacta en las tasas de ingestión y procesos digestivos, en la fecundidad y el estado físico, y puede eventualmente causar la muerte del organismo [80,82-84]. Por otra parte, bajo condiciones de turbulencia extrema como aquellas que son frecuentes en zonas de rompiente y de lavado, se espera exista un componente significativo de mortalidad sobre el zooplancton como consecuencia directa del daño mecánico. Varios trabajos han demostrado la importancia de cuantificar la incidencia de mortalidad no predatoria en el zooplancton dada por factores como el estrés físico y químico, la senescencia, y cambios de temperatura y salinidad [27,92-97]. Comúnmente en los abordajes de campo, los investigadores recolectan, preservan y enumeran muestras de zooplancton sin evaluar el estado vital de los animales al momento de la colecta. Las estimaciones de abundancia derivadas son usadas luego para extrapolar las tasas ecológicas *per cápita* a tasas poblacionales (e.g., ingestión, metabolismo, crecimiento y reproducción). En consecuencia, la no discriminación de organismos vivos y muertos puede llevar a conclusiones ecológicas equivocadas sobre el rol del zooplancton y los modelos oceánicos relacionados, por ejemplo al sobrestimar la

abundancia de organismos vivos, la producción secundaria y el alimento disponible para los niveles tróficos más altos, y subestimar el desvío de la producción secundaria hacia el circuito microbiano.

El papel potencial de estos procesos ambientales en la modulación de los flujos biogeoquímicos y trofodinámicos en los ecosistemas de la zona de rompiente aún no ha sido abordado. En este marco, la presente investigación evalúa y compara la estructura comunitaria del zooplancton, así como el estado vital, las tasas de funciones fisiológicas fundamentales y los flujos asociados de la comunidad de copépodos en zonas contrastantes del litoral marino, i.e., zona de rompiente y litoral marino adyacente, de la playa disipativa La Aguada (Rocha, Uruguay). La comunidad analizada engloba los organismos pertenecientes al metazooplancton (i.e., metazoarios), involucrando principalmente fracciones de tamaño dentro del meso y microzooplancton.

1.3. Hipótesis y resultados esperados

Hipótesis

Las condiciones de alta energía y concentración de material particulado orgánico e inorgánico dominantes en la zona de rompiente impactan en aspectos centrales de la estructura y funcionamiento de la comunidad zooplanctónica (i.e., estructura comunitaria, estado vital, crecimiento, producción secundaria y consumo). Bajo estas condiciones se modifica su rol ecológico respecto de aquel desarrollado en el medio pelágico marino, en el sentido de una disminución del flujo herbívoro mediado por el metazooplancton y de su producción secundaria, en beneficio del circuito microbiano.

De acuerdo a lo planteado en la revisión de antecedentes, el mecanismo propuesto implica que las tasas de consumo son impactadas negativamente por una elevada turbulencia y turbiedad típicas de las rompientes. Las tasas de producción de huevos y de crecimiento disminuyen como resultado de la reducción de las tasas de consumo y del cambio en el presupuesto energético dado por un incremento de las tasas metabólicas en respuesta a la alta turbulencia y material particulado en suspensión. La incidencia de organismos muertos se ve incrementada debido a daños mecánicos por acción directa de la turbulencia, al aumento de las tasas metabólicas y a la concurrente disminución de las tasas de consumo. Como consecuencia del aumento de organismos muertos y de la disminución de las tasas fisiológicas en la rompiente, los flujos poblacionales son afectados negativamente. La estructura comunitaria es modificada por la mayor incidencia de organismos muertos y las menores tasas de crecimiento y fecundidad consecuencia de la reasignación de energía y la reducción de las tasas de consumo.

Resultados esperados

Se espera que existan diferencias en cuanto a estructura de la comunidad del metazooplankton entre la zona de rompiente y la zona litoral adyacente (zona más profunda, fuera de la zona litoral activa *sensu* [38], ver Estrategia de muestreo). La incidencia de individuos muertos será mayor en la zona de rompiente que en la zona litoral adyacente, producto del efecto combinado de la turbulencia y el aumento de material particulado en suspensión, y sus impactos sobre la fisiología e integridad física del zooplankton. En concordancia, las tasas de consumo, de producción de huevos y de crecimiento se verán afectadas negativamente, siendo menores en la zona de rompiente respecto al litoral adyacente. En conjunto, el aumento en la mortalidad y la disminución de las tasas fisiológicas implicarán menores flujos de energía y materiales por unidad de volumen o espacio ecosistémico en la zona de rompiente respecto al litoral adyacente.

1.4. Objetivos

Objetivo general

Evaluar el efecto del ambiente de sistemas litorales marinos arenosos en la estructura comunitaria y flujos de materiales mediados por el metazooplankton.

Objetivos específicos

Caracterizar y cuantificar los efectos del ambiente, representado por las condiciones de la *zona del litoral* (zona de rompiente vs. zona litoral adyacente) sobre las siguientes respuestas a nivel ecofisiológico y comunitario del metazooplankton, con énfasis en copépodos:

(i) estructura comunitaria del zooplankton (e.g., taxonómica, estadíos, sexos).

(ii) estado vital: incidencia de copépodos muertos.

(iii) tasas fisiológicas (i.e., de consumo, tasa de producción de huevos y de crecimiento) y flujos de carbono asociados para las especies dominantes de copépodos.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1. Contexto oceanográfico y caracterización del área de estudio

Uruguay tiene un litoral costero de 670 km, de los cuales 220 corresponden a costas marinas del Océano Atlántico Sudoccidental (OASO) entre Punta del Este y el Arroyo Chuy [53] (Fig. 3). Este margen atlántico se encuentra indirectamente afectado por corrientes que presentan características termohalinas contrastantes: la corriente de Brasil (CB) que fluye hacia el sur, la corriente de Malvinas (CM) que fluye hacia el norte, la descarga del Río de la Plata (RdIP) y, en menor medida, de la Laguna de los Patos.



Figura 3. Mapa del área de estudio donde se muestra la ubicación de la playa de arena analizada, La Aguada, indicada por un círculo rojo. 1. Punta del Este; 2. Cabo Santa María; 3. Arroyo Chuy. Creado en SimpleMappr (<https://www.simplemappr.net>) usando el sistema de coordenadas Lambert para América del Sur.

El régimen de mareas astronómico es semidiurno micromareal (ca. 0.5 m) pero los vientos terrestres producen aumentos irregulares a corto plazo en el nivel del mar (marejadas ciclónicas de hasta 4 m) y variaciones espaciales en la salinidad [98]. El agua salobre del RdIP fluye hacia la plataforma costera, descargando aguas provenientes de los ríos Paraná y

Uruguay con promedio anual de $25.000 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ [99]. Por su parte, la Laguna de los Patos drena aguas de varios ríos del estado de Rio Grande do Sul y de ríos uruguayos a través de la Laguna Merín, con una descarga media de agua dulce de $2400 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ con máximos de $12.000 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ alcanzados durante los años de El Niño [100]. La Confluencia Brasil-Malvinas (CBM) se define como una amplia zona de gradientes termohalinos intensos resultado del encuentro de ambas corrientes en el océano abierto, próximo a los 38°S [101]. Esta se extiende formando el Frente Subtropical de Plataforma (FSTP) que separa las aguas subtropicales y subantárticas sobre la plataforma continental, cerca de la isóbata de 50 m entre 32°S y 36°S en el quiebre de plataforma [102]. La circulación regional presenta cambios estacionales latitudinales asociados al régimen de vientos: durante el otoño - invierno austral los vientos del SO desplazan la pluma de baja salinidad del RdIP hacia el norte ocupando una franja estrecha a lo largo de la costa, mientras que durante la primavera - verano austral con vientos dominantes del NE se extiende sobre la plataforma continental fuera de la desembocadura del RdIP [98]. La variabilidad climática interanual asociada a eventos como ENSO (fase cálida y fría) también afectan el comportamiento de la pluma del RdIP [99].

La costa atlántica uruguaya puede caracterizarse como una secuencia de arcos de playa delimitados por puntas rocosas que funcionan como importantes elementos en el modelado de la costa [103]. Además de las playas, esta zona costera comprende también ambientes de lagunas, lomadas, planicies y campos de dunas. Las playas de arena varían ampliamente en longitud, orientación y morfodinámica [104]. Casi la totalidad de las playas uruguayas se caracterizan por una dirección de deriva dominante gobernada por el ángulo de incidencia del *swell*, tanto en el estuario como en la costa atlántica [53]. El patrón de corriente de deriva litoral es hacia el NE desde La Paloma al N y hacia el SO u O desde el Cabo de Santa María al sur [105]. De manera general, existe un predominio de playas intermedias a reflectivas (arenas gruesas) en el sector SO de la costa atlántica y playas intermedias a disipativas (arenas finas) en el extremo NE [103]. Sin embargo, a menor escala dentro de los arcos de costa pueden observarse fuertes variaciones en la granulometría. De hecho, en el arco situado entre el Cabo Santa María y Punta Rubia la granulometría de los sedimentos varía desde arena fina en el extremo SO (Playa La Aguada, La Paloma), hasta arena gruesa en el extremo NE (Playa del Barco, La Pedrera). En el SO, particularmente las playas de La Aguada y Costa Azul, son zonas que presentan claras evidencias de erosión [103] (Fig. 4A). Esta acción erosiva ocurre principalmente durante momentos de tempestades por la acción del viento y olas de tormenta [105].

El área de estudio del presente trabajo fue la playa La Aguada, departamento de Rocha, al Este del puerto de La Paloma (Fig. 4A y 4B). Esta es una playa de arena expuesta, micromareal y dominada por la energía de la ola que constituye el proceso hidrodinámico fundamental [54,105,106]. Este tipo de playas es considerado uno de los ambientes físicamente más estresantes de todos los ecosistemas marinos [54]. La playa de La Aguada se caracteriza por un estado morfodinámico intermedio a disipativo [98,106,107].

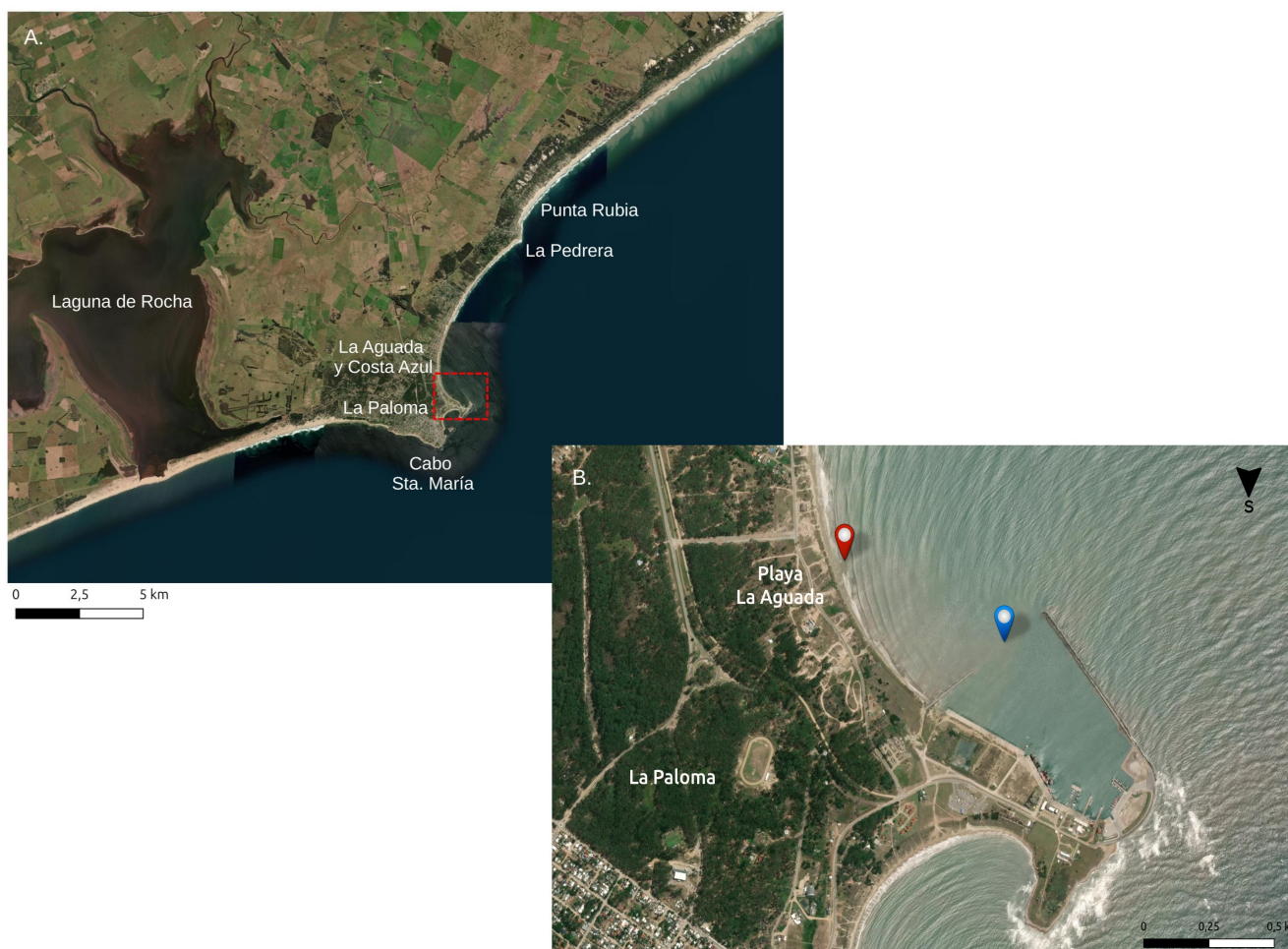


Figura 4. A) Detalle del arco de costa donde se ubica la playa La Aguada, La Paloma, Rocha (rectángulo rojo). B) Puntos de muestreo en playa La Aguada. En rojo se señala la zona de rompiente (ZR) y en azul la zona litoral adyacente (ZL) a la salida del Puerto de La Paloma. Mapas creados con QGIS versión 3.22 gratuito y de código abierto.

2.2. Estrategia de muestreo

Los muestreos se llevaron a cabo en dos puntos de la playa: zona de rompiente (ZR; 34°38'47"S - 54°09'09"W) y zona litoral adyacente (ZL; 34°38'55"S - 54°08'46"W) situada más allá del alcance de la zona más energética marcada por las rompientes y espumas típicas (zona litoral activa) (Fig. 4B). Las mediciones en este punto son utilizadas como referencia para evaluar el efecto en la zona de mayor energía. El mismo se ubicó cercano al punto de muestreo de la playa, a la salida del puerto de La Paloma (en la boca de la rada portuaria), a una distancia aproximada de 400 m de la línea de costa y a una profundidad en el entorno de los 6 metros.

La elección del punto correspondiente a la zona litoral adyacente representó un compromiso entre varios factores. Por un lado, permitió sortear los riesgos inherentes a la toma de muestras en la zona litoral vinculados a la navegación muy cerca de la rompiente, así como en condiciones de estado de mar desfavorable que frecuentemente impiden el trabajo a bordo de embarcaciones pequeñas; también habilitó el necesario rápido traslado al laboratorio de las muestras vivas. Por otro lado, las zonas portuarias frecuentemente presentan problemas de calidad de agua que podrían inducir sesgos en las respuestas evaluadas. En el presente caso debe notarse que el punto elegido se encuentra alejado del núcleo portuario, sobre el extremo de las estructuras de defensa y en el límite entre la rada y el ambiente exterior al puerto; observaciones cualitativas indican que el ambiente sería similar al litoral adyacente (más que al puerto en sí mismo). Adicionalmente, debe observarse que se trata de un puerto menor que fundamentalmente alberga la operativa de una pequeña flota de pesca artesanal y embarcaciones deportivas, sin tráfico regular de buques de gran porte, de pesca industrial o de carga.

La caracterización ambiental y cuantificación de las diversas respuestas ecológicas se realizó en dos estaciones del año, primavera de 2021 y otoño de 2022, a fin de generalizar los resultados. Dicha elección respondió además a razones logísticas. En cada estación se repitieron protocolos experimentales y de muestreo idénticos dentro del mismo mes con una separación promedio de 10 días, tres veces en total. De este modo, se obtuvieron muestras en dos sitios (zona de rompiente y zona litoral adyacente), durante dos estaciones, con tres réplicas de corto plazo, sumando un total de 12 observaciones. Se tiene así replicación espacial y temporal que incorpora variabilidad estacional y subestacional.

2.3. Trabajo de campo

Caracterización ambiental

En cada zona y día de muestreo se realizó el registro de variables ambientales *in situ* mediante perfilador tipo CTD Sea-Bird (temperatura, salinidad, fluorescencia, turbiedad) y se colectó agua subsuperficial con bidón de 10L para la posterior determinación de la concentración de clorofila *a* (Clo *a*) y feopigmentos (Pha), materia orgánica particulada (MOP) y seston. Las medidas con CTD en la zona de rompiente se tomaron colocando el equipo en posición horizontal a una profundidad intermedia, manteniéndolo estable durante unos 3-5 minutos. Asimismo, a partir del sitio web *Windguru* (La Aguada, La Paloma, UY - <https://www.windguru.cz>) fueron extraídas predicciones de condiciones hidrodinámicas del área de estudio como dirección e intensidad del viento, altura, período y dirección de las olas para el día y hora de muestreo. Estos se tomaron como referencia de la condición esperada *in situ*.

El estado morfodinámico de la playa se determinó una única vez por estación del año. Para ello se registró la frecuencia (*f*) de las olas como el número de olas que rompen en la playa dentro de un tiempo establecido [108] para estimar el período como $T=1/f$. Los datos de altura de la ola utilizados fueron los obtenidos con la aplicación *Windguru*. Para el cálculo de la velocidad de caída del sedimento se tomaron muestras de arena en las zonas intermareales inferior, media y superior para el posterior análisis granulométrico. Complementariamente se estimó la pendiente y ancho de la playa midiendo la diferencia de altura entre la base de la duna frontal (o punto donde se asienta la vegetación) y el límite exterior de la zona de lavado usando estaciones separadas de igual longitud de acuerdo a Emery [109] (Fig. 5.a).

Muestreo de zooplancton

La colecta de zooplancton se realizó con una red cónica con malla de 100 µm de poro y boca de 0.5 m de diámetro. En cada zona se hicieron cuatro arrastres sucesivos para: 1) recuento, identificación taxonómica, y por estadio y sexo en el caso de los copépodos; 2) determinación de la incidencia de copépodos muertos (ICM) mediante tinción vital; 3) estimación de la tasa de herbivoría (TH) *in situ* a partir de la fluorescencia entérica en copépodos; y 4) recolección de copépodos vivos para determinar la tasa de producción de huevos (TPH) y tasa de producción de pellets (TPP) en incubaciones de laboratorio.

Los arrastres en la zona de rompiente se realizaron a pie, paralelos a la línea de costa y en contra de la corriente de deriva. En la zona litoral adyacente los mismos se realizaron desde

una embarcación de pequeño porte, a una velocidad aproximada de 1 nudo. Las muestras obtenidas para 1) se tomaron mediante arrastres horizontales sub-superficiales (c.a. 3 minutos) utilizando flujómetro Hydrobios a fin de estimar el volumen de agua filtrada. Los organismos colectados se fijaron con formol mar $\approx 4\%$ (concentración final) para su posterior análisis (Fig. 5b y 5c). Aquellas colectadas para la determinación de 2), 3) y 4) se obtuvieron mediante arrastres horizontales sub-superficiales suaves y cortos (ca. 1 minuto, para minimizar el daño de organismos) utilizando un colector no-filtrante.

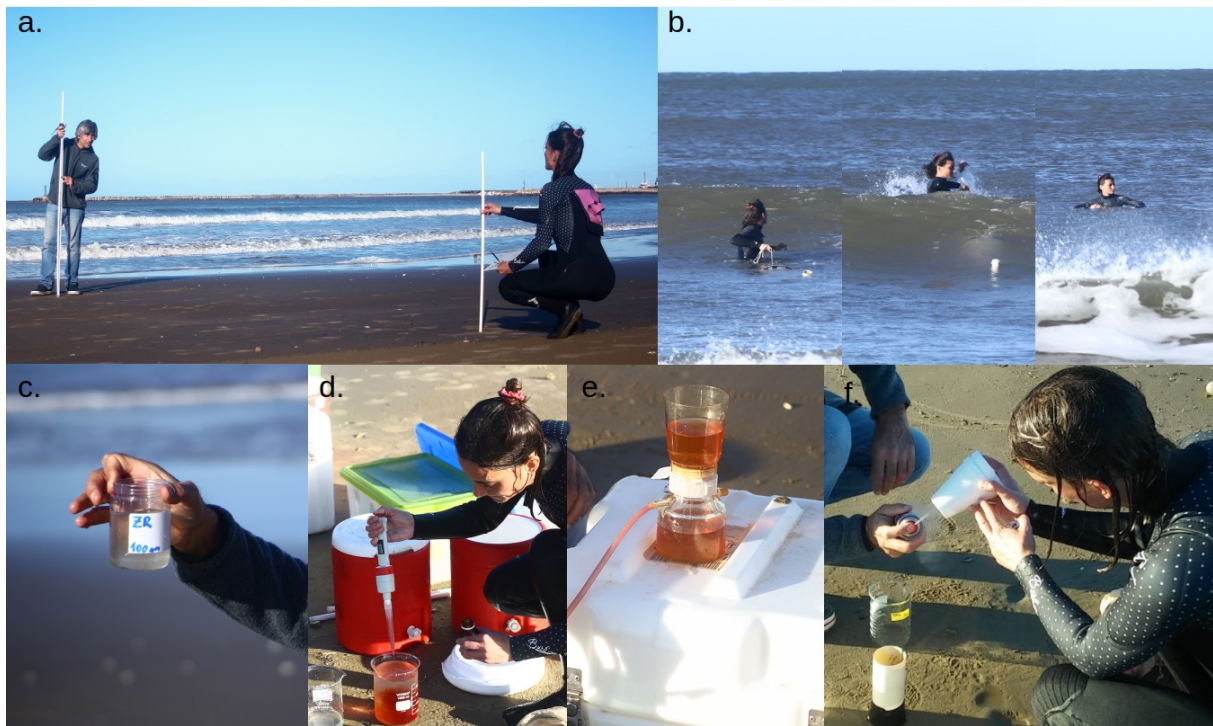


Figura 5. Trabajo de campo en playa La Aguada; a: medición de pendiente de la playa, b: arrastre horizontal de red de plancton en zona de rompiente, c: muestra de zooplancton de red para recuento de organismos, d y e: incubación con rojo neutro y filtrado posterior para determinación de estado vital, f: congelado *in situ* de muestra para estimación de tasa de herbivoría.

Para la tinción vital *in situ* se siguió el método de Elliott y Tang [93]: los organismos fueron transferidos inmediatamente a vasos de bohemia de 1L con agua de mar *in situ* agregándose rojo neutro (RN; solución madre 1/1000) en una concentración final de RN / agua 1:67.000. La muestra se incubó durante 15 minutos en oscuridad dentro de un tanque térmico; posteriormente dividida en tres partes (pseudoréplicas) se recogió en tamiz con malla de 100 μm . Las tres mallas se guardaron por separado en placas de petri y se almacenaron a $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ hasta el momento del análisis [93] (Fig. 5d y 5e). Para la cuantificación de la tasa de herbivoría en copépodos las muestras se obtuvieron tamizando el contenido del copo - tres

pseudorépticas - a través de una malla de 100 μm que se congeló inmediatamente utilizando un localizador de fallas (*Electroquímica DELTA*). Cada malla se colocó en una caja de petri que se mantuvo en oscuridad a $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ hasta su posterior procesamiento (Fig. 5f). El localizador de fallas es un aerosol utilizado en electrónica como refrigerante instantáneo para detectar fallas de origen térmico. El mismo fue evaluado previamente a los efectos de descartar una posible interferencia en las medidas de fluorescencia. Para la determinación de la TPH y TPP la captura se diluyó inmediatamente en tanques térmicos de 10 L previamente llenados con agua de mar *in situ* a fin de ser trasladados vivos al laboratorio. Parte del agua natural colectada en los bidones fue utilizada para la incubación de estos organismos en laboratorio.

2.4. Trabajo de laboratorio

Variables ambientales de la columna de agua

A partir del análisis visual de los perfiles obtenidos mediante CTD se identificó presencia y profundidad de la capa de mezcla superficial (CMS) en la ZL. El valor característico de temperatura, salinidad, fluorescencia y turbiedad en esta zona se obtuvo como el promedio de los valores en la CMS ó hasta los dos metros de profundidad (i.e., profundidad de arrastre) en caso de existir mezcla completa de la columna de agua para evitar sesgos debido a la influencia del fondo. Para la ZR se realizó el promedio de los primeros valores estables registrados.

La determinación de la concentración de Clo *a* y Pha se hizo de acuerdo a Wasmund *et al.* [110]. Para cada zona y por triplicado se filtraron submuestras de 100 ml a través de filtros Whatman GF/F (47 mm de diámetro y 0.7 μm de tamaño de poro), los que fueron mantenidos en oscuridad a $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ a fin de preservarlos para su posterior procesamiento. En éste, los filtros fueron colocados en solvente orgánico (etanol al 96%) durante 24 horas a $4\text{ }^{\circ}\text{C}$ y en oscuridad para la extracción de los pigmentos fotosintéticos. Luego se procedió con la lectura del sobrenadante mediante fluorómetro (Trilogy, Turner Designs) previa y post-acidificación con HCl 1.2 N.

A fin de estimar la concentración de MOP y seston, dependiendo de la carga de material particulado, de cada zona y por triplicado se filtraron alícuotas de volumen conocido (200 - 800 mL) por filtros Whatman GF/F (47 mm de diámetro y 0.7 μm de tamaño de poro) previamente quemados (eliminación de restos orgánicos) y pesados. Estos filtros se mantuvieron en oscuridad a $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ para su posterior procesamiento. Luego se secaron en estufa durante 24 hs a una temperatura de $50\text{ }^{\circ}\text{C}$ y posteriormente fueron pesados (peso seco). A continuación, se quemaron durante 60 minutos a $500\text{ }^{\circ}\text{C}$ [111] y se pesaron

nuevamente. La concentración de seston y MOP se calculó como la diferencia entre el peso del filtro (sin muestra) y el peso seco, y entre el peso seco y el peso quemado, respectivamente.

Estado morfodinámico de la playa

Las muestras de sedimento se secaron a 50°C en estufa durante 24 hs determinándose posteriormente el peso total como peso del sedimento seco. Luego, cada muestra seca se pasó por una serie de tamices geológicos (1000, 500, 250, 125 y 63 μm) montados en un agitador mecánico durante 10 minutos y las fracciones de tamaños retenidas en cada tamiz fueron pesadas. Con los datos obtenidos se realizó la caracterización del tipo de sedimento usando el software GRADISTAT [112]. En base al tamaño medio de grano (Mz) calculado utilizando el método de momentos y las conversiones de las tablas de Gibbs [113] se estimó la velocidad de caída del sedimento (W).

De este modo, a partir de la altura (Hb), el período de la ola (T) y W, se calculó el número adimensional de Dean (Ω) para determinar el estado morfodinámico de la playa [114]:

$$\Omega = \frac{Hb}{W \times T}$$

El Ω se interpreta como una medida del potencial de transporte de arena por la energía de las olas, siendo esencialmente un índice de la capacidad de las olas para mover sedimentos [38]. Cuando $\Omega < 2$, la playa se considera reflectiva, con una capacidad limitada de las olas para erosionar y de pendiente empinada; cuando $\Omega > 5$ es considerada disipativa, con mucha erosión de la playa por acción de las olas y de pendiente plana; valores de $2 < \Omega < 5$ indican estados intermedios [38,52].

La pendiente es una medida simple de los efectos integrados de la arena, las mareas y las olas, y es útil para comparar playas sujetas a un rango de marea similar. La pendiente de la playa se estimó de acuerdo a Emery [109] como:

$$S = \frac{\sum_{i=1}^k \frac{h_i}{D_i} \times 100}{k}$$

donde h_i es la diferencia de altura entre dos puntos consecutivos a lo largo de un transecto; D_i es la distancia horizontal entre los puntos; y k es el número de mediciones realizadas a lo largo del transecto. El ancho de la playa fue calculado como $D_i \times k$.

Estructura comunitaria y estado vital

El conteo e identificación de organismos del zooplancton se realizó bajo lupa binocular en cámaras tipo Bogorov. La cuantificación se hizo mediante la toma de alícuotas representativas de una fracción de la muestra total de acuerdo a la abundancia de organismos en la muestra original y siguiendo procedimientos estándar [115]. Para el fraccionamiento se utilizaron submuestreadores de tipo Motoda y/o balón de vidrio (500 mL) con jeringa (10 mL). En cada una de las muestras se contaron un mínimo de aproximadamente 100 individuos de las categorías más abundantes. La abundancia se estandarizó con el volumen de agua filtrada en el arrastre y quedó expresada como número de individuos por metro cúbico (i.e., densidad, ind m⁻³). La identificación taxonómica se realizó hasta el menor nivel posible utilizando bibliografía de referencia y se siguió la clasificación taxonómica presente en WoRMS [116]. Además, fueron distinguidos estadíos y sexos para lograr una descripción detallada de la comunidad de copépodos. El trabajo de identificación taxonómica de copépodos fue realizado en colaboración con la Dra. Anabela Berasategui del Instituto Argentino de Oceanografía (IADO-CONICET, EFZOO) y el Dr. Erik Muxagata del Laboratorio de Zooplancton – Instituto de Oceanografía de la Universidad de Río Grande (IO-FURG). Cuando hubo dudas en la clasificación (i.e., especies morfológicamente indistinguibles bajo lupa) se procedió a separar un número de entre 20 – 30 individuos que fueron posteriormente observados con microscopio óptico a mayor aumento y resolución. Se realizó también la disección, tinción y fijación de piezas en portaobjetos para un análisis riguroso de caracteres diagnósticos. En caso de modificación de la identificación previamente realizada, fue estimado el porcentaje y extrapolado al conteo original. En todas las etapas se realizó registro fotográfico de especies y estructuras diagnósticas (Fig. 6; Anexo 1).

Para la evaluación de la ICM las muestras previamente teñidas con RN se descongelaron con agua de mar *in situ* filtrada y se acidificaron con HCl 1M (1 mL cada 10 mL de muestra) para resaltar la coloración. Luego se analizaron bajo lupa binocular con campo oscuro para determinar el estado de los organismos (vivos/muertos) según procedimientos estándar generalmente aceptados [93,95]. Dicho análisis se realizó con el mayor detalle posible en cuanto a la definición taxonómica (Anexo 2). La ICM se expresó como porcentaje de individuos muertos y se utilizó para corregir los datos de abundancia de copépodos estimada en los conteos.

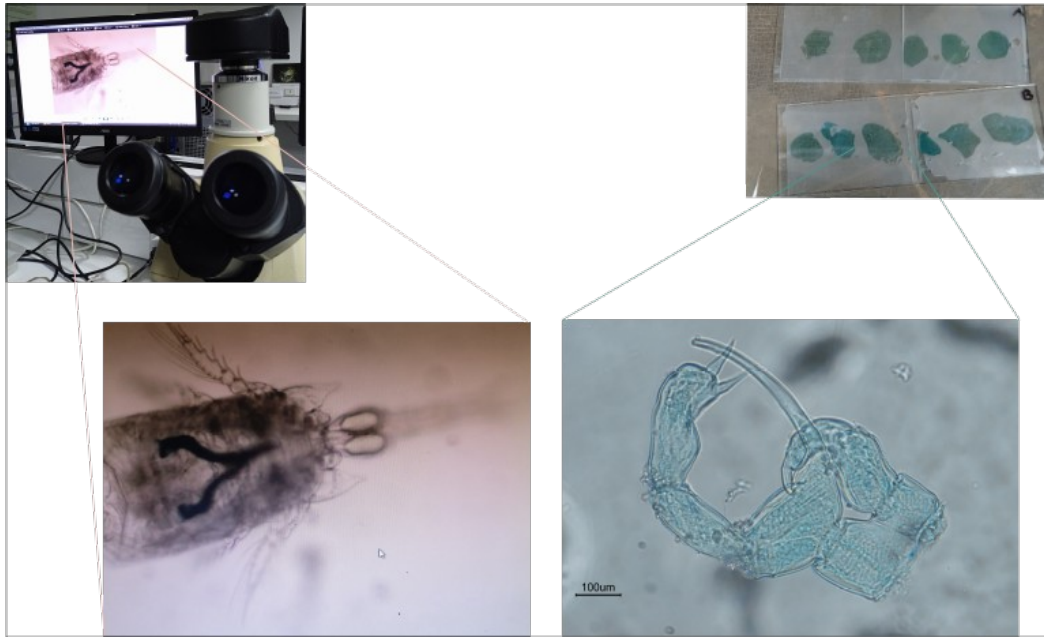


Figura 6. Ejemplo de fotografías tomadas en el marco de la identificación taxonómica. A la izquierda ampliación de imagen obtenida bajo microscopio óptico de vista dorsal de ejemplar macho de *Onychocorycaeus giesbrechti*; a la derecha ampliación de pieza teñida y fijada (apéndice n° 5) de ejemplar macho de *Temora turbinata*.

A partir de los datos cuantitativos corregidos por la ICM se calcularon los siguientes índices ecológicos para la descripción de la comunidad zooplanctónica total y de copépodos en particular: riqueza taxonómica (S), Índice de Shannon – Weaver (H') [117], Equitatividad de Pielou (J') [118], Índice de Simpson o índice de dominancia (λ) [119,120]. La riqueza se consideró como el número total de taxones presentes en cada muestra de zooplancton (i.e., especie, género, familia, etc.) y esta lógica fue usada para el cálculo de los índices ecológicos. Además, para la caracterización de la diversidad beta (β) que refleja cambios en las comunidades, fueron estimados los índices de disimilitud de Bray-Curtis (dBC) y de Sørensen (dSør), así como sus respectivos componentes [121,122]. Estos índices oscilan entre 0 y 1. Como criterio general en este trabajo se establecieron valores de 0 a 0.25 como indicadores de comunidades poco o nada disímiles, de 0.25 a 0.75 moderadamente disímiles, y de 0.75 a 1 muy disímiles.

Por otra parte, los individuos del zooplancton se clasificaron según su estrategia de vida en tres categorías: holoplancton (ciclo de vida completo en la columna de agua), meroplancton (sólo algunas etapas del ciclo vital como parte del plancton, luego pasan a formar parte de otras comunidades) y plancton adventicio (organismos que se encuentran circunstancialmente en la columna de agua). Se calculó la abundancia relativa (%) de cada

grupo, de los diferentes órdenes de copépodos (i.e., Calanoida, Cyclopoida, Harpacticoida), así como de los diferentes estadios presentes (i.e., adulto, copepodito, nauplio). Se estimó además la proporción de sexos para las principales especies de copépodos como el cociente entre la abundancia de machos y hembras (machos:hembras).

Tasas fisiológicas

A continuación se describen los procedimientos utilizados para la estimación de las tasas (i.e., tasa de herbivoría, tasa de producción de huevos, de crecimiento y de producción de pellets) de las especies dominantes de copépodos.

Tasa de herbivoría (TH)

La estimación de las tasas de herbivoría se realizó a partir de la medición de la fluorescencia entérica (G) en copépodos [123]. Este método brinda información *in situ* sobre la ingestión de alimento con pigmentos fotosintéticos (e.g., Clo *a* presente en las células fitoplanctónicas) y se basa en la cuantificación del contenido intestinal de los pigmentos ingeridos mediante la extracción con un solvente orgánico [123,124]. A tales efectos, las muestras provenientes de los arrastres de red fueron descongeladas con agua de mar fría y los organismos objetivo (especies dominantes, Tabla 1) se colectaron individualmente bajo lupa en condiciones de luz tenue pasándolos rápidamente a viales con 3 ó 5 mL de etanol al 96 % para la extracción de pigmentos durante 24 horas a 4 °C y en oscuridad. Dependiendo de la abundancia y el tamaño de los organismos, el número de individuos colectados osciló entre 5 y 25 por réplica. Del mismo modo, el número de réplicas varió entre 3 y 5 de acuerdo a la abundancia de las especies objetivo.

Tabla 1. Especies y estadios de copépodos analizados para cuantificación de fluorescencia entérica y estimación de las tasas de herbivoría, por zona y día de muestreo. Cuando no se especifica se trata de individuos adultos. ZR: zona de rompiente, ZL: zona litoral adyacente.

Estación	Día	ZR	ZL
Primavera	13/10/21	<i>Paracalanus quasimodo</i> , <i>Ctenocalanus vanus</i>	<i>Paracalanus quasimodo</i> , <i>Acartia tonsa</i>
	20/10/21	Copepoditos calanoides y nauplios	Copepoditos calanoides y nauplios
	28/10/21	<i>Acartia tonsa</i>	<i>Acartia tonsa</i>
Otoño	05/04/22	<i>Temora turbinata</i> (adultos y copepoditos)	<i>Temora turbinata</i> (adultos y copepoditos)
	21/04/22		
	28/04/22		

La cuantificación de G se realizó de acuerdo a la metodología previamente descrita para la determinación de la concentración de Clo a y Pha, con medición de los sobrenadantes en fluorómetro pre y post acidificación. El contenido de pigmento intestinal se caracterizó como clorofila-equivalente expresada como la suma de las concentraciones de Clo a y Pha (ng Clo a eq ind⁻¹):

$$G = [\text{Clo a eq, ng}] / n^{\circ} \text{ individuos}$$

Los valores obtenidos se corrigieron de acuerdo a la fluorescencia de fondo del tejido animal estimada en organismos luego de un período prolongado de inanición. En laboratorio, una porción de individuos se transfirió a un tanque térmico con agua *in situ* filtrada con filtros Whatman GF/F de 0.7 µm (agua libre de partículas de alimento) y fueron mantenidos en inanición durante un período de entre 3 y 10 horas. Posteriormente, al igual que el procedimiento en campo, se realizó por triplicado el filtrado a través de una malla de 100 µm que fue congelada a -20 °C para luego estimar la fluorescencia como se describió arriba. En todos los casos, previo a las lecturas de fluorescencia los individuos fueron fotografiados digitalmente bajo lupa binocular y posteriormente medidos (longitud del cefalotórax) utilizando el software Image J para las estimaciones de longitud. A partir de estas estimaciones se calculó la biomasa individual de acuerdo a las relaciones empíricas detalladas en la Tabla 2.

Tabla 2. Relaciones empíricas utilizadas para el cálculo de la biomasa expresada en unidades de carbono. PS = peso seco, LP: largo prosoma, LT: largo total, V: volumen pellet, CI-CVI: estadíos copepodito a adulto. (*): el contenido de carbono (C) en µgC se estimó como PS*0.4 de acuerdo a [127,128].

Especie	Estadío	Ecuación	Referencia
<i>Acartia tonsa</i>	CI-CVI	$\log C [\mu\text{g}] = 2.919 \log LP [\mu\text{g}] - 7.953$	[129]
	Nauplio	$\log C [\mu\text{g}] = 3.319 \log LT [\mu\text{g}] - 8.519$	[129]
<i>Paracalanus quasimodo</i>	CI-CVI	$[\mu\text{gC}] = LP^{3.128} \times 10^{-8.451}$	[130]
<i>Ctenocalanus vanus</i>	CI-CVI	$\ln PS [\mu\text{g}] = 2.78 \ln LP [\mu\text{g}] - 16.52 (*)$	[131]
<i>Temora turbinata</i>	CI-CVI	$\ln PS [\mu\text{g}] = 3.34 \ln LP [\mu\text{g}] - 19.59 (*)$	[132]
	Nauplio	$\log PS [\mu\text{g}] = 2.1674 \log LT [\mu\text{g}] - 5.5336 (*)$	[133]
General	Pellets fecales	$[\mu\text{gC}] = 3.66*(V/100000)+3.04/1000$	[25]
General	Huevos	$\mu\text{m}^{-3} = 0.114 * 10^{-6} \mu\text{gC}$	[129]

La tasa de herbivoría ($\text{ng Clo a eq ind}^{-1} \text{d}^{-1}$) se derivó de $\text{TH} = k \times G$ [132], siendo k la tasa instantánea de evacuación de pigmentos (h^{-1}) estimada a partir del modelo dependiente de la temperatura que se describe a continuación:

$$k = 0.0117 + 0.001794 * T; \text{ siendo } T \text{ la temperatura } \textit{in situ}.$$

De este modo, a partir del total de pigmentos consumidos y la tasa de evacuación estomacal, se obtiene la tasa de herbivoría bajo la presunción de que ésta se encuentra balanceada con la tasa de defecación [132]. A partir de G expresada en unidades de carbono (C) y asumiendo una relación C:Clo a de 50:1 y C:Pha de 15:1 de acuerdo a Newton y Lorenzen [133], se calculó TH en unidades de C ($\mu\text{gC ind}^{-1} \text{d}^{-1}$). Se estimó además la tasa biomasa-específica (d^{-1}) definida como el cociente entre la tasa correspondiente y la biomasa individual promedio de los copépodos sobre los que se realizó la medida.

Tasa de producción de huevos (TPH), de crecimiento y de producción de pellets (TPP)

Los experimentos para estimación de las tasas de crecimiento y producción secundaria (PS) a partir de la TPH se hicieron de acuerdo a Runge y Roff [134]. En dichos experimentos se estimó además la TPP que también es indicador o medida de la tasa de consumo durante la incubación [25]. Con los organismos obtenidos *in situ* se realizaron incubaciones emulando las condiciones al momento de la colecta. De la muestra viva se colectaron hembras adultas (desovantes libres) y en buen estado de las especies dominantes (Tabla 3) que fueron transferidas en lotes de tres individuos a cada una de cinco botellas de vidrio de borosilicato de 250 mL (réplicas) llenas de agua de mar *in situ* filtrada ($63 \mu\text{m}$). En ocasiones excepcionales donde la abundancia de hembras de las especies objetivo fue baja, se optó por incubar sólo 2 hembras por réplica.

Tabla 3. Especies de copépodos incubadas para estimación de la tasa de producción de huevos (TPH) y de pellets (TPP) por día y estación de muestreo. ZR: zona de rompiente, ZL: zona litoral adyacente. (*) Muestra conformada casi exclusivamente por copepoditos y nauplios.

Estación	Día	ZR	ZL
Primavera	13/10/21	<i>Paracalanus quasimodo</i> , <i>Ctenocalanus vanus</i>	<i>Paracalanus quasimodo</i> , <i>Acartia tonsa</i>
	20/10/21	Sin incubaciones (*)	Sin incubaciones (*)
	28/10/21	<i>Acartia tonsa</i>	<i>Acartia tonsa</i>
Otoño	05/04/22		
	21/04/22	<i>Temora turbinata</i>	<i>Temora turbinata</i>
	28/04/22		

Las incubaciones se realizaron durante un período de 24 hs., siguiendo un ciclo diario de luz y temperatura equivalentes al *in situ* al momento de hacer los experimentos. Posteriormente, el contenido de las botellas se tamizó a través de una malla de 25 µm a fin de retener a las hembras y sus productos (huevos y pellets). Bajo lupa binocular se procedió al registro del número y estado vital (vivas/muertas) de las hembras presentes, y fueron contados los huevos y pellets. Se fotografiaron y midieron las hembras vivas (largo cefalotorácico), huevos (diámetro) y pellets producidos (largo y ancho) para la posterior conversión a biomasa expresada en unidades de carbono a partir de las relaciones empíricas detalladas en Tabla 2. Las tallas de huevos y pellets se convirtieron previamente a biovolumen considerándolos una esfera y un cilindro, respectivamente. Las hembras vivas fueron fotografiadas de inmediato, mientras que las muestras con huevos y pellets fueron fijadas con lugol sacando las fotos posteriormente.

La TPH y TPP se calcularon como:

$$\text{TPH (n}^\circ \text{ huevos Hembra}^{-1} \text{ d}^{-1}) = h/(H*t), \text{ TPP (n}^\circ \text{ pellets Hembra}^{-1} \text{ d}^{-1}) = p/(H*t)$$

donde h y p son el número huevos y pellets totales producidos durante la incubación, respectivamente; H es el número de hembras incubadas (recuperadas vivas) y t el tiempo de incubación (días). Estas tasas se expresaron en unidades de carbono ($\mu\text{gC H}^{-1} \text{ d}^{-1}$) multiplicando respectivamente TPH y TPP por los valores medios por botella de biomasa de huevos y pellets previamente transformados. A partir de éstas se calculó la TPH y TPP biomasa-específica (d^{-1}) como el cociente entre la tasa correspondiente y la biomasa individual promedio de las hembras incubadas en cada botella. De este modo, la TPH y la TPP se expresó como número producido por hembra por día y como tasa biomasa-específica de carbono por peso (d^{-1}). La TPH biomasa – específica representa la tasa de crecimiento en hembras adultas (con ausencia de crecimiento somático) [134].

Flujos de carbono

Los flujos de C a nivel poblacional para cada respuesta se calcularon como el producto entre la tasa biomasa-específica y la biomasa poblacional de cada especie o grupo considerado:

$$\text{Flujo de C } (\mu\text{gC m}^{-3} \text{ d}^{-1}) = \text{Tasa biomasa-específica (d}^{-1}) * \text{Biomasa poblacional } (\mu\text{gC m}^{-3})$$

Para el cálculo de la biomasa poblacional se realizó la sumatoria del promedio de la biomasa individual por estadio (i.e., adulto, copepodito, nauplio) multiplicado por la abundancia de ese estadio corregida por la ICM:

$$\text{Biomasa poblacional } (\mu\text{gC m}^{-3}) = \sum \text{Biomasa estadío } (\mu\text{gC ind}^{-1}) * \text{Abundancia estadío } (\text{ind m}^{-3})$$

Por último, fueron considerados flujos de C canalizados por la comunidad de copépodos aquellos casos en que las poblaciones (una o más de una) para las que se estimaron los flujos constitúan una fracción mayoritaria de la comunidad en términos de abundancia. El umbral de dominancia para estos casos se definió arbitrariamente en un 80%.

2.5. Análisis estadístico

Para evaluar la influencia de la zona (rompiente/litoral adyacente) sobre las respuestas clave (i.e., estructura comunitaria del zooplankton, incidencia de organismos muertos, tasas fisiológicas y flujos poblacionales) se formularon modelos lineales generalizados (GLM) con distribución normal ó gamma. La normalidad y homocedasticidad de los residuales fue verificada por métodos gráficos. Se utilizaron gráficos Cuantil-cuantil (QQ-plots) de los residuales de la regresión para evaluar el supuesto de distribución normal de los errores, y gráficos de residuales estandarizados vs. valores ajustados para identificar patrones inesperados de varianza. Se evaluó además la normalidad y homocedasticidad mediante test de Shapiro-Wilk y Levene's, respectivamente. Cuando los supuestos de normalidad y/o homocedasticidad no fueron cumplidos, se realizaron transformaciones simples (e.g., raíz cuadrada, log, log x+1). En aquellos casos donde igualmente no pudieron seleccionarse GLM adecuados, se procedió a la evaluación mediante test paramétricos (test de T) ó no paramétricos (U de Mann-Whitney y test multivariado - paquete *nlmv*, versión '2.4.0') según la configuración de los datos. La composición de las comunidades de zooplankton y de copépodos en función de la zona (y estación de año) se comparó además mediante el test multivariado no paramétrico. Esto permitió evaluar la hipótesis principal del trabajo, asumiendo como hipótesis nula que no existen diferencias significativas entre zonas.

Con el objetivo de identificar las variables ambientales (explicativas) más importantes en la modulación de las respuestas clave, cuando el número de datos fue suficiente, se formularon GLM de igual distribución y se procedió como fue descrito arriba. Previo a su formulación se calculó el índice VIF (*Variance Inflation Factor*) para detectar multicolinealidad entre las variables explicativas continuas. Aquellas que presentaron colinealidad (VIF > 5) fueron excluidas del análisis (fue el caso de los conjuntos seston/MOP y Clo *a*/fluorescencia). La comparación de la bondad de ajuste entre los diferentes modelos anidados generados para cada variable de respuesta se realizó mediante la Devianza y el pseudo R². La selección del mejor modelo se hizo en base a la comparación de la bondad de ajuste y del índice AIC (Criterio de Información de Akaike).

Las diferencias globales entre zonas y estaciones del año en cuanto a las características ambientales fue evaluada mediante el test multivariado no paramétrico y de modo individual (por variable) con el test no paramétrico U de Mann-Whitney. Para determinar el efecto de la ICM en la abundancia dentro de cada zona de muestreo se realizó el test U de Mann-Whitney pareado entre la abundancia corregida por la ICM y sin corregir. Algunos análisis de la estructura comunitaria se realizaron con y sin considerar al grupo de noctilucas debido a que son parte del mesozooplankton pero no del metazooplankton; estos organismos aparecen ocasionalmente en densidades extremadamente altas y su presencia puede tener un peso muy fuerte en los patrones resultantes. En estos casos se presentan resultados con y sin considerar a este grupo particular. El análisis de datos completo se llevó a cabo utilizando el software R [135].

3. RESULTADOS

3.1. Caracterización ambiental de la playa La Aguada

El comportamiento de las distintas variables ambientales en función de la zona y estación del año se muestran en la figura 7. La columna de agua en ZL se encontró mezclada en su totalidad en ambos períodos de muestreo, por lo que el valor característico de las variables se obtuvo como el promedio de los valores hasta los dos metros de profundidad (i.e., profundidad de arrastre).

En primavera la temperatura (T) osciló entre 15.2 y 19.1 °C mientras que en otoño la variabilidad fue menor con un rango de 19.2 – 20.2 °C. Por su parte, la salinidad se situó en el rango de 26.8 – 32.1 y 24.5 – 31.6 en primavera y otoño, respectivamente.

El contenido medio de Clo a fue de 1.3 ± 0.7 y $1.3 \pm 0.6 \mu\text{g L}^{-1}$ ($\pm$ desvío estándar) en ZR y ZL respectivamente, excluyendo los máximos de 7.5 y 10.8 $\mu\text{g L}^{-1}$ observados en el muestreo del 05/04/22 y que coinciden con los máximos de fluorescencia (Fluor; URF). Los Pha mostraron valores medios de $0.9 \pm 0.7 \mu\text{g L}^{-1}$ en ZR y $0.7 \pm 0.4 \mu\text{g L}^{-1}$ en ZL. La proporción Clo a:Pha fue generalmente entre 1 y 3, con valores medios en el rango de 0.5 - 23 y 1.3 - 37, para ZR y ZL respectivamente. Los máximos se corresponden con los valores atípicos (outliers) de Clo a.

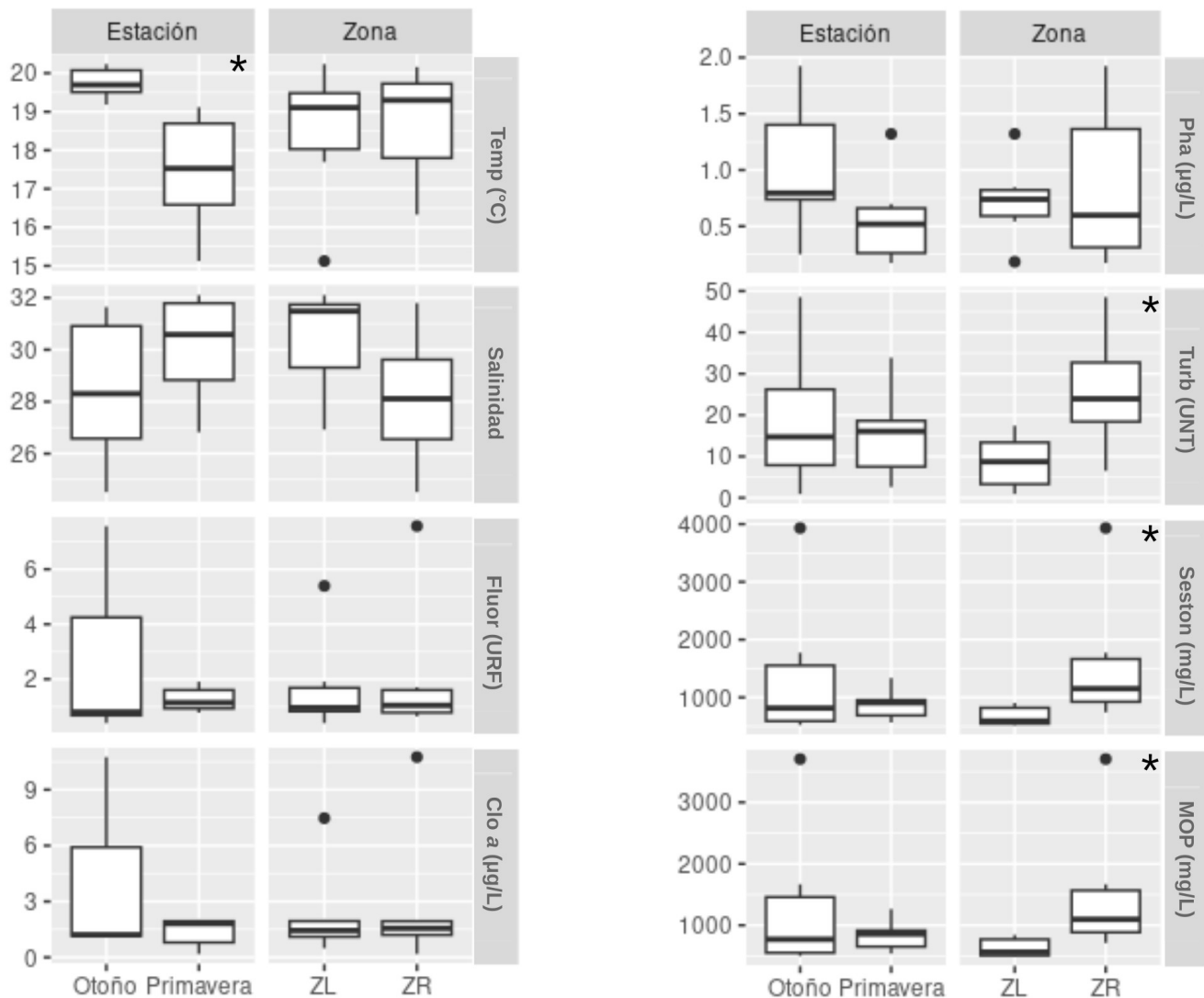


Figura 7. Boxplot de las variables ambientales por zona y estación del año. Se destacan con asterisco variables con diferencias significativas (U de Mann-Whitney, $p < 0.05$). Los puntos indican valores atípicos (outliers). ZR: zona de rompiente, ZL: zona litoral adyacente, Temp: temperatura, Fluor: fluorescencia en Unidades relativas de fluorescencia (URF), Turb: turbiedad en Unidades nefelométricas de turbiedad (UNT), Clo a: clorofila a, Pha: feopigmentos, MOP: materia orgánica particulada.

El rango de turbiedad fue de 6.5 – 48.6 y 0.9 – 17.4 UNT, en ZR y ZL respectivamente. Por su parte, la concentración de seston y MOP en ZR se ubicó en 743 – 3933 y 712 – 3705 mg L⁻¹ respectivamente, mientras que en ZL varió en un rango de 522 – 904 y 500 – 845 mg L⁻¹. Los máximos observados para estas variables corresponden a ZR durante el muestreo del 21/04/22.

La temperatura difirió estacionalmente (U de Mann-Whitney, $p < 0.05$) siendo mayor en otoño que en primavera. La comparación global entre zonas mostró diferencias en cuanto a las características ambientales (nrmv; ANOVA type test, $p < 0.05$). En particular, las zonas de la playa se diferenciaron por mayores niveles de turbiedad, concentración de seston y MOP (U de Mann-Whitney, $p < 0.05$) en ZR respecto de ZL. Dichas variables se correlacionaron positivamente entre sí ($VIF > 5$). El resto de las variables no presentó diferencias significativas entre zonas o estaciones.

En relación a la playa, el parámetro de Dean estimado en primavera y otoño fue de 11 y 9.3 respectivamente, lo que indica un estado morfodinámico de playa disipativa ($\Omega > 5$). El ancho de playa varió entre 49 y 35 metros, la pendiente fue suave ($< 0.5\%$) y hubo dominio de arenas finas (0.145 ± 0.006 mm; 81.8 - 93.3%) muy bien seleccionadas.

Las condiciones hidrodinámicas y meteorológicas previstas para el área de estudio tomados como referencia para cada día de muestreo se presentan en el Anexo 3.

3.2. Descripción de la comunidad de zooplancton

Estructura

Durante el período de estudio se registraron un total de 57 taxa entre especies, géneros y en algunas ocasiones, individuos clasificados en categorías taxonómicas superiores (Anexo 4). De éstos, 33 taxones corresponden a la fracción del holoplancton (57.9 %), 14 al meroplancton (24.5 %) y 10 al plancton adventicio (17.5 %). A modo general la comunidad de zooplancton – excluyendo a las noctilucas - se conformó por holoplancton ($79.95 \pm 21.45\%$) > meroplancton ($13.37 \pm 9.28\%$) > plancton adventicio ($6.67 \pm 7.31\%$) (Fig. 8, Anexo 5). Dentro del holoplancton, los copépodos representaron en promedio el $93.31 \pm 7.31\%$ de los individuos con 28 taxa registrados. Los siguieron los cladóceros ($2.63 \pm 3.61\%$), urocordados (i.e., *Oikopleura* sp., $1.91 \pm 3.62\%$), misidáceos ($1.01 \pm 2.49\%$) y cnidarios ($0.64 \pm 1.51\%$), mientras que poliquetos planctónicos (i.e., *Tomopteris* sp.) y quetognatos, cuando presentes, mostraron abundancias relativas bajas (próximas o menores al 1 %).

El meroplancton estuvo compuesto principalmente por balanos (estadio nauplio y larva cypis) y larvas de bivalvos (49.91 ± 22.76 y $26.73 \pm 26.98\%$, respectivamente), y en menor medida por larvas de gasterópodos, poliquetos y medusas (e.g., *Obelia* sp.). El resto de los organismos del meroplancton presentó abundancias relativas generalmente próximas o menores al 1 % (e.g., zoeas de decápodos). Los foraminíferos fueron el grupo dominante dentro del plancton adventicio ($40.42 \pm 40.53\%$) seguido por copépodos harpacticoides, ostrácodos, isópodos y anfípodos. Individuos del orden Cumacea estuvieron presentes un

sólo día de muestreo (13/10) conformando el 100 % de plancton adventicio registrado en ZL. La mayoría de los taxones de este grupo se encontraron esporádicamente. La comunidad de copépodos estuvo conformada por los órdenes Calanoida (59.91 ± 14.41 %) > Cyclopoida (21.53 ± 17.31 %) > Harpacticoida (0.47 ± 0.78 %). Dentro de esta comunidad, el 47.38 ± 35.22 % fueron individuos adultos y el 34.94 ± 21.43 % estadíos copepodito. El porcentaje restante correspondió a estadíos nauplio (17.70 ± 17.77 %).

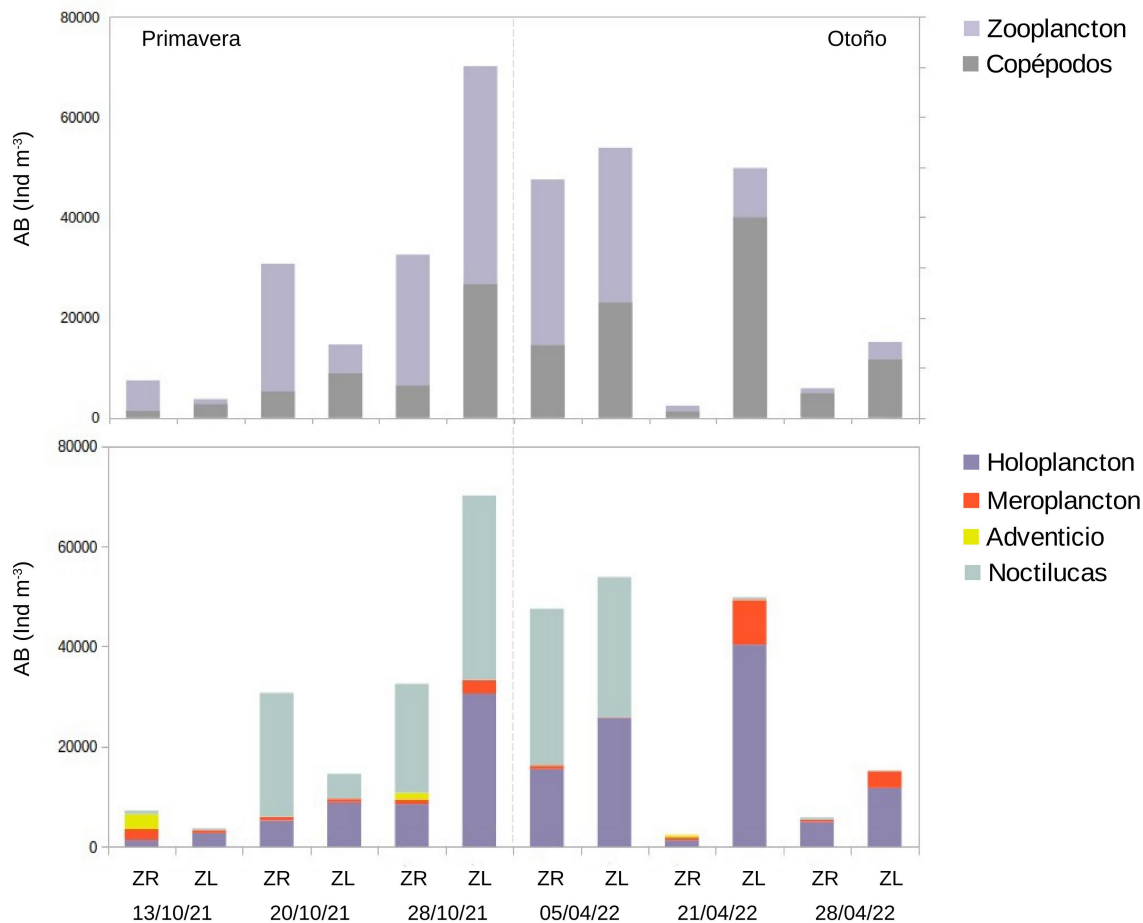


Figura 8. Abundancia (ind m⁻³) por zona y día de muestreo de la comunidad de zooplancton y de copépodos (superior), y por grupos de acuerdo a su ciclo vital (inferior). ZR: zona de rompiente, ZL: zona litoral adyacente. La línea punteada separa los períodos de primavera y otoño.

La variación en la composición y la abundancia de las especies de copépodos dominantes (consideradas en su estadio adulto) por zona durante primavera y otoño se muestra en la figura 9.

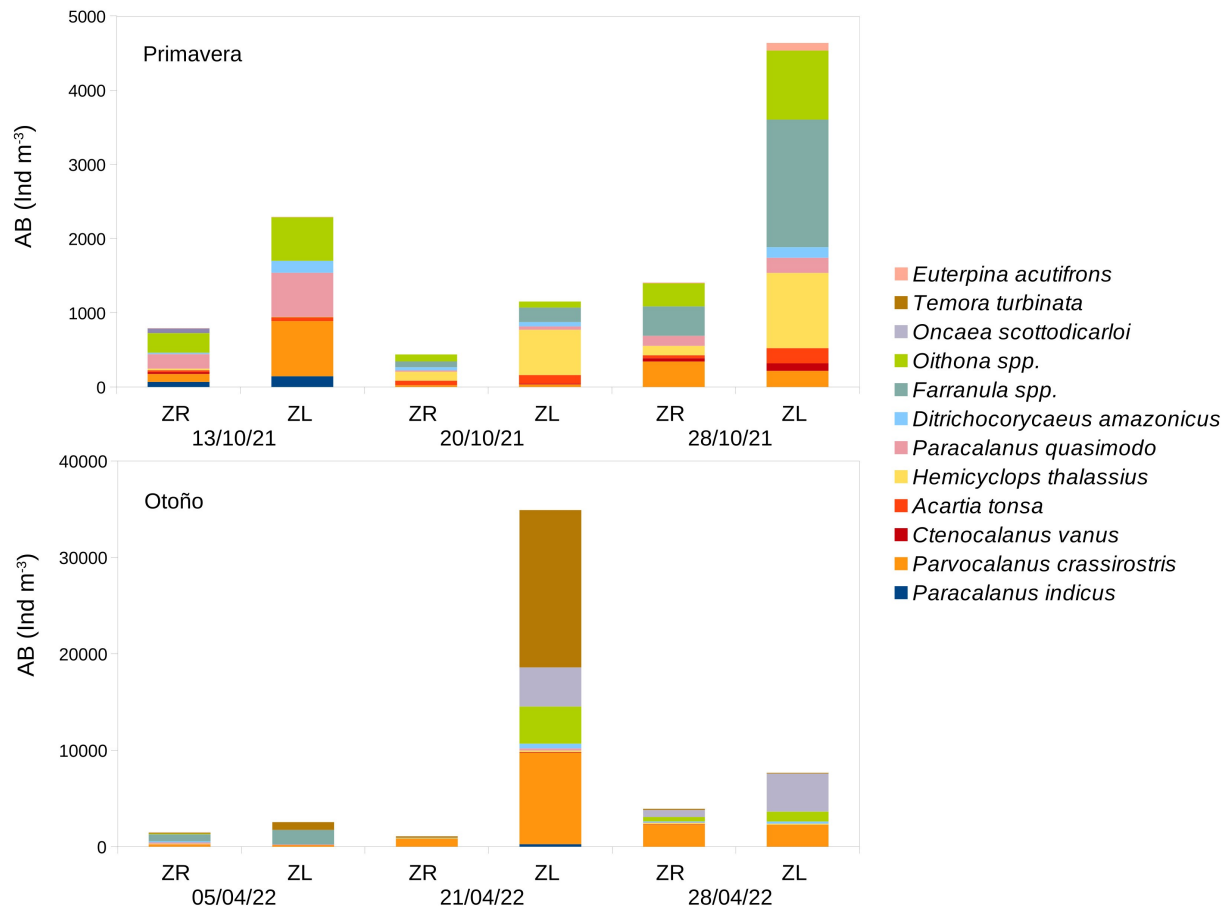


Figura 9. Abundancia (AB, ind m⁻³) de las principales especies de copépodos (estadio adulto) por zona y día de muestreo durante primavera y otoño. ZR: zona de rompiente, ZL: zona litoral adyacente.

En primavera las especies más abundantes fueron *Farranula spp.* (399 ± 663) > *Oithona spp.* (359 ± 332) > *Hemicyclops thalassius* (316 ± 408) > *Parvocalanus crassirostris* (245 ± 272) > *Paracalanus quasimodo* (199 ± 208 ind m⁻³). Mientras que en otoño la comunidad estuvo dominada por *Temora turbinata* ($2925 \pm 6,561$) > *P. crassirostris* (2541 ± 3546) > *Oncaea scottodicalloi* (1468 ± 1989) > *Oithona spp.* (902 ± 1492) > *Farranula spp.* (371 ± 621 ind m⁻³). Existieron diferencias significativas entre estaciones del año en la composición de la comunidad de copépodos (npmv; ANOVA type test, $p < 0.05$). En concordancia con esto, el índice de diversidad de Simpson (λ) para esta comunidad presentó variación estacional, siendo mayor en primavera (0.85 ± 0.06) respecto al otoño (0.62 ± 0.19) (GLM: Gamma – link = id, $R^2 = 0.31$, $p < 0.05$).

De forma global la abundancia de la comunidad de zooplancton (incluyendo noctilucas) de La Aguada se situó en 27792 ± 23025 ind m^{-3} con extremos de 2378 (ZR) y 70106 (ZL). Cuando las noctilucas fueron excluidas la abundancia total en ZR varió entre 2378 y 16235 con un promedio de 7933 ± 4884 ind m^{-3} , mientras que en ZL osciló entre 3338 y 49338 con un promedio de 22744 ± 16951 ind m^{-3} (Fig. 8). La abundancia de zooplancton - con noctilucas - no mostró diferencias significativas entre zonas o estaciones, observándose una alta variabilidad y una tendencia al incremento en ZL. Sin embargo, cuando las noctilucas se excluyeron del análisis se evidenció una mayor abundancia en ZL respecto de ZR (GLM; Gamma – link = log, $R^2 = 0.35$, $p < 0.05$) (Fig. 10).

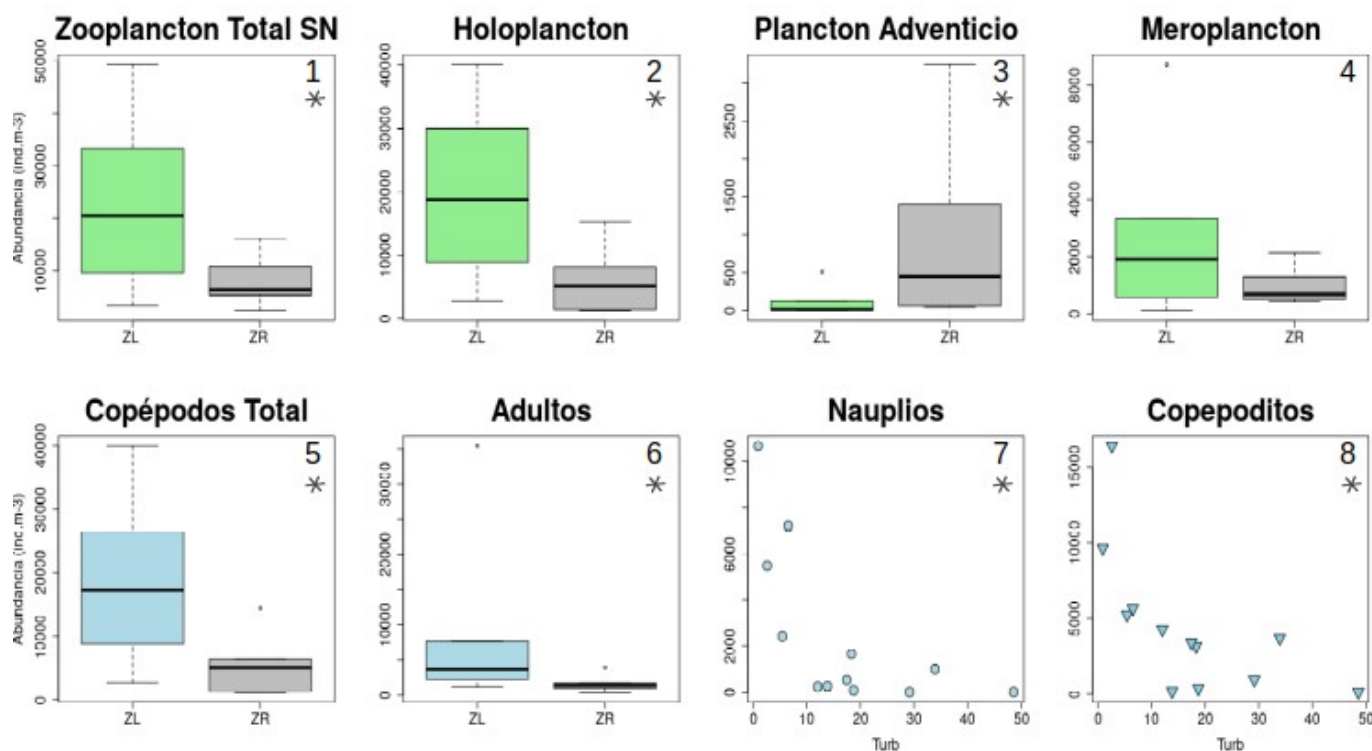


Figura 10. Abundancia (ind m^{-3}) por zona (1-6) y en función de la turbiedad (7-8) para algunos de los principales agrupamientos de la comunidad de zooplancton. (*): ajuste de modelos lineales generalizados ($p < 0.05$). SN: sin noctilucas, ZR: zona de rompiente, ZL: zona litoral adyacente, Turb: turbiedad.

Por otro lado, la abundancia promedio de holoplancton y plancton adventicio en ZR fue de 6018 ± 5211 y 943 ± 1235 , mientras que en ZL se ubicó en 19865 ± 14333 y 113 ± 200 ind m^{-3} , respectivamente. El meroplancton tuvo valores medios de 972 ± 650 en ZR y $2766 \pm 3,224$ ind m^{-3} en ZL (Fig. 8). Se observó un mayor desvío para este grupo en ZL debido a un máximo de abundancia (8724 ind m^{-3}) ocurrido durante el otoño, donde dominaron los estadios larvales de bivalvos (6251 ind m^{-3}) y cirripedios (2005 ind m^{-3}). La abundancia de

holoplancton y plancton adventicio mostró diferencias significativas entre zonas, no así el meroplancton (Fig. 10). Hubo una disminución de la abundancia de holoplancton en ZR (GLM; Gama – link = log, $R^2 = 0.32$, $p < 0.05$), mientras que por el contrario, el plancton adventicio se incrementó en esa zona (GLM; Normal – link = id, $R^2 = 0.38$, $p < 0.05$). Además, sobre la abundancia de holoplancton se observó un efecto positivo de la temperatura y la salinidad, y un efecto negativo de la turbiedad (GLM; Gamma – link = log, $R^2 = 0.95$, $p < 0.05$). No se evidenció influencia de las variables ambientales sobre la abundancia de plancton adventicio y meroplancton.

La abundancia total de copépodos mostró igual comportamiento que el holoplancton (Fig. 8). En ZR se ubicó entre 1216 y 14426 con un promedio de $5582 \pm 4827 \text{ ind m}^{-3}$. En ZL varió entre 2675 y 39949 con un valor medio de $18756 \pm 13689 \text{ ind m}^{-3}$. La variable ZR influyó negativamente sobre su abundancia (GLM; Gamma - link = log, $R^2 = 0.34$, $p < 0.05$) observándose una disminución respecto a ZL en todos los muestreos (Fig. 10). De hecho, ZR presentó una abundancia $26 \pm 21.5 \%$ más baja en promedio. Asimismo, la turbiedad tuvo un efecto negativo, mientras que la temperatura y la salinidad influyeron positivamente (Gamma - link = log, $R^2 = 0.95$, $p < 0.05$).

Los valores promedio de abundancia para el orden Calanoida fueron de 3061 ± 1984 y $11263 \pm 10194 \text{ ind m}^{-3}$, en ZR y ZL respectivamente. Para Cyclopoida se ubicaron en 833 ± 677 y $4205 \pm 4228 \text{ ind m}^{-3}$. La abundancia de copépodos calanoides y cyclopoides difirió entre zonas con una influencia negativa de ZR (GLM; Gamma – link = log, $R^2 = 0.40$, $p < 0.05$ y Gamma – link = log, $R^2 = 0.41$, $p < 0.05$, respectivamente). Además, la abundancia de Calanoida fue afectada negativamente por la turbiedad, mientras que la temperatura influyó de modo positivo (GLM; Gamma – link = log, $R^2 = 0.64$, $p < 0.05$). Los copépodos harpacticoides no mostraron diferencias significativas de abundancia entre zonas y el valor general promedio fue $22 \pm 28 \text{ ind m}^{-3}$.

En cuanto a los estadíos, la abundancia de copépodos adultos se ubicó en 1613 ± 1236 y 8976 ± 13170 , la de copepoditos en 2311 ± 2211 y 6518 ± 5744 , y la de estadíos nauplio en 1658 ± 2800 y $3262 \pm 4149 \text{ ind m}^{-3}$, para ZR y ZL respectivamente (Fig. 11). Aunque existe una tendencia a la disminución en ZR para todos los estadíos, sólo la abundancia de copépodos adultos varió entre zonas de modo significativo, siendo menor en ZR respecto a ZL (GLM; Gamma – link = log, $R^2 = 0.42$, $p < 0.05$). Sin embargo, se evidenció una reducción de la abundancia de copepoditos y nauplios en función del aumento de la turbiedad (GLM; Normal – link = log, $R^2 = 0.63$, $p < 0.05$ y Normal – link = id, $R^2 = 0.60$, $p < 0.05$, respectivamente) (Fig. 10).

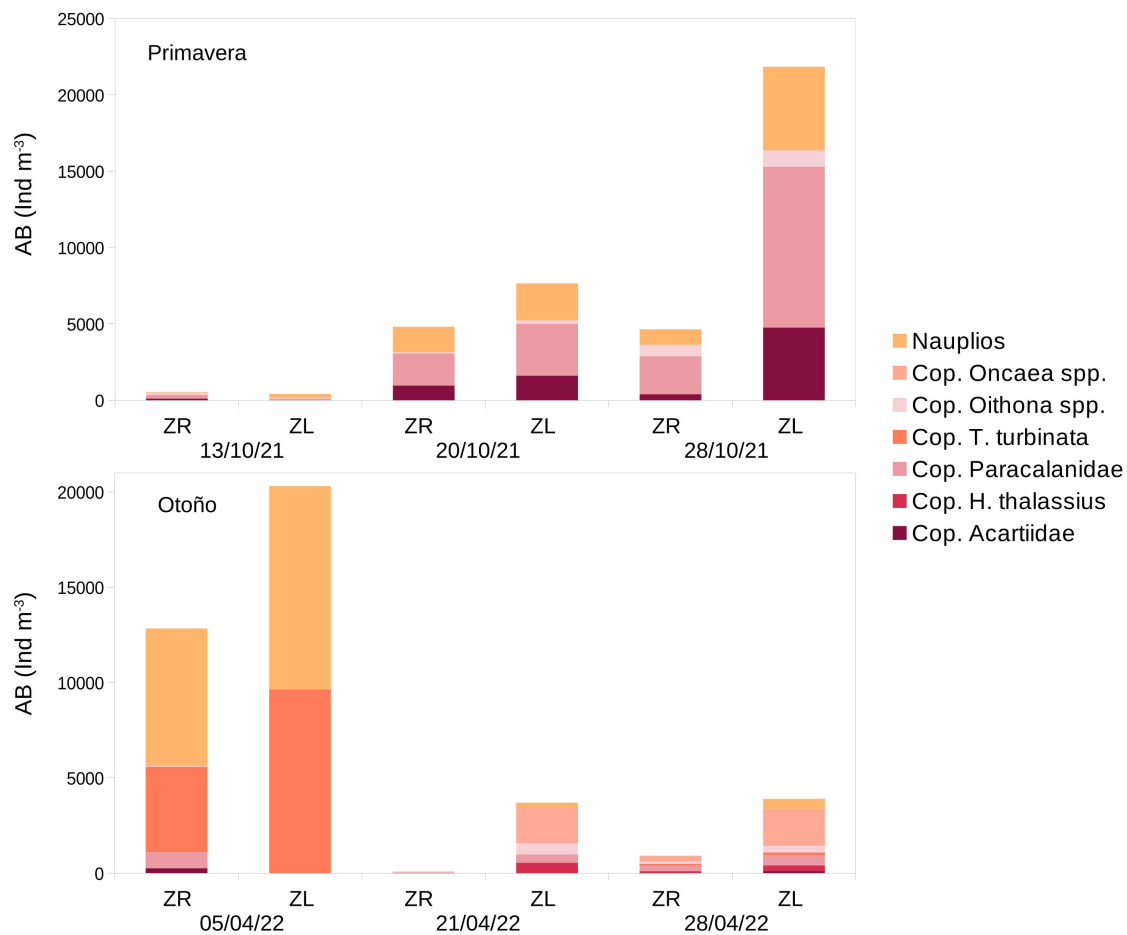


Figura 11. Abundancia (AB, ind m⁻³) de estadíos nauplio y copepodito por zona y día de muestreo durante primavera y otoño. ZR: zona de rompiente, ZL: zona litoral adyacente.

La composición (i.e., taxonomía) y las abundancias relativas según orden, estadio y estrategia de vida de las comunidades de zooplancton y de copépodos, no difirió significativamente entre zonas. Esto fue corroborado además por la ausencia de diferencias significativas entre los índices de diversidad estimados (S , H' , λ , J') y valores bajos de los índices de disimilitud de Sørensen ($dS_{\text{or}} \approx 0.25$) (Tablas 4 y 5). Para los copépodos dS_{or} estuvo compuesta casi en igual magnitud por el componente de anidamiento ($dS_{\text{or_SIM}}$, la disimilitud entre comunidades se origina por diferencias en la riqueza) y de recambio ($dS_{\text{or_SNE}}$, diferenciación en la composición de especies que implica la sustitución de unas por otras), mientras que para el zooplancton $dS_{\text{or_SNE}}$ tuvo una mayor contribución.

El índice de disimilitud de Bray-Curtis (cuantitativo) indicó comunidades medianamente disímiles entre zonas ($dB_C \approx 0.5$) para zooplancton y copépodos (Tabla 5). En la comunidad de zooplancton esta disimilitud se explicó en igual magnitud por el componente de gradiente

(dBC – gra, abundancia de las especies disminuye de un sitio a otro; i.e., algunos individuos se pierden de un sitio a otro sin que sean sustituidos) y de variación balanceada de las especies (dBC-bal, la abundancia de algunas especies disminuye de un sitio a otro en la misma magnitud en que la abundancia de otras aumenta). En la comunidad de copépodos, las diferencias se debieron principalmente al componente de gradiente de abundancia. La información que se desprende de estos índices concuerda con lo encontrado en el análisis detallado de la abundancia en las comunidades.

Tabla 4. Índices de diversidad promedio ($\pm$ desvío estándar) por zona para la comunidad de zooplancton y de copépodos. ZR: zona de rompiente, ZL: zona litoral adyacente, S: riqueza taxonómica, H': índice de Shannon-Weaver, λ : índice de Simpson, J': equitatividad de Pielou.

Zooplancton				
	S	H'	λ	J'
ZR	27.83 $\pm$ 3.49	1.56 $\pm$ 0.74	0.63 $\pm$ 0.23	0.46 $\pm$ 0.21
ZL	23.83 $\pm$ 5.34	1.59 $\pm$ 0.42	0.75 $\pm$ 0.12	0.50 $\pm$ 0.13
Copepoda				
ZR	14.50 $\pm$ 2.07	1.38 $\pm$ 0.31	0.79 $\pm$ 0.12	0.51 $\pm$ 0.10
ZL	12.00 $\pm$ 3.46	1.20 $\pm$ 0.41	0.72 $\pm$ 0.25	0.49 $\pm$ 0.16

Tabla 5. Índices de diversidad promedio ($\pm$ desvío estándar) para la comunidad de zooplancton y de copépodos. Diversidad beta (β): índice de disimilitud de Sørensen ($d_{Sør}$) con los componentes de anidamiento ($d_{Sør_SIM}$) y de recambio ($d_{Sør_SNE}$), e índice de Bray-Curtis (d_{BC}) compuesto por disimilitud de gradiente (d_{BC-gra}) y variación balanceada de la abundancia (d_{BC-bal}).

Zooplancton					
β, $d_{Sør}$	$d_{Sør_SIM}$	$d_{Sør_SNE}$	β, d_{BC}	dBC – gra	dBC -bal
0.27 $\pm$ 0.11	0.07 $\pm$ 0.07	0.20 $\pm$ 0.09	0.54 $\pm$ 0.26	0.30 $\pm$ 0.21	0.24 $\pm$ 0.20
Copepoda					
0.24 $\pm$ 0.11	0.10 $\pm$ 0.11	0.135 $\pm$ 0.08	0.53 $\pm$ 0.25	0.42 $\pm$ 0.27	0.10 $\pm$ 0.11

Proporción de sexos

En la Tabla 6 se muestran los valores mínimo, máximo y promedio de la proporción de sexos (machos:hembras) para las principales especies que presentaron datos suficientes para su análisis (i.e., presentes como mínimo en una estación del año, en los tres días muestreados y con representación en ambas zonas). No hubo diferencia entre zonas; se encontraron diferencias significativas únicamente para *Oithona* sp. entre estaciones, con una disminución de la proporción de sexos en primavera (GLM; Normal – link = id, $n = 11$, $R^2 = 0.40$, $p < 0.05$). El promedio en dicha estación fue de 0.08 ± 0.09 mientras que en otoño se situó en 0.53 ± 0.44 . Por otra parte, para las especies *Ditrichocorycaeus amazonicus* y *Parvocalanus crassirostris* se observaron valores atípicos (máximos en ambas zonas, pero menores en ZL) durante la primavera, en los muestreos del 20/10/21 y 28/10/21, respectivamente. Al excluir dichos valores los promedios se ubicaron en 0.66 ± 0.70 para *D. amazonicus* y 0.17 ± 0.14 para *P. crassirostris*.

Tabla 6. Proporción de sexos (machos:hembras) para las especies dominantes de copépodos. DE: desvío estándar.

	Mínimo	Máximo	Promedio $\pm$ DE
<i>Acartia tonsa</i>	0.05	3.23	1.05 ± 0.95
<i>Ditrichocorycaeus amazonicus</i>	0.00	6.00	1.75 ± 2.16
<i>Hemicyclops thalassius</i>	0.00	1.75	1.04 ± 0.56
<i>Paracalanus quasimodo</i>	0.00	1.00	0.31 ± 0.36
<i>Parvocalanus crassirostris</i>	0.00	2.50	0.52 ± 0.82
<i>Oithona</i> sp.	0.00	1.13	0.28 ± 0.37
<i>Temora turbinata</i>	0.16	0.65	0.40 ± 0.19

Con elevada frecuencia - todos los días excepto el 20/10/21- se observaron individuos de la especie *P. crassirostris* denominados *intersex*. La abundancia relativa promedio de estos organismos en la población fue de 23.16 ± 28.36 % y no hubo diferencias significativas entre zonas. Los máximos ocurrieron en primavera el día 28/10, alcanzando valores de 58.8 y 82.3 % en ZR y ZL, respectivamente. Del mismo modo, fueron identificados organismos *intersex* para la especie *P. quasimodo* durante el muestreo del 13/10/21, representando el 3.64 y 12.20 % de la población en ZR y ZL, respectivamente.

Estado vital

La incidencia de copépodos muertos (ICM) global en ZR se situó en 32.32 ± 18.51 mientras que en ZL fue de 19.92 ± 13.00 % (Fig. 12). No hubo diferencias significativas entre zonas pero tendió a ser mayor en ZR respecto a ZL, tanto en la media global como en las comparaciones caso a caso: en cinco de seis casos se observó una mayor ICM en ZR. El máximo absoluto y el segundo mayor valor fueron registrados en ZR.

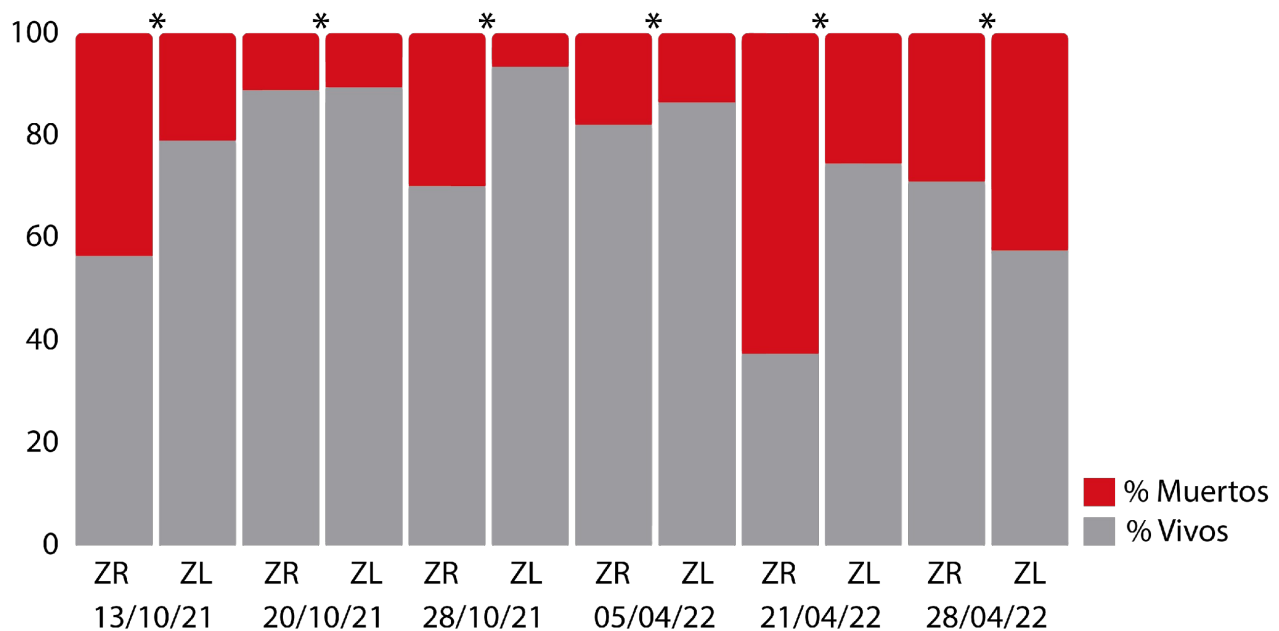


Figura 12. Incidencia de copépodos muertos (ICM, %) por día y zona de muestreo. (*): diferencias significativas entre la abundancia total y corregida por la ICM dentro de cada zona (U de Mann-Whitney pareado, p - valor < 0.05). ZR: zona de rompiente, ZL: zona litoral adyacente.

Al analizar el impacto dentro de cada zona hubo diferencias significativas entre la abundancia total y la abundancia corregida por la ICM (U de Mann-Whitney – pareado, $p < 0.05$). En copépodos calanoides la ICM promedio en ZR fue de 20.2 ± 16.05 , en cyclopoides fue de 38.74 ± 22.04 y en harpacticoides de 75.00 ± 18.88 %. En ZL los promedios se ubicaron en 19.06 ± 14.60 , 23.24 ± 13.20 y 57.38 ± 24.83 %, para calanoides, cyclopoides y harpacticoides, respectivamente. No hubo diferencias significativas entre zonas ni estaciones en la ICM de los distintos órdenes de copépodos. No obstante, para el orden Cyclopoida se evidenció un aumento de la ICM con la turbiedad (GLM; Normal - link = id, $R^2 = 0.66$, $p < 0.05$).

3.3. Tasas fisiológicas

Un modelo conceptual con la información resumida de las tasas fisiológicas registradas para cada especie y estadio por zona se presenta en la figura 17 al final de esta sección. Asimismo, el Anexo 6 contiene los valores (promedio, máximo y mínimo por zona) correspondientes a biomasa y tasas calculados por especie, estadio y/o grupo analizado. En varios casos las tasas cuantificadas difirieron significativamente entre zonas, aunque estas diferencias no fueron sistemáticas para todas las tasas ni especies analizadas.

Acartia (Acanthacartia) tonsa

Para esta especie se comparó un total de 15 observaciones (n), 10 correspondientes a ZL y 5 a ZR. La tasa de producción de huevos promedio (TPH; $h\ H^{-1}\ d^{-1}$) fue de 29.17 ± 8.48 en ZR y 23.73 ± 26.45 en ZL. La tasa de crecimiento (TPH específica, d^{-1}) mostró valores promedio de 0.186 ± 0.070 y 0.158 ± 0.166 , en ZR y ZL respectivamente. Tanto la TPH como la tasa de crecimiento no se vieron afectadas significativamente por la variable zona (Fig. 13).

La fluorescencia entérica del día de muestreo 28/10 estuvo en ambas zonas por debajo del límite de detección. Los datos de fluorescencia entérica en ZR para esta especie corresponden a este único día, por lo que la tasa de herbivoría (TH) estimada para esa zona tendió a cero. En ZL los promedios estimados (correspondientes a los días de muestreo 13 y 28/10) fueron $0.58 \pm 0.72\ ng\ Clo\ a\ eq\ ind^{-1}\ d^{-1}$ y $0.012 \pm 0.017\ d^{-1}$, para TH y TH específica respectivamente. En cuanto a la tasa de producción de pellets (TPP; $p\ H^{-1}\ d^{-1}$), *A. tonsa* produjo un promedio de 8.78 ± 2.40 en ZR y 28.71 ± 15.71 en ZL. La TPP específica asociada se ubicó en $0.015 \pm 0.005\ d^{-1}$ y $0.069 \pm 0.061\ d^{-1}$ en ZR y ZL, respectivamente. Las tasas de consumo variaron en función del ambiente. ZR tuvo un efecto negativo sobre TH y TH específica (npmv; ANOVA type test, $p < 0.05$ con efecto relativo $ZL = 0.75 - ZR = 0.25$, en ambos casos) así como sobre la TPP y TPP específica (GLM; Gamma - link = log, $R^2 = 0.57$ y $R^2 = 0.49$ respectivamente, $p < 0.05$) (Fig. 13). El número de datos fue insuficiente para evaluar efectos de variables ambientales por GLM.

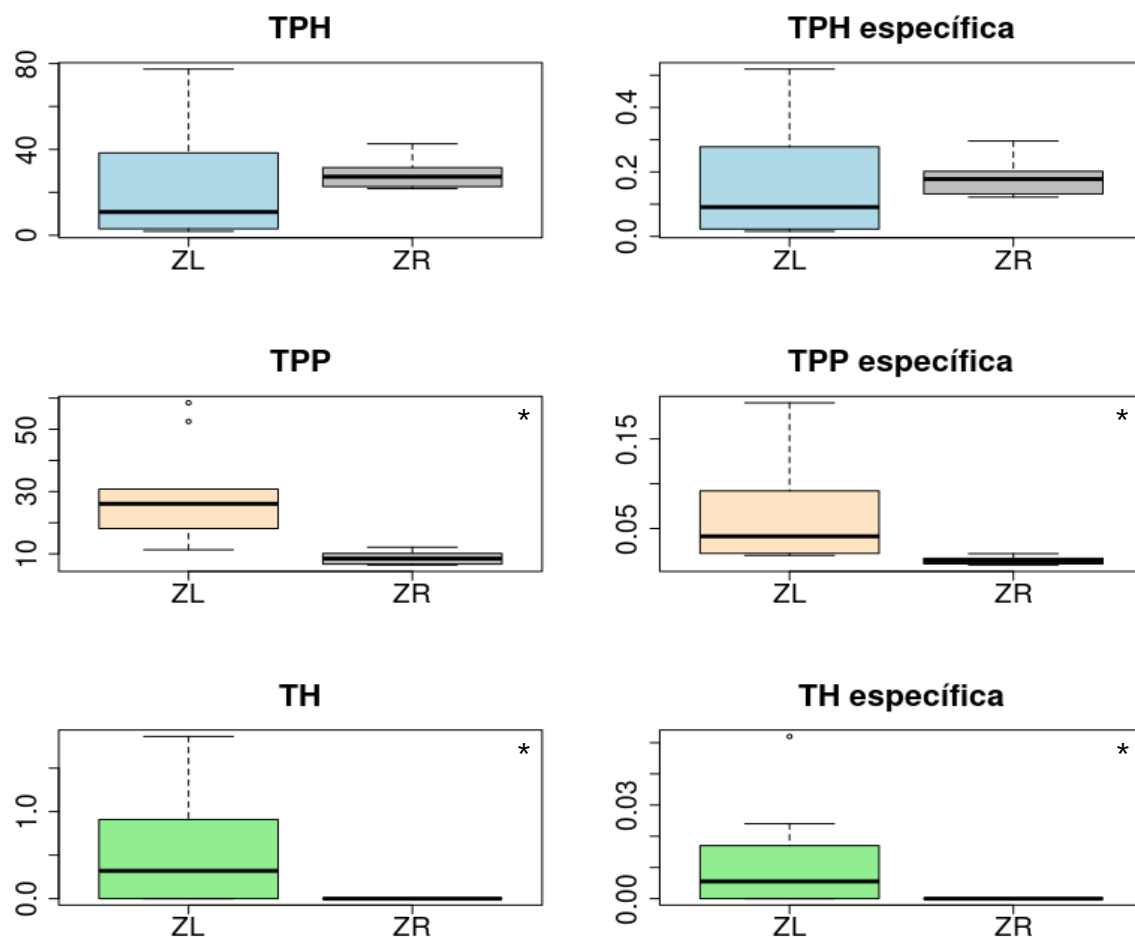


Figura 13. Tasas fisiológicas por zona de muestreo para la especie *Acartia tonsa*. TPH: tasa de producción de huevos (h H⁻¹ d⁻¹); TPP: tasa de producción de pellets (p H⁻¹ d⁻¹); TH: tasa de herbivoría (ng Clo a eq ind⁻¹ d⁻¹). Las tasas específicas están expresadas en d⁻¹. (*): ajuste de modelos lineales generalizados y/o significancia de test paramétrico/no paramétrico.

Paracalanus quasimodo

Para la evaluación de la TPH, la tasa de crecimiento y la TPP se comparó un conjunto de 10 observaciones, mientras que para la TH se utilizaron 8, todos correspondientes a un único día de muestreo y distribuidos de modo equitativo entre ZR y ZL. *P. quasimodo* mostró una TPH (h H⁻¹ d⁻¹) de 9.61 ± 2.11 en ZR y 5.26 ± 1.92 en ZL. La tasa de crecimiento (d⁻¹) correspondiente fue de 0.058 ± 0.014 y 0.033 ± 0.008 . En este caso, ambas tasas difirieron entre zonas con un efecto positivo del ambiente de ZR (GLM; Normal – link = id, $R^2 = 0.59$ y $R^2 = 0.61$ respectivamente, $p < 0.05$) (Fig. 14).

Por otro lado, la TH (ng Clo a eq ind⁻¹ d⁻¹) mostró valores de 0.201 ± 0.241 y 1.362 ± 0.931 , con tasas específicas promedio de 0.006 ± 0.005 d⁻¹ y 0.021 ± 0.012 d⁻¹, para ZR y ZL respectivamente. En el ambiente de rompiente la TPP fue de 42.51 ± 15.66 p H⁻¹ d⁻¹ y tasa específica de 0.113 ± 0.028 d⁻¹, mientras que en ZL las mismas fueron 20.75 ± 18.88 p H⁻¹ d⁻¹ y 0.06 ± 0.068 d⁻¹ (Fig. 14). TH disminuyó en ZR mientras que la TPP aumentó (T test, $p < 0.05$ y GLM; Normal - link = id, $R^2 = 0.40$, $p < 0.05$, respectivamente). Las tasas específicas siguieron el mismo patrón en ambos casos, sin embargo los modelos y test realizados llegaron a p-valores próximos (< 0.1) pero no menores a 0.05 probablemente debido a la presencia de valores atípicos (outliers) (Fig. 14). El número de datos fue insuficiente para evaluar efectos de variables ambientales por GLM.

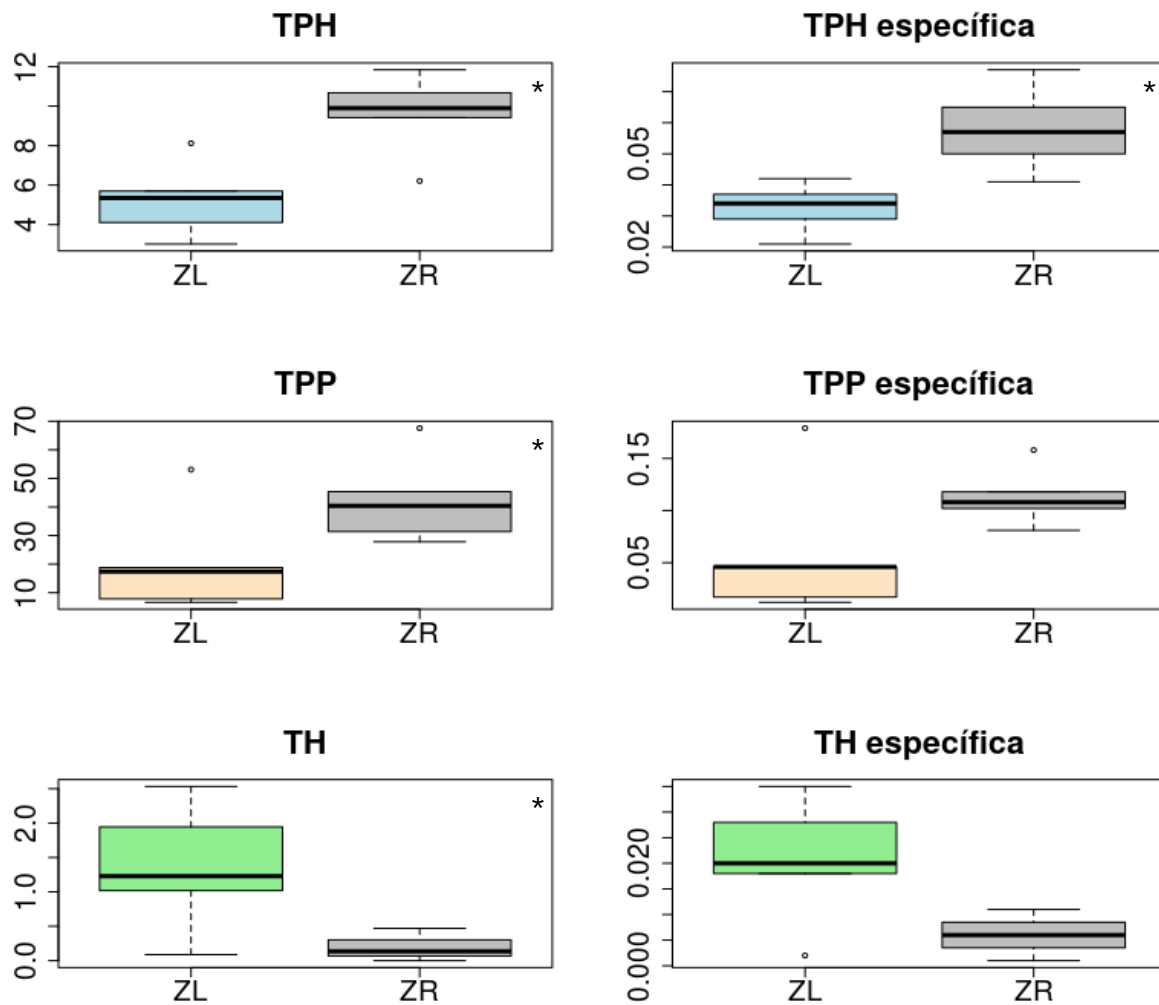


Figura 14. Tasas fisiológicas por zona de muestreo para la especie *Paracalanus quasimodo*. TPH: tasa de producción de huevos (h H⁻¹ d⁻¹); TPP: tasa de producción de pellets (p H⁻¹ d⁻¹); TH: tasa de herbivoría (ng Clo a eq ind⁻¹ d⁻¹). Las tasas específicas están expresadas en d⁻¹. (*): ajuste de modelos lineales generalizados y/o significancia de test paramétrico/no paramétrico.

Temora turbinata

El número total de observaciones para los estadios adultos fue de 27 (15 en ZL y 12 en ZR). La TPH ($\text{h H}^{-1} \text{d}^{-1}$) presentó un valor medio de 1.31 ± 2.59 en ZR y 1.96 ± 3.06 en ZL, con sus respectivas tasas específicas promedio de $0.007 \pm 0.014 \text{ d}^{-1}$ y $0.014 \pm 0.022 \text{ d}^{-1}$. En cuanto a las tasas de consumo, la TPP y TPP específica fue de $45.76 \pm 20.56 \text{ p H}^{-1} \text{d}^{-1}$ y $0.114 \pm 0.070 \text{ d}^{-1}$ en ZR, y de $37.22 \pm 16.45 \text{ p H}^{-1} \text{d}^{-1}$ y $0.087 \pm 0.036 \text{ d}^{-1}$ en ZL. La TH ($\text{Clo a eq ind}^{-1} \text{d}^{-1}$) y TH específica (d^{-1}) presentaron valores de 2.12 ± 2.30 y 0.016 ± 0.015 en ZR, y de 3.42 ± 4.52 y 0.025 ± 0.036 en ZL, respectivamente (Fig. 15).

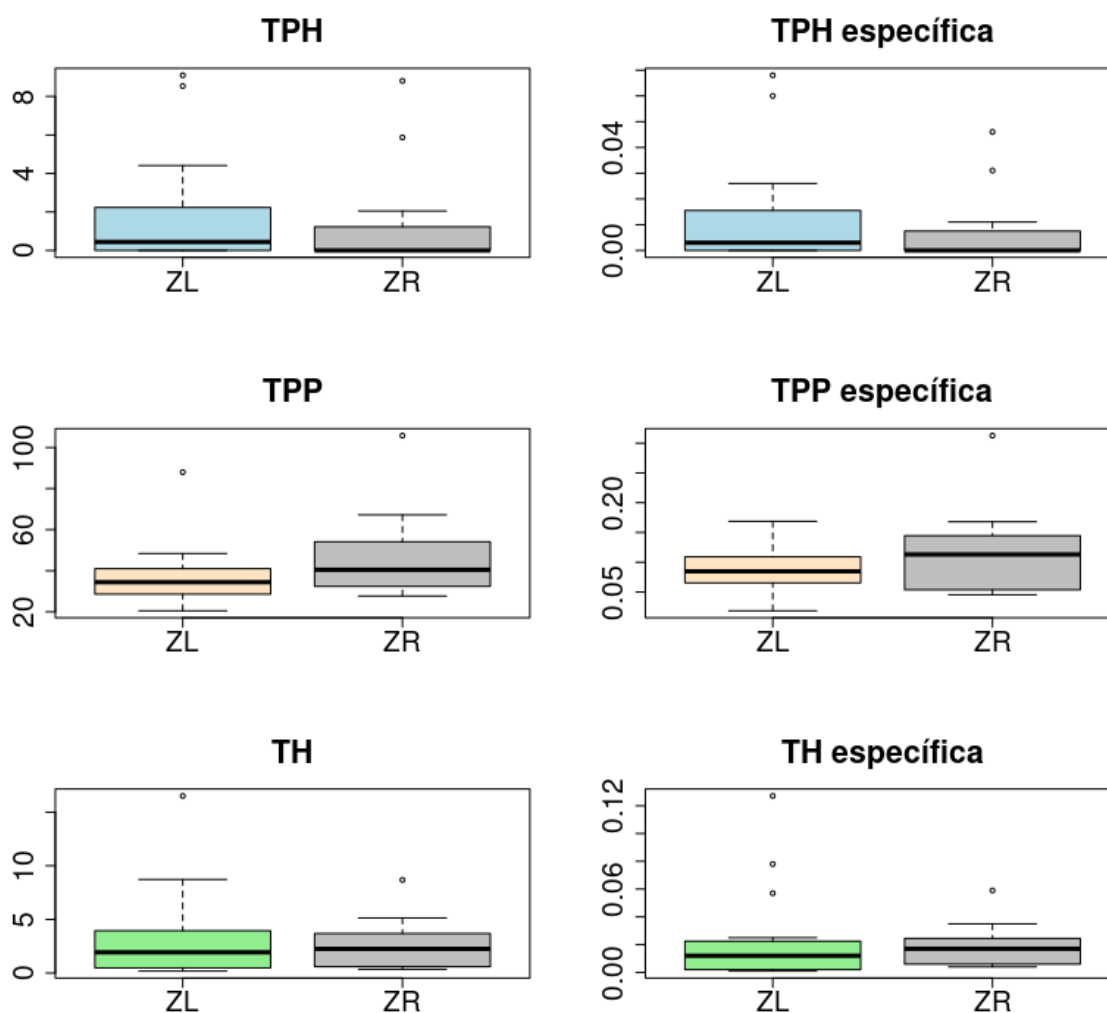


Figura 15. Tasas fisiológicas por zona de muestreo para la especie *Temora turbinata*. TPH: tasa de producción de huevos ($\text{h H}^{-1} \text{d}^{-1}$); TPP: tasa de producción de pellets ($\text{p H}^{-1} \text{d}^{-1}$); TH: tasa de herbivoría ($\text{ng Clo a eq ind}^{-1} \text{d}^{-1}$). Las tasas específicas están expresadas en d^{-1} . No existió ajuste de modelos lineales generalizados y/o significancia de test paramétrico/no paramétrico.

Los adultos de esta especie no mostraron diferencias significativas entre zonas para ninguna de las tasas analizadas. Asimismo, en base a los modelos estadísticos realizados (GLM), las distintas variables ambientales (i.e., salinidad, temperatura, turbiedad y Clo a) no mostraron influencia sobre las tasas vitales.

Por su parte, las tasas de herbivoría evaluadas en copepoditos de esta misma especie fueron 0.87 ± 0.58 ng Clo a eq ind⁻¹ d⁻¹ y 0.014 ± 0.013 d⁻¹ en ZR, mientras que en ZL se situaron en 1.91 ± 2.36 ng Clo a eq ind⁻¹ d⁻¹ y 0.013 ± 0.013 d⁻¹ (Fig. 16a).

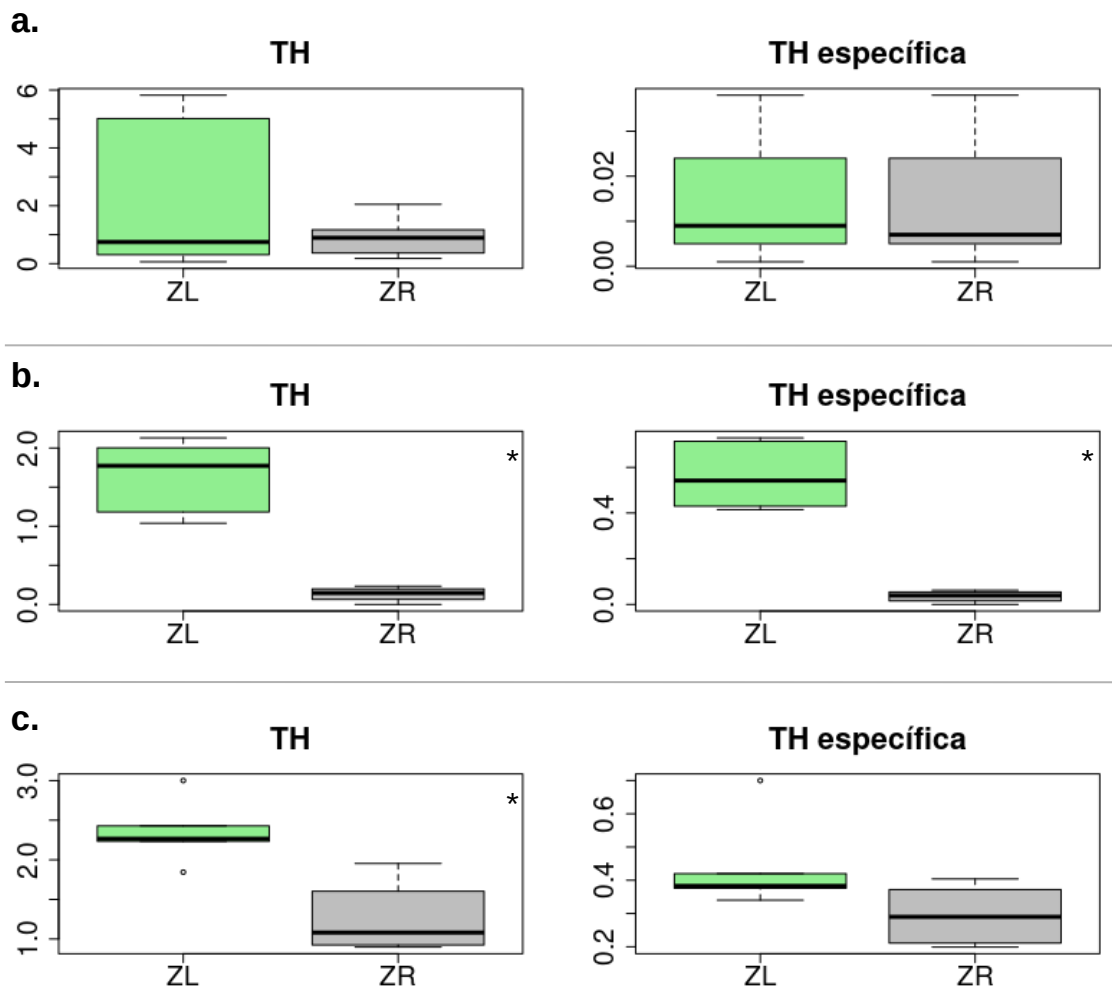


Figura 16. Tasa de herbivoría (TH, ng Clo a eq ind⁻¹ d⁻¹) por zona de muestreo en copepoditos de *Temora turbinata* (a), copepoditos del orden Calanoida (b) y nauplios (c). Las tasas específicas están expresadas en d⁻¹. (*): ajuste de modelos lineales generalizados y/o significancia de test paramétrico/no paramétrico.

Al igual que en los estadíos adultos, no hubo diferencias significativas entre zonas ($n = 24$, 14 y 10 en ZL y ZR respectivamente). Sin embargo, se evidenció una correlación positiva entre la TH y la concentración de Clo a (GLM; Gamma - link = log, $R^2 = 0.63$, $p < 0.05$). De hecho, en ZL se observaron los máximos de TH asociados a concentraciones máximas de Clo a durante el muestreo del 05/04/22. Asimismo, la TH específica aumentó con la salinidad, el contenido de Clo a y la turbiedad (GLM; Gamma - link = log, $R^2 = 0.63$, $p < 0.05$). Por otra parte, la TH específica para adultos y copepoditos no difirió significativamente dentro de cada zona analizada.

Copépodos Calanoida: copepoditos y nauplios

Los copepoditos y nauplios analizados probablemente comprenden una mezcla de organismos del orden Calanoida de las familias Acartiidae, Paracalanidae y/o Clausocalanidae. El número de observaciones fue de 9 (4 en ZR y 5 en ZL) y 10 (5 en ZR y 5 en ZL) para copepoditos y nauplios, respectivamente, correspondientes al muestreo del 20/10/21.

Para los copepoditos los valores medios de la TH y TH específica fueron de 0.13 ± 0.10 ng Clo a eq ind⁻¹ d⁻¹ y 0.035 ± 0.027 d⁻¹ en ZR, y de 1.62 ± 0.49 ng Clo a eq ind⁻¹ d⁻¹ y 0.566 ± 0.150 d⁻¹ en ZL, respectivamente. Ambas tasas mostraron diferencias significativas entre zonas con una clara disminución en ZR (GLM; Normal – link = Id, $R^2 = 0.90$ y $R^2 = 0.91$ respectivamente, $p < 0.05$) (Fig. 16b).

El promedio de TH para los nauplios fue de 1.29 ± 0.47 ng Clo a eq ind⁻¹ d⁻¹ en ZR mientras que en ZL aumentó a 2.36 ± 0.42 ng Clo a eq ind⁻¹ d⁻¹, asociadas a TH específicas de 0.295 ± 0.092 d⁻¹ y 0.444 ± 0.146 d⁻¹, respectivamente. La TH se vio afectada negativamente por ZR (GLM; Normal – link = Id, $R^2 = 0.64$, $p < 0.05$), sin embargo la tasa específica no difirió significativamente entre zonas aunque tendió a ser menor en ZR (Fig. 16c).

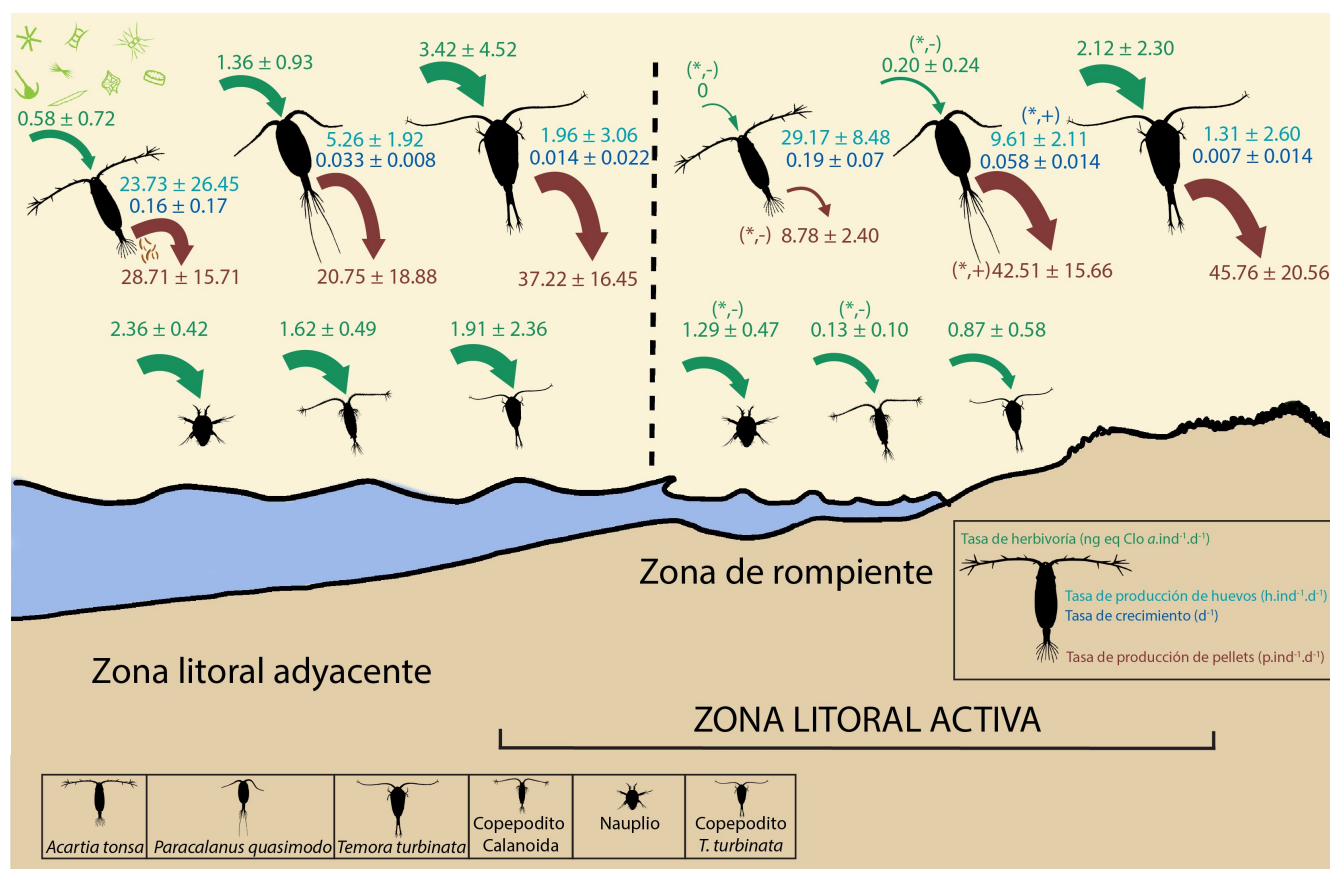


Figura 17. Modelo conceptual de las tasas metabólicas promedio ($\pm$ desvío estándar) para las principales especies y estadios de copépodos por zona de muestreo. (*): ajuste de modelos lineales generalizados y/o significancia de test paramétrico/no paramétrico; (+): efecto positivo, (-): efecto negativo. Modificado de McLachlan y Defeo [38].

3.4. Flujos poblacionales

La información resumida de los flujos de C registrados para cada especie y grupo por zona se presenta como modelo conceptual en la figura 19. El Anexo 6 contiene además los valores (promedio, máximo y mínimo por zona) correspondientes a biomasa, tasas y flujos calculados por especie, estadio y/o grupo analizado. Se observaron efectos significativos de la zona de rompiente sobre varios de los flujos estimados para las diferentes poblaciones, con valores mayores registrados sistemáticamente en ZL.

Para *A. tonsa*, el flujo poblacional promedio de C ($\mu\text{gC m}^{-3} \text{d}^{-1}$) como TPP se ubicó en 2.95 ± 1.03 y 45.18 ± 29.95 , mientras que el correspondiente a la TH fue nulo y de 1.34 ± 1.90 , para ZR y ZL, respectivamente. En cuanto al flujo como TPH, el promedio se ubicó en 37.63 ± 14.14 y $351.78 \pm 440.68 \mu\text{gC m}^{-3} \text{d}^{-1}$ en ZR y ZL, respectivamente. Se observó una disminución en ZR de los flujos de C como TPH, TPP y TH (Fig. 18).

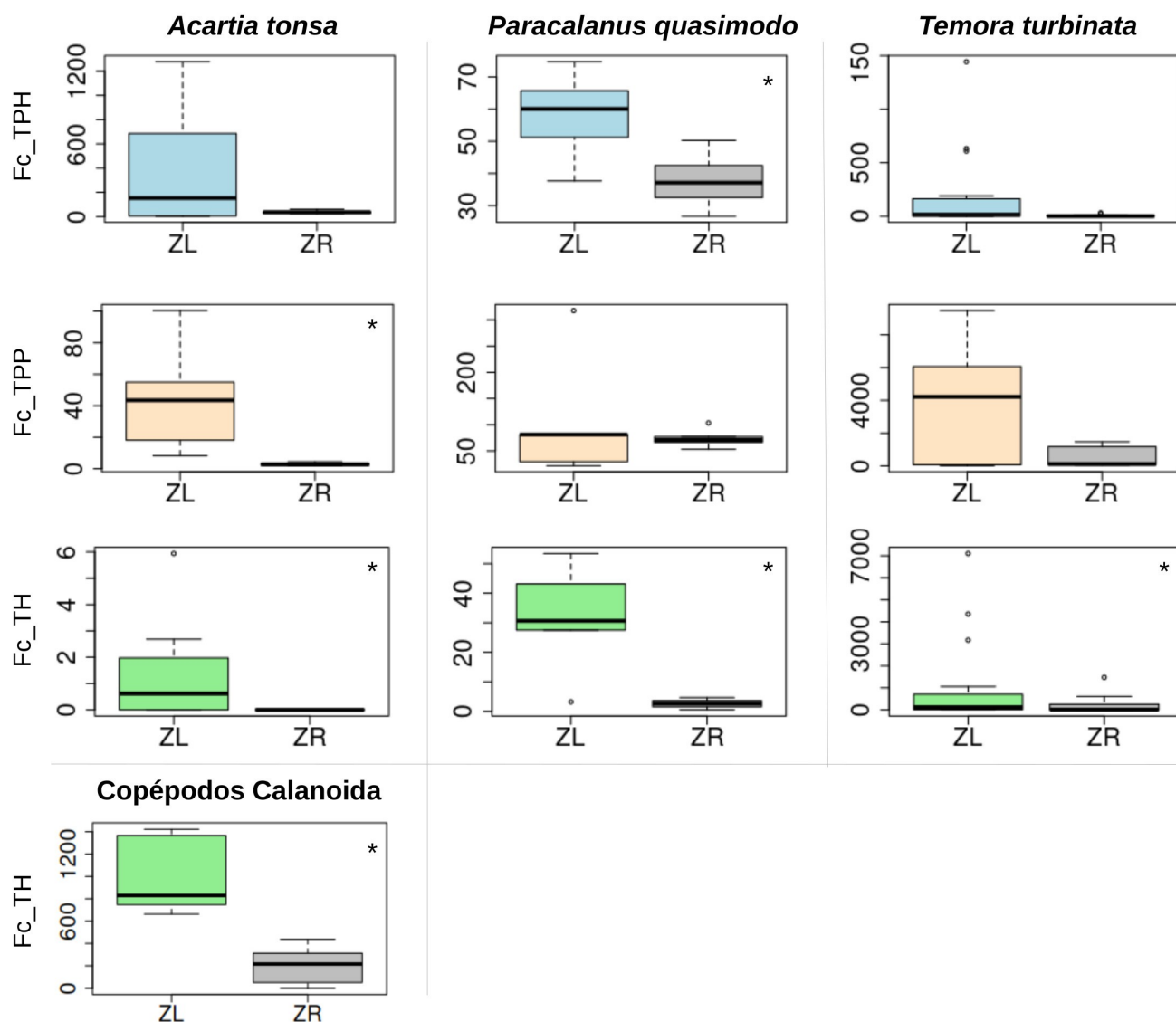


Figura 18. Flujos de C ($\mu\text{gC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$) por respuesta y zona para las especies y grupos de copépodos analizados. F_c_TPH: flujo como tasa de producción de huevos; F_c_TPP: flujo como tasa de producción de pellets; F_c_TH: flujo como tasa de herbivoría. (*): ajuste de modelos lineales generalizados y/o significancia de test paramétrico/no paramétrico.

Las diferencias entre zonas fueron significativas para los flujos por TPP y TH (GLM; Gamma – link = id, $R^2 = 0.75$, $p < 0.05$ y npmv - ANOVA type test, $p < 0.05$ con efecto relativo ZL = 0.75 - ZR = 0.25, respectivamente). Para el flujo como TPH, a pesar de no encontrarse diferencias significativas, existió una disminución en ZR. En este caso, los datos corresponden a dos días para ZL (13/10 y 28/10) y uno para ZR (28/10) no habiendo podido realizar una comparación equilibrada zona a zona. De hecho, los valores de TPH específica de ZL del 13/10 fueron muy bajos respecto a aquellos de la misma zona del 28/10,

generando una fuerte dispersión en los datos. Al evaluar el flujo como TPH excluyendo dicha fecha, las diferencias entre zonas son significativas (GLM; Gamma – link = log, $R^2 = 0.91$, $p < 0.05$).

En el caso de *P. quasimodo*, los valores medios de flujo como TPH ($\mu\text{gC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$) fueron de 37.79 ± 9.06 en ZR y 57.87 ± 14.18 en ZL. Por su parte, el flujo herbívoro en ZR se situó en $2.60 \pm 2.08 \mu\text{gC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ y en $31.58 \pm 18.92 \mu\text{gC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ en ZL. El flujo como TPP tuvo un promedio de 74.21 ± 18.57 y $106.25 \pm 121.46 \mu\text{gC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$, en ZR y ZL respectivamente (Fig. 18). Excepto el flujo de C como TPP, el resultante de la TPH y TH difirió entre zonas con una disminución en ZR (GLM; Normal – link = id, $R^2 = 0.47$ y Gamma - link = log, $R^2 = 0.61$ respectivamente, $p < 0.05$).

Los valores correspondientes al flujo herbívoro de *T. turbinata*, estimado a partir de las TH específicas de los estadios adultos y copepoditos tomados conjuntamente, fueron 124.63 ± 341.58 y $869.33 \pm 1608.27 \mu\text{gC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ en ZR y ZL, respectivamente. Por su parte, el flujo asociado a la TPP fue $485.07 \pm 571.86 \mu\text{gC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ en ZR y $3798.45 \pm 3271.40 \mu\text{gC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ en ZL. El promedio de flujo como TPH se ubicó en 4.84 ± 9.34 y $206.71 \pm 402.71 \mu\text{gC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ para ZR y ZL, respectivamente (Fig. 18). Se observó una reducción del flujo como TH en ZR (nrmv; ANOVA type test, $p < 0.05$ con efecto relativo ZL = 0.76 - ZR = 0.24) así como una influencia positiva de las variables ambientales (i.e., temperatura, salinidad, turbiedad y Clo a) (GLM; Gamma – link = log, $n = 51$, $R^2 = 0.93$, $p < 0.05$). El flujo asociado a la TPP mostró una disminución en ZR aunque esta no fue significativa. No se encontraron diferencias significativas entre zonas en el flujo de C producto de la TPH, sin embargo fue altamente variable y mostró una tendencia a la disminución en ZR.

Por otra parte, el flujo herbívoro en ZR y ZL para la población de copépodos calanoides en su conjunto fue de 194.04 ± 165.02 y $984.72 \pm 300.00 \mu\text{gC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$, respectivamente (Fig. 18). Existió una disminución del flujo como TH en ZR (GLM; Normal – link = id, $R^2 = 0.74$, $p < 0.05$). Este flujo poblacional corresponde al día 20/10 y fue calculado a partir de las TH específicas de los estadios copepodito y nauplio del orden Calanoida.

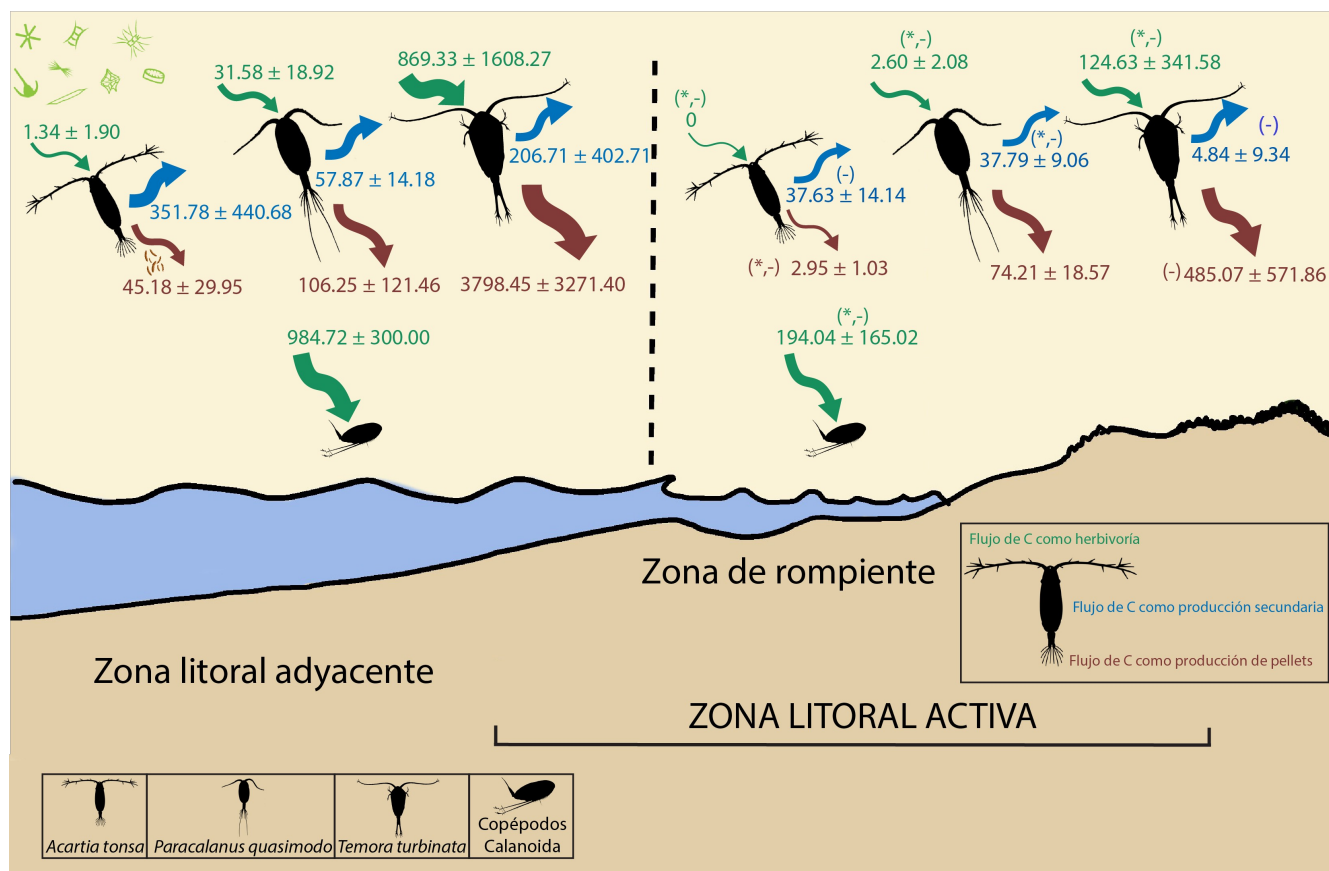


Figura 19. Modelo conceptual de los flujos poblacionales promedio ($\pm$ desvío estándar) para las principales especies y estadios de copépodos por zona de muestreo. Los flujos de C están expresados $\mu\text{gC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$. (*): ajuste de modelos lineales generalizados y/o significancia de test paramétrico/no paramétrico; (+): efecto positivo, (-): efecto negativo. Modificado de McLachlan y Defeo [38].

3.5. Flujos comunitarios

Los flujos de C comunitarios fueron estimados en base a los resultados obtenidos para *T. turbinata* (05/04/22) y Copépodos Calanoida (20/10/21) de acuerdo a la definición previa de representatividad mayor al 80 % de la abundancia comunitaria. De este modo, el flujo comunitario herbívoro ($\mu\text{gC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$) estimado a partir de *T. turbinata* fue de 858.65 ± 537.41 en ZR y $2.568.46 \pm 2.067.91$ en ZL, y se redujo en ZR (GLM; Gamma - link = id, $R^2 = 0.27$, $p < 0.05$). El correspondiente a los copépodos calanoides coincide con los flujos herbívoros poblacionales mencionados previamente y también difirió entre zonas. El flujo comunitario asociado a la TPH fue cero en ZR y $275.29 \pm 319.93 \mu\text{gC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ en ZL, con una reducción significativa en la rompiente (npmv; ANOVA type test, $p < 0.05$ con efecto relativo ZL = 0.8 – ZR = 0.2). Por último, el flujo de C por TPP ($\mu\text{gC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$) para la comunidad se ubicó en 1259.31 ± 125.12 y 5249.84 ± 2614.08 , para ZR y ZL respectivamente, disminuyendo en la zona de rompiente (GLM; Gamma - link = id, $R^2 = 0.84$, $p < 0.05$).

4. DISCUSIÓN

Características físicas y ambientales de la playa La Aguada

La playa de La Aguada presenta un estado morfodinámico claramente disipativo. Durante esta investigación el parámetro de Dean se ubicó muy por encima del umbral establecido para playas disipativas (i.e., $\Omega > 5$) y aún por encima de lo reportado en estudios previos en esta misma playa [98,106,107], lo que indicaría una evolución hacia condiciones de mayor disipación de la energía de la ola. Esta evolución concuerda con lo observado por Ortega *et al.* [136] en la playa Barra del Chuy y playas del sur de Brasil (véase [136]) que intensificaron sus características disipativas (aumento del oleaje, ancho de playa, zona de lavado y parámetro de Dean, y disminución de la pendiente), probablemente asociado a un incremento en la intensidad de los vientos del sur y frecuencia de tormentas del SE [103,105,137].

Las temperaturas observadas en primavera (15.2 - 19.1 °C) y otoño (19.2 - 20.2 °C) se ajustaron a valores esperados en playas de zonas templadas y/o subtropicales de la región que oscilan entre los 15 y 19 °C (e.g., [63,69]). La diferencia estacional observada en este trabajo puede asociarse a la ocurrencia de temperaturas levemente más elevadas durante el mes de abril (19.20 - 20.24 °C). Este rango coincide con el de playas subtropicales (e.g., otoño en playa Tramandaí en Río Grande del Sur, Brasil; [69]) y se asemeja a valores de verano en playas de zonas templadas (e.g., Monte Hermoso, Argentina; [63]). La salinidad se ubicó dentro del rango observado previamente para el área y en particular para esta playa [98,107]. En concordancia con lo esperado, ambas zonas de la playa se diferenciaron por una mayor turbiedad, contenido de seston y materia orgánica particulada en la rompiente respecto al litoral adyacente, lo que se interpreta como resultado de la mayor disipación de energía en la rompiente. Distintos patrones de circulación del agua en la zona de oleaje pueden además concentrar alimentos particulados en suspensión, como detritos y fitoplancton [38]. De acuerdo a los antecedentes disponibles, la turbiedad (6.5 - 48.6 UNT) se encontró dentro de lo registrado en la zona de rompiente de distintas playas arenosas. Por ejemplo, en playas de Carolina del Norte (EEUU) se ubicó por debajo de los 30 UNT con un pico de 89.7 UNT asociado al dragado del área [62], mientras que en aguas costeras de Pehuen Co (Argentina) estuvo entre 24 y 64 UNT [138]. El contenido de seston de ambas zonas (522 - 904 mg L⁻¹ en ZL y 743 - 3933 mg L⁻¹ en ZR) fue muy elevado en comparación con otras playas de arena disipativas. En particular, ZR presentó concentraciones medias de hasta casi un orden de magnitud mayores respecto a lo observado en playas como Monte Hermoso y Pehuen Có, cuyos valores han oscilado entre 10 y 445 mg L⁻¹ [63,64,139]. Al igual que en Monte Hermoso [139] la concentración de seston no mostró variación estacional. La concentración de MOP siguió el mismo patrón que el seston. Los valores

fueron muy altos en ambas zonas (500 - 845 mg L⁻¹ en ZL y 712 - 3705 mg L⁻¹ en ZR), particularmente en la zona de rompiente, y tampoco se detectaron variaciones estacionales. Por otro lado, el mayor contenido de sedimentos en ZR, resultado principalmente de la resuspensión por acción de las olas, fue acompañado por el aumento de la MOP que representó casi la totalidad de la fracción de seston (superior al 90%). Esto coincide con lo observado en la zona de rompiente de Pehuen C6, en particular durante los meses de verano e invierno [64].

La concentración de Clo a no difirió entre ZR y ZL, sugiriendo una alta conectividad entre ambas zonas. En ZR los niveles de Clo a fueron moderados (0.2 – 10.8 µg L⁻¹) en relación a otras zonas de rompiente de playas templadas disipativas [63,64,67,68,139]. Por ejemplo, en las ya citadas playas de Pehuen C6 y Monte Hermoso, ha oscilado entre 2.5 y 17 µg L⁻¹, y entre 0.05 y 9.16 µg L⁻¹, respectivamente [63,64,139]. Al igual que en La Aguada, en estos sitios no se observaron patrones estacionales claros. Esta falta de estacionalidad también se ha visto en playas subtropicales cercanas como Tramandaí, donde las concentraciones de Clo a resultaron muy variables, entre >1 µg L⁻¹ y máximos por encima de 100 µg L⁻¹ [69,76].

En resumen, La Aguada se caracteriza como una playa disipativa con condiciones ambientales intermedias entre las típicamente observadas en playas templadas y subtropicales.

Estructura de la comunidad de zooplancton

La mayoría de los trabajos llevados a cabo en playas de arena han utilizado redes de tamaño de poro de entre 200 y 300 µm [e.g., 61,63-69,76], mientras que unos pocos usan redes similares a la empleada en el presente trabajo (e.g., 150 y 120 µm) [e.g., 62,75,77]. La utilización de un mayor tamaño de poro genera sesgos en la caracterización de la estructura comunitaria por la subestimación de los estadíos larvales y juveniles, y adultos de organismos de pequeño tamaño, en particular de los copépodos [63,64,67]. Por ejemplo, la colecta con redes de 120 y 300 µm en la zona de rompiente de una playa tropical (Fortaleza, NE de Brasil) resultó en diferencias significativas en la estructura comunitaria del zooplancton, con una mayor abundancia y diversidad en la red de 120 µm, independientemente del período de muestreo y de la estación (seca o lluviosa) [75]. Por tanto, el uso de redes de entre 200 y 300 µm es cuestionable para evaluar la estructura de esta comunidad. Se resalta la necesidad de estandarizar el tamaño de poro de las redes empleadas en estudios de zooplancton de playas arenosas, para que los registros de diversidad y estructura comunitaria sean comparables y representativos.

En nuestro caso, no hubo diferencias significativas en cuanto a la composición de las comunidades de zooplancton y de copépodos entre ZR y ZL. De hecho, ambas comunidades fueron muy similares - reflejado también en los índices de diversidad estimados (i.e., S , H' , λ , J' , y de disimilitud de Sørensen) - lo que sugiere una elevada conectividad entre ambos ambientes (e.g., [63,67,68,72]). A diferencia de lo observado en la rompiente de otras playas templadas [64,67,68], La Aguada no mostró variación estacional en la composición de la comunidad de zooplancton. Asimismo, el número de taxones registrados (57) fue mayor al generalmente reportado en playas templadas (33-39 taxones), subtropicales (33-81) y tropicales (39-51) [71,72,75] pese a que la riqueza específica probablemente haya sido subestimada dado que algunos organismos solo pudieron ser identificados a nivel de género o superior (principalmente meroplancton y adventicio). La distribución de taxones agrupados por estrategia de vida fue diferente a la registrada en otras zonas de rompiente templadas como las de Monte Hermoso y Pehuen C6, donde est6n m6s equilibradamente representados: una mayor contribuci6n de las fracciones meroplanct6nicas y adventicias en detrimento de la fracci6n holoplanct6nica que se sitúa entre el 30 y 40 % [63-67]. Nuevamente debe destacarse que las investigaciones citadas en general difieren en el tama1o de malla usado as6 como en el nivel de identificaci6n taxon6mica alcanzado para algunos grupos del zooplancton, lo que probablemente contribuya a la subestimaci6n de la riqueza total y contribuciones relativas de diferentes grupos. Los antecedentes vinculados a 6ndices de diversidad del zooplancton de playas es escaso. En La Aguada, la diversidad de Shannon promedio (H' ; 1.56 ± 0.74 bits.ind⁻¹) fue mayor que en la regi6n templada de Pehuen C6 (Argentina; $\sim 0.91 \pm 0.54$ bits.ind⁻¹) [65] y menor que en la playa tropical Ajuruteua (Brasil; entre 1.52 ± 0.29 y 3.0 ± 0.1 bits.ind⁻¹) [70-72]. En tanto la equitatividad (J' ; 0.46 ± 0.21) fue comparable a la observada en Ajuruteua (entre 0.4 en meses c6lidos y 0.8 en el invierno) [70,71].

Los copépodos dominaron la composici6n y la abundancia del holoplancton, tal como ocurre en otras zonas de rompiente (e.g., [63-66,70-72]), y en general para el metazooplancton marino. La riqueza espec6fica (28 taxones) fue superior a la de las playas templadas de Pehuen C6 y Monte Hermoso (7 - 14 taxones) [63,64,66] y tropicales de la regi6n amaz6nica de Brasil (21 - 23 taxones) [70-72], e inferior a la registrada en la playa subtropical de Tramanda6 (43 taxones) [69]. Al igual que en otras zonas de rompiente (e.g., [62,63,69,75]) los copépodos calanoides fueron los m6s abundantes y diversos, seguidos por ciclopoideos y harpacticoides. La gran contribuci6n de los estadi6s larvarios (nauplios y copepoditos) tambi6n ha sido observada en otras zonas de rompiente de playas arenosas (e.g., [72,74,75]). A diferencia de la comunidad de zooplancton, la composici6n de la comunidad de copépodos mostr6 una clara variaci6n estacional, con mayor diversidad en primavera (reflejado en un mayor 6ndice de diversidad de Simpson, λ) respecto al oto1o. Un patr6n similar se observ6 en la playa de Tramanda6 [69] donde la diversidad de Shannon fue mayor en primavera y verano, y los m6nimos ocurrieron en oto1o. A pesar de estas diferencias, en la

zona de rompiente existió en ambas estaciones dominancia de especies de pequeño tamaño, lo que ha sido observado en otras playas (e.g., [62,75]).

La abundancia de zooplancton total de ZR (2378 – 16235 ind m⁻³) resultó similar a la registrada en zonas de rompiente templadas como las reportadas en playas de Carolina del Norte (Estados Unidos) [62] y subtropicales/tropicales de Brasil [71,72,76], pero fue mayor a la encontrada en playas templadas de Argentina [63-65]. La diferencia principal en la estructura comunitaria del zooplancton entre zonas de La Aguada se dio por una disminución significativa de la abundancia en la zona de rompiente respecto al litoral adyacente. La frecuencia semanal de muestreos en la playa de La Aguada, permitió detectar fluctuaciones considerables en la abundancia a corto plazo en ambas zonas, que no se correlacionaron con ninguna de las variables ambientales analizadas. Este patrón subestacional podría resultar de las condiciones hidrodinámicas específicas en los días de muestreo, potenciando así la consideración de que en escalas de tiempo cortas la dinámica física del litoral, y en particular de la zona de rompiente, es más importante que la variación estacional. Dicho patrón es consistente con reportes de caídas en la abundancia de zooplancton asociadas con aumentos en la velocidad de la corriente litoral y altura de la ola (i.e., mayor energía) [64,67,68], y luego de eventos de tormenta que incrementan drásticamente las condiciones energéticas (altura de ola, velocidad de corrientes) en la zona de rompiente [65,66]. Al igual que la abundancia total de zooplancton, la abundancia de holoplancton y de copépodos (total y estadíos adultos) se redujo en la rompiente de La Aguada. En estos casos existió además un efecto negativo de la turbiedad, causalmente relacionada a las condiciones de energía en la rompiente, que también fue observado sobre la abundancia de los estadíos larvales (copepoditos y nauplios). Por el contrario, el plancton adventicio incrementó su abundancia en la rompiente de La Aguada (vs ZL), posiblemente debido a la resuspensión causada por la fuerte turbulencia (e.g., [63,76]). La menor abundancia de copépodos en ZR se ajusta a su caracterización como parte del holoplancton no residente de la zona de rompiente [38]. El término "residencia" indica una presencia regular, mientras que los no residentes tienen una ocurrencia muy variable. Su aparición esporádica en la zona de rompientes es vinculada a la advección por corrientes inducidas por viento, olas y mareas. La disminución de la abundancia de copépodos con el aumento de la turbulencia es consistente con hallazgos de varios estudios experimentales previos (e.g., [140] y referencias allí citadas). Aunque los copépodos pueden ser capaces de habituarse a los aumentos de turbulencia [141], ésta puede estimular mecánicamente las reacciones de respuesta de escape con un aumento del estrés metabólico, lo que conduce a una disminución de la abundancia y de la biomasa [86,89,91]. Se han reportado también otros cambios comportamentales, como el nado errático y el aumento de saltos, probablemente ajustando su comportamiento al intentar abandonar el área [81,85,141]. Esta disminución de la abundancia de zooplancton, y en particular de copépodos en la zona de rompiente tiene el potencial de influir de manera significativa en la magnitud de los flujos de C.

Proporción de sexos

Entre los copépodos es frecuente una proporción de sexos (machos:hembras) sesgada hacia las hembras [142]. Nuestros resultados no mostraron diferencias entre zonas y siguen esa tendencia general, pero también se observaron desvíos y alta variabilidad.

Las familias con proporciones sexuales sesgadas hacia las hembras incluyen Oithonidae, Clausocalanidae, Paracalanidae y Calanidae, y se caracterizan por poder reproducirse continuamente después de un solo apareamiento [142]. En concordancia, nuestros datos muestran un fuerte sesgo en *Oithona* spp. (0.28 ± 0.37) y en *P. quasimodo* (0.31 ± 0.36), donde tiende a ser levemente más alta que el rango reportado para paracalanídeos adultos en la naturaleza (0.1 – 0.45 principalmente para *Paracalanus*, véase [142]). En el caso de *Oithona* spp. existió variación estacional en la proporción de sexos, tal como ha sido documentado en distintas especies [9,142]. Las familias con proporciones sexuales menos sesgadas (comúnmente 0.5 – 1) incluyen Acartiidae y Temoridae, que requieren apareamientos múltiples (véase [142]). De acuerdo a esto, *T. turbinata* mostró valores por debajo de lo esperado (media de 0.40), mientras que para *A. tonsa* se ubicaron en general dentro y por encima del rango (media de 1.05). Por otra parte, para el género *Ditrichocorycaeus* (y familia Corycaeidae en general) la proporción de sexos esperada es próxima a 1 [143]. La observada en nuestro caso en *D. amazonicus* – sin considerar un máximo anómalo – estuvo dentro de lo reportado (media de 0.66).

En la naturaleza, las proporciones sexuales típicamente sesgadas (y altamente variables) hacia las hembras se explican a menudo por diferencias en la longevidad y mortalidad específicas por sexo y/o etapa, y variaciones en el crecimiento de la población (véase [142]). En general, los copépodos machos son menos tolerantes al estrés ambiental y viven por períodos más cortos que las hembras (e.g., [144-145]). Asimismo, el cambio de sexo en copépodos puede ser un mecanismo importante en la determinación de estas proporciones sesgadas (e.g., [142,146]) que son frecuentes en animales con determinación sexual ambiental [147]. En este sentido, el entorno alimentario (i.e., baja calidad y cantidad de alimento) está vinculado a la determinación del sexo y a la aparición de intersexualidad en copépodos [146,148-150]. Un ambiente trófico rico contribuiría a una mayor proporción de individuos que maduran como machos [149], por lo que en ambientes tróficos pobres se esperan proporciones sexuales sesgadas hacia las hembras [146]. De hecho, la variación estacional en la proporción sexual registrada en diversas especies puede estar relacionada con la cantidad y calidad de alimento (ver revisión de [149]). En ese sentido, las mayores concentraciones de Clo *a*, seston y MOP registradas en La Aguada durante el otoño respecto a la primavera, podrían explicar la mayor proporción sexual (más cantidad de machos) observada en ese período para *Oithona* spp.. Asimismo, el elevado porcentaje de individuos intersexuales de *P. crassirostris* y *P. quasimodo* - en menor medida -, podría responder a la

baja calidad/cantidad de alimento presente en primavera (e.g., [148,150-151]. Por ejemplo, Liang y Uye [151] observaron altas proporciones de adultos intersexuales (hasta un 23% de las hembras) en *Paracalanus* sp. (probablemente *P. quasimodo*) en un período de muestreo con niveles bajos de clorofila ($\sim 2 - 2,4 \mu\text{g L}^{-1}$) similares a los observados en La Aguada. A pesar de que la frecuencia de individuos intersexuales en las poblaciones naturales de la mayoría de los crustáceos es relativamente baja (menos del 1% de los individuos), en copépodos los porcentajes informados – como en nuestro caso – tienden a ser más elevados (10 – 41 %; véase [146]). Dado que las anomalías morfológicas en los intersexuales no siempre son obvias, puede haber una clasificación inadvertida de estos organismos como hembras normales o bien ser identificados erróneamente como otras o nuevas especies [146], subestimando su abundancia real. Estos individuos pueden tener un impacto significativo en la proporción sexual de la población según sean considerados hembras o machos [146]. En nuestro caso, la asignación de individuos *intersex* en la categoría hembras revertiría el sesgo observado hacia machos en primavera para *P. crassirostris*, lo que apoyaría la interpretación de una baja cantidad/calidad de alimento. A pesar de su importancia en el éxito reproductivo de las poblaciones naturales [147] y la productividad [146], la determinación del sexo en copépodos es una de sus características del desarrollo menos comprendida [9].

Estado vital

En la zona de rompiente de La Aguada la ICM fue muy variable (11.2 – 62.6 %) tal como se ha registrado en otras regiones costeras, estuarinas y oceánicas mediante el uso de diferentes métodos [96,152]. El amplio rango en la proporción de copépodos muertos probablemente refleja la gran variedad de condiciones naturales, incluyendo diferencias en la estación, hidrología local y factores estresantes que pueden afectar a la comunidad de copépodos. Si bien la depredación suele ser responsable de la mayor parte de la mortalidad experimentada, los factores no depredadores explicarían entre el 25 % y el 33 % de la mortalidad total en copépodos epipelágicos marinos [153]. De acuerdo a Tang *et al.* [96] los porcentajes mínimos de zooplankton marino muerto varían de 0 a 50% (promedio de ca. 12 %), mientras que valores máximos varían de 20 a 100 % (media de 60 %). El porcentaje promedio de copépodos muertos en la zona de rompiente de La Aguada (33.47 %) se ubicó en la mitad del rango (11.6 – 59.8 %) revisado por estos autores. Por ejemplo, este promedio es similar al registrado en la Bahía de Chesapeake (29 - 34 %) [92] pero mayor al observado años después en esa misma bahía (12 – 15 %) [94], en el estuario del Río de la Plata (16.5%) [95] y al interior del Golfo de Nápoles (10.3 ± 9.7 %) [154].

También se observaron diferencias en la ICM entre los órdenes de copépodos. Los cyclopoides y especialmente los harpacticoides mostraron porcentajes muy elevados de

individuos muertos (31% y 66% promedio, respectivamente). Estos órdenes pueden tener una dinámica de absorción de colorante diferente a los calanoides (absorciones parciales) y menos intensa [154], lo que podría inducir a errores de clasificación (i.e., vivo o muerto). La absorción parcial parecería indicar que estos órdenes requieren más tiempo para la absorción del colorante [154]. Este tipo de efectos podría haber estado presente en la playa de La Aguada, lo cual puede corregirse mediante una “calibración” experimental de la técnica correspondiente [95,154].

En el presente trabajo la corrección por ICM influyó en los resultados al reducir la abundancia de modo significativo dentro de cada zona de la playa y las estimaciones de los flujos correspondientes. Por ejemplo, Elliot y Tang [155] mostraron que cuando se ignoraba la mortalidad no depredadora en *A. tonsa*, el modelo de dinámica poblacional sobreestimaba la abundancia de copépodos en cinco órdenes de magnitud respecto a lo observado en campo. Este resultado refuerza la importancia de los datos de abundancia de organismos vivos y muertos para la comprensión adecuada de la dinámica de las poblaciones de zooplancton y los procesos ecológicos relacionados.

Aunque la incidencia de copépodos muertos no difirió de modo significativo entre zonas, se observó una tendencia de aumento en ZR respecto a ZL. La ICM fue más elevada en la zona de rompiente en cinco de los seis muestreos realizados, lo que podría indicar que las condiciones de rompiente afectan negativamente la supervivencia de los copépodos. Es probable que con una base de datos más amplia esta diferencia esperada se confirme estadísticamente (trabajo en curso). Como se mencionó previamente, diversos estudios experimentales indican que la elevada turbulencia y turbiedad – características de la zona de rompiente – afectan directamente varios aspectos de la fisiología y el comportamiento de los copépodos (e.g., [80-86,89-91]) que conducirían a una mayor ICM. Por ejemplo, la mayor concentración de sedimentos (en particular de sedimentos finos) reduce de modo significativo la supervivencia (y las tasas de ingestión y reproducción; e.g., [80,83,84]), y este efecto es más pronunciado en combinación con una baja concentración de alimentos fitoplanctónicos [80,83] como ocurre en la rompiente de La Aguada. El cambio en el presupuesto energético dado por el aumento de las tasas metabólicas [89,90] puede también afectar el estado físico (e.g., por disminución del crecimiento y pérdida de biomasa [86,91]). Asimismo, la elevada turbulencia puede ser fuente directa de mortalidad en copépodos a consecuencia del daño mecánico y el estrés; el número de copépodos muertos aumenta con la intensidad de la turbulencia [156].

Los cadáveres resultantes de la mortalidad no depredadora son de gran importancia en el flujo de materia orgánica porque pueden incorporarse a la red alimentaria clásica mediante consumo directo, a la red microbiana por descomposición, o formar parte de los flujos de hundimiento contribuyendo al acoplamiento plancton-bentos [96]. En estuarios los cadáveres

pueden permanecer en la columna de agua durante varios días [92,157] y en el océano abierto durante meses, en condiciones de bajas temperaturas [158]. Se sabe que la turbulencia mantiene a los organismos muertos en suspensión por más tiempo en la columna de agua (reduciendo las tasas de hundimiento) [94,157] y resuspende sedimentos que pueden contener organismos muertos y detritos, particularmente en zonas poco profundas. Ello podría explicar en parte la alta ICM y el elevado contenido de materia orgánica en la ZR de La Aguada. La baja concentración de fitoplancton reportada en este estudio respalda la idea de que fuentes alternativas mantendrían los altos niveles de MOP en el ecosistema de la zona de rompiente [139]. En ambientes altamente turbios, la alta carga de seston puede estar compuesta por cantidades variables de micropartículas inorgánicas (sedimentos muy finos), material detrítico de valor nutritivo relativamente bajo, así como fitoplancton y microzooplancton en crecimiento activo (véase [159]). En concordancia, existen registros de muy altas concentraciones de carbono orgánico particulado en aguas de rompiente ($1469.8 \pm 1363.8 \text{ mgC m}^{-3}$, [63]). En esta zona la mayor parte del carbono se encontraría en forma de detritos (55-85%) y material no vivo (13-43%), y no como fracción viva (fitoplancton) [160]. Estos detritos podrían potencialmente constituir fuentes de alimento alternativas, aunque de baja calidad, para el mesozooplancton de rompiente [63], en particular ante condiciones de baja concentración de fitoplancton y microzooplancton [161]. Los organismos muertos representan también una vía para el reciclaje de carbono orgánico en el ecosistema ya que constituyen materia orgánica de mayor calidad que las partículas detríticas (e.g., fitoplancton y gránulos fecales; [126]) para las bacterias, y funcionan como puntos calientes microbianos de elevada actividad enzimática y producción en la columna de agua (e.g., [28,29,97,162]). La rápida descomposición y remineralización canaliza los materiales de los cadáveres, desviando la biomasa del zooplancton hacia la red alimentaria microbiana. Esta descomposición microbiana es una vía trófica alternativa para la producción secundaria de zooplancton. El mayor tiempo de residencia en la columna de agua de los cadáveres de zooplancton hace que las acciones microbianas sean más prolongadas dentro de la columna de agua [157,94], convirtiéndose en una fuente importante de materia y energía para las bacterias. Tienen por tanto, el potencial de afectar significativamente el contenido de carbono y nutrientes, así como la diversidad y producción bacteriana del sistema (e.g., [157,162]). El incremento de la producción bacteriana favorecería el desarrollo de la comunidad de microzooplancton (i.e., flagelados y ciliados heterótrofos, dinoflagelados y nauplios de crustáceos; [6]) que actúa como nexo trófico entre el circuito microbiano y la cadena trófica "clásica" [7]. En este sentido, es razonable pensar que en la zona de rompiente el circuito microbiano tendría potencialmente una mayor importancia relativa respecto a la zona litoral adyacente, con una elevada productividad bacteriana y del microzooplancton (pero que también podrían sufrir efectos detrimentales de la alta energía; tópico en gran medida desconocido). Además de la posible limitación por luz de la producción primaria (PP) observada en ambientes turbios, las bajas concentraciones de *Clo* a en nuestro sistema podrían también explicarse parcialmente por un intenso pastoreo por parte del

microzooplankton, que representa el 60-75% del consumo de la PP como alimentación directa de fitoplancton, en un espectro de sistemas oceánicos y costeros [163]. En condiciones de baja biomasa fitoplanctónica, incrementa la importancia de fuentes alternativas de alimento (detritos, ciliados, bacterias) como sustento del consumo y PS de copépodos (véase [164]).

Tasas fisiológicas

En este marco, uno de los efectos negativos de la elevada turbulencia y turbiedad observados a nivel fisiológico en copépodos, vinculado directamente con el estado físico del organismo y su supervivencia, es la reducción de las tasas de ingestión y/o herbivoría (e.g., [81-84,86-89]). A modo general, la alta intensidad de turbulencia llevaría el alimento fuera del alcance de los copépodos [87] o podría generar reacciones de escape continuas perdiendo el beneficio de altas tasas de encuentro [89,90]. También puede interferir en la percepción y captura de presas, así como erosionar las corrientes de alimentación [86,87]. Asimismo, las altas concentraciones de sedimentos afectan procesos locomotores (e.g., por adhesión de partículas en soma y apéndices; [84]), de selección de alimento y de comportamiento [81,83-85]. En nuestro caso, en concordancia con la hipótesis planteada, las tasas de herbivoría en la zona de rompiente fueron menores respecto del litoral adyacente para todas las especies y estadíos analizados, excepto para *Temora turbinata*.

En adultos de *A. tonsa*, la TH en ZR tendió a cero (por debajo del límite de detección), aunque los datos corresponden a un único día de muestreo. Ese día se observó igual comportamiento de la especie en ZL, donde el promedio general alcanzó los 0.58 ± 0.72 ng Clo a eq ind⁻¹ d⁻¹. Dichos valores se sitúan muy por debajo de lo observado en distintos estudios de campo. Por ejemplo, en análisis *in situ* en zonas de surgencia costera de Chile la TH se ubicó en 0.79 ± 0.05 ng Clo a ind⁻¹ h⁻¹ [165] y en la costa del Río de la Plata fue de $0.009 - 0.111$ ng Clo a ind⁻¹ min⁻¹ [159]. Diversas evaluaciones experimentales han mostrado que las tasas de ingestión de esta especie se ven afectadas negativamente por el aumento de la turbulencia y de la turbiedad [83,84,86,88]. Puntualmente, se ha observado que la mayor concentración de sedimentos (en particular de sedimentos finos) reduce de modo significativo las tasas de ingestión - así como las tasas de producción de huevos y la supervivencia - y este efecto es más pronunciado en combinación con una baja concentración de fitoplancton [83]. Se ha sugerido que esta especie tiene una baja capacidad para seleccionar alimentos fitoplanctónicos en ambientes con altas cargas de seston inorgánico (véase [166]). En tal sentido, *A. tonsa* suele ser dominante en ambientes de máxima turbiedad (i.e., estuario del RdIP) donde los detritos serían su principal fuente de alimento (e.g., [47,159]), por lo que la reducción de la herbivoría podría indicar tanto condiciones alimentarias limitantes como la ingestión de recursos alimenticios no

fluorescentes. Sin embargo, en nuestro caso la tasa de producción de pellets (*proxy* de la tasa de ingestión) también se vio reducida en ZR ($8.78 \pm 2.40 \text{ p H}^{-1} \text{ d}^{-1}$) respecto al litoral adyacente ($28.71 \pm 15.71 \text{ p H}^{-1} \text{ d}^{-1}$), lo que podría señalar que en esa zona y aún en un entorno rico en MOP *A. tonsa* no está utilizando extensivamente otras fuentes de alimento. En efecto, estos valores de TPP en la rompiente se sitúan muy por debajo de lo reportado para la especie (e.g., $24.4 \pm 4.1 \text{ p H}^{-1} \text{ d}^{-1}$ [9], ca. $60 \text{ p H}^{-1} \text{ d}^{-1}$ a salinidades de 20 y 33 [167]).

En adultos de *P. quasimodo* la TH disminuyó significativamente en ZR respecto de ZL (de 1.362 ± 0.931 a $0.201 \pm 0.241 \text{ ng Clo a eq ind}^{-1} \text{ d}^{-1}$), mientras que la TPP aumentó (de 20.75 ± 18.88 a $42.51 \pm 15.66 \text{ p H}^{-1} \text{ d}^{-1}$). Las TH estimadas en ambas zonas y particularmente en ZR son muy bajas en comparación a las registradas para el género en otros estudios (e.g., mínimos registrados de $0.24 \pm 0.02 \text{ ng Clo a eq ind}^{-1} \text{ h}^{-1}$ en zona de surgencia costera [165], mínimos expresados en unidades de C en el trabajo original: $3839 \pm 384 \text{ ngC ind}^{-1} \text{ d}^{-1}$ [168]). Sin embargo, la TPP se ubica dentro de lo esperado en ambientes con alta carga de sedimentos (e.g., entre 30 y 20 $\text{p H}^{-1} \text{ d}^{-1}$ en condiciones de baja concentración de fitoplancton [168]). El comportamiento “opuesto” de la TH y la TPP ha sido observado previamente en *Paracalanus* sp. por Kang [168] con una disminución de las tasas de ingestión al aumentar la carga de sedimentos independientemente del contenido de fitoplancton, y un incremento de la TPP en los tratamientos con mayor concentración de sedimentos en suspensión (SS) y fitoplancton. En nuestro caso, el aumento de la TPP en presencia de alto contenido de MOP y baja concentración de fitoplancton podría indicar que para compensar los requisitos nutricionales, la tasa de ingestión o la eficiencia alimentaria de partículas no fitoplanctónicas (e.g., detritos, SS) aumenta, produciendo así más pellets fecales [168]. El incremento de la TPP también puede evidenciar el carácter omnívoro (herbívoro oportunista) de *Paracalanus quasimodo* [15,169]. Se ha observado que cuando la abundancia de fitoplancton es baja, los pellets fecales se componen principalmente de restos de crustáceos, tintínidos y detritos que reflejan la amplitud de su dieta [169]. La utilización de una amplia variedad y tamaño de fuentes de alimento probablemente contribuye a su persistencia en hábitats dinámicos y fluctuantes de la plataforma continental [15,169]. Debe considerarse además que la TPP refleja mayormente las condiciones de alimentación durante la incubación [25] (en ausencia de turbulencia) y no las condiciones *in situ* (efectivamente capturadas por la tasa de herbivoría), lo que explicaría el aumento observado de dicha tasa en conjunto a la disminución de la TH. La TPP puede entonces interpretarse estrictamente como una medida de las condiciones tróficas potenciales del ambiente (i.e., un mayor contenido de partículas potencialmente ingeribles en la rompiente) y de la utilización de otras fuentes de alimento por parte de esta especie.

En cuanto a los estadíos de desarrollo, tanto nauplios como copepoditos calanoides mostraron una reducción significativa de su TH en la zona de rompiente. Es conocido que el comportamiento alimentario de los copépodos difiere entre las etapas de vida de la misma

especie [170]. Las primeras etapas de estadio copepodito dependen en mayor grado de la alimentación por suspensión - independientemente de la concentración de alimento - debido a la falta de desarrollo de su capacidad de búsqueda de alimento [171], mientras que los estadios naupliares utilizan las antenas y mandíbulas para nadar y crear una corriente de alimentación débil [9]. Estas características posiblemente hacen que sean más susceptibles al aumento de la turbulencia y turbiedad propias de ZR. Su inclusión en el análisis es relevante dado que los copépodos juveniles y nauplios superan a menudo a los adultos en número (e.g., presente estudio), y constituyen una parte significativa de la biomasa de la comunidad de copépodos y de la producción secundaria en la naturaleza (véase [15,171,172]). Estos individuos se alimentan de pequeñas partículas (i.e., protistas autótrofos y heterótrofos, nieve marina y bacterias) y son presas importantes del ictioplancton y otros carnívoros pelágicos (véase [15,172]). Por lo tanto, desempeñan un papel esencial en las redes alimentarias marinas porque contribuyen significativamente a las tasas de pastoreo de la comunidad y son un vínculo clave entre el circuito microbiano y los niveles tróficos superiores [15].

Por su parte *Temora turbinata* es la única especie que no mostró diferencias entre zonas en sus tasas fisiológicas de consumo, TH y TPP. A pesar de ello, la tasa de herbivoría observada en la zona de rompiente ($0.36 - 8.68 \text{ ng Clo a eq ind}^{-1} \text{ d}^{-1}$) se ubica muy por debajo de los rangos registrados para ésta y especies próximas (e.g., rango de $0.88 - 8.82 \text{ ng Clo a ind}^{-1} \text{ h}^{-1}$ para *T. turbinata* [173], expresada en unidades de C para *T. longicornis* entre 3.2 y $10.9 \mu\text{gC ind}^{-1} \text{ d}^{-1}$ [174]). En tanto, la TPP ($45.76 \pm 20.56 \text{ p H}^{-1} \text{ d}^{-1}$) tuvo valores medios acordes a los encontrados para la especie (i.e., $10 - 169 \text{ p H}^{-1} \text{ d}^{-1}$ [9]). El carácter adaptativo de *T. turbinata* podría explicar la ausencia de diferencias entre zonas en sus tasas fisiológicas. Estudios previos confirman que tiene una gran adaptabilidad y podría sobrevivir en diversos ambientes (e.g., aguas contaminadas y eutrofizadas (véase [175])). De hecho, es una especie exótica invasora en la región que actualmente domina las zonas costeras tropicales y subtropicales del margen Atlántico Sudoccidental, expandiéndose hacia la costa sur de Rio Grande del Sur [69,176,177]. Como *T. turbinata* es un organismo omnívoro (herbívoro oportunista) que se alimenta por suspensión [178], es de esperar que ante bajas concentraciones de fitoplancton - como las registradas en la playa de La Aguada - exista una mayor ingesta de partículas no fitoplanctónicas, lo que estaría siendo reflejado por la TPP. En cuanto a la herbivoría, los bajos valores podrían estar evidenciando simplemente el reducido contenido de Clo a registrado en playa. Si bien especies cercanas (i.e., *Eurytemora affinis*) son capaces de seleccionar fitoplancton en entornos con alta densidad de material particulado en suspensión (MPS, hasta aproximadamente 100 mg L^{-1}), concentraciones mayores conducen a una disminución de la fluorescencia entérica y de la TH específica [164,166]. Esta limitación podría ocurrir también para *T. turbinata* bajo la alta concentración de seston existente en ambas zonas (i.e., $> 500 \text{ mg L}^{-1}$). Al igual que ocurre para *A. tonsa*, el efecto negativo de la mayor concentración de sedimentos sobre las tasas de herbivoría se

vería acentuado en combinación con la baja concentración de fitoplancton [83].

El crecimiento y la producción de huevos en copépodos están limitadas por la alimentación la mayor parte del tiempo (e.g., [9,179,180]). Se espera por tanto que la reducción de las tasas de consumo - junto al aumento de las tasas metabólicas - en respuesta a la alta turbulencia y material particulado en suspensión, tengan efectos negativos tanto en la producción de huevos como en las tasas de crecimiento de los copépodos (e.g. [84,86,91,168]). Sin embargo, en nuestro caso dichas tasas parecen no haber sido afectadas por las condiciones de ZR, observándose diferencias únicamente en la especie *P. quasimodo* con un incremento en dicha zona respecto al litoral.

Como se mencionó anteriormente, las tasas de consumo (i.e., TH y TPP) de *A. tonsa* fueron muy bajas comparadas con estudios previos y significativamente menores en ZR, sin embargo esto no se vio reflejado como diferencias en la TPH y tasa de crecimiento entre zonas. La TPH en la rompiente ($21.72 - 42.62 \text{ h H}^{-1} \text{ d}^{-1}$) mostró valores intermedios a altos en comparación con estudios llevados a cabo en ambientes estuarinos próximos (RdIP y Laguna de Rocha) con altas cargas de sedimentos en suspensión (i.e., entre 1.4 y $7.5 \text{ h H}^{-1} \text{ d}^{-1}$ [159], 11 y $83 \text{ h H}^{-1} \text{ d}^{-1}$ [181], 6.5 y $95.7 \text{ h H}^{-1} \text{ d}^{-1}$ [182], 2.4 y $14.9 \text{ h H}^{-1} \text{ d}^{-1}$ [47]). Siguiendo el mismo patrón, la tasa de crecimiento ($0.122 - 0.296 \text{ d}^{-1}$) se ubicó dentro o por encima de los rangos registrados para la especie (e.g., en campo $0.04 - 0.13 \text{ d}^{-1}$ [179], comúnmente por debajo de 0.05 [159], 0.53 d^{-1} en [9]). La producción de huevos en las especies de pequeño tamaño como *Acartia* sp. sigue de cerca la variación en la ingesta de alimentos y se relaciona con la alimentación durante las 24 horas anteriores [183]. Por tanto, la TPH observada durante incubaciones cortas debería representar en parte las condiciones *in situ* durante el día anterior. Se ha observado que individuos de *A. tonsa* estresados nutricionalmente son más sensibles a la interferencia por la presencia de sedimento en suspensión, mientras que aquellos en mejores condiciones pueden mantener niveles máximos de producción en presencia de concentraciones relativamente altas de sedimento [80]. En tal sentido, no puede excluirse que los individuos capturados en ZR hubieran ingresado recientemente a dicha zona, alimentándose activamente en la zona litoral adyacente dentro de esa ventana temporal. De esa forma, la TPH estimada reflejaría tales condiciones. La mayor TH y TPP observada en la ZL puede traducirse como un incremento en la ingestión bajo esas condiciones ambientales, lo que llevaría al aumento en la TPH.

La TPH de *P. quasimodo* en la zona de rompiente ($9.61 \pm 2.11 \text{ h H}^{-1} \text{ d}^{-1}$) mostró valores medios acordes a los hallados para ésta y especies próximas (e.g., 4.5 a $41 \text{ h H}^{-1} \text{ d}^{-1}$ [151], <1 a $24 \text{ h H}^{-1} \text{ d}^{-1}$ [184], promedio aproximado de $10 \text{ h H}^{-1} \text{ d}^{-1}$ a baja concentración de fitoplancton y alta carga de sedimentos [168], 0.5 a $47 \text{ h H}^{-1} \text{ d}^{-1}$ (promedio 13.3) [185]. Sin embargo, la tasa de crecimiento ($0.058 \pm 0.014 \text{ d}^{-1}$) se ubicó generalmente por debajo de los registros en especies cercanas (e.g., en *P. aculeatus* = 0.63 d^{-1} y *P. indicus* = 0.22 d^{-1} [9];

entre 0.005 y 0.431 (promedio 0.106 d⁻¹) en *P. parvus* [185]). Valores similares (< 0.05 d⁻¹) fueron encontrados por Jang *et al.* [184] para *P. parvus* durante estaciones distintas del verano como en nuestro caso. Siguiendo el patrón de la TPP, la producción de huevos aumentó en la zona de rompiente respecto al litoral adyacente, mientras que la TH se redujo. Como fue mencionado previamente, una mayor ingestión de material no fitoplanctónico podría reducir los efectos negativos en el potencial reproductivo de *Paracalanus sp.* dados por la disminución de las tasas de herbivoría en condiciones de alta concentración de sedimentos en suspensión [168]. Sin embargo, también hay que recordar que TPH, y en particular TPP, no reflejan estrictamente las condiciones *in situ* de manera integral, lo que sí ocurre con la herbivoría que se redujo en ZR. Por tanto, este incremento hipotetizado de consumo y de producción podría responder a las condiciones de incubación (i.e., sin turbulencia), reflejando las condiciones tróficas de dicho medio con alta carga de MOP.

Por su parte, el comportamiento de la TPH ($1.31 \pm 2.59 \text{ h H}^{-1} \text{ d}^{-1}$) y la tasa de crecimiento ($0.007 \pm 0.014 \text{ d}^{-1}$) de *T. turbinata* en la zona de rompiente coinciden con el patrón alimentario observado mostrando valores reducidos en comparación con otros estudios (e.g., TPH: 10 a 169 h H⁻¹ d⁻¹ [9], 15 a 30 h H⁻¹ d⁻¹ [175], 0.31 a 10.70 h H⁻¹ d⁻¹ [164]; tasa de crecimiento: $0.15 \pm 0.3 \text{ d}^{-1}$ en primavera y $0.16 \pm 0.4 \text{ d}^{-1}$ en verano [186]) y sin diferenciación entre zonas de la playa. Para *E. affinis* existen registros de valores cercanos a los encontrados en *T. turbinata* en condiciones de alta concentración de MPS (i.e., 1000 mg L⁻¹) (aproximadamente entre 0.5 - 2 h H⁻¹ d⁻¹ y <0.01 - 0.05 d⁻¹, información recabada desde gráficos de Gasparini *et al.* [164]), similar a la media de ZR y poco por encima de lo registrado en ZL (743 – 3933 mg L⁻¹ y 522 – 904 mg L⁻¹, respectivamente). En dicho estudio la TPH se vio fuertemente afectada por el aumento en la concentración de MPS, y esto también fue acompañado de una disminución del contenido específico de pigmento intestinal y de la TH específica. De esta forma, el elevado contenido de material en suspensión podría influir en la TPH a través de la limitación en la ingestión de presas vegetales y/o de una disminución en la calidad de las partículas ingeridas [164].

En síntesis, de acuerdo con la hipótesis planteada, la ICM tendió a ser mayor en la zona de rompiente e influyó en los resultados al reducir la abundancia y las estimaciones de los flujos de C en ambas zonas. Asimismo, la TH – estimación que refleja las condiciones ambientales *in situ* - disminuyó en ZR para todas las especies y estadíos, a excepción de *T. turbinata*. Sin embargo, la TPP - *proxy* de la tasa de ingestión durante la incubación - no mostró un patrón claro y difirió entre especies. Dicha estimación reflejaría las condiciones tróficas potenciales del ambiente y las características alimentarias de las especies, e indicaría la utilización de fuentes de alimento no fitoplanctónicas. Por su parte, contrario a lo esperado, la TPH y la tasa de crecimiento - que reflejan la *performance* durante la incubación más un período previo no bien determinado - no fueron afectadas negativamente por las condiciones de rompiente, y la posible relación entre éstas y las tasas de consumo (i.e, TH y TPP) varió

según la especie. Por tanto, las respuestas TPP, TPH y la tasa de crecimiento deben ser interpretadas de manera cuidadosa, ya que no reflejan cabalmente la condición *in situ* de la zona de rompiente. Por último, *T. turbinata* parece no ser afectada de modo significativo por las condiciones de ZR siendo la única especie que no mostró diferencias en sus tasas fisiológicas.

Flujos poblacionales y comunitarios: rol del zooplancton de rompiente en la transferencia de materia y energía

El flujo poblacional de C asociado a la herbivoría fue menor en ZR para todas las especies y grupos analizados, incluida *T. turbinata*. Esta disminución del flujo se explica por la reducción de las tasas biomasa específicas y de la biomasa poblacional en la zona de rompiente. En el caso particular de *T. turbinata* donde no hubo alteración de la tasa específica entre zonas, el menor flujo herbívoro en la rompiente ocurrió producto de una menor biomasa poblacional. Como fue discutido previamente, la disminución de la biomasa en ZR resultaría de la combinación de la incidencia de copépodos muertos (que redujo significativamente la abundancia en cada zona y tendió a ser mayor en ZR) y de la menor abundancia registrada respecto a ZL independientemente del estado vital.

Respecto a los flujos de C asociados a la TPP los resultados tendieron a menores valores en ZR pero en grado dispar y no sistemático. Este flujo disminuyó significativamente en ZR sólo para la población de *A. tonsa* a consecuencia de una menor tasa específica y biomasa poblacional. En *P. quasimodo* el aumento de su tasa biomasa específica en ZR se equilibró con la reducción de la abundancia, y finalmente el flujo de C no varió entre zonas. Para *T. turbinata* el flujo por TPP tendió a ser más bajo en la rompiente, aunque sin diferencias significativas - resultado del elevado desvío estándar -, debido a la menor biomasa poblacional.

Por último, el flujo de C por TPH (i.e., producción secundaria) mostró también un comportamiento tendiente a la disminución en ZR. A pesar de que las tasas de crecimiento (i.e., tasas biomasa específicas) no fueron afectadas negativamente en ninguna de las especies analizadas, la producción secundaria se redujo para *P. quasimodo* de modo significativo en ZR y tendió a ser menor para *A. tonsa* y *T. turbinata*, resultado de una disminución de la biomasa poblacional. Paradójicamente, el único caso donde se registró un aumento de la tasa biomasa específica en la rompiente, es aquel en el que se observó una reducción significativa del flujo de C debido a la caída en la abundancia.

En base a los resultados obtenidos, se puede inferir que la principal variable que está condicionando la magnitud de los flujos de C en ZR es la disminución de la abundancia -

diferencia clave encontrada en la estructura comunitaria respecto al litoral adyacente -, seguida por la reducción de las tasas biomasa específicas. La disminución significativa de la abundancia *per se* genera que los flujos de C en ZR mediados por el zooplancton tiendan a ser menores en todas las vías respecto a ZL, independientemente del comportamiento de las tasas fisiológicas. Esto también se extiende al flujo de C generado por la ICM, en el sentido de que a pesar de observarse un mayor ICM en ZR, ello no implica necesariamente una mayor biomasa de organismos muertos que se desvía a la vía microbiana/detritivora o es incorporada a la red clásica por consumo directo. Es decir, la cantidad de carbono orgánico aportado por el metazooplancton por unidad de volumen y tiempo ($\mu\text{gC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$) sería menor en ZR respecto a ZL.

El patrón general en cuanto al flujo de C en el medio pelágico sugiere una hegemonía de la vía trófica microbiana sobre la clásica, independientemente de la productividad del sistema, y una disminución de la presión de herbivoría tanto por parte del microzooplancton como del mesozooplancton en los sistemas más productivos (e.g., estuarios y áreas costeras) [5,16,163]. Las estimaciones de herbivoría del mesozooplancton oscilan entre el 10 % y el 40 % de la PP (en regiones de alta y baja productividad, respectivamente) [5], mientras que el microzooplancton consume en promedio un 67%, estableciendo su papel como consumidores primarios dominantes tanto en la costa como en sistemas de mar abierto [163]. Las vías microbiana y clásica coexisten y están conectadas mediante un fuerte vínculo heterotrófico donde los depredadores superiores de las primeras entran como presas en las segundas [13]. Esta derivación de energía y materia del circuito microbiano representa un aumento indirecto en el flujo de C desde la PP hacia los niveles tróficos superiores, y disminuye con la concentración de biomasa fitoplanctónica del sistema [16]. De acuerdo con la hipótesis propuesta, el patrón general de dominio de la vía microbiana vs. clásica se mantendría en la zona de rompiente, pero se vería acentuado por la reducción del flujo de C canalizado por el metazooplancton a través de la vía clásica debido al decrecimiento del consumo herbívoro y de la producción secundaria. Ello se traduciría en menor cantidad de energía y materia orgánica disponible para el mantenimiento de niveles tróficos superiores.

Las estimaciones de biomasa y tasas de producción de zooplancton/copépodos en el Atlántico Sudoccidental son aún incipientes, con pocos datos disponibles sobre crecimiento y producción, pero existen algunos estudios en sistemas estuarinos y en la plataforma interna adyacente (e.g., [159,181,186-192]). Acorde a lo esperado, el flujo de C como PS en la rompiente tanto a nivel poblacional como comunitario es comúnmente muy bajo en comparación con las referencias disponibles. Los registros más próximos a la producción diaria observada en *A. tonsa* ($37.63 \pm 14.14 \mu\text{gC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$) son los mínimos reportados para el estuario del RdIP ($0.023 - 6.633 \text{ mgC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ [159]) y los registrados en la Cuenca de Campos (Cabo frío, Brasil) ($0.02 \text{ mgC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ en temporada lluviosa [181]). En este último, los valores más bajos correspondientes a *P. quasimodo* ($52.36 \text{ mgC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ en la temporada lluviosa) son

3 órdenes de magnitud mayores que los observados en ZR ($37.79 \pm 9.06 \mu\text{gC m}^{-3} \text{d}^{-1}$). Por su parte, *T. turbinata* mostró la PS más baja en ZR ($4.84 \pm 9.34 \mu\text{gC m}^{-3} \text{d}^{-1}$) comparable a valores observados en el sistema estuarino de la Laguna de Cananéia (Brasil) (de 0.0002 ± 0.0006 a $1.115 \pm 0.261 \text{ mgC m}^{-3} \text{d}^{-1}$ [187]).

Diversos factores actuando en conjunto permiten formular el fortalecimiento relativo de la vía microbiana en ZR. Como fue mencionado previamente, hay una mayor concentración de MOP disponible en el sistema para sustentar la producción bacteriana y del microzooplancton; parte de este aumento respecto al litoral adyacente puede explicarse por el menor consumo de fitoplancton por el metazooplancton, el aumento de la ICM y la producción de pellets fecales. Ello se suma a MOP de otros orígenes (e.g., bentos, terrestre), a la resuspensión de detritos y material orgánico por turbulencia, y a condiciones hidrodinámicas que pueden conducir a su concentración en la zona de rompiente (e.g., [38,54,63,79]). La porción de PP no consumida por el metazooplancton, los cadáveres y los pellets fecales, actúan como sustrato para el crecimiento de bacterias y/o microzooplancton (e.g., [7,24,96]). El aporte de carbono orgánico disuelto por parte del zooplancton a través de la excreción y la egestión de productos digestivos disueltos, apoya también un circuito microbiano activo [7]. Por otra parte, la disminución de la abundancia de copépodos lleva a una menor presión de herbivoría al mismo tiempo que reduce la presión de consumo sobre el microzooplancton (principal consumidor de fitoplancton [5,16]). Esto podría conducir a un incremento relativo del microzooplancton resultado de esta menor depredación por parte de los copépodos y la mayor disponibilidad de alimento para esa comunidad (e.g., fitoplancton, MOP, producción bacteriana). Asimismo, diversos trabajos han sugerido que la alimentación heterotrófica del zooplancton predomina en una variedad de situaciones, favoreciendo la incorporación de C desde la vía microbiana a la vía clásica [5,163]. Sin embargo, la disminución leve del flujo de C por TPP en ZR podría reflejar también un menor consumo de organismos del microplancton por parte del metazooplancton (vínculo heterotrófico más débil) que limitaría el C que llega a consumidores superiores. En tal sentido, se ha planteado que el circuito microbiano podría ser ineficiente en la transferencia de materia y energía a los consumidores más grandes en la zona de rompientes - muy poca energía alcanzaría los niveles tróficos superiores -, desempeñando principalmente un papel en el ciclo de nutrientes de este ambiente (véase [50]). Sin embargo, la información concreta sobre la ecología microbiana en zonas de rompiente de playas arenosas es escasa y merece más investigación para comprender mejor el papel que juegan las bacterias y los protozoos en estos ambientes.

Estos resultados pueden alinearse parcialmente con modelos tróficos presentados para playas arenosas disipativas, donde la mayoría de los flujos se asignaron a detritos y exportaciones, mientras que sólo una proporción menor se asignó al consumo y la respiración [193,194]. En particular, para la playa disipativa Barra del Chuy (Rocha, Uruguay) los resultados arrojaron que sólo el 5 % de la producción primaria total fue consumida por herbívoros (representados por organismos filtradores), mientras que el 95% restante fluyó al compartimento de detritos [193].

Los resultados de la presente investigación respaldan la hipótesis de trabajo sólo para el caso de la herbivoría, donde los flujos de C asociados son afectados negativamente a consecuencia de la mayor ICM y de la disminución de las tasas en ZR. En los otros procesos el sustento a la hipótesis fue parcial (e.g., reducción de la PS producto de la menor abundancia, aún con tasas de crecimiento estables o mayores). La ausencia de diferencias significativas entre zonas podría obedecer a un número relativamente bajo de observaciones y al reflejo parcial de las condiciones *in situ* por parte de las tasas analizadas (i.e., TPP y TPH). No obstante, los resultados son concluyentes respecto a un aspecto central de la hipótesis original, el impacto negativo del ambiente de la ZR sobre los flujos poblacionales y comunitarios analizados. De todas formas, sería de orden reformular dicha hipótesis para incorporar el efecto negativo de cambios hidrodinámicos de corto plazo sobre la abundancia del plancton [64-68], como factor adicional a la mortalidad.

5. CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

El presente trabajo constituye una primera aproximación al entendimiento del papel que cumplen los procesos ambientales de la zona de rompiente de playas arenosas en la modulación de los flujos biogeoquímicos y trofodinámicos mediados por el metazooplancton. Dicha aproximación se basó en la comparación de los efectos del ambiente de *zona de rompiente* vs. *zona litoral adyacente* en la playa La Aguada (Rocha, Uruguay) sobre diferentes respuestas a nivel ecofisiológico y comunitario del metazooplancton, con énfasis en copépodos. Los principales resultados obtenidos e interpretación sobre la participación de esta comunidad en los flujos de C en la zona de rompiente se resumen en la figura 20. En tal sentido, el estudio permitió evidenciar que las condiciones presentes en la zona de rompiente influyen en la estructura comunitaria y en los flujos asociados al metazooplancton. En particular, se redujo la abundancia de copépodos y ciertas tasas fisiológicas, lo que en conjunto afectó de modo negativo los flujos de carbono. Los resultados sugieren una reducción del flujo herbívoro producto de menores tasas biomasa-específicas y biomasa poblacional, y una disminución de la producción secundaria y del flujo de pellets debido a la menor biomasa poblacional aún con tasas específicas estables o incluso mayores en ZR. Además, la ICM tendió a ser mayor en ZR y redujo la estimación de abundancia de modo significativo dentro de cada zona, lo que permitió una caracterización más precisa y realista de la estructura comunitaria y de los flujos ecosistémicos. De esta forma, el dominio de la vía microbiana vs. clásica que caracteriza al medio pelágico sería acentuado en la zona de rompiente por la reducción del flujo de C canalizado por el metazooplancton a través de la vía clásica. Estos resultados son concluyentes respecto al impacto negativo del ambiente de rompiente sobre los flujos poblacionales y comunitarios analizados.

Es importante señalar que parte de la incertidumbre estadística de algunas tendencias observadas posiblemente pueda ser subsanada en base a un mayor número de observaciones. Asimismo, la evaluación de la respuesta del metazooplancton (i.e., condición fisiológica) a los factores ambientales podría complementarse con la implementación de biomarcadores para alcanzar una comprensión más profunda de las alteraciones en las vías metabólicas que afectan el rendimiento, el crecimiento o el resultado reproductivo. En este sentido, existe un proyecto CSIC Iniciación en curso, donde se completa la serie temporal (ciclo estacional) y se profundiza en la evaluación de las respuestas de la comunidad dentro de la playa disipativa al incorporar respuestas de estrés fisiológico mediante el uso de biomarcadores bioquímicos relacionados al estrés oxidativo y la apoptosis celular. Ello redundará en un set de datos más robusto para la caracterización y cuantificación de los efectos del ambiente sobre las respuestas a nivel ecofisiológico y comunitario del metazooplancton, así como para la generalización de los resultados. La información generada contribuirá también a la formulación de modelos ecológicos más confiables.

Como perspectiva a futuro sería deseable realizar comparaciones con otras playas disipativas uruguayas y/o de la región a fin de explorar la generalidad de los patrones observados. Sería muy interesante además evaluar estas respuestas en playas de tipo reflectivo, donde se esperaría *a priori* un comportamiento diferente dadas sus características físicas e hidrodinámicas.

Este trabajo constituye el primer antecedente de la evaluación del efecto de regímenes altamente energéticos sobre el rol del zooplancton en ambientes litorales uruguayos. Estos aspectos representan actualmente un déficit en el conocimiento también a nivel internacional. Se espera que los resultados contribuyan a la comprensión de aspectos básicos del funcionamiento de estos ambientes, así como a la elaboración de estrategias y planes de manejo basados en conocimiento científico – ecológico.

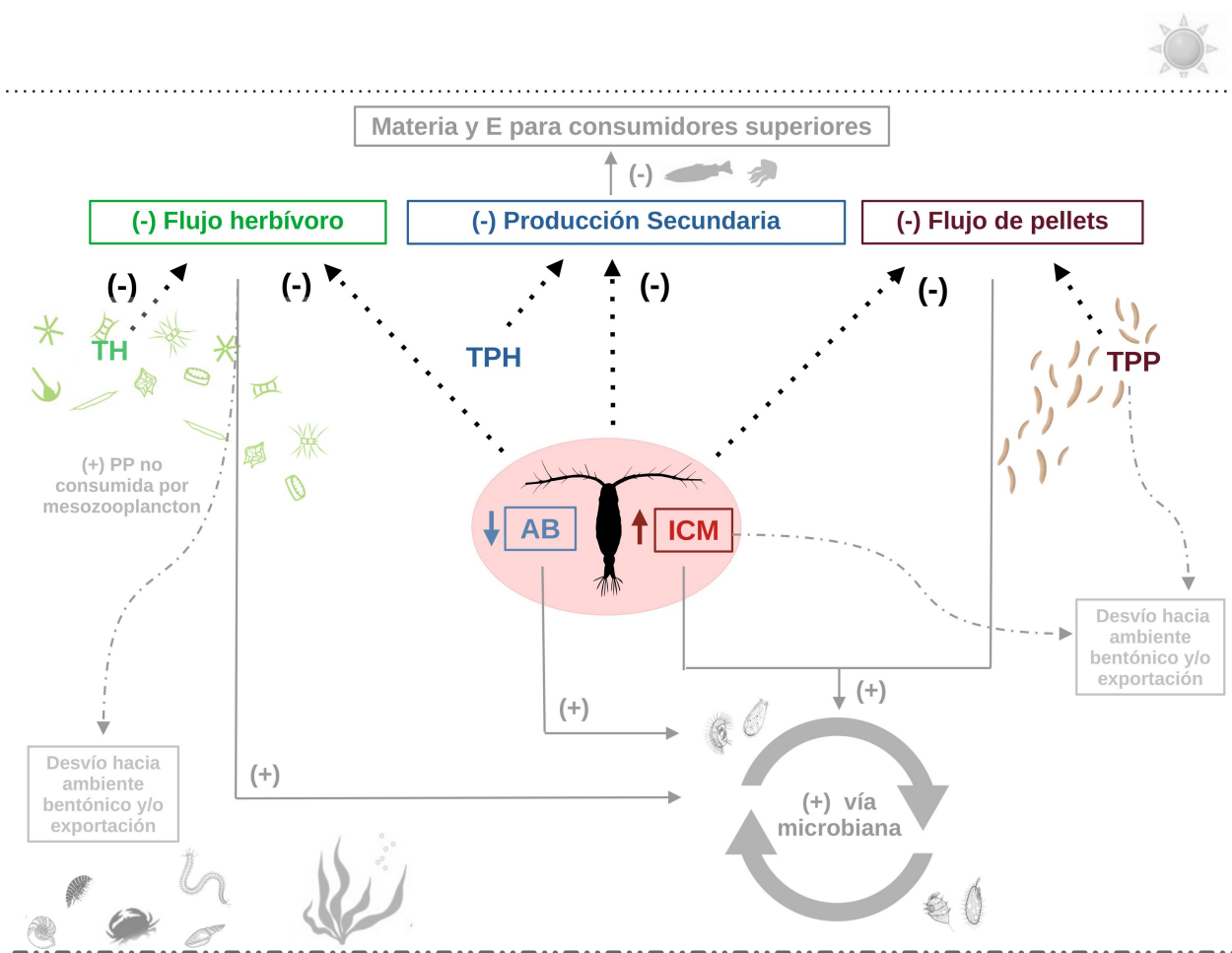


Figura 20. Modelo conceptual donde se resumen los principales resultados obtenidos (color) e interpretación realizada (gris) respecto al rol de los copépodos en los flujos de C de la zona de rompiente. Las flechas rectas (punteadas y continuas) indican relaciones de efecto: positivo (+), negativo (-), neutro (sin referencia). AB: abundancia, ICM: incidencia de copépodos muertos, PP: producción primaria, TH: tasa de herbivoría, TPH: tasa de producción de huevos, TPP: tasa de producción de pellets.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. Hedges JI. (1992). Global biogeochemical cycles: progress and problems. *Marine Chemistry*, 39: 67- 93.
2. Valiela I. (2013). Marine ecological processes. Springer Science & Business Media.
3. Kiørboe T. (1993). Turbulence, phytoplankton cell size and the structure of pelagic food webs. *Advances in Marine Biology*, 29: 1-72.
4. Longhurst AR, Harrison WG. (1989). The biological pump: Profiles of plankton production and consumption in the upper ocean. *Progress in Oceanography*, 22: 47–123.
5. Calbet, A. (2001). Mesozooplankton grazing effect on primary production: A global comparative analysis in marine ecosystems, *Limnology and Oceanography*, 46 (7): 1824-1830.
6. Calbet A. (2008). The trophic roles of microzooplankton in marine systems. *ICES Journal of Marine Science*, 65 (3): 325–331.
7. Steinberg DK y Landry MR. (2017). Zooplankton and the ocean carbon cycle. *Annual Review of Marine Science*, 9: 413–444.
8. Humes AG. (1994). How many copepods?. *Hydrobiologia*, 292: 1–7.
9. Mauchline J. (1998). The biology of calanoid copepods. *Advances in Marine Biology*, 33: 1–710.
10. Kiørboe T. (2011). What makes pelagic copepods so successful?. *Journal of Plankton Research*, 33 (5): 677–685.
11. Cushing DH. (1989). A difference between ecosystems in strongly stratified waters and those that are only weakly stratified. *Journal of Plankton Research*, 11: 1-13.
12. Poulet SA. (1983). Factors controlling utilization of non algal diets by particle-grazing copepods: a review. *Oceanologica*, 6: 221-234.
13. Sherr EB, Sherr BF, Paffenhofer GA. (1986). Phagotrophic protozoa as food for metazoans: a 'missing' trophic link in marine pelagic food webs? *Marine Microbial Food Webs*, 1: 61–80.
14. Stoecker DK, Capuzzo JM. (1990). Predation on Protozoa: its importance to zooplankton. *Journal of Plankton Research*, 12: 891–908.
15. Turner JT. (2004). The importance of small planktonic copepods and their roles in pelagic marine food webs. *Zoological Studies*, 43. 255-266.
16. Calbet A, Saiz E. (2005). The ciliate-copepod link in marine ecosystems. *Aquatic Microbial Ecology*, 38: 157–67.
17. Alder VA, Morales C (eds). (2009). Manual de métodos para el estudio de los sistemas planctónicos marinos. EUDEBA, Buenos Aires.

18. Allan JD, Richman S, Heinle DR, Huff R. (1977). Grazing in juvenile stages of some estuarine calanoid copepods. *Marine Biology*, 43: 317–331.
19. Paffenhofer GA y Knowles SC. (1979). Ecological implications of fecal pellet size, production and consumption by copepods. *Journal of Marine Research*, 37, 35–49.
20. Paffenhofer GA. (1984). Food ingestion by the marine planktonic copepod *Paracalanus* in relation to abundance and size distribution of food. *Marine Biology*, 80: 323-333.
21. Urban - Rich J. (1999). Release of dissolved organic carbon from copepod fecal pellets in the Greenland Sea. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 232: 107- 124.
22. Frangoulis C, Christou ED, Hecq JH. (2005). Comparison of marine copepod outfluxes: nature, rate, fate and role in the carbon and nitrogen cycles. *Advances of Marine Biology*, 47:253-309.
23. Turner, JT. (2002). Zooplankton fecal pellets, marine snow and sinking phytoplankton blooms. *Aquatic Microbial Ecology*, 27: 57-102. 10.3354/ame027057.
24. Turner, JT. (2015). Zooplankton fecal pellets, marine snow, phytodetritus and the ocean's biological pump. *Progress in Oceanography*, 130: 205-248. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2014.08.005>.
25. Urban-Rich J, Hansel DA, Roman MR. (1998). Analysis of copepod fecal pellet carbon using a high temperature combustion method. *Marine Ecology Progress Series*, 171: 199-208.
26. Dam HG, Zhang X, Butler M y Roman MR. (1995). Mesozooplankton grazing and metabolism at the equator in the central Pacific: implications for carbon and nitrogen fluxes. *Deep-Sea Research Part II*, 42: 735-756.
27. Tang KW y Elliott DT. (2014). Copepod carcasses: Occurrence, fate and ecological importance. *Copepods: Diversity, habitat and behavior*. 255–278.
28. Glud RN, Grossart HP, Larsen M, Tang KW, Arendt KE, Rysgaard S, Thamdrup B, y Nielsen TG. (2015). Copepod carcasses as microbial hot spots for pelagic denitrification. *Limnology and Oceanography*, 60: 2026–2036.
29. Tang KW, Backhaus L, Riemann L, Koski M, Grossart HP, Munk P y Nielsen TG. (2019). Copepod carcasses in the subtropical convergence zone of the Sargasso Sea: Implications for microbial community composition, system respiration and carbon flux. *Journal of Plankton Research*, 00: 1–12.
30. Rudstam LG. (1989). A bioenergetic model for Mysis growth and consumption applied to a Baltic population of *Mysis mixta*. *Journal of Plankton Research*, 11: 971-983.
31. Sokolova IM. (2013). Energy-Limited Tolerance to Stress as a Conceptual Framework to Integrate the Effects of Multiple Stressors. *Integrative and Comparative Biology*, 53 (4): 597–608.

32. Guderley H y Pörtner HO. (2010). Metabolic power budgeting and adaptive strategies in zoology: examples from scallops and fish. *Canadian Journal of Zoology*, 88: 753–63.
33. Kooijman SALM. (2010). Dynamic energy and mass budgets in biological systems. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
34. Harris R, Wiebe P, Lenz J, Skjoldal HR y Huntley M (Eds). (2000). ICES zooplankton methodology manual. Academic Press.
35. Calliari D, Defeo O, Cervetto G et al. (2003). Marine life of Uruguay: Critical update and priorities for future research. *Gayana*, 67 (2): 341-370.
36. Cervetto G, Calliari D, Rodríguez-Graña L, Lacerot G, Castiglioni R. (2006). *Zooplankton de ambientes costeros de Uruguay: añadiendo piezas al rompecabezas*. En: Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya. Vida Silvestre Uruguay. Menafrá, R.; Rodríguez-Gallego, L.; Scarabino, F.; Conde, D. (eds), Montevideo, 105-111.
37. Calliari D, Gómez-Erache M, Rodríguez-Graña L et al. (2014). *Medio biológico: Plancton*. En: Uruguay Margen Continental - Programa oceanográfico de caracterización del margen continental uruguayo - Zona Económica Exclusiva. Zona Editorial, Montevideo, 167-195.
38. McLachlan A, Defeo O. (2018). The Ecology of Sandy Shores. Academic Press, 3rd edition.
39. Defeo O, McLachlan A, Schoeman DS et al. (2009). Threats to sandy beach ecosystems: a review. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 81: 1-12.
40. Acuña A, Viana F. (2001). *Ciclo reproductivo y características ambientales del área de desove de la pescadilla de red (Macrondon ancylodon) y la pescadilla de calada (Cynoscion guatucupa) en la costa uruguaya*. En: El Río de la Plata. Investigación para la gestión del ambiente, los recursos pesqueros y la pesquería en el frente salino. Vizziano Puig Mesones & Nagy (eds). Montevideo, 71-84..
41. 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*, 61:196-206.
42. Milstein A, Juanicó M. (1985). Zooplankton dynamics in Maldonado Bay (Uruguay). *Hydrobiologia*, 126: 55-164.
43. Berasategui, A. (2003). An historical review of the planktonic copepods diversity of the Río de la Plata and the Argentine-Uruguay common fishing zone. Final Report. pnud Project/ Gef RLA/99/G31, 27 pp.
44. Berasategui A, Ramírez FC, Schiariti A. (2005). Patterns in diversity and community structure of epipelagic copepods from the Brazil-Malvinas confluence area, south-western Atlantic. *Journal of Marine Systems*, 56: 309-316.

45. Berasategui A, Marque S, Gómez-Erache M, Ramírez FC, Mianzan HW, Acha EM. (2006). Copepod assemblages in a highly complex hydrographic region. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 66: 483-492.
46. Marrari M, Viñas MD, Marto P, Hernández D. (2004). Spatial patterns of mesozooplankton distribution in the Southwestern Atlantic Ocean (34°-41°S) during austral spring: relationship with the hydrographic conditions. *ICES Journal of Marine Science*, 61: 667-679.
47. Derisio C, Braverman M, Gaitán E et al. (2014). The turbidity front as a habitat for *Acartia tonsa* (Copepoda) in the Río de la Plata, Argentina-Uruguay. *Journal of Sea Research*, 85:197–204.
48. Brugnoli E, Sans K, Muniz P, Venturini N, Gómez M, García-Rodríguez F. (2019). Mesozooplankton y variación ambiental durante el evento ENOS 2009-2010 en la costa norte del estuario del Río de la Plata. *CICIMAR Oceánides*, 34(1): 1-16.
49. Nel R, Campbell EE, Harris L et al. (2014). The status of sandy beach science: Past trends, progress, and possible futures. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 150: 1-10.
50. Odebrecht C, Du Preez DR, Abreu PC, Campbell EE. (2014). Surf zone diatoms: a review of the drivers, patterns and role in sandy beaches food chains. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 150: 24-35.
51. Lercari D, Defeo O. (2015). Large-scale dynamics of sandy beach ecosystems in transitional waters of the Southwestern Atlantic Ocean: species turnover, stability and spatial synchrony. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 154: 184-193.
52. Defeo O, McLachlan A. (2005). Patterns, processes and regulatory mechanisms in sandy beach macrofauna: a multiscale analysis. *Marine Ecology Progress Series*, 295, 1– 20.
53. MTOP – PNUD – UNESCO. (1980). Conservación y mejora de playas - URU 73.700. 593 pp. + 4 apéndices. UNESCO, Montevideo.
54. Short A. (1999). Handbook of Beach and Shoreface Morphodynamics. London: Wiley, 379 pp.
55. Brown A, McLachlan A. (2022). Sandy shore ecosystems and the threats facing them: some predictions for the year 2025. *Environmental Conservation*, 29: 62-77.
56. McArdle S, McLachlan A. (1991). Dynamics of the swash zone and effluent line on sandy beaches. *Marine Ecology Progress Series*, 76: 91-99.
57. Dahl E. (1952). Some aspects of the ecology and zonation of the fauna on sandy beaches. *Oikos*, 4: 1-27.
58. Short A. (1996). The role of wave height, period, slope, tide range and embaymentisation in beach classifications: A review. *Revista Chilena de Historia Natural*, 69: 589-604.
59. McLachlan A. (1990). Dissipative beaches and macrofauna communities on exposed intertidal sands. *Journal of Coastal Research*, 6: 57-71.

60. DeLancey LB. (1987). The summer zooplankton of the surf zone at Folly Beach, South Carolina. *Journal of Coastal Research*, 3: 211-217.
61. Morgan SG, Shanks AL, Fujimura AG, Reniers AJ, MacMahan J, Griesemer CD, Jarvis M y Brown J. (2016). Surfzone hydrodynamics as a key determinant of spatial variation in rocky intertidal communities. *Proceedings. Biological sciences*, 283 (1840). <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.1017>
62. Stull KJ, Cahoon LB, Lankford TE. (2016). Zooplankton abundance in the surf zones of nourished and unnourished beaches in Southeastern North Carolina, US.A. *Journal of Coastal Research*, 32: 70-77.
63. Menéndez MC, Baleani CA, Amodeo M, Acha E, Piccolo MC. (2019). Assessment of surf zone zooplankton dynamics in a southwestern Atlantic sandy beach: seasonal cycle and tidal height influence. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 227: 106-307.
64. Baleani CA, Menéndez MC, Piccolo MC. (2020). Surf zone zooplankton temporal dynamics and their environmental regulation in a southwestern Atlantic sandy beach (Pehuén Co, Argentina). *Journal of Sea Research*, 156: 1-7. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2019.101833>.
65. Baleani CA, Mavo Manstretta GM, Menéndez MC, Vitale AJ, Piccolo MC, Perillo GME. (2021). Influence of storm events on surf zone zooplankton in a Southwestern Atlantic sandy beach: a preliminary methodology using high- frequency physical data. *Journal of Marine Systems*, 220. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2021.103560>
66. Baleani CA, Menéndez MC, Amodeo MR, Piccolo MC. (2023). Strong winds as driver of surf zooplankton abundance and composition in a temperate sandy beach, *Marine Environmental Research*, 186. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2023.105933>.
67. Menéndez MC, Baleani CA, Acha EM, Piccolo MC. (2023). Holoplankton and meroplankton communities in surf zone waters of a temperate SW Atlantic sandy beach: Seasonal patterns. *Marine Ecology*, 44 (4). <https://doi.org/10.1111/maec.12750>
68. Guerreiro M.A., Marques S.C., Martinho F., Azeiteiro U.M., Pardal M.Â., Primo A.L. (2021). Surf zone zooplankton communities from the west coast of the Iberian Peninsula - Influence of season, substrate type and environmental factors. *Regional Studies in Marine Science*, 48. doi:10.1016/j.rsma.2021.102050
69. Avila TR, Pedrozo CS, Bersano JGF. (2009). Variação temporal do zooplancton da Praia de Tramandaí, Rio Grande do Sul, com ênfase em Copepoda. *Iheringia. Série Zoologia*, 99: 18-26.
70. Pinheiro SCC, Leite NR, da Costa VB, da Costa KG, Pereira LCC, da Costa RM. (2011). Spatial-temporal influence of hydrological variables on the diversity and abundance of copepods on an equatorial macrotidal beach in the Brazilian Amazon region. *Journal of Coastal Research*, 64: 425-429.

71. Pinheiro SCC, Magalhães A, da Costa VB, Pereira LCC, da Costa RM. (2013). Temporal variation of zooplankton on a tropical Amazonian beach. *Journal of Coastal Research*, 2: 1838- 1843.
72. Da Costa KG, Pinheiro PRS, Melo CAR, Oliveira SMO de, Pereira LCC, Da Costa RM. (2011). Effects of seasonality on zooplankton community dynamics in the macrotidal coastal zone of the Amazon region. *Journal of Coastal Research*, 64: 364-368.
73. Ku Sahu B, Baliarsingh SK, Srichandan S, Sahu KC. (2012). Zooplankton Abundance and Composition in Surf Zone of Gopalpur Port, East Coast of India-A Case Study. *Marine Science*, 2 (6): 120-124.
74. Aboul Ezz, S.M., Heneash, M.M.H., Gharib, M.S. (2014). Variability of spatial and temporal distribution of zooplankton communities at Matrouh beaches, South-Eastern Mediterranean Sea, Egypt. *Egyptian Journal of Aquatic Research*, 40: 283-290.
75. Oliveira-Santos N, Martins-García T, de Oliveira-Soares M. (2016). Micro- and mesozooplankton communities in the surf zone of a tropical sandy beach (equatorial southwestern Atlantic). *Latin American Journal of Aquatic Research*, 44 (2): 247-255.
76. Rodrigues MA, Agostini VO, Ozorio CP. (2019). Short-term temporal variations in the zooplankton community of the surf zone influenced by estuarine discharge. *Regional Studies in Marine Science*, 29: 1-10.
77. Aldecoa-Fernández, RG, Ladah LB, Morgan SG, Dibble CD, Solana-Arellano E, Filonov A. (2019). Delivery of zooplankton to the surf zone during strong internal tidal forcing and onshore winds in Baja California. *Marine Ecology Progress Series*, 625: 15-26.
78. Schlacher TA, Schoeman DS, Dugan J, Lastra M, Jones A, Scapini F, McLachlan A. (2008). Sandy beach ecosystems: key features, sampling issues, management challenges and climate change impacts. *Marine Ecology*, 29, 70-90.
79. Morgan SG, Shanks AL, MacMahan JH, Reniers AJHM, Feddersen F. (2018). Planktonic Subsidies to Surf-Zone and Intertidal Communities. *Annual review of marine science*, 10, 345–369. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010816-060514>
80. White JR, Dagg MJ. (1989). Effect of suspended sediments on egg production of the calanoid copepod *Acartia tonsa*. *Marine Biology*, 102: 315–319.
81. Hansen B, Hansen P, Nielsen T. (1991). Effects of large nongrazable particles on clearance and swimming behaviour of zooplankton. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 152: 257-269.
82. Carrasco N, Perissinotto R, Jones S. (2013). Turbidity effects on feeding and mortality of the copepod *Acartiella natalensis* (Connell and Grindley, 1974) in the St Lucia Estuary, South Africa. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 446: 45-61.
83. Sew G, Calbet A, Drillet G, Todd P. (2018). Effects of concentration and size of suspended particles on the ingestion, reproduction and mortality rates of the copepod, *Acartia tonsa*. *Marine Environmental Research*, 140: 251–264.

84. Shadrin N, Litvinchuk L. (2005). Impact of increased mineral particle concentration on the behavior, suspension feeding and reproduction of *Acartia clausi* (Copepoda). En: Dame R.F., Olenin S. (eds) *The Comparative Roles of Suspension-Feeders in Ecosystems*. NATO Science Series IV: Earth and Environmental Series. Springer, Dordrecht, 47: 137-146.
85. Liu X, Sew G, Jakobsen H, Todd P. (2020). The effects of suspended sediments on the swimming behavior of the calanoid copepod, *Acartia tonsa*. *Journal of Plankton Research*, 42: 1-16.
86. Saiz E, Alcaraz M, Paffenhöfer G-A. (1992). Effects of small-scale turbulence on feeding rate and gross-growth efficiency of three *Acartia* species (Copepoda: Calanoida). *Journal of Plankton Research*, 14 (8): 1085–1097.
87. Kiørboe T y Saiz E. (1995). Planktivorous feeding in calm and turbulent environments, with emphasis on copepods. *Marine Ecology Progress Series*, 122: 135-145.
88. Saiz E y Kiørboe T. (1995). Predatory and suspension feeding of the copepod *Acartia tonsa* in turbulent environments. *Marine Ecology Progress Series*, 122 (1-3), 147-158.
89. Costello J, Strickler JR, Marrasé C, Trager G, Zeller R, Freise A. (1990). Grazing in a turbulent environment: Behavioral response of a calanoid copepod, *Centropages hamatus*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 87: 1648-52.
90. Saiz E, Alcaraz M. (1992). Free-swimming behaviour of *Acartia clausi* (Copepoda: Calanoida) under turbulent water movement. *Marine Ecology Progress Series*, 80: 229-236.
91. Alcaraz M, Saiz E, Marrasé C, Vaque D. (1988). Effects of turbulence on the development of phytoplankton biomass and copepod populations in marine microcosms. *Marine Ecology Progress Series*, 49: 117-125.
92. Tang KW, Freund CS, Schweitzer CL. (2006). Occurrence of copepod carcasses in the lower Chesapeake Bay and their decomposition by ambient microbes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 68 (3–4): 499-508.
93. Elliott DT y Tang KW. (2009). Simple staining method for differentiating live and dead marine zooplankton in field samples. *Limnology and Oceanography: Methods*, 7: 585–594.
94. Elliott DT, Tang KW. (2011). Spatial and Temporal Distributions of Live and Dead Copepods in the Lower Chesapeake Bay (Virginia, USA). *Estuaries and Coasts*, 34:1039–1048.
95. Martinez M, Espinosa N, Calliari D. (2013). Incidence of dead copepods and factors associated with non-predatory mortality in the Rio de la Plata estuary. *Journal of Plankton Research*, 36: 265-270.

96. Tang KW, Gladyshev MI, Dubovskaya OP, Kirillin G, Grossart H-P. (2014). Zooplankton carcasses and non-predatory mortality in freshwater and inland sea environments. *Journal of Plankton Research*, 36: 597–612.
97. Tang KW, Ivory J, Shimode S, Nishibe Y, Takahashi K. (2019). Dead heat: copepod carcass occurrence along the Japanese coasts and implications for a warming ocean. *ICES Journal of Marine Science*, 76 (6): 1825–1835.
98. Lercari D, Defeo O. (2006). Large-scale diversity and abundance trends in sandy beach macrofauna along full gradients of salinity and morphodynamics. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 68: 27-35.
99. Piola A, Palma E, Bianchi A, Castro B, Dottori M, Guerrero R, Marrari M, Matano R, Moller O, Saraceno M. (2018). Physical Oceanography of the SW Atlantic Shelf: A Review. En *Plankton Ecology of the Southwestern Atlantic: From the Subtropical to the Subantarctic Realm*: 37-56. 10.1007/978-3-319-77869-3_2.
100. Möller OO, Piola AR, Freitas AC, Campos EJD. (2008). The effects of river discharge and seasonal winds on the shelf off southeastern South America. *Continental Shelf Research*, 28 (13): 1607-1624. 10.1016/j.csr.2008.03.012
101. Piola AR, Matano RP. (2001). The South Atlantic Western Boundary Currents Brazil/Falkland (Malvinas) Currents. *Encyclopedia of Ocean Sciences*. Edited by: Steele, J. M., Thorpe, S.A., and Turekian, K.K., Academic Press, 1: 340–349. 10.1006/rwos.2001.0358
102. Piola AR, Möller OO, Guerrero RA, Campos EJD. (2008). Variability of the Subtropical Shelf Front off eastern South America: winter 2003 and summer 2004. *Continental Shelf Research*, 28: 1579-1588. doi: 10.1016/j.csr.2008.03.013
103. Gutiérrez O, Panario D. (2019). Caracterización y dinámica de la costa uruguaya, una revisión. En: Muniz, P., Conde, D., Venturini, N., Brugnoli, E. (Eds.), *Ciencias Marino-Costas en el Umbral del Siglo XXI, Desafíos en Latinoamérica y el Caribe*. Editorial AGT Editorial S.A, México DF, México, 61–91.
104. Defeo O, Jaramillo E, Lyonnet A. (1992). Community structure and inter-tidal zonation of the macroinfauna in the Atlantic coast of Uruguay. *Journal of Coastal Research*, 8: 830-839.
105. Goso Aguilar C, Mesa V, Alvez M. (2011). Sinopsis geológico-ambiental de la costa platense y atlántica de Uruguay. En: Sur de Brasil, Uruguay y Argentina, Croquis, Buenos Aires. Marcomini S, López R (eds), 59-76.
106. Celentano E, Defeo O. (2006). Habitat harshness and morphodynamics: Life history traits of the mole crab *Emerita brasiliensis* in Uruguayan sandy beaches. *Marine Biology*, 149: 1453-1461. 10.1007/s00227-006-0309-1.
107. Celentano E. (2014). Ecología poblacional del crustáceo *Emerita brasiliensis* (Decapoda, Hippidae) en la costa uruguaya: un análisis a múltiples escalas espaciales y temporales. Tesis de doctorado. UR.FC.

108. Veas R, Hernández-Miranda E, Martínez C, Lercari D y Quiñones RA. (2017). Spatial-temporal changes of the morphodynamic beach state before and after the 2010 mega-earthquake and tsunami along south-central Chile. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 51(2): 237-253.
109. Emery K. (1961). A simple method of measuring beach profiles. *Limnology and Oceanography*, 6: 90–93.
110. Wasmund N, Topp I y Schories D. (2006). Optimising the storage and extraction of chlorophyll samples. *Oceanologia*, 48 (1): 125-144.
111. Parsons TR, Maita Y y Lalli CM. (1985). A Manual of Chemical & Biological Methods for Seawater Analysis. Pergamon Press Oxford, 173 pp.
112. Blott S, Pye K. (2001). GRADISTAT: a grain size distribution and statistics package for the analysis of unconsolidated sediments. *Earth Surface Processes and Landforms*, 26: 1237–1248.
113. Gibbs RJ , Matthes MD, Link DA. (1971). The relationship between sphere size and settling velocity. *Journal of Sedimentary Research*, 41 (1): 7–18.
114. Short AD, Wright LD. (1983). Physical Variability of Sandy Beaches. En: Sandy Beaches as Ecosystems, McLachlan A y Erasmus T (eds), Springer, Dordrecht. *Developments in Hydrobiology*, 19: 133-134.
115. Boltovskoy D. (1981). Atlas del Zooplankton del Atlántico Sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplankton marino. Boltovskoy, D. (Editor). Publ. Espec. INIDEP. Mar del Plata, Argentina, 936 pp.
116. WoRMS (2023). World Register of Marine Species. Available in: <http://www.marinespecies.org>. Accessed in: Setiembre de 2023.
117. Shannon CE, Weaver W. (1949). The mathematical theory of communication. Urbana: University of Illinois Press.
118. Pielou EC. (1966). Species diversity and pattern diversity in the study of ecological succession. *Journal of Theoretical Biology*, 10, 370-383.
119. Simpson EH. (1949). Measurement of diversity. *Nature*, 163: 688.
120. Lande R. (1996). Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos*, 76: 5-13.
121. Baselga, A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19: 134-143. [https:// doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x](https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x)
122. Baselga A. (2013). Separating the two components of abundance-based dissimilarity: balanced changes in abundance vs. abundance gradients. *Methods in Ecology and Evolution*, 4: 552–557.

123. Mackas D y Bohrer R. (1976). Fluorescence analysis of zooplankton gut contents and an investigation on diel feeding patterns. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 176; 25: 77–85.
124. Dagg MA. (1983). Method for the determination of copepod feeding rates during short time intervals. *Marine Biology*, 75: 63-67.
125. Omori M, Ikeda T. (1984). Methods in marine zooplankton ecology. John Wiley and Sons, New York.
126. Bamstedt U. (1986). Chemical composition and energy content In: Corner EDS, O'Hara SCM (eds) The biological chemistry of marine copepods. Clarendon Press, Oxford, 1-58.
127. Berggreen U, Hansen BW, 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. [10.1007/BF02112126](https://doi.org/10.1007/BF02112126).
128. Uye S. (1991). Temperature-dependent development and growth of the planktonic copepod *Paracalanus* sp. in the laboratory. *Bull Plankton Soc Japan*, (Spec Vol): 627 – 636.
129. Webber MK, Roff JC. (1995). Annual biomass and production of the oceanic copepod community off Discovery Bay, Jamaica. *Marine Biology*, 123: 481–495. <https://doi.org/10.1007/BF00349227>
130. Chisholm LA, Roff JC. (1990). Size-weight relationships and biomass of tropical neritic copepods off Kingston, Jamaica. *Marine Biology*, 106: 71–77. <https://doi.org/10.1007/BF02114676>
131. Klein Breteler WCM, Fransz HG y Gonzalez SR. (1982). Growth and development of four calanoid copepod species under experimental and natural conditions. *Netherlands Journal of Sea Research*, 16: 195-207.
132. Dam H y Peterson W. (1988). The effect of temperature on the gut clearance rate constant of planktonic copepods. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 123: 1–14.
133. Newton J y Lorenzen CJ. (1985). Carbon:phaeopigment ratios of zooplankton faecal pellets as an index of herbivorous feeding. *Limnology and Oceanography*, 30: 1024-1036.
134. Runge JA y Roff JC. (2000). The measurement of growth and reproductive rates. En: Harris, R.P., Wiebe, P.H., Lenz, J., Skjoldal, H.R., Huntley, M. (Eds.), *ICES Zooplankton Methodology Manual*. Academic Press, San Diego, 401–454.
135. R Core Team. (2023). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
136. Ortega L, Celentano E, Finkl C, Defeo O. (2013). Effects of Climate Variability on the Morphodynamics of Uruguayan Sandy Beaches. *Journal of Coastal Research*, 29 (4): 747-755. <https://doi.org/10.2112/JCOASTRES-D-13-00003.1>

137. Codignotto JO, Dragani W, Martin P, Simionato C, Medina R. y Alonso G. (2012). Wind-wave climate change and increasing erosion in the outer Río de la Plata, Argentina. *Continental Shelf Research*, 38(4): 110-116. <http://dx.doi.org/10.1016/j.csr.2012.03.01>
138. Delgado AL, Menéndez MC, Piccolo MC y Perillo GM. (2017). Hydrography of the Inner Continental Shelf along the Southwest Buenos Aires Province, Argentina: Influence of an Estuarine Plume on Coastal Waters. *Journal of Coastal Research*, 33(4): 907-916. <https://doi.org/10.2112/JCOASTRES-D-16-00064.1>
139. Menéndez MC, Fernández Severini MD, Buzzi NS, Piccolo MC y Perillo GM. (2016). Assessment of surf zone environmental variables in a southwestern Atlantic sandy beach (Monte Hermoso, Argentina). *Environmental monitoring and assessment*, 188 (8): 496. <https://doi.org/10.1007/s10661-016-5495-9>
140. Petersen JE, Sanford, LP y Kemp WM. (1998). Coastal plankton responses to turbulent mixing in experimental ecosystems. *Marine Ecology Progress Series*, 171: 23–41. <http://www.jstor.org/stable/2483172>
141. Hwang JS, Costello JH, Strickler JR. (1994). Copepod grazing in turbulent flow: elevated foraging behavior and habituation of escape responses. *Journal of Plankton Research*, 16:421-43.
142. Kiørboe T. (2006). Sex, sex-ratios, and the dynamics of pelagic copepod populations. *Oecologia*, 148: 40–50. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0346-3>
143. Razouls C, Desreumaux N, Kouwenberg J y de Bovée F. Biodiversity of Marine Planktonic Copepods (morphology, geographical distribution and biological data). Sorbonne University, CNRS, 2005-2024. Available at [Accessed September 16, 2024]
144. Marshall SM y Orr, OP. (1972). The Biology of a Marine Copepod *Calanus Finmarchicus*. Springer-Verlag, New York.
145. Rodríguez-Graña L, Calliari D, Tiselius P, Hansen BW, Sköld HN. (2010). Gender-specific ageing and non-Mendelian inheritance of oxidative damage in marine copepods. *Marine Ecology Progress Series*, 401: 1-13. <https://doi.org/10.3354/meps08459>
146. Gusmão LFM y McKinnon AD. (2009). Sex ratios, intersexuality and sex change in copepods. *Journal of Plankton Research*, 31(9): 1101–1117, <https://doi.org/10.1093/plankt/fbp059>
147. Charnov E. (1982). The theory of sex allocation. Princeton University Press, Princeton. [doi:10.1002/ajpa.1330630409](https://doi.org/10.1002/ajpa.1330630409)
148. Fleminger A. (1985). Dimorphism and possible sex change in copepods of the family Calanidae. *Marine Biology*, 88: 273–294. <https://doi.org/10.1007/BF00392589>
149. Irigoien X, Obermüller B, Head RN, Harris RP, Rey C, Hansen BW, Hygum BH, Heath MG, Durbin EG. (2000). The effect of food on the determination of sex ratio in *Calanus* spp.: evidence from experimental studies and field data. *ICES Journal of Marine Science*, 57(6): 1752–1763, <https://doi.org/10.1006/jmsc.2000.0960>

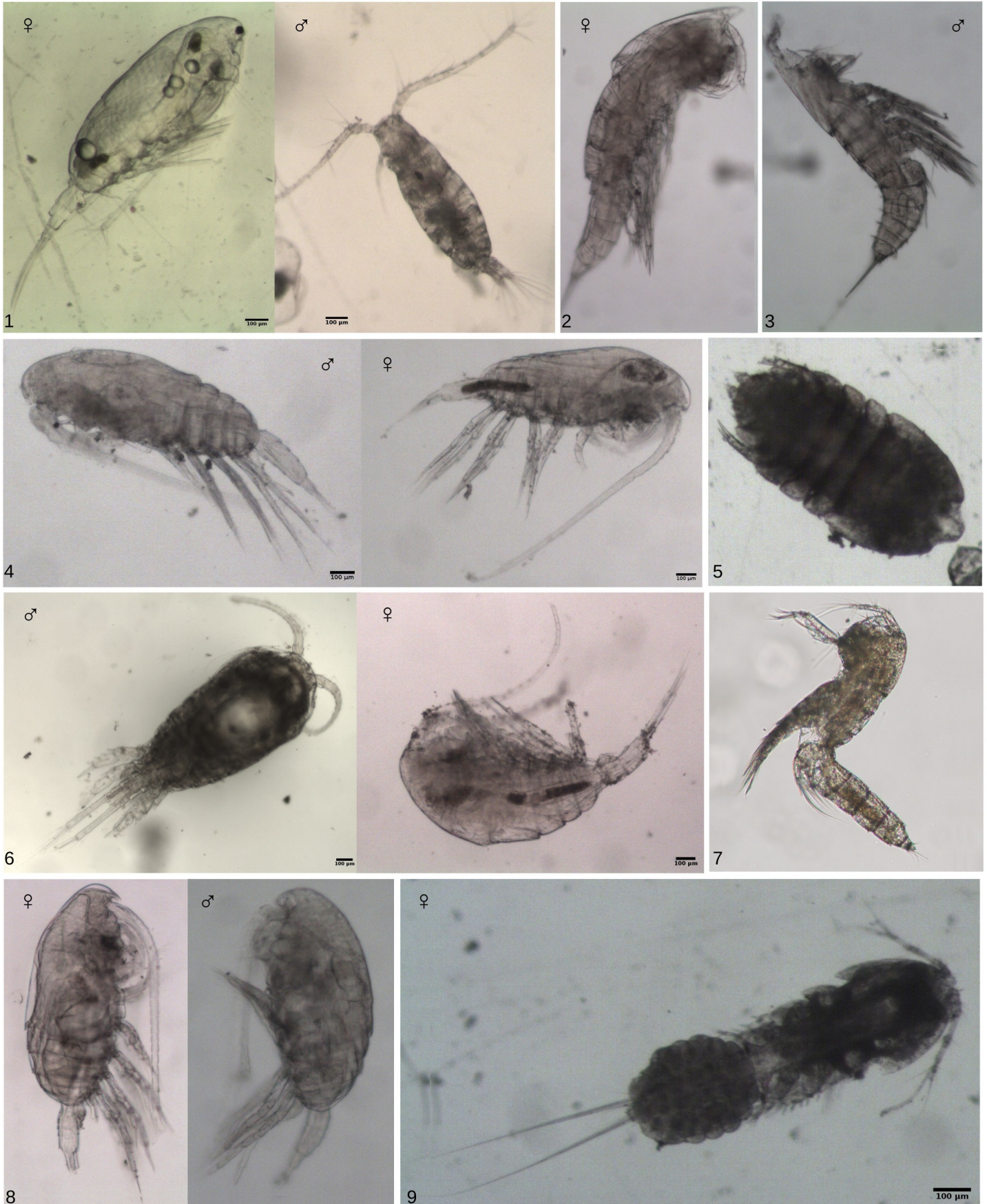
150. Miller CB, Crain JA y Marcus NH. (2005). Seasonal variation of male-type antennular setation in female *Calanus finmarchicus*. *Marine Ecology Progress Series*, 301: 217–229.
151. Liang D y Uye SI. (1996). Population dynamics and production of the planktonic copepods in a eutrophic inlet of the Inland Sea of Japan. III. *Paracalanus* sp. *Marine Biology*, 127: 219– 227.
152. Daase M, Varpe Ø y Falk-Petersen S. (2013). Non-consumptive mortality in copepods: Occurrence of *Calanus* spp. carcasses in the Arctic Ocean during winter. *Journal of Plankton Research*, 36(1): 129.
153. Hirst AG, Kiørboe T. (2002). Mortality of marine planktonic copepods: global rates and patterns. *Marine Ecology Progress Series*, 230: 195-209.
154. Di Capua I y Mazzocchi MG. (2017). Non-predatory mortality in Mediterranean coastal copepods. *Marine Biology*, 164. 10.1007/s00227-017-3212-z
155. Elliott DT, Tang KW. (2011). Influence of carcass abundance on estimates of mortality and assessment of population dynamics in *Acartia tonsa*. *Marine Ecology Progress Series*, 427: 1-12.
156. Bickel SL, Hammond JDM, Tang KW. (2011). Boat-generated turbulence as a potential source of mortality among copepods. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 401(1–2): 105-109. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2011.02.038>.
157. Elliott DT, Harris CK, Tang KW. (2010). Dead in the water: the fate of copepod carcasses in the York River estuary, Virginia. *Limnology and Oceanography*, 55: 1821–1834.
158. Terazaki M, Wada M. (1988). Occurrence of large numbers of carcasses of the large, grazing copepod *Calanus cristatus* from the Japan Sea. *Marine Biology*, 97:177–183
159. Calliari D, Cervetto G y Castiglioni R. (2004). Summertime herbivory and egg production by *Acartia tonsa* at the Montevideo Coast - Rio De La Plata. *Ophelia*, 58(2): 115–128. <https://doi.org/10.1080/00785326.2004.10410218>
160. Talbot MMB, Bate GC. (1989). Beach morphodynamics and surf-zone diatom populations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 129(3): 31-241. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(89\)90105-6](https://doi.org/10.1016/0022-0981(89)90105-6).
161. Diodato SL, Hoffmeyer MS. (2008). Contribution of planktonic and detritic fractions to the natural diet of mesozooplankton in Bahía Blanca Estuary. *Hydrobiologia*, 614: 83–90.
162. Tang KW, Hutalle KML y Grossart HP. (2006). Microbial abundance, composition and enzymatic activity during decomposition of copepod carcasses. *Aquatic Microbial Ecology*, 45: 219–227.
163. Calbet A y Landry MR. (2004). Phytoplankton growth, microzooplankton grazing, and carbon cycling in marine systems. *Limnology and Oceanography*, 49: 51–57.

164. Gasparini S, Castel J, Irigoien X. (1999). Impact of suspended particulate matter on egg production of the estuarine copepod, *Eurytemora affinis*. *Journal of Marine Systems*, 22(2): 195-205. [https://doi.org/10.1016/S0924-7963\(99\)00041-X](https://doi.org/10.1016/S0924-7963(99)00041-X).
165. Valdés V, Escribano R y Vergara O. (2017). Scaling copepod grazing in a coastal upwelling system: the importance of community size structure for phytoplankton C flux. *Latin american journal of aquatic research*, 45(1), 41-54. <https://dx.doi.org/10.3856/vol45-issue1-fulltext-5>
166. Tackx MLM, Herman PJM, Gasparini S, Irigoien X, Billiones R, Daro MH. (2003). Selective feeding of *Eurytemora affinis* (Copepoda, Calanoida) in temperate estuaries: model and field observations. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 56(2): 305-311. [https://doi.org/10.1016/S0272-7714\(02\)00182-8](https://doi.org/10.1016/S0272-7714(02)00182-8).
167. Calliari DL, Andersen CM, Thor P, Gorokhova E y Tiselius P. (2006). Salinity modulates the energy balance and reproductive success of co-occurring copepods *Acartia tonsa* and *A. clausi* in different ways. *Marine Ecology Progress Series*, 312: 177-188.
168. Kang, H. (2012). Effects of suspended sediments on reproductive responses of *Paracalanus* sp. (Copepoda: Calanoida) in the laboratory. *Journal of Plankton Research*, 34: 626-635.
169. Turner JT. (1984). Zooplankton feeding ecology: contents of fecal pellets of the copepods *Eucalanus pileatus* and *Paracalanus quasimodo* from continental shelf waters of the Gulf of Mexico. *Marine Ecology Progress Series*, 15: 27-46.
170. Fernandez F. (1979). Nutrition studies in the nauplius larvae of *Calanus pacificus* (Copepoda: Calanoidea). *Marine Biology*, 53: 131-147.
171. Takahashi K y Tiselius P. (2005). Ontogenetic change of foraging behaviour during copepodite development of *Acartia clausi*. *Marine Ecology Progress Series*, 303: 213–223.
172. Helenius LK, Saiz E. (2017). Feeding behaviour of the nauplii of the marine calanoid copepod *Paracartia grani* Sars: Functional response, prey size spectrum, and effects of the presence of alternative prey. *PloS one*, 12(3). e0172902. doi:10.1371/journal.pone.0172902
173. Hwang JS, Chen QC y Wong CK. (1998). Taxonomic Composition and Grazing Rate of Calanoid Copepods in Coastal Waters of Northern Taiwan. *Crustaceana*, 71(4), 378-389. <https://doi.org/10.1163/156854098X00491>
174. Debes H, Eliassen K y Gaard E. (2008). Seasonal variability in copepod ingestion and egg production on the Faroe shelf. *Hydrobiologia*, 600:247–265. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-9238-3>

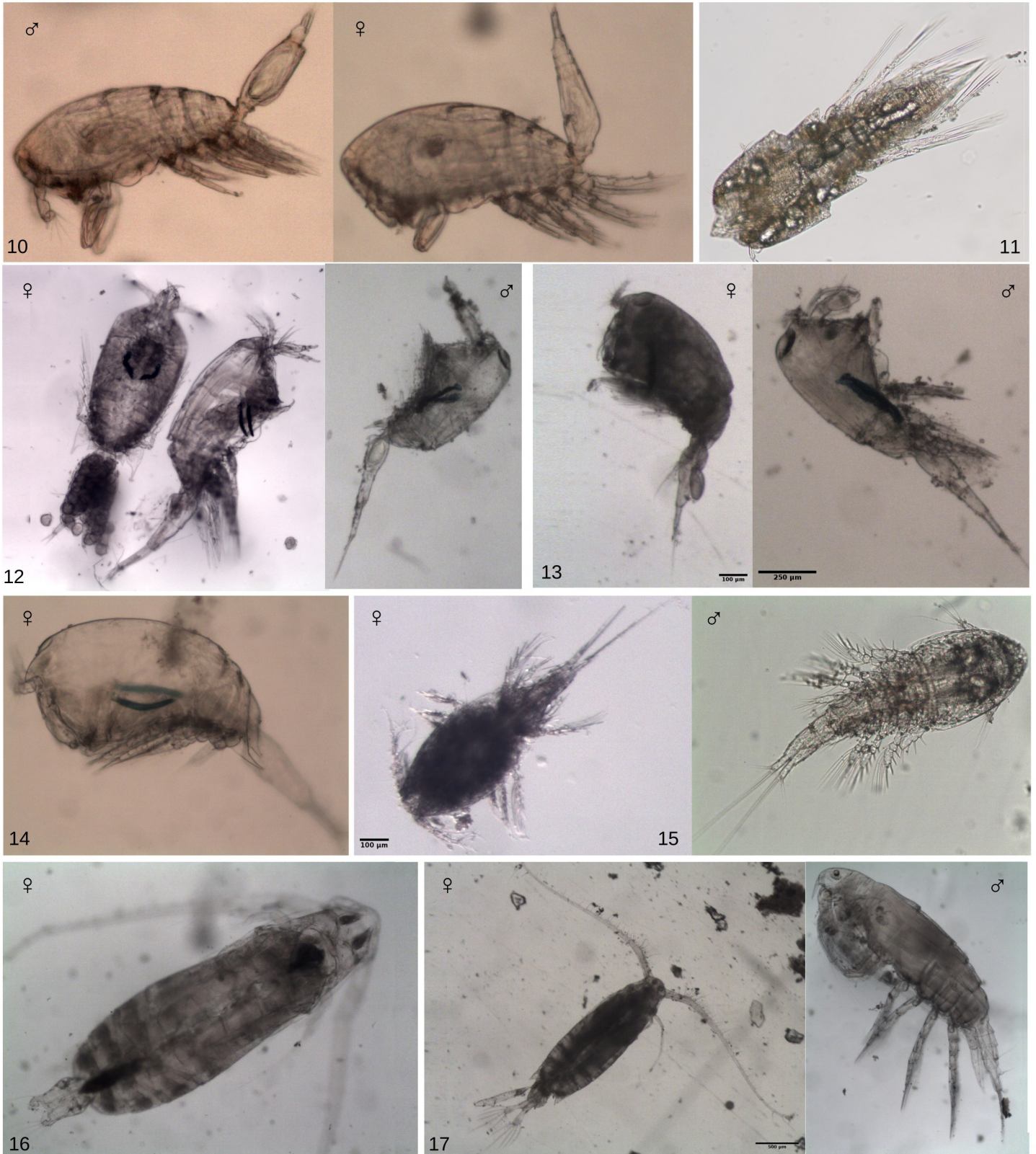
175. Wang YG, Tseng LC, Xing BP, Sun RX, Chen XY, Wang CG y Hwang JS. (2021). Seasonal Population Structure of the Copepod *Temora turbinata* (Dana, 1849) in the Kuroshio Current Edge, Southeastern East China Sea. *Applied Sciences*, 11(16): 7545. <https://doi.org/10.3390/app11167545>
176. Dias CdO, Araújo AVd, Vianna SC, Fernandes LFL, Paranhos R, Suzuki MS y Bonecker SLC. (2014). Spatial and temporal changes in biomass, production and assemblage structure of mesozooplanktonic copepods in the tropical south-west atlantic ocean. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 95(3): 483-496. <https://doi.org/10.1017/s0025315414001866>
177. Rosa JD, Monteiro-Ribas WM y Fernandes L. (2016). Herbivorous copepods with emphasis on dynamic *Paracalanus quasimodo* in an upwelling region. *Brazilian Journal of Oceanography*, 64: 67-73. 10.1590/S1679-87592016105906401
178. Turner JT. (1984). Zooplankton feeding ecology: contents of fecal pellets of the copepods *Temora turbinata* and *T. stylifera* from continental shelf and slope waters near the mouth of the Mississippi River. *Marine Biology*, 82: 73–83. <https://doi.org/10.1007/BF00392765>
179. Peterson WT, Tiselius P, Kiørboe T. (1991). Copepod egg production, moulting and growth rates, and secondary production, in the Skagerrak in August 1988, *Journal of Plankton Research*, 13(1): 131–154, <https://doi.org/10.1093/plankt/13.1.131>
180. Dam HG, Peterson WT y Bellantoni DC. (1994). Seasonal feeding and fecundity of the calanoid copepod *Acartia tonsa* in Long Island Sound: is omnivory important to egg production?. *Hydrobiologia*, 292: 191–199. <https://doi.org/10.1007/BF00229941>
181. 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(9): 1045–1058. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbp049>
182. Calliari D, Espinosa N, Martínez M y Rodríguez-Graña L. (2019). Salinity regulation of copepod egg production in a large microtidal estuary. *Brazilian Journal of Oceanography*, 67: e19267. 9 h. 10.1590/s1679-87592019026706708
183. Kiørboe T, Møhlenberg F, riisgård HU. (1985). In situ feeding rates of planktonic copepods: A comparison of four methods. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 88(1): 67-81. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(85\)90202-3](https://doi.org/10.1016/0022-0981(85)90202-3)
184. Jang MC, Lee T, Choi KH, Shin K y Hyun B. (2013). Temperature-regulated egg production rate, and seasonal and interannual variations in *Paracalanus parvus*. *Journal of Plankton Research*, 35(5): 1035–1045. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbt050>
185. Kang HK, Kim G. (2023). Egg Production Rate of the Copepod *Paracalanus parvus* s. l. in Busan Harbor, Korea. *Water*, 15: 1581. <https://doi.org/10.3390/w15081581>

186. Miyashita LK, Júnior MDM, Lopes RM. (2009). Estuarine and oceanic influences on copepod abundance and production of a subtropical coastal area. *Journal of Plankton Research*, 31(8): 815-826.
187. Ara K. (2002). Temporal variability and production of *Temora turbinata* (Copepoda: Calanoida) in the Cananéia Lagoon estuarine system, São Paulo, Brazil. *Scientia Marina*, 66(4): 399–406.
188. Ara K. (2004). Temporal variability and production of the planktonic copepod community in the Cananéia Lagoon estuarine system, São Paulo, Brazil. *Zoological Studies*, 43(2): 179–186.
189. Muxagata E, Amaral WJA, Barbosa CN. (2012). *Acartia tonsa* production in the Patos Lagoon estuary, Brazil. *ICES Journal of Marine Science*, 69(3): 475–482.
190. Avila TR, de Souza Machado AA, Bianchini A. (2012). Estimation of zooplankton secondary production in estuarine waters: Comparison between the enzymatic (chitobiase) method and mathematical models using crustaceans. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 416-417: 144–152.
191. Dias CO, Araujo AV, Vianna SC, Loureiro Fernandes LF, Paranhos R, Suzuki MS, Bonecker SLC. (2015). Spatial and temporal changes in biomass, production and assemblage structure of mesozooplanktonic copepods in the tropical south-west Atlantic Ocean. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 95(3): 483-496. doi:10.1017/S0025315414001866
192. Teixeira-Amaral P, Amaral WJA, de Ortiz DO, Agostini VO, Muxagata E. (2017). The mesozooplankton of the Patos Lagoon Estuary, Brazil: trends in community structure and secondary production. *Marine Biology Research*, 13(1): 48–61. <https://doi.org/10.1080/17451000.2016.1248850>
193. Lercari D, Bergamino L, Defeo O. (2010). Trophic models in sandy beaches with contrasting morphodynamics: Comparing ecosystem structure and biomass flow. *Ecological Modelling*, 221(23): 2751-2759. doi:10.1016/j.ecolmodel.2010.08.027
194. Bergamino L, Gómez J, Barboza FR, Lercari D. (2013). Major food web properties of two sandy beaches with contrasting morphodynamics, and effects on the stability. *Aquatic Ecology*, 47: 253–261. <https://doi.org/10.1007/s10452-013-9440-5>

Anexo 1. Ejemplo de fotografías tomadas en el marco de la identificación taxonómica de la comunidad de copépodos. (1) *Acartia (Acanthacartia) tonsa* ♀ lateral y ♂ dorsal; (2) *Euterpina acutifrons* ♀ lateral; (3) *Microsetella norvegica* ♂ lateral; (4) *Paracalanus quasimodo* ♂ y ♀, lateral; (5) *Altheuta* sp., dorsal; (6) *Temora turbinata* ♂ dorsal y ♀ lateral; (7) Flia. Laophontidae, lateral; (8) *Parvocalanus crassirostris* ♀ y ♂, lateral; (9) *Tisbe* sp., dorsal;



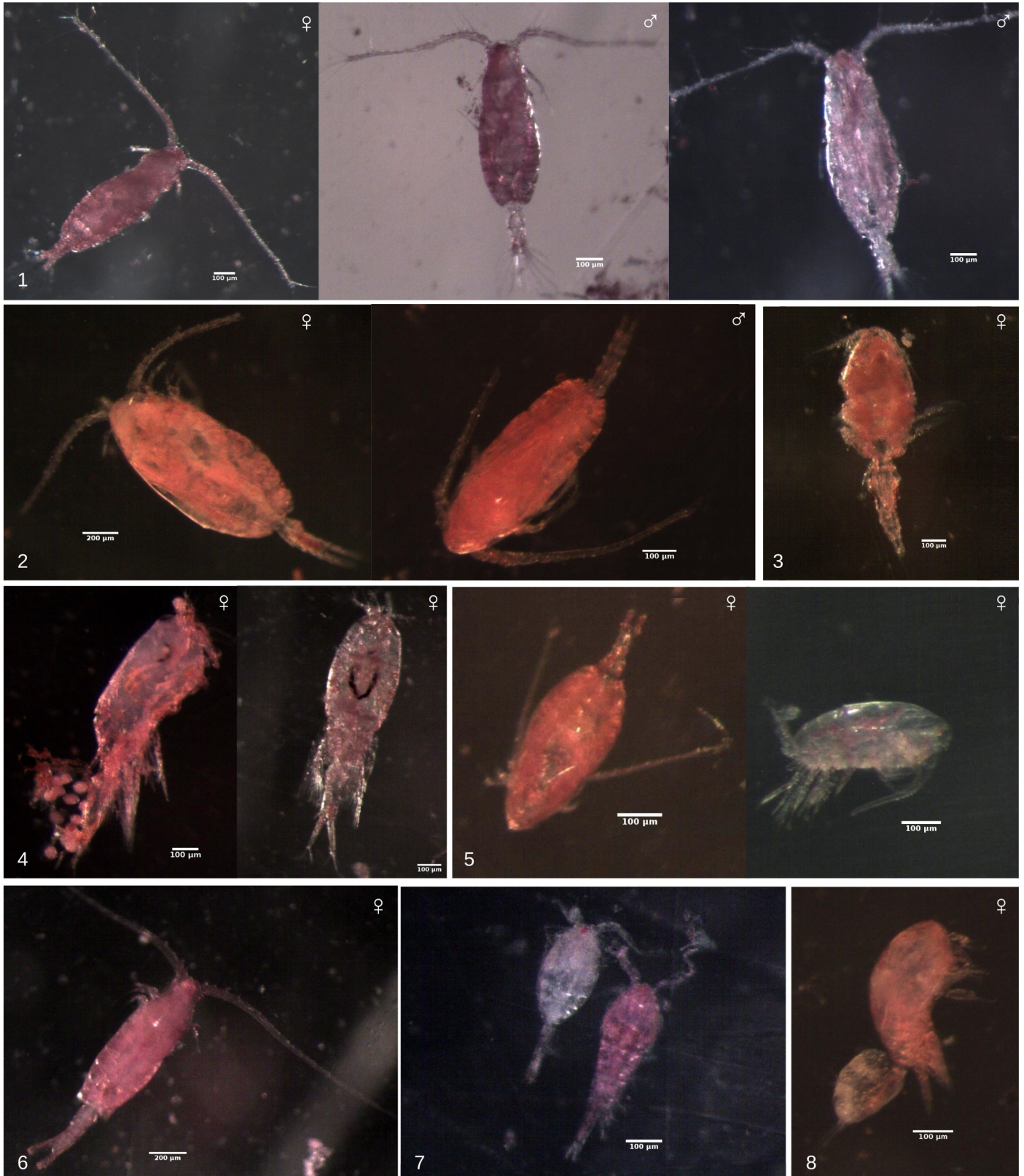
(Continuación Anexo 1) (10) *Oncaea scottodicalloi* ♂ y ♀, lateral; (11) *Goniopsyllus rostratus*, dorsal; (12) *Ditrichocorycaeus amazonicus* ♀ lateral/dorsal y ♂ lateral; (13) *Onychocorycaeus giesbrechti* ♀ y ♂, lateral; (14) *Farranula* sp., lateral; (15) *Hemicyclops thalassius* ♀ y ♂, dorsal; (16) *Subeucalanus pileatus* ♀ dorsal; (17) *Labidocera fluviatilis* ♀ dorsal y ♂ lateral;



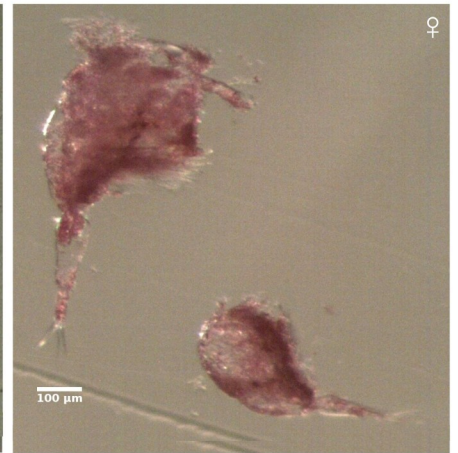
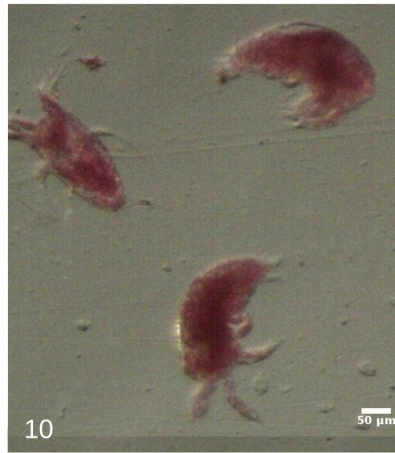
(Continuación Anexo 1) (18) *Ctenocalanus vanus* ♂ y ♀, lateral (♀ detalle exopodito P3-P4 espinas exteriores y sierras en espinas terminales P2-P4); (19) *Centropages velificatus* ♀ dorsal; (20) *Calanoides carinatus* ♀ y ♂, dorsal; (21) *Pontella* sp. ♂ dorsal, estadio copepodito; (22) *Oithona nana* ♂ y ♀ dorsal; (23) *Oithona similis* sp. ♀ dorsal.



Anexo 2. Ejemplo de fotografías tomadas en el marco de la determinación del estado vital de la comunidad de copépodos mediante tinción con rojo neutro. (1) *Acartia (Acanthacartia) tonsa* ♀/♂ vivos y ♂ muerto; (2) *Paracalanus quasimodo* ♀ y ♂ vivos; (3) *Hemicyclops thalassius* ♀ viva; (4) *Ditrichocorycaeus amazonicus* ♀ viva y muerta (5) *Parvocalanus crassirostris* ♀ viva y muerta; (6) *Centropages velificatus* ♀ viva; (7) *Oithona* spp. muerto (izquierda) y vivo (derecha); (8) *Oncaea scottodicalroi* ♀ viva;



(Continuación Anexo 2) (9) *Temora turbinata* ♀ viva (izquierda) y muerta (derecha); (10) Nauplios vivos; (11) *Farranula* sp. ♀ vivas; (12) *Labidocera fluviatilis* ♀ viva; (13) *Calanoides carinatus* ♀ viva; (14) Copepoditos vivo (superior) y muerto (inferior).



Anexo 3. Datos de factores hidrodinámicos y meteorológicos del área de estudio correspondientes a los días de muestreo.

Fecha	Sitio	Hora	Prof. (m)	V _{viento} (km/h)	D _{viento}	Altura ola (m)	Período ola (s ⁻¹)	D _{olas}	T _{aire} (°C)
13/10/21	ZR	16:30	1.5	16,7	NE	1,3	9	E	18
	ZL	19:00	6.5						
20/10/21	ZR	16:00	1.5	27.8 -35.2	NE	1	6.7 <i>in situ</i>	SE	17
	ZL	19:00	5.7						
28/10/21	ZR	16:30	1	24.1 – 35.2	NE	0,9	13	SE	20
	ZL	18:30	6						
05/04/22	ZR	19:00	1.5	16.7 – 18.5	NE	0,9	8	SE	20
	ZL	17:30	6.5						
21/04/22	ZR	16:30	1.5	22.2 – 27.8	SO	1,1	8	E	19
	ZL	19:00	6.5						
28/04/22	ZR	16:00	1.5	35.2 – 44.4	SO	1,3	10 <i>in situ</i>	SO	16
	ZL	17:30	6						

Anexo 4. Listado de taxones registrados en la playa de La Aguada (Rocha, Uruguay) correspondientes a la comunidad de zooplancton. Las líneas horizontales negras separan grupos de acuerdo a su ciclo vital: holoplancton (superior), meroplancton (medio) y plancton adventicio (inferior). ¹ Estadío copepodito; ² Juvenil y adulto; ³ Larva; ⁴ Zoea; ⁵ Zoea y megalopa; ⁶ Larva cipris y nauplio; ⁷ Huevo y larva; ⁸ Larva velígera.

Phylum	Clase/ Subclase	Orden	Familia	Taxa
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Tomopteridae	<i>Tomopteris</i> spp. (Eschscholtz, 1825)
Arthropoda (Crustacea)	Branchiopoda	Ctenopoda	Sididae	<i>Penilia avirostris</i> (Dana, 1849)
		Onychopoda	Podonidae	<i>Evadne nordmanni</i> (Lovén, 1836) <i>Podon</i> spp. (Lilljeborg, 1853)
	Copepoda	Calanoida	Acartiidae	<i>Acartia</i> (<i>Acanthacartia</i>) <i>tonsa</i> (Dana, 1849)
			Calanidae	<i>Calanoides carinatus</i> (Krøyer, 1849)
			Centropagidae	<i>Centropages velificatus</i> (Oliveira, 1947)
			Clausidiidae	<i>Hemicyclops thalassius</i> (Vervoort & Ramírez, 1966)
			Clausocalanidae	<i>Clausocalanus furcatus</i> (Brady, 1883)
				<i>Ctenocalanus vanus</i> (Giesbrecht, 1888)
			Eucalanidae	<i>Subeucalanus pileatus</i> (Giesbrecht, 1888)
			Paracalanidae	<i>Paracalanus quasimodo</i> (Bowman, 1971)
				<i>Paracalanus indicus</i> (Wolfenden, 1905)
				<i>Paracalanus parvus</i> (Claus, 1863)
				<i>Paracalanus</i> aff. <i>tropicus</i> (Andronov, 1977)
				<i>Parvocalanus crassirostris</i> (Dahl F., 1894)
			Pontellidae	<i>Labidocera fluviatilis</i> (Dahl F., 1894)
			Temoridae	<i>Pontella</i> spp. ¹ (Dana, 1846)
				<i>Temora turbinata</i> (Dana, 1849)
		Cyclopoida	Corycaeidae	<i>Ditrichocorycaeus amazonicus</i> (Dahl F., 1894)
				<i>Onychocorycaeus giesbrechti</i> (Dahl F., 1894)
			Cyclopinidae	<i>Farranula</i> spp. (Wilson C.B., 1932)
				<i>no id.</i> (Sars G.O., 1913)
				<i>Oithona</i> spp. (Baird, 1843)
			Oithonidae	<i>Oithona similis</i> (Claus, 1866)
				<i>Dioithona oculata</i> (Farran, 1913)
			Oncaeidae	<i>Oncaea scottodicaloi</i> (Heron & Bradford-Grieve, 1995)
		Harpacticoida	Tachidiidae	<i>Euterpina acutifrons</i> (Dana, 1847)
	Malacostraca	Mysida	Mysidae	<i>Neomysis</i> spp. ² (Czerniavsky, 1882)
Chaetognata	Sagittoidea	Aphragmophora	Sagittidae	<i>no id.</i> (Claus & Grobben, 1905)
Chordata	Appendicularia	Copelata	Oikopleuridae	<i>Oikopleura</i> spp. (Mertens, 1830)
Cnidaria	Hydrozoa	Limnomedusae	Geryoniidae	<i>Liriope tetraphylla</i> (Chamisso & Eysenhardt, 1821)
Myxozoa (Dinoflagellata)	Dinophyceae	Noctilucales	Noctilucaeae	<i>Noctiluca</i> spp. (Suriray, 1836)

Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Syllidae	<i>Myrianida</i> spp. ³ (Milne Edwards, 1845)
			Phyllodocidae	no id. ³ (Örsted, 1843)
		Spionida	Spionidae	no id. ³ (Grube, 1850)
Arthropoda (Crustacea)	Malacostraca	Caridea		no id. ⁴ (Dana, 1852)
		Decapoda (Anomura)		no id. ⁵ (MacLeay, 1838)
		Decapoda (Brachyura)		no id. ⁵ (Latreille, 1802)
Arthropoda (Crustacea)	Thecostraca (Cirripedia)	Balanomorpha	Balaninae	<i>Balanus</i> spp. ⁶ (Costa, 1778)
Chordata	Teleostei			no id. ⁷
Cnidaria	Hydrozoa	Leptothecata	Campanulariidae	<i>Obelia</i> spp. (Péron & Lesueur, 1810)
			Lovenellidae	<i>Eucheilota ventricularis</i> (McCrary, 1859)
Ctenophora				no id. (Eschscholtz, 1829)
Echinodermata	Echinoidea			no id. ³ (Schumacher, 1817)
Mollusca	Gastropoda			no id. ⁸ (Cuvier, 1795)
	Bivalvia			no id. ⁸ (Linnaeus, 1758)
Arthropoda (Crustacea)	Copepoda	Harpacticoida	Ectinosomatidae	<i>Microsetella</i> aff. <i>rosea</i> (Dana, 1847)
			Laophontidae	no id. (Scott T., 1904)
			Peltidiidae	<i>Goniopsyllus rostratus</i> (Brady, 1883)
				<i>Alteutha</i> spp. (Baird, 1846)
			Tisbidae	<i>Tisbe</i> spp. (Lilljeborg, 1853)
	Malacostraca	Amphipoda		no id. (Latreille, 1816)
		Cumacea		no id. (Krøyer, 1846)
		Isopoda		no id. (Latreille, 1816)
	Ostracoda (Podocopa)			no id. (Mueller, 1894)
Foraminifera				no id. (d'Orbigny, 1826)

Anexo 5. Abundancia (ind.m⁻³) por taxón y estadíos registrada por día y zona de muestreo en la playa de La Aguada agrupados de acuerdo a su ciclo vital. ZR: zona de rompiente; ZL: zona litoral adyacente; Cop: estadío copepodito; s/e: sin estadío.

Grupo	Taxa	13/10/2021		20/10/2021		28/10/2021		05/04/2022		21/04/2022		28/04/2022	
		ZR	ZL	ZR	ZL	ZR	ZL	ZR	ZL	ZR	ZL	ZR	ZL
Holoplancton													
Annelida	<i>Tomopteris spp.</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	37.74	0.00	0.00
Appendicularia	<i>Oikopleura spp.</i>	15.92	0.58	12.13	34.59	1037.98	1841.76	49.96	94.36	10.19	18.87	54.79	44.70
Chaetognata	Flia. Sagittidae	5.31	58.07	6.07	11.53	23.59	5.12	0.00	11.80	16.99	117.95	27.40	89.40
Cladocera	<i>Evadne nordmanni</i>	0.00	7.26	0.00	11.53	0.00	0.00	399.65	377.45	0.00	0.00	0.00	4.47
	<i>Penilia avirostris</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	399.65	2311.87	0.00	0.00	0.00	0.00
	<i>Podon spp.</i>	26.54	7.26	6.07	1.15	636.94	1688.28	0.00	11.80	0.00	0.00	2.74	22.35
Copepoda	<i>Acartia (Acanthacartia) tonsa</i>	26.83	51.77	61.00	115.29	40.44	204.64	36.81	45.29	14.49	0.00	54.89	7.71
	Cop. I <i>A. tonsa</i>	0.00	0.00	287.13	725.15	301.96	2404.52	39.97	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	Cop. II <i>A. tonsa</i>	0.00	0.00	320.70	657.13	75.49	1534.80	79.93	0.00	0.00	0.00	1.98	65.18
	Cop. III <i>A. tonsa</i>	0.00	0.00	135.88	146.73	12.58	460.44	59.95	0.00	0.00	0.00	7.90	39.11
	Cop. IV - V <i>A. tonsa</i>	0.00	0.00	218.38	81.38	0.00	358.12	79.93	0.00	0.00	14.15	3.95	2.61
	Cop. <i>A. tonsa</i> (s/e)	111.46	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	<i>Calanoides carinatus</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	4.86	16.37	0.00	0.00
	Cop. <i>C. carinatus</i> (s/e)	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	7.00	94.03	0.00	0.00
	<i>Centropages velificatus</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	11.80	3.00	18.87	0.00	0.00
	<i>Hemicyclops thalassius</i>	20.29	4.84	120.11	609.69	126.60	1012.97	79.93	0.00	6.31	136.50	115.63	90.37
	Cop. I <i>H. thalassius</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	18.09	0.00	0.00	0.00	13.38	412.83	22.83	234.66
	Cop. II <i>H. thalassius</i>	0.00	0.00	3.64	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.49	117.95	68.49	65.18
	<i>Clausocalanus furcatus</i>	0.00	16.52	12.13	0.00	0.00	0.00	0.00	8.58	0.00	0.00	0.00	0.00
	<i>Ctenocalanus vanus</i>	23.22	0.00	0.00	11.53	43.69	102.00	0.00	0.00	0.00	58.98	7.38	0.00
	Cop. <i>C. vanus</i> (s/e)	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	4.80	0.00
	<i>Paracalanus quasimodo</i>	197.10	595.00	18.20	46.11	135.77	204.64	130.43	14.61	10.90	223.13	39.27	12.93
	<i>Paracalanus indicus</i>	68.18	145.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	256.38	0.00	1.92
	<i>Paracalanus parvus</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	284.27	0.00	21.74	7.30	3.02	16.39	2.21	2.13
	<i>Parvocalanus crassirostris</i>	108.23	742.92	24.26	34.59	343.71	217.50	200.00	153.34	823.15	9511.68	2281.87	2273.87
	<i>Paracalanus aff. tropicus</i>	3.14	0.00	0.00	0.00	0.00	44.63	0.00	0.00	1.51	0.00	0.00	0.00
	Cop. I <i>Paracalanus spp.</i>	0.00	0.00	903.85	1198.98	1118.19	4195.12	434.62	0.00	0.99	0.00	0.00	0.00
	Cop. II <i>Paracalanus spp.</i>	0.00	0.00	800.73	1049.11	594.48	3376.56	239.79	0.00	1.97	88.46	49.38	26.07
	Cop. III <i>Paracalanus spp.</i>	0.00	0.00	349.41	991.46	325.55	1739.44	134.88	0.00	8.88	265.39	98.75	143.41
	Cop. IV - V <i>Paracalanus spp.</i>	0.00	0.00	40.04	161.40	438.60	1126.00	30.00	0.00	11.83	88.46	158.00	378.07

Grupo	Taxa	13/10/2021		20/10/2021		28/10/2021		05/04/2022		21/04/2022		28/04/2022	
		ZR	ZL	ZR	ZL	ZR	ZL	ZR	ZL	ZR	ZL	ZR	ZL
Holoplancton													
	Cop. <i>Paracalanus</i> spp. (s/e)	234.00	101.62	0.00	0.00	0.00	102.32	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	<i>Labidocera fluviatilis</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	9.44	0.00	0.00	0.00	1.36	218.10	0.00	4.47
	Cop. <i>Labidocera</i> spp. (s/e)	0.00	0.00	0.00	0.00	32.90	51.16	20.00	0.00	0.00	235.91	0.00	0.00
	Cop. <i>Pontella</i> spp. (s/e)	0.00	0.00	0.00	0.00	16.51	5.12	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	<i>Subeucalanus pileatus</i>	0.00	0.00	6.07	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	2.91	139.68	7.19	3.38
	Cop. <i>S. pileatus</i> (s/e)	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	156.00	4.79	5.59
	<i>Temora turbinata</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	108.15	814.51	139.55	16304.38	107.86	75.95
	Cop. <i>T. turbinata</i> (s/e)	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	4482.19	9641.42	1.22	317.25	82.19	134.09
	<i>Ditrichocorycaeus amazonicus</i>	14.86	161.56	42.46	57.64	0.00	143.25	121.67	22.05	0.00	497.83	125.76	217.66
	<i>Onychocorycaeus giesbrechti</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	52.14	32.72	0.00	0.00	9.67	2.72
	<i>Farranula</i> spp.	4.95	0.00	78.86	195.99	396.32	1718.98	711.92	1499.39	0.00	0.00	3.87	13.60
	<i>Oithona</i> spp. (<i>O. nana</i> /simplex)	253.58	538.95	42.46	80.70	304.32	931.11	74.93	0.00	28.27	3844.09	449.67	1016.13
	<i>Oithona similis</i>	9.16	0.29	3.03	0.00	7.08	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	<i>Dioithona oculata</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	10.00	0.00	0.00	0.00
	Cop. <i>Oithona</i> spp. (s/e)	100.85	58.07	90.99	219.04	754.90	1074.36	49.96	0.00	16.99	589.76	126.67	349.64
	<i>Oncaea scottodicarloi</i>	63.69	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	47.41	4066.35	739.80	3953.98
	Cop. <i>O. scottodicarloi</i> (s/e)	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	30.57	1887.00	295.80	1937.29
	Flia. Cyclopinidae	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	118.00	0.00	0.00
	<i>Euterpina acutifrons</i>	3.18	4.84	0.00	0.00	9.44	102.32	7.72	23.59	6.79	0.00	6.85	4.13
	Cop. <i>E.acutifrons</i> (s/e)	5.31	0.00	4.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	10.19	0.00	0.00	0.00
	Nauplio	76.30	254.05	1663.13	2421.01	1002.59	5474.13	7204.81	10662.89	1.70	235.90	0.00	525.20
Cnidaria	<i>Liriope tetraphylla</i>	5.31	0.29	0.00	8.65	448.22	460.44	24.98	0.00	0.00	18.87	0.00	22.35
Mysida	<i>Neomysis</i> spp.	10.62	0.29	0.00	0.00	0.00	0.00	24.98	0.00	88.32	0.00	5.48	0.00
	<i>Neomysis</i> spp. (juvenil)	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	199.83	0.00	30.57	235.90	21.92	0.00
Noctilucales	<i>Noctiluca</i> spp.	0.00	348.41	24725.51	5014.96	21750.41	36835.24	31272.64	27954.71	0.00	471.81	397.23	8.94
Meroplancton													
Annelida	Flia. Spionidae (larva)	74.31	21.78	72.79	23.06	141.54	358.12	149.87	35.39	16.99	0.00	10.96	223.49
	<i>Myrianida</i> spp. (larva)	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	18.87	0.00	0.00
	Flia. Phyllodocidae (larva)	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	20.38	37.74	10.96	22.35
Chordata	Teleostei (huevo)	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	11.80	0.00	0.00	0.00	0.00
	Teleostei (larva)	0.00	0.15	0.00	0.00	0.00	0.00	24.98	0.00	0.00	117.95	0.00	0.00
Cirripedia	<i>Balanus</i> spp. (larva cipris)	488.32	261.31	515.62	391.97	23.59	767.40	199.83	23.59	47.56	2,005.19	109.58	1,028.05
	<i>Balanus</i> spp. (naupio)	424.63	181.47	66.73	149.87	306.68	920.88	149.87	47.18	0.00	117.95	27.40	424.63
Cnidaria	<i>Obelia</i> spp.	5.31	14.52	12.13	0.00	117.95	0.00	149.87	0.00	0.00	37.74	41.09	67.05
	<i>Eucheilota ventricularis</i>	0.00	0.44	6.07	0.58	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Ctenophora	Ctenophora no id.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	13.59	0.00	13.70	44.70

Grupo	Taxa	13/10/2021		20/10/2021		28/10/2021		05/04/2022		21/04/2022		28/04/2022	
		ZR	ZL	ZR	ZL	ZR	ZL	ZR	ZL	ZR	ZL	ZR	ZL
Meroplancton													
Decapoda	Brachyura (zoea)	5.31	0.15	0.00	1.15	9.44	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	8.94
	Anomura (zoea)	5.31	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	Decapoda (megalopa no id.)	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	117.95	0.00	0.00
	Caridea (zoea)	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	235.90	0.00	4.47
Echinodermata	Echinoidea (larva no id.)	0.00	0.00	0.00	0.00	47.18	5.12	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Mollusca	Gasteropoda (larva velígera)	201.70	43.55	30.33	57.64	117.95	306.96	24.98	0.00	57.75	0.00	0.00	67.05
	Bivalvia (larva velígera)	934.18	65.33	0.00	69.17	94.36	306.96	0.00	0.00	363.48	6,251.47	219.16	1,430.33
Plancton adventicio													
Amphipoda	Amphipoda no id.	10.62	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	9.99	0.00	30.57	0.00	13.70	0.00
Copepoda	Microsetella aff. rosea	7.08	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	24.98	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	Goniopsyllus rostratus	10.62	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	Alteutha spp.	0.00	0.00	6.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	3.40	0.00	0.00	0.00
	Tisbe spp.	5.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	18.87	0.00	0.00
	Flia. Laophontidae	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	3.00	0.00	0.00	0.00
Cumacea	Cumacea no id.	0.00	0.15	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Foraminifera	Foraminifera no id.	2,446.92	0.00	24.26	0.00	1,321.07	0.00	0.00	0.00	366.88	0.00	13.70	0.00
Isopoda	Isopoda no id.	10.62	0.00	12.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	10.19	18.87	0.00	0.00
Ostracoda	Ostracoda no id.	509.55	0.00	0.00	0.00	70.77	25.58	0.00	0.00	44.16	0.00	0.00	0.00

Anexo 6. Tablas 1 a 5 donde se muestran valores correspondientes a biomasa, tasas y flujos registrados por especie, estadio y/o grupo analizado. B_H_inc: biomasa hembras incubadas ($\mu\text{gC}\cdot\text{H}^{-1}$), B_h: biomasa huevos ($\mu\text{gC}\cdot\text{h}^{-1}$), Bc_pob: biomasa poblacional corregida por estado vital ($\mu\text{gC m}^{-3}$), TPH: tasa de producción de huevos ($\text{h H}^{-1} \text{d}^{-1}$), B_p: biomasa pellets fecales ($\mu\text{gC}\cdot\text{p}^{-1}$), TPP: tasa de producción de pellets fecales ($\text{p}\cdot\text{H}^{-1}\text{d}^{-1}$), B_ind: biomasa individuos ($\mu\text{gC}\cdot\text{ind}^{-1}$), G: fluorescencia entérica ($\text{ng Clo a eq ind}^{-1}$), TH : tasa de herbivoría ($\text{ng Clo a eq ind}^{-1} \text{día}^{-1}$). Prefijo: S_, tasa biomasa específica (d^{-1}); F_, flujo de C ($\mu\text{gC m}^{-3} \text{d}^{-1}$); Fc_, flujo de C corregido por estado vital ($\mu\text{gC m}^{-3} \text{d}^{-1}$). Sufijo: _ugC, tasa expresada en unidades de C (μgC). (*): dato correspondiente a un único día de muestreo; DE: desvío estándar.

Tabla 1

	ZR			ZL		
	Mín	Máx	Promedio + DE	Mín	Máx	Promedio + DE
<i>Acartia tonsa</i>						
B_H_inc	3.520	3.801	3.695 ± 0.128	3.319	4.358	3.875 ± 0.328
B_h	0.020	0.026	0.023 ± 0.002	0.023	0.036	0.030 ± 0.005
Bc_pob	----	----	202.41 (*)	196.93	2461.94	1329.44 ± 1601.60
TPH	21.720	42.620	29.166 ± 8.483	1.860	77.390	23.731 ± 26.448
TPH_ugC	0.440	1.130	0.692 ± 0.274	0.060	2.050	0.625 ± 0.662
S_TPH	0.122	0.296	0.186 ± 0.070	0.016	0.519	0.158 ± 0.166
F_TPH	45.246	109.757	68.852 ± 25.874	3.925	1277.662	352.647 ± 439.934
Fc_TPH	24.730	59.989	37.632 ± 14.141	3.116	1277.662	351.782 ± 440.682
B_p	0.005	0.006	0.006 ± 0.0004	0,003	0,012	0.008 ± 0.003
TPP	6.436	12.126	8.783 ± 2.393	11,305	58,500	28.714 ± 15.713
TPP_ugC	0.036	0.078	0.054 ± 0.018	0,082	0,656	0.259 ± 0.218
S_TPP	0.009	0.022	0.015 ± 0.005	0,020	0,190	0.069 ± 0.061
F_TPP	3.507	8.157	5.395 ± 1.883	10,394	100,391	48.019 ± 28.275
Fc_TPP	1.917	4.458	2.948 ± 1.029	8,251	100,391	45.184 ± 29.948
B_ind	2.186	3.396	2.810 ± 0.481	1.734	3.063	2.500 ± 0.466
G	0	0	0	0	2.000	0.624 ± 0.774

G_ugC	0	0	0	0	0.097	0.026 ± 0.033
TH	0	0	0	0	1.864	0.581 ± 0.721
TH_ugC	0	0	0	0	0.090	0.024 ± 0.031
S_TH	0	0	0	0	0.052	0.012 ± 0.017
F_TH	0	0	0	0	7.469	1.689 ± 2.387
Fc_TH	0	0	0	0	5.937	1.342 ± 1.897

Tabla 2

	ZR			ZL		
	Mín	Máx	Promedio + DE	Mín	Máx	Promedio + DE
<i>Paracalanus quasimodo</i>						
B_H_inc	2.837	3.487	3.101 ± 0.254	2.346	3.452	2.935 ± 0.474
B_h	0.017	0.020	0.019 ± 0.001	0.015	0.022	0.019 ± 0.003
Bc_pob	----	----	653.46 (*)	----	----	1774.98 (*)
TPH_h	6.210	11.84	9.610 ± 2.109	3.020	8.120	5.260 ± 1.918
TPH_ugC	0.120	0.240	0.182 ± 0.045	0.070	0.150	0.098 ± 0.036
S_TPH	0.041	0.077	0.058 ± 0.014	0.021	0.042	0.033 ± 0.008
F_TPH	38.873	73.139	55.022 ± 13.197	37.638	74.726	57.867 ± 14.179
Fc_TPH	26.698	50.231	37.789 ± 9.064	37.638	74.726	57.867 ± 14.179
B_p	0.007	0.011	0.008 ± 0.002	0.006	0.009	0.007 ± 0.001
TPP_p	27.819	67.585	42.514 ± 15.657	6.633	53.079	20.748 ± 18.882
TPP_ugC	0.283	0.493	0.350 ± 0.082	0.038	0.420	0.157 ± 0.155
S_TPP	0.081	0.158	0.113 ± 0.028	0.012	0.179	0.060 ± 0.068
F_TPP	77.239	150.592	108.046 ± 27.043	21.743	317.706	106.247 ± 121.464
Fc_TPP	53.047	103.425	74.205 ± 18.573	21.743	317.706	106.247 ± 121.464

B_ind	1.349	2.430	1.902 ± 0.541	2.242	3.206	2.549 ± 0.393
G	0	0.477	0.205 ± 0.246	0.093	2.717	1.462 ± 1.000
G_ugC	0.003	0.022	0.011 ± 0.010	0.005	0.096	0.057 ± 0.036
TH	0	0.469	0.201 ± 0.241	0.087	2.532	1.362 ± 0.931
TH_ugC	0.003	0.022	0.011 ± 0.010	0.005	0.090	0.053 ± 0.034
S_TH	0.001	0.011	0.006 ± 0.005	0.002	0.035	0.021 ± 0.012
F_TH	0.762	6.746	3.755 ± 2.992	3.222	53.418	31.582 ± 18.924
Fc_TH	0.529	4.679	2.604 ± 2.075	3.222	53.418	31.582 ± 18.924

Tabla 3

	ZR			ZL		
	Mín	Máx	Promedio + DE	Mín	Máx	Promedio + DE
<i>Temora turbinata</i> – incubaciones						
B_H_inc	3.780	7.298	5.305 ± 0.874	3.980	6.260	4.919 ± 0.677
B_h	0.024	0.032	0.029 ± 0.003	0.028	0.038	0.033 ± 0.003
Bc_pob	635.35	25247.15	8859.32 ± 14192.31	576.63	72807.54	43160.94 ± 37813.55
TPH_h	0	8.810	1.306 ± 2.593	0	9.100	1.959 ± 3.058
TPH_ugC	0	0.290	0.039 ± 0.081	0	0.320	0.064 ± 0.102
S_TPH	0	0.046	0.007 ± 0.014	0	0.068	0.014 ± 0.022
F_TPH	0	41.022	6.647 ± 12.095	0	1722.618	248.096 ± 477.240
Fc_TPH	0	31.653	4.841 ± 9.345	0	1443.547	206.710 ± 402.711
B_p	0.012	0.017	0.013 ± 0.002	0.010	0.014	0.012 ± 0.002
TPP_p	27.685	105.791	45.762 ± 20.559	20.501	88.000	37.216 ± 16.452
TPP_ugC	0.259	1.637	0.588 ± 0.365	0.090	1.036	0.432 ± 0.215
S_TPP	0.045	0.313	0.114 ± 0.070	0.0186	0.167	0.087 ± 0.036
F_TPP	105.714	1557.069	551.492 ± 577.640	18.755	11106.54	4505.264 ± 3863.520

Fc_TPP	50.548	1471.157	485.067 ± 571.859	10.73	9472.546	3798.450 ± 3271.394
B_ind	3.624	5.367	4.278 ± 0.600	4.145	5.987	4.793 ± 0.527
G	0.309	7.656	1.878 ± 2.033	0.163	14.331	2.999 ± 3.915
G_ugC	0.013	0.263	0.065 ± 0.067	0.004	0.554	0.107 ± 0.153
TH	0.355	8.68	2.123 ± 2.300	0.183	16.511	3.424 ± 4.521
TH_ugC	0.015	0.298	0.073 ± 0.075	0.005	0.638	0.122 ± 0.177
S_TH	0.004	0.059	0.016 ± 0.015	0.001	0.127	0.025 ± 0.036
Temora turbinata – Copepoditos - Herbivoría						
B_ind	1.471	4.782	3.002 ± 1.194	2.021	5.79	3.277 ± 1.308
G	0.155	1.832	0.769 ± 0.521	0.058	5.053	1.667 ± 2.045
G_ugC	0.005	0.069	0.028 ± 0.020	0.002	0.158	0.050 ± 0.059
TH	0.178	2.051	0.868 ± 0.582	0.065	5.821	1.907 ± 2.363
TH_ugC	0.006	0.077	0.032 ± 0.022	0.002	0.182	0.057 ± 0.069
S_TH	0.001	0.038	0.014 ± 0.013	0.001	0.038	0.013 ± 0.013
Temora turbinata - Flujo herbívoro						
Bc_pob	535.11	25128.22	8763.42 ± 14172.40	554.9	75661.4	44008.24 ± 38918.89
F_TH	1.569	1560.782	134.718 ± 360.369	4.981	8331.391	1022.33 ± 1885.53
Fc_TH	0.691	1475.301	124.628 ± 341.578	2.851	7102.052	869.328 ± 1608.271

Tabla 4

	ZR			ZL		
	Mín	Máx	Promedio + DE	Mín	Máx	Promedio + DE
Copepoditos Calanoida (Acartiidae, Paracalanidae, Clausocalanidae)						
B_ind	0.143	0.210	0.170 ± 0.029	0.094	0.189	0.140 ± 0.040
G_ng_ind	0.123	1.900	0.602 ± 0.866	1.133	2.878	1.934 ± 0.632
G_ugC_ind	0.004	0.076	0.024 ± 0.035	0.043	0.111	0.074 ± 0.025
I_ng_pig_ind_d	0.127	1.954	0.620 ± 0.891	1.182	3.001	2.017 ± 0.659
I_ugC_pig_ind_d	0.004	0.078	0.025 ± 0.035	0.045	0.115	0.077 ± 0.025
Sp_I	0.031	0.372	0.128 ± 0.163	0.415	0.714	0.560 ± 0.143
Nauplios Copepoda - Herbivoría						
B_ind	0.139	0.220	0.175 ± 0.037	0.165	0.238	0.216 ± 0.030
G	0.873	1.900	1.256 ± 0.454	1.768	2.878	2.258 ± 0.403
G_ugC	0.031	0.076	0.050 ± 0.018	0.073	0.111	0.089 ± 0.014
TH	0.898	1.954	1.292 ± 0.466	1.844	3.001	2.355 ± 0.420
TH_ugC	0.032	0.078	0.051 ± 0.018	0.076	0.115	0.092 ± 0.014
S_TH	0.199	0.404	0.295 ± 0.092	0.340	0.700	0.444 ± 0.146
Copépodos Calanoida						
Bc_pob	----	----	1080.37 (*)	----	----	1949.99 (*)
F_TH	0	466.977	207.488 ± 176.451	770.179	1650.315	1142.897 ± 348.178
Fc_TH	0	436.711	194.040 ± 165.015	663.587	1421.914	984.722 ± 299.990

Tabla 5

	ZR			ZL		
	Mín	Máy	Promedio + DE	Mín	Máy	Promedio + DE
Ctenocalanus vanus						
B_H_inc	4.135	5.100	4.591 ± 0.361	-----	-----	-----
B_h	0.032	0.051	0.044 ± 0.008	-----	-----	-----
Bc_pob	-----	-----	111.51 (*)	-----	-----	-----
TPH_h	1.920	5.350	3.908 ± 1.435	-----	-----	-----
TPH_ugC	0.090	0.270	0.170 ± 0.071	-----	-----	-----
S_TPH	0.023	0.053	0.037 ± 0.013	-----	-----	-----
F_TPH	4.030	9.364	6.463 ± 2.304	-----	-----	-----
Fc_TPH	2.558	5.943	4.102 1.462	-----	-----	-----
B_p	0.008	0.012	0.010 ± 0.002	-----	-----	-----
TPP_p	47.919	191.072	104.815 ± 53.765	-----	-----	-----
TPP_ugC	0.380	2.327	1.111 ± 0.729	-----	-----	-----
S_TPP	0.085	0.489	0.241 ± 0.153	-----	-----	-----
F_TPP	14.972	85.903	42.382 ± 26.892	-----	-----	-----
Fc_TPP	9.503	54.526	26.902 ± 17.069	-----	-----	-----
B_ind	2.118	3.027	2.397 ± 0.369	----	----	-----
G	0.025	0.687	0.358 ± 0.291	----	----	-----
G_ugC	0	0.030	0.013 ± 0.013	----	----	-----
TH	0.025	0.676	0.352 ± 0.286	----	----	-----
TH_ugC	0	0.030	0.013 ± 0.012	----	----	-----
S_TH	0	0.014	0.006 ± 0.006	----	----	-----
F_TH	0	1.328	0.521 ± 0.562	----	----	-----
Fc_TH	0	0.854	0.335 ± 0.362	----	----	-----