



FACULTAD DE CIENCIAS, UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
PROGRAMA DE DESARROLLO DE LAS CIENCIAS BÁSICAS (PEDECIBA)
TESIS DE MAESTRÍA EN BIOLOGÍA, SUB-ÁREA ECOLOGÍA

EFFECTOS ECOSISTÉMICOS DE LA DESCARGA DE AGUA DULCE EN UNA PLAYA ARENOSA DISIPATIVA DE URUGUAY

Lic. Gabriela Jorge Romero

Director: Dr. Diego Lercari

Co-Directores: Dr. Omar Defeo y Dr. Leonardo Ortega

Laboratorio: UNDECIMAR

Montevideo, Uruguay

Noviembre de 2016

ÍNDICE

RESUMEN	1
1 INTRODUCCIÓN	2
1.1 DESCRIPTORES ECOSISTÉMICOS	2
1.2 IMPACTO AMBIENTAL EN LOS ECOSISTEMAS DE PLAYAS ARENOSAS	3
1.3 LA PESQUERÍA DE LA ALMEJA AMARILLA EN URUGUAY	4
1.4 PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA.....	6
2 HIPÓTESIS DE TRABAJO	10
3 OBJETIVOS	10
3.1 OBJETIVO GENERAL	10
3.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	10
4 MATERIALES Y MÉTODOS	11
4.1 ÁREA DE ESTUDIO	11
4.2 ESTRATEGIA DE INVESTIGACIÓN	12
4.3 MODELOS TRÓFICOS DE BALANCE DE MASAS.....	14
4.3.1 ESTRUCTURACIÓN DEL MODELO.....	16
4.3.2 LINAJE DE DATOS.....	19
4.3.3 DIAGNÓSTICOS PRE-BALANCE	20
4.3.4 PARAMETRIZACIÓN	20
4.3.5 DESCRIPTORES ECOSISTÉMICOS.....	21
4.4 ANÁLISIS DE DATOS	22
5 RESULTADOS	24
5.1 CALIDAD DE LOS MODELOS	24
5.2 DIAGRAMAS DE FLUJO.....	24
5.3 GRUPOS FUNCIONALES.....	26
5.4 BIOMASA.....	26
5.5 NIVEL TRÓFICO.....	32
5.6 DESCRIPTORES ECOSISTÉMICOS	33
6 DISCUSIÓN	39
6.1 GRUPOS FUNCIONALES.....	39
6.2 BIOMASA.....	40
6.3 NIVEL TRÓFICO.....	42
6.4 DESCRIPTORES ECOSISTÉMICOS	42
7 CONCLUSIONES	45

8 PERSPECTIVAS.....	47
REFERENCIAS.....	48
ANEXOS	58
ANEXO I - DATOS DE ENTRADA	59
ANEXO II - MATRICES DE DIETAS.....	65
ANEXO III - ANÁLISIS PREBAL	74
ANEXO IV - DATOS DE SALIDA.....	80
ANEXO V - ANÁLISIS DE RESIDUALES	85
ANEXO VI - ANÁLISIS DE REDUNDANCIA.....	89

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1: a) Mapa de la zona este de Rocha, mostrando el área de influencia del Canal Andreoni y b) fotografía aérea de la playa La Coronilla, mostrando la pluma de disipación del Canal Andreoni.....	8
Figura 2: a) Ubicación del área de estudio localizada en la costa atlántica uruguaya, y b) fotografía aérea de la zona de rompiente, vista de disipación de oleaje de la playa La Coronilla-Barra del Chuy.....	11
Figura 3: Sitios de muestreo: Andreoni, ubicado en la desembocadura del canal, extremadamente perturbado; Coronilla, situado a 1 km de la desembocadura, moderadamente perturbado; y, Barra, situado a 13 km de la desembocadura, sin disturbio.	12
Figura 4: Variación temporal de la abundancia del stock explotable de almeja amarilla (ind.m^{-1}). Se destacan eventos de mortandad masiva, clausura pesquera y el comienzo de la transformación del sistema de gobernanza. Eje y en escala logarítmica (Defeo et al. 2016).	13
Figura 5: Diagrama de flujo y niveles tróficos (eje y) correspondientes a Andreoni (izquierda), Coronilla (centro) y Barra (derecha) en los períodos de alta abundancia (arriba), mortandad masiva (centro) y recuperación (abajo) de <i>M. mactroides</i> . Los círculos representan a los grupos y su biomasa relativa. Las líneas representan las conexiones tróficas y la intensidad de las mismas.....	25
Figura 6: Número de grupos (promedio \pm SE) para el ecosistema (arriba) y los macroinvertebrados (abajo) en A: Andreoni, C: Coronilla y B: Barra para los tres períodos en estudio.....	26
Figura 7: Biomasa ($\text{g/m}^2/\text{año}$) del ecosistema (excepto detritus), macroinvertebrados y <i>M. mactroides</i> para los sitios y períodos en estudio. AA: Alta abundancia de <i>M. mactroides</i> , MM: Mortandad masiva de <i>M. mactroides</i> , R: Recuperación de <i>M. mactroides</i>	27
Figura 8: Biomasa ($\text{g/m}^2/\text{año}$) en escala logarítmica (promedio \pm SE) del ecosistema (arriba) y de macroinvertebrados (abajo) para los sitios y períodos en estudio. A: Andreoni, C: Coronilla, B: Barra. AA: Alta abundancia de <i>M. mactroides</i> , MM: Mortandad masiva de <i>M. mactroides</i> , R: Recuperación de <i>M. mactroides</i>	29
Figura 9: Biomasa ($\text{g/m}^2/\text{año}$) en escala logarítmica del ecosistema (línea punteada) y de macroinvertebrados (línea entera) para los períodos y sitios en estudio. A: Andreoni, C:	

Coronilla, B: Barra. AA: Alta abundancia de *M. mactroides*, MM: Mortandad masiva de *M. mactroides*, R: Recuperación de *M. mactroides*.....29

Figura 10: Ordenación de los escenarios en función a la biomasa de los grupos funcionales. Clusters (análisis tipo Q -método UPGMA) a niveles de similitud de 70% (línea entera) y 85% (línea punteada). A: Andreoni, C: Coronilla y B: Barra. AA: Alta abundancia de *M. mactroides*, MM: Mortandad masiva de *M. mactroides*, R: Recuperación de *M. mactroides*.30

Figura 11: Nivel trófico (promedio \pm SE) de los depredadores en función del sitio (arriba) y del período (abajo). A: Andreoni, C: Coronilla, B: Barra, AA: Alta abundancia de *M. mactroides*, MM: Mortandad masiva de *M. mactroides* y R: Recuperación de *M. mactroides*.
.....33

Figura 12: Ordenación de los escenarios en función a los atributos ecosistémicos. Clusters (análisis tipo Q -método UPGMA) a niveles de similitud de 35% (línea entera) y 65% (línea punteada). A: Andreoni, C: Coronilla, B: Barra. AA: Alta abundancia de *M. mactroides*, MM: Mortandad masiva de *M. mactroides* y R: Recuperación de *M. mactroides*. TFS: total de flujos del sistema, PP/R: cociente producción primaria - respiración, PP/B: cociente producción primaria - biomasa, IC: índice de conectancia, IOS: índice de omnivoría del sistema, O: overhead e ICF: Índice de ciclado de Finn.35

Figura 13: Total de flujos del sistema (TFS, g/m²/año) por sitio y periodo. AA: Alta abundancia de *M. mactroides*, MM: Mortandad masiva de *M. mactroides* y R: Recuperación de *M. mactroides*.....36

Figura 14: Distribución de flujos del sistema por sitio y período. AA: Alta abundancia de *M. mactroides*, MM: Mortandad masiva de *M. mactroides* y R: Recuperación de *M. mactroides*.
.....36

Figura 15: Porcentaje de ascendencia y overhead de los nueve escenarios analizados. AA: Alta abundancia de *M. mactroides*, MM: Mortandad masiva de *M. mactroides* y R: Recuperación de *M. mactroides*.....37

Figura 16: Robustez - resiliencia del sistema. A: Andreoni, C: Coronilla y B: Barra. AA: Alta abundancia de *M. mactroides*, MM: Mortandad masiva de *M. mactroides* y R: Recuperación de *M. mactroides*.....38

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1: Diferencias entre los estados temprano y maduro de desarrollo ecosistémico (Jørgensen et al. 2007)	3
Tabla 2: Publicaciones referentes al impacto del Canal Andreoni a nivel poblacional y comunitario de la macrofauna bentónica en la playa La Coronilla-Barra del Chuy. Se muestran únicamente los aspectos estadísticamente significativos.....	9
Tabla 3: Promedio y error estándar de las variables abióticas registradas en Andreoni, Coronilla y Barra (Lercari et al. 2002).....	12
Tabla 4: Períodos de estudio característicos del stock poblacional de la pesquería de la almeja amarilla (<i>M. mactroides</i>) en Uruguay para los nueve escenarios analizados.....	14
Tabla 5: Fuentes de información de los datos de entrada para la parametrización de los nueve modelos elaborados, según grupo funcional. B: Biomasa (g/m^2), P/B: cociente producción/biomasa (/año), Q/B: cociente consumo/biomasa (/año).....	19
Tabla 6: Índice pedigrí (P) y medidas de ajuste (t^*) de los nueve escenarios analizados. AA: Alta abundancia de <i>M. mactroides</i> , MM: Mortandad masiva de <i>M. mactroides</i> , R: Recuperación de <i>M. mactroides</i>	24
Tabla 7: Contribución en porcentaje a la biomasa total de los macroinvertebrados bentónicos. Se muestran las especies mayores al 5% para los nueve escenarios analizados. AA: Alta abundancia de <i>M. mactroides</i> , MM: Mortandad masiva de <i>M. mactroides</i> , R: Recuperación de <i>M. mactroides</i>	27
Tabla 8: Significancia estadística (p-valores) obtenida del GLM y las pruebas a posteriori para la biomasa ($\text{g/m}^2/\text{año}$) del ecosistema y los macroinvertebrados. A: Andreoni, C: Coronilla y B: Barra. AA: Alta abundancia de <i>M. mactroides</i> , MM: Mortandad masiva de <i>M. mactroides</i> y R: Recuperación de <i>M. mactroides</i> . Se resaltan en negrilla los p-valores significativos.....	28
Tabla 9: Valores globales de R y significancia (p-valores) obtenidos de ANOSIM y comparaciones pareadas entre sitios, usando la biomasa como variable de respuesta para los macroinvertebrados. Sitios A: Andreoni, C: Coronilla y B: Barra. AA: Alta abundancia de <i>M. mactroides</i> , MM: Mortandad masiva de <i>M. mactroides</i> , R: Recuperación de <i>M. mactroides</i> . Se resaltan en negrilla los p-valores significativos.....	31

Tabla 10: Especies discriminantes identificadas por el procedimiento SIMPER para los sitios en estudio. Se indica la contribución promedio y el desvío estándar (SD) de cada especie a la disimilitud global y la disimilitud promedio entre sitios. A: Andreoni, C: Coronilla, B: Barra.....	31
Tabla 11: Especies discriminantes identificadas por el procedimiento SIMPER para los períodos en estudio. Se indica la contribución promedio y el desvío estándar (SD) de cada especie a la disimilitud global y la disimilitud promedio entre períodos. AA: Alta abundancia de <i>M. mactroides</i> , MM: Mortandad masiva de <i>M. mactroides</i> , R: Recuperación de <i>M. mactroides</i>	32
Tabla 12: p-valores obtenidos del GLM y las comparaciones pareadas para el nivel trófico de los depredadores. A: Andreoni, C: Coronilla y B: Barra. AA: Alta abundancia de <i>M. mactroides</i> , MM: Mortandad masiva de <i>M. mactroides</i> y R: Recuperación de <i>M. mactroides</i> . En todos los casos los p-valores resultan no significativos.....	32
Tabla 13: Atributos ecosistémicos de los nueve escenarios analizados. AA: Alta abundancia de <i>M. mactroides</i> , MM: Mortandad masiva de <i>M. mactroides</i> y R: Recuperación de <i>M. mactroides</i>	34

AGRADECIMIENTOS

Deseo agradecer especialmente a los doctores Diego Lercari, Omar Defeo y Leonardo Ortega por haber sido parte de esta etapa de mi formación.

A los miembros del tribunal, los doctores Daniel Conde, Leonardo Bergamino y Juan Pablo Lozoya por su lectura crítica y aportes.

A la Unidad de Ciencias del Mar (UNDECIMAR) de Facultad de Ciencias y a la Dirección Nacional de Recursos Acuáticos (DINARA) por proporcionar los datos que permitieron realizar este estudio.

Al grupo de investigación UNDECIMAR, en particular a Eleonora Celentano, Luis Orlando, Ignacio Gianelli y Anita de Álava por sus invaluable contribuciones.

A la Comisión Académica de Posgrados (CAP) por el apoyo financiero otorgado a través de la beca de finalización de maestría.

Por último, agradecer profundamente a mi familia, a mis amigos y a Pablo por apoyarme y acompañarme en esta linda profesión.

Gracias,

g.

RESUMEN

Las playas de arena se encuentran entre los ecosistemas costeros mayormente afectados por las actividades humanas. En particular, las descargas artificiales de agua dulce han cambiado los regímenes de salinidad, temperatura y nutrientes, degradando el ambiente costero. El presente estudio constituye una primera aproximación al entendimiento del impacto de la descarga artificial de agua dulce sobre la comunidad bentónica y el ecosistema de playas arenosas en el largo plazo. Se modeló y comparó la estructura y funcionamiento ecosistémico a través de la implementación de modelos tróficos en nueve escenarios, que combinaron tres sitios con distinto grado de perturbación y tres períodos con abundancia contrastante del stock poblacional de la almeja amarilla, definidos entre 1987 y 2015. Las representaciones tróficas se elaboraron por medio de la herramienta de modelación EwE (Ecopath with Ecosim). Los modelos estuvieron constituidos por un total de 25 compartimientos que incluyeron al detritus, el fitoplancton, el zooplancton, las especies que conforman la comunidad macrobentónica, los insectos, los peces y las aves. Los datos de entrada provinieron principalmente de muestreos directos en el área y complementariamente de artículos científicos y la aplicación de ecuaciones empíricas. Los resultados obtenidos mostraron efectos importantes de la descarga de agua dulce a nivel comunitario y ecosistémico. La estructura de la comunidad de macroinvertebrados en términos de biomasa por especie mostró claras diferencias globales. Los sitios Andreoni (extremadamente perturbado) y Barra (sin disturbio) ocuparon estados discretos y claramente distinguibles en el tiempo. En contraste, Coronilla (moderadamente perturbado) mostró un patrón cambiante de acuerdo al período estudiado. A menor estrés se desarrolló una estructura trófica más compleja, hecho que se vio reflejado en una mayor riqueza de especies, total de flujos del sistema, biomasa total y producción total. Los atributos ecosistémicos basados en la producción primaria indicaron un estado temprano de desarrollo del ecosistema, mientras que aquellos basados en los flujos de información indicaron un estado de relativa madurez. En el período actual, Barra se caracterizó por presentar una mayor organización ecosistémica (Ascendencia) y un menor potencial adaptativo (Overhead) ante perturbaciones inesperadas, reflejando la fragilidad del sistema y remarcando la necesidad de implementar un manejo integral basado en el conocimiento ecológico del sistema que asegure su sustentabilidad. El progreso hacia la implementación del manejo ecosistémico se centra en el desarrollo de mediciones apropiadas de los atributos del sistema. El análisis de redes tróficas se presenta como una herramienta interesante para derivar estas métricas. En este sentido, se resalta la necesidad de realizar mediciones de la productividad del sistema, estimaciones experimentales de las tasas de producción y consumo de los invertebrados bentónicos, y estimaciones locales de la biomasa de detritus y peces, a fin de aportar información adicional que permita mejorar la calidad de los modelos tróficos implementados y ajustar la precisión de las predicciones derivadas de éstos.

1 INTRODUCCIÓN

1.1 DESCRIPTORES ECOSISTÉMICOS

En la actualidad, el desarrollo y análisis de indicadores del estado de los ecosistemas marinos es un área de investigación en constante actividad. Esto deriva de un mayor interés en avanzar hacia la gestión ecosistémica basada en los recursos marinos y en el reconocimiento de la necesidad de contar con índices que resuman su estado (Perry et al. 2010). Sin embargo, esto no puede ser logrado sin contemplar que los ecosistemas se encuentran en un permanente cambio, por lo que los indicadores deben considerar las bases teóricas de sucesión, crecimiento y desarrollo de los ecosistemas.

La caracterización de la madurez de los ecosistemas sigue los conceptos evolutivos desarrollados mayormente por Odum (1969) y en la actualidad constituye un punto forzoso en la mayoría de los estudios de redes tróficas (Christensen 1995). Según la visión de Odum, el desarrollo ecosistémico es un proceso en el que ocurren cambios estructurales ordenados, direccionales y por lo tanto predecibles (Odum 1969; Ulanowicz 1986). Las tendencias generales hacia la madurez implican un incremento en la biomasa, los flujos internos, la organización, la especialización y la diversidad (Odum 1969; Ulanowicz 1986). Los disturbios juegan un rol importante en el desarrollo, aportando complejidad a los sistemas naturales. El contenido de información aumenta en el curso del desarrollo ecológico debido a que el ecosistema integra las modificaciones impuestas por el ambiente. Por tanto, el desarrollo culmina en el establecimiento de un sistema estable con máxima biomasa y/o información (Christensen 1995; Jørgensen et al. 2007).

Los atributos ecosistémicos propuestos por Odum permiten analizar el crecimiento, desarrollo y estado de salud de un sistema y pueden dividirse en tres grupos teóricos (Tabla 1): *i*) el incremento de la biomasa explica por qué los cocientes Producción/Biomasa (P/B) y Respiración/Biomasa (R/B) decrecen con el desarrollo; *ii*) el crecimiento de la red se corresponde directamente con el aumento de la complejidad de la red ecológica e implica un mayor tiempo de retención de la energía y materia; y, *iii*) el aumento de la información explica el incremento en la diversidad, especies de tallas corporales mayores, ciclos vitales más largos y complejos, mayor número de relaciones simbióticas, control por retroalimentación y cambios de estrategias r a estrategias K. Estas métricas son ampliamente utilizadas para entender la dinámica ecosistémica en el contexto del manejo ambiental (Jørgensen et al. 2007).

Tabla 1: Diferencias entre los estados temprano y maduro de desarrollo ecosistémico (Jørgensen et al. 2007)

Propiedades	Estado de desarrollo	
	Inmaduro	Maduro
<i>Energéticas</i>		
P/R	>>1 o <<1	Cercano a 1
P/B	Alta	Baja
R/B	Alta	Baja
Entropía	Alta	Baja
Información	Baja	Alta
<i>Estructurales</i>		
B total	Baja	Alta
Diversidad	Baja	Alta
Talla corporal	Chica	Grande
Ciclos de vida	Simple	Complejo
Esperanza de vida	Corta	Larga
Red trófica	Simple	Compleja
<i>Selección y homeostasis</i>		
Simbiosis	No desarrollada	Desarrollada
Resiliencia	Baja	Alta
Control por retroalimentación	Baja	Alta
Estrategias	r	K

La ecología ecosistémica comparativa provee contribuciones valiosas tanto para la ecología básica como para su aplicación en el manejo ecosistémico. Ciertas estimaciones de los modelos tróficos permiten describir de manera general la estabilidad y el estado de desarrollo de un ecosistema, aportando a la reconstrucción del pasado y a la predicción de su comportamiento futuro, permitiendo así guiar el desarrollo y la evaluación de políticas ambientales (Christensen & Pauly 2004).

1.2 IMPACTO AMBIENTAL EN LOS ECOSISTEMAS DE PLAYAS ARENOSAS

Las playas de arena son uno de los sistemas costeros más extensos, ocupando tres cuartas partes de las costas del mundo (McLachlan & Brown 2006). Comprenden ecosistemas de interfase dinámica entre el mar y la tierra, debiéndose este dinamismo principalmente a las variaciones en la acción de las olas, los procesos de marea y los vientos, que provocan cambios en las propiedades del sedimento (Short 1999; Defeo & McLachlan 2005).

Las playas pueden clasificarse en un continuo de estados morfodinámicos, desde sistemas disipativos macromareales a sistemas reflectivos micromareales (Short 1999). Las playas disipativas son amplias, con pendiente suave, generalmente con arena fina y con olas que rompen lejos de la zona intermareal, disipando su energía gradualmente a lo largo de una amplia zona de barrido. En el otro extremo, las playas reflectivas son angostas, con pendiente abrupta, arena gruesa, zona de barrido escasamente desarrollada o nula y olas que rompen directamente en la zona intermareal. Como resultado de las características

morfodinámicas se crea una asimetría en la distribución de las especies. Las playas reflectivas constituyen por lo general hábitats hostiles para la macrofauna, mientras que las playas disipativas presentan mayor diversidad de especies, abundancia y biomasa (Defeo & McLachlan 2005).

Las playas arenosas se encuentran entre los ecosistemas costeros mayormente afectados por las actividades humanas, estando sujetas a una variedad de impactos antropogénicos, tales como la contaminación, la deforestación, la explotación de especies costeras, el desarrollo urbano y el turismo intensivo (Lercari & Defeo 1999; Lercari et al. 2002; McLachlan & Brown 2006; Schlacher et al. 2008; Defeo et al. 2009b). Entre las numerosas fuentes de impacto, las descargas artificiales de agua dulce han sido identificadas como fuertes estresores, cambiando los regímenes de salinidad, temperatura y nutrientes, y alterando las características morfodinámicas de las playas, lo cual conduce a una degradación del ambiente costero y a la alteración de la fauna a distintos niveles de organización (Lercari & Defeo 1999, 2003; Bergamino et al. 2012). Este aspecto es de gran importancia dado que la salinidad es uno de los principales factores ambientales que controla la distribución y abundancia de los organismos marinos y estuarinos, influyendo en sus procesos fisiológicos (Kinne 1971; Devenport 1979; Navarro 1988; Lercari & Defeo 1999, 2006, 2015; Lercari 2000).

1.3 LA PESQUERÍA DE LA ALMEJA AMARILLA EN URUGUAY

La almeja amarilla *Mesodesma mactroides* (Reeve 1854) habita en playas arenosas de la costa atlántica de América del Sur, extendiéndose desde San Pablo, Brasil (24°S) hasta el sur de Buenos Aires, Argentina (41°S). En Uruguay, el bivalvo es explotado artesanalmente en la franja costera arenosa comprendida entre La Coronilla – Barra del Chuy (LC-BC).

La actividad pesquera comenzó en la década de los años sesenta y evolucionó como una típica pesquería de invertebrados costeros bajo un régimen de acceso abierto (Castilla & Defeo 2001) caracterizado por tres fases: una primera fase de desarrollo de la pesquería (1960-1980), seguida por una expansión de las capturas (1980-1984) y una tercera fase de sobreexplotación (1985-1986). En la década de los ochenta, la almeja amarilla constituía el segundo recurso malacológico más importante de la costa oceánica uruguaya (Defeo 1996), alcanzando un pico de capturas de 219 t en 1985 (Defeo 1993). Luego de dicho período se registró un rápido descenso de las capturas y la captura por unidad de esfuerzo (CPUE) (Defeo 1989), por lo que se estableció la clausura de la pesquería entre los años 1987 y 1989 (Defeo 1993).

El rápido incremento en abundancia del recurso durante el período de clausura llevó a la reapertura de la pesquería en 1990 bajo un esquema de co-manejo no institucional. Esta estrategia dio como resultado en el corto plazo tendencias positivas, incluyendo un aumento de la abundancia y CPUE, así como bajas capturas consideradas sustentables (Defeo et al. 2009a).

Un cambio en la política pesquera determinó que la pesquería fuera considerada como “autorregulable”, generándose un régimen de libre acceso a partir del año 1993. Como consecuencia, los pescadores intensificaron el esfuerzo pesquero, al cual se sumó un incremento en la extracción ilegal y un débil sistema de monitoreo, control y vigilancia (Defeo et al. 2009a).

A partir del año 1993, la almeja sufrió eventos de mortandad masiva secuenciales en dirección Norte-Sur de su distribución geográfica (Brasil 1993, Uruguay 1994 y Argentina 1995, 2000 y 2002) (Defeo et al. 2013). Varias causas han sido atribuidas a estos eventos, como ser el aumento de la temperatura superficial del mar (SST por su sigla en inglés), blooms de algas tóxicas, estrés ambiental y presencia de parásitos (e.g. Odebrecht et al. 1995; Fiori et al. 2004; Ortega et al. 2012). Este hecho agravó la situación del recurso y determinó la clausura de la pesquería en el Uruguay por catorce años consecutivos (Ortega et al. 2012).

En el año 2007 la población de almeja amarilla dio signos de recuperación parcial, incrementándose la fracción poblacional correspondiente al stock explotable. En 2009 la Dirección Nacional de Recursos Acuáticos (DINARA) estableció la reapertura de la pesquería y sentó las bases para llevar adelante una estrategia de co-manejo institucional, con el fin de promover capturas sostenibles sin comprometer la recuperación de la población de almejas. Las medidas tomadas incluyeron (Gianelli et al. 2015): el establecimiento de la temporada de pesca durante el período estival, cuotas globales de captura por temporada, cuotas individuales no transferibles, áreas de exclusión pesquera, otorgamiento de un limitado número de permisos de pesca a individuos de las comunidades locales (en especial a aquellos con experiencia previa en la pesquería) y una talla mínima de extracción (50 mm) establecida en base a la talla mínima de madurez sexual (Masello & Defeo 1986). A partir de la temporada estival del año 2009, se ha abierto la pesquería de forma ininterrumpida, a excepción de breves clausuras temporales (e.g. ocurrencia de floraciones algales nocivas).

1.4 PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

El análisis de los mecanismos físicos de control comunitario ha sido el foco de los estudios en playas arenosas, siendo escasos los trabajos que describen las relaciones tróficas como una alternativa de regulación (Lercari et al. 2010; Bergamino et al. 2011). La estructura y la función de una red trófica están relacionadas con las propiedades dinámicas del sistema. Los forzantes externos, ya sean de origen antropogénico o ambiental, pueden impactar profundamente en las comunidades, provocando una reorganización de su estructura interna y una desviación de su sucesión original (Belgrano et al. 2005).

Las redes tróficas describen las relaciones alimenticias entre las especies de una comunidad y el flujo de energía y materia en los ecosistemas. Constituyen un atributo estructural central de la ecología de comunidades, cuyo análisis permite avanzar en el entendimiento de los procesos que ocurren en un ecosistema en el tiempo, convirtiéndose en una herramienta de evaluación ecosistémica comparativa (Belgrano et al. 2005; Bergamino et al. 2011). Las redes tróficas en playas de arena, se basan principalmente en recursos de origen marino, siendo el aporte terrestre relativamente menor (McLachlan & Brown 2006). Entre las fuentes de alimento se reconocen la microflora bentónica, el plancton, la carroña, el material orgánico disuelto, los insectos y el detritus. En función a éstas fuentes de energía se identifican tres redes tróficas diferentes: *i*) una red trófica discreta constituida por organismos intersticiales (bacteria, protozoarios y meiofauna); *ii*) el loop microbiano en la zona de barrido (fitoplancton, bacterias y protozoarios); y, *iii*) una red trófica macroscópica (zooplancton, bentos, peces y aves). La macrofauna y la fauna intersticial comprenden distintas comunidades, con escasas o nulas conexiones tróficas (McLachlan & Brown 2006).

Se espera un incremento de la presión humana en las costas (Defeo et al. 2009b), por lo que es esencial balancear su efecto mediante la planificación e implementación eficiente del manejo y la conservación de la zona costera (McLachlan & Brown 2006). La sustentabilidad se ha vuelto una meta explícita en el manejo de los recursos, volviéndose necesaria la adopción de enfoques proactivos hacia el desarrollo sostenible. El entendimiento de cómo las interacciones y procesos ecológicos que ocurren en un ecosistema se ven afectados por agentes estresores es un aspecto clave para la planificación e implementación del manejo ecosistémico integral, a fin de asegurar la integridad ecológica y promover el uso sostenible de la diversidad biológica (Angermeier & Karr 1994; Done & Reichelet 1998).

En el contexto anterior, la biodiversidad como tal es clave para entender el funcionamiento ecosistémico ante diferentes fuentes de perturbación causadas por actividades humanas. La pérdida de especies genera cambios profundos en la estabilidad, contribuyendo a una

reducción en la longitud de la red de interacciones ecológicas, y en consecuencia el aislamiento de los ecosistemas, que pierden conectividad y se desestabilizan (Loreau 2010). Evidencia reciente señala que la relación diversidad-productividad es bidireccional. La pérdida de biodiversidad reduce la eficiencia de una comunidad en capturar recursos esenciales, producir biomasa y descomponer y reciclar nutrientes esenciales. Por tanto, es de interés estudiar el funcionamiento ecosistémico en contextos específicos de ganancia o pérdida de biodiversidad (Hector 2011; Hooper et al. 2012).

La línea costera uruguaya comprende unos 670 km de sucesión de playas arenosas que alternan con puntas rocosas u otros accidentes geográficos como ser desembocaduras de cursos de agua y lagunas, y están sujetas a diferentes fuentes de impactos antropogénicos (Lercari et al. 2002; Lercari & Defeo 2006). En particular, los 22 km de la franja costera arenosa comprendida entre LC-BC están afectados por una descarga de agua dulce artificial (Canal Andreoni) (Lercari & Defeo 1999; Lercari et al. 2002).

El Canal Andreoni es un cauce artificial construido en la cuenca de la laguna Merín en los años 30, con la finalidad de desecar los bañados de Rocha, favoreciendo el desarrollo agrícola dedicado a la producción de arroz y la ganadería. Las obras, que culminaron en el año 1981, incluyeron canales de drenaje y riego, tomas de agua, diques y presas, rectificaciones de cauces naturales y caminería, alterando la situación hídrica de la región (PROBIDES 2002). En la actualidad, el canal presenta 68 km de longitud y drena una amplia cuenca de aproximadamente 270000 ha (Figura 1a). Su descarga en el extremo SW de la playa tiene una dirección predominante NE, siguiendo las tendencias generales de la deriva litoral (Figura 1b), generando así un fuerte gradiente de salinidad. Debido a su uso, el caudal del canal es altamente variable, dependiendo de las precipitaciones en la cuenca y las necesidades hídricas de las arroceras, alcanzando hasta $89 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$ en los meses de invierno (Lercari et al. 2002; Lercari & Defeo 2006).

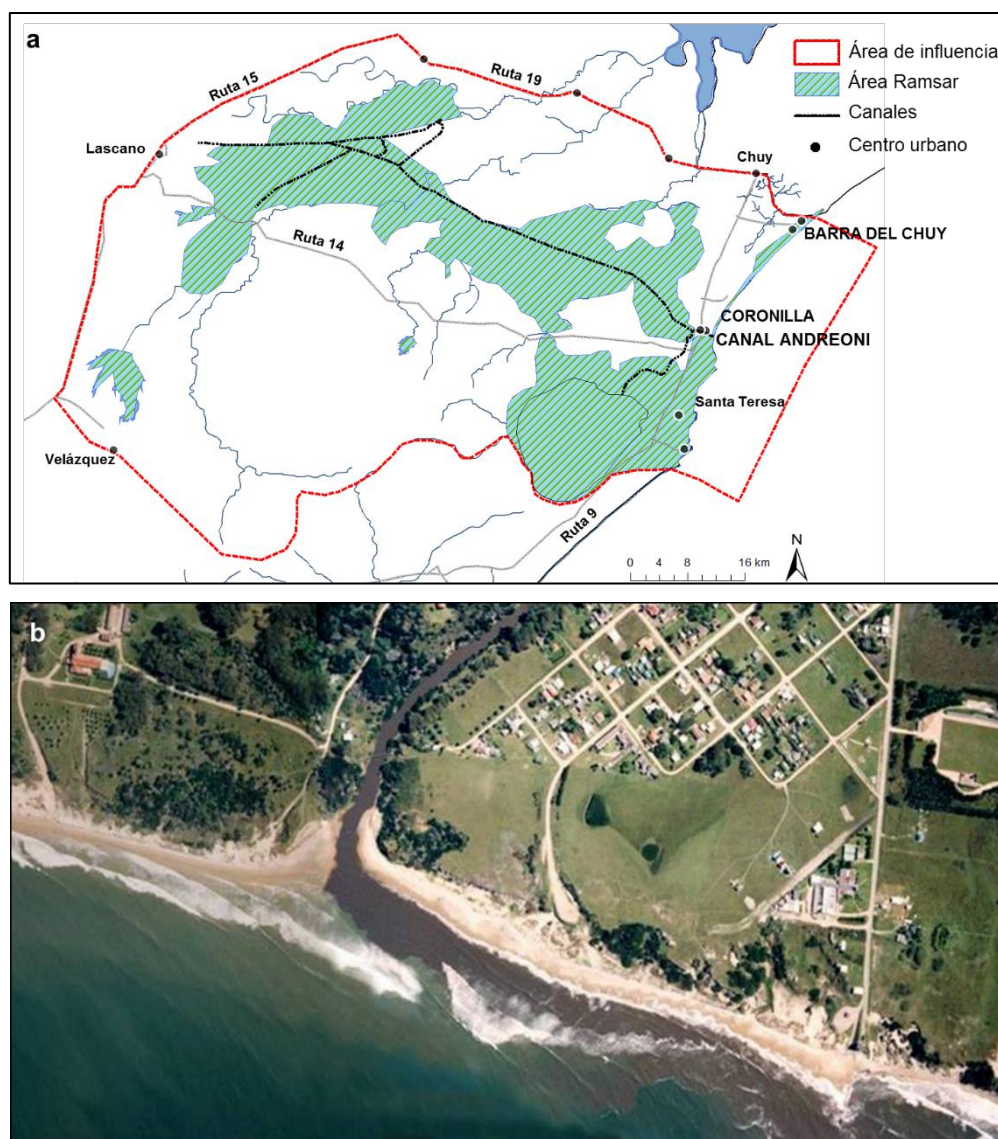


Figura 1: a) Mapa de la zona este de Rocha, mostrando el área de influencia del Canal Andreoni y b) fotografía aérea de la playa La Coronilla, mostrando la pluma de disipación del Canal Andreoni.

La descarga del Canal produce diversas modificaciones en el hábitat, tales como alteraciones sedimentológicas, variaciones en los parámetros físico-químicos del agua marina (Lercari & Defeo 1999; Lercari et al. 2002) y exportación de nutrientes (NO_2 , NO_3 , NH_4 y PO_4 : Méndez & Anciaux 1991). Estudios a nivel poblacional y comunitario mostraron que la influencia de la reducción de la salinidad tuvo un claro efecto negativo en la macrofauna (Tabla 2). La disminución de la abundancia y biomasa de las especies bentónicas, repercutiría sobre las aves y peces que utilizan la playa como zona de alimentación (Lercari & Defeo 2006). Sin embargo, los efectos de la descarga del Canal Andreoni a nivel ecosistémico aún no han sido evaluados.

Tabla 2: Publicaciones referentes al impacto del Canal Andreoni a nivel poblacional y comunitario de la macrofauna bentónica en la playa La Coronilla-Barra del Chuy. Se muestran únicamente los aspectos estadísticamente significativos.

Indicador de impacto		Referencia
Nivel poblacional		
Crustacea		
<i>Emerita brasiliensis</i>	Estructura poblacional, distribución, abundancia, biomasa y fecundidad.	Lercari & Defeo 1999
<i>Excirrolana armata</i>	Abundancia, biomasa, fecundidad, tamaño de hembras ovígeras.	Lozoya & Defeo 2006
Mollusca		
<i>Mesodesma mactroides</i>	Distribución, estructura y dinámica poblacional, abundancia, biomasa.	Defeo et al. 1986; Defeo 1993
<i>Donax hanleyanus</i>	Estructura poblacional.	Defeo & de Álava 1995
<i>Buccinanops duartei</i> <i>Olivella formicacorsii</i> <i>Olivancillaria auricularia</i>	Abundancia, biomasa y diversidad.	Defeo et al. 1996
Polychaeta		
<i>Euzonus furciferus</i> <i>Hemipodus olivieri</i> <i>Scolelepis gaucha</i>	Abundancia y diversidad.	Bergamino et al. 2009
Nivel comunitario		
Riqueza de especies, abundancia, biomasa, diversidad y equitatividad.		Lercari et al. 2002
Riqueza de especies, abundancia, biomasa, diversidad.		Lercari & Defeo 2003

2 HIPÓTESIS DE TRABAJO

Evidencia reciente indica que la disminución de la salinidad es uno de los principales factores ambientales que controla la distribución y abundancia de la macrofauna de playas arenosas. En particular, la descarga artificial de agua dulce por parte del Canal Andreoni genera una disminución de la calidad del hábitat y de la diversidad faunística en sus cercanías. En consecuencia, la riqueza de especies, la biomasa y las propiedades ecosistémicas (e.g. distribución de flujos y organización) diferirán entre sitios con distinto grado de perturbación, prediciéndose cambios en la estructura y función del ecosistema, así como una reducción del número de niveles tróficos hacia las cercanías de dicho Canal. En cuanto a los eventos de mortandad masiva experimentados por la almeja amarilla, se predice una disminución de la biomasa total y una simplificación del ecosistema (e.g. reducción de la riqueza de especies) en dicho período.

3 OBJETIVOS

3.1 OBJETIVO GENERAL

Evaluar en el largo plazo los efectos comunitarios y ecosistémicos inducidos por la descarga artificial de agua dulce del Canal Andreoni en el cinturón de playa arenosa disipativa LC-BC, a través del análisis de los cambios en la riqueza de especies, la biomasa, la estructura trófica y los descriptores ecosistémicos a diferentes niveles de perturbación (distancia a la desembocadura del Canal), en tres períodos definidos entre 1987 y 2015.

3.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Analizar las modificaciones producidas por la descarga artificial de agua dulce del Canal Andreoni sobre: *i*) la estructura de la comunidad de macroinvertebrados (riqueza y biomasa), y *ii*) la estructura de la red trófica y los descriptores ecosistémicos de la playa arenosa disipativa LC-BC, en tres sitios con distinto grado de perturbación y en tres períodos característicos de la población de la almeja amarilla.

4 MATERIALES Y MÉTODOS

4.1 ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio abarca la franja costera arenosa comprendida entre La Coronilla ($33^{\circ}50'S$; $53^{\circ}27'W$) y Barra del Chuy ($33^{\circ}40'S$; $53^{\circ}20'W$), en la costa atlántica uruguaya (Figura 2a). Esta playa se extiende por 22 km y ha sido descrita como la más austral de una cadena de playas de arena disipativas expuestas (Figura 2b), definidas como ecosistemas semi-cerrados, en la costa atlántica de América del Sur (Defeo & Scarabino 1990). Se caracteriza por tener sedimento fino a muy fino, buena selección, pendiente suave, fuerte acción de las olas, amplia zona de barrido, y los niveles más altos de riqueza, diversidad, abundancia y biomasa de macrofauna bentónica de todas las playas arenosas del Uruguay (Lercari & Defeo 2006, 2015). La playa está delimitada por el Canal Andreoni al SW y el arroyo Chuy al NE (Lercari et al. 2002).

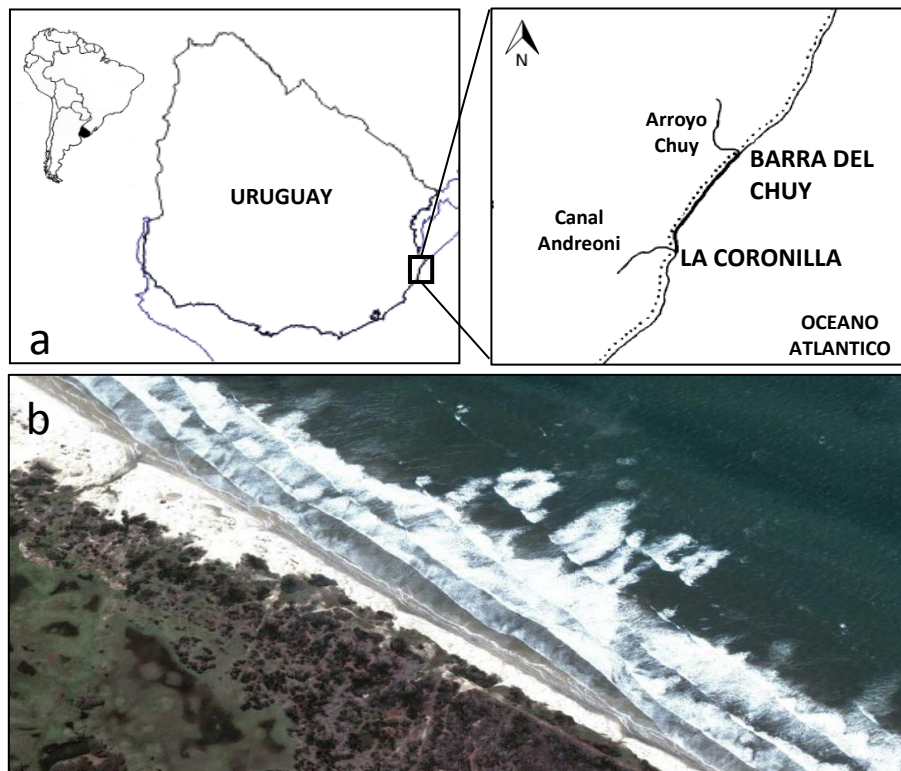


Figura 2: a) Ubicación del área de estudio localizada en la costa atlántica uruguaya, y b) fotografía aérea de la zona de rompiente, vista de disipación de oleaje de la playa La Coronilla-Barra del Chuy.

4.2 ESTRATEGIA DE INVESTIGACIÓN

A los efectos de abordar el problema en estudio, se analizaron nueve escenarios a través de la representación de redes tróficas. Se definieron a priori tres sitios de muestreo (Figura 3) en función del nivel de perturbación documentado (Lercari et al. 2002): *i*) Andreoni, ubicado en la boca del canal, extremadamente perturbado; *ii*) Coronilla, situado a 1 km de la desembocadura, moderadamente perturbado; y, *iii*) Barra, situado a 13 km de la desembocadura, sin disturbio. Andreoni muestra valores significativamente inferiores de salinidad, pendiente y ancho de la zona de swash (Tabla 3) (Lercari et al. 2002; Lozoya & Defeo 2006; Bergamino et al. 2009).

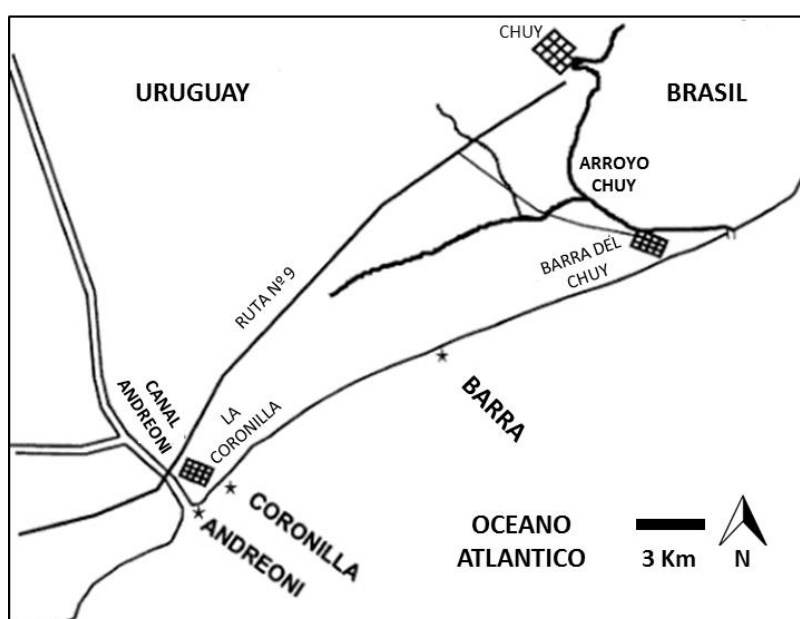


Figura 3: Sitios de muestreo: Andreoni, ubicado en la desembocadura del canal, extremadamente perturbado; Coronilla, situado a 1 km de la desembocadura, moderadamente perturbado; y, Barra, situado a 13 km de la desembocadura, sin disturbio.

Tabla 3: Promedio y error estándar de las variables abióticas registradas en Andreoni, Coronilla y Barra (Lercari et al. 2002).

	Andreoni	Coronilla	Barra
Ancho de playa (m) ¹	52.0±6.4	46.9±3.7	75.0±4.8
Ancho de swash (m) ²	6.5±1.4	9.8±0.8	12.7±1.0
Salinidad	5.7±1.4	21.3±1.6	25.4±1.3
Pendiente (cm.m ⁻¹)	2.9±0.2	5.1±0.3	4.5±0.6
Temperatura (°C)	18.1±1.3	16.5±1.4	18.7±1.5
Tamaño de grano (Ø)	2.1±0.1	2.1±0.1	2.0±0.1

¹ El ancho de la playa se determinó como la distancia entre la base de las dunas y el límite inferior del swash.

² El ancho del swash se midió como la distancia entre el sitio donde la ola colapsa y el nivel superior alcanzado por el agua en la playa.

Se seleccionaron tres períodos de estudio con abundancia contrastante del stock poblacional de la almeja amarilla (Defeo 2015): *i*) alta abundancia de *M. mactroides* y ausencia de pesca en los años analizados en este estudio (1987-1993), *ii*) mortandad masiva sin recuperación del stock de *M. mactroides* y ausencia de pesca (1994-2007), y *iii*) recuperación del stock de *M. mactroides* (el recurso aumenta en abundancia sin alcanzar los valores iniciales) y bajo esfuerzo pesquero (2008-2015) (Figura 4, Tabla 4).

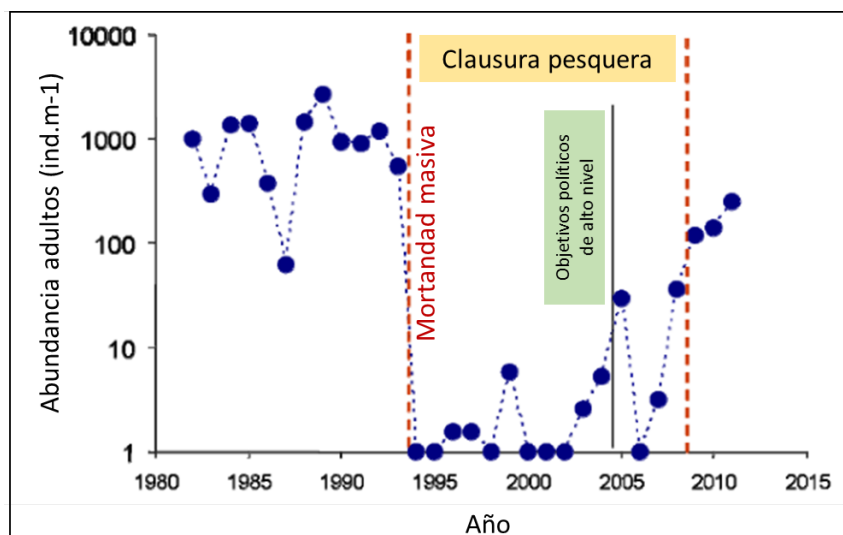


Figura 4: Variación temporal de la abundancia del stock explotable de almeja amarilla (ind.m^{-1}). Se destacan eventos de mortandad masiva, clausura pesquera y el comienzo de la transformación del sistema de gobernanza. Eje y en escala logarítmica (Defeo et al. 2016).

Tabla 4: Períodos de estudio característicos del stock poblacional de la pesquería de la almeja amarilla (*M. mactroides*) en Uruguay para los nueve escenarios analizados.

		Período		
		Alta abundancia de <i>M. mactroides</i> (AA) 1987-1993	Mortandad masiva sin recuperación del stock de <i>M. mactroides</i> (MM) 1994-2007	Recuperación del stock de <i>M. mactroides</i> (R) 2008-2015
Años de muestreo	Andreoni (A)	1988-1989	1996-1997	2009-2011
	Coronilla (C)	1989-1990	1996-1997	2010-2012
	Barra (B)	1988	1996	2012
Sistema de gobernanza		Co-manejo (1990-1994).	-	Manejo ecosistémico.
Herramienta de manejo		Clausura pesquera (1987-1989), cuotas globales de captura, control del esfuerzo, rotación de áreas de pesca, talla mínima de extracción.	Clausura total por 14 años consecutivos.	Temporada de pesca, zonación temporal, cuotas globales e individuales de captura, talla mínima de extracción, control de esfuerzo.
Hito		Rápida recuperación del stock durante la clausura. Explotación a niveles sustentables.	Mortandad masiva sin recuperación del stock.	Aumento en abundancia del recurso sin alcanzar los valores iniciales. Bajos niveles de explotación.
Esfuerzo (#pescadores)		50-150	0	30-36
Esfuerzo (#viajes de pesca/año) (promedio±SE)		292±5	0	114±34
Captura (t) (rango; (promedio±SE))		50.0-58.9 52.5±2.2	0	0.4-8.4 3.6±1.3
CPUE (kg.h⁻¹) (rango; (promedio±SE))		14.7-18.3 16.5±1.1	0	5.0-10.6 7.1±0.77
Precio unitario (U\$S) (promedio±SE)		1.7±0.1	0	2.3±0.2

4.3 MODELOS TRÓFICOS DE BALANCE DE MASAS

Se desarrollaron seis modelos tróficos correspondientes a los sitios Andreoni y Coronilla para los períodos seleccionados y se ajustaron tres modelos previamente construidos para Barra (Lercari et al. 2010; UNDECIMAR 2013), a fin de analizar en el largo plazo los cambios en la biomasa, la estructura de la red trófica y los atributos ecosistémicos. Estas representaciones se implementaron por medio del programa EwE (Ecopath with Ecosim: Polovina 1984; Pauly et al. 1987), una herramienta de modelación trófica genérica, de acceso libre, con una extensa bibliografía que respalda su aplicabilidad.

Ecopath asume el balance de masas del sistema en estudio, lo que implica que las entradas equiparan a las salidas de cada grupo en el período modelado. La parametrización se basa

en dos ecuaciones principales empleadas para describir la producción de biomasa (ecuación 1) y el balance energético de los grupos (ecuación 2) (Christensen 1991; Christensen & Pauly 1992; Christensen & Walters 2004).

La estructura central del modelo consiste en un sistema de ecuaciones lineales que representan a cada uno de los grupos funcionales considerados y describen el balance entre el aumento de biomasa por producción (elaboración de tejido) y las pérdidas por depredación y exportación, incluyendo la pesca. De tal forma, la producción de un grupo iguala a la suma de la totalidad de las pérdidas del grupo (Christensen & Pauly 1998; Christensen & Walters 2004; Christensen et al. 2005):

$$\text{Producción} - \text{Depredación} - \text{Pesca} - \text{Otras pérdidas} = 0$$

$$B_i \cdot \left(\frac{P}{B}\right)_i - \sum_{j=1}^n B_j \cdot \left(\frac{Q}{B}\right)_j \cdot DC_{ji} - Y_i - B_i \cdot \left(\frac{P}{B}\right)_i \cdot (1 - EE_i) = 0 \quad (1)$$

donde B_i y B_j son respectivamente la biomasa de la presa i y el depredador j ; $(P/B)_i$ es el cociente producción/biomasa para i , equivalente a la tasa instantánea de mortalidad total (Z) bajo el supuesto de balance de masas; $(Q/B)_j$ es el cociente consumo/biomasa del depredador j , DC_{ji} es la fracción de la presa i en la dieta del depredador j ; Y_i es la captura pesquera para i ($Y_i = F_i B_i$ siendo F_i la tasa instantánea de mortalidad por pesca); y, EE_i es la eficiencia ecotrófica, definida como la fracción de la producción de i que es consumida (Christensen & Pauly 1992, Christensen & Walters 2004, Christensen et al. 2005).

Para garantizar el balance de masas, se asegura el balance energético de cada grupo utilizando la siguiente ecuación:

$$\text{Consumo} = \text{Producción} + \text{Respiración} + \text{Alimento no asimilado}$$

$$B_i \cdot \left(\frac{Q}{B}\right)_i = B_i \cdot \left(\frac{P}{B}\right)_i + R_i + U_i \quad (2)$$

donde el consumo (Q) es definido como la suma del crecimiento somático y gonadal, los costos metabólicos y los productos de desecho (Christensen & Walter 2004).

Ecopath permite obtener una descripción de los aspectos bióticos y pesqueros de un ecosistema, así como derivar indicadores de estado necesarios para evaluar el efecto de cambios ambientales y el establecimiento de medidas de manejo (Christensen et al. 2008).

4.3.1 ESTRUCTURACIÓN DEL MODELO

4.3.1.1 Conformación de grupos funcionales

Los grupos funcionales (e.g. especies o grupos de especies ecológica o taxonómicamente relacionados) que componen los modelos fueron definidos en función de la información disponible para el área intentando mantener el nivel de especie. Incluyen al detritus, el fitoplancton, el zooplancton, las especies que conforman la comunidad macrobentónica, los insectos, los peces y las aves, totalizando 25 grupos funcionales entre los nueve modelos. Por lo tanto, las diferencias en el número de grupos entre modelos reflejan principalmente cambios en la riqueza de especies bentónicas.

4.3.1.2 Datos de entrada

Los datos básicos requeridos para la parametrización del modelo Ecopath surgen de la ecuación 1 y consisten en la producción, la productividad, el consumo, las interacciones tróficas y la fracción de cada componente que es consumida en el sistema. Adicionalmente, se requiere información de las capturas y descartes de la actividad pesquera. Por tratarse de un sistema de ecuaciones lineales, el modelo es capaz de estimar un dato faltante por grupo funcional, que en este estudio correspondió a la EE_i debido a la dificultad de obtener mediciones directas de este parámetro. Los datos de entrada provinieron principalmente de muestreos directos en el área y complementariamente de artículos científicos y la aplicación de ecuaciones empíricas (Odebrecht 1995; Brey 2001).

La biomasa de detritus se estimó in situ a partir de sólidos totales en suspensión, considerando las fracciones de material vivo (fitoplancton) e inorgánico y corresponden a Barra 1996 (Lercari et al. 2010). A partir de datos locales de concentración de clorofila a, se calculó la biomasa fitoplanctónica para cada sitio y período, mediante la aplicación de ecuaciones empíricas (Odebrecht 1995). Debido a la ausencia de datos locales para el zooplancton, los mismos fueron obtenidos de publicaciones regionales (UNDECIMAR 2013).

Para el muestreo de la estructura comunitaria macrobentónica y la entomofauna, se aplicó un diseño sistemático, con tres transectos perpendiculares a la línea de costa, separados 8 m entre sí. Las unidades de muestreo (UM) en cada transecto se tomaron cada 4 m, desde la base de las dunas hacia el límite inferior de la zona de swash, utilizando un corer de 27 cm de diámetro y 40 cm de largo. El sedimento retirado de cada unidad de muestreo fue tamizado a través de una malla de 0.5 mm y los organismos retenidos fueron fijados en alcohol 70%. En el laboratorio los organismos fueron clasificados a nivel de especie, registrándose su abundancia y peso húmedo y seco (Defeo et al. 2001). En los casos en que

no se contó con los valores de peso seco, éstos fueron estimados mediante la aplicación de factores de conversión (Brey 2001).

Para la caracterización del ensamble de peces de la zona de rompiente se utilizó una red de enmalle playero con un área de arrastre de 7 m de largo, 1.2 m de alto y con 5 cm de malla entre nudos opuestos. Esta red fue operada por dos personas, realizando arrastres paralelos a la costa en la zona de rompiente (profundidad 0.3 - 0.7m). Se registró la riqueza y abundancia de especies, las medidas de talla y el peso. Los datos corresponden al verano de 2013 (UNDECIMAR 2013).

Para la determinación de la biomasa de aves se contó con tres fuentes de información correspondientes a censos de abundancia y riqueza llevados a cabo en el área: *i)* En el año 2000 se realizaron cuatro muestreos estacionales a lo largo del arco de playa LC-BC. Para ello se establecieron transectos lineales de 1 km de largo, los cuales fueron recorridos a pie. Se registraron las aves que exhibieron comportamientos de alimentación durante el período de muestreo (Martínez pers. com.). *ii)* Entre abril de 2011 y marzo de 2012 se realizaron censos mensuales en el sitio Barra. Para ello se seleccionaron dos transectos lineales de 1 km de largo, los cuales fueron recorridos a pie tres veces al día con media hora de espera entre cada recorrida. Los conteos se realizaron utilizando binoculares. Los análisis de abundancia se realizaron en base a los promedios de las especies registradas en las tres recorridas por unidad de muestreo. Fueron contabilizadas las aves en vuelo que interactuaron con el sitio (e.g. exhibieron comportamientos de búsqueda o intento de captura de presas), no así aquellas en “vuelo de paso” debido a que no necesariamente su presencia estuvo vinculada al uso del ambiente (Caballero 2014). *iii)* En noviembre de 2012 se realizaron muestreos a lo largo del arco de playa LC-BC empleando el método de transecto longitudinal, en vehículo y a una velocidad constante de 25 km/h. El ancho de banda del transecto estuvo definido desde la cresta de la duna hasta el comienzo de la zona de rompiente. Los valores de riqueza y abundancia fueron registrados en cada km. Los conteos se realizaron utilizando binoculares y telescopio. Se registraron todas las aves a lo largo del transecto, excluyendo las aves de la parte posterior del observador para evitar reconteos (UNDECIMAR 2013). En todos los casos las estimaciones de biomasa se obtuvieron multiplicando la abundancia y el peso promedio para cada especie y luego sumando las estimaciones parciales. Los pesos fueron obtenidos de las bases de datos www.allaboutbirds.org y <http://animaldiversity.org/>.

Para su ingreso al modelo, la biomasa fue computada en referencia al área-hábitat en que cada grupo ocurre y fue calculada cómo:

$$B_i ah = \frac{M_i}{nUM_i \cdot aUM}$$

dónde M_i corresponde a la masa promedio del grupo i en el período modelado; nUM_i es el número de UMs en que efectivamente ocurre el grupo i ; y aUM es el área de la UM.

La fracción del hábitat total en la que cada grupo ocurre fue calculada como:

$$\%ah = \frac{nUM_i}{2 \cdot nUM_T}$$

dónde nUM_T es el número total de UMs multiplicado por un coeficiente de 2 a fin de incorporar la extensión de la zona submareal (swash + zona de barrido, hasta rompiente).

Finalmente, la biomasa de cada grupo en el área total es calculada cómo:

$$B_i = B_i ah \cdot \%ah$$

En los casos para los cuales no se contó con información de biomasa local precisa, se utilizó el mejor dato disponible teniendo en cuenta su cercanía espacial y/o temporal.

Los cocientes P/B y Q/B fueron estimados mayoritariamente por medio de la aplicación de relaciones empíricas (Brey 2001), con excepción de aquellos grupos para los que se obtuvieron estimaciones de la tasa instantánea de mortalidad (Z) a partir de las curvas de captura (Pauly et al. 1995) que se detallan en la Tabla 5. Los cálculos requieren de la estimación de la masa corporal promedio anual de cada grupo y valores medios anuales de SST. Estos últimos, fueron obtenidos de la biblioteca de datos climáticos IRI (<http://iridl.ldeo.columbia.edu>; Reynolds et al. 2002) para los períodos en estudio.

Con excepción del modelo construido para Barra, correspondiente al período de recuperación del stock de la almeja amarilla, la pesca (Y_i) fue considerada cero debido a que no se efectúan capturas en los sitios La Coronilla y Andreoni. Asimismo, la pesquería estuvo cerrada en los dos períodos previos.

La información referente a la composición de dietas fue obtenida a partir de artículos científicos, registros cualitativos y conocimiento general de la ecología trófica de los grupos (Tabla 5).

El origen de los datos de entrada por grupo funcional se resume en la Tabla 5. Los datos de entrada de cada modelo se detallan en el Anexo I y las matrices de dieta en el Anexo II.

Tabla 5: Fuentes de información de los datos de entrada para la parametrización de los nueve modelos elaborados, según grupo funcional. B: Biomasa (g/m²), P/B: cociente producción/biomasa (/año), Q/B: cociente consumo/biomasa (/año).

Grupo funcional		B	P/B	Q/B	DIETA
1	Aves	3,18,25	16	2	14,26,27
2	Peces	25	16	16	13
Crustacea					
3	Amfípodos	20	2	2	16,19
4	<i>Bathyporeiapus</i> sp.	20	2	2	16
5	<i>Atlantorchestoidea brasiliensis</i>	20	12	2	19
6	<i>Phoxocephalopsis</i> sp.	20	2	2	19
7	<i>Emerita brasiliensis</i>	20	8	2	19
8	<i>Excirrolana armata</i>	20	17	2	15
9	<i>Excirrolana brasiliensis</i>	20	9	2	15
10	<i>Macrochiridiotea giambiagiae</i>	20	2	2	19
11	<i>Macrochiridothea lilianae</i>	20	2	2	16
12	Misidáceos	20	2	2	16
Mollusca					
13	<i>Mesodesma mactroides</i>	20	7,11	2	6
14	<i>Donax hanleyanus</i>	20	5	2	19
15	<i>Donax gemmula</i>	20	2	2	16
16	<i>Buccinanops duartei</i>	20	2	2	23
17	<i>Olivella formicacorsii</i>	20	2	2	23
18	<i>Olivancillaria auricularia</i>	20	2	2	1,23
Polychaeta					
19	<i>Euzonus furciferus</i>	20	24	2	10
20	<i>Hemipodus olivieri</i>	20	2	2	1,10
21	<i>Scolelepis gaucha</i>	20	2	2	10
22	Insectos	20	2	2	22
23	Zooplancton	25	16	2	4
24	Fitoplancton	20,21	16	19	-
25	Detritus	20	-	-	-

(1) Bergamino 2011, (2) Brey 2001, (3) Caballero 2014, (4) Calliari & Tiselius 2005, (5) Crdoso & Veloso 2003, (6) Defeo & Scarabino 1990, (7) Defeo et al. 1992, (8) Defeo et al. 2001, (9) Defeo & Gómez-Martínez 2003, (10) Fauchald & Jumars 1979, (11) Fiori & Defeo 2006, (12) Gómez & Defeo 1999, (13) Helmer et al. 1995, (14) Hernández et al. 2004, (15) Heymans & McLachlan 1996, (16) Lercari, pers. com., (17) Lozaya & Defeo 2006, (18) Martínez pers. Com., (19) McLachlan & Brown 2006, (20) Muestreos locales UNDECIMAR / DINARA, (21) Odebrecht et al. 2010, (22) Paetzold et al. 2008, (23) Scarabino 1984, (24) Souza & Borzone 2007, (25) UNDECIMAR 2013, (26) www.allaboutbirds.org, (27) www.audubon.org/birds.

4.3.2 LINAJE DE DATOS

Se utilizó la rutina “Pedigrí” (Funtowicz & Ravetz 1990) para asignar un índice de calidad a cada uno de los datos de entrada. El pedigrí (P) consiste en una categorización del origen de la información y representa su incertidumbre asociada. Permite indicar la calidad de los datos en un amplio rango que va desde supuestos simples, pasando por información de sistemas similares, a estimaciones precisas basadas en información local, siguiendo como regla general de que esta última es la mejor (Pauly et al. 2000, Christensen & Walters 2004).

El índice de la “calidad” del modelo se obtiene promediando el pedigrí de cada parámetro de entrada y su especificación permite la comparación entre diferentes modelos (Pauly et al. 2000, Christensen & Walters 2004). Adquiere valores en la escala de 0 (información de baja precisión) a 1 (datos locales) (Pauly et al. 2000) clasificándose en 4 categorías según el nivel de calidad: *i*) baja: <0.2; *ii*) media: 0.2-0.399, *iii*) alta: 0.4-0.599; y, *iv*) muy alta: >0.6 (Morissette 2007; Lassalle et al. 2014).

Adicionalmente, el índice pedigrí es una función del número de grupos del sistema (n) y permite estimar la medida de ajuste del modelo (t^*) cómo:

$$t^* = P \frac{\sqrt{(n-2)}}{\sqrt{1-P^2}}$$

t^* describe el grado en que los modelos se basan en datos de otros modelos, que a su vez se basan en datos de otros modelos (Christensen & Walters 2000; Christensen et al. 2005).

4.3.3 DIAGNÓSTICOS PRE-BALANCE

Se realizó un diagnóstico pre-balance (PREBAL) en base a conceptos desarrollados por Link (2010) para la validación del ajuste teórico y práctico de los modelos. Los diagnósticos PREBAL se basan en principios ecológicos y pesqueros generales, a ser examinados previo al ajuste de los modelos y la ejecución de las aplicaciones dinámicas (e.g. Ecosim). Permiten identificar gráficamente problemas en la estructura de los modelos y la calidad de la información, garantizando la calidad del diseño y la parametrización (Link 2010).

4.3.4 PARAMETRIZACIÓN

Realizado el diagnóstico PREBAL se procedió a establecer el balance de masas entre las entradas y las salidas de cada grupo a través del ajuste manual de las proporciones de dietas, a efectos de obtener valores de $EE_i < 1$. La EE toma valores entre $[0, 1]$, donde valores cercanos a 1 sugieren alta presión de depredación. Inversamente, el valor 0 indica que los grupos no son consumidos en el sistema. Valores mayores a 1 no son posibles puesto que no puede utilizarse más biomasa que la producida (Christensen et al. 2008).

La consistencia ecológica se aseguró examinando la coherencia de las relaciones termodinámicas y fisiológicas que se describen a continuación (Christensen et al. 2008, Heymans et al. 2016):

- $0.1 \leq P/Q \leq 0.3$, excepto para organismos de rápido crecimiento, donde puede adquirir valores > 0.5 .

- $R/A < 1$, la respiración (R) no puede exceder a la asimilación (A).
- $P/R < 1$, el destino del alimento asimilado no puede ser mayor a 1.

4.3.5 DESCRIPTORES ECOSISTÉMICOS

Obtenido un modelo trófico consistente, se caracterizó el sistema en estudio en términos de su estructura y funcionamiento, mediante indicadores de estado ecosistémico. Se emplearon los índices calculados por Ecopath basados en la teoría de Ulanowicz (1986) según Belgrano et al. (2005), Christensen & Pauly (1992) y Christensen et al. (2005, 2008):

- Total de flujos del sistema (TFS): indica el tamaño del ecosistema en términos de flujos. Se define como la suma de los flujos de consumo, respiración, exportación y flujos al detritus.
- Información mutual promedio (IMP): cuantifica el grado de organización o desarrollo de la estructura de flujos del sistema por la resistencia ejercida sobre la biomasa que fluye de un compartimiento a otro.
- Índice de Ciclado de Finn (ICF): representa el porcentaje del total de flujos del sistema que se recicla. Se asume que sistemas maduros muestran un mayor grado de reciclaje que sistemas inmaduros.
- Ascendencia (A): es una medida de la información mutual promedio de un sistema, escalada por el total de flujos del sistema. Caracteriza el grado de desarrollo y organización del sistema.
- Capacidad de Desarrollo (C): límite matemático potencial de la ascendencia, representa el “espacio” para expandir el desarrollo.
- Ascendencia/Capacidad (A/C): relación de cuan organizados o maduros son los sistemas. A mayor valor refleja mayor nivel de organización.
- Overhead (O): diferencia entre la capacidad y la ascendencia que representa los grados de libertad disponibles para el crecimiento del sistema y el potencial de adaptación a perturbaciones.
- Índice de Omnivoría del Sistema (IOS): medida de cómo se distribuyen las interacciones alimenticias entre los niveles tróficos. Caracteriza el grado de complejidad en la estructura de la red trófica. Se define como el promedio del IO de todos los consumidores, ponderado por el logaritmo de la ingesta de alimento de cada grupo.
- Índice de Conectancia (IC): cociente entre el número real de conexiones tróficas sobre el número de posibles conexiones entre los componentes del sistema.

- Respiración/Biomasa (R/B): expresión de la actividad de un grupo. A mayor nivel de actividad, mayor es el cociente R/B.
- Producción primaria total (PP): calculada como la suma de la producción primaria de todos los productores.
- Producción primaria total/Respiración total (PP/R): descriptor de la madurez de un ecosistema. En estados tempranos del desarrollo, se espera que la producción exceda la respiración, presentando el cociente valores mayores a 1. En sistemas afectados por contaminación orgánica, se espera que el cociente sea menor a 1. Finalmente, en sistemas maduros el cociente se aproxima a 1 debido a que la energía que se fija se balancea con el costo de mantenimiento.
- Producción primaria total/Biomasa total (PP/B): descriptor de la madurez de un ecosistema. En sistemas inmaduros, la producción excede a la respiración para la mayoría de los grupos y como consecuencia, se espera una acumulación de la biomasa en el tiempo afectando el cociente PP/B que decrecería.
- Producción neta del sistema (PNS): diferencia entre la producción primaria total y la respiración total. Se espera sea mayor en ecosistemas inmaduros y cercana a cero en ecosistemas maduros. Sistemas con alta importación pueden presentar valores negativos de PNS.

Complementariamente, se analizó Robustez del ecosistema (Fath 2014; Ulanowicz 2014). Los sistemas naturales mantienen un equilibrio favorable entre las restricciones necesarias para mantener la cohesión y la flexibilidad suficiente para permitir la adaptación a circunstancias imprevistas. Este balance indica que los ecosistemas se congregan en torno a un punto en el cual están mejor posicionados para continuar su evolución. En este contexto, la robustez es indicador del crecimiento (e.g. TFS) y desarrollo (e.g. información o conectividad) de un ecosistema que combina la eficiencia y la resiliencia, ofreciendo una medida cuantificable de cuan sustentable es un sistema.

4.4 ANÁLISIS DE DATOS

El análisis estadístico fue implementado a través de la utilización del software R (<http://www.R-project.org>).

Biomasa

Se analizaron las diferencias en la distribución de biomasa entre sitios y períodos para el ecosistema (totalidad de los grupos funcionales) y los macroinvertebrados (bentos + insectos), mediante la aplicación del Modelo Lineal Generalizado (GLM por su sigla en

inglés) con función de conexión identidad. Ante la detección de diferencias significativas, se utilizó la prueba a posteriori de comparaciones múltiples según el método de ajuste de Holm. La biomasa fue logaritimizada para cumplir con los supuestos estadísticos (Test de Normalidad de Shapiro: $p = 0.08$ para el ecosistema y $p = 0.44$ para macroinvertebrados).

Tanto para el ecosistema como para los macroinvertebrados, las matrices de datos fueron transformadas utilizando $\ln(X+1)$ ($p.Taylor = 0.02$ para ambos casos) a fin de balancear el peso de especies abundantes y las especies raras. Debido a no presentar varianza en los datos, el detritus, el zooplancton y los peces debieron ser eliminados para el análisis multivariado. Adicionalmente, el análisis de residuales de la matriz transformada del ecosistema mostró que las aves se apartaron del resto de los grupos (Anexo V), por lo que se decidió continuar trabajando solo con los macroinvertebrados. Se realizó un análisis de Escalamiento Multidimensional No Métrico (NMDS por su sigla en inglés) basado en la matriz de similitud generada con el índice de Bray-Curtis para obtener una ordenación bidimensional de la biomasa de los nueve escenarios analizados, en función a la composición de especies. Se construyeron dendrogramas utilizando los métodos UPGMA (por su sigla en inglés), completo y simple, optándose por aquel con mayor Coeficiente de Correlación Cofenética (CCC).

Se aplicó el análisis de similitud (ANOSIM por su sigla en inglés) basado en la matriz de Bray-Curtis para determinar las diferencias en la biomasa de los grupos entre sitios y períodos. Las especies discriminantes fueron identificadas utilizando el procedimiento SIMPER, estimando la contribución promedio de cada especie a la disimilitud entre sitios y períodos.

Nivel trófico

Para evaluar las diferencias en el nivel trófico de los depredadores entre sitios y períodos, se aplicó de un GLM con función de conexión identidad (Test de Normalidad de Shapiro: $p = 0.13$). Ante la detección de diferencias significativas, se utilizó la prueba a posteriori de comparaciones múltiples según el método de ajuste de Holm.

Descriptores ecosistémicos

Se analizó la covarianza de los descriptores ecosistémicos según el método de Pearson para impedir la inclusión de variables redundantes. Se realizó un NMDS basado en la matriz de similitud generada con el índice de Bray-Curtis, para una ordenación bidimensional de los índices ecosistémicos de los nueve escenarios analizados. Se construyeron dendrogramas tipo-Q utilizando los métodos UPGMA (por su sigla en inglés), completo y simple, optándose por aquel con mayor CCC.

5 RESULTADOS

5.1 CALIDAD DE LOS MODELOS

El índice pedigrí global para los nueve modelos se detalla en la Tabla 6 y de acuerdo con las escalas propuestas por Morissette (2007) indicó un nivel de calidad media para Andreoni en el período de recuperación y alta para los restantes ocho escenarios.

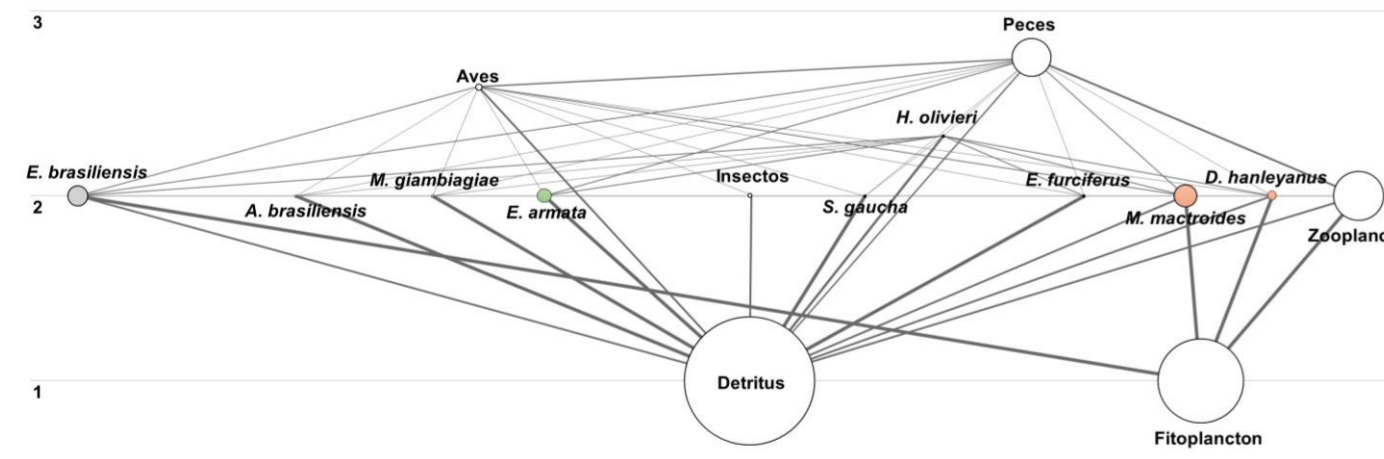
Tabla 6: Índice pedigrí (P) y medidas de ajuste (t^*) de los nueve escenarios analizados. AA: Alta abundancia de *M. mactroides*, MM: Mortandad masiva de *M. mactroides*, R: Recuperación de *M. mactroides*.

		Andreoni		Coronilla		Barra	
		P	t^*	P	t^*	P	t^*
Período	AA	0.43	1.63	0.43	2.06	0.42	1.98
	MM	0.42	1.31	0.42	1.98	0.45	2.05
	R	0.39	1.22	0.40	1.65	0.44	1.94

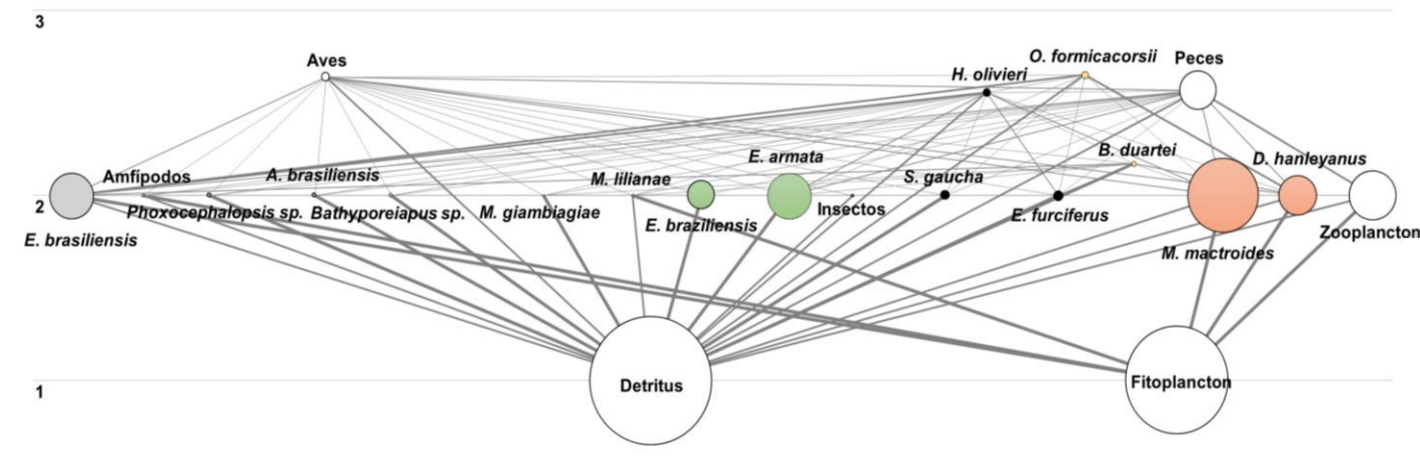
El resultado del diagnóstico PREBAL sugirió un buen ajuste del diseño inicial de los modelos (Anexo III).

5.2 DIAGRAMAS DE FLUJO

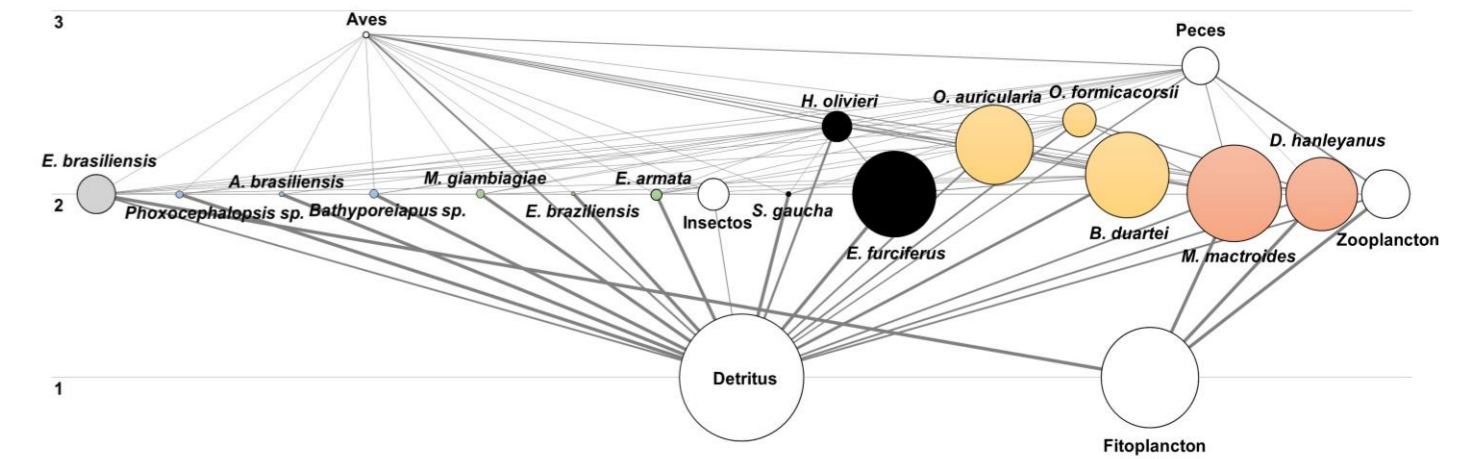
Los diagramas de flujo correspondientes a los nueve escenarios analizados denotan una clara simplificación de la estructura del sistema con la proximidad al canal y en el tiempo, hacia el período de recuperación (Figura 5).



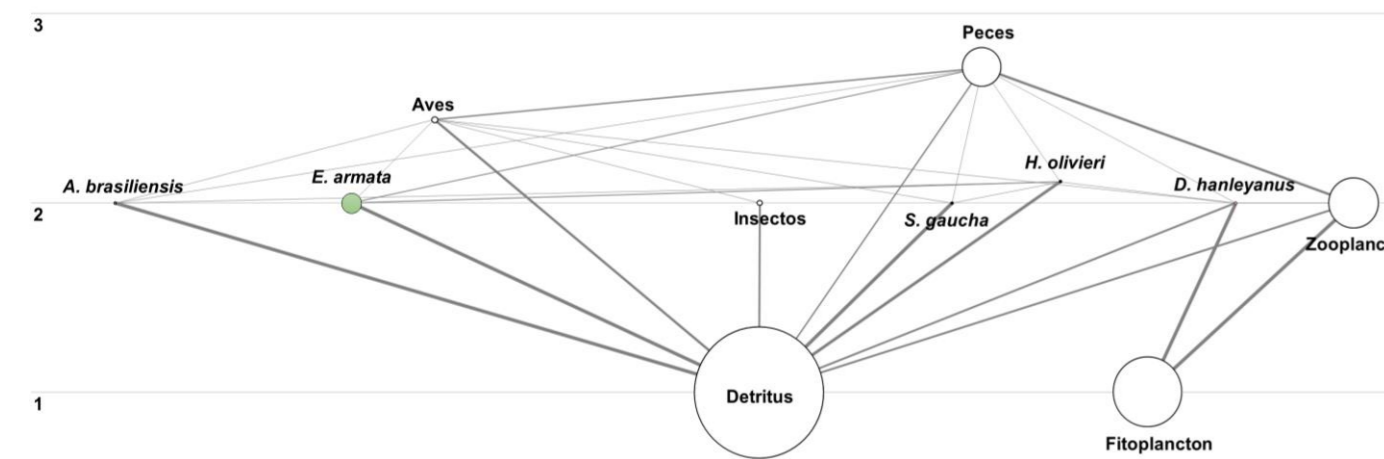
Andreoni, período de alta abundancia de *M. mactroides*.



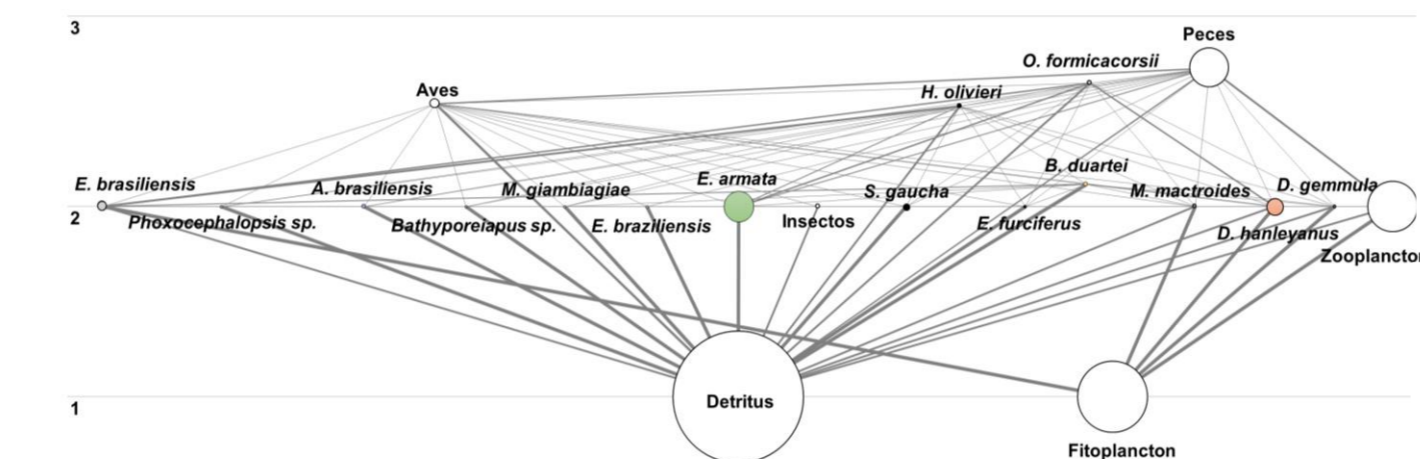
Coronilla, período de alta abundancia de *M. mactroides*.



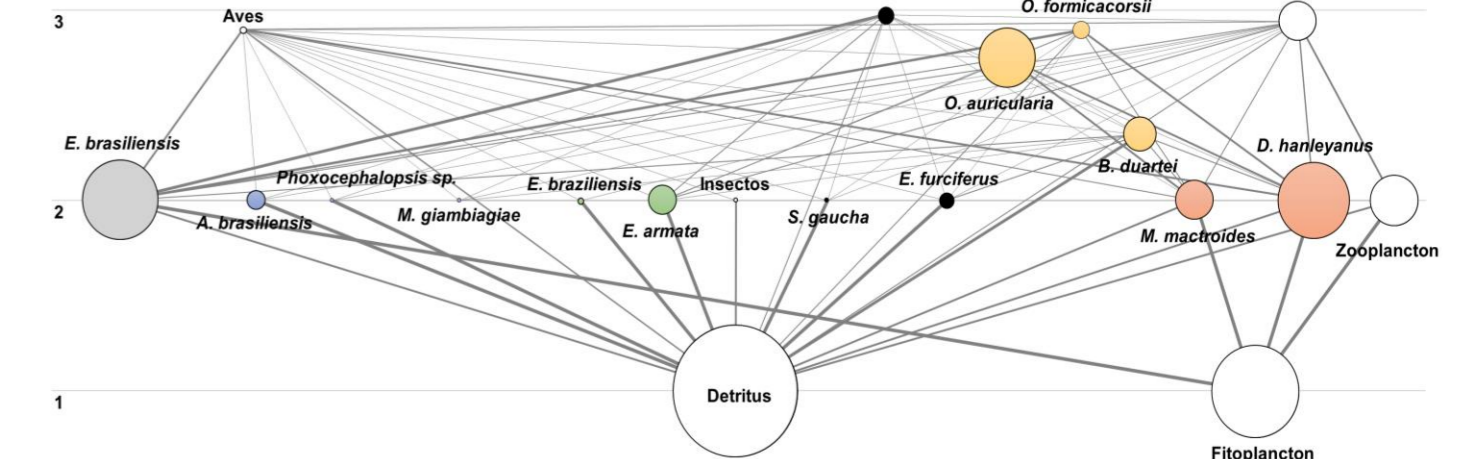
Barra, período de alta abundancia de *M. mactroides*.



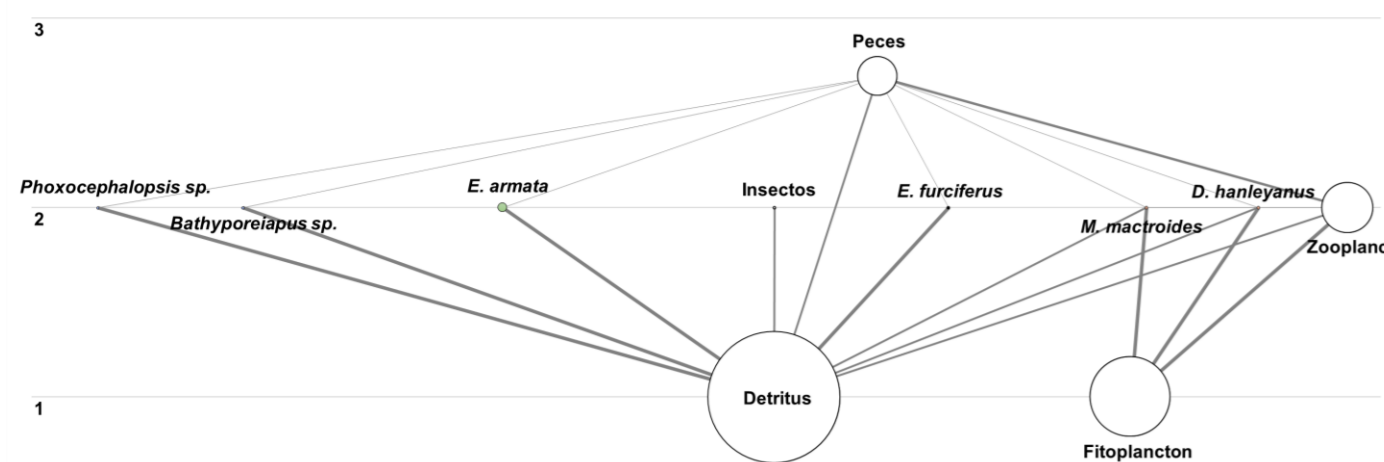
Andreoni, período de mortandad masiva de *M. mactroides*.



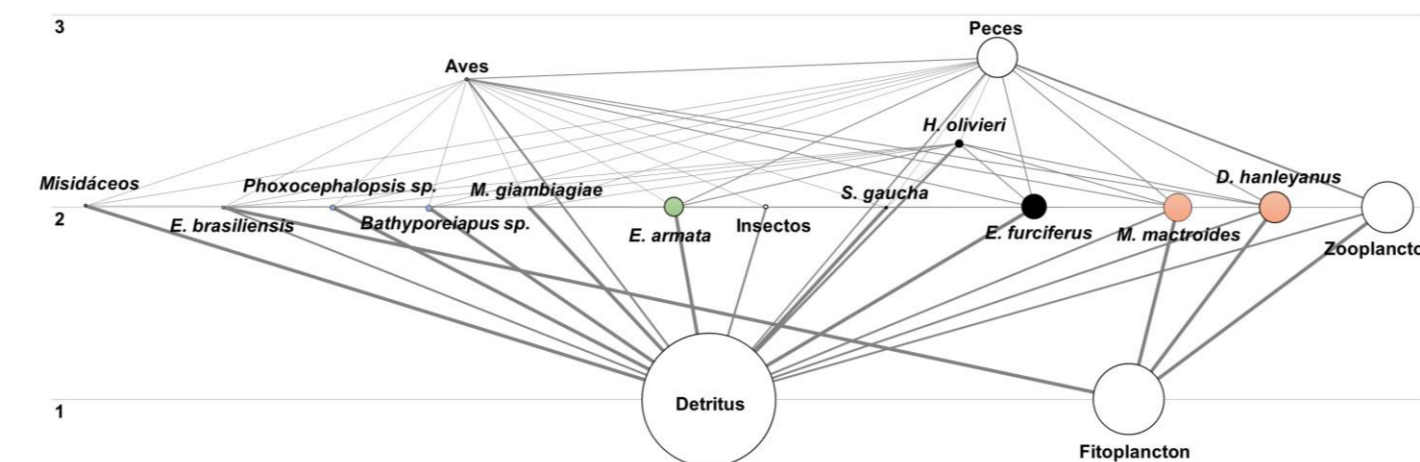
Coronilla, período de mortandad masiva de *M. mactroides*.



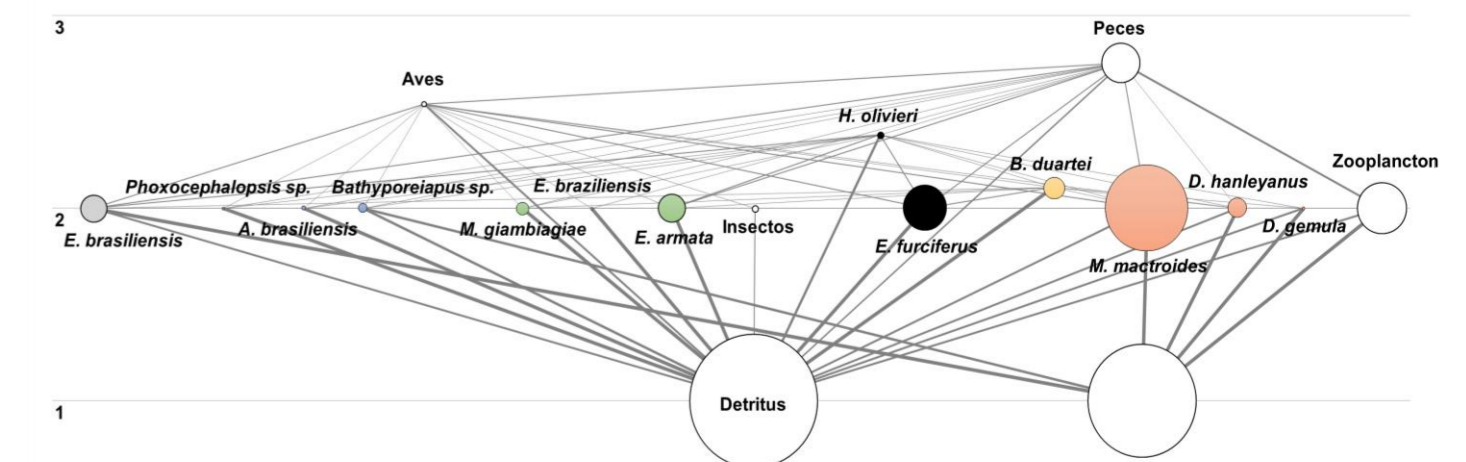
Barra, período de mortandad masiva de *M. mactroides*.



Andreoni, período de recuperación de *M. mactroides*.



Coronilla, período de recuperación de *M. mactroides*.



Barra, período de recuperación de *M. mactroides*.

Figura 5: Diagrama de flujo y niveles tróficos (eje y) correspondientes a Andreoni (izquierda), Coronilla (centro) y Barra (derecha) en los períodos de alta abundancia (arriba), mortandad masiva (centro) y recuperación (abajo) de *M. mactroides*. Los círculos representan a los grupos y su biomasa relativa. Las líneas representan las conexiones tróficas y la intensidad de las mismas.

5.3 GRUPOS FUNCIONALES

Tanto para el ecosistema como para los macroinvertebrados se registró un menor número de grupos en el sitio perturbado Andreoni, no registrándose grandes diferencias entre Coronilla y Barra (Figura 6). En términos generales, se observó una disminución del número de grupos en el tiempo (Figura 5).

El gasterópodo *O. auricularia* fue registrado únicamente en Barra en los períodos de alta abundancia y mortandad masiva. El isópodo *M. liliana*e y los misidáceos fueron registrados únicamente en Coronilla en los períodos de alta abundancia y recuperación respectivamente. No ocurrieron especies con presencia exclusiva en Andreoni. El bivalvo *D. gemmula*, los gasterópodos *O. formicacorsii* y *B. duartei* y el isópodo *E. braziliensis* estuvieron ausentes en Andreoni al tiempo que fueron registrados en Coronilla y Barra. *M. mactroides* estuvo presente en ocho de los nueve escenarios, no registrándose su presencia en Andreoni en el período de mortandad masiva. Las únicas especies del bentos presentes en los nueve escenarios fueron el isópodo *E. armata* y el bivalvo *D. hanleyanus*.

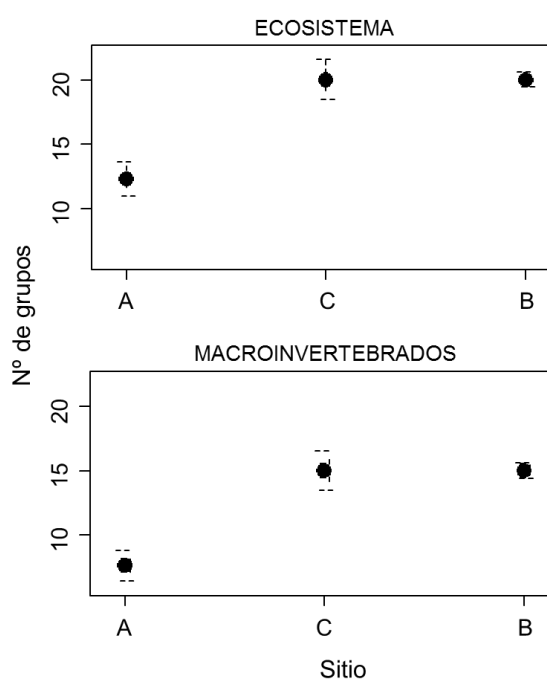


Figura 6: Número de grupos (promedio \pm SE) para el ecosistema (arriba) y los macroinvertebrados (abajo) en A: Andreoni, C: Coronilla y B: Barra para los tres períodos en estudio.

5.4 BIOMASA

La mayor biomasa se concentró en los niveles tróficos inferiores (detritus y fitoplancton, Figura 5 y Anexo IV). Las especies de macroinvertebrados bentónicos que mostraron mayores biomazas se detallan en orden decreciente en la Tabla 7. En el período de alta

abundancia *M. mactroides* fue dominante en los tres sitios. *E. armata* fue dominante en Andreoni y Coronilla en el período de mortandad masiva, al tiempo que *E. brasiliensis* lo fue en Barra. En el período de recuperación *M. mactroides* retomó la dominancia en Barra, no así en Andreoni y Coronilla donde dominaron *E. armata* y *D. hanleyanus* respectivamente.

Tabla 7: Contribución en porcentaje a la biomasa total de los macroinvertebrados bentónicos. Se muestran las especies mayores al 5% para los nueve escenarios analizados. AA: Alta abundancia de *M. mactroides*, MM: Mortandad masiva de *M. mactroides*, R: Recuperación de *M. mactroides*.

	Andreoni		Coronilla		Barra	
	Especie	%	Especie	%	Especie	%
AA	<i>Mesodesma mactroides</i>	44	<i>Mesodesma mactroides</i>	70	<i>Mesodesma mactroides</i>	40
	<i>Emerita brasiliensis</i>	32	<i>Emerita brasiliensis</i>	10	<i>Euzonus furciferus</i>	19
	<i>Exciorolana armata</i>	16	<i>Exciorolana armata</i>	10	<i>Buccinanops duartei</i>	18
	<i>Donax hanleyanus</i>	8			<i>Olivancillaria auricularia</i>	12
MM			<i>Donax hanleyanus</i>	8	<i>Donax hanleyanus</i>	8
	<i>Exciorolana armata</i>	99	<i>Exciorolana armata</i>	68	<i>Emerita brasiliensis</i>	44
			<i>Donax hanleyanus</i>	19	<i>Donax hanleyanus</i>	35
R			<i>Emerita brasiliensis</i>	7	<i>Olivancillaria auricularia</i>	12
	<i>Exciorolana armata</i>	92	<i>Donax hanleyanus</i>	33	<i>Mesodesma mactroides</i>	89
			<i>Mesodesma mactroides</i>	28	<i>Euzonus furciferus</i>	6
			<i>Euzonus furciferus</i>	21		
		<i>Exciorolana armata</i>	12			

La biomasa del ecosistema (exceptuando el detritus) fue superior en Barra en el período de alta abundancia, seguida por Barra en el período de recuperación y Coronilla en el período de alta abundancia (Figura 7). Concomitantemente se observó que este hecho estuvo acompañado de los mayores registros de biomasa de *M. mactroides*, que representaron el 26%, 15% y 9% de la biomasa del ecosistema, respectivamente.

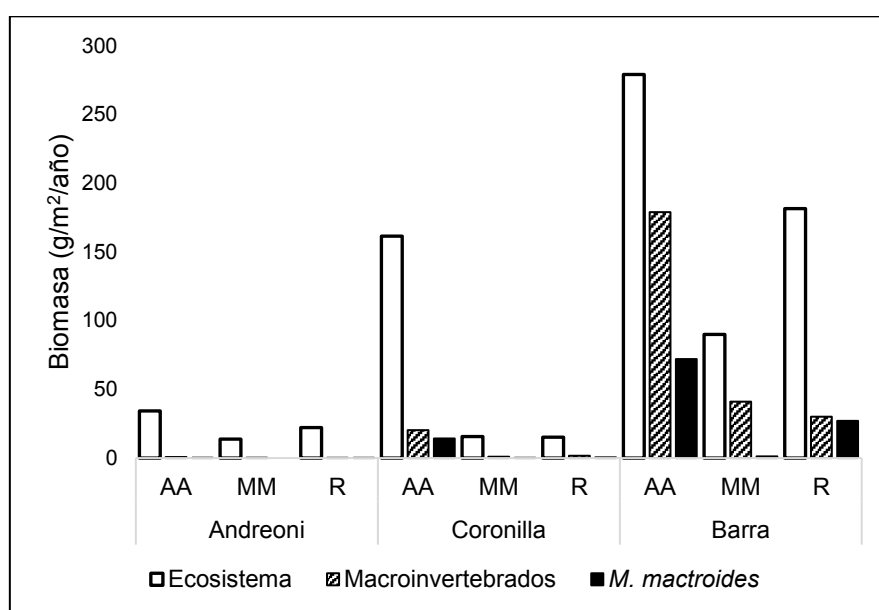


Figura 7: Biomasa (g/m²/año) del ecosistema (excepto detritus), macroinvertebrados y *M. mactroides* para los sitios y períodos en estudio. AA: Alta abundancia de *M. mactroides*, MM: Mortandad masiva de *M. mactroides*, R: Recuperación de *M. mactroides*.

Se observó una disminución de la biomasa con la cercanía al canal, siendo ésta más marcada para los macroinvertebrados que para el ecosistema (Figura 8 y 9). La biomasa del ecosistema fue significativamente mayor en Barra, no registrándose diferencias entre Andreoni y Coronilla. La biomasa de macroinvertebrados presentó diferencias significativas entre los tres sitios (Tabla 8).

En cuanto a la variación en el tiempo, se observaron diferencias en la biomasa del ecosistema para Coronilla y Barra, pero éstas no fueron significativas (Tabla 8). Se registró una mayor biomasa en el período de alta abundancia de *M. mactroides* con un posterior descenso hacia el período de mortandad masiva. La biomasa continuó descendiendo en Barra en el período de recuperación, al tiempo que aumentó en Coronilla (Figura 8). La biomasa de macroinvertebrados presentó diferencias significativas entre los períodos de alta abundancia y mortandad masiva y marginalmente significativas entre los períodos de alta abundancia y recuperación (Tabla 8). Al igual que para el ecosistema, se registró una mayor biomasa en el período de alta abundancia con un posterior descenso hacia el período de mortandad masiva. La biomasa continuó descendiendo en el período de recuperación para Andreoni y Barra, y aumentó en Coronilla (Figura 8).

El GLM (Tabla 8) mostró que, tanto para la biomasa del ecosistema como para los macroinvertebrados, las interacciones entre sitios y períodos no fueron significativas, denotando que la variación entre sitios no influyó en la variación entre períodos.

Tabla 8: Significancia estadística (p-valores) obtenida del GLM y las pruebas a posteriori para la biomasa ($\text{g}/\text{m}^2/\text{año}$) del ecosistema y los macroinvertebrados. A: Andreoni, C: Coronilla y B: Barra. AA: Alta abundancia de *M. mactroides*, MM: Mortandad masiva de *M. mactroides* y R: Recuperación de *M. mactroides*. Se resaltan en negrilla los p-valores significativos.

		Sitio			Período		
		A-C	A-B	C-B	AA-MM	AA-R	MM-R
p-valor	Ecosistema	0.709	0.004	0.011	0.151	0.372	0.910
	Invertebrados	0.013	9.9e-9	6.2e-5	0.009	0.069	0.580

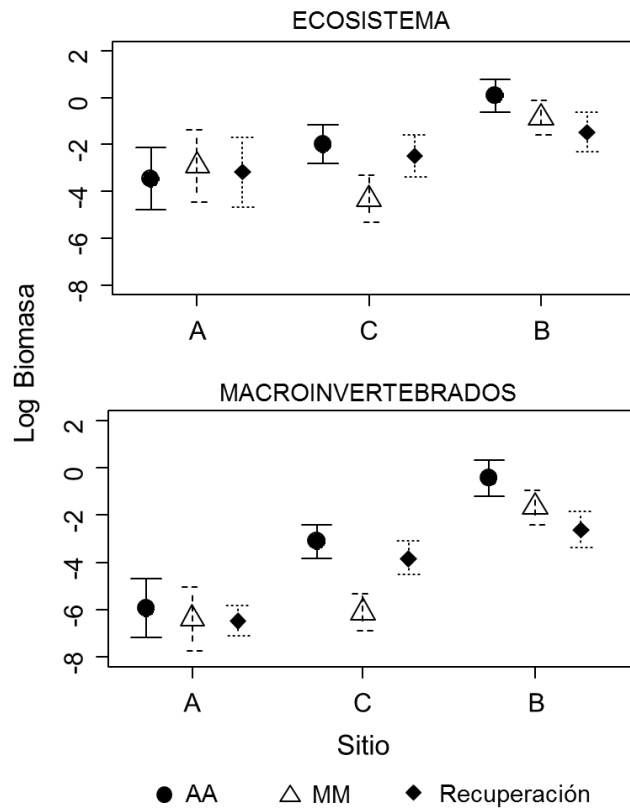


Figura 8: Biomasa ($\text{g}/\text{m}^2/\text{año}$) en escala logarítmica (promedio \pm SE) del ecosistema (arriba) y de macroinvertebrados (abajo) para los sitios y períodos en estudio. A: Andreoni, C: Coronilla, B: Barra. AA: Alta abundancia de *M. mactroides*, MM: Mortandad masiva de *M. mactroides*, R: Recuperación de *M. mactroides*.

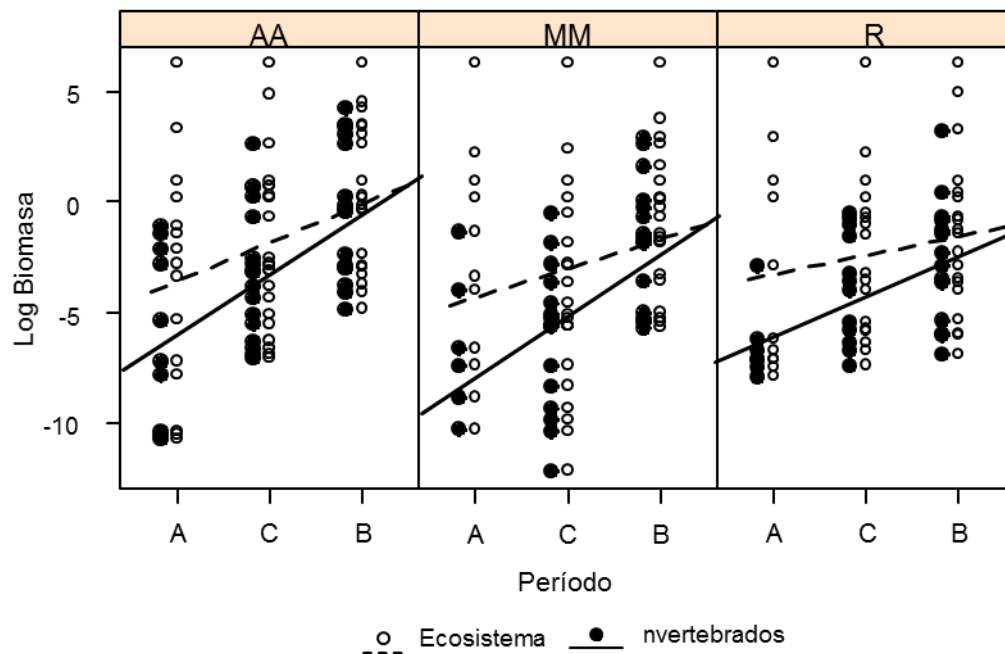


Figura 9: Biomasa ($\text{g}/\text{m}^2/\text{año}$) en escala logarítmica del ecosistema (línea punteada) y de macroinvertebrados (línea entera) para los períodos y sitios en estudio. A: Andreoni, C: Coronilla, B: Barra. AA: Alta abundancia de *M. mactroides*, MM: Mortandad masiva de *M. mactroides*, R: Recuperación de *M. mactroides*.

La ordenación de los escenarios a través de la aplicación del NMDS bidimensional de la biomasa identificó tres grupos a nivel de similitud del 70% y dos grupos a nivel de similitud del 85% (análisis tipo Q - método UPGMA: CCC = 0.85 y stress = 0.01) (Figura 10). Los tres modelos de Barra y el modelo de Coronilla correspondiente al período de alta abundancia de *M. mactroides* se separaron de los demás escenarios. Coronilla en el período de recuperación se agrupó con Andreoni en el período de alta abundancia. Asimismo, Coronilla y Andreoni se agruparon en el período de mortandad masiva.

Se observó que la presencia de *E. armata* estuvo relacionada con el agrupamiento de los escenarios de Andreoni y Coronilla, mientras que los escenarios de Barra se asociaron a la presencia de los crustáceos *M. giambiagiae*, *Phoxocephalopsis sp.*, *E. brasiliensis*, los moluscos *M. mactroides*, *O. formicacorsii*, *O. auricularia*, *B. duartei*, *D. hanleyanus*, los poliquetos *E. furciferus*, *H. olivieri* y los insectos.

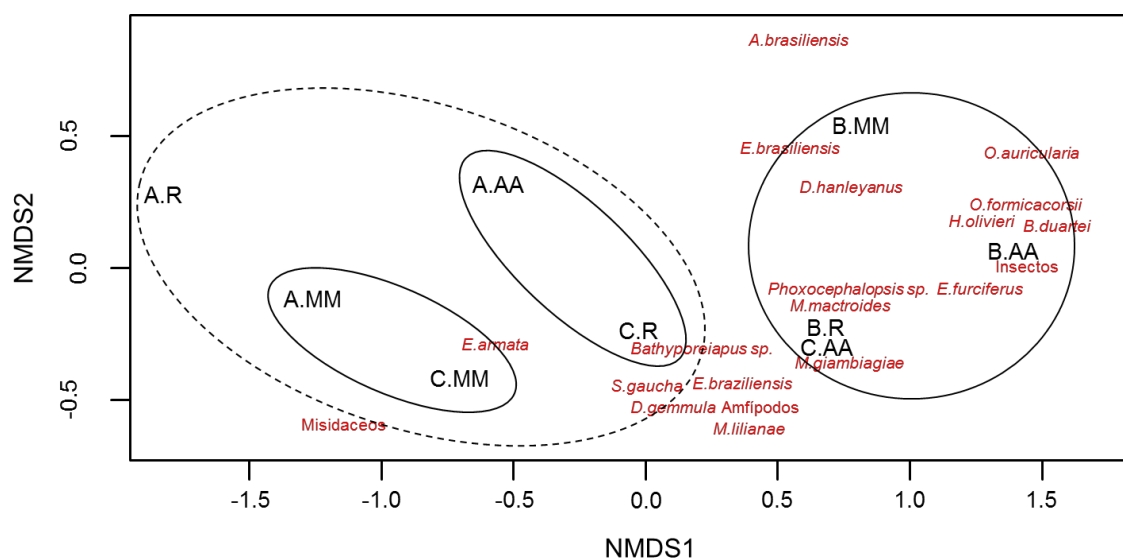


Figura 10: Ordenación de los escenarios en función a la biomasa de los grupos funcionales. Clusters (análisis tipo Q - método UPGMA) a niveles de similitud de 70% (línea entera) y 85% (línea punteada). A: Andreoni, C: Coronilla y B: Barra. AA: Alta abundancia de *M. mactroides*, MM: Mortandad masiva de *M. mactroides*, R: Recuperación de *M. mactroides*.

El análisis de la estructura de la comunidad en términos de biomasa por especie (ANOSIM) para los macroinvertebrados mostró claras diferencias globales entre los sitios y períodos, y en las comparaciones pareadas (Tabla 9).

Tabla 9: Valores globales de R y significancia (p-valores) obtenidos de ANOSIM y comparaciones pareadas entre sitios, usando la biomasa como variable de respuesta para los macroinvertebrados. Sitios A: Andreoni, C: Coronilla y B: Barra. AA: Alta abundancia de *M. mactroides*, MM: Mortandad masiva de *M. mactroides*, R: Recuperación de *M. mactroides*. Se resaltan en negrilla los p-valores significativos.

	Sitio				Período			
	Global	A-C	A-B	C-B	Global	AA-MM	AA-R	MM-R
R	0.506	0.259	0.960	0.296	-0.128	0	-0.185	-0.185
p-valor	2.0e-4	0.002	0.001	0.003	0.007	0.003	0.01	0.006

En las Tablas 10 y 11 se muestra la contribución promedio a la disimilitud global de las especies identificadas como discriminantes por el procedimiento SIMPER para el análisis de los sitios y períodos respectivamente. *M. mactroides* presentó la mayor contribución en ambos casos. Asimismo, *M. mactroides* y *D. hanleyanus* actuaron como especies discriminantes de todos los sitios y períodos analizados. Las especies que aportaron a la mayor disimilitud promedio en las comparaciones pareadas fueron: *D. hanleyanus* (72%) entre Andreoni-Coronilla, *O. auricularia* (81%) entre Andreoni-Barra, *E. furciferus* (78%) entre Coronilla-Barra, *O. auricularia* (77%) entre los períodos de alta abundancia y mortandad masiva, *B. duartei* (78%) entre alta abundancia y recuperación, y por último *E. brasiliensis* (74%) entre mortandad masiva y recuperación. El porcentaje de disimilitud promedio entre comparaciones pareadas mostró que Andreoni y Barra difirieron en un 93%, no apreciándose grandes diferencias entre los demás sitios ni entre períodos.

Tabla 10: Especies discriminantes identificadas por el procedimiento SIMPER para los sitios en estudio. Se indica la contribución promedio y el desvío estándar (SD) de cada especie a la disimilitud global y la disimilitud promedio entre sitios. A: Andreoni, C: Coronilla, B: Barra.

	Contribución (Promedio ± SD)	Sitios		
		A-C	A-B	C-B
<i>Mesodesma mactroides</i>	0.27±0.21	0.27	0.29	0.25
<i>Donax hanleyanus</i>	0.14±0.99	0.72	0.44	0.39
<i>Emerita brasiliensis</i>	0.12±0.12		0.57	0.53
<i>Euzonus furciferus</i>	0.12±0.08		0.69	0.78
<i>Olivancillaria auricularia</i>	0.11±0.08		0.81	0.66
<i>Buccinanops duartei</i>	0.09±0.06			
<i>Excirolana armata</i>	0.03±0.02	0.49		
Disimilitud promedio	-	0.77	0.93	0.72

Tabla 11: Especies discriminantes identificadas por el procedimiento SIMPER para los períodos en estudio. Se indica la contribución promedio y el desvío estándar (SD) de cada especie a la disimilitud global y la disimilitud promedio entre períodos. AA: Alta abundancia de *M. mactroides*, MM: Mortandad masiva de *M. mactroides*, R: Recuperación de *M. mactroides*.

	Contribución (Promedio±SD)	Períodos		
		AA-MM	AA-R	MM-R
<i>Mesodesma mactroides</i>	0.19±0.21	0.28	0.31	0.25
<i>Excrolana armata</i>	0.15±0.23	0.59		0.43
<i>Donax hanleyanus</i>	0.14±0.10	0.59	0.57	0.61
<i>Emerita brasiliensis</i>	0.10±0.11	0.45	0.45	0.74
<i>Euzonus furciferus</i>	0.08±0.08		0.70	
<i>Olivancillaria auricularia</i>	0.05±0.08	0.77		
<i>Buccinanops duartei</i>	0.03±0.02		0.78	
Disimilitud promedio	-	0.78	0.74	0.79

5.5 NIVEL TRÓFICO

Los niveles tróficos (NT) más comunes correspondieron a los productores y consumidores primarios (1 - 2). Los diagramas de flujo (Figura 5) mostraron cambios menores en la estructura trófica.

Las estimaciones básicas del modelo (Anexo IV) distinguieron a los siguientes depredadores superiores por su NT: aves, peces, *H. olvieri*, *O. formicacorsii*, *B. duartei* y *O. auricularia*. Se apreció un aumento no significativo del NT con la distancia al canal. Tampoco se apreciaron diferencias significativas entre períodos, si bien se observó, con excepción de las aves, un aumento del NT de los depredadores en el período de mortandad masiva y una disminución el período de recuperación (Figura 11). El GLM (Tabla 12) mostró que las interacciones entre sitios y períodos no fueron significativas, denotando que la variación entre sitios no influyó en la variación entre períodos.

Tabla 12: p-valores obtenidos del GLM y las comparaciones pareadas para el nivel trófico de los depredadores. A: Andreoni, C: Coronilla y B: Barra. AA: Alta abundancia de *M. mactroides*, MM: Mortandad masiva de *M. mactroides* y R: Recuperación de *M. mactroides*. En todos los casos los p-valores resultan no significativos.

	Sitio			Período		
	A-C	A-B	C-B	AA-MM	AA-R	MM-R
p-valores	0.884	0.518	1.000	0.382	0.954	0.900

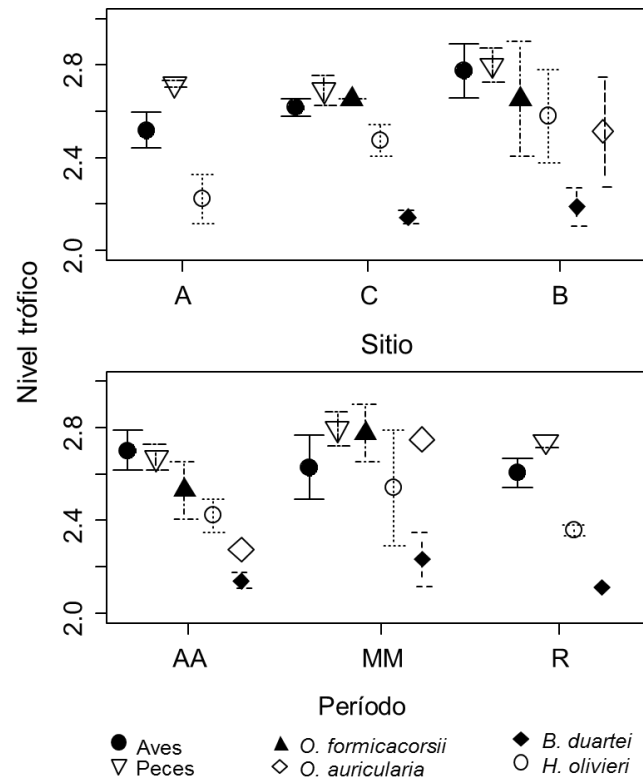


Figura 11: Nivel trófico (promedio \pm SE) de los depredadores en función del sitio (arriba) y del período (abajo). A: Andreoni, C: Coronilla, B: Barra, AA: Alta abundancia de *M. mactroides*, MM: Mortandad masiva de *M. mactroides* y R: Recuperación de *M. mactroides*.

5.6 DESCRIPTORES ECOSISTÉMICOS

Los atributos ecosistémicos obtenidos para los nueve escenarios analizados se muestran en la Tabla 13.

Tabla 13: Atributos ecosistémicos de los nueve escenarios analizados. AA: Alta abundancia de *M. mactroides*, MM: Mortandad masiva de *M. mactroides* y R: Recuperación de *M. mactroides*.

Parámetro	Andreoni			Coronilla			Barra			Unidad
	AA	MM	R	AA	MM	R	AA	MM	R	
Flujos de consumos (FC)	1038	1047	1010	1525	1128	1094	7002	1582	2225	g/m ² /año
Flujos de exportación (FE)	13179	3927	7951	62516	4445	3846	39505	19961	66611	g/m ² /año
Flujos respiratorios (FR)	528	536	507	889	600	571	5054	884	1443	g/m ² /año
Flujos al detritus (FD)	13404	4168	8157	63119	4760	4118	43347	20418	67310	g/m ² /año
Total de flujos del sistema (TFS)	28148	9678	17626	128049	10932	9628	94908	42846	137588	g/m ² /año
Producción total (P)	14004	4760	8757	63731	5342	4717	44907	21223	68379	g/m ² /año
Producción primaria neta total calculada (PPNC)	13701	4459	8456	63400	5039	4413	44360	20841	68047	g/m ² /año
Producción primaria total/Respiración total (PP/R)	26	8	17	71	8	8	9	24	47	
Producción neta del sistema (PNS)	13173	3923	7949	62511	4439	3842	39305	19957	66604	g/m ² /año
Producción primaria total/Biomasa total (PP/B)	400	324	381	393	322	291	159	232	375	
Biomasa total/Flujos totales (B/TFS)	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.002	0.003	0.002	0.001	/año
Biomasa total (excepto detritus) (B)	34	14	22	161	16	15	279	90	181	g/m ²
Captura total (CT)	-	-	-	-	-	-	-	-	3	g/m ² /año
Índice de conectancia (IC)	0.250	0.290	0.220	0.211	0.220	0.223	0.225	0.230	0.222	
Índice de omnivoría del sistema (IOS)	0.106	0.154	0.073	0.065	0.112	0.063	0.096	0.072	0.060	
Índice de ciclado de Finn (ICF)	0.40	1.37	0.64	0.15	1.33	1.46	0.87	0.40	0.16	
Ascendencia (A)	29751	10504	18780	132660	12004	10500	113151	45881	144296	
Ascendencia %	72	54	66	85	54	52	58	68	82	
Overhead (O)	11494	8905	9866	23512	10373	9901	81375	21381	32539	
Overhead %	28	46	34	15	46	49	42	32	18	
Capacidad de desarrollo (C)	41244	19409	28646	156172	22376	20401	194527	67262	176835	

El análisis de redundancia (Anexo VI) identificó siete descriptores ecosistémicos a ser empleados en el análisis estadístico: TFS, PP/R, PP/B, IC, IOS, O, e ICF. La ordenación de los escenarios a través de la aplicación de un NMDS bidimensional mostró la conformación de tres grupos a nivel de similitud del 35 % y dos grupos a nivel de similitud del 65% (análisis tipo Q - método UPGMA: CCC = 0.91 y stress = $9.6e^{-5}$) (Figura 12). Los escenarios correspondientes a Barra en los períodos de alta abundancia y recuperación, y Coronilla en el período de alta abundancia, se apartaron de los demás. Por otra parte, Barra en el período de mortandad masiva se agrupó con Andreoni en el período de alta abundancia.

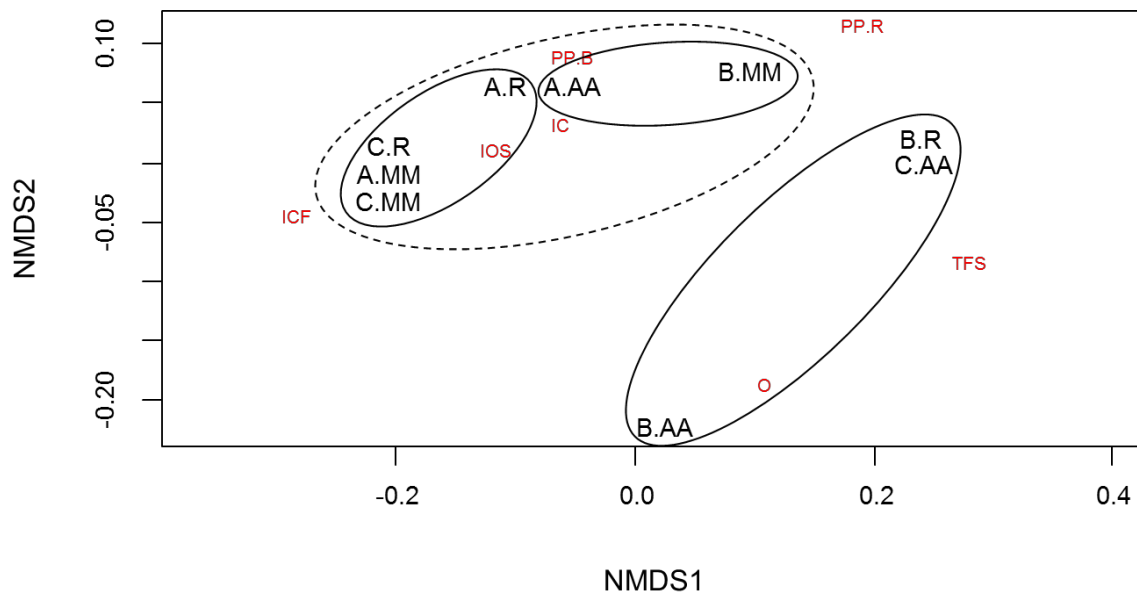


Figura 12: Ordenación de los escenarios en función a los atributos ecosistémicos. Clusters (análisis tipo Q - método UPGMA) a niveles de similitud de 35% (línea entera) y 65% (línea punteada). A: Andreoni, C: Coronilla, B: Barra. AA: Alta abundancia de *M. mactroides*, MM: Mortandad masiva de *M. mactroides* y R: Recuperación de *M. mactroides*. TFS: total de flujos del sistema, PP/R: cociente producción primaria - respiración, PP/B: cociente producción primaria - biomasa, IC: índice de conectancia, IOS: índice de omnivoría del sistema, O: overhead e ICF: Índice de ciclado de Finn.

La producción total y el total de flujos del sistema mostraron un patrón de variación concordante, registrándose los mayores valores en Barra en el período de recuperación y Coronilla y Barra en el período de alta abundancia (Figura 13). La distribución de flujos siguió un mismo patrón en los nueve escenarios, correspondiendo en promedio 46% a flujos al detritus, 44.5% a flujos de exportación, 6% a flujos de consumo y 3.5% a flujos de respiración (Figura 14).

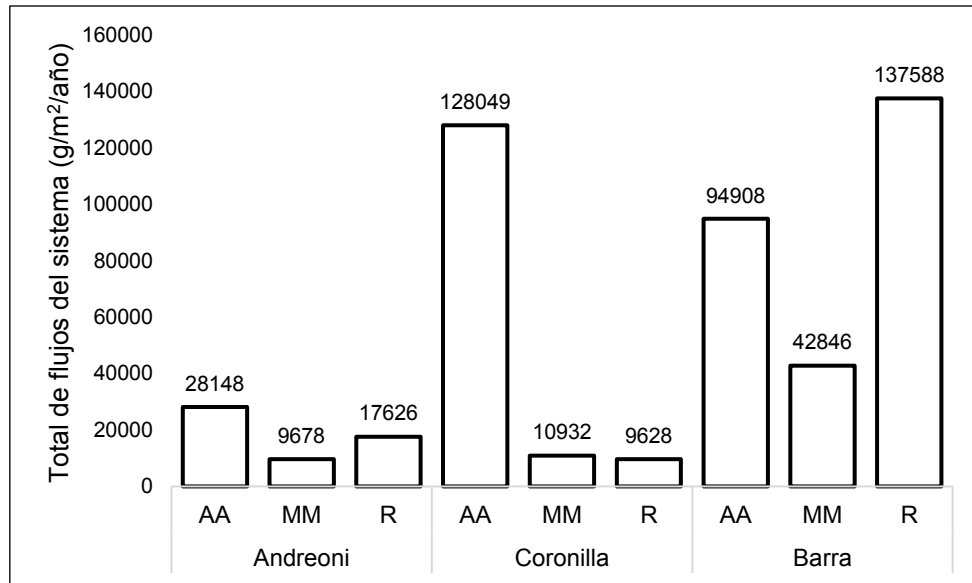


Figura 13: Total de flujos del sistema (TFS, g/m²/año) por sitio y periodo. AA: Alta abundancia de *M. mactroides*, MM: Mortandad masiva de *M. mactroides* y R: Recuperación de *M. mactroides*.

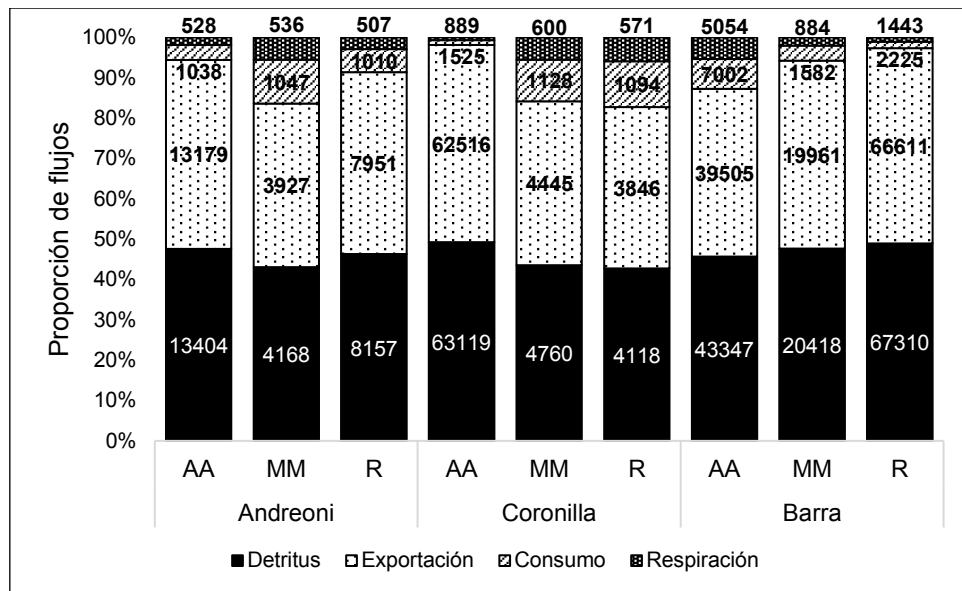


Figura 14: Distribución de flujos del sistema por sitio y periodo. AA: Alta abundancia de *M. mactroides*, MM: Mortandad masiva de *M. mactroides* y R: Recuperación de *M. mactroides*.

En todos los casos, la madurez del sistema, medida por los cocientes entre PP, respiración y biomasa, indicó un estado temprano de desarrollo del ecosistema. Estas métricas sugieren una pérdida de madurez en el tiempo en Barra, y un incremento en Coronilla. Andreoni exhibió un aumento de madurez en el período de mortandad masiva y una posterior pérdida en el período de recuperación.

El índice de conectancia fue superior en Andreoni en los períodos de alta abundancia y mortandad masiva, sin registrarse cambios importantes en los demás escenarios, e indicó que solamente entre el 21 - 29% de las uniones posibles se dio en las redes alimenticias. La

complejidad de la red (medida por el índice de omnivoría) fue superior en Andreoni, mostró un incremento en Coronilla en el período de mortandad masiva con un posterior descenso al valor inicial, y exhibió un descenso en el tiempo en Barra. La utilización de los grupos en el sistema (medida por la EE) resaltó una baja utilización del detritus, el fitoplancton, los insectos y el zooplancton en todos los escenarios analizados (Anexo IV).

El estado de crecimiento y desarrollo del sistema (medido por la Ascendencia) para Barra fue máximo en el período de recuperación (82%) y mínimo en el período de alta abundancia (58%). En Coronilla se registró el patrón opuesto de decrecimiento de la ascendencia en el tiempo, y en Andreoni se observó una disminución en el período de mortandad masiva y un posterior aumento en el período de recuperación. Los menores valores de Overhead (indicador de resiliencia) se registraron en Coronilla en el período de alta abundancia (15%) y Barra en el período de recuperación (18%) (Figura 15).

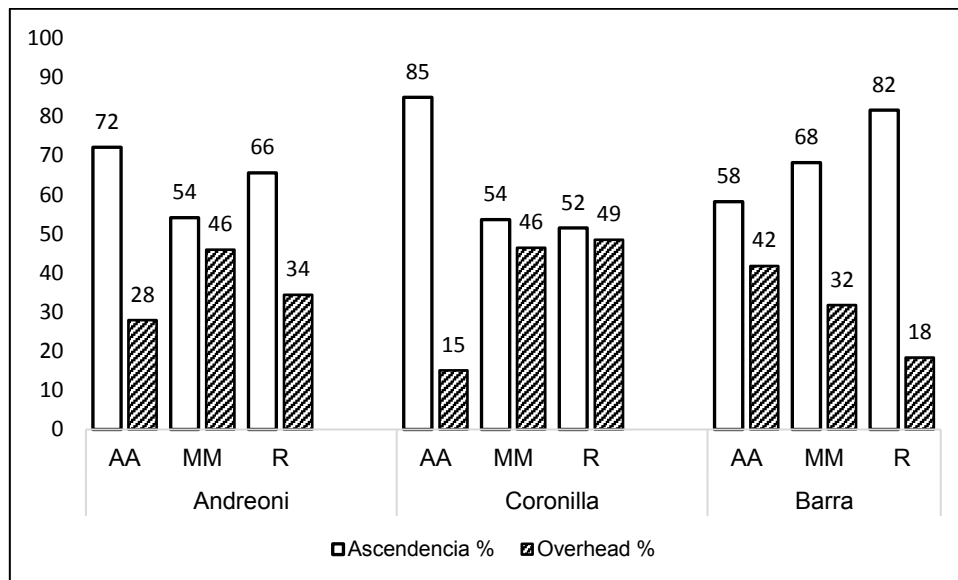


Figura 15: Porcentaje de ascendencia y overhead de los nueve escenarios analizados. AA: Alta abundancia de *M. mactroides*, MM: Mortandad masiva de *M. mactroides* y R: Recuperación de *M. mactroides*.

Los valores de Robustez (balance entre la eficiencia y la resiliencia: Ulanowicz 2014) mostraron que todos los escenarios tendieron a una mayor eficiencia en desmedro de la resiliencia. El sitio Barra mostró un incremento de la eficiencia en el tiempo, indicativo de una mayor vulnerabilidad del sistema actual a las perturbaciones. Coronilla exhibió el patrón opuesto, registrándose un incremento en la resiliencia en el tiempo. Andreoni mostró un incremento en la resiliencia en el período de mortandad masiva y un posterior aumento en la eficiencia, sin alcanzar los valores del período de alta abundancia (Figura 16).

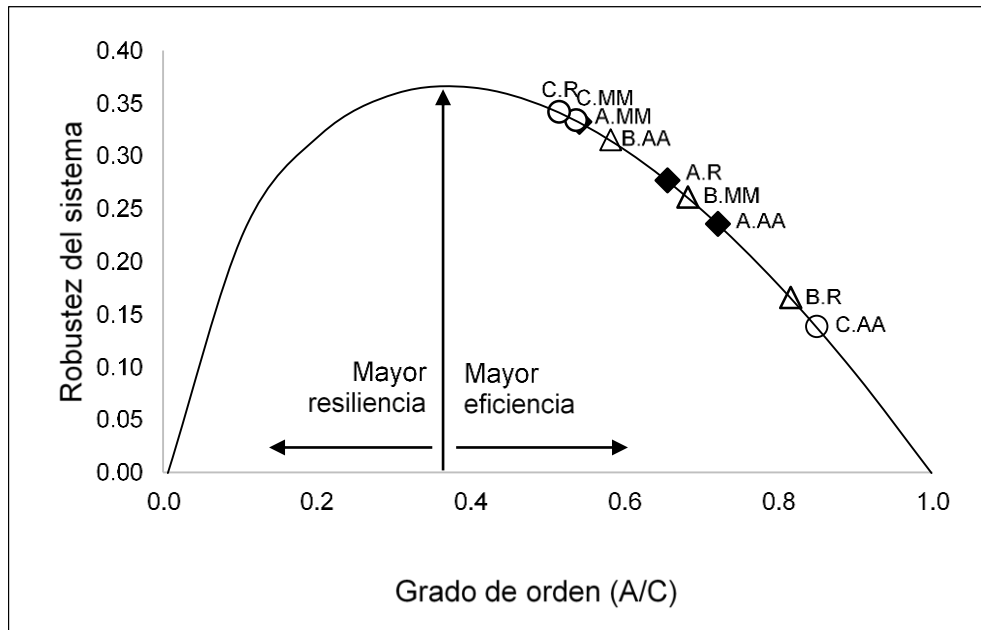


Figura 16: Robustez – resiliencia del sistema. A: Andreoni, C: Coronilla y B: Barra. AA: Alta abundancia de *M. mactroides*, MM: Mortandad masiva de *M. mactroides* y R: Recuperación de *M. mactroides*.

De forma general, los distintos descriptores ecosistémicos mostraron que Coronilla y Barra presentaron comportamientos contrastantes. Los indicadores PP/B, PP/R y A presentaron una tendencia decreciente en el tiempo en Coronilla y positiva en Barra, al tiempo que ICF, O y la robustez presentaron el patrón inverso. Por su parte, Andreoni se comportó en forma independiente en lo que respecta a los indicadores PP/B, PP/R, IC, ICF, A, O y robustez. El comportamiento exhibido por las métricas P, PPNC y PNS se asemejó al de Barra, al tiempo que la trayectoria de IOS fue similar a la seguida por Coronilla.

6 DISCUSIÓN

Documentar la respuesta biótica a las modificaciones del ambiente es un paso crítico para la predicción de las consecuencias globales de los cambios en los ecosistemas de playas arenosas. En el largo plazo, el manejo ecosistémico eficiente deberá estar fundado en el conocimiento ecológico, donde la escala espacial y temporal utilizada para evaluar los impactos es particularmente relevante. Sin embargo, son escasos los estudios de largo plazo que describen tanto la dinámica natural del sistema de playas como la magnitud del impacto humano (Defeo et al. 2009b). El presente estudio constituye una primera aproximación al entendimiento del impacto de la descarga artificial de agua dulce sobre la comunidad bentónica y el ecosistema de playas arenosas en el largo plazo.

La calidad de los datos de entrada y el nivel de detalle taxonómico de los modelos tróficos implementados produjo una representación adecuada de la estructura y funcionamiento del ecosistema en cada sitio y período. De forma general, se observaron efectos importantes de la descarga de agua dulce sobre la estructura y el funcionamiento trófico, los cuales se mantuvieron en el tiempo, apoyando la hipótesis planteada.

6.1 GRUPOS FUNCIONALES

Los modelos mostraron una estructura trófica compuesta por análogos compartimientos ecológicos, si bien difirieron en el número y composición de algunos grupos funcionales (e.g. aves). En contraste con la mayoría de las publicaciones referentes a modelos tróficos, este estudio siguió una estrategia basada en especies individuales a nivel de la macrofauna bentónica. Esto fue posible debido al relativamente bajo número de especies comúnmente encontradas en las playas de arena y a un importante esfuerzo de muestreo que permitió una estimación confiable de los parámetros de entrada (Lercari et al. 2010).

El presente estudio consideró homogénea la composición y abundancia del detritus en el sistema. Algunos estudios señalan que la cantidad y tipo de detritus podría repercutir en la diversidad de detritívoros y descomponedores, reflejándose en la diversidad de depredadores. Por tanto, se esperaría que la variabilidad espacial y temporal del detritus presentara implicancias para los organismos y la dinámica de las redes tróficas, afectando la estructura y función de los ecosistemas (Moore et al. 2004). Sin embargo, en este estudio no se observó variación en los detritívoros y depredadores por lo que no se esperarían cambios de relevancia en las redes tróficas analizadas.

Se evidenció un menor número de grupos funcionales en el sitio perturbado Andreoni, sin registrarse diferencias entre los sitios Coronilla (moderadamente perturbado) y Barra (sin disturbio). Desde una perspectiva ecológica, los resultados reflejan el deterioro de la calidad del hábitat en la cercanía a la desembocadura del canal, debido entre otros factores al estrés inducido por el efecto sinérgico de la disminución de la salinidad y la alteración de la morfodinámica natural (Lercari & Defeo 1999, 2006, 2015; Lercari 2000; Lercari et al. 2002). El menor ancho de la zona de swash reportado para el sitio Andreoni representa evidencia directa de la pérdida de hábitat para las especies de macroinvertebrados bentónicos (Lozoya & Defeo 2006; Bergamino et al. 2009). Concomitantemente, estudios previos a nivel poblacional mostraron que la reducción de la salinidad genera una disminución del fitness de los organismos marinos afectando su crecimiento, fecundidad, biomasa y sobrevivencia (Lercari & Defeo 1999; Lozoya & Defeo 2006).

Se observó una disminución del número de grupos en el período de mortandad masiva, apoyando la hipótesis planteada. Sin embargo, la riqueza de especies continuó decreciendo hacia el período de recuperación, sugiriendo un ambiente adverso para las especies bentónicas que podría estar condicionado por la interacción de factores diversos (e.g. aumento de la SST, Ortega et al. 2013).

Los diagramas de flujo mostraron que a menor estrés se desarrolló una estructura trófica más compleja, apoyando la hipótesis planteada.

6.2 BIOMASA

El análisis comparativo de la biomasa mostró marcadas diferencias entre sitios y períodos. En el período de alta abundancia la biomasa de *M. mactroides* fue dominante en el sistema (incluso en Andreoni), disminuyendo durante el período de mortandad masiva en el que dominaron el isópodo *E. armata* en Andreoni (99%) y Coronilla (68%) y el decápodo *E. brasiliensis* y el bivalvo *D. hanleyanus* en Barra (44% y 35% respectivamente). Los resultados evidencian la clara alternancia en la dominancia de *M. mactroides* en el sitio Barra, cuya biomasa se incrementó durante el período de recuperación a cerca del 90% (menos del 40% del valor inicial). En menor medida se observó la recuperación de la dominancia de la especie en Coronilla, la cual representó el 28% de la biomasa de la comunidad bentónica (3.5% del valor inicial). Este hecho podría ser reflejo de la efectividad de las medidas de manejo pesquero implementadas (clausura total de la pesquería por 14 años consecutivos e implementación de co-manejo). En el sitio perturbado Andreoni el recurso estuvo ausente durante el período de mortandad masiva y no logró recuperarse

durante el período actual, evidenciando un ambiente más hostil para la recolonización del sitio por la especie a bajos niveles poblacionales.

El hecho de que los registros de mayor biomasa de *M. mactroides* acompañaran los escenarios de mayor biomasa del ecosistema, podría insinuar la relevancia de la especie en el mantenimiento de la salud del sistema, remarcando la importancia de contar con un manejo pesquero del recurso que garantice la integridad y sustentabilidad del sistema de playas.

La descarga del canal tuvo un claro efecto en el ecosistema y la comunidad de macroinvertebrados, siendo éste más marcado para los últimos, lo que resalta a la fauna macrobentónica como un buen bioindicador del impacto en playas de arena. Esto se atribuye a su reducida movilidad y corto ciclo de vida que hace posible analizar respuestas al estrés ambiental en el corto plazo (Lercari & Defeo 1999, 2004).

Se confirmó la disminución de la biomasa total con la proximidad al canal apoyando estudios previos a nivel poblacional y comunitario (Defeo 1993; Defeo et al. 1996; Lercari & Defeo 1999, 2003; Lercari et al. 2002; Lozoya & Defeo 2006). En cuanto a la variación de la biomasa en el tiempo, se observaron diferencias entre los períodos de alta abundancia y mortandad masiva a nivel de la comunidad de macroinvertebrados, apoyando la hipótesis planteada. La ordenación de los escenarios a través de un NMDS bidimensional de la biomasa agrupó consistentemente (stress = 0.01) a los modelos. La comunidad de macroinvertebrados en el sitio perturbado Andreoni y el sitio sin disturbio Barra ocuparon estados discretos y claramente distinguibles en el tiempo. En contraste, Coronilla mostró un patrón cambiante de acuerdo al período estudiado. En el período de alta abundancia Coronilla se agrupó con los modelos correspondientes a Barra, mientras que en los períodos de mortandad masiva y recuperación lo hizo con los modelos de Andreoni. Un comportamiento similar fue registrado por Defeo & Lercari (2004) a una escala temporal menor, mostrando que durante las estaciones de primavera y verano Coronilla se agrupa con Barra y durante los meses de otoño e invierno con Andreoni. Este patrón cambiante del sitio moderadamente perturbado podría estar asociado a la variación estacional y/o interanual del caudal del canal (Defeo & Lercari 2004). El análisis de la estructura de la comunidad en términos de biomasa por especie (ANOSIM) para los macroinvertebrados mostró claras diferencias globales en la biomasa entre sitios con distinto grado de perturbación y el consecuente impacto ambiental. Asimismo, se evidenciaron diferencias entre los períodos en análisis, apoyando lo observado en la ordenación.

M. mactroides fue identificada cómo la especie discriminante que presentó mayor contribución a la disimilitud de los sitios y períodos, apoyando los resultados de los estudios poblacionales referentes al efecto del estrés ambiental sobre la especie (Defeo et al. 1986; Defeo 1993; Odebrecht et al. 1995; Fiori et al. 2004; Ortega et al. 2012). Asimismo, el porcentaje de disimilitud promedio entre comparaciones pareadas mostró que Andreoni y Barra difirieron en un 93%.

6.3 NIVEL TRÓFICO

A diferencia de lo esperado, los nueve escenarios analizados presentaron NT similares. Si bien se observó un aumento del NT de los depredadores superiores con la distancia al canal este no fue significativo. Sin embargo, se observó que la disminución del estrés físico inducido por el canal estuvo acompañada de un aumento en el número de depredadores superiores. Este hecho puede ser atribuido a una mayor disponibilidad de alimento para los depredadores, reflejado en la mayor biomasa documentada para Coronilla y Barra (Lercari et al. 2002; Lercari & Defeo 2003) o a una mayor susceptibilidad a cambios en el hábitat por parte de las especies depredadoras como ser los gasterópodos y poliquetos.

Tampoco se apreciaron diferencias significativas en el NT de los depredadores entre períodos, si bien se observó un aumento en el período de mortandad masiva y una disminución en el período de recuperación. Esto podría ser atribuido a que no hubo sustitución ni aparición de especies nuevas y a que el NT es una variable “conservativa” con escaso margen de variación, de acuerdo a las dietas de las especies.

6.4 DESCRIPTORES ECOSISTÉMICOS

La ordenación de los escenarios a través de la aplicación de un NMDS bidimensional de los atributos ecosistémicos agrupó consistentemente ($\text{stress} = 9.6e^{-5}$) a los modelos a niveles de similitud del 35% y 65%. A niveles de similitud superiores al 70% no se distinguieron agrupamientos diferenciales, por lo que la playa LC-BC podría ser considerada como un ecosistema único independientemente de la presencia del canal. Los escenarios correspondientes a Barra en los períodos de alta abundancia y recuperación y Coronilla en el período de alta abundancia presentaron mayor complejidad respecto a los demás escenarios, exhibiendo mayor biomasa total (B), producción total (P) y tamaño en términos de flujos (TFS). En tal sentido, estos resultados refuerzan los estudios a nivel poblacional y comunitario del impacto de la descarga de agua dulce en la costa.

El análisis de los componentes básicos del TFS brinda una visión general del funcionamiento del ecosistema. Los nueve escenarios presentaron una análoga distribución de flujos, observándose que la magnitud de flujos relacionados con el consumo y la respiración estuvo en el entorno del 9.5%. Por su parte, los flujos hacia detritus y los flujos de exportación conformaron el 90.5%. Esto podría ser explicado por la elevada PP del sistema y sugiere que el sistema LC-BC es de gran importancia en la generación de detritus. Asimismo, los bajos valores de EE obtenidos para los productores primarios y el detritus concuerdan con lo reportado a nivel del ecosistema costero uruguayo (Lercari et al. 2009) y sugieren que una gran parte de la producción no es consumida en el sistema, llevando a la acumulación de detritus o a su exportación a sistemas adyacentes, como fue demostrado para otros sistemas (Griffiths et al. 1983; McLachlan 1983, 1985; Manickchand-Heileman et al. 1998; Zetina-Rejón et al. 2003). Algunos estudios señalan que el consumo primario de fitoplancton es relativamente bajo (10-20%) en los ecosistemas marinos (Smayda 1966; Flint & Rabalais 1981, Longhurst 1983; Walsh 1983; Pace et al. 1984, Cruz-Escalona 2005), lo cual sería consistente con el importante flujo a detritus proveniente directamente del fitoplancton reportado para el sistema en estudio (Lercari et al. 2010).

Los índices PP/R, PP/B, IC, IOS, ICF, Ascendencia y Overhead permiten analizar el estado de madurez de un ecosistema. Los atributos basados directamente en la PP indicaron un estado temprano de desarrollo del ecosistema, mientras que aquellos basados en los flujos de información indicaron una mayor madurez.

Por un lado, los valores de los cocientes PP/R y PP/B indicarían una baja madurez, ya que la PP fue elevada y poco utilizada. Adicionalmente, el IC y el IOS señalan que las tramas tróficas presentaron un bajo número de interacciones (IC entre 21 y 29%) y una gran variancia en los NT de las presas (IOS entre 0.06 y 0.15). Se espera que el patrón de una trama trófica se complejice, evolucionando desde sistemas lineales en estados inmaduros a una estructura en forma de red en estados maduros (Christensen & Pauly 2004). En este sentido, los valores obtenidos son indicativos de ecosistemas inmaduros. Asimismo, los bajos valores de reciclaje de flujos (ICF entre 0.15 y 1.46) apoyan el estado inmaduro de desarrollo.

Teniendo en cuenta la Ascendencia como una medida de organización (medida del contenido de información) de la red trófica, los resultados sugieren un estado de relativa madurez. Los escenarios más organizados fueron Coronilla en el período de alta abundancia, seguido de Barra en el período de recuperación y Andreoni en el período de alta abundancia. La Ascendencia de Barra fue máxima en el período de recuperación (82%) y mínima en el período de alta abundancia (58%), por lo que no fue evidente la relación

entre este indicador y el volumen de extracción pesquera ya que la ascendencia varió independientemente de las capturas. Considerando al Overhead como indicador de resiliencia, los bajos valores obtenidos en el modelo Coronilla en el período de alta abundancia (15%) y Barra en el período de recuperación (18%) podrían sugerir sistemas en situación frágil. Este índice es complementario a la Ascendencia y representa los grados de libertad disponibles en el sistema e implícitamente la potencialidad de adaptación a nuevas circunstancias. Un sistema con elevada Ascendencia e insuficiente Overhead, puede no ser capaz de responder efectivamente a las exigencias del ambiente (Ulanowicz 2004).

La robustez sugiere que un ecosistema alcanza su máxima capacidad de autorregulación en niveles intermedios del grado de orden (Fath 2014; Ulanowicz 2014). En este sentido, Barra mostró un aumento en la eficiencia en el tiempo, indicativo de una baja sostenibilidad del sistema en el período actual, apoyando así la visión de su vulnerabilidad ante cambios ambientales inesperados. En términos de manejo, esta condición significa que las medidas adoptadas deberán ser más eficientes para mantener la sustentabilidad y evitar que el sistema entre en un estado de riesgo desde la perspectiva del mantenimiento de su organización (Arreguín-Sánchez 2014).

La aparente incongruencia entre los distintos tipos de indicadores de madurez denota la dificultad de definir puntualmente el concepto (Christensen 1995), así como las características ecológicas peculiares del sistema. Las playas arenosas son consideradas ambientes altamente dinámicos, dónde las comunidades son sometidas a continuo estrés (e.g. desecación) y disturbios naturales periódicos (e.g. tormentas), que pueden afectar de forma diferencial a distintas áreas del sistema. Las diferencias en la estructura observadas hacen evidente que las medidas de manejo deban adaptarse en el tiempo a las nuevas condiciones. En este sentido, la adaptabilidad como estrategia de gestión de un sistema dinámico con incertidumbre asociada es altamente relevante (Arreguín-Sánchez 2014).

7 CONCLUSIONES

El efecto de la descarga artificial de agua dulce sobre la playa afectó a la comunidad de macroinvertebrados, hecho que se vio reflejado a nivel ecosistémico. La estructura de la comunidad y las propiedades ecosistémicas difirieron entre sitios con distinto grado de perturbación y entre períodos.

Se evidenció una menor riqueza de especies bentónicas en el sitio altamente perturbado Andreoni, sin registrarse diferencias entre los sitios Coronilla (moderadamente perturbado) y Barra (sin disturbio), reflejando el deterioro de la calidad del hábitat en la cercanía a la desembocadura del canal. Asimismo, se observó en todos los sitios una disminución del número de grupos en el tiempo.

La mayor biomasa se concentró en los niveles tróficos inferiores (detritus y fitoplancton), independientemente del sitio y el período.

En Andreoni, *M. mactroides* no logró recuperarse durante el período actual, evidenciando un ambiente más hostil para la recolonización del sitio por la especie a bajos niveles poblacionales.

Se confirmó la disminución de la biomasa total con la proximidad al canal y en el período de mortandad masiva a nivel de la comunidad de macroinvertebrados.

Los sitios Andreoni y Barra ocuparon estados discretos y claramente distinguibles en el tiempo. Esto se vio apoyado por el porcentaje de disimilitud estimado, que mostró que los sitios difirieron en un 93%. En contraste, Coronilla mostró un patrón cambiante de acuerdo al período estudiado, agrupándose con Barra en el período de alta abundancia y con Andreoni en los períodos de mortandad masiva y recuperación.

La estructura de la comunidad en términos de biomasa por especie mostró claras diferencias globales entre sitios con distinto grado de perturbación y entre períodos.

M. mactroides fue identificada como la especie discriminante que presentó mayor contribución a la disimilitud de los sitios y períodos.

No se registraron variaciones significativas en el NT de los depredadores superiores entre sitios ni períodos. Se observó un aumento en el número de depredadores superiores con la distancia al canal, sugiriendo una mayor susceptibilidad de los gasterópodos y poliquetos a cambios en el hábitat.

Se observó un aumento en la complejidad de la estructura trófica con la distancia al canal y una clara simplificación del sistema en el período de mortandad masiva de *M. mactroides*. Este hecho se vio reflejado en el número de especies y los indicadores ecosistémicos TFS, B y P. Por tanto, la descarga artificial de agua dulce del Canal Andreoni constituye un factor de estrés que entra en sinergia con efectos diferentes y simultáneos en el ambiente de playa, afectando a la fauna residente.

Los flujos hacia detritus y de exportación, en conjunto con los bajos valores de EE registrados para los productores primarios y el detritus, sugieren que el sistema LC-BC es de gran importancia en la generación de detritus.

De forma general, los distintos descriptores ecosistémicos mostraron que Coronilla y Barra presentaros comportamientos contrastantes, exhibiendo tendencias de crecimiento opuestas. Por su parte, Andreoni se comportó mayoritariamente en forma independiente.

Los atributos ecosistémicos basados en la PP indicaron un estado temprano de desarrollo del ecosistema, mientras que aquellos basados en los flujos de información indicaron un estado de relativa madurez.

En el período de recuperación (correspondiente al período actual) el sitio Barra se caracterizó por presentar una mayor organización ecosistémica (Ascendencia) y un menor potencial adaptativo (Overhead) ante perturbaciones inesperadas en comparación con Coronilla y Andreoni, reflejando la fragilidad del sistema. Esto se vio apoyado por el análisis de robustez, que sugirió una baja sostenibilidad del sistema en el período actual, remarcando la necesidad de implementar un manejo integral basado en el conocimiento ecológico que asegure la sustentabilidad del sistema de playas.

8 PERSPECTIVAS

Los ecosistemas marinos se encuentran en constante cambio debido, entre otros factores, a la intensificación de la pesca, el cambio climático y la contaminación (Ocampo et al. 2015). En las próximas décadas se espera un aumento en el número y magnitud de los forzantes ambientales (Defeo et al. 2009b). El progreso hacia la implementación del manejo ecosistémico se centra en el desarrollo de mediciones apropiadas de los atributos ecosistémicos, como puntos de referencia para cuantificar los efectos antrópicos y ambientales sobre el ecosistema y definir los objetivos y medidas de manejo a ser aplicadas (Done & Reichelet 1998). En tal sentido, el análisis de redes tróficas se muestra como una herramienta útil para derivar este tipo de parámetros y pudiera ser aplicable al manejo de diversos ecosistemas de la costa uruguaya.

A fin de aportar información adicional que permita mejorar la calidad de los modelos tróficos y ajustar la precisión de las predicciones derivadas, se entiende necesario realizar mediciones de la productividad del sistema, estimaciones experimentales de las tasas de producción y consumo de los invertebrados bentónicos, y estimaciones locales de la biomasa de peces, así como de la ontogenia y heterogeneidad del detritus.

Con el objetivo de avanzar en el entendimiento del impacto de la descarga artificial de agua dulce en el ecosistema de playas, se sugiere realizar investigaciones dirigidas a estudiar los descriptores ecosistémicos en relación a las variables ambientales (e.g. salinidad, pendiente y ancho de zona de swash).

REFERENCIAS

- Angermeier, P.L. & Karr, J.R. 1994. Biological integrity versus biological diversity as policy directives. Protecting biotic resources. *Bioscience* 44: 690-697.
- Arreguín-Sánchez, F. 2014. Adaptabilidad y sostenibilidad: un enfoque holístico hacia el manejo de ecosistemas explotados. *Ciencia Pesquera* 22: 89-101.
- Belgrano, A., Scharler, U., Dunne, J. & Ulanowicz, R. 2005. Aquatic food webs, an ecosystem approach. Oxford University Press, 262 pp.
- Bergamino, L., Lercari, D. & Defeo, O. 2011. Food web structure of sandy beaches: Temporal and spatial variation using stable isotope analysis. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 91: 536-543.
- Bergamino, L., Lercari, D. & Defeo, O. 2012. Terrestrial trophic subsidy in sandy beaches: evidence from stable isotope analysis in organic matter sources and isopod *Excirrolana armata*. *Aquatic Biology* 14: 129-134.
- Bergamino, L., Muniz, P. & Defeo, O. 2009. Effects of a freshwater canal discharge on polychaete assemblages inhabiting an exposed sandy beach in Uruguay. *Ecological Indicators* 9: 584-587.
- Brey, T. 2001. Population Dynamics in Benthic Invertebrates. A Virtual Handbook. <http://www.thomas-brey.de/science/virtualhandbook>.
- Caballero, D. 2014. Comunidad de aves en playas arenosas con diferente morfodinámica del Océano Atlántico de Uruguay. Tesis de Maestría. Programa de Desarrollo de Ciencias Básicas (PEDECIBA). Facultad de Ciencias, Universidad de la República. Montevideo, Uruguay, 72 pp.
- Calliari, D. & Tiselius, P. 2005. Feeding and reproduction in a small calanoid copepod: *Acartia clausi* can compensate quality with quantity. *Marine Ecology Progress Series* 298: 241-250.
- Cardoso, R. & Veloso, V. 2003. Population dynamics and secondary production of the wedge clam *Donax hanleyanus* (Bivalvia: Donacidae) on a high-energy, subtropical beach of Brazil. *Marine Biology* 142: 153-162.

- Castilla, J.C. & Defeo, O. 2001. Latin American benthic shellfisheries: emphasis on co-management and experimental practices. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 11: 1-30.
- Christensen, V. 1991. On ECOPATH, fishbyte and fisheries management. *Ecological Modelling* 77: 3-32.
- Christensen, V. 1995. Ecosystem maturity – towards quantification. *Ecological Modelling* 77: 3-32.
- Christensen, V. & Pauly, D. 1992. Ecopath II - a software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecological Modelling* 61: 169-185.
- Christensen, V. & Pauly, D. 1998. Changes in models of aquatic ecosystems approaching carrying capacity. *Ecological Applications* 8: 104-109.
- Christensen, V. & Pauly, D. 2004. Placing fisheries in their ecosystem context, an introduction. *Ecological Modelling* 172: 103-108.
- Christensen, V. & Walters, C. 2000. Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations. University of British Columbia, Fisheries Centre, Vancouver, Canada V6T 1Z4. *Sea Around Us Project Methodology Review* 79-105.
- Christensen, V. & Walters, C. 2004. Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations. *Ecological Modelling* 172:109-139.
- Christensen, V., Walters, C.J. & Pauly, D. 2005. *Ecopath with Ecosim: A User's Guide*, November 2005 ed. Fisheries Centre. University of British Columbia, Vancouver, Canada, 154 pp.
- Christensen, V., Walters, C.J., Pauly, D. & Forrest, R. 2008. *Ecopath with Ecosim 6. User Guide*, Lenfest Ocean Futures Project 2008, 235 pp.
- Cruz-Escalona, B.H. 2005. Interdependencia ecotrófica entre Laguna de Alvarado, Veracruz y la plataforma continental adyacente. Tesis de Doctorado, CICIMAR-IPN, México, 159pp.
- Davenport, J. 1979. The isolation response of mussels (*Mytilus edulis* L.) exposed to falling sea water concentrations. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 59: 123-132.

- Defeo, O. 1989. Development and management of artisanal fishery for yellow clam *Mesodesma mactroides* in Uruguay. *Fishbyte* 7: 21-25.
- Defeo, O. 1993. Repopulation of coastal invertebrates through the management of natural areas: a successful example. *Out of the Shell* 3: 11-13.
- Defeo, O. 1996. Experimental management of an exploited sandy beach bivalve population. *Revista Chilena de Historia Natural* 69: 605-614.
- Defeo, O. 2015. Enfoque ecosistémico pesquero: Conceptos fundamentales y su aplicación en pesquerías de pequeña escala de América Latina. FAO Documento Técnico de Pesca y Acuicultura 592. Roma, Italia, 83 pp.
- Defeo, O. & de Álava, A. 1995. Effects of human activities on long-term trends in Sandy beach populations: the wedge clam *Donax hanleyanus* in Uruguay. *Marine Ecology Progress Series* 123: 73-82.
- Defeo, O. & Martínez, G. 2003. The habitat harshness hypothesis revisited: life history of the isopod *Exciorolana braziliensis* in sandy beaches with contrasting morphodynamics. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 83: 331-340.
- Defeo, O. & Lercari, D. 2004. Testing taxonomic resolution levels for ecological monitoring in sandy beach macrobenthic communities. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 14: 65-74.
- Defeo, O. & McLachlan, A. 2005. Patterns, processes and regulatory mechanisms in sandy beach macrofauna: a multi-scale analysis. *Marine Ecology Progress Series* 295: 1-20.
- Defeo, O. & Scarabino, V. 1990. Ecological significance of a possible deposit-feeding strategy in *Mesodesma mactroides* (Deshayes 1854) (Mollusca: Pelecypoda). *Atlantica (Brasil)* 12: 55-66.
- Defeo, O., Brazeiro, A. & Riestra, G. 1996. Impacto de la descarga de un canal artificial en la biodiversidad de gasterópodos en una playa de arena de la costa atlántica uruguaya. *Comunicaciones de La Sociedad Malacológica Del Uruguay* 8: 70/71: 13-18.
- Defeo, O., Castilla, J., Castrejón, M. 2009a. Pesquerías artesanales de invertebrados en América Latina: paradigmas emergentes de manejo y gobernanza. *Foro Iberoamericano de los recursos marinos y la acuicultura II*: 89-117.

- Defeo, O., Gómez, J. & Lercari, D. 2001. Testing the swash exclusion hypothesis in sandy beach population: the mole crab *Emerita brasiliensis* in Uruguay. *Marine Ecology Progress Series* 212: 159–170.
- Defeo, O., Jaramillo, E. & Lyonnet, A. 1992. Community structure and intertidal zonation of the macroinfauna in the Atlantic coast of Uruguay. *Journal of Coastal Research* 8: 830-839.
- Defeo, O., Layerle, C. & Masello, A. 1986. Spatial and temporal structure of the yellow clam *Mesodesma mactroides* (Deshayes, 1854) in Uruguay. *Medio Ambiente* 8: 48-57.
- Defeo, O., Castrejón, M., Ortega, L., Kuhn, A. M., Gutiérrez, N. L., & Castilla, J. C. 2013. Impacts of climate variability on Latin American small-scale fisheries. *Ecology & Society* 18(4): 30.
- Defeo, O., McLachlan, A., Schoeman, D. S., Schlacher, T. A., Dugan, J., Jones, A., Lastra, M. & Scapini, F. 2009b. Threats to sandy beach ecosystems: A review. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 81: 1–12.
- Done, T.J. & Reichelet, R.E. 1998. Integrated coastal zone and fisheries ecosystem management, generic goals and performance indices. *Ecological Applications* 8: 110-118.
- Emery, K. O. 1961. A simple method of measuring beach profiles. *Limnology and Oceanography* 6: 90–93.
- Fath, B.D. 2014. Quantifying economic and ecological sustainability. *Ocean & Coastal Management* 108: 13-19.
- Fauchald, K. & Jumars, P.A. 1979. The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. *Oceanography and Marine Biology Annual Reviews* 17: 193-284.
- Fiori, F. & Defeo, O. 2006. Biogeographic patterns in life history traits of the yellow clam *Mesodesma mactroides* in sandy beaches of South America. *Journal of Coastal Research* 22: 872-873.
- Fiori, S., Vidal-Martinez, V., Simá-Álvarez, R., Rodríguez-Canul, R., Aguirre-Macedo, M. L. & Defeo, O. 2004. Field and laboratory observations of the mass mortality of the yellow clam *Mesodesma mactroides* in South America: the case of the Isla del Jabalí, Argentina. *Journal of Shellfish Research* 23: 451-455.

- Flint, R.W. & Rabalais, N.N. 1981. Ecosystem characteristics. En: Environmental studies of a marine ecosystem, South Texas, outer continental shelf. Flint, R.W. & Rabalais, N.N. (Eds). University of Texas Press, Austin, Texas, 193-156.
- Gianelli, I. Martínez, G. & Defeo, O. 2015. An ecosystem approach to small-scale co-managed fisheries: The yellow calm fishery in Uruguay. *Marine Policy* 62: 196-202.
- Gómez, J. & Defeo, O. 1999. Life history of the sandhopper *Pseudorchestoidea brasiliensis* (Amphipoda) in sandy beaches with contrasting morphodynamics. *Marine Ecology Progress Series* 182: 209-220.
- Griffiths, C.L., Stenton-Dozen, J.M.E. & Koop, K. 1983. Kelp wrack and energy flow through a sandy beach. En: *Sandy Beaches as Ecosystems*. McLachlan, A. & Erasmus, T. (Eds.). W. Junk, The Hague, 547-556.
- Haymans, J.J., Coll, M., Link, J.S., Mackinson, S., Steenbeek, J., Walters, C. & Christensen, V. 2016. Best practice in Ecopath with Ecosim food-web models forecosystem-based management. *Ecological Modelling* 331: 173-184.
- Hector, A. 2010. Diversity favours productivity. *Nature* 472: 45-46.
- Helmer, J.L., Teixeira, R.L. & Monteiro, N.C. 1995. Food habits of young *Trachinotus* (Pisces, Carangidae) in the inner surf zone of a sandy beach of Southeast Brazil. *Atlantica (Brazil)* 17: 95-107.
- Hernández M. A., D'Amico V. L. & Bala. L. O. 2004. Presas consumidas por el playero rojizo (*Calidris canutus*) en Bahía San Julián, Santa Cruz, Argentina. *Hornero (Argentina)* 19: 7-11.
- Heymans, J.J. & McLachlan, A., 1996. Carbon budget and network analysis of a high-energy beach/surf-zone ecosystem. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 43: 485-505.
- Hooper, D., Adair, C., Cardinale, B., Byrnes, J., Hungate, B., Matulich, K., Gonzalez, A., Duffy, E., Gamfeldt, L. & O'Connor, M. 2012. A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. *Nature* 486: 105-108.
- IRI/LDEO (International Research Institute/Lamont-Doherty Earth Observatory). 2013. Climate Data Library. <http://iridl.ldeo.columbia.edu/ds/SOURCES/.NOAA/.NCEP-NCAR/.CDAS-1/a/.MONTHLY/>.

- Jørgensen, S.E., Bastianoni, S., Müller, F., Patten, B.C., Fath, B.D., Marques, J.C., Nielsen, S.N., Tiezzi, E. & Ulanowicz, R.E. 2007. A new ecology. System perspective. Elsevier B.V. Amsterdam, 275 pp.
- Kinne, O. 1971. Salinity. En: Marine Ecology. Kinne, O. Ed. Wiley-Interscience, New York. 683-995.
- Lassalle, G., Bourdauda, P., Saint-Béata, B., Rochetted, S. & Niquilb, N. 2014. A toolbox to evaluate data reliability for whole-ecosystem models: Application on the Bay of Biscay continental shelf food-web model. *Ecological Modelling* 285: 13-21.
- Lercari, D. 2000. Efectos de la descarga de agua dulce sobre *Emerita brasiliensis* (Crustacea) en playas arenosas disipativas. Tesis de Maestría en Biología, Opción Zoología. Programa de Desarrollo de Ciencias Básicas (PEDECIBA). Facultad de Ciencias, Universidad de la República. Montevideo, Uruguay, 54 pp.
- Lercari, D. & Defeo, O. 1999. Effects of freshwater discharge in sandy beach populations: The Mole Crab *Emerita brasiliensis* in Uruguay. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 49: 457-468.
- Lercari, D. & Defeo, O. 2003. Variation of a sandy beach macrobenthic community along a human-induced environmental gradient. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 58: 17-24.
- Lercari, D. & Defeo, O. 2004. Testing taxonomic resolution levels for ecological monitoring in sandy beach macrobenthic communities. *Aquatic Conservation Marine and Freshwater Ecosystems* 14: 65-74.
- Lercari, D. & Defeo, O. 2006. Efectos del Canal Andreoni en playas de Rocha: deterioro ambiental y su efecto en la biodiversidad. En: Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya. Menafrá R., Rodríguez-Gallego L., Scarabino F. & Conde, D. (Eds). Vida Silvestre Uruguay, Montevideo, 631-636.
- 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.
- Lercari, D., Bergamino, L. & Defeo, O. 2010. Trophic models in sandy beaches with contrasting morphodynamics: Comparing ecosystem structure and biomass flow. *Ecological Modelling* 221: 2751-2759.

- Lercari, D., Defeo, O. & Celentano, E. 2002. Consequences of a freshwater canal discharge on the benthic community and its habitat on an exposed sandy beach. *Marine Pollution Bulletin* 44: 1397–1404.
- Lercari, D., Horta, S., Szephegyi, M. & Martínez, G. 2009. Investigación y desarrollo de modelos tróficos multiespecíficos para el manejo basado en el ecosistema de los recursos y la biodiversidad marina del Uruguay. Informe Final Proyecto PDT – Subprograma II 106 pp.
- Link, J. 2010. Adding rigor to ecological network models by evaluating a set of pre-balance diagnostics: A plea for PREBAL. *Ecological Modelling* 221: 1580-1591.
- Longhurst, A. 1983. Benthic-pelagic coupling and export of organic carbon from a tropical Atlantic continental shelf – Sierra Leone. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 17: 261-285.
- Loreau, M. 2010. Linking biodiversity and ecosystems: towards a unifying ecological theory. *Biological Sciences* 365, 49–60.
- Lozoya, J.P. & Defeo, O. 2006. Effects of a freshwater canal discharge on an ovoviviparous isopod inhabiting an exposed sandy beach. *Marine and Freshwater Research* 57: 421–428.
- Manickchand-Heileman, S., Soto, L.A. & Escobar, E. 1998. A preliminary trophic model of the continental shelf, South-western Gulf of Mexico. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 46: 885–899.
- Masello, A. & Defeo, O. 1986. Determinación de la longitud de primera madurez sexual en *Mesodesma mactroides* (Deshayes, 1854). *Comunicaciones Sociedad Malacológica del Uruguay* 6: 387-395.
- McLachlan, A. 1983. Sandy beach ecology – a review. En: *Sandy Beaches as Ecosystems*. McLachlan, A. & Erasmus, T. (Eds.). W. Junk, The Hague, 321–380.
- McLachlan, A. 1985. The biomass of macro and interstitial fauna on clean and wrack covered beaches in Western Australia. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 21: 587–599.
- McLachlan, A. & Brown, A.C. 2006. *The Ecology of Sandy Shores*. Academic Press, Burlington, MA, 373 pp.
- Méndez, S. M. & Anciaux, F. 1991. Efectos en las características del agua costera provocados por la descarga del Canal Andreoni en la playa de La Coronilla (Rocha, Uruguay).

- Frente Marítimo. Publicación de la Comisión Técnica Mixta del Frente Marítimo. 8: 101-107.
- Moore, J. C., Berlow, E. L., Coleman, D. C., de Ruiter, P. C., Dong, Q., Hasting, A., Collins, N., McCann, K. S., Melville, K., Morin, P. J., Nadelhoffer, K., Rosemond, A. D., Post, D. M., Sabo, J. L., Scow, K. M., Vanni, M. J. & Wall, D. H. 2004. Detritus, trophic dynamics and biodiversity. *Ecology Letters*, 7: 584-600.
- Morissette, L. 2007. Complexity, cost and quality of ecosystem models and their impact on resilience: a comparative analysis, with emphasis on marine mammals and the Gulf of St. Lawrence. Tesis de Doctorado, University of British Columbia, Canadá, 260 pp.
- Navarro, J. M. 1988. The effects of salinity on the physiological ecology of *Choromytilus chorus* (Molina, 1782) (Bivalvia: Mytilidae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 122: 19-33.
- Odebrecht, C., Bergesch, M., Rubi Rörig, L. & Abreu, P.C. 2010. Phytoplankton interannual variability at Cassino beach, Southern Brazil (1992-2007), with emphasis on the surf zone diatom *Asterionellopsis glacialis*. *Estuaries and Coasts* 33: 570-583.
- Odebrecht, C., Rorig, L., Gracia, V. T., Abreu, P. C. 1995. Shellfish mortality and red tide event in southern Brazil. En: Harmful marine algal blooms. Lassus, P. (Ed.). Springer, New York, 213-218.
- Odum, E.P., 1969. The strategy of ecosystems development. *Science* 164: 262-270.
- Ortega, L., Castilla, J.C., Espino, M., Yamashiro, C. & Defeo, O. 2012. Effects of fishing, market price, and climate on two South American clam species. *Marine Ecology Progress Series* 469: 71-85.
- 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: 747-755.
- Pace, M.L., Glasse, G.E. & Pomeroy, L.R. 1984. A simulation analysis of continental shelf food webs. *Marine Biology* 82: 47-63.
- Paetzold, A., Lee, M. & Post, D.M. 2008. Marine resource flows to terrestrial arthropod predators on a temperate island: the role of subsidies between systems of similar productivity. *Oecologia* 157: 653-659.

- Pauly, D. 1987. Managing the Peruvian upwelling ecosystem: a synthesis. En: The Peruvian Anchoveta and its Upwelling Ecosystem: Three Decades of Changes. Pauly, D. & Tsukayama, I. (Eds.). ICLARM Studies and Reviews, 325–342 pp.
- Pauly, D., Christensen, V. & Walters, C. 2000. Ecopath, Ecosim, and Ecospace as tools for evaluating ecosystem impact of fisheries. ICES Journal of Marine Science 57: 697-706.
- Perry, R.I., Livingston, P. & Fulton, E.A. 2010. Ecosystem indicators. En: Report of Working Group 19 on Ecosystem-Based Management Science and Its Application to the North Pacific. Jamieson, G., Livingston, P. & Zhang, C.I. (Eds.). PICES Scientific Report No. 37 166 pp.
- Polovina, J.J. 1984. Model of a coral reef ecosystem. Part I. The ECOPATH model and its application to French Frigate Shoals. Coral Reefs 3: 1–11.
- PROBIDES. 2002. Ambientes acuáticos de la zona costera de los humedales del Este. Estado actual y estrategias de gestión. Documento de trabajo N° 43. 45 pp.
- R Development Core Team (2008). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Reynolds, R.W., Rayner, N.A., Smith, T.M., Stokes, D.C. & Wang, W. 2002. An improved in situ and satellite SST analysis for climate. Journal of Climate 15: 1609–1625.
- Scarabino, V. 1984. Claves para el reconocimiento de moluscos litorales del Uruguay, I. Gastropoda. Contribuciones, Facultad de Humanidades y Ciencias, Departamento de Oceanografía, Montevideo (Uruguay), 16 pp.
- Schlacher, T., Schoeman, D., 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.
- Short, A.D. (Ed.). 1999. Handbook of beach and shoreface morphodynamics. John Wiley, London, 379 pp.
- Smayda, T.J. 1966. A quantitative analysis of the phytoplankton of the Gulf of Panamá. Bulletin of the Interamerican Tropical Tuna Commission 11: 355-612.
- Souza, J.R.B. & Borzone, C. A. 2007. Population dynamics and secondary production of *Euzonus furciferus* Ehlers (Polychaeta, Opheliidae) in an exposed sandy beach of Southern Brazil. Revista Brasileira de Zoologia (Brazil) 24: 1139-1144.

Ulanowicz, R.E. 1986. Growth and Development: Ecosystem Phenomenology. Springer, New York, 203 pp.

Ulanowicz, R.E. 2014. Reckoning thenonexistent:Puttingthescienceright. Ecological Modelling 293: 22-30.

UNDECIMAR. 2013. Hacia un Manejo Ecosistémico de Recursos Acuáticos en Uruguay. Proyecto GEF ID 3410 GCP/URU/030/GFF, 84 pp.

Walsh, J.J. 1983. Death in the sea, enigmatic phytoplankton loses. Progress in Oceanography 12: 1-86.

www.allaboutbirds.org

www.audubon.org/birds

Zetina-Rejón, M., Arreguín-Sánchez, F. & Chávez, E.A. 2003. Trophic structure and flows of energy in the Huizache-Caimanero lagoon complex on the Pacific coast of Mexico. Estuarine, Coastal and Shelf Science 57: 807-815.

ANEXOS

ANEXO I - DATOS DE ENTRADA

Datos de entrada correspondientes al sitio Andreoni y período de alta abundancia de *M. mactroides*. B: biomasa en el área hábitat del grupo, P/B: cantidad de biomasa producida cada año por gramo de biomasa presente y Q/B: cantidad de biomasa consumida cada año por gramo de biomasa presente.

Andreoni - Alta abundancia de <i>M. mactroides</i>					
	Grupo	Área hábitat (%)	B en área hábitat (g/m ²)	P/B (/año)	Q/B (/año)
1	Peces	0.500	2.442	1.131	5.058
2	Aves	1.000	0.034	0.207	97.50
3	<i>Hemipodus olivieri</i>	0.005	0.004	4.217	584.0
4	<i>Donax hanleyanus</i>	0.043	1.456	1.520	15.09
5	<i>Emerita brasiliensis</i>	0.048	5.242	3.790	12.65
6	<i>Mesodesma mactroides</i>	0.016	21.65	1.400	4.670
7	Zooplancton	0.500	5.166	115.8	386.0
8	<i>Atlantorchestoidea brasiliensis</i>	0.015	0.027	2.470	165.9
9	<i>Euzonus furciferus</i>	0.005	0.133	2.130	55.71
10	<i>Excrolana armata</i>	0.264	0.478	1.800	181.6
11	<i>Macrochiridothea giambiagiae</i>	0.005	0.005	5.717	516.1
12	<i>Scolecopsis gaucha</i>	0.011	0.003	6.075	1086.9
13	Insectos	0.143	0.033	8.579	516.1
14	Fitoplancton	0.500	59.30	462.1	-
15	Detritus	1.000	597.0	-	-

Datos de entrada correspondientes al sitio Andreoni y período de mortandad masiva de *M. mactroides*. B: biomasa en el área hábitat del grupo, P/B: cantidad de biomasa producida cada año por gramo de biomasa presente y Q/B: cantidad de biomasa consumida cada año por gramo de biomasa presente.

Andreoni - Mortandad masiva de <i>M. mactroides</i>					
	Grupo	Área hábitat (%)	B en área hábitat (g/m ²)	P/B (/año)	Q/B (/año)
1	Peces	0.500	2.442	1.131	5.058
2	Aves	1.000	0.034	0.207	97.50
3	<i>Hemipodus olivieri</i>	0.011	0.120	3.442	254.7
4	<i>Donax hanleyanus</i>	0.008	0.080	1.520	83.55
5	Zooplancton	0.500	19.30	462.1	386.0
6	<i>Atlantorchestoidea brasiliensis</i>	0.013	0.011	2.470	183.8
7	<i>Excrolana armata</i>	0.202	1.341	1.800	143.8
8	<i>Scolecopsis gaucha</i>	0.008	0.005	5.777	825.7
9	Insectos	0.057	0.325	3.500	48.88
10	Fitoplancton	0.500	5.166	115.8	-
11	Detritus	1.000	597.0	-	-

Datos de entrada correspondientes al sitio Andreoni y período de recuperación de *M. mactroides*. B: biomasa en el área hábitat del grupo, P/B: cantidad de biomasa producida cada año por gramo de biomasa presente y Q/B: cantidad de biomasa consumida cada año por gramo de biomasa presente.

Andreoni - Recuperación de <i>M. mactroides</i>					
Grupo	Área hábitat (%)	B en área hábitat (g/m ²)	P/B (/año)	Q/B (/año)	
1	Peces	0.500	2.442	1.131	5.258
2	<i>Donax hanleyanus</i>	0.007	0.189	1.520	33.28
3	<i>Mesodesma mactroides</i>	0.020	0.104	2.590	50.12
4	Zooplancton	0.500	5.166	115.8	386.0
5	<i>Bathyporeiapus sp.</i>	0.053	0.007	7.184	825.7
6	<i>Euzonus furciferus</i>	0.007	0.123	2.130	254.7
7	<i>Excirolana armata</i>	0.253	0.225	1.800	94.54
8	<i>Phoxocephalopsis sp.</i>	0.050	0.011	6.152	627.2
9	Insectos	0.016	0.048	5.354	135.8
10	Fitoplancton	0.500	36.60	462.1	-
11	Detritus	1.000	597.0	-	-

Datos de entrada correspondientes al sitio Coronilla y período de alta abundancia de *M. mactroides*. B: biomasa en el área hábitat del grupo, P/B: cantidad de biomasa producida cada año por gramo de biomasa presente y Q/B: cantidad de biomasa consumida cada año por gramo de biomasa presente.

Coronilla - Alta abundancia de <i>M. mactroides</i>					
Grupo	Área hábitat (%)	B en área hábitat (g/m ²)	P/B (/año)	Q/B (/año)	
1	<i>Olivella formicacorsii</i>	0.035	1.309	1.552	30.988
2	Aves	1.000	0.056	0.207	97.500
3	Peces	0.500	2.442	1.131	5.058
4	<i>Hemipodus olivieri</i>	0.102	0.449	2.185	43.470
5	<i>Buccinanops duartei</i>	0.008	2.780	0.825	5.378
6	Amfípodos	0.114	0.009	6.162	679.4
7	<i>Donax hanleyanus</i>	0.190	6.912	1.520	8.226
8	<i>Emerita brasiliensis</i>	0.182	11.39	3.790	42.436
9	<i>Macrochiridothea lilianae</i>	0.079	0.025	4.441	277.3
10	<i>Mesodesma mactroides</i>	0.121	116.6	1.100	3.690
11	Zooplancton	0.500	5.166	115.8	386.0
12	<i>Atlantorchoidea brasiliensis</i>	0.157	0.087	2.470	142.6
13	<i>Bathyporeiapus sp.</i>	0.088	0.069	5.827	584.0
14	<i>Euzonus furciferus</i>	0.085	0.966	2.130	43.34
15	<i>Excirolana armata</i>	0.407	4.948	1.800	148.5
16	<i>Excirolana brasiliensis</i>	0.234	2.288	0.900	23.99
17	<i>Macrochiridothea giambiagiae</i>	0.061	0.022	4.979	365.0
18	<i>Phoxocephalopsis sp.</i>	0.175	0.022	5.733	643.5
19	<i>Scolecopsis gaucha</i>	0.079	0.789	5.159	584.0
20	Insectos	0.206	0.004	7.260	349.4
21	Fitoplancton	0.500	274.4	462.1	-
22	Detritus	1.000	597.0	-	-

Datos de entrada correspondientes al sitio Coronilla y período de mortandad masiva de *M. mactroides*. B: biomasa en el área hábitat del grupo, P/B: cantidad de biomasa producida cada año por gramo de biomasa presente y Q/B: cantidad de biomasa consumida cada año por gramo de biomasa presente.

Coronilla - Mortandad masiva de <i>M. mactroides</i>					
Grupo		Área hábitat (%)	B en área hábitat (g/m ²)	P/B (/año)	Q/B (/año)
1	Peces	0.500	2.442	1.131	5.058
2	<i>Olivella formicacorsii</i>	0.005	0.967	2.210	89.89
3	Aves	1.000	0.056	0.207	97.50
4	<i>Hemipodus olivieri</i>	0.018	0.215	2.107	33.55
5	<i>Buccinanops duartei</i>	0.003	2.331	0.613	2.511
6	<i>Emerita brasiliensis</i>	0.048	1.296	3.790	35.31
7	<i>Donax gemmula</i>	0.005	0.046	2.187	83.55
8	<i>Donax hanleyanus</i>	0.047	3.538	1.520	21.81
9	<i>Mesodesma mactroides</i>	0.013	0.307	2.590	24.57
10	Zooplancton	0.500	5.166	115.8	386.0
11	<i>Atlantorchestoidea brasiliensis</i>	0.034	0.113	2.470	117.1
12	<i>Bathyporeiapus sp.</i>	0.007	0.008	3.852	196.1
13	<i>Excirolana armata</i>	0.283	2.131	1.800	142.6
14	<i>Excirolana brasiliensis</i>	0.019	0.034	0.900	188.5
15	<i>Euzonus furciferus</i>	0.010	0.008	2.130	584.0
16	<i>Macrochiridothea giambiagiae</i>	0.005	0.006	5.036	342.2
17	<i>Phoxocephalopsis sp.</i>	0.002	0.002	4.216	277.3
18	<i>Scolelepis gaucha</i>	0.027	0.992	5.971	934.3
19	Insectos	0.095	0.113	4.529	98.05
20	Fitoplancton	0.500	21.81	462.1	-
21	Detritus	1.000	597.0	-	-

Datos de entrada correspondientes al sitio Coronilla y período de recuperación de *M. mactroides*. B: biomasa en el área hábitat del grupo, P/B: cantidad de biomasa producida cada año por gramo de biomasa presente y Q/B: cantidad de biomasa consumida cada año por gramo de biomasa presente.

Coronilla - Recuperación de <i>M. mactroides</i>					
Grupo		Área hábitat (%)	B en área hábitat (g/m ²)	P/B (/año)	Q/B (/año)
1	Peces	0.500	2.442	1.131	5.058
2	Aves	1.000	0.003	0.207	97.50
3	<i>Hemipodus olivieri</i>	0.117	0.354	2.516	64.24
4	Misidáceos	0.063	0.020	5.911	516.1
5	<i>Donax hanleyanus</i>	0.111	5.355	1.520	17.23
6	<i>Emerita brasiliensis</i>	0.010	0.061	3.790	73.64
7	<i>Mesodesma mactroides</i>	0.111	4.503	2.590	22.68
8	Zooplancton	0.500	5.166	115.8	386.0
9	<i>Bathyporeiapus sp.</i>	0.153	0.189	4.686	277.3
10	<i>Euzonus furciferus</i>	0.182	2.069	2.130	62.09
11	<i>Excirolana armata</i>	0.319	0.702	1.800	104.0
12	<i>Macrochiridiotea giambiagiae</i>	0.112	0.028	5.743	424.6
13	<i>Phoxocephalopsis sp.</i>	0.206	0.088	5.216	413.0
14	<i>Scololepis gaucha</i>	0.040	0.042	5.940	825.7
15	Insectos	0.050	0.091	4.960	111.5
16	Fitoplancton	0.500	19.10	462.1	-
17	Detritus	1.000	597.0	-	-

Datos de entrada correspondientes al sitio Barra y período de alta abundancia de *M. mactroides*. B: biomasa en el área hábitat del grupo, P/B: cantidad de biomasa producida cada año por gramo de biomasa presente, Q/B: cantidad de biomasa consumida cada año por gramo de biomasa presente y EE: eficiencia ecotrófica.

Barra- Alta abundancia de <i>M. mactroides</i>						
Grupo	Área hábitat (%)	B en área hábitat (g/m ²)	P/B (/año)	Q/B (/año)	EE	
1	Aves	1.000	0.038	0.207	97.50	-
2	Peces	0.500	2.442	1.131	5.058	-
3	<i>Olivella formicacorsii</i>	0.170	5.147	1.273	47.03	-
4	<i>Hemipodus olivieri</i>	0.170	3.881	2.046	44.21	-
5	<i>Olivancillaria auricularia</i>	0.170	128.7	0.340	11.77	-
6	<i>Buccinanops duartei</i>	0.170	193.0	0.635	21.16	-
7	<i>Mesodesma mactroides</i>	0.170	423.8	1.420	26.81	-
8	<i>Donax hanleyanus</i>	0.170	86.19	0.943	32.95	-
9	<i>Emerita brasiliensis</i>	0.170	7.962	2.729	52.98	-
10	Zooplancton	0.500	5.166	115.8	386.0	-
11	<i>Atlantorchestoidea brasiliensis</i>	0.500	0.035	4.433	86.97	-
12	<i>Bathyporeiapus sp.</i>	1.000	0.052	7.206	155.1	-
13	<i>Euzonus furciferus</i>	0.170		2.631	69.11	0.490
14	<i>Excirolana armata</i>	0.170	0.556	5.526	151.0	-
15	<i>Excirolana braziliensis</i>	0.170		3.710	83.30	0.140
16	<i>Macrochiridiotea giambiagiae</i>	0.500	0.119	6.006	126.6	-
17	<i>Phoxocephalopsis sp.</i>	0.087	0.592	6.683	134.8	-
18	<i>Scolelepis gaucha</i>	0.170		5.740	108.6	0.200
19	Insectos	0.087	8.428	7.368	131.3	-
20	Fitoplancton	0.500	192.0	462.1	-	-
21	Detritus	1.000	597.0	-	-	0.068

Datos de entrada correspondientes al sitio Barra y período de mortandad masiva de *M. mactroides*. B: biomasa en el área hábitat del grupo, P/B: cantidad de biomasa producida cada año por gramo de biomasa presente, Q/B: cantidad de biomasa consumida cada año por gramo de biomasa presente y EE: eficiencia ecotrófica.

Barra - Mortandad masiva de <i>M. mactroides</i>						
Grupo	Área hábitat (%)	B en área hábitat (g/m ²)	P/B (/año)	Q/B (/año)	EE	
1	<i>Hemipodus olivieri</i>	0.170	1.049	4.037	71.75	-
2	Peces	0.500	2.442	1.131	5.058	-
3	Aves	1.000	0.038	0.207	97.50	-
4	<i>Olivella formicacorsii</i>	0.170	1.204	1.897	9.567	-
5	<i>Olivancillaria auricularia</i>	0.170	29.86	0.544	1.815	-
6	<i>Buccinanops duartei</i>	0.170	4.913	0.812	2.710	-
7	<i>Donax hanleyanus</i>	0.170	84.96	1.408	7.170	-
8	<i>Emerita brasiliensis</i>	0.170	107.0	2.765	15.58	-
9	<i>Mesodesma mactroides</i>	0.170	6.900	2.802	9.350	-
10	Zooplancton	0.500	5.166	115.8	386.0	-
11	<i>Atlantorchestoidea brasiliensis</i>	0.500	0.478	2.323	121.0	-
12	<i>Euzonus furciferus</i>	0.170	0.905	2.020	77.01	-
13	<i>Excirolana armata</i>	0.170	3.218	2.393	183.9	-
14	<i>Excirolana braziliensis</i>	0.170	0.165	0.953	172.1	-
15	<i>Macrochiridiotea giambiagiae</i>	0.500	0.009	9.240	293.9	-
16	<i>Phoxocephalopsis sp.</i>	0.087	0.039	9.904	454.9	-
17	<i>Scolelepis gaucha</i>	0.170	0.030	5.739	108.6	-
18	Insectos	0.087	0.077	9.589	225.0	-
19	Fitoplancton	0.500	90.20	462.1	-	-
20	Detritus	1.000	597.0	-	-	0.068

Datos de entrada correspondientes al sitio Barra y período de recuperación de *M. mactroides*. B: biomasa en el área hábitat del grupo, P/B: cantidad de biomasa producida cada año por gramo de biomasa presente, Q/B: cantidad de biomasa consumida cada año por gramo de biomasa presente y EE: eficiencia ecotrófica.

Barra - Recuperación de <i>M. mactroides</i>						
	Grupo	Área hábitat (%)	B en área hábitat (g/m ²)	P/B (/año)	Q/B (/año)	EE
1	Peces	0.500	2.442	1.131	5.058	-
2	Aves	1.000	0.019	0.207	97.50	-
3	<i>Hemipodus olivieri</i>	0.170	0.151	2.700	76.96	-
4	<i>Buccinanops duartei</i>	0.170	1.743	0.857	29.11	-
5	<i>Donax gemula</i>	1.000	0.003	0.948	33.14	-
6	<i>Donax hanleyanus</i>	0.170	1.422	0.498	17.99	-
7	<i>Emerita brasiliensis</i>	0.170	2.562	1.730	36.39	-
8	<i>Mesodesma mactroides</i>	0.170	159.0	0.845	35.33	-
9	Zooplankton	0.500	5.166	115.8	386.0	-
10	<i>Atlantorchestoidea brasiliensis</i>	0.500	0.010	4.962	98.36	-
11	<i>Bathyporeiapus sp.</i>	0.087	0.636	6.425	133.7	-
12	<i>Euzonus furciferus</i>	0.170	9.736	3.242	101.9	-
13	<i>Excirolana armata</i>	0.170	2.987	3.729	83.86	-
14	<i>Excirolana brasiliensis</i>	0.170	0.006	3.781	85.41	-
15	<i>Macrochiridiotea giambiagiae</i>	0.500	0.211	5.527	116.1	-
16	<i>Phoxocephalopsis sp.</i>	0.087	0.028	7.736	164.9	-
17	Insectos	0.087	0.370	4.113	76.75	-
18	Fitoplancton	0.500	294.5	462.1	-	-
19	Detritus	1.000	597.0	-	-	0.068

ANEXO II - MATRICES DE DIETAS

Matriz de dietas correspondiente al sitio Andreoni y período de alta abundancia de *M. mactroides*.

		Andreoni - Alta abundancia de <i>M. mactroides</i>												
Presa/Predador		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1	Peces	0	0.127	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	Aves	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	<i>Hemipodus olivieri</i>	1.4e-5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4	<i>Donax hanleyanus</i>	0.008	0.014	0.035	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5	<i>Emerita brasiliensis</i>	0.047	0.102	0.035	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6	<i>Mesodesma mactroides</i>	0.044	0.063	0.047	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
7	Zooplankton	0.349	0	0	0.001	0.001	0.001	0.001	0	0	0	0	0	0
8	<i>Atlantorchestoidea brasiliensis</i>	7.0e-5	1.3e-4	0.007	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
9	<i>Euzonus furciferus</i>	8.1e-5	1.5e-4	0.039	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10	<i>Excirrolana armata</i>	0.030	0.013	0.059	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11	<i>Macrochiridothea giambiagiae</i>	8.0e-6	1.0e-5	0.004	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
12	<i>Scolecopsis gaucha</i>	1.4e-5	2.7e-5	0.001	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
13	Insectos	0	1.3e-4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14	Fitoplancton	0	0	0	0.739	0.739	0.739	0.8	0	0	0	0	0	0
15	Detritus	0.163	0.381	0.472	0.260	0.260	0.260	0.199	1	1	1	1	1	0.2
16	Import	0.360	0.300	0.300	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.8
17	Sum	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
18	(1 - Sum)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Matriz de dietas correspondiente al sitio Andreoni y período de mortandad masiva de *M. mactroides*.

		Andreoni - Mortandad masiva de <i>M. mactroides</i>								
Presa/Predador		1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	Peces	0	0.171	0	0	0	0	0	0	0
2	Aves	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	<i>Hemipodus olivieri</i>	0.001	0	0	0	0	0	0	0	0
4	<i>Donax hanleyanus</i>	5.2e-5	9.8e-05	0.001	0	0	0	0	0	0
5	Zooplancton	0.391	0	0	0.001	0.001	0	0	0	0
6	<i>Atlantorchestoidea brasiliensis</i>	2.0e-5	3.8e-05	3.5e-4	0	0	0	0	0	0
7	<i>Exciorolana armata</i>	0.065	0.017	0.078	0	0	0	0	0	0
8	<i>Scolecopsis gaucha</i>	1.0e-5	2.0e-05	1.9e-4	0	0	0	0	0	0
9	Insectos	0	1.7e-4	0	0	0	0	0	0	0
10	Fitoplancton	0	0	0	0.739	0	0	0	0	0.8
11	Detritus	0.183	0.512	0.621	0.260	0.199	1	1	1	0.2
12	Import	0.360	0.300	0.300	0	0	0	0	0	0.8
13	Sum	1	1	1	1	1	1	1	1	1
14	(1 - Sum)	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Matriz de dietas correspondiente al sitio Andreoni y período de recuperación de *M. mactroides*.

		Andreoni - Recuperación de <i>M. mactroides</i>								
Presa/Predador		1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	Peces	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	<i>Donax hanleyanus</i>	2.9e-4	0	0	0	0	0	0	0	0
3	<i>Mesodesma mactroides</i>	0.001	0	0	0	0	0	0	0	0
4	Zooplancton	0.424	0.001	0.001	0.001	0	0	0	0	0
5	<i>Bathyporeiapus sp.</i>	4.2e-4	0	0	0	0	0	0	0	0
6	<i>Euzonus furciferus</i>	2.7e-4	0	0	0	0	0	0	0	0
7	<i>Exciorolana armata</i>	0.016	0	0	0	0	0	0	0	0
8	<i>Phoxocephalopsis sp.</i>	0.001	0	0	0	0	0	0	0	0
9	Insectos	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10	Fitoplancton	0	0.739	0.739	0.800	0	0	0	0	0
11	Detritus	0.198	0.260	0.260	0.199	1	1	1	1	0.2
12	Import	0.360	0	0	0	0	0	0	0	0.8
13	Sum	1	1	1	1	1	1	1	1	1
14	(1 - Sum)	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Matriz de dietas correspondiente al sitio Coronilla y período de alta abundancia de *M. mactroides*.

		Coronilla - Alta abundancia de <i>M. mactroides</i>																			
Presa/Predador		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1	<i>Olivella formicacorsii</i>	0.011	0.005	0	0.008	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	Aves	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	Peces	0	0.106	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4	<i>Hemipodus olivieri</i>	0	0	0.007	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5	<i>Buccinanops duartei</i>	0	0.002	0	0.004	0.018	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6	Amfípodos	0	3.9E-4	3.4E-4	0.001	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
7	<i>Donax hanleyanus</i>	0.235	0.106	0.035	0.024	0.027	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
8	<i>Emerita brasiliensis</i>	0.224	0.084	0.028	0.237	0.027	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
9	<i>Macrochiridothea liliana</i>	0	0.001	4.7E-4	0.001	0.001	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10	<i>Mesodesma mactroides</i>	0.011	0.053	0.028	0.032	0.009	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11	Zooplankton	0	0	0.211	0	0	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0	0	0	0	0	0	0	0	0
12	<i>Atlantorchestoidea brasiliensis</i>	0	0.002	0.002	0.005	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
13	<i>Bathyporeiapus sp.</i>	0	0.002	0.001	0.001	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14	<i>Euzonus furciferus</i>	0.003	0.010	0.009	0.027	0.059	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15	<i>Excirolana armata</i>	0.016	0.011	0.035	0.039	0.001	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
16	<i>Excirolana braziliensis</i>	0	0.001	7.0E-5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
17	<i>Macrochiridothea giambiagiae</i>	0	4.1E-4	3.6E-4	0.001	9.02e-5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
18	<i>Phoxocephalopsis sp.</i>	0	0.001	2.8E-4	0.004	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
19	<i>Scolecopsis gaucha</i>	2.2E-4	1.1E-4	4.2E-4	3.9E-4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
20	Insectos	0	1.1E-4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
21	Fitoplancton	0	0	0	0	0	0.739	0.739	0.739	0.739	0.739	0.800	0	0	0	0	0	0	0	0	0
22	Detritus	0.269	0.317	0.282	0.316	0.658	0.260	0.260	0.260	0.260	0.260	0.199	1	1	1	1	1	1	1	1	0.2
23	Import	0.230	0.300	0.360	0.300	0.200	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.8
24	Sum	1	1	1	0.999	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
25	(1 - Sum)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Matriz de dietas correspondiente al sitio Coronilla y período de mortandad masiva de *M. mactroides*.

Presa/Predador	Coronilla - Mortandad masiva de <i>M. mactroides</i>																		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
1 Peces	0	0	0.163	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2 <i>Olivella formicacorsii</i>	0	0.010	0.001	0.008	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3 Aves	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4 <i>Hemipodus olivieri</i>	0.001	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5 <i>Buccinanops duartei</i>	0	0	4.2E-4	0.008	0.024	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6 <i>Emerita brasiliensis</i>	0.011	0.146	0.012	0.253	0.036	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
7 <i>Donax gemmula</i>	3.8E-5	1.1e-4	4.3E-5	8.4E-5	1.2E-4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
8 <i>Donax hanleyanus</i>	0.013	0.179	0.015	0.025	0.038	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
9 <i>Mesodesma mactroides</i>	4.0E-4	0.005	4.5E-4	0.019	0.012	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10 Zooplancton	0.375	0	0	0	0	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11 <i>Atlantorchestoidea brasiliensis</i>	7.2E-4	0	8.2E-4	0.005	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
12 <i>Bathyporeiapus sp.</i>	1.1E-5	0	1.2E-5	0.001	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
13 <i>Excirolana armata</i>	0.063	0.158	0.016	0.042	0.001	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14 <i>Excirolana braziliensis</i>	4.7E-5	0	5.2E-5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15 <i>Euzonus furciferus</i>	5.9E-6	7.9E-5	6.8E-6	2.9E-4	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
16 <i>Macrochiridothea giambiagiae</i>	8.0E-6	0	9.0E-6	3.9E-4	1.2E-4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
17 <i>Phoxocephalopsis sp.</i>	1.2E-6	0	1.3E-6	5.4E-5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
18 <i>Scolecopsis gaucha</i>	7.5E-4	2.2e-4	1.6E-4	4.2E-4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
19 Insectos	0	0	1.6E-4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
20 Fitoplancton	0	0	0	0	0	0.739	0.739	0.739	0.739	0.800	0	0	0	0	0	0	0	0	0
21 Detritus	0.175	0.270	0.400	0.337	0.867	0.260	0.260	0.260	0.260	0.199	1	1	1	1	1	1	1	1	0.2
22 Import	0.360	0.230	0.390	0.300	0.020	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.8
23 Sum	1	1	1.000	1.000	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
24 (1 - Sum)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Matriz de dietas correspondiente al sitio Coronilla y período de recuperación de *M. mactroides*.

		Coronilla - Recuperación de <i>M. mactroides</i>														
Prey \ predator		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1	Peces	0	0.105	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	Aves	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	<i>Hemipodus olivieri</i>	0.010	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4	Misidáceos	0.001	1.0E-4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5	<i>Donax hanleyanus</i>	0.052	0.105	0.035	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6	<i>Emerita brasiliensis</i>	0.000	0.003	3.0E-4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
7	<i>Mesodesma mactroides</i>	0.042	0.052	0.047	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
8	Zooplancton	0.314	0	0	0.010	0.001	0.001	0.001	0.001	0	0	0	0	0	0	0
9	<i>Bathyporeiapus sp.</i>	0.001	0.002	0.001	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10	<i>Euzonus furciferus</i>	0.031	0.105	0.082	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11	<i>Excirolana armata</i>	0.038	0.010	0.058	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
12	<i>Macrochiridiotea giambiagiae</i>	0.001	0.002	0.003	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
13	<i>Phoxocephalopsis sp.</i>	4.2E-4	0.001	0.006	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14	<i>Scololepis gaucha</i>	0.001	1.0E-4	0.001	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15	Insectos	0	1.0E-4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
16	Fitoplancton	0	0	0	0	0.739	0.739	0.739	0.800	0	0	0	0	0	0	0
17	Detritus	0.147	0.314	0.467	0.990	0.260	0.260	0.260	0.199	1	1	1	1	1	1	0.2
18	Import	0.360	0.300	0.300	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.8
19	Sum	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
20	(1 - Sum)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Matriz de dietas correspondiente al sitio Barra y período de alta abundancia de *M. mactroides*.

		Barra - Alta abundancia de <i>M. mactroides</i>																	
Presa/Predador	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
1 Aves	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2 Peces	0.100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3 <i>Olivella formicacorsii</i>	0.005	0	0.010	0.009	0.001	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4 <i>Hemipodus olivieri</i>	0.098	0.024	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5 <i>Olivancillaria auricularia</i>	0.005	0	0	0.009	0.010	0.001	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6 <i>Buccinanops duartei</i>	0.005	0	0	0.009	0.001	0.009	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
7 <i>Mesodesma mactroides</i>	0.098	0.050	0.100	0.092	0.100	0.009	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
8 <i>Donax hanleyanus</i>	0.098	0.002	0.150	0.043	0.006	0.005	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
9 <i>Emerita brasiliensis</i>	0.005	0.002	0.001	0.001	0.007	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10 Zooplancton	0	0.278	0	0	0	0	0.001	0.001	0.001	0.001	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11 <i>Atlantorchestoidea brasiliensis</i>	0.005	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
12 <i>Bathyporeiapus sp.</i>	0.002	3.1E-4	0	0.001	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
13 <i>Euzonus furciferus</i>	0	0.024	0.003	0.063	0	0.060	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14 <i>Excirolana armata</i>	0.001	0.005	0.001	4.5e-4	0.001	3.2E-4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15 <i>Excirolana brasiliensis</i>	0.001	1.0E-4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
16 <i>Macrochiridiotea giambiagiae</i>	0.002	0.005	0	0.009	0	9.2E-5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
17 <i>Phoxocephalopsis sp.</i>	0.001	3.1E-4	0	0.009	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
18 <i>Scolecopsis gaucha</i>	9.8E-5	0.001	1.9E-4	4.5E-4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
19 Insectos	1.0E-4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
20 Fitoplancton	0	0	0	0	0	0	0.739	0.739	0.739	0.8	0	0	0	0	0	0	0	0	0
21 Detritus	0.189	0.184	0.379	0.436	0.300	0.713	0.260	0.260	0.260	0.199	1	1	1	1	1	1	1	1	0.035
22 Import	0.384	0.423	0.356	0.317	0.574	0.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.965
23 Sum	1	1	1	0.999	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
24 (1 - Sum)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

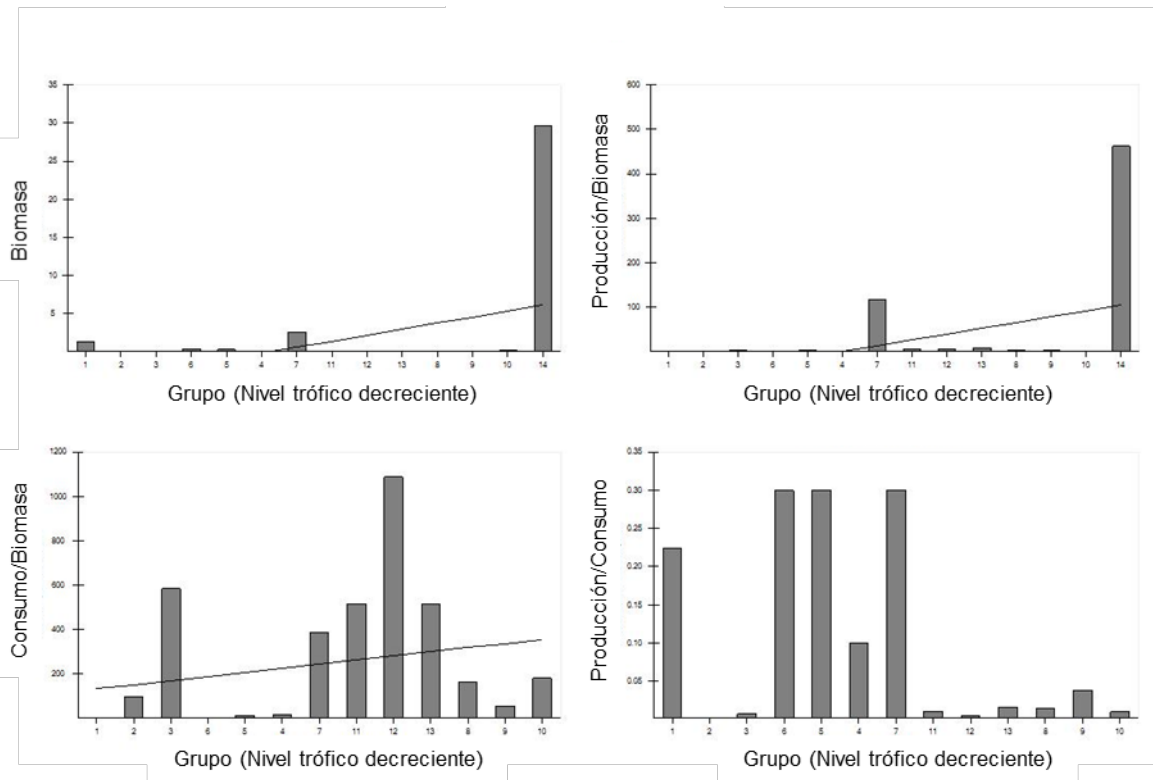
Matriz de dietas correspondiente al sitio Barra y período de mortandad masiva de *M. mactroides*.

Presa/Predador	Barra - Mortandad masiva de <i>M.mactroides</i>																	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
1 <i>Hemipodus olivieri</i>	0	0.025	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2 Peces	0	0	0.097	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3 Aves	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4 <i>Olivella formicacorsii</i>	0	0	0.005	0.010	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5 <i>Olivancillaria auricularia</i>	0.020	0	0.005	0	0	0.001	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6 <i>Buccinanops duartei</i>	0.007	0	0.005	0	0	0.019	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
7 <i>Donax hanleyanus</i>	0.017	0.125	0.220	0.265	0.306	0.108	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
8 <i>Emerita brasiliensis</i>	0.567	0.062	0.220	0.400	0.030	0.108	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
9 <i>Mesodesma mactroides</i>	0.012	0.051	0.048	0.099	0.253	0.047	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10 Zooplancton	0	0.278	0	0	0	0	0.001	0.001	1.0E-3	0.001	0	0	0	0	0	0	0	0
11 <i>Atlantorchestoidea brasiliensis</i>	0.004	0.012	0.005	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
12 <i>Euzonus furciferus</i>	0.007	0.010	0.020	0.003	0	0.036	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
13 <i>Excirolana armata</i>	0.028	0.062	0.011	0.027	0.010	0.001	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14 <i>Excirolana braziliensis</i>	0	1.0E-4	0.001	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15 <i>Macrochiridiotea giambiagiae</i>	0.001	0.003	0.002	0	0	9.4E-5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
16 <i>Phoxocephalopsis sp.</i>	0.002	0.000	0.001	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
17 <i>Scolecopsis gaucha</i>	3.3E-4	0.001	9.7E-5	2.2E-4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
18 Insectos	0	0	9.7E-5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
19 Fitoplancton	0	0	0	0	0	0	0.739	0.739	0.739	0.8	0	0	0	0	0	0	0	0
20 Detritus	0.035	0.065	0.185	0.099	0.202	0.615	0.260	0.260	0.260	0.199	1	1	1	1	1	1	1	0.2
21 Import	0.300	0.305	0.176	0.097	0.200	0.065	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.8
22 Sum	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
23 (1 - Sum)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

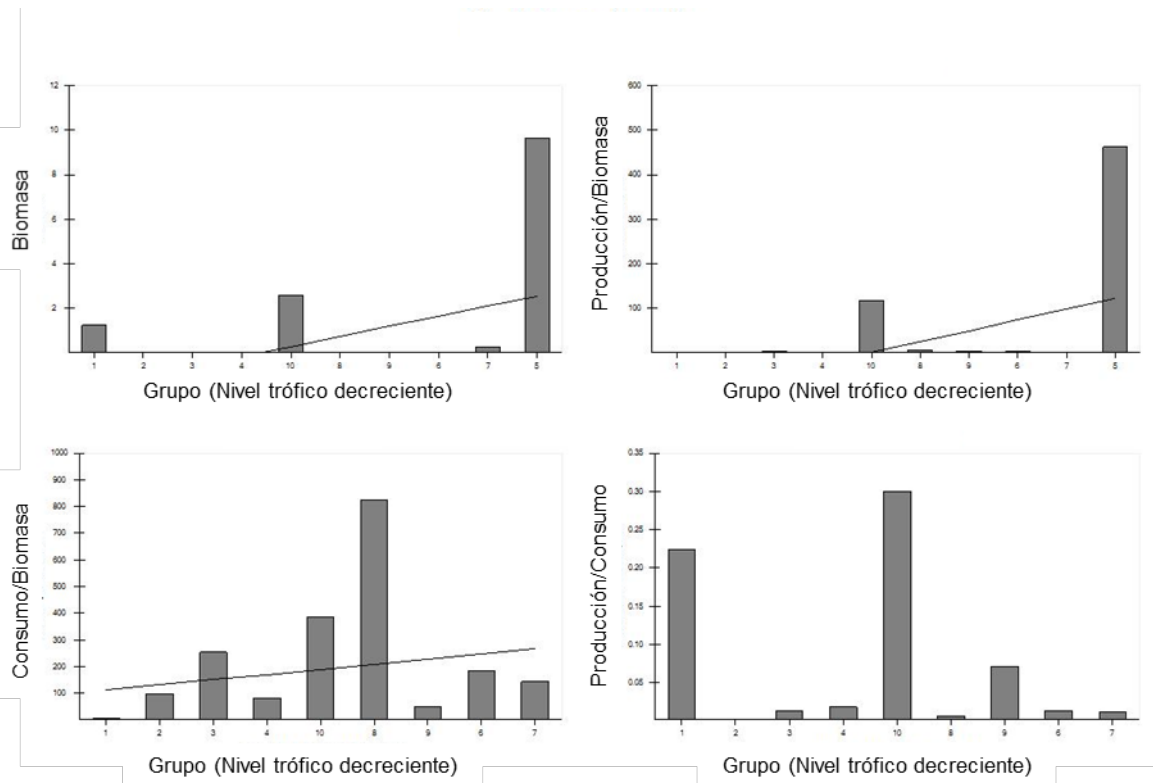
Matriz de dietas correspondiente al sitio Barra y período de recuperación de *M. mactroides*.

		Barra - Recuperación de <i>M. mactroides</i>																
Presa/Predador		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
1	Peces	0	0.088	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	Aves	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	<i>Hemipodus olivieri</i>	1.0E-4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4	<i>Buccinanops duartei</i>	0	0.004	0.009	0.020	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5	<i>Donax gemula</i>	0	0	9.4E-5	9.8E-5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6	<i>Donax hanleyanus</i>	0.010	0.009	0.009	0.001	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
7	<i>Emerita brasiliensis</i>	0.061	0.043	0.089	0.005	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
8	<i>Mesodesma mactroides</i>	0.050	0.043	0.018	0.010	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
9	Zooplancton	0.272	0	0	0	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0	0	0	0	0	0	0	0
10	<i>Atlantorchestoidea brasiliensis</i>	0.001	0.004	0.004	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11	<i>Bathyporeiapus sp.</i>	1.0E-4	0.002	9.5E-5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
12	<i>Euzonus furciferus</i>	0.048	0.086	0.063	0.063	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
13	<i>Excirolana armata</i>	0.061	0.010	0.094	0.001	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14	<i>Excirolana brasiliensis</i>	1.0E-4	8.7E-5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15	<i>Macrochiridiotea giambiagiae</i>	0.001	0.002	0.005	9.8E-5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
16	<i>Phoxocephalopsis sp.</i>	3.0E-4	0.001	9.5E-5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
17	Insectos	0	8.8E-5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
18	Fitoplancton	0	0	0	0	0.739	0.739	0.739	0.725	0.800	0	0.5	0	0	0	0	0	0
19	Detritus	0.167	0.371	0.476	0.790	0.260	0.260	0.260	0.274	0.199	1	0.5	1	1	1	1	1	0.035
20	Import	0.328	0.336	0.233	0.110	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.965
21	Sum	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1.000
22	(1 - Sum)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

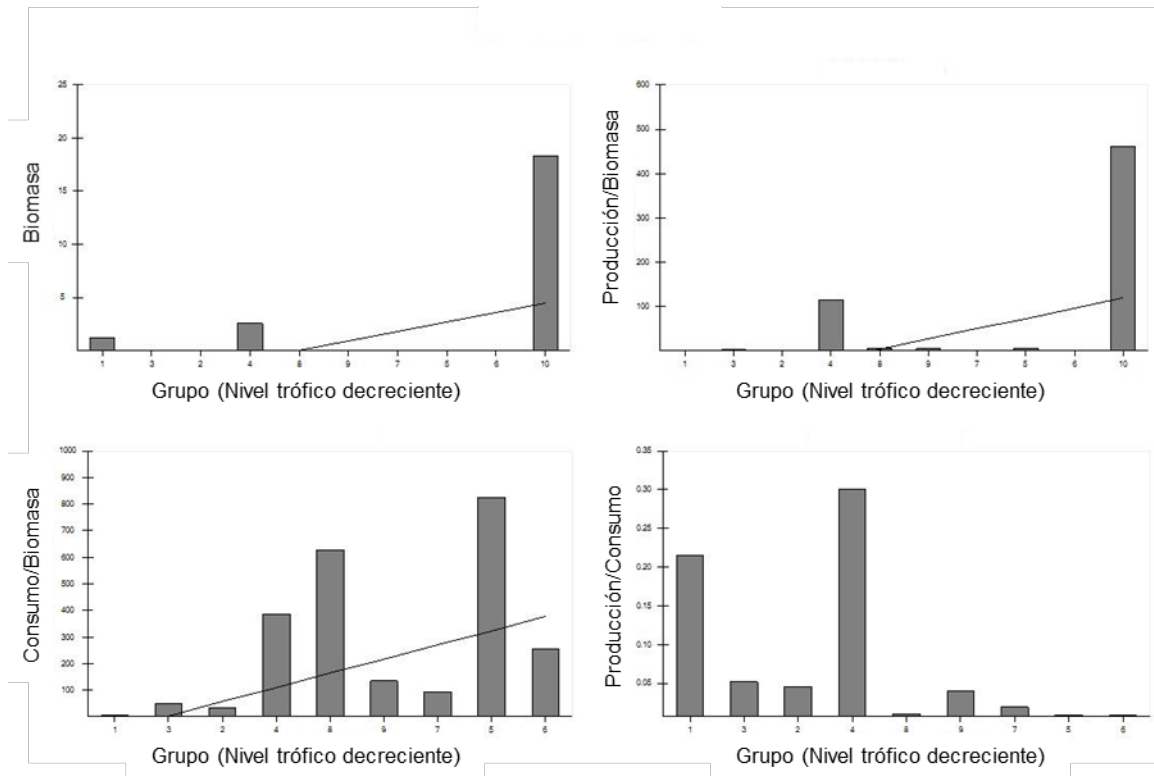
ANEXO III - ANÁLISIS PREBAL



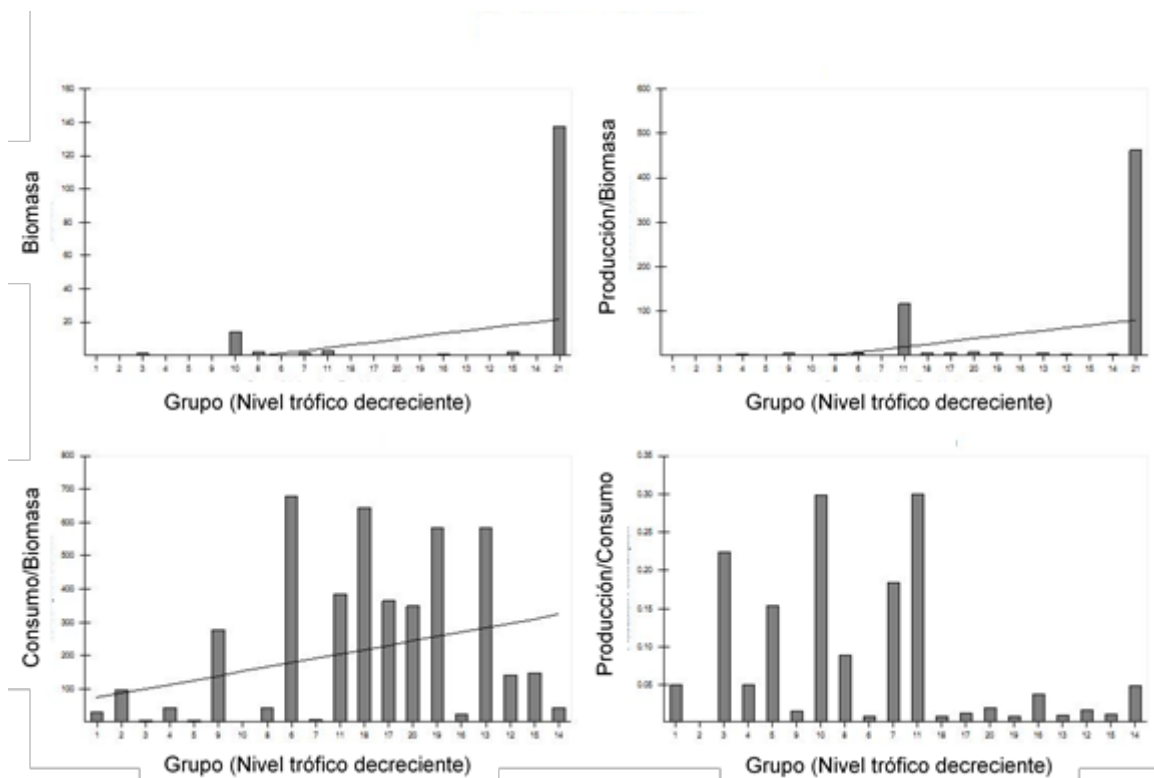
Análisis PREBAL correspondiente al sitio Andreoni y período de alta abundancia de *M. mactroides*.



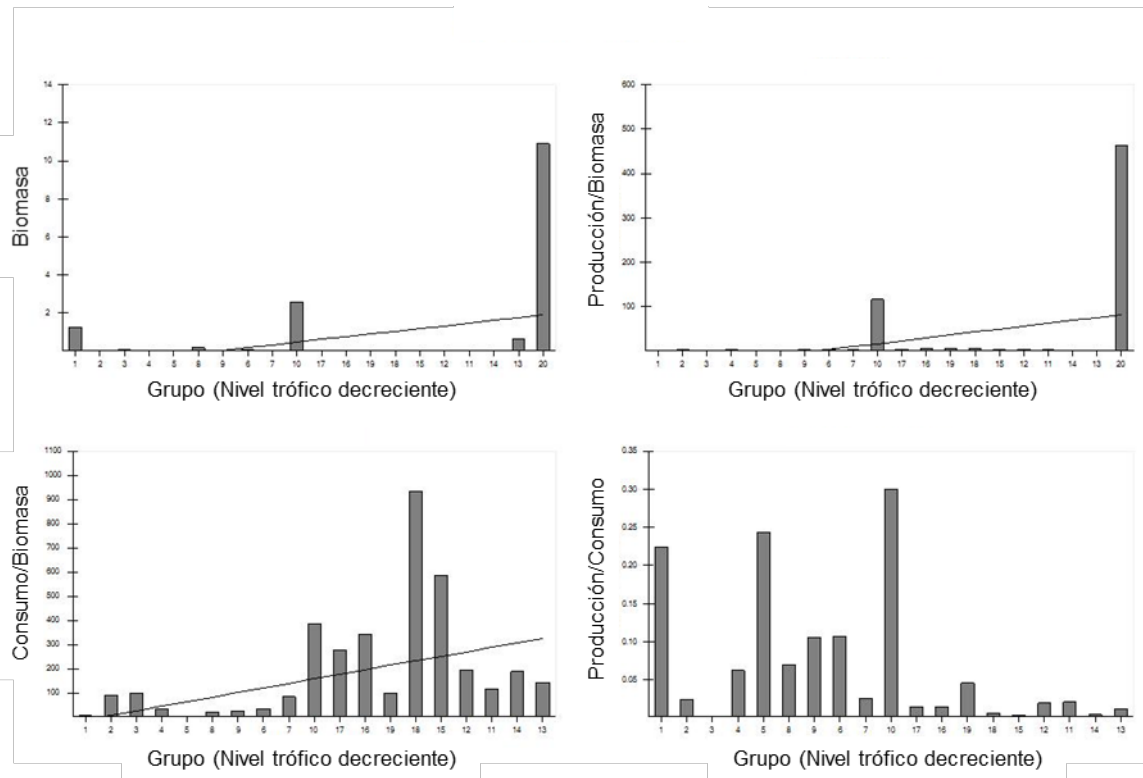
Análisis PREBAL correspondiente al sitio Andreoni y período de mortandad masiva de *M. mactroides*.



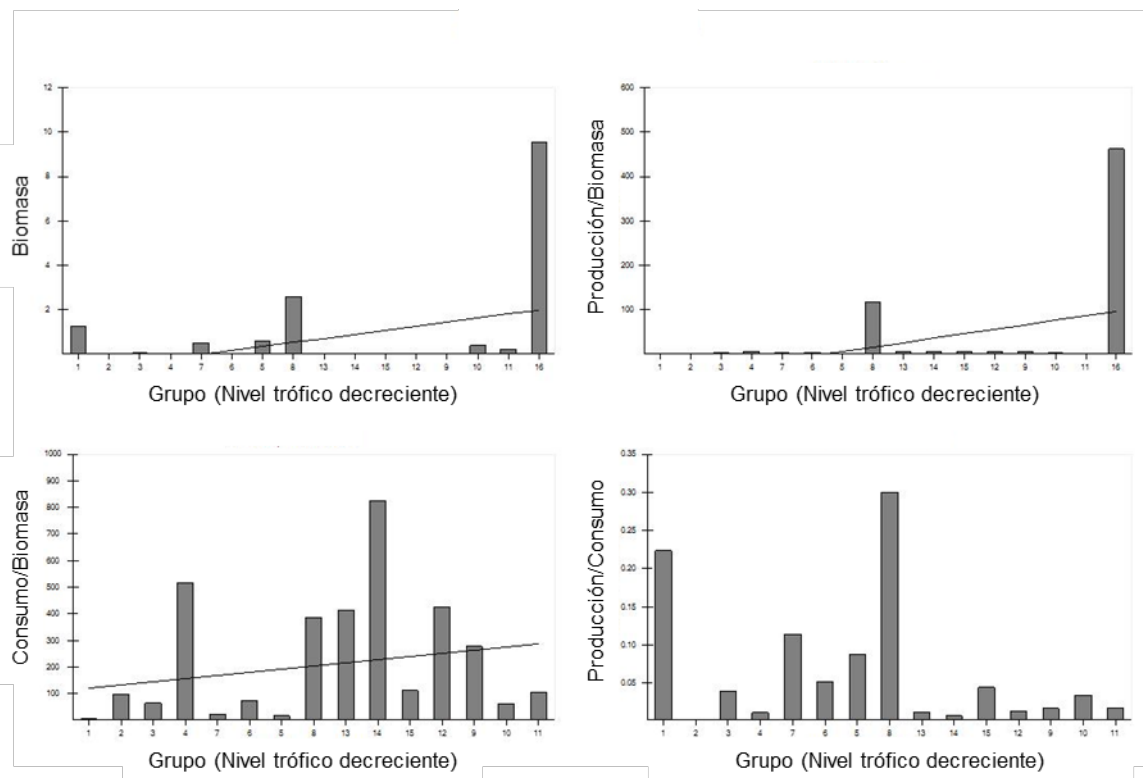
Análisis PREBAL correspondiente al sitio Andreoni y período de recuperación de *M. mactroides*.



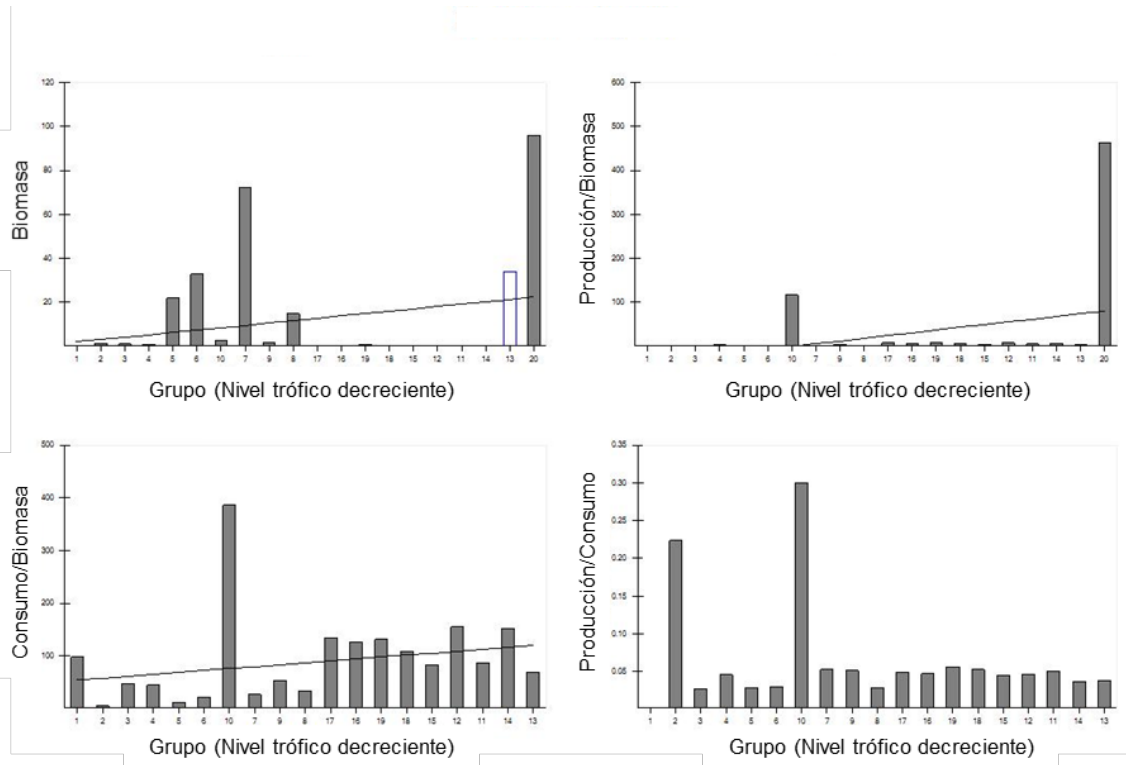
Análisis PREBAL correspondiente al sitio Coronilla y período de alta abundancia de *M. mactroides*.



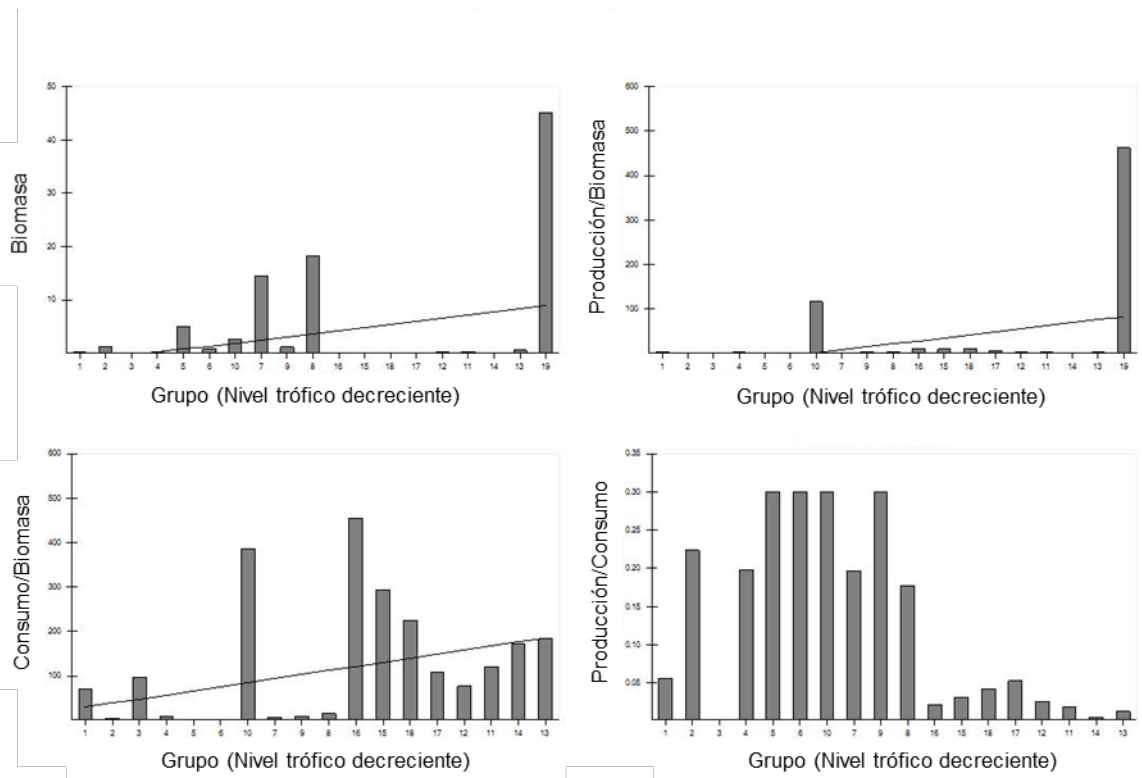
Análisis PREBAL correspondiente al sitio Coronilla y período de mortandad masiva de *M. mactroides*.



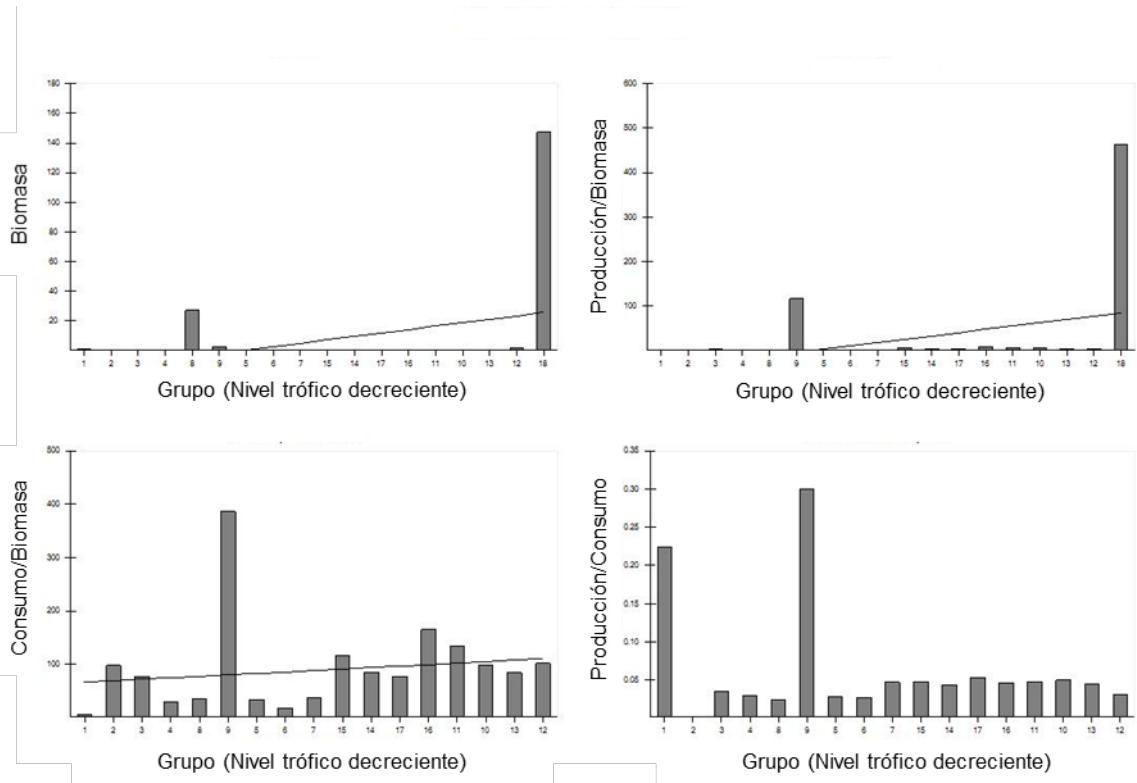
Análisis PREBAL correspondiente al sitio Coronilla y período de recuperación de *M. mactroides*.



Análisis PREBAL correspondiente al sitio Barra y período de alta abundancia de *M. mactroides*.



Análisis PREBAL correspondiente al sitio Barra y período de mortandad masiva de *M. mactroides*.



Análisis PREBAL correspondiente al sitio Barra y período de recuperación de *M. mactroides*.

ANEXO IV – DATOS DE SALIDA

Datos de salida correspondientes al sitio Andreoni período de alta abundancia de *M. mactroides*.

Andreoni - Alta abundancia de <i>M. mactroides</i>									
Grupo	NT	B (g/m ²)	P/B (/año)	Q/B (/año)	EE	P/Q	IO	FD (g/m ² /año)	
1	Peces	2.746	1.221	1.131	5.058	0.305	0.224	0.375	2.195
2	Aves	2.592	0.034	0.207	97.50	0	0.002	0.494	0.670
3	<i>Hemipodus olivieri</i>	2.326	2.2e-5	4.217	583.9	0.930	0.007	0.265	0.003
4	<i>Donax hanleyanus</i>	2.001	0.062	1.520	15.09	0.999	0.101	0.001	0.187
5	<i>Emerita brasiliensis</i>	2.001	0.251	3.790	12.65	0.657	0.300	0.001	0.962
6	<i>Mesodesma mactroides</i>	2.001	0.346	1.400	4.670	0.999	0.300	0.001	0.323
7	Zooplancton	2.001	2.583	115.8	386.0	0.011	0.300	0.001	495.4
8	<i>Atlantorchestoidea brasiliensis</i>	2.000	3.9e-4	2.470	165.9	0.992	0.015	0	0.013
9	<i>Euzonus furciferus</i>	2.000	0.001	2.130	55.71	0.999	0.038	0	0.008
10	<i>Excirrolana armata</i>	2.000	0.126	1.800	181.6	0.998	0.010	0	4.586
11	<i>Macrochiridothea giambiagiae</i>	2.000	2.6e-5	5.717	516.1	0.997	0.011	0	0.003
12	<i>Scolecipis gaucha</i>	2.000	3.1e-5	6.075	1086.9	0.981	0.006	0	0.007
13	Insectos	2.000	0.005	8.579	516.1	0.010	0.017	0.128	0.529
14	Fitoplancton	1.000	29.65	462.1	0	0.059	-	0.000	12899.4
15	Detritus	1.000	597.0	-	-	0.017	-	0.037	0

Datos de salida correspondientes al sitio Andreoni período de mortandad masiva de *M. mactroides*.

Andreoni - Mortandad masiva de <i>M. mactroides</i>									
Grupo	NT	B (g/m ²)	P/B (/año)	Q/B (/año)	EE	P/Q	IO	FD (g/m ² /año)	
1	Peces	2.715	1.221	1.131	5.058	0.410	0.224	0.375	2.050
2	Aves	2.443	0.034	0.207	97.50	0	0.002	0.513	0.670
3	<i>Hemipodus olivieri</i>	2.113	0.001	3.442	254.7	0.944	0.014	0.148	0.068
4	<i>Donax hanleyanus</i>	2.001	0.001	1.520	83.55	0.998	0.018	0.001	0.010
5	Zooplancton	2.001	2.583	115.8	386.0	0.011	0.300	0.001	495.1
6	<i>Atlantorchestoidea brasiliensis</i>	2.000	1.5e-4	2.470	183.8	0.994	0.013	0	0.006
7	<i>Excirrolana armata</i>	2.000	0.270	1.800	143.8	0.998	0.013	0	7.780
8	<i>Scolecipis gaucha</i>	2.000	3.4e-5	5.777	825.7	0.979	0.007	0	0.006
9	Insectos	2.000	0.019	3.500	48.88	0.009	0.072	0.128	0.247
10	Fitoplancton	1.000	9.650	462.1	0	0.179	-	0	3661.6
11	Detritus	1.000	597.0	-	-	0.058	-	0.108	0

Datos de salida correspondientes al sitio Andreoni período de recuperación de *M. mactroides*.

Andreoni - Recuperación de <i>M. mactroides</i>									
Grupo	NT	B (g/m ²)	P/B (/año)	Q/B (/año)	EE	P/Q	IO	FD (g/m ² /año)	
1	Peces	2.692	1.221	1.131	5.258	0	0.215	0.374	2.665
2	<i>Donax hanleyanus</i>	2.001	0.001	1.520	33.28	0.972	0.046	0.001	0.008
3	<i>Mesodesma mactroides</i>	2.001	0.002	2.590	50.12	0.994	0.052	0.001	0.021
4	Zooplancton	2.001	2.583	115.8	386.0	0.012	0.300	0.001	494.8
5	<i>Bathyporeiapus sp.</i>	2.000	3.8e-4	7.184	825.7	0.982	0.009	0	0.063
6	<i>Euzonus furciferus</i>	2.000	0.001	2.130	254.7	0.999	0.008	0	0.042
7	<i>Excirrolana armata</i>	2.000	0.057	1.800	94.54	0.993	0.019	0	1.074
8	<i>Phoxocephalopsis sp.</i>	2.000	0.001	6.152	627.2	0.985	0.010	0	0.069
9	Insectos	2.000	0.001	5.354	135.8	0	0.039	0.128	0.025
10	Fitoplancton	1.000	18.30	462.1	0	0.094	-	0.000	7658.7
11	Detritus	1.000	597.0	-	-	0.025	-	0.058	0

Datos de salida correspondientes al sitio Coronilla período de alta abundancia de *M. mactroides*.

Coronilla - Alta abundancia de <i>M. mactroides</i>									
Grupo	NT	B (g/m ²)	P/B (/año)	Q/B (/año)	EE	P/Q	IO	FD (g/m ² /año)	
1	<i>Olivella formicacorsii</i>	2.652	0.046	1.552	30.99	0.848	0.050	0.297	0.295
2	Aves	2.639	0.056	0.207	97.50	0	0.002	0.431	1.104
3	Peces	2.567	1.221	1.131	5.058	0.417	0.224	0.367	2.040
4	<i>Hemipodus olivieri</i>	2.558	0.046	2.185	43.47	0.434	0.050	0.335	0.455
5	<i>Buccinanops duartei</i>	2.171	0.023	0.825	5.378	0.998	0.153	0.167	0.025
6	Anfípodos	2.001	0.001	6.162	679.4	0.997	0.009	0.001	0.138
7	<i>Donax hanleyanus</i>	2.001	1.316	1.520	8.226	0.590	0.185	0.001	2.985
8	<i>Emerita brasiliensis</i>	2.001	2.073	3.790	42.44	0.182	0.089	0.001	24.02
9	<i>Macrochiridothea lilianae</i>	2.001	0.002	4.441	277.3	0.999	0.016	0.001	0.109
10	<i>Mesodesma mactroides</i>	2.001	14.17	1.100	3.690	0.035	0.298	0.001	25.50
11	Zooplancton	2.001	2.583	115.8	386.0	0.008	0.300	0.001	496.1
12	<i>Atlantorchestoidea brasiliensis</i>	2.000	0.014	2.470	142.6	0.994	0.017	0	0.389
13	<i>Bathyporeiapus sp.</i>	2.000	0.006	5.827	583.9	0.495	0.010	0	0.724
14	<i>Euzonus furciferus</i>	2.000	0.082	2.130	43.34	1.000	0.049	0	0.713
15	<i>Excirolana armata</i>	2.000	2.012	1.800	148.5	0.104	0.012	0	62.99
16	<i>Excirolana brasiliensis</i>	2.000	0.535	0.900	23.99	0.010	0.038	0	3.042
17	<i>Macrochiridothea giambiagiae</i>	2.000	0.001	4.979	365.0	0.997	0.014	0	0.098
18	<i>Phoxocephalopsis sp.</i>	2.000	0.004	5.733	643.5	0.685	0.009	0	0.511
19	<i>Scolecopsis gaucha</i>	2.000	0.062	5.159	583.9	0.013	0.009	0	7.593
20	Insectos	2.000	0.001	7.260	349.4	0.089	0.021	0.128	0.068
21	Fitoplancton	1.000	137.2	462.1	0	0.014	-	0.000	62489.9
22	Detritus	1.000	597.0	-	-	0.010	-	0.010	0

Datos de salida correspondientes al sitio Coronilla período de mortandad masiva de *M. mactroides*.

Coronilla - Mortandad masiva de <i>M. mactroides</i>									
Grupo	NT	B (g/m ²)	P/B (/año)	Q/B (/año)	EE	P/Q	IO	FD (g/m ² /año)	
1	Peces	2.728	1.221	1.131	5.058	0.645	0.224	0.376	1.725
2	<i>Olivella formicacorsii</i>	2.650	0.005	2.210	89.89	0.955	0.025	0.296	0.093
3	Aves	2.540	0.056	0.207	97.50	0	0.002	0.578	1.104
4	<i>Hemipodus olivieri</i>	2.528	0.004	2.107	33.55	1.000	0.063	0.332	0.026
5	<i>Buccinanops duartei</i>	2.117	0.006	0.613	2.511	0.988	0.244	0.106	0.003
6	<i>Emerita brasiliensis</i>	2.001	0.062	3.790	35.31	0.998	0.107	0.001	0.441
7	<i>Donax gemmula</i>	2.001	2.5e-4	2.187	83.55	0.991	0.026	0.001	0.004
8	<i>Donax hanleyanus</i>	2.001	0.166	1.520	21.81	0.997	0.070	0.001	0.723
9	<i>Mesodesma mactroides</i>	2.001	0.004	2.590	24.57	0.999	0.105	0.001	0.019
10	Zooplancton	2.001	2.583	115.8	386.0	0.011	0.300	0.001	495.2
11	<i>Atlantorchestoidea brasiliensis</i>	2.000	0.004	2.470	117.1	0.998	0.021	0	0.091
12	<i>Bathyporeiapus sp.</i>	2.000	5.1e-5	3.852	196.1	0.991	0.020	0	0.002
13	<i>Excirolana armata</i>	2.000	0.602	1.800	142.6	0.511	0.013	0	17.71
14	<i>Excirolana brasiliensis</i>	2.000	0.001	0.900	188.5	0.999	0.005	0	0.024
15	<i>Euzonus furciferus</i>	2.000	8.7e-5	2.130	583.9	0.995	0.004	0	0.010
16	<i>Macrochiridothea giambiagiae</i>	2.000	3.0e-5	5.036	342.2	0.996	0.015	0	0.002
17	<i>Phoxocephalopsis sp.</i>	2.000	5.1e-6	4.216	277.3	0.997	0.015	0	0.000
18	<i>Scolecopsis gaucha</i>	2.000	0.027	5.971	934.3	0.036	0.006	0	5.134
19	Insectos	2.000	0.011	4.529	98.05	0.018	0.046	0.128	0.258
20	Fitoplancton	1.000	10.91	462.1	0	0.159	-	0	4237.2
21	Detritus	1.000	597.0	-	-	0.066	-	0.099	0

Datos de salida correspondientes al sitio Coronilla período de recuperación de *M. mactroides*.

Coronilla - Recuperación de <i>M. mactroides</i>									
Grupo	NT	B (g/m ²)	P/B (/año)	Q/B (/año)	EE	P/Q	IO	FD (g/m ² /año)	
1	Peces	2.777	1.221	1.131	5.058	0.022	0.224	0.378	2.585
2	Aves	2.667	0.003	0.207	97.50	0	0.002	0.475	0.059
3	<i>Hemipodus olivieri</i>	2.333	0.042	2.516	64.24	0.618	0.039	0.267	0.574
4	Misidáceos	2.010	0.001	5.911	516.1	0.993	0.011	0.010	0.129
5	<i>Donax hanleyanus</i>	2.001	0.596	1.520	17.23	0.494	0.088	0.001	2.512
6	<i>Emerita brasiliensis</i>	2.001	0.001	3.790	73.64	0.995	0.051	0.001	0.009
7	<i>Mesodesma mactroides</i>	2.001	0.501	2.590	22.68	0.307	0.114	0.001	3.173
8	Zooplankton	2.001	2.583	115.8	386.0	0.010	0.300	0.001	495.6
9	<i>Bathyporeiapus sp.</i>	2.000	0.029	4.686	277.3	0.076	0.017	0	1.721
10	<i>Euzonus furciferus</i>	2.000	0.377	2.130	62.09	0.552	0.034	0	5.039
11	<i>Excirrolana armata</i>	2.000	0.224	1.800	104.1	0.976	0.017	0	4.671
12	<i>Macrochiridiotea giambiagiae</i>	2.000	0.003	5.743	424.6	0.997	0.014	0	0.262
13	<i>Phoxocephalopsis sp.</i>	2.000	0.018	5.216	413.0	0.195	0.013	0	1.579
14	<i>Scolecopsis gaucha</i>	2.000	0.002	5.940	825.7	0.545	0.007	0	0.284
15	Insectos	2.000	0.005	4.960	111.5	0.001	0.044	0.128	0.125
16	Fitoplancton	1.000	9.550	462.1	0	0.184	-	0.000	3599.4
17	Detritus	1.000	597.0	-	-	0.066	-	0.112	0

Datos de salida correspondientes al sitio Barra período de alta abundancia de *M. mactroides*.

Barra- Alta abundancia de <i>M. mactroides</i>									
Grupo	NT	B (g/m ²)	P/B (/año)	Q/B (/año)	EE	P/Q	IO	FD (g/m ² /año)	
1	Aves	2.873	0.038	0.207	97.50	0	0.002	0.561	0.749
2	Peces	2.698	1.221	1.131	5.058	0.268	0.224	0.432	2.245
3	<i>Olivella formicacorsii</i>	2.405	0.875	1.273	47.03	0.857	0.027	0.327	8.389
4	<i>Hemipodus olivieri</i>	2.373	0.660	2.046	44.21	0.382	0.046	0.299	6.667
5	<i>Olivancillaria auricularia</i>	2.273	21.88	0.340	11.77	0.471	0.029	0.333	0.000
6	<i>Buccinanops duartei</i>	2.105	32.81	0.635	21.16	0.334	0.030	0.119	0.000
7	<i>Mesodesma mactroides</i>	2.001	72.05	1.420	26.81	0.387	0.053	0.001	448.9
8	<i>Donax hanleyanus</i>	2.001	14.65	0.943	32.95	0.908	0.029	0.001	97.83
9	<i>Emerita brasiliensis</i>	2.001	1.354	2.729	52.98	0.950	0.052	0.001	14.53
10	Zooplankton	2.001	2.583	115.8	386.0	0.017	0.300	0.001	493.2
11	<i>Atlantorchestoida brasiliensis</i>	2.000	0.017	4.433	86.97	0.996	0.051	0	0.302
12	<i>Bathyporeiapus sp.</i>	2.000	0.052	7.206	155.1	0.096	0.046	0	1.964
13	<i>Euzonus furciferus</i>	2.000	33.99	2.631	69.11	0.490	0.038	0	515.5
14	<i>Excirrolana armata</i>	2.000	0.095	5.526	151.0	0.990	0.037	0	2.859
15	<i>Excirrolana braziliensis</i>	2.000	0.008	3.710	83.29	0.140	0.045	0	0.165
16	<i>Macrochiridiotea giambiagiae</i>	2.000	0.059	6.006	126.6	0.991	0.047	0	1.509
17	<i>Phoxocephalopsis sp.</i>	2.000	0.051	6.683	134.8	0.792	0.050	0	1.459
18	<i>Scolecopsis gaucha</i>	2.000	0.024	5.740	108.6	0.200	0.053	0	0.621
19	Insectos	2.000	0.733	7.368	131.3	0	0.056	0.032	24.66
20	Fitoplancton	1.000	95.99	462.1	0	0.059	-	0.000	41724.9
21	Detritus	1.000	597.0	-	-	0.089	-	0.037	0

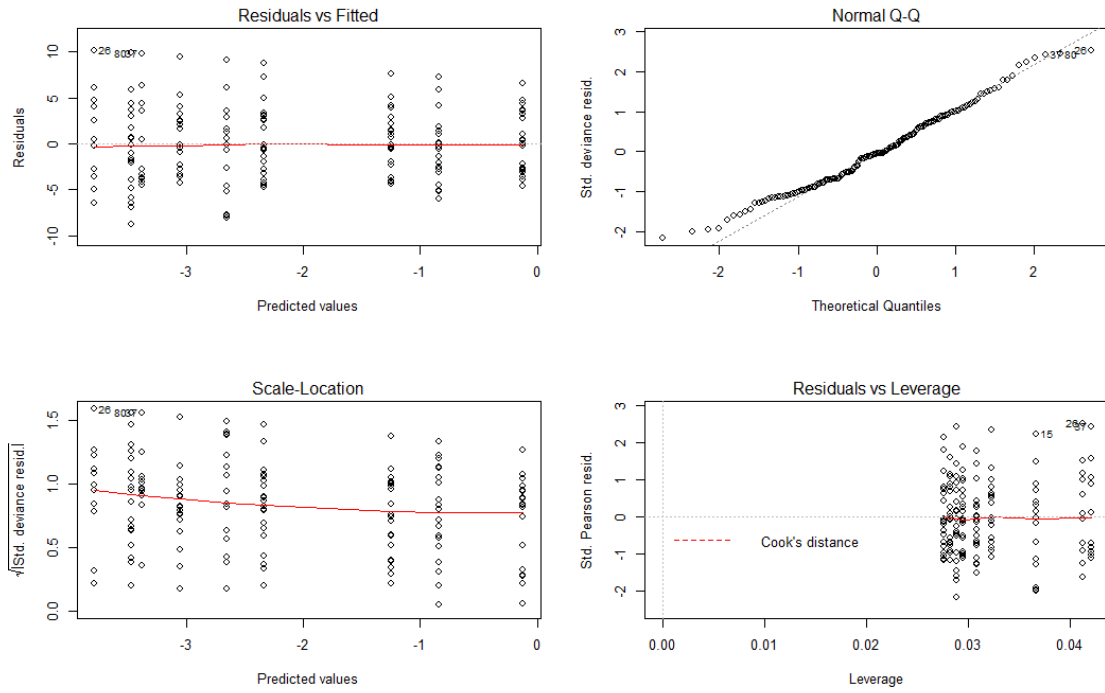
Datos de salida correspondientes al sitio Barra período de mortandad masiva de *M. mactroides*.

Barra - Mortandad masiva de <i>M. mactroides</i>									
Grupo	NT	B (g/m ²)	P/B (/año)	Q/B (/año)	EE	P/Q	IO	FD (g/m ² /año)	
1	<i>Hemipodus olivieri</i>	2.976	0.178	4.037	71.75	0.211	0.056	0.292	3.128
2	Peces	2.942	1.221	1.131	5.058	0.259	0.224	0.330	2.258
3	Aves	2.899	0.038	0.207	97.50	0	0.002	0.361	0.749
4	<i>Olivella formicacorsii</i>	2.898	0.205	1.897	9.567	0.096	0.198	0.129	0.742
5	<i>Olivancillaria auricularia</i>	2.749	5.076	0.544	1.815	0.099	0.300	0.249	0
6	<i>Buccinanops duartei</i>	2.347	0.835	0.812	2.710	0.213	0.300	0.230	0
7	<i>Donax hanleyanus</i>	2.001	14.44	1.408	7.170	0.265	0.196	0.001	35.65
8	<i>Emerita brasiliensis</i>	2.001	18.18	2.765	15.58	0.194	0.177	0.001	97.16
9	<i>Mesodesma mactroides</i>	2.001	1.173	2.802	9.350	0.999	0.300	0.001	2.198
10	Zooplancton	2.001	2.583	115.8	386.0	0.010	0.300	0.001	495.3
11	<i>Atlantorchestoidea brasiliensis</i>	2.000	0.239	2.323	121.0	0.260	0.019	0	6.193
12	<i>Euzonus furciferus</i>	2.000	0.154	2.020	77.01	0.998	0.026	0	2.372
13	<i>Excirolana armata</i>	2.000	0.547	2.393	183.9	0.706	0.013	0	20.51
14	<i>Excirolana brasiliensis</i>	2.000	0.028	0.953	172.1	0.157	0.006	0	0.988
15	<i>Macrochiridiotea giambiagiae</i>	2.000	0.004	9.240	293.9	0.970	0.031	0	0.252
16	<i>Phoxocephalopsis sp.</i>	2.000	0.003	9.904	454.9	0.934	0.022	0	0.308
17	<i>Scolecopsis gaucha</i>	2.000	0.005	5.740	108.6	0.369	0.053	0	0.128
18	Insectos	2.000	0.007	9.589	225.0	0.006	0.043	0.128	0.366
19	Fitoplancton	1.000	45.10	462.1	0	0.052	-	0	19749.8
20	Detritus	1.000	597.0	-	-	0.022	-	0.033	0

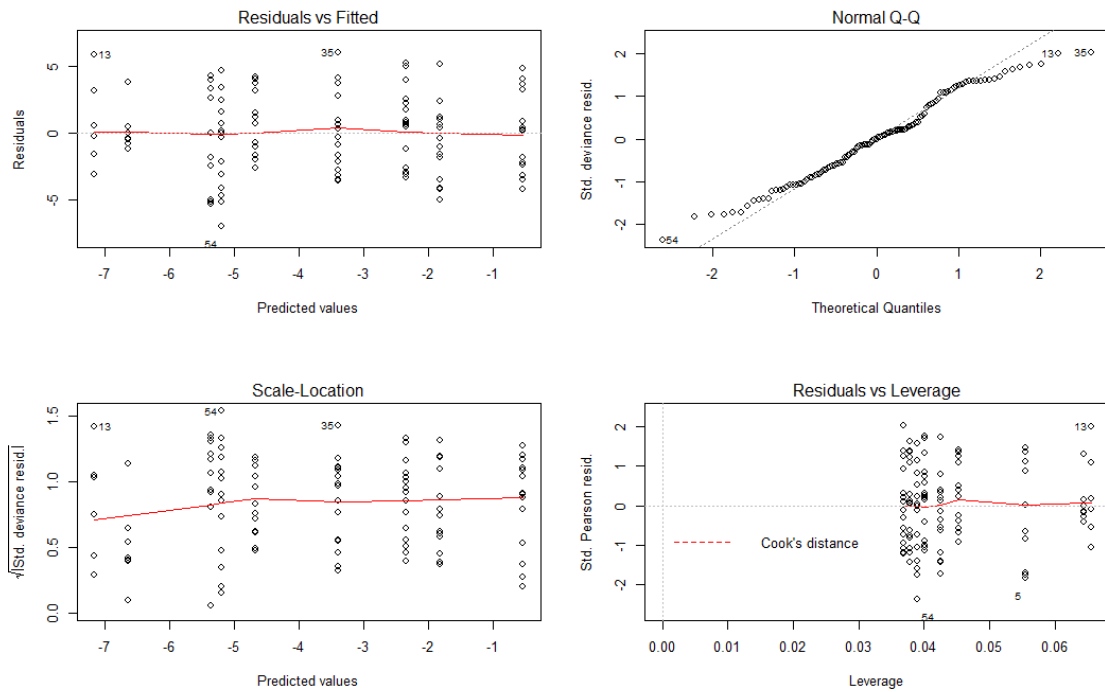
Datos de salida correspondientes al sitio Barra período de recuperación de *M. mactroides*.

Barra - Recuperación de <i>M. mactroides</i>									
Grupo	NT	B (g/m ²)	P/B (/año)	Q/B (/año)	EE	P/Q	IO	FD (g/m ² /año)	
1	Peces	2.753	1.221	1.131	5.058	0.119	0.224	0.348	2.452
2	Aves	2.542	0.019	0.207	97.50	0	0.002	0.460	0.374
3	<i>Hemipodus olivieri</i>	2.381	0.026	2.700	76.96	0.009	0.035	0.262	0.464
4	<i>Buccinanops duartei</i>	2.109	0.296	0.857	29.11	0.766	0.029	0.106	1.785
5	<i>Donax gemula</i>	2.001	0.003	0.948	33.14	0.417	0.029	0.001	0.019
6	<i>Donax hanleyanus</i>	2.001	0.242	0.498	17.99	0.863	0.028	0.001	0.886
7	<i>Emerita brasiliensis</i>	2.001	0.436	1.730	36.39	0.897	0.048	0.001	8.002
8	<i>Mesodesma mactroides</i>	2.001	27.03	0.845	35.33	0.170	0.024	0.001	209.9
9	Zooplancton	2.001	2.583	115.8	386.0	0.012	0.300	0.001	494.7
10	<i>Atlantorchestoidea brasiliensis</i>	2.000	0.005	4.962	98.36	0.993	0.050	0	0.095
11	<i>Bathyporeiapus sp.</i>	2.000	0.055	6.425	133.7	0.011	0.048	0	1.831
12	<i>Euzonus furciferus</i>	2.000	1.655	3.242	101.9	0.210	0.032	0	37.95
13	<i>Excirolana armata</i>	2.000	0.508	3.729	83.86	0.311	0.044	0	9.821
14	<i>Excirolana brasiliensis</i>	2.000	0.001	3.781	85.41	0.202	0.044	0	0.021
15	<i>Macrochiridiotea giambiagiae</i>	2.000	0.106	5.527	116.1	0.036	0.048	0	3.012
16	<i>Phoxocephalopsis sp.</i>	2.000	0.002	7.736	164.9	0.195	0.047	0	0.095
17	Insectos	2.000	0.032	4.113	76.75	0.001	0.054	0.033	0.626
18	Fitoplancton	1.000	147.2	462.1	0	0.022	-	0	66537.7
19	Detritus	1.000	597.0	-	-	0.010	-	0.011	0

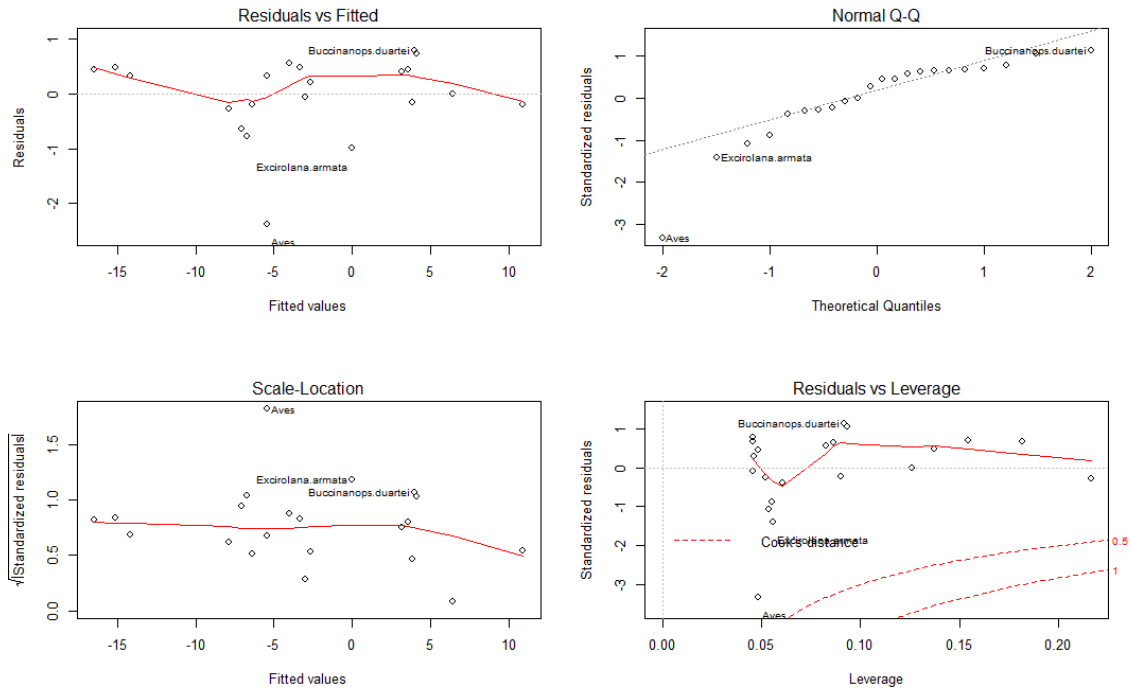
ANEXO V - ANÁLISIS DE RESIDUALES



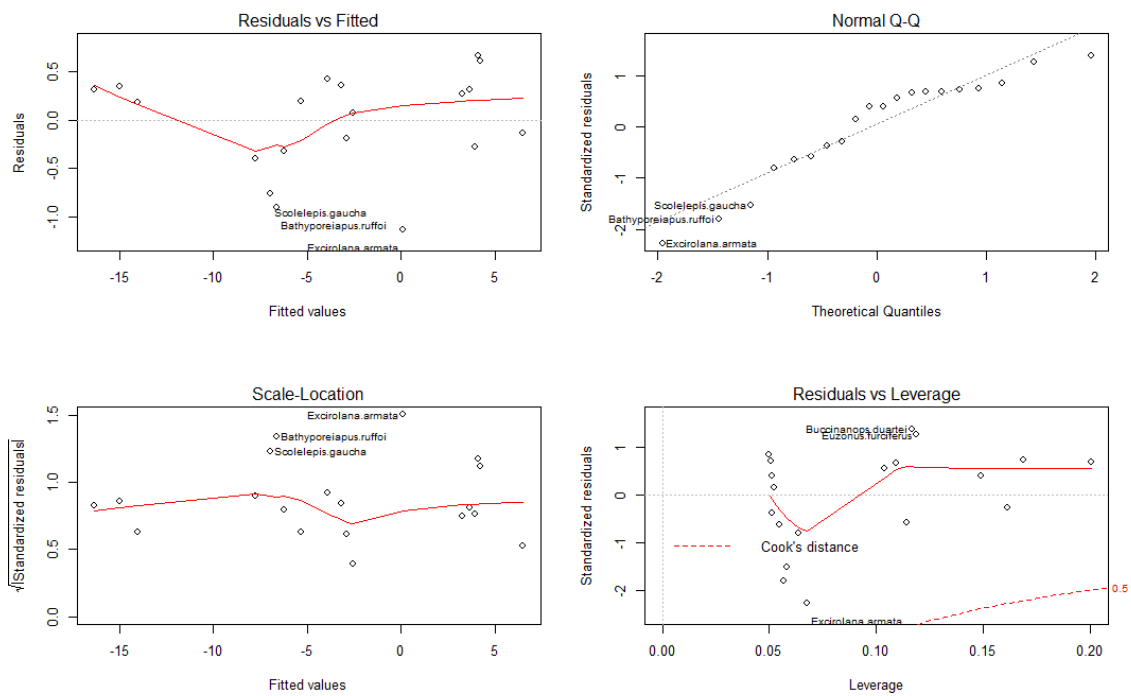
Análisis de residuos del GLM de la biomasa del ecosistema ($\log(B) \sim \text{sitio} + \text{año}$).



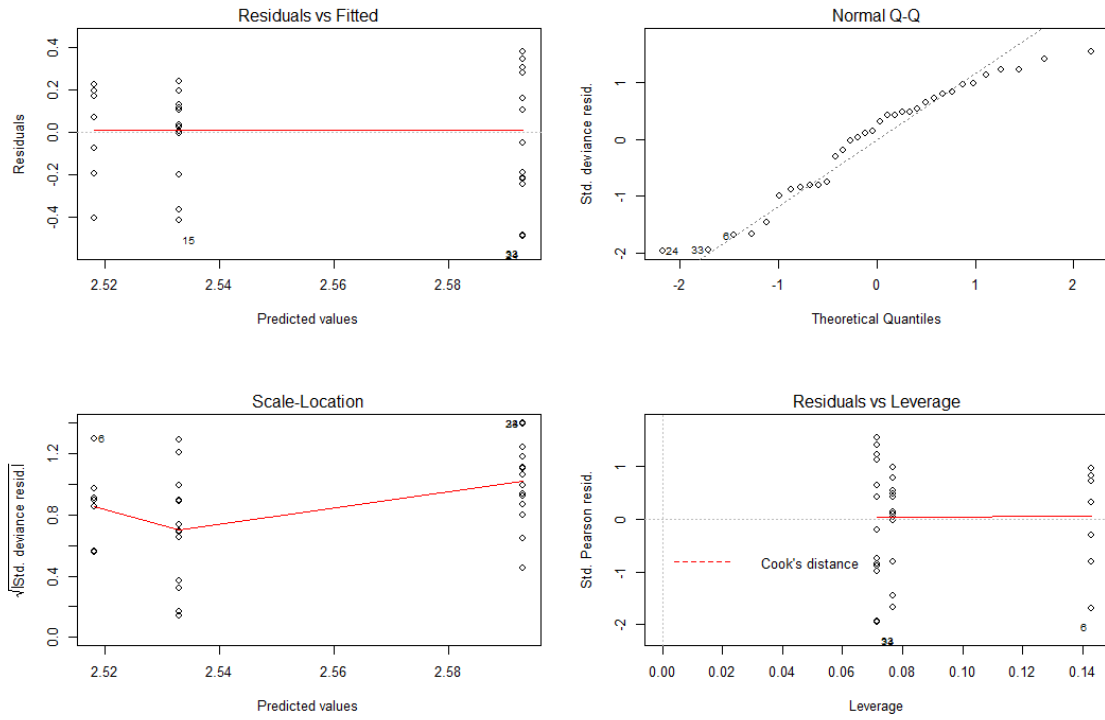
Análisis de residuos del GLM de la biomasa de macroinvertebrados ($\log(B) \sim \text{sitio} + \text{año}$).



Análisis de residuales de la matriz del ecosistema transformada según $Z=\ln(X+1)$. Se observa que las aves se apartan del resto de los grupos.



Análisis de residuales de la matriz de macroinvertebrados transformada según $Z=\ln(X+1)$.



Análisis de residuales del GLM del nivel trófico de los depredadores (NT~sitio+año).

ANEXO VI - ANÁLISIS DE REDUNDANCIA

Análisis de redundancia de los descriptores ecosistémicos.

FC: flujos de consumos, FE: flujos de exportación, FR: flujos respiratorios, FD: flujos al detritus, TFS: total de flujos del sistema, P: producción total, PPNC: producción primaria neta total calculada, PP/R: cociente producción primaria - respiración, PNS: producción neta del sistema, PP/B: cociente producción primaria - biomasa, B/TFS: cociente biomasa - total de flujos del sistema, B: biomasa, IC: índice de conectancia, IOS: índice de omnivoría del sistema, ICF: índice de ciclado de Finn, A: ascendencia, O: overhead, C: capacidad de desarrollo.

	FC	FE	FR	FD	TFS	P	PPNC	PP/R	PNS	PP/B	B/TFS	B	IC	IOS	ICF	A	O	C
FC	1	0.39	1.00	0.43	0.46	0.44	0.43	-0.13	0.39	-0.72	0.79	0.85	-0.18	-0.02	-0.05	0.53	0.99	0.72
FE	0.39	1	0.39	1.00	1.00	1.00	1.00	0.82	1.00	0.10	0.03	0.81	-0.42	-0.50	-0.73	0.99	0.52	0.92
FR	1.00	0.39	1	0.43	0.46	0.44	0.43	-0.13	0.39	-0.72	0.78	0.85	-0.18	-0.02	-0.05	0.53	0.99	0.72
FD	0.43	1.00	0.43	1	1.00	1.00	1.00	0.80	1.00	0.06	0.06	0.83	-0.42	-0.49	-0.72	0.99	0.56	0.94
TFS	0.46	1.00	0.46	1.00	1	1.00	1.00	0.78	1.00	0.03	0.10	0.85	-0.42	-0.48	-0.71	1.00	0.59	0.95
P	0.44	1.00	0.44	1.00	1.00	1	1.00	0.79	1.00	0.06	0.07	0.84	-0.42	-0.49	-0.72	0.99	0.57	0.94
PPNC	0.43	1.00	0.43	1.00	1.00	1.00	1	0.79	1.00	0.06	0.07	0.84	-0.42	-0.49	-0.72	0.99	0.57	0.94
PP/R	-0.13	0.82	-0.13	0.80	0.78	0.79	0.79	1	0.82	0.51	-0.37	0.39	-0.37	-0.51	-0.81	0.73	0.02	0.56
PNS	0.39	1.00	0.39	1.00	1.00	1.00	1.00	0.82	1	0.10	0.03	0.81	-0.42	-0.50	-0.73	0.99	0.52	0.92
PP/B	-0.72	0.10	-0.72	0.06	0.03	0.06	0.06	0.51	0.10	1	-0.93	-0.43	0.03	-0.08	-0.34	-0.03	-0.67	-0.24
B/TFS	0.79	0.03	0.78	0.06	0.10	0.07	0.07	-0.37	0.03	-0.93	1	0.54	-0.19	-0.16	0.19	0.16	0.75	0.36
B	0.85	0.81	0.85	0.83	0.85	0.84	0.84	0.39	0.81	-0.43	0.54	1	-0.36	-0.32	-0.47	0.89	0.92	0.97
IC	-0.18	-0.42	-0.18	-0.42	-0.42	-0.42	-0.42	-0.37	-0.42	0.03	-0.19	-0.36	1	0.83	0.35	-0.42	-0.25	-0.40
IOS	-0.02	-0.50	-0.02	-0.49	-0.48	-0.49	-0.49	-0.51	-0.50	-0.08	-0.16	-0.32	0.83	1	0.53	-0.46	-0.12	-0.39
ICF	-0.05	-0.73	-0.05	-0.72	-0.71	-0.72	-0.72	-0.81	-0.73	-0.34	0.19	-0.47	0.35	0.53	1	-0.68	-0.19	-0.58
A	0.53	0.99	0.53	0.99	1.00	0.99	0.99	0.73	0.99	-0.03	0.16	0.89	-0.42	-0.46	-0.68	1	0.65	0.97
O	0.99	0.52	0.99	0.56	0.59	0.57	0.57	0.02	0.52	-0.67	0.75	0.92	-0.25	-0.12	-0.19	0.65	1	0.82
C	0.72	0.92	0.72	0.94	0.95	0.94	0.94	0.56	0.92	-0.24	0.36	0.97	-0.40	-0.39	-0.58	0.97	0.82	1