Universidad de Buenos Aires

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

RELEVANCIA DE LAS INTERACCIONES TRÓFICAS EN LA DETERMINACIÓN DE LA ESTRUCTURA DEL ZOOPLANCTON EN GRANDES LAGUNAS PAMPEANAS

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el área de Ciencias Biológicas.

Armando Martín Rennella

Director de tesis: Rolando Quirós

Consejero de Estudios: Nora Maidana

Área de Sistemas de Producción Acuática

Departamento de Producción Animal - Facultad de Agronomía

Universidad de Buenos Aires

Buenos Aires, 2007

RELEVANCIA DE LAS INTERACCIONES TRÓFICAS EN LA DETERMINACIÓN DE LA ESTRUCTURA DEL ZOOPLANCTON EN GRANDES LAGUNAS PAMPEANAS

Nombre de los Jurados	Firma	Calificación
……	..……..	.....……
……	..……..	.....……
……	..……..	.....……

RELEVANCIA DE LAS INTERACCIONES TRÓFICAS EN LA DETERMINACIÓN DE LA ESTRUCTURA DEL ZOOPLANCTON EN GRANDES LAGUNAS PAMPEANAS

Resumen

El principal objetivo de la presente tesis doctoral fue testear la hipótesis de que la predación por parte de los peces zooplanctívoros puede ser uno de los mecanismos que estructuren la comunidad del zooplancton en la zona pelágica de los lagos muy poco profundos de la región pampeana. Para ello se estudiaron tres grandes lagunas de la cuenca superior del río Salado (Provincia de Buenos Aires). Los cuerpos de agua seleccionados fueron Mar Chiquita, Gómez y Carpincho, los que presentaron una conexión permanente con dicho río.

Estos sistemas acuáticos fueron monitoreados mensualmente durante 3 años. Se analizaron sus características fisicoquímicas y las comunidades del zooplancton y los peces.

Se observó una gran variabilidad temporal de los parámetros fisicoquímicos y biológicos de las lagunas del estudio, que fue atribuible a los ciclos de sequía e inundación propios de la región pampeana. El tiempo medio de permanencia del agua varió en un orden de magnitud entre años con diferentes condiciones hidrológicas. La concentración de nutrientes y la biomasa del fitoplancton estuvieron correlacionadas positivamente con el nivel de descargas del río Salado. Durante los períodos de mayores precipitaciones, los nutrientes resultantes del lavado de los campos de agricultura intensiva generaron un dramático incremento del estado trófico de los lagos del estudio.

Por otra parte, la biomasa del macrozooplancton se relacionó positivamente con el tiempo medio de permanencia del agua y mostró una abrupta disminución en los años con elevadas tasas de recambio del agua. La biomasa de los rotíferos, en cambio, no fue afectada por la variabilidad interanual en el régimen de descargas del río Salado.

Los efectos de las interacciones tróficas, sólo se hicieron evidentes cuando los tiempos medios de permanencia del agua fueron superiores a los tiempos generacionales de las especies del macrozooplancton. Los resultados observados fueron coincidentes con las predicciones de la "Size Efficiency Hypothesis". En efecto, en los sitios con elevada presión de predación por parte de los peces zooplanctívoros, la talla de los cladóceros fue menor. Asimismo, la composición de especies de este grupo del zooplancton estuvo dominada por los cladóceros del género *Daphnia* cuando la abundancia de zooplanctívoros fue baja, pero predominaron los cladóceros de menor tamaño de los géneros *Moina* y *Ceriodaphnia* cuando la densidad de peces zooplanctívoros fue mayor. No se

observó una relación entre la intensidad de predación y la biomasa del macrozooplancton en las lagunas del estudio.

Los resultados presentados en esta tesis, revelan que en lagos con elevado recambio del agua, el desarrollo del zooplancton depende estrechamente del tiempo medio de permanencia del agua y que la hidrología podría tener efectos más significativos sobre la biomasa del macrozooplancton que el control por predación de peces zooplanctívoros.

Palabras Claves: Región Pampeana, Hidrología, Lagos poco profundos, Interacciones tróficas, Zooplancton, *Daphnia*.

THE SIGNIFICANCE OF TROPHIC INTERACTIONS TO ZOOPLANKTON COMMUNITY STRUCTURE IN LARGE SHALLOW LAKES OF THE PAMPA PLAIN

Abstract

The main purpose of this study was to assess the importance of predation by planktivores on zooplankton community structure. The research was carried out in Mar Chiquita, Gómez and Carpincho; three large shallow lakes which are located in the upper Salado River basin (Buenos Aires Province). The studied lakes could be defined as "river-flushed lakes".

The lakes were studied for a three-year period. Samples were taken of their physical and chemical characteristics and biotic communities, focusing on the zooplankton community.

During the study period, a very high variability in the physical, chemical and biological parameters was observed. The variability was attributed to season cycles, that is, to periods of drought and flood characteristic of the Pampean region. In addition, water residence time varied an order of magnitude among years and the variability was correlated to strong changes in physicochemical and biological lake characteristics. Nutrient and phytoplankton biomass were positively related to water discharges. Through high flushing periods, nutrients were imported from intensive agriculture lands leading to a dramatic increase in trophic conditions.

On the other hand, macrozooplankton biomass was positively related to water residence time and showed a dramatic decrease during high flushing years. However, rotifers biomass was not affected by interannual water discharge variability during the study period.

The trophic interaction effects were observed only when water residence time was higher than generation time of the macrozooplankton species. Fish–zooplankton interactions in these lakes were in agreement with the "Size Efficiency Hypothesis". For sites where planktivore predation pressure was higher, the cladocerans size was small, and large *Daphnia* were usually replaced by small *Moina* and *Ceriodaphnia*. Nevertheless, planktivores have not effect on zooplankton biomass in these lakes.

Our results support that in case of lakes with high flushing rates, zooplankton development is dependent on water residence time and that hydrology may have stronger effects on macrozooplankton biomass than top-down control by planktivores.

Key words: Pampean Region, Hydrology, Shallow lakes, Trophic interactions, Zooplankton, *Daphnia*.

Agradecimientos

A Rolando por guiarme y no, por explicarme y no, por orientarme y no, por corregirme y no, por exigirme y no, por alentarme y no. En definitiva, por haberme hecho crecer como un investigador independiente de las estructuras, de los paradigmas y hasta de su propio Director de tesis.

A Nora por su increíble generosidad humana y académica, por abrirme las puertas de su laboratorio, por la paciencia y por ser mi Consejera de Estudios.

A Plu por cada hora, por cada mate, por cada palabra compartida sobre el Pecha Viento. En fin, por la amistad.

Al los integrantes de ayer y de hoy de Sistemas de Producción Acuática de la FAUBA, María, Ale, Gabriel, Cristián, Dani, Hugo. Sin ustedes no habría sido posible hacer esta tesis, pero mucho más importante, gracias a ustedes fue un placer realizarla.

A todos los que de alguna u otra manera dieron una mano en los dos años y medio de campañas "laguneras". Especialmente a Chelo, Javier, Emma, Solange, Santiago y Diego.

Al Dr. Poggi, Alicia, Graciela, Analia, Melanie, Carlos, Enzo, Celes, Dani y Magu, por cada día compartido en el Cuerpo Médico Forense, por permitirme ser parte de un grupo de trabajo donde puedo canalizar mi vocación por la biología en servicio concreto a los demás. Especialmente al Dr. Maccagno y a Alicia, por abrirme las puertas y confiar en mí.

A la cursada de Limno 96, donde se despertó mi interés y vocación por la ecología acuática.

A los amigos de Exactas, Paula, Alice, Frodo y Vir, Lupe, Guille y Luz.

A mis amigos de la vida, Diego y Vale, Andrés y Ana, Leo, Ine, Mechi, Carito y a todos los que no entran en esta breve lista, por ayudarme a crecer día a día como ser humano.

A mis padres, hermanas y cuñados, por haber estado conmigo en todo momento, por su apoyo, por su confianza, en otras palabras, por haber querido y sufrido este proyecto como propio.

A mis sobrinos por la alegría

A Mariana, por acompañarme, compartir y entenderme tanto.

A Dios, por sembrar en mí vocación por la búsqueda de la Verdad.

Dedicado a Jorge Agudín, mi tío, quién fue Físico y se marchó demasiado pronto, sin que pudiéramos compartir nuestra vocación común por las Ciencias.

Los contenidos de esta tesis fueron total o parcialmente incluidos en las siguientes publicaciones:

RENNELLA, A.M. y R. QUIROS. 2002. Relations between planktivorous fish and zooplankton in two very shallow lakes of the Pampa Plain. Verh. Internat. Verein. Limnol. 28: 887-891.

RENNELLA, A.M. y R. QUIROS. 2006. The effects of hydrology on plankton biomass in shallow lakes of the Pampa Plain. Hydrobiologia 556: 181-191.

INDICE

1 Introducción General 1
1.1 Las interacciones tróficas en los ecosistemas acuáticos 1
1.2 Caracterización de las lagunas pampeanas 3
1.3 Objetivos 5
1.4 Hipótesis 5
2 Metodología 6
2.1 Descripción del sitio de estudio 6
2.2 Trabajo de campo y análisis de laboratorio 8
2.2.1 Parámetros fisicoquímicos, concentración de nutrientes y clorofila 9
2.2.2 Zooplancton 10
2.2.3 Peces 10
2.2.4 Características climáticas e hidrológicas 11
2.3 Análisis de la información 12
2.3.1 Análisis estadísticos 12
2.3.2 Correlaciones 12
2.3.3 Explicación y definición de ciertas variables utilizadas 12
Resultados 14
3. Dinámica estacional de las variables ambientales y del fitoplancton 14
3.1 Introducción 14
3.2 Características morfométricas 14
3.3 Condiciones climáticas 15
3.3.1 Precipitaciones 15
3.3.2 Hidrología 17
Tiempo medio de residencia del agua 18
3.3.3 Vientos 20
3.4 Características fisicoquímicas 21
3.4.1 Temperatura 21
3.4.2 Transparencia del agua 22
Relación entre Zm:Zeu 24
3.4.3 Conductividad eléctrica del agua 25
3.4.4 Concentración de oxígeno 27

Oxígeno disuelto en agua 27
Oxígeno disuelto en la interfase sedimentos- agua 27
3.5 Nutrientes 28
3.5.1 Concentración de Fósforo Total 28
3.5.2 Concentración de Nitrógeno Total 30
3.5.3 Relación TN:TP 31
3.6 Variación estacional del fitoplancton 32
3.7 Interacciones más relevantes 34
3.8 Discusión 38
3.8.1 Descripción general de las lagunas de la cuenca superior del río Salado 38
3.8.2 Variación espacial 39
3.8.3 Variación estacional 41
4. Dinámica de variación estacional del zooplancton 46
4.1 Introducción 46
4.2 Variación de la abundancia y la biomasa del zooplancton 47
4.2.1 Macrozooplancton 50
Composición de los Cladóceros 54
4.2.2 Microzooplancton 57
Composición de los Rotíferos 60
4.3 Interacciones más relevantes 62
4.4 Discusión 66
4.4.1 El zooplancton de las lagunas de la cuenca superior del río Salado 66
4.4.2 Variación temporal de la estructura del zooplancton 67
Los cambios interanuales 67
Los cambios estacionales 71
4.4.3 Variación espacial de la estructura del zooplancton 73
5. Interacciones tróficas en grandes lagunas pampeanas 76
5.1 Introducción 76
5.2 Variación temporal y espacial de los peces zooplanctívoros 77
5.3 Efecto de las interacciones tróficas sobre la estructura del zooplancton 79
5.3.1 Efectos en la biomasa 79
5.3.2 Efectos en la estructura de tallas 81
5.3.3 Efectos en la composición de especies 86
5.4 Efectos de las interacciones tróficas sobre el fitoplancton y la transparencia del agua. 87

5.5 Discusión 90
5.5.1 Variación en la abundancia de los peces zooplanctívoros visuales 90
5.5.2 Efectos de las interacciones tróficas en la estructura del zooplancton 91
5.5.3 Efectos de las interacciones tróficas en el fitoplancton y la transparencia del agua 93
6. Discusión general y conclusiones 95
6.1 Relevancia de las interacciones tróficas en las grandes lagunas pampeanas 95
6.2 Estado ambiental de las lagunas de la cuenca superior del río Salado 99
Una restauración que se vislumbra como altamente compleja 100
6.3 Perspectivas 103
Bibliografía 104

1 Introducción General

1.1 Las interacciones tróficas en los ecosistemas acuáticos

La comprensión de los factores que determinan la biomasa del plancton ha sido uno de los principales objetivos de la ecología acuática desde que el debate por los problemas de eutrofización comenzara a principios de la década de los 1960s.

La eutrofización de origen antrópico es causada por usar los lagos y ríos como depositarios de los desechos urbanos, agrícolas e industriales. Numerosos trabajos han identificado al fósforo como el principal nutriente limitante en los sistemas acuáticos de agua dulce. En efecto, el contenido del fósforo total en un lago generalmente establece el límite superior que puede alcanzar la biomasa del fitoplancton (Schindler, 1977; Schindler, 1978). Pero si bien la concentración total de este nutriente puede explicar más del 80% de la variabilidad de la concentración de clorofila, la varianza residual revela que la biomasa del fitoplancton puede diferir en un orden de magnitud entre lagos con el mismo nivel de fósforo total (Andersen, 1977).

En los 1980s, las interacciones tróficas surgieron como posibles factores que explicarían la variabilidad de la biomasa del fitoplancton una vez que la concentración de nutrientes hubiera sido tenida en cuenta (Mc Queen *et al.*, 1986; Quirós 1990). A partir de entonces, los estudios en los ecosistemas acuáticos que normalmente habían focalizado su atención en los niveles inferiores del entramado trófico (Northcote, 1988), comenzaron a incluir los posibles efectos que pudieran ejercer sobre la estructura y funcionamiento de estos ecosistemas los componentes superiores de la trama trófica, es decir los peces zooplanctívoros y piscívoros.

En este marco, literalmente se rescataron trabajos que durante décadas habían pasado desapercibidos para los ecólogos acuáticos (Hrbáček *et al.*, 1961; Brooks & Dodson, 1965) y se comenzaron a plantear diversas hipótesis que buscaban dar cuenta de los efectos que los componentes del necton pudieran ejercer sobre los niveles inferiores de la estructura trófica.

Entre los planteos que alcanzaron mayor consenso figura la Size Efficiency Hypothesis (SEH) desarrollada por Brooks y Dodson (1965) a partir de la distribución del cladócero *Daphnia* en un

estudio comparativo de lagos en el sur de Nueva Inglaterra. Según plantearon estos autores, los componentes del zooplancton de mayor tamaño serían más eficientes filtradores que los de pequeña talla. De este modo, cuando la presión de predación por parte de los peces zooplanctívoros visuales fuera baja, la comunidad del zooplancton estaría integrada por las especies de mayor talla corporal, fundamentalmente los cladóceros del género *Daphnia* y los copépodos calanoideos. Bajo estas condiciones, estos grupos desplazarían competitivamente, por agotamiento de los recursos, a las especies de menor tamaño, filtradores menos eficientes.

Sin embargo, los zooplanctívoros visuales son predadores que seleccionan por tamaño. Es por ello que los filtradores más eficientes son a su vez los más susceptibles de ser predados. Por lo tanto, en condiciones de elevada presión de predación las especies de mayor talla serían eliminadas por lo peces, favoreciendo de este modo el desarrollo de los componentes del zooplancton más pequeños, como los rotíferos y los cladóceros de menor talla corporal.

Como consecuencia de lo antedicho, la predación diferencial sobre las presas de mayor tamaño generaría una relación inversa entre la talla del zooplancton y la densidad de peces zooplanctívoros. De esta manera, la estructura de tallas de la comunidad del zooplancton se vería modificada en función de la intensidad de predación (Sarvala *et al.*, 1998).

Más recientemente, Carpenter *et al.* (1985) propusieron la hipótesis de las cascadas tróficas. Este concepto sostiene que la biomasa en cada nivel trófico estaría condicionada por la predación ejercida desde el nivel trófico superior (efectos "top-down"). De esta manera, un menor número de piscívoros provocaría un aumento en la densidad de peces zooplanctívoros, este aumento generaría una disminución en la abundancia del zooplancton, que a su vez permitiría un incremento de la biomasa del fitoplancton. Es reconocido, sin embargo, que la magnitud de este incremento está condicionada por elementos "bottom-up", como la concentración de nutrientes (McQueen *et al.*, 1986; Quirós, 1990). Puede decirse entonces que los efectos "bottom-up" determinarían las biomasas de las comunidades bióticas y los efectos "top-down" las modelarían dentro de límites relativamente más estrechos (Quirós, 1998).

Asimismo, los efectos de las poblaciones de peces sobre la dinámica de la trama trófica están en gran parte determinados por el reclutamiento (Carpenter, 1988; Rudstam *et al.*, 1993), el cual presenta una enorme variabilidad temporal (LeCren, 1962). Existen por lo tanto efectos estacionales sobre la trama trófica como consecuencia de la aparición repentina durante la estación reproductiva

de una nueva cohorte (clase 0+) de peces zooplanctívoros (Mills *et al.*, 1987; Carpenter y Leavitt, 1991) o piscívoros (Post *et al.*, 1997) que pueden provocar cambios en la composición de la comunidad del zooplancton (Mills y Forney, 1983). También tienen lugar diferencias interanuales ya que el éxito de una determinada cohorte suele verse afectado por las variaciones climáticas e hidrológicas que se presentan de un año a otro. Esta variabilidad puede, a través de las cascadas tróficas, repercutir en última instancia sobre el fitoplancton y la calidad del agua (Romare *et al.*, 1999).

Por último, es menester destacar que la importancia de las interacciones tróficas en cuerpos de agua no manipulados sigue siendo causa de discusión (Crowder *et al.*, 1988; McQueen *et al.*, 1989; DeMelo *et al.*, 1992. Gliwicz, 2005) debido principalmente a la existencia de interacciones que pueden amortiguar o compensar los efectos en cascada sobre la biomasa de los distintos niveles tróficos (McQueen *et al.*, 1986; Benndorf, 1990).

1.2 Caracterización de las lagunas pampeanas

La llanura pampeana (33°-39º S, 57°-66° O) está ubicada en la región central de Argentina, posee una gran extensión superficial y suaves pendientes (Fuschini Mejía, 1994). La geomorfología de la región pampeana corresponde a un paisaje más árido que el actual. Durante el pasado geológico reciente, antiguos depósitos arenosos de origen fluvial fueron reelaborados por la acción de los vientos bajo condiciones áridas, formando campos de dunas (Malagnino 1988, Iriondo, 1999). Las alternancia de períodos climáticos secos y húmedos, llevó a un importante desarrollo de sistemas de humedales y lagos someros (lagunas) (Iriondo, 2004).

En la mayor parte de la planicie, el drenaje se encuentra pobremente desarrollado, resultando por lo tanto endorreico o arreico. Esto último sumado a las condiciones subhúmedas que imperan en la actualidad, conlleva a la producción de inundaciones periódicas de extensión espacial y prolongación en el tiempo relativamente variable (Hall *et al.* 1992).

El tipo de uso de la tierra en la región pampeana ha estado destinado fundamentalmente al agropecuario. La estepa pampeana se ha encontrado sometida al pastoreo del ganado a lo largo de los últimos cuatro siglos, pero especialmente durante el siglo pasado, ha sido objeto de la

agricultura (Vervoorst 1967; Soriano 1992). En particular, esta última actividad incrementó notablemente su intensidad durante la última década y como resultado de ello fueron modificados los patrones naturales del paisaje pampeano, de este modo los componentes de dicho paisaje fueron asilados y fragmentados en parches (Ghersa *et al.* 2002). Por otra parte, el notable incremento en el uso de fertilizantes debido a la intensificación agrícola, sumado a la natural riqueza en nutrientes de los suelos de la llanura pampeana, ha contribuido a la eutrofización de los cuerpos de agua de la región (Quirós *et al.*, 2006).

Las lagunas pampeanas son lagos de llanura, poco profundos, que no estratifican térmicamente salvo por períodos muy cortos de tiempo. Estos sistemas acuáticos pueden ser de naturaleza permanente o temporal. Muchas de las lagunas pampeanas tienen origen en procesos de deflación eólica ocurridos durante el cuaternario (Tricart 1973), pero un número importante ha sido posiblemente remoldeado por la acción fluvial.

Las lagunas pampeanas son ambientes muy poco profundos y de elevado trofismo, variando de eutróficos a hipereutróficos en función del tipo y magnitud de perturbaciones de origen antrópico que hayan sufrido (Quirós *et al.*, 2002a). Fueron caracterizadas por Quirós & Drago (1999) como lagos con tiempo de permanencia del agua y salinidad altamente variables y actualmente bajo impacto antrópico evidente que incrementa su contenido de nutrientes (Quirós *et al.* 2002a). Estos sistemas acuáticos experimentan profundos cambios en la superficie, profundidad y salinidad de sus aguas en función de los ciclos de sequía e inundación característicos del paisaje pampeano (Quirós *et al.* 2002b).

1.3 Objetivos

El principal objetivo de la presente tesis doctoral es estudiar la importancia que posee la predación por parte de los peces zooplanctívoros como factor condicionante de la estructura de la comunidad del zooplancton en la zona pelágica de los lagos muy poco profundos de la región pampeana (Capítulo 5).

Dado que a través del zooplancton estos efectos pueden repercutir en los niveles inferiores de la trama trófica, se evaluará también la influencia que pudieran ejercer los peces zooplanctívoros sobre la biomasa del fitoplancton y la transparencia del agua (Capítulo 5).

Al mismo tiempo, se analizará la dinámica de la variación estacional del zooplancton en estos sistemas acuáticos, con el objeto de discriminar cuales son las principales variables ambientales que estructuran dicha comunidad (Capítulos 3 y 4).

1.4 Hipótesis

La principal hipótesis de trabajo, siguiendo los postulados de la *Size Efficiency Hypothesis* (Brook y Dodson, 1965), es que en las lagunas con mayor abundancia de peces zooplanctívoros visuales la estructura de tallas del zooplancton debería presentar un corrimiento hacia los tamaños menores, en virtud de la predación selectiva que estos peces ejercerían sobre el zooplancton de mayor tamaño, en particular los cladóceros del género *Daphnia*.

Por otra parte se testeará también la hipótesis de las cascadas tróficas (Carpenter *et al.*, 1985), según la cual, a igual concentración de nutrientes, aquellos ambientes con mayor biomasa de peces zooplanctívoros presentarían una menor biomasa de zooplancton y consecuentemente una mayor biomasa de fitoplancton.

2 Metodología

2.1 Descripción del sitio de estudio

El estudio se llevó a cabo en las lagunas de Mar Chiquita, Gómez y Carpincho, las cuales se encuentran ubicadas en la cuenca superior del río Salado, en el noroeste de la Provincia de Buenos Aires (Figura 2.1). Las tres lagunas están interconectadas por dicho río, que constituye el principal afluente y efluente de cada una de ellas. El régimen de descargas del río Salado depende fundamentalmente de las precipitaciones en su cuenca de drenaje y el caudal promedio a la altura de la Ciudad de Junín es de 23,4 $m^3 s^{-1}$ (Gabellone *et al.* 2005). No obstante, las fluctuaciones en el tiempo son significativas en virtud de la alternancia entre períodos secos y húmedos que caracteriza a la región.

La laguna de Mar Chiquita está ubicada aguas arriba, tiene una profundidad máxima de 1,4 m y es la que posee mayor superficie, 4570 ha. A continuación, siguiendo el curso del río, se encuentra la laguna de Gómez, con una superficie de 3660 ha y una profundidad máxima de 1,9 m. Finalmente, aguas abajo, se encuentra la laguna de Carpincho, cuya superficie es de 440 ha y tiene una profundidad máxima de 1,4 m. A diferencia de la laguna de Mar Chiquita, tanto la laguna de Gómez como la laguna de Carpincho poseen presas con vertederos para regular el nivel del agua.

Las tres lagunas fueron clasificadas por Ringuelet *et al.* (1967a) como oligohalinas, y su elevada concentración de sales es debida a las características de los suelos en su cuenca de drenaje. Al igual que la mayoría de las lagunas pampeanas, estos sistemas muy poco profundos son polimícticos (Dangavs, 1976, Izaguirre y Vinocur, 1994), pudiendo presentar leves gradientes térmicos en los días calmos de verano. La relación entre la profundidad media y la profundidad máxima es de 0,79 para la laguna de Carpincho y 0,63 para la laguna de Gómez (Quirós, 2004). Estas relaciones caen dentro del rango de cubetas con forma elipsoide, que caracterizan a lagos con fondos planos (Kalff, 2002). Los cuerpos de agua con esta morfometría pueden potencialmente ser colonizados por macrófitas y es altamente probable que ese haya sido el estado característico de estos sistemas acuáticos en el pasado (Quirós, 2006). Sin embargo, estas lagunas devinieron hipertróficas por acción antrópica, fundamentalmente como consecuencia de las prácticas agrícolas intensivas y de la descarga de efluentes urbanos en su cuenca superior (Quirós, 2006). Actualmente se encuentran, por

lo tanto, en un estado de aguas turbias y el desarrollo de vegetación arraigada está restringido a las zonas litorales. Las marcrófitas predominantes son del tipo emergentes de los géneros *Typha* y *Schoenoplectus*, aunque también se produce el desarrollo estacional de macrófitas sumergidas de la especie *Potamogeton pectinatus*, conformando parches de diverso tamaño, especialmente en embarcaderos y bahías protegidos de la acción del viento.

La comunidad del zooplancton ha sido descripta previamente por Ringuelet (1965). En tal sentido cabe destacar la presencia de los cladóceros *Ceriodaphnia dubia*, *Moina micrura*, *Leydigia quadrangularis*, *Alona intermedia* y *Daphnia spinulata.*

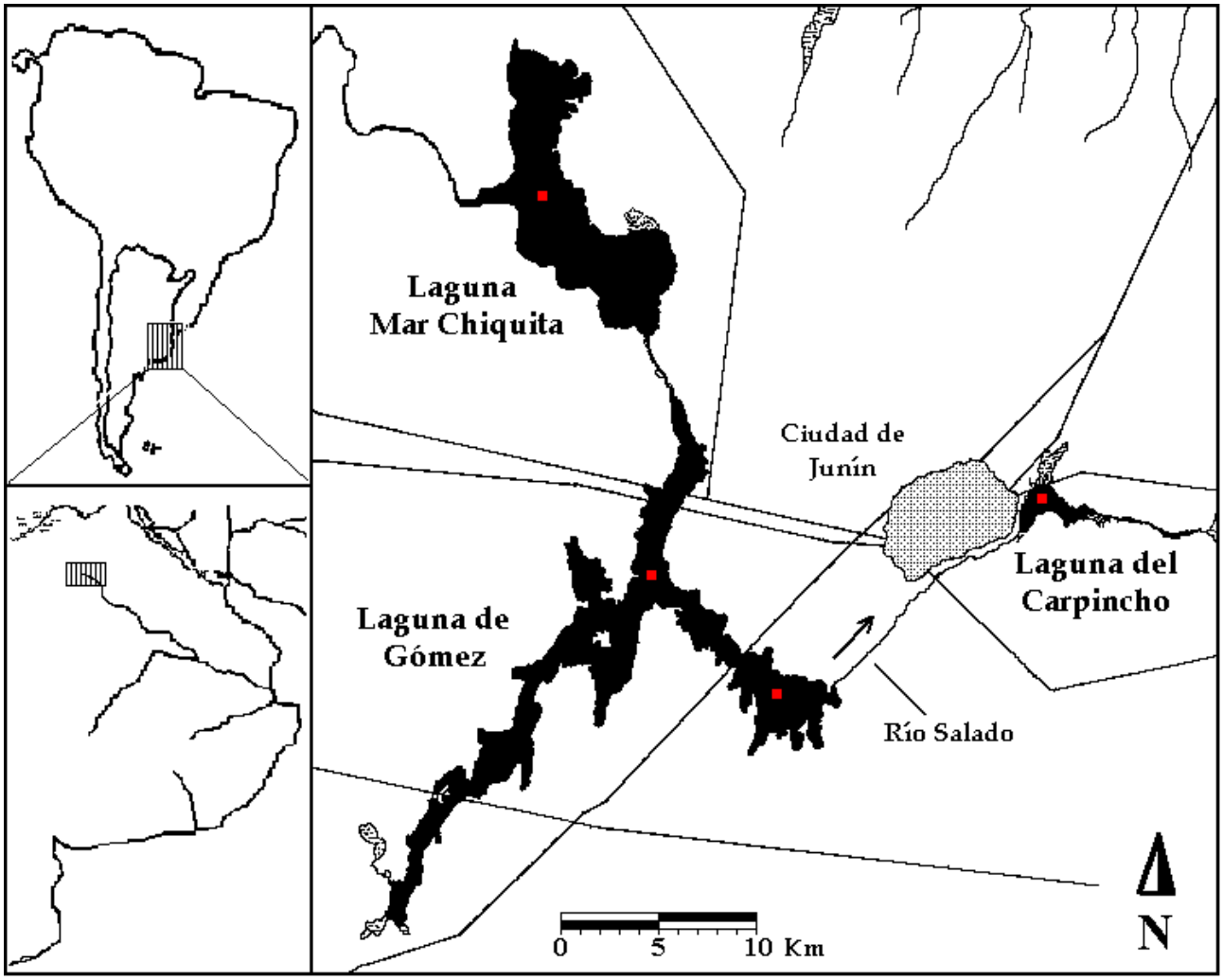

Figura 2.1. Lagunas de la cuenca superior del río Salado (■ Sitios de muestreo).

La comunidad de peces suele estar dominada principalmente por un zooplanctívoro visual, el pejerrey pampeano (*Odontesthes bonariensis*), aunque también pueden encontrarse planctívoros filtradores como el sabalito (*Cyphocharax voga*) y el bagarito (*Parapimelodus valenciennesi*). Por su parte, los piscívoros de gran porte como la tararira (*Hoplias malabaricus*) y el bagre sapo (*Rhamdia sapo*), son extremadamente escasos (Quirós *et al.*, 2002a). La única especie exótica registrada es la carpa común (*Cyprinus carpio*). Puede decirse entonces que la trama trófica está compuesta esencialmente por tres niveles, productores primarios, herbívoros y planctívoros (Quirós *et al.*, 2002a).

2.2 Trabajo de campo y análisis de laboratorio

Los muestreos se realizaron mensualmente desde diciembre de 1998 hasta marzo de 2001 en las lagunas de Gómez y Carpincho, en tanto que en la laguna de Mar Chiquita comenzaron en enero de 2000 y concluyeron en marzo de 2001. Además, entre octubre y diciembre del año 2000 se realizaron muestreos adicionales con una frecuencia quincenal.

Se estableció un sitio de muestreo en la zona pelágica de las lagunas de Mar Chiquita y Carpincho, mientras que en la laguna de Gómez, en virtud de su morfología, se seleccionaron dos sitios pelágicos, Gómez Norte (GN) y Gómez Este (GE), (ver Figura 2.1).

En todos los sitios se monitorearon y analizaron las principales variables fisicoquímicas, los niveles de nutrientes y la biomasa del fitoplancton, así como también las comunidades del zooplancton y de los peces. También fueron consideradas en este estudio las variables climáticas e hidrológicas más relevantes.

Entre septiembre del año 2001 y marzo de 2002, se realizaron mensualmente una serie de muestreos adicionales en los sitios pelágicos de las lagunas de Gómez y Carpincho. En estos muestreos se midió la transparencia del agua y se tomaron muestras de zooplancton y peces.

2.2.1 Parámetros fisicoquímicos, concentración de nutrientes y clorofila

En todo el perfil de la columna de agua se midieron cada 10 cm las siguientes variables fisicoquímicas: concentración de oxígeno disuelto, conductividad eléctrica (K_{25}) y temperatura del agua. Para ello se utilizó una sonda multiparámetro, Yellow Springs 85. Por otra parte, como estimador de la transparencia del agua se recurrió a la lectura de la profundidad del disco de Secchi (20 cm de diámetro).

Con el objeto de medir la concentración de nutrientes, se tomaron muestras de agua a una profundidad de 0,5 m. Para la estimación de la concentración de fósforo total (TP) y del nitrógeno total de Kjeldahl (NTK) se colectaron muestras de 1 litro que fueron conservadas en botellas plásticas que previamente habían sido tratadas con una solución 1N de ácido nítrico. A estas muestras, se les agregó 1 ml de ácido sulfúrico 2M y fueron almacenadas a 5 ºC para su preservación. La determinación de la concentración de TP se efectuó en el laboratorio según el método del ácido ascórbico (Golterman 1978, APHA, 1995), previa digestión con persulfato de potasio 0,37 M. La medición de la concentración de fosfatos se hizo mediante espectrofotometría, a una longitud de onda de 882 nm (APHA, 1995). Para la medición de la concentración de NTK, se realizó a las submuestras correspondientes, una digestión con H_2SO_4 10M y una solución al 10% de $CuSO_4$. La concentración de amonio resultante se determinó por lectura con electrodo de amonio (APHA 1995).

A partir de enero de 2000, también se tomaron muestras para la determinación de la concentración de nitrógeno presente como nitrato. Para ello se colectaron 0,5 litros de agua que fueron conservados en botellas plásticas que no habían recibido ningún tipo de tratamiento previo. A estas muestras se les agregó 9 ml de una solución de ácido bórico saturada y fueron preservadas a 5 ºC. La concentración de nitratos se estimó por el método del electrodo ion selectivo para nitrato (APHA 1995). Los valores de nitratos correspondientes al intervalo diciembre de 1998 y diciembre de 1999 fueron estimados a partir de la recta de regresión $N\text{-}NO_3$ - = 0,2696 K25 - 623,25 ($R^2 = 0,76$, $P < 0,01$) generada a partir de todos los pares de datos obtenidos en los muestreos realizados entre enero de 2000 y marzo de 2001. La concentración de nitrógeno total (TN) fue estimada como la suma de las concentraciones de NTK y nitratos.

La concentración de clorofila fue utilizada como un estimador de la biomasa del fitoplancton. A partir de enero de 2000, se filtró en el campo una muestra de agua -colectada a 0.4 m de

profundidad- a través de una membrana Whatman GF/F (0,7 μm de poro). Las membranas fueron conservadas hasta el momento de la extracción en papel de aluminio para evitar la acción de la luz y se mantuvieron a 5°C en un envase cerrado herméticamente con silicagel, a fin de preservarlas de la humedad. La extracción se realizó con 10 ml de solución 2:1 (v:v) de cloroformo-metanol en oscuridad y a 5°C, durante un período de tiempo no menor de 48 horas. La concentración de clorofila se obtuvo a partir de la lectura en espectrofotómetro UV-visible a 665 nm. (Wood, 1985).

2.2.2 Zooplancton

Los muestreos de zooplancton se efectuaron al mediodía mediante barridos verticales de la columna de agua en la zona pelágica de cada laguna. Las muestras se obtuvieron con redes cónicas (14 cm de diámetro) de 69 μm y fueron inmediatamente conservadas en una solución de sacarosa y formalina al 4% (Haney y Hall, 1973).

En el laboratorio, los componentes del macrozooplancton (Cladocera, Calanoida y Cyclopoida) fueron contados y medidos bajo lupa binocular utilizando una cámara de Bogorov de 5 ml, en tanto que los componentes del microzooplancton (Nauplius y Rotifera) se contaron y midieron en un microscopio utilizando para ello una cámara de Sedgwick-Rafter de 1 ml. En todos los casos los conteos se realizaron por triplicado y siempre que fue posible se midieron 100 individuos de cada grupo (Cladocera, Calanoida, Cyclopoida, Nauplius y Rotifera). Para cada individuo medido se calculó la biomasa como peso seco a partir de tablas de regresión talla-biomasa específicas (Dumont *et al.*, 1975; Bottrell *et al.*, 1976). Para una laguna determinada, la biomasa de cada grupo se computó como la multiplicación de la concentración de individuos por la biomasa promedio de los ejemplares medidos. Los cladóceros y los rotíferos fueron determinados taxonómicamente hasta el nivel de género y, cuando fue posible, hasta el nivel de especie.

2.2.3 Peces

La abundancia de los peces zooplanctívoros en la zona pelágica se estimó a partir de las capturas de dos baterías experimentales de redes de enmalle de 1,4 metros de altura y 100 metros de longitud cada una. Cada tren utilizado estaba compuesto por paños de 10 metros de diferente tamaño de malla estirada (30, 42, 50, 60, 70, 80, 105, 120, 150 y 170 mm). Las redes fueron caladas en la zona pelágica al atardecer y se dejaron por períodos de tiempo que fluctuaron según la época del año entre 2 y 12 horas. Para el cálculo de la captura por unidad de esfuerzo (CPUE) se consideró la

suma de las capturas de ambas redes, estandarizadas a un esfuerzo de 1 hora. Todos los ejemplares capturados fueron inmediatamente identificados a nivel de especie, medidos con un ictiómetro (largo estándar, 0,5 cm de precisión) y pesados con una balanza digital (0,1 g de precisión). En virtud de que en las lagunas del estudio el único zooplanctívoro visual fue el pejerrey y dado que esta especie ha sido descripta como zooplanctívora estricta sólo durante los primeros estadios de vida (Ringuelet *et al.*, 1967b), se utilizó como estimador de la densidad de peces zooplanctívoros las CPUE de pejerrey en el paño de menor tamaño, es decir el de 30 mm. Las capturas de este paño estuvieron compuestas por ejemplares de pejerrey pertenecientes fundamentalmente a la cohorte 1+.

2.2.4 Características climáticas e hidrológicas

Los datos de temperatura del aire, velocidad máxima y media diaria del viento y precipitación pluvial para el período entre diciembre de 1998 y marzo de 2002, fueron suministrados por la estación meteorológica del Aeródromo de la Ciudad de Junín.

Los valores del caudal del río Salado entre diciembre de 1998 y marzo de 2002 provienen de los registros mensuales realizados por el Departamento de Hidrología de la Provincia de Buenos Aires. Estas mediciones se realizaron en el puente de la RN 7, entre las lagunas de Gómez y Carpincho y representan el total del volumen de entrada para la laguna de Carpincho y el total del volumen de salida para la laguna de Gómez. El río Salado es el principal afluente de todos los cuerpos de agua estudiados y los aportes de otros pequeños sistemas lóticos pueden ser considerados despreciables.

El tiempo medio de permanencia del agua (Tw) fue calculado a partir del volumen correspondiente de cada laguna y las mediciones del caudal ya descriptas. El volumen para cada mes se obtuvo como el producto de la superficie y la profundidad media. En tanto que las superficies fueron obtenidas a partir de la información ya existente (Quirós, 1990), la profundidad media fue estimada mediante la curva de regresión de Quirós (2006) para lagunas pampeanas entre la profundidad media y la máxima. Para tal fin, se utilizaron las mediciones mensuales de profundidad máxima obtenidas durante los muestreos.

2.3 Análisis de la información

2.3.1 Análisis estadísticos

Con el objeto de constatar diferencias espaciales y temporales, se realizaron test t de medias pareadas, tanto para las distintas variables ambientales como para la abundancia y biomasa de los componentes bióticos incluidos en el estudio. Con el fin de satisfacer los supuestos de normalidad y homocedacia, en los casos en que fue necesario, se aplicó la transformaron logarítmica: log (x+1).

2.3.2 Correlaciones

El coeficiente de correlación de Pearson se encuentra fuertemente influido por la existencia de outliers, es por ello que cuando esta situación se presenta es recomendable utilizar el método no paramétrico, es decir el coeficiente de correlación de Spearman (Hintze, 1998). Este último método brinda una buena medida de la asociación entre dos variables, no sólo ante la presencia de outliers, sino también cuando los datos no son normales o no hay linealidad entre las variables estudiadas. Un estudio preliminar de los datos reveló la existencia de outliers en algunas de las variables analizadas como consecuencia de las pronunciadas fluctuaciones ambientales registradas a lo largo del período de muestreo. Es por ello que se decidió utilizar el coeficiente de correlación de Spearman.

Se consideró que la asociación entre dos variables era significativa cuando $p \leq 0,05$. Sólo fueron tomadas como relevantes aquellas correlaciones significativas cuyo $|r|$ fuera mayor a 0,5, ya que de este modo en una eventual regresión de y en x, al menos el 25% de la variación observada sería explicada por el modelo.

2.3.3 Explicación y definición de ciertas variables utilizadas

Relación entre la profundidad media y la profundidad de la zona eufótica (Zm:Zeu):

Se utilizó como estimador de la penetración de la luz el cociente entre la profundidad media y la profundidad de la zona eufótica (Zm:Zeu) propuesto por Reynolds & Walsby (1975). Cuando este

cociente adquiere valores menores a la unidad, indica que la luz penetra toda la columna de agua y alcanza los sedimentos, por el contrario cuanto mayor sea el valor del cociente menor será la penetración de la luz. Por lo tanto, la relación Zm:Zeu constituye un buen indicador de la capacidad de un cuerpo de agua de ser colonizado por las macrófitas (Quirós 1990). En efecto, la probabilidad de que una laguna presente macrófitas arraigadas aumenta cuando la relación Zm:Zeu es menor o cercana a uno, en virtud de que la falta de energía lumínica en los sedimentos dejaría de ser un factor limitante.

Resultados

3. Dinámica estacional de las variables ambientales y del fitoplancton

3.1 Introducción

Uno de los objetivos de esta tesis es profundizar en los conocimientos de la dinámica estacional e interanual de los componentes del zooplancton de las lagunas pampeanas, discriminando cuáles son las principales variables que determinan su variación en el tiempo. En el presente capítulo se analizan los principales factores abióticos y el fitoplancton, reservando para el siguiente el estudio del zooplancton.

La relativamente prolongada duración del relevamiento de campo llevada a cabo en este estudio, en combinación con una frecuencia mensual de los muestreos, aporta información novedosa y de enorme valor a los conocimientos limnológicos de la región pampeana. Estudios de este tipo, de rutina en países de Europa y Norteamérica, lamentablemente son excepcionales en nuestro país. Asimismo, los sistemas acuáticos que forman parte de esta investigación han sido profundamente modificados en los últimos años en virtud de las obras realizadas en el marco del Plan Maestro del río Salado, la información de la variación estacional e interanual de los componentes bióticos y abióticos, presentadas en este capítulo y el siguiente, queda como base de comparación para futuros emprendimientos en donde se desee analizar los efectos que la implementación del mencionado plan pueda tener sobre los sistemas lénticos de la cuenca superior del río Salado.

3.2 Características morfométricas

En la Tabla 3.1 se resumen las principales variables morfométricas de los cuatro sitios de estudio, presentando los valores medios y el rango de variación de aquellos parámetros que fueron monitoreados mensualmente. Todos los sitios tuvieron profundidades relativamente bajas, las que no superaron nunca los 3,5 m. Sin embargo, estos sistemas acuáticos presentaron diferencias

notables en su superficie y concomitantemente tanto la longitud máxima efectiva (LME) como el Tw variaron marcadamente de un sitio al otro.

Tabla 3.1 Valor medio y rango de variación de las principales variables morfométricas de cada una de las lagunas a lo largo del estudio. Tw: Tiempo medio de residencia del agua, LME: Longitud máxima efectiva.

Laguna	Mar Chiquita	Gómez Norte	Gómez Este	Carpincho
Profundidad (m)	1,4 (0,6 - 2,0)	1,9 (1,6 - 3,3)	1,9 (1,4 - 3,0)	1,4 (1,1 – 1,7)
Superficie (ha)	4570	3660*	3660*	440
Tw (días)	55,5 (9,5 - 444)	56,1* (2,9 - 829)	56,1* (2,9 - 829)	6,1 (0,2 - 88)
LME (km)	10	7,2	2,8	1,9

* Para ambos sitios de la laguna de Gómez se presentan la superficie y el Tw correspondientes a la laguna como un todo.

3.3 Condiciones climáticas

3.3.1 Precipitaciones

Durante los tres años analizados, las precipitaciones fueron mayores entre fines del verano y principios del otoño, en tanto que la época de menor abundancia de lluvias correspondió a los meses de invierno, fundamentalmente junio y julio. Este patrón estacional es, a grandes rasgos, coincidente con la variación estacional promedio de los últimos cien años (Figura 3.1).

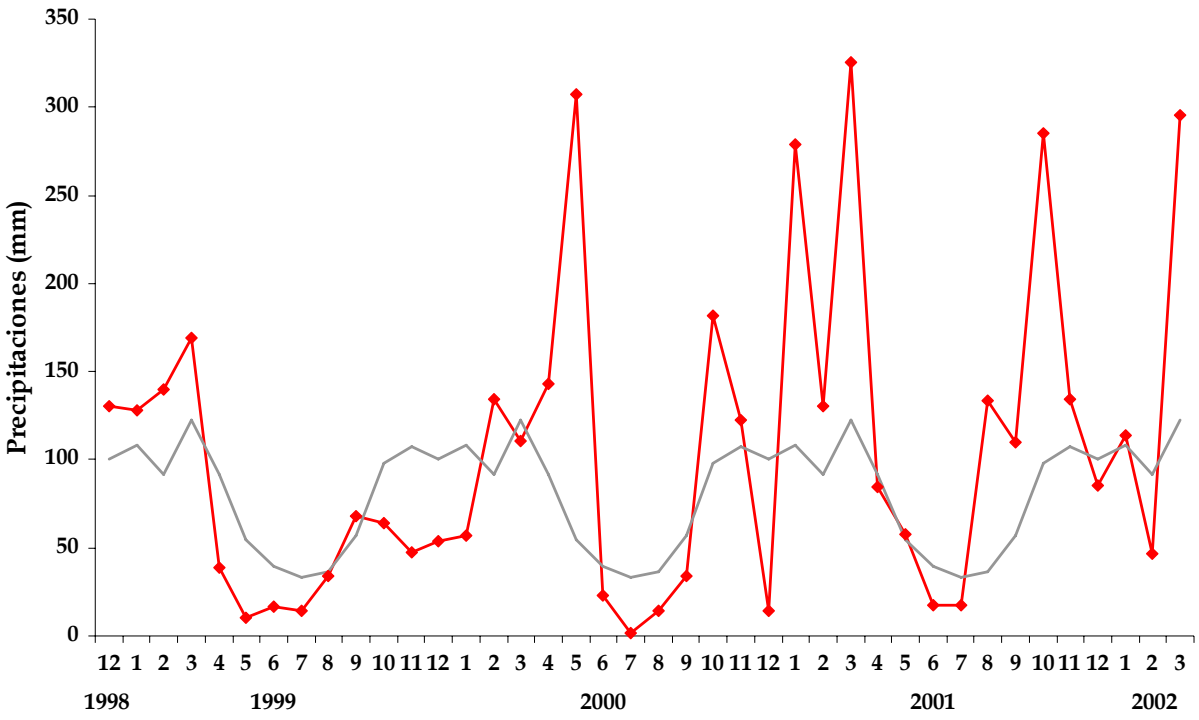

Figura 3.1. Variación de las precipitaciones totales mensuales entre diciembre de 1998 y marzo de 2002 (línea roja). Promedio de las precipitaciones totales mensuales de los últimos cien años (línea gris). Los datos fueron registrados en la estación meteorológica del Aeródromo de la Ciudad de Junín.

La precipitación total durante el primer año de estudio estuvo acorde con el promedio anual de la región (Tabla 3.2), sin embargo, su distribución mostró claras divergencias con el patrón estacional histórico. Efectivamente, se registró un leve exceso de lluvias entre diciembre de 1998 y marzo de 1999, mientras que hubo un marcado déficit de precipitaciones entre octubre de 1999 y enero de 2000 (Figura 3.1). Tanto el año 2000 y más notablemente el año 2001, estuvieron caracterizados por un importante exceso hídrico, con precipitaciones anuales superiores al promedio (Tabla 3.2). Esta circunstancia determinó marcadas condiciones de inundación en la cuenca del río Salado como se verá en el siguiente punto. En el año 2000, el incremento de las precipitaciones se registró fundamentalmente durante el otoño y en menor medida en la primavera, observándose en el período invernal muy bajos registros pluviométricos. Durante el año 2001, se observaron excedentes en el nivel de precipitaciones tanto durante el verano como durante la primavera (Tabla 3.2 y Figura 3.1).

Tabla 3.2	Precipitaciones totales para los tres años de muestreos y discriminadas por estación. La media histórica está basada en el promedio de los últimos cien años.				
Año	Anual	Verano	Otoño	Invierno	Primavera
1999	913	437	65	116	165
2000	1143	302	473	49	319
2001	1695	735	160	261	505
Media Histórica	**938**	**322**	**185**	**126**	**305**

3.3.2 Hidrología

La variación temporal del caudal del río Salado a la altura de la ciudad de Junín desde diciembre de 1998 hasta el mes de marzo de 2002 se presenta en la Figura 3.2. A lo largo de estos tres años de registros mensuales, es posible observar la marcada variación, tanto estacional como interanual, que poseen las descargas de dicho río.

Los cuatro veranos comprendidos dentro del intervalo de tiempo en que duró el estudio presentaron características hidrológicas contrastantes. En el primer año, verano de 1999, el caudal del río Salado estuvo dentro de los valores históricos promedio para dicha estación (10,2 $m^3 s^{-1}$). Por el contrario, a lo largo del verano de 2000 se presentaron condiciones de sequía que se evidenciaron en un progresivo descenso de las descargas del río, las que alcanzaron su valor mínimo en el mes de marzo de ese año. Durante los veranos de 2001 y 2002 los caudales del río Salado fueron claramente superiores tanto si son comparados con los de años previos como con los registros históricos.

Por otra parte, el río Salado presentó un evidente patrón estacional en su régimen de descarga que se mantuvo aún dentro de la variación interanual descripta previamente. En efecto, ya sea que los años hayan sido secos, normales o húmedos, los caudales durante el invierno fueron siempre superiores a los registrados durante el verano. En el otoño y la primavera por lo general se observaron niveles intermedios (Figura 3.2).

Es posible reconocer entonces, desde el punto de vista hidrológico, tres períodos claramente definidos. El primero comprende desde el inicio de los muestreos, en diciembre de 1998, hasta diciembre de 1999. Los caudales del río Salado durante este lapso de tiempo pueden ser

considerados similares a los registros históricos. El segundo período abarca sólo el verano de 2000 en el que predominaron condiciones de sequía y por ende las descargas del río Salado alcanzaron sus valores mínimos. El último período se extiende desde abril de 2000 hasta el final del muestreo en marzo de 2002. Durante estos casi dos años, las elevadas precipitaciones determinaron condiciones de inundación, con caudales muy superiores a los registrados en los años previos. En noviembre de 2001 se observó el registro máximo con 280 m^3 s^{-1}

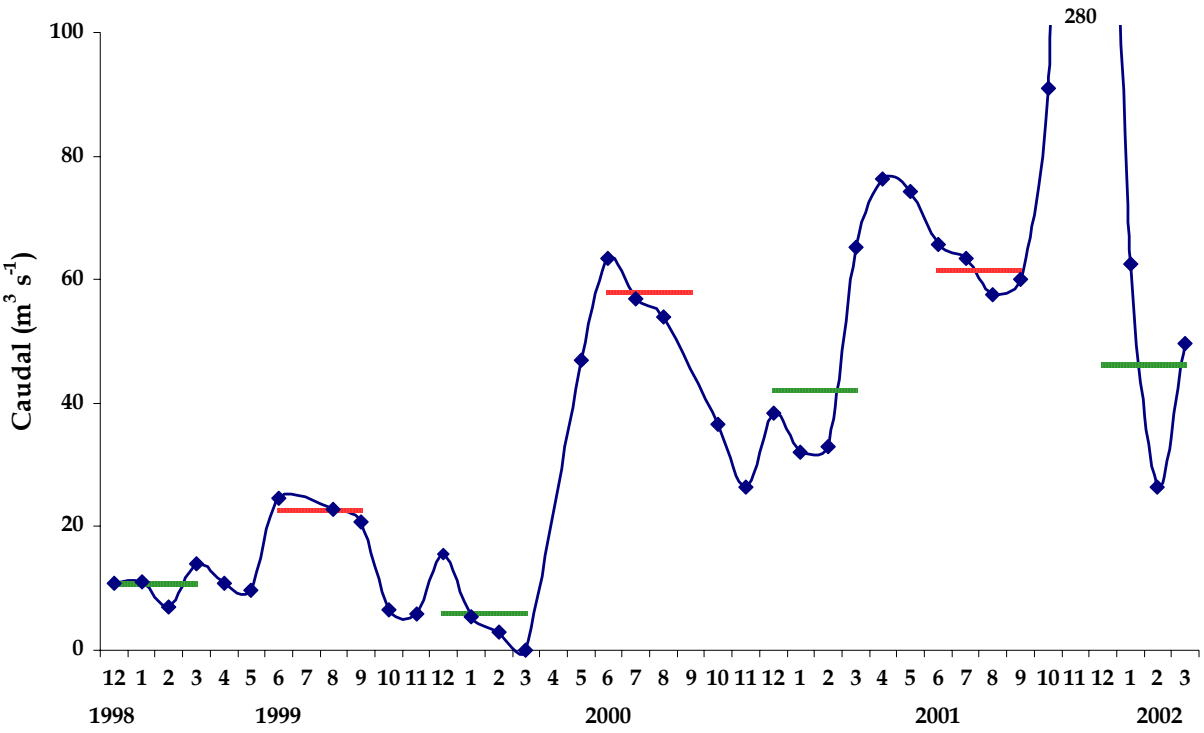

Figura 3.2. Variación del caudal del río Salado entre las lagunas de Gómez y de Carpincho, desde diciembre de 1998 hasta marzo de 2002 (línea azul). Promedio del caudal durante los meses de verano (líneas verdes) y de invierno (líneas rojas).

Tiempo medio de residencia del agua

Por definición el Tw está inversamente correlacionado con el caudal y en virtud de que el río Salado es el único afluente de relevancia para todas las lagunas estudiadas, resulta evidente la variación inversa que los Tw presentaron respecto del patrón de descarga de dicho río ($r = -0,98$, $p < 0,0001$ para todos los sitios). De este modo, los Tw en todas las lagunas alcanzaron valores mínimos cuando prevalecieron condiciones de inundación a partir de mayo del año 2000, mientras que los valores máximos se observaron durante el período seco en el verano de 2000. En el transcurso del año 1999 los Tw fueron intermedios (Figura 3.3).

Además de depender del caudal, los Tw dependen también del volumen de agua del sistema analizado. Es por ello que no sorprende que los mayores tiempos medios de permanencia se hayan observado para las lagunas de Mar Chiquita y Gómez, que son las que presentaron mayor superficie y profundidad, en tanto que los menores Tw se registraron para la laguna de Carpincho, que tuvo características morfométricas opuestas (Tabla 3.1).

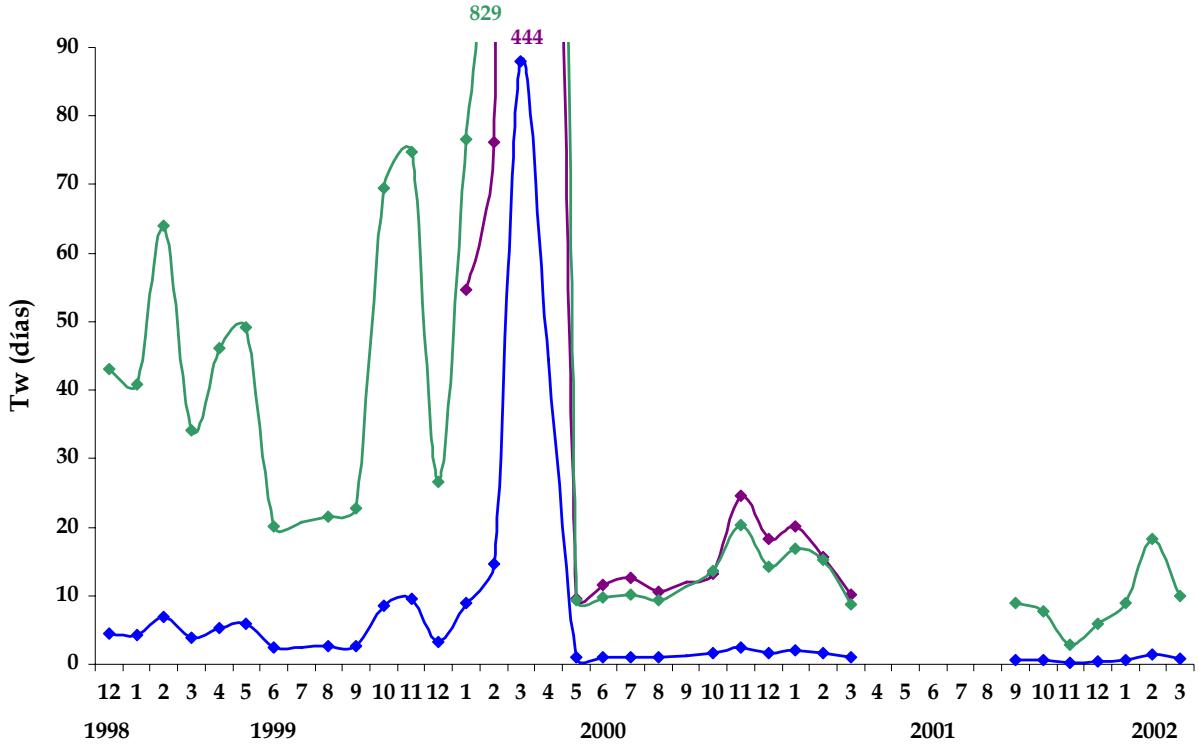

Figura 3.3. Variación del tiempo de residencia el agua, desde diciembre de 1998 hasta marzo de 2002. Laguna de Mar Chiquita (línea violeta), laguna de Gómez (línea verde), laguna de Carpincho (línea azul). No hay registros para el período entre abril y agosto de 2001.

Como era de prever para lagos poco profundos, los Tw fueron relativamente bajos, con valores que casi nunca excedieron los 80 días, salvo por el período extremadamente seco del verano de 2000. Aún así, no deja de ser destacable la muy elevada tasa de renovación del agua correspondiente a los períodos húmedos, siendo la laguna del Carpincho el ejemplo más dramático con valores de Tw tan bajos como 0,2 días, registrado en la primavera de 2001 (Tabla 3.1).

3.3.3 Vientos

Los promedios mensuales de las velocidades media y máxima diarias del viento se presentan en la Figura 3.4. El patrón estacional fue el mismo en todos los años. Las mayores intensidades de viento se registraron a fines del invierno, más específicamente en los meses de agosto y septiembre, con promedios mensuales de velocidad media diaria mayores 15 km h^{-1}. Asimismo, a lo largo de la primavera y el verano la velocidad del viento disminuyó paulatinamente hasta alcanzar los valores más bajos durante el otoño, con promedios mensuales para velocidad media diaria cercanos a los 10 km h^{-1}.

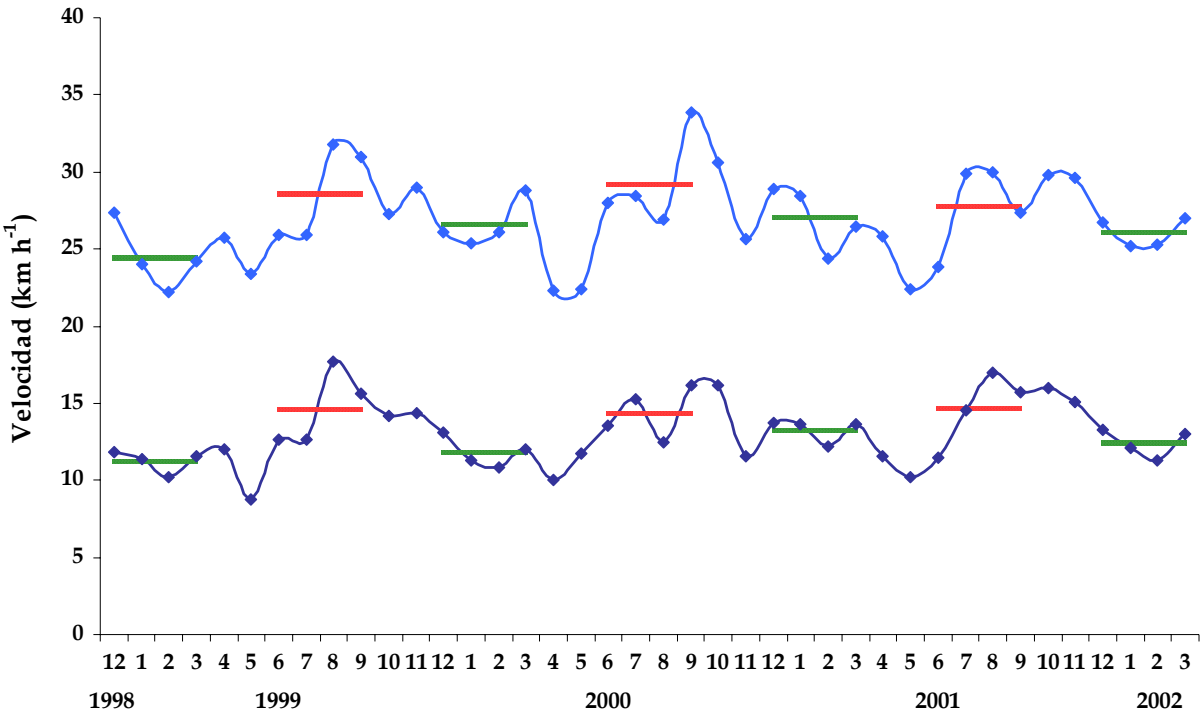

Figura 3.4. Variación de la intensidad del viento entre diciembre de 1998 y marzo de 2002. Promedio mensual de la velocidad media diaria (línea azul oscuro). Promedio mensual de la velocidad máxima diaria (línea azul claro). Promedios de los meses de verano (líneas verdes) y de invierno (líneas rojas).

El patrón descripto es más acentuado cuando se analizan las velocidades máximas, las que presentaron un rango de variación estacional de más de 10 km h^{-1}. En este caso las medias mensuales para primavera fueron superiores a los 30 km h^{-1}, en tanto que a fines del otoño los promedios mensuales fueron cercanos a los 22 km h^{-1}.

3.4 Características fisicoquímicas

Los valores medios y el rango de variación de las principales variables abióticas y de la concentración de *clorofila a* de cada sitio, se presentan en la Tabla 3.3.

Tabla 3.3 Valor medio y rango de variación de las principales variables abióticas y de la concentración de clorofila a en cada una de las lagunas a lo largo del estudio. LDS: Lectura del disco de Secchi, TP: Fósforo Total, TN: Nitrógeno Total.

Laguna	Mar Chiquita	Gómez Norte	Gómez Este	Carpincho
Temperatura (Cº)	19,5 (7,2 - 30,0)	19,3 (8,7 - 28,1)	18,9 (6,4 - 29,6)	19,2 (5,4 - 28,0)
LDS (cm)	10,9 (2,5 - 17,5)	15,7 (4,0 - 33,3)	19,7 (8,0 - 50,0)	19,1 (2,0 - 50,0)
Conductividad ($\mu S\ cm^{-1}$)	4618 (2019 - 9800)	5119 (2347 - 8840)	4869 (2719 - 8510)	4604 (2719 - 7530)
TP ($\mu g\ l^{-1}$)	1162 (725 - 1855)	974 (420 - 1580)	902 (390 - 1475)	915 (380 - 1775)
TN ($\mu g\ l^{-1}$)	5942 (2055 - 13605)	6500 (2235 - 13169)	5704 (3005 - 9810)	5205 (2725 - 9330)
Clorofila a ($\mu g\ l^{-1}$)	151 (28 - 380)	113 (58 – 293)	85 (29 - 176)	103 (32 - 348)

3.4.1 Temperatura

La variación de la temperatura del agua en todas las lagunas estuvo altamente correlacionada con la temperatura del aire ($r = 0,95$, $p < 0,0001$ en todos los sitios) y por ende las máximas temperaturas se observaron en los veranos mientras que las mínimas se presentaron durante los meses de invierno (Figura 3.5). En todos los sitios se observó a la largo del período de estudio un amplio rango de variación térmica de más de 20 ºC. Los mínimos se presentaron en los meses de junio y julio con valores que según la laguna variaron entre 5,4 y 8,7 ºC. En tanto que, las temperaturas más elevadas se observaron en los meses de enero y febrero con registros de entre 28 y 30 ºC según la laguna (Tabla 3.3).

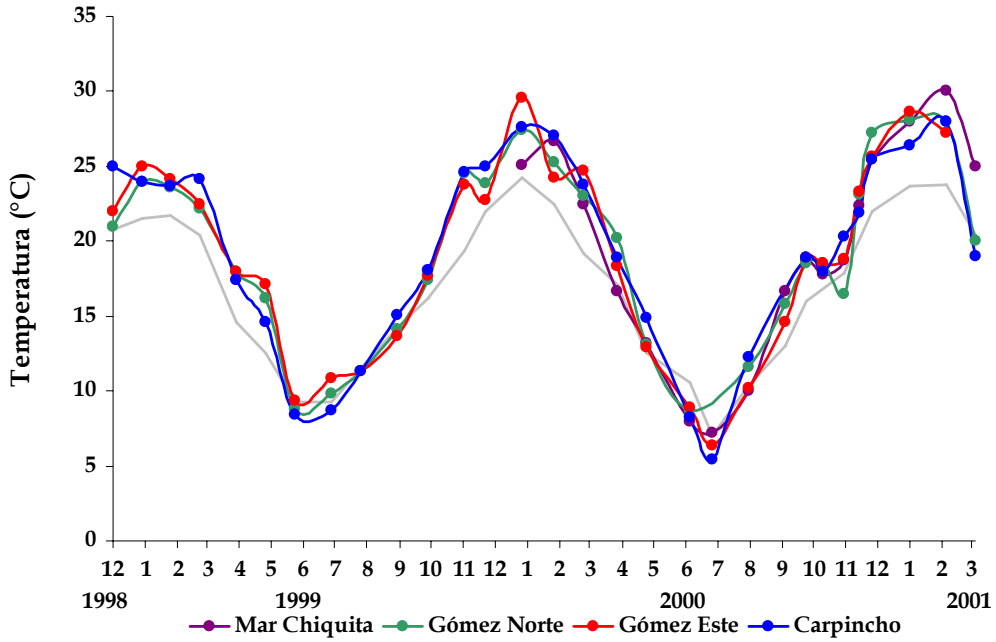

Figura 3.5. Variación de la temperatura del agua en las distintas lagunas entre diciembre de 1998 hasta marzo de 2001. Variación de la temperatura media diaria del aire medida en la estación meteorológica del Aeródromo de la Ciudad de Junín (línea gris).

A pesar de las diferencias morfométricas entre las distintas lagunas, la temperatura del agua para un determinado momento del año fue similar en todas ellas (Figura 3.5). Este último hecho se justifica si se considera que todas las lagunas están dentro de la misma región, separadas entre sí por no más de 30 km de distancia y por lo tanto están sometidas a similares condiciones climáticas. Por otra parte, las lagunas se encuentran interconectadas por el río Salado y en consecuencia era esperable cierta homogeneidad en sus características fisicoquímicas.

3.4.2 Transparencia del agua

Todas las lagunas del estudio pueden ser consideradas altamente turbias, en virtud de que a lo largo de los 3 años de monitoreos la LDS nunca superó los 50 cm. de profundidad en ninguna de ellas (Tabla 3.3).

A excepción de la laguna Mar Chiquita, los otros tres sistemas acuáticos presentaron el mismo patrón de variación estacional en la transparencia del agua (Figura 3.6). Las máximas LDS se observaron durante los meses de verano, con profundidades que por lo general fluctuaron entre los 20 y los 50 cm. En cada verano, los valores de las LDS incrementaron gradualmente hasta alcanzar

los mayores registros durante los meses de febrero o marzo, dependiendo del año y la laguna. A partir de dicho máximo, las LDS disminuyeron de manera continua hasta presentar los valores más bajos entre los meses de junio y octubre. Durante estos períodos anuales de mayor turbidez, los valores de las LDS oscilaron entre los 5 y los 15 cm. En octubre de 2000, se observó en Carpincho y Mar Chiquita las peores condiciones de transparencia con LDS de tan sólo 2 y 2,5 cm. respectivamente (Tabla 3.3). El mencionado incremento anual de la transparencia durante los meses de verano, no fue observado en ninguna de las lagunas en el año 2002. En dicho año, las LDS presentaron valores muy bajos, que variaron entre los 10 y los 15 cm (Figura 3.6).

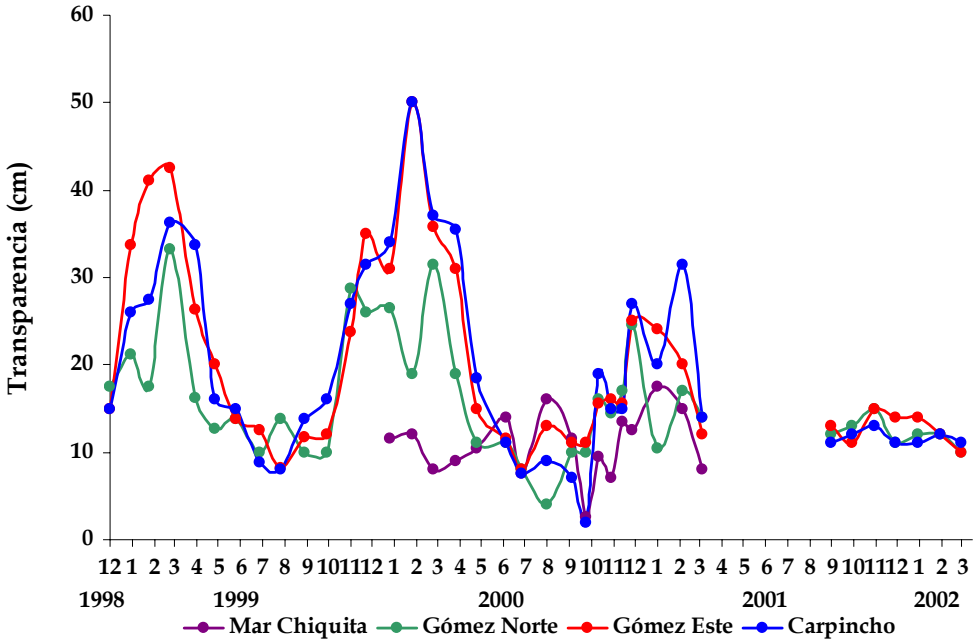

Figura 3.6. Variación de la transparencia del agua, medida como LDS, para las distintas lagunas desde diciembre de 1998 hasta marzo de 2002. No hay registros para el período entre abril y agosto de 2001.

Para una laguna dada, las fluctuaciones en las LDS fueron mayores durante las etapas de aguas más claras que durante los períodos de mayor turbidez (Figura 3.6).

Como se refirió previamente, la laguna Mar Chiquita presentó un patrón de variación estacional diferente al encontrado en los otros tres sitios de estudio. El incremento estacional en la transparencia del agua durante el período estival no fue observado en Mar Chiquita (Figura 3.6), de hecho, a lo largo de todo el espacio de tiempo en que dicha laguna fue monitoreada, las LDS nunca superaron los 20 cm. de profundidad (Tabla 3.3).

En una comparación espacial, las LDS presentaron marcadas diferencias entre los sitios durante los veranos. Por el contrario, para los meses de invierno, se observó un patrón espacial más homogéneo (Figura 3.6). Considerando todo el período de estudio, la laguna de Mar Chiquita fue la más turbia del conjunto (test de t pareado $p < 0,05$), seguida por la laguna de GN (test de t pareado $p < 0,05$), en tanto que no se encontraron diferencias entre GE y Carpincho (Tabla 3.3).

Relación entre Zm:Zeu

En la Figura 3.7 se presenta la variación de la relación entre la profundidad media y la profundidad de la zona eufótica. Se observa que para prácticamente todo el período de muestreo, dicha relación estuvo por encima de uno. Los valores más elevados se registraron durante el invierno, en consonancia con el aumento de la turbidez durante dicho período. En los períodos de aguas más claras, durante los veranos, se observó que el cociente Zm:Zeu se aproximó a la unidad. El verano de 2000 fue el único momento en que la relación entre la profundidad media y la profundidad de la zona eufótica fue levemente menor a uno. Esta situación se observó durante 4 meses consecutivos, entre enero y abril del año 2000, para la laguna de Carpincho y en febrero de dicho año para la laguna de Gómez Este.

En virtud de su menor profundidad y mayor transparencia, por lo general, la laguna de Carpincho presentó los valores más bajos de la relación Zm:Zeu. La laguna de Gómez Norte, al presentar características opuestas, es decir, mayor profundidad y turbidez, fue la que presentó valores de dicho cociente más elevados. La laguna de Mar Chiquita evidenció un patrón más complejo, ya que si bien fue la laguna más turbia, también fue la laguna que presentó mayor variación en su profundidad media, debido a que su descarga no se encuentra regulada por presas con vertederos como en el caso de las lagunas de Gómez y de Carpincho. Por lo tanto, el índice Zm:Zeu para Mar Chiquita fluctuó considerablemente en función de la variaciones estacionales e interanuales en las condiciones hidrológicas del sistema.

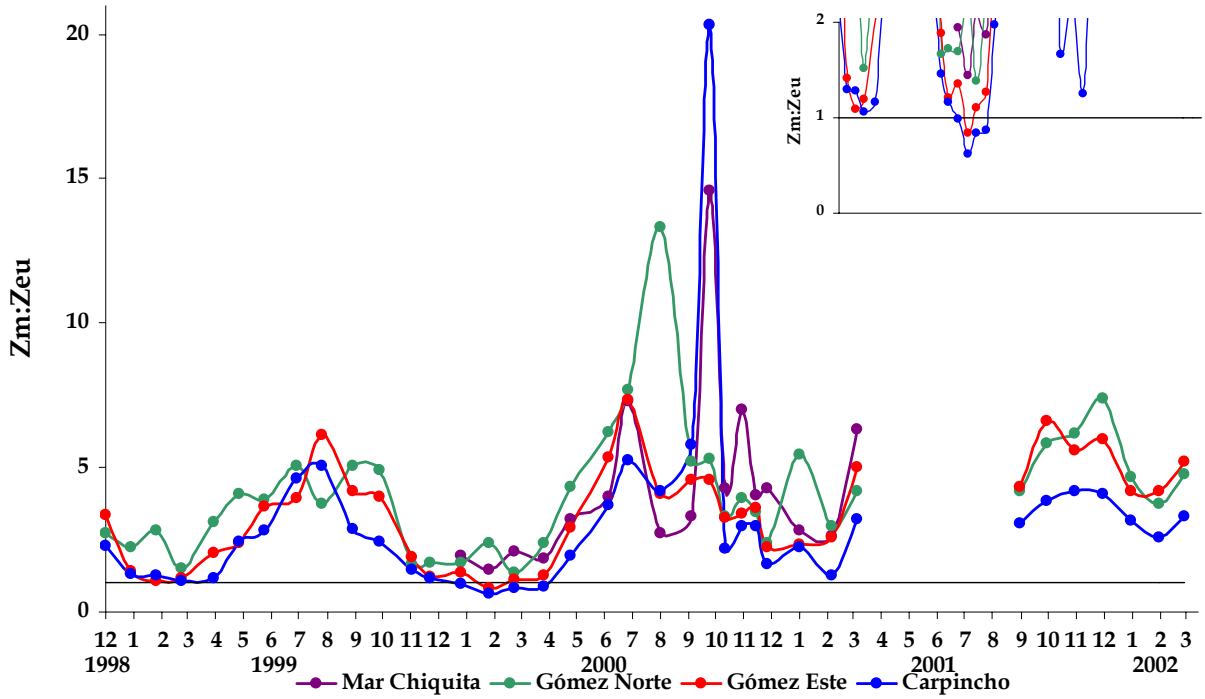

Figura 3.7. Variación de la relación entre la profundidad media y la profundidad de la zona eufótica, para las distintas lagunas entre diciembre de 1998 y marzo de 2002. No hay registros para el período entre abril y agosto de 2001. La línea horizontal marca el límite donde el cociente es igual a 1. En el extremo superior derecho se presenta el detalle de los puntos que se encuentran cercanos a 1.

3.4.3 Conductividad eléctrica del agua

Los registros de conductividad eléctrica del agua fueron elevados en todas las lagunas a lo largo del período de monitoreo. En efecto, los valores medios para cada sitio se encontraron entre 4604 µS cm^{-1} para la laguna del Carpincho y 5119 µS cm^{-1} para la laguna de Gómez Norte (Tabla 3.3). Hubo sin embargo una marcada variación temporal, la que determinó para todas las lagunas estudiadas un amplio rango de variación en sus conductividades eléctricas. Los valores máximos se registraron al final del período de sequía del verano de 2000, durante los meses de abril y mayo, mientras que la máxima dilución tuvo lugar un par de meses más tarde, en el pico de inundación que se presentó durante el lapso junio-julio del mismo año. Resulta notable, por lo tanto, el brusco cambio de condiciones osmóticas que tuvo lugar en un intervalo de tiempo de tan sólo cuatro meses, entre marzo y julio del año 2000. En efecto, en dicho lapso de tiempo se registró una disminución de cuatro veces en los valores de conductividad eléctrica del agua en todos los sitios.

La mencionada dilución comenzó en el mes de mayo de 2000 por la cabecera del sistema, afectando drásticamente la conductividad eléctrica del agua en la laguna de Mar Chiquita y en menor medida en la laguna de Gómez Norte (Figura 3.8). Mientras que un mes más tarde, la disminución de la conductividad se registraba también en los dos sitios ubicados aguas abajo, Gómez Este y Carpincho.

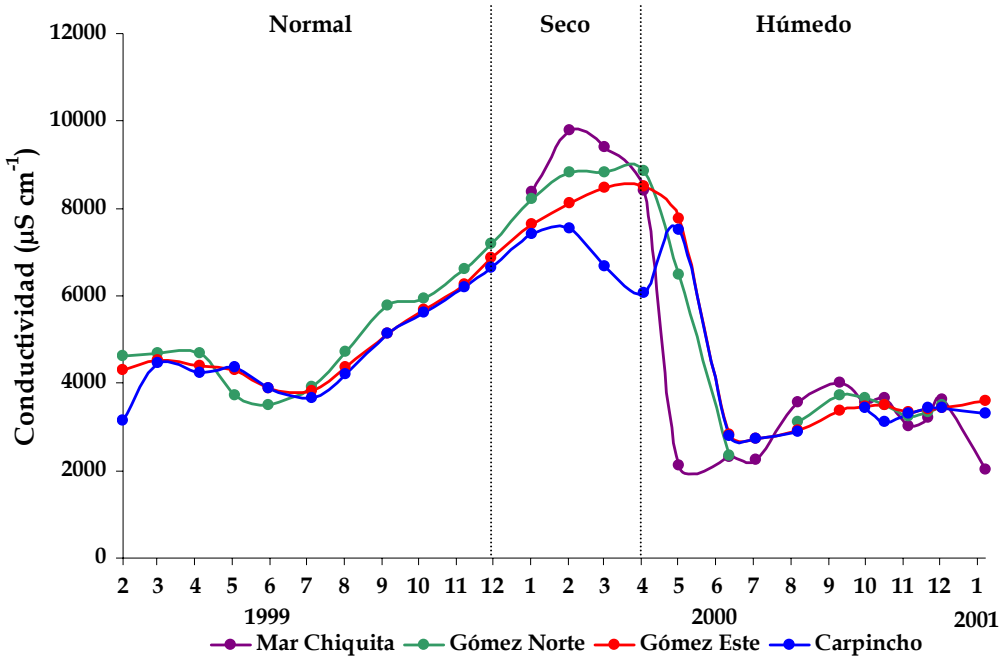

Figura 3.8. Variación de la conductividad eléctrica del agua para las distintas lagunas desde diciembre de 1998 hasta marzo de 2001. Se resaltan los períodos con diferentes situaciones hidrológicas.

A excepción del intervalo de tiempo comprendido entre los meses de enero y mayo de 2000, no hubo diferencias significativas en la conductividad eléctrica del agua entre las distintas lagunas. Efectivamente, en los intervalos de febrero a diciembre de 1999 y de junio de 2000 a enero de 2001, las diferentes lagunas presentaron prácticamente los mismos valores de conductividad eléctrica del agua. Por el contrario, en el lapso comprendido entre el verano y el otoño del año 2000, durante la última etapa del período seco, se presentó un claro gradiente salino a lo largo de la cuenca del río Salado, con una marcada disminución de la conductividad eléctrica del agua río abajo. Por lo tanto, durante este período, los máximos valores se presentaron en la laguna del Mar Chiquita y los mínimos en la laguna del Carpincho, registrando ambos sitios de la laguna de Gómez cifras intermedias.

3.4.4 Concentración de oxígeno

Oxígeno disuelto en agua

La concentración de oxígeno disuelto en el agua a 0,4 m de profundidad, medida al mediodía, fue relativamente elevada para todos los sitios, con valores que fluctuaron a lo largo del período de estudio entre los 9 y los 14 mg l^{-1}. Sin embargo, durante el verano seco de 2000, se observaron valores bajos en la concentración de dicho gas en la laguna de Mar Chiquita durante el mes de enero y en ambos sitios de la laguna de Gómez durante el mes de febrero. Por otra parte, a partir de octubre del año 2000, se registró un leve pero consistente descenso de la concentración de oxígeno en todos los sitios. Las máximas concentraciones de detectaron durante las estaciones de primavera y verano, con registros que en algunos meses superaron los 15 mg l^{-1}

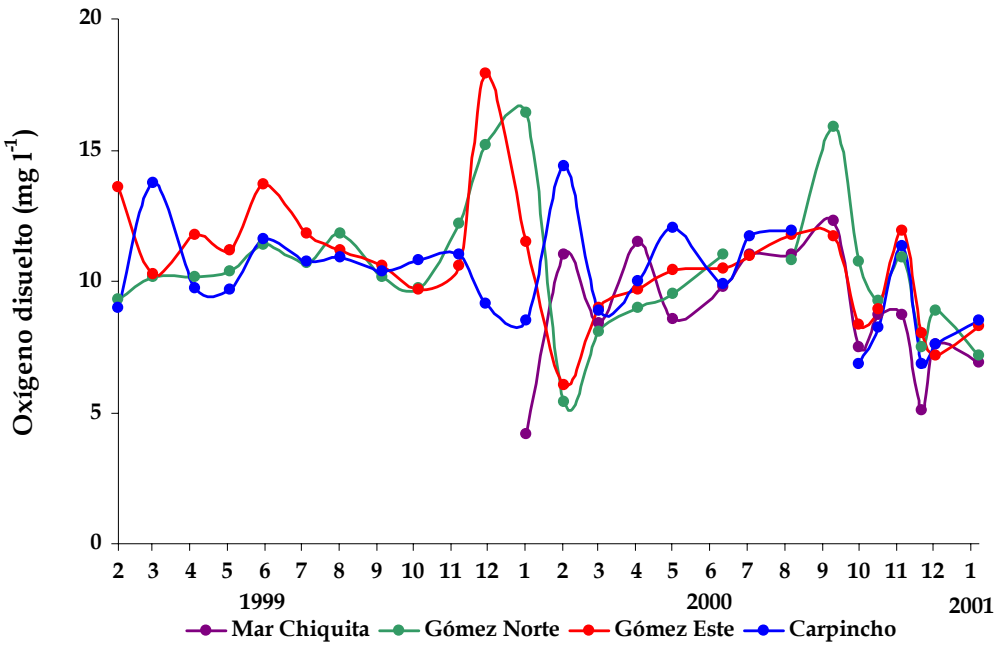

Figura 3.9. Variación de la concentración de oxígeno disuelto en agua, para las distintas lagunas desde diciembre de 1998 hasta marzo de 2001.

Oxígeno disuelto en la interfase sedimentos-agua

La dinámica de la concentración de oxígeno en la interfase sedimento-agua mostró, en ocasiones, diferencias con respecto a lo observado para el resto de la columna. Así, en la capa de agua ubicada inmediatamente encima del fondo de las lagunas, o bien se encontraron niveles de oxígeno disuelto

similares a los medidos en el resto del perfil o bien se detectaron niveles extremadamente pobres, con concentraciones que llegaron a estar por debajo de 1 mg l^{-1} (Figura 3.10).

La deficiencia de oxígeno en la interfase sedimentos-agua fue observada, en distintos momentos, en todas las lagunas. Este fenómeno se registró con mayor frecuencia en la laguna de Mar Chiquita, 47 % de los muestreos, y en menor proporción de veces en la laguna de Carpincho, 36 % de los muestreos. Ambos sitios de la laguna de Gómez presentaron porcentajes intermedios, 44 % en Gómez Norte y 42 % en Gómez Este.

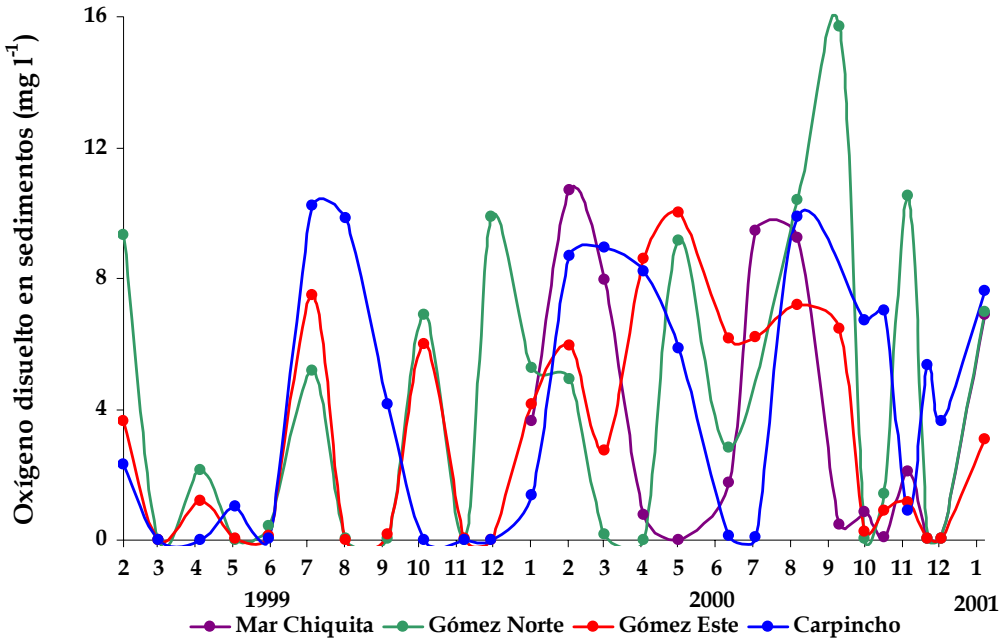

Figura 3.10. Variación de la concentración de oxígeno disuelto en la interfase sedimentos-agua, para las distintas lagunas desde diciembre de 1998 hasta marzo de 2001.

3.5 Nutrientes

3.5.1 Concentración de Fósforo Total

Al analizar la variación de la concentración de fósforo total a lo largo del período de muestro es posible distinguir tres etapas contrastantes (Figura 3.11). Entre diciembre de 1998 y octubre de 1999, las concentraciones de TP para las distintas lagunas se encontraron entre los 600 y los 1000 µg l^{-1}. Durante los meses comprendidos entre octubre de 1999 y marzo de 2000, en todas las lagunas los niveles de fósforo declinaron paulatinamente hasta alcanzar valores cercanos a los 400

µg l^{-1}, que constituyeron los registros más bajos de todo el período de estudio (Tabla 3.3). A partir del abril de 2000, la concentración de TP en todas las lagunas aumentó de un modo más o menos gradual hasta octubre de dicho año y desde este mes hasta el final del muestreo el TP se mantuvo dentro del rango de los 1200 a 1800 µg l^{-1}, que representaron los valores más elevados de todo el período de estudio.

Por lo general el patrón de variación estacional fue coincidente entre las distintas lagunas, con excepción de la laguna de Mar Chiquita que en el verano de 2000 presentó concentraciones de TP claramente superiores al resto de los sitios (Figura 3.11). De este modo, la concentración de TP durante el período húmedo, entre abril de 2000 y marzo de 2001, fue en todos los sistemas, salvo Mar Chiquita, significativamente superior a la concentración de TP presente bajo condiciones hidrológicas normales o secas, diciembre de 1998 hasta marzo de 2000 (test de t para dos muestras, $p < 0,01$ para GN, GE, y Carp.).

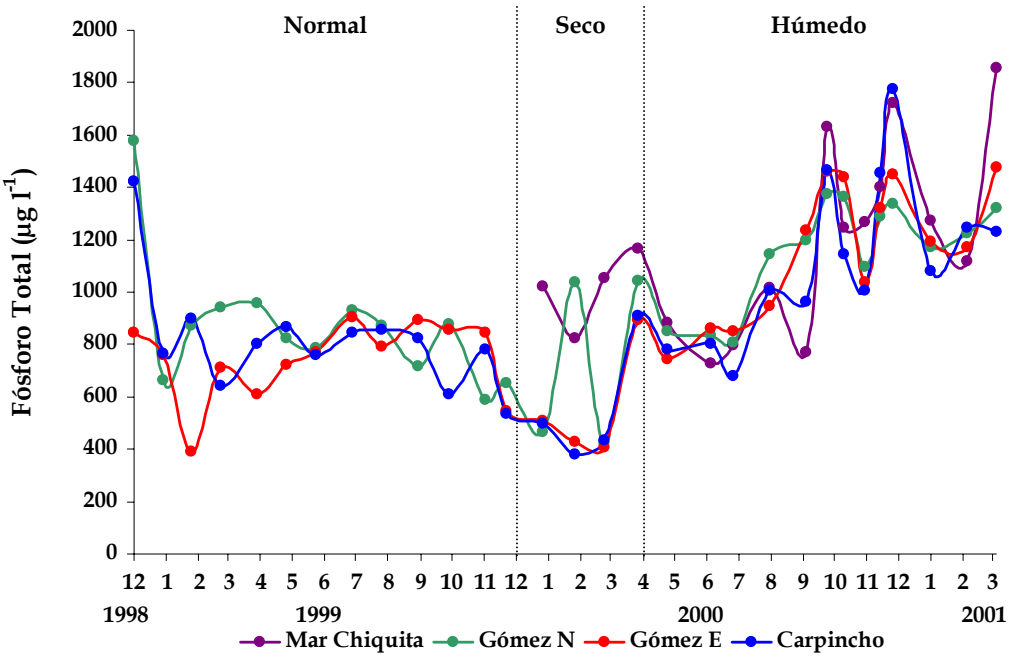

Figura 3.11. Variación de la concentración de fósforo total en agua, para las distintas lagunas desde diciembre de 1998 hasta marzo de 2001. Se resaltan los períodos con diferentes situaciones hidrológicas.

Un análisis espacial considerando todo el período de muestreo, sólo reveló diferencias significativas en la concentración de TP cuando se comparó la laguna de Mar Chiquita con los sitios de Gómez Este y Carpincho (test de t de medias pareadas, $p < 0,05$). De hecho, la concentración promedio de

TP para todo el estudio tendió a disminuir a lo largo de la cuenca desde la laguna de Mar Chiquita hasta Carpincho (Tabla 3.3).

3.5.2 Concentración de Nitrógeno Total

Las concentraciones de TN fueron también muy elevadas y variaron entre 3000 y 10000 $\mu g\ l^{-1}$ (Tabla 3.3). En todos los sitios los mayores niveles se presentaron durante la primera parte del estudio hasta el verano de 2000, con valores que promediaron dentro de ese período entre 6217 y 8128 $\mu g\ l^{-1}$ según la laguna (Figura 3.12). Por otra parte, durante el período húmedo, desde otoño de 2000 hasta el final del muestreo, los promedios de TN para las distintas lagunas fueron significativamente menores (test de t para dos muestras, $p < 0,05$) y se encontraron entre 4193 y 5027 $\mu g\ l^{-1}$.

A pesar de las marcadas fluctuaciones que a lo largo del tiempo se registró en cada laguna en la concentración de TN, en todas se observó un incremento relativamente sostenido desde principios del invierno hasta los meses de septiembre y octubre, tanto en el año 1999 como en el 2000 (Figura 3.12). Por el contrario, a lo largo de los veranos subsiguientes, el nivel de TN presentó una tendencia decreciente, que fue más abrupta en el verano de 2000.

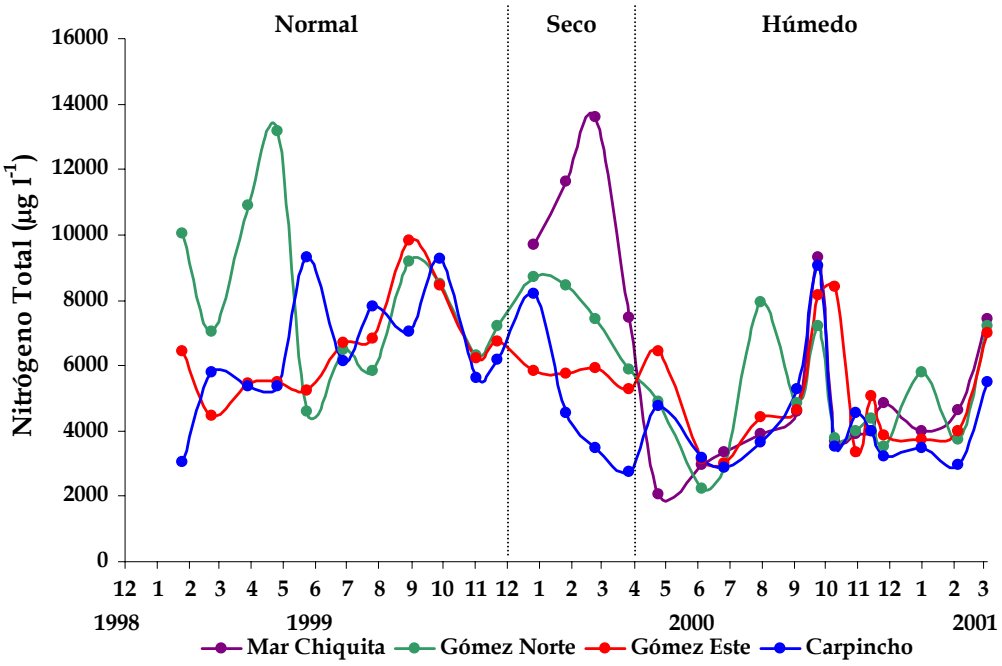

Figura 3.12. Variación de la concentración de nitrógeno total en agua, para las distintas lagunas desde febrero de 1999 hasta marzo de 2001. Se resaltan los períodos con diferentes situaciones hidrológicas.

Por lo general las cantidades de TN fueron similares entre las distintas lagunas, con excepción del verano seco de 2000, en donde se distingue un claro gradiente de disminución de las concentraciones de TN a lo largo de la cuenca, desde la laguna de Mar Chiquita hasta la laguna del Carpincho (Figura 3.12). Asimismo, durante el verano y el otoño de 1999 la laguna de Gómez Norte presentó niveles de TN superiores al resto de los sitios estudiados.

3.5.3 Relación TN:TP

Como se ha mencionado en los puntos previos, durante el período de mayores precipitaciones, que se extendió entre el otoño del año 2000 hasta el final del muestreo, las concentraciones de TN y TP tuvieron comportamientos divergentes. En efecto, mientras que la concentración de TP aumentó significativamente, la concentración de TN disminuyó, también de manera significativa, en todos los sitios.

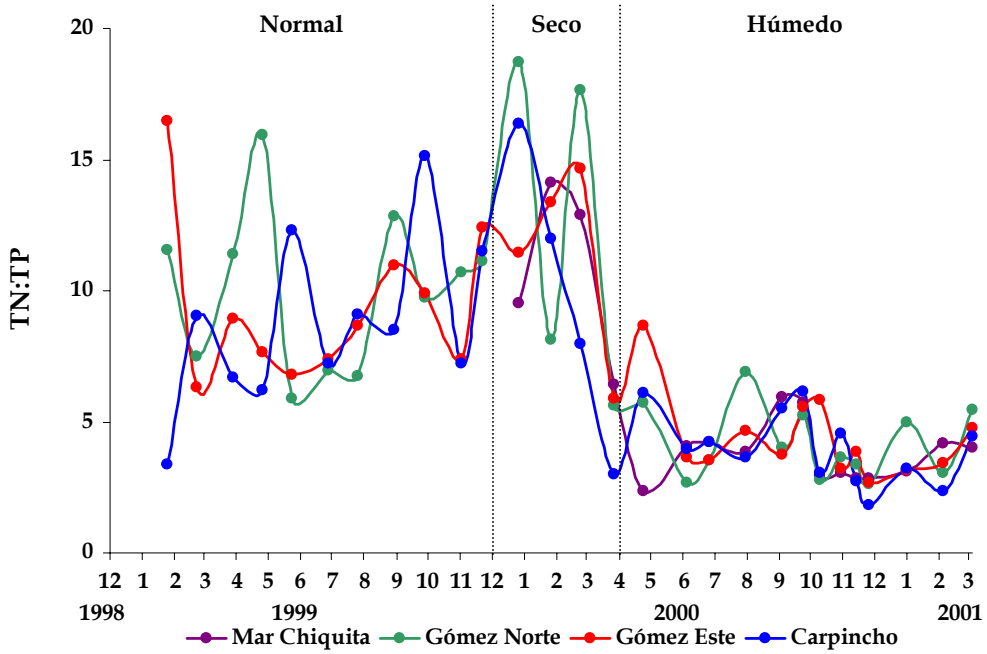

Figura 3.13. Variación de la relación TN:TP, para las distintas lagunas desde febrero de 1999 hasta marzo de 2001. Se resaltan los períodos con diferentes situaciones hidrológicas.

La relación TN:TP reflejó, por lo tanto, de manera dramática este comportamiento diferencial entre ambos nutrientes (Figura 3.13). De este modo, para el lapso de tiempo comprendido entre el inicio de los muestreos y marzo de 2000 se registraron los mayores valores de TN:TP en todas las lagunas. Más aún, se observó una clara tendencia creciente a lo largo de dicho período hasta alcanzar los valores más elevados durante el verano seco de 2000. A partir de abril de 2000, conjuntamente con el cambio en las condiciones hidrológicas que ya fue descripto, se observó una fuerte disminución de la relación TN:TP, la que alcanzó en todos los sitios los valores más bajos. Al mismo tiempo, en este último período se observó una franca disminución de la variabilidad de TN:TP entre sitios, así como también de las fluctuaciones de dicha relación a lo largo del tiempo para un sitio dado.

3.6 Variación estacional del fitoplancton

En coincidencia con las elevadas concentraciones de nutrientes, se registraron en todos los sitios altas concentraciones de clorofila, las que por lo general fueron superiores a los 50 µg l^{-1} (Figura 3.14). No se observó un claro patrón de variación estacional en los niveles de este pigmento en ninguna de las lagunas monitoreadas. Asimismo, en todas las lagunas, en algún momento del estudio, se detectaron picos en la concentración de clorofila que superaron ampliamente los 150 µg

l^{-1} (Tabla 3.3), quedando reflejado de este modo, no sólo el elevado estado trófico de estos sistemas acuáticos, sino también la existencia recurrente de floraciones algales (Figura 3.14).

Exceptuando la laguna de Mar Chiquita, el resto de los sitios alcanzó las menores concentraciones de clorofila durante el verano de 2000, con valores promedio que rondaron, según la laguna, entre los 56 y los 78 µg l^{-1} (Figura 3.14). A partir de abril de dicho año, los niveles de clorofila subieron en estos sitios presentando a lo largo del período húmedo, valores promedios muy superiores (GN: 123 µg l^{-1}, GE: 93 µg l^{-1}, Carp: 115 µg l^{-1}). Tal es así, que en una comparación interanual, se puso de manifiesto en el verano de 2001 un incremento de casi el doble en las concentraciones de clorofila respecto de las observadas en el verano de 2000 (test de t para dos muestras, $p < 0,05$ para GN, GE y Carp). Llamativamente, el efecto opuesto se observó en la laguna de Mar Chiquita, donde los niveles de dicho pigmento disminuyeron significativamente en el verano de 2001 respecto de los observados en el verano de 2000 (test de t para dos muestras, $p < 0,05$).

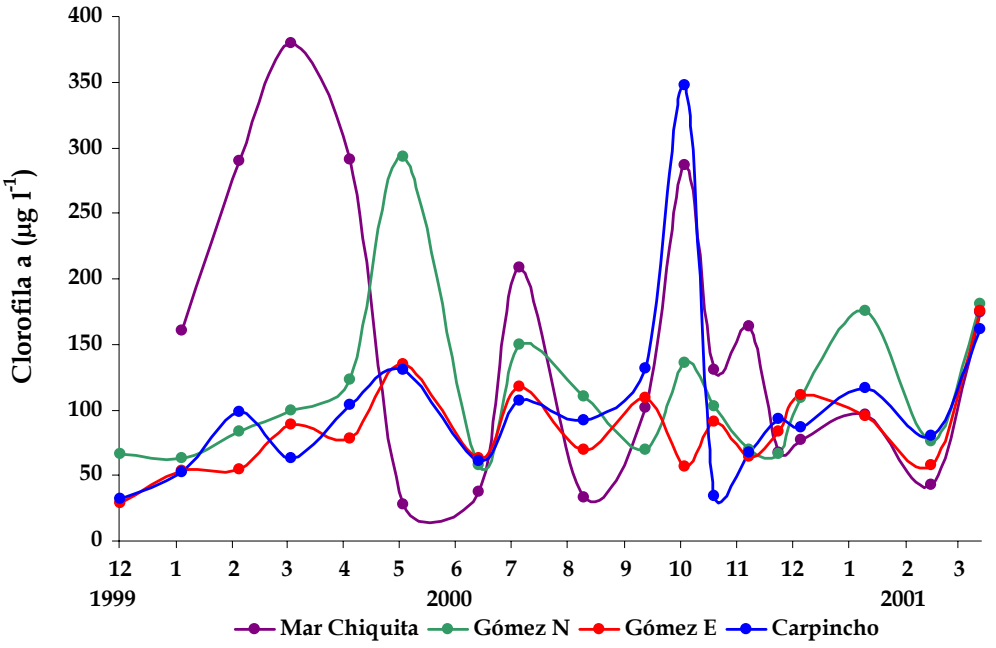

Figura 3.14. Variación estacional de la concentración de clorofila a para las distintas lagunas desde diciembre de 1999 hasta marzo de 2001.

De todos los sitios estudiados, la laguna de Mar Chiquita fue la que presentó mayores concentraciones de clorofila, diferenciándose del resto de las lagunas, especialmente durante el verano seco de 2000, cuando a lo largo de toda la estación presentó concentraciones que triplicaron los registros obtenidos en las otras tres lagunas (Figura 3.14).

3.7 Interacciones más relevantes

El caudal del río Salado se correlacionó positivamente con las precipitaciones totales de los 6 meses previos ($r = 0,61$; $p < 0,05$). A su vez, la profundidad de las lagunas estuvo estrechamente vinculada al nivel de descargas del río. La importancia de esta correlación fue mayor en las lagunas de Mar Chiquita ($r = 0,70$; $p < 0,01$) y Gómez ($r = 0,73$; $p < 0,01$) que en Carpincho ($r = 0,48$, $p < 0,01$), posiblemente porque en esta última, durante el período húmedo, se reguló el nivel de descarga con el fin de prevenir la inundación de los terrenos aledaños.

En todos los sitios la conductividad eléctrica del agua presentó una fuerte correlación positiva con el Tw ($r = 0,83$ para GN, $r = 0,81$ para GE y $r = 0,80$ para Carp, $p < 0,0001$ en los tres sitios y $r = 0,66$, $p < 0,05$ para Mch) y negativa con el caudal del río Salado ($r = -0,85$ para GN, $r = -0,82$ para GE y $r = -0,78$ para Carp, $p < 0,0001$ para los tres sitios y $r = -0,64$, $p < 0,05$ para Mch), poniendo en evidencia de este modo, el importante efecto de dilución que puede ejercer sobre las lagunas el incremento de las descargas de dicho río.

La concentración de TP, no obstante, se correlacionó positivamente con el caudal del río Salado tanto en Carpincho como en Gómez Este (Carp: $r = 0,53$; $p < 0,01$ y GE: $r = 0,72$; $p < 0,0001$). Dicha correlación se perdió gradualmente hacia la cabecera del sistema, siendo significativa pero débil en Gómez Norte ($r = 0,43$; $p < 0,05$) y no significativa en Mar Chiquita ($p = 0,87$). Por su parte, la concentración de TN exhibió una relación inversa con el nivel de descarga del río y la intensidad de dicha relación presentó un patrón espacial opuesto al observado para la concentración de TP. En efecto, el TN y el caudal tuvieron una correlación significativa en la cabecera del sistema (Mch: $r = -0,65$; $p < 0,05$ y GN: $r = -0,62$; $p < 0,01$), pero esta correlación no fue verificada ni en Gómez Este ni en Carpincho ($p > 0,05$ en ambos sitios). Por otra parte, la concentración de nitratos se vinculó significativa y negativamente con el caudal en Carpincho, Gómez Este y Gómez Norte (r

= -0,74 para GN, r = -0,58 para GE y r = -0,61 para Carp, $p < 0,01$ en todas ellas) pero no en Mar Chiquita ($p = 0,26$).

El comportamiento diferente que manifestaron las concentraciones de TP y TN respecto de la variación del caudal del río Salado, determinó una marcada correlación negativa del cociente TN:TP con las descargas de dicho río en todos los sitios (r = -0,80 para GN, r = -0,75 para GE y r = -0,63 para Carp, $p < 0,01$ en todos los sitios), menos en la laguna de Mar Chiquita ($p = 0,12$). En esta última laguna, de todos modos, la relación TN:TP se asoció significativamente con la conductividad del agua ($r = 0,69$, $p < 0,01$) variable que, como ya se mencionó, estuvo altamente vinculada con el caudal.

En la laguna de Mar Chiquita la concentración de clorofila se correlacionó de manera significativa con la concentración de TN ($r = 0,67$, $p < 0,01$), mientras que en el resto de los sitios la clorofila no presentó relaciones significativas ni con la concentración de TN ni con la de TP. Por otra parte, en la laguna de Mar Chiquita la concentración de clorofila reflejó una correlación positiva con el Tw ($r = 0,59$, $p < 0,05$), llamativamente, la misma correlación fue negativa en ambos sitios de la laguna de Gómez (GN: r = -0,54, GE: r = -0,61, $p < 0,05$ en ambos casos). Por último, no se encontraron en la laguna de Carpincho relaciones significativas de la clorofila con ninguna de las variables hidrológicas.

La relación entre la LDS y la clorofila fue negativa en todos los sitios (Figura 3.15), sin embargo su correlación sólo fue significativa en la laguna de Mar Chiquita ($r = -0,68$, $p < 0,01$). Esta última laguna también fue la que presentó, a igual concentración de clorofila, los valores de LDS más bajos (Figura 3.15), hecho que puso de manifiesto que Mar Chiquita fue el sitio con mayor turbidez de origen no algal.

Un patrón similar -mayor turbidez a igual concentración de clorofila- fue observado en todas las lagunas salvo Mar Chiquita al comparar los meses de invierno con el resto del año (Figura 3.15). Esto indicaría que la disminución de la transparencia del agua en dicha época del año estaría vinculada con el incremento de turbidez de origen no algal, probablemente debido al aumento de sólidos en suspensión.

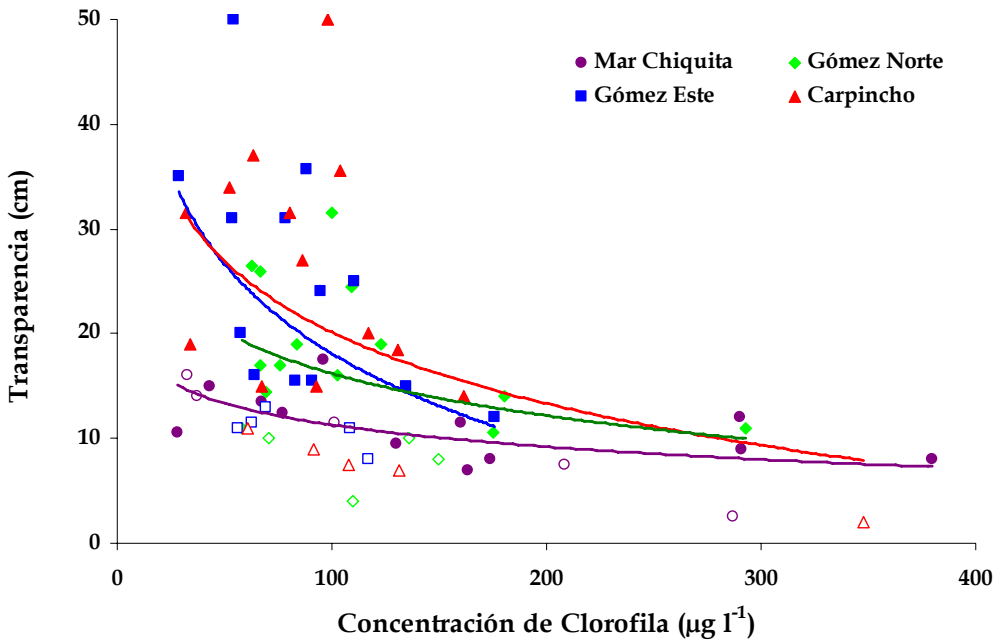

Figura 3.15. Relación entre la transparencia del agua (lectura del disco de Secchi) y la concentración de clorofila a en cada una de las lagunas del estudio. Los puntos vacíos corresponden a los meses de invierno en cada sitio

El marcado patrón estacional de la LDS se ve reflejado en la correlación positiva entre dicha variable y la temperatura del agua en las lagunas de Gómez y Carpincho ($r = 0,67$ para GN, $r = 0,67$ para GE y $r = 0,64$ para Carp, $p < 0,001$ en los tres sitios), ratificando de este modo que la transparencia del agua fue mayor durante los meses más cálidos de verano y menor durante los meses de invierno. La LDS también se asoció negativamente con la velocidad máxima del viento en la laguna de Mar Chiquita y en ambos sitios de la laguna de Gómez, aunque no así en la laguna del Carpincho. Por otra parte, la intensidad de esta correlación varió de manera inversa con la LME de las lagunas. Así, el r de correlación fue mayor en la laguna de Mar Chiquita y menor en GN y GE, resultando, como se dijo, no significativo para la laguna del Carpincho. (Tabla 3.4).

En todas las lagunas, con excepción de Mar Chiquita, la LDS también se correlacionó de manera significativa con las variables descriptivas de la hidrología (caudal y Tw) o estrechamente vinculadas con ella (conductividad del agua). En cada sitio la LDS presentó una relación negativa con el caudal y por ende positiva con el Tw y la conductividad. La fortaleza de estas correlaciones aumentó de modo inverso a la LME (Tabla 3.4).

Tabla 3.4 Relación entre la LME de cada laguna y los r de correlación de Spearman para las relaciones de la transparencia con la velocidad del viento y el caudal. LME: Longitud máxima efectiva, LDS: lectura de disco de Secchi, Vmax: velocidad máxima del viento en el día del muestreo. NS: no significativo, * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$ y *** $p < 0,001$

Laguna	LME (km)	LDS:Vmax	LDS:Caudal
Mar Chiquita	10	$-0,62^{**}$	$0,04^{NS}$
Gómez Norte	7,2	$-0,38^{*}$	$-0,52^{**}$
Gómez Este	2,8	$-0,35^{*}$	$-0,61^{***}$
Carpincho	1,9	$0,09^{NS}$	$-0,69^{***}$

3.8 Discusión

3.8.1 Descripción general de las lagunas de la cuenca superior del río Salado

Tanto la concentración de nutrientes (fósforo y nitrógeno total), como la biomasa de fitoplancton en las lagunas fueron sumamente elevadas a lo largo de todo el estudio y permitieron caracterizarlas como cuerpos de agua hipertróficos siguiendo los criterios propuestos por Wetzel (2001).

La transparencia del agua fue extremadamente baja, ubicando a estos sistemas acuáticos entre los más turbios de la región pampeana (Quirós *et al.* 2002a). Este hecho fue consecuencia, fundamentalmente, de las elevadas biomasas de fitoplancton pero habría también una cuota considerable de turbidez de origen no algal. Esta última, sería producto de un importante aporte de sólidos en suspensión por parte del río Salado así como también de la permanente resuspensión de sedimentos por acción del viento, en virtud de la naturaleza polimíctica de estos sistemas.

El desarrollo de macrófitas sumergidas en las lagunas estudiadas se encontró altamente condicionado por la elevada turbidez del agua. En efecto, la relación Zm:Zeu fue a lo largo de prácticamente todo el período de muestreo muy superior a 1. Esto significa que la luz no penetró hasta el fondo de las lagunas y de este modo el desarrollo de macrófitas habría estado limitado, la mayor parte del tiempo, por la falta de energía lumínica.

A lo largo de todo el período de estudio se observaron recurrentes eventos de hipoxia en la interfase sedimento-agua. La muy baja concentración de oxígeno en esta zona sería producto de la actividad de organismos descomponedores, fundamentalmente bacterias (Boström *et al.*, 1982; Quirós *et al.* 2006), sobre la materia orgánica. De hecho, todos los sitios que formaron parte del estudio habrían estado expuestos a elevadas cargas de materia orgánica, tanto de origen autóctono como alóctono.

La principal fuente de materia orgánica autóctona fue el fitoplancton. En efecto, a medida que el estado trófico de un lago aumenta, se incrementa la producción de materia orgánica por parte de los organismos autótrofos, que en estas lagunas no vegetadas están representados fundamentalmente por el fitoplancton. Por ello, las muy elevadas concentraciones de algas, observadas en todos los sitios, habrían determinado elevadas cargas de materia orgánica, cuya descomposición en los sedimentos sería realizada utilizando primeramente oxígeno como fuente de electrones (Stumm y Morgan, 1996). Este es el motivo por el cual la concentración de dicho gas habría disminuido

drásticamente en el fondo de las lagunas, particularmente en los días calmos con bajas intensidades de viento.

Por otra parte, también sería elevada la carga de materia orgánica procedente de la cuenca de drenaje, conformada fundamentalmente por desechos urbanos vertidos a los sistemas lagunares con escaso o nulo tratamiento previo (Quirós, *et al.*, 2006). En virtud de su ubicación en la cuenca, aguas abajo de la ciudad de Junín, la laguna del Carpincho sería la más fuertemente impactada por este tipo de contaminación (Rosso y Quirós, 2007).

Es reconocido que las condiciones de anoxia en los sedimentos pueden promover la liberación de fósforo hacia la columna de agua (Boström *et al.*, 1982). Es posible, por lo tanto, que los recurrentes eventos de anoxia en los sedimentos de las lagunas generen elevadas cargas internas de fósforo; sin embargo, la naturaleza mensual de los muestreos en este estudio no permite constatar dicha interacción.

3.8.2 Variación espacial

Todas las lagunas presentaron aproximadamente la misma profundidad pero tuvieron diferencias, en algunos casos notables, en el resto de las características morfométricas. Estas diferencias justificarían la variabilidad entre sitios observada en algunos de los componentes abióticos de estos sistemas acuáticos. Sin embargo, al mismo tiempo, el río Salado al interconectar las lagunas entre sí, ejerció una importante fuerza de homogenización espacial que determinó que para la mayoría de las variables analizadas no hubiera casi diferencias entre las lagunas a lo largo del tiempo. Justamente, el período de mayor variación espacial correspondió al verano seco de 2000, cuando las descargas del río fueron extremadamente bajas y por lo tanto las lagunas estuvieron prácticamente desconectadas unas de otras. En ese momento fue cuando se observaron a lo largo de la cuenca, acentuados gradientes en algunos de los componentes abióticos. El ejemplo más notable lo constituye la concentración de nitrógeno total. En el verano seco, la concentración promedio de este nutriente disminuyó a lo largo de la cuenca desde un valor promedio en Mar Chiquita de 11640 µg l^{-1} hasta un promedio en la laguna de Carpincho de 5403 µg l^{-1}. En ambos sitios de la laguna de Gómez las concentraciones de nitrógeno total para el mismo período fueron intermedias. Esta importante disminución de la concentración de nitrógeno total a lo largo de la cuenca, sería consecuencia de los procesos de denitrificación que tendrían lugar en cada una de las lagunas,

procesos que, por otra parte, habrían estado intensificados por las elevadas temperaturas características del período estival (Jeppesen *et al.*, 1997).

Es posible concluir entonces, que durante los años de menor abundancia de lluvias la influencia del río Salado sobre las lagunas disminuyó, aumentando la incidencia en la dinámica lagunar de factores intrínsecos a cada sistema. Bajo estas condiciones, las diferencias entre sitios estuvieron, por lo tanto, maximizadas. Por el contrario, durante los períodos húmedos, el impacto de las elevadas descargas del río Salado determinó fuertemente las características abióticas de todas las lagunas generando, de este modo, una mayor uniformidad espacial.

Dentro del marco descripto, la laguna de Mar Chiquita fue sin dudas la que se diferenció más claramente del resto del conjunto, especialmente en el verano seco de 2000. En efecto, este sitio fue el que presentó mayor concentración de nutrientes, mayor biomasa de fitoplancton, menor transparencia y mayor turbidez de origen no algal.

Por su posición en la cuenca, Mar Chiquita fue la laguna que se encontró más directamente impactada por las descargas del río Salado. Esta situación explicaría alguna de sus diferencias respecto del resto de los sitios estudiados. Por ejemplo, las lagunas de Gómez y Carpincho habrían soportado cargas menores de sólidos en suspensión y por consiguiente de fósforo adsorbido a arcillas, en virtud de que una buena parte del material en suspensión habría sido retenido por sedimentación en Mar Chiquita.

Por otra parte, la mayor LME en esta última laguna, habría determinado una mayor vulnerabilidad a la resuspensión de sedimentos por influencia de la acción del viento. La consecuencia directa de ello sería un aumento en la turbidez de origen no algal y, probablemente, de la concentración del fósforo (Horppila y Nurminen, 2005).

Asimismo, Mar Chiquita fue el único cuerpo de agua cuya descarga no estuvo regulada por presas con vertederos y por este motivo presentó fluctuaciones más marcadas en su profundidad en razón de los cambios hidrológicos. Esta última situación determinó que llegara a tener tan sólo 0,6 m de profundidad en el verano seco de 2000, momento en el cual presentó las mayores diferencias con el resto de los sitios.

Por lo tanto, si bien todas las lagunas estuvieron expuestas en modo equivalente a fuertes condicionantes exógenos vinculados con el uso intensivo de la tierra en la cuenca de drenaje, el nivel de impacto y deterioro en la dinámica lagunar habrían estado notoriamente relacionados con el posicionamiento en la cuenca y las características morfométricas de cada sitio. Estos resultados son concordantes con los obtenidos por Hakanson (2005) en un estudio comparativo de lagos pequeños y poco profundos en Suecia.

3.8.3 Variación estacional

La marcada variabilidad estacional e interanual en el régimen de precipitaciones de la región pampeana (Sierra *et al.* 1994) se manifestó claramente a lo largo del período de estudio. En los tres años de muestreos, la alternancia de períodos secos, normales y húmedos resultó evidente. El caudal del río Salado estuvo estrechamente vinculado con el nivel de precipitaciones en la cuenca de drenaje, en coincidencia con lo hallado en trabajos previos (O´Farrell, 1993; Rosso y Quirós, 2007), de este modo, las descargas del río manifestaron cabalmente la dinámica de los cambios en la abundancia de lluvias en la región. En virtud del estrecho vínculo entre el Salado y los ecosistemas lagunares, el río ofició de principal conector entre estas lagunas y su cuenca de drenaje, trasladándoles los efectos de la variación pluvial y condicionando marcadamente el devenir de cada una de ellas. Por lo tanto, los cambios en las condiciones hidrológicas afectaron profundamente las características fisicoquímicas de todas las lagunas tanto en una escala estacional como interanual.

El efecto más notorio y evidente, y también el más previsible, fue la estrecha relación registrada entre la conductividad eléctrica del agua y el caudal del río. En el verano de 2000, cuando predominaron las condiciones de sequía, la conductividad eléctrica del agua fue máxima en todos los sitios, poniendo en evidencia que durante ese período los procesos de evapotranspiración predominaron por sobre las precipitaciones. Por otra parte, durante el período húmedo que comenzó en mayo de 2000, las elevadas descargas del río Salado condujeron a incremento de la profundidad en todas las lagunas, lo que generó una notable dilución del agua. Dicha dilución determinó un importante descenso de la conductividad eléctrica del agua, que comenzó por la laguna de Mar Chiquita, en la cabecera de la cuenca, y continuó, un mes más tarde, en el resto de los sitios. Cabe destacar que aún bajo este contexto de dilución la conductividad eléctrica del agua fue elevada, ello se debió a la naturalmente elevada salinidad del río, que es consecuencia de las características del suelo en la cuenca de drenaje (Gabellone *et al.*, 2005).

El contenido de nutrientes en todas las lagunas también se vio afectado por los cambios hidrológicos. Llamativamente, el comportamiento del nitrógeno y del fósforo no fue similar. En tanto la concentración de nitrógeno fluctuó en consonancia con los procesos de concentración y dilución antes descriptos y que fueron reflejados por la conductividad eléctrica del agua, el fósforo presentó un comportamiento opuesto. De este modo, las mayores concentraciones de fósforo total se observaron para todos los sitios durante los períodos de mayor descarga del río Salado. Este incremento del fósforo total, en aparente contradicción con el marco de dilución expuesto, encuentra su justificación en el tipo predominante de uso de la tierra en la región (Rennella y Quirós, 2006). La cuenca superior del río Salado se encuentra inserta en una de las zonas de mayor intensificación agrícola de la región pampeana (Quirós *et al.*, 2002a; Sosnovsky y Quirós, 2006). El incremento del fósforo durante los períodos de inundación estaría vinculado con el incremento del lavado de dicho nutriente desde los suelos destinados a producción agrícola (Quirós *et al.*, 2006).

El impacto que tiene sobre los ecosistemas acuáticos el tipo de uso de la tierra en la cuenca de drenaje ha sido resaltado en numerosos trabajos (Arbuckle y Doping, 2001) y verificado para las lagunas de la región pampeana (Quirós *et al.*, 2002b). Ciertamente, la eutrofización de la mayoría de los sistemas acuáticos ha sido consecuencia del enriquecimiento por nutrientes de origen antrópico, provenientes tanto de fuentes puntuales (descargas urbanas y feed lots) como difusas (intensificación agrícola). Los resultados presentados en este trabajo sugieren una acentuación del impacto antrópico en las lagunas de la cuenca superior del río Salado en los períodos con elevados registros pluviométricos. En efecto, la comparación de los valores de fósforo total presente en las lagunas entre períodos secos y húmedos, refleja un incremento de dicho nutriente de tres veces en los años de mayor abundancia de precipitaciones.

La relación TN:TP ha sido frecuentemente invocada como clave en la determinación de la composición del fitoplancton en los sistemas acuáticos (Schindler, 1977, Tilman, 1982). Se ha sugerido que el incremento relativo del fósforo sería una de las causas que podrían favorecer el desarrollo de algunos grupos de Cyanophyta capaces de fijar nitrógeno, en detrimento de las Chlorophyta y de las Bacillariophyceae (Levine y Schindler, 1999, Berman, 2001). Más recientemente, Quirós (2003) propuso que no sería en realidad la relación TN:TP, sino el cociente NO_3:NH_4 (como indicador de la relación de estados oxidantes a estados reductores) el factor determinante del cambio en la composición del fitoplancton durante los procesos de eutrofización. El incremento en la proporción de Cyanophyta no se debería tanto a su capacidad de fijar nitrógeno

atmosférico sino más bien a una mayor eficiencia en la utilización de amonio disuelto como fuente de nitrógeno.

Los cambios hidrológicos ejercieron un fuerte impacto en la composición de nutrientes en las lagunas, afectando tanto la relación TN:TP como la relación NO_3:NH_4 (Rosso y Quirós, 2007). Estos cambios fueron producto del comportamiento diferencial que exhibieron estos nutrientes frente al aumento de las descargas del río Salado. En efecto, en el período seco la relación TN:TP fue máxima, en respuesta al aumento de la concentración de nitrógeno total y la disminución del fósforo total. Por el contrario, en los períodos húmedos, el incremento del fósforo y la disminución del nitrógeno conllevaron a un marcado descenso de dicha relación. Por otra parte, una fuerte disminución de los nitratos durante el período húmedo, produjo una disminución de la relación NO_3:NH_4 en todas las lagunas (Rosso y Quirós, 2007). Por todo esto, serían de esperar cambios en la composición del fitoplancton como consecuencia de las variaciones en la dinámica de nutrientes, asociadas a las fluctuaciones hidrológicas. Este tipo de efectos de la hidrología sobre el fitoplancton mediado a través de los balances de nutrientes, ha sido reportado para un conjunto de lagos poco profundos ubicados en las cuencas inferiores de los ríos Rhin y Meuse (Van den Brink *et al.*, 1994).

Por otra parte, la disminución de la transparencia en invierno fue coincidente con el aumento de la turbidez de origen no algal en dicha época del año, lo que permitiría inferir la existencia de factores abióticos que hubieran condicionado estacionalmente la transparencia del agua. Reafirmando esta idea, la turbidez se correlacionó positivamente con el caudal del río Salado y con la intensidad del viento y tanto uno como el otro aumentaron durante el invierno. Esto indicaría que la turbidez del agua habría estado fuertemente afectada tanto por el aporte de sólidos en suspensión por parte del río Salado como por la resuspensión de sedimentos por acción del viento (Scheffer, 1998; Anthony y Downing, 2003; Braig y Johnson, 2003). Asimismo, la naturaleza regional de ambos factores explicaría la gran uniformidad espacial que presentó la transparencia del agua durante los períodos invernales.

La turbidez del agua, también fue elevada y no presentó diferencias entre sitios durante los veranos húmedos. Nuevamente, el aumento de las descargas del río Salado, con el consecuente incremento de sólidos en suspensión sería responsable de la disminución de la transparencia en estos veranos.

Confirmando estas ideas, los sólidos en suspensión en el tramo superior del río Salado suelen ser elevados (Gabellone *et al.*, 2005). Esto se debería a los procesos de erosión del suelo resultantes del

deficiente manejo ambiental de las actividades agropecuarias (Quirós *et al.* 2006). Por lo tanto, el incremento estacional (invierno) e interanual (veranos 2001 y 2002) de la turbidez del agua en las lagunas estaría vinculado a la fuerte presión ambiental que es ejercida por el hombre desde la cuenca de drenaje. Cabe mencionar que el mismo patrón entre el caudal y la transparencia del agua ha sido descripto para lagunas de la cuenca inferior del río Salado (Maizels *et al.*, 2003).

Las características morfométricas de cada laguna determinaron el grado de importancia que tuvo cada uno de estos factores -hidrología y acción del viento- como condicionantes de la transparencia del agua. Así, en Mar Chiquita y Gómez Norte, que fueron las lagunas de mayor LME, la turbidez del agua estuvo altamente correlacionada con la velocidad máxima del viento. En la laguna del Carpincho, la de menor LME, la intensidad del viento no fue relevante y la turbidez se asoció más fuertemente con el caudal del río Salado. En tanto que en la laguna de Gómez Este, con LME intermedia, la transparencia estuvo condicionada tanto por la acción del viento como por el caudal.

La biomasa del fitoplancton no mostró la dinámica característica de incremento estacional durante los meses de primavera y verano, sino que por el contrario presentó elevadas concentraciones durante todo el período de estudio. Este resultado es coincidente con lo observado en otros cuerpos de agua hipertróficos de la región pampeana (Sosnovsky, 2007) y estaría asociado a las muy elevadas cargas de nutrientes a las que están sujetos estos sistemas acuáticos.

En virtud de los muy bajos tiempos medios de permanencia del agua registrados durante el período húmedo, era de esperar para dicha época una disminución significativa de la biomasa del fitoplancton (Dickman, 1969; Olding *et al.*, 2000). Resulta llamativo, entonces, el importante incremento que presentó la biomasa algal a partir de mayo de 2000, cuando los caudales del río Salado fueron máximos. Este aumento del fitoplancton, podría ser producto de una liberación del pastoreo por parte de los grandes cladóceros (Pace, 1984) -ver capitulo 4- o una respuesta al ya referido aumento de la concentración de fósforo total durante el período húmedo. El desarrollo del fitoplancton como consecuencia de una disminución de la presión de pastoreo por parte del zooplancton, debería estar asociado a un aumento del cociente Clorofila:TP. Sin embargo, este cociente se correlacionó negativamente con el caudal, es decir que la biomasa de fitoplancton por unidad de fósforo no sólo no aumentó sino que disminuyó durante el período húmedo. Por lo tanto, es posible inferir que el incremento de la densidad del fitoplancton durante el período de mayores descargas del río Salado, fue una respuesta del tipo bottom-up al enriquecimiento por fósforo proveniente de la cuenca de drenaje. Asimismo, la disminución de la relación Clorofila:TP pondría

en evidencia que una parte del fósforo que ingresó a las lagunas durante el período de inundación no se encontraría rápidamente disponible para el fitoplancton, probablemente por hallarse adsorbido a arcillas.

La biomasa de fitoplancton por unidad de fósforo también estuvo inversamente correlacionada con el incremento de la turbidez no algal. Esta relación pone de manifiesto que al menos ocasionalmente (veranos húmedos e inviernos), la limitación por energía lumínica podría volverse un factor condicionante del desarrollo del fitoplancton en algunas de las lagunas.

4. Dinámica de variación estacional del zooplancton

4.1 Introducción

Los objetivos de esta etapa fueron estudiar la dinámica de la variación estacional de la comunidad del zooplancton en las lagunas de la alta cuenca del río Salado, discriminar cuáles son las principales variables ambientales que determinan la estructura de esta comunidad y comparar los patrones observados en este estudio con los descriptos para otros lagos poco profundos, incluyendo los antecedentes publicados de otras lagunas de la región Pampeana.

Es importante tener presente que durante el estudio las lagunas exhibieron una marcada variación estacional e interanual en el tiempo medio de permanencia del agua como consecuencia de las fuertes variaciones del caudal del río Salado. El rol que desempeñaron estos cambios hidrológicos, tanto sobre los componentes abióticos de estos ecosistemas como sobre la biomasa del fitoplancton, fue puesto en evidencia en el capítulo 3. Es razonable esperar que estas fluctuaciones en las condiciones hidrológicas del sistema también repercutan, de algún modo, en la comunidad del zooplancton, afectando su abundancia y/o estructura.

En este sentido, si bien existen numerosos estudios que evalúan y reconocen los efectos de la hidrología sobre las comunidades zooplanctónicas en ambientes lóticos y embalses (Basu y Pick, 1996; Seda y Devetter, 2000; Błedzki y Ellison, 2000; Viroux, 2002), son escasos aquellos trabajos que hayan abordado dicha interacción en ecosistemas lénticos (Welker y Walz, 1999; Baranyi, *et al.*, 2002).

De este modo, las condiciones hidrológicas contrastantes que se presentaron a lo largo del período de estudio, permitieron analizar los efectos de la hidrología sobre la estructura del zooplancton en este tipo de ambientes. Dentro de este marco, se plantearon y analizaron las siguientes hipótesis: a) La disminución del tiempo medio de permanencia del agua debería producir una reducción de la abundancia y biomasa del zooplancton (Błedzki y Ellison, 2000; Baranyi, *et al.*, 2002); b) A bajos tiempos medios de permanencia del agua las especies de mayor tiempo generacional serían reemplazadas por especies de menor tiempo generacional (Walz, 1998).

4.2 Variación de la abundancia y la biomasa del zooplancton

La densidad y la biomasa total del zooplancton presentaron en todos los sitios un claro patrón de variación estacional. Los mayores registros fueron alcanzados durante los meses más cálidos mientras que los valores más bajos se observaron en el invierno. Este patrón de variación fue detectado tanto para el microzooplancton como para el macrozooplancton (Figura 4.1).

En cada año, los meses de menor biomasa total de zooplancton fueron junio y julio, con valores que rondaron según la laguna entre 100 y 400 $\mu g\ l^{-1}$. Luego de este mínimo anual, en todos los sitios se observó un marcado incremento del zooplancton a lo largo de la primavera hasta alcanzar los niveles más elevados en el lapso que media entre noviembre y mayo. Las máximas biomasas de zooplancton registradas variaron según el año y la laguna entre 2400 y 7600 $\mu g\ l^{-1}$. Asimismo, dentro de cada estación productiva, la comunidad zooplanctónica se caracterizó por presentar marcadas fluctuaciones tanto en densidad como en biomasa, con dos y hasta cuatro picos de crecimiento de micro y macrozooplancton por verano. La intensidad de estas fluctuaciones, en términos de biomasa, fue mucho más marcada para el macrozooplancton que para el microzooplancton (Figura 4.1).

Por otra parte, para el período estival, la variación interanual de la biomasa del zooplancton fue considerable en todas las lagunas. En efecto, durante el período húmedo (veranos de 2001 y 2002) se produjo un descenso significativo de las biomasas del zooplancton respecto de aquellas registradas en condiciones normales (verano de 1999), o de sequía (verano de 2000) (Tabla 4.1). La biomasa total promedio del zooplancton en los veranos de 1999 y 2000 fue superior a 1400 $\mu g\ l^{-1}$ en todos los sitios con excepción de la laguna de Carpincho en 1999, que presentó una biomasa promedio cercana a los 800 $\mu g\ l^{-1}$ (Tabla 4.1). En cambio, en los veranos de 2001 y 2002, la biomasa total promedio del zooplancton fue claramente inferior y no superó en ninguna de las lagunas los 350 $\mu g\ l^{-1}$. Esta disminución, que según la laguna fue de uno o dos órdenes de magnitud, se debió al muy pobre desarrollo del macrozooplancton en los veranos del período húmedo (Figura 4.1). Por el contrario, la abundancia y la biomasa del microzooplancton no reflejaron diferencias significativas entre períodos de diferente condición hidrológica (Figura 4.1).

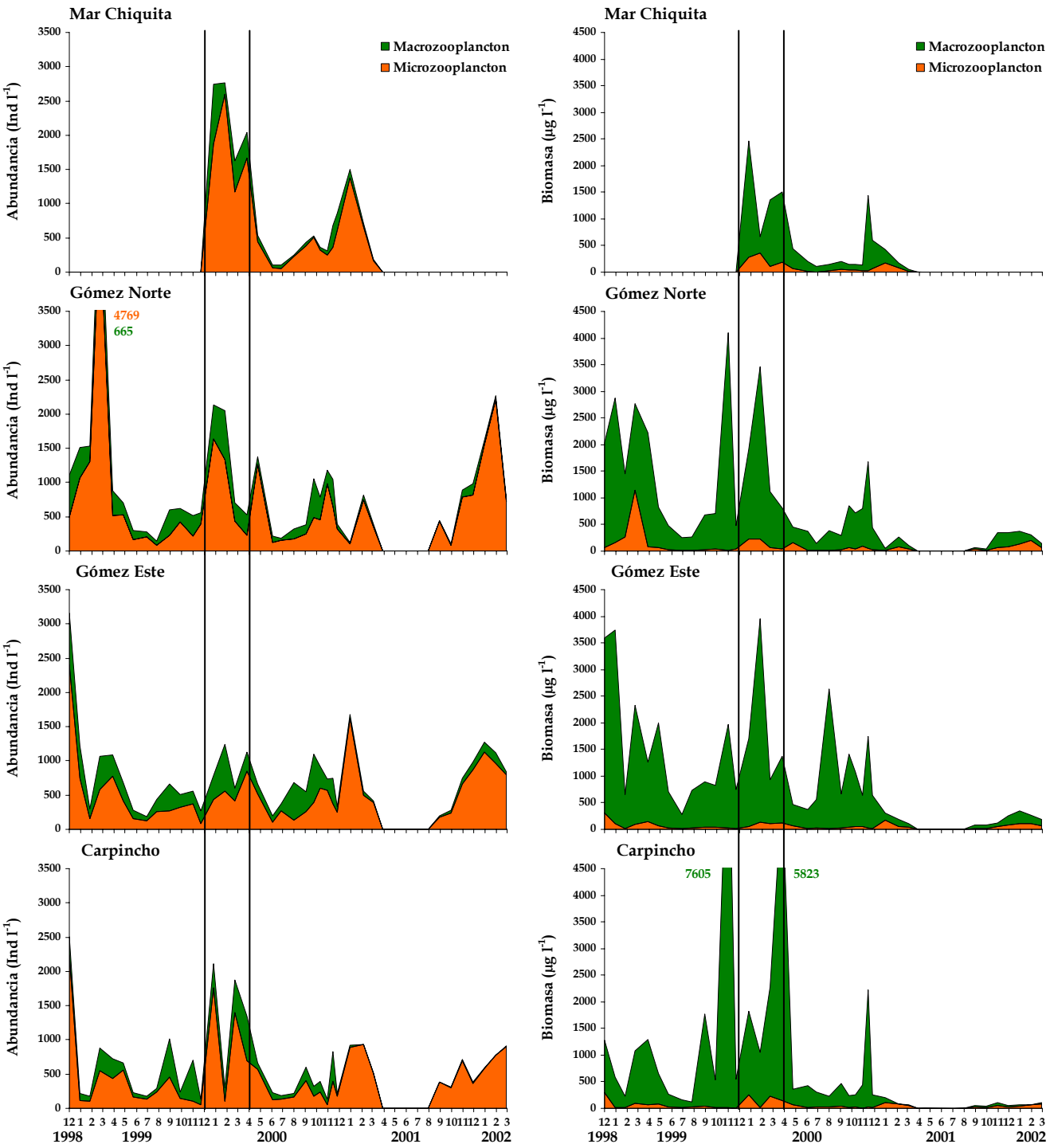

Figura 4.1. Variación de la abundancia y biomasa del micro y macrozooplancton en las cuatro lagunas del estudio entre diciembre de 1998 y marzo de 2002. No se realizaron muestreos entre abril y agosto de 2001.

Por lo tanto, puede decirse que durante los años húmedos resultó modificado el patrón de variación estacional del zooplancton descripto previamente. En efecto, el aumento estacional de la abundancia y biomasa del zooplancton en los meses de verano, no se detectó en los años con elevadas descargas del río Salado (Figura 4.1 y Tabla 4.1). Por el contrario, en dichos años la biomasa total del zooplancton durante el verano llegó a ser incluso inferior a las usualmente registradas durante el invierno (Figura 4.1).

Tabla 4.1 Biomasa total de zooplancton (peso seco µg l^{-1}) para los cuatro veranos muestreados (diciembre-marzo), valor medio y rango de variación. Para un sitio dado, las medias con igual letra no presentan diferencias significativas (test de t de medias pareadas, $p < 0,05$). s.d. sin datos.

Verano	1999	2000	2001	2002
Mar Chiquita	s.d.	1494[a] (672 - 2459)	314[a] (55 - 604)	s.d.
Gómez Norte	2284[a] (1451 - 2870)	1743[ab] (484 - 3457)	215[bc] (50 - 438)	293[c] (147 - 369)
Gómez Este	2580[a] (649 – 3746)	1833[ab] (745 – 3951)	307[bc] (106 – 635)	266[c] (188 – 350)
Carpincho	792[a] (227 - 1284)	1424[a] (546 - 2272)	149[b] (72 - 246)	76[b] (54 - 112)

La abundancia del microzooplancton resultó claramente superior a la del macrozooplancton, sin embargo, este último, en virtud de su mayor tamaño, fue el componente dominante de la comunidad en términos de biomasa (Figura 4.1). En efecto, la biomasa del macrozooplancton representó en promedio más del 85 % de la biomasa total del plancton animal. No obstante, se observó un acentuado incremento relativo del microzooplancton durante el período húmedo, como consecuencia del comportamiento diferencial que presentaron ambos grupos respecto de las variaciones en las condiciones hidrológicas.

En los veranos de 1999 y 2000, bajo condiciones hídricas que variaron de normales a levemente secas, la biomasa del macrozooplancton en todas las lagunas representó casi siempre más del 90 % del zooplancton total, mientras que durante los veranos de 2001 y 2002 la biomasa del macrozooplancton constituyó, dependiendo de la laguna, entre el 40 y el 70 % del total. Por lo tanto, en los períodos de aumento significativo de las descargas del río Salado, la importancia relativa de la biomasa del microzooplancton aumentó considerablemente, llegando por momentos a componer más del 50 % del plancton animal en los sistemas acuáticos de la cuenca superior del río Salado.

Al comparar las lagunas entre sí durante los veranos, Carpincho fue la única que exhibió diferencias significativas con el resto. En 1999 y en 2002, la biomasa total del zooplancton en esta laguna fue entre tres y cuatro veces menor a las observadas en los otros sitios (test de t de medias pareadas, $p < 0,05$) (Tabla 4.1). La diferencia se debió al muy bajo desarrollo que presentó el macrozooplancton en la laguna del Carpincho durante esos veranos (test de t de medias pareadas, $p < 0,05$) (Figura 4.1). No hubo, en cambio, diferencias entre sitios en la biomasa del microzooplancton para ninguno de los veranos estudiados.

4.2.1 Macrozooplancton

Los cladóceros y los copépodos ciclopoideos fueron los principales componentes del macrozooplancton en todos los sitios, en tanto que los copépodos calanoideos estuvieron presentes en las muestras sólo de manera esporádica y con abundancias y biomasas significativamente menores (Figura 4.2). En Gómez y Carpincho, los cladóceros fueron durante los veranos el grupo más importante en términos de biomasa, mientras que en los inviernos la proporción entre copépodos ciclopoideos y cladóceros resultó más equitativa (Figura 4.2). Por el contrario, en la laguna de Mar Chiquita los cladóceros estuvieron muy pobremente representados y los copépodos ciclopoideos fueron el componente dominante del macrozooplancton, especialmente en los veranos (Figura 4.2).

En consonancia con el patrón de variación estacional de la biomasa total del zooplancton descripto previamente, las mayores biomasas de cladóceros y de copépodos fueron halladas en los meses más cálidos, desde principios de la primavera hasta mediados del otoño. A partir del bimestre marzo-abril la biomasa de todos los grupos disminuyó considerablemente y alcanzó los mínimos anuales durante los meses de invierno. Este descenso invernal fue, para casi todos los sitios, más prolongado en el invierno de 2000 que en el invierno de 1999 (Figura 4.2).

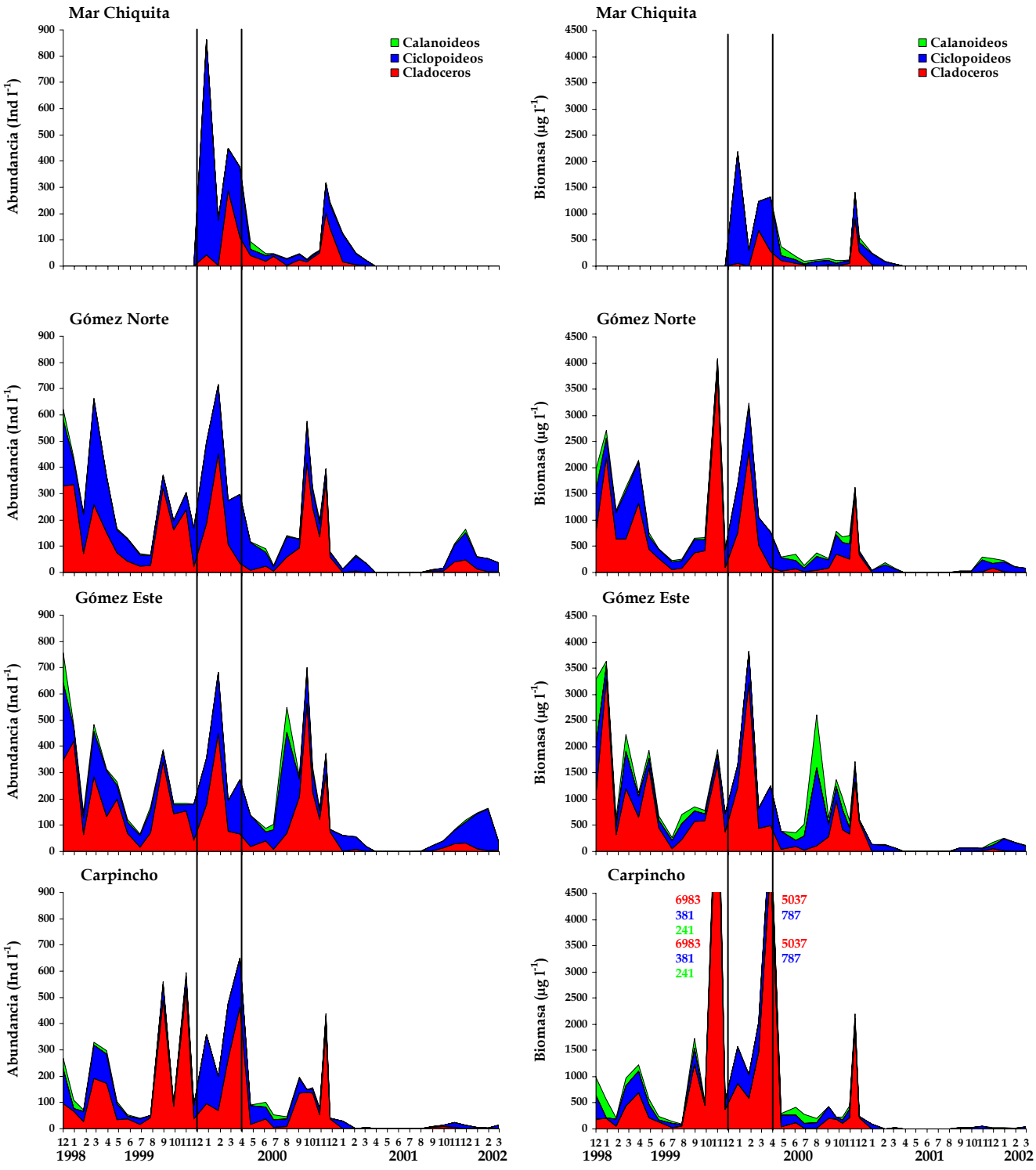

Figura 4.2. Variación de la abundancia y biomasa de los cladóceros, copépodos ciclopoideos y copépodos calanoideos en las cuatro lagunas del estudio entre diciembre de 1998 y marzo de 2002. No se realizaron muestreos entre abril y agosto de 2001.

En la Tabla 4.2 se presentan para cada laguna, los promedios estivales de las biomasas de cada uno de los grupos del macrozooplancton en los cuatro años estudiados. En ambos sitios de la laguna de Gómez, los cladóceros y los ciclopoideos presentaron el mismo patrón interanual. Las mayores biomasas se registraron durante los dos primeros años, 1999 y 2000, mientras que en los veranos correspondientes al período húmedo el desarrollo de ambos grupos estuvo claramente condicionado. En efecto, para dichos componentes del plancton, las biomasas fueron significativamente menores durante los veranos de 2001 y 2002, con valores promedio de uno y hasta dos órdenes de magnitud por debajo de los observados en los años anteriores (Tabla 4.2).

Tabla 4.2 Biomasa de los distintos grupos de macrozooplancton (peso seco µg l^{-1}) para los cuatro veranos muestreados, valor medio y rango de variación. Para un sitio dado, las medias con igual letra no presentan diferencias significativas (test de t de medias pareadas, $p < 0,05$). s.d. sin datos.

	Mar Chiquita				Gómez Norte			
	1999	2000	2001	2002	1999	2000	2001	2002
Cladocera (µg l^{-1})	s.d.	242 [a] (4 - 673)	72 [a] (1 - 260)	s.d.	1062 [a] (635 - 2198)	920 [ab] (92 - 2315)	84 [bc] (0 - 331)	21 [c] (1 - 73)
Cyclopoida (µg l^{-1})	s.d.	1004 [a] (307 - 2135)	130 [b] (36 - 217)	s.d.	648 [a] (374 - 918)	667 [a] (344 - 932)	77 [b] (34 - 143)	118 [b] (79 - 193)
Calanoida (µg l^{-1})	s.d.	0 [a] (0 - 0)	29 [a] (0 - 92)	s.d.	165 [a] (48 - 394)	19 [b] (0 - 64)	15 [b] (0 - 34)	35 [b] (2 - 99)
	Gómez Este				Carpincho			
	1999	2000	2001	2002	1999	2000	2001	2002
Cladocera (µg l^{-1})	1472 [a] (324 - 3284)	1317 [a] (375 - 3226)	142 [b] (0 - 560)	16 [b] (2 - 48)	219 [a] (50 – 440)	823 [b] (374 - 1464)	53 [c] (0 - 213)	0,2 [c] (0,07 – 0,3)
Cyclopoida (µg l^{-1})	529 [ac] (166 - 961)	440 [a] (344 - 595)	87 [b] (38 - 128)	144 [c] (78 - 229)	246 [ab] (19 – 446)	475 [a] (164 - 696)	35 [bc] (2 - 96)	20 [c] (9 – 35)
Calanoida (µg l^{-1})	447 [a] (82 - 1244)	4 [b] (0 - 17)	6 [bc] (0 - 18)	17 [c] (6 - 47)	219 [a] (28 - 357)	1 [b] (0 - 3)	0 [b] (0 - 0)	3 [b] (0 - 8)

En la laguna de Carpincho el patrón de variación interanual fue levemente diferente. Al igual que en ambos sitios de Gómez, en el verano seco de 2000 se encontraron elevadas biomasas de cladóceros y de ciclopoideos, en tanto que en los veranos de 2001 y 2002, ambos grupos presentaron biomasas significativamente inferiores (Tabla 4.2). Sin embargo, en el verano de 1999, a diferencia de lo ocurrido en la laguna de Gómez, se registraron biomasas intermedias, que en el caso de los

cladóceros, fueron significativamente diferentes de las alcanzadas en el verano seco de 2000 y en los veranos del período húmedo, 2001 y 2002 (Tabla 4.2).

Resulta destacable que en el 2002, los cladóceros estuvieron prácticamente ausentes en Gómez y en Carpincho, con un descenso de hasta dos órdenes de magnitud en la biomasa promedio respecto de las registradas en los años previos (Tabla 4.2).

En Gómez y Carpincho los copépodos calanoideos presentaron las mayores biomasas en el verano de 1999 con valores medios que rondaron entre 150 y 450 $\mu g\ l^{-1}$. No obstante, en los tres veranos restantes, la biomasa promedio de los calanoideos fue significativamente inferior y no superó nunca los 50 $\mu g\ l^{-1}$ (Tabla 4.2). Una particularidad que cabe mencionar, es que estos copépodos estuvieron prácticamente ausentes en todas las lagunas durante la fase de sequía, entre los meses de enero y abril del año 2000, y sólo volvieron a ser registrados en el comienzo del período húmedo, a partir de mayo de aquel año (Figura 4.2).

En el lapso en que fue estudiada la laguna de Mar Chiquita, se observó un patrón interanual concordante con el descripto para Gómez y Carpincho. Las biomasas de cladóceros y ciclopoideos en el verano seco de 2000 fueron mayores a las observadas en el verano de 2001 (Tabla 4.2). Asimismo, al igual que en los otros sitios, en ambos veranos los calanoideos estuvieron muy pobremente representados (Tabla 4.2). Sin embargo, una diferencia notable de Mar Chiquita con el resto de las lagunas es que los cladóceros nunca alcanzaron un desarrollo considerable y su biomasa fue significativamente menor a las observadas en el resto de los sitios (test de t de medias pareadas, $p < 0,05$). Por el contrario, la biomasa de copépodos ciclopoideos en Mar Chiquita no presentó diferencias con las registradas en las demás lagunas.

Las menores biomasas de macrozooplancton en la laguna de Carpincho en los veranos de 1999 y 2002, fueron consecuencia del pobre desarrollo de los cladóceros en el primer año y de los copépodos ciclopoideos en segundo (test de t de medias pareadas, $p < 0,05$).

Composición de los Cladóceros

En todas las lagunas los cladóceros estuvieron representados fundamentalmente por especies de los géneros *Daphnia*, *Moina*, *Ceriodaphnia*, *Alona*, *Leydigia* y en menor medida *Bosmina*, *Macrothrix* y *Diaphanosoma* (Figura 4.3).

En las lagunas de Gómez y Carpincho la composición de especies de cladóceros evidenció un claro patrón de sucesión estacional. En efecto, en el verano de 1999 las especies dominantes en ambos sitios fueron *Daphnia spinulata* y *Moina micrura* acompañadas por *Diaphanosoma brachyurum* y *Ceriodaphnia sp*. El predominio de *D. spinulata* y *M. micrura* se prolongó hasta principios del invierno, momento en que se registró el mínimo anual en la biomasa de los cladóceros (Figuras 4.2 y 4.3). A lo largo de la estación invernal cobraron importancia cladóceros de menor tamaño como *Ceriodaphnia sp., Bosmina obtusirostris* y especies de los géneros *Alona* y *Leydigia* de la familia Chidoridae (Figura 4.3). La composición de los cladóceros volvió a cambiar en la primavera, cuando tuvo lugar un nuevo incremento de *D. spinulata*, hecho que motivó un notable pico en la biomasa de los cladóceros en los meses de octubre y noviembre (Figuras 4.2 y 4.3).

En la primera parte del año 2000, el patrón de variación estacional fue muy similar al descripto para el año 1999. *D. spinulata* y *M. micrura* constituyeron las especies dominantes durante el verano y hasta entrado el otoño, momento en el que fueron reemplazadas por *Ceriodaphnia sp*, *Alona sp* y *Leydigia sp* las que prevalecieron a lo largo del invierno (Figura 4.3).

El cambio de las condiciones hidrológicas iniciado en mayo de 2000, repercutió notablemente en la estructura de los cladóceros, afectando el patrón de variación estacional en el segundo semestre de ese año. De este modo, si bien se observó entre octubre y diciembre de 2000 el pico primaveral de *D. spinulata*, este fue claramente de menor magnitud que aquel que tuviera lugar en 1999 (Figura 4.3). Asimismo, en el verano de 2001, *D. spinulata* no fue la especie dominante entre los cladóceros como había ocurrido en los años anteriores. En efecto, a diferencia de aquellos años, en diciembre de 2000 se produjo un rápido descenso de la abundancia de *D. spinulata* y durante el verano la composición de especies de los cladóceros estuvo dominada por *M. micrura* en ambos sitios de Gómez y una asociación de *B. obtusirostris*, *Ceriodaphnia*, *Macrothrix, Alona y Leydigia* en Carpincho.

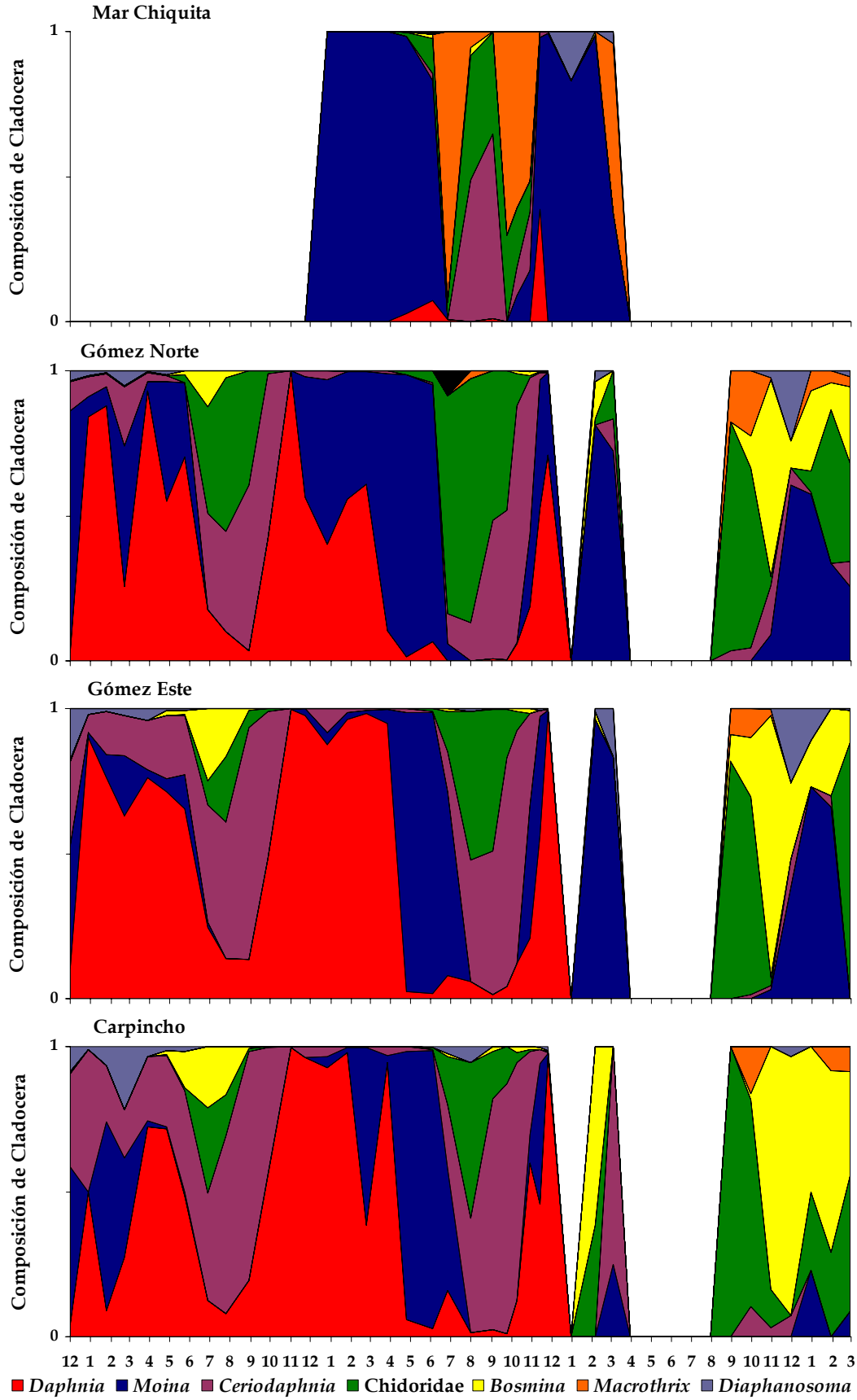

Figura 4.3. Variación de la composición de Cladocera en las cuatro lagunas del estudio entre diciembre de 1998 y marzo de 2002. No se realizaron muestreos entre abril y agosto de 2001.

En el verano de 2002 el cambio en la composición de cladóceros en las lagunas de Gómez y Carpincho fue todavía más notable. *D. spinulata* estuvo completamente ausente, al punto que no fue observada ni aún durante la primavera previa, momento en el que dominaron los Chidoridos y *Bosmina*. Por otra parte, a lo largo del verano, *M. micrura* constituyó el principal componente de los cladóceros en ambos sitios de Gómez y *B. obtusirostris* fue la especie preponderante en Carpincho.

En resumen, en las lagunas de Gómez y Carpincho bajo condiciones hidrológicas normales o de sequía, se observó un marcado patrón estacional de sucesión de especies. En este contexto, *D. spinulata* presentó notables picos primaverales y perduró en los veranos subsiguientes y hasta fines del otoño como el principal componente de los cladóceros. Por el contrario durante los períodos húmedos, el pico primaveral de *D. spinulata* se vio claramente amortiguado o fue inexistente y la composición de los cladóceros durante el verano estuvo caracterizada por la presencia de especies de menor tamaño como *M. micrura*, *B. obtusirostris* y los Chidoridos *Alona* y *Leydigia*.

Durante los inviernos, independientemente de las condiciones hidrológicas imperantes, los cladóceros estuvieron compuestos por especies de pequeño tamaño, fundamentalmente *Ceriodaphnia*, *Alona* y *Leydigia*.

En la laguna de Mar Chiquita el patrón de variación estacional de la composición de cladóceros resultó a grandes rasgos, similar al detallado para Gómez y Carpincho. Efectivamente, en esta laguna también se observó una clara sucesión de especies a lo largo del año. Mientras que en el verano, *M. micrura* fue el cladócero con mayor representación, en el invierno predominaron *Ceriodaphnia, Alona* y *Leydigia*. Sin embargo, hubo entre Mar Chiquita y las otras lagunas algunas diferencias importantes que cabe destacar. Una de ellas fue el predominio de *Macrothrix* durante parte del invierno y principios de la primavera de 2000. Pero el resultado más contrastante fue el muy limitado desarrollo de *D. spinulata,* que nunca representó más del 50 por ciento de la abundancia total de los cladóceros. Además, *D. spinulata* tuvo en Mar Chiquita una presencia ocasional y limitada a muy cortos lapsos de tiempo en el final del otoño y en el comienzo de la primavera del año 2000. Estos resultados se contraponen claramente con el predominio que por largos períodos presentó *D. spinulata* en Gómez y Carpincho.

4.2.2 Microzooplancton

Los nauplii presentaron el mismo patrón de variación estacional que los copépodos, de hecho en casi todos los sitios la biomasa de nauplii estuvo altamente correlacionada con la biomasa total de copépodos -ciclopoideos y calanoideos- ($r = 0,68$ para Mch, $r = 0,59$ para GN y $r = 0,72$ para Carp, $p < 0,01$ en los tres sitios). De este modo, la biomasa de los nauplii fue máxima durante los meses de verano y alcanzó los niveles más bajos durante el invierno (Figura 4.4).

Asimismo, en concordancia con la marcada reducción de la biomasa de copépodos en los veranos húmedos, los nauplii también tendieron a presentar en los distintos sitios biomasas menores durante los períodos de mayores descargas del río Salado. En este sentido, en el verano de 2001 se observaron las menores biomasas promedio de nauplii en todas las lagunas en contraste con el verano de 1999, en el que por lo general se observaron las biomasas promedio más elevadas (Tabla 4.3).

Tabla 4.3 Biomasa de los grupos del microzooplancton (peso seco µg l^{-1}) para los cuatro veranos (diciembre-marzo) muestreados, valor medio y rango de variación. Para un sitio dado, las medias con igual letra no presentan diferencias significativas (test de t de medias pareadas, $p < 0,05$). s.d. sin datos.

	Mar Chiquita				Gómez Norte			
	1999	2000	2001	2002	1999	2000	2001	2002
Nauplii (µg l^{-1})	s.d.	99 ^{a} (19 - 182)	13 ^{a} (1 - 30)	s.d.	64 ^{a} (19 - 101)	47 ^{ab} (12 - 111)	9 ^{b} (0,4 - 22)	21 ^{ab} (15 - 31)
Rotifera (µg l^{-1})	s.d.	149 ^{a} (14 - 255)	70 ^{a} (7 - 166)	s.d.	345 ^{a} (53 -1045)	90 ^{a} (25 - 173)	29 ^{b} (5 - 71)	98 ^{a} (46 - 180)
	Gómez Este				Carpincho			
	1999	2000	2001	2002	1999	2000	2001	2002
Nauplii (µg l^{-1})	47 ^{ab} (8 - 111)	9 ^{a} (4 - 14)	8 ^{a} (2 – 16)	38 ^{b} (18 – 64)	15 ^{a} (8 – 26)	49 ^{ab} (0,5 – 128)	3 ^{b} (0 – 9)	5 ^{ab} (2 – 9)
Rotifera (µg l^{-1})	86 ^{a} (9 – 196)	63 ^{a} (4 – 116)	64 ^{a} (2 – 175)	50 ^{a} (38 – 64)	92 ^{a} (3 – 268)	77 ^{a} (3 – 169)	58 ^{a} (3 – 104)	48 ^{a} (24 – 68)

Los rotíferos, al igual que el resto de los grupos del plancton, desarrollaron sus mayores abundancias en el verano y registraron las densidades más bajas durante el invierno (Figura 4.4). No obstante, se diferenciaron del resto de los componentes del zooplancton en el patrón de variación interanual. Efectivamente, la biomasa de los rotíferos no presentó diferencias significativas entre

veranos con condiciones hidrológicas contrastantes (Tabla 4.3).

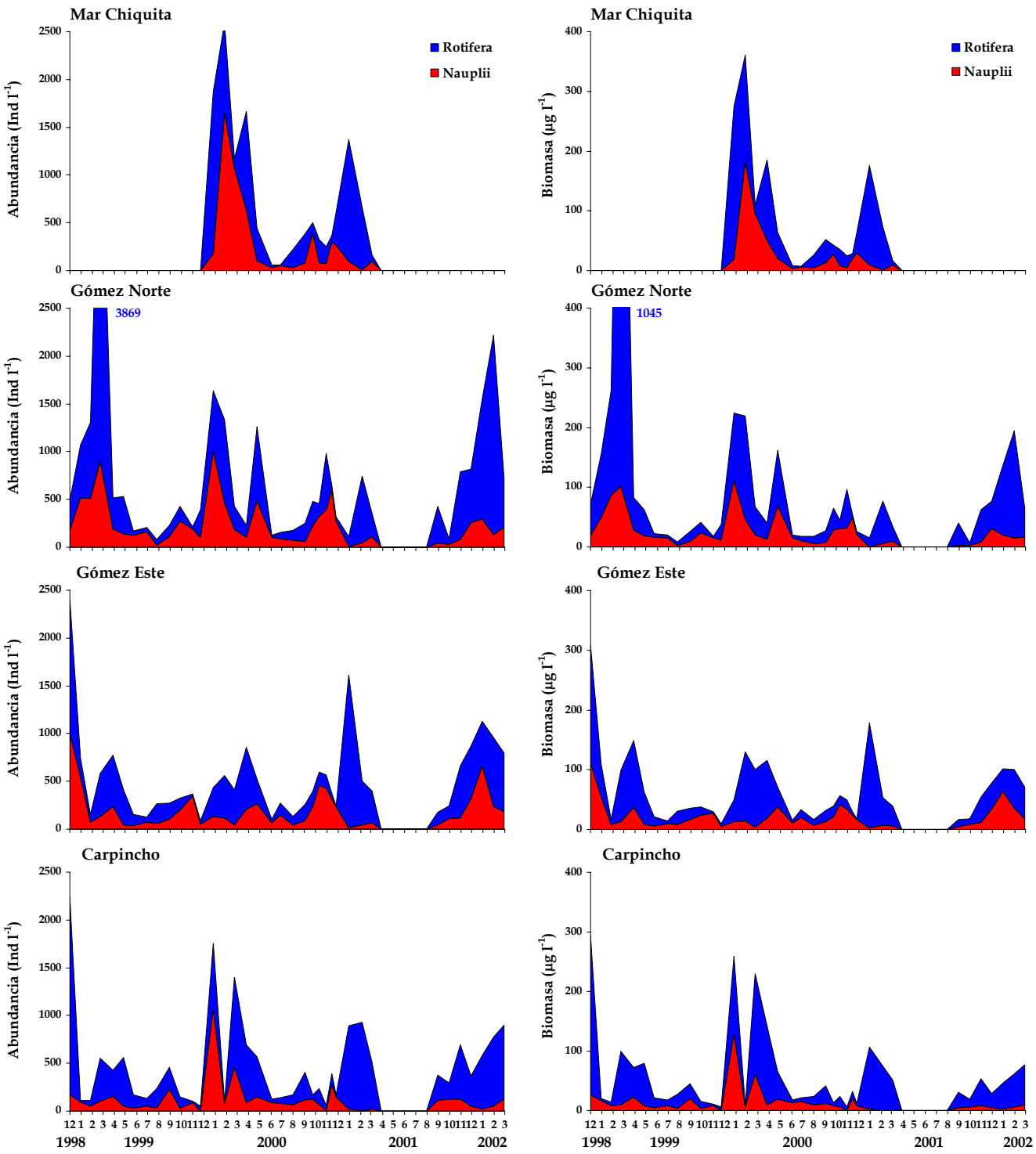

Figura 4.4. Variación de la abundancia y biomasa de los Nauplii y rotíferos en las cuatro lagunas del estudio entre diciembre de 1998 y marzo de 2002. No se realizaron muestreos entre abril y agosto de 2001.

Composición de los Rotíferos

Los rotíferos de las lagunas de la cuenca superior del río Salado estuvieron dominados fundamentalmente por especies de la familia Brachionidae (Tabla 4.3). Los de más frecuente aparición en las muestras a lo largo de los casi 3 años de estudio fueron: *Keratella tropica*, *Brachionus plicatilis*, *B. caudatus*, *B. angularis* y *Filinia. longiseta*.

El patrón de variación estacional en la composición de especies de rotíferos para los distintos sitios del estudio se presenta en la figura 4.5. En todas las lagunas se observó, al igual que con los cladóceros, una marcada alternancia estacional de especies entre veranos e inviernos. Asimismo, la composición de especies mostró, sobretodo durante los veranos, importantes diferencias en función de las fluctuaciones en las condiciones hidrológicas.

En ambos sitios de Gómez, durante los veranos de 1999 y 2000, *B. plicatilis* fue el rotífero dominante representando normalmente más del 70 % de la abundancia total. Otros rotíferos de aparición claramente estival en dicha laguna fueron *B. caudatus*, *B. angularis*, *B. calicyflorus*, *B. dimidiatus* y *F. longiseta*. Durante los inviernos, la única especie dominante fue *K. tropica*, que entre los meses de junio y septiembre constituyó más del 80 % de la abundancia total de rotíferos.

En la laguna del Carpincho el patrón de variación estacional de los rotíferos fue similar al descripto para sendos sitios de Gómez, con la salvedad del verano de 1999, cuando *B.caudatus* y *K. tropica* fueron más abundantes que *B. plicatilis.*

En los últimos dos veranos, durante el período húmedo, en todas las lagunas la presencia de *B. plicatilis* fue esporádica y casi nunca dominó la composición de especies de los rotíferos. Estos veranos se caracterizaron en cambio, por la presencia de *B. caudatus*, *B. angularis* y *K. tropica*. Asimismo, cabe destacar la aparición de especies como *B. havanaensis*, *B. budapestinensis* y *Polyarthra sp*., las que habían estado completamente ausentes en los veranos previos, bajo un contexto hidrológico diferente.

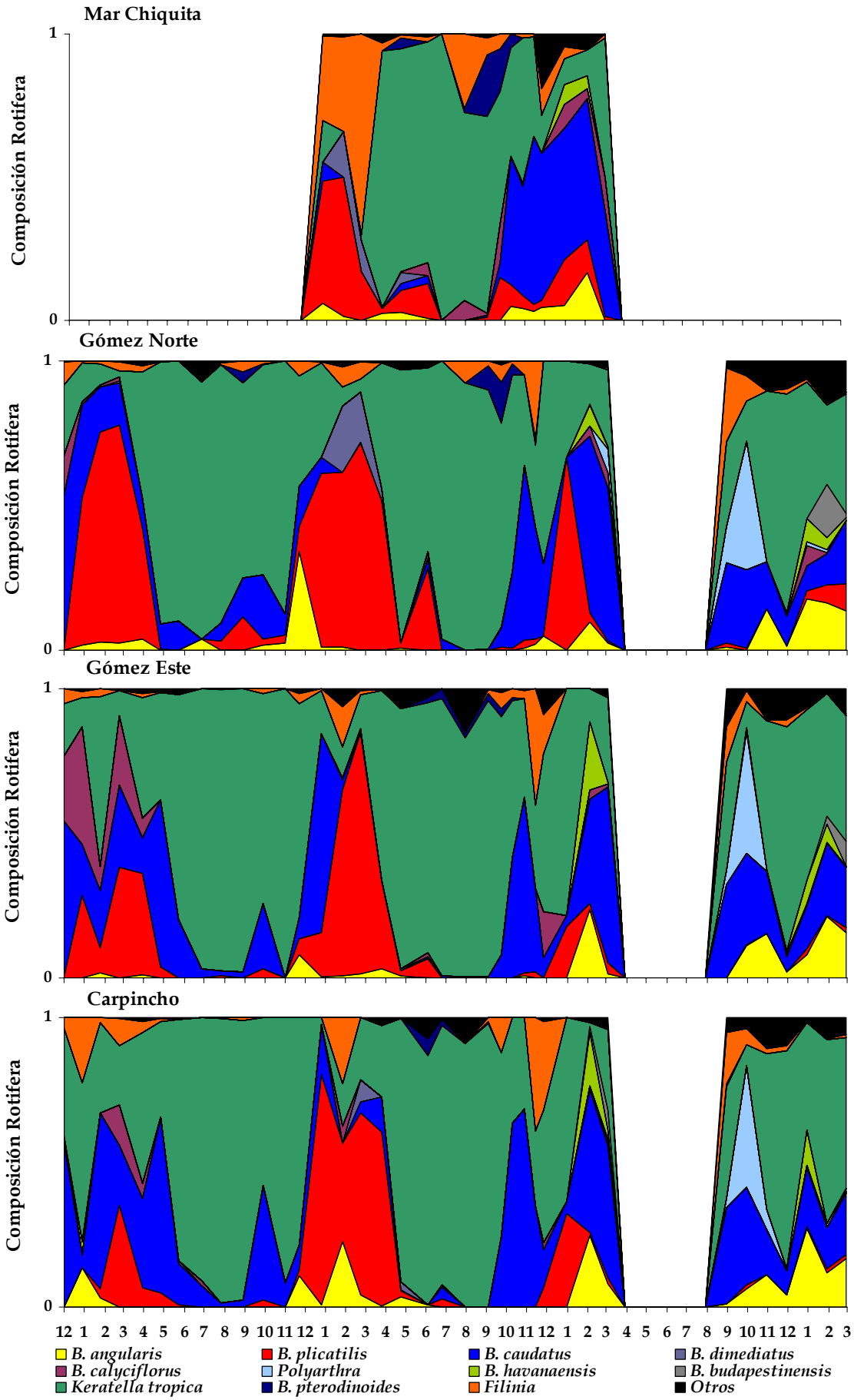

Figura 4.5. Variación de la composición de Rotifera en las lagunas del estudio entre diciembre de 1998 y marzo de 2002. No se realizaron muestreos entre abril y agosto de 2001.

Los rotíferos de la laguna de Mar Chiquita presentaron un patrón de variación semejante al referido para el resto de los sitios. En el verano seco de 2000, *B. plicatilis* y *F. logiseta* fueron las especies más importantes, constituyendo en conjunto más del 70 % de la abundancia total de rotíferos. Al igual que en los otros sitios, la especie mayoritaria durante el invierno fue *K. tropica*, que en el período entre abril y octubre de 2000 representó en promedio el 75 % de los rotíferos de Mar Chiquita. Asimismo, en el verano húmedo de 2001, *B. caudatus* y *B. angularis* incrementaron notablemente su presencia, prevaleciendo por sobre *B. plicatilis*.

Por lo tanto, la composición de especies de rotíferos no presentó diferencias notables entre los diferentes sitios, pero sí un marcado patrón de variación temporal. En este sentido son de resaltar, tanto la alternancia estacional entre veranos e inviernos, como la variación interanual entre veranos de condiciones hidrológicas diferentes.

4.3 Interacciones más relevantes

La biomasa del macrozooplancton se relacionó positivamente con el Tw en todos los sitios menos en la laguna de Mar Chiquita ($r = 0,82$ para GN, $r = 0,75$ para GE y $r = 0,77$ para Carp, $p < 0,0001$ en los tres sitios). Esta relación fue producto de la fuerte correlación positiva que presentó el Tw tanto con la biomasa de cladóceros ($r = 0,83$ para GN, $r = 0,77$ para GE y $r = 0,78$ para Carp, $p < 0,0001$ en los tres sitios) como con la biomasa de ciclopoideos ($r = 0,67$ para GN, $r = 0,53$ para GE y $r = 0,57$ para Carp, $p < 0,01$ en los tres sitios). En Mar Chiquita sólo la biomasa de ciclopoideos se asoció positivamente con el Tw ($r = 0,62$, $p < 0,05$), pero dicha relación, como se dijo, no se vio reflejada en la biomasa total del macrozooplancton ($p > 0,05$).

La relación positiva entre la biomasa de los cladóceros y de los ciclopoideos con el Tw fue más notoria durante los veranos. En efecto, en las lagunas de Gómez y Carpincho, cuando la media estival del Tw fue superior a los 29 días, la biomasa promedio de los cladóceros superó los 800 $\mu g\ l^{-1}$. Por el contrario, en los veranos en que la media del Tw fue menor a 15 días, las biomasas promedio de los cladóceros no alcanzó los 400 $\mu g\ l^{-1}$ (Figura 4.6).

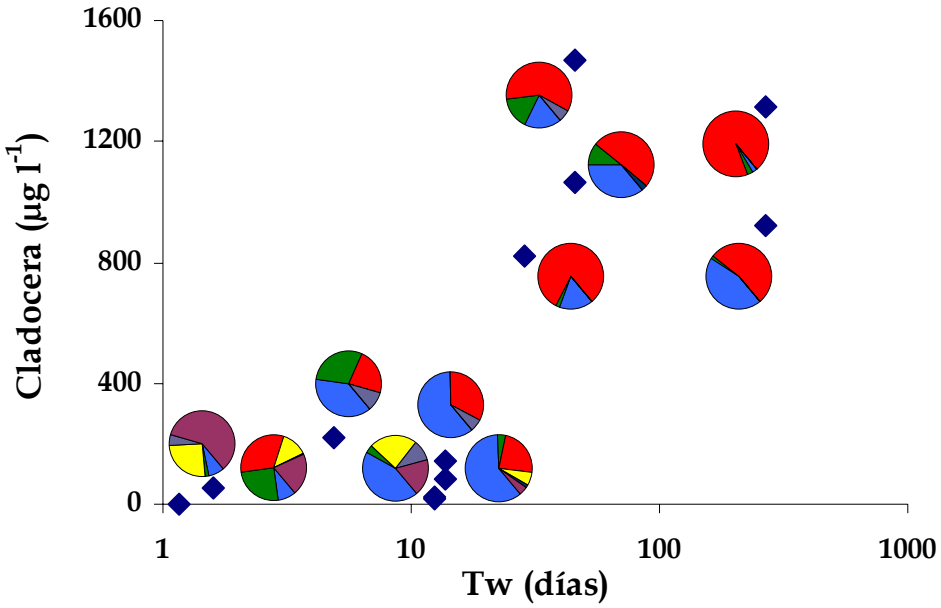

Figura 4.6. Variación de la biomasa de los cladóceros en función del tiempo medio de permanencia del agua. Valores promedios de los veranos 1999, 2000, 2001 y 2002 para los sitios GN, GE y Carpincho. Junto a cada punto consta la composición promedio de los cladóceros para el verano correspondiente (■ *Daphnia*, ■ *Moina*, ■ *Ceriodaphnia*, ■ Chidoridae, ■ *Bosmina*, ■ *Diaphanosoma*). Tw: tiempo medio de permanencia del agua. El eje x se presenta en escala logarítmica.

Los cambios en las condiciones hidrológicas no sólo afectaron la biomasa sino también la composición de especies de los cladóceros. En los veranos con Tw mayores a 29 días, *D. spinulata* fue la especie dominante, mientras que cuando los Tw fueron cercanos a los 10 días *M. micrura* fue el cladócero más abundante (Figura 4.6). Finalmente, en el extremo del espectro hidrológico, cuando los Tw fueron menores a los 5 días, *B. logirostris* y los Chidoridos *Alona sp.* y *Leydigia sp.* fueron los que prevalecieron (Figura 4.6). Podría aseverarse entonces la existencia de una suerte de gradiente en la composición de especies de los cladóceros a lo largo del amplio rango de variación hidrológica al que estuvieron expuestas las lagunas.

Al igual que los cladóceros, la biomasa estival de los copépodos ciclopoideos estuvo estrechamente vinculada con los cambios interanuales en el Tw (Figura 4.7). En los veranos en que la media del Tw superó los 29 días, la biomasa promedio de los ciclopoideos fue siempre superior a los 500 µg l^{-1}, por el contrario cuando la media del Tw fue inferior a los 15 días, dicha biomasa no superó los 300 µg l^{-1}.

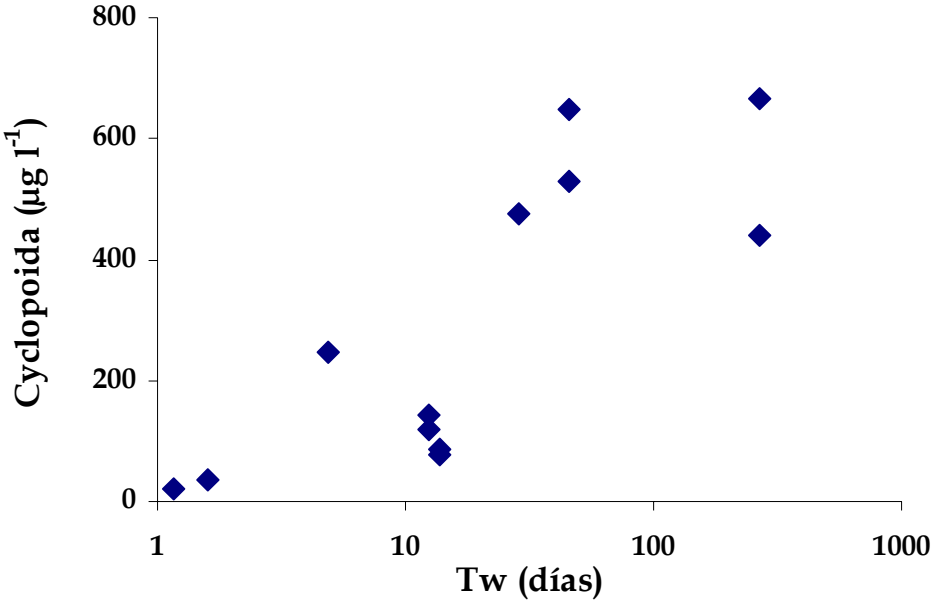

Figura 4.7. Variación de la biomasa de los ciclopoideos en función del tiempo medio de permanencia del agua. Valores promedios de los veranos 1999, 2000, 2001 y 2002 para los sitios GN, GE y Carpincho. Tw: tiempo medio de permanencia del agua. El eje x se presenta en escala logarítmica.

Contrariamente a lo observado para los cladóceros y los ciclopoideos, la biomasa de rotíferos a lo largo de todo el período de estudio no se vinculó significativamente con el Tw ($p > 0,05$ para todos los sitios). La ausencia de relación se mantuvo cuando sólo se consideraron las medias estivales. En efecto, en los veranos, la biomasa promedio de los rotíferos fluctuó entre 50 y 100 µg l^{-1} independientemente de los cambios en las condiciones hidrológicas (Figura 4.8). Sin embargo, la composición de especies de los rotíferos mostró un claro patrón de variación en función del Tw. En los veranos con descargas del río Salado moderadas o bajas, cuando los Tw superaron los 29 días, *B. plicatilis* dominó la composición de especies, representando usualmente más del 40 % de la abundancia promedio. Mientras que en los veranos húmedos, Tw menores a 15 días, los rotíferos más abundantes fueron *B. caudatus* y *K. tropica* (Figura 4.8).

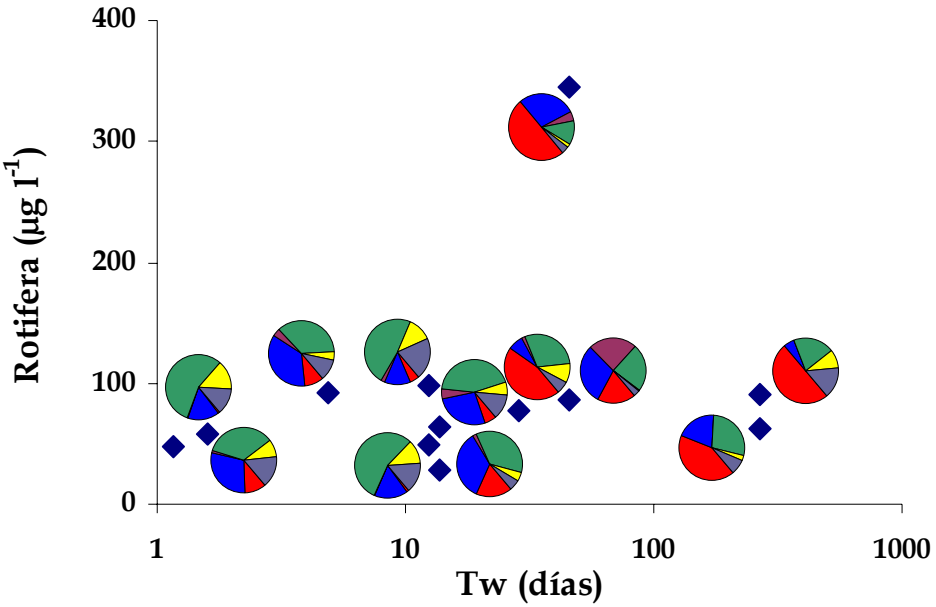

Figura 4.8. Variación de la biomasa de los rotíferos en función del tiempo medio de permanencia del agua. Valores promedios de los veranos 1999, 2000, 2001 y 2002 para los sitios GN, GE y Carpincho. Junto a cada punto consta la composición promedio de los rotíferos para el verano correspondiente (■ *B. plicatilis*, ■ *B. caudatus*, ■ *K. tropica*, ■ *B. angularis*, ■ *B. calyciflorus*, ■ Otros). Tw: tiempo medio de permanencia del agua. El eje x se presenta en escala logarítmica.

Un dato destacable es que la abundancia de los Chidoridos, *Alona* y *Leydigia,* se correlacionó en Gómez y Carpincho negativamente con la transparencia del agua ($r = -0,69$ para GN, $r = -0,67$ para GE y $r = -0,72$ para Carp, $p < 0,0001$ en los tres sitios) y la temperatura ($r = -0,57$ para GN, $r = -0,61$ para GE y $r = -0,57$ para Carp, $p < 0,001$ en los tres sitios). Estos resultados pondrían en evidencia que la presencia en la zona pelágica de estos organismos, que son característicos del bentos y de los ambientes litorales, sería producto de la intensa resuspensión de los sedimentos durante el invierno y comienzos de la primavera, como consecuencia del aumento en la intensidad del viento durante esa época del año.

Pese al claro patrón de sucesión de especies entre veranos e inviernos, *B. plicatilis* fue, descontando a los Chidoridos, la única especie cuya abundancia se correlacionó significativamente con la temperatura en la mayoría de los sitios ($r = 0,56$ para Mch, $r = 0,51$ para GN y $r = 0,53$ para GE, $p < 0,05$ en los tres sitios). Por su parte *D. spinulata* presentó una fuerte correlación positiva con el Tw tanto en Gómez como en Carpincho ($r = 0,84$ para GN, $r = 0,85$ para GE y $r = 0,83$ para Carp, $p < 0,0001$ en los tres sitios).

4.4 Discusión

4.4.1 El zooplancton de las lagunas de la cuenca superior del río Salado

En estudios comparativos de lagos, se ha demostrado que la abundancia y biomasa en todos los niveles tróficos están estrechamente relacionadas con la concentración de nutrientes (Quirós, 1998). La biomasa del zooplancton suele estar vinculada con la concentración de fósforo, incluso en mayor medida que con la biomasa del fitoplancton. Esto es así, sobretodo en lagos de elevado trofismo, con altas concentraciones de materia orgánica, donde el plancton bacteriano o picoplancton podría ser una importante fuente de recursos para el zooplancton. En estos casos, el nivel de fósforo de un cuerpo de agua ponderaría con mayor precisión que la biomasa del fitoplancton los recursos disponibles para zooplancton. En todas las lagunas, tanto la biomasa del fitoplancton como la concentración del fósforo fueron elevadas, por lo que no sorprende que las biomasas del zooplancton también lo hayan sido. Aún así, los muy elevados registros, que por momentos superaron los 5000 $\mu g\ l^{-1}$, resultan superiores a los observados en otros cuerpos de agua hipertróficos y poco profundos (Claps et al., 2004, Gyllström et al, 2005).

Por otra parte, la importancia relativa, en términos de biomasa, de cada uno de los componentes del zooplancton, presentó algunas particularidades que merecen ser resaltadas. En todas las lagunas se observó un claro predominio, dentro del macrozooplancton, de los cladóceros y los ciclopoideos por sobre los calanoideos, además los rotíferos estuvieron compuestos fundamentalmente por especies del género *Brachionus*. Estas características han sido propuestas como elementos distintivos de cuerpos de agua ubicados en zonas tropicales y subtropicales (Arora y Mehra, 2003; Pinto-Coelho *et al.*, 2005). Sin embargo, los organismos del macrozooplancton, en particular el cladócero *Daphnia*, fueron los componentes dominantes del zooplancton. Este último escenario ha sido referido, en cambio, como representativo de lagos templados (Crisman y Beaver, 1990; Gilloly y Dodson, 2000).

Los estudios de variación de la composición del zooplancton en función del gradiente latitudinal reconocen la escasa información disponible para las zonas tropicales y subtropicales (Pinto-Coelho *et al.*, 2005; Gyllström *et al.*, 2005). Este motivo podría sesgar severamente la caracterización de la estructura del zooplancton que actualmente es aceptada como representativa de dichas regiones. Los resultados obtenidos a lo largo de los casi tres años de muestreos en las lagunas de la cuenca

superior del río Salado, parecen confirmar la necesidad de revisar algunas de las generalizaciones propuestas a medida que vaya mejorando la información de base para las zonas tropicales y subtropicales.

4.4.2 Variación temporal de la estructura del zooplancton

Los cambios interanuales

A lo largo de los cuatro veranos comprendidos en el período de estudio, se observó claramente la variabilidad climática e hidrológica que es característica de la región pampeana (Sierra *et al.* 1994). En efecto, hubo una marcada alternancia de años húmedos (2001 y 2002), normales (1999) y secos (2000). Como era de esperar, se detectaron importantes cambios en la estructura y biomasa de la comunidad del zooplancton, asociados a esta variabilidad hidrológica interanual. Se ha sugerido que existe una relación positiva entre la biomasa del zooplancton y el tiempo medio de permanencia en aquellos sistemas que posean una elevada tasa de recambio del agua (Brook y Woodward, 1956). Esta relación se observó en las lagunas del estudio, la biomasa total del zooplancton fue inferior en los años que presentaron elevadas precipitaciones pluviales y por lo tanto grandes descargas del río Salado. Sin embargo, los distintos grupos del zooplancton no respondieron de manera semejante frente a los cambios hidrológicos. Mientras que la biomasa de cladóceros y ciclopoideos se relacionó negativamente con el aumento en la tasa de recambio del agua, la biomasa de los rotíferos no presentó variaciones significativas bajo diferentes situaciones hidrológicas. Por su parte, los calanoideos, mostraron las mayores biomasas cuando las descargas del río Salado fueron intermedias.

Dickman (1969) propuso que la tasa de renovación del agua podría ser un factor de selección determinante de la composición del plancton en los sistemas acuáticos lénticos que estuvieran caracterizados por bajos tiempos medios de permanencia del agua. En estos ambientes, el zooplancton estaría dominado sólo por aquellas especies que fueran capaces de reproducirse lo suficientemente rápido como para compensar su remoción del sistema por arrastre hacia la desembocadura. En otras palabras, sólo aquellas especies cuyo tiempo generacional fuera inferior al tiempo medio de permanencia del agua podrían continuar en el sistema. Es por ello que una disminución pronunciada del tiempo medio de permanencia, generaría que las especies de mayor

tiempo generacional fueran reemplazadas por especies cuyos tiempos generacionales fueran menores.

Resulta evidente, que no todo cambio en las condiciones hidrológicas debe acarrear necesariamente modificaciones en la estructura del zooplancton, dado que toda modificación del tiempo de permanencia, por pronunciada que esta sea, que no implique un descenso más allá de los tiempos generacionales de las especies presentes, no afectaría la continuidad de estas en el sistema. La influencia de los cambios hidrológicos sobre la estructura del zooplancton estaría, entonces, fuertemente ligada a los tiempos generacionales de los integrantes de dicha comunidad.

A partir de una amplia revisión bibliográfica que incluía información de cladóceros, ciclopoideos, calanoideos y rotíferos, Gillooly (2000) halló que los tiempos generacionales de los distintos componentes del zooplancton estaban estrechamente relacionados con la talla final cuando adultos, independientemente del grupo al que pertenecieran. Otros autores (Kalff, 2002), en cambio, sostienen que a igual talla, los copépodos tendrían mayores tiempos generacionales dado que deben pasar por distintos estadios larvales antes de llegar a adultos.

Como se detallará a continuación, los cambios interanuales que tuvieron lugar en las lagunas de la cuenca superior del río Salado a lo largo del período de estudio, concuerdan en gran medida con los conceptos propuestos por Dickman.

En todos los sitios hubo una drástica disminución de las biomasas de cladóceros y ciclopoideos cada vez que los tiempos medios de permanencia del agua estuvieron por debajo de los 15 días. Los tiempos generacionales para estos dos grupos del zooplancton se encuentran justamente entre 15 y 20 días (Gillooly, 2000). Podría afirmarse entonces que en los veranos húmedos, cuando las descargas del río Salado fueron elevadas, el tiempo de recambio del agua en las lagunas fue tan bajo que los principales componentes del macrozooplancton habrían sido desplazados del sistema antes de completar su ciclo de vida. Consecuentemente, las biomasas de dichos organismos se vieron considerablemente reducidas.

Los calanoideos poseen tiempos generacionales similares a los cladóceros y ciclopoideos, por lo tanto, las bajas biomasas que presentaron estos copépodos en los veranos de 2001 y 2002 serían explicadas por las mismas causas descriptas previamente para los otros integrantes del macrozooplancton. No obstante, la biomasa de los calanoideos, también fue muy baja en el verano

de 2000, a pesar de que los tiempos medios de permanencia fueron lo suficientemente elevados como para permitir el desarrollo de estos organismos. Es muy probable que las altas concentraciones de sales durante ese verano hayan afectado la biomasa de este grupo. De hecho, hubo una ausencia casi total de estos copépodos en todos los sitios mientras la conductividad eléctrica del agua fue superior a los 6500 $\mu S\ cm^{-1}$. Por otra parte, los calanoideos sólo generaron biomasas significativas cuando la conductividad eléctrica del agua fue inferior a los 2500 $\mu S\ cm^{-1}$. Por lo tanto, los calanoideos parecen haber estado limitados en un extremo del gradiente hidrológico por los muy bajos tiempos medios de permanencia del agua (veranos 2001 y 2002) y en el otro extremo por la muy alta concentración de sales (verano 2000). De todos modos, se debe tener presente que la composición de especies de este grupo no fue analizada y por ello el aparente efecto negativo de las elevadas salinidades del agua durante el verano seco, no pudo ser refrendado con información de la autoecología de las especies.

Los tiempos generacionales de los rotíferos suelen ser inferiores a los 5 días (Walz y Welker, 1998; Gilloly, 2000), pudiendo incluso ser tan bajos como 1,5 días (Kalff, 2002). Esto explicaría el nulo impacto que los cambios hidrológicos tuvieron sobre la biomasa de este grupo, ya que el tiempo medio de permanencia del agua en todos los sitios rara vez fue inferior a esos valores.

Un claro cambio hacia especies de menor tamaño tuvo lugar en los veranos húmedos, como resultante de este comportamiento diferencial de los distintos grupos del zooplancton a los cambios interanuales en el tiempo medio de residencia del agua. En los veranos de 2001 y 2002, no sólo los rotíferos incrementaron su biomasa relativa, sino que entre los cladóceros, *D. spinulata* fue reemplazada por especies de menor talla corporal. Tanto los rotíferos como los cladóceros pequeños habrían sido seleccionados positivamente durante los períodos de mayores descargas del ríos Salado, en virtud de sus menores tiempos generacionales, característica que les habría permitido mantenerse en el ecosistema (Walz, 1995).

Por otra parte, la disminución de la biomasa de *Daphnia*, sobre todo en sistemas lóticos, también ha sido adjudicada al aumento de la velocidad del agua (Rzoska, 1978) y al incremento de las partículas inorgánicas en suspensión (Kirk y Gilbert, 1990). Es altamente probable que ambas circunstancias hayan tenido lugar en las lagunas del estudio durante los veranos húmedos y que por lo tanto, también hayan contribuidos a la disminución en biomasa de estos cladóceros.

Resulta importante destacar que las bajas biomasas de *D. spinulata* durante los veranos húmedos no pueden ser atribuidas ni a la predación por parte de peces zooplanctívoros, ni a la inanición por falta de fitoplancton palatable. En efecto, ambas causas suelen ser responsables de la disminución en la abundancia de *Daphnia* luego del pico primaveral (Luecke *et al.*, 1990; Boersma *et al.*, 1996; Mehner *et al.*, 1998; Hülsmann y Weiler, 2000). Sin embargo, en los veranos de 2001 y 2002, la densidad de peces zooplanctívoros fue extremadamente baja en todas las lagunas (ver capítulo 5). Asimismo, entre octubre y diciembre de 2000, la biomasa del fitoplancton menor de 36 μm, que suele se considerada la fracción palatable (Lampert *et al.*, 1986; Carpenter *et al.*, 1996), alcanzó niveles superiores a los 40 $\mu g\ l^{-1}$ (Rennella, datos no publicados).

Brook y Woodward (1956) plantearon la existencia de un continuo, entre lo que conocemos como sistemas lénticos y lo que definimos como sistemas lóticos. Asimismo, se ha reconocido que resulta útil para su caracterización, ordenar los sistemas acuáticos en función del gradiente de tiempos medios de permanencia del agua (Sobelle y Kimmel, 1987). A lo largo de este gradiente, los lagos poco profundos de las zonas semiáridas presentarían fuertes fluctuaciones en sus tiempos medios de permanencia. Esto último representa una diferencia notable respecto de los lagos profundos, los que en virtud de su mayor volumen presentan una mayor estabilidad en su tiempo medio de permanencia del agua frente a cambios hidrológicos. Reynolds *et al.* (1994) plantearon que la composición de especies en lagos poco profundos estaba determinada por factores más similares a los encontrados en sistemas lóticos que a aquellos que gobiernan la dinámica del plancton en los lagos profundos. Estos autores resaltaron la relevancia de la turbidez como elemento común entre ríos y lagos poco profundos, que a su vez tendría un fuerte impacto en la composición de especies del plancton. La hidrología podría ser un segundo elemento compartido por estos dos tipos de sistemas, que al mismo tiempo ejercería importantes condicionantes sobre las comunidades planctónicas.

Es ampliamente aceptado que los cambios hidrológicos desempeñan un papel central en la dinámica y la estructura del zooplancton en ríos y arroyos (Basu y Pick, 1996; Viroux, 2002). Por lo tanto, las fluctuaciones en los tiempos de permanencia podrían explicar gran parte de la variabilidad espacial y temporal de la biomasa del zooplancton en lagos poco profundos, a pesar de ello, sus efectos rara vez han sido tenidos en cuenta en los estudios de este tipo de ambientes. Los cladóceros del género *Daphnia*, debido a su mayor eficiencia de pastoreo, desempeñan un papel clave en el flujo de materia y energía a lo largo de la trama trófica (Persson, 2007). Las poblaciones de *Daphnia* parecen ser particularmente vulnerables a los cambios hidrológicos (Baranyi *et al.* 2002; Rennella y

Quirós, 2006), y por lo tanto las variaciones en los tiempos medios de residencia del agua en lagos poco profundos podrían ser responsables de cambios importantes en la conformación de toda la estructura trófica.

Los cambios estacionales

Los mecanismos que regulan el patrón de variación estacional del zooplancton han sido estudiados por años y se han generado numerosas concepciones y teorías al respecto. Uno de los modelos propuestos, reconocido por integrar y sintetizar diferentes conceptos, es el PEG-model. Este modelo explicaría adecuadamente la sucesión estacional del plancton en lagos templados, pero presentaría limitaciones tanto para cuerpos de agua poco profundos como para sistemas con elevadas tasas de recambio del agua (Sommers, 1986). Ambas características son reunidas por las lagunas pampeanas y por lo tanto era de esperar que su patrón de sucesión estacional de especies difiriera del desarrollado en el PEG-model.

En los sistemas con elevado recambio de agua, como es el caso de las lagunas del estudio, la influencia de factores externos sobre el reemplazo estacional de especies es elevada. En estos casos los cambios están ligados más fuertemente a la variación de factores fisicoquímicos que a una modulación biológica como la sugerida mayormente por el PEG-model (Gasiunaité, 2004)

En las lagunas de la cuenca superior del río Salado, la hidrología parece haber tenido un papel importante no sólo en la variación interanual ya descripta, sino también en los cambios en la composición de especies a lo largo del año. Una consecuencia directa de esta influencia es que el patrón de sucesión fue altamente uniforme al comparar los distintos sitios entre sí. De este modo, al igual que como se describiera para los componentes abióticos en el capítulo previo, el río Salado habría ejercido, también sobre la estructura del zooplancton, una importante fuerza de homogenización espacial. Bajo este contexto, quedaría poco margen para la diferenciación entre sitios como consecuencia de un estructuramiento diferente de sus componentes bióticos.

Los cambios estacionales mostraron una clara alternancia de especies entre veranos e inviernos, aunque hubo diferencias notables entre años con condiciones hidrológicas diferentes. Estas diferencias, como se discutió en la sección precedente, fueron más marcadas durante el verano. La composición de los cladóceros se caracterizó por la presencia de *D. spinulata* y *M. micrura* en los

veranos normales o secos, mientras que en los veranos húmedos predominaron *M. micrura*, *B. obtusirostris*, *Alona* y *Leydigia*. En los inviernos, independientemente de las condiciones hidrológicas prevalecieron *Ceriodaphnia* y los dos Chidoridos ya nombrados.

D. spinulata presentó claros picos de abundancia durante la primavera, salvo en el año 2002 cuando el tiempo medio de permanencia del agua fue extremadamente bajo, y mantuvo elevadas biomasas a lo largo del verano hasta mediados del otoño. Este resultado se contrapone con lo hallado en otras lagunas de la región pampeana, en donde se menciona el invierno como el período en que *D. spinulata* desarrolla sus poblaciones más abundantes (Claps, 2004; Sosnovsky, 2007). Por lo tanto, la desaparición de esta especie durante la estación invernal no puede ser atribuida de manera directa a los cambios térmicos o de fotoperíodo. Por otra parte, en el presente estudio, la biomasa de *D. spinulata* no se correlacionó con la temperatura del agua pero sí con el tiempo medio de permanencia. El caudal del río Salado presentó como característica un aumento estacional durante el invierno, este cambio se reflejó evidentemente en un aumento en la tasa de renovación del agua en las lagunas. Es probable que la disminución invernal en la biomasa de *D. spinulata* haya estado vinculada con este incremento estacional del caudal. De hecho, la caída de *D. spinulata* en los inviernos de 1999 y 2000 presentó una superposición notable con la disminución del tiempo medio de permanencia del agua en las lagunas. En efecto, en 1999, en la laguna de Gómez, el tiempo de permanencia pasó de valores cercanos a los 50 días en el mes de mayo, a valores que rondaron los 25 días entre junio y agosto. En el mismo intervalo temporal, la proporción de *D. spinulata* cambió del 70 % a menos del 20 % de la abundancia total de cladóceros. Un patrón semejante se observó en el invierno de 2000 pero anticipado en un par de meses. En abril de dicho año, el tiempo medio de permanencia del agua fue superior a los 90 días pero en mayo se redujo a menos de 15 días. Simultáneamente, la proporción de *D. spinulata* disminuyó del 90 % a menos del 10 % en tan sólo un mes.

Asimismo, los cambios térmicos pueden ejercer importantes modificaciones en el tiempo generacional de los organismos del zooplancton (Gilloly *et al.*, 2000). En los cladóceros el tiempo generacional puede variar de entre 15 y 20 días cuando la temperatura es de 20 °C a más de 40 días cuando la temperatura es de 5 °C. La amplitud térmica anual en las lagunas fue de más de 20 °C, con temperaturas del agua en los veranos cercanas a los 30 ºC y en los inviernos menores de 10 °C. Esto quiere decir que probablemente en los inviernos la capacidad de algunas especies del zooplancton de mantenerse en el sistema también habría estado limitada por el aumento de los tiempos generacionales provocados por el descenso de la temperatura.

Un dato destacable fue la presencia estacional durante los inviernos de los Chidoridos *Alona* y *Leydigia* La abundancia de estos cladóceros estuvo altamente correlacionada con la turbidez de origen no algal. Estos resultados pondrían en evidencia que la presencia en la zona pelágica de estos organismos, que son característicos del bentos y de los ambientes litorales (Paggi, 1995), sería producto de la intensa resuspensión de los sedimentos durante el invierno y comienzos de la primavera como consecuencia del aumento en la intensidad del viento durante esa época del año. Reforzando esta suposición, en un estudio estratificado de la comunidad del zooplancton en la laguna del Monte, Claps *et al.* (2002) encontraron que los Chidoridos solían concentrarse y presentar mayores abundancias en los estratos más profundos de la laguna.

El patrón de sucesión de especies de los rotíferos presentó como característica distintiva la presencia dominante de diversas especies del género *Brachionus* durante los veranos. En particular *B. plicatilis* fue la especie cuya presencia en las lagunas estuvo más claramente restringida al período estival. Estos resultados son coincidentes con la caracterización de las especies del género *Brachionus* como termófilas y de aparición típicamente estival (Castro *et al.*, 2005).

4.4.3 Variación espacial de la estructura del zooplancton

Al comparar las estructuras del zooplancton entre las distintas lagunas, la primera observación que surge es la gran similitud que presentó la composición de especies entre unas y otras para los distintos momentos de año. La homogeneidad espacial observada en los parámetros fisicoquímicos, se vio por lo tanto reflejada en las comunidades del zooplancton.

No obstante, la laguna de Mar Chiquita presentó diferencias evidentes respecto del resto. Esta laguna se caracterizó por presentar muy bajas biomasas de cladóceros, especialmente de *D. spinulata*, cuyo desarrollo estuvo limitado a cortos períodos durante la primavera. Por el contrario, en las lagunas de Gómez y Carpincho, *D. spinulata* exhibió elevadas biomasas, que por otra parte fueron sostenidas desde la primavera hasta el otoño.

El pobre desarrollo en Mar Chiquita de los cladóceros en general y de *D. spinulata* en particular podría deberse a la elevada cantidad de sedimentos en suspensión en dicha laguna. En el capítulo anterior se resaltó que, ya sea por el aporte del río Salado, ya sea por la resuspensión de sedimentos

mediada por el viento, la turbidez inorgánica fue significativamente superior en la laguna de Mar Chiquita con respecto al resto de los sitios. Los sólidos en suspensión disminuyen la supervivencia, la fecundidad y la tasa de crecimiento poblacional de los cladóceros (Kirk y Gilbert, 1990). Esto se debería a que las arcillas en suspensión pueden disminuir la tasa de ingestión algal de este grupo de organismos, al interferir en su aparato de filtración (Kirk, 1991). Es probable entonces, que las condiciones ambientales de la laguna de Mar Chiquita hayan impedido que *D. spinulata* desarrollara en ese sitio poblaciones similares a las registradas en Gómez y Carpincho. Son numerosos los trabajos que acreditan una relación negativa entre la cantidad de sólidos en suspensión y la biomasa de cladóceros (Schrage y Downing, 2004).

Por otra parte, los diferentes mecanismos de alimentación que poseen los rotíferos y los copépodos respecto de los cladóceros, los harían menos vulnerables a la presencia de sólidos en suspensión. En efecto, Kirk (1991) no encontró diferencias en la tasa de ingestión algal en rotíferos sometidos a diferentes cantidades de arcillas en suspensión. Esto justificaría que la biomasa de estos dos grupos en Mar Chiquita no haya presentado diferencias con las observadas en el resto de los sitios.

La otra diferencia significativa entre sitios se presentó en la laguna de Carpincho durante el verano de 1999. En esta laguna las biomasas de cladóceros y ciclopoideos fueron significativamente menores que las halladas en ambos sitios de Gómez para la misma época. La laguna de Carpincho, en virtud de su menor tamaño posee, para un determinado nivel de descarga del río Salado, tiempos medios de permanencia del agua diez veces menores que los que tienen Gómez y Mar Chiquita. Es por ello que, aún cuando las descargas del río Salado hubieran sido normales durante el verano de 1999, el tiempo medio de permanencia en Carpincho fue sumamente bajo, 2,5 días. Esto justificaría las menores biomasas en esta laguna durante ese año.

Por lo tanto, puede afirmarse que la estructura del zooplancton en los cuerpos de agua de menor tamaño sería más vulnerable a los cambios en la hidrología que la de los sistemas lénticos de mayor tamaño.

No obstante, a pesar de los extremadamente bajos tiempos de permanencia de la laguna de Carpincho en 1999, los cladóceros no presentaron un cambio en su composición de especies tan marcado como el que se observó en todos los sitios en los años 2001 y 2002. De hecho, *D. spinulata* representó casi el 50 % de la abundancia total de cladóceros. Es posible, que esta elevada proporción de *D. spinulata* haya sido consecuencia de un aporte de individuos desde la laguna de

Gómez donde los tiempos de residencia del agua fueron suficientemente elevados para el desarrollo de esta especie. Se ha observado que en el río Salado los cladóceros que proliferan en los sistemas lénticos que interrumpen su cauce pueden persistir en el curso principal por varios kilómetros (Neschuk *et al.* 2002). Es por ello que resulta altamente probable que Carpincho recibiera un aporte importante de cladóceros desde Gómez, los que sólo habrían recorrido el corto tramo de río que separa sendas lagunas. Esto explicaría la elevada proporción de *D. spinulata* en Carpincho durante el verano de 1999, en contradicción con el patrón de correlación negativo que dicha especie presentó con el tiempo medio de permanencia del agua.

5. Interacciones tróficas en grandes lagunas pampeanas

5.1 Introducción

El principal objetivo de esta etapa fue evaluar la relevancia que tienen las interacciones tróficas en la determinación de la estructura de la comunidad del zooplancton en lagunas pampeanas. Para ello se realizaron comparaciones espaciales y temporales de la biomasa, estructura de tallas y composición de especies del zooplancton, entre sitios o momentos que presentaran abundancias contrastantes de peces zooplanctívoros visuales. En este sentido, las mayores diferencias en el número de peces entre las distintas lagunas se presentaron durante los veranos y es por ello que la mayor parte del análisis se centraliza en la estructura del zooplancton en dicha estación del año.

En el capítulo precedente se puso en evidencia el modo en que los cambios hidrológicos pueden afectar a las comunidades zooplanctónicas en estas lagunas. Con el objeto de poder discriminar los posibles efectos sobre el zooplancton generados por las interacciones tróficas de aquellos producidos por los cambios en el caudal del río Salado, se incluyó en el análisis una división entre sitios que tuvieran promedios estivales para el tiempo medio de permanencia del agua superiores a los 30 días, de aquí en más sitios Tw_{30}, de aquéllos con promedios en verano para dicha variable menores a 15 días, de ahora en más sitios Tw_{15}.

En función de los postulados de la Hipótesis de las Cascadas Tróficas (Carpenter *et al.*, 1985), la biomasa del zooplancton debería ser mayor en los sistemas con menor presión de predación por parte de peces zooplanctívoros. Por el contrario, un incremento en la abundancia de estos peces, debería generar una disminución de las biomasas zooplanctónicas. Análogamente, una relación inversa debiera esperarse entre las biomasas del zooplancton y del fitoplancton.

Por otra parte, la Size Efficiency Hypothesis (SEH) (Brooks y Dodson, 1965) sostiene que los peces zooplanctívoros predarían selectivamente sobre los componentes del plancton de mayor tamaño. Por lo tanto, un incremento en la abundancia de estos peces impactaría en la composición de especies, eliminando fundamentalmente los cladóceros del género *Daphnia*. Esto generaría, a su vez, un cambio en la estructura de tallas, ya que la ausencia de *Daphnia* permitiría la proliferación, por liberación competitiva, de especies de menor tamaño.

5.2 Variación temporal y espacial de los peces zooplanctívoros

La abundancia de ejemplares de pejerrey de pequeña talla presentó marcadas variaciones a lo largo del tiempo, así como también importantes diferencias entre los distintos sitios de muestreo (Figura 5.1).

Una vez más, Mar Chiquita fue la laguna que se diferenció más claramente del conjunto. La cantidad de pejerreyes pequeños en este cuerpo de agua fue significativamente inferior a las observadas en las lagunas de Gómez y Carpincho (test de t de medias pareadas, $p < 0,05$). Las diferencias más importantes se registraron en el verano de 2000, período en el que las CPUE de pejerreyes pequeños en Mar Chiquita no superaron los 20 ejemplares en ninguno de los muestreos. Por el contrario, en el mismo lapso de tiempo, en las otras dos lagunas las capturas presentaron máximos que llegaron a superar los 100 pejerreyes de pequeña talla (Figura 5.1).

Durante el verano de 1999, las CPUE en ambos sitios de Gómez no presentaron diferencias entre sí y fluctuaron con el transcurrir de los meses entre los 5 y 40 pejerreyes pequeños. A partir de abril de dicho año, la abundancia de estos peces disminuyó gradualmente hasta alcanzar en ambos sitios el mínimo anual en el invierno. Durante esta estación, el promedio de CPUE fue de sólo 6,7 para GN y de 3,1 para GE.

En el primer verano de muestreo, la densidad de pequeños pejerreyes en Carpincho fue muy superior a las observadas en sendos sitios de Gómez (test de t de medias pareadas, $p < 0,05$). Las CPUE en Carpincho superaron los 150 individuos a principios del verano, lo que significaría el registro más elevado para este sitio a lo largo de todo el estudio. En el transcurso del período estival, el número de estos zooplanctívoros visuales disminuyó progresivamente y durante el invierno adquirió niveles similares a los observados en la laguna de Gómez.

En el verano siguiente, el patrón de distribución espacial de las capturas fue claramente diferente. Desde el inicio de la primavera hasta mediados del verano, el sitio con mayor cantidad de pejerreyes pequeños fue GN (test de t de medias pareadas, $p < 0,05$). De modo tal que, entre octubre de 1999 y febrero de 2000, en GN se pescaron en promedio 52 pejerreyes de pequeña talla. Por el contrario, para dicho intervalo de tiempo, las capturas promedio de GE y Carpincho fueron de 16,5 y 15,6 pejerreyes, respectivamente.

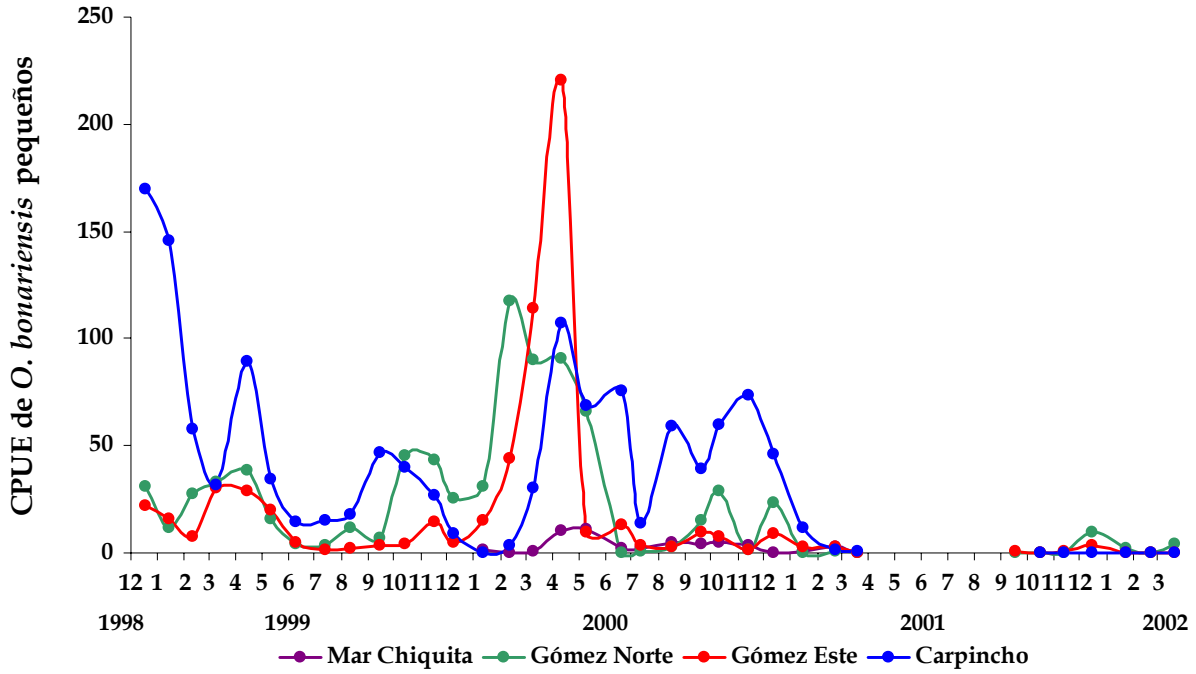

Figura 5.1. Variación de la abundancia de las capturas por unidad de esfuerzo (CPUE) de pejerreyes pequeños entre diciembre de 1998 y marzo de 2002.

Hacia fines del verano seco de 2000, la densidad de zooplanctívoros visuales alcanzó niveles sumamente elevados y en todos los sitios se registraron capturas que llegaron a superar los 100 individuos. De este modo, el promedio de CPUE durante el otoño se encontró entre los más altos de todo el estudio, con valores de 70 pejerreyes pequeños para Carpincho, 82 para GN y 115 para GE.

Junto con el inicio del período húmedo, en mayo de 2000, se produjo en los dos sitios de Gómez un pronunciado descenso de las CPUE de los ejemplares pequeños de pejerrey. La abundancia de estos peces no volvió a recuperarse en los dos años siguientes en que duraron los muestreos en ambos sitios. El promedio mensual de pesca durante todo el período de elevadas descargas de río Salado fue de tan sólo 12,5 individuos en GN y 5,6 en GE. En ese lapso de tiempo los registros más elevados nunca superaron los 30 ejemplares.

En la laguna de Carpincho, en cambio, las capturas mensuales durante el año 2000 se mantuvieron generalmente por sobre los 50 individuos hasta fines de la primavera, con un promedio de 62 pejerreyes pequeños para el período entre abril y noviembre de dicho año. A partir de diciembre, la abundancia disminuyó hasta igualar los niveles observados en la laguna de Gómez. Las muy bajas CPUE se mantuvieron hasta el final de los muestreos en marzo de 2002. De este modo, tanto en el

verano de 2001 como en el verano de 2002, el promedio mensual de pesca en la laguna de Carpincho no superó los 6 pejerreyes de pequeño tamaño. De hecho, durante el verano de 2002 no fueron capturados pejerreyes pequeños en esta laguna.

En síntesis, en los dos primeros veranos hubo diferencias significativas en la densidad de zooplanctívoros visuales entre las distintas lagunas. En el verano de 1999, la laguna de Carpincho presentó mayores capturas que el resto, en tanto que en el verano de 2000, fue la laguna de GN la que contuvo una mayor abundancia de pejerreyes pequeños. Por el contrario, en los dos veranos correspondientes al período húmedo, la abundancia de estos peces fue muy baja en todos los sitios y no se detectaron diferencias significativas entre lagunas.

Asimismo, con la salvedad de la laguna de Mar Chiquita, que en ningún momento del estudio tuvo densidades importantes de zooplanctívoros visuales, tanto Gómez como Carpincho presentaron fluctuaciones importantes en el número de pejerreyes pequeños a lo largo de los 3 años de estudio. Las capturas fueron en general muy bajas en los inviernos y en los veranos húmedos, en tanto que las máximas densidades de pejerreyes pequeños para el conjunto de las lagunas se observaron en el otoño de 2000.

5.3 Efecto de las interacciones tróficas sobre la estructura del zooplancton

5.3.1 Efectos en la biomasa

La comparación de la biomasa de los componentes del macrozooplancton en los dos períodos, veranos de 1999 y de 2000, en que se detectaron diferencias significativas en la abundancia de zooplanctívoros visuales entre las distintas lagunas del estudio se presenta en la Tabla 5.1.

En el verano de 1999, la biomasa de los cladóceros en la laguna del Carpincho fue significativamente inferior a las observadas en la laguna de Gómez. La diferencia entre los sitios fue de tal magnitud que la media del verano en Carpincho fue cinco veces menor a las registradas en los otros dos cuerpos de agua (Tabla 5.1). Por otro lado, al comparar la biomasa de los copépodos, no se encontraron diferencias significativas entre las tres lagunas, aunque cabe destacar que el promedio estival de la biomasa de los ciclopoideos en la laguna de Gómez duplicó al que alcanzaron estos organismos en Carpincho (Tabla 5.1).

Tabla 5.1 Biomasa de Caldocera, Cyclopoida y Calanoida, promedio y rango de variación para los veranos de 1999 y 2000. En un año determinado, las lagunas con igual letra no presentan diferencias significativas (test de t de medias pareadas, $p < 0,05$).

	1999			
	Mar Chiquita	Gómez Norte	Gómez Este	Carpincho
Cladocera ($\mu g\ l^{-1}$)	s.d.	1062 [a] (635 - 2198)	1472 [a] (324 - 3284)	219 [b] (50 – 440)
Cyclopoida ($\mu g\ l^{-1}$)	s.d.	648 [a] (374 - 918)	529 [a] (166 - 961)	246 [a] (19 – 446)
Calanoida ($\mu g\ l^{-1}$)	s.d.	165 [a] (48 - 394)	447 [a] (82 - 1244)	219 [a] (28 – 357)
	2000			
	Mar Chiquita	Gómez Norte	Gómez Este	Carpincho
Cladocera ($\mu g\ l^{-1}$)	242 [a] (4 - 673)	920 [a] (92 - 2315)	1317 [a] (375 - 3226)	823 [a] (374 - 1464)
Cyclopoida ($\mu g\ l^{-1}$)	1004 [a] (307 - 2135)	667 [a] (344 - 932)	440 [a] (344 - 595)	475 [a] (164 - 696)
Calanoida ($\mu g\ l^{-1}$)	0 [a] (0 - 0)	19 [a] (0 - 64)	4 [a] (0 - 17)	1 [a] (0 - 3)

Al año siguiente, a pesar de que las abundancias de peces zooplanctívoros variaron notablemente de un sitio a otro, no se detectaron diferencias significativas en las biomasas de ninguno de los tres grupos del macrozooplancton al comparar las lagunas entre sí (Tabla 5.1).

En el verano de 1999, la laguna que poseía mayor densidad de peces zooplanctívoros (Carpincho), fue también la que presentó menor biomasa de macrozooplancton, especialmente de cladóceros. Sin embargo, el mismo patrón no fue verificado en el verano de 2000, cuando en la laguna con mayor abundancia de pejerreyes pequeños (Gómez Norte), las biomasas de los distintos componentes del macrozooplancton fueron similares a las observadas en el resto de los sitios.

Asimismo, al comparar las biomasas de copépodos y cladóceros entre años con desigual densidad de zooplanctívoros, se observaron diferencias significativas en Carpincho (test de t de medias pareadas, $p < 0,05$) pero no en Gómez Norte ($p > 0,05$). En efecto, en la primera laguna, en el año

con mayor abundancia de pejerreyes pequeños, verano de 1999, la biomasa de cladóceros fue muy inferior a la observada en el verano de 2000, cuando estos peces estuvieron prácticamente ausentes. En este cuerpo de agua, también la biomasa de los ciclopoideos fue menor en el verano de 1999, pero las diferencias no resultaron significativas. Este contraste en las biomasas del zooplancton entre años con diferente densidad de zooplantívoros no se observó en GN al comparar los veranos de 1999 y 2000.

Aunque el número de pejerreyes pequeños en la laguna de Mar Chiquita fue muy bajo a lo largo de todo el período y especialmente durante el verano de 2000, no se detectaron diferencias en las biomasas del macrozooplancton entre este cuerpo de agua y el resto de los sistemas lénticos de la cuenca superior del río Salado.

Las biomasas promedio del verano de los componentes del macrozooplancton no se correlacionaron con la abundancia media de los peces zooplanctívoros en ninguno de los dos marcos hidrológicos descriptos previamente, Tw_{30} y Tw_{15}.

5.3.2 Efectos en la estructura de tallas

Las principales desigualdades entre sitios en la estructura de tallas de los cladóceros se observaron en los veranos de 1999 y 2000 (Figura 5.2). Por el contrario, durante los inviernos y los veranos húmedos de 2001 y 2002, la distribución de tallas de los cladóceros fue muy similar en todas las lagunas y se caracterizó por una muy baja proporción de individuos superiores a 1 mm longitud. El predominio de especies de menor tamaño durante estos períodos, sería consecuencia de los muy bajos tiempos medios de permanencia del agua, ver Capítulo 4.

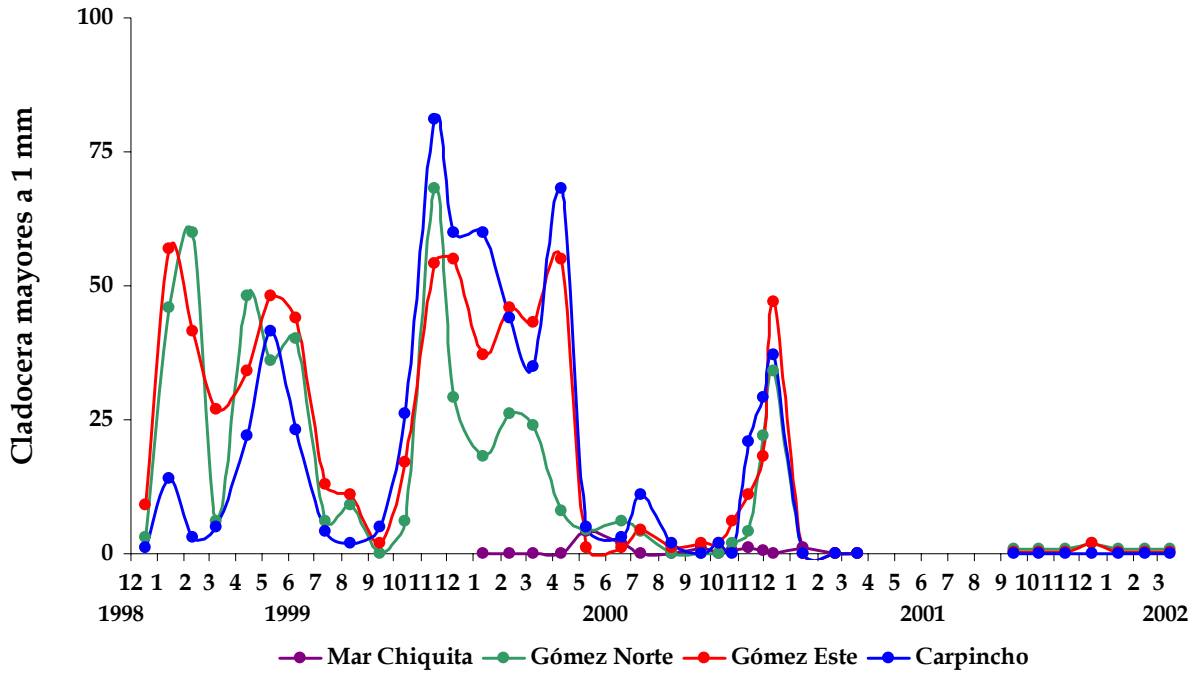

Figura 5.2. Variación del porcentaje de Cladocera superiores a 1 mm de longitud entre diciembre de 1998 y marzo de 2002.

En 1999, la proporción de los cladóceros de longitud superior a 1 mm en los dos sitios de la laguna de Gómez, se mantuvo a lo largo de todo el verano entre el 40 y el 50 %. En la laguna de Carpincho, en cambio, los cladóceros de ese rango de tamaños no superaron nunca el 15 % (Figura 5.2).

Esta marcada diferencia se reflejó con claridad en la distribución de frecuencias de tallas, fundamentalmente en los meses de enero y febrero, cuando un claro sesgo hacia los tamaños pequeños tuvo lugar en la laguna de Carpincho (Figura 5.3). Asimismo, la distribución de frecuencias de tallas reveló que en esta última laguna se produjo un corte abrupto de los cladóceros cuya longitud fuera superior a los 0,9 mm.

Durante el otoño y principios del invierno, en consonancia con los bajos niveles de zooplanctívoros visuales, los cladóceros mayores a 1 mm fueron abundantes en todos los sitios, representando casi el 50 % del total de estos organismos (Figura 5.2).

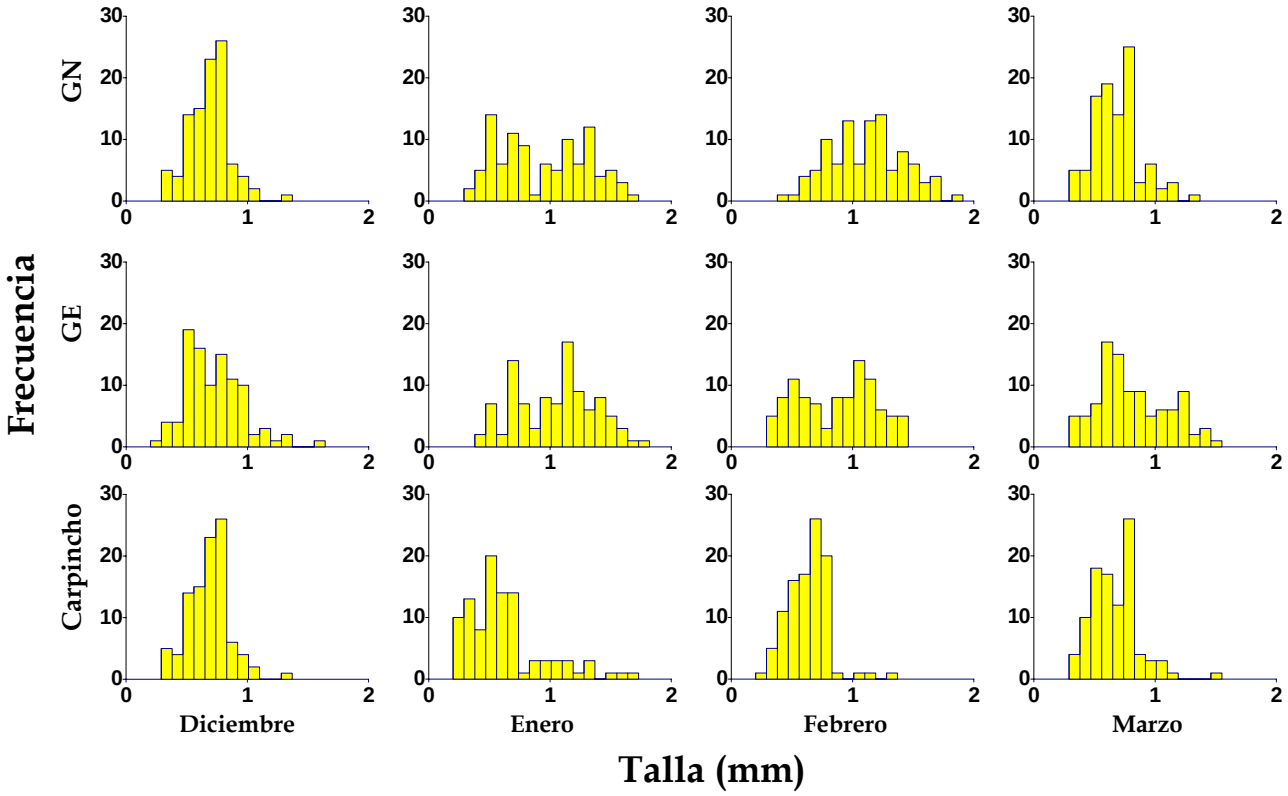

Figura 5.3. Variación mensual de la distribución de frecuencias de tallas de Cladocera durante el verano de 1999. La frecuencia está expresada en porcentaje. GN: Gómez Norte, GE: Gómez Este.

Un panorama diferente se observó en el verano de 2000. En todos los sitios la mayoría de los cladóceros tuvieron tallas superiores al milímetro al principio de la primavera, momento en que tuvo lugar el pico estacional de *Daphnia*. Pero mientras que en Gómez Este y Carpincho la proporción de cladóceros de gran tamaño se mantuvo elevada a lo largo de todo el verano, en Gómez Norte dicha proporción experimentó un paulatino descenso hasta alcanzar el 25 %, nivel en el que se mantuvo a lo largo de todo el período estival (Figura 5.2).

Estas diferencias, también se vieron reflejadas en la distribución de frecuencias de tallas a lo largo del verano de 2000. En Carpincho y en Gómez Este los cladóceros presentaron tamaños muy elevados, llegando incluso a los 2 mm de longitud. Por el contrario, en Gómez Norte, tal como ocurriera en Carpincho en 1999, hubo un claro corrimiento hacia tallas menores y nuevamente el corte se produjo en valores cercanos al milímetro de longitud (Figura 5.4).

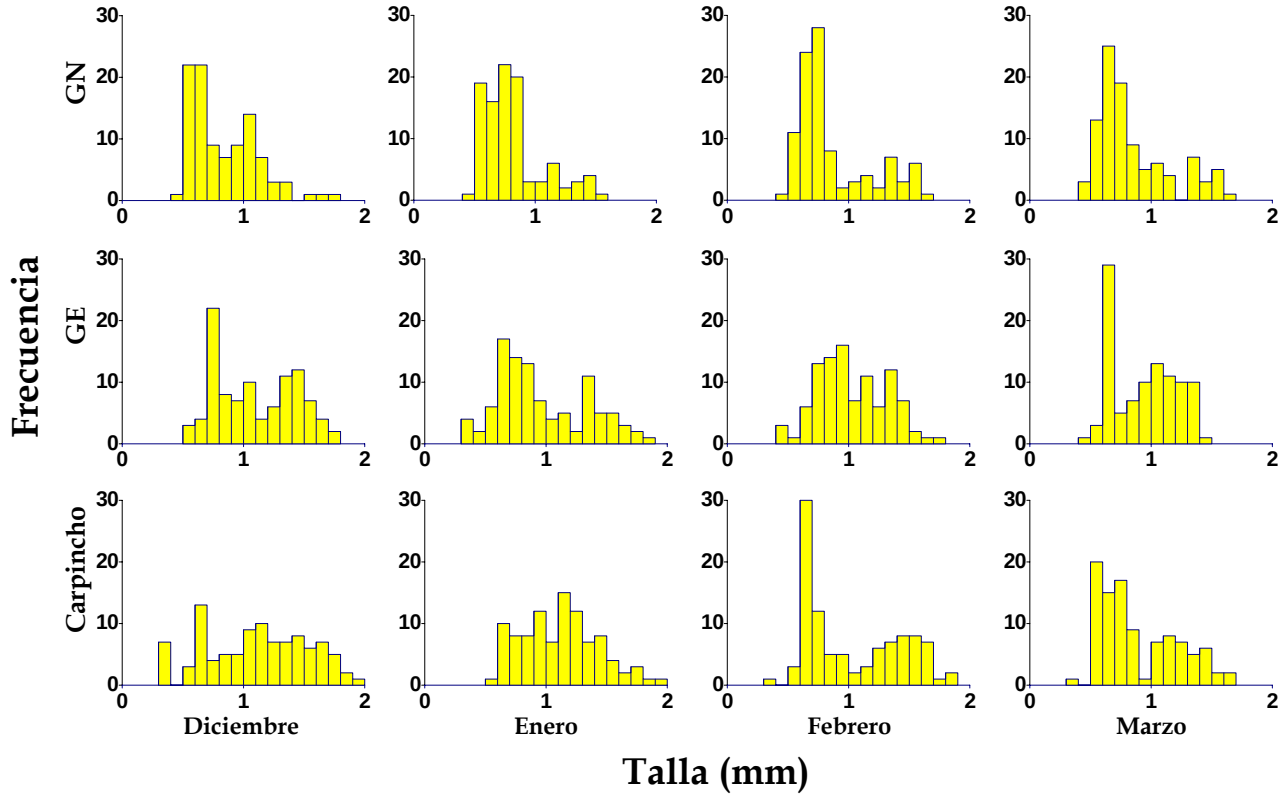

Figura 5.4. Variación mensual de la distribución de frecuencias de tallas de Cladocera durante el verano de 2000. La frecuencia está expresada en porcentaje. GN: Gómez Norte, GE: Gómez Este.

Por lo tanto, en los sitios que presentaron elevadas densidades de zooplanctívoros visuales, Carpincho en 1999 y Gómez Norte en 2000, se observó una clara disminución de los cladóceros de gran tamaño. Al contrario, cuando el número de zooplanctívoros fue bajo, las estructuras de tallas de este grupo fueron más balanceadas y los máximos tamaños alcanzados rondaron los 2 mm de longitud.

La relación inversa entre el porcentaje de cladóceros mayores a 1 mm y la abundancia de los peces zooplanctívoros fue verificada para el subconjunto de lagunas Tw_{30} ($r = 0,9$, $p < 0,05$), pero no para las lagunas Tw_{15} ($p > 0,05$). Esto quiere decir, que sólo en años de condiciones hidrológicas normales o secas, la talla de los cladóceros fue superior en los sitios con menor abundancia de zooplanctívoros.

Un dato llamativo es que a pesar de la ausencia de zooplanctívoros, en la laguna de Mar Chiquita los cladóceros presentaron a lo largo de todo el estudio tallas definitivamente pequeñas (Figura 5.2). En la figura 5.5 se presenta la variación a lo largo del tiempo de la proporción de ciclopoideos mayores a 1 mm de longitud. A diferencia de lo descripto para los cladóceros, no se observan diferencias significativas entre sitios. Las máximas proporciones de ciclopoideos mayores a 1 mm se registraron durante la primavera, con valores que rondaron entre el 20 y el 30 %. Durante los veranos, la proporción de ciclopoideos de gran tamaño alcanzó las cifras más bajas, representando por lo general menos del 10 % de la abundancia total de estos copépodos.

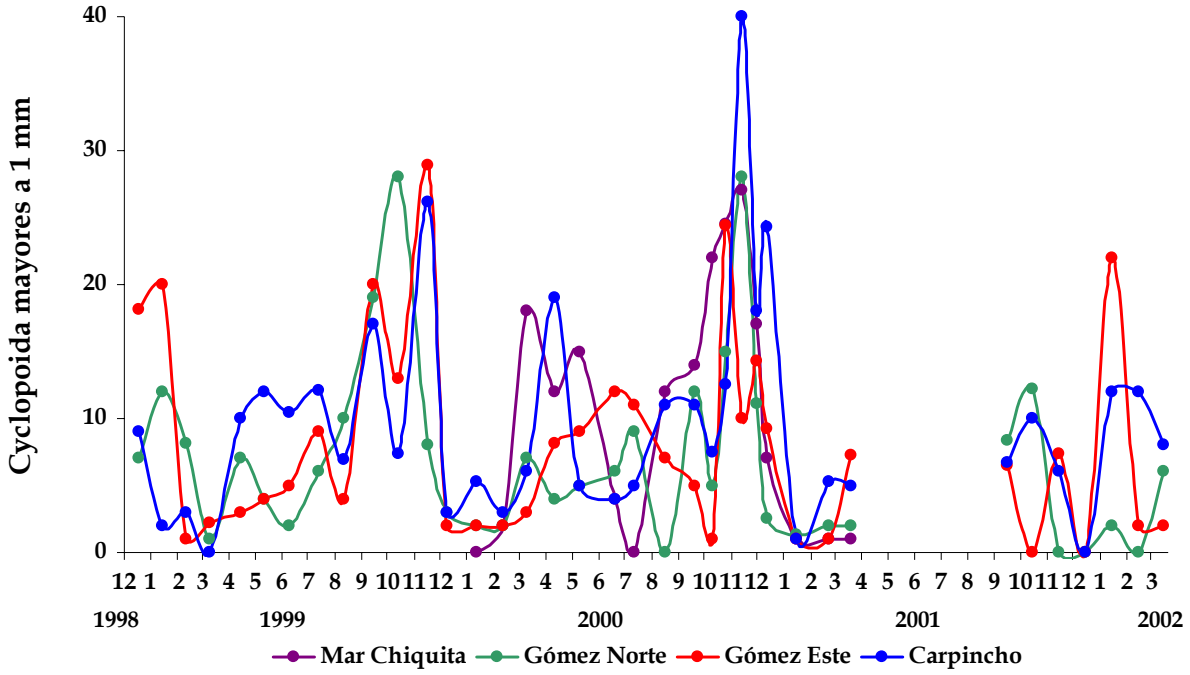

Figura 5.5. Variación del porcentaje de Cyclopoida superiores a 1 mm de longitud entre diciembre de 1998 y marzo de 2002.

Por lo tanto, puede afirmarse que, a diferencia de lo ocurrido con los cladóceros, no se observó un claro patrón entre la talla de los copépodos ciclopoideos y las variaciones espaciales y temporales en la abundancia de los peces zooplanctívoros en las lagunas del estudio. De hecho, independientemente del contexto hidrológico, la proporción de ciclopoideos mayores a 1 mm no se correlacionó con la abundancia de pejerreyes pequeños ($p > 0,05$ para Tw_{30} y Tw_{15})

5.3.3 Efectos en la composición de especies

La variación en la estructura de tallas de los cladóceros en función de la densidad de peces zooplanctívoros en los veranos 1999 y 2000, descripta en la sección previa, estuvo estrechamente relacionada con un nítido cambio en la composición de especies de este grupo del macrozooplancton. Esto se debió a que el aumento en el número de pejerreyes pequeños estuvo ligado a una disminución en la abundancia relativa de *D. spinulata* (Figura 5.6).

En aquellas lagunas en las cuales el promedio capturas de zooplanctívoros en el verano fue despreciable, la composición de especies de los cladóceros estuvo claramente dominada por *D. spinulata*, que bajo estas circunstancias llegó a representar en términos promedios más del 80 % de la abundancia total. Además, entre los cladóceros hallados en estos cuerpos de agua, *D. spinulata* es el que puede presentar mayores tamaños y es por ello que la proporción de los cladóceros mayores a 1 mm estuvo estrechamente vinculada a su abundancia relativa (Figura 5.6).

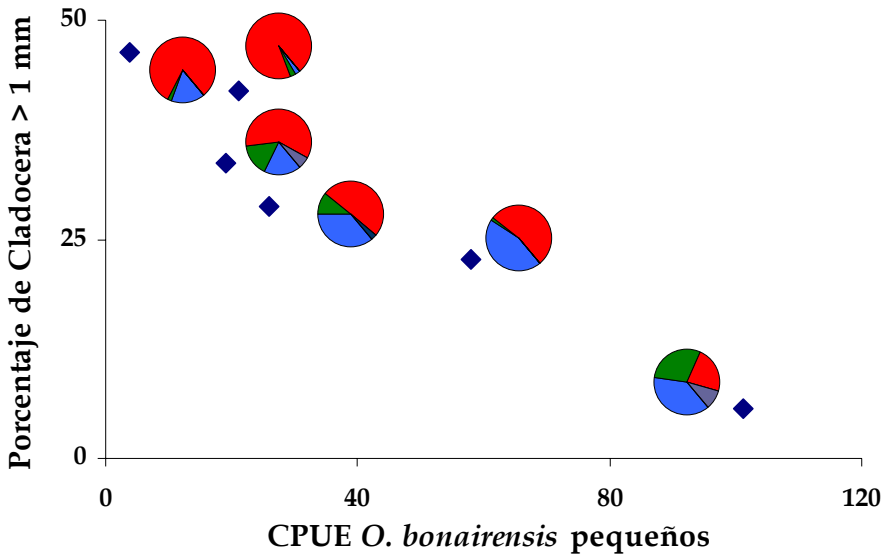

Figura 5.6. Variación del porcentaje de cladóceros > 1 mm y de la composición de especies en función de la abundancia de pejerreyes pequeños. Valores promedios de los veranos 1999 y 2000 para los sitios GN, GE y Carpincho. Junto a cada punto consta la composición promedio de los cladóceros para el verano correspondiente (■ *Daphnia*, ■ *Moina*, ■ *Ceriodaphnia*, ■ Chidoridae, ■ *Bosmina*).

Por otra parte, en los veranos en que el número de peces zooplanctívoros fue elevado, *D. spinulata* no fue la especie dominante y se produjo un aumento en la abundancia relativa de *M. micrura*, otro cladócero de aparición estival. Sin embargo, la talla máxima de *M. micrura* es notablemente inferior a la de *D. spinulata.* Por lo tanto, el incremento en la proporción de *M. micrura* estuvo asociado con una disminución en el porcentaje de cladóceros mayores a 1 mm (Figura 5.6).

La mayor densidad de peces zooplanctívoros se presentó en Carpincho en el verano de 1999, cuando el promedio de CPUE superó los 100 pejerreyes pequeños. En este sitio, se observaron las menores proporciones de *D. spinulata* y de cladóceros mayores a 1 mm (Figura 5.6). Sin embargo, como ya se mencionó, para ese mismo verano el Tw promedio en la laguna de Carpincho fue de tan sólo 4,9 días. Por lo tanto, la elevada tasa de renovación del agua habría impedido en esta laguna el desarrollo de especies de gran tamaño, especialmente de *D. spinulata*. De todos modos, aún no considerando este sitio, se mantendría la fuerte relación negativa tanto de *D. spinulata,* como de los cladóceros mayores a 1 mm, con la abundancia de pejerreyes pequeños (Figura 5.6).

5.4 Efectos de las interacciones tróficas sobre el fitoplancton y la transparencia del agua.

Como se vio previamente, la transparencia del agua en los veranos del período húmedo, 2001 y 2002, fue sumamente baja en todas las lagunas y en esos años las diferencias entre sitios fueron mínimas (Tabla 5.2). Por el contrario, en los veranos de 1999 y 2000, bajo condiciones hidrológicas normales o de sequía, se observaron las mayores transparencias del agua y al mismo tiempo la mayor variabilidad espacial (Tabla 5.2). Sin embargo, en referencia a esto último, la laguna de Mar Chiquita resultó la excepción, ya que no mostró modificaciones en la transparencia del agua en función de los cambios hidrológicos. Esta última laguna fue altamente turbia tanto en el verano seco de 2000 como en el verano húmedo de 2001.

Además, para un verano dado, Mar Chiquita fue la única laguna que mostró diferencias significativas en cuanto a su transparencia, al ser comparada con el resto de los sistemas acuáticos estudiados, esto se verificó tanto en el año 2000 como en el 2001 (test de t de medias pareadas, $p < 0,05$). En el resto de los sitios, a pesar de las diferencias en la abundancia de peces zooplanctívoros

registradas, la transparencia del agua no presentó diferencias significativas entre ellos. De hecho, para el conjunto de lagunas Tw_{30}, la transparencia media del agua durante el verano no se correlacionó con la abundancia de peces zooplanctívoros.

Tabla 5.2 Transparencia del agua medida como LDS (cm), promedio y rango de variación para los veranos de 1999, 2000, 2001 y 2002. Para una laguna determinada, los años con igual letra no presentan diferencias significativas (test de t de medias pareadas, $p < 0,05$).

	1999	2000	2001	2002
Mar Chiquita	s.d.	10,5 [a] (8 - 12)	13,3 [a] (8 – 17,5)	s.d.
Gómez Norte	22,4 [a] (17,5 - 33,3)	25,8 [a] (19 - 31,5)	16,5 [ab] (10,5 – 24,5)	11 [b] (10 – 12)
Gómez Este	33,1 [ab] (15 - 42,5)	37,9 [a] (31 - 50)	20,3 [b] (12 – 25)	13 [c] (10 – 14)
Carpincho	26,2 [a] (15 - 36,3)	38,1 [b] (31,5 - 50)	23,1 [a] (14, – 31,5)	11 [c] (11 - 12)

No obstante ello, en el conjunto de lagunas Tw_{30}, el promedio estival de la transparencia del agua, se correlacionó con la proporción de *Daphnia* ($r > 0,9$, $p < 0,05$). Esto quiere decir que únicamente en los veranos normales o secos una mayor proporción de filtradores eficientes se reflejó en una mejora relativa en la transparencia del agua. Llamativamente, en estas lagunas, la turbidez del agua no se relacionó ni con la biomasa de cladóceros, ni con la biomasa de *Daphnia*.

Por lo tanto, las diferencias entre sitios en la transparencia del agua, observadas en los veranos de 1999 y 2000, serían consecuencia de comunidades zooplanctónicas contrastantes. En efecto, aquellos sitios con una elevada proporción de *D. spinulata* fueron los que mostraron una mayor transparencia media del agua (Figura 5.7).

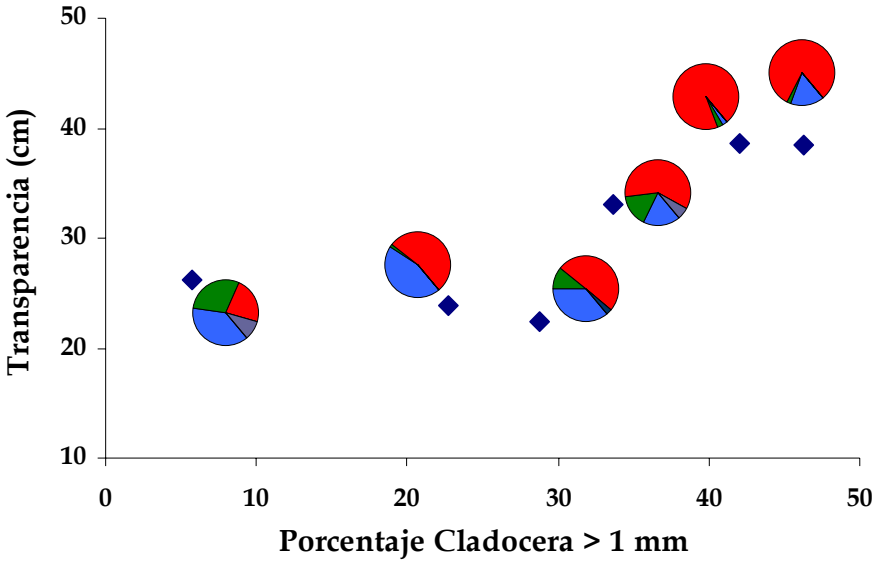

Figura 5.7. Variación de la transparencia del agua medida como lectura del disco de Secchi en función del porcentaje de cladóceros > 1 mm. Valores promedios de los veranos 1999 y 2000 para los sitios GN, GE y Carpincho. Junto a cada punto consta la composición promedio de los cladóceros para el verano correspondiente (■ *Daphnia*, ■ *Moina*, ■ *Ceriodaphnia*, ■ Chidoridae, ■ *Bosmina*).

Sin embargo, para un año dado, no se observó una clara relación entre la variación estacional en la abundancia relativa de *D. spinulata* y la transparencia del agua. El ejemplo más notable de esto último lo constituye el pico estacional de este cladócero durante la primavera de 1999. En noviembre de ese año, todas las lagunas presentaron la mayor proporción de tallas mayores a 1 mm, con niveles cercanos al 75 % (Figura 5.2), y *D. spinulata* constituyó el 100 % de la abundancia de cladóceros. No sólo eso, como consecuencia de este pico estacional de *D. spinulata*, la biomasa del zooplancton alcanzó valores extremadamente elevados superando en algunos sitios los 4000 µg l^{-1}. A pesar de todo esto, la transparencia del agua no se modificó apreciablemente, y las LDS rondaron valores tan bajos como los 30 cm.

Por lo tanto, si bien en términos promedios la transparencia del agua en el verano dependió de la abundancia relativa de *Daphnia* a lo largo de dicha estación, no necesariamente un aumento significativo de este cladócero en un momento puntual, repercutió en una disminución marcada de la turbidez.

5.5 Discusión

5.5.1 Variación en la abundancia de los peces zooplanctívoros visuales

A lo largo del período de estudio, la densidad de zooplanctívoros visuales presentó importantes variaciones tanto espacial como temporalmente. Salvo por la laguna de Mar Chiquita, donde estos peces siempre fueron muy escasos, en el resto de los sitios se verificaron marcadas fluctuaciones a escala estacional e interanual.

Las muy bajas densidades de zooplanctívoros visuales en la laguna de Mar Chiquita fueron producto de reiteradas mortandades de peces que tuvieron lugar en este cuerpo de agua en el verano seco de 2000, como consecuencia del efecto deletéreo de recurrentes episodios de anoxia que afectaron toda la columna de agua, la que en ese verano contaba con sólo 0,6 m de profundidad.

Para el resto de los sitios, las diferencias interanuales más marcadas en la abundancia de zooplanctívoros visuales se registraron al comparar períodos con situaciones hidrológicas contrastantes. De este modo, cuando el río Salado presentó elevadas descargas, desde mayo de 2000 hasta el final del muestreo, la abundancia de los pejerreyes pequeños fue extremadamente baja. Por otro lado, los años de condiciones hidrológicas normales o de sequía, la densidad de estos peces presentó ocasionalmente incrementos importantes. Estos incrementos en la densidad de zooplanctívoros, no tuvieron un patrón de variación estacional concordante entre los distintos sitios y por lo tanto fueron motivo de notorias diferencias espaciales. Además, para un sitio dado, la abundancia de zooplanctívoros visuales presentó marcadas diferencias de un año a otro.

Este esquema de importantes variaciones en el tiempo y en el espacio que presentaron los pequeños pejerreyes resulta coincidente con lo hallado por numerosos estudios para poblaciones de peces zooplanctívoros. En efecto, la abundancia de estos peces suele mostrar importantes fluctuaciones estacionales e interanuales (Cryer *et al.*, 1986; Rudstam *et al.*, 1993). En gran medida estas fluctuaciones son consecuencia de la gran variabilidad que puede tener el reclutamiento, que es un proceso altamente ligado a las condiciones ambientales (Schlosser *et al.* 2000). Es por ello que no sorprende que vinculado a los cambios hidrológicos se registraran notables modificaciones en la abundancia de los zooplanctívoros visuales en estas lagunas, sobretodo, considerando el fuerte impacto que estos cambios tuvieron sobre los diferentes componentes abióticos de cada sistema. De

hecho, hubo diferencias en el éxito reproductivo de estos peces a lo largo del período de estudio y entre las diferentes lagunas y estas diferencias estuvieron fuertemente vinculadas con la variabilidad hidrológica (Rosso y Quirós, 2007).

Por todo lo antedicho, la abundancia de los peces zooplanctívoros en las lagunas de la cuenca superior del río Salado se encontraron naturalmente sujetas a importantes fluctuaciones en el tiempo y en el espacio. Esto permitió evaluar en qué medida este tipo de variaciones que son propias del sistema, es decir, no provocadas por la manipulación del hombre, son capaces de afectar la estructura de la comunidad del zooplancton, la biomasa del fitoplancton y, como consecuencia de esto último, la transparencia del agua. La importancia de las interacciones tróficas en el estructuramiento y funcionamiento de sistemas acuáticos no manipulados experimentalmente ha sido tema de intenso debate, ya que se ha sugerido que los efectos "top-down" no serían relevantes en lagos no manipulados (Currie et al, 1999)

5.5.2 Efectos de las interacciones tróficas en la estructura del zooplancton

Según la hipótesis de las cascadas tróficas un aumento en la densidad de los peces zooplanctívoros debería inducir una disminución de la biomasa del zooplancton (Carpenter *et al.* 1985). En concordancia con estos postulados, tanto en experiencias de mesocosmos (Boveri y Quirós, 2002) como en estudios de biomanipulación de lagos como un todo (Sosnovsky, 2007), elevadas densidades de pejerrey estuvieron asociadas a una disminución en la biomasa del macrozooplancton. Sin embargo, esta interacción no fue verificada en las lagunas no manipuladas que formaron parte de esta tesis, la biomasa de los dos componentes principales del macrozooplancton en las lagunas, cladóceros y ciclopoideos, no siempre presentó modificaciones en función de los cambios en la densidad de los peces zooplanctívoros, una vez que los efectos de la hidrología fueron tenidos en cuenta.

Por otro lado, en consonancia con las predicciones de la SEH, los cambios en la abundancia de zooplanctívoros visuales estuvieron fuertemente relacionados con cambios en la estructura de tallas y composición de especies de los cladóceros durante los veranos, aunque no así en los inviernos ni durante el pico primaveral. El mismo patrón no fue observado respecto de los copépodos ciclopoideos. Esto resulta coincidente con lo descripto por numerosos trabajos que atribuyen a estos últimos una menor vulnerabilidad a la predación por parte de zooplanctívoros visuales en razón de

una mayor velocidad de escape, una mayor capacidad de detección de los ataques (Moss, 1998) e incluso, una menor capacidad de visualización por parte de los peces como consecuencia de su forma lineal (Eggers, 1977). Son diversos los factores que se han argumentado como determinantes de la predación selectiva, entre los más importantes figuran, la optimización energética, diferencias en la tasas de encuentro o de captura de las distintas presas y la heterogeneidad en la distribución espacial de las poblaciones presa (Eggers, 1977; Confer *et al.*, 1978). Es probable que la causa de este comportamiento no sea una sola, sino más bien una combinación de algunas de ellas.

Según las predicciones de la SEH, bajos niveles de predación por parte de zooplanctívoros visuales permitirían el desarrollo de los grandes cladóceros del género *Daphnia*, mientras que un aumento en la densidad de estos peces generaría por predación selectiva una disminución de la abundancia relativa de esta especie. En concordancia con este planteo, en los veranos de 1999 y 2000, la composición de especies de los cladóceros estuvo dominada por *D. spinulata* en las lagunas con baja densidad de pejerreyes pequeños, en tanto que *M. micrura* fue el cladócero más abundante cuando estos peces fueron muy abundantes.

Este cambio en la composición de especies implicó, a su vez, modificaciones importantes en la estructura de tallas de los cladóceros. La talla máxima citada en la bibliografía para *M. micrura* (0,85 mm) es considerablemente inferior a la de *D. spinulata* (2,4 mm) (Olivier, 1962). Esto explicaría la considerable variación en la proporción de cladóceros mayores a 1mm observada entre sitios con diferente abundancia de zooplanctívoros visuales. Este cambio en la estructura de tallas de los cladóceros resulta coincidente con las evidencias experimentales de los efectos de la predación del pejerrey sobre el zooplancton, que fueran mencionadas previamente (Boveri y Quirós, 2002; Sosnovsky, 2007).

A lo largo del estudio hubo dos escenarios donde no fueron verificadas las predicciones de la hipótesis de cascadas tróficas ni de la SEH. En primer lugar, la laguna de Mar Chiquita nunca tuvo importantes abundancias de peces zooplanctívoros, no obstante ello, tampoco desarrolló mayores biomasas de macrozooplancton, ni presentó una mayor abundancia relativa de *D. spinulata*, ni una mayor proporción de cladóceros mayores a 1 mm que el resto de los sitios. Las causas que habrían motivado esta ausencia total en la estructura del zooplancton de los efectos esperados para un bajo nivel de predación, fueron presentadas en el capítulo previo. El elevado nivel de sólidos en suspensión habría limitado el desarrollo de los grandes cladóceros, independientemente de los bajos niveles de predación imperantes en esta laguna. Es posible afirmar, por lo tanto, que la importancia

de las interacciones tróficas se vería disminuida en ambientes impactados por elevadas cargas de sólidos en suspensión. Esto sería así debido, fundamentalmente, a la ausencia de grandes cladóceros en este tipo de sistemas (Adalsteinsson 1979, Hart 1986, Koenings *et al.* 1990).

En los veranos húmedos, cuando las descargas del río Salado fueron elevadas, se registró el otro escenario donde bajas densidades de zooplanctívoros visuales no derivaron en un incremento de la biomasa del macrozooplancton ni de la abundancia relativa de *D. spinulata* o de los cladóceros mayores a 1 mm. En este caso, los muy bajos tiempos medios de residencia del agua, inferiores a los tiempos generacionales del macrozooplancton, no habrían permitido un desarrollo considerable de estos organismos. Por lo tanto, sólo en los veranos con tiempos de permanencia superiores a los tiempos generacionales de los organismos del macrozooplancton se observarían los efectos de modulación de la estructura del zooplancton por parte de los planctívoros visuales.

5.5.3 Efectos de las interacciones tróficas en el fitoplancton y la transparencia del agua.

A lo largo del estudio la densidad de zooplanctívoros varió apreciablemente tanto en el tiempo como en el espacio, pero la transparencia del agua no se modificó en función de estos cambios, siguiendo las predicciones de las cascadas tróficas. También la biomasa del zooplancton presentó notables diferencias entre años y entre lagunas. Tampoco estos cambios motivaron fluctuaciones en la transparencia que estuvieran en consonancia con los efectos tróficos en cascada.

El cambio más marcado en la biomasa del zooplancton fue entre veranos con condiciones hidrológicas contrastantes. Como ya se dijo, en los veranos húmedos la biomasa del zooplancton fue dos órdenes de magnitud inferior que en los veranos normales o secos. En aparente coincidencia con los efectos tróficos en cascada, la biomasa del fitoplancton se duplicó en los veranos con elevadas descargas del río Salado. Sin embargo, la relación Clorofila:TP se mantuvo constante o disminuyó durante los veranos húmedos. Esto significa que el incremento del fitoplancton puede ser explicado por el aumento de los nutrientes sin necesidad de invocar efectos del tipo “top-down”.

Por lo general la turbidez presentó muy poca variabilidad entre sitios, en gran parte por haber estado condicionada por los sólidos en suspensión aportados por el río Salado o removidos de los sedimentos por acción del viento (Capítulo 3). La mayor variabilidad entre lagunas se observó durante los veranos de 1999 y 2000. En esos veranos fue justamente cuando la transparencia del

agua evidenció una relación con la composición de especies de los cladóceros. Los sitios que a lo largo del verano tuvieron una mayor proporción de *Daphnia,* presentaron a su vez una mayor transparencia del agua. Es decir que, por lo general, las lagunas tuvieron transparencias muy semejantes, cuando no lo hicieron fue como consecuencia de diferencias en la estructura del zooplancton, pero no en la biomasa. Estos resultados son coincidentes con lo descripto por Pace (1984) en un estudio comparativo de lagos en el Canadá. Este autor encontró que la relación entre la concentración de clorofila y el fósforo no era afectada por la biomasa del zooplancton, pero sí por la estructura de tallas de esta comunidad.

A pesar de que el promedio estival de la transparencia podría ser explicado por la composición de los cladóceros, no se encontró una relación entre la transparencia del agua y la abundancia de *Daphnia* en una escala de análisis estacional. *Daphnia* presentó marcados picos primaverales, en coincidencia con el patrón de sucesión de especies descripto para lagos templado del hemisferio norte (Sommer *et al.*, 1986). Estos incrementos primaverales, suelen estar asociados con una fase de aguas claras (Lampert *et al.*, 1986). No obstante, esta fase de mayor transparencia no fue observada en las lagunas de la cuenca superior del río Salado, a pesar de que los niveles de presión de pastoreo fueron notables. En efecto, durante los picos primaverales, la biomasa de *Daphnia* llegó a ser de 6900 $\mu g\ l^{-1}$ y la talla media de los cladóceros superior a 1,3 mm. Ambos parámetros debieran haber bastado para generar un período de aguas más transparentes (Deneke y Nixdorf, 1999). Este aparente desacople en la interacción entre el zooplancton y el fitoplancton es normalmente atribuido al incremento de Cyanophyta filamentosas. Estas algas, en virtud de su tamaño no podrían ser pastoreadas por el zooplancton (Deneke y Nixdorf, 1999; Talling, 2003). Sin embargo, en el pico primaveral del año 2000, la fracción no palatable del fitoplancton representó menos del 40 % de la biomasa total (Rennella, datos no publicados). A partir de la información disponible en esta tesis no resultan evidentes los motivos por los cuales los cladóceros del genero *Daphnia* habrían fallado en controlar al fitoplancton durante los picos primaverales. De todos modos, la ausencia de una regulación efectiva por parte de los grandes cladóceros sobre el fitoplancton es de por sí un dato relevante con importantes implicancias en eventuales medidas de manejo y restauración de estos ecosistemas, como se discutirá en el Capitulo 6.

6. Discusión general y conclusiones

6.1 Relevancia de las interacciones tróficas en las grandes lagunas pampeanas

Las lagunas de la cuenca superior del río Salado estuvieron sujetas, a lo largo del período de estudio, a la importante variabilidad climática que es característica de la región pampeana. Esto se manifestó en un amplio rango de condiciones hidrológicas de notable variación estacional e interanual.

Una buena parte de los estudios que han abordado los efectos de la hidrología sobre la estructura del plancton en sistemas acuáticos lénticos, fueron realizados en cuerpos de agua situados en la llanura de inundación de sistemas lóticos. Estos ambientes lénticos presentan según su ubicación, distintos grados de conexión con el río. Pueden estar conectados de manera permanente por medio de pequeños arroyos o bien entrar en contacto temporalmente durante los períodos de inundación, momento en el que como consecuencia del desborde lateral del río pueden incluso resultar anexados al cauce principal.

En este tipo de sistemas, la dinámica lagunar es altamente influida por los ciclos de sequía e inundación. En cada ciclo habría un conjunto de fases relativamente bien delimitadas (llenado, pico de inundación, vaciado y desconexión). Las comunidades planctónicas tendrían en cada una de estas etapas, características estructurales bien definidas (García de Emiliani, 1997). Para este tipo de ambientes acuáticos la frecuencia y duración del período de inundación, así como la distancia al curso principal serían las variables rectoras de su dinámica y funcionamiento (Van den Brink *et al.*, 1994; Pithart *et al.*, 2007).

Las lagunas de la cuenca superior del río Salado no poseen estrictamente ninguno de los tipos de conexión descriptos y es por ello que los efectos de los cambios hidrológicos en su dinámica y funcionamiento fueron de una naturaleza diferente. Estas lagunas, como ya se ha descripto, se encuentran conectadas permanentemente al río Salado, son en realidad atravesadas por dicho río. Desde el punto de vista morfológico, pueden ser comparadas con lo que en la literatura se ha llamado “river-flushed lakes” (Walz, 1998). En estos sistemas el recambio de agua puede ser muy elevado y, por consiguiente, el tiempo medio de permanencia del agua se transforma en una

variable clave en su funcionamiento. Esta tesis y otros estudios realizados simultáneamente demuestran que en las lagunas de la cuenca superior del río Salado la dinámica de nutrientes, la biomasa del fitoplancton, la biomasa y composición del zooplancton e incluso el reclutamiento de los peces (Rosso y Quirós, 2007), se han visto manifiestamente influidos por los cambios hidrológicos.

Por lo hasta aquí expuesto, resulta natural que la relevancia de las interacciones tróficas en el estructuramiento de la comunidad del zooplancton haya presentado claras diferencias según el contexto hidrológico imperante. Cuando el tiempo medio de permanencia del agua fue inferior a los tiempos generacionales de los organismos del macrozooplancton, estos habrían sido barridos del sistema antes de poder completar su ciclo de vida. En estas circunstancias, los efectos de la predación de peces zooplanctívoros sobre la estructura del zooplancton no habrían sido importantes. Sólo cuando los tiempos medios de permanencia fueron superiores al tiempo generacional de los integrantes del macrozooplancton, estos organismos pudieron desarrollar poblaciones importantes, esto fue así particularmente para los cladóceros del género *Daphnia*. En este contexto, las lagunas con diferentes densidades de zooplanctívoros visuales presentaron diferencias apreciables en la composición de especies y en la estructura de tallas de los cladóceros. Más aún, estas modificaciones repercutieron, si bien levemente, en la transparencia del agua.

Los efectos de las interacciones tróficas sobre la comunidad del zooplancton tampoco fueron observados en ambientes en donde la cantidad de sólidos en suspensión fue elevada. Surge de esta observación la hipótesis de que aquellos cuerpos de agua sometidos a elevadas cargas de material erosivo o aquellos sistemas que por su morfología estén más expuestos a la resuspensión de sedimentos por acción del viento, presenten probablemente una menos evidente interrelación de tipo “top-down” entre sus diferentes niveles tróficos.

Es reconocido que cuando las restricciones ambientales son elevadas, los factores abióticos gobiernan la dinámica de los ecosistemas y la intensidad de las alteraciones producidas por las interacciones biológicas disminuye (Schiemer *et al.* 2001; Baranyi *et al.* 2002). En el caso de las lagunas de este estudio, estas restricciones ambientales estuvieron fuertemente encarnadas por la hidrología y la cantidad de sólidos en suspensión.

En la Tabla 6.1 se resume el esquema de variación espacial y temporal de los factores que habrían sido determinantes de la estructura del zooplancton en las lagunas de la alta cuenca del río Salado

durante el período de estudio. Es posible observar en dicha tabla, que no siempre los efectos de las interacciones tróficas se manifestaron con claridad en el funcionamiento de estos ecosistemas. Podría generalizarse que cuando la estructura del zooplancton se encontró fuertemente condicionada por factores abióticos, los potenciales efectos de los zooplanctívoros visuales ocuparon un lugar secundario en el estructuramiento de dicha comunidad.

Tabla 6.1 Distribución temporal y espacial de los principales factores determinantes de la estructura del zooplancton en las lagunas de la cuenca superior del río Salado durante los veranos desde 1999 hasta 2002

	1999	2000	2001	2002
Mar Chiquita	-	Sólidos en Suspensión		-
Gómez Norte	Interacciones Tróficas		Hidrología	
Gómez Este				
Carpincho				

Una de las observaciones que se desprende del análisis de distribución espacial de los factores que emergieron como determinantes de la estructura del zooplancton en las lagunas de la alta cuenca del río Salado, es que en este tipo de ambientes, con elevado recambio del agua, es posible que exista una considerable influencia de la morfometría sobre la intensidad con que son expresados los efectos en cascada. Las comunidades zooplanctónicas de lagunas con tamaños extremos mostraron mayor vulnerabilidad a los cambios en determinados factores abióticos. Por un lado, las lagunas de menor tamaño tienen menores tiempos medios de residencia del agua. Esto aumentaría las posibilidades del impacto hidrológico sobre el zooplancton. Por otro lado, las lagunas de mayor tamaño suelen tener una longitud máxima efectiva mayor. La posibilidad de resuspensión de sedimentos por acción del viento está fuertemente ligada a esta última característica. Esto significaría una mayor posibilidad de influencia de los sólidos en suspensión sobre la estructura del zooplancton. Por lo tanto, en las lagunas con tamaños intermedios sería menor la probabilidad de que el zooplancton se encuentre afectado por factores ambientales, lo que permitiría una mayor influencia de los componentes biológicos sobre su estructura.

Las interacciones tróficas, la hidrología y la cantidad de sólidos en suspensión tuvieron una influencia importante sobre la comunidad del zooplancton en las lagunas de la cuenca superior del

río Salado. Sin embargo, los cambios producidos en el zooplancton por cada uno de estos factores no fueron equivalentes.

Las partículas en suspensión influyeron en la composición de especies del macrozooplancton, afectando diferencialmente el desarrollo de los cladóceros y ciclopoideos. En efecto, la biomasa de los primeros fue siempre notablemente más baja cuando los sólidos en suspensión fueron elevados y los cladóceros del género *Daphnia* resultaron más sensibles que los de otras especies. No hubo, en cambio, una relación negativa entre turbidez inorgánica y la biomasa de los ciclopoideos. De hecho, el aumento de los sólidos en suspensión no modificó la biomasa total del macrozooplancton. Por otra parte, tanto la biomasa como la composición de los rotíferos no presentaron diferencias significativas entre sitios con distinta intensidad de turbidez inorgánica.

La hidrología fue el único de los factores que tuvo un claro impacto en la biomasa del zooplancton total. Esto se debió a un brusco descenso de la biomasa del macrozooplancton cuando los tiempos medios de permanencia del agua fueron muy bajos (Tw < 15 días). Tanto los cladóceros como los ciclopoideos se vieron afectados por esta causa. También se observó un efecto de la hidrología en la composición de los cladóceros, con un reemplazo hacia especies de menor tiempo generacional cuando el recambio del agua fue elevado. Por su parte, la composición de especies de los rotíferos presentó un claro patrón en función de los cambios hidrológicos, pero no así su biomasa. Estos organismos son el componente del zooplancton que posee menores tiempos generacionales, esta característica les habría permitido persistir en el sistema aún en períodos con acentuada renovación del agua. De todos modos, la evidencia existente (Walz, 1998) permite suponer que si los tiempos medios de permanencia del agua llegaran a ser lo suficientemente bajos como para superar el tiempo generacional de los rotíferos, la biomasa de estos organismos también habría de verse disminuida.

El efecto de los peces sobre el zooplancton no se reflejó en modificaciones en la biomasa de estos organismos. Estos resultados se contraponen con las predicciones de la hipótesis de las cascadas tróficas. Por otro lado, los zooplanctívoros visuales en estas lagunas pampeanas tuvieron un fuerte efecto sobre la estructura de tallas y composición de especies de los cladóceros, en coincidencia con los postulados de la "Size Efficiency Hypothesis". Existe entre estos dos planteos diferencias notables en su génesis. En tanto la "Size Efficiency Hypothesis" fue formulada a partir de un estudio comparativo de lagos, como un intento de comprender los mecanismos subyacentes en el patrón de distribución espacial observado en la estructura del zooplancton, la hipótesis de las

cascadas tróficas es más una construcción teórica, que posteriormente fue validada en numerosos estudios experimentales, pero no tantas veces constatada en relevamientos de lagos no manipulados (DeMelo *et al.*, 1992).

Es natural, por lo tanto, que en un estudio como el desarrollado en esta tesis, los resultados reflejen un patrón coincidente con el encontrado por Brooks y Dodson (1965) en el conjunto de lagos de Nueva Inglaterra, sencillamente porque estos patrones están en la naturaleza. En qué medida los mecanismos que los generan se ajustan verdaderamente a la hipótesis propuesta por Brooks y Dodson, es algo de más difícil esclarecimiento. De hecho, se han sugerido mecanismos alternativos que brindarían una patrón semejante sin invocar la predación selectiva, ni la mayor eficiencia competitiva de los cladóceros del género *Daphnia* (Steiner, 2003).

Experiencias de mesocosmos (Boveri y Quirós, 2002) y estudios de biomanipulación de lagos como un todo (Sosnovsky, 2007) han establecido que el pejerrey puede ejercer una predación selectiva sobre los cladóceros de gran tamaño y que este comportamiento se manifiesta en la estructura y composición del zooplancton de manera semejante a los resultados encontrados en este estudio de grandes lagunas de la región pampeana. Develar en que medida este mismo patrón podría estar siendo generado por mecanismos alternativos requiere de la realización de los estudios experimentales pertinentes.

6.2 Estado ambiental de las lagunas de la cuenca superior del río Salado

La eutrofización de los lagos, con el correspondiente exceso en el desarrollo del fitoplancton y deterioro de la calidad del agua, produce perjuicios socioeconómicos y genera condiciones indeseables para los usos recreativos, así como mortandades masivas de peces por falta de oxígeno (Wetzel, 2001).

Las lagunas de la cuenca superior del río Salado se encuentran afectadas por fuertes impactos ejercidos por la actividad humana en su cuenca de drenaje. Los más importantes son los asociados a la intensificación de la agricultura y la urbanización (Quirós *et al.*, 2006). El resultado de todo ello es un incremento notable de la carga de nutrientes, de por sí elevada en virtud de la natural riqueza del suelo pampeano. Pero no sólo eso, los procesos erosivos vinculados con los cambios en el uso

de la tierra, sumados a un incremento constante de la carga de materia orgánica derivado de un muy precario sistema de tratamiento de efluente cloacales, terminan de configurar un escenario desalentador para el futuro de estos sistemas. El pronóstico de Quirós *et al.* (2006) para las lagunas pampeanas, de transformación a sistemas altamente turbios, enriquecidos en nutrientes y en definitiva inutilizables por parte de los humanos, parece asomar su rostro en las lagunas de la alta cuenca del río Salado.

Una restauración que se vislumbra como altamente compleja

Las conclusiones emergentes de esta tesis permiten aseverar que la restauración de las lagunas de la cuenca superior del río Salado hacia un estado de menor deterioro, se presenta por lo motivos que se detallan a continuación como compleja.

La medida de restauración por excelencia en lagos eutrofizados es la reducción de la carga de nutrientes (Jeppesen *et al.*, 2007). Esta acción es sin dudas una necesidad en el caso de las lagunas de este estudio, pero sus efectos positivos podrían demorar varios años en manifestarse. Esto es así porque la reducción de la carga de nutrientes no conlleva necesariamente a una inmediata disminución de la concentración de estos en el cuerpo de agua (Jeppesen *et al.*, 2005). La razón de ello es que durante mucho tiempo se depositaron en el lecho de las lagunas sedimentos con alto contenido en fósforo. La reducción de la carga de nutrientes suele ser acompañada por un aumento de la carga interna, que consiste en la liberación de los nutrientes atrapados en estos sedimentos. Este último proceso ocurre bajo condiciones anóxicas (Boström *et al.*, 1982) y como se ha observado a lo largo de los más de tres años de estudios, los eventos de anoxia son recurrentes en estas lagunas como consecuencia del elevado contenido orgánico de sus sedimentos. Por lo tanto, la reducción de la concentración de nutrientes en estos sistemas se avizora como complicada.

Ante la resistencia de los sistemas acuáticos a la reducción de nutrientes se ha sugerido la implementación de medidas de biomanipulación como un mecanismo que podría forzar al sistema hacia una fase de aguas claras (Scheffer y van Nes, 2007). Esto significa utilizar las interacciones entre los distintos niveles tróficos para llevar al sistema a un estado de baja biomasa del fitoplancton, algo que suele lograse ya sea sembrando piscívoros o eliminando zooplanctívoros. El objetivo final es reducir la presión de predación sobre el zooplancton a fin de incrementar la tasa de filtración y por lo tanto disminuir la biomasa del fitoplancton (Benndorf *et al.*, 2002).

La aplicación de técnicas de manipulación en la restauración de las lagunas de la cuenca superior del río Salado presenta una serie de inconvenientes graves, de naturaleza tanto ecológica como socioeconómica. En el aspecto social, hay que decir que los zooplanctívoros visuales en estas lagunas están representados por el pejerrey pampeano, una especie de elevado valor tanto para la pesca deportiva como para la pesca comercial. No hay en la región pampeana voluntad política ni social que respalde cualquier medida que tenga como destino final reducir las poblaciones de pejerrey. Un planteo semejante es absolutamente inverosímil, en un entorno cuya principal preocupación y objetivos son justamente maximizar las densidades de esta especie.

La implementación de la biomanipulación con el objeto de restaurar los ecosistemas acuáticos de la región pampeana tiene de todos modos serias dificultades de naturaleza ecológica. Como se dijo, el objetivo fundamental es disminuir la biomasa del fitoplancton por medio del aumento del pastoreo ejercido por los filtradores más eficientes, es decir los cladóceros del género *Daphnia*. Los resultados de esta tesis demuestran que naturalmente esta especie desarrolla picos poblacionales de considerable magnitud. A pesar de ello, ni la biomasa del fitoplancton ni la transparencia del agua mejoraron notablemente cuando estos picos tuvieron lugar. Existe un desacople en la interacción entre estos dos niveles tróficos que permitiría predecir como estériles aquellos esfuerzos de biomanipulación orientados a disminuir la turbidez de las lagunas pampeanas.

Por último, puede sostenerse que para las lagunas estudiadas en esta tesis, el río Salado ofició de conector entre las ellas y su cuenca de drenaje. Por medio de este río, llegaron a estos ambientes lénticos altas cargas de nutrientes, materia orgánica, sólidos en suspensión y otros contaminantes asociados con las actividades agrícolas. El impacto del hombre sobre las lagunas se vio intensificado en los períodos húmedos, durante los cuales se generó una mayor conectividad de las lagunas entre sí y una mayor interacción de estas con su cuenca de drenaje, este patrón resulta coincidente con el descripto para otros sistemas lénticos asociados a ríos (Hein *et al.* 1999, Van den Brink *et al.* 1994). El deterioro del subsistema agropecuario sobre el humedal pampeano fue tratado recientemente por Quirós *et al.* (2006). Los resultados presentados en esta tesis sugieren que muchos de las presiones ambientales allí abordadas se intensifican durante los años de mayores precipitaciones. Se ha sugerido que en restauración de ecosistemas, es conveniente aprovechar las ventanas de oportunidad, en donde las condiciones ambientales favorezcan el éxito de las medidas de manejo adoptadas (Holmgren *et al.*, 2001). La evidencia surgida de este trabajo doctoral parece

indicar que los períodos de elevadas precipitaciones serían desfavorables a los intentos de restauración de los ecosistemas acuáticos de la región pampeana.

6.3 Perspectivas

Este tipo de estudios, basados en el monitoreo de un ecosistema por un período de tiempo relativamente prolongado presenta aspectos positivos y negativos. Por un lado, al carecer de una base experimental, no permite establecer ni aseverar causalidad en los patrones de correlación observados. Por el otro, es sabido que los mecanismos e interacciones emanados a partir de estudios experimentales no siempre son extrapolables a los ecosistemas naturales. Los monitoreos de lagos permiten verificar si los resultados obtenidos experimentalmente son de relevancia en el funcionamiento de sistemas naturales no manipulados. Pero no sólo eso, la información de base obtenida en relevamientos de campo permite encontrar patrones y plantear mecanismos alternativos que los expliquen. Nuevos diseños experimentales permitirán consolidar o refutar las aparentes relaciones de causalidad sugeridas. Por lo tanto, para alcanzar una mayor comprensión del funcionamiento de los ecosistemas, ambos tipos de abordajes resultan necesarios. En tal sentido, el caudal de datos aportados y analizados en esta tesis plantea algunos puntos de interés que impelen a la realización de estudios más detallados.

Los frecuentes eventos de anoxia registrados en la interfase agua-sedimentos sugieren la existencia de importantes cargas internas de nutrientes. No hay estudios que hayan abordado esta temática en lagunas pampeanas pese a que resulta de suma importancia la investigación de la dinámica interna de nutrientes, en virtud de la relevancia que estos procesos podrían tener sobre futuros intentos de restauración de estos ecosistemas.

En el esquema tradicional de sucesión de especies del zooplancton, el pico primaveral de *Daphnia* es adjudicado al incremento estacional del fitoplancton. La biomasa del fitoplancton en las lagunas de la cuenca superior del río Salado no presentó fluctuaciones a lo largo del año. Es por ello que cabe preguntarse cuáles son las causas que motivan el pico estacional de *Daphnia* observado en estas lagunas.

Este estudio refleja la existencia de un claro desacople en la interacción entre el zooplancton y el fitoplancton. Se requieren trabajos más detallados para poder identificar los mecanismos subyacentes que expliquen el debilitamiento de dicha interacción en estos cuerpos de agua hipertróficos.

Bibliografía

Adalsteinsson. H. 1979. Zooplankton and its relation to available food in Lake Myvatn. Oikos 32:162-194

APHA (American Public Health Association), 1995. Standard methods for examination of water and wastewater. 19th ed. American Public Health Association, Washington, 1064 pp.

Andersen, T., 1997. Pelagic nutrient cycles: herbivores as sources and sinks. Springer-Verlag, Berlin, 278 pp.

Anthony,J.L. and J.A.Downing 2003. Physical impacts of wind and boat traffic on Clear Lake, Iowa, USA. Lakes & Reservoir: Management 19: 1-14.

Arbuckle K.E. and Downing J.A. 2001 The influence of watershed land use on lake N:P in a predominantly agricultural landscape. Limnology and Oceanography 46(4), 970-

Arora,J. and K.Mehra 2003. Seasonal dynamics of rotifers in relation to physical and chemical conditions of the river Yamuna (Delki), India. Hydrobiologia 491: 101-109.

Baranyi,C., T.Hein, C.Holarek, S.Keckeis, and F.Schiemer 2002. Zooplankton biomass and community structure in a Danube River floodplain system: effects of hydrology. Freshwater Biology 47: 473-483.

Basu,B.K. and F.R.Pick 1996. Factors regulating phytoplankton and zooplankton biomass in temperate rivers. Limnol.Oceanogr. 41: 1572-1577.

Benndorf, J. 1990. Conditions for effective biomanipulation; conclusions derived from whole-lake experiments in Europe. Hydrobiologia. 200/201: 187-203.

Benndorf,J., W.Boing, J.Koop, and I.Neubauer 2002. Top-down control of phytoplankton: the role of time scale, lake deph and trophic state. Freshwater Biology 47: 2282-2295.

Berman T. 2001. The role of DON and the effect of N:P ratios on occurrence of cyanobacterial bloom: Implications from the outgrowth of Aphanizomenon in Lake Kinneret. Limnol.Oceanogr. 46: 443-447.

Bledzki,L.A. and A.M.Ellison 2000. Effects of water retention time on zooplankton of shallow rheolimnic reservoirs. Verh.Internat.Verein.Limnol. 27: 2865-2869.

Boersma,M., O.F.R.van Tongeren, and W.M.Mooij 1995. Seasonal patterns in the mortality of Daphnia species in a shallow lake. Can.J.Fish.Aquat.Sci. 53: 18-28.

Boström, B., M. Jansson & C. Forsberg, 1982. Phosphorus release from lake sediments. Archiv fur Hydrobiologe Beiheft Ergebnisse der Limnolgie 18: 5–59.

Bottrell,H.H., A.Duncan, Gliwicz Z.M, E.Grygierek, A.Herzig, A.Hillbright-Ilkowska, H.Kurasawa, P.Larsson, and T.Weglenska 1976. A review of some problems in zooplankton production studies. Norw.J.Zool. 24: 419-456.

Boveri,M. and R.Quirós 2002. Trophic interactions in pampean shallow lakes: evaluation of silverside predatory effects in mesocosm experiments. Verh.Internat.Verein.Limnol. 28: 1274-1278.

Braig,E.C. and D.L.Johnson 2003. Impact of black bullhead (Ameiurus melas) on turbidity in a diked wetland. Hydrobiologia 490: 11-21.

Brook,J. and W.B.Woodward 1956. Some observations on the effects of water inflow and outflow on the plankton of small lakes. Animal Ecology 25: 22-35.

Brooks,J.L. and S.I.Dodson 1965. Predation, body size, and composition of plankton. Science 150: 28-35.

Carpenter, S. R. 1988. Transmission of variance through lake food webs. En Complex interactions in lake communities. S. R. Carpenter (ed.) Springer-Verlag. p. 119-138.

Carpenter S.R., Kitchell J.F., and Hodgson J.R. 1985. Cascading Trophic Interactions and Lake Productivity. BioSience 32: 634-639.

Carpenter, S. R. y P. R. Leavitt. 1991. Temporal variation in paleolimnological record arising from a trophic cascade. Ecology 72: 277-285.

Carpenter S.R., Kitchell J.F., Cottingham K.L., Schindler D.E., Christensen D.L., Post D.M., and N.Voichick 1996. Chlorophyll variability, nutrient imput, and grazing: Evidence from whole-lake experiments. Ecology 77: 725-735.

Castro,B.B., S.C.Antunes, R.Pereira, A.M.V.M.Soares, and F.Goncalves 2005. Rotifer community structure in three shallow lakes: seasonal fluctuations and explanatory factors. Hydrobiologia 543: 221-232.

Claps,M., N.Gabellone, and H.H.Benitez 2002. Vertical distribution of zooplankton in a pampean shallow lake. Verh.Internat.Verein.Limnol. 28: 1274-1278.

Claps,M., N.Gabellone, and H.H.Benitez 2004. Zooplankton biomass in an eutrophic shallow lake (Buenos Aires, Argentina): spatio-temporal variations. Ann.Limnol. 40: 201-210.

Confer,J.L., G.L.Howick, M.H.Corzette, S.L.Kramer, S.Fitzgibbon, and R.Landesberg 1978. Visual predation by planktivores. Oikos 31: 27-37.

Crowder, L. B. 1988. Food web interactions in lakes. En Complex interactions in lake communities. Carpenter S. R. (ed.) Springer-Verlag. p. 141-160.

Cryer,M., G.Peirson, and C.R.Townsend 1986. Reciprocal interactions between roach, Rutilus rutilus, and zooplankton in a small lake: Prey dynamics and fish growth and recruitment. Limnol.Oceanogr. 31: 1022-1038.

Currie,D.J., P.Dilwrth-Christie, and F.Chapleau 1999. Assessing the strength of top-down influences on plankton abundance in unmanipulated lakes. Can.J.Fish.Aquat.Sci. 56: 427-436.

DeMelo,R., R.L.France, and D.J.McQueen 1992. Biomanipulation: Hit or myth. Limnol.Oceanogr. 37: 192-207.

Deneke,R. and B.Nixdorf 1999. On the occurrence of clear-water phases in relation to shalowness and trophic state: a comparative study. Hydrobiologia 408/409: 251-262.

Dickman,M. 1969. Some effects of lake renewal on phytoplankton productivity and species composition. Limnol.Oceanogr. 14: 660-666.

Dumont,H.J., I.Van De Velde, and S.Dumont 1975. The dry wight estimate of biomass in selection of Cladocera, Copepoda and Rotifera from the plankton, periphyton and benthos of continental waters. Oecologia 19: 75-97.

Eggers,D.M. 1977. The nature of prey selection by planktivorous fish. Ecology 58: 46-59.

Fuschini Mejía M.C. (1994) El agua en las llanuras. UNESCO/ORCYT, Montevideo,Uruguay.

Gabellone,N., M.Claps, L.Solari, and N.Neschuk 2005. Nutrients, conductivity and plankton in a landscape approach to a Pampean saline lowland river (Salado River, Argentina). Biogeochemistry 75: 455-477.

García de Emiliani,M.O. 1997. Effects of water level fluctuations on phytoplankton in a river-floodplain lake system (Paraná River, Argentina). Hydrobiologia 357: 1-15.

Gasiunaité,Z.R. and A.Razinkovas. Temporal and spatial patterns of crustacean zooplankton dynamics in a transitional lagoon ecosystem. Hydrobiologia 514, 139-149. 2004.

Ghersa C.M., Ferraro D.O., Omacini M., Martinez-Ghersa M.A., Perelman S., Satorre E.H. & Soriano A. (2002) Farm and landscape level variables as indicators of sustainable land-use in the Argentine Inland-Pampa. Agriculture, Ecosystems and Environment 93, 279-293.

Gillooly,J.F. and S.I.Dodson 2000. Latitudinal patterns in the size distribution and seasonal dynamics of new world, freshwater cladocerans. Limnol.Oceanogr. 45: 22-30.

Gillooly,J.F. 2000. Effect of body size and temperature on generation time in zooplankton. Journal of Plankton Research 22: 241-251.

Gliwicz Z.M 2005. Food web interactons: why are they reluctant to be manipulated? Verh.Internat.Verein.Limnol. 29: 73-88.

Golterman H.L. (1978) Methods for Physical & Chemical Analysis of Fresh Waters. 2da edn. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Gyllstrom,M., Hansson L.A., Jeppesen E., F.García-Criado, E.Gross, K.Irvine, T.Kairesalo, R.Kornijow, M.R.Miracle, M.Nykanen, T.Nõges, S.Romo, D.Stephen, E.Van Donk, and B.Moss 2005. The role of climate in shaping zooplankton communities of shallow lakes. Limnol.Oceanogr. 50: 2008-2021.

Hakanson,L. 2005. The importance of lake morphometry and catchent characteristics in limnology - ranking based on statistical analyses. Hydrobiologia 541: 117-137.

Hall A.J., Rebella C.M., Ghersa C.M. & Culot J. (1992) Field-crops systems of the pampas. En: Field Crop Ecosystems (ed Pearson C.J.), pp. 413-450. Elsevier, New York.

Haney,J.F. and D.J.Hall 1973. Sugar-coated Daphnia: A preservation technique for Cladocera. Limnol.Oceanogr. 18: 331-333.

Hart. R. C. 1986. Zooplankton abundance, community structure and dynamlcs in relation to inorganic turbidity, and their implications for a potential fishery in subtropical Lake le Roux, South Africa. Freshwater Biology 161 351- 371.

Hein,T., C.Baranyi, G.Heiler, C.Holarek, P.Riedler, and F.Schiemer 1999. Hydrology as a major factor determining plankton development in two floodplain segments and the River Danube, Austria. Arch.Hydrobiol. 115: 439-452.

Hintze, J. L., 1998. Number Cruncher Statistical System (NCSS). Version 2000. User's Guide. Kaysville, Utah, 2311 pp.

Holmgren, M., Scheffer, M., Ezcurra, E., Gutiérrez, J., and Mohren, G.M.J: 2001. El Niño effects on the dynamics of terrestrial ecosystems. Trend in Ecology & Evolution. 16: 89-94.

Horppila,J. and L.Nurminen 2005. Effects of different macrophyte growth forms on sediment and P resuspension in a shallow lake. Hydrobiologia 545: 167-175.

Hrbacek, J., M. Dvorakova, V. Korinek & L. Prochazkova. 1961: Demostration of the effect of fish stock on the species composition of zooplankton and the intensity of metabolism of the whole plankton association.-Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie, Verhandlungen 14:192-195.

Hulsmann,S. and W.Weiler 2000. Adult, not juvenile mortality as a major reason for the midsummer decline of a Daphnia population. Journal of Plankton Research 22: 151-168.

Iriondo, M. 1999. Climatic changes in the South American plains: Records of a continent-scale oscillation. Quaternary International 57-58: 93-112.

Iriondo M. 2004. Large wetlands of South America: a model for Quaternary humid environments. Quaternary International 114, 3-9.

Izaguirre,I. and A.Vinocur 1994. Typology of shallow lakes of the Salado River basin (Argentina), based on phytoplankton communities. Hydrobiologia 277: 49-62.

Jeppesen E., Lauridsen T., Mitchell S.F. and Burns C. 1997. Do planktivorous fish structure the zooplankton communities in New Zealand lakes? N.Z.J.Mar.Freshwat.Res. 31, 163-173.

Jeppesen, E., M. Søndergaard, J. P. Jensen, K. Havens, O.Anneville, L. Carvalho, M. F. Coveney, R. Deneke, M. Dokulil, B. Foy, D. Gerdeaux, S. E. Hampton, K. Kangur, J. Kohler, S. Korner, E. Lammens, T. L. Lauridsen, M. Manca, R. Miracle, B. Moss, P. Noges, G. Persson, G. Phillips, R. Portielje, S. Romo, C. L. Schelske, D. Straile, I. Tatrai, E. Willen & M. Winder, 2005. Lake responses to reduced nutrient loading – an analysis of contemporary long-term data from 35 case studies. Freshwater Biology 50: 1747–1771.Kalff J. (2002) Limnology. Prentice Hall, Upper Saddle River.

Jeppesen E., Sondergaard M., Meerhorff M, Lauridsen T.L. and J.P. Jensen. 2007. Shallow lake restoration by nutrient loading reduction-some recent findings and challenges ahead. Hydrobiologia 584: 239-252.

Kirk,K.L. and J.J.Gilbert 1990. Suspended clay and the population dynamics of planktonic rotifers and cladocerans. Ecology 71: 1741-1755.

Kirk,K.L. 1991. Inorganic particles alter competition in grazing plankton: The role of selective feeding. Ecology 72: 915-923.

Koenings, J. P., R. D. Burkett. and J. M. Edmundson. 1990. The exclusion of limnetic Cladocera from turbid glaciermeltwater lakes. Ecology 71 :57-67

Lampert,W., W.Fleckner, H.Rai, and B.E.Taylor 1986. Phytoplankton control by grazing zooplankton: A study on the spring clear-water phase. Limnol.Oceanogr. 31: 478-490.

Laws,E.A. 2003. Mesozooplankton grazing and primary production: An alternative assessment. Limnol.Oceanogr. 48: 1357-1359.

LeCren, E. D. 1962. The efficiency of reproduction and recruitment in freshwater fish. Symp. Br. Ecol. Soc. 2: 283-296.

Levine,S.N. and Schindler D.W. 1999. Influence of nitrogen to phosphorus supply ratios and physicochemical conditions on cyanobacteria and phytoplankton species composition in the experimental lakes area, Canada. Can.J.Fish.Aquat.Sci. 56: 451-466.

Luecke C., Vanni M.J., and Magnuson J.J. 1990. Seasonal regulation of Daphnia populations by planktivorous fish: Implications for the spring clear-water phase. Limnol.Oceanogr. 35: 1718-1733.

Maizels,P., E.Etchepare, E.Chornomaz, J.Bustingorry, R.Escaray, and V.Conzonno 2003. Parámetros abióticos y biomasa planctónica en la laguna Chascomús (Provincia de Buenos Aires), período de inundación 2002. Biología Acuática 20: 6-11.

Malagnino, E.C. 1988. Evolución del sistema fluvial de la Provincia de Buenos Aires desde el Pleistoceno hasta la actualidad. Actas de las Segundas Jornadas de Geología Bonaerense, Bahía Blanca, Argentina: 201-211.

McQueen,D.J., J.R.Post, and E.L.Mills 1986. Trophic relationships in freshwater pelagic ecosystems. Can.J.Fish.Aquat.Sci. 43: 1571-1581.

McQueen, D. ; M.R.S. Johannes y J.R. Post; T.J. Stewart y D.R.S. Lean. 1989. Bottom-up and top-down impacts on freshwater pelagic structure. Ecol. Monogr. 59: 289:309.

Mehner,T., S.Hulsmann, S.Worischka, M.Plewa, and J.Benndorf 1998. Is the midsummer decline of Daphnia really induced by age-0 fish predation? Comparison of fish consumption and Daphnia mortality and life history parameters in a biomanipulated reservoir. Journal of Plankton Research 20: 1797-1811.

Mills, E.L. y J. Forney. 1983. Impact on Daphnia pullex of predation by young yellow perch in Oneida lake, New York. Trans. Am. Fish. Soc. 115: 716-725.

Mills, E.L., J. Forney y K. Wagner. 1987. Fish predation and its cascading effects on the Oneida Lake food chain. En Predation: Direct and indirect impacts on aquatic communities. W.K. Kerfoot and A. Sih (eds). Univ. Prss of New England. p. 118-131.

Moss B. (1998) Ecology of Fresh Waters Man and Medium, Past to Future. 3ra edn. Blackwell Science, London.

Neschuk,N., N.Gabellone, and L.Solari 2002. Plankton characterisation of a lowland river (Salado River, Argentina). Verh.Internat.Verein.Limnol. 28: 1336-1339.

Northcote,T.G. 1988. Fish in the structure and function of freshwater ecosystems: A top-down view. Can.J.Fish.Aquat.Sci. 45: 361-379.

O´Farrell,I. 1993. Phytoplankton ecology and limnology of the Salado River (Buenos Aires, Argentina). Hydrobiologia 271: 169-178.

Olding D.D., Hellebust J.A., and Douglas M.S.V. 2000. Phytoplankton community composition in relation to water quality and water-body morphometry in urban lakes, reservoirs, and ponds. Can.J.Fish.Aquat.Sci. 57: 2163-2174.

Olivier, S.R. 1962. Los Cladoceros Argentinos. Revista del Museo de La Plata , Zoología 7: 173-329.

Pace,M.L. 1984. Zooplankton community structure, but not biomass, influence the phosphorus-chlorophyll a relationship. Can.J.Fish.Aquat.Sci. 41: 1089-1096.

Paggi, J.C. 1995. Cladocera. En Ecosistemas de Aguas Continentales. Metodología para su estudio. Sur, La Plata. Lopretto E.C. y Tell G.

Persson,J., M.T.Brett, T.Vrede, and J.L.Ravet 2007. Food quantity and quality regulation of trophic transfer between primary producers and a keystone grazer (Daphnia) in pelagic freshwater food webs. Oikos 116: 1152-1163.

Pinto-Coelho,R., B.Pinel-Alloul, G.Méthot, and K.E.Havens 2005. Crustacean zooplankton in lakes and reservoirs of temperate and tropical regions: variation with trophic status. Can.J.Fish.Aquat.Sci. 62: 348-361.

Pithart,D., R.Pichlová, M.Bílý, J.Hrbácek, K.Novotná, and L.Pechar 2007. Spatial and temporal diversity of small shallow waters in river Luznice floodplain. Hydrobiologia 584: 265-275.

Post D.M., Carpenter S.R., Christensen D.L., Cottingham K.L., Kitchell J.F., and Schindler D.E. 1997. Seasonal effects of variable recruitment of a dominant piscivore on pelagic food web structure. Limnol.Oceanogr. 42: 722-729.

Quirós,R. 1990. Factors related to variance of residuals in chlorophyll-total phosphorus regressions in lakes and reservoirs of Argentina. Hydrobiologia 200/201: 343-355.

Quirós,R. 1998. Fish effects on trophic relationships in the pelagic zone of lakes. Hydrobiologia 361: 101-111.

Quirós,R. 1998. Trophic cascade effects in a continuous series of temperate-subtropical water-bodies. Verh.Internat.Verein.Limnol. 26: 2315-2319.

Quirós, R. 2004. Sobre la Morfomología de las Lagunas Pampeanas. Serie de Documentos de Trabajo del Área de Sistemas de Producción Acuática. Departamento de Producción Animal, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires. Documento No 3, 16 p.

Quirós, R. 2005. La ecología de las lagunas de las Pampas. Investigación y Ciencia. Madrid, Spain (in press).

Quirós R. & Drago E. 1999. The environmental state of Argentinean lakes: an overview. Lakes and Reservoirs: Research and Management 4, 55-64

Quirós,R., J.J.Rosso, A.M.Rennella, A.Sosnovsky, and M.Boveri 2002a. Análisis del estado trófico de las lagunas pampeanas (Argentina). Interciencia 27: 584-591.

Quirós,R., A.M.Rennella, M.Boveri, J.J.Rosso, and A.Sosnovsky 2002b. Factores que afectan la estructura y el funcionamiento de las lagunas pampeanas. Ecología Austral 12: 175-185.

Quirós,R. 2003. The relationship between nitrate and ammonia concentrations in the pelagic zone of lakes. Limnetica 22: 37-50.

Quirós, R., M.B. Boveri, C.A. Petracchi, A.M. Rennella, J.J. Rosso, A. Sosnovsky y H.T. von Bernard. 2006. Los efectos de la agriculturización del humedal pampeano sobre la eutrofización de sus lagunas (p: 1-16). En J.G. Tundisi, T. Matsumura-Tundisi, C. Sidagis Galli (eds.). Eutrofização na América do Sul: Causas, conseqüências e tecnologias de gerenciamento e controle, Instituto Internacional de Ecologia, Instituto Internacional de Ecologia e Gerenciamento Ambiental, Academia Brasileira de Ciências, ConselhoNacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, Inter - Academy Panel on International Issues, InterAmerican Network of Academies of Sciences. 531p.

Rennella,A.M. and R.Quirós 2006. The effects of hydrology on plankton biomass in shallow lakes of the Pampa Plain. Hydrobiologia 556: 181-191.

Reynolds C.S. & Walsby A.E. 1975. Waterblooms. Biol.Rev. 50, 437-481.

Ringuelet,R.A., I.Moreno, and E.Feldman 1965. El zooplancton de las lagunas de la pampa deprimida y otras aguas superficiales de la llanura bonaerense (Argentina). Physis 27: 187-200.

Ringuelet,R.A., A.Salibián, E.Clavérie, and S.Ilhero 1967a. Limnología química de las lagunas pampásicas (Provincia de Buenos Aires). Physis 27: 201-221.

Ringuelet, R. A.; R. H. Aramburu y A. Alonso de Aramburu. 1967b. Los peces argentinos de agua dulce. Comisión de Investigación Científica. Gobernación de la Provincia de Buenos Aires. La Plata. Argentina, 602 pp.

Romare P., Bergman E., and Hansson L.A. 1999. The impact of larval and juvenile fish on zooplankton and algal dynamics. Limnol.Oceanogr. 44: 1655-1666.

Rosso, J.J. and Quirós, R. 2007. Interactive effects of abiotic, hydrological and anthropogenic factors on fish abundance and distribution in natural run-of-the-river shallow lakes. River Research. In press.

Rzoska, J., 1978. On the Nature of Rivers with Case Stories of the Nile, Zaire and Amazon. Junk, The Hague, 67 pp.

Rudstam,L.G., Lathrop R.C., and Carpenter S.R. 1993. The rise and fall of a dominant planktivore: direct and indirect effects on zooplankton. Ecology 74: 303-319.

Sarvala,J., H.Helminen, V.Saarikari, S.Salonen, and K.Vuorio 1998. Relations between planktivorous fish abundance, zooplankton and phytoplankton in three lakes of differing productivity. Hydrobiologia 363: 81-95.

Scheffer, M., 1998. Ecology of shallow lakes. Chapman, Hall, London 357 pp.

Scheffer, M. and E.H. van Nes. 2007. Shallow lakes theory revisited: various alternative regimes driven by climate, nutrients, depth and lake size. Hydrobiologia 584: 455-466.

Schiemer,F., H.Keckeis, W.Reckendorfer, and G.Winkler 2001. The "inshore retention concept" and its significance for large rivers. Arch.Hydrobiol. 135: 509-516.

Schindler D.W. 1974. Eutrophication and recovery in experimental lakes: Implications for lake mangement. Science 184: 897-898.

Schindler D.W. 1977. Evolution of phosphorus limitation in lakes. Science 195: 260-262.

Schlosser,I.J., J.D.Johnson, W.L.Knotek, and M.Lapinska 2000. Climate variability and size-structured interactions among juvenile fish along a lake-stream gradient. Ecology 81: 1046-1057.

Schrage,L.J. and J.A.Downing. Pathways of increased water clarity after fish removal from Ventura March; a shallow, eutrophic wetland. Hydrobiologia . 2003.
Ref Type: In Press

Seda J. and Devetter M. 2000. Zooplakton community structure along a trophic gradient in a canyon-shaped dam reservoir. Journal of Plankton Research 22: 1829-1840.

Sierra,E.M., M.E.Fernández Long , and C.Bustos 1994. Cronología de inundaciones y sequías en el noreste de la provincia de Buenos Aires 1911-89. Revista de la Facultad de Agronomía 14: 241-249.

Sommer U., Gliwicz Z.M, W.Lampert, and A.Duncan 1986. The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. Arch.Hydrobiol. 106: 433-471.

Soriano A. (1992) Río de la Plata grasslands. En: Ecosystems of the world 8A. Natural Grasslands. Introduction and Western Hemisphere (ed Coupland R.T.), pp. 367-407. Elsevier, New York.

Sosnovsky,A. and R.Quirós 2006. El estado trófico de pequeñas lagunas pampeanas, su relación con la hidrología y el uso de la tierra. Ecología Austral 16: 115-124.

Sosnovsky,A. 2007. Factores que determinan la estructura del zooplancton en pequeños cuerpos de agua de la región pampeana. Tesis Doctoral FCEN de la UBA. 193 pp..

Søballe,D.M. and B.L.Kimmel 1987. A large-scale comparison of factors influencing phytoplankton abundance in rivers, lakes, and impoundments. Ecology 68: 1943-1954.

Steiner,C.F. 2003. Variable dominance in pond communities: assessing spatiotemporal variation in competition and predation intensity. Ecology 84: 982-990.

Stumm, W. & J. J. Morgan. 1996. Aquatic Chemistry: Chemical Equilibria and Rates in Natural Waters. 3rd. ed. J. Wiley & Sons, Inc. New York, USA

Talling,J.F. 2003. Phytoplankton-zooplankton seasonal timing and the "clear-water phase" in some English lakes. Freshwater Biology 48: 39-52.

Tilman, D., S. S. Kilham and P. Kilham. 1982. Phytoplankton community ecology: the role of limiting nutrients. Annu. Rev. Ecol. Syst., 13: 349- 372.

Tricart J.F.L. (1973) Geomorfología de la Pampa Deprimida. INTA, Buenos Aires, Argentina.

Van den Brink F.W.B, Van Katwijk M.M., and Van der Velde G. 1994. Impact of hydrology on phyto- and zooplankton community composition in floodplain lakes along the Lower Rhine and Meuse. Journal of Plankton Research 16: 351-373.

Vervoorst F. (1967) Las comunidades vegetales de la Depresión del Salado (Provincia de Buenos Aires). INTA, Buenos Aires.

Viroux L. 2002. Seasonal and longitudinal aspects of microcrustacean (Cladocera, Copepoda) dynamics in a lowland river. Journal of Plankton Research 24: 281-292.

Walz, N., 1995. Rotifers populations in plankton communities, Energetic and life history strategies. Experientia 51: 437–453.

Walz N. and Welker M. 1998. Plankton development in a rapidly flushed lake in the River Spree system (Neuendorfer See, Northeast Germany). Journal of Plankton Research 20: 2071-2087.

Welker, M. & N. Walz, 1999. Plankton dynamics in a river-lake system – on continuity and discontinuity. Hydrobiologia 408/409: 233–239.

Wetzel R.G. (2001) Limnology. Lake and River Ecosystems. 3ra edn. Academic Press, New York

Wood, L.W. 1985. Chloroform-methanol extraction of chlorophyll-a. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 42: 38-43.