

Tesis Doctoral

Efectos del molusco invasor *Limnoperna fortunei* (Dunker) sobre el zooplancton del Paraná Medio

Rojas Molina, Florencia Mercedes

2010

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:

Rojas Molina, Florencia Mercedes. (2010). Efectos del molusco invasor *Limnoperna fortunei* (Dunker) sobre el zooplancton del Paraná Medio. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:

Rojas Molina, Florencia Mercedes. "Efectos del molusco invasor *Limnoperna fortunei* (Dunker) sobre el zooplancton del Paraná Medio". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2010.

EXACTAS UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

EFFECTOS DEL MOLUSCO INVASOR
***LIMNOPERNA FORTUNEI* (DUNKER)**
SOBRE EL ZOOPLANCTON DEL PARANÁ MEDIO

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

Florencia Mercedes Rojas Molina

Directores de tesis: Dr. Demetrio Boltovskoy
Dra. Susana José de Paggi

Consejero de Estudios: Dr. Demetrio Boltovskoy

Lugar de trabajo:
Instituto Nacional de Limnología (INALI, CONICET-UNL), Santa Fe

Buenos Aires, 2010

RESUMEN.....	1
ABSTRACT.....	2
AGRADECIMIENTOS.....	3
INTRODUCCIÓN GENERAL	
Invasiones biológicas.....	5
La introducción y expansión de <i>Limnoperna fortunei</i> en la cuenca del Plata.....	7
Características generales de <i>Limnoperna fortunei</i> y paralelos con <i>Dreissena polymorpha</i>	10
Estado actual del conocimiento de la biología y ecología de <i>Limnoperna fortunei</i>	12
Objetivo general.....	15
CAPITULO I. El zooplancton de cauces secundarios del río Paraná Medio luego de la invasión de <i>Limnoperna fortunei</i>	
1. Introducción.....	16
Objetivo.....	17
2. Área de estudio.....	19
3. Materiales y métodos.....	21
3.1. Trabajo de Campo.....	21
3.2. Trabajo de laboratorio.....	21
3.3. Datos históricos.....	23
3.4. Análisis de los datos.....	23
4. Resultados.....	26
4.1. Período de pre-invasión.....	26
4.1.1. Parámetros ambientales.....	26
4.1.2. Fitoplancton.....	32

4.1.3. Zooplancton.....	33
4.2. Período de post-invasión.....	44
4.2.1. Parámetros ambientales.....	44
4.2.2. Fitoplancton.....	48
4.2.3. Zooplancton.....	49
4.2.4. Larvas de <i>Limnoperna fortunei</i>	62
4.3. Comparación de los resultados entre el período de pre-invasión y el período de post-invasión del molusco.....	65
4.3.1. Parámetros ambientales.....	65
4.3.2. Zooplancton.....	68
5. Discusión.....	74
Las larvas de <i>Limnoperna fortunei</i> como componentes del plancton.....	74
Comparación entre los períodos de pre y post-invasión.....	78
Cambios en el plancton luego de la introducción de <i>Limnoperna fortunei</i>	79
Efectos de <i>Dreissena polymorpha</i> en el Hemisferio Norte.....	84
¿Es posible esperar en el zooplancton del Paraná Medio un impacto de <i>Limnoperna fortunei</i> semejante al ocurrido en el hemisferio norte debido a la invasión de <i>Dreissena polymorpha</i> ?.....	86

CAPITULO II. Dieta natural y selectividad alimentaria de *Limnoperna fortunei*

1. Introducción.....	90
Objetivo.....	91
2. Área de estudio.....	91
3. Materiales y métodos.....	93
3.1. Trabajo de Campo.....	93
3.2. Trabajo de laboratorio.....	95
3.3. Análisis de los datos.....	96
4. Resultados.....	98
4.1. Recurso alimentario potencialmente disponible.....	98
4.2. Composición de la dieta.....	104
4.3. Selectividad alimentaria.....	111
4.4. Relación tamaño del molusco - talla de la presa.....	114

5. Discusión.....	116
La dieta de <i>Limnoperna fortunei</i>	116
¿Son comparables estos resultados con los efectos de <i>Dreissena polymorpha</i> ?.....	119

CAPITULO III. Evaluación del efecto de *Limnoperna fortunei* sobre el zooplancton en experiencias de mesocosmos

1. Introducción.....	122
Objetivo.....	122
2. Materiales y Métodos.....	123
2.1. Diseño de las experiencias.....	123
2.2. Análisis de las muestras.....	126
2.3. Análisis de los datos.....	128
3. Resultados.....	130
3.1. Parámetros ambientales.....	130
3.2. Fitoplancton.....	134
3.3. Zooplancton.....	138
3.4. Correlaciones entre zooplancton y fitoplancton.....	147
4. Discusión.....	150

CAPITULO IV. Evaluación del consumo de microcrustáceos por *Limnoperna fortunei* en condiciones de laboratorio

1. Introducción.....	156
Objetivo.....	157
2. Materiales y Métodos.....	158
2.1. Obtención de los organismos.....	158
2.2. Diseño experimental.....	161
2.3. Análisis de los datos.....	162
3. Resultados.....	163
4. Discusión.....	165

CONCLUSIONES GENERALES Y PROPUESTAS PARA ESTUDIOS FUTUROS.....171

BIBLIOGRAFÍA.....175

ANEXO.....202

Trabajos Publicados.....202

Materias y cursos aprobados para la carrera de Doctorado.....202

Efectos del molusco invasor *Limnoperna fortunei* (Dunker) sobre el zooplancton del Paraná Medio

El objetivo de esta tesis es analizar el efecto del molusco asiático invasor *Limnoperna fortunei* sobre el zooplancton del Paraná Medio, a través de estudios de campo y de laboratorio. Se analizaron y compararon parámetros ambientales, concentraciones de clorofila- *a* y densidades del zooplancton de los ríos Santa Fe y Colastiné, cauces secundarios del río Paraná, en períodos anteriores a la invasión (río Colastiné: 21/09/1971 a 19/01/1973 y 03/03/1981 a 12/01/1982; río Santa Fe: 03/06/1974 a 12/11/1975) con un período posterior a la invasión (20/09/2004 a 26/09/2005). Se analizó la dieta natural de *L. fortunei* y la oferta disponible en siete ambientes leníticos del área del Paraná Medio. Para evaluar el impacto de *L. fortunei* sobre el zooplancton se realizaron experiencias en mesocosmos con dos concentraciones de moluscos y un control (sin moluscos). Mediante experimentos en microcosmos se analizó la vulnerabilidad de microcrustáceos de diferentes tallas, frecuentes en ambientes lóticos y leníticos del valle aluvial del río Paraná, a la depredación por adultos de *L. fortunei*.

Los resultados mostraron que los adultos de *L. fortunei* son activos consumidores de zooplancton. Los pláncteres de 50 a 1200 μm de longitud constituyen el mayor aporte de biomasa a la dieta del molusco. *L. fortunei* ejerce una depredación selectiva sobre el zooplancton forzando cambios en la composición de especies y en la estructura de tallas de la comunidad. Se observaron importantes disminuciones en la concentración de clorofila y en las densidades de rotíferos en los cauces estudiados durante el período de post-invasión, en comparación con la pre-invasión, que podrían atribuirse a la presencia del bivalvo invasor.

PALABRAS CLAVES: *Limnoperna fortunei*, zooplancton, depredación, Paraná Medio, dieta natural, selectividad, Mejillón Dorado

Effects of invasive mollusk *Limnoperna fortunei* (Dunker) on zooplankton of the Middle Paraná river system

The aim of this dissertation is to analyze the effects of invasive Asian mollusk *Limnoperna fortunei* on the zooplankton of the Middle Paraná river system with the aid of field and laboratory studies. We describe and compare the environmental parameters, concentrations of chlorophyll-*a* and zooplankton densities of two secondary channels of the Middle Paraná River in periods before the invasion (Colastiné River: 21/09/1971 to 19/01/1973 and 03/03/1981 to 12/01/1982; Santa Fe River: 03/06/1974 to 12/11/1975) with a post-invasion period (20/09/2004 to 26/09/2005). The diet of *L. fortunei* and available planktonic food sources from seven lentic environments of the Paraná River floodplain, were analyzed. In order to assess the impact of *L. fortunei* on the zooplankton, mesocosm experiments were conducted with two bivalve concentrations and a control (no mollusks). Vulnerability of microcrustaceans, common in lotic and lentic environments of the Paraná River floodplain, to predation by adult *Limnoperna fortunei* was assessed in microcosms experiments.

The results show that adults of *L. fortunei* are active consumers of zooplankton. Plankters 50 to 1200 μm in length are the primary biomass contributors to the diet of the mussel. *Limnoperna fortunei* is a selective grazer, forcing changes in species composition and size structure of the community. During the post-invasion period, significant decreases in the concentration of chlorophyll-*a* and rotifer densities were observed in both rivers compared to the pre-invasion periods, which could be attributed to the presence of the invasive bivalve.

Key Words: *Limnoperna fortunei*, zooplankton, predation, Middle Paraná, natural diet, selectivity, Golden Mussel.

AGRADECIMIENTOS

Quiero comenzar agradeciendo a mis directores, Susana José de Paggi y Demetrio Boltovskoy. A Susana por acompañarme en estos años, apoyarme, guiarme y fundamentalmente por todo lo que contribuyó en mi formación profesional. A Demetrio por su contribución invaluable desde sus conocimientos y experiencias para la construcción de esta tesis.

A Juan César Paggi, mi Co-director de beca, por transmitirme su abanico de conocimientos, por contribuir en el desarrollo del trabajo de tesis y en mi formación profesional.

A los Directores del Instituto Nacional de Limnología (Mercedes Marchese, Pablo Collins y Julieta Parma) por darme el espacio y permitirme el uso de las instalaciones y equipamiento para poder desarrollar esta tesis. Al personal técnico de campaña, Cristian De Bonis, Ramón Regner, Eduardo Lordi y Esteban Creus por su colaboración en las campañas y tareas de campo desarrolladas.

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas por la beca Doctoral que me otorgó, como así también a Susana José de Paggi y Pablo Collins, directores de los proyectos que financiaron parte del trabajo: “Interacción del molusco invasor *Limnoperna fortunei* (Dunker) con el plancton y macrocrustáceos del Río Paraná Medio” CAI+D PI 6-44 y “Monitoreo de calidad ambiental de los sistemas acuáticos cercanos a la ciudad de Santa Fe” CONICET- PIP 6275.

A Luciana Montalto por su gran amistad, ayuda y apoyo constante. Por estar siempre pendiente de mis cosas.

A Melina Devercelli por el análisis y la identificación taxonómica del fitoplancton. A Pablo Collins y Mario Amsler por las consultas realizadas en relación a este trabajo.

A mis compañeras del laboratorio y del instituto, Ma. de la Paz Ducommun, Florencia Gutiérrez, Melina Devercelli, Florencia Zilli, Soledad Capello y Verónica Williner, por su constante apoyo e interés.

A los jurados de Tesis, Dra. Mercedes Marchese, Dra. Ines O`Farrel y Dra. Alicia Escalante por sus comentarios y sugerencias.

Finalmente a mis afectos más cercanos. A mis padres, Cacho y Adita, que me apoyaron desde el momento en que decidí estudiar biología y me enseñaron que la mayor riqueza que el hombre puede tener es su conocimiento y calidez humana. A mis hermanos (Pamela, Tamara, Esteban, Enzo y Ricardo) que con sus particularidades llenan los espacios más importantes de mi vida. A mi familia adoptiva, Edgardo, Norma y Roberto, que en estos últimos meses me han contenido y apoyado. A Fernando, mi compañero incondicional, por su apoyo y comprensión, por estar SIEMPRE presente, para el cual no existen palabras que expresen mi agradecimiento.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Invasiones biológicas

La introducción de especies no nativas es un fenómeno antiguo y reiterado en el planeta. Existen muchas formas en las que una especie puede ser transportada fuera de su área de origen y colonizar nuevas regiones. La mayoría de estas vías de colonización son naturales, han existido siempre y son procesos en los que no interviene el hombre, como el impacto de asteroides, movimiento de placas tectónicas, ciclos glaciares, cambios climáticos, aumento y disminución del nivel del mar, surgimiento de barreras, como el Istmo de Panamá, etc. (Brown & Sax 2004). La colonización del *Homo sapiens* desde Asia a América del Norte a través del Puente de Bering (durante la última glaciación, unos 12000 años atrás), también es un claro ejemplo de invasión, que ha generado cambios en los ecosistemas.

En la actualidad, continúan las invasiones por migraciones naturales, pero son pocas en comparación con aquéllas que se producen como resultado de la expansión del hombre moderno y de sus actividades (Brown & Sax 2004, Holeck *et al.* 2004). En las últimas décadas, la movilidad de personas y mercaderías entre diferentes regiones del mundo ha aumentado sensiblemente y con ello el transporte intencional o accidental de organismos que puede llevar a impactos económicos de importancia, como así también a modificaciones del ecosistema. Estas últimas pueden afectar los sistemas naturales de múltiples maneras, incluyendo impactos sobre la diversidad, el balance energético, las interacciones entre los organismos y su medio, alteraciones de los ciclos biogeoquímicos, etc. (Mills *et al.* 1993, Pimentel *et al.* 2000, Sala *et al.* 2000). A menudo, estas especies introducidas carecen de enemigos naturales en el sitio colonizado, pudiendo volverse dominantes y, en algunos casos, modificar el nuevo ambiente amenazando a la biota nativa (Rapoport 1990, Gao & Li 2006).

Los sistemas dulceacuícolas están entre los ambientes más invadidos y su biodiversidad ha declinado más rápidamente que la de los sistemas terrestres y marinos (Mills *et al.* 1993, Strayer *et al.* 1999, Bampfylde *et al.* 2009). En los ecosistemas acuáticos las especies no nativas son transportadas a escala local, regional y global, a través de

embarcaciones, debido a la construcción de canales que permiten la migración de especies, las liberaciones intencionales o los escapes de especies criadas en proyectos de acuicultura, la liberación de mascotas o carnada viva, etc. (Holeck *et al.* 2004). Entre estos vectores, los barcos son probablemente los más importantes debido a la gran cantidad de organismos que pueden trasladar con el agua de lastre o adheridos a sus cascos (Gollasch *et al.* 1995, Gollasch 1999); ello condujo al aumento en la cantidad de especies invasoras en las áreas que tuvieron una intensa actividad marítima en las últimas décadas (Ricciardi 2001, Holeck *et al.* 2004). Mundialmente, numerosas especies (fitoplancton, sifonóforos, gastrópodos, bivalvos, copépodos ciclopoideos, cladóceros, anfípodos, misidáceos, camarones, cangrejos y peces) fueron probablemente transportadas por las embarcaciones y han invadido exitosamente nuevos ambientes (Locke *et al.* 1993, Gollasch 1999). El transporte de organismos adultos y de sus propágulos adquiere importancia cuando se considera que actualmente cerca del 80% del comercio mundial se realiza por transporte marítimo internacional, lo que ocasiona la eliminación o reducción de las barreras naturales que separaban a los ecosistemas (Silva *et al.* 2004).

Argentina no escapa a esta realidad. Hasta el año 2004 se documentó la invasión de 402 taxones (incluyendo especies criptogénicas, es decir de origen dudoso) entre los cuales 124 son invertebrados, siendo algunos ejemplos de agua dulce *Kellicottia bostoniensis*, *Moina macrocopa*, *Federicella australiensis*, *Federicella sultana*, *Hyalinella vahiriae*, *Corbicula fluminea*, *Corbicula largillierti* y *Limnoperna fortunei* (<http://www.uns.edu.ar/inbiar/top.htm>).

Las invasiones biológicas generadas por el hombre pueden ser vistas como un gran experimento descontrolado en el cual se rompen barreras que han generado y preservado la mayoría de la variedad de la vida. Vista desde el contexto de un evento de colonización natural, son oportunidades para el registro objetivo de resultados en estudios científicos y pueden brindar información muy útil de los procesos ecológicos y evolutivos que generan y mantienen la biodiversidad, como así también de las características de los colonizadores exitosos, de sus relaciones con las especies nativas y de los impactos en la estructura y funcionamiento de los sistemas (Brown & Sax 2004).

La introducción y expansión de Limnoperna fortunei en la cuenca del Plata

El desarrollo de poblaciones masivas de bivalvos invasores como resultado de su introducción accidental o intencional, a través del transporte marítimo, la navegación de recreación y la construcción de canales, es un fenómeno recurrente (Carlton 1992 a y b, Strayer *et al.* 1999). Las especies de *Corbicula* y *Dreissena*, *Potamocorbula amurensis*, *Rangia cuneata* y *Limnoperna fortunei*, son ejemplos de estos moluscos que se han establecido fuera de sus rangos de distribución nativos y continúan su expansión. Entre éstas, *Dreissena polymorpha*, conocido vulgarmente como “mejillón cebra”, es originaria de la región pontocaspiana, y es quizás la especie invasora de agua dulce que ocasionó mayores daños en Europa y Norte América. Su dispersión se inició en Europa a finales del siglo XVII, y en 1988 fue descubierta en el Lago St. Claire en la región de los Grandes Lagos de Estados Unidos (Karatayev *et al.* 1997, Nalepa & Schloesser 1993).

Limnoperna fortunei, conocido vulgarmente como “mejillón dorado”, es un reciente invasor de la región Neotropical. Es un bivalvo nativo del Sudeste Asiático que se encuentra en ríos, lagos y estuarios de China, Tailandia, Laos, Camboya, Vietnam e Indonesia (Morton 1973, 1977, Ricciardi 1998). En 1965 esta especie fue introducida accidentalmente en la isla de Hong Kong a través del suministro de agua potable desde los ríos del este de China. Luego entre 1980 y 1990 se dispersó a Taiwan, Japón y Corea. En los inicios de los 90, *Limnoperna fortunei* fue registrada por primera vez en Argentina en el estuario del Río de la Plata, 70 km al sudeste de la ciudad de Buenos Aires (Pastorino *et al.* 1993). Darrigran & Pastorino (1995) postulan que su ingreso pudo deberse al traslado de larvas y juveniles de esta especie en los tanques de lastre de las embarcaciones provenientes de Asia, que llegaron al puerto de Buenos Aires en años de intensa actividad comercial. Desde su ingreso a la cuenca del Plata, esta especie fue encontrada adherida a sustratos naturales (vegetación, troncos, fondos limo-arenosos compactos y a otros organismos) y artificiales (estructuras de hierro, de cemento, de plástico) (Figura 1) (Darrigran & Ezcurra de Drago 2000a) y en poco tiempo colonizó una amplia variedad de ambientes aguas arriba por los ríos Paraná, Paraguay y Uruguay, alcanzando densidades extremadamente altas (hasta más de 200.000 ind/m²; Brugnoli *et al.* 2005, Muniz *et al.* 2005, Boltovskoy *et al.* 2006).

Durante los primeros años de expansión del mejillón dorado (hasta 1994-1995), sólo se localizaba en la costa argentina del Río de la Plata, donde comenzó a producir problemas

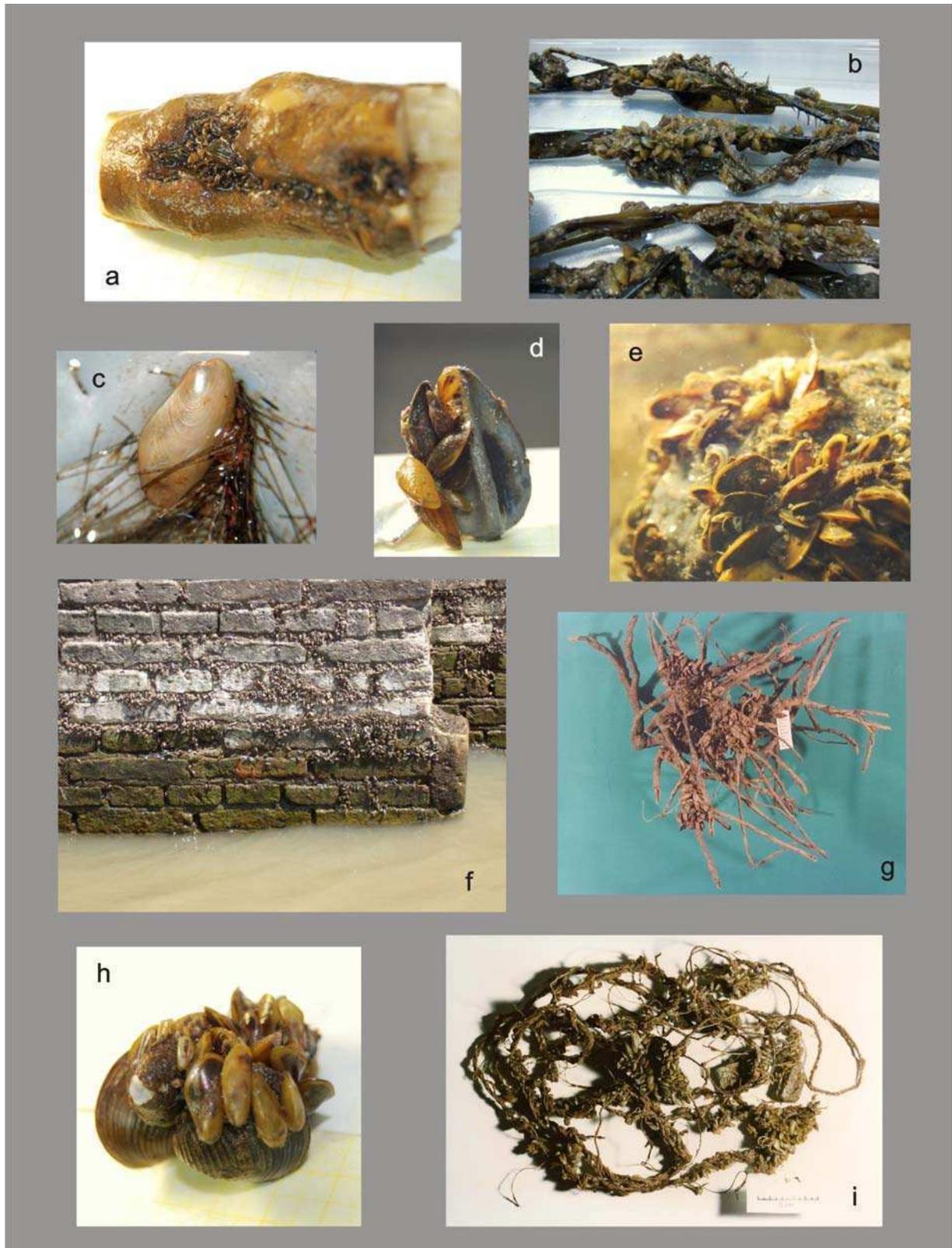
por el *macrofouling* que ocasionaba en los sistemas de suministro de agua de río de las plantas industriales y centrales eléctricas.

En 1995 *L. fortunei* fue recolectada por primera vez en el río Paraná, en Vuelta del Este (Zárate) en el río Paraná de las Palmas y en Paso Burghi (Rosario) en el Bajo Paraná. En 1996 fue encontrada en el río Paraná Medio, cercano a la ciudad de Santa Fe (Darrigran & Ezcurra de Drago 2000b) y en la ciudad de Goya (Corrientes) (Di Persia & Bonetto 1997). En este tramo fue registrada en el cauce principal, en su llanura aluvial y en tributarios como el río Salado del Norte (ciudad de Santo Tomé) (Darrigran & Ezcurra de Drago 2000 a y b). En el alto Paraná fue colectada en el año 1998 en la Central Hidroeléctrica Yacretá, y unos meses después en el Puerto de Posadas (Misiones) (Darrigran & Mansur 2006). A través de este tramo y sus tributarios, el molusco llegó al estado de Sao Paulo (Brasil) en el 2002, y en el 2003 a la represa de San Simão ubicada en el río Paranaíba, tributario del río Paraná, a 3000 km aguas arriba de su punto de ingreso (Boltovskoy *et al.* 2006).

En 1997 el mejillón dorado fue encontrado por primera vez en el río Paraguay en el Puerto de Asunción (Paraguay) y para el año 1998 alcanzó el Pantanal a través de este río, 2000 km aguas arriba de su punto de ingreso (Oliveira & Barros 2003, Boltovskoy *et al.* 2006). Con respecto a la cuenca del río Uruguay, en 1999 fue registrado en los ríos Negro y Yí y en el 2001 en la represa de Salto Grande, 350 Km al norte del Río de la Plata (Boltovskoy *et al.* 2006).

Para el año 2006 *L. fortunei* habitaba prácticamente toda la cuenca del Plata, registrándose en Argentina, Uruguay, Brasil, Paraguay y Bolivia. Esta gran expansión geográfica del molusco pudo haber sido a través del mecanismo de “dispersión a saltos”, en el cual el hombre interviene como agente dispersor a través del tráfico fluvial. Este mecanismo de dispersión se caracteriza porque el molusco puede colonizar localidades superiores de la cuenca antes que otras que están río abajo. Esto ocurre cuando los mejillones adultos adheridos a los cascos de las embarcaciones son trasladados largas distancias aguas arriba y por medio de la deriva de sus larvas planctónicas colonizan áreas intermedias aguas abajo (Boltovskoy *et al.* 2006). El intenso tráfico comercial de los ríos Paraná y Paraguay permitió mayores velocidades de colonización (250 km/año) que en el río Uruguay (10 veces menos), cuyo tráfico fluvial es restringido (Boltovskoy *et al.* 2006, Karatayev *et al.* 2007b).

Figura 1. Ejemplares de *Limnoperna fortunei* adheridos a diferentes sustratos: (a) ramas, (b) restos vegetales en descomposición, (c) raíces de *Eichhornia crassipes* (juvenil de *L. fortunei* de 5,9 mm), (d) plomada, (e) bloques de cemento, (f) paredón de defensa, ciudad de Santa Fe, (g) raíces, (h) *Corbicula fluminea*, (i) sogas sumergida. Fotos g e i: Montalto Luciana.



La dispersión de *L. fortunei* en Japón y Sudamérica y el aumento del tráfico marítimo en todo el mundo alerta sobre la posible y pronta colonización de otros sistemas fluviales sudamericanos como el Amazonas, Orinoco y Magdalena, e incluso de áreas subtropicales de América del Norte y Europa (Ricciardi 1998, Boltovskoy *et al.* 2006, Karatayev *et al.* 2007b). *Limnoperna fortunei* posee las características generales de las especies invasoras (Morton 1996) que contribuyen a su rápida colonización y expansión, como la maduración sexual temprana, la alta tasa de fecundidad, su larva veliger planctónica y los amplios rangos de tolerancia ambiental (Darrigran *et al.* 1999, Cataldo & Boltovskoy 2000, Darrigran 2002, Boltovskoy *et al.* 2006, Ezcurra de Drago *et al.* 2006, Karatayev *et al.* 2007a).

Características generales de Limnoperna fortunei y paralelos con Dreissena polymorpha

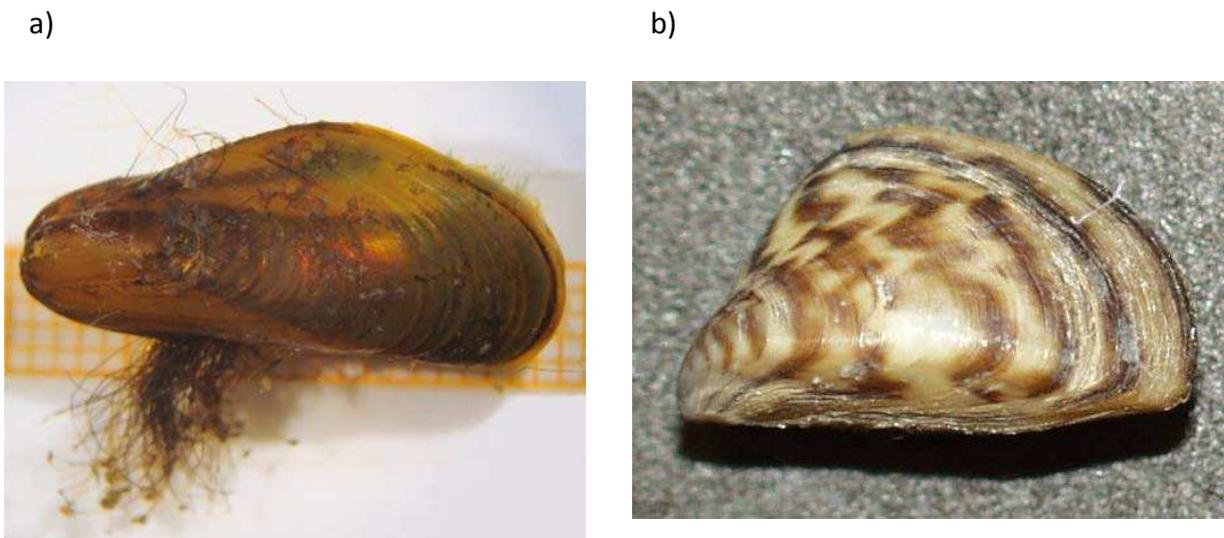
Limnoperna fortunei es un bivalvo dulceacuícola de abolengo marino, representante de la familia Mytilidae. En América, esta familia está representada por especies marinas y estuariales (Darrigran & Damborenea 2005). La estructura anatómica y ciclo de vida de *L. fortunei* (morfología y disposición de gónadas, presencia de fases larvales planctónicas) son similares a los de otros mitílidos y restantes bivalvos marinos.

Limnoperna fortunei es un organismo heteromiaro, con valvas iguales, con margen ventral arqueado o recto y cuyo interior es nacarado. Externamente, de color marrón oscuro en la zona umbonal y marrón claro por detrás de ésta. Los umbos son subterminales y el ligamento es dorsal (Figura 2.a) (Morton 1973).

A pesar de no estar relacionadas taxonómicamente, *Limnoperna fortunei* y *Dreissena polymorpha* (ésta última pertenece a la familia Dreissenidae) tienen historias de vida similares, comparten muchos rasgos biológicos y ecológicos y por consiguiente pueden tener impactos semejantes (Karatayev *et al.* 2007a). Ambas son dioicas, con tallas similares, típicamente entre 20-30 mm (con máximos de 42 mm para *L. fortunei* y 46 para *D. polymorpha*), hábito epifaunal bisado, ciclo de vida corto con elevadas tasas de crecimiento, alto potencial reproductivo y una rápida dispersión gracias a sus larvas planctónicas. También presentan algunas características que diferencian ambas especies. *L. fortunei*, por ejemplo, tiene límites ambientales más amplios ya que soporta mayor salinidad, mayor temperatura (superiores a 35 °C), bajo pH (5,5), bajas concentraciones de oxígeno (0,5 mg/L)

y de calcio (3 mg/L). Esta amplia tolerancia ambiental es lo que permite que *L. fortunei* sea más resistente también a la contaminación ambiental (por Cd, Zn, Cr, Cu, benzo (a) pyreno, PCBs) (Topalian *et al.* 1990, Villar *et al.* 1999, Karatayev *et al.* 2007a).

Figura 2. a) *Limnoperna fortunei*, b) *Dreissena polymorpha*, tomado de http://fl.biology.usgs.gov/pics/db_zebramusel0081.jpg



Teniendo en cuenta las características y los límites de tolerancia ecológica de *L. fortunei*, es probable que pueda colonizar muchas de las áreas ocupadas por *D. polymorpha* en Norte América y Europa, e inclusive aquellos ambientes que no son aptos para la sobrevivencia del molusco cebra. Por otra parte, las bajas concentraciones de calcio y las elevadas temperaturas pueden representar un factor limitante para el ingreso de *D. polymorpha* en Suramérica (Boltovskoy *et al.* 2006, Karatayev *et al.* 2007b).

Como *D. polymorpha*, *L. fortunei* ha tenido un fuerte impacto en las actividades humanas, convirtiéndose en un problema para las industrias y centrales eléctricas que utilizan para sus procesos el agua cruda de río. Estos bivalvos invasores pueden ocasionar grandes pérdidas económicas debido al *macrofouling* (adherencia, acumulación y crecimiento de los organismos sobre sustratos artificiales en contacto con el agua) que generan en las estructuras hechas por el hombre. En Argentina, Uruguay, Bolivia, Paraguay y Brasil muchas centrales eléctricas, plantas de tratamiento de agua y plantas industriales comenzaron a experimentar problemas de *biofouling* desde el ingreso de *L. fortunei*. Las

altas densidades alcanzadas por las incrustaciones de este molusco provocaron la corrosión, obstrucción y reducción del flujo de agua de los sistemas de conducción y de estructuras sumergidas (tuberías, filtros, sistemas de refrigeración, sistemas contra incendios, etc.), teniendo que realizar tareas de mantenimiento adicionales para enfrentar el problema (Boltovskoy *et al.* 2006). En Sudamérica aún no se han realizado estimaciones de las pérdidas económicas que ha causado el bivalvo.

El hecho de que ambos moluscos presenten características similares, tengan nichos ecológicos semejantes y sean efectivos ingenieros del ecosistema (alterando la estructura y funcionamiento) (Karatayev *et al.* 2007a, Boltovskoy *et al.* 2006), probablemente puedan tener impactos similares sobre los ambientes que invaden (Boltovskoy *et al.* 2006, Karatayev *et al.* 2007a). Los cambios en los ecosistemas que produce *D. polymorpha* son a nivel funcional y estructural y están ligados a su hábito de filtración. El impacto ecológico producido por estos organismos depende fundamentalmente de la magnitud del proceso de remoción de partículas, lo que provoca una disminución de los organismos del fitoplancton (oligotrofización biológica), un aumento en la transparencia del agua, mayor penetración de la luz y un mayor crecimiento de macrófitas y perifiton. El material particulado extraído de la columna de agua es transferido a los sedimentos como heces y pseudoheces, enriqueciendo el fondo con material orgánico, modificando los patrones de sedimentación del ambiente y consecuentemente, la estructura bentónica (Welker & Walz 1998, Strayer *et al.* 1999, Karatayev *et al.* 2007b). Los estudios realizados para *D. polymorpha* han servido de guía para el desarrollo de líneas de investigación en Sudamérica con el fin de analizar las consecuencias de la invasión de *L. fortunei* (ver más adelante). Sin embargo, como lo plantean Boltovskoy *et al.* (2006), es importante ser cuidadosos al momento de extrapolar los resultados de ambas especies, ya que los cuerpos de agua de Sudamérica son muy diferentes (tanto desde el punto de vista físico como biológico) de los de América del Norte y Europa.

Estado actual del conocimiento de la biología y ecología de Limnoperna fortunei

El conocimiento de la biología y ecología de una especie invasora es fundamental para afrontar un problema de invasión biológica y el diseño de estrategias de control (Mack

et al. 2000, Townsend 2003, Van der Velde *et al.* 2006). La obstrucción de infraestructuras que provocó *L. fortunei* tras su ingreso en la isla de Hong Kong (Morton 1973) y principalmente su ingreso en Sudamérica, estimuló que en los últimos años se hayan desarrollado nuevos estudios sobre la especie y con ello la publicación de varias decenas de trabajos sobre su biología y ecología.

En Sudamérica, la información generada para *L. fortunei* incluye datos sobre su expansión geográfica y densidad poblacional (Pastorino *et al.* 1993, Darrigran & Pastorino 1995, Boltovskoy & Cataldo 1999, Mansur *et al.* 1999, Darrigran & Escurra de Drago 2000 a y b, Avelar *et al.* 2004, Brugnoli *et al.* 2005, Darrigran & Damborenea 2005, Muniz *et al.* 2005, Boltovskoy *et al.* 2006, Darrigran & Mansur 2006, Oliveira *et al.* 2006, Bonel *et al.* 2008, Santos *et al.* 2008, Boltovskoy & Cataldo 1999, Boltovskoy *et al.* 2009a, entre otros), aunque no se dispone de datos para el Paraná Medio.

El análisis del ciclo de vida de *L. fortunei* se ha realizado a través de estudios sobre edad y crecimiento, ciclo reproductivo, desarrollo gonadal y desarrollo larval (Darrigran *et al.* 1999, Cataldo & Boltovskoy 2000, Maroñas *et al.* 2003, Segade *et al.* 2003, Cataldo *et al.* 2005a, Santos *et al.* 2005, Ezcurra de Drago *et al.* 2006, Pestana *et al.* 2008, Boltovskoy *et al.* 2009b). En varios ambientes (río Paraná, Río de la Plata, algunos lagos interiores) se han realizado estimaciones de la densidad de larvas del mejillón dorado, señalándose como un componente numéricamente importante, y frecuentemente dominante, del zooplancton en los meses de mayor temperatura del agua (Sylvester *et al.* 2007a, Paolucci *et al.* 2007, Pestana *et al.* 2008, Boltovskoy *et al.* 2009b).

Las nuevas interacciones biológicas que surgen a partir de la introducción del molusco representan otra línea de investigación que ha sido explorada. La disponibilidad de estos bivalvos ha provocado que varias especies de peces, modificaran su dieta original incorporando a *L. fortunei* en su estado adulto (peces adultos, principalmente Siluriformes) o larval (11 especies de peces en sus estadios de juveniles, principalmente *Prochilodus lineatus*) (Lopez Armengol & Casciotta 1998, Montalto *et al.* 1999, Penchaszadeh *et al.* 2000, García & Protogino 2005, García & Montalto 2006, Paolucci *et al.* 2007, Rossi *et al.* 2007, Sylvester *et al.* 2007a, Paolucci *et al.* 2009). La colonización de *L. fortunei* y su incorporación en la dieta de los peces han sido asociados con el aumento de la extracción de peces de importancia comercial en la Cuenca del Plata desde los inicios de los 90 (Boltovskoy *et al.* 2006).

Existen también algunos registros de otros animales capaces de depredar sobre el molusco, como los decápodos *Aegla uruguayana* y *Trichodactylus borellianus* (Williner & Fosco 2008, Williner & Manso 2008).

Algunos autores han analizado los cambios producidos por el molusco en la comunidad bentónica, concluyendo que ha modificado la presencia y abundancia de las especies de invertebrados nativos, aumentando su diversidad, número y biomasa por efecto de la modificación del sustrato que producen: mayor disponibilidad de alimento (heces y pseudoheces de los mejillones), y de hábitat y refugio ante depredadores (Darrigran *et al.* 1998, Darrigran 2002, Sylvester *et al.* 2007b, Sardiña *et al.* 2008). Por otro lado, el asentamiento de *L. fortunei* sobre otros bivalvos nativos (Hyriidae y Mycetopodidae) provoca una disminución de estos moluscos debido a que no les permite abrir y cerrar sus valvas (Darrigran & Damborenea 2006).

Desde el punto de vista de la aplicación de estrategias de control de las poblaciones del molusco, se han publicado investigaciones sobre la tolerancia de *L. fortunei* a la desecación (Montalto & Ezcurra de Drago 2003), a diferentes factores físico-químicos (temperaturas, pH, salinidad) (Montalto & Marchese 2003, Angonesi *et al.* 2008, Perepelizin & Boltovskoy 2008), a biocidas y a recubrimientos antiincrustantes (Cataldo *et al.* 2002, Cataldo *et al.* 2003, Caprari 2006).

Se han desarrollado estudios del papel de *L. fortunei* como bioindicador de la calidad de agua por su capacidad de acumular metales y sensibilidad a los plaguicidas (Villar *et al.* 1999, Belaich *et al.* 2006, Villela *et al.* 2006, Montagna & Collins 2008, Contardo-Jara *et al.* 2009).

En relación al hábito filtrador de *L. fortunei*, Sylvester *et al.* (2005) estimaron la tasa de filtración de mejillones adultos en condiciones controladas de laboratorio, abarcando temperaturas representativas del ciclo térmico del Río de la Plata y del delta del río Paraná (15, 20 y 25 °C). Los resultados mostraron que este molusco posee altas tasas de filtración que están relacionadas directamente con la temperatura del agua, siendo los moluscos de menor tamaño los más activos en términos relativos (es decir, por unidad de peso). En estudios de laboratorio y de campo (Embalse de Río Tercero, Córdoba) se encontró que el pastoreo del molusco puede reducir significativamente la materia orgánica particulada, incluyendo el fitoplancton, aumentar en la tasa de mineralización de los nutrientes (nitrógeno y fósforo) (Cataldo *et al.* 2005b, Boltovskoy *et al.* 2009a). En este cuerpo de agua

desde la invasión de *L. fortunei* en 1988 aumentó la transparencia del agua, disminuyó la concentración de partículas suspendidas y aumentó la densidad de macrófitas sumergidas (Boltovskoy *et al.* 2009a).

Como puede verse, a casi 20 años del ingreso del mejillón dorado a la Cuenca del Plata son muchas las modificaciones ocurridas en los sistemas invadidos, aunque no todas negativas. Como lo plantean Brown and Sax (2004), el análisis que realicen los científicos de las invasiones debe ser objetivo para poder evaluarlas en toda su magnitud.

Por otro lado, pese al creciente volumen de literatura científica sobre *L. fortunei*, aún no se ha evaluado el efecto del mejillón dorado sobre el zooplancton. Existen numerosos ejemplos de invertebrados que se han transformados en exitosos invasores de lagos, ríos y estuarios de Norte América afectando la densidad, biomasa y estructura del zooplancton debido a su depredación (*Bythotrephes cederstroemi*, *Cercopagis pengoi*, *Leptodora kindti*, *Mysis relicta*, *Chaoborus*) o competencia por el recurso trófico (*Daphnia lumholtzy*, *Pseudodiaptomus inopinus*) (Lehman *et al.* 1990, Branstrator & Lehman 1991, Havel & Hebert 1993, Black & Hairston 1988, Langeland 1988, Benoit *et al.* 2002, Bollens *et al.* 2002, Yan *et al.* 2002, McNaught *et al.* 2004). El ingreso de *Dreissena polymorpha* en estos ambientes produjo, además de la disminución de la biomasa del fitoplancton, cambios en el zooplancton (Maclsaac 1996, Strayer *et al.* 1999). Experiencias de laboratorio han demostrado que este molusco es capaz de consumir rotíferos y pequeños cladóceros (Maclsaac *et al.* 1991, Shevtsova *et al.* 1986, Wong & Twining 2003, Wong & Levinton 2005). En los ríos Hudson, Ohio, Rideau y en el sistema de los Grandes Lagos, luego de la invasión del mejillón cebra se registraron fuertes declinaciones de la abundancia y biomasa del zooplancton como consecuencia de la depredación y competencia (Maclsaac *et al.* 1995, Basu & Pick 1997, Pace *et al.* 1998, Strayer *et al.* 1999, Jack & Thorp 2000).

Objetivo general

El objetivo central de esta tesis es analizar el efecto de *Limnoperna fortunei* sobre los principales productores secundarios del plancton: Rotifera, Cladocera y Copepoda, en estudios de campo y laboratorio.

El zooplancton de cauces secundarios del río Paraná Medio luego de la invasión de *Limnoperna fortunei*

1. Introducción

La Cuenca del Plata es una de las más grandes del mundo (3.100.000 km²). Está formada por las subcuencas de los ríos Paraguay, Paraná y Uruguay. El primer río tributa directamente al Paraná, y la unión de los dos últimos origina el Río de la Plata. El río Paraná es el más importante en la cuenca del Plata debido a su extensión, caudal, magnitud de sus derrames y extensión de su área de drenaje. Este río tiene una longitud de 2570 km, desde la confluencia del río Paranaíba y el río Grande, que le dan su origen, hasta su desembocadura en el Río de la Plata, drenando un área de 26.106 km² (Paoli *et al.* 2000).

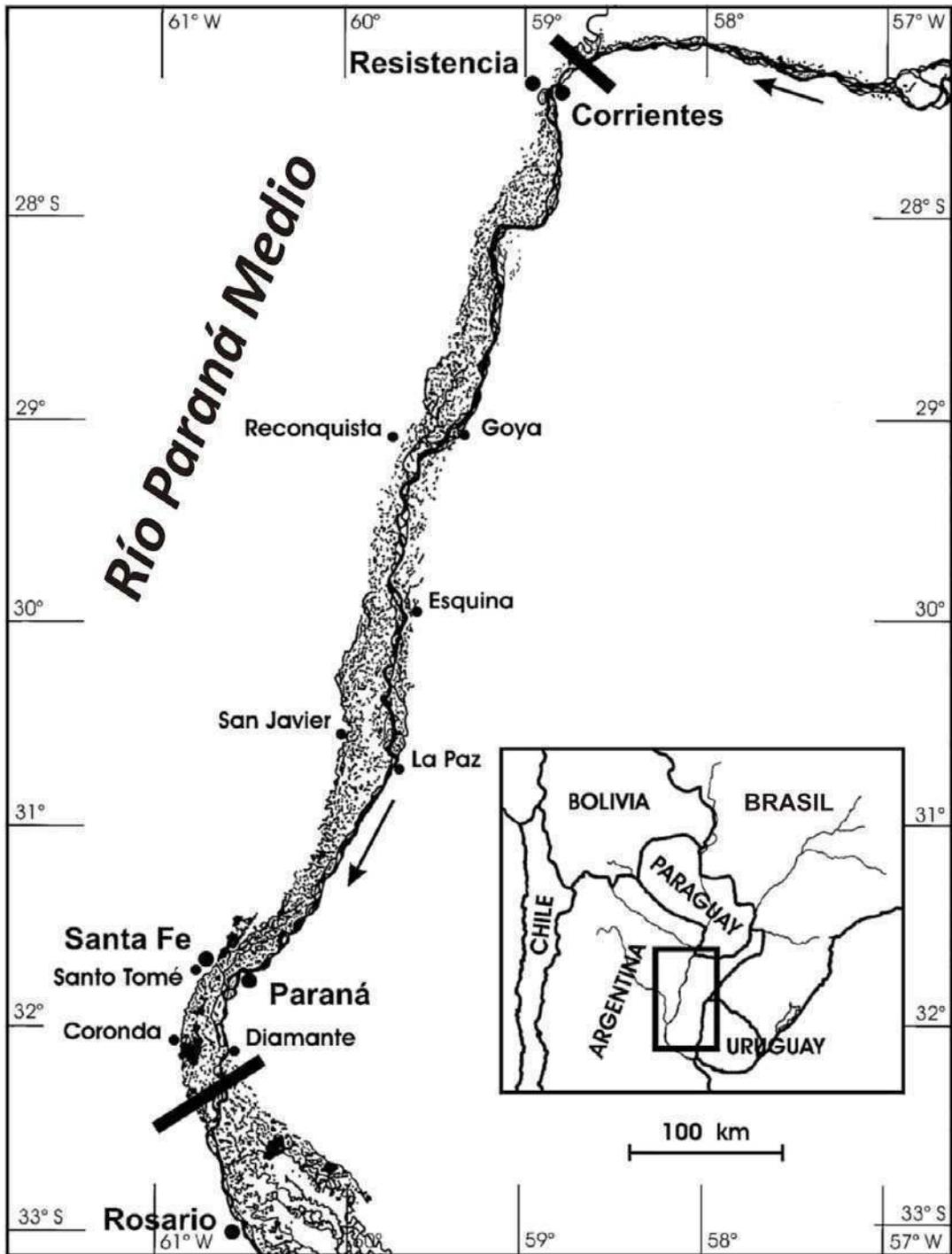
El tramo medio del río Paraná comienza luego de confluir con el río Paraguay (su tributario más importante) (27°25'S) y se extiende por unos 600 a 700 km hasta la altura de la ciudad de Diamante, Entre Ríos (33°05'S) (Figura 1.1) (Marchese *et al.* 2002; Drago 2007, Iriondo 2007). En este tramo, el cauce principal presenta un área total de 1117 km². Sus caudales medios mensuales oscilan entre 13000 m³/s y 21000 m³/s (Paoli & Schreider 2000), transportando una gran cantidad de sedimentos (113 x 10⁶ tn/año) (Amsler & Prendes 2000). Su extensa llanura aluvial es una típica llanura de inundación cuyos mecanismos de formación y evolución son los procesos de cauce, por un lado, y las inundaciones, por el otro (Iriondo 1991). Esta llanura está compuesta por arenas finas y se ubica a lo largo de la orilla derecha; posee una leve pendiente (3-5 cm/km) y un ancho que varía entre 13 km (a la altura de la ciudad de Corrientes) y 56 km (en la sección Rosario-Victoria), siendo su superficie total de 19240 km² (Paoli *et al.* 2000). Esta llanura aloja miles de cuerpos de agua lóticos y leníticos, temporarios y permanentes (brazos menores permanentes, riachos temporarios y gran cantidad de lagunas, pantanos y bañados), y un gran número de islas y bancos de sedimentos no consolidados (Drago 1989; Ramonell *et al.* 2000). Estos cuerpos de

agua presentan un grado de conectividad variable dependiente de la magnitud y frecuencia de las fluctuaciones del nivel hidrométrico. La compleja biota, en particular los invertebrados, es estudiada desde hace varias décadas (la reciente publicación de Iriondo *et al.* 2007 resume esta información). En particular, el zooplancton del río Paraná ha sido analizado tanto desde el punto de vista de sus variaciones espaciales (a lo largo y a lo ancho del río), como temporales en relación con las características físicas, químicas y biológicas del ambiente (Bonetto & Corrales 1985, José de Paggi 1984, 1988, José de Paggi & Paggi 2007, entre otros). Esta comunidad presenta las características comunes al zooplancton de ambientes fluviales, como la baja densidad numérica, la dominancia de organismos de pequeña talla como rotíferos, cladóceros bosmínidos y estadios larvales de copépodos (José de Paggi & Paggi 2007). A finales de los años 90 se comenzaron a observar cambios en la abundancia del zooplancton, incluyendo la presencia de larvas del bivalvo de origen asiático *Limnoperna fortunei* (José de Paggi com. pers.).

Experiencias de laboratorio y trabajos de campo han registrado para *Limnoperna fortunei* altas tasas de filtración y pastoreo sobre el seston, con un fuerte impacto sobre el reciclado de nutrientes, el crecimiento del fitoplancton y la transparencia del agua (Sylvester *et al.* 2005, Cataldo *et al.* 2005b, Boltovskoy *et al.* 2009a, Pestana *et al.* 2009). Debido a que en los ecosistemas acuáticos el fitoplancton forma parte de la base de las tramas tróficas, los cambios en esta comunidad pueden tener múltiples consecuencias para otros componentes del ecosistema (Maclsaac *et al.* 1992). Una de las comunidades potencialmente más afectadas es, probablemente, el zooplancton, debido a la merma de su recurso trófico principal, el fitoplancton. No obstante, la información disponible acerca de los efectos de *Limnoperna fortunei* sobre el zooplancton de los sistemas invadidos es, hasta el momento, prácticamente nula.

El **objetivo** de esta sección es realizar un análisis comparativo de las características del zooplancton de los cauces secundarios del Paraná Medio antes de la aparición del molusco invasor y luego de su dispersión en la cuenca.

Figura 1.1. Localización del la llanura aluvial del Paraná Medio. Tomado de Iriondo 2007.



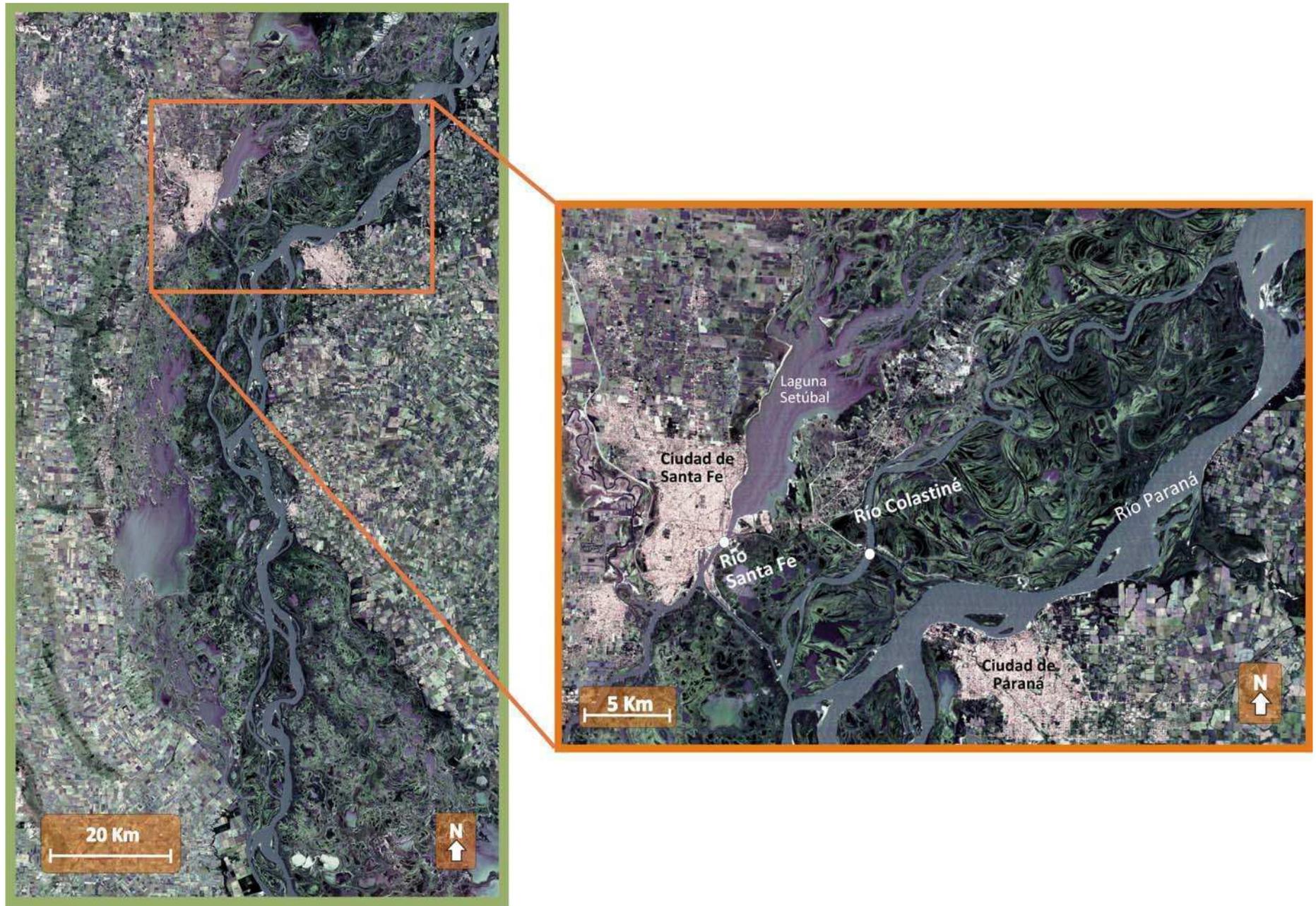
2. Área de estudio

El área de estudio corresponde a una zona de la llanura aluvial del río Paraná Medio comprendida entre las ciudades de Santa Fe (Provincia de Santa Fe) y Paraná (Provincia de Entre Ríos) ($31^{\circ} 40' S - 60^{\circ} 30' O$) (Figura 1.1). A lo largo de la margen derecha de la llanura aluvial del Paraná Medio corren cauces secundarios activos que han desarrollado llanuras de meandros en varias áreas (Iriondo 2007). En esta zona se seleccionaron dos cauces secundarios permanentes muy importantes por su caudal y extensión: el río Santa Fe (RSF) y el río Colastiné (RC) (Figura 1.2). Sobre cada cauce se estableció un punto de muestreo en los mismos lugares que fueran muestreados en años previos a la invasión del molusco.

El río Santa Fe se inicia en la confluencia del riacho Santa Fe con la Laguna Setúbal ($31^{\circ} 38' 23,7'' S, 60^{\circ} 40' 53,39'' O$), que luego de recorrer 8,5 km bordeando el flanco sureste de la ciudad de Santa Fe recibe al río Salado y toma el nombre de río Coronda, el cual luego de 90 km de recorrido desemboca en el cauce principal de río Paraná. Durante períodos de aguas altas el RSF alcanza un caudal de $1801 \text{ m}^3/\text{s}$ (Schiaffino 1977).

El río Colastiné nace en el cauce principal del río Paraná ($31^{\circ} 30' S$) y, después de recorrer 39 kilómetros sobre una llanura aluvial de arenas finas, se conecta nuevamente con éste frente a la ciudad de Santa Fe ($31^{\circ} 41' S$). Es un típico cauce meandriforme que presenta una pendiente relativamente alta (2 - 4,5 cm/km), un ancho bastante uniforme de 340 metros y una profundidad media, en su cauce principal, de 11,05 metros. En temporada de aguas medias tiene un caudal de $1800 \text{ m}^3/\text{s}$ y en aguas altas alcanza $2800 \text{ m}^3/\text{s}$. Los sedimentos transportados en suspensión son en su mayor parte limo fino y arcilla que totalizan aproximadamente 28000 toneladas por día en agua medias (Iriondo 1975, 2007).

Figura 1.2. Localización del área de estudio en la llanura aluvial del río Paraná Medio. Imagen Landsat 5 TM Path/Row: 227/082, nivel de procesamiento 4, fecha: 8 de Agosto de 2007 (31° S 45' O - 61 S 01' O). Fuente: CONAE.



3. Materiales y Métodos

3.1. Trabajo de Campo

El muestreo de los ríos Colastiné y Santa Fe durante el período de post-invasión fue realizado durante un año, desde el 20 de septiembre de 2004 al 26 de septiembre de 2005. Durante este período en los ríos Santa Fe y Colastiné se efectuaron muestreos quincenales (desde septiembre de 2004 a abril de 2005) y luego semanales. Todas las muestras se obtuvieron entre las 9:30 y 12 horas. Dado que la turbulencia del río homogeneiza la distribución del plancton, tanto vertical como horizontalmente (José de Paggi 1981, 1984, 1985), las muestras de zooplancton fueron tomadas en un solo punto, a 50 cm de la superficie en los centros de los cauces con una trampa de 20 litros tipo Schindler-Patalas. El tamaño de las mismas fue de 100 – 140 litros de agua que, luego de ser filtradas con red de 50 μm de apertura de malla, se fijaron en el campo con formaldehído al 10% y se tiñeron con eritrosina.

La velocidad de la corriente fue medida mediante flotadores. *In situ*, en la capa superficial, con equipos portables HANNA se obtuvieron datos de temperatura, pH, conductividad y concentración de oxígeno disuelto (para este último parámetro el registro fue discontinuo).

Para la medición de la transparencia del agua y de la biomasa del fitoplancton se obtuvieron muestras de tres litros de agua para la determinación de la turbiedad (como medida indirecta de la transparencia) y de la concentración de clorofila-*a*, respectivamente. Estas muestras fueron conservadas en oscuridad hasta su transporte al laboratorio donde fueron procesadas inmediatamente.

Para el río Santa Fe se contó con datos de nutrientes provenientes de la estación de muestreo de zooplancton durante un período de aguas bajas (16/08 al 05/09/2005) y un período de aguas altas (20/3 al 30/04/06) (Proyecto PICTO 2004, "Impacto de la ciudad de Santa Fe sobre comunidades bióticas de los hidrosistemas que la circundan").

3.2. Trabajo de laboratorio

La determinación de la turbiedad se efectuó mediante la medición de la absorbancia de las muestras de agua con espectrofotómetro a 450 nm.

La determinación de la clorofila-*a* se realizó siguiendo los métodos estandarizados (APHA 1985). Se filtraron 2 litros de agua de cada río con filtros de fibra de vidrio Whatman tipo GF/C. Los filtros se colocaron en acetona al 90% durante 24 horas en oscuridad y frío para efectuar la extracción de los pigmentos. Los extractos fueron filtrados y medidos con espectrofotómetro a 750-664 nm y a 665-750 nm luego de la acidificación con HCl 0,1 N. La descripción del procedimiento y la ecuación para el cálculo de la concentración de clorofila-*a* se encuentran detalladas en APHA (1985).

El análisis cuali-cuantitativo de las muestras del zooplancton se efectuó bajo microscopio binocular. Para estimar la abundancia de rotíferos, nauplios y larvas de *Limnoperla fortunei* se utilizó una cámara de Sedgwick Rafter de 1 cm³ de capacidad. Antes de extraer la alícuota para el conteo, se llevó la muestra a un volumen conocido, se la homogeneizó mediante agitación manual y mediante el llenado y vaciado de la pipeta en el frasco varias veces, para obtener una distribución al azar de los organismos y minimizar diferencias entre submuestras. Una vez terminado el conteo de la alícuota, ésta era devuelta a la muestra correspondiente. Se contaron como mínimo cuatro alícuotas de cada muestra, hasta llegar por lo menos a 100 individuos del organismo numéricamente dominante. El error medio de los conteos fue del 29% (estimado de acuerdo a Frontier 1981). Para los microcrustáceos se utilizó una cámara de Bogorov de 5 cm³ procesando la totalidad de la muestra.

Para el río Santa Fe se contó con una muestra menos (N=33) por pérdida durante su manipulación.

La identificación y conteo de los rotíferos y microcrustáceos adultos se realizó en su mayoría a nivel específico, excepto en aquéllos casos en que la cantidad de ejemplares registrados era muy baja para una identificación confiable. Los copepoditos fueron agrupados a nivel de orden (Calanoida, Cyclopoida y Harpacticoida), mientras que las larvas nauplii fueron contabilizadas sin distinción taxonómica. Para la identificación de algunas especies de rotíferos fue necesario el análisis de las piezas quitinosas del *trophi* usando hipoclorito de sodio como agente limpiador (José de Paggi 1995).

Las determinaciones taxonómicas se realizaron siguiendo a distintos autores (Ahlstrom 1940, Ringuelet 1958, Paggi 1973 a y b, Ruttner-Kolisko 1974, Koste 1978, Paggi 1978, Paggi 1979, Reid 1985, Martinez & José de Paggi 1988, Koste & Shiel 1989, Pennak 1989, Koste & Shiel 1990, Shiel & Koste 1992, Smirnov 1992, Paggi 1995, Segers 1995,

Dussart & Defaye 2001, Segers 2007).

3.3. Datos históricos

Para ambos ríos se dispuso de datos de zooplancton del período de pre-invasión, en su mayoría publicados (Paggi & José de Paggi 1974, José de Paggi 1981). Para el río Colastiné se contó con información de dos períodos, uno comprendido desde el 21/09/1971 al 19/01/1973 (N= 17) y el otro desde el 03/03/1981 al 12/01/1982 (N= 9). Para el río Santa Fe se dispuso sólo de un período que abarcó desde el 03/06/1974 al 12/11/1975 (N= 17). Las muestras correspondientes fueron colectadas mensualmente o bimestralmente a 50 cm de la superficie en el centro del cauce, filtrando 100 litros de agua a través de una red de plancton de 50 μm de abertura de malla. Los detalles metodológicos correspondientes pueden ser consultados en Paggi & José de Paggi (1974) y José de Paggi (1981). En el presente trabajo se hará referencia a Colastiné 1 para el período 1971-1973 (RC1) y Colastiné 2 para el período 1981-1982 (RC2).

Para el río Santa Fe se utilizaron datos de clorofila-*a* y nutrientes (nitratos y fosfatos) provenientes del estudio de Perotti de Jorda (1981) realizado en el mismo cauce, durante las mismas fechas del estudio de zooplancton (julio de 1974 a noviembre de 1975). El detalle de los métodos empleados se puede ver en Perotti de Jorda (1981).

Para el río Colastiné se dispuso de algunos datos de clorofila para el período 1971-1973 (N= 5) (Perotti de Jorda inédito), y de velocidad de la corriente para el período 1981-1982. No se contó con datos de nutrientes para este río.

3.4. Análisis de los datos

La diversidad específica se expresó mediante el índice de diversidad de Shannon y Wiener (H) (Magurran 1988) con la siguiente fórmula:

$$H = - \sum p_i \log_2 p_i \quad \text{donde } p_i \text{ es la abundancia en proporciones de cada especie.}$$

Para la equitatividad (indicador de la homogeneidad de la distribución de individuos entre especies) se utilizó la fórmula (Magurran 1988):

$$E = \frac{H}{\log_2 S}$$

El valor de equitatividad varía entre 0 y 1, siendo 1 la situación en la que todas las especies son igualmente abundantes.

Para el análisis de la diversidad se usaron tanto los valores registrados para especies identificadas, como los de formas de identidad incierta, en cuyo caso es probable que algunas de las categorías incluyan más de una especie; en consecuencia los valores de diversidad hallados pueden ser algo subestimados.

Luego de verificar la distribución de los datos con el test de Shapiro-Wilk y la homogeneidad de varianzas con el test de Levene, los datos de densidad de los organismos y los valores de los parámetros ambientales que no se ajustaron a una distribución normal fueron transformados ($\log_{10}+1$).

Las asociaciones entre las variables fueron analizadas mediante correlaciones paramétricas de Pearson. La incidencia del conjunto de variables ambientales sobre la densidad del zooplancton se evaluó mediante regresiones lineales múltiples.

Se aplicó la prueba T para comparar las medias de las densidades de larvas de *L. fortunei* entre los dos ríos.

Los datos de los períodos de pre-invasión y post-invasión fueron comparados entre sí mediante la prueba T (para el río Santa Fe) o mediante un análisis de varianza de un factor (ANOVA) (para el río Colastiné). Se compararon los valores de densidad del zooplancton entre la pre-invasión y la post-invasión para ambos ríos. Para el río Santa Fe se compararon, además, las medias de nutrientes y clorofila *a*.

En base a los datos de caudal (m^3/s), se calculó el número absoluto de organismos posibles de encontrar ($\text{caudal} \times \text{ind}/m^3$) para cada fecha de muestreo, a excepción del período 2004-2005 para el río Santa Fe. Los datos de caudal del río Colastiné fueron suministrados por la Subsecretaría de Recursos Hídricos de la Nación ("Sistema Nacional de Información Hídrica, Red Básica de Información Hídrica", <http://www.hidricosargentina.gov.ar/InformacionHidrica>).

Se estimó la abundancia promedio del zooplancton en aguas bajas (<2,50 m) y en aguas altas (>3,50 m) para la pre-invasión y la post-invasión. Se consideró un nivel de 3 metros de altura del río Paraná (Puerto Paraná) como indicador del desborde del cauce y

comienzo del ingreso de sus aguas hacia la llanura aluvial (Drago 1989). Los datos del nivel hidrométrico del río Paraná (Puerto Paraná) fueron proporcionados por el Centro de Informaciones Meteorológicas (CIM) de la Facultad de Ingeniería y Ciencias Hídricas de la Universidad Nacional del Litoral (FICH-UNL), expresados en metros sobre su “cota 0”.

Frente a la posibilidad de que la dilución del zooplancton durante las épocas de aguas altas pudiera haber sesgado los resultados expresados en individuos por unidad de volumen, también se realizó un recálculo corrigiendo los valores de densidad de organismos en función del volumen efectivo de los ríos Colastiné y Santa Fe en diferentes momentos del ciclo, durante los períodos de pre y post-invasión. En tal sentido, para el cálculo del volumen del agua contenida en un tramo de 1 km de largo de los ríos, se realizaron en ambos ríos, dos perfiles batimétricos, uno en cada extremo del kilómetro. Los datos se obtuvieron en campo utilizando GPS y ecosonda manual. En base a los datos de campo se calculó para cada río, el área de ambos perfiles por el método del papel milimetrado, previa calibración (adaptado de Dangavs 1995). Para simplificar el cálculo, se promediaron dichas áreas. Este valor medio se utilizó para el cálculo del volumen.

Mediante el análisis de componentes principales (ACP), en función de la densidad de las especies se realizó la ordenación de las muestras de los períodos de pre y post-invasión de los ríos Santa Fe y Colastiné. Las especies que ocurrieron en menos del 60% de las muestras de cada período o con una densidad relativa menor al 1% fueron excluidas del análisis, por lo que se utilizó un total de 58 taxones.

Los análisis estadísticos se realizaron utilizando los programas SPSS (versión 11.5.1) y MVSP (versión 3.1, Kovach Computing Services).

4. RESULTADOS

4.1. Período de pre-invasión

4.1.1. Parámetros ambientales

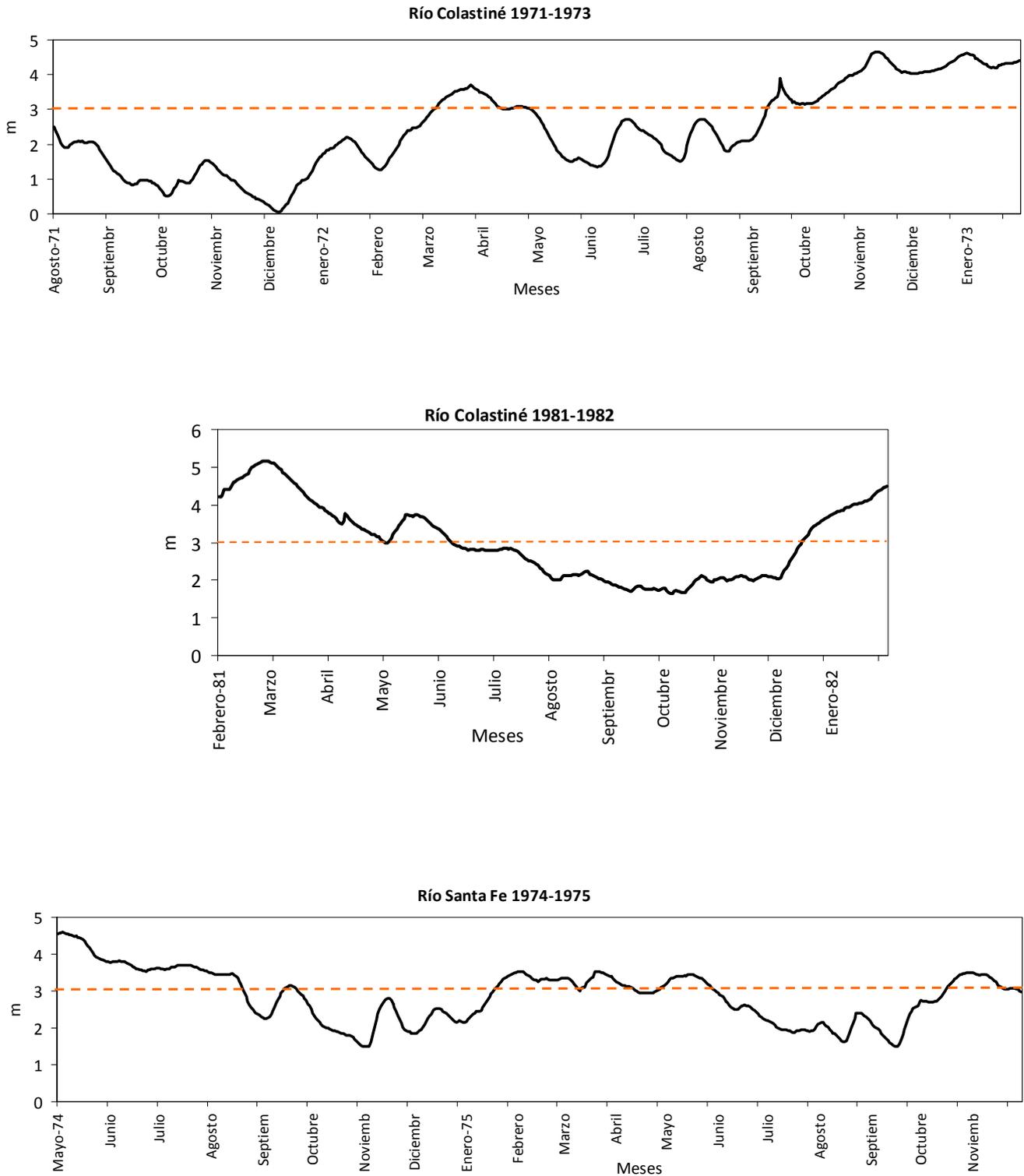
Los niveles hidrométricos promedios fueron semejantes entre ambos ríos (Tabla 1.1). La Figura 1.3 muestra las variaciones del nivel hidrométrico (Puerto de Paraná) para los períodos estudiados. El primer período de estudio del río Colastiné (RC1) tuvo una duración de 487 días (16 meses); durante el mismo, el nivel hidrométrico varió entre 0,05 m (diciembre de 1971) y 4,6 m (noviembre de 1972). Este período abarcó 2 fases de aguas altas (marzo a abril de 1972 y septiembre 1972 a enero de 1973) con un total de 299 días y 2 períodos de aguas bajas con un total de 188 días. El segundo período estudiado para el río Colastiné (RC2) fue 316 días (10 meses), con un rango en su nivel hidrométrico de 1,7 m (septiembre 1981) a 5,1 m (marzo 1981). Este período comprendió 1 período de aguas bajas (junio a diciembre de 1981, 190 días), y 2 de aguas altas (total: 126 días).

El período estudiado del río Santa Fe (RSF) comprendió 501 días (17 meses) con un nivel hidrométrico mínimo de 1,49 m (noviembre 1974) y un máximo de 3,82 m (junio 1974). Comprendió 2 períodos de aguas bajas (agosto 1974 a enero 1975 y junio a octubre de 1975, total: 278 días) y 3 de aguas altas (total: 223 días).

Tabla 1.1. Valores de los parámetros ambientales registrados en los ríos Colastiné y Santa Fe durante los períodos previos a la invasión de *Limnoperna fortunei*. RC1: Río Colastiné 1971-1973; RC2: Río Colastiné 1981-1982; RSF: Río Santa Fe 1974-1975. CV: coeficiente de variación.

	Media (Desvío)			Rango			CV(%)		
	RC1	RC2	RSF	RC1	RC2	RSF	RC1	RC2	RSF
Nivel hidrométrico (m)	2,5 (1,2)	2,8 (0,9)	2,8 (0,6)	0,05-4,7	1,6-5,1	1,5-3,8	2,2	30,6	23,5
Velocidad de la corriente (m/s)		0,8 (0,5)	0,6 (0,2)		0,25-1,5	0,2-0,9		57,8	28,4
Transparencia (cm)	23,7 (7,9)	25,7 (0,5)	23,3 (8,4)	8,5-33,0	12,0-46,0	10,0-40,0	33,3	36,9	36,4
Conductividad (μS/cm)	83,4 (34,1)			50,4-180,0			40,9		
pH	7,1 (0,2)	7,2 (0,2)	7,3 (0,1)	6,7-7,4	6,8-7,5	7,0-7,6	2,5	3,1	1,8
Temperatura (°C)	23,7 (3,8)	22,2 (5,3)	19,1 (3,9)	16,5-29,0	15,0-29,5	14,0-26,0	16,4	22,4	36,1

Figura 1.3. Niveles hidrométricos (m), registrados en Puerto Paraná durante los períodos de estudio. En líneas de puntos se indica el nivel de desborde del río (3 m).



Los valores medios y máximos de la velocidad de la corriente en el río Colastiné fueron mayores que los del Santa Fe (Tabla 1.1, Figura 1.4). En ambos ríos, las variaciones de este parámetro a lo largo del tiempo tuvieron una relación positiva muy alta con el nivel hidrométrico, registrándose los valores más altos en aguas altas y los más bajos en aguas bajas (Tabla 1.2).

La conductividad osciló entre 50,4 y 180,0 $\mu\text{S}/\text{cm}$ en el RC1, con los mayores valores durante aguas bajas (Figura 1.5, Tabla 1.1) (únicos valores disponibles para el período pre-invasión). La transparencia promedio fue baja y muy semejante en ambos ríos (Tabla 1.1; Figura 1.6). El pH varió muy poco a lo largo de los períodos estudiados, oscilando en ambos cauces entre 6,7 y 7,6, siendo los valores promedios muy próximos entre sí (Tabla 1.1). Las variaciones de la temperatura (14 a 29 $^{\circ}\text{C}$) fueron muy semejantes en ambos ríos, siendo la media levemente menor en el RSF (Tabla 1.1, Figura 1.7).

Figura 1.4. Variaciones de la velocidad de la corriente (m/s) de los ríos Colastiné y Santa Fe durante el período de pre-invasión del molusco.

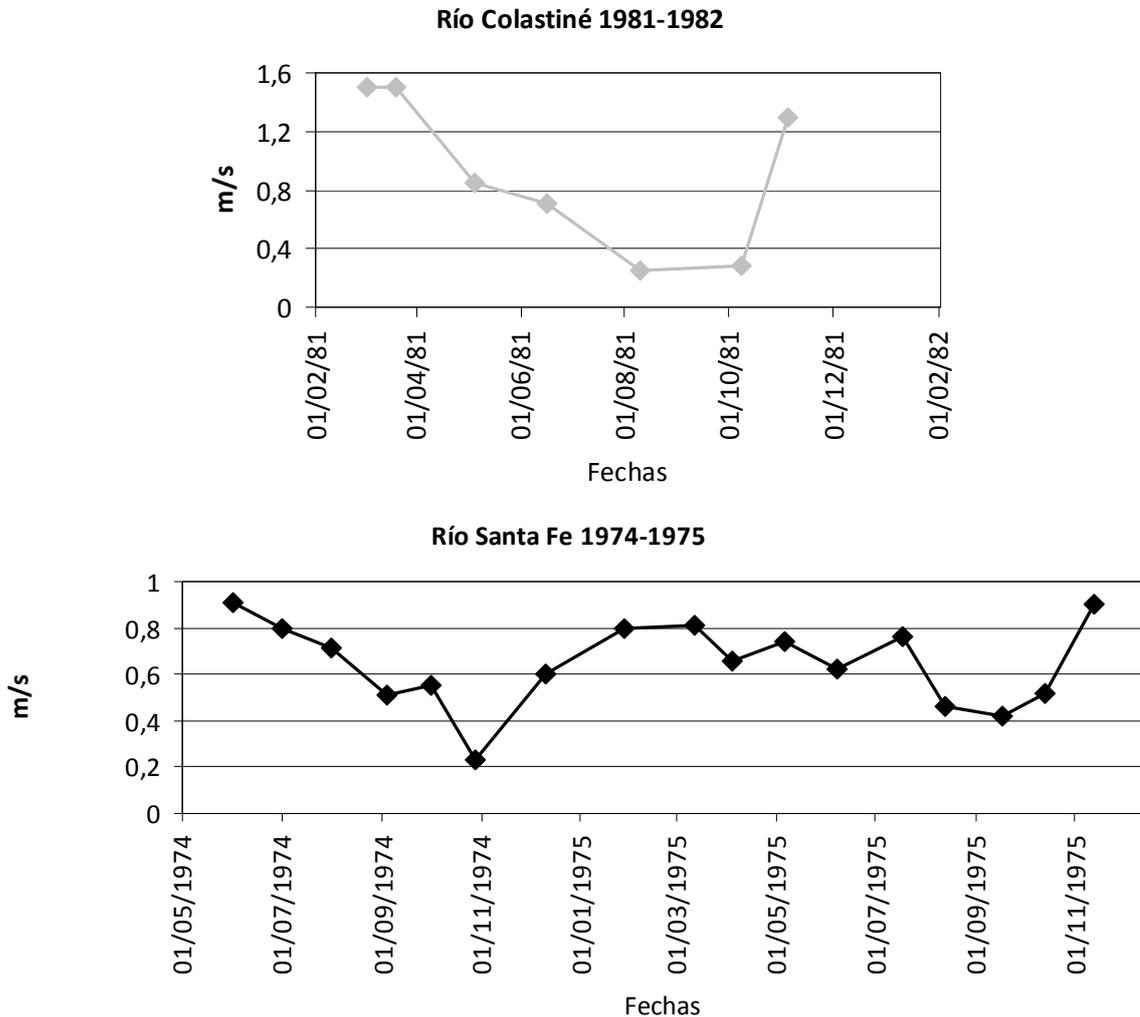


Tabla 1.2. Correlaciones (Pearson) entre los valores de los parámetros ambientales de los ríos Colastiné y Santa Fe previos a la invasión de *L. fortunei* (**valores significativos al nivel 0,01; *valores significativos al nivel 0,05). VC: velocidad de la corriente, NH: nivel hidrométrico. RC1: Río Colastiné 1971-1973, RC2: Río Colastiné 1981-1982; RSF: Río Santa Fe 1974-1975.

	NH	VC	Conductividad	Transparencia	Temperatura	pH
RC1						
NH	1,000	No medida				
Conductividad	-0,408		1,000			
Transparencia	-0,012		0,137	1,000		
Temperatura	0,197		0,026	-0,344	1,000	
pH	-0,729**		0,274	-0,250	-0,211	1,000
RC2						
NH	1,000		No medida			
VC	0,742*	1,000				
Transparencia	0,144	-0,014		1,000		
Temperatura	0,751*	0,736*		0,050	1,000	
pH	-0,904**	-0,750*		-0,422	-0,695*	1,000
RSF						
NH	1,000		No medida			
VC	0,797**	1,000				
Transparencia	0,339	0,183		1,000		
Temperatura	0,043	-0,110		-0,410	1,000	
pH	-0,246	-0,194		0,126	0,032	1,000

Figura 1.5. Variaciones de la conductividad ($\mu\text{S}/\text{cm}$) del río Colastiné durante el período 1971-1973.

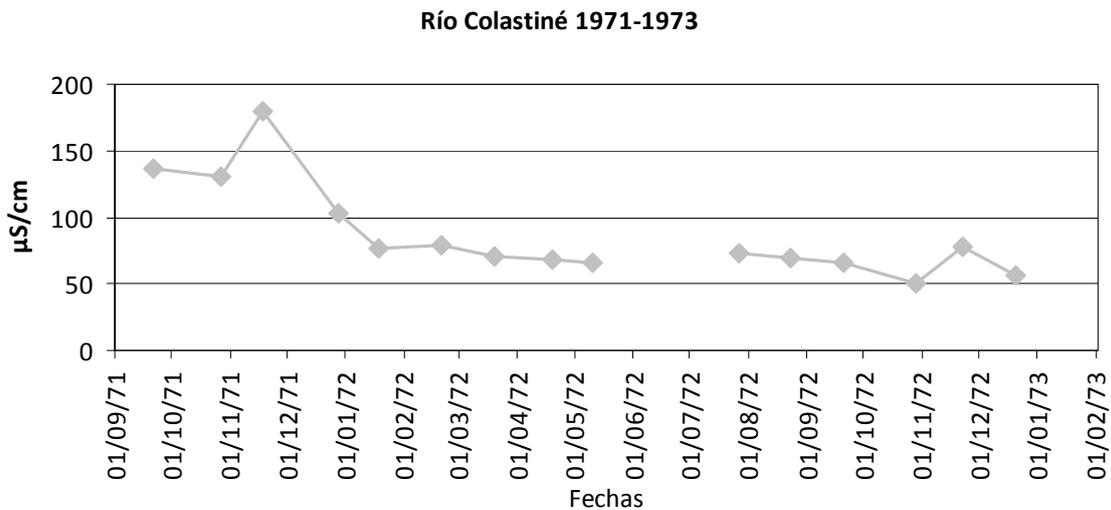


Figura 1.6. Variaciones de la transparencia (cm) de los ríos Colastiné y Santa Fe durante el período de pre-invasión del molusco.

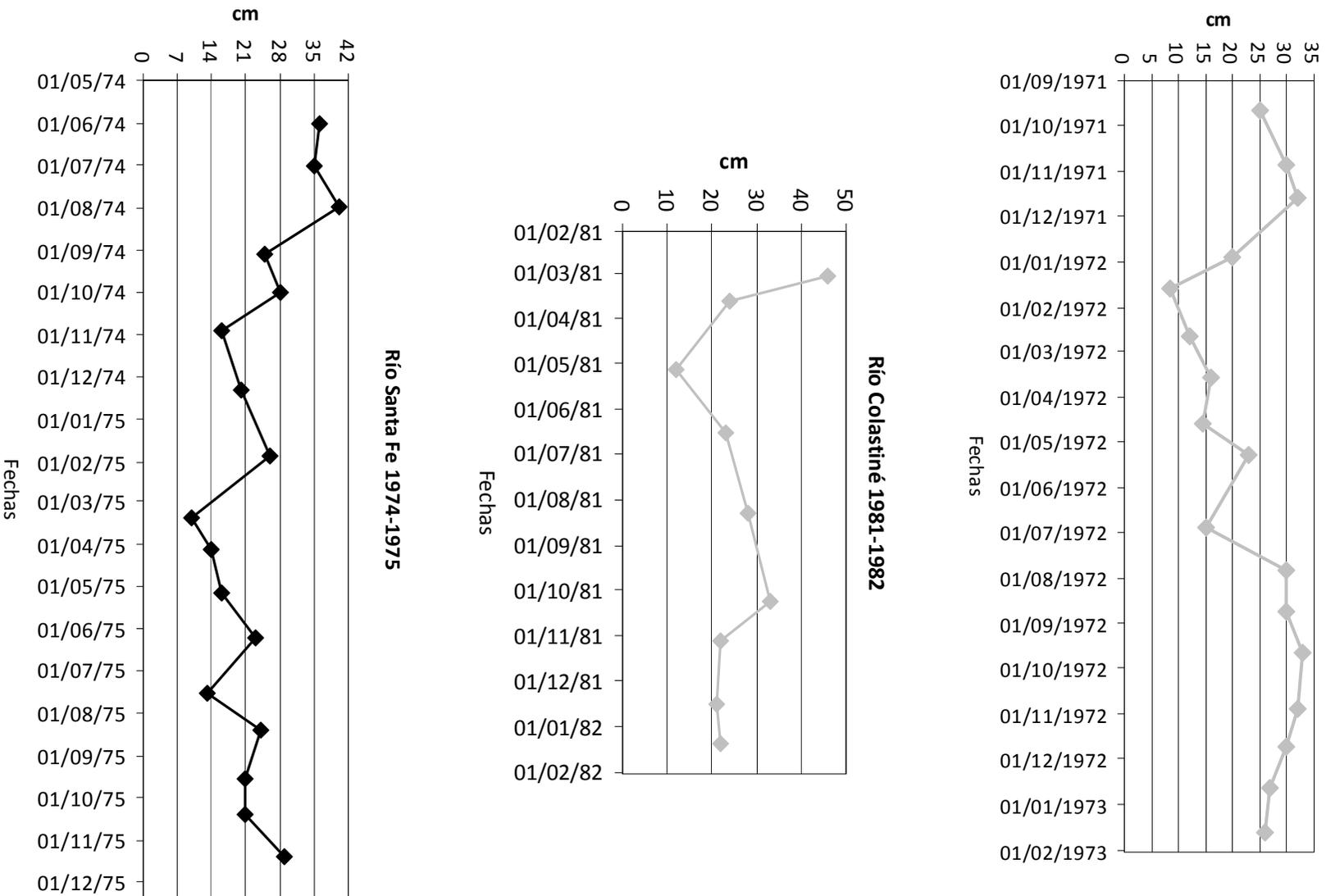
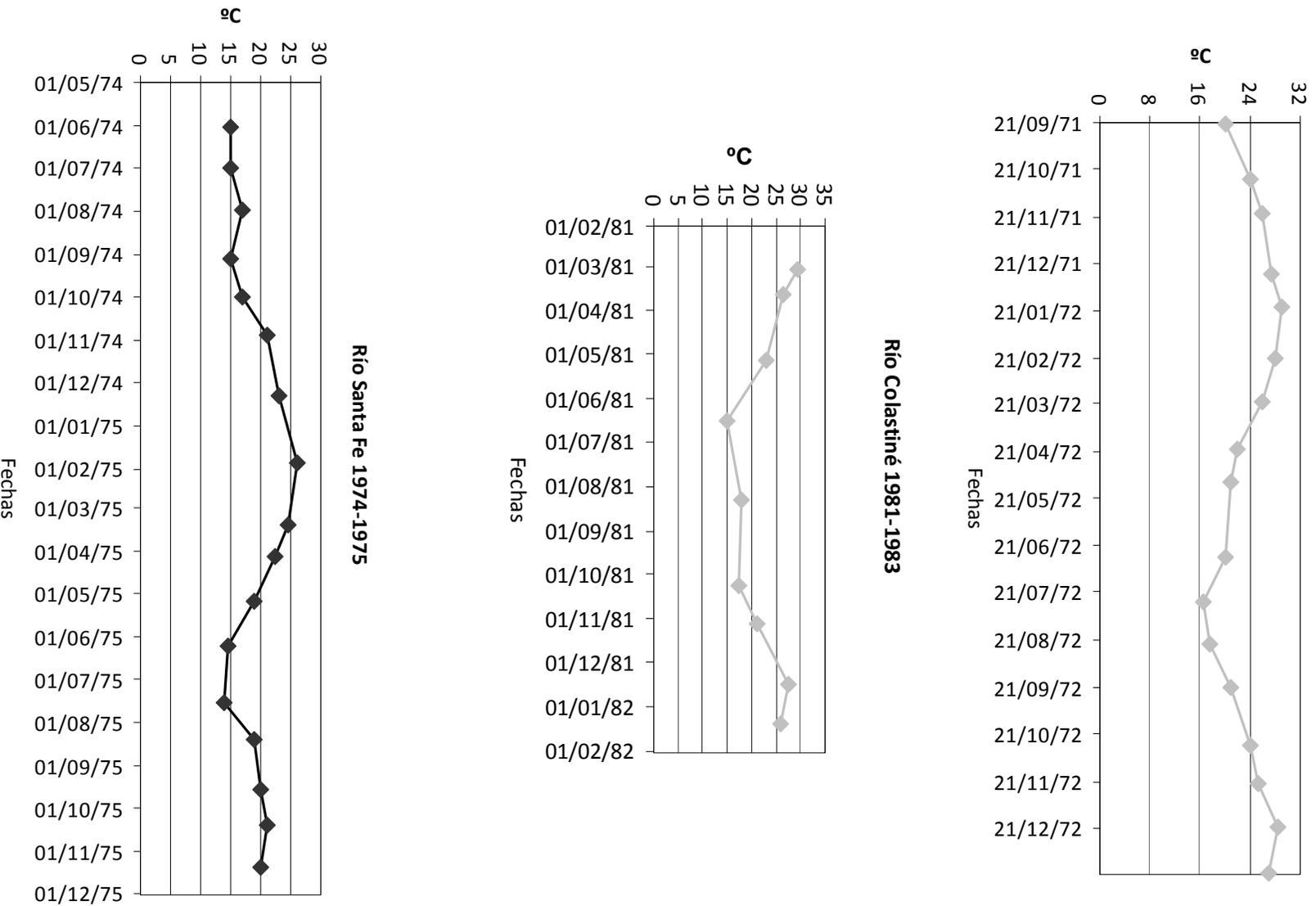
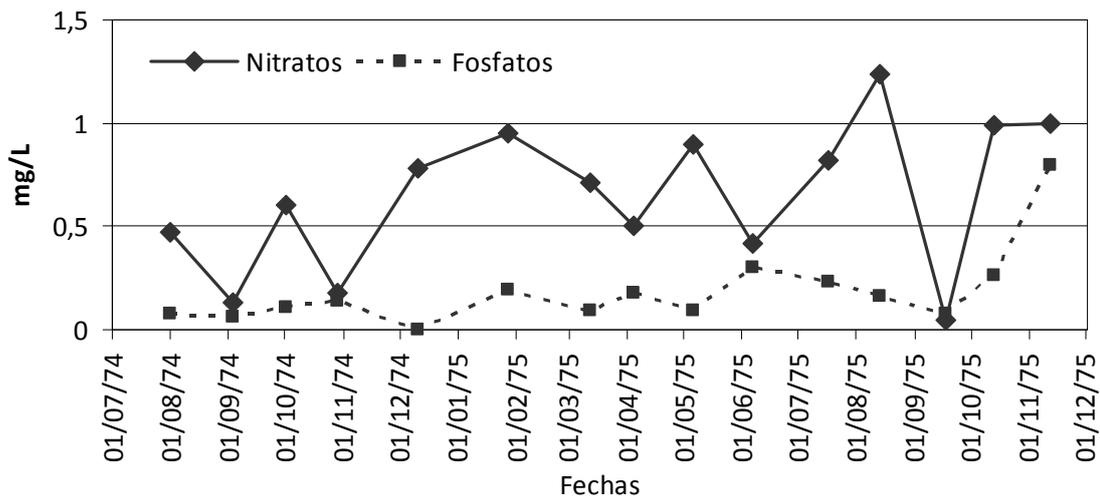


Figura 1.7. Variaciones de la temperatura ($^{\circ}\text{C}$) de los ríos Colastiné y Santa Fe durante el período de pre-invasión del molusco.



En el río Santa Fe se registraron valores medios de 0,65 y 0,14 mg/L para nitratos y fosfatos, respectivamente. Se observaron valores ligeramente menores a 0,1 mg/L en primavera para los nitratos, y mínimos de 0,002 mg/L para los fosfatos en diciembre luego de un pico máximo de concentración de clorofila-*a* (Figura 1.8). Los máximos alcanzados en este período no superaron los 1,2 mg/L para los nitratos y los 0,3 mg/L para los fosfatos. Perotti de Jorda (1981) encontró una relación directa y significativa entre los fosfatos y la concentración de clorofila. Los nitratos, por otro lado, no presentaron este patrón, aunque sus concentraciones disminuyeron durante el aumento primaveral de las densidades fitoplanctónicas.

Figura 1.8. Variaciones de la concentración de nitratos y fosfatos en el río Santa Fe desde julio de 1974 a noviembre de 1975 (datos: Perotti de Jorda 1981).



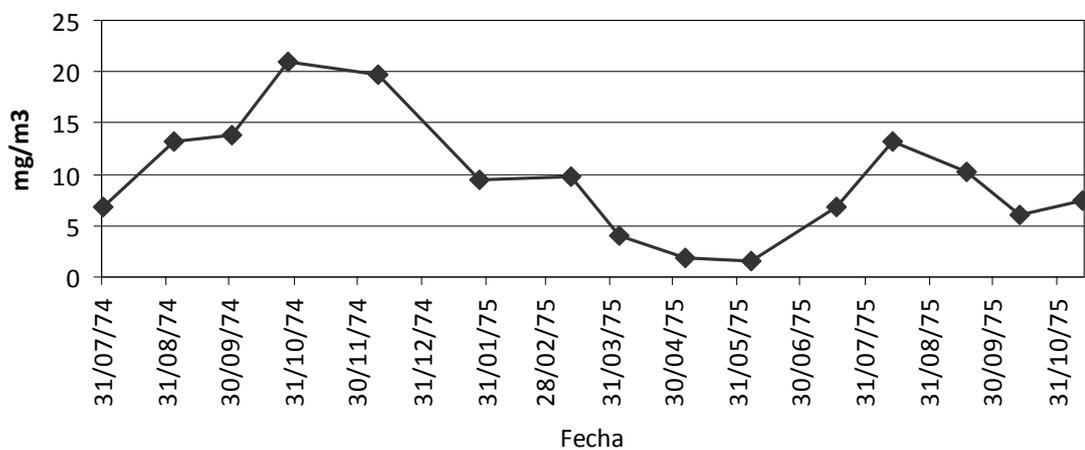
4.1.2. Fitoplancton

Durante el período 1971-1973 en el RC solamente se tomaron 5 datos de la concentración de clorofila-*a*, de marzo a septiembre de 1972 (Perotti de Jorda, inédito). El rango de variación fue de 2,1 a 7,3 mg/m³, con un promedio de 4,7 mg/m³. Los mayores valores se registraron durante aguas bajas (mayo a septiembre de 1972). Se encontró únicamente correlación con la transparencia ($r= 0,977$; $p< 0,01$), sin embargo debe tenerse en cuenta el bajo número de datos con el que se contó.

En el RSF, los valores medios de clorofila-*a* fueron de 9,6 mg/m³ (Perotti de Jorda 1981) (Figura 1.9). Las oscilaciones temporales fueron muy marcadas, con máximos en los meses de primavera (septiembre a diciembre de 1974) de hasta 21 mg/m³, en coincidencia

con la disminución del nivel hidrométrico. Durante las fases de aguas altas (julio de 1974, enero a junio de 1975 y octubre a noviembre de 1975) los niveles de clorofila disminuyeron, en especial durante el invierno (abril a junio de 1975, mínimo: 1,5 mg/m³). Estas variaciones de la concentración de clorofila se correlacionaron en forma inversa y significativa con el nivel hidrométrico ($r = -0,510$; $p = 0,04$). Perotti de Jorda también encontró una asociación lineal significativa de la clorofila con el caudal ($r = -0,540$; $p < 0,05$).

Figura 1.9. Variaciones de la concentración de clorofila-*a* en el río Santa Fe durante el período de pre-invasión del molusco (datos: Perotti de Jorda 1981).



4.1.3. Zooplancton

Las riquezas medias de zooplancton fueron relativamente bajas y semejantes para los ríos y períodos analizados. Los valores de equitatividad, por otro lado, fueron comparativamente altos pero muy variables (Tabla 1.3).

Las densidades zooplanctónicas totales promedio no difirieron significativamente entre los ríos ($p = 0,73$), oscilando alrededor de 30 ind/L, con valores máximos que superaron los 72 ind/L (Tabla 1.4). Las variaciones de la densidad del zooplancton a lo largo de los períodos estudiados fueron similares en los dos ríos y estuvieron asociadas a las variaciones de los Rotifera debido a que este grupo fue numéricamente dominante. Las mayores densidades ocurrieron en períodos de aguas bajas en coincidencia con la primavera (septiembre 1971 a diciembre 1972, RC1; agosto a octubre 1975, RSF; agosto a diciembre 1981, RC); y las menores densidades se registraron con el inicio del ascenso del nivel hidrométrico durante el verano al invierno (febrero a junio 1971) o en aguas altas durante el

otoño e invierno (junio a agosto 1974, RSF; marzo a junio 1981, RC2). Estas variaciones y diferencias de densidad del zooplancton entre aguas altas y bajas se mantuvieron al calcular el número absoluto de organismos zooplanctónicos (caudal x ind/m³) durante menor (<1800 m³/s) y mayor caudal (>1800 m³/s) (aguas bajas y altas, respectivamente) (Figuras 1.10, 1.11 y 1.12).

Tabla 1.3. Valores de riqueza, índice de diversidad (Shannon-Wiener) y equitatividad en cada río durante todo el período de pre-invasión. RC1: Río Colastiné 1971-1973, RC2: Río Colastiné 1981-1982; RSF: Río Santa Fe 1974-1975.

Atributo		RC1	RC2	RSF
Riqueza	Rango	4 - 36	2 -20	1 - 26
	Media	14,6	12,7	11,6
Diversidad	Rango	0,9 - 4,6	0,1 - 3,1	0 - 3,8
	Media	2,5	2,2	2,5
Equitatividad	Rango	0,4 - 1	0,1 - 0,9	0 - 1
	Media	0,7	0,6	0,7

Tabla 1.4. Estadísticos descriptivos del zooplancton y de sus grupos constitutivos (expresados en ind/L) para los ríos Colastiné y Santa Fe, previo a la invasión del molusco. CV: coeficiente de variación. RC1: Río Colastiné 1971-1973, RC2: Río Colastiné 1981-1982; RSF: Río Santa Fe 1974-1975.

	Río	Media (Desvío)	Rango	CV(%)
Rotifera	RC1	27,2 (42,6)	0,3-166,4	156,9
	RC2	24,9 (25,5)	1,7-69,2	102,7
	RSF	30,9 (38,5)	0,6-140,5	124,9
Cladocera	RC1	2,0 (3,55)	0,0-13,2	172,4
	RC2	1,4 (1,2)	0,0- 3,3	85,6
	RSF	0,7 (1,1)	0,0-3,9	145,2
Copepoda	RC1	2,0 (2,4)	0,0-9,1	117,9
	RC2	2,7 (2,3)	0,1-7,4	86,0
	RSF	2,2 (2,2)	0,1-8,5	100,7
Microzooplancton (Rotifera + nauplios de Copepoda)	RC1	28,2 (42,8)	0,3-166,4	151,6
	RC2	26,5 (26,2)	1,8-69,2	98,6
	RSF	32,2 (38,7)	1,2-141,2	120,1
Macrozooplancton (Cladocera+Copepoda)	RC1	2,4 (1,9)	0,1-4,6	78,8
	RC2	3,1 (5,6)	0,0-22,3	183,3
	RSF	1,7 (1,8)	0,1-6,3	106,9
Zooplancton total	RC1	31,3 (47,6)	0,5-188,7	152,2
	RC2	28,9 (27,3)	1,8-72,5	94,1
	RSF	33,9 (39,0)	1,8-141,9	114,9

Figura 1.10. Variaciones de la densidad (ind/L) del zooplancton, del total de individuos en relación al caudal (ind/s) y del caudal (m³/s) en el río Colastiné durante 1971-1973.

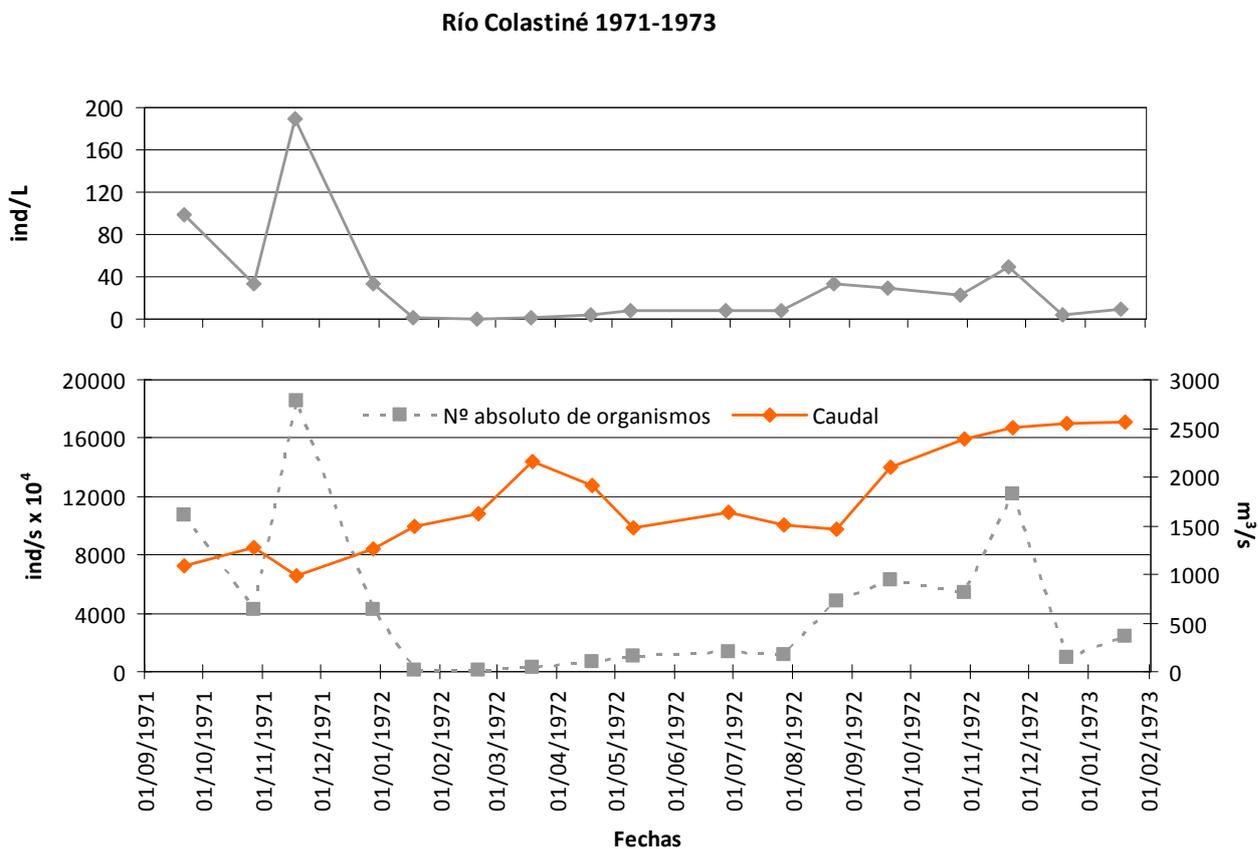


Figura 1.11. Variaciones de la densidad (ind/L) del zooplancton, del total de individuos en relación al caudal (ind/s) y del caudal (m³/s) en el río Colastiné durante 1981-1982.

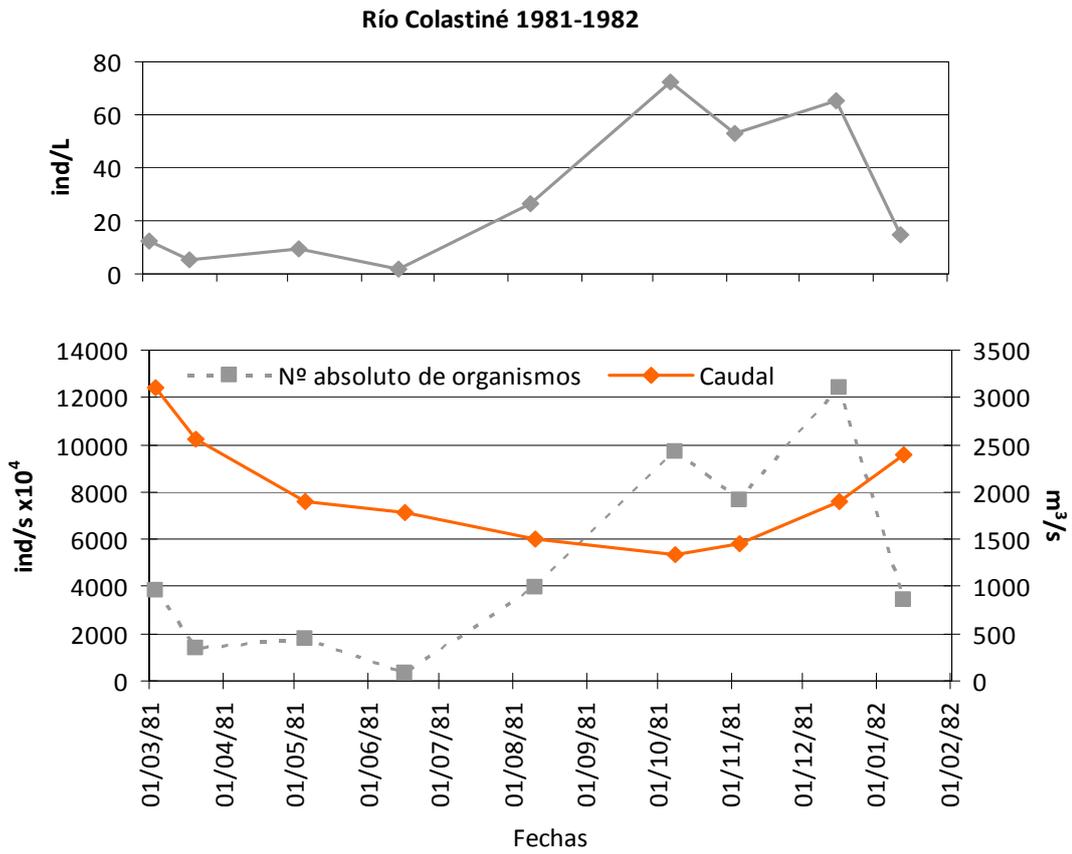
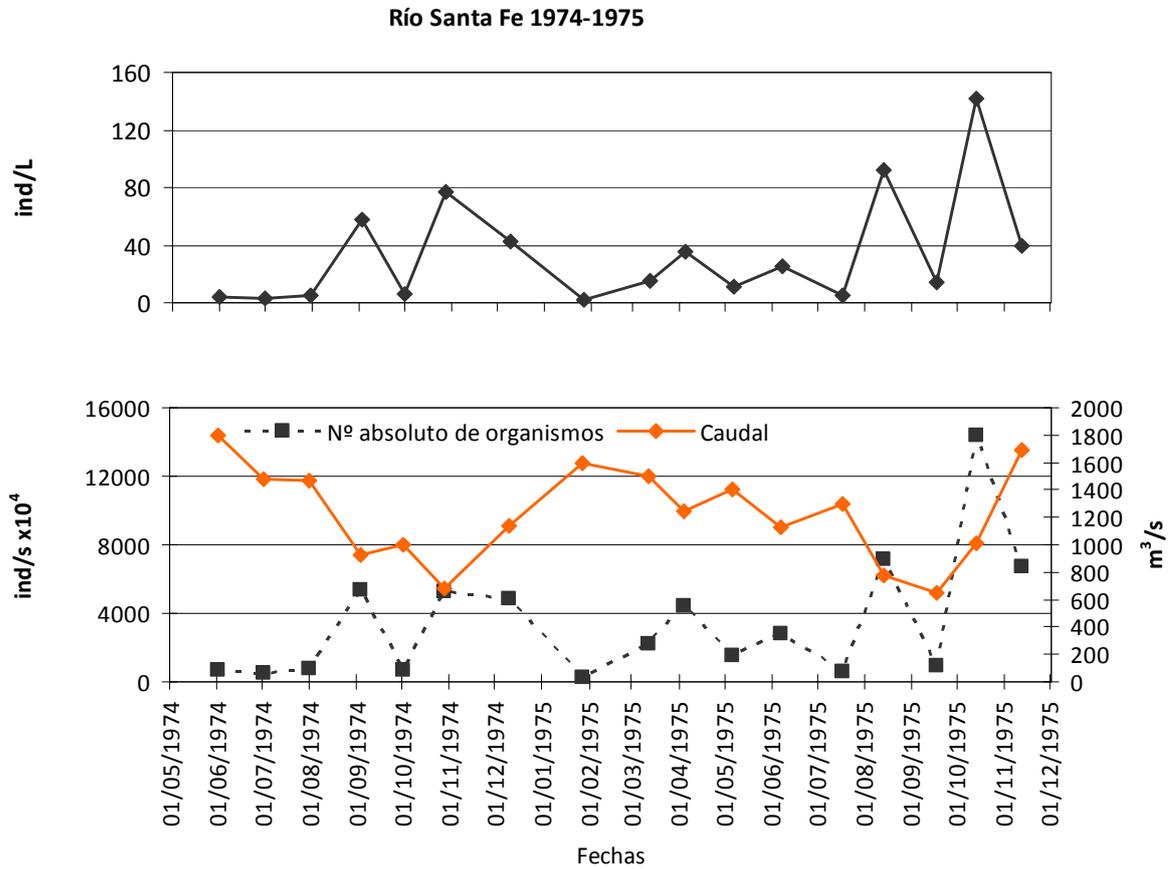


Figura 1.12. Variaciones de la densidad (ind/L) del zooplancton, del total de individuos en relación al caudal (ind/s) y del caudal (m³/s) en el río Santa Fe durante 1974-1975.



Los cambios en densidad durante los períodos estudiados fueron semejantes para los tres grupos analizados (Rotifera, Cladocera y Copepoda) (Figuras 1.13, 1.14 y 1.15). Durante la mayor parte de los períodos estudiados, los Rotifera fueron los organismos zooplanctónicos más abundantes en ambos ríos, seguidos por Copepoda y finalmente Cladocera. En el RSF los Rotifera fueron generalmente algo más abundantes que en el RC (Tabla 1.4); su proporción con respecto al total se mantuvo por encima del 70% (a excepción de los meses de junio de 1974 y enero de 1975) (Figura 1.16). En el RC (en ambos períodos) por lo general esta proporción se mantuvo por encima del 60% (a excepción de enero a abril de 1972). Hubo momentos del año en que en ambos ríos los rotíferos alcanzaron casi el 100% (Figura 1.16).

En ambos ríos los cladóceros fueron los que presentaron las menores densidades medias, no superando los 2 ind/L (Tabla 1.4). Los copépodos fueron el segundo grupo en importancia numérica, aunque solo levemente más abundantes que Cladocera (Tabla 1.4). En gran parte de las muestras la mayoría de los copépodos estuvieron representados por larvas nauplios (Figura 1.16).

Figura 1.13. Variaciones de la densidad (ind/L) de los diferentes grupos del zooplancton para el río Colastiné durante 1971-1973.

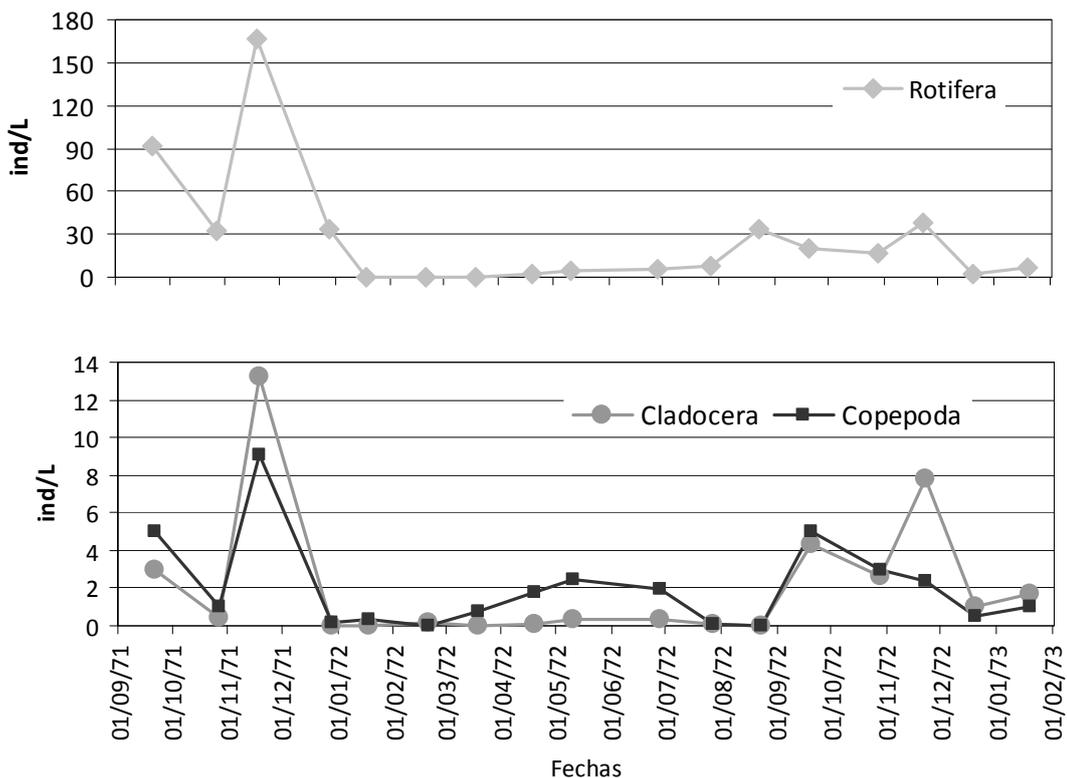


Figura 1.14. Variaciones de la densidad (ind/L) de los diferentes grupos del zooplancton para el río Colastiné durante 1981-1982.

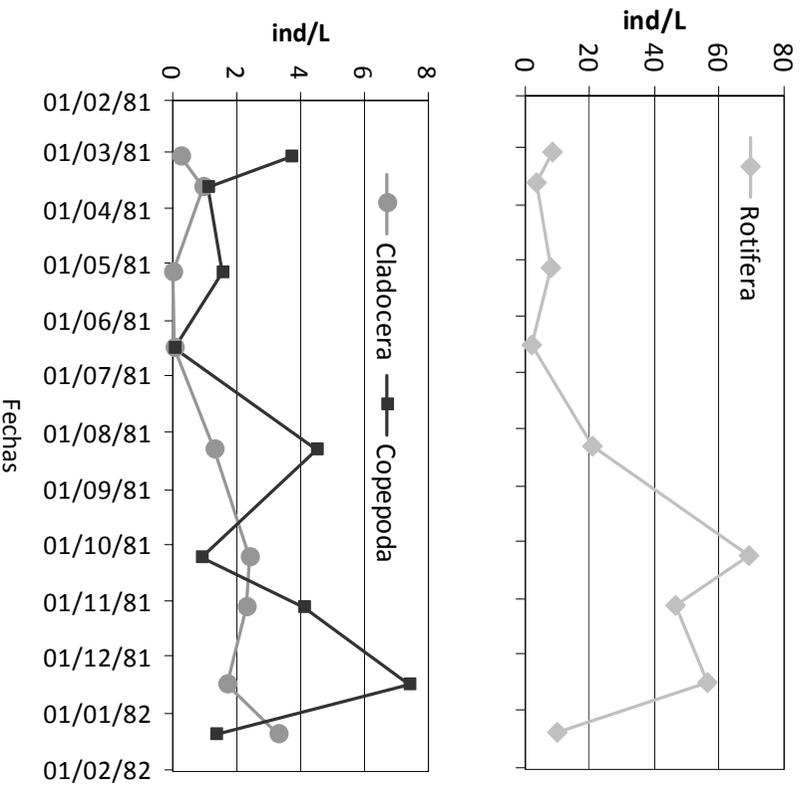


Figura 1.15. Variaciones de la densidad (ind/L) de los diferentes grupos del zooplancton para el río Santa Fe 1974-1975.

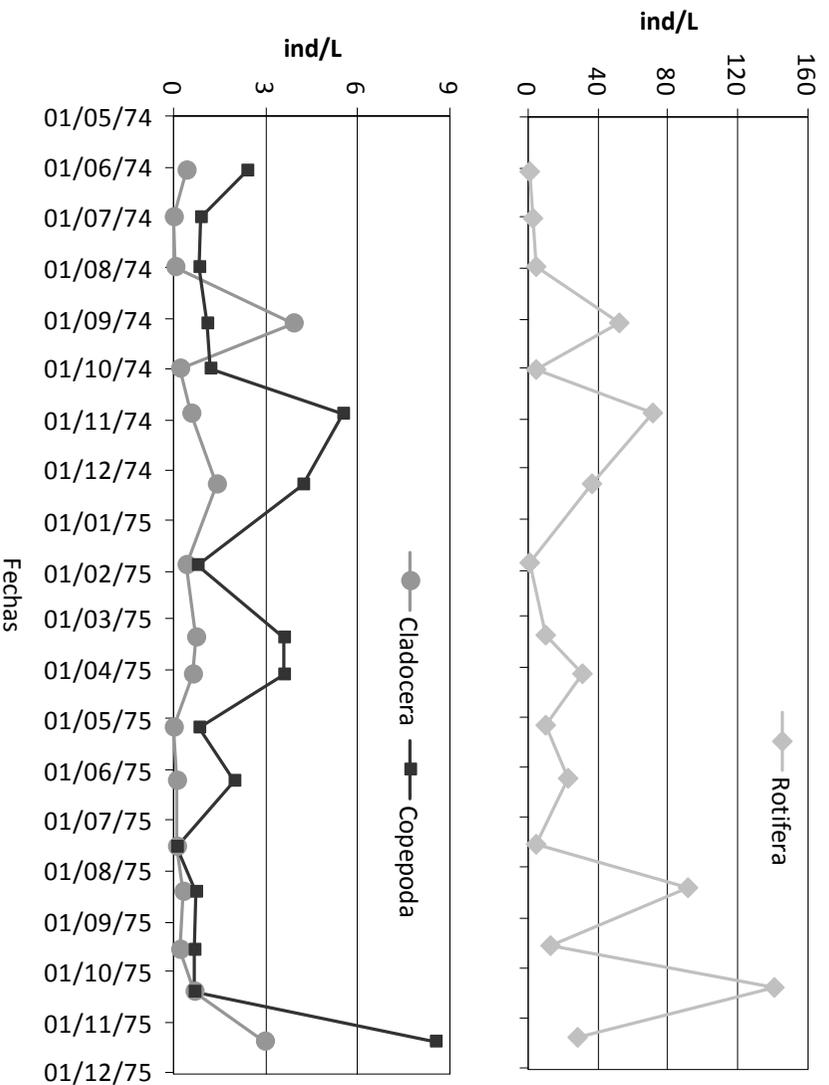
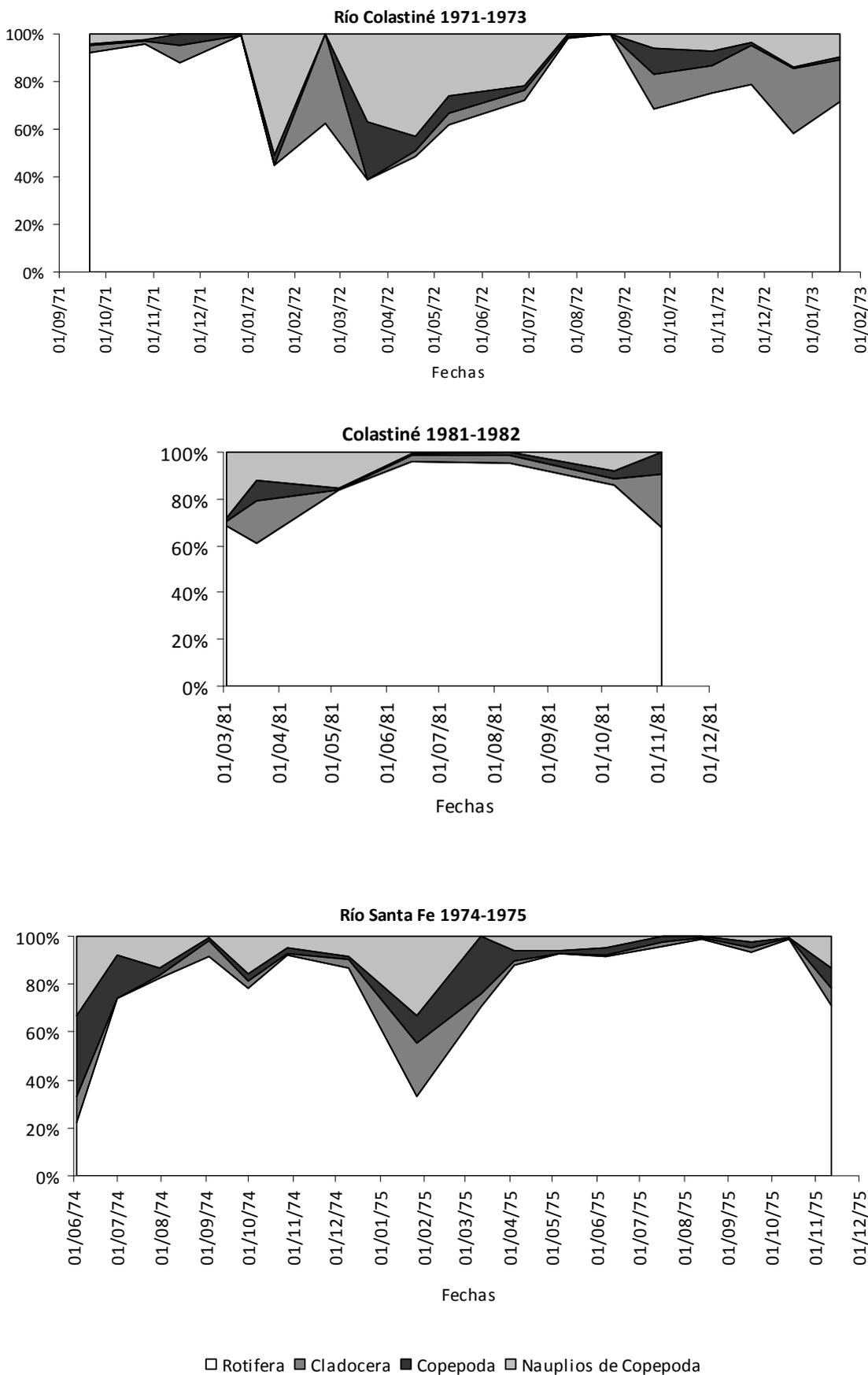


Figura 1.16. Variación de las proporciones de los grupos del zooplancton a lo largo de los períodos previos a la invasión del molusco en los ríos Colastiné y Santa Fe.



El microzooplancton (rotíferos y nauplios) fue siempre más abundante que el macrozooplancton (cladóceros y copépodos juveniles y adultos) en ambos ríos (Figura 1.17), manteniendo por lo general una proporción mayor al 75%. Las densidades promedio alcanzadas por ambos grupos en ambos ríos fueron muy semejantes (cerca de 30 ind/L para el microzooplancton y menores a 4 ind/L para el macrozooplancton) (Tabla 1.4).

En ambos ríos los géneros más abundantes y con una frecuencia de aparición mayor o igual al 60 % fueron *Brachionus*, *Keratella*, *Polyarthra* y *Trichocerca*. *Keratella* presentó las abundancias medias más altas en los dos ríos (entre 36 y 75% de los rotíferos) seguida por *Brachionus* con proporciones menores (entre 8 y 28%) (Tabla 1.5, Figura 1.18). *Keratella* estuvo representada por tres especies: *K. americana*, *K. cochlearis* y *K. tropica*, y *Brachionus* principalmente por *B. autrogenitus* y *B. calyciflorus*. Con respecto al género *Trichocerca*, en el RC1 la especie *T. longiseta* y en el RC2 *T. rattus* fueron las dominantes, mientras que en el RSF fueron *T. pusilla* y *T. rattus*. *Ploesoma truncatum* y *Lecane proietta* tuvieron una frecuencia de aparición menor al 60%, pero sus densidades fueron altas (ambas en el RC1 y sólo la primera en el RSF).

Tabla 1.5. Estadísticos descriptivos (expresados en ind/L) de los principales géneros de Rotifera para los ríos Colastiné y Santa Fe durante el período de pre-invasión. RC1: Río Colastiné 1971-1973; RC2: Río Colastiné 1981-1982; RSF: Río Santa Fe 1974-1975.

	Río	Media (Desvío)	Rango	CV (%)
<i>Brachionus spp</i>	RC1	7,6 (28,8)	0,0-119,2	376,8
	RC2	2,0 (3,3)	0,0-10,0	161,4
	RSF	3,4 (4,9)	0,0-19,0	143,2
<i>Keratella spp</i>	RC1	9,8 (17,8)	0,0-74,4	181,5
	RC2	18,7 (23,6)	0,0-57,0	126,3
	RSF	19,8 (26,9)	0,0-106,0	136,0
<i>Polyarthra sp</i>	RC1	0,6 (0,6)	0,0-2,1	103,9
	RC2	1,7 (1,6)	0,0-4,9	97,8
	RSF	2,9 (5,9)	0,0-24,5	206,2
<i>Trichocerca spp</i>	RC1	2,9 (5,6)	0,0-23,3	192,1
	RC2	1,3 (1,2)	0,0-3,5	90,0
	RSF	1,0 (1,8)	0,0-6,6	174,7
Otros Rotifera	RC1	6,2 (11,1)	0,0-41,4	179,9
	RC2	1,2 (1,3)	0,0-4,2	112,7
	RSF	6,7 (6,8)	0,7-21,3	101,3

Figura 1.17. Variación de la densidad (ind/L) del micro y macrozooplancton de los ríos Colastiné y Santa Fe durante el período de pre-invasión.

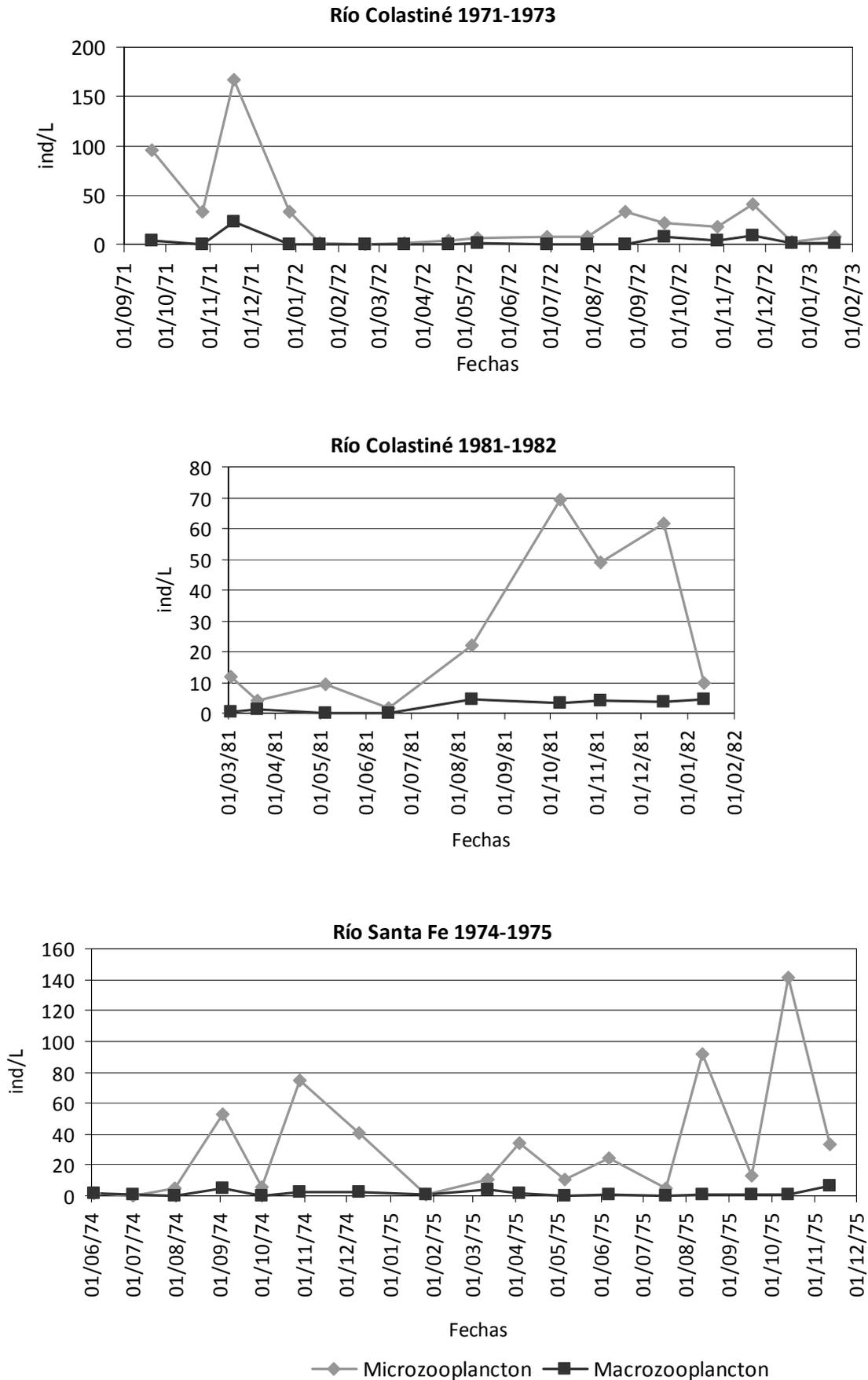
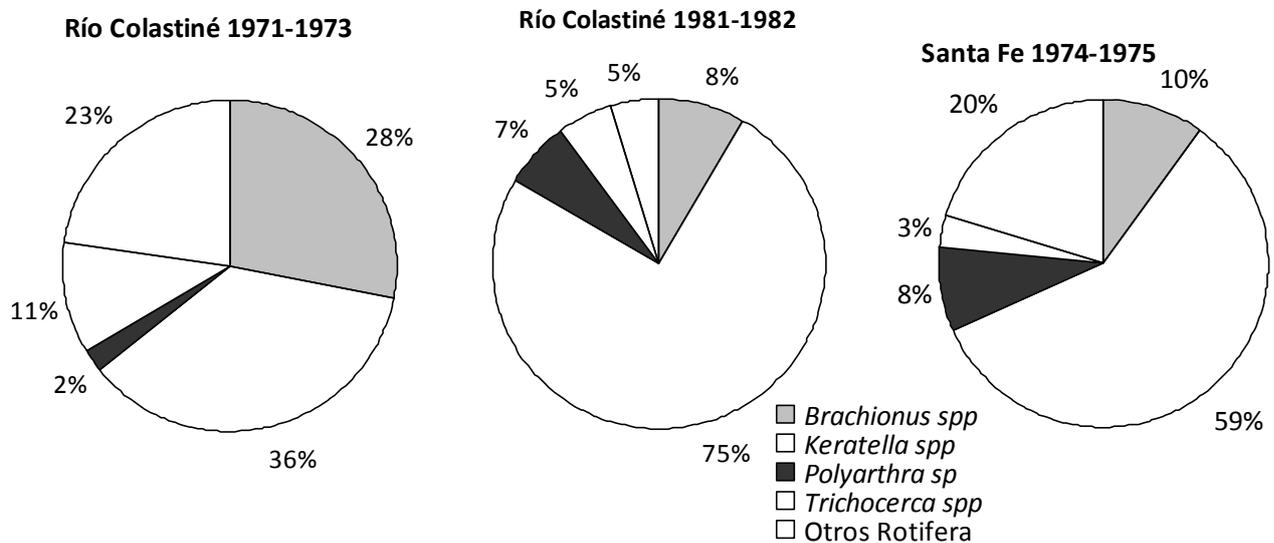


Figura 1.18. Proporciones de las densidades totales de los géneros dominantes de rotíferos en los ríos Colastiné y Santa Fe durante el período de pre-invasión.



Con respecto a Cladocera, la familia Bosminidae fue numéricamente dominante (33 a 55% del grupo). *Bosmina hagmani* y *Bosminopsis deitersi* fueron los únicos taxones presentes en un 60% de las muestras de RC2 y RSF. El resto de los cladóceros se observaron en menos del 40% de las muestras.

Zooplancton y los parámetros ambientales (Tabla 1.6)

En ambos cauces el nivel hidrométrico se correlacionó en forma inversa y significativa con la densidad de los Rotifera. Del mismo modo, la velocidad de la corriente presentó en el RSF altas correlaciones inversas con este mismo grupo. En el RC2, la correlación de este último parámetro no fue significativa con ningún grupo del zooplancton, sin embargo debe tenerse en cuenta que se contó con pocos datos para este análisis (N=5). En el caso del RC1, no se pudo realizar por no disponer de datos de velocidad de corriente.

La transparencia del RC1 mostró una correlación positiva significativa con los rotíferos y cladóceros. La conductividad, la temperatura y el pH no se relacionaron con ningún dato de densidad del zooplancton.

Con el fin de determinar la influencia simultánea de las variables ambientales más importantes sobre el zooplancton se aplicó un análisis de regresión múltiple. Se consideraron para el análisis al nivel hidrométrico y a la temperatura como los principales factores. Esta regresión fue significativa únicamente para el RC2 (R^2 corregida= 0,807; $p=$

0,003), siendo el nivel hidrométrico el que más explica el comportamiento del zooplancton.

Tabla 1.6. Correlaciones (Pearson) entre los parámetros ambientales y las densidades del zooplancton (**valores significativos al nivel 0,01; *valores significativos al nivel 0,05). NH: nivel hidrométrico; VC: velocidad de la corriente; RC1: Río Colastiné 1971-1973; RC2: Río Colastiné 1981-1982; RSF: Río Santa Fe 1974-1975.

	NH	VC	Conductividad	Transparencia	Temperatura	pH	Clorofila-a
RC1		No medida					
Rotifera	-0,528*	No medida	0,231	0,722**	-0,281	0,172	0,793
Cladocera	-0,084	No medida	0,104	0,572*	0,125	-0,204	0,476
Copepoda	-0,228	No medida	0,069	0,127	-0,077	0,073	0,136
RC2			No medida				No medida
Rotifera	-0,602*	-0,336	No medida	0,122	0,013	0,510	No medida
Cladocera	-0,339	-0,126	No medida	0,138	0,095	0,278	No medida
Copepoda	0,001	0,137	No medida	0,113	0,494	-0,104	No medida
RSF			No medida				
Rotifera	-0,494*	-0,658**	No medida	-0,328	0,201	0,203	0,150
Cladocera	-0,026	-0,027	No medida	-0,002	0,162	0,221	0,370
Copepoda	0,143	0,014	No medida	-0,131	0,384	0,146	0,200

4.2. Período de post-invasión

4.2.1. Parámetros ambientales

El período estudiado tuvo una duración de 372 días, durante los cuales el nivel hidrométrico varió entre 1,3 y 4,2 m (Figura 1.19, Tabla 1.7). El período de aguas altas de mayor intensidad y amplitud ocurrió en primavera-verano (desde noviembre de 2004 a marzo de 2005, 150 días) y los de aguas bajas desde agosto hasta noviembre de 2004 (57 días; 1,26 m), y desde julio a octubre en 2005 (94 días; 1,60 m).

Figura 1.19. Niveles hidrométricos (m), registrados en Puerto Paraná durante los años 2004 y 2005. En líneas de puntos se indica el nivel de desborde del río (3 m).

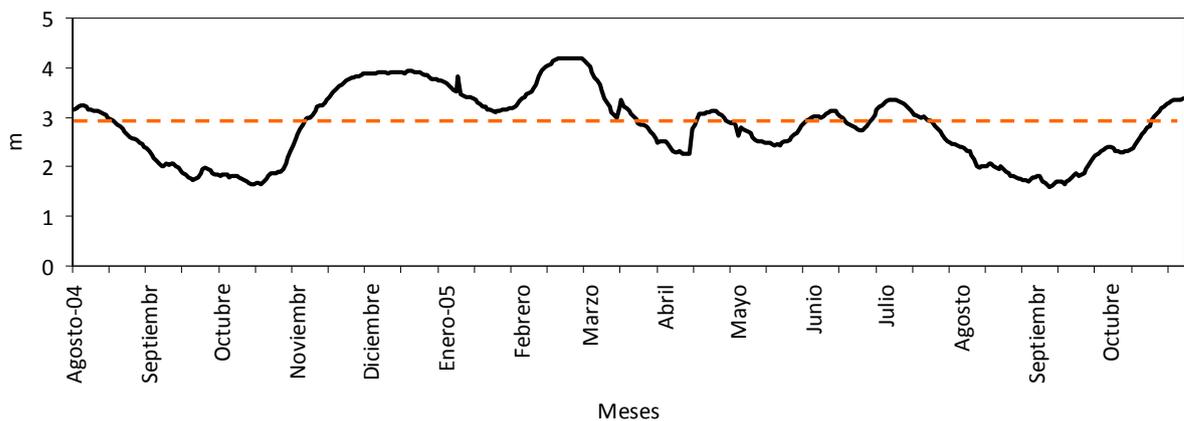


Tabla 1.7. Parámetros ambientales de los ríos Colastiné (RC) y Santa Fe (RSF) durante el período 2004-2005.

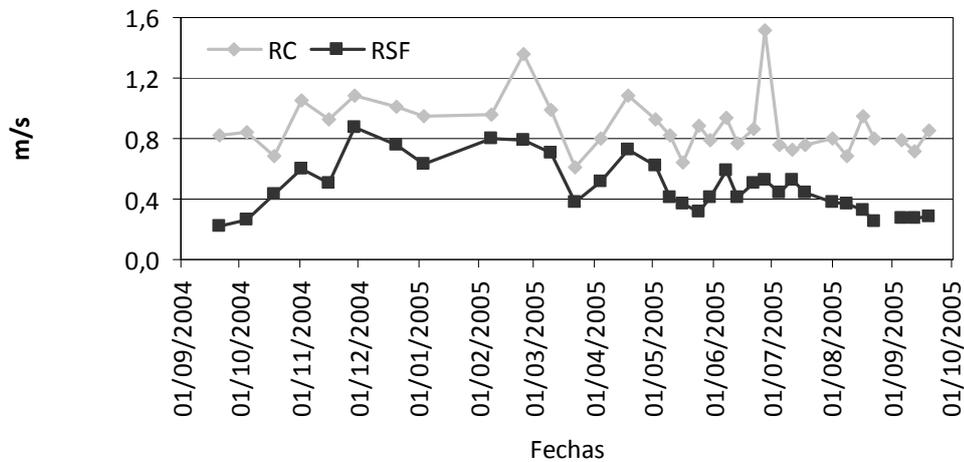
Parámetros ambientales	Media (Desvío)		Rango		CV (%)	
	RC	RSF	RC	RSF	RC	RSF
Nivel hidrométrico (m)	2,8 (0,6)	2,8 (0,6)	1,3-4,2	1,3-4,2	23,5	23,5
Velocidad de la Corriente (m/s)	0,9 (0,2)	0,5 (0,2)	0,6-1,5	0,2-0,9	21,4	36,7
Turbiedad (FTU)	78,7 (62,5)	78,0 (36,3)	24,0-274,0	18,0-178,0	79,4	46,6
Conductividad (µS/cm)	88,3 (23,2)	142,8 (42,8)	63,0-167,0	82,9-310,0	26,3	29,9
pH	7,5 (0,6)	7,3 (0,5)	6,0-8,7	6,5-8,5	8,5	6,8
Temperatura (°C)	19,9 (4,3)	18,6 (4,8)	11,0-28,8	11,0-29,1	21,6	25,6
Oxígeno disuelto (mg/L)	8,1 (0,4)	7,9 (0,6)	7,3-8,6	6,7-8,8	4,6	7,3

Los valores de velocidad de la corriente fueron mayores en el RC a lo largo de todo el período (Figura 1.20 y Tabla 1.7). Como era de esperar, en ambos ríos el aumento de la velocidad de corriente ocurrió en coincidencia con el aumento del nivel hidrométrico, por lo que en ambos cauces las correlaciones entre estos dos parámetros fueron positivas y altamente significativas (Tabla 1.8). También en ambos ríos se observó una relación inversa entre la conductividad y la velocidad de corriente, lo que seguramente se debe a la mayor dilución de las sales al aumentar el nivel hidrométrico.

Tabla 1.8. Correlaciones (Pearson) entre los valores de los parámetros ambientales de los ríos Colastiné (RC) y Santa Fe (RSF) durante el período 2004-2005. **Valores significativos al nivel 0,01; *valores significativos al nivel 0,05. NH: nivel hidrométrico; VC: velocidad de la corriente.

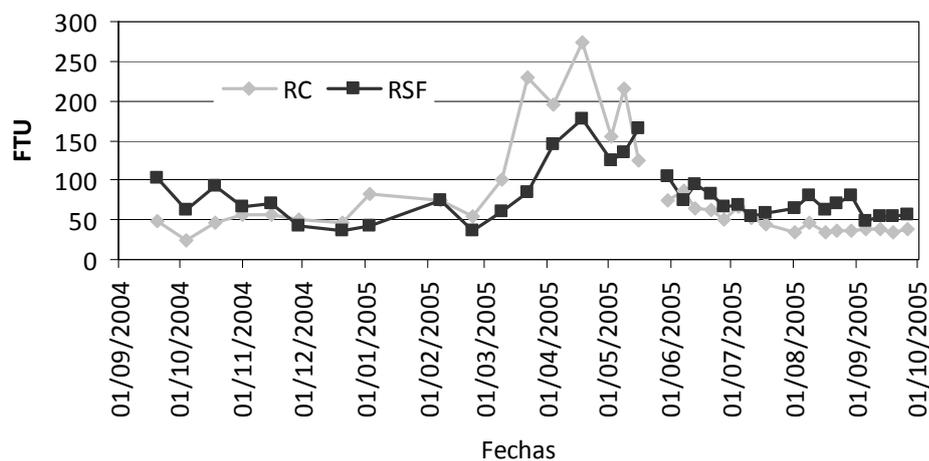
	NH	VC	Conductividad	Turbiedad	Temperatura	pH
RC						
NH	1					
VC	0,445**	1				
Conductividad	-0,447**	-0,602**	1			
Turbiedad	0,285	0,091	-0,182	1		
Temperatura	0,645**	0,322	-0,385*	0,289	1	
pH	0,117	-0,003	0,018	0,173	0,164	1
RSF						
NH	1					
VC	0,800**	1				
Conductividad	-0,686**	-0,550**	1			
Turbiedad	-0,056	0,081	-0,034	1		
Temperatura	0,579**	0,738**	-0,351*	-0,019	1	
pH	-0,164	-0,041	0,129	-0,022	0,028	1

Figura 1.20. Variaciones de la velocidad de la corriente (m/s) en los ríos Colastiné (RC) y Santa Fe (RSF) durante el período 2004-2005.



La turbiedad promedio a lo largo del período de estudio fue muy semejante en ambos ríos (Tabla 1.7). Los cambios en la turbiedad fueron coincidentes, siendo máximos entre marzo y mayo, en relación con un período de estiaje posterior a una prolongada creciente. El aumento en la concentración de partículas suspendidas se debería al arrastre del material hacia el cauce que producen las aguas al retirarse de la llanura (Figura 1.21).

Figura 1.21. Variaciones de la turbiedad (FTU) en los ríos Colastiné (RC) y Santa Fe (RSF) durante el período 2004-2005.

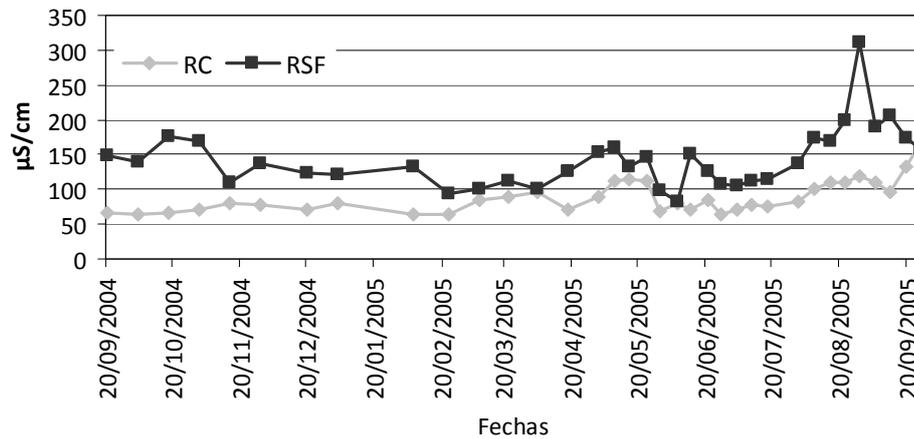


La conductividad fue mayor en el RSF (Tabla 1.7). En ambos ríos la conductividad aumentó en momentos de estiaje, debido probablemente a una mayor concentración de sales por disminución del caudal, por lo que se relacionó inversamente con el nivel hidrométrico (Tabla 1.8). Este efecto fue más marcado en el río Santa Fe (Figura 1.22).

Los valores medios de pH en ambos ríos fueron muy semejantes, oscilando entre 6,0

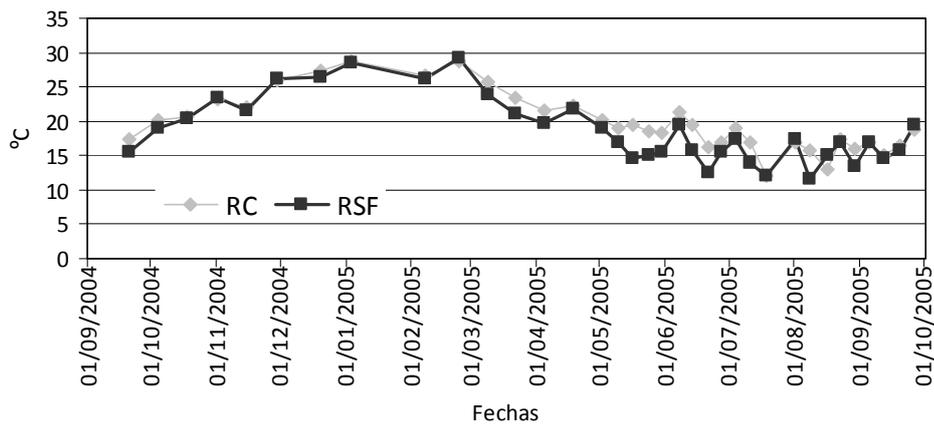
y 8,7 (Tabla 1.7). En ambos ríos las variaciones a lo largo del tiempo fueron muy pequeñas, como lo demuestran los bajos coeficientes de variación obtenidos.

Figura 1.22. Variaciones de la conductividad ($\mu\text{S}/\text{cm}$) en los ríos Colastiné (RC) y Santa Fe (RSF) durante el período 2004-2005.



Las temperaturas medias del agua de ambos ríos fueron similares (Tabla 1.7). Las oscilaciones también fueron similares, con máximos durante los meses de primavera-verano y mínimos en los meses de otoño-invierno (Figura 1.23).

Figura 1.23. Variaciones de la temperatura ($^{\circ}\text{C}$) en los ríos Colastiné (RC) y Santa Fe (RSF) durante el período 2004-2005.

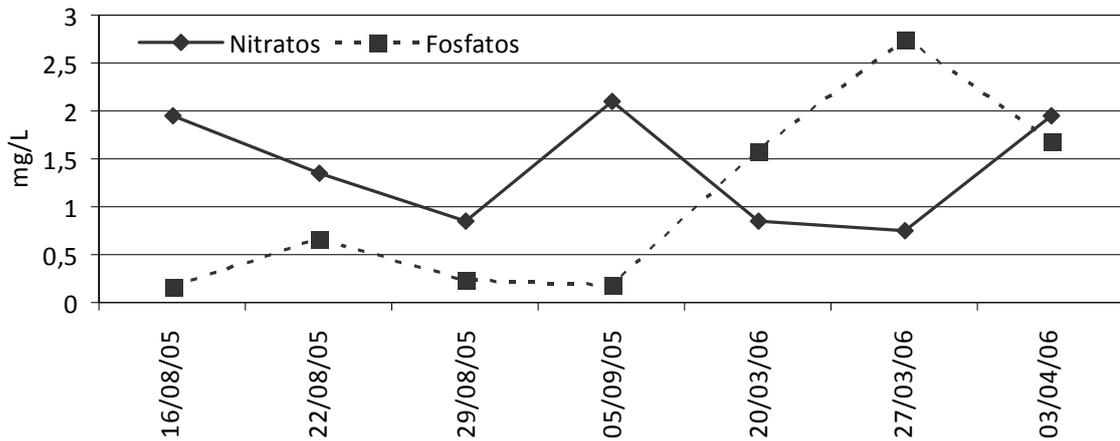


El oxígeno disuelto mostró valores muy estables y prácticamente iguales en ambos ríos (Tabla 1.7).

En el RSF los valores de nitratos y fosfatos oscilaron entre 0,75-2,1 y 0,17-2,75 mg/L, respectivamente (Figura 1.24). Las concentraciones medias de fosfatos fueron menores durante agua bajas (media: 0,32 mg/L, 2005) que en aguas altas (media: 2,01mg/L, 2006).

Las concentraciones de nitratos fueron semejantes en ambas fases (1,56 y 1,19 mg/L, respectivamente)

Figura 1.24. Concentraciones de nitratos y fosfatos registradas en el río Santa Fe durante 2005 (aguas bajas) y 2006 (aguas altas).



4.2.2. Fitoplancton

La biomasa fitoplanctónica fue estimada a través de la concentración de clorofila *a*. Los valores medios fueron muy semejantes en ambos ríos (alrededor de 2 mg/L) y no presentaron diferencias significativas ($t= 0,11$, $p= 0,91$) (Tabla 1.9). Los picos de abundancia se dieron en el mes de septiembre de 2005, coincidiendo con la última fase de aguas bajas (Figura 1.25).

En el RC la concentración de clorofila *a* mostró una correlación negativa significativa con el nivel hidrométrico y la turbiedad (Tabla 1.10).

Tabla 1.9. Estadísticos descriptivos de los valores de clorofila-*a* (mg/m³) registrados en los ríos Colastiné (RC) y Santa Fe (RSF) durante el período 2004-2005.

	RC	RSF
Media	2,2	1,9
Desvío	2,3	2,2
Rango	0,01-9,8	0,01-12,4
CV (%)	106,9	109,7

Figura 1.25. Variaciones de la clorofila-*a* (mg/m³) registrada en los ríos Colastiné (RC) y Santa Fe (RSF) durante 2004-2005.

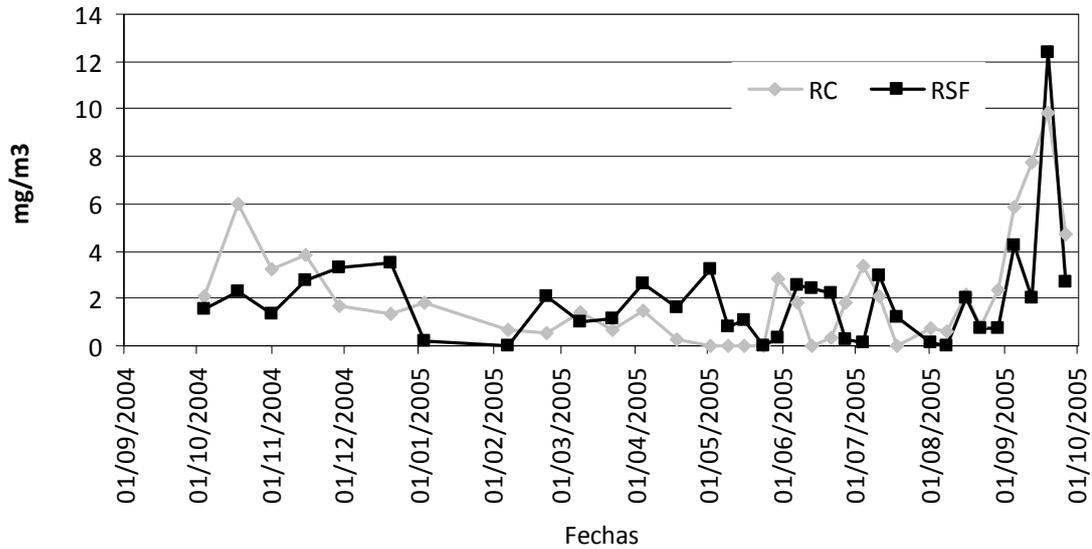


Tabla 1.10. Correlaciones (Pearson) entre la concentración de clorofila-*a* y los parámetros ambientales de los ríos Colastiné (RC) y Santa Fe (RSF) durante el período 2004-2005. **valores significativos al nivel 0,01; *valores significativos al nivel 0,05.

	RC	RSF
Nivel hidrométrico	-0,537**	-0,318
Velocidad de la corriente	-0,288	-0,220
Turbiedad	-0,503**	0,187
Conductividad	0,194	0,292
pH	-0,345*	0,155
Temperatura	-0,250	-0,046

4.2.3. Zooplancton

En ambos ríos se registraron en total 153 taxones, incluyendo 125 Rotifera, 22 Cladocera y 11 Copepoda. La mayor riqueza se registró en el río Santa Fe, con 138 taxones, en comparación con los 100 del Colastiné (Tabla 1.11).

Los rotíferos estuvieron representados por 17 familias, siendo Brachionidae y Lecanidae las que aportaron mayor número de taxones (24 y 33, respectivamente). Los géneros con mayor riqueza fueron *Lecane*, *Brachionus*, *Trichocerca* y *Keratella* (con 33, 14, 7 y 5 taxones, respectivamente).

Entre las especies que estuvieron presentes en más del 60% de las muestras se destacan *Keratella cochlearis*, *Keratella tropica*, *Polyarthra* sp., *Synchaeta* sp., *Lecane bulla* y *Lepadella* spp. En el RSF, además de las listadas, también se registraron *Brachionus caudatus*, *Euchlanis* sp., *Trichocerca tigris* y *Trichotria tetractis*.

Tabla 1.11. Taxones registrados en los ríos Santa Fe (RSF) y Colastiné (RC) durante 2004-2005. DT: densidad total; FA: frecuencia de aparición. IFC: identificado fuera de los conteos	RC		RSF	
	DT (ind/L)	FA (%)	DT (ind/L)	FA (%)
Phylum ROTIFERA				
Clase Eurotatoria				
Subclase Bdelloidea	8,09	64,71	3,34	66,67
Subclase Monogononta				
Superorden Pseudotrocha				
Orden Ploima				
Familia Brachionidae				
<i>Brachiounus ahlstromi</i> Lindeman	0,25	2,94	0,42	15,15
<i>B. amazonica</i> Koste and Robertson			0,01	3,03
<i>B. angularis</i> Gosse	0,13	5,88	10,07	36,36
<i>B. austrogenitus</i> Ahlstrom			0,03	6,06
<i>B. bidentata</i> Anderson	0,01	2,94	0,74	18,18
<i>B. budapestinensis</i> Daday			0,02	3,03
<i>B. calyciflorus</i> Pallas	11,80	29,41	5,75	48,48
<i>B. caudatus</i> Barrois and Daday	1,23	20,59	23,81	63,64
<i>B. falcatus</i> Ahlstrom			0,04	3,03
<i>B. mirabilis</i> Daday			0,01	3,03
<i>B. mirus</i> Daday	0,10	2,94	0,01	3,03
<i>B. plicatilis</i> Müller	4,12	11,76	3,38	24,24
<i>B. quadridentatus</i> Hermann	25,52	52,94	2,93	33,33
<i>B. urceolaris</i> Müller	0,09	2,94	0,03	6,06
<i>Kellicotia</i> sp	0,07	2,94		
<i>Keratella americana</i> Carlin	0,49	14,71	1,06	36,36
<i>K. cochlearis</i> (Gosse)	37,52	97,06	17,48	96,97
<i>K. tecta</i> (Gosse)			0,06	6,06
<i>K. lenzi</i> Hauer	5,22	47,06	1,30	39,39
<i>K. tropica</i> (Apstein)	23,80	76,47	52,27	96,97
<i>Notholca</i> sp	0,02	2,94	4,14	18,18
<i>Plationus patulus</i> (Müller)	0,60	14,71	0,40	42,42
<i>P. patulus</i> f. <i>macracanthus</i> (Daday)	0,38	5,88	0,10	21,21
<i>Platyas quadricornis</i> (Ehrenberg)	1,51	17,65	0,99	48,48
Familia Dicranophoridae				
<i>Dicranophoroides claviger</i> (Hauer)	1,03	14,71	0,03	6,06
<i>Dicranophoroides</i> sp	0,56	11,76	0,43	24,24
<i>Dicranophorus tegillus</i> Haring y Myers			0,14	6,06
<i>Dicranophorus</i> sp	0,20	8,82	0,05	12,12
<i>Paradicranophorus</i> sp	0,20	8,82	0,07	9,09
Familia Epiphanidae				
<i>Epiphanes</i> sp			0,22	21,21
Familia Euchlanidae				
<i>Beauchampiella eudactylota</i> (Gosse)	0,20	5,88	0,48	18,18
<i>Euchlanis dilatata</i> Ehrenberg			0,02	3,03
<i>Euchlanis</i> sp	0,69	20,59	5,49	78,79

Familia Lecanidae				
<i>Lecane aculeata</i> (Jakubski)			0,02	6,06
<i>L. amazonica</i> (Murray)	0,32	5,88	0,02	6,06
<i>L. aspasia</i> (Myers)	0,36	11,76	0,01	3,03
<i>L. bulla</i> (Gosse)	1,89	32,35	2,03	57,58
<i>L. cf crenata</i> (Harring)			0,05	12,12
<i>L. cornuta</i> (Müller)	0,20	14,71	0,50	42,42
<i>L. curvicornis</i> (Murray)	0,90	20,59	0,55	42,42
<i>L. decipiens</i> (Murray)			0,13	30,30
<i>L. elsa</i> Hauer	0,39	14,71	0,07	12,12
<i>L. eutarsa</i> Harring y Myers	0,25	2,94	0,01	3,03
<i>L. haliclysta</i> Harring y Myers	0,13	2,94		
<i>L. hamata</i> (Stokes)	0,51	17,65	0,31	18,18
<i>L. leontina</i> (Turner)	0,07	5,88	0,25	18,18
<i>L. ludwigi</i> (Eckstein)	0,76	8,82	0,07	15,15
<i>L. luna</i> (Müller)			0,04	3,03
<i>L. lunaris</i> (Ehrenberg)	0,93	17,65	0,23	33,33
<i>L. mira</i> (Murray)			0,02	3,03
<i>L. monostyla</i> (Daday)			0,11	6,06
<i>L. ohioensis</i> (Herrick)			0,30	3,03
<i>L. papuana</i> (Murray)	0,01	2,94	0,02	3,03
<i>L. proiecta</i> Hauer	0,78	8,82	0,18	24,24
<i>L. pyriformis</i> (Daday)	0,04	11,76	0,04	9,09
<i>L. quadridentata</i> (Ehrenberg)			0,06	12,12
<i>L. signifera</i> (Jennings)	0,25	2,94	0,30	15,15
<i>L. stenroosi</i> (Meissner)	0,11	8,82	0,16	36,36
<i>L. stichaea</i> Harring	0,19	5,88		
<i>L. unguitata</i> (Fadeev)	0,01	2,94		
<i>Lecane</i> (M) sp	1,24	26,47	0,30	24,24
<i>Lecane</i> sp	1,15	14,71	0,14	18,18
<i>Lecane</i> sp2	0,16	17,65		
<i>Lecane</i> sp3	0,26	5,88	0,14	15,15
<i>Lecane</i> sp4	0,88	8,82	0,05	3,03
<i>Lecane</i> sp5			0,01	3,03
Familia Lepadellidae				
<i>Colurella adriatica</i> Ehrenberg	0,20	2,94	0,04	3,03
<i>C. obtusa</i> (Gosse)			0,02	3,03
<i>Colurella</i> sp	0,05	2,94		
<i>Lepadella (Lepadella) acuminata</i> (Ehrenberg)			0,15	15,15
<i>L. (L) dactyliseta</i> (Stenroos)			0,01	3,03
<i>L. (L) ovalis</i> (Müller)	0,12	8,82	0,19	6,06
<i>L. (L) patella</i> (Müller)	0,50	5,88	0,02	3,03
<i>L. (L) rhomboides</i> (Gosse)	0,25	2,94		
<i>Lepadella</i> sp	38,24	3,54		
Familia Mytilinidae				
<i>Mytilina mucronata</i> (Müller)	0,29	8,82	0,17	24,24
<i>Mytilina</i> sp1	0,01	2,94	0,01	3,03
<i>Mytilina</i> sp2			0,01	3,03
Familia Notommatidae				
<i>Cephalodella catellina</i> (Müller)			2,26	3,03
<i>C. gibba</i> (Ehrenberg)	0,14	11,76	2,81	30,30

<i>Cephalodella</i> sp			2,71	39,39
<i>Monommata</i> sp	0,02	5,88	0,30	21,21
<i>Monommata longiseta</i> (Müller)			0,02	3,03
<i>Notommata</i> sp			0,01	3,03
Familia Proalidae				
<i>Proalinopsis</i> sp	0,72	23,53	8,86	33,33
Familia Scaridiidae				
<i>Scaridium longicaudum</i> (Müller)			0,07	9,09
<i>Scaridium</i> sp	0,57	5,88	0,02	3,03
Familia Synchaetidae				
<i>Ploesoma truncatum</i> (Levander)			0,01	3,03
<i>Polyarthra</i> sp	68,32	97,06	13,70	100,00
<i>Synchaeta</i> sp	51,40	88,24	102,77	100,00
Familia Trichocercidae				
<i>Macrochaetus</i> sp			0,14	6,06
<i>Trichocerca bicristata</i> (Gosse)	0,13	8,82	0,17	27,27
<i>T. chattoni</i> (de Beauchamp)	0,25	2,94		
<i>T. stylata</i> (Gosse)	0,37	5,88	0,27	9,09
<i>T. tigris</i> (Müller)	1,47	38,24	2,24	63,64
<i>Trichocerca</i> sp 1			0,04	3,03
<i>Trichocerca</i> sp 2			0,01	3,03
<i>Trichocerca</i> spp	6,33	35,29	4,57	63,64
Familia Trichotriidae				
<i>Trichotria tetractis</i> (Ehrenberg)	0,67	20,59	2,22	81,82
Orden Flosculariaceae				
Familia Conochilidae				
<i>Conochilus (Conochiloides) coenobasis</i> (Skorikov)	0,14	5,88	1,40	15,15
<i>C. (Conochilus) unicornis</i> Rousselet	4,97	50,00	5,55	36,36
<i>Conochilus</i> sp			0,40	3,03
Familia Filinidae				
<i>Filinia longiseta</i> (Ehrenberg)	0,30	5,88	4,52	39,39
<i>F. opoliensis</i> (Zacharias)			0,13	12,12
<i>F. terminalis</i> (Plate)	4,66	47,06	6,31	42,42
<i>Filinia</i> sp1	2,63	20,59	1,00	30,30
Familia Hexarthridae				
<i>Hexarthra</i> sp	0,08	5,88	0,05	6,06
Familia Testudinellidae				
<i>Pompholix</i> sp			0,84	42,42
<i>Testudinella mucronata</i> Gosse			0,01	3,03
<i>T. patina</i> (Hermann)	0,01	2,94	0,46	42,42
<i>Testudinella</i> sp.	0,54	14,71	0,02	3,03
Otros Rotifera Monogononta no identificados	4,43		6,35	

Phylum ARTHROPODA				
Subphylum Crustacea				
Clase Branchiopoda				
Orden Ctenopoda				
Familia Sididae			0,13	9,09
<i>Diaphanosoma birgei</i> Korinek			0,08	3,03
<i>Diaphanosoma brevirreme</i> Sars			0,06	3,03
<i>Diaphanosoma fluviatile</i> Hansen	1,22	55,88	3,10	72,73
Orden Anomopoda				
Familia Bosminidae				
<i>Bosmina (B) longirostris</i> (Müller)			0,36	15,15
<i>B. (N) hagmani</i> Stingelin	0,66	52,94	0,91	54,55
<i>B. (N) huaronensis</i> Dellachaux	1,45	79,41	2,04	78,79
<i>Bosminopsis deitersi</i> Richard	5,77	76,47	6,04	75,76
Familia Moinidae			0,09	9,09
<i>Moina micrura</i> Kurz	IFC		1,59	15,15
<i>M. minuta</i> Hansen	0,02	3,03	2,10	12,12
<i>Moina</i> sp	3,77	82,35	4,56	81,82
Familia Ilyocryptidae				
<i>Ilyocryptus spinifer</i> Herrick			IFC	
Familia Daphnidae	0,22	20,59	0,83	18,18
<i>Daphnia gessneri</i> Herbst	0,14	26,47	0,15	27,27
<i>Daphnia</i> sp	0,05	11,76		
<i>Ceriodaphnia cornuta</i> Sars			0,63	9,09
<i>C. dubia</i> Richard	0,18	38,24	0,22	27,27
Familia Macrothricidae	0,27	38,24	0,32	27,27
<i>Macrothrix squamosa</i> Sars			0,01	3,03
<i>Macrothrix elegans</i> Sars			0,03	6,06
Familia Chydoridae	0,93	79,41	1,52	87,88
<i>Alonella</i> sp				
<i>Alona</i> sp1			0,01	3,03
<i>Alona</i> sp2			0,05	6,06
<i>Eurycercus</i> sp	0,01	2,94	0,03	6,06
<i>Leberis davidi</i> (Richard)			0,14	3,03
Clase Maxillopoda				
Subclase Copepoda				
Orden Calanoida	2,49	100,00	12,46	100,00
Familia Diaptomidae				
<i>Notodiaptomus carteri</i> (Lowndes)	IFC		IFC	
<i>N. incompositus</i> (Brian)	IFC		IFC	
<i>N. santafesinus</i> (Ringuelet & Ferrato)	IFC		IFC	
<i>N. spiniger</i> (Brian)	IFC		IFC	
<i>Notodiaptomus</i> sp	IFC		IFC	
Orden Cyclopoida	5,28	100,00	11,86	100,00
Familia Cyclopidae				
<i>Acanthocyclops robustus</i> (Sars)	IFC		IFC	

<i>Eucyclops silvestrii</i> (Brian)	IFC		IFC	
<i>Macrocyclops albidus</i> (Jurine)	IFC		IFC	
<i>Metacyclops mendocinus</i> (Wierzejski)	IFC		IFC	
<i>Metacyclops</i> sp	IFC		IFC	
<i>Tropocyclops prasinus</i> (Jurine)	IFC		IFC	
Orden Harpacticoida	0,18	100,00	2,70	100,00

Los Cladocera estuvieron representados por 5 familias, siendo Bosminidae la más rica. Entre las especies más frecuentes se encontraron *Bosmina huaronensis*, *Bosminopsis deitersi*, *Moina* spp. y *Diaphanosoma fluviatile*.

La riqueza taxonómica del zooplancton osciló entre 11 (RSF, abril 2005) y 74 taxones (RSF, febrero 2005), siendo en promedio mayor para el RC. La diversidad y equitatividad media fueron relativamente altas y muy semejantes para ambos ríos (Tabla 1.12).

Tabla 1.12. Valores de riqueza, índice de diversidad (Shannon-Wiener) y equitatividad en los ríos Colastiné (RC) y Santa Fe (RSF) durante todo el período 2004-2005.

Atributo		RC	RSF
Riqueza	Rango	20-74	11-45
	Media	34	22
Diversidad	Rango	1,8-5,2	1,8-4,1
	Media	3,4	3,1
Equitatividad	Rango	0,3-0,9	0,5-0,9
	Media	0,7	0,7

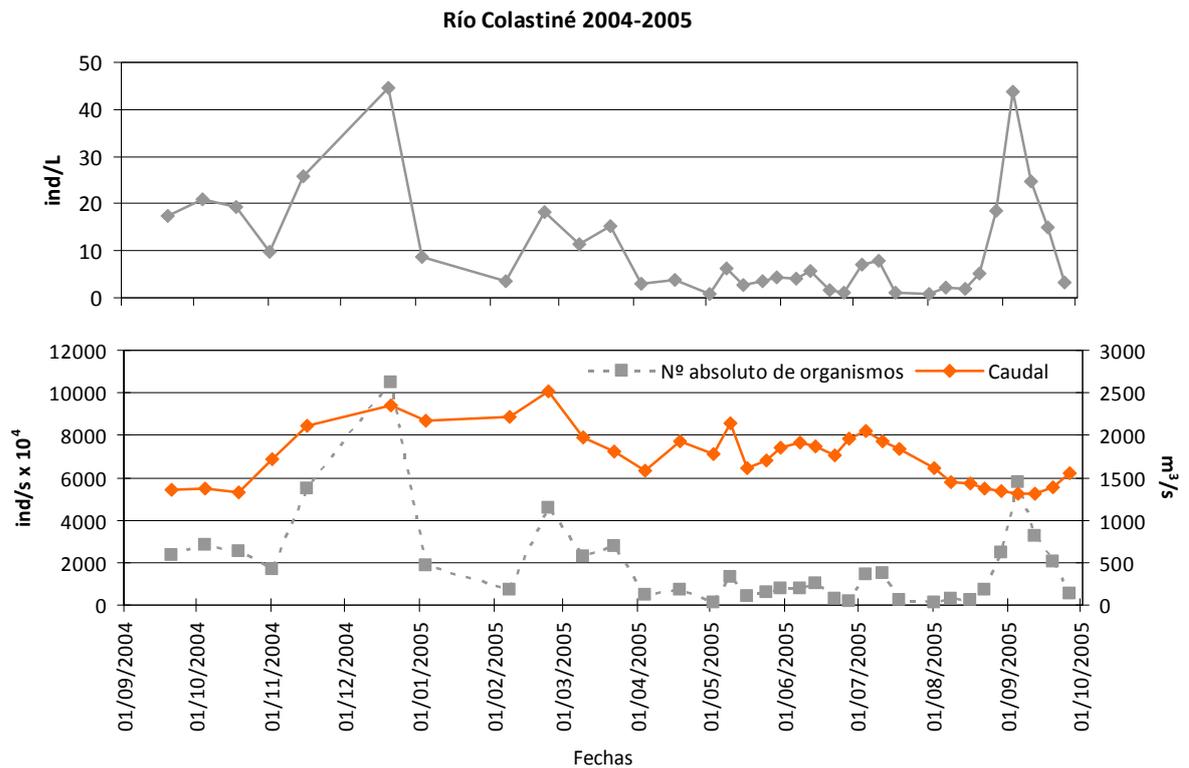
Las densidades medias del zooplancton fueron parecidas en ambos ríos, no encontrándose diferencias significativas ($p= 0,24$), a pesar de que el RSF presentó mínimos y máximos mayores (Tabla 1.13).

En el RC, si bien la variación del número absoluto de organismos (caudal x ind/m³) sigue el mismo comportamiento que la densidad de organismos a lo largo del tiempo, las magnitudes de las diferencias en los picos de aguas altas (23/02/2005) y aguas bajas (5/9/2005) son menores en el primer caso (Figura 1.26)

Tabla 1.13. Estadísticos descriptivos de las abundancias del zooplancton (expresados en ind/L) en los ríos Colastiné (RC) y Santa Fe (RSF) durante el período 2004-2005. CV: coeficiente de variación.

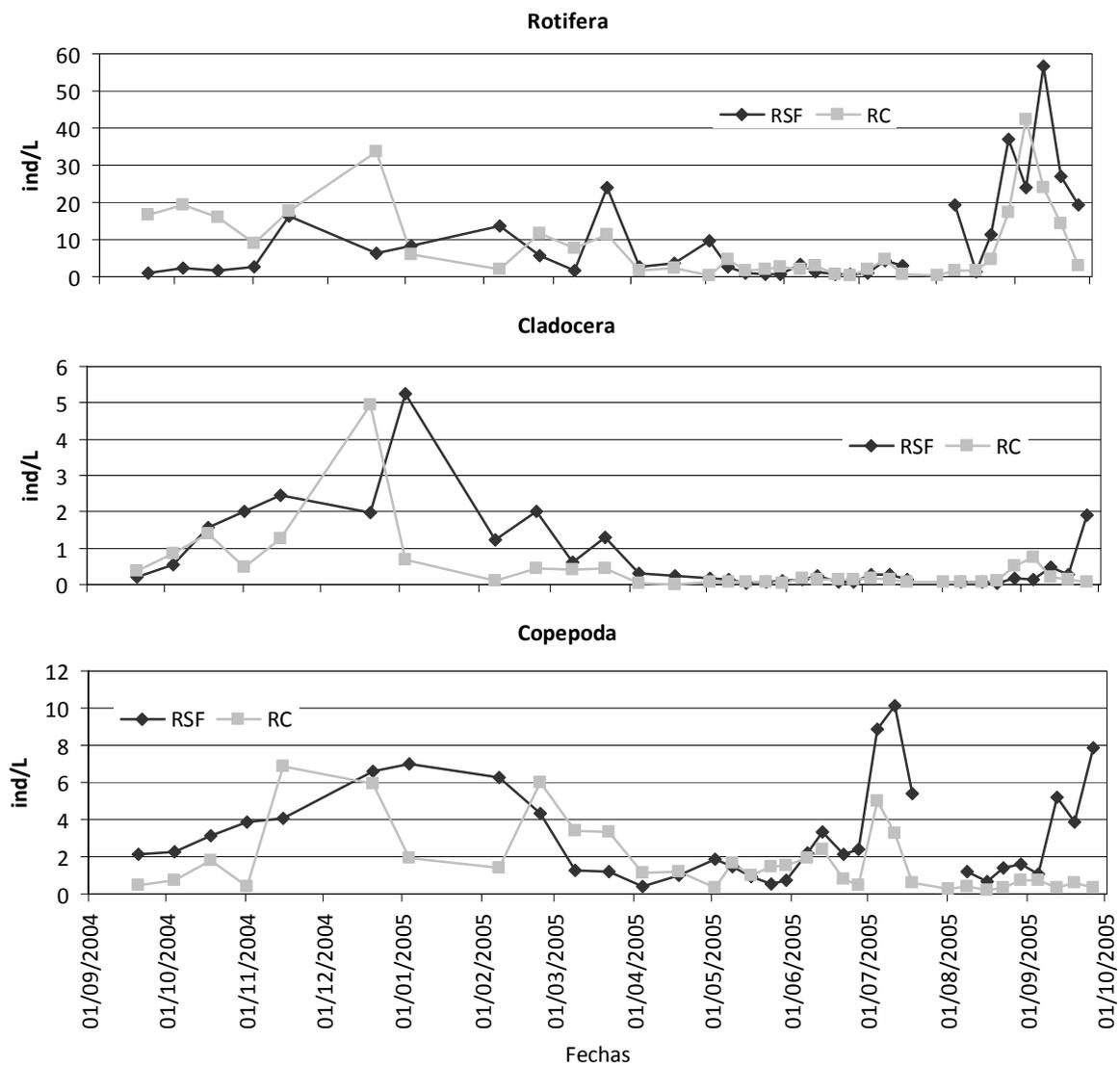
	Río	Media (Desvío)	Rango	CV (%)
Rotifera	RC	8,5 (10,1)	0,3-42,4	118,4
	RSF	9,5 (12,6)	0,5-56,7	132,6
Cladocera	RC	0,4 (0,9)	0,1-4,9	202,1
	RSF	0,7 (1,1)	0,1-5,2	146,7
Copepoda	RC	1,7 (1,8)	0,2-6,9	103,9
	RSF	3,2 (2,6)	0,4-10,1	80,8
Microzooplancton	RC	10,0 (10,6)	0,5-42,7	105,8
Rotifera + nauplios)	RSF	11,9 (12,9)	1,1-60,4	108,2
Macrozooplancton (Cladocera+Copepoda)	RC	0,7 (0,9)	0,1-5,4	141,6
	RSF	1,6 (1,9)	0,2-9,9	125,7
Zooplancton total	RC	10,7 (11,3)	0,7-44,6	105,5
	RSF	13,5 (13,3)	1,4-62,3	98,7
Larvas de <i>L. fortunei</i>	RC	17,2 (18,5)	0,1-62,2	107,7
	RSF	2,9 (5,2)	0,4-26,1	174,2

Figura 1.26. Variaciones de la densidad (ind/L) del zooplancton, del total de individuos en relación al caudal (ind/s) y del caudal (m³/s) en el río Colastiné durante 2004-2005.



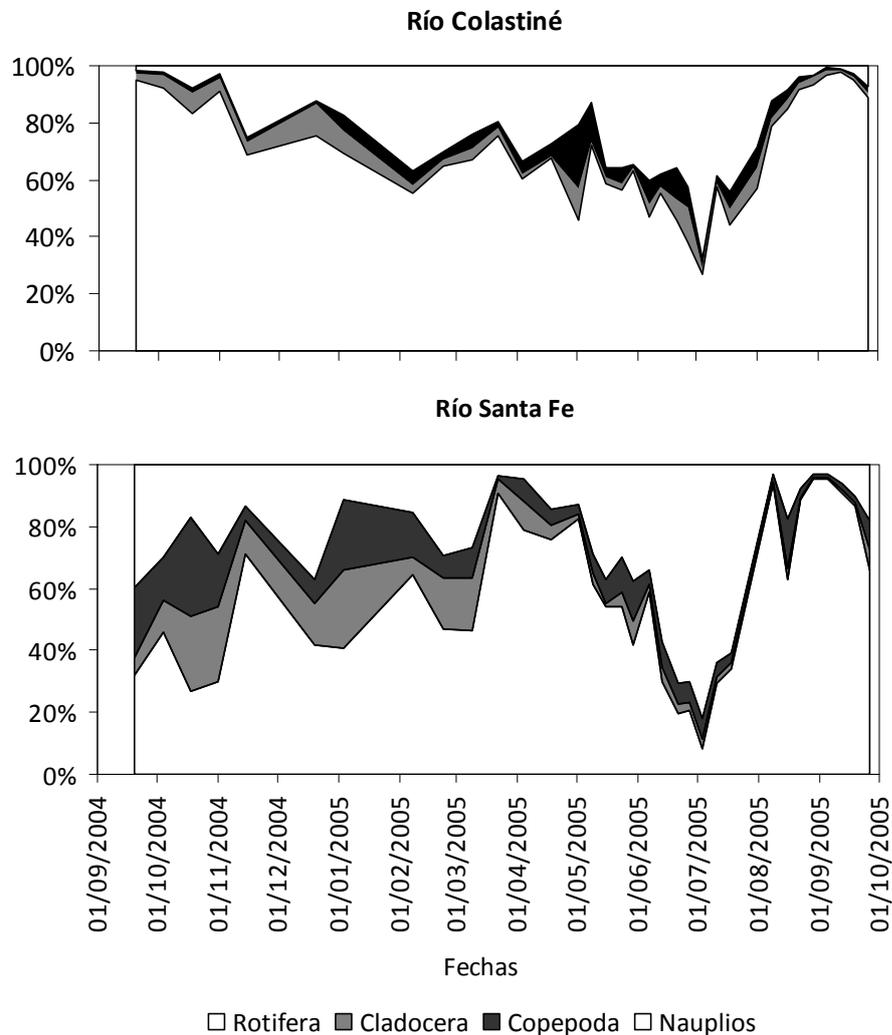
Las fluctuaciones del zooplancton total en el tiempo estuvieron relacionadas con las variaciones de los Rotífera debido a que fue el grupo mejor representado dominando numéricamente la comunidad del zooplancton. Las variaciones de la densidad de este grupo a lo largo del tiempo fueron significativamente similares en ambos ríos ($r= 0,46$; $p< 0,01$), con las mayores densidades en meses de aguas bajas e inicio de aguas altas con temperaturas altas (septiembre a diciembre 2004), y en meses de aguas bajas con temperaturas menores a 20 °C (agosto-septiembre de 2005). Las menores densidades ocurrieron en los meses de otoño-invierno, momento en que el nivel hidrométrico varió entre períodos de aguas altas y bajas en reiteradas ocasiones (Figura 1.27).

Figura 1.27. Variaciones de la densidad (ind/L) de los diferentes grupos del zooplancton en los ríos Colastiné (RC) y Santa Fe (RSF) durante el período 2004-2005.



El RSF presentó mayores valores promedios, mínimos y máximos de rotíferos que el RC (Tabla 1.13). Sin embargo, en términos relativos, en el RC la proporción de este grupo (con respecto al zooplancton total) fue mayor (en promedio superior al 45%, a excepción de tres muestreos en junio y julio) llegando ocasionalmente al 98% (en septiembre de 2005). En el RSF la proporción de rotíferos se mantuvo por encima del 40% (a excepción de los primeros meses de muestreo y de los meses de junio y julio), alcanzando más del 95% del zooplancton a fines de agosto y principios de septiembre de 2005 (Figura 1.28).

Figura 1.28. Variación de las proporciones de los grupos del zooplancton a lo largo del período 2004-2005 en los ríos Colastiné y Santa Fe durante el período 2004-2005.



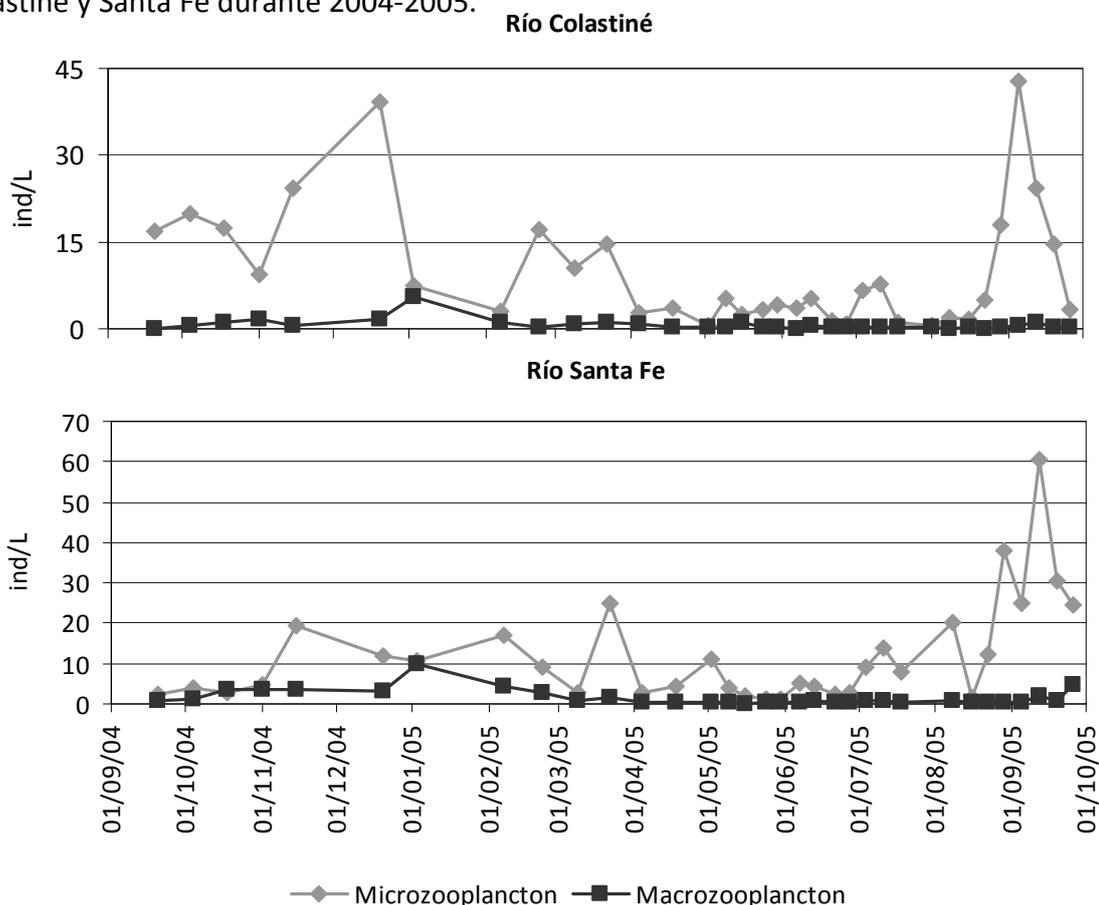
En ambos ríos los cladóceros presentaron las mayores variaciones a lo largo del año (Tabla 1.13). Las densidades más altas se registraron en la primavera-verano (septiembre de 2004 a marzo de 2005), alcanzando los mayores valores en diciembre de 2004 y enero del 2005 (para el RC y RSF, respectivamente; cerca de 6 ind/L) (Figura 1.27, Tabla 1.13). Los

valores de densidad medios y máximos fueron más altos en el RSF (Tabla 1.13). Este grupo fue el menos numeroso, no superando por lo general el 8-10% del zooplancton total (Figura 1.28).

A lo largo del período estudiado los copéodos (adultos, juveniles y larvas nauplios) fueron numéricamente segundos en importancia en ambos ríos, alcanzando proporciones similares y ocasionalmente mayores que los rotíferos (Figuras 1.28). Los nauplios dominaron este componente, representando generalmente más del 60% de los copéodos (Figura 1.28). En el RSF los copéodos presentaron densidades medias mayores (nauplios: 2,39 ind/L, copéodos 0,83 ind/L) que en el Colastiné (nauplios: 1,50 ind/L, copéodos: 0,23 ind/L).

En líneas generales, el microzooplancton (rotíferos y nauplios) fue numéricamente dominante representando por lo general el 75% del zooplancton total. El macrozooplancton (cladóceros, copéodos juveniles y adultos), con densidades promedio menores en ambos ríos (solo ocasionalmente representó más del 15% del zooplancton total), presentó mayores variaciones a lo largo del tiempo (Figura 1.29, Tabla 1.13).

Figura 1.29. Variación de la densidad (ind/L) del micro y macrozooplancton de los ríos Colastiné y Santa Fe durante 2004-2005.



En ambos ríos los géneros más abundantes y de presencia más constante fueron *Brachionus*, *Keratella*, *Polyarthra* y *Synchaeta*. Entre las especies del género *Brachionus*, *B. quadridentatus*, *B. calyciflorus*, *B. plicatilis* y *B. caudatus* fueron las más abundantes (en ese orden) en el RC, mientras que en el RSF lo fueron *B. caudatus*, *B. angularis*, *B. calyciflorus*, *B. plicatilis* y *B. quadridentatus*. *Keratella tropica* y *K. cochlearis* fueron las especies más abundantes de *Keratella*.

Synchaeta presentó los mayores valores promedios en el RSF y *Polyarthra* en el RC, seguidos por el género *Keratella* en ambos ríos (Tabla 1.14). Si se considera la densidad total de los géneros para todo el período del estudio, *Synchaeta* y *Polyarthra* presentaron los mayores porcentajes de participación en uno y otro río (Figura 1.30), seguidos por *Keratella*, con un 23 % de los rotíferos. Las variaciones de los porcentajes de participación de los 4 géneros a lo largo del período estudiado muestran la presencia de *Keratella* en todos los muestreos en ambos ríos, mientras que *Polyarthra* lo es para el RC y *Synchaeta* para el RSF (Figura 1.31).

Tabla 1.14. Estadísticos descriptivos de los principales géneros de Rotifera para los ríos Colastiné (RC) y Santa Fe (RSF) (expresados en ind/L) durante el período 2004-2005. CV: coeficiente de variación.

Rotifera	Río	Media (Desvío)	Rango	CV (%)
<i>Brachionus</i> spp	RC	1,7 (4,7)	0,01 - 20,6	269,8
	RSF	1,7 (4,7)	0,01 - 23,6	272,3
<i>Keratella</i> spp	RC	1,9 (2,8)	0,04 - 11,2	142,1
	RSF	2,2 (3,3)	0,04 - 13,6	150,4
<i>Polyarthra</i> spp	RC	2,1 (4,3)	0,02 - 24,5	207,7
	RSF	0,4 (0,4)	0,06 - 2,1	100,9
<i>Synchaeta</i> spp	RC	1,7 (2,3)	0,01 - 9,1	131,8
	RSF	3,1 (4,7)	0,05 - 18,5	152,1
Otros Rotifera	RC	1,7 (2,1)	0,03 - 8,5	119,5
	RSF	2,4 (3,6)	0,1 - 19,0	152,9

Figura 1.30. Proporciones de participación de las densidades totales de los géneros dominantes en la composición de rotíferos en los ríos Colastiné y Santa Fe durante 2004-2005.

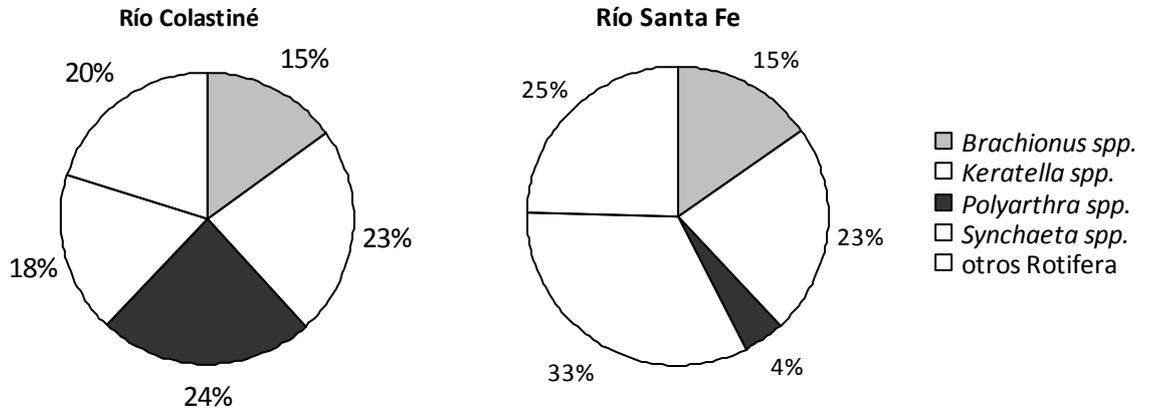
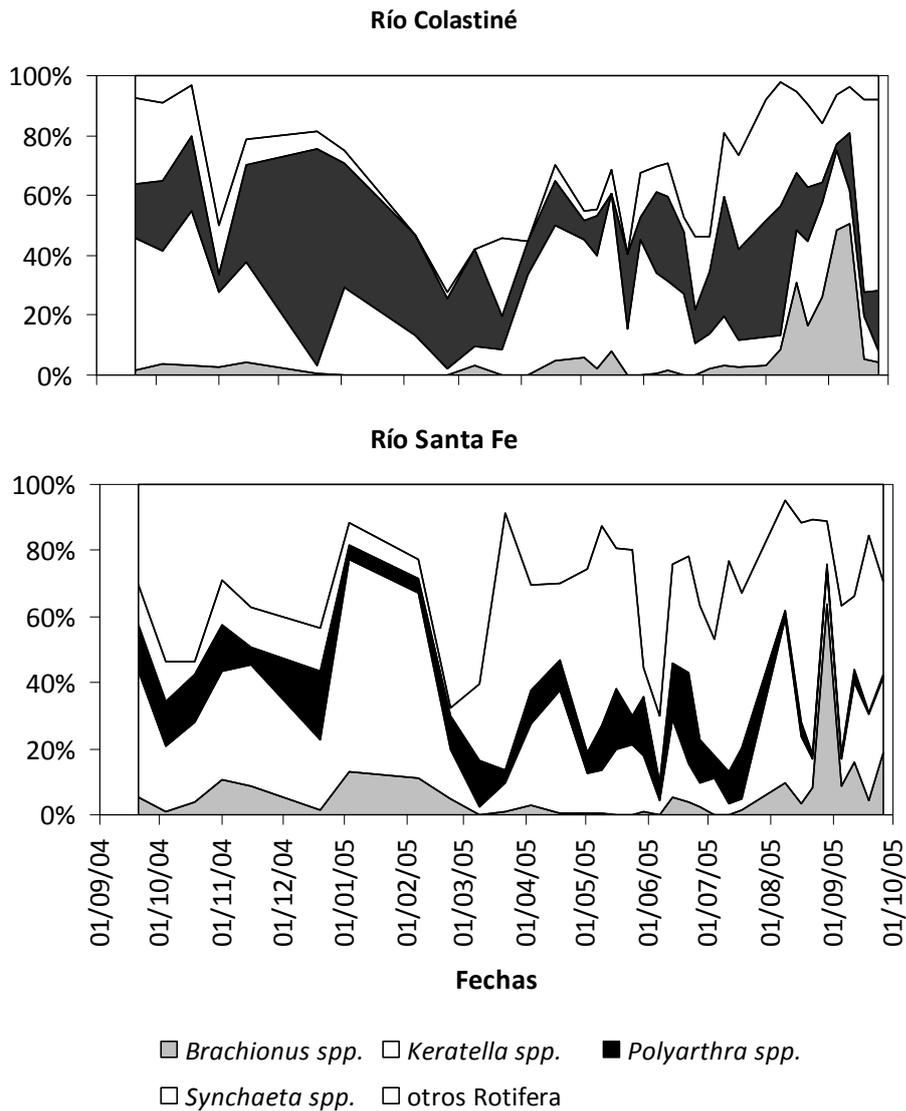
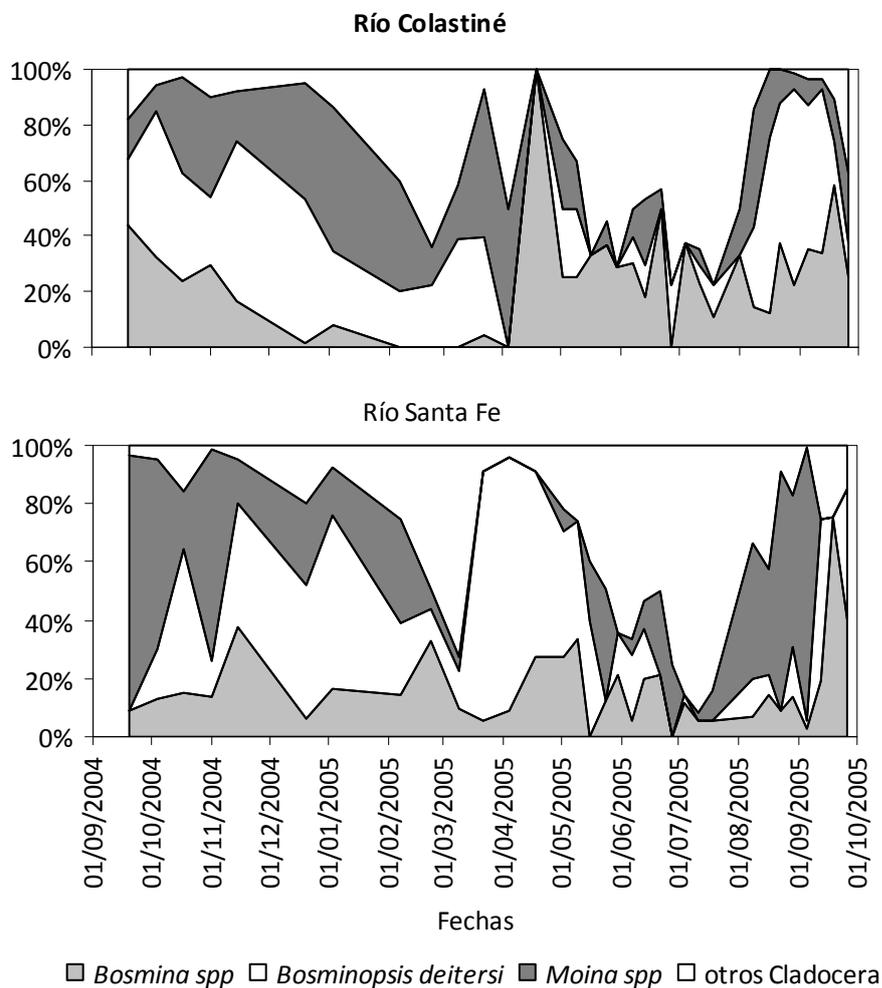


Figura 1.31. Variaciones de la densidad (%) de los Rotifera dominantes en los ríos Colastiné y Santa Fe durante 2004-2005.



Entre los cladóceros, los Bosminidae (*Bosmina longirostris*, *Bosmina hagmani*, *Bosmina huaronensis* y *Bosminopsis deitersi*) y *Moina* (*Moina* spp.) representaron más del 60 % de los cladóceros, a excepción de los meses fríos (mayo a agosto), cuando bajaron a un 40% en el RC, y a menos del 30% de julio a septiembre de 2005 en el RSF (Figura 1.32). En el RC los bosmínidos constituyeron el 54% de los cladóceros totales, mientras que *Moina* spp. el 25%. En el RSF estas proporciones fueron más semejantes (38 y 34 %, respectivamente).

Figura 1.32. Variaciones de la densidad (%) de los Cladocera dominantes en los ríos Colastiné y Santa Fe durante 2004-2005.



Zooplancton y parámetros ambientales

Las variaciones de densidad de rotíferos se correlacionaron positivamente con la clorofila en ambos ríos, mientras que con la conductividad lo hizo solamente en el RSF (Tabla 1.15).

Las densidades de Cladocera y Copepoda presentaron la mayor cantidad de correlaciones significativas, tanto positivas (con el nivel hidrométrico, Copepoda, RC y RSF; con la velocidad de la corriente, Cladocera, RSF; y con la temperatura, Copepoda y Cladocera, RC y RSF), como negativas (con la conductividad, Copepoda, RC; y con el nivel hidrométrico, Cladocera, RSF) (Tabla 1.15).

Para el RC el análisis de regresión múltiple entre el zooplancton y las variables ambientales (nivel hidrométrico y temperatura) fue muy bajo aunque significativo (R^2 0,199; $p= 0,012$), siendo la temperatura la variable independiente de mayor peso ($p= 0,004$). En el RSF la regresión no fue significativa.

Tabla 1.15. Correlaciones (Pearson) entre los parámetros ambientales y las densidades del zooplancton de los ríos Colastiné (RC) y Santa Fe (RSF) (**valores significativos al nivel 0,01; *valores significativos al nivel 0,05). NH: nivel hidrométrico; VC: velocidad de la corriente.

	NH	VC	Conductividad	Turbiedad	Temperatura	pH	Clorofila- <i>a</i>
RC							
Rotifera	-0,201	-0,129	-0,005	-0,097	0,258	-0,251	0,574**
Cladocera	0,177	0,075	-0,286	-0,072	0,461**	-0,110	0,270
Copepoda	0,717**	0,224	-0,383*	0,154	0,618**	-0,011	-0,257
RSF							
Rotifera	-0,242	-0,123	0,479*	0,044	0,100	0,022	0,529**
Cladocera	-0,401*	0,502**	-0,155	-0,084	0,795**	0,072	0,036
Copepoda	0,356*	0,340	-0,117	-0,034	0,290	-0,468**	0,114

4.2.4. Larvas de *Limnoperna fortunei*

Las larvas de *L. fortunei* estuvieron presentes en todas las muestras analizadas, si bien ocasionalmente en densidades sumamente bajas (<1 larva/L). Las variaciones estacionales en sus concentraciones fueron elevadas (coeficientes de variación superiores al 100%) y semejantes en ambos cauces ($r= 0,49$, $p< 0,01$) (Tabla 1.13). Los mayores valores de densidad se registraron durante los meses de mayor temperatura (septiembre 2004 a abril 2005), alcanzando densidades de hasta 26 ind/L para el RSF (en noviembre), y 62 ind/L para el RC (en octubre). Entre mayo y agosto (otoño-invierno) la temperatura del agua descendió y las densidades de larvas declinaron, alcanzando valores mínimos (<1 ind/L) (Figura 1.33).

A diferencia de las fluctuaciones, las densidades de larvas fueron significativamente diferentes entre los dos ríos estudiados ($p< 0,01$), siendo en el RC casi seis veces mayores a las del RSF (Tabla 1.13; Figura 1.34).

En el RC los valores medios y máximos de la densidad de larvas fueron mayores a los del zooplancton (Tabla 1.13). Las larvas representaron más del 60% del zooplancton total durante los meses de mayor temperatura (septiembre 2004- mayo 2005). En el RSF las densidades de las larvas no fueron tan altas, aunque hubo momentos del año en que su proporción superó el 40% del zooplancton (Figura 1.35).

En ambos ríos, las variaciones de las densidades de larvas de *L. fortunei* estuvieron asociadas significativamente con la temperatura del agua (Tabla 1.16).

Figura 1.33. Variaciones de la densidad de larvas de *Limnoperna fortunei* (ind/L) y de la temperatura (°C) en los ríos Colastiné y Santa Fe.

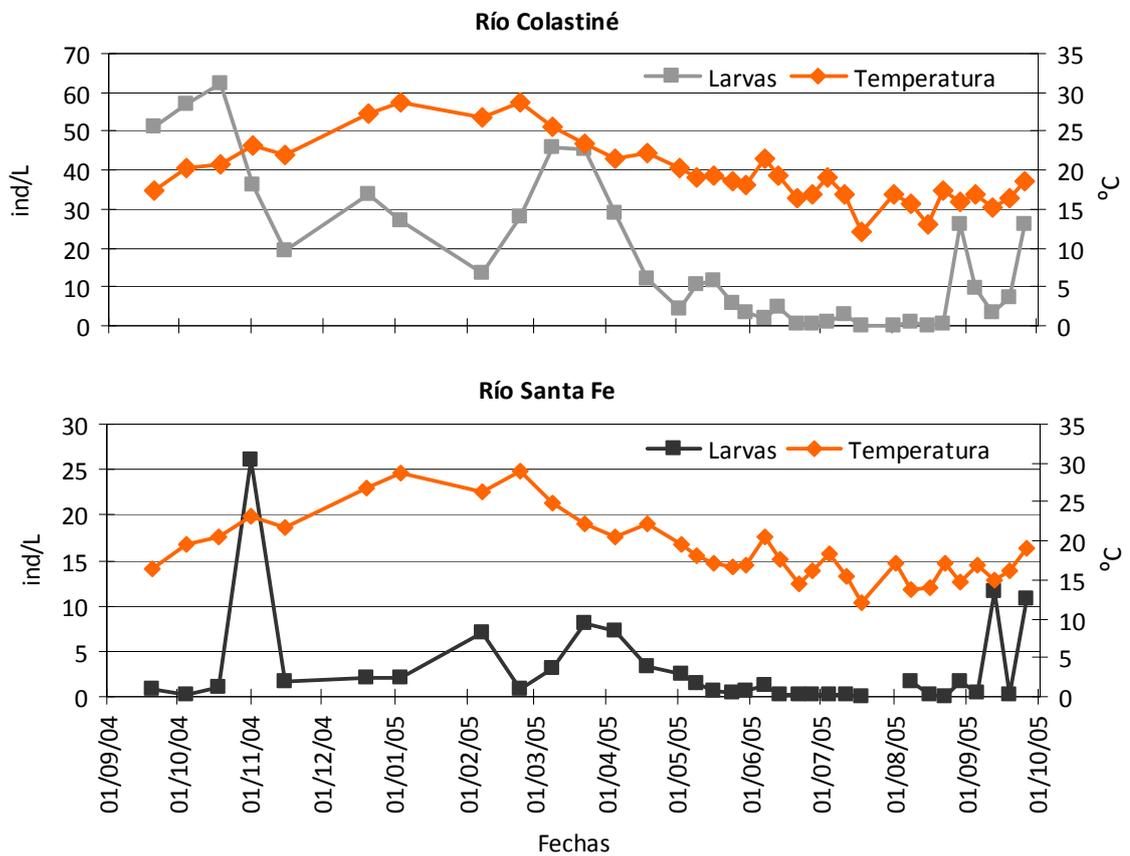


Figura 1.34. Diagrama de caja de las densidades de larvas de *L. fortunei* de los ríos Colastiné y Santa Fe durante el período 2004-2005. El rectángulo delimita el rango intercuartílico con la arista inferior ubicada en el primer cuartil y la arista superior en el tercer cuartil. La línea a través del rectángulo corresponde al segundo cuartil que es igual al percentil 50 o a la mediana. Las líneas o bigotes que se extienden de las aristas del rectángulo van hacia los valores extremos (valor mínimo y valor máximo). Estas son observaciones que se encuentran entre 0 y 1,5 veces el rango intercuartílico a partir de las aristas del rectángulo. Las observaciones que están más allá de las líneas reciben el nombre de valores alejados atípicos (círculos) y extremos (asteriscos).

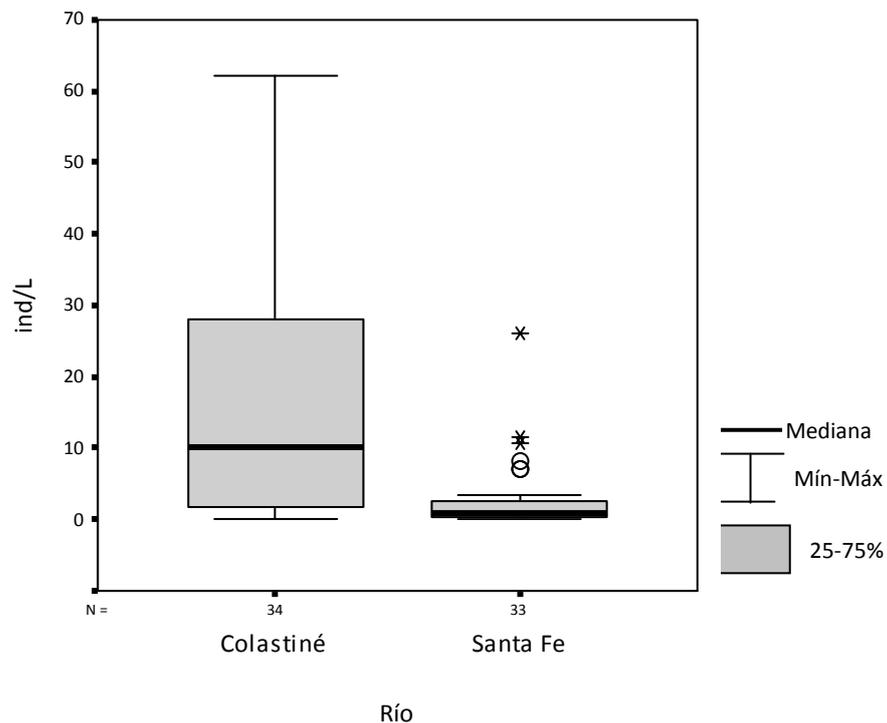
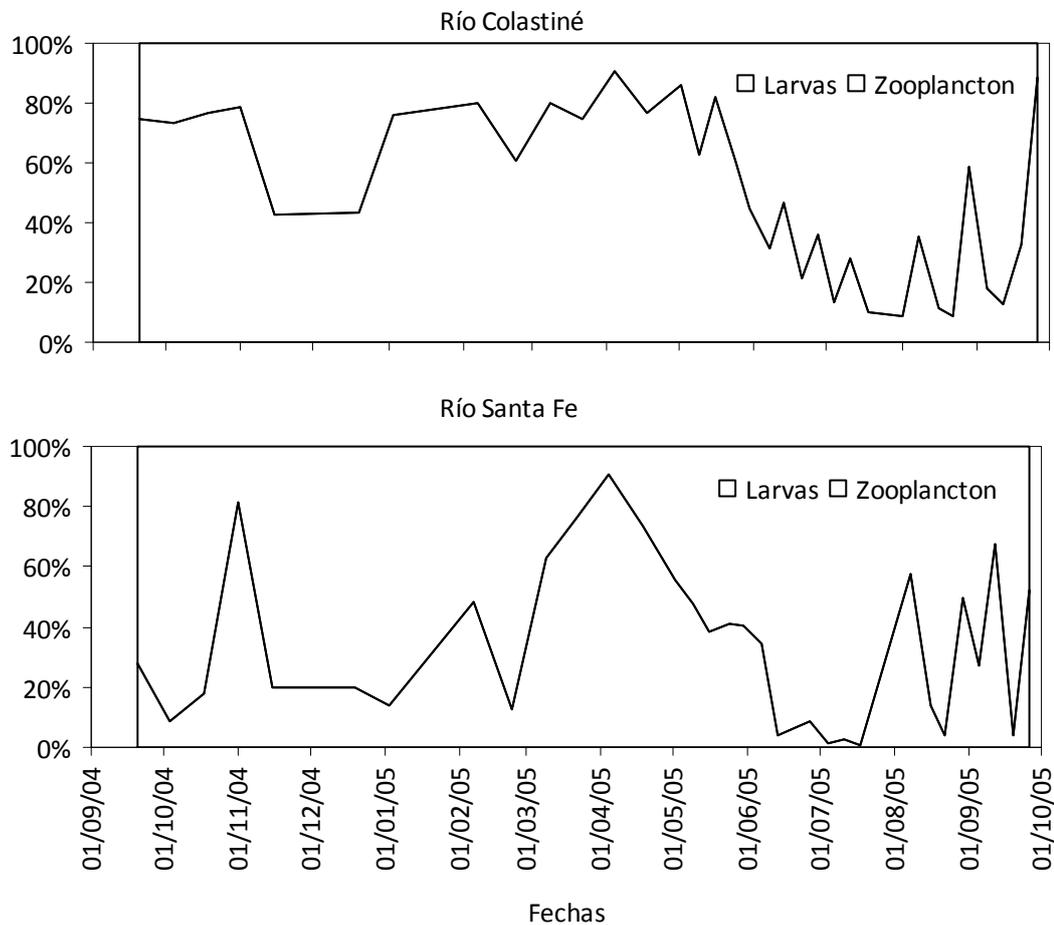


Tabla 1.16. Correlaciones (Pearson) entre los parámetros ambientales y la densidad de larvas de *Limnoperna fortunei* de los ríos Colastiné (RC) y Santa Fe (RSF) (**valores significativos al nivel 0,01; *valores significativos al nivel 0,05).

	RC	RSF
Nivel hidrométrico	0,046	0,044
Velocidad de la corriente	-0,162	0,348
Turbiedad	0,165	0,136
Conductividad	-0,105	0,081
pH	-0,129	0,312
Temperatura	0,662**	0,435*

Figura 1.35. Variaciones de la densidad relativa del zooplancton y de las larvas de *Limnoperna fortunei* en los ríos Colastiné y Santa Fe durante 2004-2005.



4.3. Comparación de los resultados entre el período de pre-invasión y el período de post-invasión del molusco

4.3.1. Parámetros ambientales

En el RSF en el periodo 1974-1975 el nivel hidrométrico del río Paraná tuvo un rango de variación de 2,33 m, mientras que en 2004-2005 de 2,94 m. En el RC, en el período 71-73 el nivel hidrométrico tuvo un rango de variación de 4,66 m (debido a bajantes pronunciadas a fines de 1971), y en 1981-1983, 2,32 m. Si bien la cantidad de días que abarcó cada período hidrológico estudiado no fue la misma y las amplitudes registradas tampoco lo fueron, en general las variaciones del nivel hidrométrico respondieron al ciclo tipo, con creciente durante los seis primeros meses del año con alturas máximas en marzo-abril y alturas mínimas en agosto-septiembre.

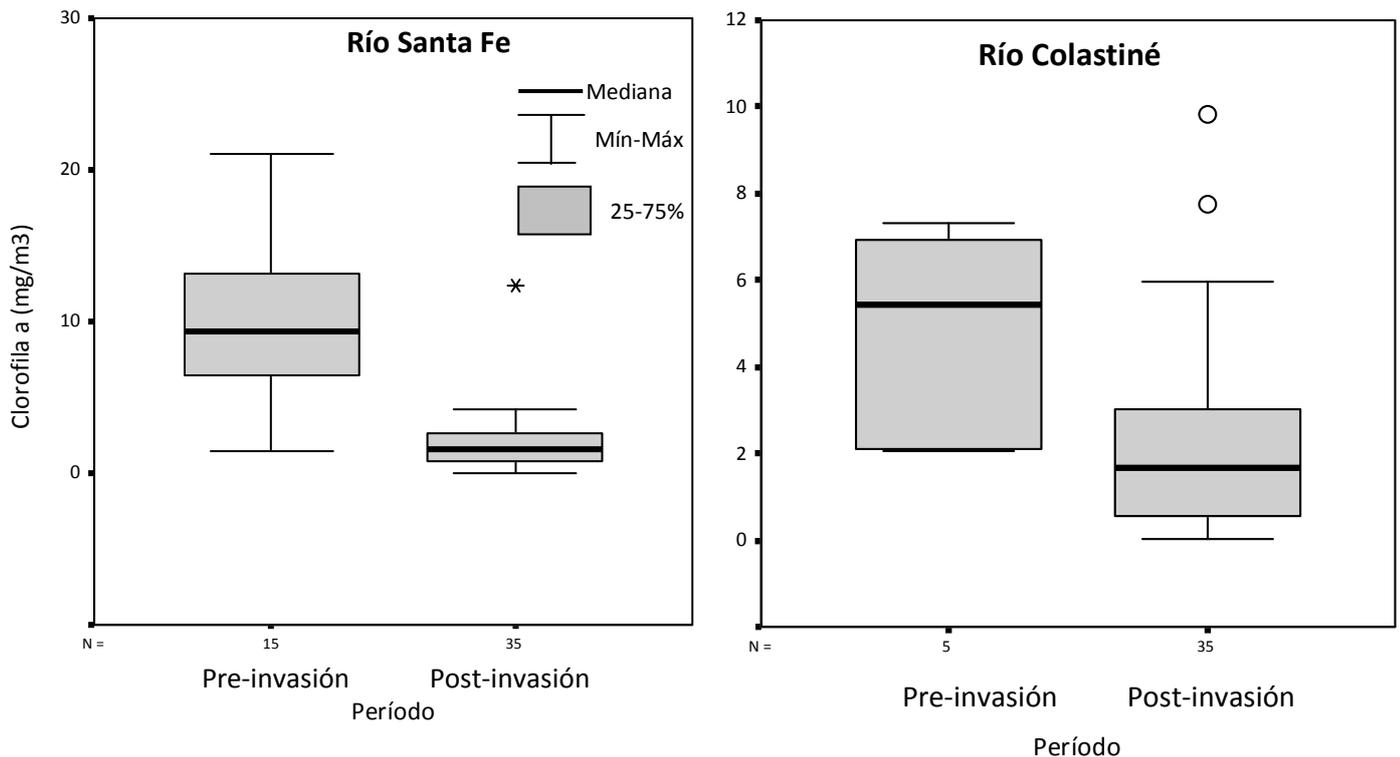
En ambos ríos la velocidad de la corriente fue similar en los períodos pre y post-invasión analizados. En el RC la conductividad media fue levemente mayor en 2004-2005, aunque los máximos fueron registrados en 1971-1973. El pH presentó mayores variaciones en la post-invasión, pero las medias para ambos períodos y ríos fueron muy semejantes. En el RSF las temperaturas medias fueron muy próximas entre sí, mientras que en el Colastiné fueron levemente superiores en el período de preinvasión. En síntesis, el nivel hidrométrico y muchos de los factores físicos no difirieron de manera importante entre los períodos de pre y post-invasión analizados (Tablas 1.17).

Tabla 1.17. Valores promedios de los parámetros ambientales registrados en los ríos Colastiné (RC) y Santa Fe (RSF) durante los períodos de pre y post-invasión de *L. fortunei*.

	Río Colastiné			Río Santa Fe	
	1971-1972	1981-1982	2004-2005	1974-1975	2004-2005
Nivel Hidrométrico (m)	2,5	2,8	2,8	2,8	2,8
Velocidad de la corriente (m/s)		0,8	0,9	0,6	0,5
Conductividad ($\mu\text{S}/\text{cm}$)	83,4		88,3		142,8
pH	7,1	7,2	7,5	7,3	7,3
Temperatura ($^{\circ}\text{C}$)	23,7	22,2	19,9	19,1	18,6
Clorofila- <i>a</i> (mg/m^3)	4,7		2,2	9,6	1,9
Fosfatos (mg/L)				0,1	1,0
Nitratos (mg/L)				0,6	1,4

Por otro lado, algunas variables, como la concentración de clorofila-*a* y nutrientes, sí difirieron entre ambos períodos (Tabla 1.17). En ambos ríos durante la pre-invasión los mínimos de clorofila-*a* registrados fueron mayores a $1,5 \text{ mg}/\text{m}^3$, mientras que durante 2004-2005 fueron menores a $0,1 \text{ mg}/\text{m}^3$. Las máximas alcanzadas en el RSF durante 1971-1972 ($20 \text{ mg}/\text{m}^3$) fueron casi el doble de las alcanzadas durante el período 2004-2005 (Tabla 1.9 y Figuras 1.9, 1.25 y 1.36). En ambos ríos, durante el período de pre-invasión se observa una mayor variabilidad y valores más altos de la concentración de clorofila (Figura 1.36). Durante 2004-2005 en ambos ríos la mitad de las mediciones no superó $1,6 \text{ mg}/\text{m}^3$, mientras que durante la pre-invasión los mismos valores fueron de $5,4$ (RC) y $9,4 \text{ mg}/\text{m}^3$ (RSF). Los valores promedios durante la post-invasión fueron significativamente menores a los registrados en la pre-invasión de *L. fortunei* (RSF: $T= 6,95$, $p < 0,01$; RC: $T= 2,32$, $p= 0,02$) (Tabla 1.17).

Figura 1.36. Diagrama de caja para los valores de clorofila *a* de los ríos Colastiné y Santa Fe durante la pre y post-invasión del molusco. El rectángulo delimita el rango intercuartílico con la arista inferior ubicada en el primer cuartil y la arista superior en el tercer cuartil. La línea a través del rectángulo corresponde al segundo cuartil que es igual al percentil 50 o a la mediana. Las líneas o bigotes que se extienden de las aristas del rectángulo van hacia los valores extremos (valor mínimo y valor máximo). Estas son observaciones que se encuentran entre cero y 1.5 veces el rango intercuartílico a partir de las aristas del rectángulo. Las observaciones que están más allá de las líneas reciben el nombre de valores alejados atípicos (círculos) y extremos (asteriscos).

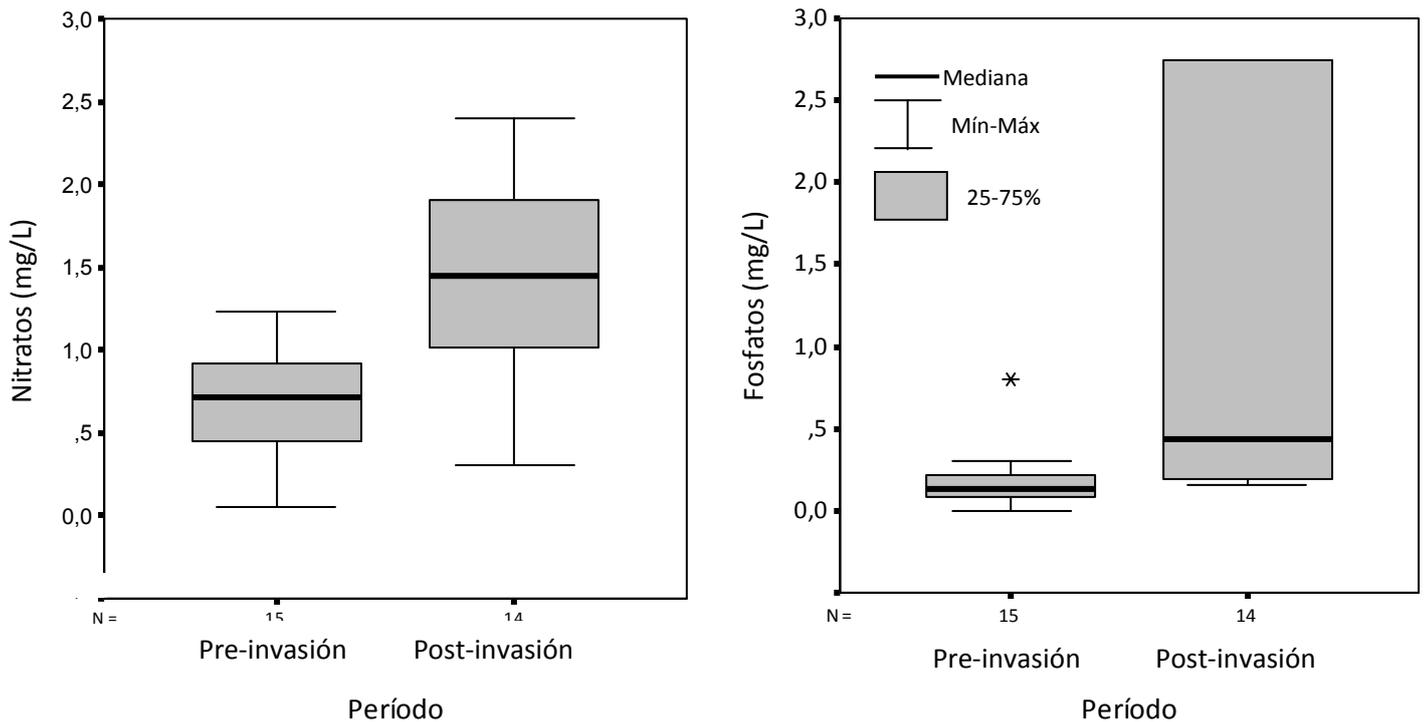


Con respecto a las asociaciones de la clorofila con los parámetros ambientales, en el río Santa Fe durante el período de preinvasión se encontró una asociación lineal significativa con el nivel hidrométrico ($r = -0,510$, $p = 0,04$), y Perotti de Jorda (1981) encontró una asociación similar con el caudal ($r = -0,540$; $p < 0,05$); es decir que los niveles más altos de clorofila-*a* estuvieron asociados con períodos de caudales bajos, y por lo tanto con los menores niveles hidrométricos del período estudiado. Durante la post-invasión el RSF no mostró el mismo comportamiento. En el RC durante la pre-invasión la clorofila se correlacionó únicamente con la transparencia (sin embargo, debe tenerse en cuenta que se contó con solamente 5 datos de clorofila). En 2004-2005, este parámetro tuvo una relación inversa con la turbiedad y el nivel hidrométrico.

Durante la pre-invasión los valores medios de nitratos y fosfatos del RSF fueron

significativamente menores a los observados durante 2004-2005 (nitratos: $T= 3,65$, $p< 0,01$; fosfatos: $T= 3,07$, $p< 0,01$) (Tabla 1.17). Los mínimos y máximos registrados en años previos a la invasión no superaron los 0,1 y 1,5 mg/L, respectivamente, mientras que en años posteriores los mínimos estuvieron por encima de 0,15 y los máximos alcanzaron (nitratos) o superaron (fosfatos) los 2,5 mg/L (Figura 1.37).

Figura 1.37. Diagrama de caja para los valores de la concentración de nutrientes en el río Santa Fe durante períodos previos y posteriores a la invasión del molusco. El rectángulo delimita el rango intercuartílico con la arista inferior ubicada en el primer cuartil y la arista superior en el tercer cuartil. La línea a través del rectángulo corresponde al segundo cuartil que es igual al percentil 50 o a la mediana. Las líneas o bigotes que se extienden de las aristas del rectángulo van hacia los valores extremos (valor mínimo y valor máximo). Estas son observaciones que se encuentran entre cero y 1.5 veces el rango intercuartílico a partir de las aristas del rectángulo. Las observaciones que están más allá de las líneas reciben el nombre de valores alejados atípicos (círculos) y extremos (asteriscos).

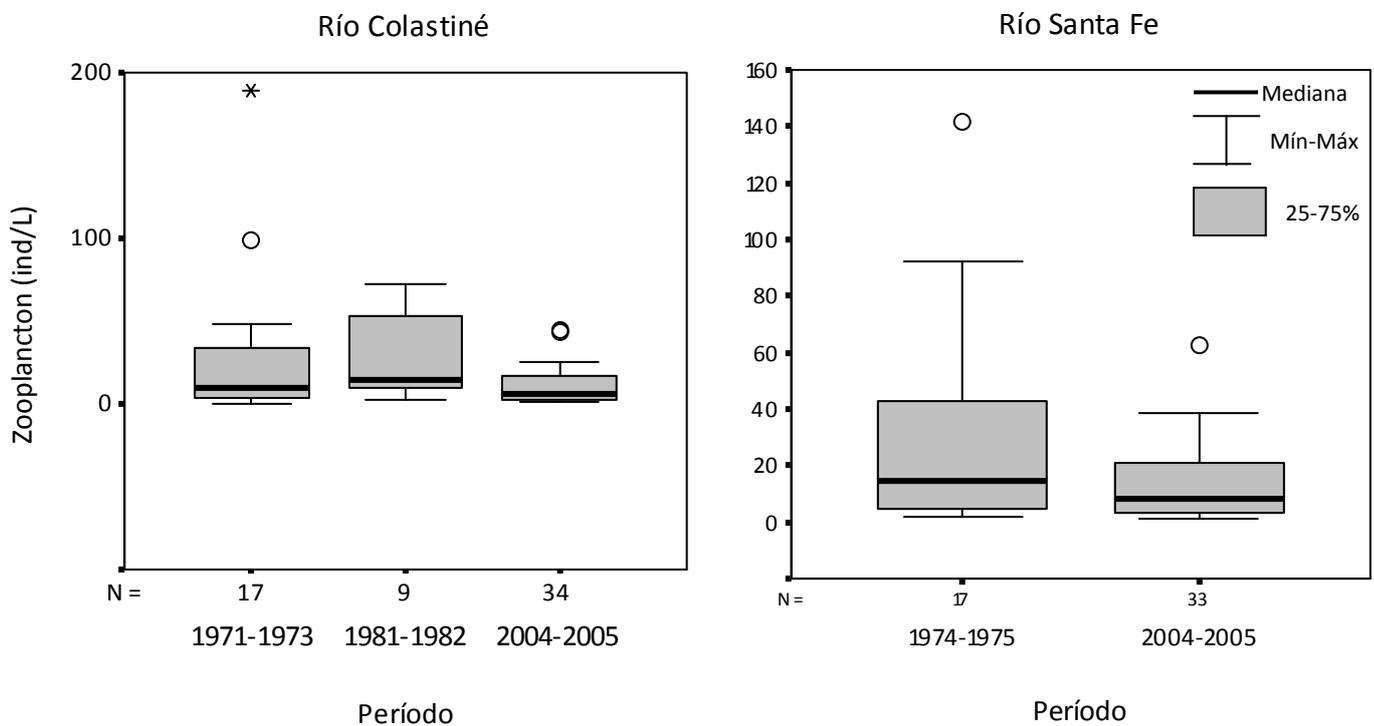


4.3.2. Zooplancton

Las densidades del zooplancton observadas durante la pre y post-invasión fueron diferentes. Tanto los valores medios como los máximos registrados en los años previos a la invasión de *L. fortunei* fueron mayores (más del doble) que los de la post-invasión (Tabla 1.18). En ambos ríos el rango de variación de los datos fue más estrecho para el período de

post-invasión que en los años de pre-invasión (Figura 1.38).

Figura 1.38. Diagrama de caja de la densidad del zooplancton en los ríos Colastiné y Santa Fe durante períodos previos y posteriores a la invasión del molusco. El rectángulo delimita el rango intercuartílico con la arista inferior ubicada en el primer cuartil y la arista superior en el tercer cuartil. La línea a través del rectángulo corresponde al segundo cuartil que es igual al percentil 50 o a la mediana. Las líneas o bigotes que se extienden de las aristas del rectángulo van hacia los valores extremos (valor mínimo y valor máximo). Estas son observaciones que se encuentran entre cero y 1.5 veces el rango intercuartílico a partir de las aristas del rectángulo. Las observaciones que están más allá de las líneas reciben el nombre de valores alejados atípicos (círculos) y extremos (asteriscos).



Entre los grupos del zooplancton, en ambos ríos y períodos comparados Rotifera fue el más importante numéricamente, sin embargo las densidades alcanzadas en uno y otro período de invasión fueron muy diferentes a tal punto que la comparación de medias resultó ser significativamente mayor en los períodos previos a *L. fortunei* (RC: $p=0,04$; RSF: $p<0,01$). También la proporción representada por este grupo en el zooplancton total fue mayor en años previos (por encima del 60-70% del zooplancton) que en años posteriores a la invasión del molusco (por encima del 40-45%) (Figuras 1.16 y 1.28)

Con respecto a los otros grupos no se registraron diferencias importantes entre las densidades entre ambos períodos (Tabla 1.18)

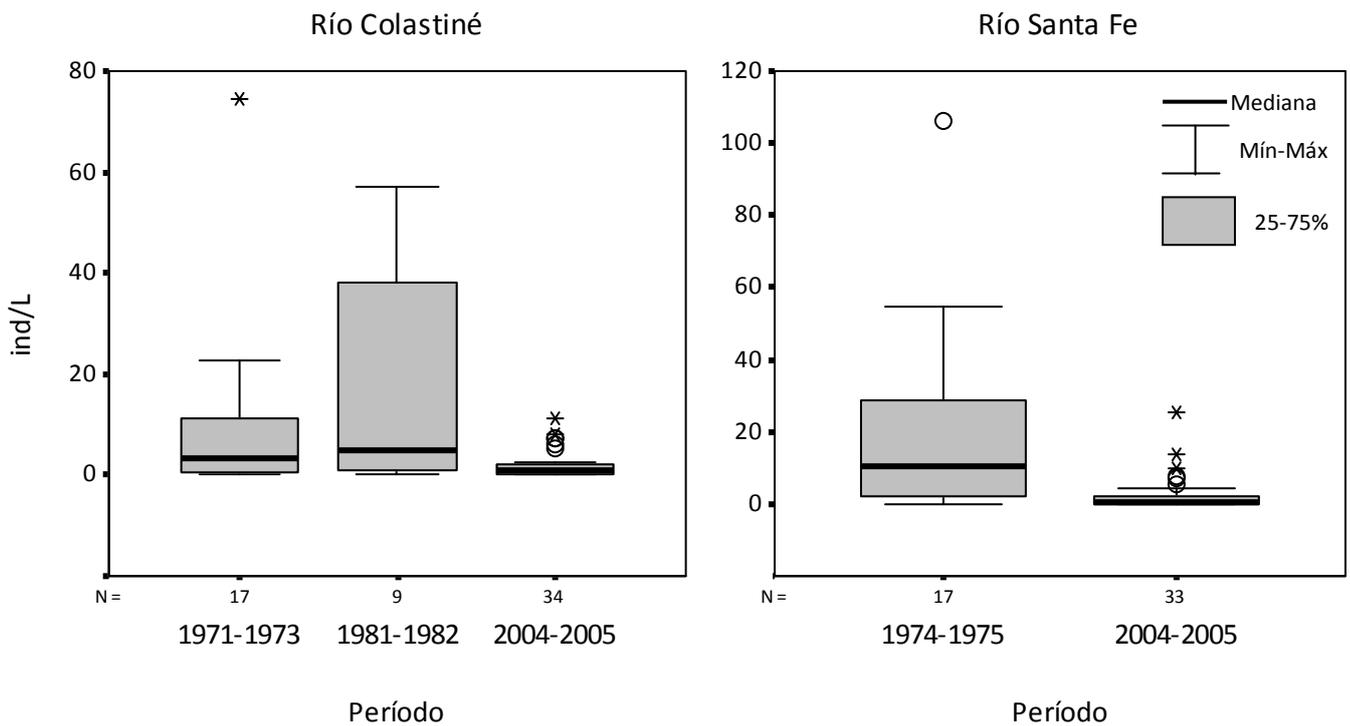
Tabla 1.18. Densidades (ind/L) y proporciones (Prop. %) del zooplancton registradas en el río Colastiné y Santa Fe durante los períodos de pre y post-invasión.

		RC			RSF	
		1971-1972	1981-1982	2004-2005	1974-1975	2004-2005
Zooplancton	Media	31,3	28,9	10,7	33,9	13,5
	Máximo	188,7	72,5	44,6	141,9	62,3
	Aguas altas	19,2	10,7	16,2	14,3	14,5
	Aguas bajas	44,9	50,6	12,7	46,2	18,7
Rotifera	Media	27,2	24,9	8,5	30,9	9,5
	Máximo	166,4	69,2	42,4	140,5	56,7
	Prop. del zooplancton (%)	≥60	≥60	≥45	≥70	≥40
<i>Keratella</i> spp	Media	9,8	18,7	1,9	19,8	2,2
	Máximo	74,4	57,0	11,2	106,0	13,6
	Prop. de Rotifera (%)	36	75	23	59	23
Cladocera	Media	2,0	1,4	0,4	0,7	0,7
Copepoda	Media	2,0	2,7	1,7	2,2	3,2

La importancia relativa de *Keratella*, el género de rotíferos más numeroso, fue mayor en períodos previos a la invasión (≥36% de los rotíferos), que durante la post-invasión (≤23%) (Figuras 1.18, 1.30 y 1.39). Se observaron grandes diferencias en la variabilidad de las densidades de *Keratella* para los dos ríos durante ambos períodos. En la pre-invasión, en ambos ríos, el 50% de los datos alcanza cerca de los 40 ind/L, mientras que en el período 2004-2005 la mitad de los valores estuvo por debajo de los 5 ind/L, y ni siquiera los valores extremos superan los 40 ind/L (Figura 1.39). Estas diferencias fueron significativas entre ambos períodos en ambos ríos ($p < 0,01$) (Tabla 1.18).

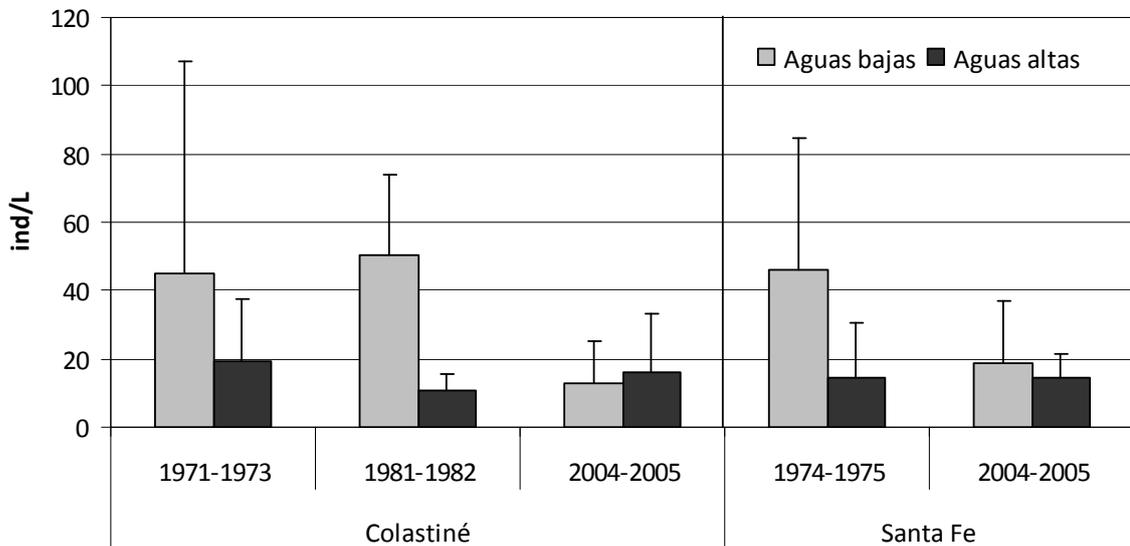
En años previos a la invasión las densidades de los rotíferos (grupo dominante) se correlacionaron significativamente con el nivel hidrométrico (RC, RSF), la velocidad de la corriente (RSF) y la transparencia (RC1). Al considerar el efecto de las variables ambientales en su conjunto, la correlación fue significativa para el RC2, donde el nivel hidrométrico fue el factor que más estrechamente se asoció con la variación del zooplancton. En años de post-invasión la variación de los rotíferos únicamente se correlacionó con la conductividad en el RSF, y en el RC al considerar el efecto del nivel hidrométrico y la temperatura juntos, la correlación fue muy baja.

Figura 1.39. Diagrama de caja de la densidad del género *Keratella* en los ríos Colastiné y Santa Fe durante períodos previos y posteriores a la invasión del molusco. El rectángulo delimita el rango intercuartílico con la arista inferior ubicada en el primer cuartil y la arista superior en el tercer cuartil. La línea a través del rectángulo corresponde al segundo cuartil que es igual al percentil 50 o a la mediana. Las líneas o bigotes que se extienden de las aristas del rectángulo van hacia los valores extremos (valor mínimo y valor máximo). Estas son observaciones que se encuentran entre cero y 1.5 veces el rango intercuartílico a partir de las aristas del rectángulo. Las observaciones que están más allá de las líneas reciben el nombre de valores alejados atípicos (círculos) y extremos (asteriscos).



La Figura 1.40 muestra las densidades medias del zooplancton registradas en aguas bajas y en aguas altas durante los períodos estudiados. Durante la pre-invasión, en ambos ríos, las densidades del zooplancton fueron menos de la mitad en aguas altas (21 al 43%) que en aguas bajas, mientras que en la post-invasión este patrón no se registró, debido a que las densidades fueron muy próximas entre ambos niveles de agua, incluso en el RC las aguas altas presentaron mayores valores. Durante la pre-invasión, las densidades medias del zooplancton en aguas bajas fueron más del doble que en la post-invasión (Tabla 1.18).

Figura 1.40. Densidades promedio (ind/L) del zooplancton registradas en aguas bajas y aguas altas de los ríos Colastiné y Santa Fe durante los períodos estudiados.



Análisis de componentes principales (ACP)

La Figura 1.41 muestra la ordenación de las fechas de muestreo de ambos ríos antes y después de la invasión de *L. fortunei* en función de las densidades de las especies. Los tres primeros ejes de ordenación explican el 56,1% de la variabilidad de los datos, correspondiendo el 31,6% al primer eje (autovalor: 0,38) y el 15,0% al segundo eje (autovalor: 0,18). Las variables *Keratella cochlearis*, *K. americana*, *K. tropica*, *Brachionus caudatus* son las que más pesan sobre la región positiva del eje I. El eje II es explicado principalmente por *Synchaeta* sp.

Las fechas de muestreos, unidades de observación representadas por triángulos, quedaron discriminadas en tres grupos determinados principalmente por las densidades de *Synchaeta* y de las especies de *Keratella*. El primer grupo, asociado al lado positivo del eje I, está compuesto por la mayoría de las muestras de la pre-invasión, caracterizado por las altas densidades de las especies de *Keratella*. El segundo grupo, en la región positiva del eje II, representado por algunas de las muestras de la post-invasión, está asociado a altas densidades de *Synchaeta*. El tercer grupo está constituido por muestras de ambos períodos con densidades de *Keratella* y *Synchaeta* muy bajas o nulas.

5. Discusión

Las larvas de *Limnoperna fortunei* como componentes del plancton

A diferencia de los bivalvos nativos, cuyas larvas son parásitas de peces (Hyriidae y Mycetopodidae), o incubadas por la madre hasta su liberación en forma de juveniles (Sphaeriidae y Corbiculidae), el mejillón dorado tiene larvas planctónicas de vida libre cuyo desarrollo varía entre 11 y 20 días dependiendo de la temperatura (Cataldo *et al.* 2005a).

Se han realizado monitoreos de la variación de la densidad de larvas de *L. fortunei* en 9 sitios de la cuenca del Plata, de los cuales tres corresponden a embalses y el resto a ríos. La Tabla 1.19 sintetiza esta información ilustrando algunas diferencias importantes. El río Iguazú, el río Paraná en su tramo superior y los embalses de Salto Grande e Itaipú en el 2002-2003 fueron los que registraron las menores densidades medias y máximas. En el Paraná Inferior, en los ríos Paraná de las Palmas, Carapachay y en el embalse de Río Tercero, las densidades medias fueron muy semejantes. En el estuario del Río de la Plata la media fue menor pero con máximos superiores. En la zona del Paraná Medio los valores alcanzados para el río Santa Fe durante 2004-2005 fueron muy similares a los registrados para este mismo río durante 1999-2000. El Colastiné es sin duda el sitio que alcanzó las mayores densidades registradas hasta el momento para ambientes de la cuenca del Plata.

En el análisis comparativo de 6 de los 9 sitios detallados en la Tabla 1.19 (Río de La Plata, río Paraná de las Palmas, embalse Itaipú 2002-2003, río Carapachay, embalse de Salto grande y embalse de Río Tercero), Boltovskoy *et al.* (2009b) plantean que el principal factor causante de las bajas densidades de larvas de *L. fortunei* en algunos de estos ambientes (Embalse de Salto Grande, embalse de Itaipu 2002-2003) sería probablemente el menor tamaño de la población de los adultos reproductivos, es decir la menor área colonizada, debido a que los muestreos en estos ambientes fueron realizados poco tiempo después de las invasiones respectivas (año 2000 para ambos embalses). El mismo efecto se observa en los resultados de Pestana (2006) y Pestana *et al.* (2008), donde las densidades en 2005 son superiores a las de de 2002-2003 en el embalse Itaipú, aunque comparativamente bajas, al igual que las de los otros estudios realizados en el Paraná Superior y el río Iguazú. Los datos del presente estudio fueron colectados 10 años después del primer registro del molusco en

el área, lo que implica un período de expansión y colonización suficiente para generar poblaciones de adultos muy importantes.

Tabla 1.19. Datos de densidad de larvas de *Limnoperna fortunei*, registrados en diferentes ambientes de la cuenca del Plata. N: número de muestras; DM: densidad media, SD: sin datos.

Ambiente	Período de muestreo	N	DM (ind/m ³)	Máximo (ind/m ³)	Correlación temperatura - larvas	Meses del año con larvas presentes	Referencias
Río de la Plata	08/97 -12/98	63	4.835	33.706	0,87 (p<0,001)	11,2	Cataldo & Boltovskoy 2000
Río Paraná de las Palmas (Paraná Inferior)	09/97 - 01/99	68	7.459	26.368	0,78 (p< 0,001)	12	Cataldo & Boltovskoy 2000
Río Carapachay (Paraná Inferior)	12/02 - 06/04	12	6.895	26.000	0,66 (p<0,001)	12	Sylvester <i>et al.</i> 2007a
Río Santa Fe (Paraná Medio)	12/99 - 12/00	11	SD	28.000	SD	12	Ezcurra de Drago <i>et al.</i> 2006
Río Santa Fe (Paraná Medio)	09/04 - 09/05	33	2.980	26.140	0,43 (p=0,012)	12	el presente trabajo
Río Colastiné (Paraná Medio)	09/04 - 09/05	34	17.160	62.250	0,63 (p<0,001)	12	el presente trabajo
Embalse de Itaipú (Paraná Superior)	03/02 - 04/03	262	450	4.747	0,57 (p<0,001)	12	Boltovskoy & Cataldo 2003
Embalse de Itaipú (Paraná Superior)	01/05 - 12/05	11	2.755	17.400	SD	12	Pestana 2006
Paraná Superior (aguas arriba del Embalse Itaipú)	01/05 - 02/06	12	1.115	2.999	SD	12	Pestana 2006, Pestana <i>et al.</i> 2008
Río Iguazú	01/05 - 02/06	12	50	218	SD	12	Pestana 2006, Pestana <i>et al.</i> 2008
Embalse de Salto Grande (Río Uruguay)	06/04 - 04/06	95	869	11.520	0,49 (p<0,001)	10,4	Boltovskoy <i>et al.</i> 2009b
Embalse Río Tercero	03/05 - 03/06	50	4.168	32.000	0,70 (p<0,001)	9,6	Boltovskoy <i>et al.</i> 2009b

Por otro lado, de la comparación también surgen algunas semejanzas. A excepción del Río de la Plata y de los embalses de Río Tercero y Salto Grande, en todos los estudios (incluyendo este trabajo, Colastiné y Santa Fe 2004-2005) fueron registradas larvas a lo largo de todo el año pero con abundancias altas desde la primavera al otoño. En todos los sitios las variaciones de la densidad de larvas estuvieron asociadas a las variaciones de la temperatura del agua registrándose los mayores valores en estaciones de temperaturas altas y los menores durante temperaturas bajas (Tabla 1.19). La distribución estacional de la abundancia de larvas refleja la actividad reproductiva del molusco, cuya relajación reproductiva ocurre en invierno en coincidencia con las menores temperaturas del agua, luego de un largo período de activo desove (Boltovskoy *et al.* 2009b).

Cataldo *et al.* (2005a) sugieren que se puede hacer un cálculo de la distancia a la cual se encuentran las poblaciones de los moluscos productores de las larvas registradas en un determinado punto teniendo en cuenta los tiempos de desarrollo de los estadios larvales, la velocidad de la corriente y la temperatura del agua. Estos autores plantean que desde el momento de la fecundación las larvas de *L. fortunei* tardan en alcanzar el último estadio de desarrollo larval (larva plantígrada) aproximadamente 20 días en otoño y primavera, cuando la temperatura del agua está por debajo de 20°C, y 10 días en verano, cuando la temperatura se encuentra por encima de los 25°C. Considerando las velocidades promedio alcanzadas en 2004-2005 para el río Colastiné (0,9 m/s) y para el Santa Fe (0,5 m/s), se puede hipotetizar que las poblaciones de adultos reproductivos se encuentran hasta 1555 km aguas arriba en el río Colastiné, y 864 km en el Santa Fe durante la primavera y el otoño, y durante el verano a 778 y 432 km aguas arriba en el Colastiné y Santa Fe, respectivamente. Como lo señalan varios autores (Cataldo *et al.* 2005a, Darrigran & Damborenea 2006, Ezcurra de Drago *et al.* 2006), este tipo de análisis es importante para la evaluación del origen de las larvas que ingresan a las instalaciones industriales, plantas de energía y potabilizadoras, asentándose en su interior e interfiriendo con el flujo de agua. En el área del Paraná medio estudiada, sobre las márgenes de los ríos Colastiné y Santa Fe y cercanos a los puntos de muestreo, se encuentran el puerto de la ciudad homónima, desagües pluviales, industrias (cervecera, papelera, arenera) y plantas de procesamiento (potabilizadoras, cloacales), por lo que el monitoreo de las larvas resulta una información importante para señalar los períodos en los cuales estas instalaciones son particularmente vulnerables al *biofouling* ocasionado por los moluscos.

En algunos períodos del año, cuando las temperaturas del agua son elevadas, las larvas son un componente dominante del zooplancton ya que constituyen valores cercanos o superiores al 40% del zooplancton en el río Santa Fe, y más del 60% en el Colastiné. Esto sugiere que las larvas de *L. fortunei* podrían estar compitiendo con- o depredando sobre algunos pláncteres nativos. Se ha descrito el efecto negativo de los adultos sobre el fitoplancton, provocando grandes disminuciones de su biomasa debido a las altas tasas de filtrado del molusco (Sylvester *et al.* 2005, Cataldo *et al.* 2005b, Boltovskoy *et al.* 2009a), pero aún se desconoce la alimentación de las larvas. Las observaciones realizadas por Ezcurra de Drago *et al.* (2006) describen un pasaje gradual de la larva trocósfera al estadio veliger, acompañado de una transición también gradual de una alimentación lecitotrófica a una planctotrófica. Una vez que la larva se ha desarrollado por completo la alimentación es planctotrófica al igual que en el adulto. En los estudios experimentales de Cataldo *et al.* (2005b), las larvas fueron mantenidas en condiciones de laboratorio alimentándolas, a partir del estadio veliger tipo D, con cultivos de *Chlorella* sp. Las altas densidades de larvas en los cauces estudiados sugieren que el impacto potencial sobre el seston puede ser significativo. Es probable que las larvas compitan con el zooplancton nativo por el recurso trófico, que en estos ambientes es principalmente materia orgánica particulada. El zooplancton en estos ambientes es principalmente detritívoro, siendo capaz de seleccionar químicamente su alimento entre partículas orgánicas e inorgánicas (DeMott 1986, Pace *et al.* 1992) debido a que su consumo de diatomeas, fitopláncteres dominantes en medio lóticos, es muy bajo por el gran tamaño de estas algas. Ninguno de estos mecanismos se han descrito hasta la fecha para el mejillón dorado, aunque sí existe información comparativa de interés referida a la alimentación de las larvas de *Dreissena polymorpha*. El rango de tallas sobre el cual las larvas de *D. polymorpha* pueden alimentarse oscila entre 1 y 4 μm , siendo potenciales presas las bacterias, algas verde-azules, pequeñas algas verdes y muy pequeñas partículas de detrito (Sprung 1993). Si bien, por su menor tamaño las tasas de filtrado de las larvas son muy inferiores a las de adultos, las larvas seleccionan positivamente al fitoplancton sobre los detritos (Dionisio Pires *et al.* 2004). En algunos casos, cuando sus densidades son altas, estas tasas de clareado pueden afectar hasta el 20% de la columna de agua por día (por ejemplo, en el lago Erie, MacIsaac *et al.* 1992). Estudios de isótopos estables de la estructura trófica en la zona de transición del estuario del río St Lawrence, donde las larvas de *Dreissena* son el principal componente del zooplancton (52 al 90%) durante el verano, indican que las larvas

poseen un amplia omnivoría (bacterias de vida libre, fitoplancton y carbono orgánico disuelto), y su dieta no se superpone con la del principal componente del zooplancton de este río, el cladóceros *Bosmina longirostris*, ya que el microcrustáceo depreda sobre partículas más grandes, semejantes a las que consume el molusco adulto. Por otro lado, si bien comparte su espectro de tallas de la dieta con el rotífero *Keratella*, no hay un solapamiento de las dietas (Banard *et al.* 2006). Sin embargo, la extrapolación de estos resultados a ambientes dominados por rotíferos necesita validación.

Por otro lado, las larvas de *L. fortunei* son una fuente de alimento importante para otros organismos del sistema, en particular los peces en sus estadíos larvales. Paolucci *et al.* (2007) observaron que al menos 11 especies nativas de peces, entre las cuales se destaca *Prochilodus lineatus* (Sábalo), la especie local más abundante (Rossi *et al.* 2007), se alimentan de larvas de *L. fortunei*. Las larvas velígeras son consumidas preferentemente durante los primeros estadios de desarrollo de los peces, etapa en la que son seleccionadas positivamente sobre los otros tipos de presas (rotíferos, cladóceros y copépodos) (Rossi 1989, 1992, 2001, Rossi *et al.* 2007), llegando a constituir el 90% de la dieta en *P. lineatus* (Paolucci *et al.* 2009). Esta relación es potenciada por el hecho que los períodos de reproducción de *L. fortunei* y de los peces se superponen temporalmente.

Comparación entre los períodos de pre y post-invasión

Desde el punto de vista de las características ambientales en el presente estudio no se detectaron diferencias importantes entre los períodos de pre y post-invasión del molusco. Tal como se destacara más arriba, la velocidad de la corriente, conductividad, pH y temperatura fueron semejantes, y tampoco difirieron significativamente de los señalados en otros estudios realizados en ambientes lóticos del Paraná Medio (Perotti de Jorda 1981, ver revisión en Iriondo *et al.* 2007, capítulos 4, 6, 7, 9 y 10). En lo que respecta a los períodos hidrológicos analizados, no fueron todos de la misma duración y existieron algunas diferencias en cuanto a los máximos y mínimos alcanzados. Esto es lógico de esperar ya que en los ríos de llanura con régimen hidrosedimentológico complejo, no hay dos curvas de movimiento hidrométrico que se puedan superponer (Paoli en Neiff 1990). Como se mencionara anteriormente, las variaciones del nivel hidrométrico respondieron al ciclo tipo.

Cambios en el plancton luego de la introducción de *Limnoperna fortunei*

Zooplancton

De las 230 especies de rotíferos registradas para el Paraná Medio y su llanura aluvial, las mayores diversidades corresponden a los géneros *Brachionus*, *Lecane* y *Trichocerca*. Los numéricamente dominantes y de mayor persistencia temporal, por otro lado, son los géneros limnéticos *Keratella*, *Polyarthra*, *Filinia*, *Moina*, *Ceriodaphnia*, *Bosmina* y *Bosminopsis* (Paggi & José de Paggi 1990).

El zooplancton de los cauces secundarios analizados en el presente trabajo durante los cuatro períodos (1971-1972, 1974-1975, 1981-1982 y 2004-2005) presentó los típicos géneros limnéticos dominantes: *Keratella*, *Brachionus*, *Polyarthra*, *Synchaeta* (rotíferos), *Bosmina*, *Bosminopsis* y *Moina* (cladóceros), así como larvas de copépodos (José de Paggi 2004, José de Paggi & Paggi 2007). El zooplancton de los ríos de llanura se caracteriza por la presencia de organismos adaptados a resistir las condiciones más adversas de este tipo de ambientes. Estos organismos son estrategias tipo *r*, que por sus formas y pequeñas tallas se adaptan mejor a la mayor velocidad de corriente y al efecto negativo de las altas concentraciones de partículas suspendidas, pudiendo alimentarse y reproducirse en estas condiciones. En consecuencia, el zooplancton de los ambientes lóticos del Paraná Medio se caracteriza por la dominancia de rotíferos (sobre cladóceros y copépodos adultos), presentando una baja densidad de individuos con respecto a otros ambientes con mayor tiempo de residencia del agua (José de Paggi 1981, 1983, 1984, José de Paggi & Paggi 2007).

Si bien desde los años 60 hasta cerca de mediados de los 90 se realizaron numerosos estudios del zooplancton lótico del Paraná Medio (Tabla 1.20), luego de este período, el monitoreo de esta comunidad fue interrumpido (con excepción del período extraordinario de aguas altas de 1997-1998 analizado por José de Paggi & Paggi 2008). Es así que a partir del arribo de *Limnoperna fortunei* a esta sección del Paraná (probablemente alrededor de 1995-1996; Darrigran & Ezcurra de Drago 2000a), el zooplancton de estos ambientes no ha sido monitoreado. A pesar de este blanco importante en la información disponible, el presente estudio intenta contribuir a la interpretación de los posibles cambios ocurridos en el zooplancton de este sistema en años de post-invasión.

Tabla 1.20. Densidad del zooplancton registrada en el cauce principal del río Paraná Medio, cauces secundarios y tributarios de dicho tramo, desde inicios de los 70 hasta el actual estudio. DM: densidad promedio, S: desviación estándar, CV: coeficiente de Variación, AM: aguas medias, AA: aguas altas, AB: aguas bajas * Período de inundación extraordinario.

Río	Períodos de muestreo	DM	S	CV (%)	Rango	Referencia
Correntoso, El Cordobés, Valento, Santa Fe y Coronda	06/74 - 11/75	30 - 50			1 - 500	José de Paggi 1981
Correntoso	07/74 - 11/75	35,4		99		José de Paggi & Paggi 2008
	11/77 - 11/78	24,9		57		José de Paggi & Paggi 2008
	3/87 - 4/88	30,9		128		José de Paggi & Paggi 2008
	11/97 - 11/98 *	7,1		100		José de Paggi & Paggi 2008
San Jerónimo, San Javier, Santa Rosa y Coronda	12/81 AM	122,3		71	52,7 - 327,0	José de Paggi 1983
San Jerónimo, San Javier, Santa Rosa y Coronda	3/83 AA	15,2		45	7,3 - 25,0	José de Paggi 1988
Santa Fe - Coronda	09/93 AA	107,5	53,8			José de Paggi 1988
	12/93 AB	132,0	115,6			José de Paggi 1988
Río Colastiné	09/71 - 01/73	31,7	47,6	152	0,5 - 188,8	Paggi & José de Paggi 1974
Río Colastiné	03/81 - 01/82	28,9	27,3	94	1,8 - 72,5	José de Paggi, datos no publicados
Río Santa Fe	06/74 - 11/75	33,9	38,9	115	1,8 - 141,9	José de Paggi 1981
Río Colastiné	09/04 - 09/05	10,7	11,3	105	0,72 - 44,6	el presente trabajo
Río Santa Fe	09/04 - 09/06	13,51	13,3	99	1,4 - 62,3	el presente trabajo

La comparación entre los datos de 2004-2005 y los de años previos al ingreso del mejillón dorado indica que las densidades zooplanctónicas medias son muy diferentes, registrándose medias y máximos más bajos durante 2004-2005. La Tabla 1.20 resume información publicada hasta finales de los 90 de los estudios de densidad poblacional realizados para el zooplancton de cauces secundarios del Paraná Medio, así como los resultados de este trabajo. A excepción del período extraordinario de aguas altas de 1997-1998 y del período de aguas altas de 1983, todos los promedios anteriores al 2000 oscilan entre 25 y 132 ind/L; estos valores son hasta dos veces más altos que los de 2004-2005. Esto sugiere que en el lapso transcurrido desde la invasión del molusco se han producido cambios en la abundancia de los zoopláncteres. Estos cambios parecen haber afectado principalmente a los rotíferos, cuyas densidades mermaron significativamente (aproximadamente 70%) (Tabla 1.18).

Entre los rotíferos, el género *Keratella* es característico y dominante en ambientes limnéticos. Este género se caracteriza por su pequeño tamaño y la posesión de una gruesa lóriga. En el río Paraná y en sus ambientes lóticos asociados, así como en otros grandes ríos de Sudamérica, este taxón es uno de los más frecuentes y abundantes, tanto en cauces principales y secundarios como en tributarios (Saunders & Lewis 1988, Astiz & Alvarez 1998, Aoyagui & Bonecker 2004, Frutos *et al.* 2006,). De la evidencia disponible surge que en años posteriores a la invasión del molusco, *Keratella* presenta densidades medias significativamente menores que en años previos y su proporción en el zooplancton también descende (Tabla 1.18). Del análisis de ordenación realizado en este trabajo (Figura 1.14) surge que las especies de *Keratella*, tradicionalmente dominante en el Paraná Medio y cuerpos de agua asociados (José de Paggi 1976, 1980, 1981, 1983, 1984, José de Paggi & Paggi 2008, Paggi & José de Paggi 1974, 1990), son las que mayores diferencias pre vs. post-invasión exhiben.

Generalmente, en los ríos los factores que controlan la abundancia y distribución del zooplancton fluvial son principalmente las variables físicas (Pace *et al.* 1992, Thorp *et al.* 1994, Basu & Pick 1996, José de Paggi & Paggi 2007). En el Paraná, históricamente el nivel hidrométrico es el principal factor que determina el patrón temporal de distribución de la abundancia del zooplancton lótico, registrándose las menores densidades de organismos en aguas altas, mientras que las mayores ocurren en aguas bajas (José de Paggi 1981, 1983, 1985, 1988, José de Paggi & Paggi 2007, 2008, Paggi & José de Paggi 1990). Las correlaciones

inversas significativas observadas entre el nivel hidrométrico y los rotíferos (grupo dominante), así como la magnitud de las diferencias entre las densidades medias del zooplancton registradas en aguas bajas y en aguas altas (Figura 1.40) confirman este patrón en los ríos Colastiné y Santa Fe durante los períodos previos a la invasión del molusco. Si bien el efecto de la dilución debido al mayor volumen del río en períodos de aguas altas influye sobre estas comparaciones, aún corrigiendo las concentraciones del zooplancton en función de este parámetro, se observan mayores densidades en aguas bajas que en aguas altas (90 veces más en 1971-1973, 30 veces más en 1974-1975 y 7 veces más en 1981-1982) (Tabla 1.21).

En años posteriores no se observaron correlaciones significativas entre el nivel hidrométrico y las densidades del zooplancton. Las densidades promedio de organismos en aguas altas y bajas fueron muy semejantes (Figura 1.40), e incluso fueron ocasionalmente más altas en aguas altas (RC). Estas semejanzas también se registraron en los valores absolutos del zooplancton en función del volumen efectivo del río (Tabla 1.21).

Tabla 1.21 Datos de nivel hidrométrico, volumen de agua en un tramo de 1 km del río (A), densidad de organismos por unidad de volumen (B) y número absoluto de individuos (A x B), correspondientes a fechas de mayor y menor nivel hidrométrico para cada uno de los años de estudio y para cada río.

Río	Período	Fecha	Nivel Hidrométrico (m)	Volumen de agua en un tramo de 1 km del río (m ³ x 10 ⁴) (A)	Densidad (ind/m ³) (B)	Número absoluto de individuos x 10 ¹⁰ (A x B)
Colastiné	1971-1973	18/11/1971	0,6	154,3	188730	29,1
		19/03/1972	3,6	266,4	1220	0,3
	1981-1982	04/11/1981	2,0	207,5	52780	10,0
		20/03/1981	4,3	293,3	5380	1,5
	2004-2005	05/09/2005	1,7	193,8	43820	8,4
		23/02/2005	4,2	290,3	18180	5,2
Santa Fe	1974-1975	03/09/1974	2,3	373,9	57300	21,4
		27/01/1975	3,4	397,2	1800	0,7
	2004-2005	12/09/2005	2,0	358,3	14600	5,2
		23/02/2005	4,2	413,9	11900	4,9

Fitoplancton y disponibilidad de nutrientes

El fitoplancton del Paraná Medio y de los ambientes lóticos asociados a su valle de inundación es objeto de estudios desde los años '70 (García de Emiliani 1981, 1988, 1990, Perotti de Jorda 1980, 1981, 1985, Schiaffino 1977, 1981, ver revisión en Zolacar de Domitrovic *et al.* 2007). La mayor parte de estas investigaciones dieron a conocer la concentración del fitoplancton, las clases de algas más abundantes y las especies dominantes. Estos estudios indican que la variación temporal de la densidad del fitoplancton está regulada por la temperatura, la turbiedad y, principalmente, el régimen del agua. Es así que, los mayores valores de densidad del fitoplancton se registran durante aguas bajas y los menores durante aguas altas (García de Emiliani 1990). Sin embargo, en los resultados obtenidos para el río Santa Fe durante el período de post-invasión este comportamiento no se registró ya que no se encontró una asociación entre el nivel hidrométrico o el caudal y la clorofila, mientras que en años previos a la invasión del molusco esto había ocurrido (Perotti de Jorda 1981). En el caso del río Colastiné (2004-2005) estas relaciones se mantuvieron.

En el estudio anual comparativo realizado por Perotti de Jorda (1981) en cuatro cauces secundarios del Paraná Medio (Santa Fe, Coronda, Correntoso y El Cordobés), cercanos a la ciudad de Santa Fe, no se encontraron diferencias significativas entre cauces para la concentración de células y de clorofila-*a*. Para la clorofila las medias oscilaron entre 9,7 y 12,6 mg/m³. Estas concentraciones son mucho más altas que las observadas en el período post-invasión (2004-2005) en los ríos Colastiné y Santa Fe (2 mg/L). Estos contrastes confirman las diferencias estadísticamente significativas encontradas en este trabajo entre los períodos previos y posteriores a la invasión. Los estudios comparativos del cauce principal, cauces secundarios y tributarios muestran que los cauces secundarios presentan los mayores valores de biomasa fitoplanctónica promedio (Perotti de Jorda 1980, García de Emiliani & Anselmi de Manavella 1983, Perotti de Jorda 1985, García de Emiliani 1990). Sin embargo, los datos de 2004-2005 de los cauces secundarios Colastiné y Santa Fe son menores a los valores en cauces secundarios antes de la invasión, e inclusive semejantes o inferiores a los del cauce principal en años previos al ingreso del molusco: 6,6 mg /m³ en Esquina km 803; 8 mg /m³ en Paraná km 601 (García de Emiliani 1990); 2,4 a 6,8 mg/m³ con una media de 1,59 mg/m³ en el tramo Corrientes-Diamantes (Perotti de Jorda 1980), 5,4 a 9,8 mg/m³ tramo Goya-Diamante (Perotti de Jorda 1985).

Los ríos Santa Fe y Colastiné se encuentran en áreas de intensa actividad agrícola

ganadera y además son lindantes a asentamientos de poblaciones que han ido creciendo en el transcurso de los años (la ciudad de Santa Fe creció de 244.655 habitantes en 1970 a 369.589 en el año 2001, <http://www.santafe.gov.ar>). El aumento de la densidad de habitantes, de la agricultura y de la ganadería, del vertido de los municipios y de las industrias, sumado al ineficiente tratamiento de los efluentes, provoca un enriquecimiento con nutrientes de los sistemas acuáticos, lo que lleva al incremento de la biomasa algal y el aumento del proceso de eutrofización (OECD 1982, Harper 1992). El río Santa Fe mostró en los últimos años (2004-2005) un aumento en la concentración de nutrientes (más del doble) con respecto a los años '70 (Tabla 1.17), sin embargo esto parece no haber afectado a la biomasa algal ya que resultó significativamente menor (aproximadamente un 80%). Resultados similares con respecto a la densidad del fitoplancton y a la concentración de nutrientes fueron obtenidos para este mismo río (Santa Fe) y el río Coronda (otro cauce secundario de la región) durante los años 2005-2006, cuando los valores medios de clorofila fueron significativamente menores a los observados en años previos a la invasión del molusco (Devercelli & Peruchet 2008).

Efectos de *Dreissena polymorpha* en el Hemisferio Norte

Desde hace tres décadas en América del Norte y más de dos siglos en Europa se vienen estudiando los efectos de la invasión de *D. polymorpha* en ambientes dulceacuícolas. Las principales consecuencias observadas son las relacionadas con su filtración, ya que ejerce un fuerte impacto al disminuir las densidades del plancton, aumentar la transparencia del agua y la profundidad de la zona fótica, promoviendo de esta manera el crecimiento de macrófitas sumergidas y perifiton (Karatayev *et al.* 1997, Bowers & de Szalay 2007, Karatayev *et al.* 2007 a y b). Si bien inicialmente se supuso que el efecto de *D. polymorpha* sobre el zooplancton era indirecto debido a la competencia por un recurso trófico compartido (fitoplancton, bacterioplancton, detritos), más tarde se confirmó que los moluscos consumen zooplancton de hasta 400 micrones incluyendo rotíferos y algunos microcrustáceos de menor tamaño (Shevtsova *et al.* 1986, MacIsaac *et al.* 1991, 1995, Karatayev *et al.* 2007a). Estudios experimentales y de campo realizados en ambientes de Europa (río Spree, río Mouse, río Moselle, canal Kakhonovka) y de América del Norte (río

Hudson, río St. Lawrence, río Ohio, lago Erie) permitieron observar reducciones significativas en la abundancia del zooplancton (principalmente rotíferos) y en la concentración de clorofila-*a* por efectos del pastoreo de *D. polymorpha*, como así también disminuciones en el zooplancton de mayor tamaño pero por competencia trófica con el molusco (Grigorovich & Shevtsova 1995, Maclsaac *et al.* 1995, Basu & Pick 1997, Viroux 1997, Pace *et al.* 1998, Welker & Walz 1998, Jack & Thorp 2000, Descy *et al.* 2003).

Al igual que para *L. fortunei*, son pocas las investigaciones en las cuales se han podido comparar las diferencias en el plancton antes y después de la invasión de *D. polymorpha*. Una de las excepciones es el caso del lago Erie (Estados Unidos-Canadá) y del río Hudson (Estados Unidos). El primero fue invadido por el molusco cebra en 1986; las comparaciones de la densidad del zooplancton realizadas entre los períodos previos a la invasión (1971-1972) y los posteriores (1988-1993) muestran cambios importantes con una disminución de las densidades medias de entre 55 y 71 %, debida principalmente a la disminución aguda en las cantidades de rotíferos (dominados por *Keratella*, *Polyarthra* y *Synchaeta*; Maclsaac *et al.* 1995). En el caso del río Hudson (Pace *et al.* 1998, Strayer *et al.* 1999), se realizó un detallado estudio comparativo de la densidad del zooplancton desde 1988 hasta 1995 (*D. polymorpha* invadió el río en 91 y tuvo su mayor expansión en 1992). Luego de la introducción del molusco se observó una fuerte declinación del microzooplancton, representado por ciliados tintínidos, rotíferos (principalmente *Keratella*, *Polyarthra* y *Trichocerca*) y nauplios, mientras que la disminución del macrozooplancton (copépodos y cladóceros, principalmente *Bosmina*), fue menos clara. En ambos ambientes, también se observó una marcada disminución del fitoplancton (85-90%) (Caraco *et al.* 1997, Nicholls & Hopkins 1993, Smith *et al.* 1998), acompañado por un aumento de la transparencia (100% mayor; Holland 1993). Con respecto a la asociación del plancton con los parámetros ambientales, luego de la invasión del molusco cebra en el río Hudson no se encontró un patrón de variaciones temporales del zooplancton que se correlacione significativamente con el caudal, el nivel hidrométrico y la velocidad de la corriente, tal como había sucedido en años previos a la invasión (Pace *et al.* 1992, Pace *et al.* 1998). Del mismo modo, antes de la invasión también existía una fuerte relación inversa entre la biomasa del fitoplancton y el caudal, pero en años posteriores el fitoplancton no aumentó durante períodos de aguas bajas a pesar de las mejores condiciones físicas. El reciente análisis realizado por Strayer *et al.* (2008) demostró que en el río Hudson el caudal, el pastoreo de *D. polymorpha* y la interacción de ambos

factores, tienen fuertes efectos sobre las tramas tróficas, siendo el pastoreo el principal determinante de las poblaciones planctónicas. Así, durante el menor caudal los bivalvos podrían filtrar más agua por unidad de tiempo, por lo que los efectos de las interacciones bióticas aumentan durante los períodos de aguas bajas, incrementando la mortalidad del fitoplancton y zooplancton (Descy *et al.* 2003, Gosselain *et al.* 1998).

En un estudio longitudinal del río Rideau (Ontario, Canadá), luego de ser invadido por el mejillón cebra, se registraron bruscas disminuciones en la biomasa del fitoplancton y del zooplancton, a pesar de las condiciones de luz favorable y del incremento en nutrientes aportados por diferentes fuentes de descarga a lo largo de su recorrido. Esta merma abrupta en la densidad del plancton fue atribuida a la actividad de filtración de las altas densidades de mejillón cebra a partir del punto de inflexión. El efecto de la filtración del molusco fue tal que las densidades de plancton dejaron de responder a los pulsos de aguas altas-aguas bajas, como lo habían hecho hasta entonces (Basu & Pick 1997).

¿Es posible esperar en el zooplancton del Paraná Medio un impacto de *Limnoperna fortunei* semejante al ocurrido en el hemisferio norte debido a la invasión de *Dreissena polymorpha*?

Está ampliamente aceptado que en los grandes ríos los factores físicos son los que controlan la dinámica y estructura del plancton fluvial, mientras que los bióticos ocupan un papel secundario (Hynes 1970, Pace *et al.* 1992, Thorp *et al.* 1994, Basu & Pick 1996, Lair 2006). No obstante, en los últimos años, los organismos invasores podrían resultar un factor perturbador importante y determinante en las comunidades de estos ecosistemas, como lo mencionado anteriormente para el plancton en ríos que han sido invadidos por *D. polymorpha*.

En el Paraná Medio, en su cauce principal y otros cauces mayores, no existen evidencias claras de que las interacciones bióticas (competencia y depredación) tengan efectos importantes sobre las poblaciones del zooplancton (José de Paggi & Paggi 2007). Las bajas densidades del fitoplancton (Zalocar de Domitrovic *et al.* 2007) no resultan una limitante para el desarrollo del zooplancton debido a que es capaz de usar otras fuentes de alimento, principalmente la materia orgánica particulada, detritos, bacterias y ciliados. Las

relaciones de depredación entre invertebrados tampoco parecen ser muy pronunciadas; el rotífero *Asplanchna* y los copépodos ciclópodos adultos son escasos en el plancton de río debido a que no están adaptados a soportar las condiciones rigurosas de este tipo de ambientes, por lo tanto su registro es muy esporádico (Paggi & José de Paggi 1974, José de Paggi & Paggi 2007). Entre los depredadores vertebrados, los peces planctófagos adultos no son muy abundantes y las larvas de peces zooplanctófagos alcanzan altas densidades al final de la primavera y durante el verano, por lo que podrían estar afectando la densidad del zooplancton durante un breve período del año (Rossi 1989, 1992, 2001, Rossi *et al.* 2007).

Las nuevas interacciones tróficas entre los organismos nativos y el mejillón dorado aun no han sido suficientemente estudiadas en nuestros sistemas, por lo que existen muchos aspectos del impacto del molusco que presentan interrogantes. Boltovskoy *et al.* (2006) y Karatayev *et al.* (2007a) sugirieron que *L. fortunei* comparte con *D. polymorpha* algunas características importantes como el tamaño corporal, la alta tasa de filtrado, el rápido crecimiento de las poblaciones y su rápida dispersión. Estas analogías tientan a comparar los posibles efectos de *L. fortunei* con los que ha producido la invasión de *D. polymorpha* en ambientes dulceacuícolas del hemisferio norte. Estas comparaciones sugieren que algunos de los efectos de *D. polymorpha* sobre el plancton son semejantes a los que se encontraron en el presente estudio.

Sin embargo, para referirse a los efectos del molusco y su cuantificación en el ecosistema es necesario también contar con sus densidades poblacionales. Si bien se han realizado algunas estimaciones sobre sustratos duros (Darrigran 2002, Boltovskoy *et al.* 2006) que indican que el molusco puede alcanzar altas densidades (más de 200.000 ind/m² en el Paraná Inferior, Sylvester *et al.* 2007b), estas cifras son registros puntuales sin ningún valor para extrapolaciones a áreas más grandes. El único estudio hasta ahora disponible que evaluó la densidad del molusco en un área amplia es el realizado en embalse Río Tercero (Córdoba) (Boltovskoy *et al.* 2009b). En el mismo trabajo se analizó el efecto de densidad poblacional de *L. fortunei* sobre el ambiente en base a comparaciones entre datos de años de pre-invasión con los de post-invasión. Los resultados mostraron que luego de la invasión del molusco la transparencia del agua aumentó; la materia orgánica, la clorofila-*a* y la producción primaria disminuyeron significativamente. Sobre la base del cálculo de la cantidad de moluscos en el embalse los autores estimaron que, potencialmente, el agua del mismo podría ser filtrada cada 2-3 días por los animales (alrededor de 45.000 millones en la

totalidad de lago).

A pesar de disponer de datos (ambientales y atributos del plancton) previos a la invasión, la cuantificación de los efectos del molusco en el macrosistema del Paraná Medio no es una tarea sencilla, principalmente por la ausencia de datos de densidad de *L. fortunei* para esta área. Hay que tener en cuenta que el lecho de los ambientes en torno al cauce principal está constituido por arenas o sedimentos limo-arcillosos (Ramonell *et al.* 2000), no consolidados, y por ende inadecuados para el asentamiento de *L. fortunei*. No obstante, la dispersión generalizada de este molusco en el sistema surge claramente de la presencia de sus larvas en el plancton, y de los registros cotidianos de adultos adheridos a todo tipo de sustratos, tanto naturales (barrancas, vegetación, troncos, sedimento consolidado, otros moluscos, etc.) como artificiales (pilares de puentes, boyas, defensas, embarcaciones, desechos flotantes, tablestacados, caños, etc). La extrema aleatoriedad de esta distribución no permite estimaciones de densidad razonablemente confiables para áreas extensas. En los últimos años, en ambos márgenes del tramo medio del río Paraná se han desarrollado numerosos asentamientos humanos con el consecuente incremento de construcciones en las orillas, incluyendo obras de protección de márgenes, de pilas y estribos de puentes; cubiertas de terraplenes de defensa contra inundaciones; desagües pluviales y cloacales, etc. (Ceirano *et al.* 2000, Schreider & Paoli 2000). Estas construcciones representan extensiones importantes de sustrato duro para el asentamiento de los bivalvos. A lo largo de la margen derecha del río Santa Fe, y aguas arriba en la laguna Setúbal, la costa está demarcada por bloques de cemento que sirven de defensa contra las inundaciones. Además, hay una extensa costanera y un puerto. Estas estructuras artificiales proveen muy abundante sustrato sólido para el asentamiento de grandes colonias de *L. fortunei* que quedan expuestas durante períodos de aguas bajas (observaciones personales). Es probable, entonces, que el filtrado de estos moluscos sea el factor que deprime las densidades del fitoplancton.

En este nuevo escenario creado con la invasión de *L. fortunei*, las interacciones bióticas pueden jugar un rol determinante en la modulación de las densidades del plancton. No es claro, sin embargo, si el efecto observado en el zooplancton es un resultado del consumo de rotíferos por parte del molusco, o si es una consecuencia indirecta relacionada con el uso, por parte del bivalvo, del mismo recurso trófico que necesita el zooplancton. Si se consideran las reducciones importantes de clorofila registradas en este estudio (53-80%),

podría pensarse que pueden obstaculizar el crecimiento de zooplancton. Sin embargo debe tenerse en cuenta, como se mencionó anteriormente, que estos organismos también son capaces de seleccionar e ingerir las partículas de la materia orgánica que es transportada por el río como sólidos suspendidos.

Los cálculos de Sylvester *et al.* (2005) indican que la baja disponibilidad de fitoplancton en el Paraná Inferior (16-676 ind/ml, O'Farrell *et al.* 1998) no es suficiente para satisfacer el metabolismo basal de *L. fortunei*, por lo que el fitoplancton representaría solo una pequeña fracción de la dieta y en consecuencia la materia orgánica del seston (3,5 mg/L de carbono orgánico particulado, sección Santa Fe-Paraná; Depetris & Kempe 1993) cubriría la energía necesaria. Si extrapolamos estos cálculos para el Paraná Medio, la situación sería muy semejante ya que la concentración del fitoplancton es solo levemente superior (media: 810 ind/ml, Zalocar de Domitrovic *et al.* 2007). Esto sugiere que la competencia por el recurso trófico compartido quizás no sea la principal causa de la declinación de los rotíferos, y sí lo sería el consumo directo de estos organismos por parte del molusco. Los estudios de distribución vertical y horizontal del zooplancton en el Paraná Medio, en su cauce principal y otros cauces secundarios mayores, indican que no existen gradientes de densidad verticales u horizontales (José de Paggi 1981, 1984, 1985), de modo que las poblaciones de *L. fortunei*, ya sea en las márgenes de los ríos o en las zonas más profundas, tienen acceso al zooplancton.

Si bien las evidencias analizadas apuntan en líneas generales a vincular la invasión de *Limnoperna* con los cambios observados en los ríos estudiados, estas covariaciones obviamente no demuestran la existencia de relaciones causa-efecto y debe admitirse que hay otros factores que podrían estar jugando un papel muy importante. Por ejemplo, históricamente los impactos ambientales debidos al aumento de la población, desarrollo de industrias, cambios en el uso de la tierra debido a la agricultura, ganadería y deforestación, minería, etc. han ido aumentando cada vez más rápidamente (Quirós 1990, 2004, Giacosa *et al.* 2000). A partir de la década del 70 se observó una merma importante en la regularidad estacional de los pulsos del Paraná y una mayor recurrencia de eventos extraordinarios, lo que podría estar relacionado con el represamiento del río Paraná en su tramo superior y/o con cambios climáticos atribuibles a fenómenos vinculados con el cambio global (Giacosa *et al.* 2000).

Dieta natural y selectividad alimentaria de *Limnoperna fortunei*

1. Introducción

La competencia, la depredación, y la limitación de nutrientes son fuerzas que estructuran las comunidades. Entre éstas, la depredación es generalmente reconocida como una de las más importantes en los sistemas acuáticos a tal punto que conociendo los tipos y la importancia de los depredadores presentes se puede predecir la estructura de la comunidad planctónica (Zaret, en Lazzaro 1987).

Cuando en un ambiente una especie no nativa establece nuevas poblaciones, se generan nuevas interacciones con las especies nativas, afectando en mayor o menor medida la estructura de la comunidad receptora. En estos últimos años, el proceso de expansión de las especies no nativas ha ido en aumento a la par del incremento en el comercio internacional y la globalización, y en la mayoría de los casos se desconocen las interacciones entre las especies exóticas y nativas (Bruno *et al.* 2005). El impacto de invertebrados exóticos macro y microscópicos sobre el plancton nativo ha sido analizado en el hemisferio norte. La introducción de los crustáceos *Mysis relicta*, *Leptodora kindti* y del díptero *Chaoborus* en lagos de América del Norte, modificaron la estructura de tallas del plancton (Black & Hairston 1988, Langeland 1988, Branstrator & Lehman 1991, McNaught *et al.* 2004). *Mysis relicta* llevó a la virtual desaparición de los cladóceros más grandes y el incremento de tallas pequeñas, mientras que los otros dos invasores afectaron principalmente a los cladóceros de tallas pequeñas provocando la disminución de su densidad.

Como se mencionó anteriormente (ver Introducción General), los bivalvos invasores, y particularmente *Dreissena polymorpha*, también son capaces de alterar las comunidades planctónicas. En vista de las semejanzas entre *L. fortunei* y *D. polymorpha* (ver Introducción

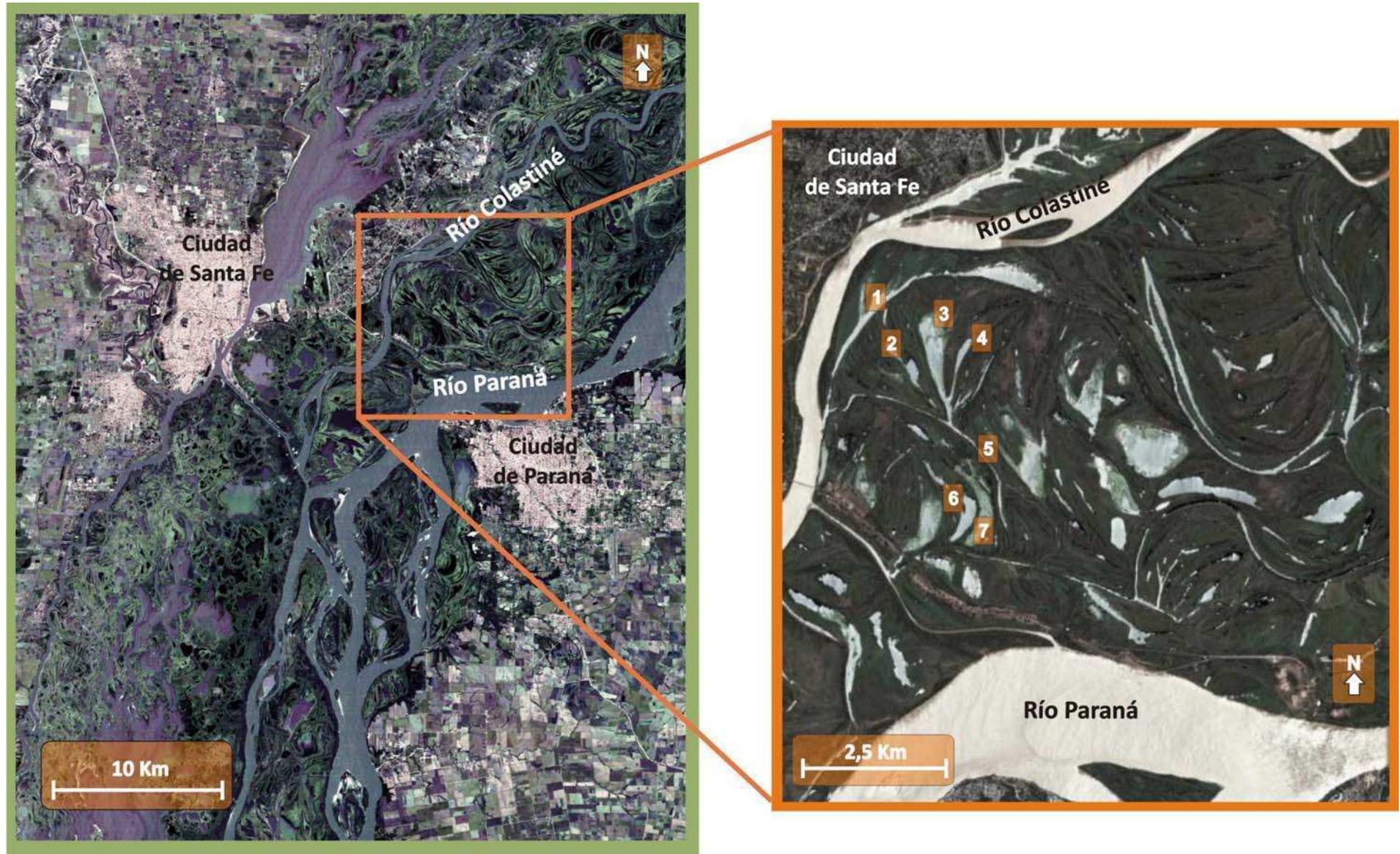
General), podría esperarse que los impactos del primero sean muy parecidos a los de *D. polymorpha*. Ambos son muy eficientes filtradores, transfiriendo materia y energía desde la columna de agua al bentos (Karatayev *et al.* 2007a), entre muchas otras características morfológicas y ecológicas muy similares. En lo que respecta a *L. fortunei* es muy poco lo que se sabe acerca de su ecología trófica, particularmente a nivel de estudios de campo, señalándose al fitoplancton y a los detritos particulados entre 3 y 100 μm como componentes de su dieta (Cataldo *et al.* 2005b, Karatayev *et al.* 2007a).

El **objetivo** de este estudio es analizar la dieta y selectividad alimentaria de *Limnoperla fortunei* en ambientes del valle aluvial del río Paraná Medio.

2. Área de estudio

El área de estudio está delimitada por el río Paraná y los canales secundarios río Colastiné y arroyo Colastinecito. Incluye diferentes cuerpos de agua representativos del valle aluvial del Paraná Medio (Figura 2.1). Estos ambientes están situados en la isla Timbó ubicada en la unidad geomorfológica “llanura de meandros” constituida, tal como su nombre lo indica, por numerosas espiras de meandro parcial o totalmente inactivas durante gran parte del año (Iriondo & Drago 1972, Iriondo 2007).

Figura 2.1. Localización del área de estudio en la llanura aluvial del río Paraná Medio. 1: Arroyo Colastinecito; 2: Laguna La Ferranda; 3: Laguna La Horqueta; 4: Laguna La Horqueta II; 5: Arroyo Mini; 6: Laguna El Paso; 7: Laguna Mini. Imágenes: Landsat 5 TM Path/Row: 227/082, nivel de procesamiento 4, 8 de Agosto de 2007 (31° S 45' O - 61 S 01' O). Fuente: CONAE. Imagen en detalle: Google Earth, diciembre 2006.



3. Materiales y métodos

3.1. Trabajo de Campo

Los muestreos se realizaron el 11 y 12 de octubre de 2006 en siete ambientes acuáticos (Figura 2.1), durante un período de aguas medias-bajas (2,4 metros, nivel en el puerto de Paraná), por lo que el área se encontraba hidrológicamente inactiva constituyendo un conjunto de cuerpos de agua leníticos de poca profundidad (1- 1,5 m). Su superficie estaba extensamente cubierta por vegetación acuática flotante y arraigada, principalmente *Eichhornia crassipes* (Mart.) y *Paspalum repens* Bergins, acompañadas por *Pistia strationes* Linn., *Polygonum acuminatum* Martius, *Salvinia herzogii* de la Sota, *Ludwigia peploides* (Kunth), *Cyperus digitatus* Roxb, *Scirpus cubensis* Kurtz y otras especies de menor frecuencia (Figura 2.2). Las características ambientales de los sitios estudiados fueron muy similares (Tabla 2.1).

Para el análisis del contenido estomacal, en cada ambiente se colectaron ejemplares de *L. fortunei* adheridos a la vegetación. Estos bivalvos fueron encontrados sólo en las raíces de *E. crassipes* (Figura 2.3). Los ejemplares se separaron de las raíces en forma manual y se colocaron en solución de formaldehído al 10 % para su conservación.

Para analizar el alimento disponible, en cada sitio se tomó una muestra de fitoplancton (con una botella de Ruttner de 2 litros de capacidad, fijada con lugol acidificado) y de zooplancton (filtrado de 100 litros con una trampa tipo Schindler-Patalas de 20 litros de capacidad, equipada con red de 50 micrones de abertura de malla; muestra coloreada con eritrosina y fijada con formaldehído al 10 %).

Tabla 2.1. Parámetros ambientales registrados en los sitios de estudio. DE: desviación estándar.

	Temperatura (°C)	Profundidad (cm)	Conductividad (µS/cm)	pH	Oxígeno (mg/L)
Media	23,6	62,7	108,3	7,7	6,2
DE	1,4	8,3	31,0	0,0	0,7
Mínimo	22,2	52,0	63,0	7,7	5,2
Máximo	26,2	78,0	151,0	7,8	7,0

Figura 2.2. Laguna La Horqueta.



Figura 2.3. *Limnoperna fortunei* adherida a raíces de *Eichhornia crassipes*.



3.2. Trabajo de laboratorio

Para los análisis de las muestras de zooplancton (identificaciones y conteos), los rotíferos y nauplios fueron contados en cámaras de Sedgwick-Rafter de 1 ml y los microcrustáceos en cámara de Bogorov de 5 ml (ver detalle del método en el capítulo I). Al menos 100 individuos de la primera especie dominante fueron contados en cada muestra. El número total de individuos contados por muestra varió entre 275 y 782 (media = 577) y el error medio de conteo fue de 22,9%.

El conteo y la determinación taxonómica del fitoplancton de las muestras del ambiente y del contenido estomacal fueron realizados por la Dra. Melina Devercelli (laboratorio de Plancton, INALI). La cuantificación del fitoplancton de los sitios se realizó bajo microscopio invertido en cámaras de sedimentación, siguiendo la metodología de Utermöhl (1958).

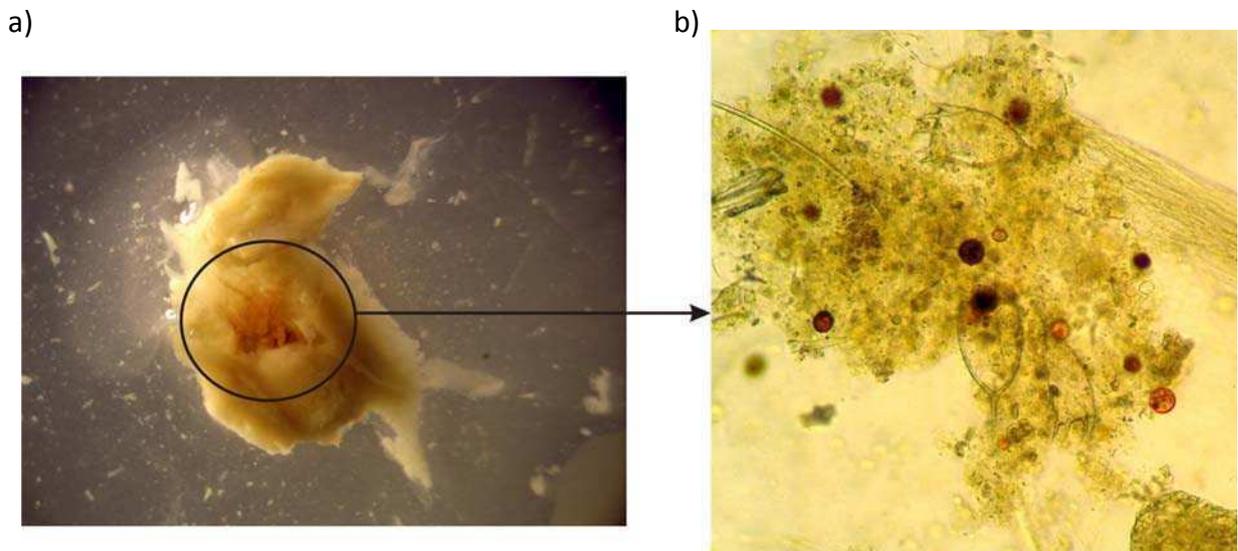
Para el análisis de contenido estomacal, se seleccionaron los bivalvos de mayor tamaño para facilitar su manipulación y disección, y garantizar que los resultados fueran comparables entre sitios de muestreo. La longitud media de las valvas analizadas (medidas con un calibre de precisión $\pm 0,02$ mm) fue de 16,8 mm (coeficiente de variación: 13,46 %). La media de talla entre ambientes osciló entre 15,3 y 18,2 mm (coeficientes de variación: entre 9 y 16 %).

Los estómagos de los bivalvos se separaron bajo microscopio binocular estereoscópico mediante el uso de agujas de disección. Cada estómago fue abierto y su contenido raspado y colocado individualmente en un portaobjetos con una mezcla de agua destilada y 10 % de glicerol, y aplastado suavemente bajo un cubreobjeto de 24 x 40 mm (Figura 2.4). Todos los estómagos fueron incluidos en el estudio independientemente del grado de repleción.

Las estimaciones de abundancia y mediciones de los organismos presentes en los contenidos estomacales se realizaron bajo microscopio binocular compuesto. Se estimaron sus tallas mediante micrómetros oculares (precisión de 5 μm y 0,1 μm para animales y algas, respectivamente). Los animales, incluyendo a los protozoos, fueron identificados y contados en su totalidad. Para las algas, el total del contenido estomacal fue estimado mediante el conteo de los organismos hallados en campos al azar hasta llegar a 100 individuos del organismo numéricamente dominante. Las identificaciones se realizaron a nivel de especie, a excepción de algunos organismos parcial o totalmente destruidos cuyas aproximaciones

taxonómicas se limitaron a niveles más altos (géneros, familias o aún mayores). Para la determinación taxonómica del zooplancton se siguieron los autores citados en el Capítulo I.

Figura 2.4. a) Estómago de *Limnoperna fortunei* diseccionado; b) Contenido estomacal.



3.3. Análisis de los datos

Se Utilizó el índice de Chao2 (estimador de la riqueza específica, Chao *et al.* 2009) para establecer el número de estómagos a analizar por sitio (20 por cada sitio, 140 estómagos en total).

Se determinó la densidad media de presas para cada sitio (ind/estómago), así como para los sitios en su conjunto.

Se estableció la frecuencia de ocurrencia (FO) de los diferentes ítems alimentarios como la proporción de estómagos con algún contenido con uno o más individuos de ese ítem.

Se calculó el biovolumen de cada taxón para estimar su importancia en la dieta del molusco. Estos biovolúmenes fueron establecidos por aproximación a formas geométricas regulares o convirtiendo a volumen datos de peso seco sobre la base de información bibliográfica (Dumont *et al.* 1975, Ruttner-Kolisko 1977, Hillebrand *et al.* 1999). En base a estas medidas se establecieron 5 grupos de tallas: dos para las algas (I y II) y tres para los animales (III, IV y V) (Tabla 2.2).

Para estimar la selectividad alimentaria de los moluscos se utilizó el índice lineal de selectividad alimentaria propuesto por Strauss (1979): $Li = ri - pi$, donde ri es la abundancia relativa de un ítem alimentario i en la dieta y pi es la abundancia relativa de ese ítem en el

ambiente. *Li* varía entre -1 y +1. Valores más cercanos a 0 indican ausencia de selectividad (alimentación al azar), valores negativos sugieren una selección negativa (evasión o inaccesibilidad), y valores positivos indican selección positiva (preferencia alimenticia). De acuerdo a Strauss (1979), la distribución de *Li* es aproximadamente normal, permitiendo calcular la significancia estadística de los resultados; ésta fue estimada mediante el test T de Student (Zar 1984).

Se comparó la abundancia y el biovolumen de los organismos del contenido estomacal entre los sitios de estudio mediante el test no paramétrico de Kruskal-Wallis.

Se establecieron correlaciones no paramétricas entre los tamaños de los moluscos y la densidad de los cinco grupos de tallas de las presas. Se agruparon los bivalvos en tres rangos de tallas y mediante el test no paramétrico de Kruskal-Wallis se analizaron las diferencias entre ellas para el consumo de los 5 grupos de talla de presas.

Para los análisis estadísticos se utilizó una significancia del 95%.

Tabla 2.2. Grupos de tallas de los items alimentarios registrados en la dieta de *Limnoperna fortunei* y en los sitios de estudio.

TALLAS (μm^3)	GRUPO	TAXONES
$\leq 10^3$	I	Cyanobacteria, Chlorococcales, mayoría de las Volvocales, mayoría de las Bacillariophyceae Centrales, Chrysophyceae y Cryptophyceae
$> 10^3 - 57 \times 10^3$	II	algunas Chlorococcales, Chlorophyceae filamentosas, muchas Zygnematales, muchas Bacillariophyceae Pennales, Euglenophyta y Dinophyceae
$35 \times 10^3 - < 16 \times 10^5$	III	Protozoa, Rotifera, Nematoda y larvas de <i>Limnoperna fortunei</i>
$16 \times 10^5 - 10^7$	IV	Chydoridae, Bosminidae, <i>Ceriodaphnia cornuta</i> , nauplios de Copepoda y Ostracoda
$> 10^7$	V	Copepoda y Cladocera (Sididae, Moinidae, Daphnidae, Macrothricidae y Chydoridae)

4. Resultados

Los organismos identificados fueron agrupados en 15 categorías: (1) algas solitarias y cenobiales; (2) algas coloniales no filamentosas; (3) algas filamentosas; (4) Euglenophyta; (5) Dinophyta; (6) Cryptophyta; (7) Protozoa; (8) Rotatoria; (9) Cladocera; (10) Copepoda (juveniles de Copepoda y adultos); (11) Nauplios de Copepoda; (12) Ostracoda; (13) Nematoda; (14) larvas de *L. fortunei* y (15) otros.

4.1. Recurso alimentario potencialmente disponible

En los ambientes se registró un total de 168 taxones (Tabla 2.3). Las algas estuvieron caracterizadas por 70 taxones pertenecientes a Cyanobacteria, Chlorophyceae, Ulotrichales, Xantophyta, Zygnematales, Bacillariophyceae, Chrysophyceae, Euglenophyta, Dinophyta y Cryptophyta. Los animales estuvieron representados por Protozoos (3 taxones), Rotífera (52), Cladocera (30), Copepoda (11), Ostracoda, Nematoda (ambos sin identificaciones más detalladas), y larvas de *L. fortunei*.

La densidad total de individuos varió entre $1,7 \times 10^6$ y $12,2 \times 10^6$ ind/L, con una media de $4,8 \times 10^6$ ind/L (Tabla 2.4). Las algas siempre fueron numéricamente dominantes. Considerando los sitios en su conjunto, el 99 % de los organismos estuvo representado por las algas, con dominancia de Cryptophyta (*Cryptomonas* sp., 44% de las algas) y de algas solitarias y cenobiales de Bacillariophyceae (Pennales) y Chlorophyceae (Chlorococcales y Volvocales) (40% de las algas) (Figura 2.5, Tabla 2.4).

Los animales tuvieron una abundancia promedio de 342,5 ind/L, (menos del 1% de los organismos) (Tabla 2.4, Figura 2.5), y estuvieron representados principalmente por Rotífera (51%) y nauplios de Copepoda (21%) (Figura 2.6). Los animales que estuvieron presentes en todos los sitios fueron los Rotífera, Cladocera y Copepoda (nauplios, juveniles y adultos). *Polyarthra*, *Keratella*, *Synchaeta*, *Lecane*, *Conochilus* y *Lepadella* fueron los rotíferos numéricamente dominantes, y Chidoridae y Bosminidae los cladóceros dominantes.

Los grupos de tallas I y II (algas, Tabla 2.2) mostraron las mayores densidades promedio (> 4 millones de ind/L) (Tabla 2.5, Figura 2.7). Las algas de talla II fueron las más importantes en biomasa (82% del biovolumen total), seguidas por los animales más grandes, principalmente juveniles de Cyclopoida (talla V) (Tabla 2.5 y Figura 2.7).

Tabla 2.3. Continuación

Item alimentario	A	D	T	Item alimentario	A	D	T
PROTOZOA			III				
<i>Diffugia sp.</i>	*	*	III				
<i>Arcella sp.</i>		*	III				
<i>Trinema sp.?</i>		*	III				
Tecamebas	*	*	III				
ROTIFERA							
<i>Ascomorpha sp.</i>	*	*	III	<i>Lecane leontina</i> (Turner)	*	*	III
<i>Beuchampiella eudactylota</i> (Gosse)	*	*	III	<i>Lecane ludwigi</i> (Eckstein)	*	*	III
<i>Brachionus bidentata</i> Anderson	*		III	<i>Lecane luna</i> (Müller)		*	III
<i>Brachionus calicyflorus</i> Pallas	*	*	III	<i>Lecane lunaris</i> (Ehrenberg)	*	*	III
<i>Brachionus caudatus</i> Barrois and Daday	*		III	<i>Lecane monostyla</i> (Daday)		*	III
<i>Brachionus quadridentatus</i> Hermann	*		III	<i>Lecane quadridentata</i> (Ehrenberg)		*	III
<i>Brachionus sp.</i>	*	*	III	<i>Lecane spp.</i>	*	*	III
<i>Cephalodella gibba</i> (Ehrenberg)	*	*	III	<i>Lepadella acuminata</i> (Ehrenberg)		*	III
<i>Cephalodella sp.</i>	*		III	<i>Lepadella cfr crenata</i>		*	III
<i>Colurella adriatica</i> (Ehrenberg)	*	*	III	<i>Lepadella oblonga</i> (Ehrenberg)	*		III
<i>Colurella sp.</i>		*	III	<i>Lepadella ovalis</i> (Müller)	*	*	III
<i>Conochilus unicornis</i> Rousselet	*		III	<i>Lepadella patella</i> (Müller)		*	III
<i>Conochilus sp.</i>	*		III	<i>Lepadella sp.</i>	*	*	III
<i>Dicranophorus sp.</i>	*		III	<i>Mytilina mucronata</i> (Müller)	*	*	III
<i>Euchlanis sp.</i>	*	*	III	<i>Mytilina ventralis</i> (Ehrenberg)		*	III
<i>Epiphane sp.</i>	*	*	III	<i>Mytilina sp.</i>		*	III
<i>Filinia longiseta</i> (Ehrenberg)	*		III	<i>Monnomata sp.</i>	*		III
<i>Filinia terminalis</i> (Plate)	*		III	<i>Platyas quadricornis</i> (Ehrenberg)	*	*	III
<i>Filinia sp.</i>	*		III	<i>Platyonus patulus</i> Müller	*	*	III
<i>Keratella americana</i> (Carlin)	*		III	<i>Ploesoma truncatum</i> (Levander)	*		III
<i>Keratella cochlearis</i> (Gosse)	*	*	III	<i>Polyarthra sp.</i>	*	*	III
<i>Keratella tropica</i> (Apstein)	*	*	III	<i>Scardium longicaudum</i> (Müller)	*	*	III
<i>Keratella sp.</i>		*	III	<i>Squatinella sp.</i>	*		III
<i>Lecane aculeata</i> Jakubski	*	*	III	<i>Synchaeta sp.</i>	*		III
<i>Lecane amazonica</i> (Murray)	*	*	III	<i>Testudinella cfr alhstromi</i> Hauer		*	III
<i>Lecane bulla</i> (Gosse)	*	*	III	<i>Testudinella patina</i> (Hermann)	*	*	III
<i>Lecane closteroerca</i> (Schmarda)	*		III	<i>Testudinella sp.</i>	*	*	III
<i>Lecane cornuta</i> (Müller)		*	III	<i>Trichocerca bicristata</i> (Gosse)	*	*	III
<i>Lecane crenata</i> (Harring)	*		III	<i>Trichocerca sp.</i>	*	*	III
<i>Lecane curvicornis</i> (Murray)	*	*	III	<i>Trichotria tetractis</i> (Ehrenberg)	*		III
<i>Lecane decipiens</i> (Murray)		*	III	<i>Trochosphaera sp.</i>	*		III
<i>Lecane halyclista</i> Harring and Meyer		*	III	Bdelloideo	*	*	III
<i>Lecane hamata</i> (Stokes)	*	*	III	rotíferos no ident.	*	*	III

Tabla 2.3. Continuación

Item alimentario	A	D	T	Item alimentario	A	D	T
CRUSTACEA							
CLADOCERA				COPEPODA			
<i>Alona sp.</i>		*	V	<i>Argyrodiaptomus furcatus</i> (Sars)	*		V
<i>Alona dentifera</i> (Sars)	*	*	V	<i>Macrocyclus albidus</i> (Jurine)	*		V
<i>Alona glabra</i> Sars	*		V	<i>Microcyclus anceps</i> (Richard)	*		V
<i>Alona monacantha</i> Sars	*		V	<i>Microcyclus sp.</i>	*		V
<i>Alona cfr rectangulara</i> Sars	*		V	<i>Notodiatomus conifer</i> Sars	*		V
<i>Alona cfr verrucosa</i> Sars	*		V	<i>Notodiatomus inconpositus</i> Brian	*		V
<i>Bosmina longirostris</i> (Müller)	*		IV	<i>Notodiatomus spiniger</i> (Brian)	*		V
<i>Bosmina huaronensis</i> Dellachaux	*		IV	<i>Tropocyclops sp.</i>		*	V
<i>Bosmina sp.</i>		*	IV	Calanoida no ident.	*	*	V
<i>Bosminopsis deitersi</i> Richard	*	*	IV	Cyclopida no ident.	*	*	V
<i>Camptocercus dadayi</i> Stingelin		*	V	Harpacticoidea no ident.	*		V
<i>Ceriodaphnia cornuta</i> Sars		*	IV	larvas nauplios	*	*	IV
<i>Ceriodaphnia dubia</i> (Richard)	*		V	restos de Copepoda no ident.		*	V
<i>Ceriodaphnia reticulata</i> (Jurine)	*		V	OSTRACODA	*	*	IV
<i>Ceriodaphnia sp.</i>	*		V	NEMATODA	*	*	III
<i>Chydorus eurynotus</i> Sars	*	*	V	MOLLUSCA			
<i>Chydorus pubescens</i> Sars	*	*	IV	<i>larvas de Limnoperna fortunei</i> (Dunker)	*	*	III
<i>Chydorus sp.</i>		*	IV	INSECTA (restos)		*	III
<i>Diaphanosoma sp.</i>	*		V				
<i>Disparalona hamulata</i> (Birge)	*		V				
<i>Dunhevedia odontoplax</i> Sars	*		V				
<i>Echinisca elegans</i> (Sars)	*		V				
<i>Ephemeroporus hybridus</i> (Daday)	*		V				
<i>Euryalona sp.</i>		*	IV				
<i>Ilyocryptus spinifer</i> Herrick	*		VI				
<i>Karualona mulleri</i> (Richard)	*		V				
<i>Macrothrix elegans</i> Sars	*	*	V				
<i>Moina sp.</i>	*		V				
<i>Moinodaphnia macleayi</i> (King)		*	V				
<i>Notoalona sculpta</i> Sars	*	*	IV				
<i>Picripleuroxus quasidenticulatus</i> Smirnov	*	*	IV				
<i>Picripleuroxus sp.</i>	*	*	IV				
<i>Sarsilatona serricaudata</i> (Sars)	*		V				
<i>Simocephalus sp.</i>	*		V				
Chidoridae no ident.	*	*	IV				
Macrotrichidae no ident.	*		V				
Sididae no ident.	*		V				
restos de Cladocera no ident.		*	IV				

Figura 2.5. Abundancia relativa media de los grupos taxonómicos del recurso alimentario potencial de los siete sitios.

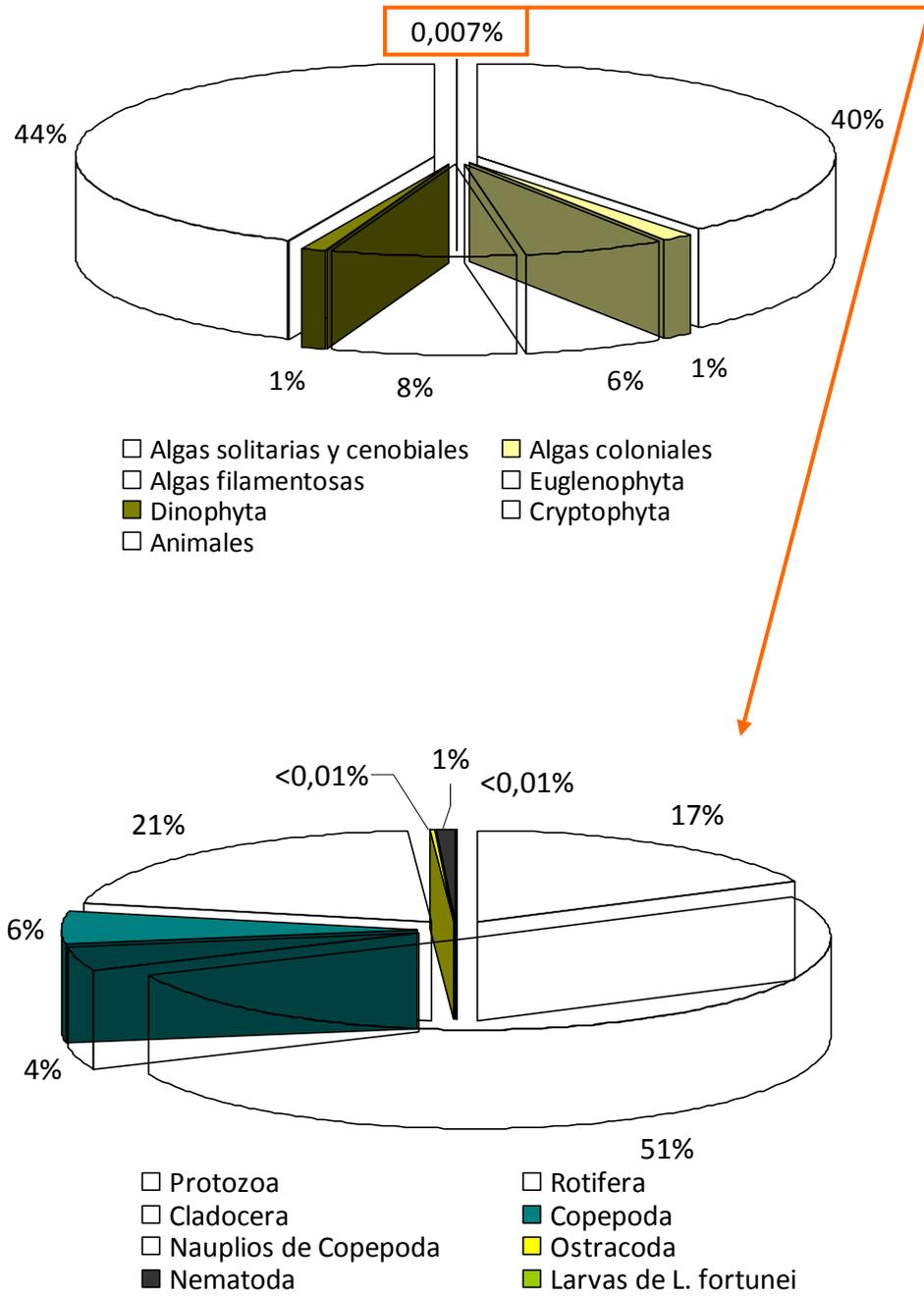


Figura 2.6. Porcentaje de participación de cada grupo animal en la densidad media de animales del recurso alimentario de los siete sitios.

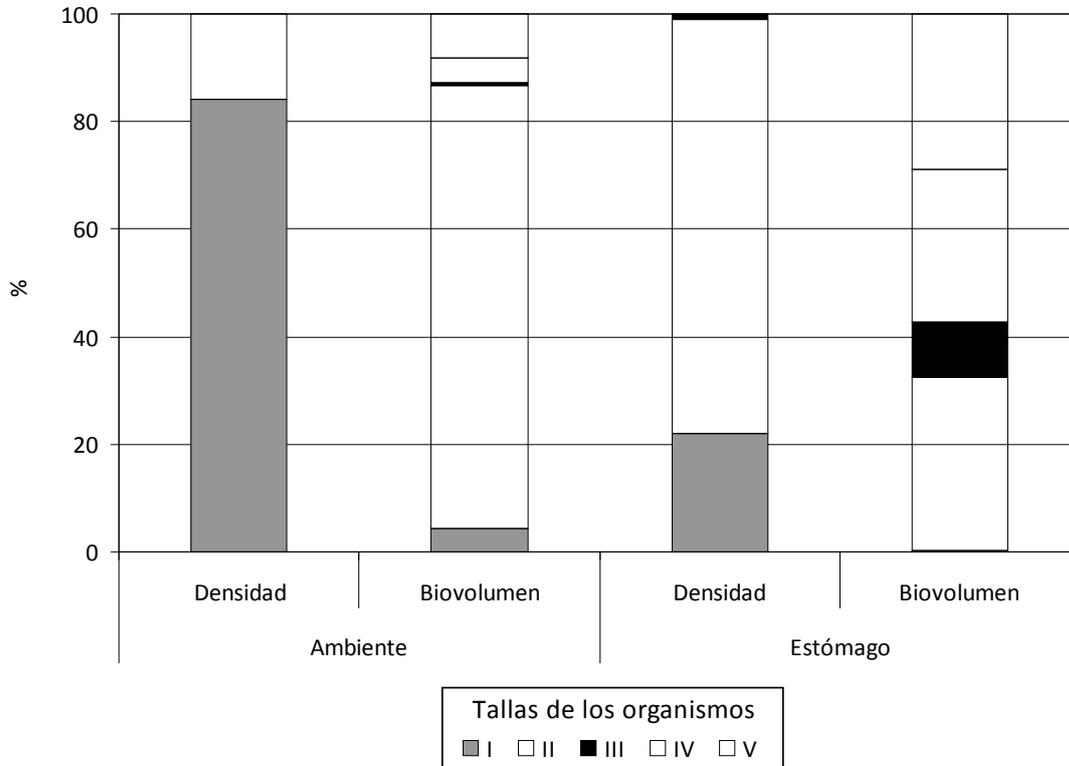
Tabla 2.4. Densidades (ind/L) del recurso alimentario potencial disponible para *L. fortunei* en los siete sitios estudiados. DE: desviación estándar

Taxón	1	2	3	4	5	6	7	Media	DE
Algas solitarias y cenobiales	4825485,7	608077,2	600308,5	4674689,3	946368,7	714591,8	1051663,4	1917312,1	1942842,1
Algas coloniales	82486,9	0,0	28249,8	159818,4	28249,8	0,0	161794,4	65799,9	70489,0
Algas filamentosas	742382,4	29662,3	28249,8	958910,6	127124,2	269657,3	26965,7	311850,3	383224,8
Euglenophyta	288704,3	266960,7	112999,2	559364,5	395497,4	269657,3	943800,5	405283,4	273978,6
Dinophyta	164973,9	0,0	14124,9	79909,2	0,0	13482,9	80897,2	50484,0	61491,3
Cryptophyta	6104033,2	1038180,6	1129992,5	2477185,8	1355991,0	431451,7	2184224,1	2103008,4	1896820,1
Protozoa	0,0	0,0	0,0	0,0	362,5	17,5	36,3	59,5	134,3
Rotifera	52,5	27,2	15,7	20,3	281,7	148,3	678,8	174,9	242,2
Cladocera	39,3	49,2	19,8	17,8	50,0	9,6	50,0	33,7	17,5
Copepoda (Juveniles y adultos)	3,2	43,8	15,8	12,8	20,0	5,4	35,0	19,4	15,0
Nauplios de copepoda	38,5	39,2	54,3	103,0	65,0	32,9	163,8	71,0	47,4
Ostracoda	0,0	0,2	0,3	1,0	2,5	0,0	1,3	0,8	0,9
Nematoda	0,0	0,0	0,0	0,0	10,0	0,0	6,3	2,3	4,1
Larvas de <i>L. fortunei</i>	1,0	0,5	0,3	0,0	0,8	0,4	0,0	0,4	0,4
Densidad total	12208197,8	1942997,0	1914015,2	8910019,9	2854003,5	1699049,7	4450281,6	4854080,7	4118447,5

Tabla 2.5. Densidad y biovolumen promedio de los grupos de tallas registrados en los siete ambientes.

Talla	Densidad (ind/L)		Biovolumen ($\mu\text{m}^3/\text{L}$)	
	Media	Desvío	Media	Desvío
I	$4,1 \times 10^6$	$3,7 \times 10^6$	$3479,3 \times 10^6$	$497,1 \times 10^6$
II	$0,8 \times 10^6$	$0,6 \times 10^6$	$66745,8 \times 10^6$	$9535,1 \times 10^6$
III	237,1	312,9	$298,1 \times 10^6$	$42,6 \times 10^6$
IV	77,9	47,5	$3724,3 \times 10^6$	$532,1 \times 10^6$
V	27,4	15,0	$6662,4 \times 10^6$	$951,8 \times 10^6$

Figura 2.7. Abundancia y biovolumen relativos de los grupos de talla de los items alimentarios registrados en el ambiente y en los estómagos de *Limnoperna fortunei*. Tallas en μ^3 : I: $<10^3$; II: $<10^3 - 57 \times 10^3$; III: $35 \times 10^3 - < 16 \times 10^5$; IV: $16 \times 10^5 - 10^7$; V: $> 10^7$.



4.2. Composición de la dieta

La mayoría de los estómagos presentaron un alto grado de repleción; sólo 9 (6%), provenientes de distintos sitios de muestreo, tuvieron un contenido relativamente pobre, y sólo 5 (4%) estuvieron completamente vacíos. En los 140 estómagos se registró un total de 156 taxones (Tabla 2.3). No todos los organismos presentes en el agua fueron registrados en los estómagos; entre éstos las algas Cryptophyta, los copépodos adultos, *Ceriodaphnia dubia*, *Ceriodaphnia reticulata*, *Diaphanosoma* sp., *Ilyocryptus spinifer*, *Moina* sp., *Simocephalus* sp., y algunos otros (Tabla 2.3). Las algas estuvieron representadas por 81 taxones y los animales por 75 (46 rotíferos, 17 cladóceros, 4 copépodos, y 4 de otros grupos) (Figura 2.8). Sólo en un estómago se encontraron restos de antenas de insectos, probablemente ingeridos como detritos y no como organismos vivos completos. Esta gran diversidad implica un amplio rango de tallas: desde los 11 micrómeros (algas) a poco más de 1 mm de longitud (nematodos).

Figura 2.8. Organismos registrados en la dieta de *Limnoperna fortunei*. En micras se indica el largo máximo de los individuos.

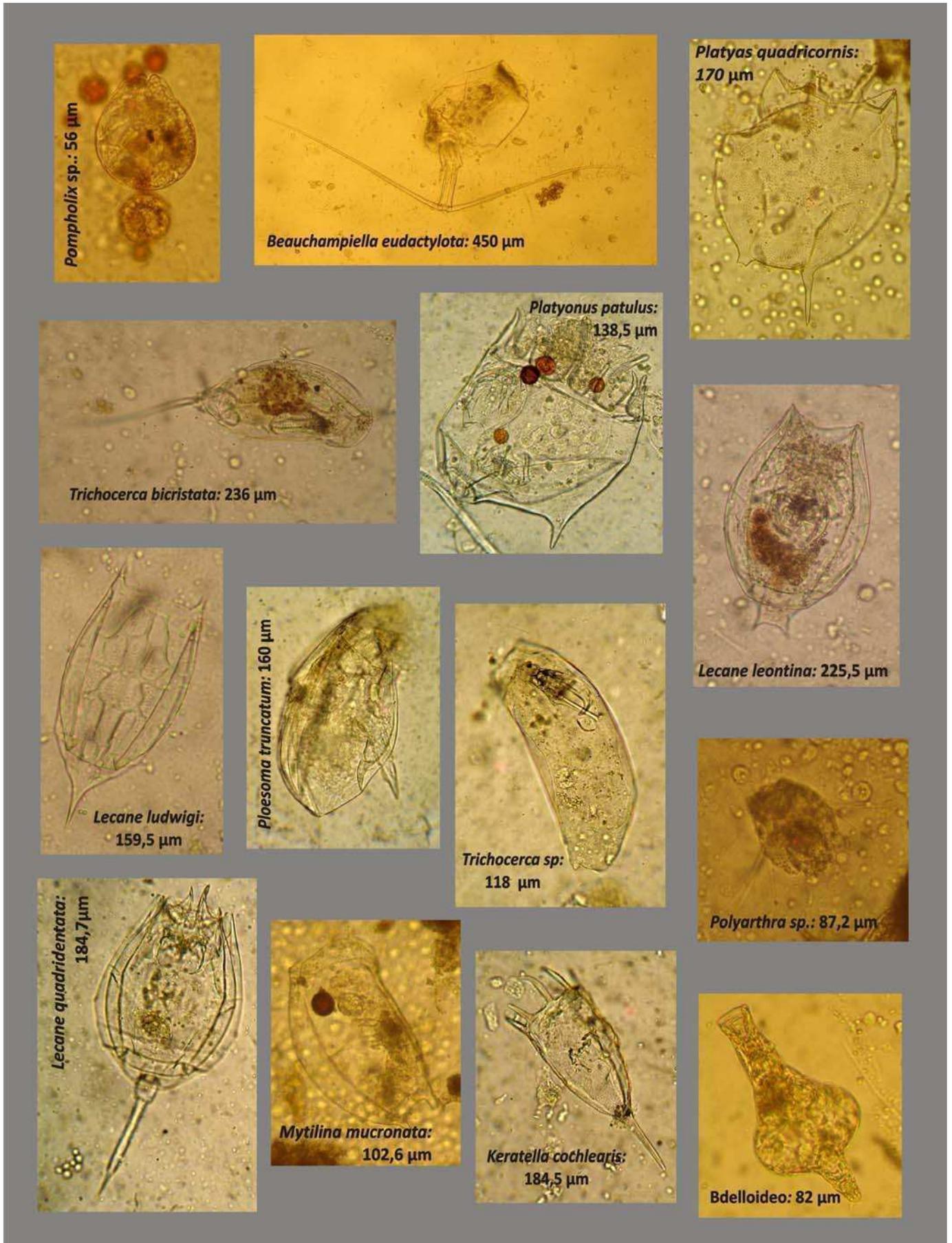
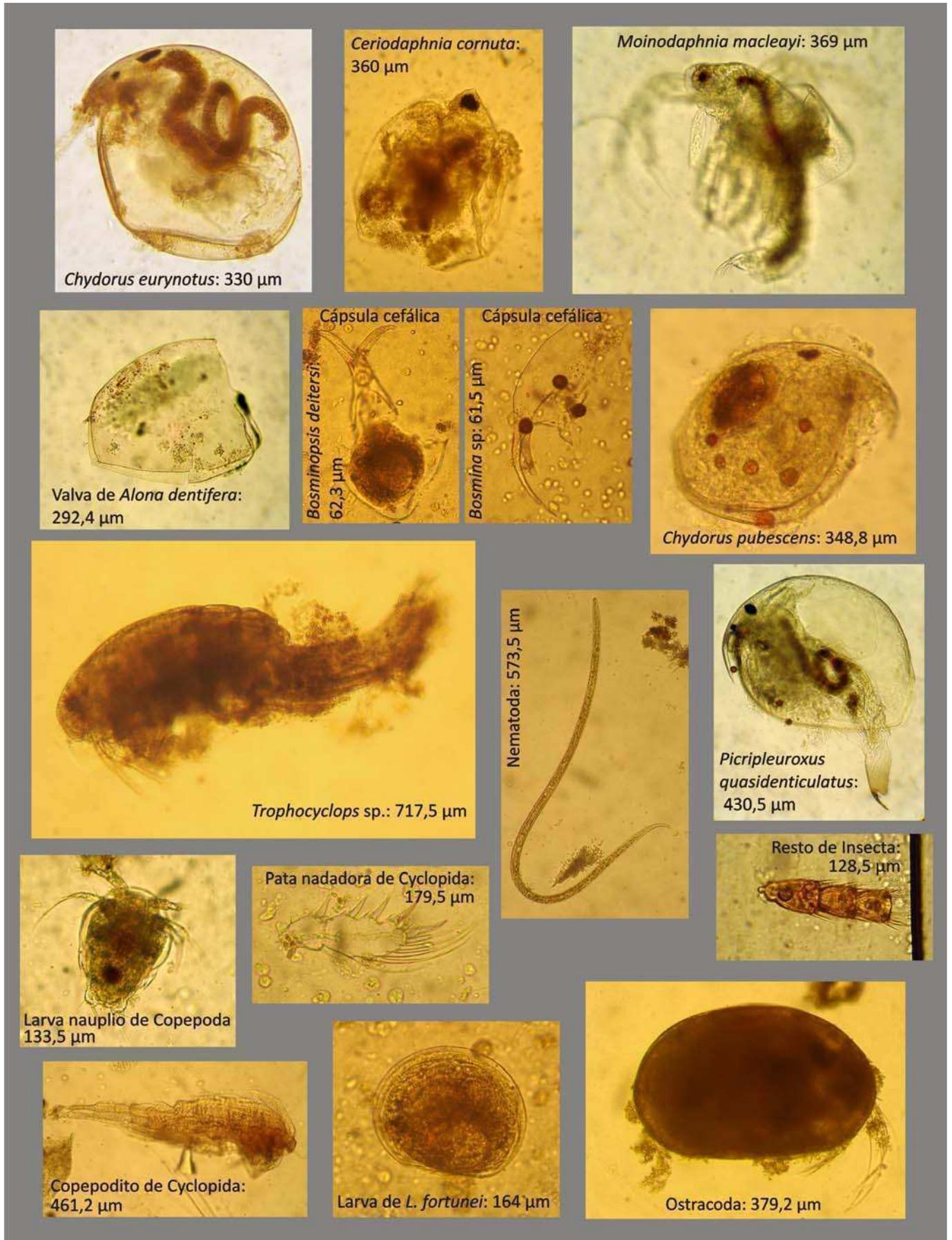


Figura 2.8. Continuación.



Los Rotifera fueron los únicos organismos registrados en todos los estómagos (FO: 100 %). Las algas Euglenophyta y las solitarias y cenobiales tuvieron una FO del 98%. De los demás organismos, sólo las algas coloniales y los Cladocera presentaron una FO mayor al 60% (Tabla 2.6).

Teniendo en cuenta todos los sitios, se registró un promedio de 1843,6 ind/estómago, con una variación entre 378,2 y 5421,3 ind/estómago (sitio 1 y sitio 6, respectivamente) (Tabla 2.6). La abundancia y biomasa de los distintos grupos de organismos no presentaron diferencias significativas entre los estómagos de los diferentes sitios ($p=0,97$).

El fitoplancton fue numéricamente dominante en la dieta del molusco con una media general de 1825 ind/estómago (98,6 % de los organismos) (Figura 2.9), siendo las Euglenophyta (principalmente *Trachaelomonas*) las de mayor FO (98%) y abundancia (1502 ind/estómago, 82 % de las algas) (Tabla 2.6, Figura 2.9). Este grupo estuvo presente en los estómagos de todos los sitios, generalmente en proporciones muy altas (cerca del 80% de las algas) (Figura 2.10). Siguió en importancia numérica las algas solitarias y cenobiales (principalmente Bacillariophyceae y Chlorococcales), con un promedio de 230 individuos por estómago (13 % de las algas) (Tabla 2.6, Figura 2.9). Éstas también estuvieron presentes en los estómagos de todos los ambientes, pero en proporciones menores al 20% de las algas (Figura 2.10). Los tres grupos restantes constituyeron el 5 % del fitoplancton (Figura 2.9) y su presencia no fue constante en los estómagos de los siete sitios (Tabla 2.6 y Figura 2.10).

Los animales mostraron una media de 18 ind/estómago (1,4 % de los organismos) (Tabla 2.6, Figura 2.9). Los rotíferos fueron los de mayor FO y abundancia en la dieta en todos los sitios (55% a 100% de los animales ingeridos) (Figura 2.11), con una media para el total de los estómagos de 15 ind/estómago (Tabla 2.6), representando el 81 % de los animales del total de los estómagos (Figura 2.9). Los rotíferos estuvieron dominados principalmente por *Keratella* y *Lecane*. Estos géneros se registraron en todos los sitios constituyendo *Keratella* del 2 al 56% de los rotíferos y *Lecane* del 8 al 47% (Figura 2.12). El número máximo de *Keratella* registrado en un estómago fue de 111 individuos, y de 11 para *Lecane*.

Los cladóceros (especialmente Chydoridae y Bosminidae), si bien tuvieron una menor FO (64 %) y constituyeron el 10 % de los animales registrados en la dieta (Figura 2.9), estuvieron presentes en los estómagos de todos los ambientes (Tabla 2.6) y alcanzaron

Tabla 2.6. Densidades medias (ind/estómago) de los organismos registrados en los estómagos de los siete sitios. Entre paréntesis se indica la frecuencia de ocurrencia (%). DE: desviación estándar.

Taxón	1	2	3	4	5	6	7	Media	DE
Algas solitarias y cenobiales	147,8 (90)	118,7 (100)	112,9 (100)	188,7 (100)	256,8 (100)	518,0 (100)	261,8 (100)	229,2 (98)	141
Algas coloniales	38,7 (65)	19,8 (55)	19,5 (47)	4,3 (37)	44,0 (82)	91,3 (75)	67,9 (80)	40,8 (63)	30,4
Algas filamentosas	45,1 (80)	11,7 (60)	14,3 (47)	13,3 (58)	26,5 (41)	27,9 (45)	22,3 (45)	23 (54)	11,7
Euglenophyta	131,1 (90)	990,5 (100)	481,5 (100)	978,0 (100)	1975,8 (100)	4724,7 (100)	1234,7 (100)	1502,3 (98)	1535,1
Dinophyta	3,9 (55)	11,9 (50)	12,7 (47)	0,6 (5)	8,0 (23)	35,8 (45)	136,9 (95)	30 (47)	48,5
Protozoa	0,2 (10)	0,3 (20)	0,1 (10)	0,1(16)	0,1 (12)	0,1 (10)	0,4 (40)	0,2 (17)	0,1
Rotifera	6,3 (100)	7,4 (100)	6,0 (100)	7,0 (100)	8,4 (100)	19,5 (100)	49,6 (100)	14,9 (100)	16
Cladocera	3,4 (65)	2,3 (90)	1,8 (68)	2,0 (68)	0,7 (47)	1,4 (65)	0,5 (45)	1,7 (64)	0,9
Copepoda (juveniles)	0,2 (10)	0,05 (5)	0,2 (16)	0,3 (16)	0,0 (0)	0,1 (10)	0,1 (5)	0,1 (9)	0,1
Nauplios de Copepoda	0,3 (15)	0,3 (25)	0,05 (5)	0,0 (0)	0,1 (6)	0,5 (40)	0,3 (20)	0,2 (16)	0,2
Ostracoda	0,1 (5)	0,2 (20)	0,0 (0)	0,1 (5)	0,0 (0)	0,0 (0)	0,0 (0)	0,1 (4)	0,1
Nematoda	0,6 (30)	0,6 (45)	0,3 (21)	0,5 (32)	1,2 (65)	1,6 (80)	0,8 (50)	0,8 (46)	0,4
Larvas de <i>Limnoperna fortunei</i>	0,4 (25)	0,1 (5)	0,0 (0)	0,0 (0)	0,1 (6)	0,4 (30)	0,0 (0)	0,1 (10)	0,2
Otros	0,1 (5)	0,0 (0)	0,0 (0)	0,0 (0)	0,0 (0)	0,0 (0)	0,0 (0)	0,1 (1)	0,1
Densidad total	378,2	1164,0	649,6	1194,8	2321,7	5421,3	1775,4	1843,6	1707,3

Tabla 2.7. Densidad y biovolumen promedio de los grupos de tallas registrados en los estómagos de los siete ambientes.

Talla	Densidad (ind/est)		Biovolumen (μm^3 /est)	
	Media	Desvío	Media	Desvío
I	407,5	2405,6	91357,4	$0,4 \times 10^6$
II	1418,3	2234,6	$9,3 \times 10^6$	$14,6 \times 10^6$
III	16,1	26,9	$2,9 \times 10^6$	$3,7 \times 10^6$
IV	1,6	2,7	$8,3 \times 10^6$	$12,7 \times 10^6$
V	0,5	0,8	$8,3 \times 10^6$	$14,8 \times 10^6$

Figura 2.9. Porcentaje de participación (números de individuos) de los animales y de las algas en la dieta de *Limnoperna fortunei*.

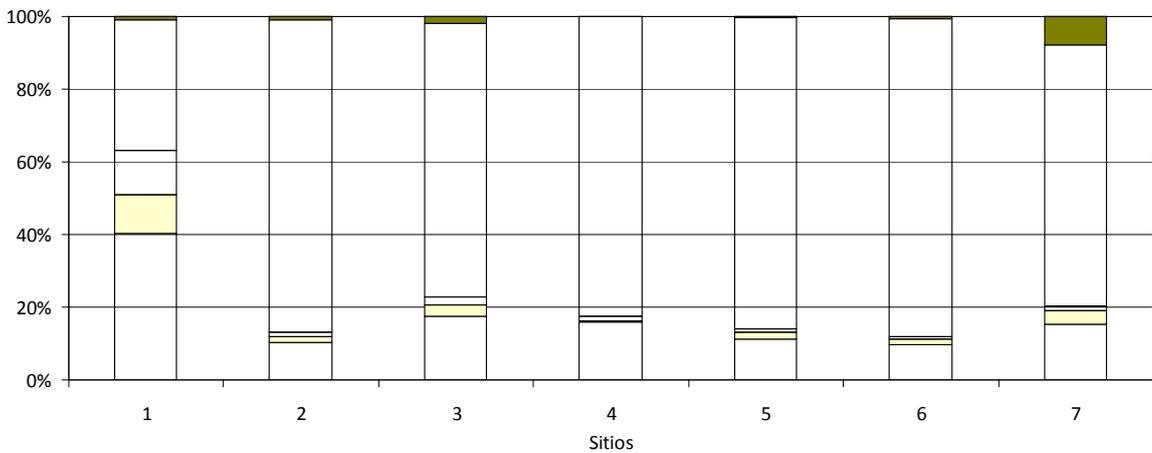
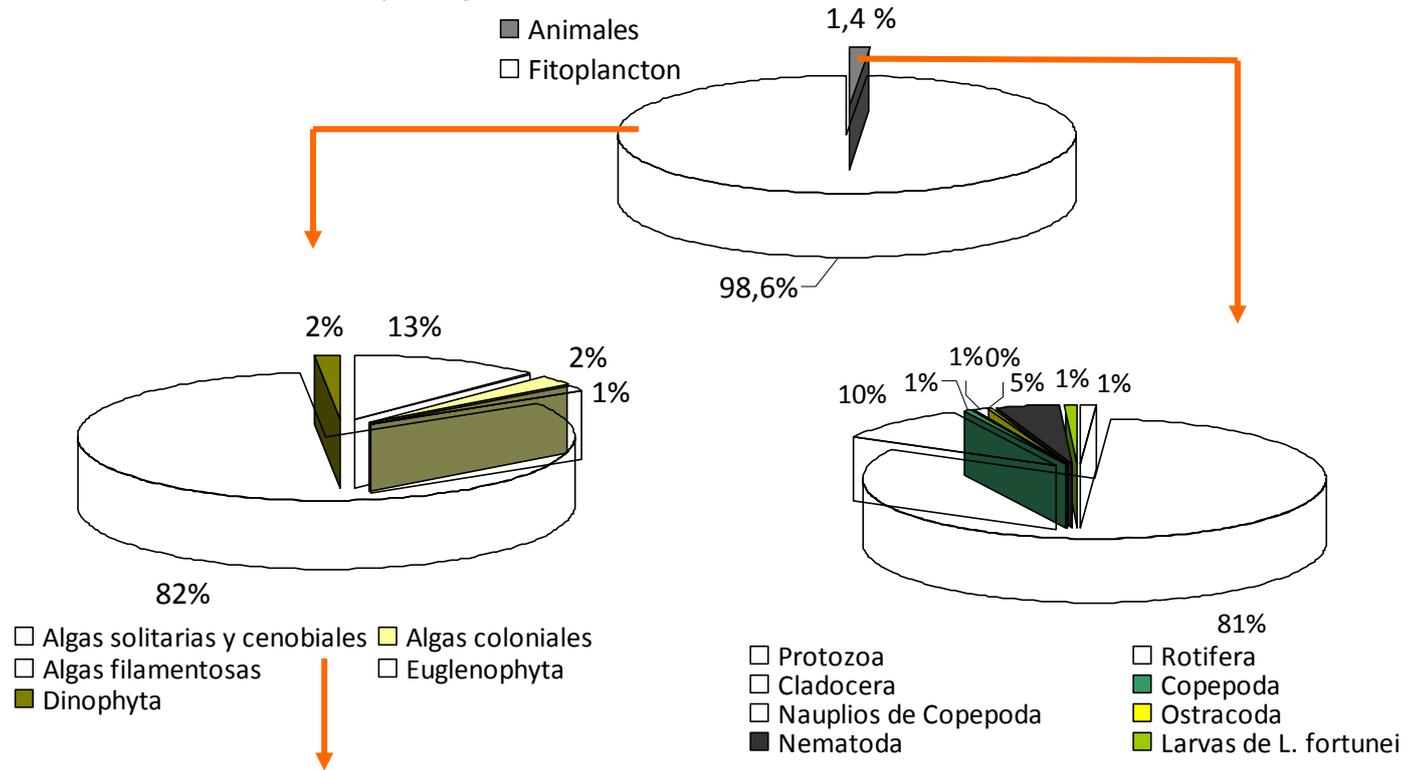


Figura 2.10. Porcentaje de participación de los diferentes grupos de algas en los contenidos estomacales de cada sitio.

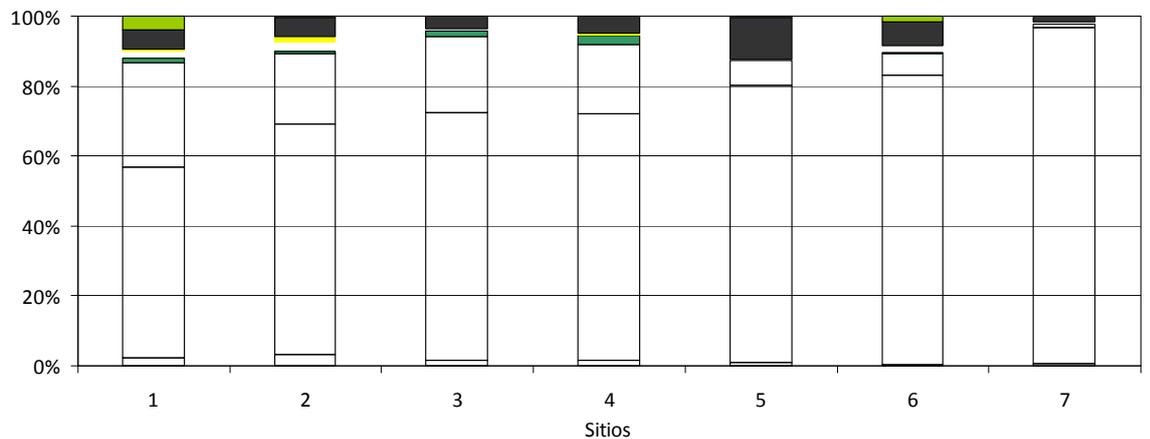
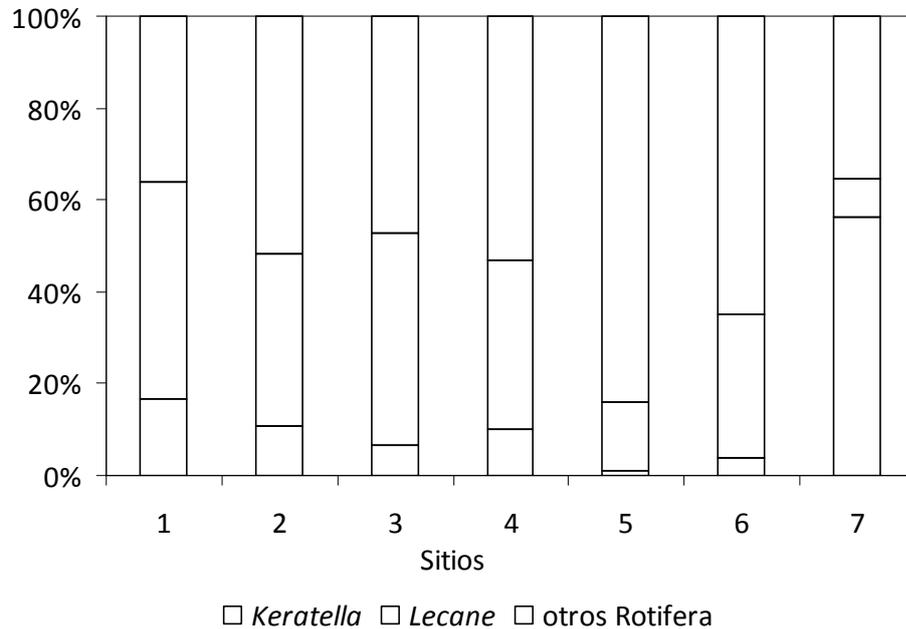


Figura 2.11. Porcentaje de participación de los diferentes grupos animales en los contenidos estomacales de cada sitio.

Figura 2.12. Porcentaje de participación (números de individuos) de *Keratella* y *Lecane* entre los rotíferos registrados en la dieta del molusco de los diferentes sitios.



proporciones medias cercanas al 20% del contenido estomacal en casi todos los ambientes (Figura 2.11).

Los copépodos, presentes en los estómagos de todos los sitios, estuvieron representados por larvas nauplii y copepoditos solamente. Las FO y proporciones fueron bajas para ambos grupos (Tabla 2.6, Figuras 2.9 y 2.11).

Los Nematoda fueron poco abundantes, constituyendo el 5% de los animales (Figuras 2.10), pero se encontraron en estómagos de todos los sitios, siempre en densidades mayores a las de los copépodos (Figura 2.11, Tabla 2.6).

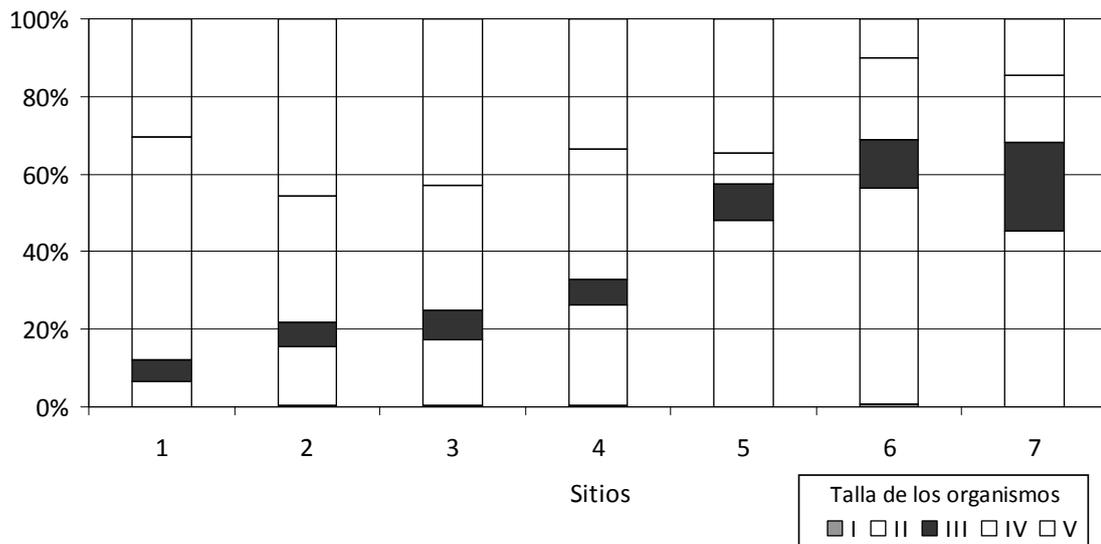
Los Protozoa, Ostracoda, y las larvas de *L. fortunei* constituyeron el 2 % de los animales y su presencia no fue constante (Figuras 2.9 y 2.11, Tabla 2.6).

De los grupos de tallas (Tabla 2.1), las menores (I y II) fueron las de mayor importancia numérica en la dieta, representando el 22 y el 77 % de los organismos, respectivamente (Tabla 2.7, Figura 2.7). El resto de las tallas tuvo un aporte mínimo, correspondiendo la mayor proporción a la talla III (animales más pequeños) (Tabla 2.7). Sin embargo, en términos de biovolumen, los animales representaron el mayor aporte a la dieta ($19 \times 10^6 \mu\text{m}^3$, 67 %), fundamentalmente las tallas IV (principalmente *Bosmina*, *Bosminopsis* y *Chydorus*) y V (especialmente cladóceros más grandes como *Alona* y copepoditos) (Tabla 2.7,

Figura 2.7). Por otro lado la talla II (principalmente los euglenoideos) tuvo un aporte cercano al 30% del biovolumen total (Figura 2.7, Tabla 2.7).

Con referencia a cada sitio en particular (excepto el sitio 6), el biovolumen de los animales varió entre 55 y 95% del biovolumen de la dieta del molusco (Figura 2.13).

Figura 2.13. Porcentaje de participación del biovolumen de los grupos de tallas en la dieta del molusco en cada sitio estudiado. Tallas en μ^3 : I: $<10^3$; II: $<10^3 - 57 \times 10^3$; III: $35 \times 10^3 - < 16 \times 10^5$; IV: $16 \times 10^5 - 10^7$; V: $> 10^7$.



4.3. Selectividad alimentaria

Las figuras 2.14 y 2.15.a ilustran los valores de selectividad alimentaria de Strauss (*Li*) según la abundancia relativa de los diferentes taxones y la abundancia relativa de los grupos de tallas, respectivamente. Entre el fitoplancton, el ítem alimentario con selección positiva mayor fue Euglenophyta (talla II) (Figura 2.14 y 2.15.a). Las algas solitarias y cenobiales y Cryptophyta (talla I) fueron seleccionadas negativamente (Figura 2.14 y 2.15.a).

Todos los animales tuvieron selección positiva, siendo los rotíferos y los cladóceros los que arrojaron índices positivos más altos (Figura 2.14). Esto indica una selección positiva claramente sesgada hacia los animales más pequeños (talla III) (Figura 2.15.a), grupo dominado principalmente por rotíferos, seguidos por la talla IV, representada principalmente por Bosminidae y pequeños Chydoridae, dominantes entre los cladóceros.

Entre los rotíferos y cladóceros dominantes en el ambiente (Figura 2.16) se observó una clara selección positiva para *Keratella*, *Lecane*, Bosminidae y Chydoridae, y una marcada

selectividad negativa para *Polyarthra* y *Synchaeta*. A excepción de *Keratella*, todos los valores de selectividad resultaron significativos ($p < 0,05$).

En función del biovolumen de las presas, la selectividad fue marcadamente diferente (Figura 2.15.b). Las tallas más pequeñas (I y II) fueron seleccionadas negativamente en la dieta (comparar con Figura 2.15.a), mientras que las más grandes (III, IV y V) arrojaron valores positivos aún más altos, en particular la talla IV y V.

Figura 2.14. Índice de selectividad lineal de Strauss (L_i) aplicado a la abundancia (número de individuos) de los grupos del fitoplancton y de los animales. $L_i > 0$: selección positiva, $L_i < 0$: selección negativa, $L_i = 0$ ausencia de selectividad. * $p < 0,05$.

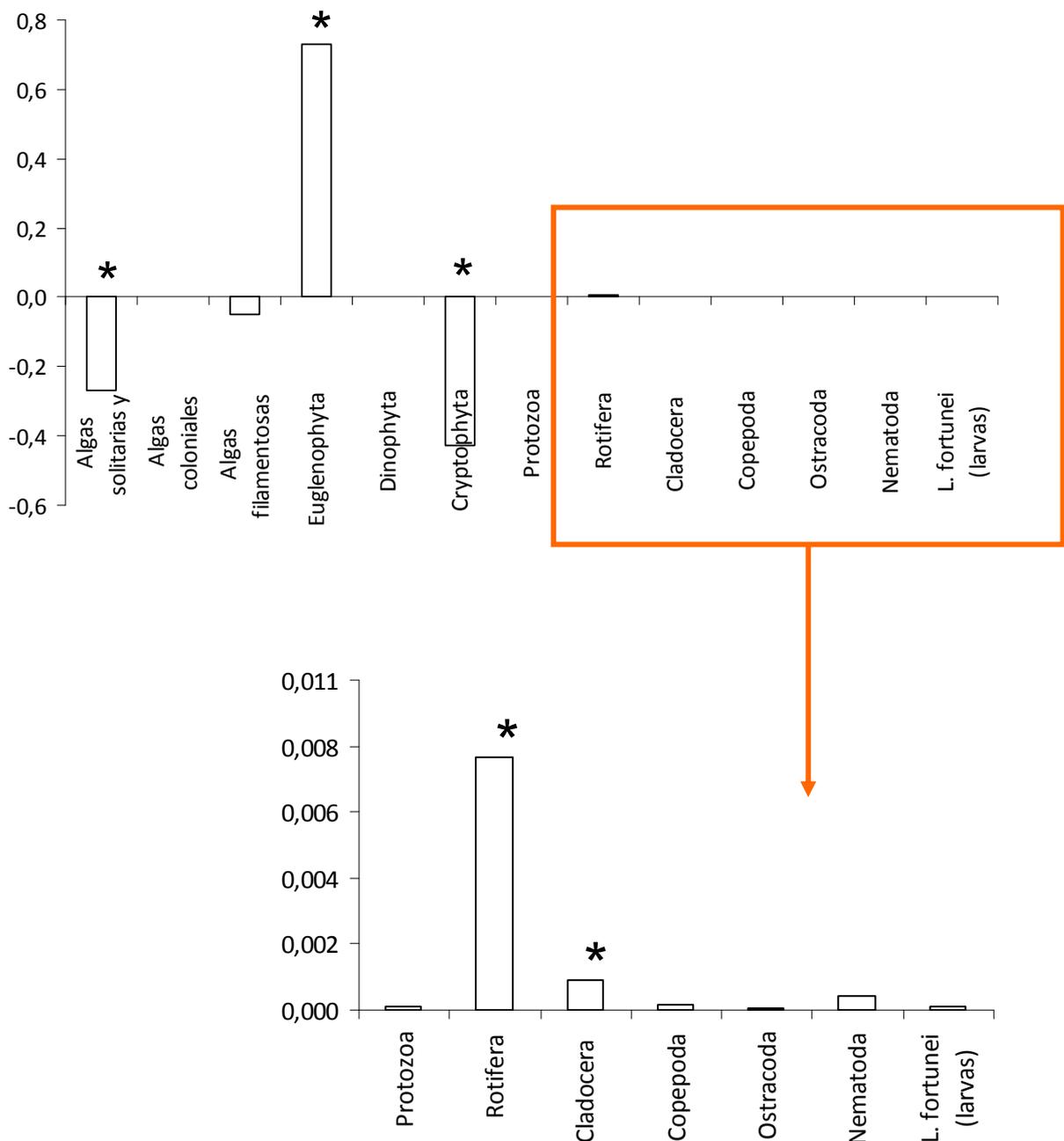


Figura 2.15. Índice de selectividad linear de Strauss (Li) aplicado a la densidad (a) y al biovolumen (b) de los grupos de tallas de los organismos de los siete sitios. Tallas en μ^3 : I: $<10^3$; II: $<10^3 - 57 \times 10^3$; III: $35 \times 10^3 - < 16 \times 10^5$; IV: $16 \times 10^5 - 10^7$; V: $> 10^7$. $Li > 0$: selección positiva, $Li < 0$: selección negativa, $Li = 0$ ausencia de selección. * $p < 0,05$.

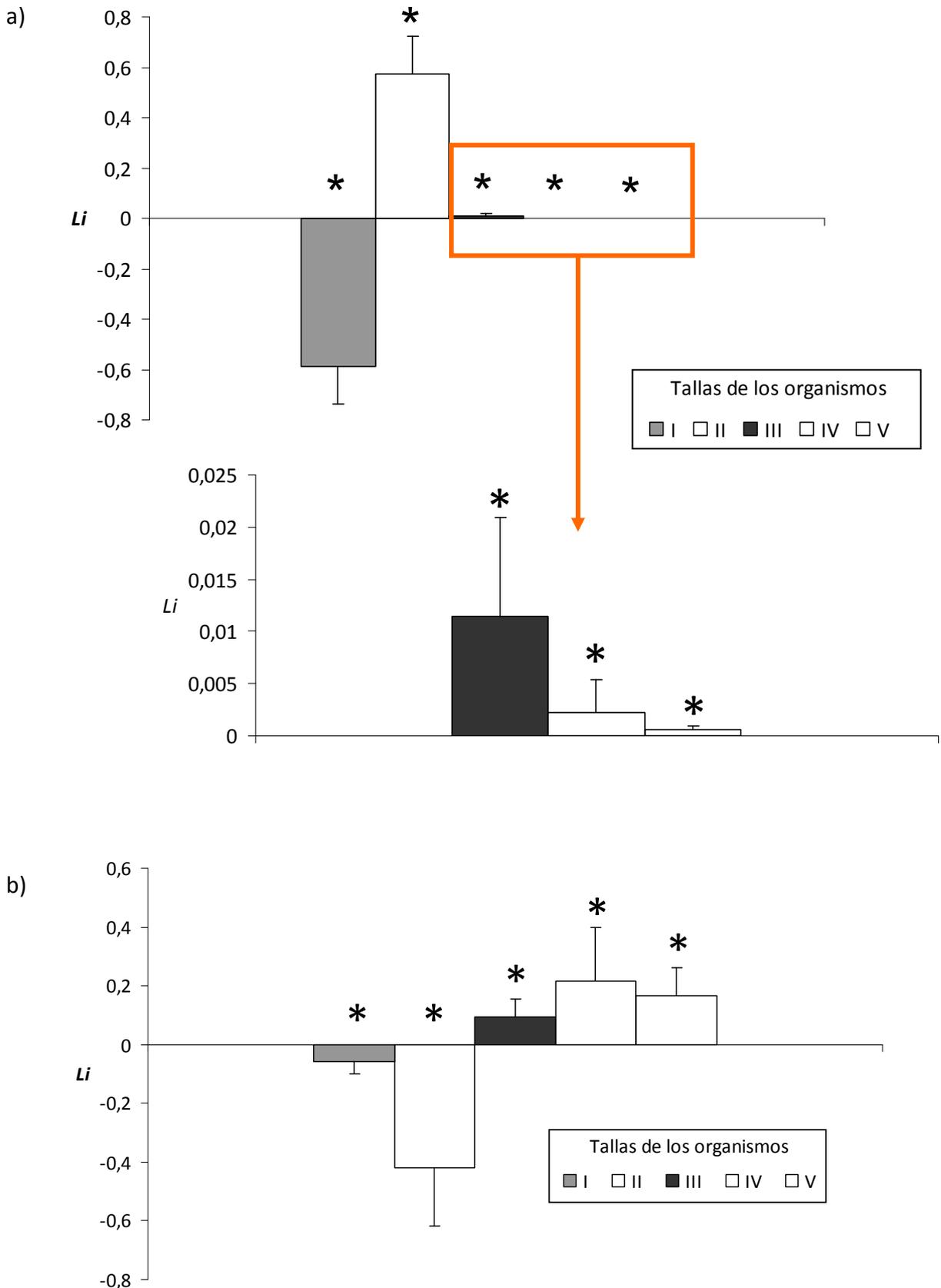
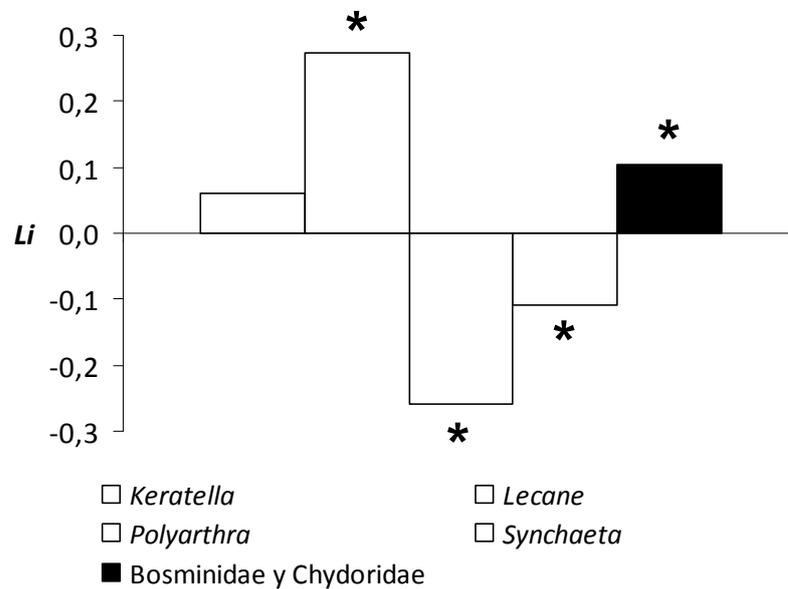


Figura 2.16. Índice de selectividad linear de Strauss (Li) aplicado a la densidad de los rotíferos y cladóceros dominantes. $Li > 0$: selección positiva, $Li < 0$: selección negativa, $Li = 0$: ausencia de selección. * $p < 0,05$.



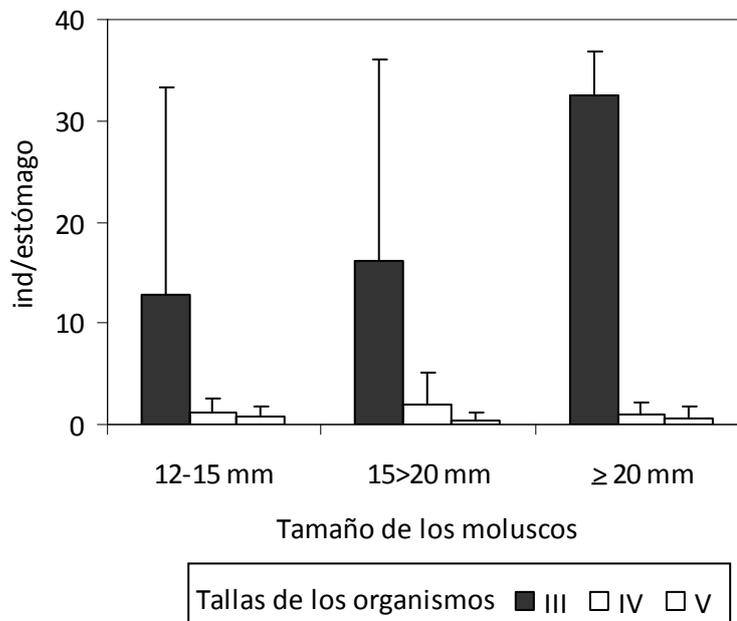
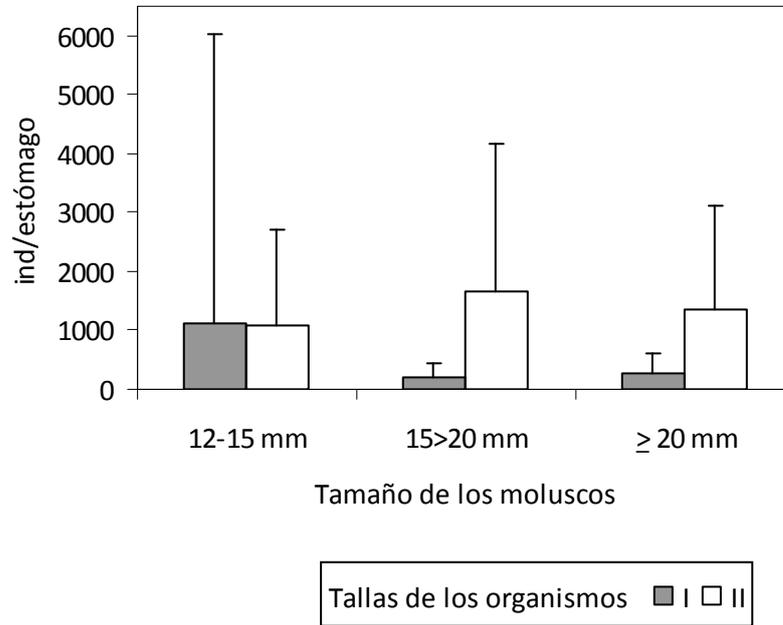
4.4. Relación tamaño del molusco - talla de la presa

No se encontraron correlaciones entre las tallas del molusco y las de las presas. Sin embargo, analizando los datos sobre la base de tres rangos de tallas de depredadores (12-15, 15>20 y ≥ 20 mm, ver Tabla 2.8), se puede observar una tendencia en las tallas corporales de los organismos que fueron ingeridos. Los tres tamaños de moluscos consumieron cantidades semejantes de organismos de las tallas II, IV y V. La talla I fue consumida en mayor medida (un orden de magnitud, 1110 ind/estómago) por los moluscos más pequeños. La talla III fue consumida principalmente por los moluscos de mayor tamaño (media: 32 ind/estómago) (Figura 2.17). Sin embargo estas diferencias en el consumo sobre los 5 grupos de tallas de organismos por parte de los tres grupos de tamaño del molusco tampoco fueron estadísticamente significativas.

Tabla 2.8. Rangos de tallas (en mm) de los tres grupos de tamaño de los moluscos analizados. DE: desviación estándar.

Rango	Media	DE	N
12-15	14,0	0,8	33
15 > 20	17,2	1,3	94
≥ 20	21,3	1,1	13

Figura 2.17. Densidades medias de las tallas de los organismos ingeridas por los tres tamaños de moluscos. Tallas de los organismos ingeridos en μ^3 : I: $<10^3$; II: $<10^3 - 57 \times 10^3$; III: $35 \times 10^3 - <16 \times 10^5$; IV: $16 \times 10^5 - 10^7$; V: $> 10^7$.



5. Discusión

La dieta de Limnoperna fortunei

El molusco filtra succionando un determinado volumen de agua y con él las presas presentes. Su estrategia alimentaria es semejante a la de los peces filtradores del plancton, en quienes la succión no es visualmente orientada hacia una presa en particular, y por lo tanto pueden capturar más de una de ellas al mismo tiempo. En el caso de las presas con pocos movimientos, como el fitoplancton, que no poseen mecanismos de escape, la eficiencia de retención del depredador determina su selectividad (Drenner & MacComas 1980, Drenner *et al.* 1984, Lazzaro 1987). Entre los grupos de algas analizados en este estudio, las únicas que mostraron una selección positiva por parte de *L. fortunei*, fueron Euglenophyta. Estos organismos cuentan con el flagelo para su desplazamiento (Cosson *et al.* 2001), pero la lentitud de sus movimientos seguramente es insuficiente para evadir la succión del molusco.

La selectividad negativa hacia las algas de menor tamaño, representadas por Cryptophyceae y algas solitarias y cenobiales, hallada en este trabajo podría deberse a un sesgo metodológico, y no a las preferencias alimenticias del animal. Es probable que estas células muy pequeñas sean digeridas comparativamente más rápido que las mayores, y por ende sean menos reconocibles en el contenido estomacal. Los resultados de otros estudios parecerían confirmar esta hipótesis. Por ejemplo, Sylvester *et al.* (2005) encontraron que *L. fortunei* es un eficiente consumidor de *Chlorella vulgaris*, cuyo diámetro celular (5-10 μm) es comparable a las algas menores de este trabajo. Bivalvos morfológicamente semejantes a *L. fortunei*, como *Dreissena polymorpha*, pueden alimentarse de algas de menos de 10 μm (*Synechococcus elongatus*, *Chlamydomonas reinhardtii*, *Cryptomonas* sp., *Scenedesmus obliquus*) (Dionisio Pires *et al.* 2004, Sprung & Rose 1988, Naddaffi *et al.* 2007, Ten Winkel & Davids 1983). Esta capacidad está dada porque las ciliadas laterofrontales de los filamentos branquiales forman una malla muy fina capaz de retener partículas muy pequeñas, aún menores a 1 μm (Sprung & Rose 1988). Si consideramos que *L. fortunei* es en muchos aspectos semejantes a *D. polymorpha* (ver Introducción General), es probable que el mejillón dorado también pueda alimentarse de partículas pequeñas.

En cuanto a los organismos animales registrados en el tracto digestivo de *L. fortunei*, dado que su consumo está condicionado por el tamaño y la habilidad de escape de las

presas, en la dieta sólo se registró una parte del inventario observado en el ambiente. Entre los organismos no ingeridos se destacan aquéllos con tallas comprendidas entre 300 y 1600 μm : *Alona glabra*, *Ceriodaphnia dubia*, *Ceriodaphnia reticulata*, *Diaphanosoma* sp., *Moina* sp., *Simocephalus* sp., *Macrocyclops albidus*, *Microcyclops anceps*, *Argyrodiaptomus furcatus*, *Notodiaptomus conifer*, *Notodiaptomus inconpositus*, *Notodiaptomus spiniger*, entre otros (Tabla 2.3). La mayoría de ellos cuentan con una alta capacidad de escape debido a su relativamente alta velocidad de desplazamiento, particularmente los copépodos calanoideos adultos, seguidos por los ciclopoideos y los cladóceros de mayor tamaño, especialmente *Diaphanosoma*. Drenner *et al.* (1978) y Drenner & MacComas (1980), al evaluar la respuesta de escape de diferentes especies del zooplancton frente a la succión de un pez filtrador encontraron que la probabilidad de captura es mayor para un cladóceros como *C. reticulata* y *D. pulex*, intermedia para *Diaphanosoma* y baja para los copépodos adultos. Este tipo de filtrador es poco eficiente en la captura del zooplancton evasivo de tallas mayores debido a que crea perturbaciones por diferencias de presión al succionar el agua (Drenner *et al.* 1978, Drenner & MacComas 1980, Lazzaro 1987).

Kerfoot *et al.* (1980) plantean que las características morfológicas de los copépodos (cuatro pares de apéndices torácicos modificados para la locomoción, cuerpo flexible e hidrodinámico, dos pares de antenas largas y móviles, abdomen articulado con el tórax y exoesqueleto quitinoso y delgado) les permitirían maniobrar ágilmente y acelerar rápidamente manteniendo altas velocidades (20-35 cm/segundo). Varios autores (Yen *et al.* 1992, Fields & Yen 1997, Caparroy *et al.* 2000, Catton *et al.* 2007) han demostrado a través de experiencias que los copépodos son capaces de detectar deformaciones en el fluido (señales hidrodinámicas) generadas por movimientos del depredador provocando una reacción de escape y evitar de este modo ser capturados. Estas características podrían explicar la ausencia de copépodos adultos en la dieta de *L. fortunei*.

Los cladóceros planctónicos, en general, tienen limitadas habilidades locomotoras, al menos como mecanismo de escape, debido a que dependen de un solo par de apéndices para la locomoción (segundo par de antenas) adaptados para el mantenimiento de una posición más o menos estable en la columna de agua, más que para el desplazamiento lateral (Kerfoot *et al.* 1980, Williamson 1983). Sin embargo, algunas especies, como *Diaphanosoma*, dotadas de grandes antenas, son capaces de desplazarse con súbitos y veloces saltos a fin de evitar su captura por parte de los depredadores. En este trabajo,

Diaphanosoma se encontró en el plancton de 4 de los 7 ambientes estudiados (hasta 3,7 ind/L), pero nunca apareció en los estómagos de *L. fortunei*.

Los cladóceros más pequeños (principalmente individuos de la familia Bosminidae y Chydoridae; grupo de tallas IV), fueron los de mayor abundancia en el ambiente y también tuvieron una significativa selección positiva ($p= 0,03$). El tamaño de estos organismos es de aproximadamente 300 micrones; tienen un caparazón relativamente duro y son de desplazamiento lento. Estos crustáceos presentan una respuesta de escape pasiva llamada *akinesis* (simular estar muerto), que consiste en suspender todo tipo de movimiento, retraer sus antenas, cerrar las valvas y dejarse caer pasivamente en la columna de agua (Kerfoot *et al.* 1980, Williamson 1983). Esta estrategia, que evolucionó como mecanismo de defensa contra los depredadores activos provistos de mecanorreceptores, así como las defensas de postcontacto (exoesqueleto grueso y de difícil aprehensión en *Chydorus* o mucrones agudos en *Bosmina*), no resultarían eficaces frente al molusco filtrador. En ese caso su vulnerabilidad al filtrado estaría dada por el pequeño tamaño, el comportamiento pasivo (*akinesis*) y el desplazamiento lento, a lo que se suman las expansiones corporales que presentan (espinas, mucrones) que favorecerían la retención en el aparato filtrador del molusco. Los organismos con estas últimas características son particularmente vulnerables a la retención por los filtros con mucus, como ocurre en los peces filtradores del plancton (Lazzaro 1987).

La selectividad positiva con respecto a los rotíferos seguramente fue favorecida por su relativamente baja movilidad. La natación de estos organismos es por lo general suave y regular y además tienen escasa habilidad para acelerar y escapar del peligro (Kerfoot *et al.* 1980). Las estrategias antidepredación de postcontacto (presencia de espinas, paredes gruesas, placas en la pared, capas gelatinosas, etc.) (Kerfoot *et al.* 1980) tampoco serían suficientes para evitar la captura por parte del molusco. Estas consideraciones pueden explicar la alta abundancia de *Keratella* y *Lecane* en la dieta del molusco.

Otros rotíferos, sin embargo, como *Polyarthra*, *Synchaeta*, *Filina* (que resultaron abundantes en el ambiente, pero escasos o ausentes en los estómagos) exhiben estrategias de precontacto como respuestas de escape frente al depredador. *Synchaeta* realiza rápidos desplazamientos (3,19 mm/seg, Walton 1988), y tanto *Polyarthra* como *Filinia* poseen apéndices natatorios móviles (remos y cerdas, respectivamente) que les permiten rápidas maniobras de escape. Esto ocurre cuando detectan el movimiento del depredador o cuando

entran en la corriente de alimentación de organismos suspensívoros (Gilbert 1987, Williamson 1987, Walton 1988). Es razonable suponer que este comportamiento podría ser la causa de la ausencia de estos rotíferos en la dieta del molusco.

Rotíferos alorigados de cuerpo blando (*Conochilus*, *Epiphanes*, *Monnomata*, *Cephalodella*), desprovistos de este tipo de mecanismos de escape, tampoco fueron registrados en la dieta del molusco; en algunos casos esta ausencia podría deberse a una rápida digestión. *Conochilus*, una especie colonial, posee estrategias defensivas alternativas que también podrían explicar su ausencia en los estómagos. Ante la presencia de depredadores como *Parabroteas sarsi* y *Daphnia pulex* pueden formar colonias de gran tamaño constituidas por muchos individuos, lo cual las hace más difíciles de manipular e ingerir que los individuos solitarios (Diéguez & Balseiro 1998, Gilbert 1988).

Los mayores índices de preferencia alimentaria correspondieron a organismos de tallas intermedias (II y III), lo que podría explicarse por la teoría de la dieta óptima (Schoener 1971), según la cual el depredador incorpora los recursos en su dieta en función del rendimiento energético y la energía empleada para la búsqueda y captura. Es así que estos organismos abundantes en el ambiente, con escasas o nulas habilidades de escape (euglenoideos y rotíferos principalmente) requerirían de una menor inversión de energía. Si bien la biomasa y energía que aportan las tallas mayores (IV y V) es mayor, debido a su alta capacidad de movimiento y escape, involucran una mayor inversión energética en su captura, situación que las hace menos preferibles.

¿Son comparables estos resultados con los efectos de *Dreissena polymorpha*?

Ten Winkel & Davids (1983) analizaron el contenido del tracto digestivo de *Dreissena polymorpha*, destacando la selectividad sobre el fitoplancton entre 15 y 40 μm , sin hacer referencia a la presencia de organismos del zooplancton. Numerosos trabajos experimentales emplearon monocultivos de algas, dietas combinadas de varias especies o fitoplancton natural (Roditi *et al.* 1996, Bastviken *et al.* 1998), con el fin de evaluar la estructura y funcionamiento de las estructuras alimentarias, el transporte de partículas, el comportamiento alimentario, el balance de energía, la selectividad y las tasas de filtración (Morton 1971, Walz 1978, Sprung & Rose 1988, Berg *et al.* 1996, Baker *et al.* 1998, Bastviken *et al.* 1998, Gossiaux *et al.* 1998, Baker *et al.* 2000, Juhel *et al.* 2006, Elliot *et al.* 2008, Wacker & Von Elert 2008, entre otros). En experiencias de laboratorio se encontró que

Dreissena depreda directamente sobre organismos pequeños del zooplancton, como los rotíferos (*Polyarthra* spp., *Keratella* spp., *Trichocerca*, *Brachionus calyciflorus*, *Lepadella ovalis*, *Euchlanis dilatata*) y sus propias larvas velígeras, pero los nauplios y el zooplancton de mayor tamaño, como los cladóceros y copépodos, no son afectados (Maclsaac *et al.* 1991 y 1995, Mikheyev en Sprun & Rose 1988, Wong & Twining 2003, Wong & Levinton 2005).

Horgan y Mills (1997) señalan que las partículas de mayor tamaño que *D. polymorpha* puede coleccionar son colonias de *Gleotrichia echinulata* (1200 μm), aunque muchas de ellas son luego rechazadas (sin aclarar si el resto de las colonias o parte de ellas son finalmente ingeridas). En este sentido es importante destacar la diferencia entre la ingestión de conglomerados de algas y la de invertebrados con mayores o menores habilidades de escape. En el presente trabajo, organismos relativamente grandes con diferentes modos de locomoción, como los copepoditos de *Tropocyclops* sp. y nemátodos, fueron encontrados en el estómago de varios ejemplares de *L. fortunei*.

Si bien casi no hay información sobre parásitos y comensales de *L. fortunei*, no se puede descartar la posibilidad de que al menos algunos de los organismos encontrados en los estómagos sean parásitos o comensales, y no presas. Los nemátodos se encontraron en moluscos de todos los sitios muestreados y frecuentemente en cantidades mayores a las de otros ítems (Tabla 2.6). En el río Uji, Japón, se identificó a *L. fortunei* como el hospedador intermediario de trematodos patogénicos dando lugar a la infección de peces ciprínidos por estos parásitos (Ogawa *et al.* 2004). Para *D. polymorpha* se mencionan al menos 34 especies de parásitos o comensales, incluyendo ciliados, tremátodos, platelmintos, ácaros, quironómidos, oligoquetos, bacterias y nemátodos (Karatayev *et al.* 2007a). En el presente trabajo no se analizó si los nematodos registrados son de vida libre o parásita.

Hasta el momento, el alimento conocido de *L. fortunei* estaba restringido a partículas de fitoplancton y detritos comprendidas entre 3 y 100 μm (Cataldo *et al.* 2005b). Los resultados de este capítulo muestran que *L. fortunei* es capaz de depredar sobre varios tipos de presas (incluyendo al zooplancton) con un amplio rango de tallas (desde las 9 μm - algas, a 717 μm - copepoditos de *Tropocyclops* sp). Según las características de la presa (tamaño y capacidad de escape) y de la habilidad del molusco de retener la presa, éste puede ejercer diferentes fuerzas de selección sobre la comunidad planctónica.

El amplio espectro alimentario de *L. fortunei* sugiere que es un filtrador generalista, capaz de aprovechar una gran variedad de los recursos disponibles en la columna de agua (fitoplancton, zooplancton y detritos). En términos de biomasa, el zooplancton representa el aporte más importante a la dieta de *L. fortunei* (casi el 70%). Estudios recientes mostraron que los bivalvos son capaces de asimilar muy eficientemente el carbono del zooplancton (rotíferos), con una eficiencia del 37 a más del 70% en *Mytilus edulis* y *Perna viridis*, y del 37 al 54 % en el caso de *D. polymorpha* (río Hudson). Esta fuente de alimento cubre aproximadamente del 16 al 23% de sus requerimientos diarios (Wong *et al.* 2003 a, b, Wong & Twining 2003).

La estrategia de elasticidad y amplitud trófica de *L. fortunei*, así como sus amplios rangos de tolerancia ambiental (Karatayev *et al.* 2007a y b), podrían ser determinantes de su ubicuidad y capacidad invasiva. Este molusco ha tenido una rápida expansión en la cuenca del Plata ocupando una amplia variedad de ambientes tanto lóticos como leníticos.

Evaluación del efecto de *Limnoperna fortunei* sobre el zooplancton en experiencias de mesocosmos

1. Introducción

Una de las herramientas disponibles para interpretar los cambios que producen los moluscos en el ecosistema son los estudios experimentales mediante el empleo de tanques de gran capacidad, o mesocosmos. Estos estudios demostraron ser de gran utilidad, en particular para evaluar el impacto del bivalvo *Dreissena polymorpha* sobre el plancton (Richardson & Bartsch 1997, Prins *et al.* 1998, Jack & Thorp 2000, Thorp & Casper 2002, Thorp & Casper 2003, Wilson 2003, entre otros).

En este capítulo se exponen los resultados de las experiencias llevadas a cabo mediante el uso de mesocosmos para analizar el impacto de *L. fortunei* sobre la composición y abundancia del zooplancton. Para disponer de un panorama más completo, también se estudió el fitoplancton y se evaluaron los principales parámetros físicos y químicos en la evolución de las experiencias.

2. Materiales y Métodos

2.1. Diseño de las experiencias

Los ejemplares de *L. fortunei* se obtuvieron del río Paraná, adheridos a las boyas de señalización (31° 44' 30" S; 60° 39' 50" O) (Figura 3.1). Se trasladaron al laboratorio del Instituto Nacional de Limnología (INALI) en cubetas plásticas con agua de río. Los moluscos se separaron cuidadosamente en forma manual y los ejemplares se colocaron aleatoriamente sobre tiras plásticas (de 60 cm de largo por 7 cm de ancho) ubicadas en el fondo de recipientes con agua de río aireada (Figura 3.2). Los mejillones se mantuvieron durante siete días en aclimatación para reducir el estrés producido por la captura, transporte y separación. Durante este período, los moluscos generaron un nuevo biso y fueron mantenidos en condiciones de aireado permanente y alimentados diariamente con un cultivo de *Chlorella vulgaris* (medio Detmer, Kratz & Myers 1955). Día por medio, los sedimentos y heces fueron succionados del fondo de las bateas y de las tiras plásticas, y el medio fue renovado parcialmente con agua de río. No se suspendió la alimentación de los mejillones antes de la experiencia para evitar la sobre-filtración que se puede producir si los animales llegan al experimento en estado de inanición (Lee & Chung 2001).

La experiencia se realizó a cielo abierto en tanques cilíndricos de plástico opaco de 0,57 m de diámetro por 0,90 m de alto, de 230 litros de capacidad cada uno. Estos se llenaron hasta una altura de aproximadamente 70 cm con agua proveniente de una laguna cercana al INALI (próxima a la autopista Santa Fe-Rosario), transportada con un camión cisterna (5/12/07) (Figura 3.3). Los mesocosmos se inocularon con plancton extraído de ambientes léniticos asociados al Paraná Medio, próximos a la ciudad de Santa Fe (8/12/07). Se utilizaron 9 mesocosmos (asignados al azar) para la realización de tres tratamientos con tres réplicas cada uno: control sin moluscos (C), concentración 1 (M1) con 128 moluscos, y concentración 2 (M2) con 256 moluscos. Los ejemplares utilizados en la experiencia tuvieron una longitud promedio de $16,1 \pm 2,7$ mm (media \pm desvío estándar). Se procuró que la distribución de los bivalvos a lo largo de las tiras de plástico fuera lo más homogénea posible. Las tiras se colgaron verticalmente en el centro de cada tanque de modo tal que quedaran dispuestas a lo largo de toda la columna de agua (Figura 3.4). La mortalidad de los moluscos fue controlada diariamente.

Figura 3.1. Boya de señalización N° 583,5 de la cual se extrajeron los ejemplares de *Limnoperna fortunei*.



Figura 3.2. *Limnoperna fortunei* adheridas a las tiras plásticas ubicadas en bateas de mantenimiento.



Figura 3.3. Llenado de los mesocosmos.



Figura 3.4. *Limnoperna fortunei* adheridas a las tiras plásticas colgadas en los mesocosmos.



La experiencia duró 72 horas, (13/12/07 al 16/12/07). Se registraron lluvias intermitentes durante siete horas y media a partir de las 22 horas de haberse iniciado la misma. Se realizaron siete muestreos del plancton, uno en el instante previo a la colocación de los bivalvos (0 hora) (9:30 am), y luego a las 3, 6, 12, 24, 48 y 72 horas de haberse colocado los mismos. Para la toma de muestras de zooplancton se empleó un tubo muestreador rígido, diseñado para ser utilizado en mesocosmos y en cuerpos de agua someros (Paggi *et al.* 2001, Figuras 3.5 y 3.6). Este permite la obtención de muestras integradas a lo largo de toda la columna de agua. Básicamente, el tubo consiste en un caño de PVC (1,5 m de largo x 10 cm de diámetro) provisto en su parte inferior de una unidad de filtrado y un mecanismo de cierre (Paggi *et al.* 2001). El volumen filtrado por muestra varió entre 5,1 y 5,9 litros (media \pm desvío estándar: $5,5 \pm 0,15$). Las muestras de fitoplancton, tomadas simultáneamente, fueron de 70 ml y se colectaron de la zona subsuperficial (por debajo de 25 cm) fijándose con solución ácida de lugol al 1%.

Conjuntamente con cada extracción de muestras de plancton, se tomaron muestras de agua a una profundidad media para determinar en laboratorio la concentración de nutrientes (nitratos, fosfatos y amonio) y la turbiedad. A la misma profundidad, se midió el pH, la temperatura, la conductividad y la concentración de oxígeno con sensores de campo Hanna. La toma de muestras de plancton y la medición de los parámetros ambientales se realizaron durante los 7 muestreos, mientras que las concentraciones de nutrientes se midieron en los muestreos correspondientes a las 0, 24 y 72 horas.

2.2. Análisis de las muestras

Para el análisis cuali-cuantitativo de las muestras de zooplancton se siguió el mismo procedimiento detallado en Capítulo I. Se contaron siempre 100 individuos como mínimo del taxón dominante. El número total de individuos contados por muestra varió entre 198 y 1935 (media 557,5), y el error de conteo medio fue de 26 % (Frontier 1981).

Para la identificación de las especies se siguieron los autores ya citados en el capítulo I. Los copépodos se agruparon a nivel de suborden (Calanoida, Cyclopoida y Harpacticoida), mientras que las larvas nauplios se contabilizaron sin distinción taxonómica.

La identificación y cuantificación de las algas fue realizada por un alumno de la carrera de la Licenciatura en Biodiversidad (FHUC, UNL) en el marco del desarrollo de su tesis

de grado. Las muestras de fitoplancton se procesaron siguiendo la metodología de Utermöhl (1958). Los organismos se contaron hasta alcanzar por lo menos 200 individuos y 50 campos.

Para la determinación de los nutrientes, las muestras se filtraron a través de filtros Whatman GF/F. Para la medición de los nitratos se utilizó el método de reducción de cadmio-cobre, para ortofosfatos el método del ácido ascórbico (ambos con reactivos HACH), y para el amonio el método de indofenol-azul usando reactivos químicos Wiener (APHA, 1985). La turbiedad se midió con espectrofotómetro a 450 nm.

Figura 3.5. Componentes del tubo muestreador de zooplancton. (1) Muestreador, vista lateral; (2) mecanismo de cierre y unidad de filtrado (las partes se muestran desconectadas para mayor claridad); (3) anillo roscado para sujetar el marco de la red; (4) marco de la red; (5) anillo tope de asiento de la tapa; (6) junta de goma o anillo de goma; (7) red; (8) recipiente colector; (9) tapa; (10) palanca; (11) bisagra; (12) resorte; (13) lastre de plomo ; (14) pasador; (15) pieza cilíndrica de metal; (16) mecanismo de retención de la tapa; (17) disparador; (18) patas; (19) escala métrica. Tomado de Paggi *et al.* 2001.

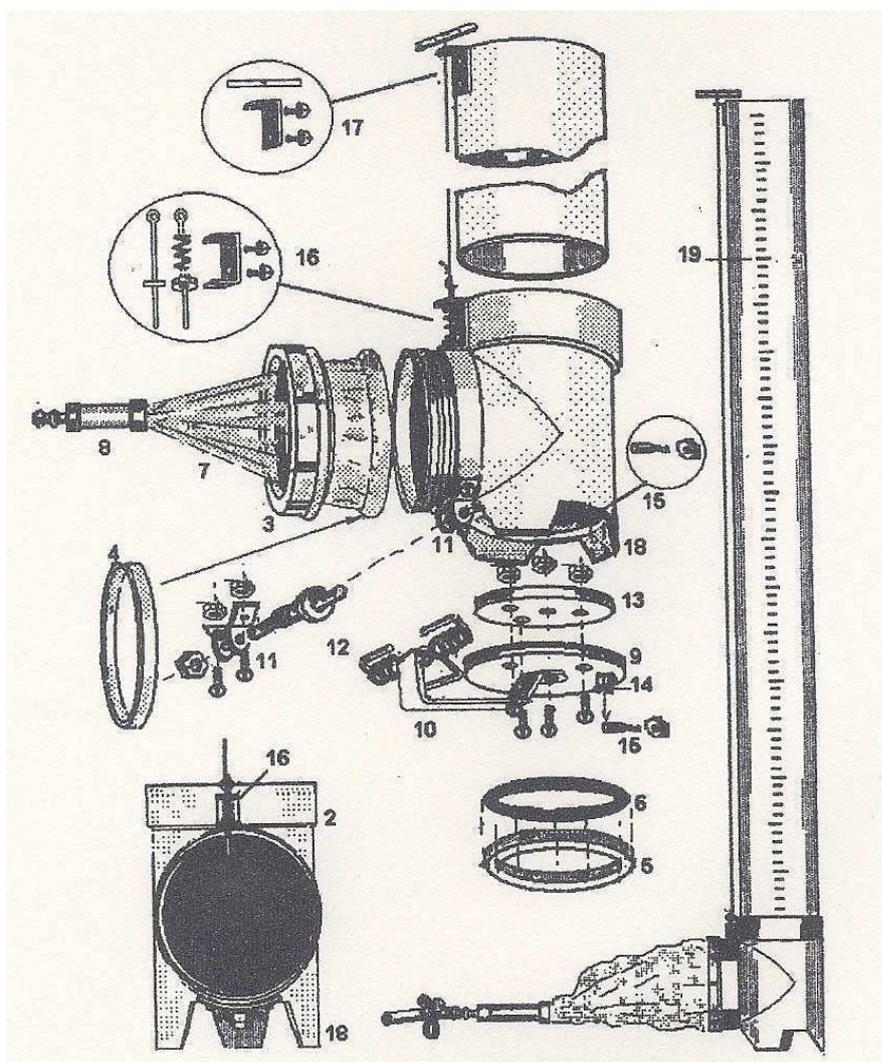
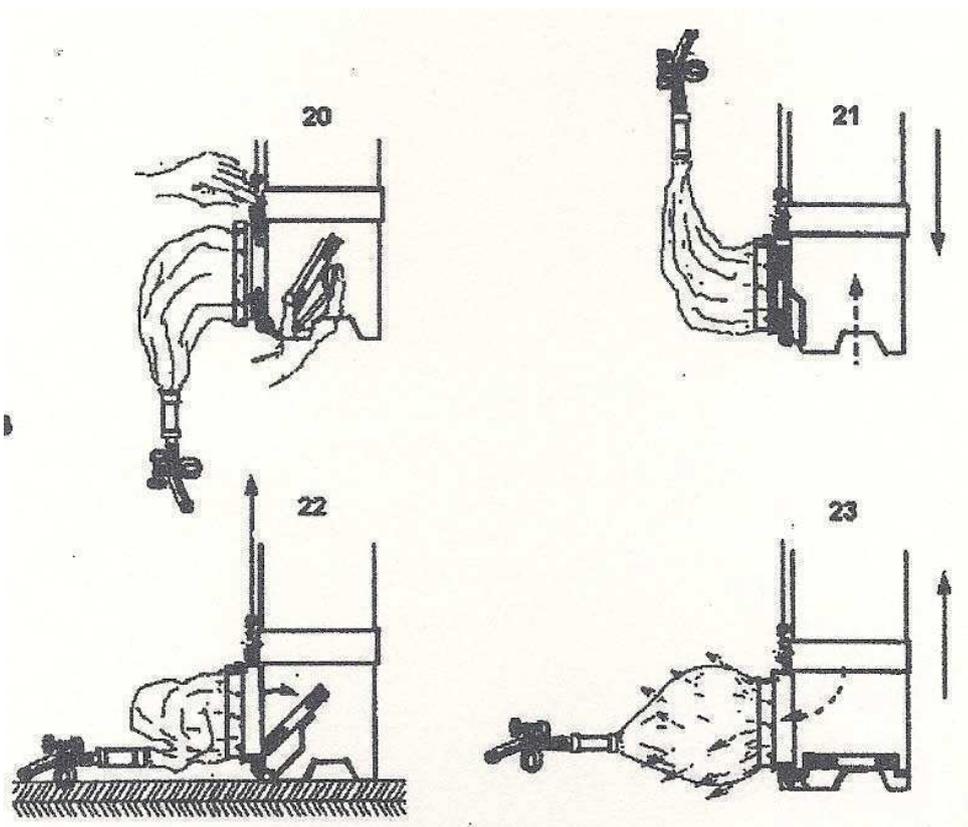


Figura 3.6. Funcionamiento del tubo muestreador. (20) Apertura de la tapa y su seguro vertical; (21) descenso del muestreador; (22) cierre del muestreador y apertura de la unidad de filtrado (23) elevación del muestreador y filtración del agua colectada. Las flechas en líneas de punto muestran la dirección de la salida del agua, las flechas de líneas sólidas, la dirección del muestreador o de algún movimiento del mecanismo. Tomado de Paggi *et al.* 2001.



2.3. Análisis de los datos

Se compararon los parámetros ambientales entre tratamientos empleando ANOVA o Kruskal-Wallis según cumplieran o no, respectivamente, las condiciones de normalidad.

Los datos que se muestran para cada tratamiento son los valores promedios de las réplicas correspondientes.

El biovolumen de los organismos se calculó siguiendo la misma metodología detallada en el Capítulo II.

Para evaluar el efecto de las diferentes concentraciones de *L. fortunei* sobre el plancton se empleó un modelo de análisis de varianza con medidas repetidas (ANOVA MR) que permite estudiar el efecto de uno o más factores cuando al menos uno de ellos es un

factor intra-sujetos. Se utilizó el Modelo de Dos Factores con Medidas Repetidas en un Factor. Se consideró como factor intra-sujetos a las diferentes horas en las que se realizaron los muestreos (tiempo), y como factor inter-sujetos a las tres concentraciones del molusco (control, concentración 1 y concentración 2). Este modelo permite evaluar el efecto de cada uno de los factores por separado (tiempo y concentración) y el efecto de la interacción de ambos (tiempo x concentración). Para el análisis estadístico se utilizaron los valores transformados al $\log_{10}(x+1)$ a fin de que los mismos cumplieran los requisitos de aplicación de métodos paramétricos.

Se realizaron correlaciones entre la densidad del fitoplancton y del zooplancton según el coeficiente de Spearman.

Los análisis estadísticos se realizaron utilizando el programa estadístico SPSS (versión 11.5.1).

3. Resultados

3.1. Parámetros ambientales

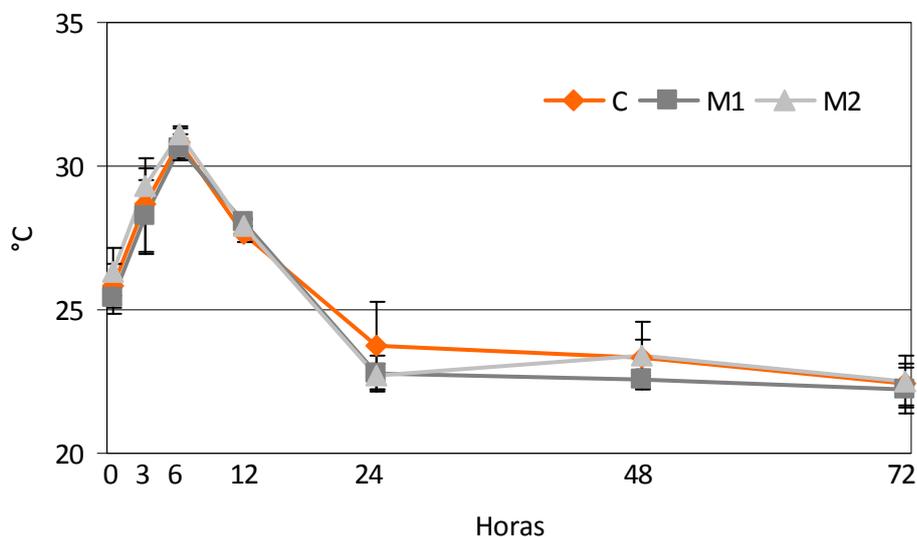
Temperatura del agua

La temperatura no varió entre los tratamientos, los valores medios fueron cercanos a los 26 °C (Tabla 3.1). La variación a lo largo del tiempo indica un aumento desde el inicio de la experiencia hasta las 6 horas (probablemente en respuesta a la exposición de los mesocosmos a las horas de mayor radiación solar), y luego una disminución en las horas de la noche. Durante el resto de la experiencia la temperatura fue estable y comparativamente baja, debido a que el clima se mantuvo nublado y fresco (Figura 3.7).

Tabla 3.1. Parámetros ambientales registrados en los mesocosmos. DE: desviación estándar. C: control; M1: concentración de moluscos 1; M2: concentración de moluscos 2.

	C		M1		M2	
	Media (DE)	Rango	Media (DE)	Rango	Media (DE)	Rango
Temperatura (°C)	26,0 (3,1)	22,4-30,8	25,7 (3,3)	22,2-30,6	26,2 (3,4)	22,5-31,1
Conductividad (µs/cm)	242,4 (3,6)	238,3-247,7	241,7 (3,4)	237,0-245,3	244,5 (3,1)	240,3-248,7
Turbidez (FTU)	78,5 (6,1)	69,3-85,0	73,3 (8,5)	64,3-83,0	72,9 (9,1)	63,3-85,0
Oxígeno (ppm)	7,8 (0,4)	7,5-8,4	7,8 (0,4)	7,3-8,3	7,5 (0,3)	7,1-7,9
pH	8,6 (0,1)	8,5-8,7	8,5 (0,1)	8,3-8,7	8,5 (0,2)	8,2-8,7
Nitrato (mg/L)	0,8 (0,1)	0,7-0,9	0,7 (0,2)	0,5-1,0	0,8 (0,2)	0,6-1,1
Ortofosfato (mg/L)	0,3 (0,2)	0,2-0,6	0,2 (0,1)	0,2-0,3	0,3 (0,1)	0,2-0,4
Amonio (mg/L)	0,4 (0,1)	0,3-0,5	0,5 (0,5)	0,2-1,1	0,7 (0,6)	0,3-1,4

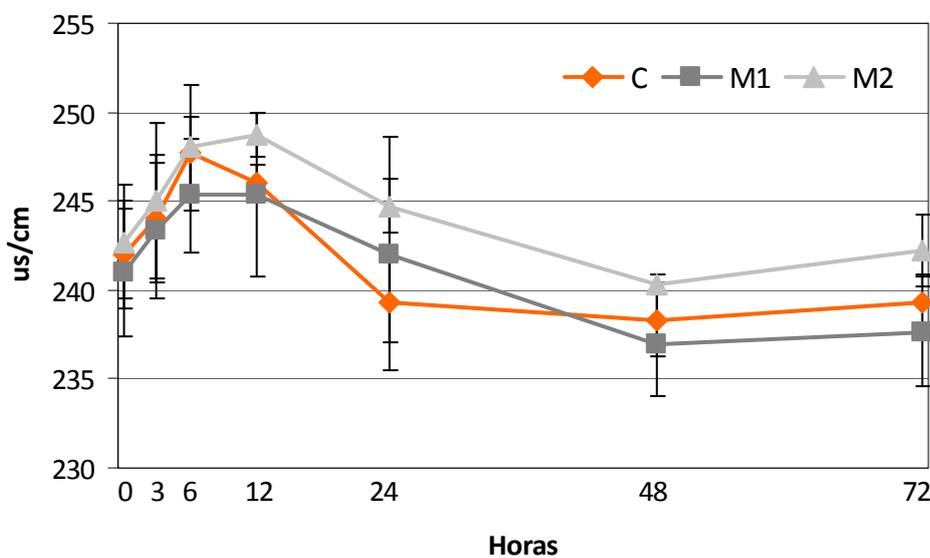
Figura 3.7. Temperatura registrada en los mesocosmos a lo largo de la experiencia. C: Control; M1: Concentración de moluscos 1; M2: Concentración de moluscos 2.



Conductividad

En general, las variaciones de este parámetro durante la experiencia fueron muy pequeñas (Tabla 3.1, Figura 3.8) y estuvieron asociadas a los cambios de temperatura (C: Spearman= 0,901, $p= 0,06$; M1: Spearman= 0,865, $p= 0,012$; M2: Spearman= 0,714, $p= 0,049$).

Figura 3.8. Conductividad de los mesocosmos a lo largo de la experiencia. C: Control; M1: Concentración de moluscos 1; M2: Concentración de moluscos 2.



Turbiedad

A la hora 0 los valores de turbiedad fueron muy semejantes en los tres tratamientos, pero a partir de las 3 horas se registró una marcada disminución en los mesocosmos con moluscos hasta el final de la experiencia (Figura 3.9). La mayor turbiedad promedio y la menor variabilidad se registró en C, mientras que en M2 se registró la menor turbiedad (Tabla 3.1), estas diferencias entre las medias fueron significativas para C vs. M2 ($p= 0,047$) al 95% de confianza, y para C vs. M1 ($p= 0,064$) al 90% de confianza.

Concentración de oxígeno

Las medias fueron muy parecidas en los tres tratamientos ($p= 0,11$) (Tabla 3.1) y las variaciones a lo largo del tiempo no fueron importantes, registrándose los menores valores durante temperaturas altas (Figura 3.10).

pH

Este parámetro fue muy constante a lo largo del tiempo y los valores promedio de los distintos tratamientos fueron muy semejantes entre sí (Tabla 3.1).

Figura 3.9. Turbiedad de los mesocosmos a lo largo de la experiencia. C: Control; M1: Concentración de moluscos 1; M2: Concentración de moluscos 2.

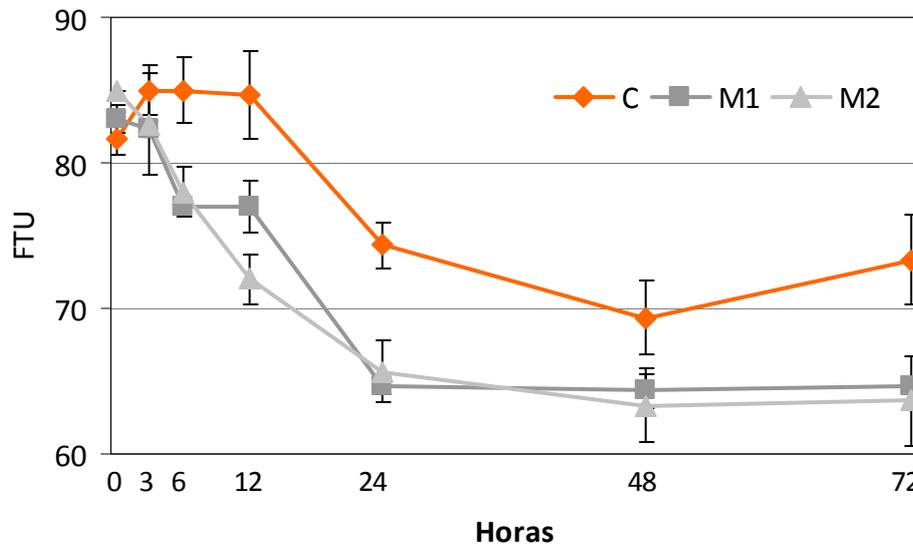
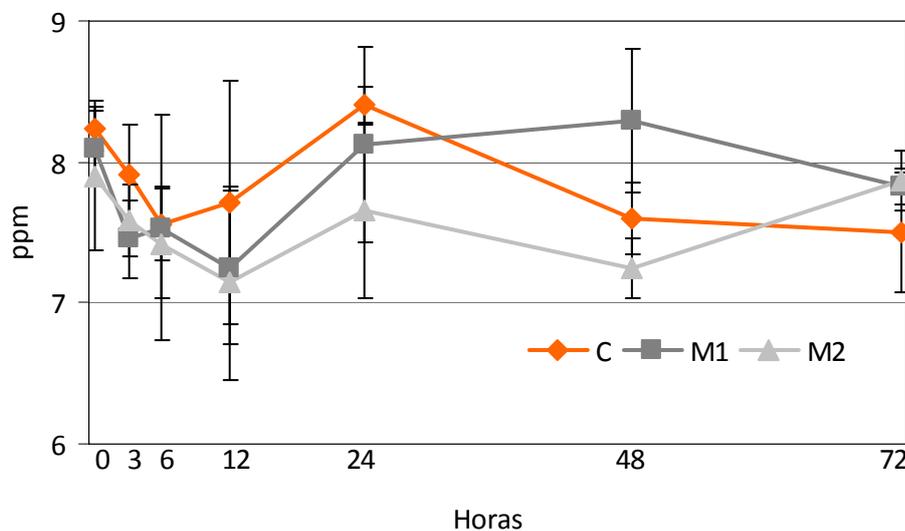


Figura 3.10. Oxígeno disuelto registrado en los mesocosmos a lo largo de la experiencia. C: Control; M1: Concentración de moluscos 1; M2: Concentración de moluscos 2.



Nutrientes

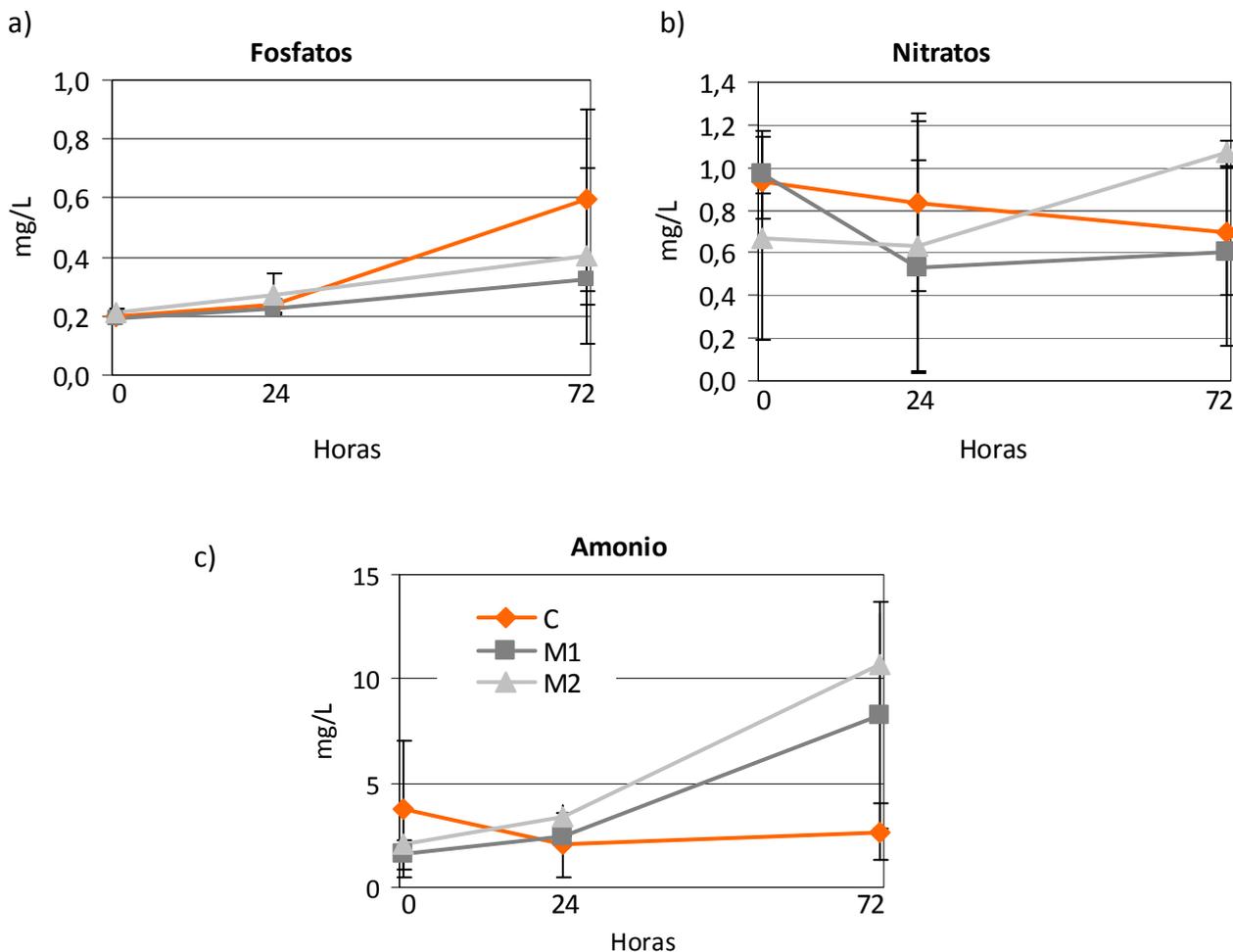
La concentración de nitratos en el control y M1 fue menor hacia el final de la experiencia, mientras que en M2 a las 72 horas aumentó un 162% con respecto del inicio (Figura 3.11.a).

Tanto en los mesocosmos experimentales como, especialmente, en el control los fosfatos aumentaron hacia las 72 horas (Figura 3.11.b) (Tabla 3.1).

A la hora 0, el amonio era levemente menos abundante en los tratamientos con moluscos que en el control, pero hacia el final de la experiencia en los mesocosmos experimentales aumentó casi un 500%, mientras que en el control descendió un 28% (Figura 3.11.c).

Ninguna de estas variaciones en las concentraciones de nutrientes fue estadísticamente diferente entre el control y los tratamientos con moluscos.

Figura 3.11. Concentraciones de nutrientes registradas en los mesocosmos a lo largo de la experiencia. C: Control; M1: Concentración de moluscos 1; M2: Concentración de moluscos 2.



3.2. Fitoplancton

Se registraron 26 taxones de Cyanobacteria, Bacillariophyceae, Chlorophyceae, Chrysophyceae y Cryptophyceae. Sus dimensiones lineales variaron entre 2 y 40 μm . Numéricamente dominaron los géneros *Monoraphidium*, *Nitzschia*, *Chlamydomonas*, *Cryptomonas* y *Goniochloris*.

La densidad del fitoplancton al inicio de la experiencia (hora 0) fue muy semejante entre tratamientos ($p=0,289$) con una media de 7236 ind/ml. Estos valores disminuyeron durante la experiencia en presencia del molusco (especialmente en M2), a densidades medias inferiores a 2200 ind/ml entre las 3 y 72 horas (Figura 3.12, Tabla 3.2).

El análisis estadístico mostró que el fitoplancton disminuyó con el tiempo, con la concentración de moluscos, y por la interacción de ambos. Los valores registrados en las primeras horas de la experiencia (0 y 3 horas) fueron significativamente mayores que los demás (ANOVA MR $p<0,001$). Las densidades fueron significativamente mayores en C que en M1 y M2 (Tabla 3.3). La prueba de comparaciones múltiples determinó que a partir de las 6 horas esta declinación fue significativa en M1 y M2, manteniéndose estas diferencias hasta el final de la experiencia (ANOVA MR, Tabla 3.4). La mayor concentración de moluscos afectó más intensamente la densidad del fitoplancton (86% menos a las 72 horas que al inicio, Tabla 3.2, Figura 3.12).

Figura 3.12. Proporción de la densidad inicial del fitoplancton en los mesocosmos a lo largo de la experiencia. C: Control; M1: Concentración de moluscos 1; M2: Concentración de moluscos 2.

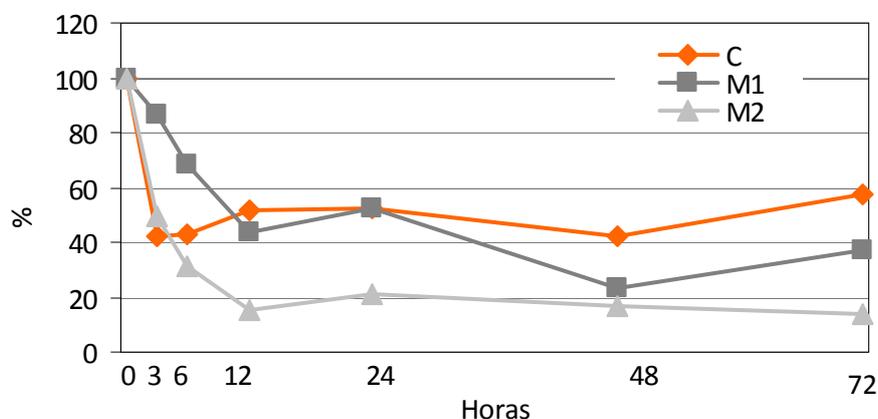


Tabla 3.2. Densidades de los organismos registradas en los mesocosmos a lo largo de la experiencia. Densidad media (desviación estándar) registrada entre las 3 y 72 horas de la experiencia. PDI: Proporción de la densidad inicial a las 72 horas de iniciada la experiencia. Fitoplancton expresado en ind/ml, zooplancton en ind/L. C: control, M1: concentración de moluscos 1, M2: concentración de moluscos 2.

		Horas							Media 3-72 horas	PDI a las 72 horas (%)
		0	3	6	12	24	48	72		
Fitoplancton	C	9362,8	3982,8	3997,8	4824,0	4873,0	3936,1	5385,2	4499,8 (610,8)	58,0
	M1	4308,5	3054,9	2753,6	1765,4	2429,8	989,3	2006,3	2166,6 (745,0)	46,6
	M2	8270,2	4097,8	2589,6	1271,4	1726,5	1399,1	1159,3	2040,6 (1132,4)	14,0
Zooplancton total	C	1132,8	749,6	551,2	587,7	668,3	474,0	488,1	586,5 (106,7)	43,1
	M1	955,2	563,8	435,3	489,1	498,6	463,6	342,8	465,5 (73,9)	35,9
	M2	929,1	683,7	469,0	434,4	350,4	257,1	77,0	378,6 (205,4)	8,3
Rotifera	C	74,7	67,7	44,1	29,7	19,2	10,3	4,8	29,3 (23,5)	6,4
	M1	70,0	27,5	25,5	11,8	11,3	5,7	2,3	14,0 (10,3)	3,3
	M2	71,6	36,3	17,5	13,0	2,3	3,8	0,8	12,3 (13,5)	1,2
Cladocera	C	41,8	35,3	31,6	60,8	68,8	28,6	34,0	43,2 (17,1)	81,2
	M1	61,8	55,9	25,6	47,9	43,5	27,6	11,4	35,3 (16,6)	18,5
	M2	35,6	30,1	21,8	31,3	18,4	10,8	3,3	19,3 (10,9)	9,2
Copepoda (Juveniles y adultos)	C	103,6	85,5	90,9	67,8	53,7	41,9	31,8	61,9 (23,7)	30,6
	M1	141,2	48,9	56,5	51,4	58,1	49,5	31,3	49,3 (9,5)	22,2
	M2	113,4	49,6	57,3	42,5	39,9	30,3	15,4	39,2 (14,8)	13,6
Nauplios de Copepoda	C	912,7	561,0	384,5	429,4	526,6	393,2	419,2	452,3 (73,5)	45,9
	M1	682,2	431,5	327,7	378,0	385,7	380,7	297,7	366,9 (47,3)	43,6
	M2	708,5	567,7	372,4	347,5	289,8	212,1	57,5	307,8 (170,5)	8,1

Tabla 3.3. Valores de p obtenidos para los efectos del tiempo, de la concentración del molusco y la interacción de ambos factores (ANOVA de medidas repetidas) sobre el zooplancton y el fitoplancton. Test de Tukey aplicado para la diferencia entre los tratamientos (C: control; M1: concentración 1 y M2: concentración 2). En negrita se indican los valores significativos. MC: media cuadrática, F: valor del estadístico, S: significancia.

			Tiempo X Concentración	Tiempo	Concentración	Test de Tukey S
Fitoplancton	Densidad	MC	0,070	0,345	0,819	CvsM1 0,056
		F	2,798	13,903	6,701	C vs M2 0,036
		S	0,008	<0,001	0,03	M1 vs M2 0,937
Zooplancton Total	Densidad	MC	0,949	2,581	0,74	CvsM1 0,477
		F	2,239	6,089	11,017	C vs M2 0,009
		S	0,162	0,032	0,010	M1 vs M2 0,038
	Biovolumen	MC	1,585	2,579	0,984	C vs M1 0,232
		F	1,783	2,901	9,469	C vs M2 0,012
		S	0,240	0,133	0,014	M1 vs M2 0,104
Rotifera	Densidad	MC	0,070	2,001	0,639	C vs M1 0,034
		F	1,583	45,37	15,679	C vs M2 0,003
		S	0,141	<0,001	0,004	M1 vs M2 0,155
Keratella	Densidad	MC	0,05	2,572	0,893	C vs M1 <0,001
		F	0,713	36,723	134,242	C vs M2 <0,001
		S	0,729	<0,001	<0,001	M1 vs M2 0,710
Polyarthra	Densidad	MC	0,298	2,141	0,07	
		F	1,020	7,33	0,382	
		S	0,441	0,004	0,698	
Cladocera	Densidad	MC	0,197	0,947	0,856	C vs M1 <0,001
		F	2,31	11,099	8,783	C vs M2 0,787
		S	0,095	0,001	<0,001	M1 vs M2 0,005
	Biovolumen	MC	0,976	1,650	1,494	C vs M1 0,099
		F	1,487	2,513	6,567	C vs M2 0,029
		S	0,274	0,131	0,031	M1 vs M2 0,608
Bosmina	Densidad	MC	0,091	0,548	1,671	C vs M1 0,769
		F	1,014	6,095	11,603	C vs M2 0,022
		S	0,457	<0,001	0,009	M1 vs M2 0,010
Diaphanosoma	Densidad	MC	0,114	0,355	1,109	C vs M1 0,014
		F	1,703	5,284	14,441	C vs M2 0,006
		S	0,107	0,001	0,005	M1 vs M2 0,671
Moina	Densidad	MC	0,025	1,024	0,253	
		F	0,496	20,068	0,377	
		S	0,903	<0,001	0,701	
Nauplios de Copepoda	Densidad	MC	1,254	2,588	0,899	C vs M1 0,713
		F	2,843	5,868	5,642	C vs M2 0,041
		S	0,101	0,031	0,042	M1 vs M2 0,113
Copepoda	Densidad	MC	0,215	1,658	0,211	
		F	1,189	9,165	2,600	
		S	0,367	0,008	0,154	

Tabla 3.4. Análisis de la varianza con medidas repetidas de la densidad del fitoplancton. Comparaciones por pares considerando la interacción del tiempo y la concentración. En negrita se indican los valores estadísticamente significativos.

Tiempo	Concentración (I)	Concentración (J)	Diferencia entre medias (I-J)	Significación
0 hs	C	M1	0,349	0,138
		M2	0,106	0,621
	M1	C	-0,349	0,138
		M2	-0,243	0,279
	M2	C	-0,106	0,621
		M1	0,243	0,279
3 hs	C	M1	0,031	0,802
		M2	0,014	0,913
	M1	C	-0,031	0,802
		M2	-0,018	0,887
	M2	C	-0,014	0,913
		M1	0,018	0,887
6 hs	C	M1	0,141	0,049
		M2	0,185	0,018
	M1	C	-0,141	0,049
		M2	0,044	0,470
	M2	C	-0,185	0,018
		M1	-0,044	0,470
12 hs	C	M1	0,406	0,024
		M2	0,558	0,006
	M1	C	-0,406	0,024
		M2	0,152	0,301
	M2	C	-0,558	0,006
		M1	-0,152	0,301
24 hs	C	M1	0,288	0,152
		M2	0,488	0,032
	M1	C	-0,288	0,152
		M2	0,2	0,297
	M2	C	-0,488	0,032
		M1	-0,2	0,297
48 hs	C	M1	0,65	0,026
		M2	0,5	0,065
	M1	C	-0,65	0,026
		M2	-0,15	0,524
	M2	C	-0,5	0,065
		M1	0,15	0,524
72 hs	C	M1	0,389	0,045
		M2	0,665	0,005
	M1	C	-0,389	0,045
		M2	0,276	0,123
	M2	C	-0,665	0,005
		M1	-0,276	0,123

3.3. Zooplancton

Se identificaron 41 taxones de Rotifera y 15 de Cladocera (Tabla 3.5). La densidad inicial del zooplancton (hora 0) fue semejante entre los tratamientos ($p= 0,886$) con una media de 1005 ind/L. Los nauplios de Copepoda fueron los organismos dominantes (76%), seguidos por adultos y juveniles de Copepoda (12%, principalmente Calanoida) y Rotifera (7%).

Ni el zooplancton total, ni los grupos considerados individualmente, mostraron diferencias significativas entre las réplicas de cada tratamiento.

El análisis de medidas repetidas (ANOVA MR) mostró que no hubo efectos por la interacción de los dos factores (concentración del molusco y tiempo transcurrido en la experiencia) sobre la densidad y el biovolumen del zooplancton total y de los grupos del zooplancton analizados (Tabla 3.3). Por otro lado, al considerar los factores por separado las diferencias fueron significativas para algunos grupos.

La densidad del zooplancton total de los tratamientos fue significativamente mayor durante las primeras horas de la experiencia (0 y 3 horas) que en las posteriores (ANOVA MR, Tabla 3.3). El control presentó la mayor densidad promedio durante la experiencia (Tabla 3.2). En M2 los valores disminuyeron, alcanzando a las 72 horas menos del 10% de los valores iniciales (Figura 3.13.a, Tabla 3.2). Esta declinación fue significativa con respecto a C y a M1 (ANOVA MR, Tabla 3.3).

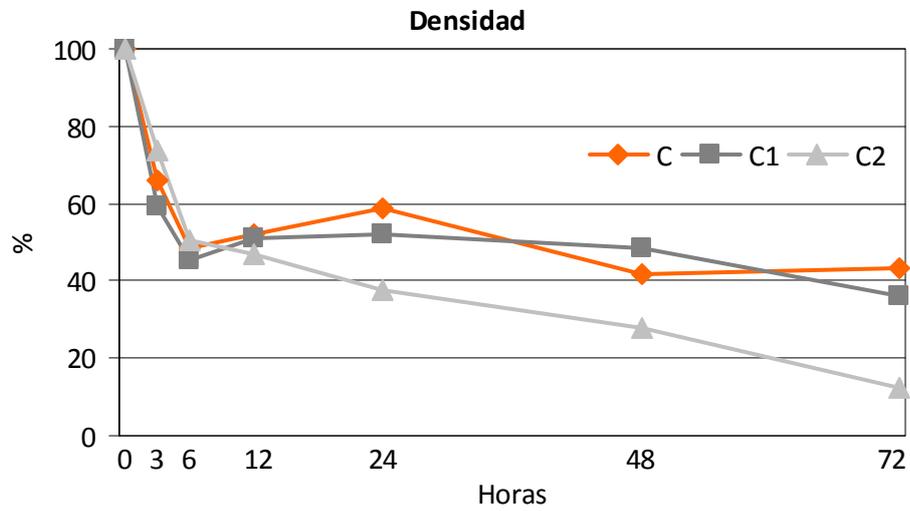
El biovolumen del zooplancton total disminuyó en los tres tratamientos hasta las 6 horas (entre el 30 y 50 %) recuperándose a las 12 horas. Estos valores se mantuvieron más o menos estables en C hacia el final de la experiencia, mientras que en los mesocosmos con *L. fortunei* se registró una disminución paulatina hasta las 72 horas, llegando a menos del 40% de los valores iniciales. Esta diferencia fue significativa para C vs. M2 (ANOVA MR Tabla 3.3, Figura 3.13.b).

Tabla 3.5. Lista de los taxones registrados en los mesocosmos.

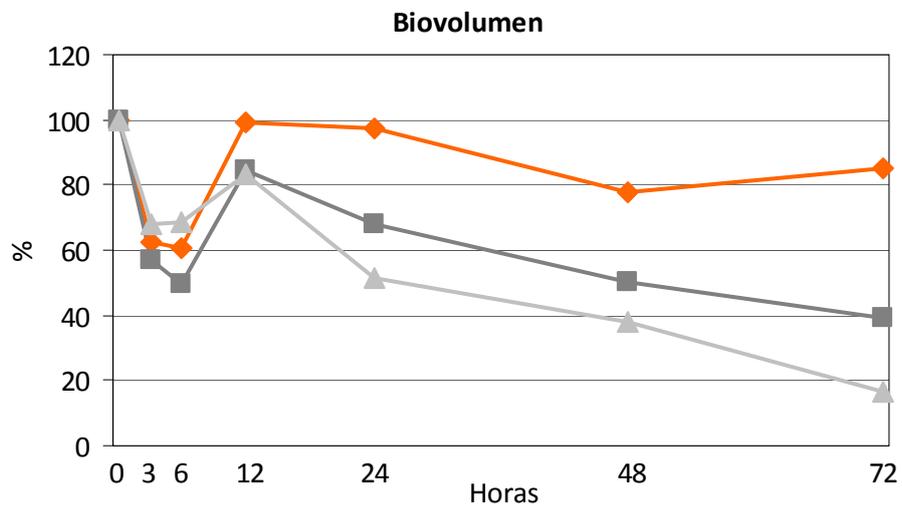
Phylum ROTIFERA	Phylum ARTHROPODA
Clase Eurotatoria	Subphylum Crustacea
Subclase Bdelloidea	Clase Branchiopoda
rotifero sp	Orden Ctenopoda
Subclase Monogononta	Familia Sididae
Superorden Pseudotrocha	<i>Diaphanosoma fluviatile</i> Hansen
Orden Ploima	<i>Diaphanosoma</i> sp
Familia Brachionidae	Orden Anomopoda
<i>Brachionus angularis</i> Gosse	Familia Bosminidae
<i>B. bidentata</i> Anderson	<i>Bosmina (B) longirostris</i> (Müller)
<i>B. quadridentatus</i> Hermann	<i>B. (N) hagmani</i> Stingelin
<i>Brachionus</i> sp	<i>B. (N) huaronensis</i> Dellachaux
<i>Keratella cochlerais</i> (Gosse)	Familia Moinidae
<i>K. tecta</i> (Gosse)	<i>Moina micrura</i> Kurz
<i>K. lenzi</i> Hauer	<i>Moina</i> sp
<i>K. tropica</i> (Apstein)	Familia Ilyocryptidae
<i>Keratella</i> sp.	<i>Ilyocryptus spinifer</i> Herrick
<i>Plationus patulus</i> (Müller)	Familia Daphnidae
<i>P. patulus f macracanthus</i> (Daday)	<i>Daphnia gessneri</i> Herbst
<i>Plationus</i> sp	<i>Ceriodaphnia cornuta</i> Sars
<i>Platyas quadricornis</i> (Ehrenberg)	<i>Ceriodaphnia dubia</i> Richard
Familia Euchlanidae	Familia Macrothricidae
<i>Euchlanis</i> sp	<i>Macrothrix elegans</i> Sars
Familia Lecanidae	Familia Chidoridae
<i>L. bulla</i> (Gosse)	<i>Chidorus</i> sp
<i>L. cornuta</i> (Müller)	<i>Ephemeropeporus</i> sp
<i>L. curvicornis</i> (Murray)	<i>Euryalona</i> sp
<i>L. hamata</i> (Stokes)	Clase Maxillopoda
<i>L. leontina</i> (Turner)	Subclase Copepoda
<i>L. ohioensis</i> (Herrick)	Orden Calanoida
<i>L. papuana</i> (Murray)	Orden Cyclopoida
<i>L. quadridentata</i> (Ehrenberg)	Orden Harpacticoida
<i>Lecane</i> sp	
Familia Lepadellidae	
<i>Colurella adriatica</i> Ehrenberg	
<i>Colurella</i> sp	
<i>Lepadella</i> sp	
Familia Mytilinidae	
<i>Mytilina mucronata</i> (Müller)	
<i>Mytilina ventralis</i> cf (Ehrenberg)	
Familia Notommatidae	
<i>Cephalodella</i> sp	
Familia Synchaetidae	
<i>Polyarthra</i> sp	
<i>Synchaeta</i> sp	
Familia Trichocercidae	
<i>Trichocerca bicristata</i> (Gosse)	

Figura 3.13. Proporción de la densidad (a) y biovolumen (b) inicial del zooplancton total en los mesocosmos a lo largo de la experiencia. C: Control; M1: Concentración de moluscos 1; M2: Concentración de moluscos 2.

a)



b)



La densidad inicial de Rotifera osciló alrededor de 70 ind/L (Tabla 3.2). Este valor disminuyó significativamente con el paso del tiempo (ANOVA MR Tabla 3.3, Figura 3.14.a). También en los tratamientos con moluscos las densidades medias fueron significativamente menores que en el control (Tablas 3.2, ANOVA MR Tabla 3.3). Los géneros dominantes, *Keratella* y *Polyarthra* (entre el 66 y el 80% de los rotíferos en los tres tratamientos) presentaron comportamientos semejantes. Durante las primeras 3 horas ambos tuvieron una marcada disminución en los tratamientos con bivalvos (alrededor del 50% y >60%, respectivamente), mientras que en los controles aumentaron hasta un 25% del valor inicial (Figura 3.14.b y 3.14.c). El resto del tiempo, en los tres tratamientos continuó la declinación de la densidad hacia el final de la experiencia, pero menos marcadamente en el C, siendo significativamente menor la densidad de *Keratella* en los tratamientos con bivalvos (medias: C= 17,7; M1= 6,22 y M2= 5,89 ind/L) (Tabla 3.3). A las 48 y 72 horas *Polyarthra* estuvo presente sólo en C, y *Keratella*, en presencia de *L. fortunei*, disminuyó al 8% de su densidad inicial a las 48 horas, y desapareció totalmente a las 72 horas (Figura 3.15).

Figura 3.14. Proporción de la densidad inicial de Rotifera (a) y de los géneros dominantes *Keratella* (b) y *Polyarthra* (c) en los mesocosmos a lo largo de la experiencia. C: Control; M1: Concentración de moluscos 1; M2: Concentración de moluscos 2.

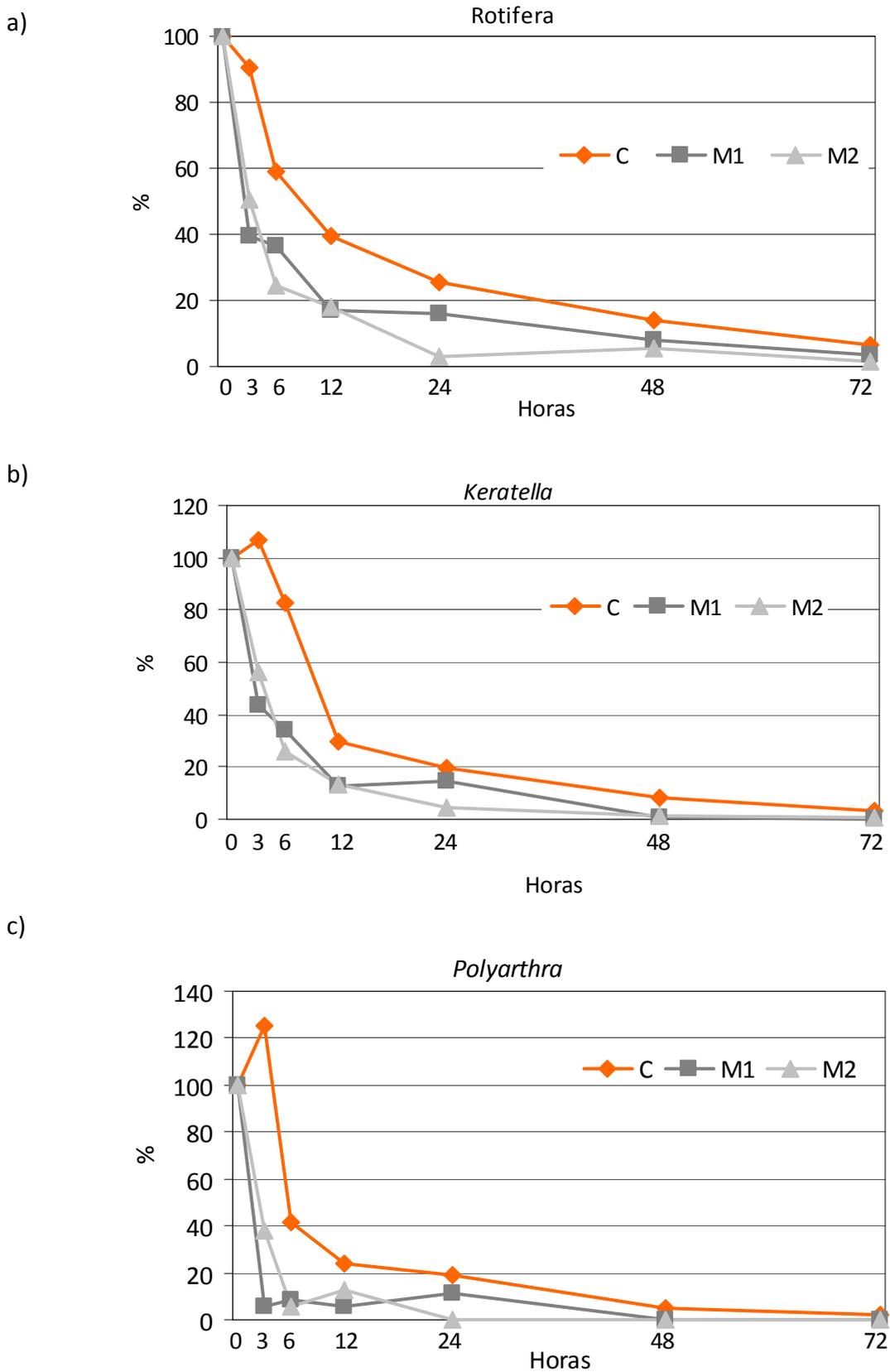
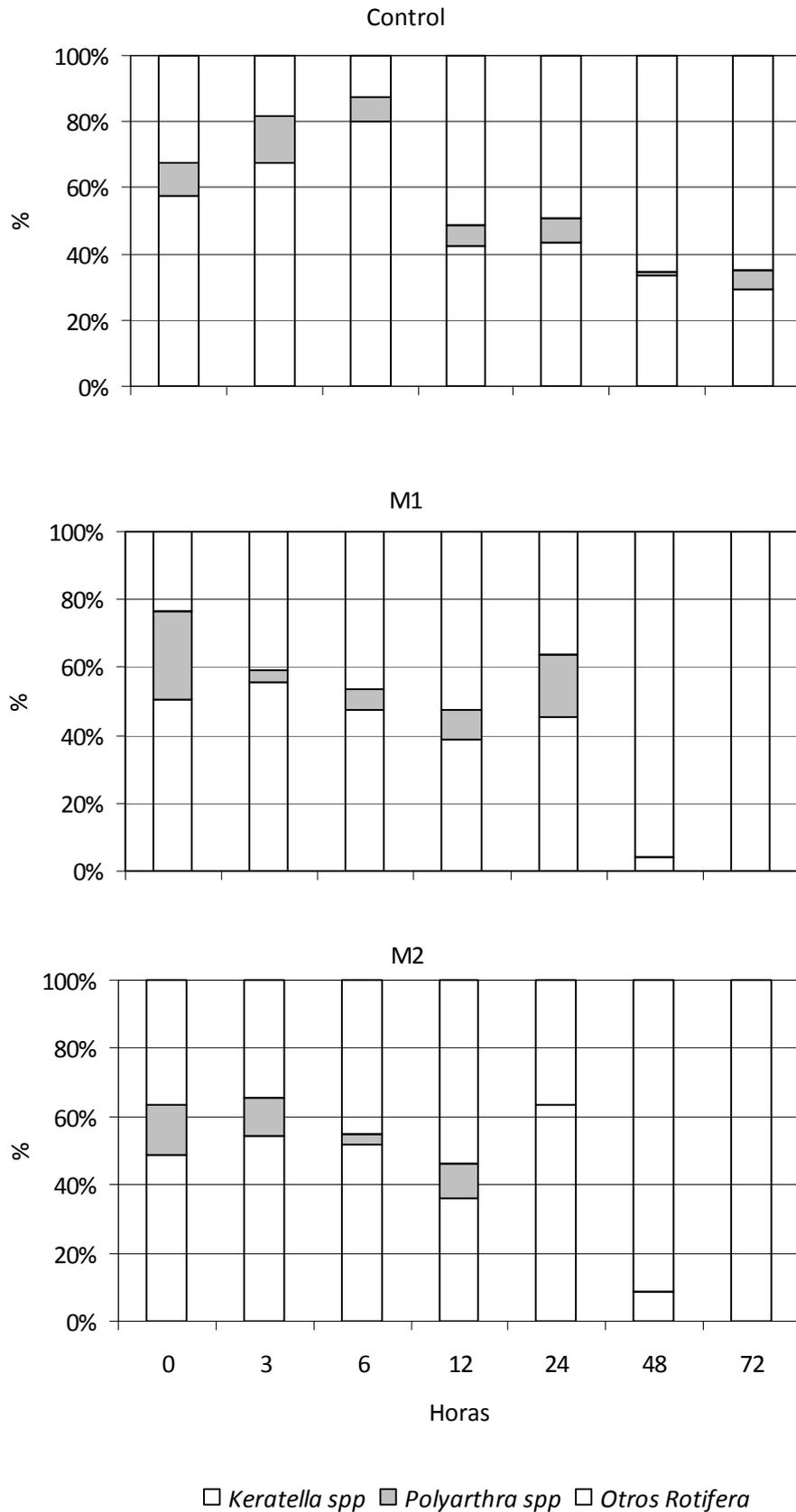


Figura 3.15. Variaciones de la densidad relativa (%) de los géneros dominantes de Rotifera en los mesocosmos durante la experiencia. M1: Concentración 1; Concentración 2.



Bosmina, *Diaphanosoma* y *Moina* fueron los Cladocera numéricamente dominantes (70%). En los conteos de las primeras horas de la experiencia se registraron en reiteradas oportunidades juveniles y hembras con neonatos en estado avanzado de desarrollo, incluso muchos de ellos probablemente expulsados de la cámara incubatriz debido al efecto de fijación del formol (estos últimos no fueron incluidos en los conteos).

La densidad inicial de *Bosmina* (media: 20 ind/L) no difirió entre los tratamientos ($p=0,108$), pero fue significativamente mayor en C hacia el final de la experiencia (ANOVA MR, Tabla 3.3, Figura 3.16.a). Así en los mesocosmos con moluscos a las 72 horas las densidades iniciales declinaron un 85%, mientras que en el control a las 72 horas las densidades fueron prácticamente iguales que al inicio (Figura 3.16.a). Estas diferencias fueron significativas entre C y M2 (ANOVA MR, Tabla 3.3).

La concentración inicial de *Diaphanosoma* (media: 4,3 ind/L) fue semejante en los tratamientos ($p=0,69$). A las 12 horas aumentó muy significativamente en todos los tratamientos (hasta un 400%; $p < 0,01$) (Tabla 3.3, Figura 3.16.b), y se mantuvo en niveles altos en el control hasta el final del ensayo. En presencia de los bivalvos, por otro lado, luego del aumento de las 12 horas los valores cayeron rápidamente a valores cercanos al 80% de la densidad inicial (Figura 3.16.b). La densidad media en el control (12,7 ind/L) fue significativamente mayor que en presencia del molusco (M1: 5,1 y M2: 4,7 ind/L, Tabla 3.3).

Las densidades de *Moina* fueron muy semejantes ($p=0,937$) en todos los mesocosmos a lo largo de toda la experiencia (alrededor de 12,9 ind/L). En líneas generales, tanto en el control como en los recipientes experimentales la densidad de este cladóceros fue declinando con el tiempo, terminando en valores significativamente menores a las 48 y 72 horas que al inicio (ANOVA MR, Tabla 3.3, Figura 3.16.c).

Los cladóceros *in toto* presentaron diferencias de densidad significativas en el tiempo (ANOVA MR, Tabla 3.3). Los valores más altos se dieron a las 12 y 24 horas, y los menores a las 48 y 72 hs (Figura 3.17.a, Tabla 3.2). Los mesocosmos con moluscos presentaron densidades medias menores que los controles, registrando a las 72 horas menos del 19% de la concentración inicial. Estas diferencias resultaron significativamente menores entre C y M2 y entre M1 y M2 (Tablas 3.2 y 3.3).

Figura 3.16. Proporción de la densidad inicial de los cladóceros dominantes en los mesocosmos a lo largo de la experiencia: *Bosmina* (a), *Diaphanosoma* (b) y *Moina* (c). C: Control; M1: Concentración de moluscos 1; M2: Concentración de moluscos 2.

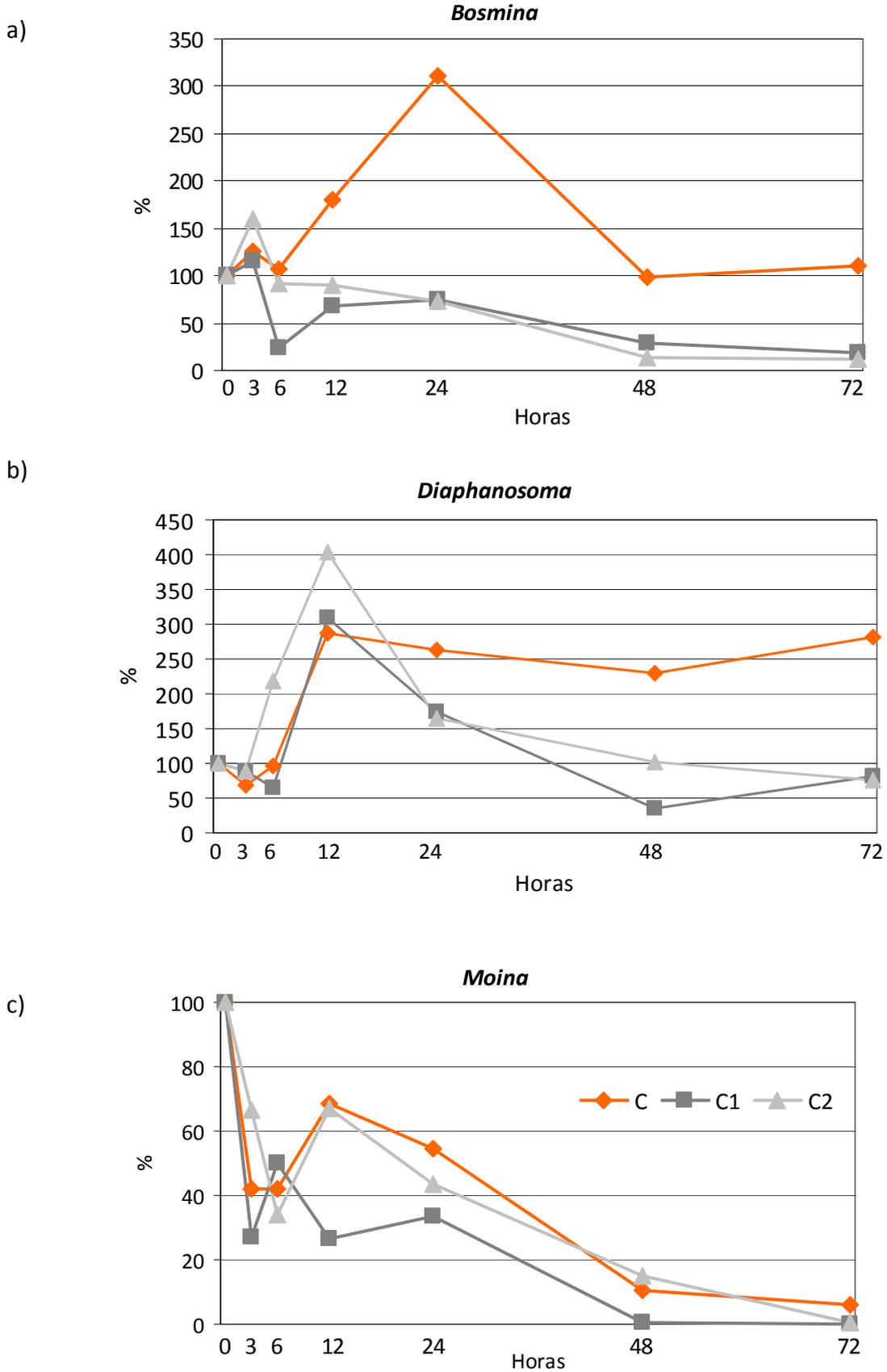
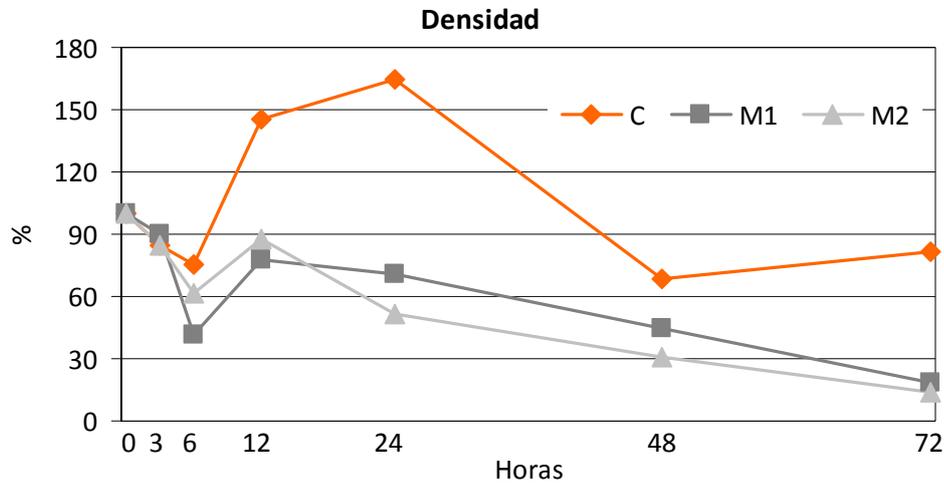
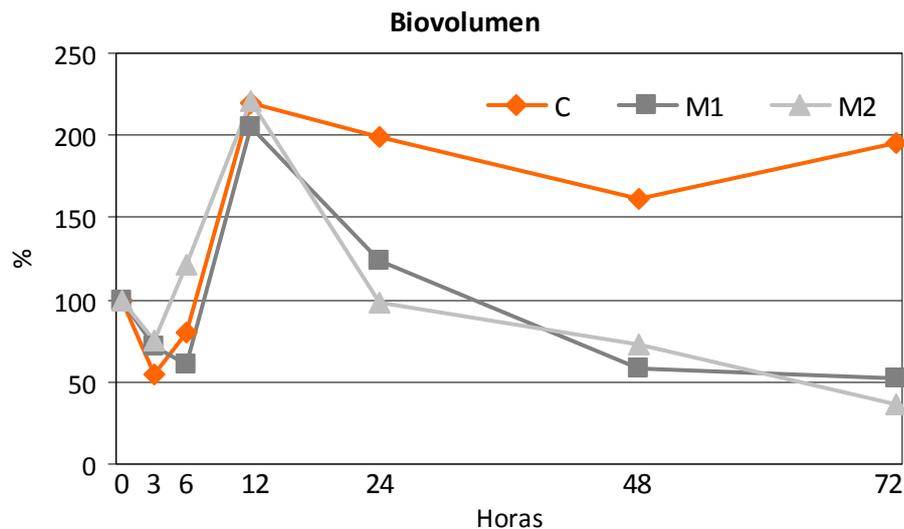


Figura 3.17. Proporción de la densidad y el biovolumen inicial de Cladocera en los mesocosmos a lo largo de la experiencia. C: Control; M1: Concentración de moluscos 1; M2: Concentración de moluscos 2.

a)



b)



El biovolumen de Cladocera presentó variaciones muy semejantes en los tres tratamientos aumentando sensiblemente hasta las 12 horas. A partir de allí en los tratamientos con moluscos los valores descendieron hasta menos del 50% de la biomasa inicial (Figura 3.17.b), mientras que en los controles se mantuvieron estables. El biovolumen medio fue mayor en C ($5,6 \times 10^9 \mu\text{m}^3/\text{L}$) que en los tratamientos con molusco (alrededor de $2,4 \times 10^9 \mu\text{m}^3/\text{L}$), siendo significativa esta diferencia entre el C y M2 (ANOVA MR, Tabla 3.3); este comportamiento refleja las altas densidades de *Diaphanosoma* y *Bosmina* en C a partir de las 12 hs. También el pico de las 12 horas en M1 y M2 se debió a las altas densidades de *Diaphanosoma* alcanzadas en ese momento (Figura 3.16.b).

La densidad inicial de nauplios fue semejante en todos los mesocosmos (media: 767,8 ind/L, $p= 0,601$). Las densidades a las 0 y 3 horas fueron significativamente mayores que en el resto de la experiencia (ANOVA MR) (Tabla 3.3). En M2, con la más alta cantidad de moluscos, a las 72 hs solamente se registró menos de un 10% de las densidades iniciales de nauplii (Tabla 3.3), mientras que en C y M1 los valores finales fluctuaron entre un 43 y 63% de la densidad inicial (Figura 3.18.a).

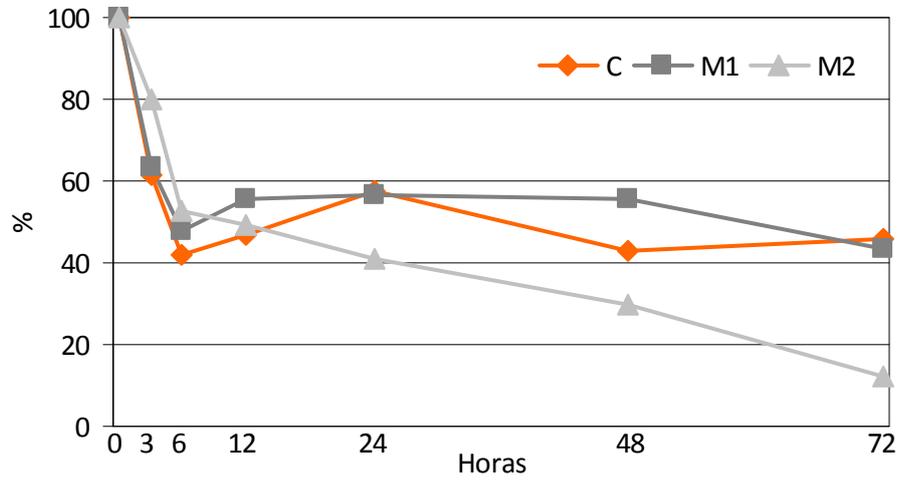
El número de Copepoda fue significativamente mayor al inicio de la experiencia que más adelante (ANOVA MR, Tabla 3.3), y no difirió entre los tratamientos (media: 119,4 ind/L, $p= 0,673$). En C la densidad promedio fue mayor, aunque no significativamente, que en los tratamientos con moluscos (Tablas 3.2 y 3.3, Figura 3.18.b).

3.4. Correlaciones entre zooplancton y fitoplancton

El análisis de correlación de Spearman mostró para los tres tratamientos una relación directa y significativa entre la concentración del fitoplancton y la del zooplancton (Figura 3.19). El menor valor de correlación se observó en los mesocosmos sin *L. fortunei* y el mayor en los mesocosmos con mayor concentración de moluscos.

Figura 3.18. Proporción de la densidad inicial de nauplios de Copepoda (a) y de juveniles y adultos de Copepoda (b) en los mesocosmos a lo largo de la experiencia. C: Control; M1: Concentración de moluscos 1; M2: Concentración de moluscos 2.

a)



b)

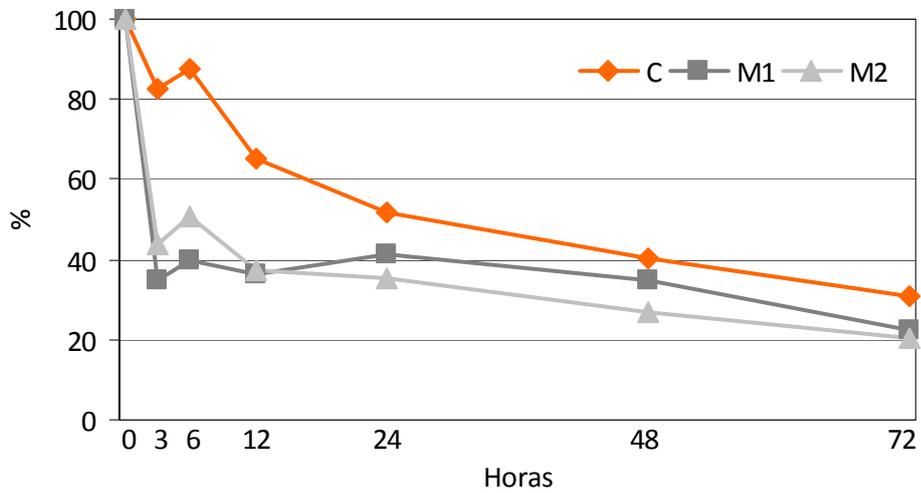
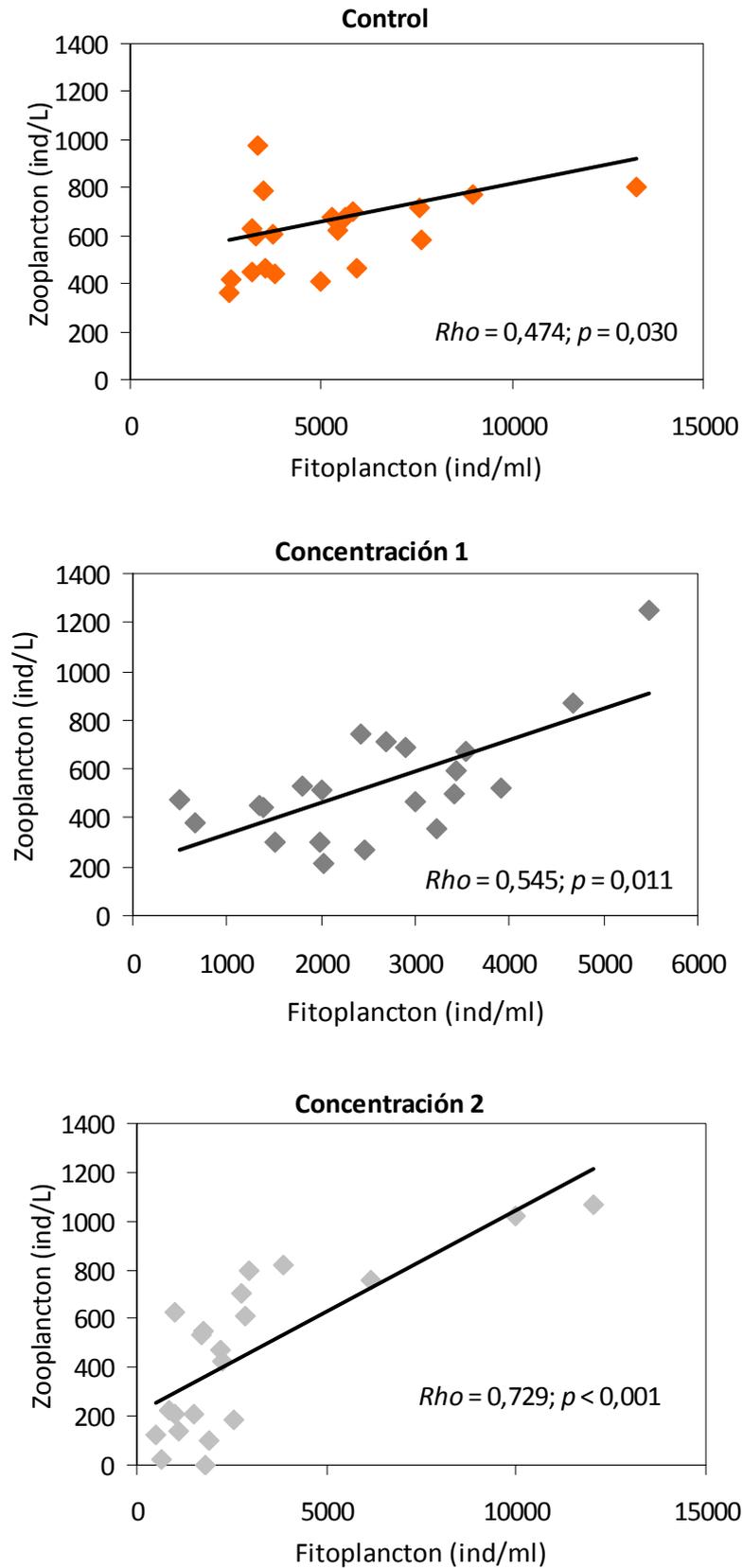


Figura 3.19. Correlaciones entre la densidad del fitoplancton y del zooplancton. Los puntos corresponden a todas las réplicas de los mesocosmos (N= 21). *Rho*: coeficiente de correlación por rangos de Spearman y su probabilidad asociada (*p*). C: Control; M1: Concentración de moluscos 1; M2: Concentración de moluscos 2.



Discusión

Entre los parámetros ambientales, la turbiedad y el amonio mostraron claramente las diferencias debidas a la presencia de los moluscos. La turbiedad disminuyó en todos los mesocosmos, seguramente por sedimentación del material particulado debido a la menor turbulencia que la que normalmente existe en el río, pero en los mesocosmos con moluscos esta caída fue mucho más pronunciada debido al pastoreo de los bivalvos (Figura 3.9). Los bivalvos son capaces de filtrar las partículas orgánicas e inorgánicas del seston, ingiriendo parte de este material, mientras que el resto es devuelto al ambiente como pseudoheces (material que ha sido filtrado, pero devuelto por las branquias y palpos) (Sprung & Rose 1988, Fanslow *et al.* 1995). La menor turbiedad observada en los mesocosmos con *L. fortunei* estaría ligada a este consumo de partículas que se refleja claramente en la disminución del plancton. Este efecto también fue observado en el Embalse de Río Tercero a partir del ingreso de *L. fortunei* en el año 1998, donde la transparencia del agua aumentó de 1,6 a 2,4 m y a su vez el seston y la clorofila *a* disminuyeron (Boltovskoy *et al.* 2009a).

El amonio aumentó de aproximadamente 2 mg/L, al principio de la experiencia, a 8-10 mg/L al cabo de 72 horas, claramente como resultado del metabolismo de los bivalvos. En el control, por otro lado, se mantuvo prácticamente sin cambios (Figura 3.11.c). Cataldo *et al.* (2005b) evaluaron a través de experiencias de laboratorio y de campo el efecto de *L. fortunei* sobre el fitoplancton y los nutrientes del Río de la Plata (ensayos de laboratorio en recipientes de 15 L) y del Embalse Río Tercero (ensayos de campo en mesocosmos de 200 L). Ambas experiencias tuvieron una duración de 24 horas y mayores concentraciones de moluscos que las usadas en el presente estudio (4 y 8,5 ind/L, respectivamente). Ellos también encontraron una disminución final de la densidad de algas (entre el 62 y 99%) y las mayores concentraciones de amonio y nitratos hacia el final de la experiencia en los tratamientos con moluscos.

En lo que respecta al zooplancton, si bien la dispersión de los datos experimentales obtenidos fue alta, en líneas generales, los mesocosmos con *L. fortunei* presentaron densidades de organismos (fitoplancton, zooplancton total, Rotifera, Cladocera, Copepoda y nauplios de Copepoda) menores a las del control, y a su vez los valores de los mesocosmos con más moluscos fueron generalmente más bajos que aquéllos con menor cantidad de

depredadores. Muchas de estas diferencias fueron estadísticamente significativas (Tablas 3.2 y 3.3).

A pesar de que las concentraciones de nutrientes variaron entre los tratamientos, éstas siempre superaron los requerimientos mínimos para el desarrollo de las algas (P: 3-6 $\mu\text{g/L}$ y N: 100 $\mu\text{g/L}$, Reynolds 2006) por lo que no podrían haber sido una limitante para el desarrollo del fitoplancton en ningún tratamiento. Sin embargo, en los tratamientos con *Limnoperna fortunei* ocurrió una declinación en la densidad de las algas de hasta casi el 90%, que se acentuó con el paso del tiempo y con la mayor concentración de moluscos. En condiciones óptimas de laboratorio *Limnoperna fortunei* presenta altas tasas de filtrado (125-350 ml/ind/h, Sylvester *et al.* 2005); estas experiencias indican que la actividad filtradora aumenta con la temperatura, y hasta los 25 °C no se observa una meseta en la filtración, sugiriendo que a mayores temperaturas la actividad podría ser aún más alta. Considerando los límites de temperatura en los que este molusco es capaz de sobrevivir (35°C; Karatayev *et al.* 2007a) y las registradas en los ambientes del Paraná Medio (ver Capítulo I), era esperable que frente a los valores alcanzados por este parámetro en los mesocosmos haya ocurrido una declinación del fitoplancton debido al pastoreo del molusco. A esto se suma que las algas presentes en la experiencia no superaron las 40 μm de talla, por lo que todas estuvieron disponibles para *L. fortunei* ya que están dentro del rango de tallas que el bivalvo es capaz de consumir (5 a 250 μm en su máxima dimensión lineal, representadas por *Chlorella vulgaris* y *Microcystis aeruginosa* respectivamente; Capítulo II, Sylvester *et al.* 2005).

También el zooplancton total fue afectado por *Limnoperna fortunei*. Teniendo en cuenta cuáles son los organismos que componen la dieta natural de *L. fortunei* (Capítulo II), se pueden postular al menos dos mecanismos responsables de los cambios ocurridos en el zooplancton en presencia del molusco. El primero sería debido a la ingesta del zooplancton por parte del bivalvo, y el segundo la menor disponibilidad de alimento (fitoplancton) para el zooplancton por su consumo por el molusco.

En lo que respecta a los rotíferos, los resultados sugieren que su declinación en presencia del bivalvo estaría ligada principalmente a la primera de las causas, es decir, su depredación por parte de *L. fortunei*. El análisis del contenido estomacal de *L. fortunei* (Capítulo II) indica que los rotíferos son el ítem zooplanctónico alimentario más abundante. En los mesocosmos, la ingesta de estos organismos por *L. fortunei* se reflejó en las rápidas

declinaciones desde las primeras horas de la experiencia (>50% a las 3 horas), y en las densidades medias significativamente menores en los tratamientos con depredadores que en el control, tendencia que se acentuó con la mayor concentración de bivalvos.

El consumo de rotíferos también produjo cambios en la composición de especies del zooplancton. Los taxones dominantes, *Keratella* y *Polyarthra*, desaparecieron hacia el final de la experiencia en los tratamientos con moluscos, mientras que en el control, a pesar de sus menores densidades, estos géneros estuvieron presentes hasta el final del experimento.

Si bien los rotíferos de los controles también sufrieron declinaciones en su densidad, estas disminuciones fueron más lentas y menos marcadas. Otro evento de interés que se observó en los controles, pero no en los tratamientos con depredadores, es el aumento de la abundancia de *Keratella* y *Polyarthra* durante las primeras horas de la experiencia. Desde el momento de la inoculación de los mesocosmos (5 días previos al inicio de la experiencia) la temperatura del agua fue superior a los 25 °C, lo que seguramente incidió favorablemente en los procesos de reproducción de los organismos. La probable eclosión de huevos transportados por hembras ovígeras, como de aquellos contenidos en el sedimento, pudieron provocar el aumento en el número de rotíferos observados en el control. Los cambios poblacionales de rotíferos son muy rápidos debido a su corto tiempo generacional, donde las variaciones de la temperatura son muy importantes. El incremento de este factor aumenta la tasa de crecimiento poblacional en el zooplancton, con fecundidad a edad temprana e intervalos más cortos entre los nacimientos debido a la disminución del tiempo de desarrollo de los huevos (Ruttner-Kolisko 1978, Nogrady *et al.* 1993, Wallace & Snell 2001, Wetzel 2001). En *Keratella cochlearis* y *Polyarthra vulgaris* el tiempo de desarrollo de los huevos a 10 °C es cercano a 72 horas, mientras que a 20 °C el tiempo se reduce a menos de la mitad (30 hs aproximadamente), y a 25 °C a 24 horas (Wetzel 2001, Kalff 2002). Esto indica que en los mesocosmos el aumento repentino de rotíferos podría haberse debido a las altas temperaturas registradas. Sin embargo, esta alta densidad de rotíferos no se mantuvo a lo largo de la experiencia. Las causas podrían estar ligadas a las altas densidades alcanzadas por *Bosmina* y *Diaphanosoma*, cuyos picos poblacionales ocurrieron después de los de rotíferos, seguramente debido a los diferentes tiempos generacionales. Como se mencionó anteriormente (ver resultados), durante los conteos de las primeras horas se registraron juveniles y hembras ovígeras con neonatos en avanzado estado de desarrollo. Considerando desde los días previos a la experiencia y las altas temperaturas, es probable

que este tiempo haya sido suficiente para un incremento en la densidad poblacional, cuyo pico se alcanzó a 12-24 horas de iniciada la experiencia. A temperaturas elevadas de entre 20 y 30 °C los tiempos generacionales en los cladóceros pueden reducirse a 3-8 días, con una frecuencia reproductiva entre 30 y 40 horas y un tiempo de desarrollo de los huevos de entre 24 y 72 horas (Gonzales de Infante 1988, Gillooly 2000, Prieto 2001, Kalff 2002, Rodríguez- Estrada *et al.* 2003).

Los nichos tróficos de rotíferos y cladóceros por lo general son muy similares y compiten por las partículas entre 1-20 μm (Sterner 1989), pero los cladóceros son generalmente más exitosos en esta competencia, y además pueden consumir también partículas más grandes (Gilbert 1988). Numerosos estudios de campo y laboratorio mostraron que cuando en un ambiente los peces zooplanctófagos no están presentes o son muy escasos, el zooplancton está dominado por organismos de tallas grandes (cladóceros y copépodos calanoideos), debido a que éstos son más eficientes en la recolección del alimento y resultan más eficaces que el zooplancton más pequeño (Brook & Dodson 1965, O'Brien & Kettle 1979, Neill 1984, Arcifa *et al.* 1986, Burns & Gilbert 1986, Hurlbert *et al.* 1986, Gilbert 1988, Maclsaac & Gilbert 1989, Maclsaac & Gilbert 1991, entre otros). En estas experiencias, la ausencia de peces depredadores zooplanctófagos y la aceleración de los procesos reproductivos debido a las altas temperaturas pudieron dar como resultado el crecimiento del zooplancton de mayores tallas como los cladóceros *Bosmina* y *Diaphanosoma* desde el momento de la inoculación del plancton (5 días previos a la experiencia), cuyas máximas densidades se manifestaron en las primeras 24 horas de la experiencia. Pero a diferencia de los mesocosmos con moluscos, en el control *Diaphanosoma* y *Bosmina* mantuvieron durante el resto de la experiencia densidades iguales o mayores a las de la hora 0 desplazando a los rotíferos debido a sus mayores eficiencias de filtrado. *Bosmina* es altamente selectiva y usa diferentes estrategias de alimentación según la calidad y el tamaño del alimento disponible, por lo que es considerada como un muy eficiente filtrador en respuesta a la calidad y cantidad del recurso alimentario (DeMott 1982, DeMott & Kerfoot 1982, Hessen 1985). *Diaphanosoma*, por otro lado, es un especialista en la ingestión de bacterias y algas pequeñas (Hessen 1985, DeMott 1986, DeMott 1989, Pagano 2008), aunque también se ha observado que es eficiente en la ingesta de células grandes (desde bacterias cocoides a *Cryptomonas erosa*; Bogdan & Gilber 1987).

A pesar del aumento de la densidad de *Bosmina* en M1 y M2 durante las primeras 3 horas, cuyas razones podrían ser las mismas que las del control, la presencia del molusco determinó una reducción en la abundancia de estos organismos, alcanzando a las 72 horas densidades menores al 20% de la inicial. Esta declinación fue más acentuada a mayor concentración del molusco. El efecto negativo del molusco sobre *Bosmina* podría ser consecuencia del consumo directo, ya que esta familia (Bosminidae) es ingerida por *L. fortunei* preferentemente entre los Cladocera (Capítulo II).

Las variaciones de la densidad de *Diaphanosoma* mostraron un comportamiento diferente al de *Bosmina*. *Diaphanosoma* tuvo un aumento general hacia las 12 horas, probablemente como consecuencia del nacimiento de neonatos en las primeras horas de la experiencia. En el control estas densidades se mantuvieron hasta el final de la experiencia, pero en los tratamientos con bivalvos se observó una caída progresiva hasta llegar a valores semejantes a los iniciales al cabo de 72 hs. Estos descensos de densidad en los mesocosmos con *Limnoperna* podrían ser atribuidos al consumo por parte del molusco; sin embargo, la ausencia de sidos en el contenido estomacal de los animales colectados en el campo (Capítulo II) deja dudas sobre esta interpretación.

Para los copépodos se observaron declinaciones de densidad importantes tanto en el control, como en los mesocosmos con *Limnoperna*. En consecuencia, es probable que estos cambios no estén vinculados con el pastoreo del molusco, sino con algún otro factor compartido por todos los mesocosmos, probablemente un proceso de mortalidad progresiva y generalizada.

En experiencias con *D. polymorpha* llevadas a cabo en limnocorales en lagunas artificiales y en ríos (St. Lawrence, Ohio) se evaluó el efecto del bivalvo sobre los parámetros ambientales, el fitoplancton y el zooplancton. En la mayoría de los casos, en presencia de *D. polymorpha* se observó un aumento de la transparencia, reducción de los sólidos suspendidos, aumento del amonio, y disminución del fitoplancton (Richardson & Bartsch 1997, Wilson 2003, Raikow 2004, Thorp & Casper 2003), e incluso cambios en la estructura de la comunidad (Jack & Thorp 2000). En cuanto al microzooplancton (rotíferos y nauplios) se ha observado reiteradamente el efecto negativo de *D. polymorpha* sobre todo en especies de los géneros *Polyarthra* y *Keratella* (Richardson & Bartsch 1997, Jack & Thorp 2000, Thorp & Casper 2002, Thorp & Casper 2003, Raikow 2004), debido principalmente a su consumo por el filtrador y a la competencia por el recurso trófico. Por otro lado, los efectos sobre los

microcrustáceos difieren entre las experiencias y muchas veces resultan menos notorios (Thorp & Casper 2002). Entre los cladóceros se señala a *Bosmina* como la más afectada debido a que es ingerida. *Diaphanosoma* en algunos casos muestra una declinación, presumiblemente por competencia por el recurso trófico con el molusco). Este cladóceros no es ingerido por el bivalvo debido a su mayor tamaño y habilidad de escape (Jack & Thorp 2000, Thorp & Casper 2003, Wilson 2003, Raikow 2004).

La alimentación de *Limnoperna fortunei* puede producir cambios importantes en el plancton, tanto debido a sus altas tasas de clareado en general, como a la selectividad de esta actividad alimentaria. Los resultados de este estudio muestran que las habilidades de depredación de *L. fortunei* pueden ser importantes para regular al zooplancton, afectando tanto su densidad como su estructura de tallas y composición de especies.

Evaluación del consumo de microcrustáceos por *Limnoperna fortunei* en condiciones de laboratorio

1. Introducción

El estudio de las interacciones entre un depredador invertebrado y sus presas es fundamental para entender los mecanismos mediante los cuales el depredador puede estructurar las comunidades (Williamson 1983, Roche 1990, Tollrian & Jeschke 2000). El zooplancton constituye parte de la dieta de muchos invertebrados acuáticos como rotíferos (*Asplanchna*), copépodos (*Diacyclops*, *Epischura*, *Parabroteas*), insectos acuáticos (*Chaoborus*), ácaros (*Limnesia*, *Piona*) y decápodos (*Acetes paraguayensis*, *Macrobrachium borellii*), capaces de afectar la estructura del zooplancton debido a su ingesta selectiva (Balseiro 1992, Collins *et al.* 2007, Gilbert 1988, Matveev *et al.* 1989, Matveev & Martínez 1990, Vega 1995, López & Zoppi de Roa 2005, entre otros). Estudios de campo y de laboratorio han demostrado que muchos bivalvos (*e.g.*, *Perna viridis*, *Mytilus edulis*, *Dreissena polymorpha*) también capturan y consumen organismos del zooplancton alterando su composición y estructura (Maclsaac *et al.* 1991, Shevtsova *et al.* 1986, Wong *et al.* 2003 a y b, Wong & Levinton 2004, Wong & Levinton 2005). Con respecto a *Limnoperna fortunei*, hasta el momento se desconocía su alimentación sobre el zooplancton, pero los resultados del estudio de campo expuestos en el Capítulo II de esta tesis muestran que este molusco puede consumirlo dentro de un espectro de tallas comprendido entre 50 μm (representado por Rotífera *Lecane*) y ca. 720 μm (representado por juveniles de Copepoda).

Un modo de evaluar la importancia de la depredación sobre estas comunidades es a través de experiencias de laboratorio en microcosmos; estos estudios pueden brindar información de carácter predictivo acerca de lo que puede suceder cuando un depredador exótico es introducido en un sistema en el cual hay presas con las que no ha coexistido previamente (Gliwicz & Pijanowska 1989, varios autores en Drake *et al.* 1996).

El objetivo de esta sección es analizar experimentalmente la vulnerabilidad de los microcrustáceos del zooplancton de diferentes tallas, frecuentes en ambientes lóticos y leníticos del valle aluvial del río Paraná, a la depredación por adultos de *L. fortunei*.

2. Materiales y Métodos

2.1. Obtención de los organismos

Microcrustáceos

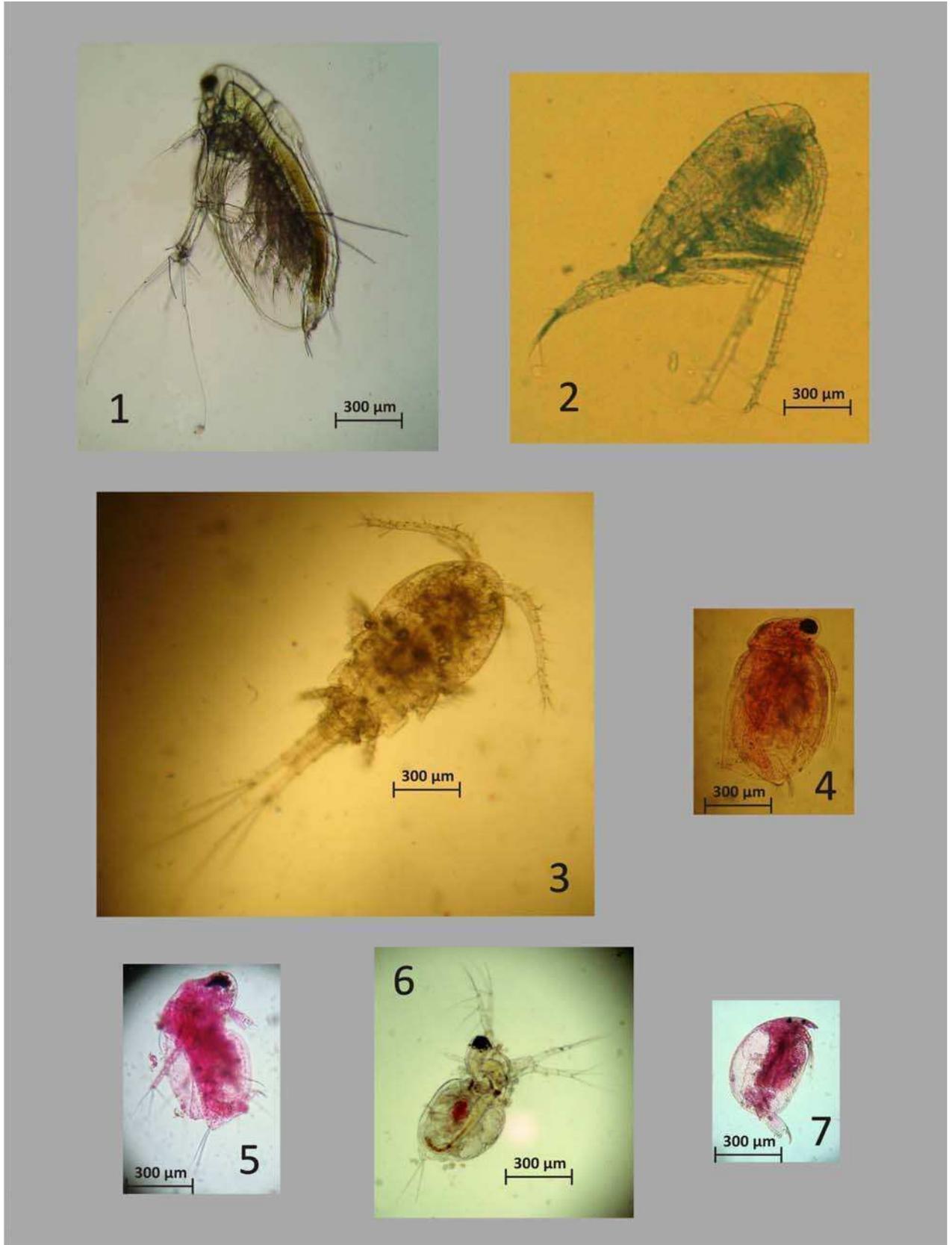
Las experiencias fueron realizadas con juveniles de Copepoda (Calanoida y Cyclopoida) y 5 especies de Cladocera frecuentes en la región (Paggi 1975): *Pseudosida variabilis* (Daday 1905), *Moina micrura* Kurz 1874, *Moina reticulata* (Daday 1905), *Ceriodaphnia dubia* Richard 1894 y *Alona glabra* Sars 1901 (Figura 4.1). Para llevar a cabo las experiencias fue necesario el desarrollo de cultivos de las especies de cladóceros. Para ello, se obtuvieron muestras de zooplancton con una red de 50 μm de abertura de malla. Simultáneamente se recolectó agua en recipientes de cinco litros para el posterior mantenimiento de los cultivos. Las muestras se obtuvieron de lagunas del valle aluvial del río Paraná, próximas a la ciudad de Santa Fe.

En el laboratorio, los recipientes con agua del ambiente fueron almacenados en oscuridad y las muestras de zooplancton fueron procesadas. Los Cladocera fueron separados primero mediante la utilización de filtros de poro de distintos diámetros (250, 350, 700 μm) y luego con pipeta Pasteur bajo microscopio estereoscópico. Para el inicio de los cultivos, se colocaron 10 a 15 individuos en recipientes de vidrio con 100 ml de agua del ambiente filtrada (25 μm) y aireada previamente.

Los cultivos se mantuvieron en laboratorio a una temperatura constante de $22\pm 1^\circ\text{C}$, con un fotoperíodo de 16:8 horas (luz: oscuridad). Tres veces por semana fueron retirados las mudas y desechos sedimentados en el fondo del recipiente, cambiando aproximadamente $\frac{1}{4}$ del medio por agua del ambiente filtrada y aireada previamente. También con esta misma frecuencia los organismos fueron alimentados con *Chlorella vulgaris* cultivada en laboratorio (medio Detmer, Kratz & Myers 1955).

Debido a la reproducción y aumento en la concentración de cladóceros, los adultos fueron separados y colocados en recipientes para el desarrollo de nuevos cultivos.

Figura 4.1. Microcrustáceos utilizados en las experiencias. Las imágenes de los organismos son proporcionales a sus tallas. 1: *Pseudosida variabilis*, 2: Juvenil de Copepoda Calanoida; 3: Juvenil de Copepoda Cyclopoida; 4: *Ceriodaphnia dubia*; 5: *Moina micrura*; 6: *Moina reticulata*; 7: *Alona glabra*. Foto 2: Florencia Gutierrez.



En cuanto a los copépodos, se recolectaron juveniles de tanques inoculados previamente con zooplancton de lagunas del valle aluvial del río Paraná. Estos organismos fueron separados mediante la utilización de filtros adecuados (250, 350, 700 μm) y luego bajo microscopio estereoscópico. El procedimiento seguido *a posteriori* fue el mismo que para los cladóceros.

Limnoperna fortunei

Los ejemplares se recolectaron en boyas de señalización ubicadas en diferentes ambientes de la llanura aluvial del río Paraná Medio.

Los moluscos fueron aclimatados en laboratorio durante al menos cinco días antes de las experiencias. Se mantuvieron en peceras de 30 litros de capacidad, con agua del ambiente permanentemente aireada y suplementada con *Chlorella vulgaris* y alimento para larvas de peces (Figura 4.2). Los mejillones fueron alimentados hasta el día de las experiencias para evitar la sobre-filtración que se puede producir en animales con prolongados períodos de inanición (Lee & Chung 2001).

Figura 4.2. *Limnoperna fortunei* en peceras de mantenimiento.



Para los ensayos se seleccionaron ejemplares de *L. fortunei* de similar tamaño (longitud total promedio de las valvas \pm SD: 19,9 \pm 1,6 mm), semejante al rango de tallas de los moluscos utilizados para el estudio de dieta (ver Capítulo II). Las mediciones se realizaron con un calibre digital tipo Vernier con una precisión de \pm 0,1 mm. Antes de cada ensayo, los

moluscos fueron aclimatados en los recipientes de las experiencias durante 2 horas para asegurarse que estuvieran activos. Para ello se midió el tiempo que los moluscos tardaron en abrir sus valvas y extender sus sifones desde que fueron colocados en el recipiente (generalmente entre 2 y 3 minutos), verificando su actividad de filtración (observación de los movimientos del agua) y la sensibilidad a estímulos táctiles sobre sus sifones. Los mejillones que no satisfacían estos requisitos eran retirados y no se utilizaron en las experiencias.

2.2. Diseño experimental

Entre las especies de microcrustáceos seleccionadas, un grupo perteneció al rango de tallas corporales ingeridas por *L. fortunei* en el trabajo de campo (389 a 652 μm : *Alona glabra*, *Moina micrura*, *Moina reticulata* y *Ceriodaphnia dubia*) (ver introducción y Capítulo II), y otro grupo incluyó organismos de mayor talla (900 a 1223 μm : *Pseudosida variabilis* y juveniles de copépodos) (Tabla 4.1, Figura 4.1).

Se llevaron a cabo 7 experiencias (Tabla 4.1) para las que se utilizaron recipientes cilíndricos de vidrio de 65 mm de alto por 45 mm de diámetro, con 50 ml de agua del ambiente filtrada con red de 25 μm de abertura de malla y suplementada con aproximadamente 1240 células/ml de *Chlorella vulgaris* (cuantificadas por espectrofotometría a 665 nm). Estas concentraciones de algas se encuentran dentro de los rangos observados en ambientes del río Paraná Medio (Schiaffino 1977, García de Emiliani 1990, Zalocar de Domitrovic *et al.* 2007).

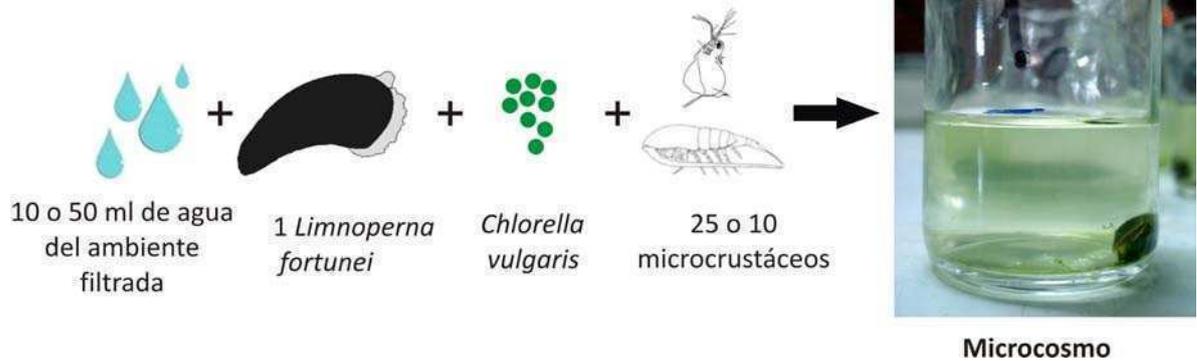
Tabla 4.1. Características de las experiencias.

	Talla (μm) (media + DE)	N° de organismos por réplica	Volumen de la cámara experimental (ml)
<i>Pseudosida variabilis</i>	1201,5 \pm 350,8	25	50
<i>Moina micrura</i>	652,5 \pm 121,8	25	50
<i>Moina reticulata</i>	633,7 \pm 84,1	25	50
<i>Ceriodaphnia dubia</i>	568,3 \pm 121,5	25	50
<i>Alona glabra</i> (en cámara de 50 ml)	389,4 \pm 35,0	25	50
<i>Alona glabra</i> (en cámara de 10 ml)	389,4 \pm 35,0	25	10
Juveniles de Copepoda	1122,3 \pm 272,9	10	50

En cada recipiente se colocaron 1 molusco y 10 copépodos juveniles o 25 cladóceros (Figura 4.3). Para cada presa se hicieron 10 réplicas y 4 controles (sin molusco). Las experiencias tuvieron una duración de 2 horas, en condiciones constantes de penumbra (sin

cambios de iluminación, ya que éstos pueden provocar el cierre repentino de las valvas; Horgan & Mills 1997, Sylvester *et al.* 2005).

Figura 4.3. Esquema de las experiencias.



Al cabo de cada experiencia, el molusco era retirado, las pseudoheces separadas y analizadas bajo microscopio binocular y el zooplancton sobreviviente fijado con formaldehído al 10% y coloreado con eritrosina para su posterior conteo en cámara de Bogorov, bajo microscopio binocular.

Con *Alona glabra*, un cladóceros muy pequeño, se realizaron experiencias complementarias con idéntico protocolo pero en recipientes de menor volumen (10 ml; 28,8 mm de diámetro por 60 mm de altura).

2.3. Análisis de los datos

Los datos no cumplieron los supuestos de normalidad y homocedasticidad, por lo que se utilizaron pruebas estadísticas no paramétricas. La comparación de cada tratamiento con su respectivo control se analizó con el test de Mann-Whitney. Se utilizó $\alpha = 0,05$ como nivel de significación.

3. Resultados

En todas las experiencias la supervivencia de los organismos planctónicos en los controles fue del 100% (Figura 4.4).

Las densidades de *Ceriodaphnia dubia*, *Moina micrura*, *Moina reticulata* y los juveniles de copépodos, así como *Alona glabra* en las experiencias con menor volumen, fueron significativamente afectadas por *Limnopena fortunei* (Tablas 4.2 y 4.3, Figura 4.4). En cambio, no hubo diferencias significativas entre el control y el tratamiento cuando *A. glabra* se colocó en recipientes con 50 ml de medio (Tablas 4.2 y 4.3, Figura 4.4)

Los juveniles de copépodos fueron los más consumidos (30%), seguidos por *C. dubia* (23%). Sólo los ejemplares de *P. variabilis* y *A. glabra* (en las experiencias con 50 ml de medio) no fueron afectados por la depredación por parte de *L. fortunei* (Tablas 4.2 y 4.3).

Figura 4.4. Porcentajes promedios y sus respectivos desvíos de la supervivencia de las especies de cladóceros y de los juveniles de copépodos en presencia de *Limnopena fortunei*. *Diferencias significativas ($p < 0,05$).

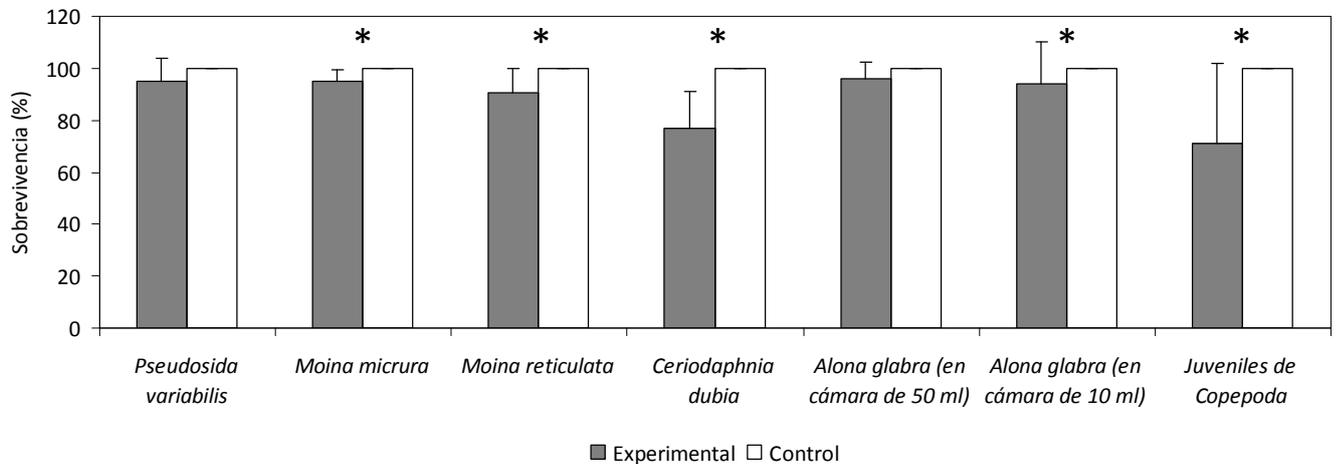


Tabla 4.2. Nº de individuos registrados al finalizar las experiencias.

	Media	DE	Mínimo	Máximo
<i>Pseudosida variabilis</i>	23,8	2,2	18	25
<i>Moina micrura</i>	23,7	1,2	22	25
<i>Moina reticulata</i>	22,7	2,3	18	25
<i>Ceriodaphnia dubia</i>	19,2	3,6	12	24
<i>Alona glabra</i> (en cámara de 50 ml)	23,8	1,5	21	25
<i>Alona glabra</i> (en cámara de 10 ml)	22,1	3,9	12	25
Juveniles de Copepoda	7,1	3,1	2	10

Tabla 4.3. Resultados del test de Mann-Whitney y su probabilidad asociada (p). En negrita se indican los valores significativos.

	U de Mann-Whitney	p
<i>Pseudosida variabilis</i>	12,0	0,156
<i>Moina micrura</i>	6,0	0,033
<i>Moina reticulata</i>	4,0	0,018
<i>Ceriodaphnia dubia</i>	0,0	0,004
<i>Alona glabra</i> (en cámara de 50 ml)	10,0	0,098
<i>Alona glabra</i> (en cámara de 10 ml)	6,0	0,034
Juveniles de Copepoda	6,0	0,034

4. Discusión

Los resultados de esta tesis indican que *L. fortunei* es un eficiente consumidor de zooplancton (ver Capítulo II), capaz de depredar sobre los organismos relativamente grandes, como los microcrustáceos. *Moina micrura*, *Moina reticulata*, *Alona glabra*, *Ceriodaphnia dubia* y juveniles de copépodos fueron consumidos por el molusco, siendo *C. dubia* y los juveniles de copépodos los más vulnerables a la depredación.

La vulnerabilidad de los organismos a la depredación depende de sus características morfológicas, fisiológicas y de comportamiento (tamaño, forma, pigmentación, palatabilidad, movimiento y habilidad de escape) (Gliwicz & Pijanowska 1989, Zaret en Sommer 1989). Los organismos que fueron consumidos por *L. fortunei* presentan algunas diferencias (de hábitat, talla y desplazamiento) que son importantes desde el punto de vista de los resultados de este trabajo.

Si bien todas las especies utilizadas como presa en estas experiencias son frecuentes en ambientes del río Paraná Medio, algunas prefieren las áreas litorales (e.g., *A. glabra*), mientras que otras son típicas de aguas abiertas (*C. dubia*, *M. micrura*, *M. reticulata* y los juveniles de copépodos). La ingesta de ambos tipos indica que *L. fortunei* es capaz de consumir una variedad de organismos con diferentes hábitos. Sin embargo, las experiencias realizadas pueden mostrar una visión sesgada de lo que sucede en el medio natural, ya que en ellas se ofrecieron al depredador presas con las cuales generalmente comparte el hábitat (especies litorales), y otras con las que habitualmente no lo hace (especies de aguas abiertas). Las mayores densidades de *L. fortunei* se encuentran en las zonas litorales, tanto en las riberas de los ríos y lagunas como en los humedales marginales, debido a que hay una mayor disponibilidad de sustratos firmes donde el molusco puede adherirse (vegetación, rocas, raíces, troncos, estructuras hechas por el hombre, etc.). En el fondo de la zona de aguas abiertas de estos ambientes hay pocos sustratos rígidos y predominan ampliamente los sedimentos blandos, no consolidados, constituidos por arena, limo y arcilla (Ramonell *et al.* 2000, Zilli *et al.* 2008), poco propicios para la colonización por el molusco.

En cuanto a la morfología corporal, las presas seleccionadas para la experiencia comprenden un rango de tamaño de 733 μm y se ubican en el siguiente gradiente (de menor

a mayor): *Alona glabra* - *Ceriodaphnia dubia* - *Moina reticulata* - *Moina micrura* - juveniles de copépodos - *Pseudosida variabilis* (Figura 4.1).

La forma general del cuerpo también es diferente: *Alona* presenta un cuerpo compacto, más o menos cuadrangular (muy quitinizado), con antenas pequeñas, mientras que *Moina* y *Ceriodaphnia* presentan una mayor diferenciación entre la cabeza y el tronco, un tegumento más delicado y antenas con mayor desarrollo. Los copepoditos tienen el cuerpo elongado o fusiforme y articulado, muy semejante al de los copépodos adultos, pero con menor número de segmentos. Estas diferencias morfológicas condicionan estrategias y capacidades de escape diferentes, siendo los cladóceros mucho más lentos que los copépodos. Los primeros presentan movimientos intermitentes y cuentan únicamente con las antenas para la locomoción, mientras que los juveniles de copépodos poseen fuertes apéndices torácicos, antenas y anténulas, así como un mayor desarrollo de mecanorreceptores. Entre los cladóceros, *A. glabra* es el más lento por poseer sus antenas muy poco desarrolladas; generalmente se desplaza o repta sobre el sustrato, ayudado por su post-abdomen y su primer par de patas. A pesar de estas diferencias entre las especies mencionadas (Paggi 1973 a y b, 1975, 1995) que podrían condicionar selectivamente su vulnerabilidad ante el molusco, todas fueron consumidas. Estudios realizados con copépodos demostraron que los distintos estadios de desarrollo (desde nauplios a adultos) de la misma especie tienen diferentes umbrales de detección del movimiento del fluido y capacidades de escape. Los nauplios y juveniles son los que requieren estímulos más fuertes; ello, asociado a su comparativamente menor velocidad de escape los hace más vulnerables a la depredación (Fields & Yen 1997, Walton 1988). Los resultados del presente estudio, indican que *L. fortunei* es capaz de depredar sobre estos estados críticos en el desarrollo de los copépodos, por lo cual el impacto ecológico potencial podría ser importante debido a que estos organismos poseen un crecimiento poblacional más lento que el resto de los organismos del zooplancton, ya que dependen de la reproducción sexual y de los más extensos tiempos de desarrollo de sus estadios larvales.

Los resultados obtenidos en las experiencias realizadas con *A. glabra* en volúmenes de 10 y de 50 ml sugieren que el molusco puede utilizar esta especie cuando este se encuentra en mayor concentración, pero no cuando la densidad del cladóceros es baja. Flemminger & Clutter (1965) plantean que frente a un depredador filtrador, la tendencia de

evasión de la presa es menor en poblaciones con altas densidades, debido a que las interferencias entre éstas pueden restringir sus movimientos de escape.

Pseudosida, que no fue consumida por el molusco, es uno de los Sididae neotropicales de mayor tamaño, con tegumento delicado, cabeza grande y antenas muy desarrolladas sobre las que se insertan numerosas y largas sedas natatorias (Paggi 1975, 1995). Este organismo posee una gran habilidad de escape cuando detecta al depredador, realizando rápidos y potentes golpes con sus antenas para evadir el peligro (Drenner & McComas 1980, Williamson 1983). Los resultados del presente trabajo sugieren que *P. variabilis*, y los sídidos en general, algunos de los cuales son abundantes en el ambiente (*Sarsilatona serricaudata* y *Diaphanosoma* spp.), serían poco vulnerables a la depredación por parte de *L. fortunei* (ver Capítulo II). Es probable que, además de su alta capacidad de escape, las formas globosas, grandes e irregulares resulten un obstáculo para su captura e ingestión por el molusco.

La talla máxima de las presas ingeridas en estas experiencias de laboratorio (1202 μm) es mayor que la registrada en el campo (720 μm , ver Capítulo II). Sin embargo, es importante diferenciar entre lo que efectivamente el molusco ingiere (composición de la dieta) y lo que es capaz de succionar hacia la cavidad del manto. Es sabido que no todas las partículas que son retenidas por las branquias llegan a la boca y pueden ser expulsadas de la cavidad del manto a través del sifón exhalante como pseudoheces (Ten Winkel & Davids 1983, Morton 1973). En estos ensayos, los crustáceos faltantes al cabo de cada experiencia, no se encontraron entre las pseudoheces, por lo que se infiere que fueron consumidos por el molusco. No obstante, en el caso de que estos organismos pudieran ser devueltos a la columna de agua en forma de pseudoheces, es probable que no sean capaces de sobrevivir debido a que quedan atrapados en la mucosidad que forma parte de estos agregados, además de haber sido sometidos al estrés mecánico que implica el recorrido por la cavidad del manto. En cualquier caso, si bien las consecuencias para la alimentación de *L. fortunei* son diferentes, desde el punto de vista del impacto sobre el zooplancton probablemente no lo sean.

Los estudios experimentales de consumo de zooplancton por parte de *Dreissena polymorpha* han mostrado resultados variables. MacIsaac *et al.* (1991) en condiciones de laboratorio similares a las de este trabajo (volumen, duración de la experiencia, número de réplicas y organismos), aunque con una talla media mayor de molusco (22,5 mm), mostraron

que los cladóceros *Bosmina longirostris* y *Scapholeberis kindi* (312 y 647 μm , respectivamente) no son vulnerables a la depredación. Contrariamente, las experiencias realizadas por Shevtsova *et al.* (1986) con moluscos más pequeños (15 a 20 mm), sugieren que *D. polymorpha* es capaz de reducir la densidad de organismos de tallas de hasta 400 μm de longitud, como *Bosmina longirostris* y *Podon* sp. Los resultados de este apartado indican que *L. fortunei* sería capaz de consumir presas zooplanctónicas de mayor tamaño que *D. polymorpha*. Esta particularidad podría deberse a diferencias en la morfología funcional de estas dos especies.

Dreissena polymorpha presenta los sifones (inhalante y exhalante) separados, con diámetros definidos y formados por la fusión de los márgenes del manto (Morton 1971, 1993, Figura 4.5). El sifón inhalante presenta una corona de tentáculos que se retraen al contactar una partícula demasiado grande (Maclsaac *et al.* 1991). En *L. fortunei* sólo el sifón exhalante está formado por la fusión del manto, mientras que la abertura del inhalante tiene un gran tamaño y lóbulos muy móviles, debido a que no está separada de la abertura pedal (aunque funcionalmente existe una separación; Morton 1973, 1993) (Figuras 4.6 y 4.7). Por otro lado, en *L. fortunei* las laminillas branquiales o hemibranquias externas son inusualmente grandes dorso-ventralmente y terminan abruptamente, permitiendo una gran área de filtración y un tipo de contacto diferente con los palpos labiales. Es probable que estas diferencias, así como el hecho de poseer branquias con diferentes características (*D. polymorpha* pertenece al orden Eulamelibranchia y *L. fortunei* a Filibranchia) condicionen diferencias en el tamaño y tipo de partículas que pueden ingerir.

Figura 4.5. Anatomía de *Dreissena polymorpha*. Modificado de Morton 1993.

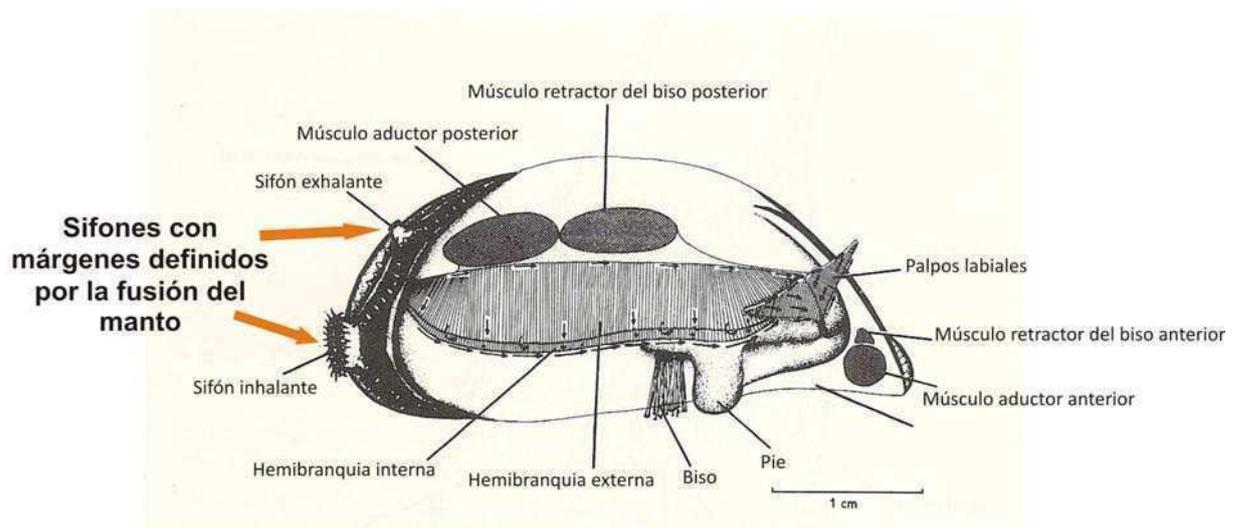


Figura 4.6. Anatomía de *Limnoperna fortunei*. A: aurícula; AA: músculo aductor anterior; ABR: músculo retractor del biso anterior; BG: glándula del biso; BS: septo branquial; BY: biso; DD: divertículo digestivo; DS: septo dorsal; ES: sifón exhalante; F: pie; ID: hemibranquia interna; IP: periostraco; IS: sifón inhalante; L: ligamento; MG: intestino medio; MM: margen del manto; OV: ovario; P: pericardio; PA: músculo aductor posterior; PBR: músculos retractores del biso posteriores; PPR: músculo retractor pedal posterior; R: recto; RP: palpo labial derecho; U: umbo; V: ventrículo; VM: masa visceral. Modificado de Morton 1973.

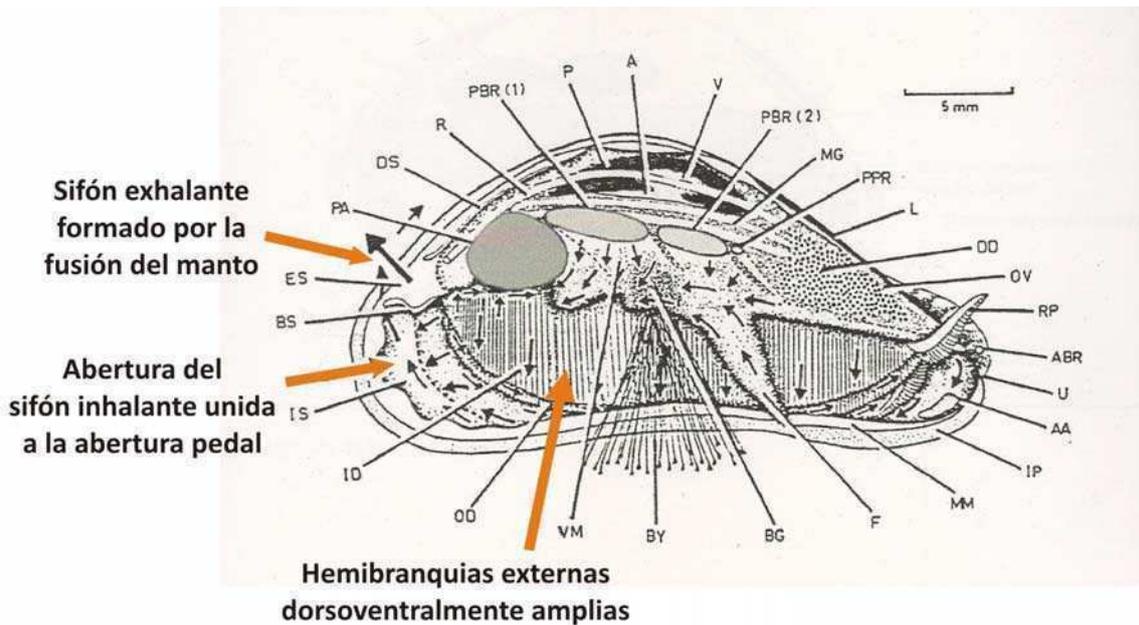
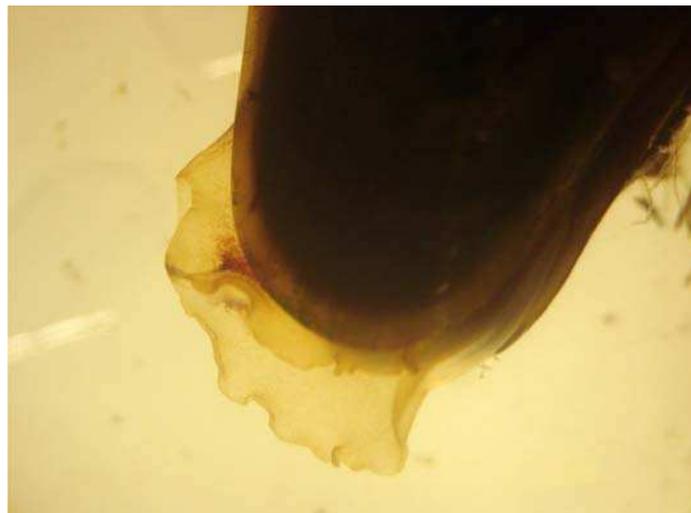


Figura 4.7. Extremo posterior de *Limnoperna fortunei*. Sifones extendidos



Este estudio muestra que *L. fortunei* es capaz de depredar sobre los microcrustáceos y así aprovechar el alto contenido de aminoácidos y ácidos grasos esenciales característico

de estas presas (Prieto & Atencio 2008). La alimentación con zooplancton puede contribuir a explicar la amplia distribución del molusco en un área donde el recurso fitoplanctónico es insuficiente para su vida. Sylvester *et al.* (2005) calcularon que en el delta inferior del Paraná el fitoplancton no llega a cubrir los requerimientos energéticos del mejillón dorado, sugiriendo que el déficit es cubierto con detritos orgánicos particulados. Nuestros resultados indican que, además del detrito, el zooplancton constituye una fuente de alimentación importante para la especie.

Si bien, aún no se cuenta con datos de abundancia de los mejillones en los ambientes del río Paraná Medio, los resultados expuestos, asociados a las altas tasas de filtración de *L. fortunei* (Sylvester *et al.* 2005), permiten suponer que su impacto podría provocar cambios en la estructura de la comunidad zooplanctónica. Estos cambios son más factibles en cuerpos de agua leníticos, donde tanto la concentración de microcrustáceos como el tiempo de residencia del agua son mayores. Este tipo de efectos ya se ha observado para otros cuerpos de agua recientemente invadidos por *L. fortunei*. En el Embalse de Río Tercero, donde el molusco ingresó en 1998, la transparencia del agua aumentó, mientras que el seston, la clorofila *a* y la producción primaria fitoplanctónica disminuyeron significativamente (Boltovskoy *et al.* 2009a). Este cuerpo de agua presenta actualmente densidades medias de 0,1 moluscos/L (1000 ind/m²).

Es importante considerar que los cambios que produzca *L. fortunei* en un nivel trófico pueden generar un efecto cascada afectando muchos otros niveles. En los ecosistemas del río Paraná Medio los microcrustáceos son capaces de estructurar al fitoplancton, debido a su alta capacidad de filtrado, y a su vez constituyen una fuente de alimentación clave para peces, especialmente en sus estados juveniles (Carpenter *et al.* 1985, Scheffer 1998, Rossi 2001, Rossi *et al.* 2007).

CONCLUSIONES GENERALES Y PROPUESTAS PARA ESTUDIOS FUTUROS

La información obtenida en esta tesis a partir de los estudios de campo y de laboratorio contribuye a comprender cómo *Limnoperna fortunei* puede afectar a la comunidad planctónica de los ambientes del Paraná medio y, por extensión, de otros ambientes.

Las interacciones del mejillón dorado con el plancton actúan de dos modos diferentes. Por un lado, a través del aporte constante de sus larvas como componentes del zooplancton, donde éstas llegan a ser el componente dominante del mismo en primavera-verano, y por el otro a través del pastoreo del molusco sobre la abundancia y composición del plancton.

El análisis de la dieta de *L. fortunei* y las experiencias de mesocosmos mostraron que el filtrado de *L. fortunei* puede tener un efecto negativo sobre el fitoplancton, provocando una disminución en la densidad de las algas. En los ambientes estudiados, la dieta de *L. fortunei* estuvo dominada numéricamente por el fitoplancton, consumiendo un gran número de taxones (81) con un amplio espectro de tallas (11 a 250 μm) y formas. Este pastoreo ha mostrado ser selectivo, afectando más algunas especies que otras.

La depredación del zooplancton por parte de *L. fortunei* es uno de los resultados novedosos de mayor relevancia de este trabajo. Este efecto, desconocido hasta ahora, agrega una vía trófica de importancia a las interacciones alimentarias descritas destacando la amplitud del espectro de impactos de este animal sobre las comunidades locales. El registro de 71 taxones zooplanctónicos en la dieta de *L. fortunei* indica que muchos de estos organismos, a pesar de su capacidad de desplazamiento, no pueden resistir la fuerza de succión generada por el sifón inhalante del bivalvo. Las experiencias realizadas (meso y microcosmos) mostraron que éste produce declinaciones en las densidades del zooplancton.

Los moluscos de entre 12 y 24 mm de longitud pueden ingerir zoopláncteres de hasta 1120 μm de longitud, representados por Rotifera, Cladocera y Copepoda (nauplios y juveniles). Estas presas constituyen una parte muy importante de la dieta de *L. fortunei*, representando más del 60% de la biomasa de la ingesta.

Las características morfológicas de las presas, su motilidad y su capacidad de escape, determinan una selectividad alimentaria marcada, siendo los Rotifera los más vulnerables a la depredación. Esta depredación selectiva afecta tanto la densidad, como la estructura de tallas y la composición de especies del zooplancton del ambiente invadido. Entre los rotíferos, la mayor selectividad positiva hacia las especies del género *Keratella*, es demostrada mediante la comparación de la abundancia relativa de estos organismos en el medio y en el contenido estomacal; este resultado es confirmado por la declinación de las densidades de *Keratella* tanto en los mesocosmos experimentales, como en los ríos estudiados durante el período de post-invasión. En el otro extremo se encuentran algunos cladóceros, en particular los Sididae, muy poco vulnerables a la depredación del molusco.

El análisis de la dieta y las experiencias de mesocosmos concuerdan con los cambios sustanciales y significativos registrados en algunos parámetros poblacionales del plancton de los ríos Colastiné y Santa Fe luego de la invasión de *L. fortunei*. Luego de la invasión de *L. fortunei* en ambos ríos disminuyeron las concentraciones de clorofila-*a* (a pesar del aumento de los nutrientes), se redujeron las densidades de rotíferos, particularmente de *Keratella*, y las de zooplancton en general en los períodos de aguas bajas (históricamente los de mayores densidades de zooplancton), volviéndose similares a las observadas en períodos de aguas altas (históricamente los de menores densidades). En comparación con el otro bivalvo invasor de agua dulce que ha afectado sensiblemente muchos ríos y lagos de Europa y América del Norte, el molusco cebra *Dreissena polymorpha*, *L. fortunei* puede consumir presas de mayor tamaño, sugiriendo que su impacto puede ser aún mayor que el observado para *Dreissena*.

Los resultados de este trabajo refuerzan la importancia del rol ecológico de *L. fortunei* en la vinculación de los ecosistemas pelágico y bentónico, no sólo por transferir cantidades significativas de la producción primaria al bentos, sino también producción secundaria, complejizando el flujo de materia y energía en la estructura de las tramas tróficas. Este efecto es potenciado por las altas tasas de filtración de *L. fortunei* y por las altísimas densidades de adultos. Sin embargo, una cuantificación precisa de este efecto requiere de estimaciones adecuadas de abundancia de adultos a meso o macroescala, información de la cual aún no se dispone y que, dada la pronunciada variabilidad espacial en la distribución de las colonias, requerirá un esfuerzo muy importante.

Es importante destacar que el pastoreo no es la única vía de impacto de *Limnoperna* sobre el plancton. También podría afectarlo limitando la tasa de crecimiento de los organismos planctófagos debido a la competencia por el recurso, modificando la disponibilidad de nutrientes, etc.

Uno de los pilares en que se ha basado el presente trabajo es la información disponible sobre el plancton de los ríos estudiados en años previos a la invasión. Esta base de datos, sin la cual una gran parte de esta investigación no hubiese sido posible, demuestra la utilidad del monitoreo ambiental y su importancia en el momento de evaluar la magnitud de los cambios frente a forzantes de diversa índole. En este sentido, resulta importante destacar la necesidad de continuar el estudio de los efectos de *Limnoperna* sobre los ambientes lóticos y lénticos invadidos, tanto en trabajos de campo como experimentales, para cuantificar la importancia relativa de los cambios involucrados y desarrollar modelos predictivos de su impacto en las tramas tróficas. Algunos aspectos de especial interés en estas investigaciones son:

- Estudios de consumo del zooplancton de diferentes tallas con el fin de cuantificar la relación entre el tamaño de las partículas y la tasa de filtración de los bivalvos.
- Análisis del efecto de *L. fortunei* sobre otros componentes bióticos del seston no cubiertos en este trabajo, como protozoarios y bacterias.
- Análisis del espectro alimentario de moluscos de tallas no incluidas en el presente estudio (< 12 mm y >24 mm). La fuerza de succión de moluscos de tallas pequeñas podría no ser suficiente para la ingesta de organismos con capacidad de desplazamiento como el zooplancton, mientras que los moluscos de mayores tallas podrían ingerir organismos más grandes que las registradas en nuestros resultados.
- Análisis de las diferencias en la composición de la dieta de *L. fortunei* a lo largo de las estaciones climáticas y de las fases hidrológicas, que representan los ciclos temporales más importantes en estos ambientes.
- Extender los resultados de estas investigaciones a ambientes leníticos, cuyas características físicas, químicas y biológicas son marcadamente diferentes a las de los ríos.
- Evaluar el efecto trófico de las larvas de este molusco, cuya dieta aún se desconoce.
- Estudiar la densidad y estructura de las poblaciones de *L. fortunei* en áreas representativas (centenares a miles de kilómetros cuadrados) con el fin de estimar la magnitud de su

impacto real en sobre la biota en los diferentes cuerpos de aguas del sistema del Paraná Medio.

- Complementar los ensayos (mesocosmos y microcosmos) realizados en este trabajo con nuevas experiencias con el fin de profundizar el estudio de las interacciones entre *L. fortunei* y sus presas.
- Evaluar la competencia del molusco con otros organismos planctófagos (peces e invertebrados).
- Analizar el plancton actual del canal principal del río Paraná y compararlo con datos previos a la invasión del molusco.
- Considerando la presencia constante de nemátodos en los estómagos de *L. fortunei*, estudiar el rol del molusco en la transmisión de enfermedades parasitarias.

Florencia Rojas Molina

Dr. Demetrio Boltovskoy

Director

Dra. Susana José de Paggi

Directora

BIBLIOGRAFÍA

- Ahlstrom E. H. 1940. A revision of the rotatorian genera *Brachionus* and *Platyas* with descriptions of one new species and two new varieties. Bulletin American Museum of Natural History 77: 143-184.
- Amsler M. L. & Prendes H. H. 2000. Transporte de sedimentos y procesos fluviales asociados. p. 233-306. Cap 5. En: Paoli C. & Schreider M. (Eds.). El río Paraná en su tramo medio. Contribución al conocimiento y prácticas ingenieriles en un gran río de llanura. Centro de Publicaciones, Secretaría de Extensión, UNL, Santa Fe.
- Angonesi L. G., da Rosa N. G. & Bemvenuti C. E. 2008. Tolerance to salinities shocks of the invasive mussel *Limnoperma fortunei* under experimental conditions. Iheringia, Série Zoologia 98: 66-69.
- Aoyagui A. S. M. & Bonecker C. C. 2004. Rotifers in different environments of the Upper Paraná River floodplain (Brazil): richness, abundance and the relationship with connectivity. Hydrobiologia 522: 281-290.
- APHA. 1985. Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater. 16th ed. American Public Health Association, Washington. 1268 p.
- Arcifa M. S., Northcote T. G. & Froehlich O. 1986. Fish-zooplankton interactions and their effects on water quality of a tropical Brazilian reservoir. Hydrobiologia 139: 49-58.
- Astiz S. & Alvarez H. 1998. El zooplancton en el Alto y Medio río Orinoco, Venezuela. Acta Científica Venezolana 49: 5-18.
- Avelar W. E. P., Martim S. L. & Vianna M. P. 2004. A new occurrence of *Limnoperma fortunei* (Dunker 1856) (Bivalvia, Mytilidae) in the State of São Paulo, Brazil. Brazilian Journal of Biology 64: 739-742.
- Baker S. M., Levinton J. S., Kurdziel J. P. & Shumway S. E. 1998. Selective feeding and biodeposition by zebra mussels and their relation to changes in phytoplankton composition and seston loads. The Journal of Shellfish Research 17: 1207-1213.
- Baker S. M., Levinton J. S. & Ward J. E. 2000. Particle transport in the zebra mussel, *Dreissena polymorpha* (Pallas). The Biological Bulletin 199: 116-125.

- Balseiro E. G. 1992. The role of pelagic water mites in the control of cladoceran population in a temperate lake of the southern Andes. *Journal of Plankton Research* 9: 1267-1277.
- Bampfylde C. J., Peters J. A. & Bobeldyk A. M. 2009. A literature analysis of freshwater invasive species research: are empiricists, theoreticians, and economists working together?. *Biological Invasions*. DOI 10.1007/s10530-009-9540-2.
- Banard C., Martineau C., Frenette J. J., Dodson J. J. & Vincent W. F. 2006. Trophic position of zebra mussel veligers and their use of dissolved organic carbon. *Limnology and Oceanography* 51: 1473-1484.
- Bastviken D. T. F., Caraco N. F. & Cole J. J. 1998. Experimental measurements of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) impacts on phytoplankton community composition. *Freshwater Biology* 39: 375-386.
- Basu B. K. & Pick F. R. 1996. Factors regulating phytoplankton and zooplankton development in temperate rivers. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 52: 804-15.
- Basu B. K. & Pick F. R. 1997. Phytoplankton and zooplankton development in a lowland, temperate river. *Journal of Plankton Research* 19: 237-253.
- Belaich M., Oliver, C., Pilloff M. & Porta A. 2006. Evaluation of a biomarker of Cd (II) exposure on *Limnoperna fortunei*. *Environmental Pollution* 144: 280-288.
- Benoit H. P., Johannsson O. E., Warner D. M., Sprules W. G., Rudstam L. G. 2002. Assessing the impact of a recent predatory invader: the population dynamics, vertical distribution, and potential prey of *Cercopagis pengoi* in Lake Ontario. *Limnology and Oceanography* 47: 626-635.
- Berg D. J., Fisher S. W. & Landrum P. F. 1996. Clearance and processing of algal particles by zebra mussels (*Dreissena polymorpha*). *Journal of Great Lakes Research* 22: 779-788.
- Black R. W. & Hairston N. G. Jr. 1988. Predator driven changes in community structure. *Oecologia* 77: 468-479.
- Bogdan K. G. & Gilbert J. J. 1987. Quantitative comparison of food niches in some freshwater zooplankton. *Oecologia* 72: 331-340.
- Bollens S. M., Cordell J. R., Arent S. & Hooff R. 2002. Invasive zooplankton: a brief review, plus two case studies from the northeast Pacific Ocean. *Hydrobiologia* 480: 87-110.

- Boltovskoy D. & Cataldo D. H. 1999. Population dynamics of *Limnoperna fortunei*, an invasive fouling mollusc, in the lower Paraná River (Argentina). *Biofouling* 14: 255-263.
- Boltovskoy D. & Cataldo D. H. 2003. Estudios de evaluación, monitoreo y análisis de medidas de control de incrustaciones de moluscos bivalvos (*Limnoperna fortunei*) en las instalaciones de la Central Hidroeléctrica Itaipu. Informe Técnico.
- Boltovskoy D., Correa N., Cataldo D. H. & Sylvester F. 2006. Dispersión and ecological impact of the invasive freshwater bivalve *Limnoperna fortunei* in the Río de la Plata watershed and beyond. *Biological Invasions* 8: 947-963.
- Boltovskoy D., Karatayev A., Burlakova L., Cataldo D. H., Karatayev V., Sylvester F. & Mariñelarena A. 2009 a. Significant ecosystem-wide effects of the swiftly spreading invasive freshwater bivalve *Limnoperna fortunei*. *Hydrobiologia* DOI 10.1007/s10750-009-9956-9.
- Boltovskoy D., Sylvester F., Otaegui A., Leites V. & Cataldo D. H. 2009 b. Environmental modulation of reproductive activity of the invasive mussel *Limnoperna fortunei*: implications for antifouling strategies. *Austral Ecology* DOI:10.1111/j.1442-9993.2009.01974.x.
- Bonel N., Colautti D. & Darrigran G. 2008. Estudio del crecimiento individual de *Limnoperna fortunei* en la región Neotropical: bioensayos a campo. XXVII Congreso Brasileiro de Zoología.
- Bonetto A. A. & Corrales M. A. 1985. Zooplankton del río Paraná Medio: variaciones temporales y distribucionales en el área de confluencia con el río Paraguay. *Ecosur* 12/13: 1-23.
- Bowers R. W. & de Szalay F. A. 2007. Fish predation of zebra mussels attached to *Quadrula quadrula* (Bivalvia: Unionidae) and benthic molluscs in a Great Lakes coastal wetland. *Wetlands* 27: 203-08.
- Branstrator D. K. & Lehman J. T. 1991. Invertebrate predation in Lake Michigan: regulation of *Bosmina longirostris* by *Leptodora kindti*. *Limnology and Oceanography* 36: 483-495.
- Brooks J. L. & Dodson S. I. 1965. Predation, body size and composition of plankton. *Science* 150: 28-35.
- Brown J. H. & Sax D. F. 2004. An essay on some topics concerning invasive species. *Austral Ecology* 29: 530-536.

- Brugnoli E., Clemente J., Boccardi L., Borthagaray A. & Scarabino F. 2005. Golden mussel *Limnoperna fortunei* (Bivalvia: Mytilidae) distribution in the main hydrographical basins of Uruguay: update and predictions. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 77: 235-244.
- Bruno J. F., Fridley J. D., Bromberg K. D. & Bertness M. D. 2005. Insights into biotic interactions from studies of species invasions. p. 13-39. Cap I. En: Sax D. F., Stachowicz J. J. & Gaines S. D. *Species Invasion. Insights into ecology, evolution, and biogeography*. Sinauer Associates Inc., U.S.A.
- Burns C. W. & Gilbert J. J. 1986. Effects of daphnid size and density on interference between *Daphnia* and *Keratella cochlearis*. *Limnology and Oceanography* 31: 848-858.
- Caparroy P., Høgsbro Thygesen U. & Visser A. W. 2000. Modelling the attack success of planktonic predators: patterns and mechanisms of prey size selectivity. *Journal of Plankton Research* 22: 1871-1900.
- Caprari J. J. 2006. Pinturas antiincrustantes. p. 181-211. Cap. 12. En: Darrigran G. & Damborenea C. (Eds.). *Bio-invasión del mejillón dorado en el continente americano*. EDULP, La Plata.
- Caraco N. F., Cole J. J., Raymond P. A., Strayer D. L., Pace M. L., Findlay S. E. G. & Fischer D. T. 1997. Zebra mussels invasion in a large, turbid river: phytoplankton response to increased grazing. *Ecology* 78: 588-602.
- Carlton J. T. 1992 a. Dispersal mechanisms of the zebra mussel *Dreissena polymorpha*. p. 677-697. En: Nalepa T. F. & Schloesser D. W. (Eds.). *Zebra Mussels: Biology, Impacts, and Control*. Lewis Publishers Inc., Boca Raton.
- Carlton J. T. 1992 b. Introduced marine and estuarine mollusks of north america: an end of the 20th century perspective. *Journal of Shellfish Research* 11: 489-505.
- Carpenter S. R., Kitchell J. F. & Hodgson J. R. 1985. Cascading trophic interactions and lake productivity. *BioScience* 35: 634-639.
- Cataldo D. H. & Boltovskoy D. 2000. Yearly reproductive activity of *Limnoperna fortunei* (Bivalvia) as inferred from the occurrence of its larvae in the plankton of the lower Paraná river and the Río de la Plata estuary (Argentina). *Aquatic Ecology* 34: 307-317.

- Cataldo D. H., Boltovskoy D., Hermosa J. L. & Canzi C. 2005 a. Temperatura-dependent rates of larval development in *Limnoperna fortunei* (Bivalvia: Mytilidae). *Journal of Molluscan Studies* 71: 41-46.
- Cataldo D. H., Boltovskoy D. & Pose M. 2002. Control del molusco incrustante *Limnoperna fortunei* mediante el agregado de molusquicidas al agua. Tercera jornada sobre conservación de la fauna íctica en el río Uruguay, Paysandú, Uruguay.
- Cataldo D. H., Boltovskoy D. & Pose M. 2003. Toxicity of chlorine and three nonoxidizing molluscicides to the pest mussel *Limnoperna fortunei*. *Journal Awwa* 95: 66-78.
- Cataldo D. H., O'Farrel I., Paolucci E., Boltovskoy D. & Sylvester F. 2005 b. Efectos de *Limnoperna fortunei* sobre el fitoplancton y los nutrientes. Congreso Argentino de Limnología.
- Catton K. B., Webster D. R., Brown J. & Yen J. 2007. Quantitative analysis of tethered and free-swimming copepodid flow fields. *Journal of Experimental Biology* 210: 299-310.
- Ceirano E., Paoli C. & Schreider M. 2000. Las inundaciones en el área de Santa Fe. Interpretación de sus efectos y simulación de los subsistemas Leyes-Setúbal y Ruta Nacional 168-Alto Verde. 237-297. Cap11. En: Paoli C. & Schreider M. (Eds.). El río Paraná en su tramo medio. Contribución al conocimiento y prácticas ingenieriles en un gran río de llanura. Centro de Publicaciones, Secretaría de Extensión, UNL, Santa Fe.
- Chao A., Colwell R. K., Chih-Lin C. & Gotelli N. J. 2009. Sufficient sampling for asymptotic minimum species richness estimator. *Ecology* 90: 1125-1133.
- Collins P., Williner V. & Giri F. 2007. Litoral communities. Macrocrustaceans. p. 277-301. En Iriondo M. H., Paggi J. C. & Parma M. J. (Eds.). *The Middle Paraná River: Limnology of a Subtropical Wetland*. Springer, Berlin Heidelberg, New York.
- Contardo-Jara V., Galanti L. N., Amé M. V., Monferrán M. V., Wunderlin D. A. & Wiegand C. 2009. Biotransformation and antioxidant enzymes of *Limnoperna fortunei* detect site impact in water courses of Córdoba, Argentina. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 72: 1871-1880.
- Cosson J., Huitorel P., Barsanti L., Walne P. L. & Gualtieri P. 2001. Flagellar movements and controlling apparatus in flagellates. *Critical Reviews in Plant Sciences* 20: 297-308.

- Dangavs N. V. 1995. Morfometría de cuerpos leníticos. p. 27-45. En: Lopretto E. C. & Tell G. (Dir.). Ecosistemas de aguas continentales. Metodologías para su estudio. Tomo I. Ediciones Sur, La Plata.
- Darrigran G. 2002. Potential impact of filter-feeding invaders on temperate inland freshwater environments. *Biological Invasions* 4: 145-156.
- Darrigran G. & Damborenea M. C. 2005. A South American bioinvasion case history: *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857), the golden mussel. *American Malacological Bulletin* 20: 105-112.
- Darrigran G. & Damborenea M. C. 2006. p. 153-165. Cap 10. Aspectos generales vinculados a la prevención y control. p. En: Darrigran G. & Damborenea M. C. (Eds.). Bio-invasión del mejillón dorado en el continente americano. EDULP. La Plata.
- Darrigran G. & Ezcurra de Drago I. 2000 a. Distribución de *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Mytilidae) en la cuenca del Plata. Región Neotropical. *Medio Ambiente* 13: 75-79.
- Darrigran G. & Ezcurra de Drago I. 2000 b. Invasión of the exotic freshwater mussel *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Bivalvia: Mytilidae) in South America. *Tanibel The Nautilus* 2: 69-73.
- Darrigran G. & Mansur M. C. D. 2006. Distribución, abundancia y dispersión. p. 93-110. Cap 6. En: Darrigran G. & Damborenea M. C. (Eds.). Bio-invasión del mejillón dorado en el continente americano. EDULP, La Plata.
- Darrigran G., Martin S. M., Gullo B. & Armendariz L. 1998. Macroinvertebrates associated with *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Bivalvia, Mytilidae) in Río de la Plata, Argentina. *Hydrobiologia* 367: 223-230.
- Darrigran G. & Pastorino G. 1995. The recent introduction of a freshwater asiatic bivalve *Limnoperna fortunei* (Mytilidae) into South America. *The Veliger, Berkeley* 32: 171-175.
- Darrigran G., Penchaszadeh P., Damborenea C. & Greco N. 1999. The reproductive cycle of *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Mytilidae) from a neotropical temperate locality. *Journal of Shellfish Research* 18: 361-365.
- DeMott W. R. 1982. Feeding selectivities and relative ingestion rates of *Daphnia* and *Bosmina*. *Limnology and Oceanography* 27: 518-527.

- DeMott W. R. 1986. The role of taste in food selection by freshwater zooplankton. *Oecologia* 69: 334-340.
- DeMott W. R. 1989. The role of competition in zooplankton succession. p. 195-252. Cap 6. En: Summer U. (Ed.). *Plankton ecology. Succession in plankton communities*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, New York.
- DeMott W. R. & Kerfoot W. C. 1982. Competition among cladocerans: nature of the interaction between *Bosmina* and *Daphnia*. *Ecology* 63: 1949-1966.
- Depetris P. J. & Kempe S. 1993. Carbon dynamics and sources in the Paraná River. *Limnology and Oceanography* 38: 382-385.
- Descy J. P., Everbecq E., Gosselain V., Viroux L. & Smitz J. S. 2003. Modelling the impact of benthic filter feeders on the composition and biomass of river plankton. *Freshwater Biology* 48: 404-17.
- Devercelli M. & Peruchet E. 2008. Trends in chlorophylla-*a* concentration in urban water bodies within different man-used basins. *Annales de Limnologie* 44: 75-84.
- Diéguez M. & Balseiro E. 1998. Colony size in *Conochilus hippocrepis*: defensive adaptation to predator size. *Hydrobiology* 387: 421-425.
- Dionisio Pires L. M., Jonker R. R., Van Donk E. & Laanbroek H. J. 2004. Selective grazing by adults and larvae of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*): application of flow cytometry to natural seston. *Freshwater Biology* 49: 116-126.
- Di Persia D. & Bonetto A. A. 1997. Nuevas citas de *Limnoperla fortunei* para la cuenca del río Paraná, Argentina. *Neotropica* 43: 119-120.
- Drago E. C. 1989. Morphological and hydrological characteristics of the floodplain ponds of the Middle Paraná River (Argentina). *Revue d'Hydrobiologie Tropicale* 22: 183-190.
- Drago E. C. 2007. The physical dynamics of the River-Lake floodplain system. p. 83-122. Cap 4. En: Iriondo M. H., Paggi J. C. & Parma M. J. (Eds). *The Middle Paraná River: Limnology of a Subtropical Wetland*. Springer, Berlin Heidelberg, New York.
- Drake J. A, Huxel G. & Hewitt C. L. 1996. Microcosms as models for generating and testing community theory. *Ecology* 77: 670-677.
- Drenner R. W. & McComas S. 1980. The roles of zooplankter escape ability and fish size selectivity in the selective feeding and impact of planktivorous fish. p 587-593. En: Kerfoot W. C. (Ed). *Evolution and ecology of zooplankton communities*. University Press of New England, New England.

- Drenner R. W., Mummert J. R., de Noyelles F. & Kettle D. 1984. Selective particle ingestion by a filter feeding fish and its impact on phytoplankton community structure. *Limnology and Oceanography* 29: 941-948.
- Drenner R. W., Strickler J. R. & O'Brien W. J. 1978. Capture probability: The role of zooplankton escape in the selective feeding of planktivorous fish. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 35: 1370-1373.
- Dumont H. J., Van de Velde I. & Dumont S. 1975. The dry weight estimate of biomass in a selection of Cladocera, Copepoda and Rotifera from the plankton, periphyton and benthos of continental waters. *Oecologia* 19: 79-97.
- Dussart B. H. & Defaye D. 2001. Guides to the Identification of the microinvertebrates of the continental waters of the World. Introduction to the Copepoda. 2nd edition. Backhuys Publishers, The Netherlands. 344 p.
- Elliott P., Aldridge D. C. & Moggridge G. D. 2008. Zebra mussel filtration and its potential uses in industrial water treatment. *Water Research* 42: 1664-1674.
- Ezcurra de Drago I., Montalto L. & Oliveros O. 2006. Desarrollo y ecología larval de *Limnoperna fortunei*. p. 83-92. Cap. 5. En: Darrigran G. & Damborenea C. (Eds.). Bio-invasión del mejillón dorado en el continente americano. Edulp, La Plata.
- Fanslow D. L., Nalepa T. F. & Lang G. A. 1995. Filtration rates of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) on natural seston from Saginaw Bay, Lake Huron. *Journal of Great Lakes Research* 21: 489-500.
- Fields D. M. & Yen J. 1997. The escape behavior of marine copepods in response to a quantifiable fluid mechanical disturbance. *Journal of Plankton Research* 19: 1289-1304.
- Flemming A. & Clutter R. I. 1965. Avoidance of towed nets by zooplankton. *Limnology and Oceanography* 10: 96-104.
- Frontier S. 1981. Cálculo del error en el recuento de organismos zooplanctónicos. p. 163-167. En: Boltovskoy D. (Ed.). Atlas del zooplankton del Atlántico Sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplankton marino. Publicación especial del INIDEP, Mar del Plata.
- Frutos S. M., Poi de Neiff A. S. G. & Neiff J. J. 2006. Zooplankton of the Paraguay River: a comparison between sections and hydrological phases. *Annales de Limnologie, International Journal of Limnology* 42: 277-288.

- Gao L. & Li B. 2006. A Potencial native natural enemy of invasive aquatic weed-water hyacinth. *Biological Invasions* 8: 1689-1692.
- García M. L. & Montalto L. 2006. Los peces depredadores de *Limnoperna fortunei* en los ambientes colonizados. p. 111-128. Cap 7. En: Darrigran G. & Damborenea C. (Eds.). Bio-invasión del mejillón dorado en el continente americano. Edulp, La Plata.
- García M. L. & Protogino L. C. 2005. Invasive freshwater molluscs are consumed by native fishes in South America. *Journal of Applied Ichthyology* 21: 34-38.
- García de Emiliani M. O. 1981. Fitoplancton de los principales cauces y tributarios del valle aluvial del río Paraná: tramo Goya-Diamante. *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral* 12: 112-125.
- García de Emiliani M. O. 1988. Fitoplancton y variables ambientales en cauces del Paraná Medio, Argentina: análisis de correlación canónica. *Revue d'Hydrobiologie Tropicale* 21: 183-196.
- García de Emiliani M. O. 1990. Phytoplankton ecology of the middle Paraná River. *Acta Limnologica Brasiliensia* 3: 391-417.
- García de Emiliani M. O. & Anselmi de Manavella M. I. 1983. Fitoplancton de los principales cauces y tributarios del valle aluvial del río Paraná: tramo Goya-Diamante, II. *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral* 14: 217-237.
- Giacosa R., Paoli C. & Cacik P. 2000. Conocimiento del régimen hidrológico. p. 69-104. Cap 2. En: Paoli C. & Schreider M. (Eds.). El río Paraná en su tramo medio. Contribución al conocimiento y prácticas ingenieriles en un gran río de llanura. Centro de Publicaciones, Secretaría de Extensión, UNL, Santa Fe.
- Gilbert J. J. 1987. The *Polyarthra* escape from response: defense against interference from *Daphnia*. *Hydrobiologia* 147: 235-238.
- Gilbert J. J. 1988. Susceptibilities of ten rotifer species to interference from *Daphnia pulex*. *Ecology* 69: 1826-1838.
- 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. & Pijanowska J. 1989. The role of predation in zooplankton succession. p. 253-296. Cap 7. En: Sommer U. (Ed.). *Plankton ecology*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, New York.

- Gollasch S. 1999. The Asian decapod *Hemigrapsus penicillatus* (de Haan, 1835) (Grapsidae, Decapoda) introduced in European waters: status quo and future perspective. *Helgoländer Meeresunters* 52: 359-366.
- Gollasch S., Dammer M., Lenz J. & Andres H. G. 1995. Non-indigenous organisms introduced via ships into German waters. ICES, Annual Science Conference (83rd Statutory Meeting).
- Gonzales de Infante A. 1988. El plancton de las aguas continentales. Serie Biológica, Monografía N^o 23. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos. Washington, DC. 121 p.
- Gosselain V., Viroux L. & Descy P. 1998. Can a community of small bodied grazers control phytoplankton in rivers? *Freshwater Biology* 39: 9-24.
- Gossiaux D. C., Landrum P. F. & Fisher S. W. 1998. The assimilation of contaminants from suspended sediment and algae by the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*. *Chemosphere* 36: 3181-3197.
- Grigorovich I. A. & Shevtsova L. 1995. Effect of *Dreissena* Mussels on the distribution of zooplankton as exemplified by the Main Kakhovka Canal. The Fifth International Zebra Mussel and other Aquatic Nuisance Organisms Conference. Toronto, Canada.
- Harper D. 1992. Eutrophication of freshwaters. Principles, problems and restoration. Chapman and Hall, London. 327 p.
- Havel J. E. & Hebert P. D. N. 1993. *Daphnia lumholtzi* in North America: Another Exotic Zooplankter. *Limnology and Oceanography* 38: 1823-1827.
- Hessen D. O. 1985. Filtering structure and particle size selection in coexisting Cladocera. *Oecologia* 66: 368-372.
- Hillebrand H., Dürselen C-D., Kirschtel D., Pollingher U. & Zohary T. 1999. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *Journal of Phycology* 35: 403-421.
- Holeck K. H., Mills E. L., MacIsaac H. J., Dochoda M. R., Colautti R. I. & Ricciardi A. 2004. Bridging troubled waters: biological invasions, transoceanic shipping, and the Laurentian Great Lakes. *BioScience* 54: 919-929.
- Holland R. E. 1993. Changes in Plankton Diatoms and water transparency in Hatchery Bay, Bass Island Area, Western Lake Erie since the establishment of the zebra mussel. *Journal of Great Lakes Research* 19: 617-624.

- Horgan M. J. & Mills E. L. 1997. Clearance rates and filtering activity of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*): implications for freshwater lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54: 249-255.
- Hurlbert S. H., Loayz W. & Moreno T. 1986. Fish-flamingo-plankton interactions in the Peruvian Andes. *Limnology and Oceanography* 31: 457-468.
- Hynes H. B. N. 1970. *The ecology of running waters*. University of Toronto Press, Toronto. 555 p.
- Iriondo M. 1975. Morfología y Sedimentología del río Colastiné. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 30: 349-59.
- Iriondo M. 1991. El Holoceno en el litoral. *Comunicaciones (Nueva Serie) del Museo Provincial de Ciencias Naturales Florentino Ameghino* 3: 1-40.
- Iriondo M. 2007. Geomorphology. p. 33-52. Cap 2. En: Iriondo M., Paggi J. C. & Parma M. J. (Eds.). *The Middle Paraná River: Limnology of a Subtropical Wetland*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- Iriondo M. & Drago E. C. 1972. Descripción cuantitativa de dos unidades geomorfológicas de la llanura aluvial del Paraná Medio, República Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 27: 143-160.
- Iriondo M., Paggi J. C. & Parma M. J. 2007. *The Middle Paraná River: limnology of a subtropical wetland*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg. 382 p.
- Jack J. D. & Thorp J. H. 2000. Effects of the benthic suspension feeder *Dreissena polymorpha* on zooplankton in a large river. *Freshwater Biology* 44: 569-579.
- José de Paggi S. 1976. Primeras observaciones sobre el zooplancton del río Santa Fe con especial referencia a las zonas afectadas por aportes alóctonos. *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral* 7: 139-150.
- José de Paggi S. 1980. Campaña Limnológica "*Keratella* l" en el río Paraná Medio: zooplancton de ambientes lóticos. *Ecología* 4: 69-75.
- José de Paggi S. 1981. Variaciones temporales y distribución horizontal del zooplancton en algunos cauces secundarios del río Paraná Medio. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 16: 185-199.
- José de Paggi S. 1983. Estudio sinóptico del zooplancton de los principales cauces y tributarios del valle aluvial del Río Paraná: tramo Goya-Diamante (I parte). *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral* 14: 163-178.

- José de Paggi S. 1984. Estudios limnológicos en una sección transversal del tramo medio del río Paraná. *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral* 15: 135-155.
- José de Paggi S. 1985. Distribución vertical del zooplancton en el río Paraná medio (km 603). *Revue d'Hydrobiologie Tropicale* 18: 13-21.
- José de Paggi S. 1988. Estudio sinóptico del zooplancton de los principales cauces y tributarios del valle aluvial del Río Paraná: tramo Goya-Diamante (II parte). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 23: 149-163.
- José de Paggi S. 1995. Rotifera. p. 643-667. En: Lopretto E. C. & Tell G. (Dir.). *Ecosistemas de aguas continentales. Metodologías para su estudio*. Ediciones Sur, La Plata.
- José de Paggi S. 2004. Diversidad de Rotíferos Monogononta del litoral fluvial argentino. p. 185-194. En: Aceñolaza F. G. (Coord.-Ed.). *Temas de la biodiversidad del Litoral Fluvial Argentino*. Tucumán, Instituto Superior de Correlación Geológica (INSUGEO, Miscelánea 12).
- José de Paggi S. & Paggi J. C. 2007. Zooplankton. p. 229-50. En Iriondo M., Paggi J. C. & Parma M. J. (Eds.). *The Middle Paraná River: Limnology of a Subtropical Wetland*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- José de Paggi S. & Paggi J. C. 2008. Hydrological connectivity as a shaping force in the zooplankton community of two lakes in the Paraná River floodplain. *International Review of Hydrobiology* 93: 659-678.
- Juhel G., Davenport J., O'Halloran J., Culloty S. C., O'Riordan R. M., James K. F., Furey A. & Allis O. 2006. Impacts of microcystins on the feeding behaviour and energy balance of zebra mussels, *Dreissena polymorpha*: A bioenergetics approach. *Aquatic Toxicology* 79: 391-400.
- Kalff J. 2002. *Limnology: inland, water ecosystem*. Prentice Hall, New Jersey. 592pp.
- Karatayev A. Y., Boltovskoy D., Padilla D. K. & Burlakova L. E. 2007 a. The invasive bivalves *Dreissena polymorpha* and *Limnoperna fortunei*: parallels, constranst, potential spread and invasion impacts. *Journal of Shellfish Research* 26: 205-213.
- Karatayev A. Y., Burlakova L. E. & Padilla D. K. 1997. The effects of *Dreissena polymorpha* (Pallas) invasión on aquatic communities in Eastern Europe. *Journal of Shellfish Research* 16: 187-203.

- Karatayev A. Y., Padilla D. K., Minchin D., Boltovskoy D. & Burlakova L. E. 2007 b. Changes in global economies and trade: the potential spread of exotic freshwater bivalves. *Biological Invasions* 9: 161-180.
- Kerfoot W. C., Kellogg D. L. & Strickler J. R. 1980. Visual observations of live zooplankters: evasion, escape and chemical defenses. p 10-27. En: Kerfoot W. C. (Ed). *Evolution and ecology of zooplankton communities*. University Press of New England, London.
- Koste W. 1978. *Rotatoria. Die Rädertiere Mitteleuropas*. Bestimmungswerk begründet von Max Voigt. Borntraeger, Stuttgart, Germany.
- Koste W. & Shiel R. J. 1989. Rotifera from Australian inland waters IV. Colurellidae (Rotifera: Monogononta). *Transactions of the Royal Society of South Australia* 114: 1-36.
- Koste W. & Shiel R. J. 1990. Rotifera from Australian inland waters V. Lecanidae (Rotifera: Monogononta). *Transactions of the Royal Society of South Australia* 113: 119-143.
- Kratz W. A. & Myers J. 1955. Nutrition and growth of several blue-green algae. *American Journal of Botany* 42: 282-287.
- Lair N. 2006. A review of regulation mechanisms of metazoan plankton in riverine ecosystems: aquatic habitat versus biota. *River Research and Applications* 22: 567-593.
- Langeland A. 1988. Decreased zooplankton density in a Mountain Lake resulting from predation by recently introduced *Mysis relicta*. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 23: 419-429.
- Lazzaro X. 1987. A review of planktivorous fishes: their evolution, feeding behaviours, selectivities, and impact. *Hydrobiologia* 146: 97-167.
- Lee C. H. & Chung E. Y. 2001. Determination of experimental conditions for measurements of the clearance rate of an intertidal bivalve, *Glaucome chinensis*. *Korean Journal of Malacology* 17: 95-104.
- Lehman J. T., Bowers J. A., Gensemer R. W., Warren G. J. & Branstrator D. K. 1990. *Mysis relicta* in Lake Michigan (USA): abundances and relationships with their potential prey, *Daphnia*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47: 977-983.
- Locke A., Reid D. M. & Van Leeuwen H. C. 1993. Ballast water exchange as a means of controlling dispersal of freshwater organisms by ships. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50: 2086-2093.

- López Armengol M. F. & Casciotta J. R. 1998. First record of the predation of the introduced freshwater bivalve *Limnoperna fortunei* (Mytilidae) by the native fish *Micropogonias furnieri* (Sciaenidae) in the Río de la Plata estuary, South America. *Iberus* 16: 105-108.
- López C. & Zoppi de Roa E. 2005. Day-night vertical distribution and feeding patterns of fourth instar of *Chaoborus* larvae in a Neotropical Reservoir (Socuy Reservoir, Venezuela). *International Review of Hydrobiology* 90: 171-184.
- Maclsaac H. J. 1996. Potencial abiotic and biotic impacts of zebra mussels on the Inland water of North America. *American Zoologist* 36: 287-299.
- Maclsaac H. J. & Gilbert J. J. 1989. Competition between rotifers and cladocerans of different body sizes. *Oecologia* 81: 295-301.
- Maclsaac H. J. & Gilbert J. J. 1991. Discrimination between exploitative and interference competition between Cladocera and *Keratella cochlearis*. *Ecology* 72: 924-937.
- Maclsaac H. J., Lonnee C. J. & Leach J. H. 1995. Suppression of microzooplankton by zebra mussels: importance of mussel size. *Freshwater Biology* 34: 379-387.
- Maclsaac H. J., Sprules W. G., Johannsson O. E. & Leach J. H. 1992. Filtering impacts of larval and sessile zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) in western Lake Erie. *Oecologia* 92: 30-39.
- Maclsaac H. J., Sprules W. G. & Leach J. H. 1991. Ingestion of small-bodied zooplankton by Zebra Mussels (*Dreissena polymorpha*): can cannibalism on larvae influence population dynamics? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 48: 2051-2060.
- Mack R. N., Simberloff D., Lonsdale W. M., Evans H., Clout M. & Bazzaz F. A. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications* 10: 689-710.
- Magurran A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. University press, Cambridge. 200 p.
- Mansur M. C. D., Richinitti L. M. Z. & Dos Santos C. P. 1999. *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) molusco bivalve invasor na Bacia do Guaíba, Rio Grande do Sul, Brasil. *Biociências* 7: 147-149.
- Marchese M., Ezcurra de Drago I. & Drago E. 2002. Benthic macroinvertebrates and physical habitat relationships in the Paraná River flood-plain System. En: McClain M. E. (Ed).

- The Ecohydrology of South American Rivers and Wetlands. IAHS Special Publication 6: 111-130.
- Maroñas M., Darrigran G., Sendra E. & Breckon G. 2003. Shell grow of the golden mussel, *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Mytilidae), from a Neotropical temperate locality. *Hydrobiologia* 495: 41-45.
- Martinez C. C. & José de Paggi S. 1988. Especies de *Lecane* Nitzsch (Rotifera, Monogononta) en ambientes acuáticos del Chaco Oriental y del valle aluvial del río Paraná (Argentina). *Revue d'Hydrobiologie Tropicale* 21: 270-295.
- Matveev V. F. & Martínez C. C. 1990. Can mites control populations of planktonic Cladocera? *Hydrobiologia* 198: 227-231.
- Matveev V. F., Martínez C. C. & Frutos S. M. 1989. Predatory-prey relationships in subtropical zooplankton: water mite against cladocerans in an Argentine lake. *Oecologia* 79: 489-495.
- McNaught A. S., Keisling R. L. & Ghadouani A. 2004. Changes to zooplankton community structure following colonization of a small lake by *Leptodora kindtii*. *Limnology and Oceanography* 49: 1239-1249.
- Mills E. L., Leach J. H., Carlton J. T. & Secor C. L. 1993. Exotic species in the Great Lakes: a history of biotic crises and anthropogenic introductions. *Journal of Great Lakes Research* 19: 1-54.
- Montagna M. & Collins P. 2008. Efecto de plaguicidas sobre la supervivencia de especies de crustáceos y bivalvo a escala de mesocosmos. II Congreso Argentino de la Sociedad de Toxicología y Química Ambiental (SETAC), VI Reunión SETAC en Argentina: Avances en Toxicología y Química Ambiental, Mar del Plata.
- Montalto L. & Ezcurra de Drago I. 2003. Tolerance to desiccation of an invasive mussel, *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Bivalvia, Mytilidae), under experimental conditions. *Hydrobiologia* 498: 161-167.
- Montalto L. & Marchese M. 2003. *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Bivalvia: Mytilidae) tolerance to temperature and pH in experimental conditions. *Neotrópica* 49: 26-34.
- Montalto L., Oliveros O. B., Ezcurra de Drago I. & Demonte L. D. 1999. Peces del Río Paraná Medio predadores de una especie invasora: *Limnoperna fortunei* (Bivalvia, Mytilidae). *FABICIB* 3: 85-101.

- Morton B. S. 1971. Studies on the biology of *Dreissena polymorpha* Pallas. V. Some aspects of filterfeeding and the effect of micro-organisms upon the rate of filtration. Proceedings of the Malacological Society of London 39: 289-301.
- Morton B. S. 1973. Some aspects of the biology and functional morphology of the organs of feeding and digestion of *Limnoperna fortunei* (Dunker) (Bivalvia: Mytilacea). Malacology 12: 265-281.
- Morton B. S. 1977. The population dynamics of *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbiculacea) in Plover Cove Reservoir, Hong Kong. Journal of Zoology (London) 181: 21-42.
- Morton B. S. 1993. The anatomy of *Dreissena polymorpha* and the heteromyarian form in the Dreissenoidea. p. 185-215. En: Nalepa T. F. & Schloesser D. W. (Eds.). Zebra mussels. Biology, impacts, and control. Lewis Publishers, Boca Raton.
- Morton B. S. 1996. The aquatic nuisance species: a global perspective and review. p. 1-54. En: D'itri F. (Ed.). Zebra mussel and other aquatic species. Ann Arbor Press, Ann Arbor.
- Muniz P., Clemente J. & Brugnoli E. 2005. Benthic invasive pests in Uruguay: A new problem or an old one recently perceived? Marine Pollution Bulletin 50: 993-1018.
- Naddafi R., Pettersson K. & Eklö P. 2007. The effect of seasonal variation in selective feeding by zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) on phytoplankton community composition. Freshwater Biology 52: 823-842.
- Nalepa T. F. & Schloesser D. W. (Eds.). 1993. Zebra Mussels: Biology, impacts, and control. Lewis Publishers, Inc. (CRC Press), Boca Raton, FL. 810 p.
- Neiff J. J. 1990. Ideas para la interpretación ecológica del Paraná. Interciencia 15: 424-441.
- Neill W. E. 1984. Regulation of rotifer densities by crustacean zooplankton in an oligotrophic montane lake in British Columbia. Oecologia 61: 175-181.
- Nicholls K. H. & Hopkins G. J. 1993. Recent changes in Lake Erie (North Shore) phytoplankton: cumulative impacts of phosphorus loading reductions and the zebra mussel introduction. Journal of Great Lakes Research 19: 637-647.
- Nogrady T., Wallace R. L. & Snell T. W. 1993. Rotifera. En: Dumont H. J. (Ed.). Biology, ecology and systematics. Vol. 1. Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world. SPB Academic Publishers The Hague, The Netherlands.

- O'Brien W. J. & Kettle D. 1979. Helmets and invisible armor: structures reducing predation from tactile and visual planktivores. *Ecology* 60: 287-294.
- OECD. 1982. Eutrophication of Waters: Monitoring Assessment and Control. Organization for Economic Cooperation and Development, Paris. 156 p.
- O'Farrell I., Vinocur A. & Lombardo R. J. 1998. Cross-channel and vertical variation in diversity and abundance of phytoplankton in the Lower Paraná River, Argentina. *Archiv für Hydrobiologie/Supplement* 115, *Large Rivers* 11: 103-123.
- Ogawa K., Nakatsugawa T. & Yasuzaki I. M. 2004. Heavy metacercarial infections of cyprinid fishes in Uji River. *Fish Science* 70: 132-140.
- Oliveira M. D. & Barros L. F. 2003. Mexilhão dourado no Pantanal-Um problema ambiental e econômico. EMBRAPA: p. 1-3.
- Oliveira M. D., Takeda A. M., Fernandes de Barros L., Barbosa D. S. & Kawakami de Resende E. 2006. Invasion by *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Bivalvia, Mytilidae) of the Pantanal wetland, Brazil. *Biological Invasions* 18: 97-104.
- Pace M. L., Findlay S. E. G. & Fisher D. 1998. Effects of an invasive bivalve on the zooplankton community of the Hudson River. *Freshwater Biology* 39: 103-116.
- Pace M. L., Findlay S. E. G. & Lints D. 1992. Zooplankton in advective environments: the Hudson River community and a comparative analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49: 1060-1069.
- Pagano M. 2008. Feeding of tropical cladocerans (*Moina micrura*, *Diaphanosoma excisum*) and rotifer (*Brachionus calyciflorus*) on natural phytoplankton: effect of phytoplankton size-structure. *Journal of Plankton Research* 30: 401-414.
- Paggi J. C. 1973 a. Acerca de algunas especies de la familia Moinidae (Crustácea, Cladóceras) de la República Argentina. *Physis* 32: 269-277.
- Paggi J. C. 1973 b. Contribución al conocimiento de la fauna de cladóceros dulceacuícolas argentinos. *Physis* 32: 105-114.
- Paggi J. C. 1975. Las "Pulgas de agua" o "Cladóceros". *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral* 6: 85-107.
- Paggi J. C. 1978. Revisión de las especies argentinas del género *Diaphanosoma* Fischer (Crustácea, Cladóceras). *Acta zoológica Lilloana* 33: 43-65.

- Paggi J. C. 1979. Revisión de las especies argentinas del género *Bosmina* Baird agrupadas en el subgénero *Neobosmina* Lieder (Crustacea, Cladocera). Acta Zoológica Lilloana 35: 137-62.
- Paggi J. C. 1995. Crustacea: Cladocera. p. 909-951. En Lopretto E. C. & Tell G. (Dir.). Ecosistemas de aguas continentales. Metodologías para su estudio. Tomo III. Ediciones Sur, La Plata.
- Paggi J. C. & José de Paggi S. 1974. Primeros estudios sobre el zooplancton de aguas lólicas del Paraná Medio. Physis 86: 91-114.
- Paggi J. C. & José de Paggi S. 1990. Zooplâncton de ambientes lôticos e Lênticos do rio Paraná MêdioActa Limnologica Brasiliensia 3: 685-719.
- Paggi J. C., Mendoza O. R., De Bonis C. & José de Paggi S. 2001. A simple and inexpensive traptube sampler for zooplankton collection in shallow water. Hydrobiologia 464: 45-49.
- Paoli C., Iriondo M. & García N. 2000. Características de las cuencas de aporte. p. 27-68. Cap 1. En: Paoli C. & Schreider M. (Eds.). El río Paraná en su tramo medio. Contribución al conocimiento y prácticas ingenieriles en un gran río de llanura. Centro de Publicaciones, Secretaría de Extensión, UNL, Santa Fe.
- Paoli C. & Schreider M. (Eds.). 2000. El río Paraná en su tramo medio. Contribución al conocimiento y prácticas ingenieriles en un gran río de llanura. Centro de Publicaciones, Secretaría de Extensión, UNL, Santa Fe.
- Paolucci E. M., Cataldo D. H. & Boltovskoy D. 2009. Prey selection by larvae of *Prochilodus lineatus* (Pises: Curimatidae): indigenous zooplankton versus veligers of the introduced bivalve *Limnoperna fortunei* (Bivalvia: Mitilidae). Aquatic ecology, DOI 10.1007/s10452-009-9263-6.
- Paolucci E. M., Cataldo D. H., Fuentes C. M. & Boltovskoy D. 2007. Larvae of the invasive species *Limnoperna fortunei* (Bivalvia) in the diet of fish larvae in the Paraná River, Argentina. Hydrobiologia 589: 219-233.
- Pastorino G., Darrigran G., Martin S. & Lunaschi L. 1993. *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1957) (Mytilidae) nuevo bivalvo invasor en aguas del Río de la Plata. Neotropica 39: 101-102.
- Penchaszadeh P. E., Darrigran G., Angulo C., Averbuj A., Brogger M., Dogliotti A. & Pirez N. 2000. Predation of the invasive freshwater mussel *Limnoperna fortunei* (Dunker,

- 1857) (Mytilidae) by the fish *Leporinus obtusidens* Valenciennes, 1846 (Anostomidae) in the Rio de la Plata, Argentina. *Journal of Shellfish Research* 19: 229-231.
- Pennak R. W. 1989. Fresh-water invertebrates of the United States. Protozoa to Mollusca. JohnWiley, New York. 628 p.
- Perepelizin P. V. & Boltovskoy D. 2008. Supervivencia del mejillón invasor *Limnoperna fortunei* a la anoxia e implicancias para su control. IV Congreso Argentino de Limnología, San Carlos de Bariloche.
- Perotti de Jorda N. M. 1980. Campaña Limnológica "*Keratella* I" en el río Paraná Medio: pigmentos y productividad primaria de ambientes lóticos. *Ecología Argentina* 4: 55-61.
- Perotti de Jorda N. M. 1981. Fitoplancton del río Paraná Medio (Santa Fe, Argentina) su variación en relación a factores ambientales en algunos cauces secundarios. *Ecología* 6: 79-84.
- Perotti de Jorda N. M. 1985. Pigmentos del fitoplancton de ambientes lóticos del valle aluvial del río Paraná (tramo Goya-Diamante). *Physis* 43: 13-29.
- Pestana D. 2006. Aspectos bioecológicos do mexilhão dourado *Limnoperna fortunei* (Bivalvia, Mytilidae) (Dunker, 1857). Tese apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Engenharia Florestal da Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial para obtenção do título de doutor. Curitiba.
- Pestana D., Ostrensky A., Pereira Boeger W. A. & Pie M. R. 2009. The effect of temperature and body size on filtration rates of *Limnoperna fortunei* (Bivalvia, Mytilidae) under laboratory conditions. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 52: 135-144.
- Pestana D., Pie M. R., Ostrensky A., Boeger W. A., Andreoli C., Franceschi F. & Lagos P. 2008. Seasonal Variation in larval density of *Limnoperna fortunei* (Bivalvia, Mytilidae) in the Iguaçu and Paraná Rivers, in the Region of Foz do Iguaçu, Paraná, Southern Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 51: 607-612.
- Pimentel D., Lach L., Zuniga R. & Morrison D. 2000. Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *BioScience* 50: 53-65.
- Prieto M. 2001. Aspectos reproductivos del cladóceros *Moinodaphnia* sp. en condiciones de laboratorio. *MVZ-CÓRDOBA* 6: 102-110.

- Prieto M. & Atencio V. 2008. Zooplankton en la larvicultura de peces neotropicales. *Revista MVZ Córdoba* 13: 1415-1425.
- Prins T. C., Smaal A. C. & Dame R. F. 1998. A review of the feedbacks between bivalve grazing and ecosystem processes. *Aquatic Ecology* 31: 349-359.
- Quirós R. 1990. The Paraná River Basin development and the changes in the lower basin fisheries. *Interciencia* 15: 442-451.
- Quirós, R. 2004. The La Plata river basin: International basin development and riverine fisheries. p. 253-272. En: Welcomme R. L. & Petr T. (Eds.). *Second International Symposium on the Management of Large Rivers for Fisheries. Volume I.*, FAO Regional Office for Asia and the Pacific, Bangkok, Thailand.
- Raikow D. F. 2004. Food web interactions between larval bluegill (*Leponis macrochirus*) and exotic zebra mussels (*Dreissena polymorpha*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 61: 497-504.
- Ramonell C., Amsler M. & Toniolo H. 2000. Geomorfología del cauce principal. p. 173-232. Cap. 4. En: Paoli C. & Schreider M. (Eds.). *El río Paraná en su tramo medio. Contribución al conocimiento y prácticas ingenieriles en un gran río de llanura.* Centro de Publicaciones, Secretaría de Extensión, UNL, Santa Fe.
- Rapoport E. H. 1990. Contaminación por especies. En: *Latinoamerica: Medio Ambiente y Desarrollo.* EIMA: 67-70.
- Reid J. W. 1985. Chave de identificação para as espécies continentais sul-americanas de vida livre da ordem Cyclopoda (Crustacea: Copépoda). *Bol Zool Univ. São Paulo* 9: 17-143.
- Reynolds C. S. 2006. *Ecology of phytoplankton.* Cambridge University Press. 535 p.
- Ricciardi A. 1998. Global Range Expansion of the Asian Mussel *Limnoperna fortunei* (Mytilidae): Another Fouling Threat to Freshwater Systems, McGill University. *Biofouling* 13: 97-106.
- Ricciardi A. 2001. Facilitative interactions among aquatic invaders: is an "invasional meltdown" occurring in the Great Lakes? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58: 2513-2525.
- Richardson W. B. & Bartsch L. A. 1997. Effects of zebra mussels on food webs: interactions with juvenile bluegill and water residence time. *Hydrobiologia* 354: 141-150.

- Ringuelet R. A. 1958. Los Crustáceos Copépodos de las aguas continentales de la República Argentina. Sinopsis sistemática. Contribución científica Facultad Ciencias Exactas, Físicas y Naturales Universidad de Buenos Aires. Serie Zoología 1: 35-126.
- Roche K. 1990. Some aspects of vulnerability to cyclopoid predation of zooplankton prey individuals. *Hydrobiologia* 198: 153-162.
- Roditi H. A., Caraco N. F., Cole J. J. & Strayer D. L. 1996. Filtration of Hudson River water by the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*). *Estuaries* 19: 824-832.
- Rodríguez-Estrada J., Villaseñor-Córdova R. & Martínez-Jerónimo F. 2003. Efecto de la temperatura y tipo de alimento en el cultivo de *Moina micrura* (Kurz, 1874) (Anomopoda: Moinidae) en condiciones de laboratorio. *Hidrobiológica* 13: 239-246.
- Rossi L. 1989. Alimentación de larvas de *Salminus maxillosus* Val 1840 (Pisces Characidae) Iheringia, *Série Zoologia* 69: 49-59.
- Rossi L. 1992. Evolución morfológica del aparato digestivo de postlarvas y prejuveniles de *Prochilodus lineatus* (Val, 1847) (Pises, Curimatidae) y su relación con la dieta. *Revue d'Hydrobiologie Tropicale* 25: 159-167.
- Rossi L. 2001. Ontogenetic diet shifts in a neotropical catfish, *Sorubim lima* (Schneider) from the River Paraná system. *Fisheries Management and Ecology* 8: 141-152.
- Rossi L., Cordiviola E. & Parma M. J. 2007. Fishes. p. 305-325. Cap 12. En Iriondo M., Paggi J. C. & Parma M. J. (Eds.). *The Middle Paraná River: Limnology of a Subtropical Wetland*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- Ruttner-Kolisko A. 1974. *Plankton Rotifers. Biology and Taxonomy*. Stuttgart: E. Schweizerbart'sche verlagbuchhandlung. 146p.
- Ruttner-Kolisko A. 1977. Suggestions for biomass calculation of plankton rotifers. *Archives Hydrobiologia* 8: 71-76.
- Ruttner-Kolisko A. 1978. Influence of fluctuating temperature on plankton rotifers. II Laboratory experiments. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 20: 2400-2405.
- Sala O. E., Chapin F. S., Armesto J. J., Berlow E., Bloomfield J., Dirzo R., Huber-Sanwald E., Huenneke L. F., Jackson R. B., Kinzig A., Leemans R., Lodge D. M., Mooney H. A., Oesterheld M., Poff N. L., Sykes M. T., Walker B. H, Walker M. & Wall D. H. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287: 1770-1774.

- Santos C. P., Mansur M. & Würdig N. L. 2008. Variações no comprimento dos indivíduos de uma população de mexilhão dourado, *Limnoperna fortunei* (Molusca: Bivalvia: Mytilidae), ao longo do ano, na Praia do Veludo, Lago Guaíba, Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 25: 389-396.
- Santos C. P., Würdig N. L. & Mansur M. C. 2005. Fases larvais do mexilhão dourado *Limnoperna fortunei* (Dunker) (Mollusca, Bivalvia, Mytilidae) na bacia do Guaíba, Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 22: 702-708.
- Sardiña P., Cataldo D. H. & Boltovskoy D. 2008. The effects of the invasive mussel, *Limnoperna fortunei*, on associated fauna in South American freshwaters: importance of physical structure and food supply. *Fundamental and Applied Limnology* 173: 135-144.
- Saunders J. F. & Lewis W. M. 1988. Zooplankton abundance in the Caura River, Venezuela. *Biotropica* 20: 206-214.
- Scheffer M. 1998. Ecology of shallow lakes. Chapman & Hall, London. 357 pp.
- Schiaffino M. 1977. Fitoplancton del río Paraná I. Sus variaciones en relación al ciclo hidrológico en cauces secundarios de la llanura aluvial. *Physis* 36: 115-25.
- Schiaffino M. 1981. Campaña limnológica "*Keratella* I" en el Río Paraná medio. XIII: fitoplancton de ambientes lóticos. *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral* 12: 140-147.
- Schoener T. W. 1971. Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 2: 369-404.
- Schreider M. & Paoli C. U. 2000. Prólogo. p. 19-25. En: Paoli C. & Schreider M. (Eds.). El río Paraná en su tramo medio. Contribución al conocimiento y prácticas ingenieriles en un gran río de llanura. Centro de Publicaciones, Secretaría de Extensión, UNL, Santa Fe.
- Segade M. E., Collm N. S., Viau V. E., Dorado J., Medesani D. A. & Rodríguez E. M. 2003. Tasa metabólica de *Limnoperna fortunei*, en función del peso corporal y la temperatura de aclimatación. I Jornadas de Ciencias Naturales del NOA, VIII Jornadas de Ciencias Naturales del Litoral, Salta.
- Segers H. 1995. The Lecanidae (Monogononta). En: Dumont H. (Ed.). Guides to the identification of the invertebrates of the continental waters of the world. The Hague, SPB Academic Publishing. 226 p.

- Segers H. 2007. Annotated checklist of the rotifers (Phylum Rotifera), with notes on nomenclature, taxonomy and distribution. *Zootaxa* 1564: 1-104.
- Shevtsova L. V., Zhadanova G. A., Movchan V. A. & Primak A. B. 1986. Experimental interrelationship between *Dreissena* and planktic invertebrates. *Hydrobiological Journal* 22: 36-39.
- Shiel R. J. & Koste W. 1992. Rotifera from Australian inland waters VIII. Trichocercidae (Monogononta). *Transactions of the Royal Society of South Australia* 116: 1-27.
- Silva J. S. V., Fernandes F. C., Souza R. C. C. L., Larsen K. T. S. & Danelon O. M. 2004. Água de lastro e bioinvasão. p. 33-38. Cap 4. En: Vianna da Silva J. S. & Corrêa R. C. Luz de Souza. Água de lastro e bioinvasão. Interciência.
- Smirnov N. N. 1992. The Macrothricidae of the World. Guides to Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World. I. SPB Academic Publishing, The Hage. 143 p.
- Smith T. E., Stevenson R. J., Caraco N. F. & Cole J. J. 1998. Changes in phytoplankton community structure during the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) invasion of the Hudson River (New York). *Journal of Plankton Research* 20: 1567-1579.
- Sommer U. 1989. The role of competition for resources in phytoplankton sucesión. p. 57-107. Cap 3. En: Sommer U. (Ed.). *Plankton ecology*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, New York.
- Sprung M. 1993. The other life: an account of present knowledge of the larval phase of *Dreissena polymorpha*. p. 39-53. En: Nalepa T. F. & Schloesser D. W. (Eds.). *Zebra mussels. Biology, impacts, and control*. Lewis Publishers. Boca Raton.
- Sprung M. & Rose U. 1988. Influence of food size and food quantity on the feeding of the mussel *Dreissena polymorpha*. *Oecologia* 77: 526-532.
- Stener R. W. 1989. The role of grazers in phytoplankton succession. p. 107-170. Cap 4. En: Sommer U. (Ed.). *Plankton ecology*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, New York.
- Strauss R. E. 1979. Reliability estimates for Ivlev's electivity index, the forage ratio, and proposed linear index of food selection. *Transactions of the American Fisheries Society* 108: 344-352.
- Strayer D. L., Caraco N. F., Cole J. J., Findlay S. & Pace M. L. 1999. Transformation of freshwater ecosystems by bivalves. A case study of zebra mussels in the Hudson River. *Bioscience* 49: 19-28.

- Strayer D. L., Pace M. L., Caraco N. F., Cole J. J. & Findlay S. E. G. 2008. Hydrology and grazing jointly control a large-river food web. *Ecology* 89: 12-18.
- Sylvester F., Boltovskoy D. & Cataldo D. H. 2007 a. Fast response of freshwater consumers to a new trophic resource: predation on the recently introduced Asian bivalve *Limnoperna fortunei* in the lower Paraná river, South America. *Austral Ecology* 32: 403-415.
- Sylvester F., Boltovskoy D. & Cataldo D. H. 2007 b. The invasive bivalve *Limnoperna fortunei* enhances benthic invertebrate densities in South American floodplain rivers. *Hydrobiologia* 589: 15-27.
- Sylvester F., Dorado J., Boltovskoy D., Juarez A. & Cataldo D. 2005. Filtration rates of the invasive pest bivalve *Limnoperna fortunei* as a function of size and temperature. *Hydrobiologia* 534: 71-80.
- Ten Winkel E. H. & Davids C. 1983. Food selection by *Dreissena polymorpha* (Mollusca: Bivalvia). *Freshwater Biology* 12: 553-558.
- Thorp J. H., Black A. R. & Haags K. H. 1994. Zooplankton Assemblages in the Ohio river: Seasonal, Tributary & Navigation Dam Effects. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51: 1634-1643.
- Thorp J. H. & Casper A. F. 2002. Potential effects on zooplankton from species shifts in planktivorous mussels: a field experiment in the St Lawrence River. *Freshwater Biology* 47: 107-119.
- Thorp J. H. & Casper A. F. 2003. Importance of biotic interactions in large rivers: an experiment with planktivorous fish, dreissenid mussels and zooplankton in the St Lawrence River. *River Research and Applications* 19: 265-279.
- Tollrian R. & Jeschke J. M. 2000. Density dependent effects of prey defences. *Oecologia* 123: 391-396.
- Topalian M. L., Loez C. R. & Salibian A. 1990. Metales pesados en el río Reconquista (Buenos Aires) resultados preliminares. *Acta Bioquímica Clínica Latinoamericana* 24: 171-176.
- Townsend C. R. 2003. Individual, population, community, and ecosystem consequences of a fish invader in New Zealand streams. *Conservation Biology* 17: 38-47.
- Utermöhl H. 1958. Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton - Methodik. *Mitteilungen der Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 9: 1-38.

- Van der Velde G., Rajagopal S., Kuyper-Kollenaar M., Bij de Vaate A., Thieltges D. W. & Maclsaac H. J. 2006. Biological Invasions: Concepts to Understand and Predict a Global Threat. p. 61-90. En: Bobbink R., Beltman B., Verhoeven J. T. A. & Whigham D. F. (Eds.). Wetlands: Functioning, Biodiversity Conservation, and Restoration. Ecological Studies, Vol. 191, Springer-Verlag Berlin, Heidelberg.
- Vega M. A. P. 1995. Morphology and defensive structure in the predator-prey interaction: An experimental study of *Parabroteas sarsi* (Copepoda, Calanoida) with different cladoceran prey. *Hydrobiologia* 299: 139-145.
- Villar C., Stripeikis J., D'Huicque L., Tudino M., Troccoli O. & Bonetto C. 1999. Cd, Cu and Zn concentrations in sediments and the invasive bivalves *Limnoperna fortunei* and *Corbicula fluminea* at the Río de la Plata basin, Argentina. *Hydrobiologia* 416: 41-49.
- Villela I. V., de Oliveira I. M., da Silva J. & Pêgas Henriques J. A. 2006. DNA damage and repair in haemolymph cells of golden mussel (*Limnoperna fortunei*) exposed to environmental contaminants. *Mutation Research* 605: 78-86.
- Viroux L. 1997. Zooplankton development in two large lowland rivers, the Moselle (France) and the Meuse (Belgium), in 1993. *Journal of Plankton Research* 19: 1743-1762.
- Wacker A. & Von Elert E. 2008. Body size and food threshold for zero growth in *Dreissena polymorpha*: a mechanism underlying intraspecific competition. *Freshwater Biology* 53: 2356-2363.
- Wallace R. L. & Snell T. W. 2001. Phylum Rotifera. Cap 8. En: Thorp J. H. & Covich A. P. (Eds.). Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates, 2nd Edition. Academic Press, Estados Unidos. 1056 p.
- Walton W. E. 1988. The influence of zooplankton defenses on prey selection by young *Chaoborus* larvae. *Journal of Plankton Research* 10: 101-114.
- Walz N. 1978. The energy balance of the freshwater mussel *Dreissena polymorpha* Pallas in laboratory experiments and in Lake Constance. I. Pattern of activity, feeding and assimilation efficiency. *Archiv fur Hydrobiologie, Supplement Band* 55: 83-105.
- Welker M. & Walz N. 1998. Can mussels control the plankton in rivers? – a planktological approach applying a Lagrangian sampling strategy. *Limnology and Oceanography* 43: 753-62.

- Wetzel R. 2001. *Limnology, Third Edition: Lake and River Ecosystems*. Academic Press, Estados Unidos. 1006 p.
- Williamson C. E. 1983. Behavioral interactions between a cyclopoid copepod predator and its prey. *Journal of Plankton Research* 5: 701-711.
- Williamson C. E. 1987. Predator–prey interactions between omnivorous diaptomid copepods and rotifers: the role of prey morphology and behavior. *Limnology and Oceanography* 32: 167-177.
- Williner V. & Fosco M. E. 2008. Selectividad trófica de *Aegla uruguayana* (Decapoda: Anomura) en condiciones experimentales. IV Congreso Argentino de Limnología, San Carlos de Bariloche.
- Williner V. & Manso M. V. 2008. Comportamiento trófico selectivo de *Trichodactylus borellianus* (Crustacea: Decapoda) bajo condiciones controladas de laboratorio. IV Congreso Argentino de Limnología, San Carlos de Bariloche.
- Wilson A. 2003. Effects of zebra mussels on phytoplankton and ciliates: a field mesocosm experiment. *Journal of Plankton Research* 25: 905-915.
- Wong W. H. & Levinton J. S. 2004. Culture of the blue mussel *Mytilus edulis* (Linnaeus, 1758) fed both phytoplankton and zooplankton: A microcosm experiment. *Aquaculture Research* 35: 965-969.
- Wong W. H. & Levinton J. S. 2005. Consumption rates of two rotifer species by zebra mussels *Dreissena polymorpha*. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology* 38: 149-157.
- Wong W. H., Levinton J. S., Twining B. S. & Fisher N. S. 2003 a. Assimilation of micro- and mesozooplankton by zebra mussels: a demonstration of the food web link between zooplankton and benthic suspension feeders. *Limnology and Oceanography* 48: 308-312.
- Wong W. H., Levinton J. S., Twining B. S., Fisher N. S., Kelaher B. P. & Alt A. K. 2003 b. Assimilation of carbon from a rotifer by the mussels, *Mytilus edulis* and *Perna viridis*: a potential food web link between zooplankton and benthic suspension feeders. *Marine Ecology Progress Series* 253: 175-182.
- Wong W. H. & Twining B. S. 2003. Assimilation of micro- and mesozooplankton by zebra mussels: a demonstration of the food web link between zooplankton and benthic suspension feeders. *Limnology and Oceanography* 48: 308-312.

- Yan N. D., Girard R. & Boudreau S. 2002. An introduced invertebrate predator (*Bythotrephes*) reduces zooplankton species richness. *Ecology Letters* 5: 481-485.
- Yen J., Lenz P. H., Gassie D. V. & Hartline D. K. 1992. Mechanoreception in marine copepods: electrophysiological studies on the first antennae. *Journal of Plankton Research* 14: 495-512.
- Zalocar de Domitrovic Y., Devercelli M., & García de Emiliani O. 2007. Phytoplankton. En Iriondo M., Paggi J. C. and Parma M. J. (Eds.). *The Middle Paraná River: Limnology of a Subtropical Wetland*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- Zar J. H. 1984. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, New Jersey.
- Zilli F. L., Montalto L. & Marchese R. M. 2008. Benthic invertebrate assemblages and functional feeding groups in the Paraná River floodplain (Argentina). *Limnologica* 38: 159-171.

Parte de los resultados del presente trabajo de tesis se encuentran publicados en las siguientes revistas:

- Rojas Molina Florencia & José de Paggi Susana. 2008. Zooplankton in the Paraná River floodplain (South America) before and after the invasion of *Limnoperna fortunei* (Bivalvia). *Wetlands* 28: 695-702.
- Rojas Molina Florencia, Paggi Juan César & Devercelli Melina. 2010. Zooplanktonophagy in the natural diet and selectivity of the invasive mollusk *Limnoperna fortunei*. *Biological Invasions* 12: 1647-1659.

Materias y cursos aprobados para la carrera de Doctorado:

- Invertebrados II. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. 2° cuatrimestre 2006. Aprobado: 10 (diez). Carga horaria: 16 hs semanales. Requerido para la admisión en la Carrera del Doctorado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional del Buenos Aires. Docentes: Dr. D. Roccatagliata, Lic. C. Marinone, Lic. S. Mazzucconi y Lic. A. del C. Valverde.
- Aspectos ecológicos para la conservación y Manejo de Humedales. Organizado por la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Postgrado de la Universidad de Buenos Aires. Buenos Aires, marzo 2002. Evaluación aprobada. Duración: 50 horas. Docente a cargo: Dra. Ana Inés Malvárez y colaboradores. 3 puntos.
- Herramientas no paramétricas en la investigación biológica. Organizado por el Departamento de Ciencias Naturales de la Facultad de Humanidades y Ciencias de la Universidad Nacional del Litoral. Santa Fe, mayo 2005. Calificación: 9 (nueve). Duración 45 horas. Docente: Dr. Arnaldo Mangeaud. 2 puntos.

- Introducción a la Panbiogeografía y a la Biogeografía Cladística. Organizado por la Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán. San Miguel de Tucumán, 16-20 de septiembre 2005. Calificación: 10 (diez). Duración: 40 horas. Docente: Dr. Juan José Morrone (Universidad Autónoma de México). 1 punto.
- Contaminación de sistemas acuáticos: evaluación y manejo. Organizado por el Departamentos de Biodiversidad y Biología Experimental y de Ecología, Genética y Evolución, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Buenos Aires, 28 de noviembre al 6 de diciembre de 2005. Evaluación aprobada. Duración: 60 horas. Docentes a cargo: Dr. Enrique Rodríguez, Dra. Ines O'Farrell, Lic. Rubén Lombardo. 3 puntos.
- Análisis multivariado aplicado a las ciencias biológicas. Organizado por el Departamento de Ciencias Naturales de la Facultad de Humanidades y Ciencias de la Universidad Nacional del Litoral. Santa Fe, 21-25 de febrero de 2006. Calificación: 9 (nueve). Duración 45 Horas. Docente: Dr. Arnaldo Mangeaud. 2 puntos.
- Utilización de modelos de nicho ecológico para predecir distribución de especies. Organizado por la cátedra de Genética Molecular (Departamento de Genética) – FCEQyN – UnaM. Posadas, Misiones, 24 al 28 de septiembre de 2007. Calificación: 99/100. Duración: 40 horas. Docente a cargo: Karen DeMatteo (Departamento de Biología, Universidad de Missouri, USA). 2 puntos.
- Ecología y diversidad del fitoplancton y del perifiton de agua dulce. Organizado por el Departamento de Ecología, Genética y Evolución, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Buenos Aires, 28 de julio al 9 de agosto de 2008. Evaluación aprobada. Duración: 88 horas. Docentes a cargo: Dr. Hector Guillermo Tell, Dra. Irina Izaguirre y Dra. Haydée Pizarro. 3 puntos.
- Fauna autóctona como modelo de estudio, biología y ecología de microcrustáceos y macrocrustáceos. Organizado por la Facultad de Facultad de Bioquímica y Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional del Litoral. Santa Fe, 1 al 5 de diciembre de 2008. Evaluación aprobada. Duración: 60 horas. Docentes a cargo: Dr. Collins Pablo, MSc Paggi Juan César. 2 puntos.
- Planctología. Organizado por el Departamento de Ecología, Genética y Evolución de Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad de Buenos Aires. Buenos

Aires, 15 al 19 de diciembre de 2008. Evaluación aprobada. Duración: 40 horas.
Docentes a cargo: Dr. Boltovskoy Demetrio, Dra. Esnal Graciela B., López Nancy, Dr.
Roccatagliata Daniel, Dra. Daponte Ma. C. 2 puntos.

Total: 20 puntos.