

Tesis Doctoral

Patrones de abundancia de los componentes del bucle microbiano en las lagunas pampeanas

Fermani, Paulina

2012

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:

Fermani, Paulina. (2012). Patrones de abundancia de los componentes del bucle microbiano en las lagunas pampeanas. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:

Fermani, Paulina. "Patrones de abundancia de los componentes del bucle microbiano en las lagunas pampeanas". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2012.

EXACTAS UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

**Patrones de abundancia de los componentes del bucle
microbiano en las lagunas pampeanas**

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

Autor: Lic. Paulina Fermani

Director de tesis: Dr. Horacio Zagarese

Directora Asistente: Dra. Gabriela Mataloni

Consejera de Estudios: Dra. Irina Izaguirre

Lugar de trabajo: Laboratorio de Ecología y Fotobiología Acuática

Instituto de Investigaciones Biotecnológicas Instituto Tecnológico

Chascomús (IIB-INTECH) CONICET

Buenos Aires, 2012

PATRONES DE ABUNDANCIA DE LOS COMPONENTES DEL BUCLE MICROBIANO EN LAGUNAS PAMPEANAS

RESUMEN

El objetivo general de esta Tesis es estudiar los patrones de abundancia de los componentes del bucle microbiano en lagunas pampeanas, utilizando como marco de referencia la Teoría de Estados Estables Alternativos (Scheffer *et. al.*; 1993) y el modelo de Gasol (1994).

En la laguna El Triunfo (aguas claras) la abundancia de bacterias heterótrofas (BH) y flagelados heterótrofos (FH) se encuentran sobre el extremo más productivo del modelo de Gasol (1994), y el grado de acople entre estos componentes es débil; concordando con las predicciones de Perntahler (2005) quienes utilizan el modelo de Gasol (1994) como marco de referencia. Desde el punto de vista de la teoría de estados alternativos, esta laguna constituye un caso en el que parecen cumplirse sus predicciones. No obstante, uno esperaría que en un cuerpo de agua dominado por macrófitas, el metazooplancton se caracterice por ser abundante y con una alta eficiencia de filtración, lo cual implicaría también un débil acoplamiento entre BH y FH; sin embargo, no se encontró evidencia de este tipo de zooplancton.

En la laguna Chascomús (aguas turbias), las abundancias de BH exceden el límite máximo contemplado en el modelo de Gasol (1994), lo que constituye un aporte en sí mismo. El grado de acople observado entre FH y BH resultó levemente superior a las predicciones del modelo. Desde la perspectiva de la teoría de estados alternativos, se esperaría que el metazooplancton de una laguna turbia estuviese dominado por rotíferos y/o copépodos ciclopoideos. Durante el estudio se pudo distinguir dos períodos que difieren marcadamente en la composición del zooplancton: el año 2008 dominado por pequeños cladóceros y copépodos, y el año

2009 dominado por rotíferos y copépodos. Estas diferencias no modificaron el grado de trofismo general de la laguna, pero sí se tradujeron en un distinto grado de acople entre FH y BH: el dasacople (D) resultó significativamente menor durante el primer período que en la segunda mitad del estudio. Ni el modelo original de Gasol (1994) ni sus desarrollos posteriores proveen elementos para interpretar estos resultados.

Los patrones de abundancia de BH y FH en 40 lagunas pampeanas confirman la existencia de una gran diversidad de ambientes. Este estudio permite completar el modelo de Gasol (1994), ya que muchas de estas lagunas proporcionan valores que exceden los límites de abundancia del modelo y resultan comparables, o superiores, a los valores más altos reportados en la literatura. Desde el punto de vista de la teoría de estados alternativos, no se encontró evidencia de que la población de lagunas pampeanas se segreguen en dos estados alternativos discretos, sino que se encontró un gradiente de condiciones, tanto de indicadores de estado trófico, como de transparencia. Por otra parte, el grado de acople entre FH y BH no mostró ninguna tendencia ni con los indicadores de estado trófico, ni con los de transparencia. Por lo tanto esta teoría no parece ser de utilidad para evaluar los patrones de abundancia de FH y BH en el conjunto de las lagunas pampeanas, dado que no se cumplen ni sus supuestos ni sus predicciones.

Palabras claves: lagunas someras pampeanas, eutróficas, bucle microbiano, grado de acople, estados estables alternativos

PATTERNS OF ABUNDANCES OF THE MICROBIAL LOOP COMPONENTS IN PAMPEAN LAKES

ABSTRACT

The aim of this thesis is to study the abundance patterns of microbial loop components in Pampean lakes, using as a framework the theory of alternative stable states (Scheffer *et. al.*, 1993) and Gasol model (1994).

In shallow lake El Triunfo (clear water) the heterotrophic bacteria (HB) and heterotrophic flagellates (HF) abundances are on the far more productive in the Gasol model (1994), and the degree of coupling between these components is weak, in accordance with the predictions of Perntahler (2005) who used the Gasol's model (1994) as a reference. According with the theory of alternative states, one would expect in a shallow lake dominated by macrophytes that the metazooplankton will be characterized by abundant and high efficiency filtration, which would also imply a weak coupling between HB and HF, but there was no evidence this type of zooplankton.

In shallow turbid lake (Chascomús), the HB abundance exceeds the ceiling set in the Gasol model (1994), which itself is a contribution. The degree of coupling observed between HF and HB was slightly higher than model predictions. From theory of alternative states perspective, one would expect that the metazooplankton was dominated by rotifers and/or cyclopoid copepods. During the study it was possible to distinguish two periods that differ markedly in the composition of zooplankton: 2008 dominated by small cladocerans and copepods, and 2009 dominated by rotifers and copepods. These differences did not change the overall trophic level of the lake, but led to a different degree of coupling between HF and HB: the decoupling (D) was significantly lower during the first period in the second half of the study. Neither the original model of Gasol (1994) and subsequent developments provide elements to interpret these results.

HB and HF abundance patterns in 40 Pampas wetlands confirm the existence of a wide range of environments in terms of abundance of HF and HB. This study allows to complete the model of Gasol (1994), as many of these gaps provide values which exceed the limits of abundance of the model and are comparable or superior to the highest values reported in the literature. From the standpoint of the theory of alternative states, there was no evidence that the population of Pampean lakes are segregated into two discrete alternative states, but found a gradient of conditions, both trophic status indicators, such as transparency. Moreover, the degree of coupling between HF and HB showed no tendency with trophic status indicators or with transparency. Therefore this theory does not seem to be useful for assessing patterns of HF and HB abundance in the whole of the Pampas wetlands, as not met or their assumptions or their predictions.

Keywords: Pampean shallow lakes, eutrophic, microbial loop, degree of coupling, alternative stable states

Agradecimientos

Una nueva etapa está por concluir y nunca hubiese sido posible sin el apoyo de las personas que más nos quieren y nos ayudan. Estoy enteramente agradecida a todas esas personitas del alma que confiaron en mí, que siempre te dan una mano en los momentos más difíciles, y que te ayudan a encontrar tu camino.

En primer lugar quisiera brindar mi más profundo agradecimiento a mis directores de tesis, que estuvieron siempre ahí cuando más los necesité. A ellos, por brindarme su apoyo tanto profesional como individual. Muchas gracias Horacio Zagarese y Gabriela Mataloni.

Quería hacer una mención muy especial al Dr. Fernando Unrein por todos sus comentarios, siempre pertinentes, que me ayudaron en el avance de esta tesis. Muchísimas Gracias!

A mi amiga María Llames, por ayudarme en la parte estadística y también por estar siempre, siempre cuando te necesité.

A mis amigos, hermanos, compañeros del alma, soporte espiritual: Leonardo Lagomarsino, Nadia Diovisalvi, Roberto Escaray, Anita Torremorell. Sin ellos, tal vez todo hubiese sido tan distinto. Gracias por los consejos! Gracias totales!!!!

A ellos, sí a todos ellos!...Mis queridísimos compañeros del “grupo de aguas”, que tuvieron que aguantar tanto mis buenos como mis malos momentos. Fue muy lindo compartir mi experiencia con todos ustedes!. Marcela Ferraro, Fernando Unrein, Horacio Zagarese, Roberto Escaray, Pepe Bustingorry, Gonzalo Pérez, Ana Torremorell, Nadia Diovisalvi, Leonardo Lagomarsino, Paula Huber y María Eugenia Llames.

Por otro lado, esta tesis no hubiese sido posible sin mis amigos adorables de Buenos Aires. Ellos, que me aguantaron cada fin de semana, cada semana, cada locura, cada paso. Como en el cuento de Galeano:... ‘A un amigo se lo llama “llave”, ya que llaves, de cinco casas ajenas a su llavero, lo salvaron de los tiempos del terror’. Bueno, por suerte no estamos viviendo esos tiempos; sin embargo, puedo decir

que tengo más de cinco llaves amigas! Quería mencionarlos a todos, y espero no olvidarme de nadie, porque fueron cinco años, y más... y la nona ya está perdiendo la memoria. A Chechi, Roberta, Brenda, Noelia, Majo, Nacho, Tamara, Emiliano, Ariel, Natalia. Gracias, estaré eternamente agradecida!!...Ángeles de la vida.

Por supuesto que esta Tesis no hubiese sido posible sin el apoyo incondicional de mi familia!! A pesar del poco tiempo compartido, siempre estuvieron ahí. Familia maravillosa si las hay!...Los quiero mucho!! Gracias papá, mamá, hermanos, abuelas, primos, y tíos!!

A mis amigos nicoleños de toda la vida, que no entienden nada de ciencias, y cada reunión me preguntan lo mismo!, ajja....igual, ya van entendiendo cada día un poco más...Gracias!!!, Jose K., Jose C., Vale, Nati, Mario, Gonza, Vani, Ferchu, Gus...(y acá sí son muchos más....a todos gracias por compartir lindos momentos conmigo!!)...

A mis intechianos queridos!!! Qué hubiese sido de nosotros si no nos hubiésemos tenido!!...Gracias por alegrar cada día!...En particular a mi ex concubina, Caro!! Por compartir los dos últimos años de dpto!! Gracias! Y a Anselmo, por ser primero en la lista del teléfono!

A Pato, por ser parte de esta historia.

Y, a Pablo, por ayudarme en este último tramo tan difícil de transitar!...Gracias por estar!

A todos! Muchímas gracias!!

A mi nona del alma!!!

ÍNDICE

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN GENERAL.....	1
Objetivo general y específicos.....	17
Estructura de los capítulos siguientes.....	17

CAPÍTULO II

ÁREA DE ESTUDIO.....	19
-----------------------------	-----------

CAPÍTULO III

METODOLOGÍA GENERAL.....	24
---------------------------------	-----------

CAPÍTULO IV

Patrones de abundancia de los componentes del bucle microbiano en una laguna pampeana en estado estable de aguas claras (El Triunfo)

INTRODUCCIÓN.....	30
MATERIALES Y MÉTODOS.....	35
RESULTADOS.....	37
DISCUSIÓN.....	48
RESUMEN Y CONCLUSIONES.....	57

CAPÍTULO V

Patrones de abundancia de los componentes del bucle microbiano en una laguna pampeana en estado estable de aguas turbias (Chascomús)

INTRODUCCIÓN.....	59
MATERIALES Y MÉTODOS.....	67
<i>Primera Parte: Estudio Quincenal.....</i>	<i>69</i>
<i>Segunda Parte: Estudio Intensivo.....</i>	<i>73</i>

RESULTADOS	
<i>Primera Parte: Estudio Quincenal</i>	74
DISCUSIÓN	
<i>Primera Parte: Estudio Quincenal</i>	92
RESULTADOS	
<i>Segunda Parte: Estudio Intensivo</i>	102
DISCUSIÓN	
<i>Segunda Parte: Estudio Intensivo</i>	117
RESUMEN Y CONCLUSIONES.....	126

CAPÍTULO VI

Patrones de abundancia entre bacterias heterótrofas y flagelados heterótrofos en lagunas pampeanas

INTRODUCCIÓN.....	128
MATERIALES Y MÉTODOS.....	132
RESULTADOS.....	138
DISCUSIÓN.....	152
RESUMEN Y CONCLUSIONES.....	162

CAPÍTULO VII

CONCLUSIONES GENERALES.....	163
-----------------------------	-----

BIBLIOGRAFÍA.....	166
-------------------	-----

CAPÍTULO I

Introducción general

El desarrollo del concepto del bucle microbiano (microbial loop) en la década de 1980 (Sorokin, 1981; Azam *et al.*, 1983) significó un cambio trascendental en la interpretación de la estructura y funcionamiento de la trama trófica en los ecosistemas acuáticos (Pomeroy, 1974; Porter *et al.*, 1988). Los componentes del bucle microbiano son las bacterias heterótrofas y el protozooplancton (flagelados y ciliados) que en conjunto re-vehiculizan el carbono orgánico disuelto (COD) autóctono o alóctono hacia los niveles más altos de la trama trófica. El protozooplancton también depreda sobre los componentes autotróficos más pequeños, tales como las picocianobacterias y las algas picoeucariotas. El protozooplancton y el picoplancton constituyen entonces el sistema de depredadores y presas que motoriza el bucle microbiano.

Existen antecedentes en la región pampeana de estudios del bucle microbiano (Sinistro, 2007; Benitez & Claps, 2008; Allende *et al.*, 2009; Llames *et al.*, 2009; Silvoso *et al.*, 2011). Sin embargo, hasta el presente no se han analizado sistemáticamente los factores que determinan la abundancia absoluta y relativa de sus componentes. La investigación de las condiciones que afectan la abundancia y distribución de los seres vivos es uno de los temas centrales de la ecología contemporánea (Paine, 1980; Brown, 1984; Carpenter *et al.*, 1987; Cohen *et al.*, 2003). En particular, los patrones de abundancia de depredadores y presas ha sido objeto de muchos estudios.

Esta tesis representa un intento por describir los patrones de abundancia de los depredadores y las presas del bucle microbiano de las lagunas pampeanas, con la expectativa de contribuir a la comprensión del funcionamiento de esos complejos ecosistemas.

Como marco de referencia conceptual, tomaremos dos modelos teóricos desarrollados en las últimas décadas del siglo XX. El primero es la teoría de estados estables alternativos, que describe algunos aspectos claves del funcionamiento de los sistemas acuáticos someros y su propensión a experimentar cambios repentinos. El segundo modelo establece las condiciones de frontera de las distribuciones de

abundancias de flagelados y bacterias heterótrofas en ecosistemas acuáticos a lo largo de un gradiente muy amplio de productividad. Al desarrollo de este modelo han contribuido muchos investigadores y ha sido formalizado por Gasol en su trabajo de 1994 (Berinnger *et al.*, 1991; Sanders *et al.*, 1992; Gasol & Vaqué, 1993).

Comenzaremos entonces por presentar una breve descripción de los componentes de la trama trófica acuática, que son los principales actores de este estudio. Seguidamente describiremos los dos desarrollos teóricos que servirán de marco para este trabajo. Este capítulo introductorio finaliza con una enumeración de los principales objetivos perseguidos en esta tesis y un resumen de la estructura de los capítulos siguientes.

Los componentes de la trama trófica acuática

Los organismos planctónicos son los individuos (principalmente microscópicos) que se mantienen en suspensión dentro de la columna de agua. Estos pueden clasificarse según su taxonomía, su fisiología, o su tamaño (Callieri & Stockner, 2002). La división más amplia separa a los grandes grupos de procariotas (individuos sin núcleo) y eucariotas (individuos con un núcleo definido, donde el material genético está organizado dentro de membranas). Así, podemos distinguir al bacterioplancton que está constituido principalmente por organismos procariotas como las bacterias y las Archaea, al fitoplancton que incluye cianobacterias procariotas y algas eucariotas; y, al zooplancton, conformado por organismos eucariotas unicelulares (protozooplancton) y pluricelulares (metazooplancton). Por otro lado, de acuerdo a su modo de nutrición, se pueden distinguir los organismos autótrofos (quienes poseen pigmentos fotosintéticos); los heterótrofos (quienes utilizan compuestos orgánicos para su metabolismo) y; finalmente, los mixótrofos (quienes presentan ambos tipos de alimentación: autótrofa y heterótrofa). Asimismo, se pueden clasificar de acuerdo a su tamaño en femtoplancton (0,02-0,2 μm), picoplancton (0,2-2 μm), nanoplancton (2-20 μm), microplancton (20-200 μm),

mesoplancton (0,2-20 mm), macroplancton (2-20 cm) y megaplancton (20-200 cm) (Sieburth *et al.*, 1978; Callieri & Stockner, 2002) (Tabla 1.1).

Tabla 1.1: clasificación de los organismos planctónicos en base a su tamaño y rol trófico dentro de la columna de agua (modificado de Sieburth *et al.*, 1978; Tarbe, 2010).

Plancton	Fempto- < 2 μm	Pico- 0.2-2 μm	Nano- 2-20 μm	Micro- 20-200 μm	Meso- 0.2-20 mm	Macro- 2-20 cm	Mega- 20-200 cm
Virioplancton	[Barra negra]						
Bacterioplancton	[Barra negra]						
Fitoplancton	[Barra blanca]						
Protozooplancton	[Barra negra]						
Metazooplancton	[Barra gris]						

[Barra blanca]	Productores primarios
[Barra negra]	Consumidores microbianos
[Barra gris]	Consumidores pluricelulares

En esta división podemos distinguir a los virus que pertenecen al femtoplancton; mientras que el picoplancton está constituido principalmente por las bacterias autótrofas, heterótrofas y picocianobacterias; así como también por algas picoeucariotas y picoflagelados heterótrofos. Por otro lado, el nanoplancton incluye principalmente al fitoplancton entre 2 y 20 μm, a los flagelados heterótrofos más grandes, a los pequeños ciliados y a las amebas; mientras que desde el microplancton hasta el megaplancton están constituidos por los ciliados de mayor tamaño, algas mayores de 20 μm y los metazoos (Stokner, 1991; Sherr & Sherr, 2000).

Entre la enorme variedad de seres vivos que habitan los ambientes acuáticos, los microorganismos juegan un papel fundamental en todos los ciclos biogeoquímicos (Sherr & Sherr, 2000), y forman parte de la “red trófica microbiana” en lagos y océanos (Pomeroy, 1974; Azam *et al.*, 1983). Los microorganismos planctónicos están compuestos por grupos taxonómicos muy variados y con papeles ecológicos muy diversos. Esta clasificación incluye al bacterioplancton, picofitoplancton y al protozooplancton (Tabla 1.0), que serán el objeto de esta Tesis.

a) Bacterioplancton

Las bacterias juegan un rol fundamental en los sistemas acuáticos, ya que se las considera como las principales degradadoras de la materia orgánica (MO) y remineralizadoras de los nutrientes (Muylaert *et al.*, 2002). El crecimiento y desarrollo del bacterioplancton está frecuentemente limitado por la disponibilidad de nutrientes orgánicos e inorgánicos. Además, factores ambientales como la temperatura y la luz ultravioleta, así como también la depredación por el plancton heterótrofo y mixótrofo, también pueden afectar dicho crecimiento (Wetzel, 2001). En general, la abundancia y la biomasa de las bacterias aumenta junto con la productividad del cuerpo de agua y las concentraciones de compuestos orgánicos e inorgánicos (Kilham, 1981). Por otra parte, la distribución estacional varía entre lagos y lagunas y entre años en un mismo cuerpo de agua (Wetzel, 2001). En general, la biomasa y producción bacteriana disminuyen durante el invierno en los lagos templados, debido a las bajas temperaturas y la disminución de la MO.

b) Picofitoplancton

El picofitoplancton comprende a los individuos autótrofos de pequeño tamaño (0,2-2 μm) como las picocianobacterias (Pcy) y las algas picoeucariotas (Peuk). Formalmente, el término picofitoplancton es utilizado para denominar a células solitarias; sin embargo, en cuerpos de agua dulce es habitual encontrar individuos agrupados comprendiendo desde unas pocas células hasta agregados mayores a 50 individuos (Stockner *et al.*, 2000); por lo tanto a estos agregados se los suele incluir dentro de esta categoría y se los denomina Pcy-agregadas (Pcy-ag).

La importancia de este grupo de individuos radica en que la fotosíntesis autótrofa es el principal modo de nutrición (Wetzel, 2001) y es una de las causas de mayor síntesis de MO. Los factores ambientales que regulan el crecimiento del picofitoplancton son la luz, la temperatura, los nutrientes; mientras que dentro de los factores biológicos se encuentran la competencia por los recursos y la depredación por otros organismos.

En general, el picofitoplancton está ampliamente distribuido alrededor del mundo, se encuentra en todos los tipos de cuerpos de agua y se lo considera muy importante para el flujo del carbono en lagos y océanos (Callieri, 2007).

c) Protozooplancton

Los protistas son individuos eucariotas generalmente unicelulares que incluyen algunas algas, hongos (oomicetos) y protozoa (protistas heterótrofos); y representan la mayor parte de la biodiversidad eucariota (Jürgens & Massana, 2008).

La definición de protozoa no es simple, y no tiene un significado evolutivo o sistemático por ser un grupo altamente polifilético. A modo de resumen general, definiremos a los protozoa (protistas heterótrofos) como organismos protistas incoloros, generalmente móviles, donde el principal modo de obtención de energía es mediante la fagocitosis (Finlay & Esteban, 1998; Weztel, 2001; Jürgens & Massana, 2008). La fagotrofia es un método de nutrición muy antiguo, que precede a la fotosíntesis y está frecuentemente distribuida entre el grupo de los protistas heterótrofos (Vickerman, 1998).

Los protistas heterótrofos también son abundantes en todos los tipos de hábitats (Sherr & Sherr, 2002); sin embargo, la biodiversidad y biomasa están subestimadas debido a diferentes problemas metodológicos para el reconocimiento de las especies (Foissner, 2006). Los grupos más representativos de agua dulce son: ciliados (Phylum Ciliophora), coanoflagelados (Phylum Choanozoa), amebas (Phylum Rhizopoda) y heliozoos (Phylum Heliozoa). Todos estos organismos comparten una característica común que es su pequeño tamaño (2-200 μm), lo cual tiene implicancias ecológicas: depredar sobre la misma presa. Existe una estrecha relación entre la morfología de los protistas heterótrofos y la manera en cómo capturan a sus presas; así, se puede dividir a los protistas heterótrofos de vida libre acuáticos en tres grupos funcionales: sarcodinos, ciliados y flagelados heterótrofos. Estos organismos pueden fagocitar tanto algas, bacterias como otros protistas; con

lo cual, la depredación ejercida por éstos resulta cuantitativamente muy importante en los sistemas acuáticos.

Por otro lado, la abundancia de los diferentes grupos de protistas heterótrofos en el plancton varía con la disponibilidad de los recursos, con cada cuerpo de agua y con la estacionalidad. Los sarcodinos aportan muy poco a la biomasa total del plancton (Finlay & Esteban, 1998), por lo tanto en este trabajo se estudiarán principalmente la dinámica de flagelados heterótrofos y ciliados.

Flagelados heterótrofos

Los flagelados son los organismos más abundantes dentro del protozooplancton (Wetzel, 2001) y su historia evolutiva se encuentra todavía en discusión (Cavalier-Smith, 2000; Sherr & Sherr, 2002). Los trabajos de Boenigk & Arndt (2002) y Sherr & Sherr (2002) ofrecen una descripción de la composición de la comunidad de flagelados, tanto en ambientes pelágicos como bentónicos; así como también del modo de nutrición y sus principales implicancias ecológicas. En general, a los flagelados pigmentados se los incluye dentro del fitoplancton (Wetzel, 2001), aunque algunos pueden ser mixótrofos muy activos. Dentro de los flagelados heterótrofos se encuentran los heterocontos (crisomonadas y bicosoecidos), coanoflagelados, katablefáridos y Protista *incertae sedis*.

Los flagelados se distinguen por la posesión de uno o más flagelos, que se utilizan para la locomoción, alimentación o ambos. Las estrategias de alimentación de los flagelados heterótrofos (FH) pelágicos dependen del grado de contacto con la presa (Boenigk & Arndt, 2002), distinguiéndose las siguientes formas: 1- por intercepción directa de la presa (*raptorial feeding*), 2- por filtración (*filter-feeding*), o 3- por difusión (*diffusion feeding*) (Fenchel, 1987). Como hemos visto para los organismos en general (Tabla 1.1), y según Sherr & Sherr (2002), los FH también pueden clasificarse de acuerdo a su tamaño en picoflagelados (PFH) (< 2 μm), nanoflagelados (NFH) (2-15 μm) y microflagelados (MFH) (15-200 μm). Los organismos más abundantes son los NFH; sin embargo, su abundancia puede estar

regulada por la abundancia de bacterias, y/o la presión de depredación que ejerza el metazooplancton (Sanders *et al.*, 1992; Gasol, 1994; Auer *et al.*, 2004).

Ciliados

Los ciliados son en general organismos heterótrofos y, con pocas excepciones, unicelulares. Una pequeña proporción de ciliados también pueden ser mixótrofos, y suplementar su nutrición vía fotosíntesis (Wetzel, 2001). La célula de los ciliados presenta dos tipos de núcleos (micro y macronúcleo), y está recubierta por cilios, los cuales se diferencian de los flagelos en que son más cortos y más numerosos.

Los ciliados presentan un amplio espectro de morfologías y su determinación taxonómica a nivel de géneros y especies requiere de métodos muy complicados, como las técnicas de impregnación con plata y/o la observación por microscopía electrónica (Corliss, 1979; Foissner *et al.*, 2002). En la bibliografía existen alrededor de 3000 especies de agua dulce alrededor del mundo (Finlay *et al.*, 1996), si bien, según Foissner (2006) más de la mitad de la especies no ha sido descrita todavía. De las especies que se conocen se sabe que varían en un rango de tamaño desde $< 20 \mu\text{m}$ hasta alrededor de 2 mm (Finlay & Esteban, 1998). Los oligotríquidos (particularmente *Strombidium* y *Halteria*), los tintínidos (*Tintinnidium*, *Tintinnopsis* y *Codonella*), y los haptóridos (*Askenasia* y *Mesodinium*) son los grupos más abundantes y están representados en casi todos los cuerpos de agua (Wetzel, 2001).

Desde el punto de vista trófico, al igual que los flagelados, se pueden dividir en tres grupos según el modo de alimentación: por intercepción directa de la presa, por filtración y por difusión. Los ciliados pueden depredar sobre bacterias, algas unicelulares, cianobacterias filamentosas, otros protozoa, y; ocasionalmente, sobre rotíferos. Así, los ciliados también juegan un rol fundamental en la red trófica microbiana (Jürgens *et al.*, 1999).

La trama trófica acuática y el concepto del bucle microbiano

La función y estabilidad de los ecosistemas acuáticos está gobernada por las transformaciones metabólicas de la materia orgánica (MO) mediadas por bacterias y hongos (Wetzel, 2001). Si la MO es sintetizada en el cuerpo de agua la denominamos autóctona; mientras que si es sintetizada en hábitats terrestres, se la denomina alóctona, la cual es transportada hacia el cuerpo de agua a través del aire, aguas superficiales o subterráneas. Las bacterias y hongos pueden asimilar dicha MO a través de la degradación enzimática y fotólisis de los polímeros de alto peso molecular. Muchos de los compuestos orgánicos sedimentan, y el proceso de degradación continúa en el fondo, aunque a tasas más lentas.

La tradicional estructura de cadena alimentaria acuática (fitoplancton-zooplancton-peces), donde los productores primarios son capaces de sustentar toda la biomasa de los niveles tróficos superiores, ha sido modificada desde los años '80, incorporándose un nuevo concepto: el bucle microbiano (Azam *et al.*, 1983), donde los microorganismos juegan un rol fundamental. Diferentes estudios han demostrado que este bucle microbiano no está aislado, sino que se conecta con la cadena clásica alimentaria directa o indirectamente (Sanders *et al.*, 1989; Riemann & Christoffersen, 1993; Auer *et al.*, 2004).

El concepto del bucle microbiano fue propuesto por Azam y colaboradores (Azam *et al.*, 1983) para explicar cómo el flujo de carbono en los sistemas acuáticos pasaría desde los productores primarios hasta los niveles tróficos superiores a través de una vía alternativa. La mayoría de la MO es originada principalmente mediante la excreción del fitoplancton como resultado de su metabolismo y su lisis celular. Según esta hipótesis, esta materia orgánica disuelta (MOD) lábil es consumida por las bacterias heterótrofas, y la mineralización de la MO por éstas, provee una fuente de nutrientes para los productores primarios. A su vez, los flagelados y ciliados heterótrofos o mixótrofos pueden incorporar carbono ingiriendo picoplancton autótrofo y heterótrofo. Estos depredadores son consumidos luego por el micro y metazooplancton; y, de esta manera, la MO liberada por el fitoplancton

llegaría a los niveles tróficos superiores, conectando la cadena trófica tradicional con el bucle microbiano (Azam *et al.*, 1983; Sarmiento, 2012). En la figura 1.1 se muestra un modelo relativamente simple del concepto de tramas tróficas pelágicas acuáticas.

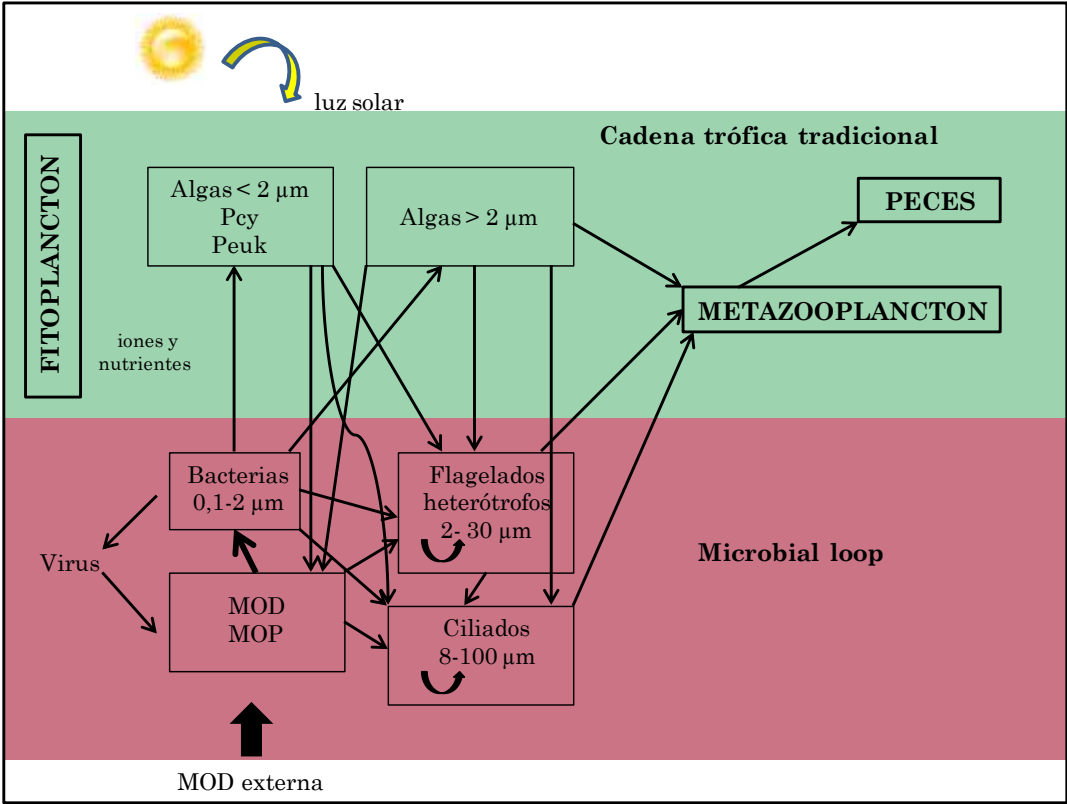


Figura 1.1: vías de fijación del carbono. Se muestra la cadena trófica tradicional (fitoplancton-metazooplancton-peces) y el microbial loop (bacterias y protistas heterótrofos). Notar las distintas vías directas entre microorganismos autótrofos y heterótrofos, así como también la ingestión de fitoplancton por flagelados heterótrofos y ciliados; y, la ingestión de bacterias por algas mixotrófas. Dentro de los compartimientos de flagelados heterótrofos y ciliados hay flechas que indican una relación predador-presa también entre estos individuos. En este modelo, la producción de las algas < 2 µm es accesible a los metazoos sólo a través de los protistas heterótrofos. La MO es liberada principalmente por el fitoplancton, sin embargo, todos los individuos contribuyen al pool de MO; y, una gran porción ingresa a la zona pelágica del cuerpo de agua desde el exterior (MO: materia orgánica; MOD: materia orgánica disuelta; MOP: materia orgánica particulada) (Modificado de Sherr & Sherr, 1988).

En la figura 1.1 se puede observar que las bacterias utilizan como fuente de energía tanto a la MOD liberada por el fitoplancton como a la MOD de origen

alóctono; sin embargo, también necesitan de nutrientes inorgánicos para su crecimiento (Azam *et al.*, 1983). En consecuencia, compiten con las algas eucariotas y las cianobacterias por el fósforo (P) y el nitrógeno (N). En algunos cuerpos de agua, estos nutrientes suelen ser limitantes para el crecimiento de los organismos autótrofos (Pernthaler, 2005). En general, las bacterias son mejores competidoras por fósforo en ambientes con baja concentraciones de nutrientes. Esta alta afinidad de las bacterias por el P tiene un efecto negativo en su principal fuente de carbono, el fitoplancton. Este desbalance entre las algas y las bacterias es contrarrestado por la acción de los protistas bacterívoros; quienes además de transferir el carbono hacia los niveles tróficos superiores, también remineralizan los nutrientes (Pernthaler, 2005). A través de la bacterivoría (proceso de consumir bacterias), los protistas heterótrofos liberan al ambiente el exceso de nutrientes que no son requeridos para su crecimiento; y así, el reciclado de éstos puede ser utilizado por los productores primarios y otras bacterias. La tasa de bacterivoría de flagelados y ciliados está influenciada por la temperatura, así como también por la disponibilidad de presas (Wetzel, 2001). Además, los protistas heterótrofos también pueden liberar al medio MOD, pueden competir por la MOD con las bacterias y pueden depredar tanto bacterioplancton como picoplancton autótrofo (Boenigk & Arndt, 2002; Pernthaler, 2005) (Figura 1.1). De esta manera, la actividad de los organismos autótrofos y heterótrofos provee un nexo entre la MO, los nutrientes, y la cadena alimentaria tradicional, a través de las interacciones predador-presa (Pomeroy, 1974; Azam *et al.*, 1983).

Los virus también integran el bucle microbiano, pero hasta la fecha no hay información acerca de su abundancia o diversidad a nivel mundial (Sarmiento, 2012).

La teoría de estados alternativos

La teoría de estados alternativos propuesto por Scheffer y colaboradores (Scheffer *et al.*, 1993) plantea que los cuerpos de agua someros pueden encontrarse

en dos estados de equilibrio alternativos: uno de aguas claras, dominado por vegetación acuática; y, uno turbio caracterizado por una alta densidad de biomasa algal. Esta teoría plantea que a niveles bajos de nutrientes, el fitoplancton se encuentra limitado por los mismos; mientras que las macrófitas podrían dominar. La presencia de vegetación acuática ejerce una retroalimentación positiva sobre la claridad del agua, ya que por ejemplo, su presencia impide la resuspensión del material del fondo promoviendo la transparencia del cuerpo de agua. Otro efecto positivo de la vegetación sobre la claridad del agua es la liberación de sustancias alelopáticas al medio, las cuales son tóxicas para el fitoplancton. Además, las plantas acuáticas ofrecen refugio al zooplancton fitoplanctívoro quienes podrían ser depredados por peces zooplanctívoros.

Por el contrario, a altas concentraciones de nutrientes, el fitoplancton podrá desarrollarse compitiendo con las macrófitas, las cuales podrían desaparecer, incrementándose la turbidez del cuerpo de agua. En este estado de aguas turbias, la presencia de peces impulsa el crecimiento del fitoplancton a través del control que éstos ejercen sobre el zooplancton y favoreciendo el reciclado de nutrientes. Asimismo, la turbulencia y la resuspensión de sedimentos provocada por peces bentónicos pueden ocasionar un incremento en la turbidez del sistema, propiciando ambientes lumínicos inapropiados para el establecimiento de macrófitas arraigadas al fondo. Según Scheffer (1998), los cuerpos de agua poco profundos, son ambientes altamente dinámicos que pueden alternar rápidamente entre estos dos estados a partir de variaciones climáticas y meteorológicas. El modelo asume la existencia de dos factores de suma importancia que interactúan y promueven la ocurrencia de uno u otro estado: los niveles de nutrientes y la turbidez, representando ésta última al ambiente lumínico en la columna de agua. A niveles intermedios de nutrientes, ambos estados podrían presentarse, y la oscilación entre uno u otro dependería de las condiciones imperantes. El modelo, además sostiene la existencia de un umbral crítico de nutrientes que provoca un salto entre estados. Sin embargo, otros factores pueden ser partícipes de tales cambios, tales como alteraciones en el nivel del agua,

mortandad de peces, cambios en las condiciones climáticas, resultando en definitiva, en complejas interacciones entre factores externos e internos (Scheffer, 1998; Scheffer & Jeppesen, 2007).

Los patrones de abundancia de protozooplancton y picoplancton

La abundancia de los organismos está modulada por diversos factores. La importancia del recurso (“bottom-up”) versus la depredación (“top-down”) para controlar a las poblaciones ha sido debate durante las últimas décadas. Los flagelados heterótrofos (principalmente los nanoflagelados) son considerados un grupo clave dentro de la red trófica microbiana acuática debido a que son eficientes depredadores tanto de las bacterias como del picofitoplancton; y, además constituyen el principal recurso de ciliados y crustáceos (Gasol *et al.*, 1995).

El trabajo de Ducklow (1983) postulaba que las bacterias heterótrofas (BH) estarían controladas de manera “top-down” mediante la depredación por parte de los flagelados heterótrofos (FH). Esta evidencia estaba avalada por la baja variabilidad (temporal y espacial) de la abundancia de bacterias y el alto grado de acople entre las abundancias de BH y FH. Siguiendo la misma línea de razonamiento, varios autores (Berinnger *et al.*, 1991; Sanders *et al.*, 1992) recopilaron información de abundancia de BH y FH para un amplio rango de sistemas marinos y de agua dulce, la que mostró una correlación significativa entre estas dos comunidades.

Aunque se han reportado altas correlaciones entre BH y FH para un amplio rango de abundancias de bacterias y flagelados, también se ha registrado una gran variabilidad en la abundancia de FH en un estrecho rango de abundancia de bacterias, principalmente en ambientes eutróficos (Gasol & Vaqué, 1993). Por tal motivo, Gasol (1994) ha propuesto un modelo empírico, basado en las densidades de bacterias y flagelados heterótrofos, para describir la variabilidad en la abundancia de FH a una determinada densidad de BH. Con el fin de comprender los patrones de abundancias de estas comunidades, Gasol (1994) construyó un modelo que introduce

límites a la abundancia de FH en la naturaleza. Recopilando datos de literatura, observó que existía un crecimiento proporcional de las abundancias de FH y BH. A partir de los datos de Gasol & Vaqué (1993) pudo concluir que la máxima abundancia de flagelados a una dada densidad de bacterias se podía describir como una función lineal de las abundancias de BH (Gasol, 1994). A través de diferentes procedimientos, y asumiendo que los FH se alimentan sólo de bacterias, este autor encontró una ecuación lineal que representa la abundancia máxima alcanzable por los FH para un amplio rango de abundancias de BH (10^5 a $3,2 \times 10^7$ células/mL) (MAA, maximum attainable abundance) (Figura 2.1).

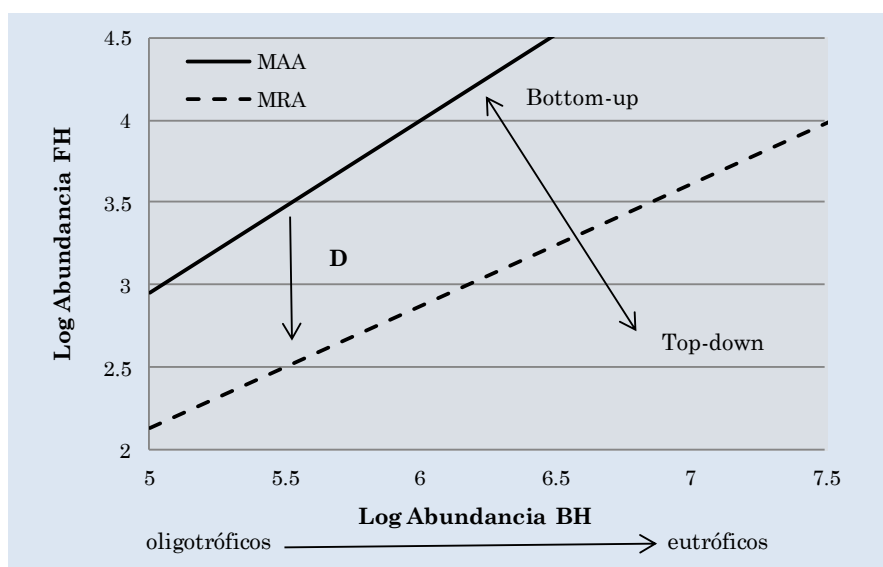


Figura 2.1: modelo propuesto por Gasol (1994) para analizar el principal mecanismo del control de la abundancia de FH (“bottom-up” o “top-down”). (MAA: máximo attainable abundance, MRA: mean realized abundance, D: distancia entre la línea MAA y la abundancia actual de FH).

Los puntos que se ubican a lo largo de la línea MAA indican que toda la producción bacteriana es removida por los flagelados, sugiriendo que la abundancia de éstos estaría regulada exclusivamente mediante un control “bottom-up” ejercido por el recurso (bacterias).

Por otro lado, cuando las abundancias medias de flagelados y bacterias fueron promediadas a partir de datos de literatura y de campo (Gasol & Vaqué, 1993), se

observó que dichas abundancias estaban correlacionadas; sin embargo, la pendiente de esa recta era menor que la pendiente de la línea MAA. Por lo tanto, Gasol estableció esa línea como la que promedia los períodos de regulación “bottom-up” y “top-down” durante todo el año, denominándola MRA (mean realized abundance); y estableció que para los puntos que se ubican por debajo de dicha línea, la abundancia de flagelados estaría controlada mayormente mediante un mecanismo de tipo “top-down” ejercido por el zooplancton (Figura 2.1).

Gasol utilizó el modelo anterior para determinar el grado de desacople, estimado como la distancia (D) entre la línea MAA y la abundancia de flagelados observada. Además, demostró para algunos casos una correlación positiva entre éste y la abundancia de los depredadores de los flagelados.

El modelo de Gasol es consistente con la información de los trabajos previos (Berinnger *et al.*, 1991; Sanders *et al.*, 1992), pero además revela una tendencia general hacia un mayor grado de desacople en ambientes eutróficos (Gasol, 1994; Pernthaler, 2005). Según Gasol & Vaqué (1993), en los sistemas eutróficos el crecimiento de las bacterias se encuentra más limitado por competencia por nutrientes; mientras que en los oligotróficos, las bacterias están más limitadas por la depredación por parte de los protistas heterótrofos. Esto podría parecer contra intuitivo, pero se puede explicar en base a diferencias en las cadenas tróficas: en los sistemas pobres en nutrientes, las bacterias estarían siendo controladas por los flagelados, ya que el crecimiento de los protistas heterótrofos por sí mismos está limitado por la baja disponibilidad de presas; con lo cual estarían siendo regulados de manera “bottom-up”. Por el contrario, los sistemas ricos en nutrientes pueden sostener una comunidad muy abundante de depredadores de los FH (como protistas heterótrofos más grandes, zooplancton y larvas de peces), los cuales pueden ejercer un control “top-down” sobre éstos, liberando a las bacterias de la presión de depredación (Pernthaler, 2005).

El modelo de Gasol (1994) tiene principalmente dos supuestos. El primero es que los FH se alimentan exclusivamente de bacterias; cuando en realidad se sabe

que pueden depredar sobre algas picoplanctónicas, carbono orgánico disuelto, virus y otros protistas. El segundo es que los FH responden de manera proporcional a la abundancia de BH totales; mientras que se sabe que los FH prefieren las BH más grandes e incluso células en división. A pesar de las limitaciones anteriores, este modelo es sólo cualitativo, no cuantitativo y ha sido utilizado en numerosos estudios (Šimek *et al.*, 1997; Nakano *et al.*, 1998; Jürgens & Jeppesen, 2000; Wieltschnig *et al.*, 2001; Pernthaler, 2005) para explicar cualitativamente el principal mecanismo que regula la abundancia de flagelados heterótrofos. De esta manera, la interpretación tradicional supone que los puntos que se ubican cerca de línea MAA indicarían que los FH estarían siendo regulados “bottom-up”, encontrándose este mecanismo principalmente en los sistemas oligotróficos; mientras que los puntos que se ubican por debajo de la línea MRA indicarían que los FH estarían regulados “top-down”, y este mecanismo predominaría en los sistemas eutróficos (Pernthaler, 2005).

Importancia de las redes tróficas acuáticas en las lagunas pampeanas

Durante los últimos 30 años se ha observado que los protistas heterótrofos jugarían un rol fundamental en los sistemas acuáticos (Sherr & Sherr, 2002). Por un lado, éstos pueden regular la abundancia tanto de bacterias como de picoplancton autotótrofo (Wieltschnig *et al.*, 2001; Gasol, 1994); y por otro lado, pueden sufrir la depredación por parte de los ciliados, así como también del metazooplancton (cladóceros, rotíferos y copépodos). En muchos trabajos se ha observado que la red trófica microbiana acuática es significativamente más importante en términos relativos de abundancia y biomasa en sistemas oligotróficos que en eutróficos (Porter *et al.*, 1988; Weisse *et al.*, 1990). En cuerpos de agua mesotróficos, más del 50 % del carbono es metabolizado por el microbial loop (Kalinowska, 2004), sugiriendo que en ambientes de alta productividad, la red trófica microbiana también puede ser significativamente importante.

Las lagunas eutróficas son actualmente los ecosistemas acuáticos dominantes de la región pampeana (ver más adelante en área de estudio); y, a pesar de su importancia, poco se conoce sobre la dinámica de las comunidades microbianas acuáticas (en particular de los protistas heterótrofos) y/o su relación con factores ambientales e interacciones bióticas en esta región.

Por un lado, Torremorell y colaboradores (Torremorell *et al.*, 2007) observaron que la dinámica de las lagunas pampeanas está gobernada en gran medida por las condiciones climáticas e hidrológicas; y que la variabilidad estacional e interanual en estos sistemas está fuertemente controlada por la disponibilidad de luz, la que afectaría el desarrollo de los microorganismos. Por otro lado, Allende y colaboradores y Silvoso y colaboradores (Allende *et al.*, 2009; Silvoso *et al.*, 2011) estudiaron la estructura del picoplancton (bacterias, picocianobacterias, picoeucariotas), fitoplancton y la producción primaria en distintos cuerpos de agua de la región pampeana; mientras que diferentes trabajos se enfocaron en la diversidad y dinámica del zooplancton de diferentes lagos someros de la región (Claps *et al.*, 2004; Benitez, 2008). Sin embargo, los estudios de la estructura y dinámica del protozooplancton en las lagunas pampeanas son menos abundantes.

En base a estos antecedentes, y sabiendo que la depredación por microorganismos tiene gran importancia en los sistemas acuáticos, resulta de interés saber qué factores regulan la abundancia de los protistas heterótrofos, en particular de flagelados heterótrofos de las lagunas pampeanas, cuál es su rol dentro de la trama trófica microbiana y cómo interactúan con otros organismos de la trama trófica tradicional.

Objetivo general

- Estudiar los patrones de abundancia de los componentes del bucle microbiano en lagunas pampeanas en distintos estados estacionarios.

Objetivos específicos

- Estudiar la estructura, dinámica y patrones de abundancia de los componentes del bucle microbiano en dos lagunas que se encuentran en estados estacionarios contrastantes (aguas claras vs. turbias).
- Relevar los patrones de abundancia de los componentes del bucle microbiano (principalmente de bacterias heterótrofas y flagelados heterótrofos) en un conjunto representativo de lagunas pampeanas a lo largo de gradientes (ambientales, morfométricos, químicos, físicos y biológicos).

Estructura de los capítulos siguientes

Luego de esta introducción, esta tesis está organizada de la siguiente manera:

- En el capítulo II se describe el área de estudio y las características de los lagos someros pampeanos.
- En el capítulo III se describen la metodología general utilizada. Se ha dejado para los capítulos subsiguientes la descripción del diseño de los muestreos y de algunos métodos específicos de cada estudio particular.
- Los capítulos IV a VI se ocupan de casos de estudio particulares
 - En el capítulo IV se analizan los patrones de abundancia de los componentes del bucle microbiano en una laguna clara (El Triunfo). Corresponde a un estudio anual con frecuencia de muestreo quincenal.
 - En el capítulo V se analizan los patrones de abundancia de los componentes del bucle microbiano en una laguna turbia (Chascomús). El estudio se ha llevado a cabo en dos escalas de tiempo: (i) un estudio

de 2 años con frecuencia de muestreo quincenal y (ii) un estudio de 15 días con frecuencia de muestreo 3 veces por día.

- En el capítulo VI se analizan los patrones de abundancia de los componentes del bucle microbiano (principalmente de bacterias heterótrofas y flagelados heterótrofos) a lo largo de un gradiente amplio de condiciones ambientales. Este estudio comprende muestreos puntuales de un conjunto de 40 lagunas distribuidas a lo largo de la Provincia de Buenos Aires.
- En el capítulo VII se sintetizan los principales resultados y las conclusiones generales de la tesis.

CAPÍTULO II

Área de Estudio

HUMEDALES

Todos los humedales comparten una propiedad primordial: el agua juega un rol fundamental en la determinación de su estructura y funciones ecológicas. El término humedal engloba a diversos ambientes acuáticos que en Argentina son conocidos como lagos, lagunas, esteros, cañadas, turberas, ríos o arroyos; además de muchos nombres regionales (Canevari *et al.*, 1999). La definición más utilizada es la presentada en la Convención sobre Humedales de Importancia Internacional (Convención de Ramsar, 1971) donde lo describen en su forma más amplia como: *“las extensiones de marismas, pantanos y turberas, o superficies cubiertas de agua, sean éstas de régimen natural o artificial, permanentes o temporales, estancadas o corrientes, dulces, salobres o saladas, incluidas las extensiones de agua marina cuya profundidad en marea baja no exceda de seis metros”*.

Los humedales cumplen importantes funciones y poseen un gran número de valores, prestando importantes servicios a la humanidad. Una de las funciones ecológicas que desarrollan es la de favorecer la mitigación de las inundaciones y la erosión costera. Además, a través de la retención, transformación y/o remoción de sedimentos, nutrientes y contaminantes juegan un papel fundamental en los ciclos de la materia y en la calidad de las aguas. Por otra parte, los humedales generalmente sustentan una importante diversidad biológica y en muchos casos constituyen hábitats críticos para especies seriamente amenazadas. Asimismo, dada su alta productividad, pueden albergar poblaciones muy numerosas. Diversas actividades humanas requieren de los recursos naturales provistos por los humedales y dependen por lo tanto del mantenimiento de sus condiciones ecológicas. Dichas actividades incluyen la pesca, la agricultura, la actividad forestal, el manejo de vida silvestre, el pastoreo, el transporte, la recreación y el turismo (www.ambiente.gov.ar/?IdArticulo=93).

A pesar de su importancia, los niveles de pérdida de humedales son preocupantes. Por tal motivo, es importante su protección y manejo. En la última

década, el interés por el estudio de los humedales se ha incrementado y ha dejado de ser exclusivamente objeto de estudio de biólogos y/o naturalistas para pasar al dominio público general (Canevari *et al.*, 1999; Malvárez & Bó, 2004).

Según el Centro Mundial de Monitoreo de la Conservación, aproximadamente el 6 % de la superficie de la Tierra corresponde a humedales. Debido a la gran extensión, y a su variación latitudinal y altitudinal, Argentina tiene una gran diversidad y riqueza de humedales, pudiéndose distinguir seis grandes regiones: Cuenca del Plata, Chaco, Pampas, Patagonia, Puna (o Andes del Sur) y Zona Costera Patagónica

(www.ambiente.gov.ar/archivos/web/GTRA/File/folletofinalreducido.pdf). (Figura 1.2).

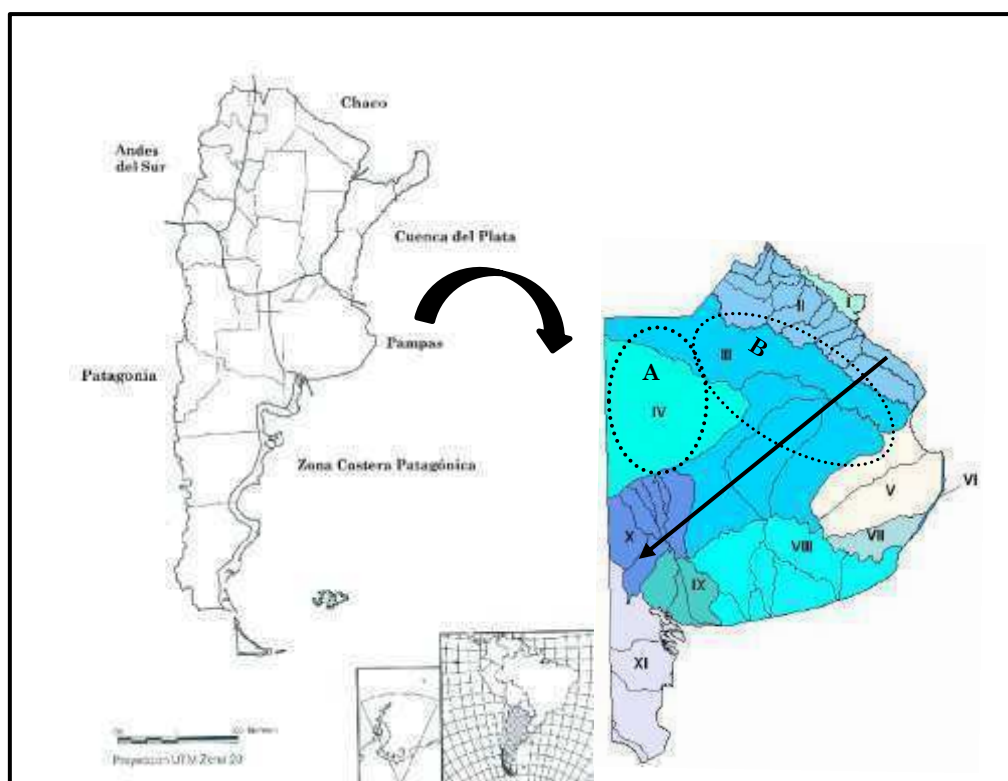


Figura 1.2: mapa de la República Argentina con sus Regiones de Humedales junto con las Cuencas Hidrográficas de la Provincia de Buenos Aires, representativa de la región de las Pampas (A: Pampa plana, B: Pampa deprimida, Flecha negra: gradiente de precipitaciones (desde 1000 mm hasta 600 mm, Nombre de las cuencas: ver Tabla 1.2) (Canevari *et al.*, 1999; Quirós *et al.*, 2006; Giraut *et al.*, 2007).

Tabla 1.2: nombre y superficie de las Cuencas Hidrográficas de la Provincia de Buenos Aires, según la Figura 1.2

Número	Nombre de la Cuenca	Área (km ²)
I	Delta del Paraná	3325,8
II	Noreste	34976,5
III	Río Salado	94763,3
IV	Noroeste	41261,2
V	Atlántica Oriental	26423,74
VI	Médanos Costeros sin drenaje definido	464,5
VII	Laguna Mar Chiquita	5638,9
VIII	Atlántica Austral	39657,1
IX	Bahía Blanca	11378,9
X	Endorreica del Sudoeste	21614,1
XI	Nordpatagónica	26807,9

Pampas

Entre los principales factores que determinan las características básicas de la región de humedales de las Pampas se encuentran la geomorfología de su planicie, el clima, y la variabilidad climática estacional e interanual (Quirós *et al.*, 2006).

Geográficamente, la región de las Pampas (Giraut *et al.*, 2007), está constituida por una extensa planicie de 800.000 km² que abarca el centro-este de la República Argentina (33-39° S, 57-66° O) (Figura 1.2), y se caracteriza por tener una baja pendiente que alterna con suaves lomadas, naturalmente cubierta por pastizales (Soriano, 1992). Geológicamente, esta región constituye una gran cuenca de sedimentación donde predominan los sedimentos con abundante carbonato de calcio y escasa cantidad de arcilla. El clima de la región es templado húmedo en la mayor parte de su territorio, y templado oceánico en la región costera sur. Presenta veranos calientes y vientos moderados. La temperatura media anual oscila entre 13 y 17 °C. La precipitación media anual muestra un gradiente decreciente hacia el sur y hacia el oeste (Figura 1.2); con un valor máximo de 1.035 mm en San Clemente del Tuyú, y un mínimo de 623 mm en Bahía Blanca (Gómez & Toresani *et al.*, 1999;

Quirós & Drago, 1999). Entre los principales humedales de esta región se encuentran las Lagunas Encadenadas del Oeste, el Río Salado, la Laguna de Chascomús y la Bahía Samborombón (www.ambiente.gov.ar/gtra.publicaciones.humedales_argentina). Estos humedales se asientan sobre suelos de alto potencial productivo (Quirós *et al.*, 2006). Durante el siglo XX, la agricultura y ganadería, han transformado los paisajes naturales, fragmentándolos en parches y aislando espacialmente sus componentes.

Lagunas pampeanas

Las lagunas son los ecosistemas acuáticos dominantes de la región pampeana. Muchas de éstas tuvieron su origen durante el cuaternario, en procesos de deflación eólica (Tricart, 1973). Sin embargo, un número importante ha sido remodelado por acción fluvial. Las lagunas pampeanas son consideradas como lagos de llanura poco profundos que no estratifican térmicamente y que presentan salinidad altamente variable (Quirós & Drago, 1999; Quirós *et al.*, 2002b). Algunas de ellas son cuerpos de agua permanentes, mientras que otras sólo son temporarias. La morfometría de las lagunas pampeanas más importantes fue estudiada por Dangavs (1976, 1979, 1988). Las dimensiones de éstas varían desde unas pocas hectáreas hasta varios km². La mayor parte de estos cuerpos de agua presentan una profundidad media inferior a los 3 metros (Quirós *et al.*, 2002a). Su escasa profundidad favorece la interacción aguas-sedimentos provocadas por acción del viento.

Las lagunas de la región pampeana son naturalmente eutróficas (Quirós, 1998), ya que presentan altas concentraciones de nutrientes, principalmente fósforo (P) y nitrógeno (N), provocando alta productividad en el cuerpo de agua (Wetzel, 2001). En ciertas regiones no es raro encontrar lagunas con un grado avanzado de trofia (lagunas hipereutróficas), con concentraciones extremadamente elevadas de nutrientes (Quirós, 2000). Además, en las últimas décadas, muchas de estas

lagunas sufrieron un proceso de eutrofización de sus aguas provocado principalmente por un aumento de descargas ricas en P y N provenientes de actividades agrícolas, industriales y urbanas. Por lo tanto, la estructura y funcionamiento de las lagunas pampeanas se puede explicar no sólo por su morfología y por el régimen climático, sino también por su ubicación en drenajes enriquecidos en nutrientes; siendo éstas las causas más generales de su alta productividad biológica natural (Quirós, 1988).

Particularmente, en la llanura pampeana se reconocen tres tipos de estados estables alternativos (Quirós *et al.*, 2002b; Pérez *et al.*, 2010). El primer tipo coincide con lo que comúnmente se denomina de aguas “claras”, con baja biomasa de fitoplancton, abundante desarrollo de macrófitas acuáticas y con un alto contenido de peces piscívoros de gran porte. El segundo tipo coincide con lo que se denomina de aguas “turbias”, con abundante desarrollo de fitoplancton, escaso desarrollo de macrófitas y con alta abundancia de peces planctívoros (Scheffer, 1998; Scheffer & Jeppesen, 2007). El tercer tipo se caracteriza por tener alta turbidez inorgánica, con escaso desarrollo de macrófitas y fitoplancton (Pérez *et al.*, 2010). Algunas lagunas se estabilizan en uno u otro estado durante períodos largos de tiempo, mientras que otras alternan entre ellos de manera periódica.

CAPÍTULO III

Metodología General

En esta sección se describe la metodología general utilizada en la mayor parte de esta tesis. Los métodos más específicos se detallan en cada uno de los capítulos subsiguientes.

Recolección de muestras

Se tomó una muestra de agua subsuperficial a través de botellas limnológicas en un punto central de cada laguna para la determinación de parámetros físico-químicos y para la observación de las comunidades biológicas. Además, se tomaron medidas *in situ* de temperatura, pH (pH-metro Orion), conductividad (conductímetro Hach), oxígeno disuelto (oxímetro YSI 5000 Meter), turbidez (turbidímetro Hach 2100P) y profundidad del disco de Secchi.

Análisis químicos

El agua para la determinación de los parámetros químicos fue transportada inmediatamente al laboratorio en bidones de polipropileno de 10 litros, y fue filtrada a través de filtros Whatman GF/F (0,7 μm tamaño de poro). Las concentraciones de nitratos (N-NO₃) y nitritos (N-NO₂) fueron medidas mediante la reducción de cadmio (Cd) seguido por diazotación; y la concentración de amonio (N-NH₄⁺), mediante el método de azul de indofenol; indicado en APHA (1992). Las determinaciones de nitrógeno orgánico (NK) se realizaron mediante el método semi-micro-Kjeldahl (APHA, 1992). Las concentraciones de nitrógeno total (NT) se obtuvieron como la suma de nitritos, nitratos, amonio y nitrógeno orgánico. El fósforo total (PT) fue determinado a partir de agua sin filtrar, previa digestión ácida de la muestra con persulfato de potasio, y medido por el método del ácido ascórbico (APHA, 1992). Las concentraciones de clorofila a (Chl-*a*) fitoplanctónica fueron determinadas después de la extracción con metanol, medidas por espectrofotometría y corregidas para descartar la sobreestimación por feopigmentos (Lopretto & Tell, 1995). La concentración de los sólidos totales en suspensión (seston) se obtuvo a

partir del filtrado de volúmenes conocidos de agua a través de filtros Whatman GF/C (1,2 tamaño de poro) previamente secados y pesados. Estos filtros se dejaron secar en estufa (103-105 °C) hasta peso constante (APHA, 1992). Para estimar el peso seco libre de cenizas, los filtros con el material seco retenido, fueron calcinados a 530 °C por 3 hs. Luego de la calcinación, los filtros fueron pesados nuevamente y por diferencia se estimó el contenido de materia orgánica (MO) del seston.

Los análisis químicos fueron realizados por el Dr. Leonardo Lagomarsino, Roberto Escaray y José Bustingorry, pertenecientes al Laboratorio de Ecología y Fotobiología Acuática del Instituto de Investigaciones Biotecnológicas de Chascomús (INTECH).

Cálculo del índice de estado trófico

El estado trófico de cuerpo de agua se cuantificó aplicando el Índice de Estado Trófico (TSI) desarrollado por Carlson (1977), utilizando las concentraciones de Chl- α y de PT:

$$\text{TSI} = 9,81 * \ln \text{Chl-}\alpha + 30,6$$

$$\text{TSI} = 14,42 * \ln \text{PT} + 4,14$$

Este índice clasifica el estado trófico de distintos cuerpos de agua utilizando una escala de 0 a 100. Los cuerpos de agua con valores de TSI inferiores a 20, implicarían condiciones ultraoligotróficas de sus aguas; entre 30 y 40, determinarían condiciones oligotróficas; entre 40 y 50, mesotróficas; entre 50 y 60, eutróficas y por encima de 70, condiciones hipertróficas.

Parámetros biológicos

Abundancia de picoplancton y flagelados heterótrofos

Para el análisis de picoplancton (BH, Pcy y Peuk) y flagelados heterótrofos (FH), se tomaron muestras en tubos Falcon de 50 mL de capacidad. Se fijaron 45 mL de agua de la laguna con 5 mL de glutaraldehído 10% frío previamente filtrado por filtros de 0,2 μm de poro (concentración final 1%). Cuando las concentraciones de microorganismos en las lagunas eran muy elevadas, se realizaron diluciones previas al filtrado, de modo que en el filtro quedase una cantidad de organismos factible de ser contada. De esta manera, los volúmenes filtrados variaron desde 10 μL (dilución 1:50) hasta 0,5 mL para la cuantificación del picoplancton (BH, Pcy y Peuk); y, desde 50 μL (dilución 1:50) hasta 3 mL para la cuantificación de los flagelados heterótrofos. Luego, se tiñeron con 50 μL de DAPI (0,5 mg/mL) durante 10 minutos. Las muestras para la cuantificación de picoplancton y flagelados heterótrofos se filtraron por un filtro de 0,2 μm y 0,8 μm de policarbonato negro de 25 mm de diámetro (MSI), respectivamente (Porter & Feig, 1980). Se montaron los filtros en portaobjetos utilizando aceite de inmersión de baja fluorescencia. Las muestras se preservaron congeladas (-20 °C) hasta su posterior recuento. Los filtros se examinaron a 1000x con un microscopio de epifluorescencia NIKON E600 equipado con un filtro de excitación de luz ultravioleta UV-2E/C (filtro de excitación 340-380 nm BP, espejo dicróico 400 nm LP, filtro barrera 435-485 nm BP), un filtro de excitación de luz verde G-2A (filtro de excitación 510-560 nm BP, espejo dicróico 565 nm LP, filtro barrera 590 nm LP) y un filtro de excitación de luz azul B-2A (filtro de excitación 450-490 nm BP, espejo dicróico 500 nm LP, filtro barrera 515 nm LP). Las BH fueron cuantificadas bajo luz de excitación UV; mientras que las Pcy y las Peuk fueron contadas a partir de la fluorescencia dada por los pigmentos fotosintéticos, bajo luz de excitación verde y azul, respectivamente (Callieri & Pinolini, 1995). Los FH fueron cuantificados bajo luz de excitación azul y UV, para discriminar a los organismos heterótrofos de los autótrofos.

Dentro de los recuentos de picoplancton, las muestras de epifluorescencia revelaron la presencia de una considerable diversidad de morfologías diferentes, las cuales fueron enumeradas por separado en distintas categorías. En algunos recuentos, las bacterias heterótrofas presentaron un morfotipo filamentoso a las cuales denominamos BF. Por otra parte, también se han registrado filamentos cortos de no más de 10 células similares a las picocianobacterias filamentosas, pero que no pudieron ser identificadas como pertenecientes a ninguno de los taxones que frecuentemente se encuentran en la laguna y por esa razón se cuantificaron por separado (Cyano-fil). Además, denominamos como Pcy-ag a microagregados de picocianobacterias de entre 4 y 50 células que se encuentran dentro de un mucílago inconspicuo (Callieri & Stockner, 2002) (Figura 1.3). Por otro lado, los FH fueron agrupados en 4 categorías según su tamaño: $<2 \mu\text{m}$, $2-5 \mu\text{m}$, $5-10 \mu\text{m}$, y $>10 \mu\text{m}$. Para determinar la abundancia de picoplancton, se examinó un total de 25 a 50 campos; mientras que al menos 200 campos fueron cuantificados para FH; obteniendo así un error menor del 20 % en el cálculo de la densidad.

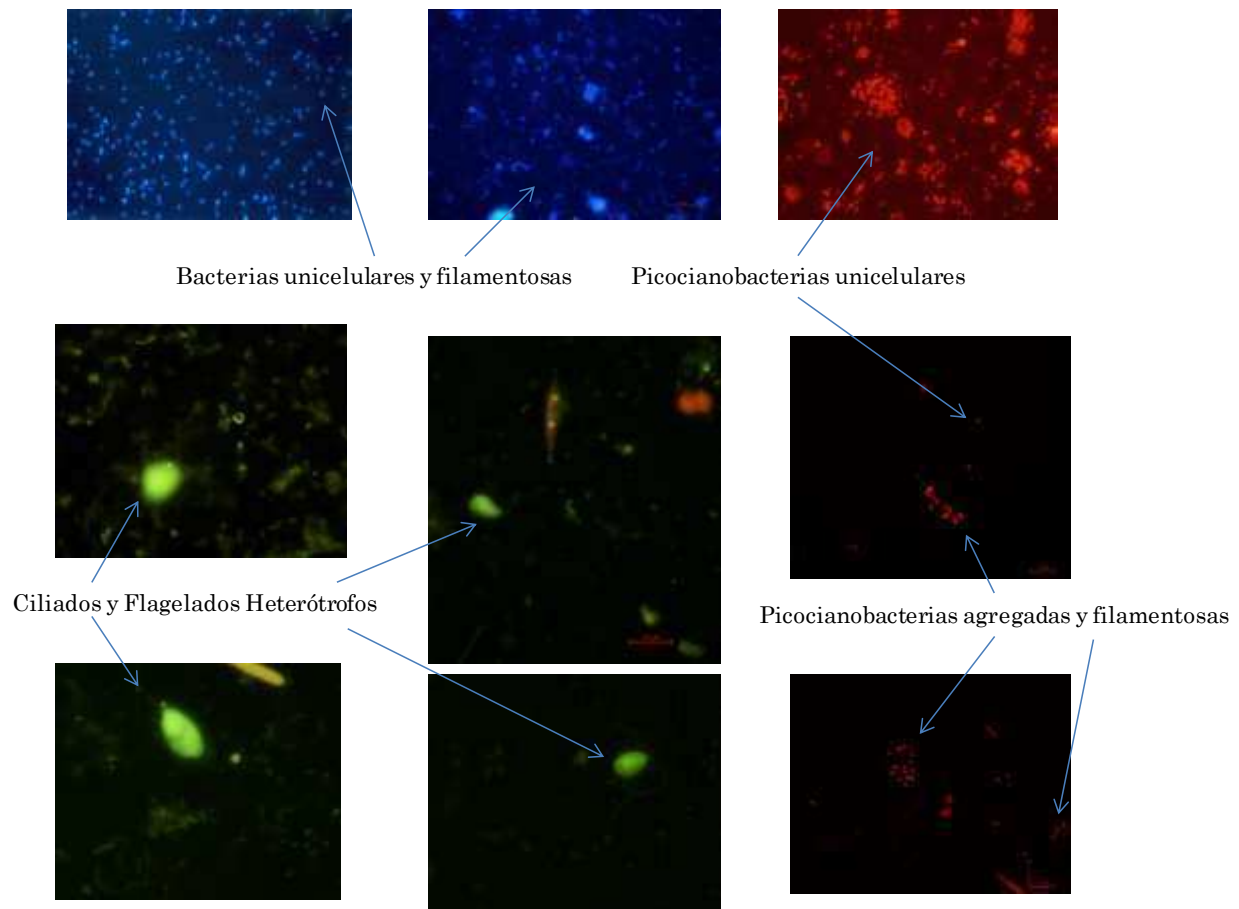


Figura 1.3: imágenes de los componentes del bucle microbiano tomadas con el microscopio de epifluorescencia.

Abundancia de ciliados

Las muestras fueron recolectadas directamente de la laguna y preservadas en frascos plásticos de PVC de 250 mL con una solución de lugol ácida al 1%. Para el recuento de ciliados, el tradicional método de Utermöhl no pudo ser utilizado debido a que la elevada cantidad de seston en las muestras hacía imposible la detección de los individuos dentro de las cámaras de recuento. Por lo tanto, en el laboratorio, 6 mL de submuestra fueron decolorados con tiosulfato de sodio y posfijados con 300 μ L de formol al 2 %. Luego, 0,5 mL de esta submuestra fueron llevados a 5 mL con agua miliQ, teñidos con 50 μ L de DAPI y filtrados a través de filtros de

policarbonato negro de 2 μm de tamaño de poro (modificado de Sherr & Sherr, 1993). Esta técnica preserva los contenidos dentro de las vacuolas y no afecta la autofluorescencia de la clorofila, en el caso de que la hubiera. Se observaron las muestras en microscopio de epifluorescencia bajo la luz de excitación azul y UV (Figura 1.3). Al menos 200 campos fueron contados bajo una magnificación de 1000x, obteniendo un error menor del 20 %, y los ciliados fueron agrupados en tres categorías dependiendo de su tamaño: $<10 \mu\text{m}$, $10\text{-}20 \mu\text{m}$, y $>20 \mu\text{m}$.

Cálculo de D

Se utilizó la ecuación número 6 del modelo de Gasol (1994) (Figura 2.1, Introducción General) para calcular la distancia desde la abundancia observada de FH hasta la máxima densidad que podría obtenerse para la abundancia de bacterias observada (MAA: maximum attainable abundance):

$$D = [-2,55 + (1,04 * \text{Log abundancia BH})] - \text{Log abundancia FH}$$

Análisis estadísticos

Para evaluar las posibles relaciones entre los parámetros abióticos y bióticos se realizaron correlaciones utilizando el test no paramétrico de correlación de Spearman. Estos análisis fueron realizados utilizando el software estadístico Sigmaplot 11.0 (Systat inc.). Luego, en cada capítulo se detallará, cuando fuera necesario, el análisis estadístico pertinente.

CAPÍTULO IV

Patrones de abundancia de los componentes del bucle microbiano en una laguna pampeana en estado estable de aguas claras (El Triunfo)

INTRODUCCIÓN

La estructura de los componentes del bucle microbiano se modifica según el estado trófico del cuerpo de agua (Bird & Kalff, 1984) y a lo largo de un ciclo anual (Weisse & Müller, 1998). En algunos trabajos en los que se analizó la importancia de dicho bucle en las redes tróficas pelágicas clásicas, se observó que éste adquiere una mayor importancia relativa en ambientes oligotróficos que en sistemas eutróficos (Porter *et al.*, 1988). Weisse y colaboradores (Weisse *et al.*, 1990), observaron que en sistemas meso-eutróficos, el 50 % del carbono es procesado a través de este bucle; mientras que otros estudios llevados a cabo en lagunas con una composición rica en sustancias húmicas, demostraron que la red microbiana también juega un rol muy importante en estos sistemas (Amblard *et al.*, 1995; Drakare *et al.*, 2003). Estudios más recientes (Kalinowska, 2004; Auer *et al.*, 2004) apoyarían la idea de que con el aumento del estado trófico, las interacciones entre los componentes del bucle microbiano se incrementarían, y llegaría menos carbono a los niveles tróficos superiores. Sin embargo, los análisis de los componentes de dicho bucle en lagunas en estado de aguas claras son más escasos y podríamos citar algunos trabajos como los de Muylaert y colaboradores en Bélgica (Muylaert *et al.*, 2003), Zingel y colaboradores (Zingel *et al.*, 2007) en Estonia; y, dentro de la región pampeana a los estudios de Sinistro (2007), Izaguirre y colaboradores (Izaguirre *et al.*, 2010) y Silvoso y colaboradores (Silvoso *et al.*, 2011), entre otros.

Los trabajos enfocados en la dinámica de la comunidad microbiana han revelado que sus componentes presentan distintos patrones estacionales. Las bacterias heterótrofas (BH) dependen de la temperatura del cuerpo de agua y de la biomasa algal para su crecimiento (Cole *et al.*, 1988; White *et al.*, 1991), registrándose las mayores abundancias durante el verano, en cuerpos de agua templados. Asimismo, en cuerpos de agua templados, las picocianobacterias (Pcy) presentan dos picos máximos de crecimiento: uno en la primavera y verano temprano y otro en el otoño; mientras que las piceucariotas (Peuk) presentan sólo

un pico máximo en el verano (Weisse, 1993; Callieri & Stockner, 2002). Por otro lado, el patrón estacional de los flagelados heterótrofos (FH) varía dependiendo del estado trófico del cuerpo de agua (Auer & Arndt, 2001); y se encuentra regulado por la presión de depredación del metazooplancton y ciliados (Weisse, 1990; Arndt & Nixdorf, 1991), así como también por la disponibilidad del alimento (Weisse, 1991). Por su parte, algunos estudios han demostrado que los ciliados pueden ser más abundantes cuando la densidad de Pcy se incrementa (Callieri *et al.*, 2002).

La laguna El Triunfo, como la mayoría de las lagunas pampeanas, es un cuerpo de agua somero eutrófico, con presencia de macrófitas sumergidas y emergentes; y se encuentra estabilizada en una fase de aguas claras. Las concentraciones de nutrientes totales (fósforo y nitrógeno), así como también de carbono orgánico disuelto (COD) (Allende *et al.*, 2009; Silvoso *et al.*, 2011; Lagomarsino, en prep.) son elevadas y, por lo tanto, no limitarían el crecimiento de las bacterias heterótrofas (BH).

Como mencionamos en la introducción general, diferentes grupos de productores primarios pueden dominar los cuerpos de agua someros y, según Scheffer y colaboradores (Scheffer *et al.*, 1993), dependiendo de qué grupo domine y qué concentración de nutrientes presente en el cuerpo de agua, éstos pueden presentarse en dos estados alternativos estables: uno claro, dominado por macrófitas (a baja concentración de nutrientes) o uno turbio dominado por fitoplancton (a alta concentración de nutrientes); mientras que a niveles intermedios de nutrientes, ambos estados pueden coexistir. De acuerdo con esta teoría, la vegetación arraigada desempeña un papel muy importante en la estabilización del estado de aguas claras en lagos someros. Por un lado, las macrófitas ejercen un efecto negativo sobre el fitoplancton debido a la competencia por nutrientes y a que eliminan al medio sustancias alelopáticas que pueden afectar el crecimiento fitoplanctónico. Además, contribuyen a fijar el fondo y evitar la resuspensión de sedimentos al reducir la circulación turbulenta debida a la acción del viento. Por otro lado, proporciona mayor diversidad de hábitats dentro del ecosistema lagunar (Scheffer, 1998; Wilcock *et al.*, 1999; Stanley *et al.*, 2003). Así, la

vegetación puede proporcionar refugio frente a los depredadores visuales y grandes filtradores (Jeppesen *et al.*, 1997), permitiendo una mayor abundancia de poblaciones de zooplancton de mayor tamaño (Burks *et al.*, 2001). Este zooplancton ejerce un rol importante como estructurador de la comunidad microbiana (Jürgens & Jeppesen 2000; Modenutti *et al.*, 2003). El desarrollo de una comunidad de zooplancton más diversa y con mayor capacidad de filtración (*i.e* alta biomasa de dáfnidos) (Jeppesen *et al.*, 1999; Zöllner *et al.*, 2003; Muylaert *et al.*, 2006) podría modificar ampliamente la estructura del bucle microbiano. La hipótesis de cascada trófica propone que cuando la abundancia en un nivel trófico se modifica, ese cambio puede influir indirectamente sobre los niveles tróficos inferiores (Carpenter & Kitchell, 1996). Se ha demostrado que el grado de acople entre las abundancias del zooplancton y los protozoa tiene un efecto en cascada que alcanza hasta el picoplancton (Jürgens *et al.*, 1999 a y b; Pernthaler *et al.*, 2004). Por lo tanto, una comunidad dominada por grandes abundancias de zooplancton filtrador produciría una alta presión de depredación sobre los FH, disminuyendo su abundancia y su grado de acople con las BH.

En general, las abundancias y biomásas promedio de todos los componentes del bucle microbiano se incrementan con el aumento del estado trófico del cuerpo de agua (Pace, 1986; Sommaruga, 1995; Auer *et al.*, 2004). Por lo tanto, con respecto al rango de productividad incluido en el modelo de acople entre BH y FH propuesto por Gasol (Gasol, 1994) (que abarca desde el océano abierto hasta sistemas eutróficos), puede suponerse que las abundancias de BH y FH de la laguna El Triunfo se ubicarán hacia el extremo más productivo; y, también según este modelo, el grado de acople entre BH y FH sería débil.

Por último, es importante destacar que la formación de morfologías resistentes a la depredación es particularmente importante en ambientes eutróficos (Thelaus *et al.*, 2008). Las bacterias acuáticas pueden presentar características fenotípicas que pueden ser interpretadas como una adaptación para escapar a la depredación ejercida principalmente por los protistas heterótrofos. Algunas de ellas son la segregación de exopolímeros, la reducción de tamaño, la formación de

filamentos, la liberación de toxinas, entre otras (Pernthaler, 2005). Por otra parte, si bien aún no existe una explicación definitiva sobre el origen y rol de los agregados de picocianobacterias, los experimentos de Jezberova & Komárková (2007) sugieren que podría ser una estrategia desarrollada por éstas como una defensa a la depredación, como ocurre con las bacterias.

En base a los antecedentes anteriores, el objetivo general de este capítulo es estudiar la estructura y dinámica de los componentes del bucle microbiano; y en particular, los patrones de abundancia de BH y FH junto con el grado de acople (*sensu* Gasol) entre ambos grupos, en una laguna somera eutrófica en un estado estable de aguas claras (El Triunfo).

De acuerdo a la teoría de estados alternativos (Scheffer *et al.*, 1993), las lagunas vegetadas, como El Triunfo, podrían contar con poblaciones de metazooplancton filtradores más eficientes que las de las lagunas turbias. En este contexto se podría esperar una baja abundancia de flagelados heterótrofos, ya que estos últimos son presas del metazooplancton. Estas condiciones resultarían en un mayor grado de desacople entre BH y FH. Por otra parte, utilizando como contexto el modelo propuesto por Gasol (1994) algunos autores (Pernthaler, 2005) también han predicho que el desacople entre BH y FH debería aumentar hacia el extremo de mayor producción, ya que los FH no estarían limitados por el recurso (BH), sino por sus depredadores. Este mayor grado de desacople entre BH y FH, predicho bajo los diferentes supuestos anteriores, podrían reflejarse en un escaso desarrollo de estructuras resistentes a la depredación (bacterias filamentosas o agregados celulares de picocianobacterias).

Por todo lo anterior, la hipótesis planteada es la siguiente:

- en ambientes eutróficos en estado alternativo de aguas claras prevalece el desacople entre las bacterias heterótrofas y los flagelados heterótrofos.

Y, las predicciones asociadas son las siguientes:

- las abundancias de BH corresponderán al extremo más productivo del modelo de Gasol.
- las abundancias de FH serán relativamente bajas para el nivel de productividad del ambiente y consecuentemente el grado de acople entre BH y FH será débil.
- dentro del picoplancton, las estructuras resistentes a la depredación serán escasas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

La laguna El Triunfo (35° 51' S; 57° 52' W) está localizada en la provincia de Buenos Aires, en la región de la Pampa Deprimida y pertenece a la cuenca del Río Salado (Dangavs, 1976) (Figura 1.2, Capítulo II; Figura 1.4).



Figura 1.4: imágenes de la Laguna El Triunfo, Provincia de Buenos Aires.

La laguna presenta una superficie de 1,5 Km² y un perímetro de 5,1 Km (Silvoso *et al.*, 2011). Es un cuerpo de agua permanente y somero cuya profundidad media no excede los 2 m., por lo que no se estratifica térmicamente, salvo por cortos períodos de tiempo. Este cuerpo de agua presenta medianas a altas concentraciones de nutrientes (concentración media de fósforo y nitrógeno total de 177 y 312 µg/L; respectivamente), y se la considera una laguna eutrófica (Allende *et al.*, 2009; Silvoso *et al.*, 2011). Se encuentra totalmente cubierta por abundantes macrófitas sumergidas (principalmente *Myriophyllum* sp. y *Ceratophyllum demersum*) y emergentes (*Schoenoplectus californicus*). La presencia de abundante vegetación

probablemente induce a que esta laguna se encuentre en un estado estable de aguas “claras” (Scheffer *et al.*, 1993).

Recolección de muestras

Se tomó una muestra de agua tal como fuera mencionado en el Capítulo III. La laguna fue muestreada quincenalmente durante 15 meses (desde abril del 2008 hasta julio del 2009). Debido al difícil acceso para la recolección de las muestras en los dos últimos meses del invierno del 2009 (junio y julio), se realizó sólo un muestreo mensual.

Se tomaron medidas *in situ* en un punto central de la laguna para determinar los parámetros físico-químicos y la observación de las comunidades biológicas, tal como se detalló en la metodología general.

RESULTADOS

En la Tabla 1.4 se resumen las características físico-químicas de la laguna El Triunfo para el período de estudio. El índice de estado trófico calculado da como resultado valores promedio entre 58 y 70, utilizando como variables la concentración media de clorofila *a* (Chl-*a*) y de fósforo total (PT), respectivamente; indicando que la laguna se encontraría en un estado eutrófico a hipertrófico.

Tabla 1.4: valores promedio, desvío estándar (DE) y rangos (Máximos y Mínimos) de los principales parámetros físico-químicos medidos en la laguna El triunfo durante el período de estudio

Parámetros físico-químicos	Promedio	DE	Máximo	Mínimo
Temperatura (°C)	15,5	5,7	24	5,5
pH	9,2	0,4	9,9	8,4
Conductividad (mS/cm)	1,8	0,3	2,7	1,4
Oxígeno Disuelto (mg/L)	8,8	2,7	12,8	4,0
Turbidez (NTU)	3,2	2,3	9,4	0,8
N-NO ₃ ⁻ (µg/L)	9,2	8,4	26,3	0
N-NO ₂ ⁻ (µg/L)	2,5	2,1	8,1	0
N-NH ₄ ⁺ (µg/L)	3,3	5	23,3	0
Nitrógeno Total (µg/L)	3141,0	2501,3	11002,0	1254,0
Fósforo Total (µg/L)	99,6	66,4	246,3	6,1
Seston (mg/L)	4,9	4,1	16	0,4
Materia Orgánica (mg/L)	4,4	3,6	15,5	0,4
Clorofila <i>a</i> fitoplanctónica (µg/L)	15,9	14,4	57,5	3,6

La turbidez nefelométrica, la concentración de seston y la materia orgánica del seston (MO) presentaron valores bajos (Tabla 1.4); sin embargo, a partir de octubre de 2008; y, con el comienzo de la estación cálida, esos valores fueron incrementándose hasta alcanzar concentraciones máximas durante el verano del 2009 (Figura 2.4). Durante ese verano, no obstante, se observaron grandes fluctuaciones. Por otro lado, la turbidez se correlacionó positivamente con la concentración de MO del seston ($r=0,79$; $p<0,01$); y el seston estuvo representado casi en su totalidad por MO (promedio de 89,8 %).

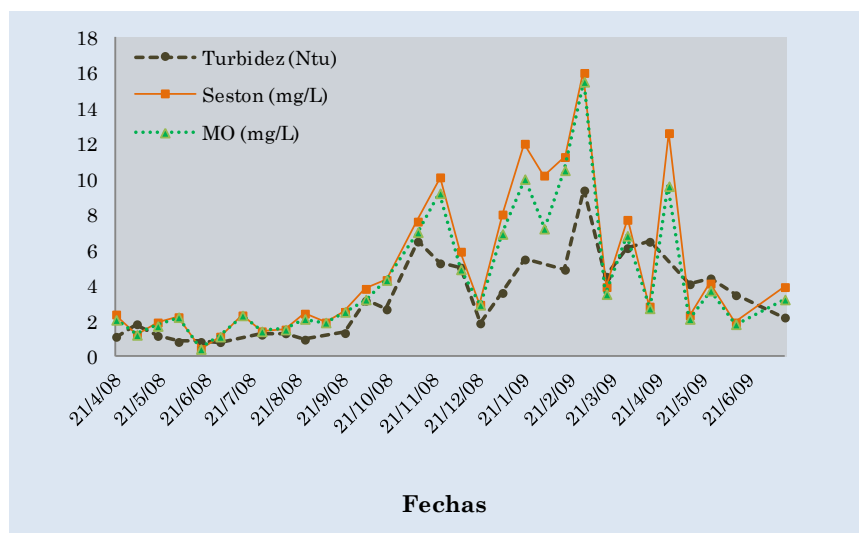


Figura 2.4: variación temporal de la turbidez nefelométrica, la concentración de seston y la concentración de la materia orgánica del seston (MO), en la Laguna El Triunfo, durante el período de estudio.

Las concentraciones de PT y Chl-*a* (Figura 3.4) también mostraron grandes fluctuaciones durante la estación de crecimiento 2008-2009. La concentración de Chl-*a* osciló entre 3,6 y 57,5 $\mu\text{g/L}$, rangos de sistemas meso-eutróficos a eutróficos, y se correlacionó positivamente con la concentración de PT ($r=0,64$; $p<0,01$).

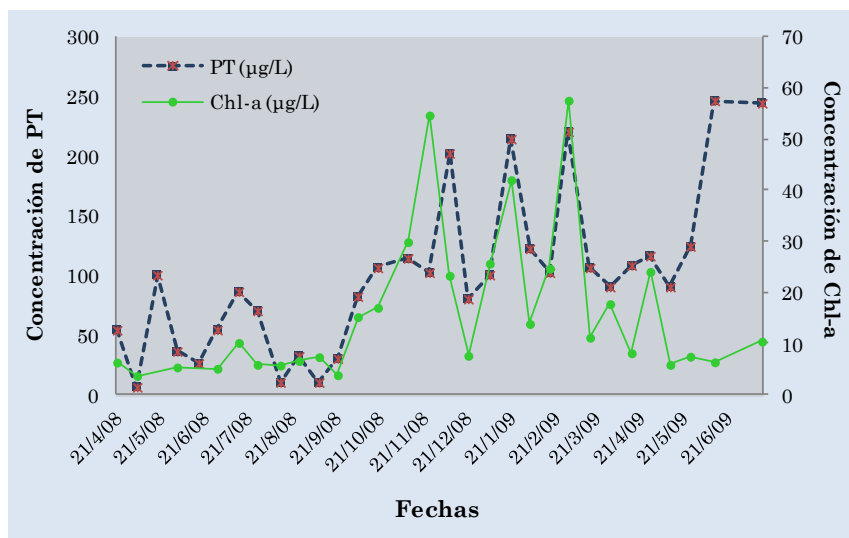


Figura 3.4: variación de la concentración de fósforo total (PT) y de clorofila a (Chl- a), en la Laguna El Triunfo, durante el período de estudio.

En general, la temperatura del agua varió estacionalmente, con valores máximos y mínimos correspondientes a las estaciones de verano e invierno, respectivamente (Tabla 1.4, Figura 4.4); mientras que el oxígeno disuelto (OD) presentó, un patrón opuesto (valores máximos en invierno y mínimos en verano), correlacionándose negativamente con la temperatura ($r=-0,47$; $p<0,01$). En particular, en la primera parte del estudio (hasta septiembre de 2008), la temperatura del agua presentó mayores fluctuaciones que en el resto del período.

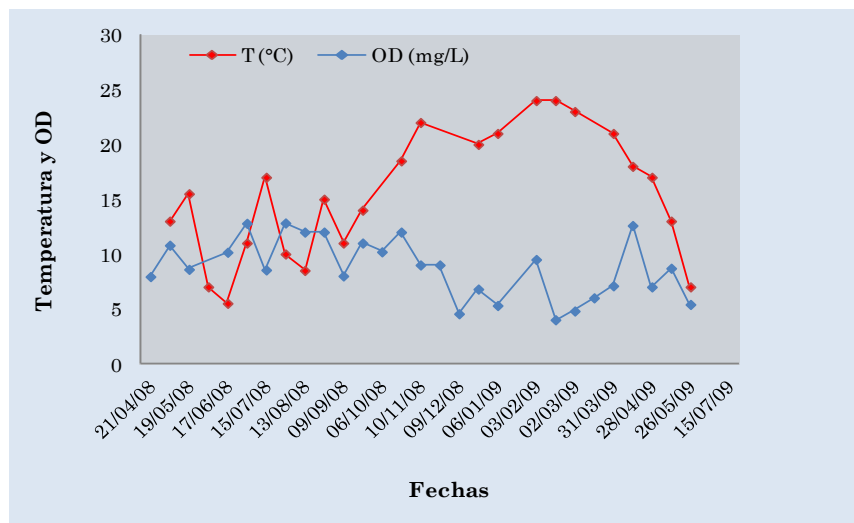


Figura 4.4: variación temporal de la temperatura del agua y el oxígeno disuelto (OD), en la laguna El Triunfo durante el período de estudio.

Por otra parte, la tabla 2.4 muestra las abundancias promedio y rangos (máximos y mínimos) de los distintos componentes de la comunidad planctónica registrados en la laguna El Triunfo durante el período de estudio.

Tabla 2.4: valores promedios, desvío estándar (DE) y rangos (Máximos y Mínimos) de las comunidades planctónicas en la laguna El Triunfo durante el período de estudio (BH: bacterias heterótrofas unicelulares, Pcy: picocianobacterias, Peuk: piceocariotas, FH: flagelados heterótrofos).

Abundancia (ind/ml)	Promedio	DE	Máximo	Mínimo
BH	$5,3 \times 10^6$	$2,6 \times 10^6$	$1,0 \times 10^7$	$1,5 \times 10^6$
Pcy	$7,0 \times 10^4$	$3,7 \times 10^4$	$1,9 \times 10^5$	$1,5 \times 10^4$
Peuk	$3,3 \times 10^3$	$1,6 \times 10^3$	$8,8 \times 10^3$	$7,3 \times 10^2$
FH total	$2,1 \times 10^3$	$1,2 \times 10^3$	$5,3 \times 10^3$	$3,9 \times 10^2$
FH < 2 μm	$2,9 \times 10^2$	$2,6 \times 10^2$	$1,1 \times 10^3$	0,0
FH 2-5 μm	$1,4 \times 10^3$	$1,1 \times 10^3$	$4,1 \times 10^3$	$1,1 \times 10^2$
FH 5-10 μm	$3,3 \times 10^2$	$2,4 \times 10^2$	$9,2 \times 10^2$	0,0
FH > 10 μm	$2,3 \times 10^1$	$4,4 \times 10^1$	$1,8 \times 10^2$	0,0
Ciliados totales	27,8	30,7	116,7	2,3
Ciliados < 10 μm	1,3	2,7	9,3	0,0
Ciliados 10-20 μm	7,8	10,2	46,7	0,0
Ciliados > 20 μm	18,7	23,4	102,7	2,3

La abundancia promedio de bacterias heterótrofas unicelulares (BH) en la laguna El Triunfo fue de $5,3 \times 10^6$ ind/mL (Tabla 2.4), y alcanzó su valor máximo ($1,0 \times 10^7$ ind/mL) en el verano de 2009 (Figura 5.4).

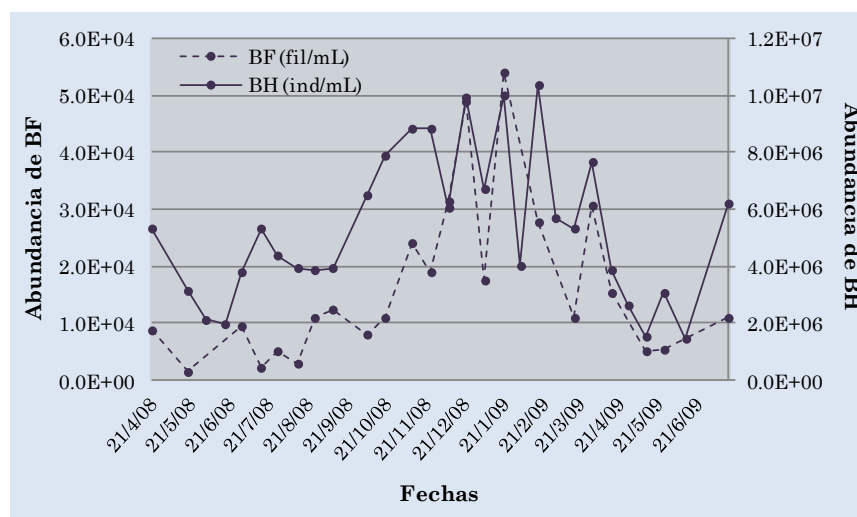


Figura 5.4: variación temporal de la abundancia de bacterias heterótrofas unicelulares (BH) y filamentosas (BF), en la laguna El Triunfo durante el período de estudio (fil: filamento).

La densidad de BH estuvo altamente correlacionada con la temperatura del cuerpo de agua ($r=0,74$, $p<0,001$) y con la concentración de MO del seston ($r=0,62$; $p<0,001$). Con respecto a las variables bióticas, la abundancia de BH se correlacionó positivamente con la concentración de Chl-*a* ($r=0,69$; $p<0,001$) y la abundancia de Peuk ($r=0,60$; $p<0,001$). Por otra parte, la densidad de bacterias filamentosas (BF) fue muy baja al comienzo del estudio (valor mínimo: $1,4 \times 10^3$ fil/mL); sin embargo, con el comienzo de la estación cálida éstas fueron incrementándose, siguiendo el mismo patrón que la abundancia de BH (Figura 5.4). Las densidades de BF también se correlacionaron muy fuertemente con los mismos factores que lo hicieron las BH; sin embargo, se encontraron además otras correlaciones. Dentro de los factores abióticos podemos distinguir la correlación con la concentración de N-NO₂ ($r=0,61$; $p<0,05$), de PT ($r=0,50$; $p<0,05$), de OD ($r=-0,50$; $p<0,05$); y, dentro de los bióticos, con los FH 5-10 μm ($r=0,54$; $p<0,05$) y los ciliados de <10 y 10-20 μm (ambos con $r=0,50$; $p<0,05$).

Por otro lado, la abundancia promedio de picocianobacterias (Pcy) fue de $7,0 \times 10^4$ ind/mL; mientras que la abundancia media de picoeucariotas (Peuk) fue un orden de magnitud menor ($3,3 \times 10^3$ ind/mL) (Tabla 2.4). Dichas abundancias presentaron un patrón estacional, si bien menos evidente, a lo largo del período de estudio (Figura 6.4); registrándose un paulatino aumento de las abundancias desde comienzos del período hasta la estación de crecimiento (primavera de 2008). A partir de ese momento, las densidades disminuyeron hasta permanecer relativamente constantes hasta finalizar el estudio. No obstante, se pueden observar dos picos desfasados de abundancias máximas (Peuk en octubre del 2008 y Pcy en abril de 2009). En general, no se observaron picocianobacterias agregadas.

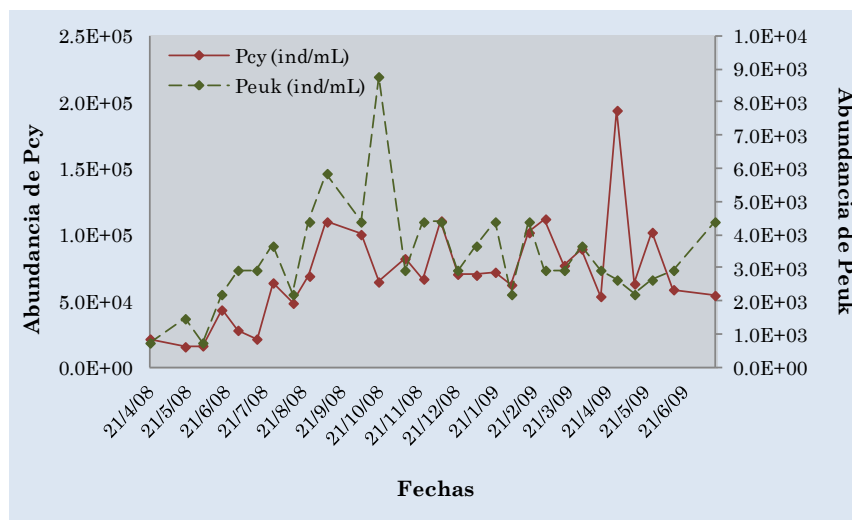


Figura 6.4: variación temporal de la abundancia de picocianobacterias (Pcy) y picoeucariotas (Peuk), en la laguna El Triunfo durante el período de estudio.

Ambos componentes del picofitoplancton estuvieron positivamente correlacionados ($r=0,5$; $p<0,01$). Además, la abundancia de Pcy se correlacionó aún más fuertemente con algunos parámetros tales como la turbidez del cuerpo de agua ($r=0,70$; $p<0,01$), con la concentración de $N-NO_2$ ($r=0,65$; $p<0,01$) y con la concentración de Chl-*a* ($r=0,62$, $p<0,01$).

En general, la composición del picoplancton estuvo representada en promedio por un 98,3 % de bacterioplancton heterótrofo (BH + BF) y 1,70 % de picoplancton autotrófico (Pcy + Peuk), y esta proporción se mantuvo relativamente constante durante todo el período de estudio.

Con respecto a los potenciales depredadores del picoplancton, la abundancia promedio de flagelados heterótrofos totales (FH) fue de $2,1 \times 10^3$ ind/mL (Tabla 2.4). La densidad máxima ($5,3 \times 10^3$ ind/mL) también se observó en la primavera de 2008 (Figura 7.4), sin embargo no se observó un claro patrón estacional. Tampoco se registraron correlaciones significativas entre la abundancia de FH totales con ninguno de los parámetros físico-químicos ni el resto de los componentes del bucle microbiano.

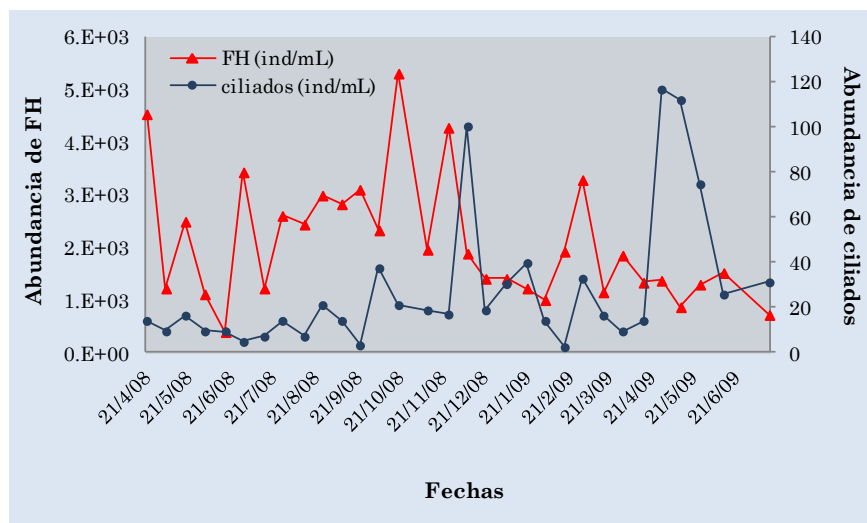


Figura 7.4: variación temporal de la abundancia de flagelados heterótrofos totales (FH) y ciliados, en la laguna El Triunfo durante el período de estudio.

Se analizó la estacionalidad de las distintas fracciones de tamaño de los protistas heterótrofos (Figuras 8.4 y 9.4). En la figura 8.4 se observa que, en general, los flagelados de 2 a 5 μm dominaron numéricamente la comunidad con una contribución promedio de 62,7 %. La abundancia de esta fracción tampoco se correlacionó con la de BH, ni con ningún otro parámetro físico, químico ni con el resto de los componentes del bucle microbiano. Por su parte, los individuos entre 5 y 10 μm contribuyeron con un 20,9 % al total de la abundancia de FH y estuvieron positivamente correlacionados con la abundancia de Pcy ($r=0,64$; $p<0,01$). Con respecto a los factores físico-químicos, esta fracción de tamaño se correlacionó muy fuertemente con la turbidez del cuerpo de agua ($r=0,75$; $p<0,01$) y la concentración de N-NO_2 ($r=0,71$; $p<0,01$) y, en menor medida con la concentración de PT ($r=0,57$, $p<0,01$). Aunque no se observe un claro patrón estacional, sí se puede ver que a partir de marzo de 2009, la estructura de fracciones de tamaño se modificó ligeramente, y los FH entre 5 y 10 μm fueron más abundantes y representativos con respecto al total, alcanzando una abundancia relativa del 60 %, en junio de 2009.

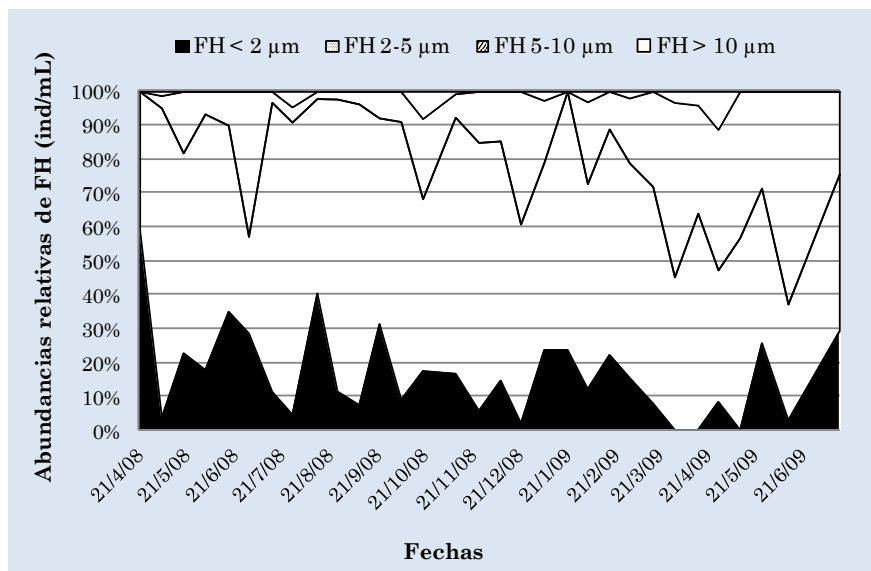


Figura 8.4: contribución relativa de la abundancia de las diferentes fracciones de tamaño de flagelados heterótrofos (FH), en la laguna El triunfo durante el período de estudio.

Por otro lado, la abundancia promedio de ciliados totales fue de 27,8 ind/mL (Tabla 2.4) y tampoco se registró un claro patrón temporal (Figura 7.4), registrándose el máximo valor (116,75 ind/mL) en abril de 2009. Los ciliados totales estuvieron positivamente correlacionados con la abundancia de Pcy ($r=0,55$; $p<0,05$) y dentro de los factores abióticos, con la concentración de PT ($r=0,61$; $p<0,01$) y con la conductividad ($r=0,58$; $p<0,01$). En la figura 9.4 se puede observar que los individuos de mayor tamaño ($> 20 \mu\text{m}$) contribuyeron en promedio con un 70,8 % al total de ciliados y no se registraron correlaciones significativas con ningún parámetro. Por su parte, los ciliados entre 10 y 20 μm , que representaron en promedio el 25,4 % de la abundancia total, se correlacionaron positivamente con la abundancia de Pcy ($r=0,68$, $p<0,01$), la turbidez del cuerpo de agua (0,60, $p<0,01$), y la concentración de PT ($r=0,53$, $p<0,01$). Además, en dicha figura se puede observar que la estructura de tamaños se modificó a través del tiempo; y, entre abril y septiembre de 2008, la comunidad estuvo representada sólo por los ciliados $> 20 \mu\text{m}$ (promedio 88,4 %) y los ciliados entre 10 y 20 μm (promedio: 11,6 %); mientras que a partir de la primavera de 2008, los ciliados más pequeños ($<10 \mu\text{m}$) contribuyeron en promedio con un 6,2 % al total de la abundancia. Estos últimos se

correlacionaron con la abundancia de FH 5-10 μm ($r=0,56$; $p<0,01$), con la turbidez del cuerpo de agua ($r=0,5$; $p<0,01$) y con la abundancia de Pcy ($r=0,50$; $p<0,01$).

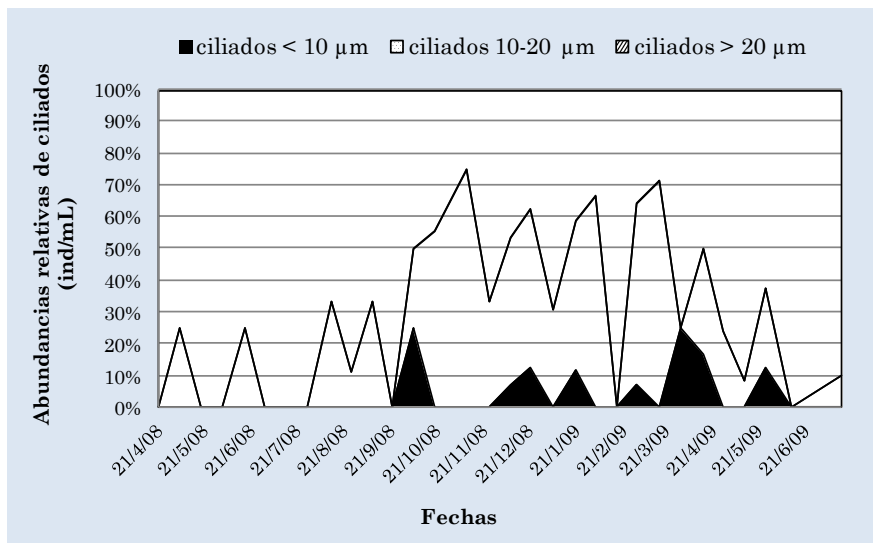


Figura 9.4: contribución relativa de la abundancia de las diferentes fracciones de tamaños de ciliados, en la laguna El Triunfo durante el período de estudio.

Finalmente, y una vez analizadas las distintas poblaciones planctónicas a través del tiempo, se evaluó el grado de acople entre las BH y los FH. Para ello, se graficaron sus abundancias en el marco del modelo propuesto por Gasol (1994) (Figura 10.4 a). Se observó que los datos quedan dentro del rango que representa a los sistemas más productivos, y los grupos de puntos se distribuyeron por encima y por debajo de la línea media MRA (“mean realized abundance”). En esta laguna, la distancia D se mantuvo relativamente constante a lo largo del estudio (Figura 10.4 b).

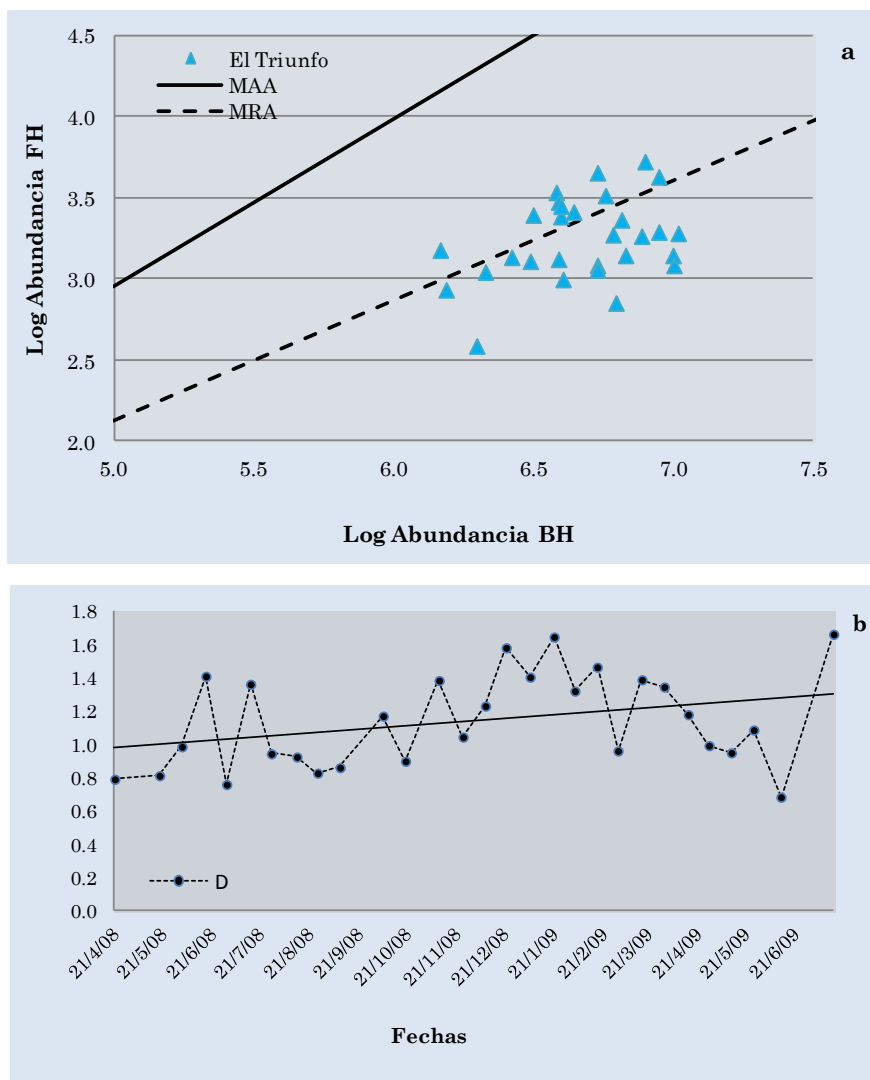


Figura 10.4: **a-** observaciones simultáneas de las abundancias de bacterias heterótrofas (BH) y flagelados heterótrofos (FH) en la laguna El Triunfo, basado en el modelo propuesto por Gasol (1994); **b-** grado de desacople (D), según Gasol (1994), en la laguna El Triunfo durante el período de estudio. (MAA: Abundancia Máxima Alcanzable, MRA: Abundancia Media Realizada, por sus siglas en inglés).

DISCUSIÓN

Relación entre los factores abióticos y el picoplancton

La laguna El Triunfo es un cuerpo de agua altamente productivo. Los valores de los índices de estado trófico propuestos por Carlsson (1977) basados en las concentraciones de clorofila *a* (Chl-*a*) y fósforo total (PT) indican que esta laguna se encuentra en estado eutrófico a hipertrófico. Durante todo el estudio, la columna de agua estuvo colonizada por macrófitas sumergidas y emergentes, y el estado estable de aguas claras concuerda con lo reportado por otros autores (Allende *et al.*, 2009; Sánchez *et al.*, 2010; Silvoso *et al.*, 2011). Los valores promedio de nitrógeno total (NT) y concentración de Chl-*a* están dentro de los esperables de acuerdo a los indicadores de estados tróficos propuestos por Quirós y colaboradores (Quirós *et al.*, 2006) para pequeñas lagunas pampeanas (<1,5 Km²) como lo es El Triunfo; sin embargo, los registros de PT son mucho menores, aunque dentro del rango reportado por otros autores para este cuerpo de agua (Allende *et al.*, 2009; Silvoso *et al.*, 2011). Según Sosnovsky & Quirós (2004), el estado trófico de las pequeñas lagunas pampeanas, a diferencia de las más grandes, es más susceptible a cambios en las precipitaciones locales y al uso de la tierra en el entorno inmediato. Las lagunas más alejadas de los centros urbanos (como esta laguna), y sin agricultura en sus cuencas de drenaje presentan, en general, concentraciones de PT inferiores a 100 µg/L (Quirós *et al.*, 2002).

Las concentraciones de seston se encuentran dentro del rango observado por Silvoso y colaboradores (Silvoso *et al.*, 2011) y también casi la totalidad del material en suspensión corresponde a materia orgánica, registrándose en varias ocasiones un máximo del 100 %. Como se ha visto en el modelo de estados alternativos (Scheffer *et al.*, 1993; Scheffer, 1998), la vegetación tiene un efecto negativo sobre la turbulencia, evitando la resuspensión de las partículas del sedimento. Esta podría ser la causa de la baja concentración de materia inorgánica en el seston.

Los trabajos sobre la interacción de plantas acuáticas con la comunidad bacterioplanctónica son en general más abundantes (Jürgens & Jeppesen, 1998;

Stanley *et al.*, 2003; Huss & Wehr, 2004; Llames, 2011), que los relacionados con la interacción entre macrófitas y la comunidad picofitoplanctónica (Angeler *et al.*, 2005; Izaguirre *et al.*, 2010; Silvoso *et al.*, 2011). En la laguna El Triunfo se registró una elevada abundancia de bacterioplancton y la proporción respecto del picofitoplancton fue mayor que la observada en el mismo cuerpo de agua durante los años 2005-2006 (Silvoso *et al.*, 2011). Como ya hemos mencionado, la fuente de carbono dominante en un sistema (*i.e* exudados fitoplanctónicas, aporte de macrófitas acuáticas, escorrentía desde la cuenca) tiene una gran influencia sobre el crecimiento del bacterioplancton (Van der Gucht *et al.*, 2001; Muylaert *et al.*, 2002). Diferentes estudios (Allende *et al.*, 2009; Silvoso *et al.*, 2011) observaron altas concentraciones de carbono orgánico disuelto (COD) en las lagunas en estado de aguas claras, como El Triunfo. La correlación significativa hallada entre la abundancia de BH y la concentración de Chl-*a* (indicador de la biomasa fitoplanctónica) indicaría que estos dos componentes del plancton estarían acoplados. Sin embargo, las plantas acuáticas tienen una elevada productividad (Mann & Wetzel, 1996) y proporcionarían una fuente adicional de carbono a la columna de agua (Jones, 1992; Tranvik, 1992). Allende y colaboradores (Allende *et al.*, 2009) reportaron valores de COD ampliamente superiores a los registrados en la laguna de Chascomús; con lo cual, es esperable que la mayoría del COD disponible para las bacterias sea el proveniente de las plantas acuáticas. Asimismo, en este estudio, la abundancia del bacterioplancton presentó un patrón estacional en donde las mayores densidades se observaron en verano; coincidiendo con los resultados obtenidos por otros autores (White *et al.*, 1991; Van der Gucht *et al.*, 2001) lo que sugeriría la importancia de la dinámica estacional para esta comunidad.

Por el contrario, la abundancia del picofitoplancton (Pcy + Peuk) registrada en esta laguna fue menor que la observada en estudios previos (Allende *et al.*, 2009; Silvoso *et al.*, 2011). Si bien la abundancia del picofitoplancton total se incrementa con el estado trófico del cuerpo de agua, esta tendencia no se continúa en los cuerpos de agua hipertróficos y se sugiere que a altas concentraciones de Chl-*a*, los valores de picofitoplancton son impredecibles (Sommaruga & Robarts, 1997; Vörös *et al.*,

1998). Si consideramos nuestro cuerpo de agua como eutrófico-hipertrófico, las abundancias de Pcy, por ejemplo, estarían dentro del rango que reportaron estos autores, e incluso el valor mínimo, por debajo. Procesos biológicos como la competencia por los recursos, la lisis viral, el parasitismo, la sedimentación o la depredación pueden ser responsables de la alta pérdida de picoplancton autotrófico (Callieri & Stockner, 2002). La vegetación sumergida genera estabilización de la columna de agua y produce pérdida del fitoplancton por sedimentación. Debido a la elevada abundancia de macrófitas en la laguna El triunfo, se sugiere que uno de los mecanismos de pérdida de fitoplancton pueda ser debido a la sedimentación. Por otro lado, además de las bacterias, los organismos mixotrófos (Cryptophyceae y Chrysophyceae), podrían consumir el picofitoplancton y/o competir con él por los nutrientes. En un estudio previo, Allende y colaboradores (Allende *et al.*, 2009) observaron altas concentraciones de estas algas mixótrofas en este cuerpo de agua; y, esto sugeriría que éstas algas también podrían afectar el crecimiento picofitoplanctónico. Por otra parte, Hirose y colaboradores (Hirose *et al.*, 2003) encontraron los valores más bajos de picoplancton autótrofo reportados por la literatura en cuerpos de agua hipertróficos ($0,3-10 \times 10^5$ ind/mL) hasta ese momento, y estos resultados lo atribuyen a un efecto “top-down” ejercido por el microzooplancton. Con lo cual también podemos inferir que la depredación podría ser un factor de control de la abundancia del picofitoplancton en la laguna El Triunfo.

Por otra parte, aunque la dinámica estacional no sea tan clara, en general, las abundancias de picofitoplancton mostraron un patrón compatible con el de los lagos templados (Weisse, 1993; Callieri & Stockner, 2002), donde las Pcy se incrementan en la primavera de 2008 y presentan un pico en el otoño de 2009; mientras que las Peuk presentan sólo un pico en la primavera de 2008, cuando esperaríamos que fuese en verano.

Distribución y abundancia de los protistas heterótrofos

Las abundancias de flagelados heterótrofos (FH) y de ciliados observadas en la laguna El Triunfo se encuentran dentro del rango registrado para lagunas eutróficas (Sommaruga, 1995; Wieltschnig, 2001; Kalinowska, 2004; Auer *et al.*, 2004; Sinistro, 2007).

Diferentes estudios han demostrado que en lagos templados, la abundancia de los FH es máxima en primavera, debido al aumento en la abundancia de las presas, y mínima en verano debido a la depredación del metazooplancton (Wieltschnig, 2001; Auer & Arndt, 2001). Si bien en nuestro estudio no se observó claramente dicho patrón, sí encontramos un pico de abundancia que coincide con el aumento de las densidades picofitoplanctónicas durante la primavera de 2008.

En esta laguna, la fracción de tamaño más abundante de flagelados fue la que corresponde a los principales bacterívoros (2 a 5 μm) (Sherr & Sherr, 2002); sin embargo, no se encontraron correlaciones significativas entre las abundancias de bacterias con estos organismos, ni con ninguna fracción de tamaño de flagelados. Por otra parte, la correlación significativa hallada entre la abundancia de la fracción de FH de 5-10 μm y la de Pcy sugiere que este grupo de flagelados podría tener como principal fuente de carbono a las picocianobacterias, en coincidencia con la afirmación de Arndt y Mathes (1991) de que los flagelados más grandes son principalmente herbívoros.

Por otro lado, con respecto a la dinámica estacional de los ciliados, se observaron dos picos de abundancia, uno en verano y el otro en otoño. Algunos autores plantean que en los sistemas eutróficos los ciliados suelen estar más afectados por la depredación ejercida por el metazooplancton que por la disponibilidad de alimento (Jürgens *et al.*, 1999). Mieczan (2010) observó una mayor abundancia de ciliados en los lugares cubiertos con macrófitas y lo atribuyó a que éstos podrían refugiarse de los depredadores (Scheffer *et al.*, 1993). Según Callieri y colaboradores (Callieri *et al.*, 2002), los ciliados pueden ser más abundantes cuando la abundancia de Pcy es mayor. La correlación significativa observada entre las abundancias de los ciliados más grandes y las Pcy, sugiere que en este cuerpo de

agua los ciliados se encuentran más controlados por la disponibilidad del recurso. Además, tanto experimentos de laboratorio como trabajos de campo han demostrado que los ciliados también pueden consumir flagelados (Sanders & Wickham, 1993; Arndt *et al.*, 2000). Las correlaciones significativas entre los ciliados entre 10-20 μm y los FH entre 5-10 μm sugerirían que la disminución en la densidad total de flagelados podría deberse a la depredación ejercida por los grandes ciliados. Asimismo, los cambios de estructura de tamaño observados en la abundancia de flagelados también podrían deberse a las fluctuaciones observadas en los ciliados.

Cascadas tróficas y teoría de estados alternativos

Si en un cuerpo de agua la biomasa de peces piscívoros es elevada, éstos ejercerían una mayor presión de depredación sobre los peces planctívoros, generando una disminución de la depredación sobre el metazooplancton. Si, a su vez, este zooplancton se ve favorecido por la presencia de macrófitas, según la teoría de estados alternativos (Scheffer *et al.*, 1993), su abundancia y estructura de tamaño promedio se incrementarían (Burks *et al.*, 2011) y ejercería un mayor efecto de depredación sobre el fitoplancton, y/o sobre los componentes de la cadena trófica microbiana (BH, FH y ciliados).

El trabajo de Quirós y colaboradores (Quirós *et al.*, 2002b) sobre el estado trófico de las lagunas pampeanas, reveló que del total de los peces, en las lagunas clasificadas como “claras”, hubo una proporción balanceada entre la biomasa de peces piscívoros (15.9 %) y planctívoros visuales (35.6 %); a diferencia de las lagunas “turbias” que presentaron aproximadamente el 50 % de peces planctívoros visuales y sólo el 3.2 % de piscívoros. Aunque en la laguna El Triunfo no se realizó un muestreo de peces, se sabe de la existencia de peces piscívoros representados principalmente por *Hoplias aff. malabaricus* (tararira) (Escaray, com. pers.). Este depredador tope de la cadena alimentaria (Balboni *et al.*, 2011) podría ejercer un efecto en cascada permitiendo elevadas concentraciones de metazooplancton; quienes encontrarían refugio en la vegetación acuática y podrían depredar sobre FH y ciliados. Sin embargo, no se han registrado altas concentraciones de *Daphnia* spp.

(como discutiremos más adelante), con lo cual podrían haber otros mecanismos compensatorios que eliminen el zooplancton de gran porte.

Dos revisiones discuten cómo las diferencias en la composición del zooplancton afectan la estructura de la red trófica microbiana (Jürgens & Matz, 2002; Sommer & Sommer 2006). Estos trabajos se enfocan principalmente en dos tipos contrastantes de comunidad zooplanctónica: una dominada por *Daphnia* spp., y otra dominada por copépodos ciclopoideos (Figura 11.4).

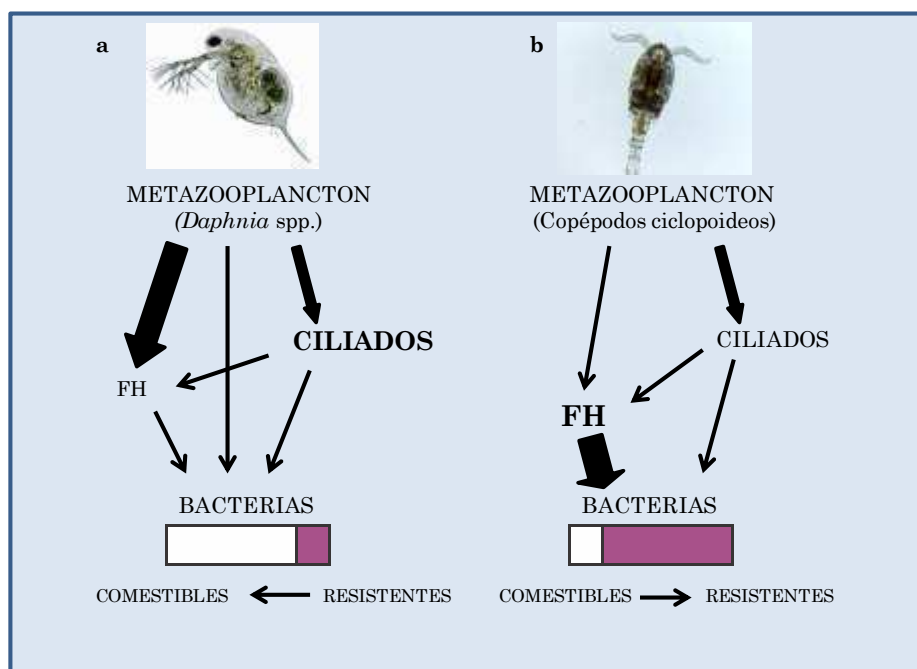


Figura 11.4: esquema simplificado que demuestra algunas interacciones tróficas, desde el metazooplancton hasta el picoplancton (bacterias). **a-** comunidad de zooplancton dominada por *Daphnia* spp.; ó **b-** dominada por copépodos ciclopoideos (tomado de Jürgens & Matz (2002) (ver explicación en el texto).

Si el cuerpo de agua está dominado por grandes filtradores como *Daphnia* spp. (cladóceros) (Figura 11.4 a), éstos ejercerán un eficiente control “top-down” sobre el fitoplancton así como también sobre los protistas fagotróficos y las bacterias de mayor tamaño. De esta manera, una comunidad dominada por *Daphnia* spp. produce un mayor control “top-down” sobre los FH, generando un alto grado de desacople entre BH y FH (Gasol *et al.*, 1995); y la estructura de la comunidad bacteriana estaría compuesta sólo por bacterias unicelulares. Por el contrario, si el

cuerpo de agua está dominado por copépodos ciclopoideos (Figura 11.4 b), al ser éstos predadores raptorales más selectivos, no ejercerían una alta presión de depredación sobre los FH, quienes se convertirían en los principales depredadores de las bacterias, aumentando el grado de acople entre BH y FH. En consecuencia, las bacterias podrían generar estructuras resistentes a la depredación, tales como las bacterias filamentosas o agregados celulares (Jürgens & Matz 2002; Pernthaler, 2005; Sommer & Sommer, 2006).

Si bien no se obtuvieron los recuentos de todas las fechas de zooplancton de la laguna El Triunfo, se pudo acceder a algunos datos de las fechas más representativas del período (Diovisalvi, com. pers.). Se observaron bajas densidades de cladóceros (promedio de 2,9 ind/L) quienes estuvieron representados principalmente por *Alona*; como de copépodos (promedio de 16,4 ind/L), representados por *Notodiaptomus incompositus* y *Acanthocyclops robustus*. Por el contrario, se registró una elevada densidad de rotíferos (promedio: 902 ind/L), representados por el género *Polyarthra*. Estos resultados concuerdan con los de otros autores quienes argumentan que en los ambientes eutróficos e hipertróficos frecuentemente dominan los rotíferos (Sommaruga, 1995; Jürgens & Jeppesen, 2000). La eficacia de las macrófitas como áreas de refugio para el metazooplancton ha sido demostrado en los lagos nórdicos (Holanda, Bélgica, Dinamarca); sin embargo, en las lagunas sudamericanas se ha obtenido un patrón distinto de migración del zooplancton (Meerhoof *et al.*, 2007a,b; González Sagrario *et al.*, 2009; González Sagrario & Balseiro, 2010), y; en estos sistemas, la vegetación sumergida alberga gran cantidad de depredadores de peces así como también de macroinvertebrados. Estos últimos son efectivos depredadores de cladóceros y copépodos. Los rotíferos, por su tamaño reducido, serían menos susceptibles a esta depredación, alcanzando densidades elevadas.

El metazooplancton, y principalmente los rotíferos también presentaron un incremento en su abundancia a partir de la primavera de 2008. Algunos rotíferos planctónicos, como *Polyarthra* sp. prefieren consumir partículas de 1 µm hasta 40 µm y grandes protozoos de hasta 135 µm de longitud (Arndt *et al.*, 1990; Arndt,

1993). Jürgens y colaboradores (Jürgens *et al.*, 1999a) demostraron experimentalmente que un cuerpo de agua dominado por rotíferos ejerce un débil control sobre los ciliados más pequeños; y plantea que en ambientes eutróficos, los ciliados y los rotíferos pueden coexistir en grandes cantidades. Por el contrario, Dolan y Gallegos (1991) observaron una relación predador-presa entre FH y grandes densidades de rotíferos; mientras que otros estudios en otros lagos también revelaron que los rotíferos pueden ser responsables de la alta mortalidad de FH (Arndt, 1993; Pernthaler *et al.*, 1996). Los trabajos de Jürgens & Matz (2002) y Sommer & Sommer (2006) (Figura 11.4), no plantearon un efecto de cascada con una comunidad dominada por rotíferos, pero en este trabajo sugerimos que los rotíferos pueden ser los responsables de la baja abundancia de FH.

Patrones de abundancias de FH y BH

Al analizar el grado de acople entre las bacterias (BH) y los flagelados heterótrofos (FH) de la laguna El Triunfo mediante el modelo propuesto por Gasol (1994), se observó que los datos de abundancia están dentro de los registrados para un amplio rango de cuerpos de agua, y se encuentran en el extremo más eutrófico. De acuerdo a este modelo, las bajas abundancias de flagelados encontradas en relación con el número de bacterias, indicarían que las poblaciones de flagelados estarían siendo reguladas mediante un efecto top-down ejercido por el metazooplancton. La distancia D se mantuvo constante aproximadamente durante todo el estudio. Esta distancia suele considerarse como un indicador (Gasol, 1994), del impacto del metazooplancton sobre los FH. En cuerpos de agua marinos costeros, se encontró que la distancia D estuvo correlacionada con los ciliados (Andersen & Sørensen, 1986; en Gasol, 1994). En esta laguna, durante el período estudiado, no se detectó una correlación significativa entre D y los ciliados totales, ni con ninguna de las fracciones de tamaño. Sin embargo, no todos los ciliados prefieren consumir flagelados; y muchos son principalmente bacterívoros (Gasol, 1994). Como vimos en la sección anterior, era probable que los ciliados consuman flagelados; sin embargo, según este modelo, y al observar grandes abundancias de

rotíferos, se sugiere que éstos podrían ser los principales depredadores de los flagelados. Los resultados de Burks y colaboradores (Burks *et al.*, 2001) indican que la efectividad del refugio dado por las macrófitas contra depredadores depende de la densidad de las mismas y la identidad del depredador. Por lo tanto, sugerimos que en este cuerpo de agua, los rotíferos pueden escapar de la depredación, alcanzando altas densidades, y controlando la abundancia de los FH.

Por otro lado, las abundancias de BH y FH totales no estuvieron significativamente correlacionadas. Sanders y colaboradores (Sanders *et al.*, 1992) observaron en una extensa base de datos, que la relación entre BH:FH no debería exceder los 1×10^3 si los flagelados ejercen un fuerte control sobre las bacterias. En esta laguna, dicha relación, en promedio, fue mayor (3×10^3). Además, las estructuras consideradas resistentes a la depredación (bacterias filamentosas y picocianobacterias agregadas) fueron muy escasas. Todos estos resultados avalarían el débil acople encontrado entre BH y FH en la laguna El Triunfo, y también, según este modelo, corroborarían la segunda predicción de este trabajo.

RESUMEN Y CONCLUSIONES

- Los factores físico-químicos se encuentran dentro de los observados para la región y concuerdan con los registrados en este mismo cuerpo de agua, en estudios previos. El cuerpo de agua se caracteriza por ser eutrófico a hipertrófico y se encuentra colonizado por macrófitas sumergidas, lo que produce un estado de aguas claras.
- La abundancia promedio de bacterias heterótrofas está dentro del rango para sistemas eutróficos, y se encuentra sobre el extremo más productivo dentro del modelo de Gasol (1994). De esta manera, se avalaría la primera predicción de este trabajo. Por otro lado, dichas abundancias siguen un patrón estacional, con valores máximos observados en la época estival.
- La abundancia del picofitoplancton es baja comparada con otros estudios realizados en este mismo cuerpo de agua. La abundancia de Pcy sigue, en general, un patrón estacional compatible con el observado en otros cuerpos de agua templados (un pico en primavera y otro en otoño); sin embargo, la abundancia de Peuk, presenta un pico en primavera, cuando se esperaría que ese pico fuera en verano.
- La abundancia de ciliados se encuentran dentro del rango de sistemas eutróficos, y en este trabajo se sugiere que siguen el patrón estacional marcado por las picocianobacterias.
- El grado de acople entre FH y BH es débil. Esto concuerda con las predicciones de Perntahler (2005) quienes utilizan el modelo de Gasol (1994) como marco de referencia. Por otro lado, si se adopta la teoría de estados alternativos como referencia, observamos que la densidad de FH es baja; sin embargo, probablemente esta disminución se deba a la presencia de rotíferos (no a grandes filtradores como *Daphnia*) quienes cumplirían el rol de ser eficientes depredadores de FH, disminuyendo

el acople entre FH y BH. De esta manera, se avalaría la segunda predicción del trabajo.

- Las estructuras de picoplancton resistentes a la depredación también son escasas, avalando la tercera predicción planteada en este estudio.

Finalmente, en la figura 12.4 se sugieren y resumen algunas interacciones tróficas que podrían presentarse en la laguna El Triunfo durante el período de estudio.

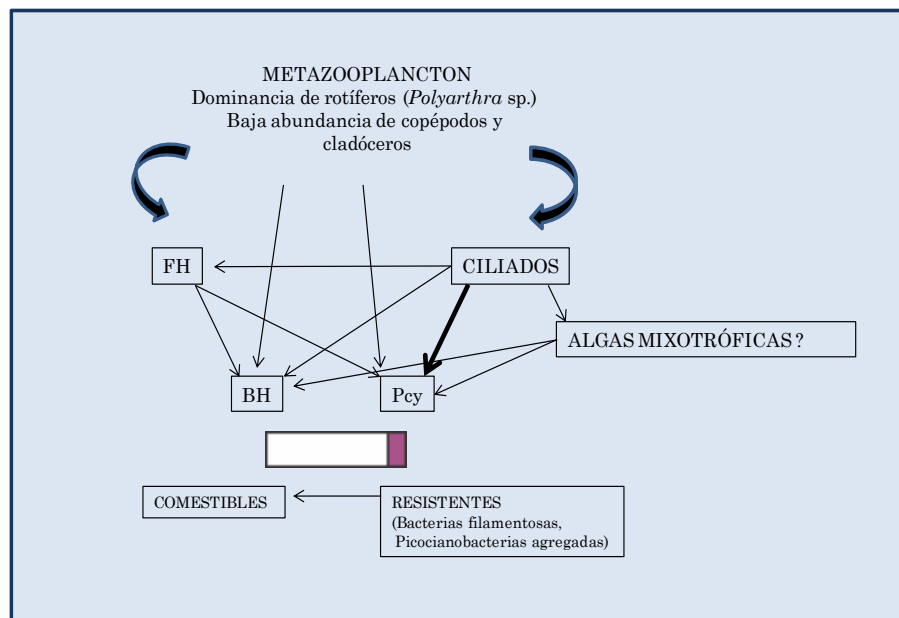


Figura 12.4: esquema simplificado que demuestra las posibles interacciones tróficas entre los componentes del bucle microbiano de la laguna El Triunfo durante el estudio. La estructura de la comunidad del metazooplancton, que principalmente está dominada por rotíferos podría afectar la estructura de la red trófica microbiana (El tamaño de las flechas es sólo orientativo, y un mayor grosor indica una mayor presión de depredación hacia esa comunidad. La proporción de picoplancton (comestibles y resistentes) es a título demostrativo y también indican qué estructura de comunidad prevalece según lo discutido previamente).

CAPÍTULO V

Patrones de abundancia de los componentes del bucle microbiano en una laguna pampeana en estado estable de aguas turbias (Chascomús)

INTRODUCCIÓN

La mayoría de las lagunas pampeanas son cuerpos de agua eutróficos debido a que se sitúan en drenajes fértiles que de manera natural aportan grandes cargas de nutrientes. A este aporte natural debe sumarse la acción antrópica, que en épocas recientes ha incrementando sustancialmente esas cargas (Quirós *et al.*, 2002 b). De esta manera, las lagunas habrían experimentado un proceso de eutrofización creciente (Quirós & Drago, 1999), lo que determinó que hoy en día, la mayoría de éstas se presenten en un estado turbio.

La laguna de Chascomús, perteneciente a la región pampeana, es una laguna somera, altamente productiva (Torremorell *et al.*, 2009) y presenta un grado de trofismo mayor a El Triunfo (Allende *et al.*, 2009; Llames, 2011). Las concentraciones de nutrientes, que se encuentran entre las más altas documentadas para ambientes acuáticos continentales (Reynolds, 2006; Lagomarsino *et al.*, 2011), y la escasa profundidad, determinan condiciones eutróficas a hipertróficas. La producción primaria fitoplanctónica se encuentra limitada principalmente por el flujo de energía solar incidente (Torremorell *et al.*, 2009); y, la ausencia de macrófitas hacen que ésta se establezca en un estado estable de aguas turbias (Scheffer *et al.*, 1993).

Según la teoría de estados alternativos propuesta por Scheffer y colaboradores (Scheffer *et al.*, 1993), en un estado de aguas turbias, los peces planctívoros promueven el desarrollo del fitoplancton debido al reciclado de nutrientes y a que controlan el desarrollo del zooplancton filtrador. Además, la ausencia de vegetación arraigada permitiría el desarrollo de suficiente energía turbulenta como para mantener a la columna de agua bien mezclada, e incluso en ocasiones resuspender el material previamente sedimentado. Esto generaría un ambiente limitado en luz que dificulta el crecimiento de las macrófitas sumergidas (Scheffer & van Ness, 2007). En estas condiciones predominan los peces micrófagos, tanto planctívoros como bentónicos (Diovisalvi *et al.*, 2010). Los primeros limitan

seriamente el desarrollo de poblaciones de zooplancton filtrador (*i.e* dáfnidos), mientras que los segundos contribuyen a la resuspensión del material sedimentado, mediante un proceso conocido como bioturbación. De esta manera, la estructura de la comunidad zooplanctónica en la laguna de Chascomús está fuertemente influenciada por la intensa presión de depredación ejercida por los peces planctívoros como el sabalito (*Cyphocharax voga*), el bagarito (*Parapimelodus valenciennesi*) y el pejerrey (*Odontesthes bonariensis*) (Diovisalvi *et al.*, 2010). Bajo estas circunstancias, esta comunidad es generalmente dominada por rotíferos o los altamente evasivos copépodos ciclopoideos. Los otros grupos de zooplancton son menos abundantes (copépodos calanoideos) o pueden estar ausentes (cladóceros más grandes como *Daphnia* sp.) (Diovisalvi *et al.*, en prep.). Todas las características anteriores seguramente tendrán efectos sobre los componentes del bucle microbiano.

Aunque virtualmente todo el zooplancton es capaz de depredar sobre los FH (Sanders *et al.*, 1994; Jürgens *et al.*, 1996), la intensidad de depredación (y, de esta manera, el efectivo control “top-down” en las poblaciones de FH) varía con el tipo de depredador (Ardnt, 1993; Jürgens & Jeppesen, 2000; Jürgens & Matz 2002; Sommer & Sommer 2006), tal como observamos en la figura 11.4 del capítulo IV. Por ejemplo, los grandes filtradores como la mayoría de los cladóceros y los copépodos calanoideos, que depredan sobre un amplio rango de tamaño de partículas, pueden controlar más eficientemente la abundancia de FH que los copépodos ciclopoideos; quienes buscan activamente a sus presas más grandes (Sommer & Sommer, 2006).

Teniendo en cuenta el efecto de cascada trófica y una alta concentración de nutrientes que determina un estado estable a aguas turbias, uno esperaría una relación piscívoros:planctívoros baja. Este tipo de relación favorecería el crecimiento de un zooplancton compuesto por especies de pequeño tamaño corporal y menor capacidad de pastoreo. Por lo tanto, la depredación sobre el protozooplancton sería menor. En particular, una alta densidad de flagelados heterótrofos (FH) ejercería un

fuerte efecto de depredación sobre las bacterias heterótrofas (BH), y por lo tanto el grado de acople entre FH y BH debería ser alto.

Sin embargo, a diferencia de lo ocurrido con la laguna El Triunfo, en el caso de la laguna Chascomús, las predicciones de Gasol (1994) y Pernthaler (2005), entre otros; se oponen a las que cabría esperar que se deriven de la teoría de estados alternativos, ya que según estos autores existe una tendencia general hacia un mayor grado de desacople en ambientes eutróficos. Este débil acople entre BH y FH en los sistemas enriquecidos en nutrientes (Gasol & Vaqué 1993; Wieltschnig *et al.*, 1999, 2001) sugiere la existencia de procesos regulatorios adicionales al control “bottom-up” ejercido por el recurso (bacterias); y, las poblaciones de FH probablemente estén controladas por depredación antes que por la productividad (Sanders *et al.*, 1992; Gasol & Vaqué, 1993; Gasol, 1994).

Dentro de la red trófica microbiana, la depredación está dominada por protistas fagotróficos (Sherr & Sherr, 2002); siendo los FH los principales bacterívoros tanto en ambientes marinos como en cuerpos de agua dulce (Boenigk & Arndt, 2002); aunque en cuerpos de agua dulce eutróficos y sistemas marinos costeros, los ciliados pueden consumir significativamente bacterias (Sherr *et al.*, 1989). La fracción de microorganismos planctónicos más susceptible de ser depredada por los FH es el picoplancton (0,2-2 μm) (Johnson y Sierburth, 1982). Aunque muy frecuentemente se pasa por alto, los pequeños fotoautótrofos pueden ser una importante fuente de recurso para los FH (Sherr & Sherr, 2002). Varios estudios demostraron que los FH ingieren picofitoplancton (Weisse *et al.*, 1990; Šimek *et al.*, 1995, 1997); y en ciertas circunstancias las picocianobacterias (Pcy), pueden ser las presas favoritas, y su principal fuente de carbono (Stenuite *et al.*, 2009). La presencia de diferentes recursos como alternativa en la dieta de las comunidades de FH, pueden contribuir a un débil acople entre BH y FH.

Una de las características de los organismos de pequeño tamaño es su elevada tasa de replicación. El tiempo de duplicación de una comunidad bacteriana en una laguna hipertrófica puede ser de 7 a 14 horas (Jürgens & Jeppesen, 2000).

Por otro lado, el ciclo celular del picoplancton autotrófico respondería a un ciclo diario de luz:oscuridad; en donde las células aumentarían de tamaño durante el día, se dividirían hacia el atardecer, y disminuirían su tamaño durante la noche (Jacquet *et al.*, 2001). Por su parte, los FH son capaces de crecer a tasas comparables a la de las del picoplancton autotrófico, con lo cual permitiría controlar su abundancia (Wetzel, 2001). Algunas evidencias de laboratorio sugieren que los nanoflagelados podrían dividirse en un intervalo de entre 3 ó 4 horas y pueden reproducirse varias veces al día (Arndt *et al.*, 2000); mientras que la tasa de crecimiento de los ciliados es más variable y pueden reproducirse varias veces por día (Wetzel, 2001). Por lo tanto, sabiendo que la tasa de crecimiento de los protistas heterótrofos puede ser igual o más rápida que el de sus presas microscópicas (Fenchel, 1987), estos antecedentes sugieren la existencia de un factor de control común para ambas poblaciones de BH y Pcy, como puede ser la depredación. Y, como mencionamos en el capítulo anterior, la presión de depredación de FH puede inducir el desarrollo de estructuras resistentes, como filamentos o agregados (Pernthaler, 1995; Thelaus *et al.*, 2008).

La laguna Chascomús es el objeto de estudio, no sólo de este capítulo, sino de todo el grupo de trabajo del Laboratorio de Ecología y Fotobiología Acuática (LEFA). Esto nos ha permitido contar con mucha mayor información que en el caso de la laguna El Triunfo. Particularmente: (i) la duración del período de estudio ha sido mayor (2 años), (ii) se cuenta con estimaciones de biomasa de BH y FH, (iii) se cuenta con un muestreo intensivo adicional, (iv) se conoce la composición, abundancia y biomasa del zooplancton durante el período de estudio, y (v) se cuenta con registros de cambios en la comunidad de peces durante el período de estudio.

La periodicidad de muestreo quincenal en el estudio anual de la laguna de Chascomús tal vez impida observar las oscilaciones que ocurren tanto en los patrones físico-químicos, como en los componentes del bucle microbiano a una escala de tiempo mucho más pequeña. Los estudios simultáneos con una frecuencia diaria realizados durante 15 días consecutivos en el verano de 2008 (12 al 26 de febrero de

2008) sobre la dinámica de patrones físico-químicos, indicaron que dicho estudio fue considerado de relativa calma, en base a las velocidades del viento (promedio: 8,3 km/h); sin embargo, el día 15 de febrero pudo registrarse una velocidad máxima de 54,7 km/h, junto con abundantes precipitaciones, que alcanzaron los 35,4 mm, dando lugar presumiblemente al ingreso de agua rica en nutrientes producto de escorrentía superficial, y resultando en un incremento en el nivel hidrométrico de la laguna de 5 cm. Las máximas concentraciones de fósforo total se presentaron entre los días 17 y 18 de febrero, alcanzando valores que rondaron los 1000 $\mu\text{g/L}$ (Figura 1.5) (Lagomarsino, 2012).

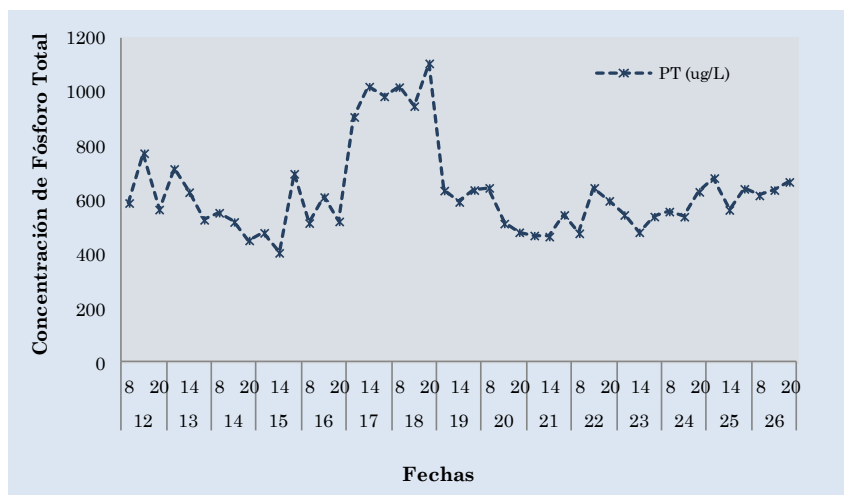


Figura 1.5: variación temporal de la concentración de fósforo total (PT $\mu\text{g/L}$) en la laguna de Chascomús, durante el período de estudio (12 al 26 de febrero de 2008), en los diferentes horarios del día (8, 14, 20 hs.) (Lagomarsino, 2012).

Asimismo, Kranewitter (2010), como parte de su Tesis de Licenciatura, estudió la dinámica del picoplancton en la laguna de Chascomús con una frecuencia diaria, y registró un mayor porcentaje de Pcy en división hacia la tarde-noche; encontrando además, que las tasas de crecimiento netas de BH y Pcy estaban altamente correlacionadas ($r=0,77$; $p<0,05$), sugiriendo la existencia de un factor común para ambas comunidades, como podría ser la depredación. Cabe preguntarse ahora si existe una relación directa entre los FH y las estructuras morfológicas del

picoplancton; y, si el picoplancton autotrófico responde de la misma manera que el bacterioplancton. Según Dolan & Šimek (1999), las Pcy son consumidas preferiblemente cuando las células no están en división; con lo cual esperaríamos que si existe una correlación entre las abundancias del picoplancton autotrófico y los flagelados heterótrofos, ésta sea más fuerte durante la mañana; cuando las células tienen menor tamaño.

En base a todos estos antecedentes, el objetivo general de este capítulo es estudiar la estructura y dinámica de los componentes del bucle microbiano; y en particular, los patrones de abundancia de BH y FH junto con el grado de acople (*sensu* Gasol) entre ambos grupos, en una laguna somera eutrófica en un estado estable de aguas turbias (Chascomús).

De acuerdo a la teoría de estados alternativos (Scheffer *et al.*, 1993), las lagunas turbias como Chascomús, podrían contar con poblaciones de metazooplancton menos eficientes que las de las lagunas claras. En este contexto se podría esperar una alta abundancia de flagelados heterótrofos. Estas condiciones resultarían en un mayor grado de acople entre BH y FH. Sin embargo, la observación de muestras que son parte de la rutina de muestreo quincenal de la laguna de Chascomús, indicó que existió un cambio en el zooplancton dominante durante dos veranos consecutivos (de pequeños cladóceros durante el verano 2007-2008 a rotíferos durante el verano 2008-2009) (Diovisalvi, com pers), con lo cual el grado de acople en estos años podría diferir de acuerdo a la composición del zooplancton. Por otra parte, como ya hemos mencionado, según el modelo propuesto por Gasol (1994) y algunos autores (Pernthaler, 2005) el desacople entre BH y FH debería aumentar hacia el extremo de mayor producción. Este mayor grado de desacople entre BH y FH, predicho bajo los diferentes supuestos anteriores, podrían reflejarse en un escaso desarrollo de estructuras resistentes a la depredación (bacterias filamentosas o agregados celulares de picocianobacterias).

El estudio se llevará a cabo en dos escalas de tiempo (Primera y Segunda Parte).

En la Primera Parte se realizó un estudio de 2 años consecutivos con una frecuencia de muestreo quincenal.

El objetivo general de la Primera Parte del estudio es estudiar el grado de acople entre BH y FH, investigando esta relación bajo dos situaciones contrastantes (zooplancton dominado por pequeños cladóceros vs. rotíferos). Además, se quiere comparar estos resultados con los datos obtenidos en el Capítulo IV donde también se analizó anualmente a la Laguna El Triunfo.

La hipótesis planteada para la Primera Parte del estudio es la siguiente:

- en ambientes eutróficos en estado estable de aguas turbias, el grado de acople entre bacterias heterótrofas y flagelados heterótrofos dependerá de la comunidad de zooplancton dominante en ese momento.

Y, las predicciones asociadas son:

- las abundancias de BH corresponderán al extremo eutrófico del modelo de Gasol.
- las abundancias de FH dependerán de la comunidad de zooplancton dominante en ese momento; por ende, la relación entre BH y FH también difiere dependiendo de la comunidad zooplanctónica.
- dentro del picoplancton, las estructuras resistentes a la depredación serán abundantes si el grado de acople BH:FH es alto.

En la Segunda Parte del estudio se planteó la realización de un estudio intensivo con una periodicidad de muestreo comparable a las tasas de replicación del picoplancton (en 3 horas diferentes del día durante 15 días consecutivos).

Considerando los antecedentes previos, y el evento puntual registrado durante el estudio quincenal llevado a cabo en la laguna de Chascomús durante el mes de febrero de 2008 (aumento de las precipitaciones-aumento de nivel

hidrométrico-aumento de fósforo total) (Lagomarsino, 2012), el objetivo general de esta Segunda Parte es analizar la variación diaria en la estructura de la comunidad picoplanctónica y los protistas heterótrofos, principalmente los flagelados heterótrofos, en la laguna Chascomús.

La hipótesis planteada para esta Segunda Parte del estudio es la siguiente:

- en esta escala de tiempo más corta, se registrarán variaciones en las relaciones tróficas que el muestreo quincenal no nos permitía observar.

Y las predicciones asociadas son las siguientes:

- el control “top-down” de los FH sobre el picoplancton autotrófico varía en intensidad según el momento del día, encontrándose una mayor relación depredador-presa en las horas de la mañana cuando las células de Pcy son más pequeñas.
- se podrá observar más claramente que la depredación por parte de los FH favorece la formación de formas planctónicas más resistentes a la depredación (agregados de Pcy y filamentos de BH).

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

La laguna de Chascomús está localizada en la Provincia de Buenos Aires en la región de la Pampa Deprimida ($35^{\circ} 32' - 36^{\circ} 48' S$; $57^{\circ} 47' - 58^{\circ} 07' W$) y también pertenece a la cuenca del Río Salado (Dangavs, 1976) (Figura 2.5).

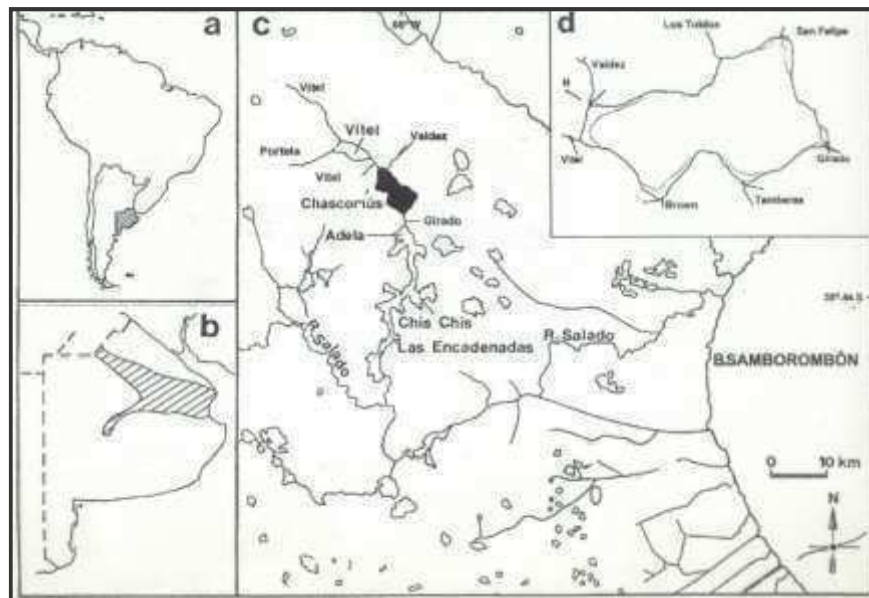


Figura 2.5: a- región de Sudamérica destacándose la Provincia de Buenos Aires, b- Cuenca del Río Salado, c- región de la Laguna de Chascomús, d- Laguna de Chascomús.

La laguna es un gran cuerpo de agua somero y alcalino (Conzonno & Claverie, 1990) (profundidad media: 1,9 m, superficie: 30,1 km²). La concentración de nutrientes es muy elevada (concentración media de fósforo total: 610 µg/L), y se la considera un cuerpo de agua eutrófico a hipertrófico (Lagomarsino *et al.*, 2011). Debido a los vientos fuertes (velocidad promedio anual de 10,1 km/h) y persistentes, el régimen de mezcla es polimíctico (Torremorell *et al.*, 2007). Además, la laguna presenta altas concentraciones de partículas en suspensión que siguen el mismo patrón temporal que la irradiancia, observándose las más altas densidades en la época estival (Torremorell *et al.*, 2007). La profundidad promedio del disco de Secchi

es de 11 cm, por lo que se la considera una laguna turbia donde la producción primaria del fitoplancton está limitada por la disponibilidad de luz a lo largo del año (Torremorell *et al.*, 2009). En la figura 3.5 se presentan algunas fotografías de dicha laguna.



Figura 3.5: imágenes de la Laguna de Chascomús, Provincia de Buenos Aires.

Primera Parte: estudio quincenal

Recolección de muestras y análisis físico-químicos

Se tomó una muestra de agua tal como fuera mencionado en el Capítulo III. La laguna fue muestreada quincenalmente desde septiembre de 2007 hasta mayo de 2009. Las muestras de agua fueron tomadas en un punto central de la laguna para la determinación de parámetros físico-químicos y para la observación de las comunidades biológicas. Torremorell y colaboradores (Torremorell *et al.*, 2007) demostraron que el agua de la laguna es homogénea en cuanto a sus características físicas y químicas, por lo que la muestra puede ser considerada representativa de toda la laguna. Todos los parámetros fueron analizados como se detalló en la metodología general.

El carbono orgánico disuelto (COD) fue medido luego de filtrar el agua a través de filtros GF/F, usando el método catalítico de oxidación a alta temperatura (Shimadzu TOC-5000) (Sharp, 1993). El análisis de COD fue realizado en la Universidad de Lehigh (EEUU) por el Dr. Don Morris.

Por otro lado, se determinó el nivel hidrométrico en una estación de medición aforada (I.G.M.) localizada en la compuerta entre la laguna y el arroyo Girado. Este valor se utilizó para estimar la profundidad media del cuerpo de agua (Z) a partir de mapas batimétricos (Dangavs *et al.*, 1996).

Análisis biológicos

El picoplancton, los flagelados heterótrofos y los ciliados fueron analizados como se presentó en la metodología general.

Abundancia de zooplancton

Las muestras de zooplancton fueron recolectadas filtrando el agua a través de una red de 45 μm y preservando la muestra en frascos de PVC de 250 mL con formol al 4 % para el análisis posterior. El recuento de rotíferos se realizó utilizando una

submuestra de 1 mL dentro de cámaras de Sedgwick-Rafter. Para realizar el recuento de copépodos y cladóceros se utilizaron 10 mL de submuestra dentro de cámaras de Borogov (Gannon, 1971). Se aceptó un error máximo de 20 %. Los rotíferos fueron identificados usando las claves de Ruttner-Kolisko (1974), Pontin (1978) y Koste (1978). Para la determinación taxonómica de los crustáceos se utilizaron las claves de Paggi (1994), Pennak (1989) y Reid (1985); entre otras. Los recuentos fueron realizados por la Lic. Nadia Diovisalvi.

Estimaciones

Estimación de la biomasa picoplanctónica

Para estimar las biomásas de BH, Pcy, y Peuk se utilizó un biovolumen (V) promedio de 0,05, 0,37 y 1,03 $\mu\text{m}^3/\text{cél.}$ (respectivamente), determinados previamente por Kranewitter (2010), para individuos de la laguna de Chascomús. El contenido de carbono por célula de las bacterias (C_{BH}) fue estimado aplicando el factor de conversión propuesto por Simmon y Azam, (1989): $C_{\text{BH}} = 92 \times V^{0,598}$. El contenido de carbono por célula de Pcy (C_{Pcy}) fue calculado asumiendo un factor de conversión de 230 $\text{fgC}/\mu\text{m}^3$ (Worden, 2004); mientras que el contenido de carbono por célula de Peuk (C_{Peuk}) fue estimado siguiendo la relación C:V propuesta por Menden-Deuer y Lessard (2000) como: $C_{\text{Peuk}} (\text{pgC}/\text{cel}) = 0,216 \times V^{0,939}$.

Estimación de la biomasa de flagelados heterótrofos y ciliados

Para estimar el biovolumen de los flagelados heterótrofos y ciliados se utilizaron las mismas muestras con las que se realizaron los recuentos por epifluorescencia y se tomaron fotografías utilizando una cámara (Evolution VF, Media Cybernetics). Las imágenes fueron analizadas y medidas con el software Image-Pro Plus 4.5 (Media Cybernetics). Para cada fracción de tamaño se midió el ancho y el largo de 30 individuos, y se utilizó un promedio de cada valor. Luego se calculó el biovolumen utilizando aproximaciones de los individuos a formas geométricas simples. Para ello, se consideró a los FH < 2 μm como una esfera y se

calculó un volumen celular de $2,57 \mu\text{m}^3/\text{cél.}$; mientras que al resto de los flagelados ($\text{FH} > 2 \mu\text{m}$) se los aproximó al volumen de un esferoide. De esta manera, el biovolumen promedio de los FH 2-5 μm es de $14,84 \mu\text{m}^3/\text{cél.}$, el de los FH 5-10 μm es de $105,75 \mu\text{m}^3/\text{cél.}$; y, finalmente, el de los FH $> 10 \mu\text{m}$ es de $308,83 \mu\text{m}^3/\text{cél.}$ A continuación, se estimó la biomasa utilizándose un factor de conversión de $220 \text{fgC}/\mu\text{m}^3$ (Borsheim & Bratbak, 1987). Por otra parte, también se aproximó el volumen celular de los ciliados a un esferoide y se obtuvieron los siguientes biovolúmenes promedio: $147,08 \mu\text{m}^3/\text{cél.}$ (ciliados $< 10 \mu\text{m}$), $930,23 \mu\text{m}^3/\text{cél.}$ (ciliados 10-20 μm) y $1290,77 \mu\text{m}^3/\text{cél.}$ (ciliados $> 20 \mu\text{m}$). Luego se aplicó un factor de conversión de $140 \text{fgC}/\mu\text{m}^3$ (Putt & Stoecker, 1989) para estimar la biomasa.

Estimación de la Producción Bacteriana y Tasa de depredación

Para estimar la producción bacteriana (PB) durante el período de estudio, se utilizó la ecuación número 5 utilizada en el trabajo de White y colaboradores (White *et al.*, 1991), para cuerpos de agua dulce y teniendo en cuenta la temperatura (T):

$$\log \text{PB} = 0,43 + 1 \log \text{abundancia BH} + 0,031 \text{T}$$

Luego, se determinó la tasa de depredación de los flagelados heterótrofos (D_{FH}) siguiendo la ecuación número 1 dada por Vaqué y colaboradores (Vaqué *et al.*, 1994), y considerando la abundancia de FH, BH y T como variables independientes:

$$\log \text{D}_{\text{FH}} = -3,21 + 0,99 \log \text{abundancia FH} + 0,028 \text{T} + 0,55 \log \text{abundancia BH}$$

Esta ecuación brinda una estimación bastante aproximada de la bacterivoría por parte de los FH. De hecho, en estudios recientes, los valores obtenidos por tres diferentes métodos (ingestión de partículas, desaparición de partículas, y esta ecuación) dan resultados muy similares (Unrein *et al.*, 2007).

Análisis estadísticos

Para observar diferencias significativas entre estaciones, los resultados se analizaron empleando el test no paramétrico Kruskal-Wallis, seguido por el test de múltiples comparaciones de Dunn's (ya que los grupos no eran iguales). Estos análisis fueron realizados utilizando el software estadístico Sigmaplot 11.0 (Systat Inc.).

Por otra parte, luego de la observación de los datos en el modelo de Gasol (1994), se observó que el grado de acoplamiento tendía a agregarse en dos grupos. Se utilizó, entonces, un análisis de partición recursiva para identificar la variable que mejor explicaría la segregación de los puntos en dos grupos (Heseen, 2006). La partición recursiva (Zhang & Singer, 1999) es una herramienta para elegir entre parámetros explicativos alternativos sin una fuerte hipótesis previa sobre su causalidad.

Para determinar la existencia de diferencias significativas entre los distintos parámetros bióticos y abióticos de las dos lagunas (El Triunfo y Chascomús) se realizó la prueba de U de Mann-Whitney (test no paramétrico). Estos análisis fueron realizados utilizando el software estadístico Sigmaplot 11.0 (Systat inc.).

Segunda Parte: estudio intensivo

Recolección de muestras

El muestreo intensivo de la laguna de Chascomús se realizó durante el verano del 2008 cuando el metazooplancton estuvo dominado por pequeños cladóceros y copépodos ciclopoideos.

La recolección de muestras se realizó desde el 12 al 26 de febrero de 2008 considerando tres momentos distintos del día: la mañana (8 hs), el mediodía (14 hs) y la noche (20 hs). Desde el extremo del muelle municipal, se midieron *in situ* todos los parámetros físico-químicos y se tomaron muestras sub-superficiales de agua para analizar la comunidad planctónica, tal como se detallara en la metodología general.

Análisis Estadísticos

Para determinar la existencia de diferencias significativas entre las fechas y horas para los distintos parámetros analizados se realizaron ANOVAs de un factor con contrastes *a posteriori* de Tukey-Kramer. Estos análisis fueron realizados utilizando el software estadístico Sigmaplot 11.0 (Systat Inc.).

RESULTADOS

Primera Parte: estudio quincenal

En la tabla 1.5 se resumen los valores promedios de los principales parámetros físico-químicos observados en la laguna de Chascomús durante los dos años de estudio; mientras que en la tabla 2.5 se comparan los principales parámetros y abundancias de las dos lagunas en distinto estado estable alternativo (El Triunfo y Chascomús), para el mismo período de muestreo: abril de 2008-septiembre de 2009. Tanto los parámetros químicos como las abundancias de los distintos componentes del bucle microbiano difirieron entre lagunas, documentándose siempre mayores valores en Chascomús respecto a El Triunfo (test U Mann Whitney, $n=31$, $p<0,01$).

Tabla 1.5: valores promedios, desvío estándar (DE) y rangos (Máximos y Mínimos) de los principales parámetros físico-químicos medidos en la laguna de Chascomús durante los dos años de estudio.

Parámetros físico-químicos	Promedio	DE	Máximo	Mínimo
Temperatura (°C)	17,1	5,2	25,0	6,0
pH	9,1	0,2	9,5	8,7
Conductividad (mS/cm)	2,5	0,5	3,7	1,8
Oxígeno Disuelto (mg/L)	9,2	1,6	12,1	6,0
Profundidad del Disco de Secchi (cm)	8,8	2,9	16,0	4,0
Profundidad media (m)	1,7	0,3	2,0	1,1
Turbidez (NTU)	214,2	126,4	529,0	62,4
N-NO ₃ ²⁻ (µg/L)	15,1	16,3	86,4	0,0
N-NO ₂ ⁻ (µg/L)	9,2	17,0	109,3	0,0
N-NH ₄ ⁺ (µg/L)	13,2	16,3	66,5	0,0
NK (µg/L)	3847,0	2799,6	18793,6	1355,2
Fósforo Total (µg/L)	784,7	242,9	1251,2	263,3
Seston (mg/L)	245,9	120,9	591,7	87,0
Materia Orgánica (mg/L)	86,4	35,6	45,0	193,4
Carbono Orgánico Disuelto (mg/L)	28,8	7,9	47,4	10,7
Clorofila- <i>a</i> (µg/L)	365,1	186,4	859,7	43,0

Tabla 2.5: valores promedios y desvío estándar (DE) de los principales parámetros físico-químicos y abundancias de las dos lagunas en distinto estado estable alternativo (El Triunfo y Chascomús) medidos durante el mismo período de estudio (abril de 2008-septiembre de 2009). Todas las diferencias fueron significativas (Mann-Whitney U, n=31, p<0,01) (BH: bacterias heterótrofas unicelulares, Pcy; picocianobacterias, Peuk: piceocariotas, FH: flagelados heterótrofos).

Valores promedio (\pm DE)	El Triunfo	Chascomús
Turbidez (NTU)	3,2 \pm 2,3	221,1 \pm 133,3
Clorofila <i>a</i> fitoplanctónica ($\mu\text{g/L}$)	15,9 \pm 14,4	415,1 \pm 190,8
Nitrógeno Total ($\mu\text{g/L}$)	3141,0 \pm 2501,3	4216,0 \pm 3612,0
Fósforo Total ($\mu\text{g/L}$)	99,6 \pm 66,4	811,6 \pm 257,8
BH (ind/mL)	5,3x10 ⁶ \pm 2,6x10 ⁶	7,1x10 ⁷ \pm 2,3x10 ⁷
Pcy (ind/mL)	7,0x10 ⁴ \pm 3,7x10 ⁴	1,7x10 ⁷ \pm 3,6x10 ⁶
Peuk (ind/mL)	3,3x10 ³ \pm 1,6x10 ³	2,0x10 ⁵ \pm 1,6x10 ⁵
FH < 2 μm (ind/mL)	2,9x10 ² \pm 2,6x10 ²	2,1x10 ³ \pm 2,0x10 ³
FH 2-5 μm (ind/mL)	1,4x10 ³ \pm 1,1x10 ³	2,2x10 ⁴ \pm 1,4x10 ⁴
FH 5-10 μm (ind/mL)	3,3x10 ² \pm 2,4x10 ²	1,8x10 ⁴ \pm 4,8x10 ³
FH > 10 μm (ind/mL)	2,3x10 ¹ \pm 4,4x10 ¹	9,6x10 ² \pm 1,4x10 ³
Ciliados < 10 μm (ind/mL)	1,3 \pm 2,7	107,2 \pm 96,3
Ciliados 10-20 μm (ind/mL)	7,8 \pm 10,2	957,2 \pm 154,9
Ciliados > 20 μm (ind/mL)	18,7 \pm 23,4	93,7 \pm 109,2

El índice de estado trófico calculado según el índice de Carlsson (1977) para la laguna de Chascomús da como resultado valores promedio mayores a 70, utilizando como variables la concentración media de clorofila *a* (Chl-*a*) y de fósforo total (PT), indicando que la laguna se encontraría en un estado hipertrófico.

La profundidad media de la laguna de Chascomús permaneció relativamente constante (promedio: 1,9 m) hasta octubre de 2008, momento a partir del cual comenzó a descender paulatinamente hasta alcanzar 1,1 m hacia final del estudio (Figura 4.5). Ésta registró una correlación negativa con la conductividad ($r=-0,80$, $p<0,05$), con la turbidez nefelométrica ($r=-0,74$, $p<0,05$) y con la concentración de PT ($r=-0,55$, $p<0,05$); así como también con las abundancias de BH ($r=-0,65$; $p<0,05$), con la concentración de Chl-*a* ($r=-0,60$, $p<0,05$) y con la abundancia de rotíferos ($r=-$

0,52, $p < 0,05$). Mientras que la correlación fue positiva con la abundancia de cladóceros ($r = 0,51$, $p < 0,001$).

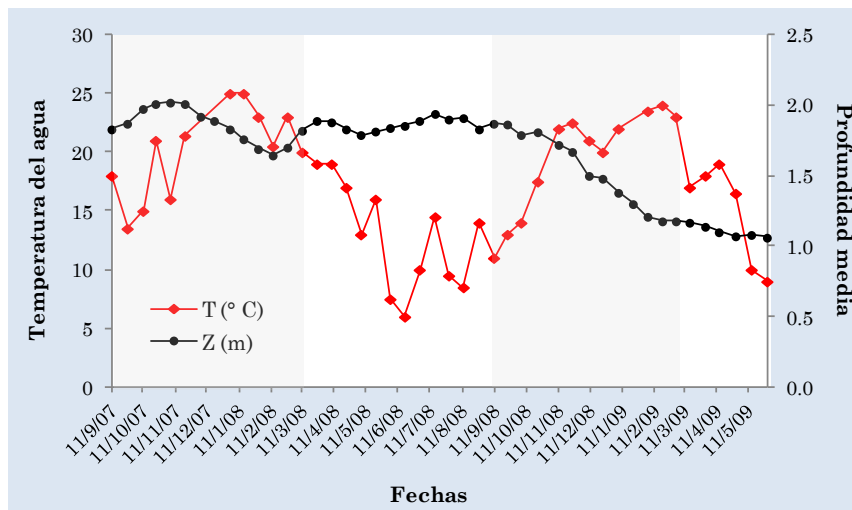


Figura 4.5: profundidad media (Z) y temperatura del agua (T) medidas en la laguna de Chascomús durante el período de estudio (las barras grises indican las estaciones de crecimiento: primavera-verano).

La temperatura del cuerpo de agua en Chascomús varió estacionalmente, con valores máximos y mínimos correspondientes a las estaciones de verano e invierno, respectivamente (Figura 4.5). Un suceso digno de mención, ocurrido antes del comienzo de este estudio, es que el invierno de 2007 presentó un período de muy baja temperatura ($< 10\text{ }^{\circ}\text{C}$), el que persistió durante un mes aproximadamente. Este suceso tuvo consecuencias importantes para las comunidades biológicas que serán discutidas más adelante.

En general, la turbidez nefelométrica, las concentraciones de nutrientes y de clorofila a (Chl- a) fueron consistentes con valores previos registrados para la laguna de Chascomús, ubicándose dentro del rango eutrófico-hipertrófico (Tabla 1.5); y los valores fueron significativamente superiores a los observados en El Triunfo (Tabla 2.5).

Tanto la concentración de Chl-*a* y de fósforo total (PT), como la turbidez nefelométrica, la concentración de seston y la materia orgánica (MO) del seston (Figura 5.5 a y b), también presentaron un patrón temporal, donde los mayores valores se observaron en las estaciones cálidas y los menores, en las frías; y, además, dichos valores se incrementaron hacia finales del estudio.

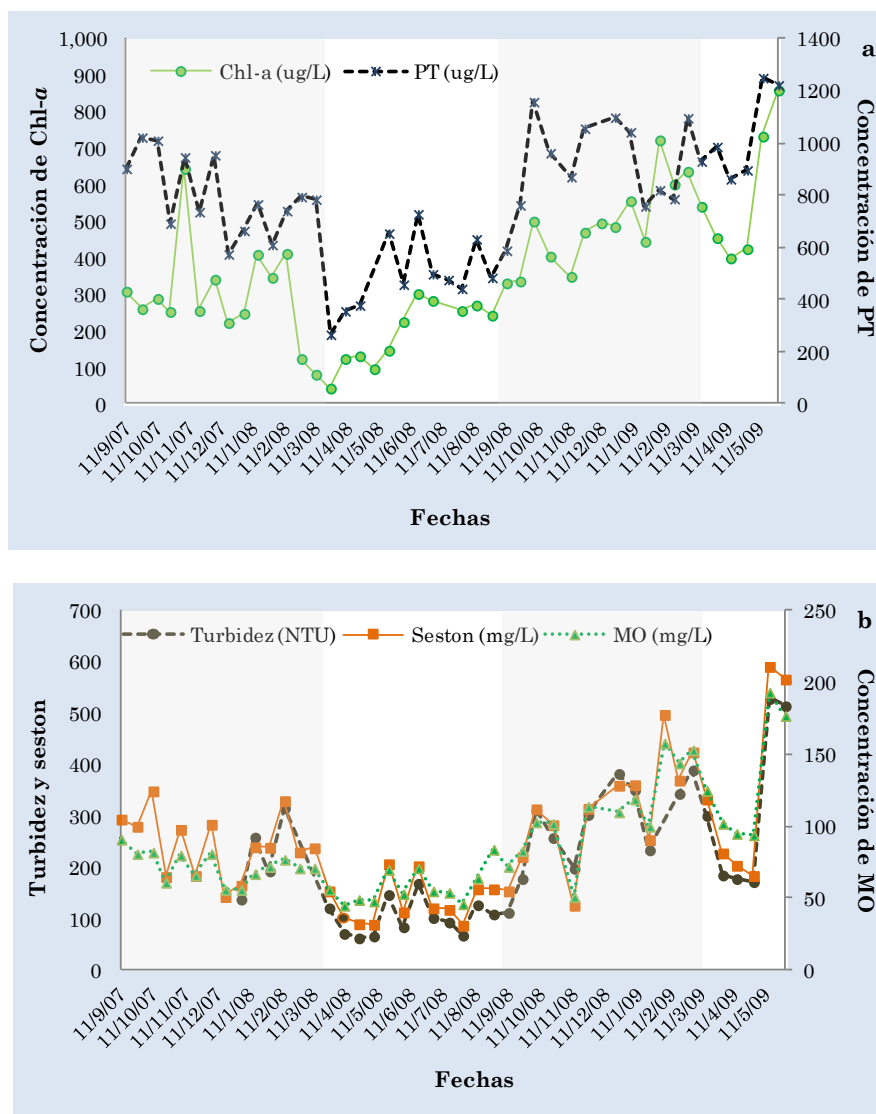


Figura 5.5: a- variación temporal de la concentración de clorofila *a* fitoplanctónica (Chl-*a*) y el fósforo total (PT), b- variación temporal de la turbidez nefelométrica, la concentración de seston y la concentración de la materia orgánica del seston (MO), observada en la laguna de Chascomús durante los dos años de estudio (las barras grises indican las estaciones de crecimiento: primavera-verano).

En particular, la concentración de Chl-*a* estuvo altamente correlacionada con la turbidez del cuerpo de agua ($r=0,92$, $p<0,001$), con la concentración de MO del seston ($r=0,79$, $p<0,001$), con la concentración de PT ($r=0,75$, $p<0,001$), con la abundancia de BH ($r=0,71$, $p<0,05$); y, en menor medida con el COD ($r=0,55$, $p<0,05$). A su vez, la turbidez se correlacionó positivamente con el seston ($r=0,96$, $p<0,001$) y la MO del seston ($r=0,87$, $p<0,01$); y, negativamente con la profundidad del disco de Secchi ($r=-0,82$, $p<0,01$).

Por otra parte, la tabla 3.5 muestra las abundancias promedio de las comunidades planctónicas registradas en la laguna de Chascomús durante los dos años de estudio.

Tabla 3.5: valores promedio, desvíos estándar (DE) y rangos (Máximos y Mínimos) de las comunidades biológicas cuantificadas en la Laguna de Chascomús durante los dos años de estudio.

Abundancia (ind/mL)	Promedio	DE	Máximo	Mínimo
BH	$6,0 \times 10^7$	$2,6 \times 10^7$	$1,1 \times 10^8$	$2,3 \times 10^7$
PCy	$1,4 \times 10^7$	$5,5 \times 10^6$	$2,5 \times 10^7$	$3,2 \times 10^6$
Peuk	$2,2 \times 10^5$	$2,0 \times 10^5$	$1,0 \times 10^6$	$1,4 \times 10^4$
FH totales	$3,5 \times 10^4$	$2,1 \times 10^4$	$1,1 \times 10^5$	$7,4 \times 10^3$
FH < 2 μm	$4,1 \times 10^3$	$5,5 \times 10^3$	$2,7 \times 10^4$	0,0
FH 2-5 μm	$2,1 \times 10^4$	$1,3 \times 10^4$	$6,4 \times 10^4$	$4,4 \times 10^3$
FH 5-10 μm	$9,2 \times 10^3$	$6,7 \times 10^3$	$3,5 \times 10^4$	$7,4 \times 10^2$
FH > 10 μm	$1,3 \times 10^3$	$2,0 \times 10^3$	$9,2 \times 10^3$	0,0
Ciliados totales	427,5	277,9	1207,2	0,0
Ciliados < 10 μm	105,0	92,9	426,1	0,0
Ciliados 10-20 μm	205,2	155,3	568,6	0,0
Ciliados > 20 μm	117,4	166,1	1009,3	0,0
Abundancia (ind/L)				
Rotíferos	936,2	1273,0	5102,9	43,6
Nauplii ciclopoideo	272,5	275,9	1238,1	40,0
Nauplii calanoideo	49,6	63,0	305,7	2,9
Copépodos	107,5	95,3	514,3	18,9
Cladóceros	78,0	139,2	611,4	0,2

La abundancia de los organismos picoplanctónicos fue muy elevada. En particular, la densidad del picofitoplancton fue entre dos y tres órdenes de magnitud mayor que la observada en la laguna El Triunfo, y éstas diferencias fueron estadísticamente significativas (Tablas 2.5 y 3.5). Las abundancias de BH y Pcy en Chascomús mostraron un crecimiento a través del período de estudio (Figura 6.5 a), registrándose los valores más elevados en el segunda estación de crecimiento (primavera-verano 2008-2009).

Por su parte, la densidad de bacterias filamentosas (BF: longitud media del filamento: 22 μm) también fue elevada (promedio: $4,7 \times 10^5 \pm 2,5 \times 10^5$ ind/mL), mostrando el mismo patrón de abundancia temporal que las BH; mientras que las Pcy formando agregados (Pcy-ag: 12 células promedio por agregado) también fueron muy abundantes, sin embargo no se observó un claro patrón temporal (promedio: $4,3 \times 10^6 \pm 2,0 \times 10^6$ ind/mL) (datos no mostrados).

La abundancia de Peuk, por el contrario, sí mostró un patrón estacional con un claro aumento en las estaciones de crecimiento (Figura 6.5 b).

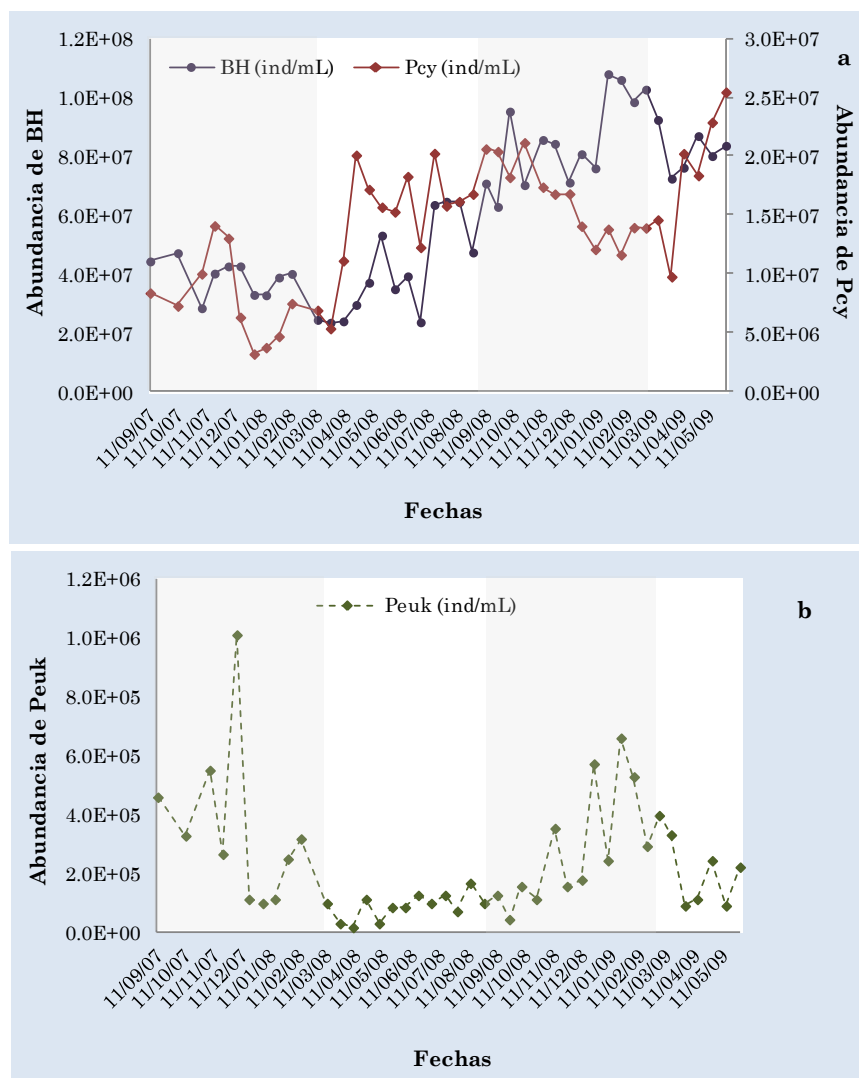


Figura 6.5: a- abundancia de bacterias heterótrofas (BH), picocianobacterias (Pcy) y b- picoeucariotas (Peuk), observada en la Laguna de Chascomús durante los dos años de estudio (las barras grises indican las estaciones de crecimiento: primavera-verano).

Además de registrarse altas correlaciones entre la abundancia de bacterias y la biomasa fitoplanctónica (estimada como concentración de Chl-*a*), también hubo altas correlaciones entre la abundancia de BH y las concentraciones de MO, de PT y de COD ($r=0,71$, $r=0,58$, $r=0,55$; $p<0,05$; respectivamente).

Por otra parte, la biomasa de los organismos picoplanctónicos en Chascomús también fue muy elevada. Las BH ($953,19 \pm 408,39 \mu\text{gC/L}$), las Pcy ($1136,43 \pm$

443,91 $\mu\text{gC/L}$) y las Peuk ($53,04 \pm 47,85 \mu\text{gC/L}$) representaron en promedio aproximadamente el 44, el 53 y el 3% del total de la biomasa picoplanctónica, respectivamente. Sin embargo, estas proporciones variaron estacionalmente ya que el porcentaje de biomasa de las BH llegó a un 54 % del total del picoplancton en verano y a sólo un 35 % en invierno (Figura 7.5 a); mientras que el porcentaje de las Pcy fue de 41 % en el verano y 63 % en el invierno, y el de Peuk fue del 5 % y 2 %, respectivamente. A pesar de las diferencias estacionales encontradas, sólo se registraron diferencias significativas entre la biomasa de Pcy en verano vs. primavera, otoño e invierno (ANOVA, $F=8,708$, $p<0,001$) y la biomasa de Peuk entre verano y otoño (ANOVA, $H=9,99$, $p<0,05$) (Figura 7.5 b).

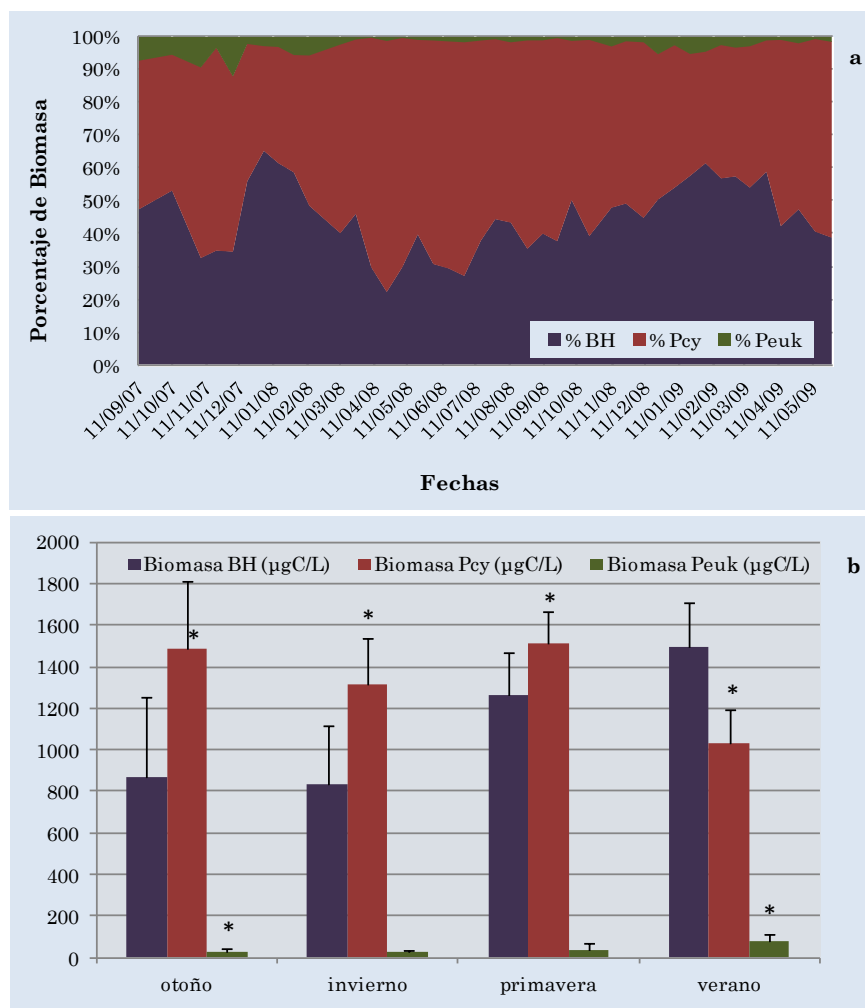


Figura 7.5: **a-** porcentaje relativo de la biomasa picoplanctónica y **b-** biomasa promedio en cada estación del año, observadas en la Laguna de Chascomús durante los dos años de estudio (BH: bacterias heterótrofas, Pcy: picocianobacterias, Peuk: piceucariotas, *: diferencias significativas, ver texto).

Durante la primera estación de crecimiento (primavera-verano 2007-2008), la biomasa de Pcy-ag registrada fue mayor que durante la segunda (2008-2009), alcanzando valores de biomasa promedio de $44,8 \pm 13,2$ %; mientras que en la siguiente estación de crecimiento llegó sólo hasta el $17,9 \pm 6,2$ %. Por el contrario, la biomasa de BF permaneció más constante durante el período de estudio (promedio: $11,5 \pm 6,1$ %) (Figura 8.5).

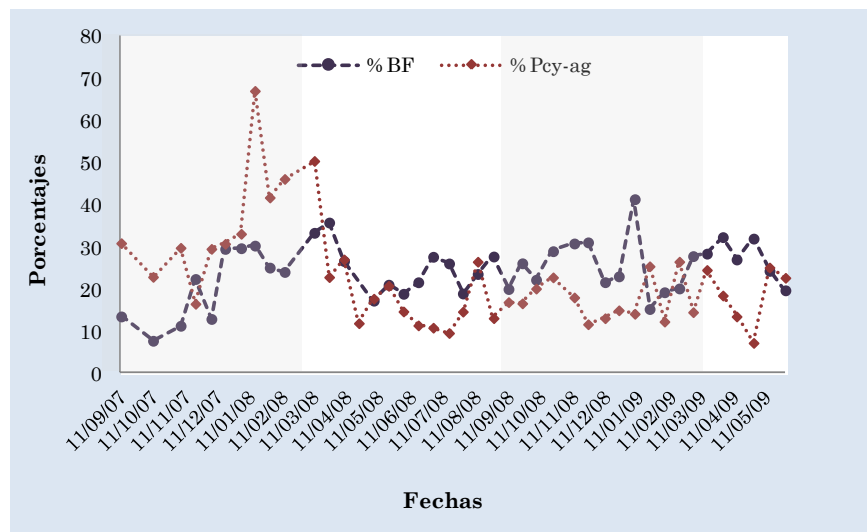


Figura 8.5: porcentaje relativo de la biomasa de bacterias filamentosas (BF) respecto al total de bacterias, y de picocianobacterias agregadas (Pcy-ag) respecto al total de picocianobacterias; observadas en la Laguna de Chascomús durante los dos años de estudio (las barras grises indican las estaciones de crecimiento: primavera-verano).

Por otra parte, la abundancia de los flagelados heterótrofos (FH) y de ciliados registrados en Chascomús fueron significativamente mayores que las observadas en El Triunfo (Tabla 2.5). En particular, la abundancia de FH en Chascomús fluctuó durante todo el estudio y las densidades variaron desde $1,1 \times 10^5$ ind/mL hasta $7,4 \times 10^3$ ind/mL, sin mostrar un claro patrón temporal (Figura 9.5). No obstante, podemos observar una tendencia general en donde se registraron mayores densidades durante el primer período de primavera-verano (2007-2008).

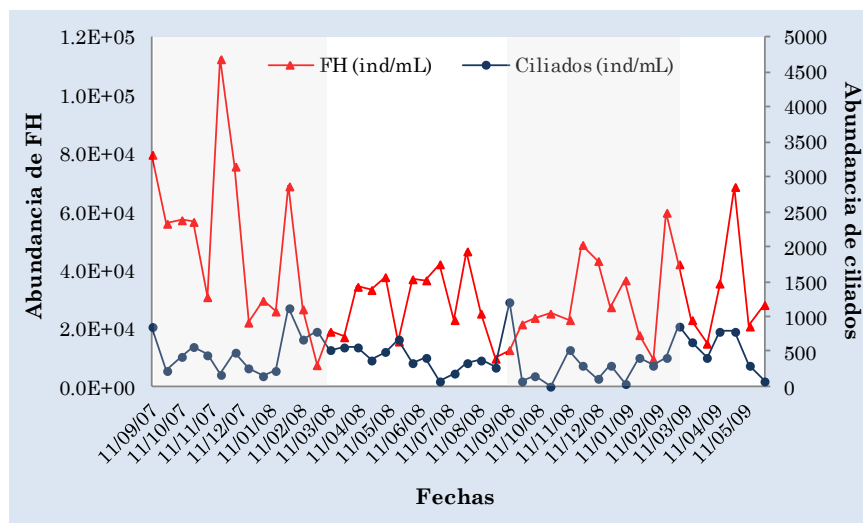


Figura 9.5: abundancias de flagelados heterótrofos (FH) y ciliados observadas en la Laguna de Chascomús durante los dos años de estudio (las barras grises indican las estaciones de crecimiento: primavera-verano).

En particular, los individuos de 2 a 5 μm dominaron la comunidad de FH con una contribución promedio de 58,9 %; mientras que las células de tamaño medio (5-10 μm) contribuyeron con un 26,8 % y los individuos mayores (>10 μm) representaron un 4 % del total de la abundancia de FH. Sin embargo, en términos de biomasa, los individuos de 5 a 10 μm ($259,8 \pm 219,3 \mu\text{gC/L}$) dominaron la comunidad con una contribución promedio de 58,9 % (Figura 10.5 a). En general, la biomasa total de FH varió entre 1653,7 $\mu\text{gC/L}$ (noviembre de 2007) y 61,3 $\mu\text{gC/L}$ (mayo 2008); y no siguió un patrón estacional, sino que presentó un pico máximo durante la primera estación de crecimiento, similar al encontrado en la abundancia (datos no mostrados).

Se realizaron comparaciones entre las biomásas de las distintas fracciones de tamaño de FH con la estacionalidad y no se observaron diferencias significativas (ANOVAs: < 2 μm : $H=0,664$; 2-5 μm : $H=6,896$; 5-10 μm , $H= 4,763$; >10 μm : $H=2,118$, $p>0,05$) (Figura 10.5 b).

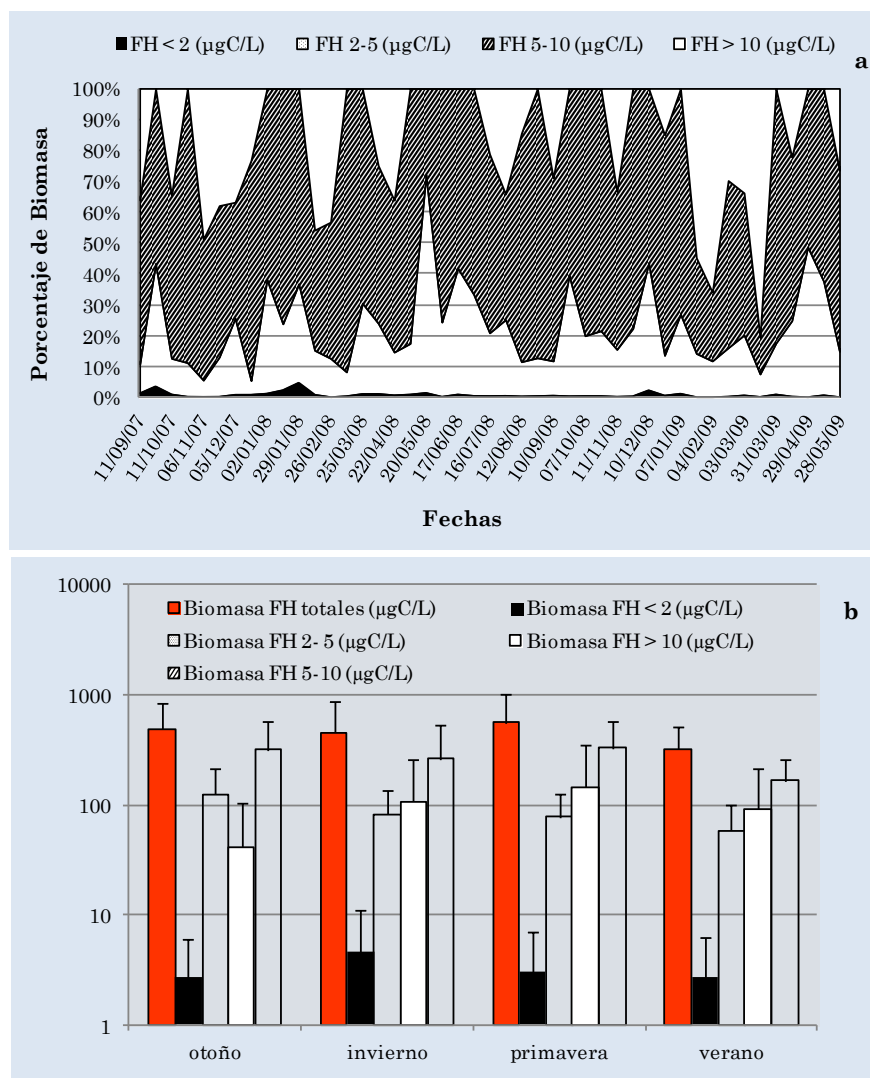


Figura 10.5: a- porcentaje relativo de la biomasa de las distintas fracciones de tamaño de los FH y b- biomazas promedio en cada estación del año, observadas en la Laguna de Chascomús durante los dos años de estudio (FH: Flagelados Heterótrofos).

Por otra parte, la abundancia de los ciliados totales también varió a lo largo del estudio, aunque menos que los otros componentes del bucle microbiano (Figura 9.5). El valor promedio fue de 427,0 ind/mL (Tabla 3.5) fluctuando desde valores no detectables hasta 1207,2 ind/mL. Los pequeños incrementos se registraron principalmente en otoño (marzo de 2008 y abril de 2009) y en primavera (septiembre 2007 y 2008). En general, los ciliados más abundantes se encontraron

en un rango de tamaño de entre 10 y 20 μm , representando el 44 % del total de la abundancia de ciliados; mientras que los individuos más pequeños ($<10 \mu\text{m}$) y los más grandes ($>20 \mu\text{m}$) estuvieron representados con un 27 y un 29 %, respectivamente. Sin embargo, en términos de biomasa, los individuos entre 10-20 μm y los $>20 \mu\text{m}$, estuvieron similarmente representados con valores promedios de 52,8 % ($26,0 \pm 19,3 \mu\text{gC/L}$) y 42,5 % ($21,0 \pm 28,3 \mu\text{gC/L}$), respectivamente. En general, la biomasa total de ciliados varió entre 192,9 $\mu\text{gC/L}$ (enero 2008) y valores indetectables; siendo el valor promedio de $46,6 \pm 35,7 \mu\text{gC/L}$. En la figura 11.5 a, se puede apreciar la variación temporal de la biomasa de las distintas fracciones de tamaño de los ciliados. Cuando se compararon las biomásas totales de ciliados y las biomásas de cada fracción de tamaño con la estación del año; sólo la biomasa de ciliados totales y la fracción más grande ($>20 \mu\text{m}$) presentaron diferencias significativas entre verano e invierno (ANOVA $>20 \mu\text{m}$: $H=9,432$; $p<0,05$) (Figura 11.5 b).

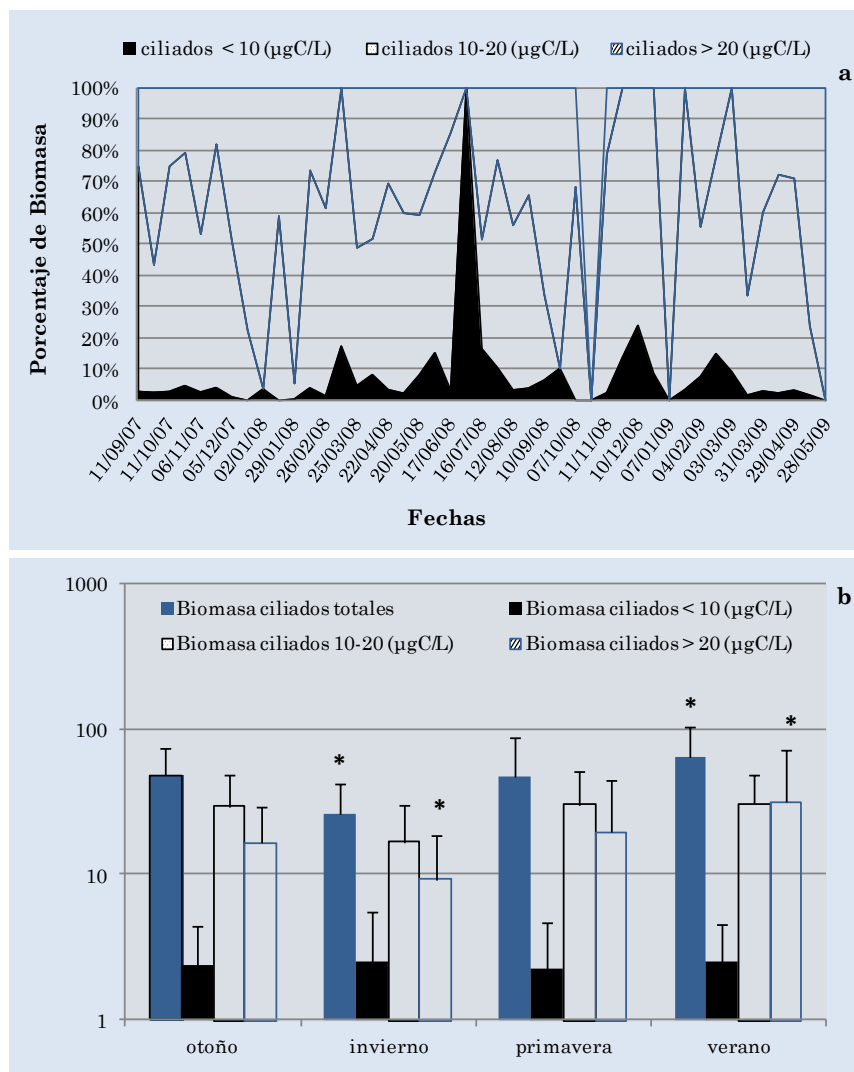


Figura 11.5: **a-** porcentaje relativo de la biomasa de las distintas fracciones de tamaño de los ciliados y **b-** biomazas promedio en cada estación del año, observadas en la Laguna de Chascomús durante los dos años de estudio.

La comunidad zooplanctónica en Chascomús, por el contrario, en general mostró una estacionalidad muy marcada, con picos máximos en primavera-verano y mínimos en otoño-invierno (Figura 12.5).

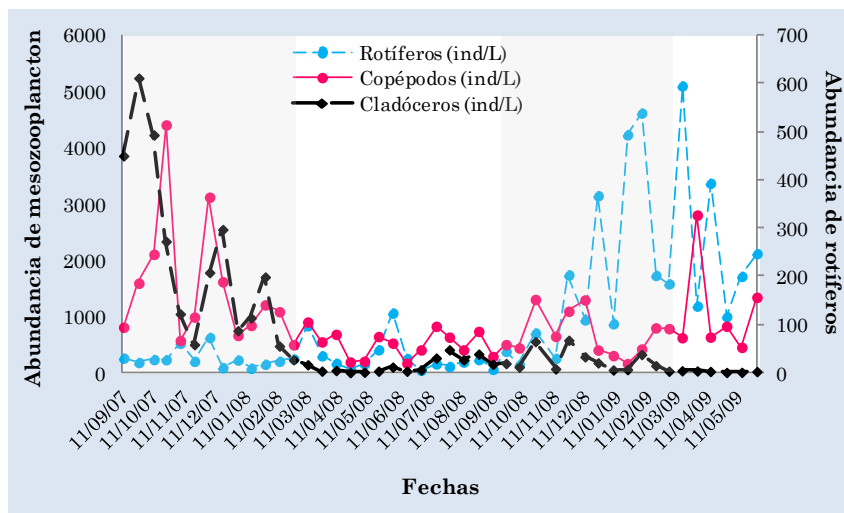


Figura 12.5: abundancias de mesozooplancton (cladóceros y copépodos) y rotíferos observadas en la Laguna de Chascomús durante los dos años de estudio (las barras grises indican las estaciones de crecimiento: primavera-verano).

Los metazoos planctónicos estuvieron representados principalmente por el copépodo ciclopoideo *Acanthocyclops robustus*, el copépodo calanoideo *Notodiaptomus incompositus*, pequeños cladóceros (principalmente *Bosmina huaroniensis* y *Moina micrura*) y los rotíferos *Brachionus caudatus*, *B. havanaensis* y *Keratella tropica*. Durante la primavera-verano 2007-2008, el zooplancton mostró abundancias máximas de copépodos y cladóceros (Tabla 3.5, Figura 12.5). Particularmente, el pico de cladóceros fue producido por un crecimiento temprano de *B. huaroniensis* (611 ind/L) que fue reemplazado gradualmente por *M. micrura* (436 ind/L), la cual permaneció dominante en la primavera tardía y hacia mitad del verano (196 ind/L). Los copépodos mostraron dos picos de abundancia. El primero, después del primer pico de cladóceros, estuvo conformado sólo por el ciclopoideo *A. robustus* (505 ind/L); y, el segundo pico estuvo representado en igual medida por *A. robustus* (199 ind/L) y *N. incompositus* (165 ind/L). Durante este período, la abundancia de rotíferos permaneció relativamente baja (promedio: 250 ind/L). En contraste, la primavera-verano 2008-2009 la comunidad zooplanctónica estuvo dominada por los rotíferos, que alcanzaron un valor máximo en el verano de 2009 de 5103 ind/L; mientras que la abundancia de cladóceros fue muy baja (promedio: 21

ind/L). Por otro lado, el patrón de la abundancia de copépodos no difirió marcadamente entre las dos estaciones de crecimiento (primavera-verano), aunque tendió a mostrar valores de abundancia más elevados en el período 2007-2008.

Finalmente, y una vez analizadas las distintas poblaciones planctónicas a través del tiempo, se evaluó el grado de acople entre las BH y los FH. Para ello, se graficaron sus abundancias en el marco del modelo propuesto por Gasol (1994). Se observó, por un lado, que los datos excedieron el rango original (Figura 13.5 a); y, por el otro, que los grupos de puntos se distribuyeron alrededor o por encima de la línea media MRA (“mean realized abundance”). A través de un análisis de particiones recursivas se identificó que el tiempo fue la variable que mejor explicó la segregación de dos grupos de puntos. Así, las abundancias registradas antes del 16 de julio de 2008 mostraron menor desacople (D) entre BH y FH (Grupo **A**) que las abundancias observadas después de esa fecha (Grupo **B**). Además, durante la primer parte del estudio (Grupo **A**), la abundancia de BH y FH estuvieron significativamente correlacionadas ($r=0,57$, $p<0,05$); mientras que después del 16 de julio (Grupo **B**) no hubo correlación. Además, la relación promedio entre las abundancias de BH y FH en el segundo período (Grupo **B**) fue alta (3×10^3), y la misma que la encontrada para en la laguna El Triunfo, indicando que el grado de acople sería bajo.

En la figura 13.5 b se puede observar que la distancia D fue menor en el Grupo A que en el B. Esta distancia estuvo positivamente correlacionada con la abundancia de rotíferos ($r=0,44$, $p<0,05$).

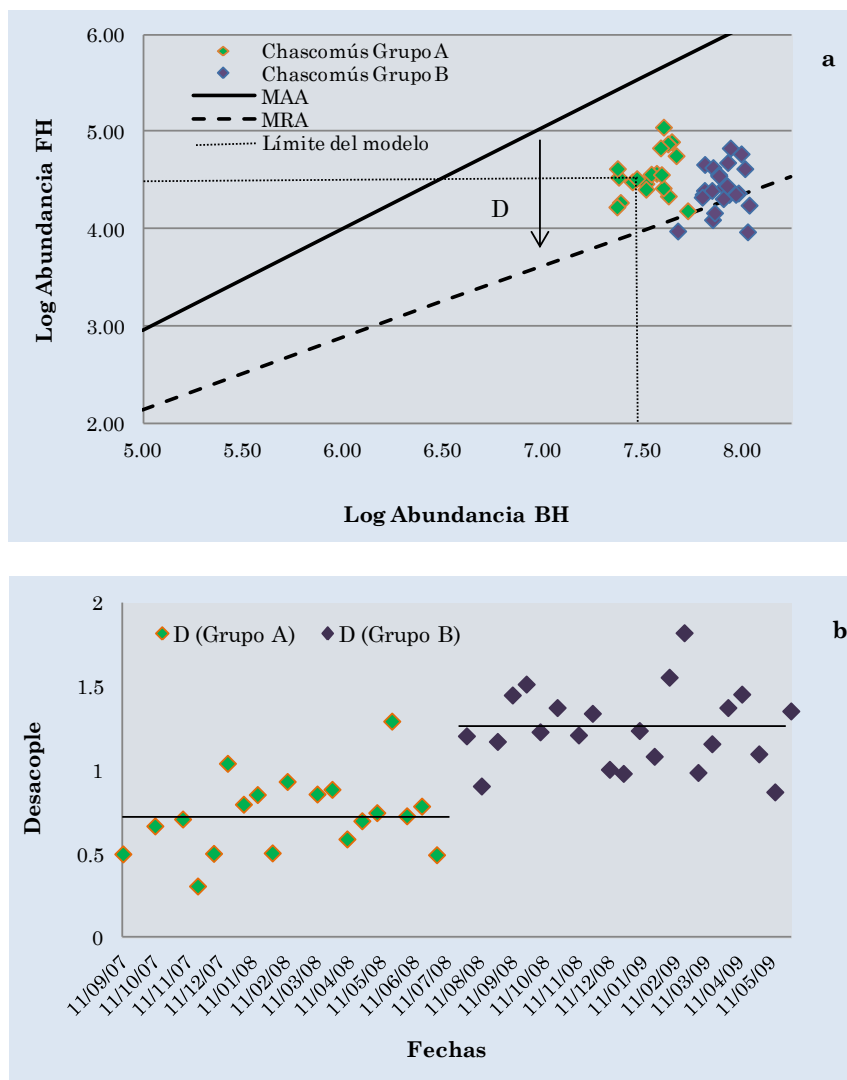


Figura 13.5: a- abundancia de BH y FH de la Laguna de Chascomús analizada dentro del modelo propuesto por Gasol (1994), durante los dos años de estudio. Se observa que los puntos se ubican por encima y alrededor de la línea MRA; sin embargo, la mayoría está por fuera de los límites propuestos por el autor. b- Desacople (D) (Grupo A: desde septiembre de 2007 hasta julio de 2008. Grupo B: desde julio 2008 hasta el final del estudio. MAA: máximo attainable abundance. MRA: mean realized abundance. D: distancia entre la línea MAA y la abundancia observada de FH).

Por último, se estimaron las tasas de Producción Bacteriana (PB) y Depredación de Flagelados Heterótrofos (D_{FH}) en la laguna de Chascomús. Durante el período estudiado, la PB estimada varió desde 130 $\mu\text{C/Ld}$ en julio de 2008 hasta 1526 $\mu\text{C/Ld}$ en febrero de 2009; mientras que D_{FH} osciló entre 1373 $\mu\text{C/Ld}$ en

noviembre de 2007 hasta $65 \mu\text{C/Ld}$ en agosto de 2008 (Figura 14.5). Ambas tasas (PB y D_{FH}) permanecieron bajas durante períodos de bajas temperaturas (abril a septiembre de 2008); y aumentaron durante las estaciones de crecimiento: primavera-verano. Durante la primera parte del estudio (Grupo A según los datos en el modelo de Gasol), la PB y la D_{FH} se encontraron más acopladas y ambas tasas alcanzaron su máximo valor en el verano. Sin embargo, la tasa de PB aumentó rápidamente a partir de la primavera de 2008, mientras que la tasa de D_{FH} permaneció más baja; y por lo tanto, las interacciones depredador-presa se desacoplaron.

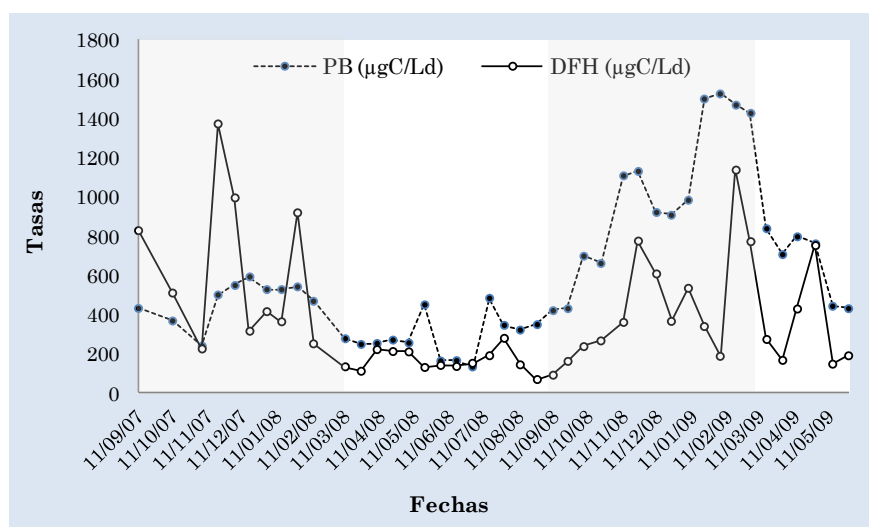


Figura 14.5: estimación de la Producción Bacteriana (PB) y la Depredación de Flagelados Heterótrofos (D_{FH}) durante los dos años de estudio en la Laguna de Chascomús, utilizando las ecuaciones de White *et al.* (1991) y Vaqué *et al.* (1994), respectivamente (las barras grises indican las estaciones de crecimiento: primavera-verano).

DISCUSIÓN

Primera Parte: estudio quincenal

Relación entre los factores abióticos y el picoplancton

La laguna de Chascomús es un cuerpo de agua altamente productivo (Torremorell *et al.*, 2009; Diovisalvi *et al.*, 2010). Las concentraciones de nutrientes, seston y clorofila *a* (Chl-*a*) medidas en el presente trabajo estuvieron dentro del rango de las observaciones previas (Lagomarsino *et al.*, 2011; Torremorell *et al.*, 2007, 2009), y confirman la condición hipertrófica de la laguna. El estado trófico de las lagunas pampeanas se encuentra influenciado tanto por la fertilidad del suelo como por las condiciones hidrometeorológicas (Sosnovsky & Quirós, 2006); y, el clima de la región alterna entre períodos relativamente largos de sequía e inundación. Este cambio pudo observarse durante los dos años analizados ya que se registró un descenso del nivel hidrométrico de la columna de agua a partir de octubre de 2008. Durante la estación de sequía se observó una mayor concentración de nutrientes y un incremento de individuos por unidad de volumen de las bacterias y los rotíferos, principalmente. Este resultado concuerda con otros trabajos en la región pampeana donde se observó que durante la época de sequía, tanto los nutrientes como la biomasa algal y la conductividad se incrementaron; y este efecto podría causar un cambio en la estructura trófica de la comunidad (Izaguirre & Vinocur, 1994; Quirós *et al.*, 2002; Quirós *et al.*, 2006).

Además de los pequeños incrementos observados en la biomasa fitoplanctónica (medida como concentración de Chl-*a*), la concentración de seston y la turbidez nefelométrica, durante la segunda estación de crecimiento (cuando la profundidad media de la laguna fue menor); también pudimos observar que éstos siguieron un patrón estacional. Los mayores registros se observaron en la primavera-verano; y, los menores, en la estación fría. Torremorell y colaboradores (Torremorell *et al.*, 2009), demostraron que en la laguna de Chascomús esos

patrones se deben principalmente al patrón estacional de la intensidad de luz incidente sobre el cuerpo de agua, el cual afecta a las comunidades microbianas (Llames *et al.*, 2009).

Es sabido que la densidad de los diferentes componentes de la red trófica microbiana se incrementa con el estado trófico del cuerpo de agua (Berninger *et al.*, 1991; Weisse, 1993). Una de las características más sobresalientes del picoplancton de la laguna de Chascomús es que su abundancia es extremadamente alta. En particular, las concentraciones de BH (hasta $1,1 \times 10^8$ ind/mL) son más elevadas que las observadas en otros cuerpos de agua hipertróficos alrededor del mundo. Sommaruga (1995), en el lago hipertrófico Rodó de Uruguay, y Jürgens & Jeppesen (2000) en el lago Søbygård en Dinamarca, encontraron valores similares; sin embargo, la densidad de BH en la laguna de Chascomús es uno de los valores más altos reportados en la literatura en ambientes pelágicos ($3,6 \times 10^8$ ind/mL, en un lago salino alcalino; Kilham, 1981). Las mayores abundancias de BH se registraron durante la segunda estación de crecimiento, cuando la profundidad de la laguna fue menor. Las correlaciones positivas de la densidad de BH con la biomasa fitoplanctónica, sugieren que la abundancia de las BH sigue un patrón estacional influenciado por el crecimiento fitoplanctónico (Azam *et al.*, 1983), el cual depende de la intensidad de luz incidente (Torremorell *et al.*, 2009). Además, las correlaciones observadas entre la densidad de BH con las concentraciones de COD y de PT también sugieren que éstas dependen de éstos parámetros para su crecimiento.

Por otro lado, la abundancia de picoplancton autotrófico (Pcy + Peuk) también está dentro de los más altos valores registrados en ambientes acuáticos (máximo: $2,7 \times 10^7$ ind/mL), y dentro del rango predicho por Callieri (2007) para ambientes hipertróficos ($>10^6$ ind/mL). Según Allende y colaboradores (Allende *et al.*, 2009), en esta laguna dominan las Pcy ricas en ficocianina, concordando además con otros trabajos en donde encontraron una dominancia de este tipo de células en ambientes eutróficos e hipertróficos (Vörös *et al.*, 1998; Stomp *et al.*, 2007). Debido a

una mayor concentración de partículas en suspensión y de materia orgánica en los lagos con alta concentración de Chl-*a* (>50 µg/L), la penetración de la luz en el cuerpo de agua disminuye; y por lo tanto se produce un cambio en la penetración máxima de ésta, de luz azul-verdosa a luz roja (cerca de los 620 nm) (Vörös *et al.*, 1998). En estas condiciones predominan la picocianobacterias ricas en ficocianina que son capaces de captar esas longitudes de onda. Por otra parte, la abundancia de Peuk, en general, es un orden de magnitud menor que la abundancia de Pcy (Burns & Stockner, 1991). En esta laguna y en las lagunas someras de la región pampeana (Allende *et al.*, 2009), sin embargo, se observó que la abundancia y biomasa de Peuk es mucho menor que las de las Pcy. No obstante, las mismas siguieron un patrón estacional observándose un pico en el verano, tal como lo sugirieron Callieri & Stockner (2002).

Otras dos características distintivas del picoplancton en este cuerpo de agua son la proporción relativa de dos de sus componentes (Pcy:BH) y la ausencia de estacionalidad registrada para las Pcy. En términos de biomasa, la relación Pcy:BH es muy alta (mínimo: 35 %, promedio: 53 %) y la abundancia de Pcy nunca fue menor que $3,2 \times 10^6$ ind/mL. Composiciones relativas de picoplancton y patrones de abundancia de Pcy similares se encontraron en algunos lagos tropicales (Sarmiento *et al.*, 2008; Stenuite *et al.*, 2009). En la mayoría de los lagos templados, la abundancia de Pcy permanece baja durante la mayor parte del año, excepto por uno o dos máximos (primavera/otoño) (Callieri, 2010). En esta laguna, la densidad de Pcy permaneció muy alta durante todo el estudio, registrándose las máximas abundancias durante la segunda estación de crecimiento (primavera-verano 2008-2009). La similitud entre la laguna Chascomús (templada) y los lagos tropicales no tiene una explicación obvia. Sugerimos sin embargo, que éstas podrían estar relacionadas con el hecho de que el clima lumínico en las zonas tropicales (Sarmiento, 2012), así como en los lagos polimícticos hipertróficos, tales como la Laguna de Chascomús (Pérez *et al.*, 2011), es menos variable que en los lagos templados profundos y estratificados.

Cascadas tróficas y teoría de estados alternativos

El invierno de 2007 fue particularmente frío para la laguna de Chascomús. Aunque la temperatura mínima fue similar para ambos años, el período de baja temperatura se prolongó durante mucho tiempo (alrededor de un mes). Si bien este estudio no presenta las abundancias de la comunidad de peces, nuestros colegas del Laboratorio de Ecología y Producción Pesquera (IIB-INTECH) realizaron un inventario de la cantidad de peces que se observaron muertos sobre la costa de la laguna. En un solo día registraron 17.000 peces muertos, principalmente planctívoros y micrófagos (Solimano, com. pers). Las bajas temperaturas afectaron a las especies menos tolerantes como *Cyphocharax voga* y *Parapimelodus valenciennes*, conocidas por ser sensibles; sin embargo, no afectó a *Odontesthes bonariensis*, una especie menos abundante, pero tolerante al frío (Freyre, 1967; Cussac *et al.*, 2008).

Durante la primavera y verano siguientes a la mortandad de los peces, se encontró una abundancia inusualmente alta de pequeños cladóceros (*Moina* spp., *Bosmina* spp.) y baja abundancia de rotíferos (Figura 12.5). Esta atípica composición del zooplancton fue revertida en el verano siguiente, probablemente debido a un rápido crecimiento del pejerrey *O. bonariensis* (Solimano, com. pers) que es principalmente zooplanctívoro. Cuando se realizaron experimentos en mesocosmos con agua de laguna de Chascomús, se observó que al excluir a los peces, los pequeños cladóceros se incrementaron (Llames *et al.*, 2009), confirmando la importancia de la depredación de los peces como fuerza estructuradora de la comunidad zooplanctónica de la laguna.

Al analizar los dos veranos consecutivos, se pueden distinguir dos períodos que difieren marcadamente en la composición del zooplancton: el 2008 dominado por pequeños cladóceros y copépodos, y el 2009 dominado por rotíferos y copépodos.

Durante la primera estación de crecimiento (primavera-verano 2007-2008), la abundancia de FH alcanzó valores de $1,4 \times 10^5$ ind/mL (Figura 9.5), incluso más altos que los observados en el lago hipertrófico Rodó (Sommaruga, 1995), y de los

más altos reportados para ambientes pelágicos ($>10^5$ ind/mL) (Sanders *et al.*, 1992). De la misma manera, la biomasa de FH fue mayor durante este período, con valores medios similares a los observados por Auer y Arndt (2001) para cuerpos de agua hipertróficos y máximos mucho mayores que los reportados por Sommaruga (1995). Auer y Arndt (2001) observaron además que en los cuerpos de agua hipertróficos de Europa dominan los FH >10 μm , principalmente en primavera. Sin embargo, en la Laguna de Chascomús, prevalecen los individuos más chicos, y no se encontraron diferencias significativas entre estaciones. En términos de abundancia, la mayoría de los flagelados encontrados estuvieron dentro del rango 2-10 μm , donde se encuentran los principales bacterívoros (Sherr & Sherr, 2002). Éstos, podrían depredar tanto BH como Pcy (Šimek *et al.*, 1997; Wieltching *et al.*, 2001); sin embargo, sólo unos pocos estudios han analizado simultáneamente las tasas de depredación en ambos tipos de presas (*e.g.* Šimek *et al.*, 1997; Sakka *et al.*, 2000; Tarbe *et al.*, 2011; Izaguirre *et al.*, 2012). Todos estos estudios reportaron mayores tasas de depredación sobre Pcy que sobre BH. Si bien en este trabajo no se realizaron estudios de depredación; sí se pudo observar una gran cantidad de formas consideradas resistentes a la depredación como las bacterias filamentosas y las Pcy agregadas (Figura 8.5). Como vimos en el capítulo anterior, los organismos picoplanctónicos pueden presentar varias características fenotípicas que pueden ser interpretadas como una adaptación para escapar a la depredación ejercida principalmente por los protistas heterótrofos (Pernthaler, 2005). Los filamentos y agregados de BH son comunes en los lagos hipertróficos (Sommaruga, 1995; Jürgens & Jeppesen, 2000). En la laguna de Chascomús, los filamentos de BH representaron una alta proporción de la biomasa de BH (>20 %). Sin embargo, no se encontraron relaciones significativas entre la abundancia de FH y la abundancia y biomasa de bacterias filamentosas (BF), ni con su proporción respecto al total de bacterias. Algunas especies bacterianas en cuerpos de agua dulce presentan permanentemente un morfotipo filamentoso; y algunos estudios han demostrado que la formación de bacterias filamentosas está regulada por la tasa de crecimiento

y es independiente de la presencia del depredador (Hahn *et al.*, 1999); con lo cual en este cuerpo de agua, si bien el origen de los filamentos de bacterias es incierto, probablemente no sea debido a un efecto depredación; o los FH no ejercerían una fuerte presión de depredación sobre las BH. Por otra parte, la presencia de agregados de Pcy también ha sido reportado en varios cuerpos de agua dulce (Callieri, 2007). Es posible que esos agregados puedan representar desprendimientos de colonias más grandes (*i.e.* *Aphanocapsa* sp.). Sin embargo, también existen evidencias que sugieren que éstos puedan provenir de la agregación de Pcy unicelulares (Passoni & Callieri, 2001; Jezberová & Komárková, 2007). En nuestro estudio, una mayor proporción de Pcy agregadas (Pcy-ag) fue observada durante el período en donde la abundancia de FH y la relación FH:presa alcanzó los máximos valores; con lo cual, teniendo en cuenta estos resultados, sugerimos que la agregación de Pcy son producto de una alta presión de depredación ejercida por los FH.

Durante la segunda estación de crecimiento (primavera-verano 2008-2009), la abundancia de rotíferos se incrementó y las abundancias de FH y Pcy-ag disminuyeron. Los rotíferos planctónicos son conocidos por ser microfiltradores no selectivos sobre partículas en un rango de 0,5 a 20 μm (Pourriot, 1977; Arndt, 1993). Otros estudios también revelaron que los rotíferos pueden ser responsables de la alta mortalidad de FH (Arndt, 1993; Pernthaler *et al.*, 1996). Los resultados presentados hasta aquí son coincidentes con los datos de literatura y podrían indicar que los rotíferos podrían depredar efectivamente sobre los FH, manteniendo su abundancia baja.

Por otro lado, los rotíferos también pueden depredar sobre los ciliados (Arndt, 1993); sin embargo, aquí no se encontraron correlaciones significativas entre estas dos comunidades. Sommaruga (1995) y Jürgens y colaboradores (Jürgens *et al.*, 1999a) sugirieron que los rotíferos ejercen sólo un control “top-down” débil sobre los ciliados más pequeños, y que por lo tanto, en ambientes eutróficos, los ciliados y los rotíferos pueden coexistir en grandes cantidades.

Con respecto a la abundancia y dinámica de los ciliados, se observó que durante los dos años de estudio, la densidad promedio también fue más alta que la reportada por la literatura (Beaver & Crisman, 1989; Sommaruga, 1995; Jürgens *et al.*, 1999a); y, aproximadamente la mitad de ellos son menores a 30 μm , como es de esperar para ambientes eutróficos (Beaver & Crisman (1989). Los ciliados más grandes se registraron durante las estaciones de crecimiento, indicando que posiblemente la temperatura pueda ser importante para su desarrollo. Sin embargo, no se detectaron correlaciones significativas entre la abundancia y biomasa de ciliados con ningún parámetro biótico o abiótico. Probablemente, esto se deba a que la trama trófica en este cuerpo de agua sea muy compleja, con lo cual los patrones de regulación de las comunidades sean más difíciles de detectar.

Patrones de abundancias de FH y BH

Tanto las abundancias de BH como FH excedieron los rangos para los que Gasol (1994) validó su modelo explicativo del tipo de control sobre los FH, y pudieron distinguirse dos grupos de puntos. El primero de ellos (Grupo **A**), correspondiente a las abundancias registradas hasta el 16 de julio de 2008, presenta un menor grado de desacople (D) que las abundancias observadas desde esa fecha hasta el final del estudio (mayo de 2009) (Grupo **B**). Para tratar de profundizar en esta interpretación, se estimó la producción bacteriana (PB) y la depredación por FH (D_{FH}) usando modelos empíricos (White *et al.*, 1991; Vaqué *et al.*, 1994, respectivamente), encontrándose que, por un lado, ambas tasas disminuyen en épocas de bajas temperaturas; y, por el otro, que la PB y la D_{FH} en el primer verano (dentro del Grupo **A**) estuvieron más o menos balanceadas y, en el segundo verano (dentro del Grupo **B**), la tasa de PB excedió la tasa de depredación.

Este cambio podría haber sido causado por dos posibles factores que modificaron la estructura de estas dos comunidades:

- i*)- el recurso alimento para los FH, y
- ii*)- la abundancia y composición de sus depredadores.

Como ya mencionamos, la relación Pcy:BH en esta laguna fue muy alta, particularmente cuando lo calculamos en término de biomasa, sugiriendo que las Pcy podrían ser una importante fuente de alimento para los FH. Si aumenta la importancia relativa de las Pcy, podría aumentar el grado de desacople entre BH y FH. Sin embargo, no se encontraron correlaciones significativas entre la abundancia de Pcy y FH, sugiriendo que ésta no sería la causa más probable del grado de desacople entre BH y FH. Además, de acuerdo al modelo de Gasol aplicado en la Laguna de Chascomús, los cambios en la abundancia y la composición de los depredadores de FH, podrían ser aún más importantes que el efecto “recurso”, ya que la elevada abundancia de rotíferos registrada durante la segunda estación de crecimiento, podría causar una gran disminución de FH, la cual afectaría en mayor grado el acople entre los FH y las BH.

Como vimos en el capítulo anterior, dos revisiones discuten cómo afecta la diferente composición del zooplancton en la estructura de la cadena trófica microbiana (Jürgens & Matz, 2002; Sommer & Sommer 2006). Estos trabajos se enfocan principalmente en dos tipos contrastantes de comunidad zooplanctónica: una dominada por *Daphnia* spp., y otra dominada por copépodos. Según estos trabajos, una comunidad dominada por *Daphnia* spp. produce un mayor control “top-down” sobre los FH, generando un alto grado de desacople entre BH y FH (Gasol *et al.*, 1995). Por el contrario, si el cuerpo de agua está dominado por copépodos ciclopoideos éstos no ejercerían una alta presión de depredación sobre los FH, quienes se convertirían en los principales depredadores de las bacterias, aumentando el grado de acople entre BH-FH. En consecuencia, las bacterias podrían generar estructuras resistentes a la depredación, para compensar la tasa de mortalidad, como pueden ser las bacterias filamentosas o agregados celulares (Jürgens & Matz 2002; Sommer & Sommer 2006). Estos trabajos, sin embargo, no analizan el potencial control “top-down” sobre FH de una comunidad dominada por pequeños cladóceros como por ejemplo *Bosmina* spp. o *Moina* spp. Algunas evidencias de laboratorio y estudios de campo (Köthe & Benndorf, 1994; Jürgens &

Stolpe, 1995; Zölner *et al.*, 2003), indican una mayor tasa de filtración efectiva de *Daphnia* spp. comparada con pequeños dáfnidos (ej. Bosminidos), lo que sugiere que estos últimos no ejercerían una fuerte presión de depredación sobre los FH. En general, tanto *Daphnia* como copépodos son más representativos en los lagos templados y estratificados (Gasol *et al.*, 1995); mientras que los rotíferos, frecuentemente dominan en los cuerpos de aguas someros eutróficos y polimícticos (Sommaruga, 1995; Jürgens & Jeppesen, 2000), y parecerían tener un efecto intermedio entre *Daphnia* y copépodos (Gasol *et al.*, 1995).

Los resultados encontrados en este trabajo indicarían que el mayor grado de acople (menor D) entre BH y FH observado entre el Grupo **A**, puede ser debido al débil control “top-down” ejercido por la comunidad dominada por pequeños cladóceros. Mientras que en el Grupo **B** se observó un grado de acople más débil, probablemente debido a la gran abundancia de rotíferos. A partir de los resultados, se puede inferir que una comunidad de depredadores dominada por grandes cantidades de rotíferos podría ser muy efectiva en controlar las poblaciones de FH. Los datos publicados de las tasa de clareado de rotíferos sobre FH varían desde 0,38 hasta 1,23 ind/mLd (Dolan & Gallegos 1991; Sanders *et al.*, 1994, Jürgens *et al.*, 1996). Nosotros utilizamos el menor valor para estimar la proporción de FH consumida por los rotíferos. Durante la primera estación de crecimiento, la abundancia de rotíferos promedio fue de 350 ind/L, la cual podría consumir alrededor del 10-33 % del total de la biomasa de FH por día; mientras que durante la segunda, los rotíferos excedieron los 2000 ind/L, y teóricamente podrían depredar más del 100 % de la biomasa de los FH. Dolan y Gallegos (1991) observaron una relación predador-presa entre FH y rotíferos similar en el estuario del río Rhone en Francia, donde los rotíferos alcanzaban densidades comparables a este estudio (1000-5000 ind/L).

La evidencia presentada en este estudio sugiere que las relaciones entre las abundancias de FH y sus posibles presas se encuentran afectadas por la

composición del zooplancton, el cual se ve influenciado por la abundancia de los peces planctívoros.

Finalmente, a modo de resumen general, se diagramó las posibles y más representativas interacciones discutidas previamente entre las comunidades planctónicas durante estos dos años de estudio consecutivos en la laguna de Chascomús (Figura 15.5).

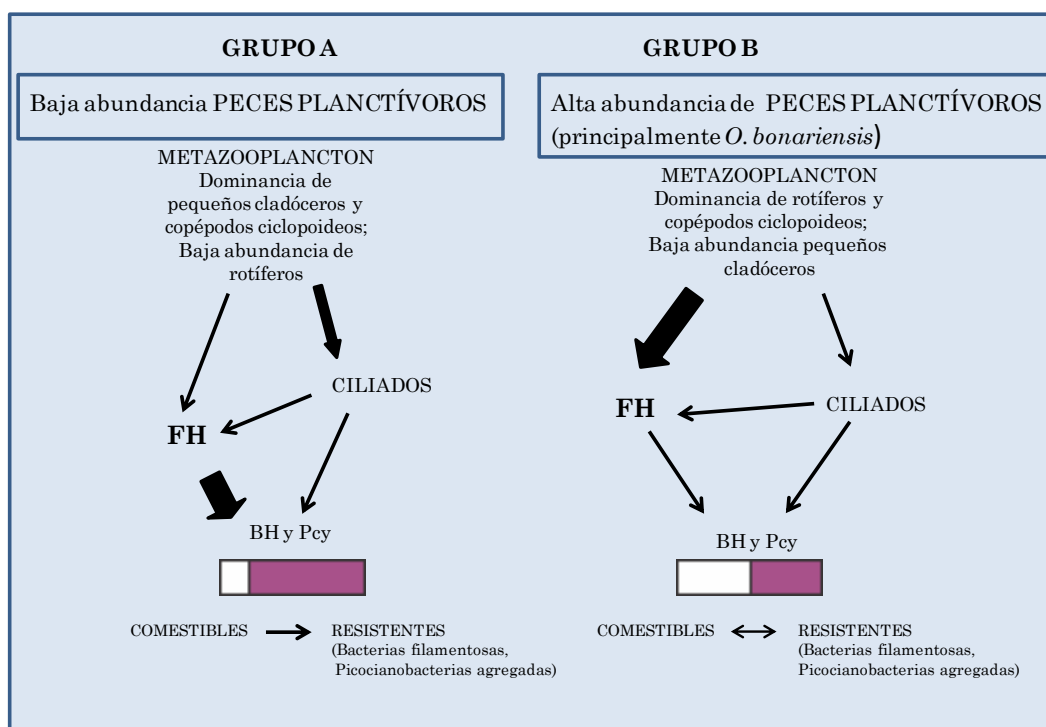


Figura 15.5: esquema simplificado que demuestra las posibles interacciones tróficas entre los componentes del bucle microbiano de la laguna de Chascomús durante los dos años consecutivos de estudio. Estas comunidades se ven afectadas por la abundancia de peces planctívoros, quienes modifican la estructura de la comunidad del metazooplancton; y, en última instancia, la estructura de la cadena trófica microbiana (GRUPO A: primera estación de crecimiento primavera-verano 2007-2008 con baja abundancia de peces planctívoros; GRUPO B: segunda estación de crecimiento primavera-verano 2008-2009 con aumento en las densidades del pejerrey *O. bonaerensis*). (El tamaño de las flechas es sólo orientativo, y un mayor grosor indica una mayor presión de depredación hacia esa comunidad. La proporción de picoplancton (comestibles y resistentes) es a título demostrativo y también indican qué estructura de comunidad prevalece según lo discutido previamente).

RESULTADOS

Segunda parte: estudio intensivo

Parámetros físico-químicos

En la tabla 4.5 se resumen los valores de los parámetros físico-químicos registrados desde el 12 al 26 de febrero de 2008 en los tres horarios de muestreo.

Tabla 4.5: valores promedios, desvío estándar (DE) y rangos (Máximos y Mínimos) de los principales parámetros físico-químicos medidos en la laguna de Chascomús durante el período de estudio (12 al 26 de febrero de 2008).

Parámetros físico-químicos	Promedio	DE	Máximo	Mínimo
Temperatura (°C)	24,8	1,8	29,0	22,0
pH	9,0	0,1	9,2	8,3
Conductividad (mS/cm)	2,4	0,1	2,9	2,2
Oxígeno Disuelto (mg/L)	9,7	2,0	18,0	7,0
Profundidad del Disco de Secchi (cm)	11,3	1,7	16,0	8,0
Profundidad media (m)	1,67	0,0	1,69	1,63
Turbidez (NTU)	176,1	59,0	402,0	108,0
Nitrógeno Total (µg/L)	2694,2	874	5604,7	1574,3
Fósforo Total (µg/L)	629,1	165,9	1105,0	404,0
Clorofila <i>a</i> fitoplanctónica (µg/L)	309,1	71,8	470,3	166,9
Materia Orgánica (mg/L)	65,0	11,0	92,0	48,0
Seston (mg/L)	197,6	63,2	456,0	127,0

La temperatura del agua, la concentración de OD y el pH no presentaron variaciones importantes a lo largo de los 15 días; sin embargo sí se registraron fluctuaciones diarias, con registros máximos que fueron alcanzados a las 14 hs., y con los valores medidos a las 8 hs. significativamente menores que los otros dos horarios de muestreo (ANOVA T_{agua} , O₂, pH; $p < 0,001$).

Por otro lado, la profundidad de la laguna se incrementó desde 1,63 m. hasta 1,69 m. entre los días 15 y 16 de febrero, para luego permanecer relativamente constante en ese valor hasta finalizar el estudio. La conductividad permaneció estable a lo largo del período, presentando valores promedios de 2,4 mS/cm. La

profundidad del disco de Secchi registró una media de 11,3 cm. revelando una baja transparencia en la laguna; sin embargo, hacia finales del muestreo, se observaron valores de 16 cm. (Figura 16.5). La profundidad del disco de Secchi se correlacionó negativamente con la concentración de seston y la turbidez nefelométrica ($r=-0,62$, $r=-0,57$; $p<0,05$; respectivamente). A su vez, la turbidez tendió a disminuir hacia finales del estudio, correlacionándose positivamente con la concentración de seston y de MO del seston ($r=0,86$, $r=0,70$; $p<0,001$; respectivamente).

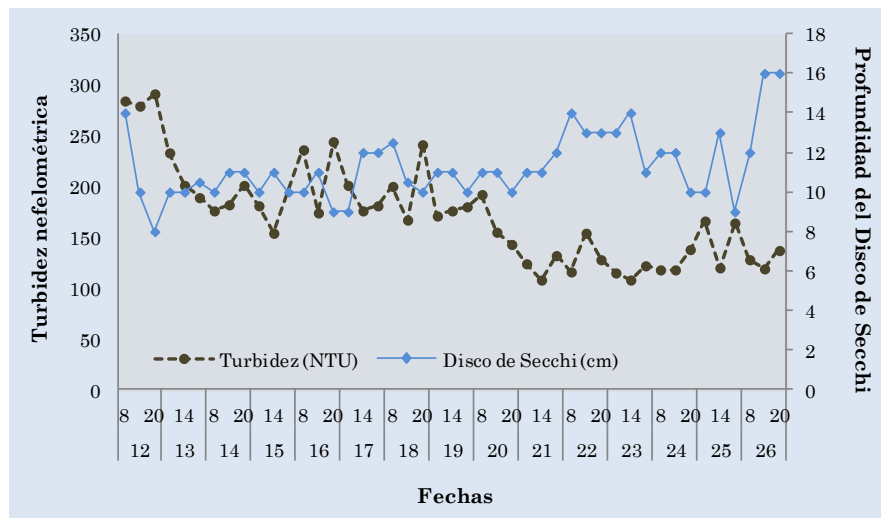


Figura 16.5: variación temporal de la turbidez nefelométrica (NTU) y la profundidad del Disco de Secchi, en la laguna de Chascomús, durante el período de estudio (12 al 26 de febrero), en los diferentes horarios del día (8, 14, 20 hs.).

Parámetros biológicos

En la tabla 5.5 se resumen los valores de abundancia de las comunidades biológicas estimadas desde el 12 al 26 de febrero de 2008 en los tres horarios de muestreo.

Tabla 5.5: valores promedios, desvío estándar (DE) y rangos (Máximos y Mínimos) de la comunidad planctónica observadas en la laguna de Chascomús durante el período de estudio (12 al 26 de febrero de 2008) (BHU: bacterias heterótrofas unicelulares, BF: bacterias filamentosas, Pcy-1: picocianobacterias unicelulares, Pcy-2: picocianobacterias en división, Pcy-ag: picocianobacterias agregadas, Cya-fil: cianobacterias filamentosas, Peuk: piceucariotas, FH: flagelados heterótrofos totales, fil:filamento, col:colonia).

Abundancia (ind/mL)	Promedio	DE	Máximo	Mínimo
BHU	$4,7 \times 10^7$	$2,7 \times 10^7$	$1,6 \times 10^8$	$1,4 \times 10^7$
BF (fil/mL)	$1,5 \times 10^6$	$2,8 \times 10^5$	$2,3 \times 10^6$	$9,8 \times 10^5$
Pcy-1	$5,9 \times 10^6$	$1,5 \times 10^6$	$9,1 \times 10^6$	$3,2 \times 10^6$
Pcy-2	$2,5 \times 10^6$	$7,4 \times 10^5$	$4,9 \times 10^6$	$9,4 \times 10^5$
Pcy-ag (col/mL)	$7,6 \times 10^5$	$1,6 \times 10^5$	$1,1 \times 10^6$	$4,4 \times 10^5$
Cya-fil (fil/mL)	$1,0 \times 10^5$	$6,7 \times 10^4$	$2,5 \times 10^5$	0,0
Peuk	$3,2 \times 10^5$	$8,2 \times 10^4$	$5,5 \times 10^5$	$1,7 \times 10^5$
FH total	$3,1 \times 10^4$	$1,3 \times 10^4$	$7,2 \times 10^4$	$1,1 \times 10^4$
FH < 2 µm	$2,9 \times 10^3$	$2,4 \times 10^3$	$1,3 \times 10^4$	0,0
FH 2-5 µm	$2,0 \times 10^4$	$8,0 \times 10^3$	$4,3 \times 10^4$	$7,7 \times 10^3$
FH 5-10 µm	$7,3 \times 10^3$	$4,3 \times 10^3$	$2,1 \times 10^4$	0,0
FH > 10 µm	$1,1 \times 10^3$	$1,3 \times 10^3$	$4,4 \times 10^3$	0,0
Ciliados totales	104,6	84,6	280,1	0,0
Ciliados < 10 µm	24,9	30,6	112,0	0,0
Ciliados 10-20 µm	52,9	54,2	224,1	0,0
Ciliados > 20 µm	26,8	37,8	168,2	0,0

Las abundancias de picoplancton fueron similares a las registradas durante la primer parte de este estudio. Las bacterias heterótrofas unicelulares (BHU) presentaron valores muy elevados (Tabla 5.5), con un promedio de $4,7 \times 10^7$ ind/mL, observándose las máximas densidades ($>1 \times 10^8$ ind/mL) los días 14, 17 y 19 de febrero a las 14 hs. (Figura 17.5 a). Por otra parte, las bacterias filamentosas (BF) también fueron abundantes (promedio de $1,5 \times 10^6$ fil/mL), y más constantes a lo largo del estudio (datos no mostrados). Para ninguno de los dos componentes del

bacterioplancton (BHU y BF) se hallaron diferencias significativas entre las abundancias diarias ni entre días (ANOVAs BHU: $H=16,412$; $BF=F=1,747$; $p>0,05$).

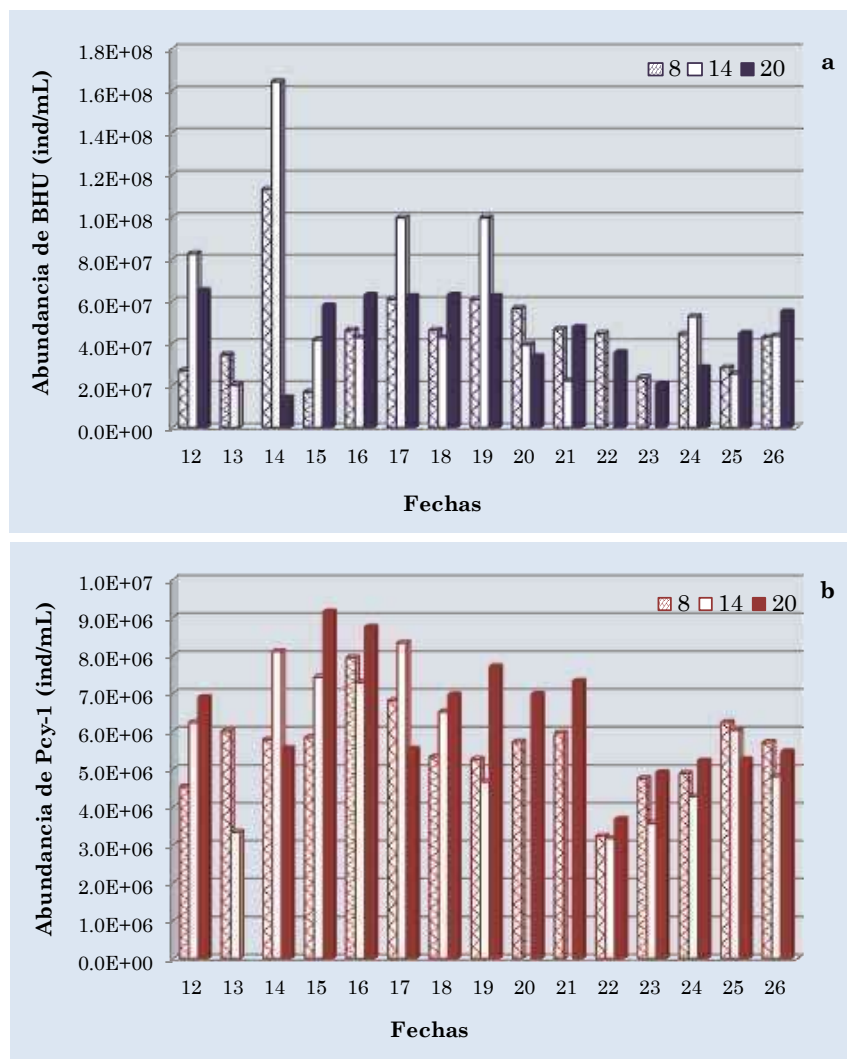


Figura 17.5: a- variación temporal de la concentración de bacterias heterótrofas unicelulares (BHU ind/mL) y b- picocianobacterias unicelulares (Pcy-1 ind/mL) en la laguna de Chascomús, durante el período de estudio (12 al 26 de febrero), en los diferentes horarios del día (8, 14, 20 hs.).

Por otro lado, la abundancia promedio de picocianobacterias unicelulares (Pcy-1) fue de $5,9 \times 10^6$ ind/mL (Tabla 5.5). Las máximas densidades se registraron el 15 y 16 de febrero a las 20 hs. ($9,1 \times 10^6$ ind/mL y $8,7 \times 10^6$ ind/mL; respectivamente) (Figura 17.5 b). Aquí se puede apreciar que las densidades de Pcy-1 disminuyeron el

día 22 de febrero y luego tendieron a recuperarse hacia el final del estudio. El análisis de la varianza, si bien no registró diferencias significativas entre las horas del día, sí lo hizo entre algunas fechas (ANOVA fechas: 19 vs. 12, 13 y 14 feb.; 21 vs. 12 y 13 feb.; $F=4,155$; $p<0,001$). Además, se encontró una correlación significativa entre la abundancia de Pcy-1 y la turbidez del cuerpo de agua ($r=0,45$; $p<0,05$).

La abundancia de Peuk no presentó grandes fluctuaciones a través del estudio, ni diferencias significativas (ANOVA, $p>0,05$) entre las abundancias de los distintos horarios del día ni entre fechas de muestreo, registrándose valores de un orden de magnitud menor que las Pcy (promedio: $3,2 \times 10^5$ ind/mL) (Tabla 5.5).

Por otra parte, se estimó que en esta parte del estudio, aproximadamente el 35 % de la biomasa de las bacterias está compuesta por filamentos (Figura 18.5 a).

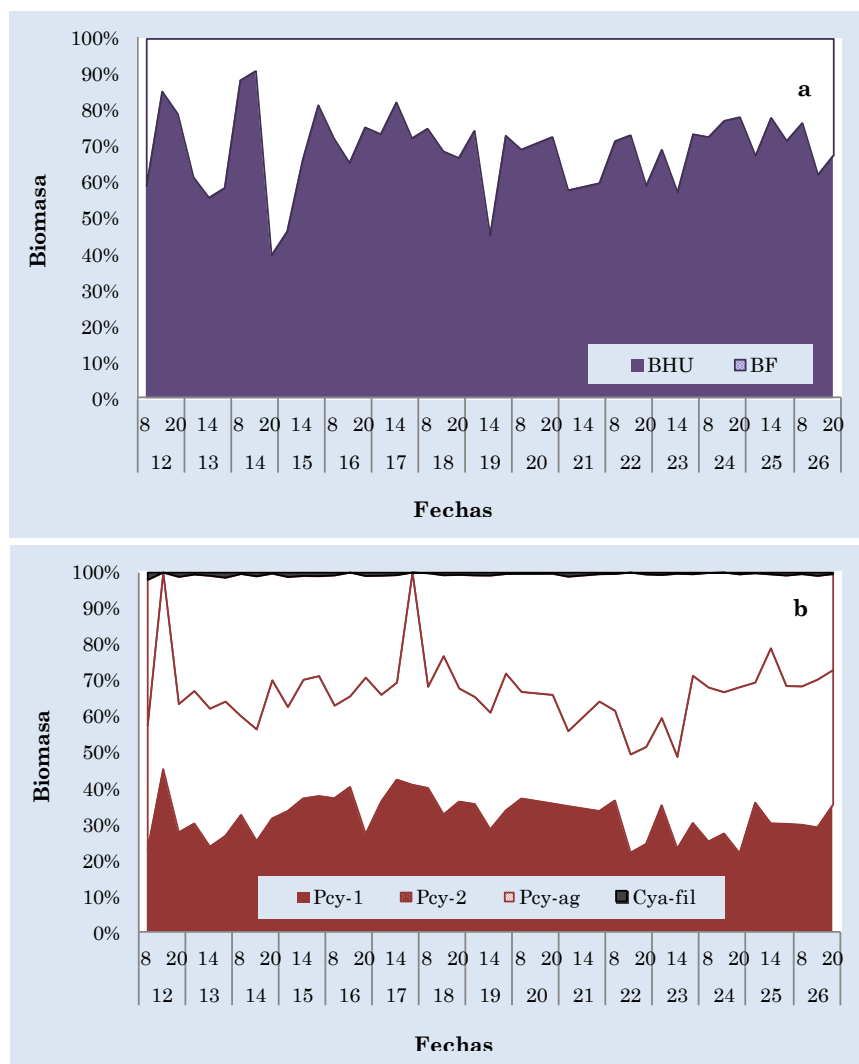


Figura 18.5: **a-** contribución relativa de las bacterias heterótrofas unicelulares (BHU) y las bacterias filamentosas (BF) a la biomasa total de bacterias heterótrofas; **b-** contribución relativa de las picocianobacterias unicelulares (Pcy-1), Pcy en división (Pcy-2), agregados de picocianobacterias (Pcy-ag) y filamentos cortos de cianobacterias (Cya-fil) a la biomasa total de picocianobacterias durante el período de estudio (12 al 26 de febrero), en los diferentes horarios del día (8, 14, 20 hs.).

Por su parte, las Pcy unicelulares (Pcy-1) junto con las Pcy en división (Pcy-2) representan en promedio el 66 % del total de la biomasa de picocianobacterias cuantificadas; y, las picocianobacterias agregadas (Pcy-ag) representan en promedio el 33 %; mientras que los filamentos cortos de cianobacterias fueron casi indetectables (Figura 18.5 b).

La abundancia y biomasa media de los flagelados heterótrofos totales fue de $3,1 \times 10^4$ ind/mL (Tabla 5.5) y de $309,9 \pm 169,3$ $\mu\text{gC/L}$, respectivamente; valores similares a los observados en la primer parte de este estudio. La densidad ($7,2 \times 10^4$ ind/mL) y biomasa ($880,2$ $\mu\text{gC/L}$) máximas se registraron el día 22 de febrero a las 8 hs. y a las 20 hs., respectivamente (Figura 19.5 a). No se han encontrado diferencias significativas entre la abundancia de FH totales y las horas del día ($\text{ANOVA}_{\text{horas}}$, $F=0,17$; $p>0,05$). Sin embargo, el análisis de la varianza mostró diferencias en las abundancias de FH totales y algunas fechas de muestreo ($\text{ANOVA}_{\text{fechas}}$: 21 vs. 13 y 16 feb; 22 vs. 13, 16 y 17 feb., $F=3,26$; $p<0,05$). Además, la abundancia de FH totales se correlacionó negativamente con la turbidez del cuerpo de agua ($r=-0,62$, $p<0,05$).

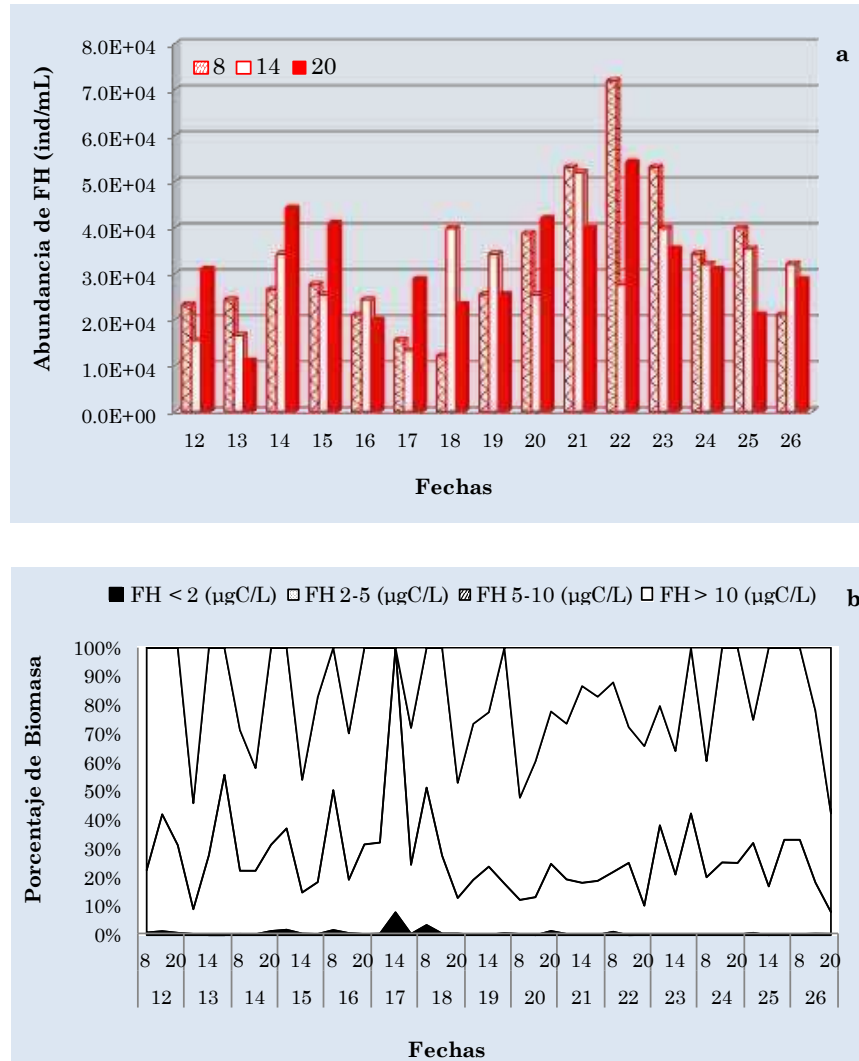


Figura 19.5: a- variación temporal de la abundancia flagelados heterótrofos (FH) totales y b- de la biomasa de cada fracción de tamaño, en la laguna de Chascomús, durante el período de estudio (12 al 26 de febrero), en los diferentes horarios del día (8, 14, 20 hs.).

El 64 % de la abundancia de los FH totales estuvo representado por individuos que se encuentran en un rango de tamaño de 2 a 5 μm (Figura 20.5 a). Sin embargo, en términos de biomasa, los individuos de 5 a 10 μm dominan la comunidad con un 55,3 %; mientras los individuos de 2 a 5 μm representan sólo un 26,5 % del total (Figura 19.5 b). En la figura 19.5 b se observa que el 17 de febrero la biomasa de los flagelados más pequeños (< 2 μm y 2-5 μm) presentaron un pico de máxima biomasa.

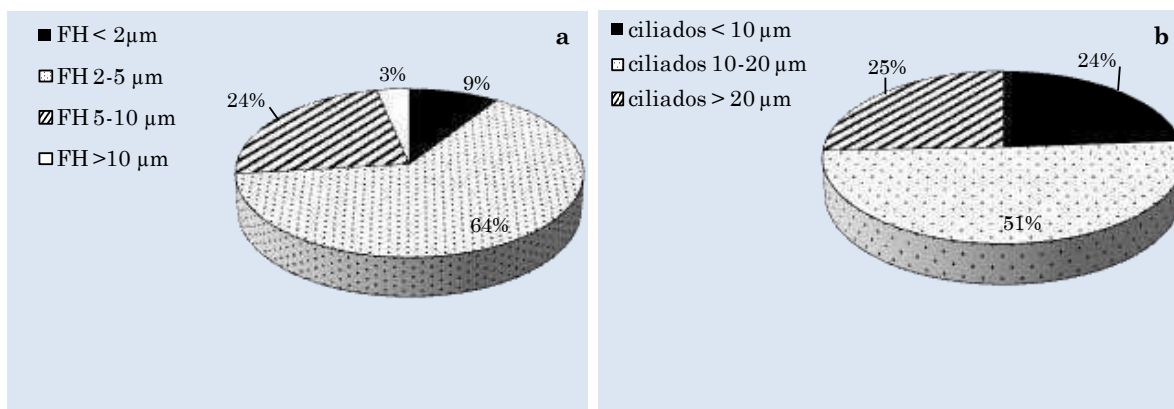


Figura 20.5: **a-** porcentaje de la abundancia de las distintas fracciones de tamaño de los flagelados heterótrofos (FH) y **b-** de los ciliados, en la laguna de Chascomús, durante el período de estudio (12 al 26 de febrero), en los diferentes horarios del día (8, 14, 20 hs).

Por el contrario, la abundancia de ciliados totales fue mucho menor a la observada en el muestreo anual de Chascomús de la primer parte de este estudio, con un promedio de 104,6 ind/mL (Tabla 5.5) y fluctuando mucho durante el muestreo, con valores indetectables hasta densidades máximas de 280 ind/mL (Figura 21.5 a). Además, no se hallaron diferencias en la abundancia entre ninguna de las fracciones de tamaño de ciliados, entre días ni horas de muestreo (ANOVAs: cili<10 μm: F=1,82; cili 10 a 20 μm: F=0,903; cili >20 μm: F=1,108; p>0,05). Los individuos más abundantes estuvieron dentro del rango de 10 a 20 μm representando el 51 % del total (Figura 20.5 b); mientras que los más chicos (<10 μm) y los más grandes (>20 μm), representaron valores similares con un 25 % y 24 % del total, respectivamente. La biomasa total de ciliados también fue baja, siendo su media de $12,2 \pm 10,4 \mu\text{gC/L}$. En la figura 21.5 b se observa la variación temporal de la biomasa de las distintas fracciones de tamaño de los ciliados. Los individuos de 10 a 20 μm representan en promedio un 58,5 % del total de la biomasa; mientras que los ciliados mayores a 20 μm representan un 32,3 % y los menores a 10 μm, sólo un 9,2 %. En ambas figuras (Figura 21.5 a y b) se puede observar que no hay un claro patrón temporal de abundancia ni de biomasa de ciliados.

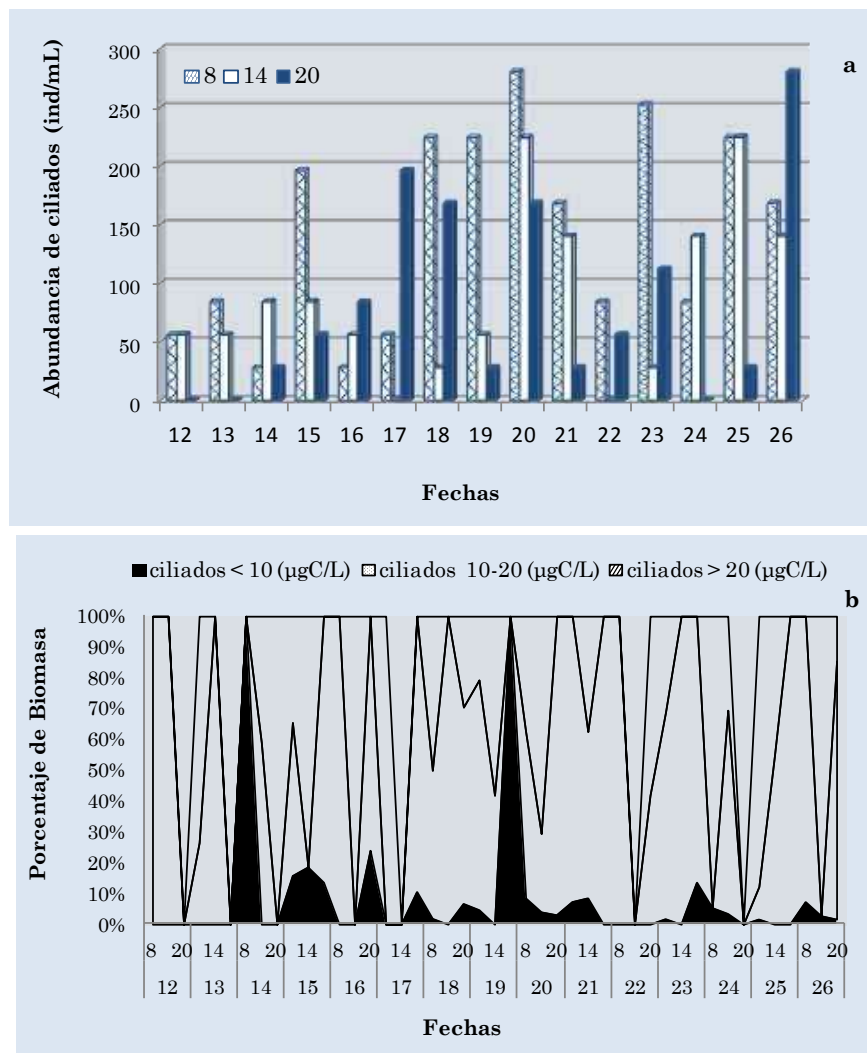


Figura 21.5: a- variación temporal de la abundancia de ciliados y b- de la biomasa de cada fracción de tamaño, en la laguna de Chascomús, durante el período de estudio (12 al 26 de febrero), en los diferentes horarios del día (8, 14, 20 hs.).

Interacción depredador-presa

Sabiendo que hubo una correlación débil, pero significativa ($r=-0,34$, $p<0,05$) entre las bacterias unicelulares heterótrofas (BHU) y los flagelados heterótrofos (FH) totales, se analizó dicha interacción tomando los valores de abundancia de cada día y horario, y trazando una media móvil (Figura 22.5 a). El mismo análisis se realizó con las posibles formas resistentes a la depredación, como podrían ser las bacterias filamentosas (BF) (Figura 22.5 b).

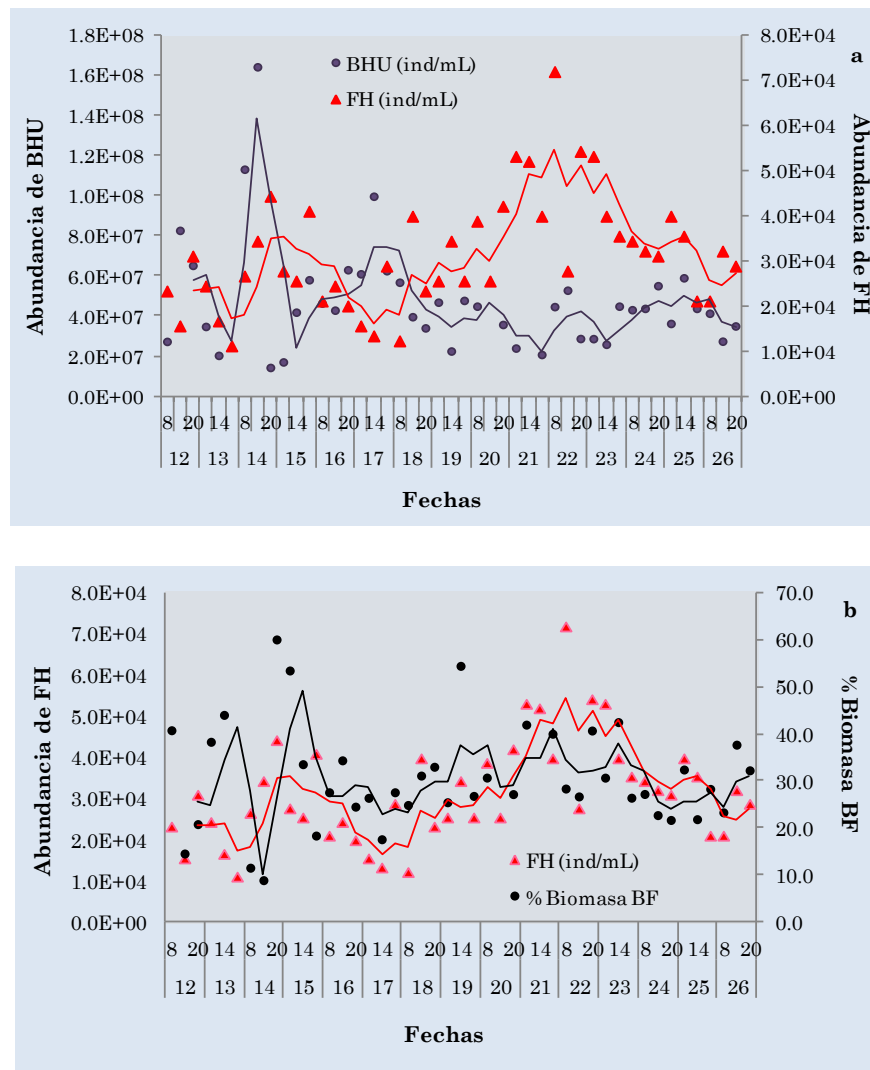


Figura 22.5: a- relación entre bacterias heterótrofas unicelulares (BHU, ind/mL) y flagelados heterótrofos totales (FH, ind/mL), y b- relación entre la abundancia de FH y la proporción de biomasa de bacterias filamentosas (BF) respecto al total; a lo largo del estudio (12 al 26 de febrero), en los diferentes horarios del día (8, 14, 20 hs.).

En ambas figuras (Figura 22.5 a y b) no se observa una evidencia clara de un tipo de relación depredador-presa entre bacterias y flagelados heterótrofos; sin embargo, a partir del 16 de febrero, el aumento en la abundancia de FH se refleja en la disminución de BHU (Figura 22.5 a); y viceversa. Asimismo, a partir de esa misma fecha, el porcentaje promedio de la biomasa de filamentos con respecto al

total de bacterias sigue el mismo patrón que la abundancia de FH totales (Figura 22.5 b), aumentando cuando éstos presentan densidades más elevadas. Las correlaciones significativas entre FH y BHU ($r=-0,6$, $p<0,0001$) y entre FH y el porcentaje de BF ($r=0,5$, $p<0,0001$) observadas a partir de esa fecha, nos permite sugerir, en esta escala de tiempo corta, la existencia de este tipo de relación.

Al analizar la interacción BH-FH desde el punto de vista del modelo de Gasol (1994), teniendo en cuenta las diferentes horas del día, se observa que los valores se encuentran entre las líneas MAA (Abundancia Máxima Alcanzable) y MRA (Abundancia Media Alcanzada), en la misma zona que los datos del muestreo anual de Chascomús (primavera-verano 2007-2008-primera parte) (Figura 23.5). En general, no se observan diferencias entre horas del día; no obstante, algunos puntos correspondientes a las 8 y 14 hs. están levemente desplazados hacia la derecha del gráfico, sobre la línea MRA; los cuales podrían indicar un mayor grado de desacople en las horas de la mañana-mediodía. Según los datos de las abundancias de FH (Figura 19.5 a), este grupo de puntos corresponde a algunas fechas muestreadas antes del 18 de febrero; y, además, se ubican en la misma zona que en la segunda estación de crecimiento (primavera-verano 2008-2009) de la primera parte de este estudio. Este resultado concuerda con lo observado previamente (Figuras 22.5 a y b) en donde pareciera ver un mayor desacople antes del 17 de febrero.

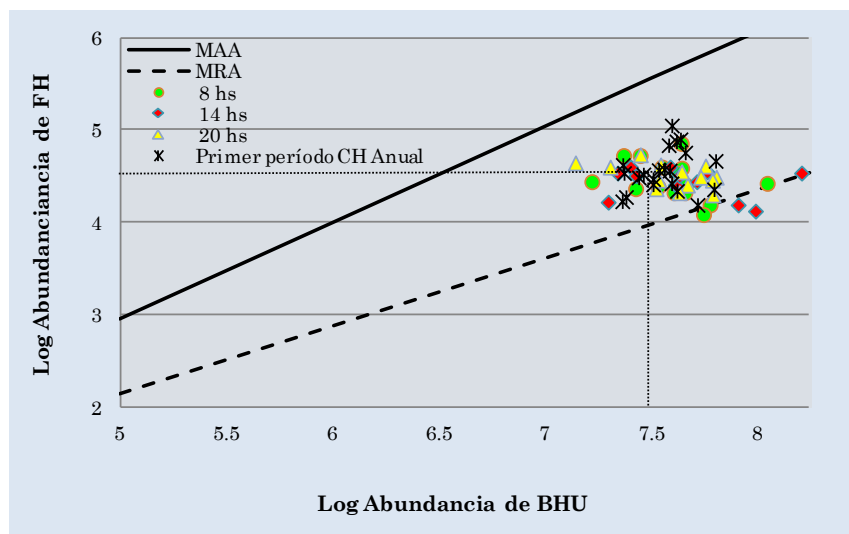


Figura 23.5: logaritmos de la abundancia de bacterias heterótrofas unicelulares (BHU) y flagelados heterótrofos totales (FH) de la Laguna de Chascomús analizada dentro del modelo propuesto por Gasol (1994), a lo largo del estudio (12 al 26 de febrero), en los diferentes horarios del día (8, 14, 20 hs.). Se observa que la mayoría de los puntos se ubican entre la línea MAA y MRA; por fuera de los límites propuestos por el autor. (MAA: *máximum attainable abundance*, MRA: *mean realized abundance*, D: *desacople*).

Similarmente, se analizó la interacción depredador-presa entre picocianobacterias unicelulares (Pcy-1) y los flagelados heterótrofos totales (FH) (Figura 24.5 a). En este caso, la relación fue menos evidente. El porcentaje de la biomasa de picocianobacterias agregadas (Pcy-ag) también fue muy elevado, alcanzando un promedio de 34,2 % del total (Figura 24.5 b); sin embargo, éste no siguió un patrón similar a la abundancia de FH; a pesar de registrarse los valores máximos los días 21 y 22 de febrero cuando las densidades de FH son máximas. Además, no se observaron correlaciones significativas entre la abundancia de FH y Pcy-1, ni entre la abundancia de FH y el porcentaje de Pcy-ag; por lo tanto sugerimos, a diferencia de lo observado en la Primera Parte del estudio, en esta escala de tiempo, no hubo relación entre estos componentes del plancton.

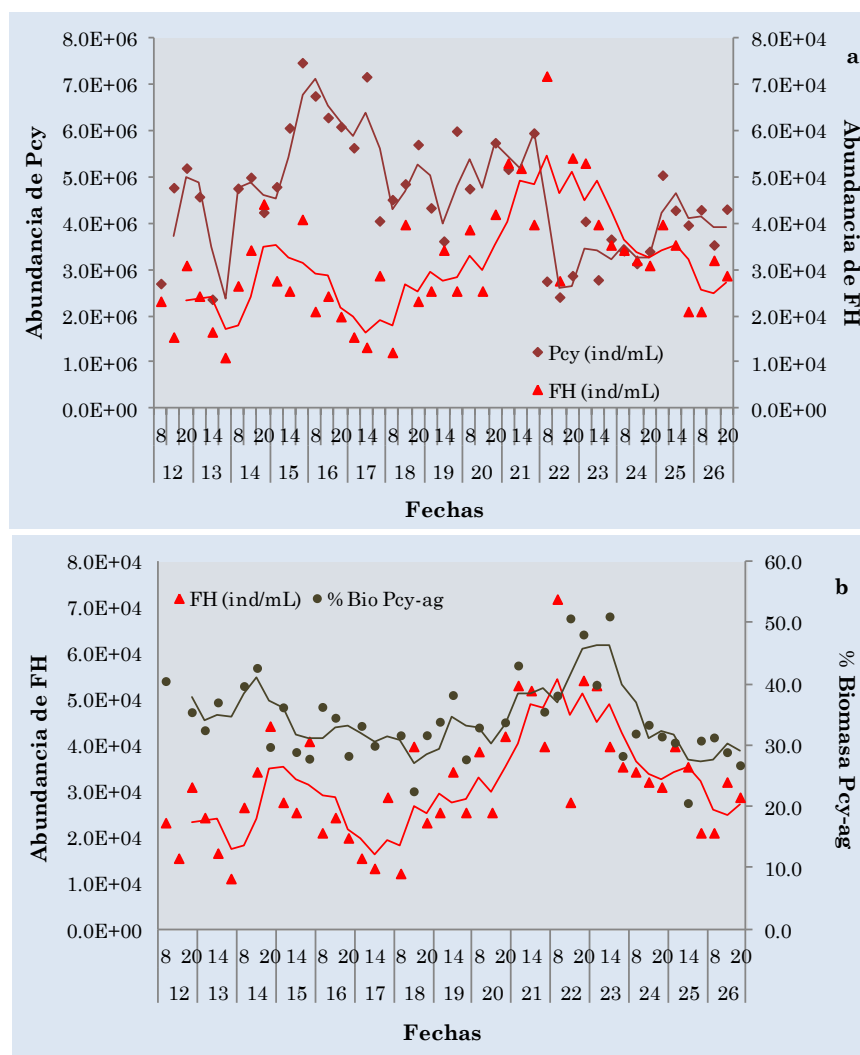


Figura 24.5: **a-** relación entre picocianobacterias unicelulares (Pcy, ind/mL) y flagelados heterótrofos totales (FH, ind/mL), y **b-** relación entre la abundancia de FH y la biomasa de picocianobacterias agregadas (Pcy-ag); a lo largo del estudio (12 al 26 de febrero), en los diferentes horarios del día (8, 14, 20 hs.).

Por otro último, se analizó la posible relación de las abundancias del picoplancton, tanto autótrofo como heterótrofo, con los ciliados totales (datos no mostrados). En estos casos, tampoco se observaron fluctuaciones que indicaran una clara relación depredador-presa.

DISCUSIÓN

Segunda Parte: estudio intensivo

Parámetros físico-químicos

El muestreo realizado durante el verano de 2008 en la laguna de Chascomús, permitió observar variaciones a escala de tiempo corta en la temperatura del agua, el oxígeno disuelto y el pH, registrándose valores máximos al mediodía. El viento puede favorecer la oxigenación del agua; sin embargo, el aumento de la temperatura durante el día favorece la actividad fotosintética, con la consecuente liberación de oxígeno y un aumento de estas concentraciones hacia la tarde. La respiración de los organismos durante la noche ocasionaría una disminución de la concentración de OD hacia el amanecer (Stumm & Morgan, 1996). Por lo tanto, el ciclo luz:oscuridad es la explicación más razonable de estas oscilaciones observadas.

La turbidez nefelométrica mostró una tendencia general a disminuir en el transcurso del muestreo. Lagomarsino (2012) observó que también las concentraciones de seston tendieron a disminuir a lo largo del estudio y lo atribuyó a que durante este período, las velocidades del viento fueron menores (medias cercanas a 25 km/h) que en el resto del período. Numerosos estudios han puesto en evidencia que el viento es un factor trascendental en el funcionamiento de los lagos someros (Scheffer, 1998), principalmente en aquellos lagos desprovistos de vegetación acuática sumergida; ya que su efecto ayuda a mantener a las partículas en forma suspendida, y, además, eventos de fuertes vientos pueden ocasionar la resuspensión de material sedimentado, con el consecuente incremento en la turbidez nefelométrica, afectando en última instancia, al ambiente lumínico del ecosistema.

Comunidades

Como hemos observado en la Primer Parte de este estudio, las abundancias medias de BH y Pcy fueron de las más elevadas registradas para un ambiente acuático (Sommaruga & Psenner, 1995; Sarmiento *et al.*, 2008).

Bird y Kalff (Bird & Kalff, 1984) y Cole y colaboradores (Cole *et al.*, 1988) realizaron curvas de regresión entre el bacterioplancton y la concentración de Chl-*a* encontrando una relación positiva entre ambos componentes. Dichas curvas se realizaron con valores máximos de abundancias de bacterias heterótrofas y concentración de Chl-*a* de $3,2 \times 10^7$ ind/mL y 220 $\mu\text{gChl-}a/\text{L}$, respectivamente. Por otra parte, Vörös y colaboradores (Vörös *et al.*, 1998) realizaron el mismo análisis entre la abundancia de las picocianobacterias (valor máximo: $8,9 \times 10^6$ ind/mL) y la concentración de Chl-*a* (valor máximo: 390 $\mu\text{gChl-}a/\text{L}$), sin embargo ellos no encontraron una relación entre el estado trófico y la abundancia de Pcy. Durante este período de estudio, también se registraron concentraciones de Chl-*a* muy elevadas (de hasta 470 $\mu\text{g/L}$); y, a pesar de que estos valores excedieron a los utilizados para dichas curvas de regresión, Kranewitter (2010) demostró que en este ambiente hipertrófico, éstos siguen las mismas tendencias que las observadas por dichos autores. Por otro lado, la concentración de clorofila *a* fitoplanctónica no presentó un patrón definido durante el muestreo, observándose los máximos valores entre el 15 y 16 de febrero (Lagomarsino, 2012), y registrándose una correlación significativa con la turbidez nefelométrica.

La tasa de crecimiento de los organismos tanto autótrofos como heterótrofos se correlaciona generalmente de forma positiva con la temperatura (Pomeroy & Deibel, 1986; Callieri & Stockner, 2002). En este estudio, en general, las máximas abundancias de BH se registraron al mediodía; mientras que las Pcy presentaron las mayores abundancias hacia la tarde-noche. En particular, las abundancias de Pcy que se encuentran en división (Pcy-2) difirieron significativamente entre las 8 y 20 hs. (ANOVA _{horas}, $p < 0,05$). Sin embargo, no se observaron correlaciones significativas entre la temperatura y estos componentes del plancton; aunque sí con

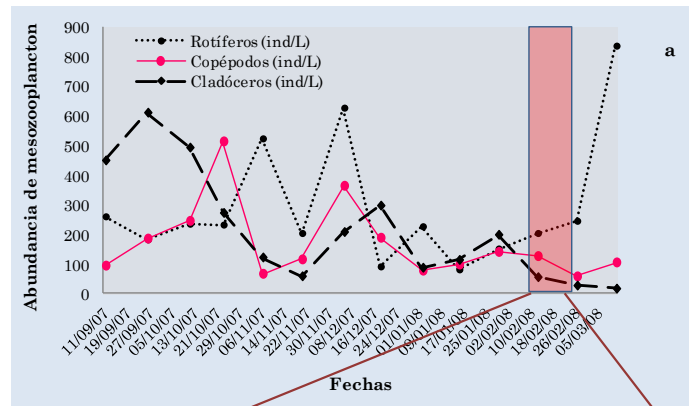
las algas piceucariotas. En experimentos de laboratorio se observó que las Pcy reaccionan inmediatamente a los cambios de temperatura (Fu *et al.*, 2007). Por otro lado, en el Lago Maggiore (Italia), las Pcy tienen su crecimiento óptimo a 18-20 °C (Callieri & Piscia, 2002). En este período de tiempo, en la laguna de Chascomús, las temperaturas registradas fueron mayores (22-29 °C) que en el Lago Maggiore, con lo cual nuestros resultados concuerdan con lo observado por dichos otros autores, ya que no encontramos un mayor crecimiento de Pcy a elevadas temperaturas. Según Callieri (2010), la influencia de la temperatura sobre la abundancia de Pcy en el campo es difícil de separar de otros efectos como la estacionalidad y la distribución biogeográfica. Por otro lado, la calidad y cantidad de luz en la columna de agua es un factor particularmente determinante de la estructura y dinámica del picofitoplancton (Callieri, 2007). En Chascomús, la atenuación de la luz en la columna de agua está controlada principalmente por la absorción y dispersión del material orgánico (Pérez *et al.*, 2010). Estudios previos indican que la productividad primaria de este sistema está limitada por la disponibilidad de luz y que los patrones de producción anual fitoplanctónica se encuentran directamente relacionados con la radiación solar incidente (I_0) (Torremorell *et al.* 2007, 2009; Llames *et al.*, 2009). Estos trabajos han evidenciado, además, que la transparencia del agua se relaciona de manera inversa con I_0 (Lagomarsino *et al.*, 2011), y que el seston de esta laguna está compuesto en su mayoría por fitoplancton (Diovisalvi *et al.*, 2010). En el presente trabajo, la concentración del seston explicó el 90% de la variación de la turbidez, hallándose una correlación positiva entre ésta y la concentración de Chl-*a* fitoplanctónica ($r=0,61$, $p<0,05$). De esta manera, con un aumento en la intensidad de luz, crece la actividad de los organismos fotosintéticos, aumentando su abundancia y la concentración de seston; y, por consiguiente, la turbidez del cuerpo de agua. Sin embargo, en experimentos realizados en mesocosmos con agua de la laguna de Chascomús, Llames y colaboradores (Llames *et al.*, 2009) observaron que si bien la densidad de las fracciones más grandes del fitoplancton aumentaba con la radiación incidente, la del picofitoplancton

autotrófico no difería significativamente entre tratamientos a diferentes intensidades de luz. Probablemente, al ser esos muestreos semanales, los cambios en la abundancia del picoplancton no pudieron ser identificados. En este estudio intensivo, la correlación significativa encontrada entre la abundancia de Pcy y la turbidez nefelométrica, junto con una disminución en la intensidad de luz incidente hacia finales de febrero (Lagomarsino, 2012) y la disminución en las densidades de Pcy, parecerían indicar que la intensidad de luz es uno de los factores claves para el crecimiento del fitoplancton este cuerpo de agua.

Por lo tanto, los resultados en esta parte del estudio sugieren que la intensidad de luz es un factor que podría controlar el crecimiento de las Pcy. Sin embargo, no es el único que puede regular su abundancia (Weisse, 1993). Las tasas de crecimiento de BH y de Pcy exhibieron un mismo patrón y se encuentran estrechamente correlacionadas (Kranewitter, 2010); sugiriéndose también que en esta laguna la depredación podría controlar tanto la densidad de BH como de Pcy.

Particularmente, en el verano del 2008, se observó que la laguna estuvo dominada por copépodos ciclopoideos y pequeños cladóceros, registrándose valores muy elevados de FH y, en menor medida de ciliados. En esta segunda parte del capítulo se estudió intensivamente un período corto de tiempo de ese verano (12 al 26 de febrero) (Figura 25.5).

Estación de crecimiento 2007-2008



Muestreo intensivo

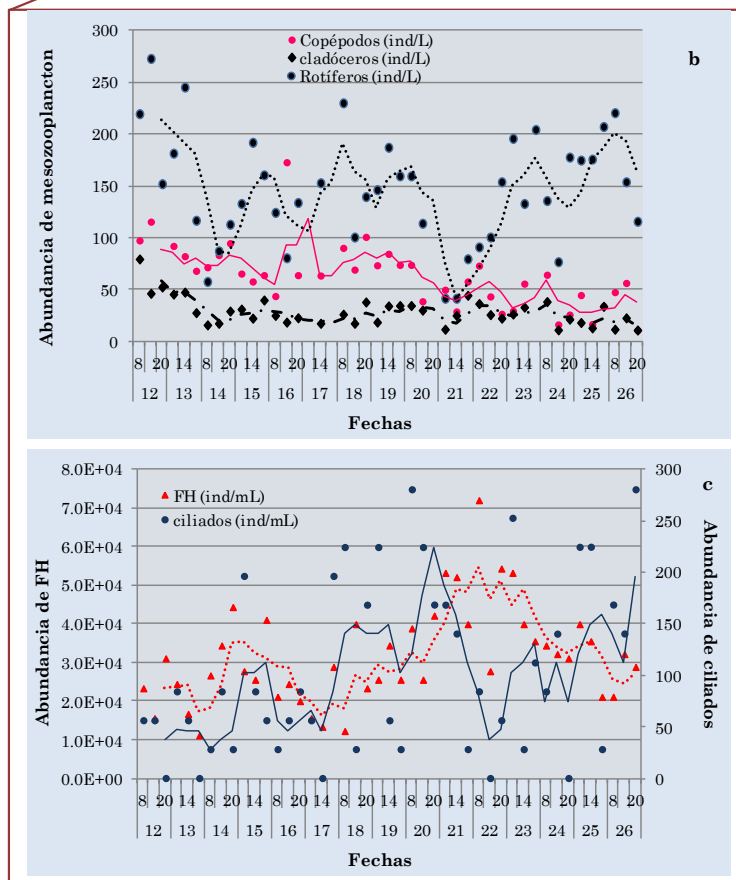


Figura 25.5: a- abundancia del mesozooplankton durante la estación de crecimiento 2007-2008, observadas en la primer parte del estudio, b- abundancia del mesozooplankton y c- abundancia de los protistas heterótrfos, a lo largo del estudio intensivo (12 al 26 de febrero), en los diferentes horarios del día (8, 14, 20 hs.).

Este período de muestreo estuvo representado principalmente por el copépodo ciclopoideo *Acanthocyclops robustus*, y pequeños cladóceros como *Moina micrura*. Es sabido que tanto los copépodos ciclopoideos como los calanoideos son eficientes depredadores de los ciliados (Wickham, 1995). Por lo tanto, y aunque no exista una evidencia clara en la dinámica de los ciliados, es posible que esta disminución en su abundancia media durante el verano de 2008 sea por una eficiente depredación de los copépodos. Por el contrario, dado que los copépodos ciclopoideos ejercen una débil presión de depredación sobre los FH (Jürgens *et al.*, 1996) y que la abundancia de rotíferos fue baja, estos hechos posibilitaron el crecimiento de los FH alcanzando las abundancias máximas observadas en la primer parte de este estudio.

A pesar de no encontrarse evidencias claras es posible observar, que los copépodos, y en menor medida, los cladóceros tendieron a disminuir hacia finales del estudio (Figura 26.5 a y b), presumiblemente por el fin de la temporada estival (Diovisalvi, com pers.). La abundancia de rotíferos, que fueron menores que el verano siguiente, tuvo grandes fluctuaciones durante todo el período. La abundancia de los protistas heterótrofos también osciló durante todo el período; y el 22 de febrero se observó un aumento de FH junto con una disminución de los ciliados (Figura 25.5 c). Todas estas observaciones en la dinámica de los organismos heterótrofos en esta escala de tiempo, nos permiten inferir que la presión de depredación del mesozooplankton hacia los protistas heterótrofos es débil durante esta parte del estudio, al igual que la registrada en la primer parte de este capítulo. Por lo tanto, los FH lograron alcanzar abundancias máximas.

Al analizar los patrones diarios de los organismos del bucle microbiano pudimos observar que no se hallaron diferencias significativas entre las horas del día. No obstante, este resultado resulta ser interesante, ya que reforzaría los resultados obtenidos durante la primera parte del estudio, en donde los muestreos se realizaron durante la mañana; con lo cual sería representativo de todo el día. Por otro lado, sí se hallaron diferencias significativas entre los componentes del bucle microbiano y algunas fechas de muestreo, lo que sugeriría que, como se observó

también en la primera parte del estudio, las comunidades planctónicas en la laguna de Chascomús se ven afectadas por los factores físico-químicos.

Este estudio intensivo, aunque parecería existir alguna evidencia de la interacción depredador-presa entre el picoplancton y los flagelados heterótrofos en forma de oscilaciones, éstas sólo resultaron ser significativas luego del 16 de febrero solamente entre las BH y los FH.

En el modelo de Gasol (1994) se observó que los datos de abundancias de BH y FH se ubicaron en la misma zona que en el muestreo de la primer parte de este estudio; sin embargo, también existieron algunas puntos que se desplazaron hacia la derecha del gráfico, sobre la línea MRA; sugiriendo que las BH y los FH se encuentran más desacoplados. Este hecho coincide con las fechas previas al 17 de febrero en donde las abundancias entre BH y FH se encuentran más desacopladas (Figura 22.5) y en donde la densidad de los flagelados fue menor. En ese instante los copépodos son más abundantes, con lo cual, es probable que durante esas fechas los flagelados se encuentren más regulados por depredación. Por lo tanto, la relación depredador depredador-presa entre BH y FH también varía en esta escala de tiempo más corta y, en algunas ocasiones tiende a ser débil, tal como se planteara anteriormente para varios cuerpos de agua eutróficos (Gasol & Vaqué 1993; Wieltchnig *et al.*, 1999, 2001). Aunque no se observan tendencias fuertes, el rango de variación en la abundancia de estos componentes es similar al de todo el año. Esto también refuerza el resultado de la primera parte del estudio, ya que las diferencias entre años se mantienen aún cuando se agreguen muchos más puntos y diferentes horarios.

Se ha mencionado que, además de las BH, las Pcy también están dentro del rango de tamaño de presas de los FH y estudios simultáneos de tasa de depredación por protistas en ambos tipos de presas (Pcy y BH) indican una mayor tasa de clareado de Pcy antes que de BH (Šimek *et al.*, 1997; Sakka *et al.*, 2000; Tarbe *et al.*, 2011; Izaguirre *et al.*, 2012). Sin embargo, la relación tipo depredador-presa entre los FH y las Pcy fue menos evidente. Si bien el porcentaje de la biomasa de

picocianobacterias agregadas fue muy abundante éste no siguió un patrón similar a la abundancia de FH. Por lo tanto, en esta escala de tiempo no fue posible observar algún tipo de relación entre FH y Pcy, sugiriendo que otros factores podrían regular su abundancia, como la disponibilidad de nutrientes y de luz.

Como ya mencionamos, una de las mayores consecuencias de una comunidad sometida a una fuerte presión de depredación es justamente el cambio en la estructura de tamaños de dicha comunidad (Pernthaler, 2005). En la laguna Chascomús, las bacterias filamentosas representaron <10% de la abundancia total de bacterias, en promedio estas representaron aproximadamente el 30 % de la biomasa. Valores de 20-50% (Pernthaler *et al.*, 1996) y hasta 80% (Sommaruga & Psenner, 1995) fueron hallados en otros ambientes eutróficos. En dichos trabajos, la presencia de estos filamentos estuvo correlacionada con las máximas abundancias de FH. Aquí, el porcentaje promedio de la biomasa de filamentos con respecto al total de bacterias sigue el mismo patrón que la abundancia de FH totales. Si bien el origen de los filamentos de bacterias es incierto, es probable que se originen para escapar a la presión de depredación. Por otra parte, algunas evidencias sugieren que en un ambiente limitado en nutrientes, las cianobacterias formarían agregados facilitando el reciclado de los mismos (Passoni & Callieri, 2001). Sin embargo, en este estudio, no se encontraron relaciones entre los nutrientes y las Pcy-ag; y además, es sabido que esta laguna no está limitada por ellos, con lo cual es poco probable que esta sea la causa de la formación de agregados. Por otro lado, Jezberová y Komárková (2007) han observado la formación de agregados en monocultivos de *Cyanobium* sp. (Pcy) cuando estas se hallaban en presencia de un depredador (*Ochromonas* sp.). Estos autores demostraron que la presencia del depredador induce la formación de agregados y que además estas estructuras representarían morfologías resistentes a la depredación. Esta última hipótesis es actualmente la más aceptada y, a pesar de no observarse un claro patrón a lo largo de este estudio, la alta proporción de Pcy agregadas, junto con una alta abundancia

de FH apoyaría esta interpretación de los resultados obtenidos en la laguna Chascomús.

Las oscilaciones entre los componentes del bucle microbiano no fueron del todo claras; por lo tanto, los resultados en esta parte del estudio sugieren que probablemente el efecto de cascada desde los niveles tróficos superiores hacia los inferiores, no sea del todo efectiva. Sugerimos entonces que podría haber un desacople entre la trama trófica clásica y el bucle microbiano. Estudios experimentales de depredación por protistas en este sistema ayudarían a entender mejor las relaciones entre estos componentes del plancton.

RESUMEN Y CONCLUSIONES

- La dinámica de las lagunas pampeanas; y en particular, la laguna de Chascomús, está gobernada en gran medida por las condiciones climáticas e hidrológicas y la variabilidad estacional e interanual en estos sistemas está fuertemente controlada por la disponibilidad de luz, la que, a su vez afecta el desarrollo de los microorganismos.
- El cuerpo de agua se caracteriza por ser eutrófico a hipertrófico y se encuentra estabilizado en un estado de aguas turbias, tal como lo observaron otros autores.
- La característica más sobresaliente de la laguna de Chascomús es que la abundancia de todos los componentes del bucle microbiano es extremadamente alta.
- La abundancia promedio de bacterias heterótrofas está dentro del rango de sistemas eutróficos, y se encuentran sobre el extremo más productivo e incluso por fuera de los límites del modelo de Gasol (1994), avalándose la primera predicción de la Primera Parte de este capítulo.
- Al analizar los patrones diarios de las abundancias de los organismos del bucle microbiano pudimos observar que, a diferencia de lo esperado, no se hallaron diferencias significativas entre las horas del día. Este resultado reforzaría los resultados obtenidos durante la Primera Parte del estudio, en donde los muestreos se realizaron durante la mañana; con lo cual sería representativo de todo el día.
- Las bacterias filamentosas y los agregados celulares de picocianobacterias son abundantes, tal como es de esperar para ambientes eutróficos. Sin embargo, y a pesar encontrarse algunas correlaciones entre dichos componentes del plancton y la abundancia de FH, el origen de dichas estructuras no puede ser directamente atribuida a la presión de depredación ejercida por los FH.

- Gasol (1994) sugiere que el grado de desacople es función del estado trófico del ambiente y predice que el desacople aumentará al aumentar el estado trófico. En nuestro estudio, tanto el estado trófico como el desacople variaron significativamente entre años. En la Primera Parte del estudio quincenal, y en el estudio intensivo observamos que el grado de acople tiende a ser más alto que lo predicho por el modelo. Sin embargo, durante este período el estado trófico de la laguna también fue menor; con lo cual, el modelo de Gasol parece aplicarse en la Laguna de Chascomús, a pesar de que las abundancias de FH y BH estuvieran por fuera de los límites.
- Aunque no se observan tendencias fuertes, el rango de variación de BH y FH en el estudio intensivo fue similar al de todo el año. Esta observación también refuerza el resultado de la Primera Parte del estudio, ya que las diferencias entre años se mantienen aún cuando se agreguen muchos más puntos y diferentes horarios en el modelo de Gasol (1994).
- La presencia de peces planctívoros puede modificar la estructura de la comunidad zooplanctónica, la cual, en última instancia influye sobre el grado de acople entre BH y FH, modificando la estructura de la red trófica microbiana. De esta manera, una comunidad dominada por rotíferos parece ejercer un mayor control sobre las abundancias de FH y, así, aumentar el grado de desacople entre BH y FH, que una comunidad dominada por pequeños cladóceros. Con lo cual, se reforzaría la segunda predicción planteada en el estudio quincenal.
- Todo esto sugiere que el estado trófico del ambiente no es el único determinante del desacople, y que la composición de la comunidad de zooplancton juega un rol importante en la estructura de la comunidad microbiana.

CAPÍTULO VI

*Patrones de abundancia entre bacterias
heterótrofas y flagelados heterótrofos en lagunas
pampeanas*

INTRODUCCIÓN

La región de las Pampas (Giraut *et al.*, 2007) es un agroecosistema casi en su totalidad, dado que sufre el impacto de la agricultura y ganadería desde hace más de un siglo (Canevari *et al.*, 1999). Por esto, presenta áreas con diferentes grados de utilización de las tierras, que varían entre zonas altamente afectadas por las actividades agrícolas, cría intensiva de ganado y descargas de efluentes no tratados (Pampa plana y zonas altas de la Pampa deprimida) y zonas con un impacto mucho menor de las actividades agrícolas ganaderas (zonas bajas de la Pampa deprimida) (Quirós *et al.*, 2006) (ver figura 1.2 del capítulo II).

Las lagunas son los ambientes acuáticos típicos de la región pampeana. Las primeras investigaciones realizadas en las lagunas de la provincia de Buenos Aires, representativas de esta región, datan de principios de siglo en la Laguna Epecuén, al sudeste de la provincia (Toresani *et al.*, 1994). A mediados de la década del sesenta comienzan los estudios sistemáticos de la cuenca dulceacuícola impulsados por el Dr. Raúl Ringuelet. A partir de ese entonces, se generaron una gran cantidad de contribuciones que ampliaron el conocimiento de diferentes aspectos de los ambientes acuáticos de la provincia de Buenos Aires (Izaguirre & Vinocur, 1994; Gabellone *et al.*, 2001; Quirós *et al.*, 2002; Allende *et al.*, 2009; Pérez *et al.*, 2010). Sin embargo, los estudios de las redes microbianas acuáticas en estos cuerpos de agua son comparativamente más escasos.

En los capítulos anteriores estudiamos la estructura, dinámica y las relaciones de abundancia entre el protozooplancton y el picoplancton en dos lagunas elegidas como representantes del estado de aguas claras (El Triunfo) y aguas turbias (Chascomús). Esta selección se basó fuertemente en la teoría de estados estables alternativos.

Por otra parte, al analizar el grado de acople entre bacterias heterótrofas (BH) y flagelados heterótrofos (FH) mediante el modelo de Gasol (1994), vimos que las abundancias de BH y FH observadas en laguna El Triunfo se encuentran dentro

de los límites del modelo, y son similares a las encontradas por Wieltchnig y colaboradores (Wieltchnig *et al.*, 2001) en una laguna eutrófica. Lo más destacable en este estudio, sin embargo, es la relación encontrada entre BH y FH en la laguna hipertrófica de Chascomús, ya que sus abundancias exceden los valores de dicho modelo.

Varios autores han sugerido que el mecanismo de control “top-down” sobre la abundancia de FH debería prevalecer cuando el estado trófico del cuerpo de agua se incrementa (Gasol, 1994; Wieltchnig *et al.*, 2001; Gasol *et al.*, 2002; Pernthaler, 2005). La evidencia disponible, sin embargo, no es del todo compatible con esta predicción. En la figura 1.6 se graficaron las abundancias de BH y FH observadas en la laguna de El Triunfo y Chascomús junto con los datos completos que utilizó Gasol para proponer el modelo (Gasol, 1994) y valores de otros seis lagos eutróficos o hipertróficos recopilados de la literatura.

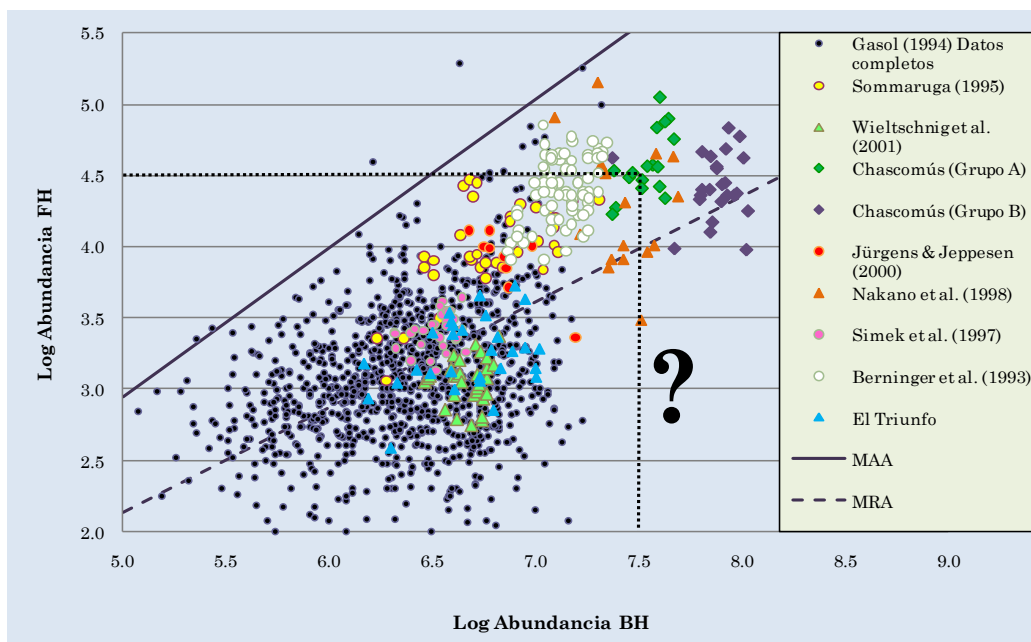


Figura 1.6: logaritmos de las abundancias totales de bacterias heterótrofas (BH) y flagelados heterótrofos (FH) de distintos cuerpos de agua eutróficos e hipertróficos aplicados al modelo de Gasol (1994), junto con las lagunas El Triunfo y Chascomús (Las líneas punteadas formando un recuadro indican los límites del modelo; el signo de interrogación correspondería a ambientes con alta abundancia de BH y baja abundancia de FH, ver texto).

En dicha figura se observa que muchos de los registros de abundancia de BH y FH observados por otros autores en ambientes acuáticos eutróficos-hipertróficos, se ubican por encima de la línea MRA (“mean realized abundance”: abundancia media). Las únicas observaciones que se ubican por debajo de la MRA son todas las muestras de Wietlschnig *et al.*, 2001; y algunas muestras de Sommaruga, 1995; Šimek *et al.*, 1997; Nakano *et al.*, 1998; Jürgens & Jeppesen, 2000; algunas muestras correspondientes a la segunda estación de crecimiento de la laguna Chascomús observadas en el Capítulo V, y muchas muestras de El Triunfo, Capítulo IV).

Si observamos la figura 1.6, llama la atención la ausencia de ambientes con alta densidad de BH ($>2 \times 10^7$ ind/mL: $>\log$ BH: 7,3) y baja abundancia de FH (~ 1000 ind/mL: \log FH: 3). La información disponible no sustenta completamente que el mecanismo de control “top-down” debe prevalecer en cuerpos de agua hipertróficos, ya que son pocas las observaciones que se ubicarían por debajo de la línea MRA del modelo de Gasol (1994). Sin embargo, los estudios en este tipo de ambientes son menos frecuentes que en otros cuerpos de agua con diferente estado trófico; y, el modelo asume que los FH responden proporcionalmente a la abundancia de BH (Gasol, 1994). Con lo cual, no sabemos si fuera de los límites de dicho modelo, las comunidades se comportan de manera similar.

Hemos visto también que los marcos conceptuales utilizados en esta tesis para contextualizar los resultados (Teoría de Estados Estables Alternativos y Modelo de Gasol) proporcionan elementos teóricos para realizar predicciones acerca de las relaciones de abundancia entre depredadores y presas del bucle microbiano, sin embargo, ninguno de ellos es enteramente satisfactorio.

La teoría de los estados estables alternativos predice que los cuerpos de agua someros tenderán a agruparse en dos grupos (por ejemplo claros vs. turbios); y, que cuando la concentración de nutrientes se incrementa, el desarrollo del fitoplancton será mayor. A partir de esto, se puede inferir que los componentes del bucle microbiano también tenderán a incrementarse, ya que estos organismos dependen

directa o indirectamente del fitoplancton como fuente de recurso. Como mencionamos, los exudados de carbono provenientes del fitoplancton son una fuente de recurso importante para las bacterias; mientras que los flagelados pueden consumir tanto BH como Pcy. Por otro lado, según antecedentes previos y teniendo en cuenta dicha teoría, sugerimos que en lagunas en estado de aguas turbias el grado de desacople entre protozooplancton y picoplancton tenderá a ser menor; debido a la ineficiencia del metazooplancton dominante el cual podría controlar la densidad del protozooplancton. Sin embargo, en una laguna en estado estable de aguas claras, prevalecería un zooplancton más eficiente y filtrador, y consecuentemente el grado de desacople entre BH y FH será mayor.

Por otra parte, según lo predicho por otros autores (Pernthaler, 2005) y de acuerdo con el modelo de Gasol (1994) cuanto mayor sea el estado trófico del cuerpo de agua, el grado de desacople entre protozooplancton y picoplancton tenderá a ser mayor en promedio, debido a que los FH no estarían limitados por su recurso (BH) sino por sus depredadores.

En este capítulo pretendemos explorar las relaciones de abundancia de BH y FH a lo largo de una variabilidad mucho mayor de condiciones ambientales. Para ello, hemos estudiado un conjunto de 40 lagunas a lo largo de la provincia de Buenos Aires. Además, queremos brindar mayor información acerca de la composición del bucle microbiano en este tipo de lagunas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El área de muestreo comprende un conjunto de cuerpos de agua someros que se encuentran aproximadamente entre los 34 y 39° de latitud Sur y los 64 y 56° longitud Oeste y abarcan la heterogeneidad natural del humedal Pampeano. Las 40 lagunas relevadas se ubican en diferentes cuencas hidrográficas de la Provincia de Buenos Aires (Figura 1.2 y Tabla 1.2 del capítulo II) (Giraut *et al.*, 2007). En la figura 2.6 se observa la distribución de las lagunas relevadas en la Provincia de Buenos Aires, ubicadas según Google earth.

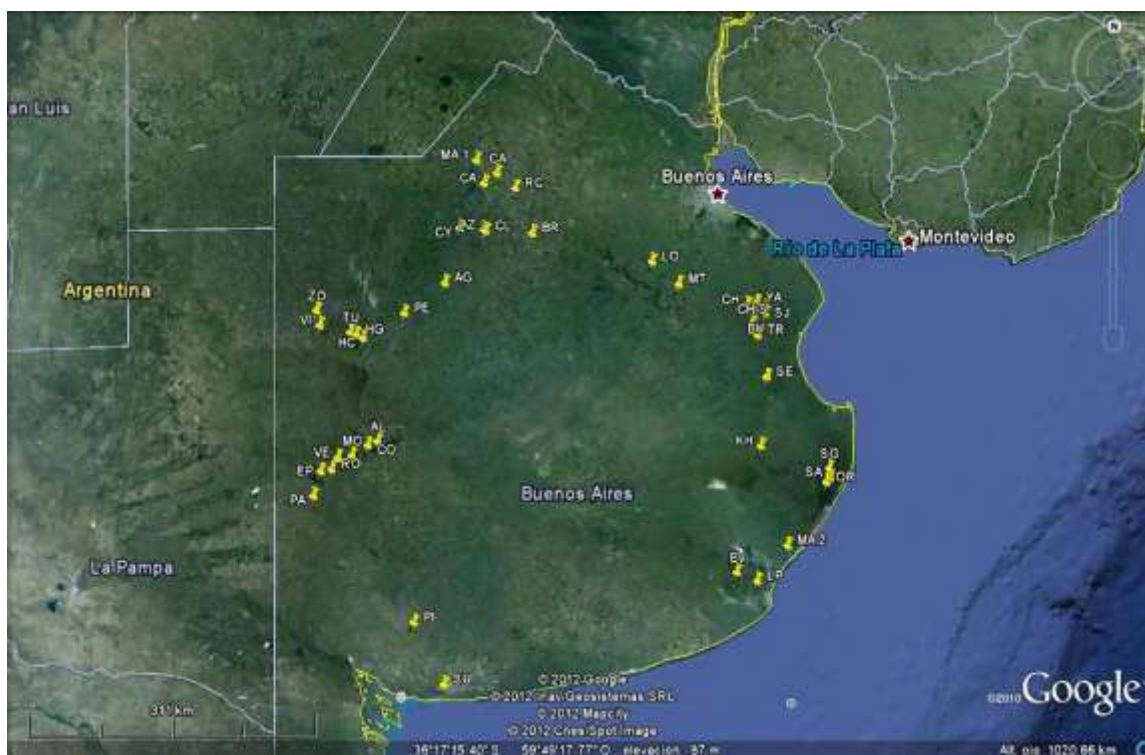


Figura 2.6: ubicación de las 40 lagunas estudiadas en la Provincia de Buenos Aires, según Google earth (ver referencias en la Tabla 1.6).

Para la selección de los sitios de muestreo se tuvieron en cuenta las siguientes variables: a- diferencias morfométricas de los cuerpos de agua (profundidad y área), b- lagunas en diferentes estados alternativos (claras vs.

turbias), c- gradientes climáticos y químicos (entre éstos, precipitaciones y salinidad), d- actividad humana (diferentes uso del suelo) y estado trófico (concentración de nutrientes y biomasa fitoplanctónica).

Recolección de muestras

Durante las estaciones de crecimiento (primavera-verano), entre los años 2009 y 2011, se tomó una muestra de agua en cada laguna (siempre que fuera posible, en una zona con profundidad mayor a un metro) y se midieron *in situ* los parámetros físico-químicos, así como también se tomaron muestras de agua para la observación de las comunidades biológicas, tal como se detalla en la metodología general del capítulo III. Las campañas fueron realizadas con el apoyo del Dr. Gonzalo Pérez y todo el Laboratorio de Ecología y Fotobiología Acuática del IIB-INTECH.

En la Tabla 1.6 se resumen las principales características geográficas y morfométricas de dichas lagunas; mientras que en la figura 3.6 se muestran fotografías de algunas de las lagunas muestreadas.

Tabla 1.6: principales características geográficas y morfométricas de las 40 lagunas estudiadas de la Provincia de Buenos Aires, ordenadas según la cuenca hidrográfica (Cuenca: cuenca hidrográfica a la cual pertenecen según la Figura 1.2-Capítulo II, Partido: partido de la Provincia de Buenos Aires a la cual pertenecen, Z media: profundidad media; ^a- Calculado con Google earth, ^b- Según Wikipedia, ^c- Según Quirós, 1988, ^d- Según Quirós *et al.*, 1988, ^e- Según Quirós, 2004).

Lagunas	Código	Posición Geográfica	Cuenca	Partido	Área (km ²)	Z media (m)	Fecha de muestreo	
Epecuén	EP	37° 08' S; 62° 52' W	X	Adolfo Alsina	100,5 ^a	4,0 ^b	10/11/09	
Alsina	AL	36° 51' S; 62° 06' W		Guaminí		132,9 ^b	1,1 ^b	10/11/09
Cochicó	CO	36° 55' S; 62° 18' W				66,7 ^b	1,9 ^b	10/11/09
Del Monte	MO	36° 59' S; 62° 28' W				174,5 ^b	5,2 ^b	10/11/09
Del Venado	VE	37° 01' S; 62° 39' W				100,2 ^b	3,8 ^b	11/11/09
Rolito	RO	37° 07' S; 62° 43' W				3,0 ^a	0,6 ^c	11/11/09
Los Patos	PA	37° 20' S; 62° 55' W				1,0 ^a	1,0 ^c	11/11/09
Carpincho	CA	34° 35' S; 60° 54' W	III		Junín	4,4 ^d	1,2 ^d	08/12/09
Gómez	GO	34° 37' S; 61° 07' W				36,6 ^c	1,1 ^c	08/12/09
Mar Chiquita 1	MA 1	34° 27' S; 61° 11' W			60,0 ^b	1,5 ^b	08/12/09	
Bragado	BR	34° 56' S; 60° 27' W		Bragado	3,5 ^b	1,3 ^b	09/12/09	
Azotea	AZ	35° 03' S; 61° 01' W		General Viamonte	0,02 ^a	0,3 ^e	09/12/09	
Coliqueo	CL	35° 04' S; 61° 00' W				0,04 ^a	0,7 ^e	09/12/09
Chancay	CY	35° 03' S; 61° 18' W				1,4 ^a	0,3 ^e	09/12/09
De Monte	MT	35° 27' S; 58° 47' W		San Miguel del Monte	6,4 ^c	1,4 ^c	10/12/09	
Lobos	LO	35° 20' S; 59° 21' W		Lobos	7,5 ^d	1,2 ^d	10/12/09	
Rocha	RC	34° 41' S; 60° 41' W		Chacabuco	3,7 ^a	2,5 ^a	10/12/09	
Yalca	YA	35° 35' S; 57° 54' W		Chascomús	10,6 ^e	0,7 ^e	15/12/09	
Burro	BU	35° 42' S; 57° 55' W				12,0 ^b	1,5 ^b	15/12/09
Chis-Chis	CHIS	35° 46' S; 57° 59' W				33,4 ^a	1,5 ^e	12/05/11
San Jorge	SJ	35° 40' S; 57° 47' W				3,0 ^a	1,5 ^e	11/05/11
La Limpia	Li	35° 37' S; 57° 48' W	Dolores	0,5 ^a	1,5 ^e	11/05/11		
Sevigné	SE	36° 12' S; 57° 44' W			0,7 ^a	0,9 ^e	07/12/10	
Algarrobos	AG	35° 31' S; 61° 26' W	IV	Carlos Casares	3,7 ^a	0,5 ^e	13/10/10	
Pehuajó	PE	35° 47' S; 61° 54' W		Pehuajó	6,3 ^a	2,5 ^e	13/10/10	
Vidania	VI	35° 53' S; 62° 52' W		Trenque Lauquen	0,9 ^a	0,4 ^e	14/10/10	
Cuero de Zorro	ZO	35° 46' S; 62° 54' W				10,9 ^a	2,5 ^e	14/10/10
Hinojo Grande	HG	35° 57' S; 62° 25' W				100,0 ^a	5,0 ^e	13/10/10
Hinojo Chico	HC	35° 57' S; 62° 31' W				11,0 ^a	2,5 ^e	13/10/10
Las Tunas del Medio	TU	35° 58' S; 62° 21' W				15,0 ^a	3,0 ^e	14/10/10
Salada Grande	SG	36° 57' S; 57° 06' W	V	Gral. Madariaga	50,0 ^a	1,8 ^e	07/12/10	
Saladita	SA	37° 01' S; 56° 57' W				0,7 ^a	0,4 ^b	07/12/10
Los Horcones	OR	37° 03' S; 56° 59' W				3,0 ^a	1,5 ^e	07/12/10
Kakel Huincul	KH	36° 48' S; 57° 47' W		Maipú	29,5	1,8 ^e	15/12/09	
De Los Padres	LP	37° 57' S; 57° 44' W	VIII	Gral. Pueyrredón	3,8 ^a	2,0 ^e	07/12/10	
La Brava	BV	37° 53' S; 57° 58' W		Balcarce	2,7 ^a	4,0 ^e	07/12/10	
Sauce Grande	SU	38° 56' S; 61° 23' W		Monte Hermoso	34,0 ^a	1,6 ^b	08/12/10	
Paso de las Piedras	PI	38° 25' S; 61° 44' W		Coronel Pringles	40,0 ^a	5,0 ^b	09/12/10	
Mar Chiquita 2	MA 2	37° 40' S; 57° 23' W	VII	Mar Chiquita	45,0 ^a	1,0 ^e	07/12/10	
Chasicó	CS	38° 37' S; 63° 05' W	IX	Villarino	120,0 ^a	10,0 ^e	08/12/10	



Figura 3.6: imágenes de algunas de las 40 lagunas estudiadas de la Provincia de Buenos Aires.

Análisis estadísticos

Para evaluar la segregación espacial de las lagunas teniendo en cuenta sus componentes planctónicos, se realizó un análisis de escalamiento multidimensional no paramétrico (NMDS: non-metric multidimensional scaling) con el programa PAST 2.0 (Hammer *et al.*, 2001). Esta técnica permite representar cada uno de los objetos como un punto en un espacio de pocas dimensiones (en este caso, 2 dimensiones) cuyas distancias reproducen prácticamente la ordenación en el espacio multidimensional original. El grado de ajuste entre la representación en un espacio de baja dimensión y la matriz original fue determinado utilizando el índice de stress de Kruskal (Legendre & Legendre, 1998), de acuerdo a la fórmula 1:

$$Stress = \{\sum(D - d)^2 / \sum D^2\}^{1/2}$$

donde D corresponde al rango del orden de las distancias entre los objetos en el espacio multidimensional original y d corresponde al rango del orden de las distancias estimadas por el modelo de regresión para la representación en un espacio de pocas dimensiones. Mientras mayor sea la diferencia entre D y d, mayor será el stress, y por lo tanto peor será el modelo. Su valor mínimo es 0, y el límite superior para n estímulos es: $\sqrt{1-2/n}$. Kruskal (1964) sugiere las siguientes interpretaciones del stress:

- 0,2: pobre
- 0,1: aceptable
- 0,05: bueno
- 0,025: aceptable
- 0,0: excelente

La ordenación obtenida a partir del NMDS fue utilizada para investigar la relación entre las variables ambientales y el ordenamiento de las lagunas en base a su composición planctónica. Para ello se correlacionó cada una de las variables

ambientales con los scores de los sitios sobre cada uno de los 2 ejes de ordenación utilizando el coeficiente de correlación no paramétrico de Spearman.

RESULTADOS

Los registros de turbidez nefelométrica fueron muy amplios (4-1662 NTU); y, las lagunas fueron ordenadas en base a la turbidez creciente (Figura 4.6), siendo la laguna VI (con área y profundidad media pequeñas) (Tabla 1.6) la que presentó el mayor valor. En la figura 4.6, además, se incluyeron los promedios de turbidez de las dos lagunas estudiadas en los capítulos previos; pudiéndose evidenciar que la laguna El Triunfo (TR) presenta la turbidez más baja de todas, y la laguna de Chascomús (CHAS), presenta niveles intermedios de turbidez comparada con las 40 lagunas totales. Por otra parte, la turbidez se correlacionó positivamente con la concentración de seston ($r=0,88$, $p<0,0001$), y de PT ($r=0,5$, $p<0,01$); y, dentro de los parámetros bióticos, con la abundancia de BH ($r=0,8$, $p<0,0001$) y la concentración de Chl- α ($r=0,67$, $p<0,0001$).

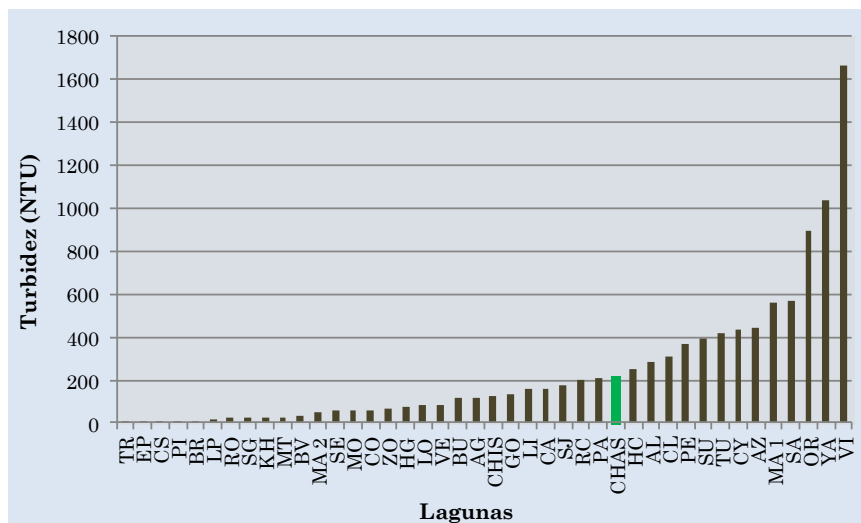


Figura 4.6: turbidez nefelométrica (NTU) en las 40 lagunas estudiadas de la Provincia de Buenos Aires (ver referencias de lagunas en la Tabla 1.6), medida durante las estaciones de primavera-verano 2009-2011; junto con las lagunas El Triunfo (TR) y Chascomús (CHAS).

A continuación se presentan las principales características físico-químicas de las 40 lagunas estudiadas ordenadas según la turbidez nefelométrica creciente (Tabla 2.6).

Tabla 2.6: principales parámetros físico-químicos, medidos en las 40 lagunas estudiadas de la Provincia de Buenos Aires (ver referencias de lagunas en la Tabla 1.6) durante las estaciones de primavera-verano 2009-2011 (T: temperatura, OD: oxígeno disuelto, NK: nitrógeno orgánico, PT: fósforo total, Chl-*a*: clorofila-*a*, sobresat: sobresaturado).

Laguna	T (°C)	OD (mg/L)	NK (µg/L)	PT (µg/L)	Chl- <i>a</i> (µg/L)	Seston (mg/L)	Turbidez (NTU)
EP	21	8,0	32625,6	1600,0	1,8	59,0	4,0
CS	22	9,0	2116,8	514,5	13,9	111,5	7,4
PI	23	8,2	1500,8	282,3	24,0	16,0	8,14
BR	25	9,0	4390,4	474,0	9,6	24,3	11,7
LP	23	7,0	7840,0	338,4	115,0	24,6	13,7
RO	26	6,0	4121,6	1172,0	11,33	64,7	21,0
SG	23	9,0	3572,8	180,3	54,4	56,5	21,2
KH	27	6,7	5600,0	174,0	96,0	58,0	22,2
MT	26	11,4	2956,8	388,0	249,0	43,5	27,8
BV	22	12,0	5387,2	628,6	136,5	35,5	35,1
MA 2	23	8,6	1702,4	198,3	23,7	167,4	48,1
SE	24	8,1	5040,0	856,8	128,9	115,0	55,6
MO	23	12,0	10057,6	724,0	8,6	142,2	60,0
CO	23	13,0 (sobresat.)	12846,4	398,0	14,9	101,0	60,0
ZO	15	10,0	5532,8	510,5	186,4	118,0	66,7
HG	20	9,5	5062,4	528,6	136,2	155,0	76,0
LO	26	11,0	4412,8	534,0	316,9	88,0	81,6
VE	28	7,6	10214,4	1264,0	12,23	186,7	85,0
BU	25	11,1	6160,0	472,0	166,9	195,0	115,0
AG	21	9,0	5779,2	1793,6	5,7	190,0	117,0
CHIS	20	11,0	6753,6	612,6	490,5	149,0	127,0
GO	29	10,0	8456,0	1092,0	126,4	495,0	131,0
LI	15	10,8	4457,6	1091,0	55,6	246,5	155,0
CA	23	13,4	4401,6	862,0	447,5	197,1	158,0
SJ	18	16,0	5163,2	574,6	429,8	128,5	173,0
RC	24	> 20,0 (sobresat.)	4513,6	1164,0	1734,5	274,0	202,0
PA	25	10,2	8915,2	2076,0	379,3	493,3	207,0
HC	20	8,0	4491,2	764,8	159,5	237,0	250,0
AL	18	9,0	7985,6	446,0	68,2	207,0	284,0
CL	30	10,0	6294,4	924,0	366,6	793,3	307,0
PE	21	12,0	9542,4	1097,0	395,1	330,0	371,0
SU	26	10,0	4211,2	926,9	219,1	253,1	394,0
TU	17	11,5	9262,4	1183,1	44,4	1066,0	420,0
CY	31	11,2	12286,4	2220,0	829,4	137,7	431,0
AZ	31	4,8	7201,6	1126,0	67,4	755,8	442,0
MA 1	23	> 20,0 (sobresat.)	6048,0	1258,0	2284,1	422,1	557,0
SA	25	8,3	5398,4	844,8	480,4	493,3	571,0
OR	25	10,0	5320,0	742,7	286,6	593,3	898,0
YA	25	8,9	5656,0	578,0	283,2	1188,0	1036,0
VI	14	9,5	2128,0	1485,4	155,2	1060,0	1662,0

Las temperaturas de los cuerpos de agua corresponden a las típicas temperaturas de primavera-verano del período estudiado, registrándose un valor

promedio de 23 °C. La temperatura máxima se registró en AZ y CY (31 °C); mientras que la temperatura mínima fue observada en VI (14 °C). Los valores de oxígeno disuelto fueron variados, desde un valor mínimo en AZ (4,8 mg/L), hasta sobresaturados (>20 mg/L) en CO, RC y MA 1.

Por otra parte, las concentraciones de nutrientes también fueron diversas (Tabla 2.6). La concentración de nitrógeno orgánico (NK) varió desde 32.625,6 µg/L en EP hasta 1.500,8 µg/L en PI; mientras que la concentración de fósforo total (PT) osciló entre 2.220,0 µg/L en CY y 174 µg/L en KH. Por su parte, la concentración de Chl-*a* presentó un valor extremadamente alto en MA 1 (2.284,1 µg/L) y mínimo (1,8 µg/L) en EP. Según el índice de estado trófico propuesto por Carlsson (1977), la mayoría de las lagunas presentan un estado eutrófico a hipertrófico, con excepción de EP que se encontraría en un estado oligotrófico, teniendo en cuenta sólo la concentración de Chl-*a*; mientras que si consideramos la concentración de PT, se encontraría en un estado hipertrófico (Figura 5.6).

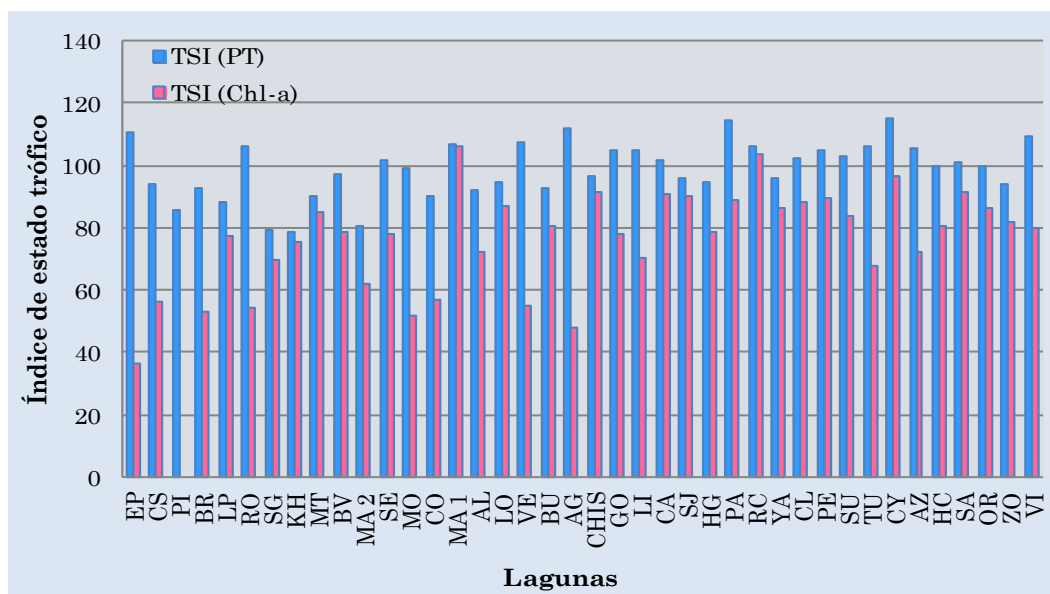


Figura 5.6: índice de estado trófico (Carlsson, 1977) durante las estaciones de primavera-verano de 2009-2011, en las 40 lagunas estudiadas de la Provincia de Buenos Aires (ver referencias de lagunas en la Tabla 1.6), ordenadas por turbidez nefelométrica creciente (TSI: índice de estado trófico según fósforo total (PT) y clorofila a (Chl-*a*)).

En la figura 6.6 se presenta la turbidez nefelométrica en función de la biomasa fitoplanctónica (expresada como concentración de Chl- α) observándose una tendencia creciente de ésta con el aumento de Chl- α (aumento del estado trófico). No obstante, existen algunas lagunas que se ubican por encima de la línea de tendencia (VI, YA, OR) ya que presentan valores extremadamente altos de turbidez (>800 NTU). Por otra parte, las lagunas MA 1 y RC son las que presentan la mayor biomasa fitoplanctónica; mientras que en el otro extremo del gráfico, se ubica EP, con muy baja concentración de Chl- α y turbidez.

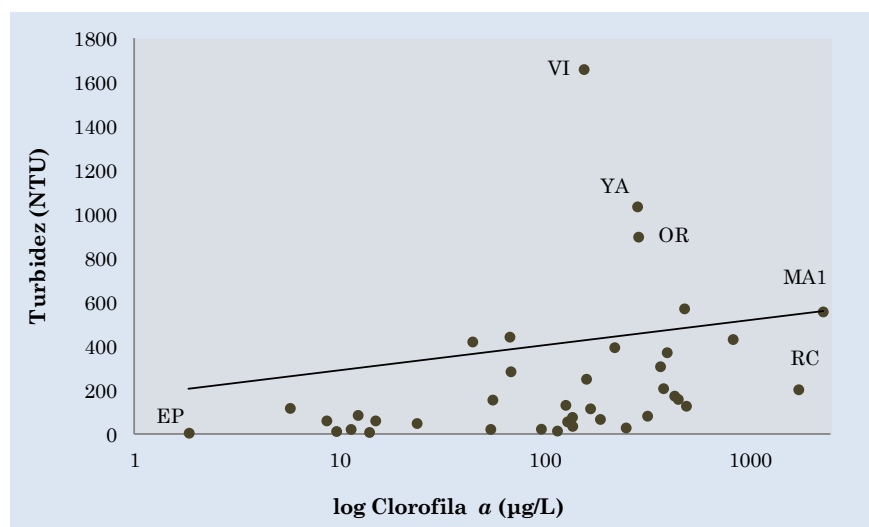


Figura 6.6: turbidez nefelométrica (NTU) en las 40 lagunas estudiadas de la Provincia de Buenos Aires en función de la concentración de Chl- α .

En la tabla 3.6 se resumen las abundancias del picoplancton y de los flagelados heterótrofos registradas en las 40 lagunas estudiadas, ordenadas por la turbidez nefelométrica creciente.

Tabla 3.6: abundancias totales de bacterias heterótrofas (BH), picocianobacterias (Pcy), piceocariotas (Peuk) y las distintas fracciones de tamaño de los flagelados heterótrofos (FH) registrados en las 40 lagunas estudiadas de la Provincia de Buenos Aires (ver referencias de las lagunas en la Tabla 1.4), ordenadas según la turbidez creciente.

Laguna	Abundancias (ind/mL)							
	BH	Pcy	Peuk	FH < 2 μ m	FH 2-5 μ m	FH 5-10 μ m	FH > 10 μ m	FH total
EP	6.8E+06	2.5E+04	0.0E+00	0.0E+00	5.9E+02	4.5E+03	7.4E+02	5.8E+03
CS	4.0E+06	1.1E+03	5.5E+03	1.5E+02	8.8E+02	1.5E+02	0.0E+00	1.2E+03
PI	7.1E+06	2.8E+05	4.6E+04	2.6E+02	2.2E+03	3.3E+02	0.0E+00	2.8E+03
BR	2.4E+07	2.0E+05	6.1E+04	0.0E+00	5.9E+02	7.4E+01	0.0E+00	6.6E+02
LP	5.4E+06	9.7E+04	0.0E+00	2.9E+02	2.4E+03	7.7E+02	3.7E+01	3.5E+03
RO	1.1E+07	3.5E+03	1.6E+05	0.0E+00	1.8E+01	1.3E+02	0.0E+00	1.5E+02
SG	5.6E+06	2.2E+04	6.6E+03	3.7E+01	1.7E+03	1.5E+02	0.0E+00	1.9E+03
KH	9.5E+06	7.8E+06	5.3E+03	2.7E+03	1.9E+03	6.1E+02	1.7E+02	5.3E+03
MT	1.4E+07	1.4E+06	1.1E+05	7.4E+01	3.9E+02	2.6E+02	3.7E+01	7.6E+02
BV	1.8E+07	1.9E+04	0.0E+00	6.1E+02	4.8E+03	1.1E+02	0.0E+00	5.5E+03
MA 2	5.3E+06	1.1E+05	0.0E+00	6.3E+02	1.1E+03	2.9E+02	0.0E+00	2.1E+03
SE	1.3E+07	6.0E+06	7.0E+04	0.0E+00	6.4E+02	3.6E+02	0.0E+00	1.0E+03
MO	3.9E+07	1.3E+05	1.3E+05	1.5E+03	1.0E+03	2.9E+02	0.0E+00	2.9E+03
CO	4.9E+07	7.4E+04	3.8E+04	5.5E+01	2.8E+02	1.0E+03	0.0E+00	1.3E+03
ZO	3.4E+07	1.2E+06	1.1E+06	6.6E+02	7.2E+03	1.3E+03	0.0E+00	9.2E+03
HG	1.4E+06	0.0E+00	0.0E+00	1.4E+03	2.1E+03	1.0E+03	1.1E+02	4.6E+03
LO	2.2E+07	3.1E+04	4.7E+05	0.0E+00	5.8E+03	3.0E+03	0.0E+00	8.7E+03
VE	4.1E+07	1.9E+04	1.7E+05	2.8E+02	1.1E+02	5.5E+01	0.0E+00	4.4E+02
BU	3.0E+07	3.8E+06	9.9E+04	0.0E+00	2.3E+03	1.5E+03	3.3E+02	4.2E+03
AG	2.9E+08	9.5E+05	3.3E+05	2.1E+04	2.2E+04	1.1E+03	0.0E+00	4.4E+04
CHIS	8.0E+07	4.1E+06	0.0E+00	5.4E+02	2.9E+02	9.8E+01	0.0E+00	9.8E+01
GO	3.7E+07	3.7E+05	9.7E+04	0.0E+00	5.5E+02	1.6E+02	0.0E+00	7.1E+02
LI	1.2E+07	6.8E+05	1.8E+04	2.9E+03	5.2E+03	3.7E+03	0.0E+00	1.2E+04
CA	2.5E+07	2.5E+06	9.2E+04	2.2E+02	4.0E+03	5.5E+02	1.1E+02	4.9E+03
SJ	4.0E+07	3.2E+05	5.5E+04	4.4E+03	1.7E+04	2.2E+03	0.0E+00	2.3E+04
RC	4.2E+07	1.3E+06	9.7E+04	0.0E+00	1.5E+03	2.2E+02	0.0E+00	1.8E+03
PA	1.2E+08	4.4E+07	2.6E+04	8.8E+02	7.1E+03	1.8E+03	0.0E+00	9.7E+03
HC	3.0E+07	9.2E+05	2.2E+04	1.6E+03	1.8E+04	2.1E+03	0.0E+00	2.2E+04
AL	1.0E+08	1.0E+06	2.5E+05	6.6E+02	7.1E+03	4.4E+02	4.4E+02	8.6E+03
CL	4.4E+07	7.7E+07	1.1E+05	2.8E+03	3.0E+04	3.3E+03	0.0E+00	3.6E+04
PE	1.4E+08	3.7E+04	5.5E+04	3.5E+03	4.3E+04	8.0E+03	0.0E+00	5.5E+04
SU	7.0E+07	1.0E+07	0.0E+00	5.4E+01	3.2E+02	1.8E+01	0.0E+00	4.0E+02
TU	1.3E+08	6.9E+04	4.8E+05	3.4E+05	4.8E+04	1.8E+03	0.0E+00	3.9E+05
CY	3.5E+07	0.0E+00	6.7E+04	0.0E+00	2.9E+02	2.9E+02	5.5E+01	6.5E+02
AZ	1.9E+08	3.1E+04	4.7E+05	2.0E+03	3.9E+03	0.0E+00	0.0E+00	5.9E+03
MA 1	4.2E+08	5.3E+05	9.7E+05	0.0E+00	2.8E+03	0.0E+00	0.0E+00	2.8E+03
SA	8.8E+07	1.1E+07	0.0E+00	0.0E+00	1.3E+03	2.6E+02	0.0E+00	1.5E+03
OR	6.9E+07	3.6E+07	0.0E+00	1.8E+01	1.1E+02	3.7E+01	3.7E+01	2.0E+02
YA	2.1E+08	1.8E+07	7.5E+05	9.0E+03	1.2E+04	2.8E+03	6.9E+02	2.4E+04
VI	5.0E+07	3.0E+07	0.0E+00	7.4E+03	3.5E+04	2.9E+03	0.0E+00	4.6E+04

Las abundancias de BH de la mayoría de las lagunas fueron muy elevadas (Tabla 3.6), y estuvieron positivamente correlacionadas con la concentración de Chl- α ($r=0,5$, $p<0,01$). No obstante, no se observaron correlaciones entre las abundancias de BH y FH totales, ni con ninguna de las fracciones de tamaño de FH. En la laguna MA 1 se registró una densidad extremadamente alta de BH ($4,2 \times 10^8$ ind/mL), valor aún más elevado que el registrado en la laguna de Chascomús ($1,1 \times 10^8$ ind/mL) en el verano de 2009; mientras que el valor mínimo se observó en HG ($1,4 \times 10^6$ ind/mL).

Por el contrario, las abundancias picofitoplanctónicas (Pcy y Peuk) fueron muy variables presentando valores indetectables hasta muy elevados (Tabla 3.6). Particularmente, las concentraciones de Pcy oscilaron entre $1,1 \times 10^3$ ind/mL en una laguna muy transparente como CS; hasta $7,7 \times 10^7$ ind/mL, en CL (laguna de aguas más turbias); mientras que en CY y HG (lagunas con turbidez intermedia) no fueron detectadas. Con respecto a la abundancia de Peuk, muchas lagunas presentaron valores indetectables (MA 2, EP, LP, BV, HG, VI, SA, OR, SU, CHIS), y la abundancia máxima ($1,1 \times 10^6$ ind/mL) se registró en ZO.

De esta manera, en general, el bacterioplancton mostró una mayor importancia relativa (>50 %) (Figura 7.6), con respecto al picofitoplancton en casi todas las lagunas estudiadas, con excepción de CL, en donde se registró solamente un 36,4 % de abundancia de BH; y KH con porcentajes similares entre bacterioplancton (54,9 %) y picofitoplancton (45,1%)

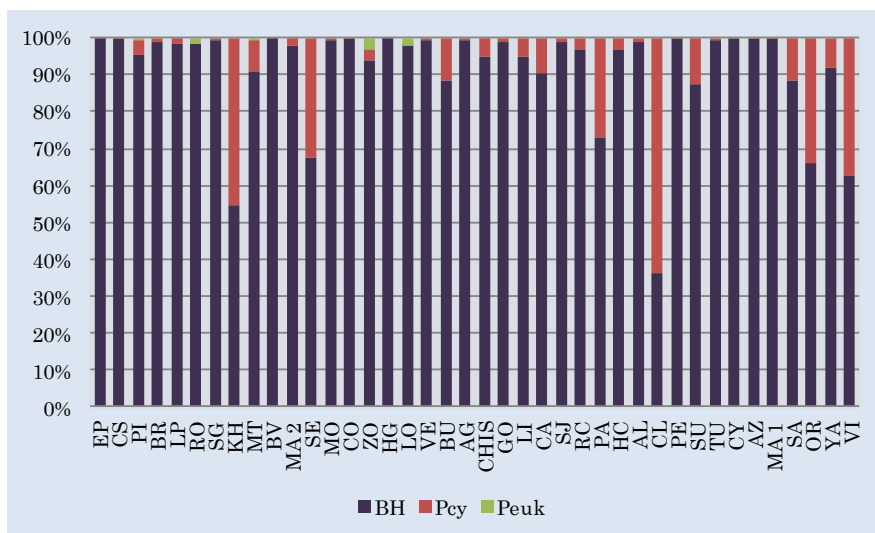


Figura 7.6: abundancias relativas (expresadas como porcentaje de la abundancia total) del bacterioplancton y picofitoplancton (Pcy y Peuk) en las 40 lagunas estudiadas de la Provincia de Buenos Aires (ver referencias de lagunas en la Tabla 1.6), ordenadas según la turbidez creciente.

La contribución relativa de las bacterias filamentosas (BF) al total de bacterias es muy escasa (Figura 8.6). Sólo en OR aproximadamente la mitad de las bacterias son filamentosas (47 %); mientras que en MA 2 y LI, la importancia relativa de BF es de 21,7 y 19,7 %, respectivamente. La abundancia de BF estuvo positivamente correlacionada con la concentración de Chl-*a* y la turbidez ($r=0,5$, $p<0,05$), pero no se correlacionó con la densidad de FH.

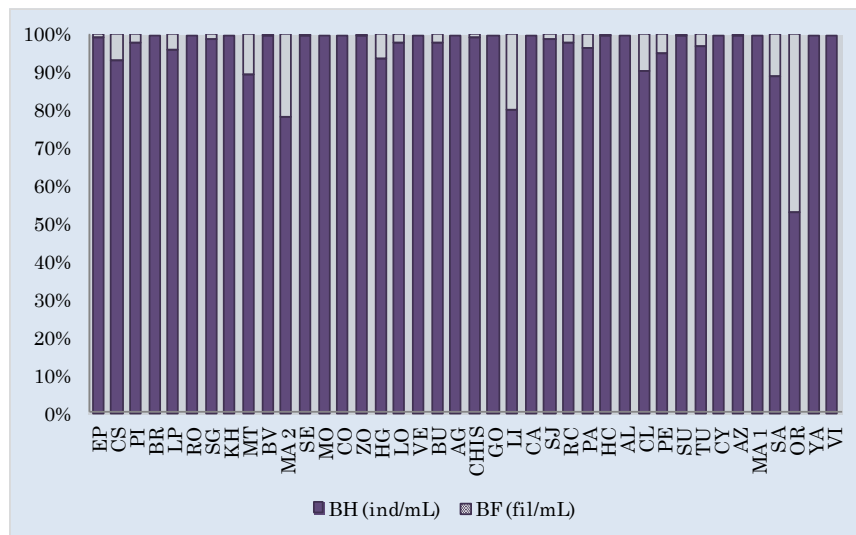


Figura 8.6: importancia relativa de las bacterias filamentosas (BF) a la abundancia total de bacterias (BH) durante las estaciones de primavera-verano de 2009-2011, en las 40 lagunas estudiadas de la Provincia de Buenos Aires (ver referencias de lagunas en la Tabla 1.6, fil: filamento), ordenadas por turbidez nefelométrica creciente.

Lo contrario ocurre con las picocianobacterias, en donde se puede apreciar que muchas de las células se encuentran agregadas (Figura 9.6). En las lagunas PI y CO, la contribución relativa de Pcy-ag es de 75,6 y 65,7 %, respectivamente; mientras que en las lagunas BU (49,3 %) y GO (45,1 %) también fueron abundantes. Como se ha mencionado, en las lagunas CY y HG no se registraron picocianobacterias. En la figura 9.6 se observa una aparente mayor proporción de Pcy-ag en las lagunas más transparentes; sin embargo, no hubo correlación con la turbidez del cuerpo de agua, ni con la concentración de Chl-*a*.

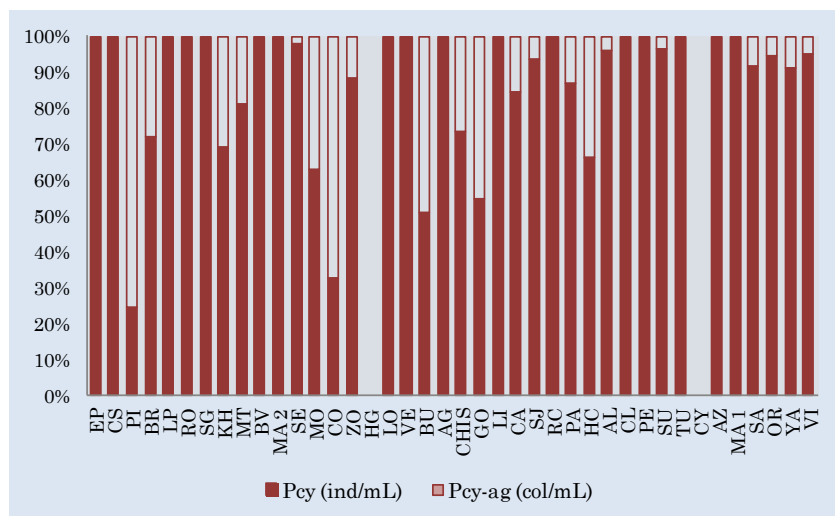


Figura 9.6: importancia relativa de las picociabacterias agregadas (Pcy-ag) a la abundancia total de picocianobacterias durante las estaciones de primavera-verano de 2009-2011, en las 40 lagunas estudiadas de la Provincia de Buenos Aires (ver referencias de lagunas en la Tabla 1.6, col:colonias), ordenadas por turbidez nefelométrica creciente.

Por otra parte, a pesar de registrarse altas densidades de BH en casi todas las lagunas, no todas presentaron grandes abundancias de FH. Por ejemplo, en las lagunas CHIS y RO se hallaron solamente 99 y 130 ind/mL, respectivamente, registrándose además en RO, la densidad más baja de organismos entre 2-5 μm (18 ind/mL). Esta fracción de tamaño (2-5 μm), sin embargo, estuvo muy bien representada en casi todos los cuerpos de agua (Tabla 3.6, Figura 10.6).

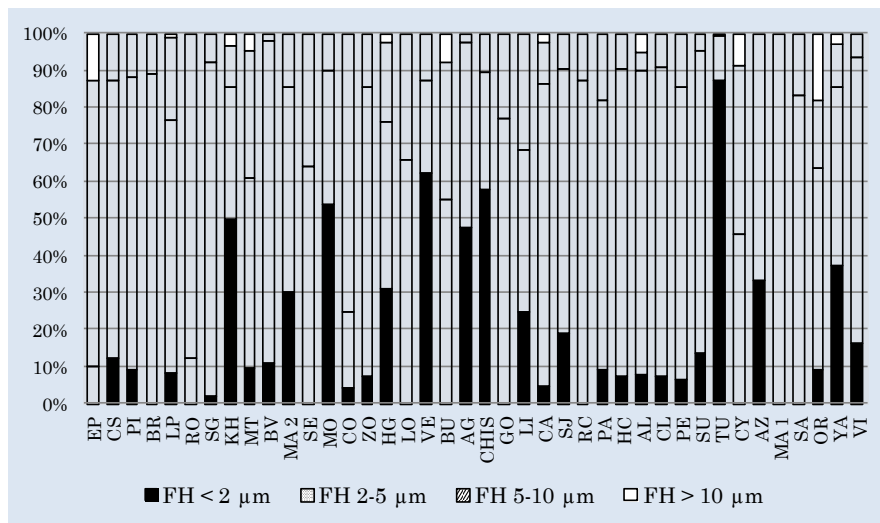


Figura 10.6: importancia relativa de la abundancia de las distintas fracciones de tamaño de los flagelados heterótrofos (FH) en las 40 lagunas estudiadas de la Provincia de Buenos Aires (ver referencias de lagunas en la Tabla 1.6), ordenadas por turbidez nefelométrica creciente.

La mayor abundancia de FH se observó en TU ($3,9 \times 10^5$ ind/mL) (Tabla 3.6), valor mayor aún que el observado en la laguna de Chascomús ($1,1 \times 10^5$ ind/mL); sin embargo aquí la mayoría de los individuos fueron menores a $2 \mu\text{m}$ (87,2 %) (Figura 10.6). Con respecto a las contribuciones relativas de las abundancias de las distintas fracciones de tamaño de los FH en cada laguna, se observó que en la mayoría de éstas, los individuos más abundantes estuvieron entre los 2 y $5 \mu\text{m}$; con excepción de RO (87,5 %), EP (77,2 %) y CO (75,0 %) donde la mayoría de los individuos estuvieron entre los 5 y $10 \mu\text{m}$.

El incremento en la concentración de clorofila α parece no modificar las abundancias de las comunidades planctónicas (Figura 11.6), permaneciendo relativamente constantes con un aumento de ésta. Sin embargo, a partir de una concentración de Chl- α extremadamente alta ($> 450 \mu\text{g/L}$), la abundancia de BH tiende a aumentar.

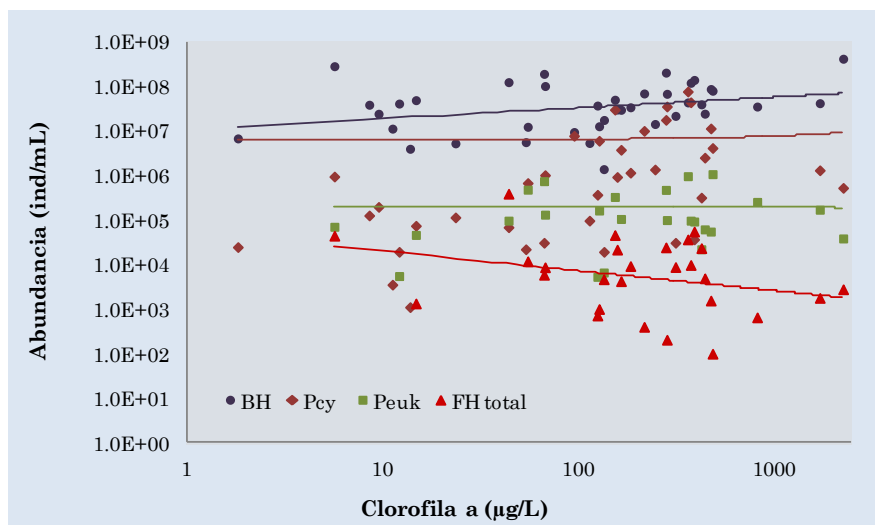


Figura 11.6: abundancia de la comunidad planctónica (BH: bacterias heterótrofas, Pcy: picocianobacterias, Peuk: piceucariotas, FH: flagelados heterótrofos) en las 40 lagunas estudiadas de la Provincia de Buenos Aires en función de la concentración de Chl-*a* (expresados en escala logarítmicas)

En la figura 12.6 se muestra el ordenamiento en 2 dimensiones de las 40 lagunas pampeanas en base a la estructura comunitaria de cada laguna. El test de correlación de Spearman realizado teniendo en cuenta las variables morfométricas, físicas y químicas vs. los scores sobre cada uno de los ejes de ordenación del NMDS, indicó una correlación altamente significativa y negativa del eje 1 con la turbidez nefelométrica ($r=-0,80$, $p<0,0001$); y, en menor medida con la concentración de seston ($r=-0,63$, $p<0,0001$), de nitrógeno orgánico (NK) ($r=-0,5$, $p<0,001$) y de fósforo total (PT) ($r=-0,5$, $p<0,01$). Por otro lado, el eje 2 también se correlacionó positivamente con la turbidez nefelométrica ($r=0,8$, $p<0,001$) y con la concentración de seston ($r=0,6$, $p<0,001$); mientras que estuvo negativamente correlacionado con la profundidad media ($r=-0,42$, $p<0,001$). Asimismo se detectaron otras correlaciones, pero éstas fueron muy bajas.

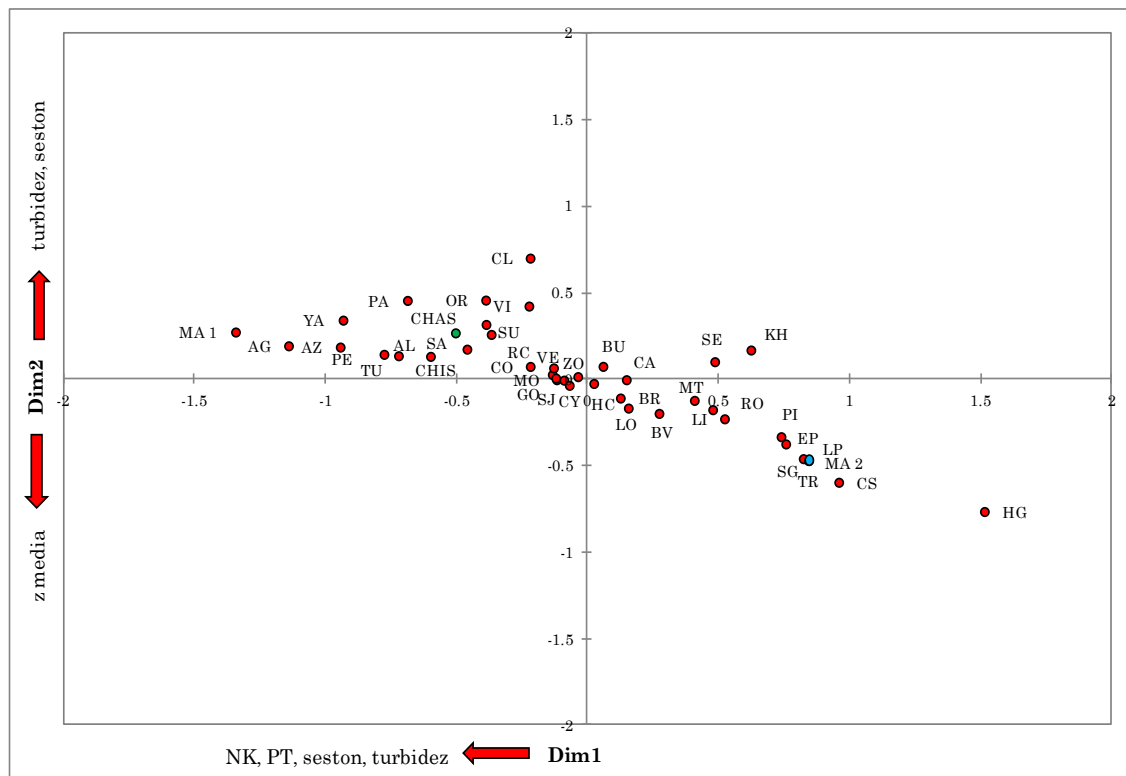


Figura 12.6: ordenamiento por NMDS de las 40 lagunas pampeanas junto con las lagunas El Triunfo (TR) (en celeste) y Chascomús (CHAS) (en verde), basado en las abundancias de las comunidades planctónicas (ver referencias de lagunas en la Tabla 1.6, Z: profundidad, NK: nitrógeno orgánico, PT: fósforo total). Las flechas indican el sentido de correlación de las variables morfométricas, físicas y químicas. Dim1: eje 1, Dim 2: eje 2.

Por consiguiente, en la figura 12.6 se puede observar una distribución continua de las lagunas, según el ordenamiento de los ejes 1 (Dim 1) y 2 (Dim 2), generado principalmente por la turbidez del cuerpo de agua. En el cuadrante superior izquierdo de la figura predominan las lagunas con mayor turbidez nefelométrica. Por otro lado, las lagunas que presentaron sus aguas más transparentes, con menor concentración de nutrientes (NK y PT) y una mayor profundidad media, se encuentran en el cuadrante inferior derecho. Según este ordenamiento, las lagunas con comunidades planctónicas similares, se encuentran más cercanas entre sí; mientras que las más diferentes se ubicarán más distantes. A modo general, podemos observar por ejemplo, que en un extremo se ubica MA 1 (abundancia extremadamente alta de BH); y, en el otro, HG (abundancia mínima de

BH). Como era de esperar, El Triunfo (TR) está más relacionada con las lagunas más transparentes, y Chascomús, con las más turbias.

Por otra parte, para evaluar el grado de acople entre las BH y los FH en las 40 lagunas pampeanas y analizar el principal mecanismo de regulación (“bottom-up ó top-down”) que podría afectar a la abundancia de los FH, se utilizó el modelo de Gasol (1994) como referencia (Figura 13.6).

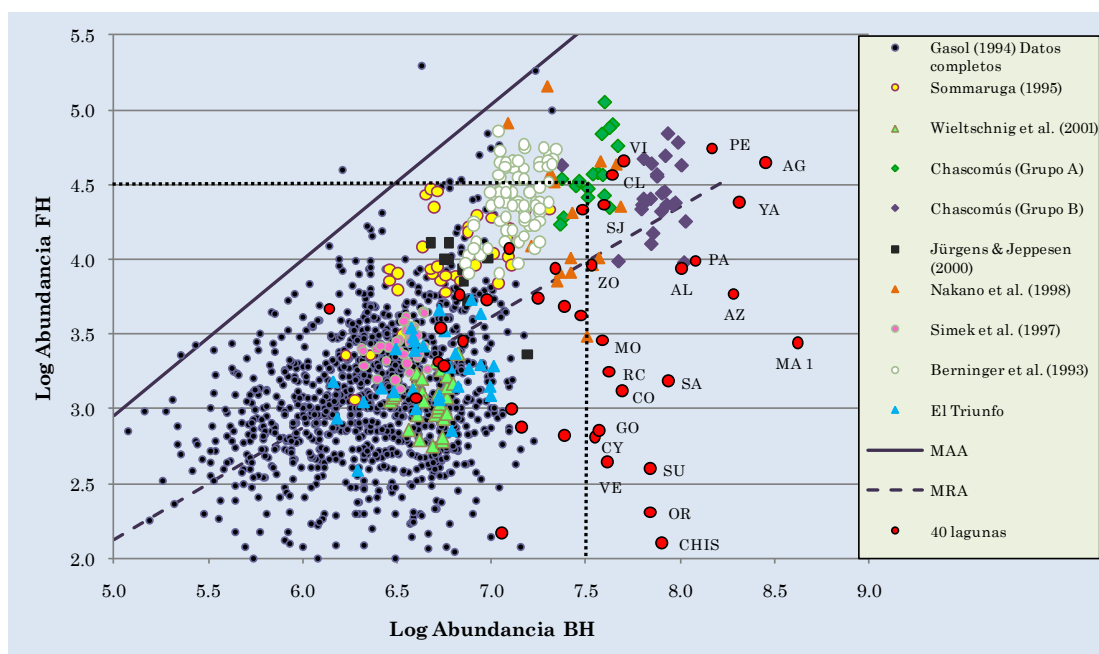


Figura 13.6: logaritmos de las abundancias totales bacterias (BH) y flagelados heterotróficos (FH) de distintos cuerpos de agua eutróficos e hipertróficos aplicados al modelo de Gasol (1994) junto con las lagunas pampeanas estudiadas en este trabajo (Las líneas punteadas formando un recuadro indican los límites del modelo, ver referencias de las lagunas en la Tabla 1.6).

Se observó que, por un lado, la mayoría de los datos se ubican por debajo de la línea MRA (“mean realised abundance”: abundancia media), lo que podría indicar, según Gasol, una fuerte presión de depredación sobre los FH; y, por otro lado, más de la mitad (21) de los cuerpos de agua estudiados exceden el rango original de datos utilizados en dicho modelo. Hay lagunas como SJ, CL, VI y PE que se ubican en la misma zona del gráfico que la observada para la laguna de Chascomús (Capítulo V), por encima de la línea MRA. Luego, hay un grupo importante de

puntos que se ubican por debajo de la línea MRA. Las lagunas que más se destacan son OR y CHIS que poseen una abundancia muy elevada de BH, y muy baja densidad de FH; y, MA 1 que presenta la máxima abundancia de BH.

DISCUSIÓN

Las aguas superficiales generalmente reflejan el tipo e intensidad de actividad que los seres humanos realizan en sus drenajes, por lo que las concentraciones de nutrientes dependen de la cuenca a la cual pertenece cada cuerpo de agua, junto con el uso de la tierra correspondiente (Quirós *et al.*, 2002; Quirós *et al.*, 2006; Carpenter *et al.*, 2011). Los efectos de la agricultura y ganadería se estarían reflejando en los niveles de fósforo y nitrógeno de la mayoría de las lagunas del humedal pampeano, y no resultan ser limitantes para el desarrollo de la biota.

Según el índice de Carlsson (1977), la mayoría de las lagunas pampeanas son consideradas eutróficas a hipertróficas. Este índice fue elaborado para cuantificar el fenómeno de eutrofización de los lagos principalmente de Europa y Estados Unidos. Quirós y colaboradores (Quirós *et al.*, 2006), propusieron nuevos índices para evaluar las lagunas pampeanas, dividiendo los cuerpos de agua en “claros vs. turbios” y en “pequeños vs. grandes”. Así, distinguieron rangos para cada parámetro (PT y Chl-*a*). Además, propusieron que las lagunas grandes “claras” se presentan como meso-eutróficas. Los valores de PT y Chl-*a* registrados en este trabajo son mucho más elevados que los reportados por estos autores; con lo cual, sugerimos que todas las lagunas pampeanas estudiadas aquí presentan estados desde eutrófico a hipertrófico.

En trabajos previos, sin embargo, Quirós y colaboradores (Quirós *et al.*, 2002) plantean la posibilidad de que las lagunas pampeanas se encuentren distribuidas a lo largo de un gradiente ambiental, desde lagunas eutróficas donde dominan las macrófitas hasta cuerpos de agua hipertróficos dominados por fitoplancton. El ordenamiento por NMDS no proporciona ningún indicio que permita discriminar netamente entre lagunas claras y turbias; por el contrario, los puntos se alinean a lo largo de un gradiente continuo (ver figura 12.6). En un estudio de lagos de Sudamérica, Kosten y colaboradores (Kosten *et al.*, 2012), observaron que los datos de distribución de frecuencias en base a la concentración de Chl-*a* y al porcentaje de

los lagos cubiertos por macrófitas podían distribuirse en forma bimodal; lo que podría indicar que las lagunas se presenten en dos estados estables alternativos (aunque no sería una prueba suficiente de la teoría). Sin embargo, la distribución de frecuencias del índice de atenuación de la luz presentaba solamente una moda, indicando (según este índice) que las lagunas probablemente no se presenten solamente en dos estados estables. Nuestros resultados concuerdan con esto último, ya que no observamos una segregación de lagunas en grupos, sino un continuo a lo largo del eje de turbidez del agua. En el ordenamiento realizado (NMDS), y teniendo en cuenta los dos primeros ejes, el área no resultó ser significativa para la distribución de las lagunas en este gradiente, pero sí la profundidad media. La morfología de las lagunas suele ser importante para el desarrollo de los microorganismos ya que, generalmente, las comunidades se ven favorecidas con la estabilidad del cuerpo de agua (Callieri, 2007; Camacho *et al.*, 2003; Quirós, 2004; Scheffer & van Ness, 2007). En este trabajo, en general, se observó que en cuerpos de agua con profundidad media mayor, las lagunas se presentaron más transparentes, probablemente debido a un menor disturbio de los sedimentos del fondo por parte del viento. Estos cuerpos de agua también están asociados a una menor concentración de nutrientes y Chl-*a*.

En este estudio, las lagunas KH y SG que pertenecen a la cuenca Oriental, así como también las que se encuentran en la cuenca del Río Salado (BR, LO, MT y SE), la mayoría de las lagunas ubicadas en la cuenca Atlántica Austral (PI, LP, BV), con excepción de SU; casi todas las lagunas pertenecientes a las encadenadas del Oeste (RO, MO, VE, CO), con excepción de AL; y, HG y HC (Noroeste), presentaron aguas transparentes. En todos estos cuerpos de agua se pueden observar vegetación acuática, ya sea sumergida, flotante o arraigadas en la zona litoral. Otras lagunas que presentaron aguas muy transparentes fueron EP, CS, y MA 2; sin embargo éstas no tienen vegetación. Las lagunas de EP y CS son consideradas hiperhalinas y esta particularidad determina la ausencia total de vegetación acuática. Por otro lado, en el litoral marítimo bonaerense encontramos la única albufera activa de la

argentina: Mar Chiquita (MA2). En esta laguna el fondo está constituido principalmente por arena con la presencia de algas marinas macroscópicas (Chlorophyta: *Ulva*, *Enteromorpha*, *Codium*, etc; y Rodophyta: *Porphyra*, *Condria*, etc.) (Canevari *et al.*, 1999). Estas algas tal vez cumplan un rol equivalente al de las macrófitas.

Según lo visto previamente, las lagunas más transparentes no sólo se presentan en la zona de la Pampa Deprimida, tal como lo planteara Quirós y colaboradores (Quirós *et al.*, 2002), sino que están distribuidas a lo largo de la Provincia de Buenos Aires, dependiendo de las características particulares de cada laguna. Por otra parte, un gran número de lagunas presenta una turbidez muy elevada. El humedal pampeano ha sufrido cambios desde el siglo XIX debido a la acción humana. Según Carpenter y colaboradores (Carpenter *et al.*, 2011), el cambio en el uso de la tierra es uno de los principales impulsores de los cambios en los ecosistemas. Muchos autores sugieren que el estado primigenio de las lagunas pampeanas era del tipo “claro” vegetado y posteriormente, debido a la eutrofización de las aguas, muchas de estas lagunas han cambiado a un estado altamente “turbio” (Quirós *et al.*, 2006).

Las lagunas pampeanas muestran valores cercanos al límite máximo de abundancia de BH correspondiente al modelo original de Gasol. Más aún, aproximadamente la mitad (21) de los cuerpos de agua estudiados exceden el rango original de datos utilizados en dicho modelo. Se observó que, por un lado, la mayoría de los datos se ubican por debajo de la línea MRA (“mean realised abundance”: abundancia media), lo que indica que en promedio las lagunas pampeanas muestran un mayor grado de desacople respecto a las predicciones del modelo. Más aún, nuestros datos, junto con otros datos de ambientes eutroficos/hipertróficos recopilados de la bibliografía (pero no incluidos en el modelo original) sugieren que la abundancia de FH no continúa aumentando con la abundancia de las BH en la forma predicha por el modelo de Gasol, sino que parece estar restringida a valores inferiores a 100.000 ind/L.

Los estudios en lagunas hipertróficas son comparativamente escasos, y probablemente no estén representados en los modelos globales. Los modelos de regresión utilizados por Bird & Kalff (1984) y Cole y colaboradores (Cole *et al.*, 1988) donde se relacionan abundancias y biomasa de BH con la producción primaria, no incluyen ambientes con concentraciones de Chl-*a* superiores a 200 µg/L. A pesar de registrarse altas correlaciones entre la abundancia de BH y los productores primarios (expresados como concentración de Chl-*a*) en un amplio rango de ambientes, incluido este trabajo; es probable que a muy altas concentraciones de Chl-*a* el incremento en la abundancia de BH no sea proporcional al incremento del estado trófico, tal como lo demostrara puntualmente Sommaruga (1995) en un lago hipertrófico de Uruguay. Este autor encontró que a pesar de que se encuentran correlaciones positivas entre estos componentes, las abundancias de BH suelen estar sobrestimadas, sugiriendo una disminución de dicha abundancia en niveles con extremadamente alta concentración de Chl-*a*. En este trabajo, en general, las concentraciones de Chl-*a* son muy elevadas, por lo tanto hemos calculado las abundancias de BH según la ecuación propuesta por Cole y colaboradores (Cole *et al.*, 1988) para de esta manera obtener más información de ambientes en el rango eutrófico e hipertrófico del hemisferio sur. En la figura 14.6 se puede observar que, al contrario de lo observado por Sommaruga (1995), las abundancias de bacterias observadas fueron más altas que las calculadas. Por otro lado, tanto los valores observados como los calculados presentan un incremento de BH con el aumento del estado trófico; también a concentraciones muy elevadas de Chl-*a* (> 450 µg/L).

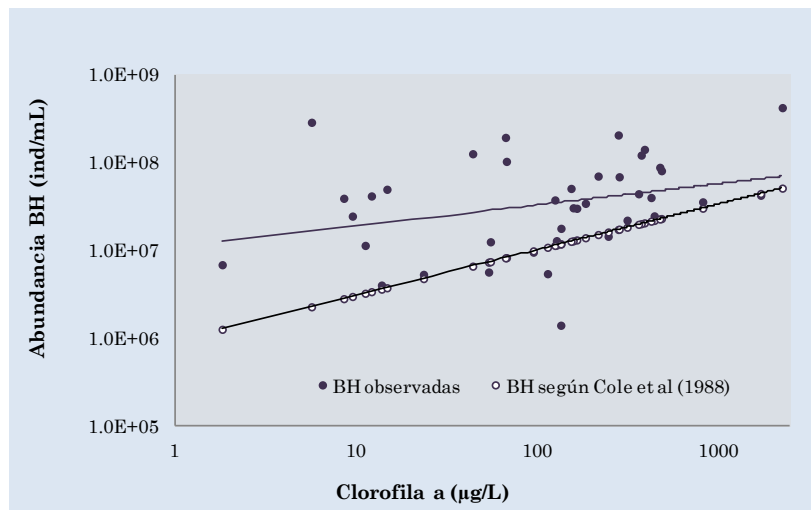


Figura 14.6: relación entre la abundancia de bacterias heterótrofas (BH) y la concentración de clorofila *a* y (expresadas en escala logarítmica), observadas y calculadas según la ecuación de *Cole et al.* (1988), en las 40 lagunas estudiadas de la Provincia de Buenos Aires.

Por lo tanto, se sugiere que en ambientes hipertróficos, la abundancia de BH sigue el mismo patrón que el observado por Cole y colaboradores (*Cole et al.*, 1988), para ambientes con $\text{Chl-}a < 200 \mu\text{g/L}$, y por otros autores quienes sugieren que las abundancias de todos los componentes del bucle microbiano aumenta con el estado trófico del cuerpo de agua (*Beaver & Crismann*, 1989; *Berninger et al.*, 1991; *Weisse*, 1991). Como vimos en la figura 10.6, en este trabajo, sin embargo, no todos los componentes del bucle microbiano aumentan sus abundancias con el estado trófico del cuerpo de agua. El picofitoplancton aparentemente se mantiene constante con el aumento de la $\text{Chl-}a$, y los flagelados heterótrofos tienden a disminuir. En la sección siguiente se discutirá sobre este tema.

Las lagunas de la región pampeana son particulares, y; en un sentido estricto no se encuentran comprendidas en ninguna de las categorías de la clasificación de *Dugan* (1992) (*Gómez y Toresani*, en *Canevari et al.*, 1999), ya que estos autores dividen los cuerpos de agua en: estuarios, costas abiertas, llanuras de inundación, pantanos de agua dulce, lagos y turberas. Mientras que el origen de las lagunas pampeanas fue distinto; ya que se formaron por deflación eólica durante el

cuaternario, y luego, muchas han sido modificadas por acción fluvial (Tricart, 1973). Por lo tanto, los cuerpos de agua pampeanos presentan escasa profundidad (lo que permite la interacción agua-sedimentos, provocadas por acción del viento) (Quirós, 2004) y no tienen plataforma ni talud; por el contrario, presentan un perfil típico en forma de sartén. Estas lagunas pueden ser permanentes o transitorias, y no presentan un ciclo térmico definido ni estratificación permanente. Los sedimentos de estas lagunas son carácter limoso, sus aguas son oligohalinas e hiperhalinas; y pueden estar colonizadas por vegetación acuática. Posiblemente, todas estas características hagan que la estructura y composición de las comunidades biológicas sean distintas. Nuestros resultados indican que en la región pampeana, las lagunas con elevadas densidades de BH y baja abundancia de FH son abundantes; y que estos componentes del bucle microbiano, generalmente no se encuentran acoplados.

Estructura y composición de las comunidades microbianas

En los capítulos anteriores hemos visto que las abundancias de las BH en los ambientes hipertróficos son muy elevadas e incluso, en la laguna de Chascomús sus valores fueron más altos que los reportados por la literatura. En la discusión previa observamos que la densidad de BH aumentaba con el aumento del estado trófico. En este capítulo vimos que un gran número de lagunas presentaron mayor concentración de Chl-*a* que la laguna de Chascomús, con lo cual es de esperar que las abundancias de BH también sean elevadas. De hecho, en muchas lagunas las densidades fueron mayores a 1×10^8 ind/mL; y, por lo tanto, tampoco han sido registradas en la literatura. La laguna MA 1 presentó la abundancia máxima de BH ($4,2 \times 10^8$ ind/mL). Esta laguna contiene valores extremadamente altos de Chl-*a* (2.284,1 $\mu\text{g/L}$), aún más elevados que los límites reportados por Quirós y colaboradores (Quirós *et al.*, 2006).

Por el contrario, las abundancias de picoautotrófos fueron muy variadas, registrándose valores intermedios en las lagunas más transparentes y valores muy elevados o indetectables, en las lagunas más turbias. Según Sommaruga & Roberts

(1997), la abundancia de picofitoplancton también aumenta con el estado trófico del cuerpo de agua. Sin embargo, esta tendencia parece no continuar en los ambientes hipertróficos, ya que se pueden observar valores muy altos o muy bajos de esta fracción del plancton. En la figura 11.6 se observa que tanto las Pcy como las Peuk se mantienen constantes con el incremento de la concentración de Chl-*a*.

En particular, la menor concentración de Pcy se observó en CS ($1,1 \times 10^3$ ind/mL) (eutrófica a hipertrófica, según el índice TSI teniendo en cuenta la concentración de Chl-*a* y de PT, respectivamente); mientras que en la pequeña laguna hipertrófica AZ fue de $3,1 \times 10^4$ ind/mL. Estos valores son aún menores que los valores dados por la literatura ($0,3 \times 10^5$ ind/mL) para ambientes hipertróficos (Hirose *et al.*, 2003). Nuestros resultados concuerdan con lo observado por Vörös y colaboradores (Vörös *et al.*, 1998) quienes analizaron 32 cuerpos de agua desde un gradiente de estado oligotrófico hasta hipertrófico; y, con los observados en lagunas pampeanas (Allende *et al.*, 2009, Silvano *et al.*, 2011). Por lo tanto, el patrón de abundancia de las Pcy a lo largo de un gradiente trófico no puede inferirse, ya que a muy altas concentraciones de Chl-*a* se pueden observar muy altos o muy bajos valores de Pcy.

En general, en los cuerpos de agua eutróficos e hipertróficos, las partículas en suspensión y la materia orgánica disuelta determinan la absorción y dispersión de la luz, la cual es un factor clave para el crecimiento del picofitoplancton (Vörös *et al.*, 1998; Callieri, 2007). En el trabajo de Allende y colaboradores (Allende *et al.*, 2009) se observó que el K_d (PAR) (coeficiente de atenuación de la luz), variaba hasta 14 veces entre las lagunas pampeanas estudiadas. Sin embargo, las radiaciones entre azul y verde azuladas, fueron las primeras en declinar, prevaleciendo las longitudes de onda cercanas al rojo y permitiendo que en estos cuerpos de agua dominen las picocianobacterias ricas en ficocianinas (Callieri, 2007), que son capaces de captar esas longitudes de onda. Otros factores también son importantes para determinar las abundancias de Pcy a concentraciones de Chl-*a* muy elevadas. Dichos factores

pueden ser la morfometría del cuerpo de agua, las variables ambientales y las relaciones entre otros componentes de las redes tróficas acuáticas.

Por otra parte, según Mózes y colaboradores (Mózes *et al.*, 2006), las picoeucariotas constituyen un importante componente de los cuerpos de agua eutróficos. Varios autores observaron que estas picoalgas generalmente presentan un orden de magnitud menor que las Pcy (Callieri, 2007). En este trabajo, también se encontraron abundancias de Peuk muy variables, desde muy elevadas como es el caso de la laguna ZO, con $1,1 \times 10^6$ ind/mL; hasta valores indetectables. Los factores que regulan la abundancia y distribución de las Peuk son diferentes a los de las Pcy. Según Weisse (1993), la disponibilidad de nutrientes y la intensidad de luz en la columna de agua pueden favorecer el desarrollo de las picoalgas, pero el comportamiento a largo plazo es difícil de predecir.

A diferencia de lo reportado por Silvoso y colaboradores (Silvoso *et al.*, 2011), en nuestro estudio se observó una mayor importancia relativa del bacterioplancton con respecto al picofitoplancton en casi todas las lagunas estudiadas. Sólo en KH se encontraron relaciones similares entre estos dos estudios. De acuerdo con lo discutido en párrafos anteriores, es probable que otros factores limiten el desarrollo del picofitoplancton en estos cuerpos de agua. Hirose y colaboradores (Hirose *et al.*, 2003) proponen que en un cuerpo de agua hipertrófico, la abundancia del picofitoplancton está fuertemente asociada con el control “top-down” ejercido por el microzooplancton. En las lagunas pampeanas estudiadas aquí, no se encontraron correlaciones con los FH; sin embargo, no se estudiaron otros posibles predadores como los ciliados y los rotíferos.

En general, la abundancia de FH en ambientes pelágicos varía entre 20 y más de 2×10^4 ind/mL (Boenigk & Arndt, 2002), observándose una estrecha relación con la abundancia de BH dependiendo del efecto top-down o bottom-up (cf. Gasol, 1994). En un estudio realizado en lagos en diferentes estados tróficos del norte de Alemania, Auer & Arndt (2001) observaron un incremento en la abundancia de FH con el aumento del estado trófico, desde valores medios de 169 ind/mL en cuerpos de

agua mesotróficos hasta 2439 ind/mL en ambientes hipertróficos. En el presente trabajo no se observó una relación con el estado trófico del cuerpo de agua. Y, por el contrario, las densidades parecieran disminuir en ambientes con extremadamente alta concentración de Chl-*a*. Según lo discutido en los capítulos anteriores, probablemente muchos de estos cuerpos de agua presenten una elevada abundancia de rotíferos, los cuales podrían ser los principales depredadores de los FH. La densidad de FH más alta fue observada en la laguna TU, uno de los cuerpos de agua con mayor turbidez y una elevada abundancia de BH. Dicha abundancia fue mayor que la registrada en Chascomús y, por consiguiente, una de la más altas registradas en la literatura (Sanders *et al.*, 1992). Además, Auer & Arndt (2001) también observaron que los FH > 10 µm dominaban en los cuerpos de agua hipertróficos. En nuestro estudio, los individuos más abundantes fueron más chicos y estuvieron entre un rango de tamaño de 2 a 5 µm. Cabe destacar, como ya hemos mencionado que las características de las lagunas pampeanas son diferentes a otros cuerpos de agua. Por otro lado, en el estudio realizado en Alemania los recuentos se realizaron mediante la técnica de cuantificación viva; mientras que en estas lagunas utilizamos la técnica de epifluorescencia, con lo cual la diferencia registrada puede ser debido a la técnica. Boenigk & Arndt (2002) recomiendan diferentes métodos de cuantificación para los microflagelados debido a que estos individuos generalmente son menos abundantes que los más pequeños; y, posiblemente se subestime su abundancia utilizando sólo la técnica de epifluorescencia. A pesar de estas diferencias, es de esperar que los individuos principalmente bacterívoros sean predominantes en las lagunas con mayor abundancia de bacterias (hipertróficas).

Patrones de abundancia de BH y FH

Analizando las 40 lagunas pampeanas mediante el modelo propuesto por Gasol (1994), se observó que la mayoría de los datos se ubican por debajo de la línea MRA, permaneciendo debajo de la capacidad de carga derivada de la abundancia de BH (Figura 13.6). El bajo número de flagelados obtenidos en relación a la cantidad

de bacterias, según dicho modelo, se debe probablemente a un efecto “top-down” sobre los FH por parte del metazooplanton. Si bien la evidencia disponible (Figura 1.6) no era del todo compatible con la predicción de que en los cuerpos de agua eutrófico-hipertróficos debía prevalecer el control “top-down” sobre los flagelados (Wieltschnig *et al.*, 2001; Gasol *et al.*, 2002; Pernthaler, 2005), nuestros resultados estarían confirmando esa predicción, por lo menos en estos cuerpos de agua. Sanders y colaboradores (Sanders *et al.*, 1992) observaron que la relación promedio entre BH:FH no debería ser mayor que 1×10^3 si estos componentes planctónicos se encuentran acoplados; y, en este estudio se encontró que esa relación es mucho mayor ($4,2 \times 10^4$). Estas evidencias indicarían que en la mayoría de las lagunas pampeanas el débil acople entre BH-FH podría deberse al efecto “top-down” sobre los FH. Por otro lado, no existe ninguna relación evidente entre las posibles estructuras de resistencia (bacterias filamentosas y picocianobacterias agregadas) con los FH, indicando que el efecto de depredación hacia estos componentes de las redes tróficas microbianas es débil.

RESUMEN Y CONCLUSIONES

- Las lagunas pampeanas presentan un estado eutrófico a hipertrófico.
- Las lagunas pampeanas no pueden segregarse en dos grupos, tal como lo predice la teoría de estados estables alternativos (“claras vs. turbias”), sino que se presentan a lo largo de un gradiente continuo de turbidez del cuerpo de agua.
- En las lagunas pampeanas, a medida que aumenta el estado trófico no todos los componentes del bucle microbiano incrementan sus abundancias. Las bacterias heterótrofas parecen seguir el mismo patrón que la concentración de clorofila *a*. Sin embargo, las abundancias de picofitoplancton parecen impredecibles; y las densidades de flagelados heterótrofos, en general, disminuyen con el aumento de la clorofila *a*.
- El grado de acople entre bacterias heterótrofas y flagelados heterótrofos es débil; presumiblemente por una gran presión de depredación ejercida por el metazooplancton (Modelo de Gasol 1994).
- Finalmente, al comparar la Figura 1.6 con la 13.6, vemos que estos cuerpos de agua pampeanos tan diversos complementan la información previa obtenida de varios cuerpos de agua de todo el mundo, confirmando la existencia de ambientes con altas densidad de BH y baja abundancia de FH.

CAPÍTULO VII

Conclusiones Generales

CONCLUSIONES GENERALES

Este trabajo de tesis doctoral constituye la primera caracterización de los patrones de abundancia de los depredadores y las presas del bucle microbiano de lagos someros pampeanos. Los resultados obtenidos constituyen un aporte para avanzar en la comprensión de la estructura y dinámica de los componentes microbianos de lagunas de la región.

Es sabido que la dinámica de las lagunas pampeanas está gobernada en gran medida por las condiciones climáticas e hidrológicas. Se conoce además que la variabilidad estacional e interanual en estos sistemas está fuertemente controlada por la disponibilidad de luz, la cual a su vez afecta el desarrollo de los microorganismos.

Dos desarrollos teóricos, la Teoría de Estados Estables Alternativos (Scheffer *et al.*, 1993) y el Modelo de Gasol (1994) se utilizaron en esta tesis como marco de referencia para analizar los patrones de abundancia observados. Estos resultaron útiles como herramientas para organizar y conceptualizar la evidencia recolectada en este estudio. Pero ninguno de los dos resultó enteramente satisfactorio desde un punto de vista predictivo.

La primera laguna estudiada (El Triunfo, Capítulo IV) se encuentra en estado estable de aguas claras. En esta laguna la abundancia de bacterias heterótrofas y flagelados heterótrofos se encuentran dentro del rango de valores comprendido por el modelo de Gasol (1994), aunque ocurren sobre el extremo más eutrófico del mismo. En esta laguna se observó un grado de acople entre FH y BH débil. Esto concuerda con las predicciones de Perntahler (2005) quienes utilizan el modelo de Gasol (1994) como marco de referencia. Por otro lado, si se adopta la teoría de estados alternativos como referencia, se esperaría que en un cuerpo de agua dominado por macrófitas, el metazooplancton se caracterice por ser abundante y con una alta eficiencia de filtración, y más específicamente que estuviera dominado por crustáceos de tamaño mediano o grande (Burks *et al.*, 2001). Estas características también harían suponer un débil acoplamiento entre BH y FH, ya

que estos últimos estarían controlados por los crustáceos planctónicos. Sin embargo, no se encontró evidencia de ese tipo de zooplancton; sino que por el contrario, las abundancias de cladóceros fueron muy bajas, y los rotíferos fueron los más abundantes en las fechas muestreadas.

La segunda laguna estudiada (Chascomús, Capítulo V), se encuentra en un estado estable de aguas turbias. En esta laguna las abundancias de BH exceden en más de $3,2 \times 10^7$ células/mL, el límite máximo contemplado en el modelo de Gasol (1994), lo que constituye un hallazgo en sí mismo. Gasol (1994) y Pernthaler (2005) habían especulado que el grado de acople debería disminuir (*i.e.* aumentar D) con el estado trófico. Sin embargo, el grado de acople observado entre FH y BH resultó cercano, aunque levemente superior, a las predicciones del modelo para estados tróficos menores. Por otra parte, desde la perspectiva de la teoría de estados alternativos, se esperaría que el metazooplancton de una laguna tan turbia como Chascomús estuviese dominado por especies de pequeño tamaño (rotíferos) y/o altamente evasivas (ciclopoideos). En el caso de Chascomús estas premisas se cumplieron en términos generales. Bajo estas premisas, se podría predecir un alto grado de acople (bajo D) entre FH y BH, tal como efectivamente se observó en el primer verano de nuestro estudio. Por lo tanto, tanto el modelo original de Gasol (no así algunos desarrollos posteriores) como la teoría de estados alternativos proporcionan los argumentos necesarios para explicar los patrones de abundancia de FH y BH en la laguna Chascomús.

No obstante, durante el estudio de la laguna Chascomús se pudo distinguir dos períodos que difieren marcadamente en la composición del zooplancton: el año 2008 dominado por pequeños cladóceros y copépodos, y el año 2009 dominado por rotíferos y copépodos. Estas diferencias no modificaron el grado de trofismo general de la laguna, pero sí se tradujeron en un distinto grado de acople entre FH y BH: el *dasacople* (D) resultó significativamente menor durante el primer período que en la segunda mitad del estudio. Ni el modelo original de Gasol (1994) ni sus desarrollos posteriores proveen elementos para interpretar estos resultados. La teoría de estados alternativos por el contrario, supondría que al disminuir la presión de

depredación sobre el metazooplancton, este desarrollaría poblaciones más numerosas y eficientes. En base a esto, podría esperarse un mayor control de las poblaciones de FH lo que resultaría en un mayor desacople. En este caso, las premisas de la teoría parecen cumplirse: la mortandad de peces permitió el desarrollo de cladóceros; pero el efecto sobre la relación FH:BH resultó opuesto al esperado: menor desacople en presencia de cladóceros y mayor desacople en presencia altas densidades de rotíferos.

Es interesante destacar que los resultados de las dos lagunas analizadas coinciden en que la capacidad de control de los rotíferos es mucho mayor que la esperada; y por lo tanto, sugerimos analizarlos en futuros experimentos controlados.

Por otra parte, el estudio de 40 lagunas pampeanas (Capítulo VI) confirma la existencia de una gran diversidad de ambientes en términos de los patrones de abundancia de FH y BH. Muchas de estas lagunas mostraron valores que exceden los límites de abundancia del modelo original de Gasol (1994) y que resultan comparables, o incluso superiores, a los valores más altos reportados en la literatura. Nuestro estudio provee además un conjunto de valores con alta densidad de bacterias y baja abundancia de flagelados, de los cuales no se tenía evidencias. En general entonces, este estudio permite extender los alcances del modelo de Gasol (1994). Desde el punto de vista de la teoría de estados alternativos, no se encontró evidencia de que la población de lagunas pampeanas se segregue en dos grupos definidos por estados alternativos discretos, sino que por el contrario, lo que se encontró fue un gradiente de condiciones, dado principalmente por la turbidez del cuerpo de agua. Por otra parte, el grado de acople entre FH y BH no mostró ninguna tendencia definida ni con los indicadores de estado trófico, ni con los de transparencia. Por lo tanto esta teoría no parece ser de utilidad para predecir los patrones de abundancia de FH y BH en el conjunto de las lagunas pampeanas.

BIBLIOGRAFÍA

- Allende, L.; Tell, G.; Zagarese, H.; Torremorell, A.; Pérez, G.; Bustingorry, J.; Escaray, R. & Izaguirre, I. (2009). Phytoplankton and primary production in clear and turbid shallow lakes from the pampa plain (Argentina). *Hydrobiologia* 624: 45-60.
- Amblard, C.; Carrias, J.F.; Bourdier, G. & Maurin, N. (1995). The microbial loop in a humic lake: seasonal and vertical variations in the structure of the different communities. *Hydrobiologia* 300-301(1): 71-84.
- Andersen, P. & Sørensen, H.M. (1986). Population dynamics and trophic coupling in pelagic microorganisms in eutrophic coastal waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 33: 99-109.
- Angeler, D.G.; Sánchez-Carrillo, S.; Rodrigo, M.A.; Viedma, O. & Alvarez-Cobelas, M. (2005). On the importance of water depth, macrophytes and fish in wetland picocyanobacteria regulation. *Hydrobiologia* 593: 23-32.
- APHA. (1992). Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater, America Publication Health Association, Washington, D.C.
- Arndt, H. & Mathes, J. (1991). Large heterotrophic flagellates form a significant part of protozooplankton biomass in lakes and rivers. *Ophelia* 33: 225-234.
- Arndt, H. & Nixdorf, B. (1991). Spring clear-water phase in a eutrophic lake: Control by herbivorous zooplankton enhanced by grazing on components of the microbial web. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*: 24: 879-883.
- Arndt, H. (1993). Rotifers as predators on components of the microbial web (bacteria, heterotrophic flagellates, ciliates) – a review. *Hydrobiologia* 255: 231-246.
- Arndt, H.; Dietrich, D.; Auer, B.; Cleven, E.J., Gräfenhan, T. & Weitere, M. (2000). Functional diversity of heterotrophic flagellates in aquatic ecosystems. En: Leadbeater BSC and Green J (eds) *The Flagellates*. Taylor & Francis. London.
- Auer, B. & Arndt, H. (2001). Taxonomic composition and biomass of heterotrophic flagellates in relation to lake trophy and season. *Freshwater Biol.* 46 (7): 959-972.
- Auer, B.; Elzer, U. & Arndt, H. (2004). Comparison of pelagic food webs in lakes along a trophic gradient and with seasonal aspects: influence of resource and predation. *J. Plankton Res.* 26 (6):697-709.
- Azam, F.; Fenchel, T.; Field, J.; Gray, J.; Meyer-Reil, L. & Thingstad, F. (1983). The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 10: 257-263.
- Balboni, L. Colautti, D.C. & Baigún, R.M. (2011). Biology of growth of *Hoplías* aff. *malabaricus* (Bloch, 1974) in a shallow pampean lake (Argentina). *Neotropical Ichthyology* 9 (2): 437-444.
- Beaver, J.R. & Crisman, T.L. (1989). The role of ciliated protozoa in pelagic freshwater ecosystems. *Microbial Ecol.* 17: 111-136.
- Benítez, H.G (2008). Estructura y dinámica del zooplancton de una laguna

pampásica moderadamente eutrófica (San Miguel del Monte). Tesis para optar el Título de Doctor en Ciencias naturales. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, La Plata.

- Berninger, U.G.; Finlay, B.J. & Kuuppo-Leinikki, P. (1991). Protozoan control of bacterial abundances in freshwater. *Limnol. Oceanogr.* 36: 139-147.
- Bird, D.F. & Kalff, J. (1984). Empirical relationship between bacterial abundance and chlorophyll concentration in fresh and marine waters. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 41: 1015-1023.
- Boenigk, J. & Arndt, H. (2002). Bacterivory by heterotrophic flagellates: Community structure and feeding strategies. *Antonie van Leeuwenhoek* 81: 465-480.
- Borsheim, K.Y. & Bratbak, G. (1987). Cell volume to carbon conversion factors for a bacterivorous *Monas* sp. enriched from sea water. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 36: 171-1.
- Brown, J.H. (1984). On the Relationship between Abundance and Distribution of Species. *The American Naturalist* 124(2): 255-279.
- Burks, R.L.; Jeppesen, E. & Lodge, D.M. (2001). Littoral zone structures as *Daphnia* refugia against fish predators. *Limnol. Oceanogr.* 46: 230-237.
- Burns, C.W. & Stockner, J.G. (1991). Picoplankton in six New Zealand lakes: abundance in relation to season and trophic state. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 76: 523-536.
- Callieri, C. & Pinolini, M.L. (1995). Picoplankton in Lake Maggiore, Italy. *International Revue der gesamten Hydrobiologie* 80(3): 491-501.
- Callieri, C. & Piscia, R. (2002). Photosynthetic efficiency and seasonality of autotrophic picoplankton in Lago Maggiore after its recovery. *Freshwater Biol.* 47: 941-956.
- Callieri, C. & Stockner, J.G. (2002). Freshwater autotrophic picoplankton: a review. *Journal of Limnology* 61:1-14.
- Callieri, C. (2007). Picophytoplankton in Freshwater Ecosystems: The Importance of Small-Sized Phototrophs. *Freshwater Rev.* 1(1):1-28.
- Callieri, C. (2010). Single cells and microcolonies of freshwater picocyanobacteria: a common ecology 69(2): 257-277.
- Callieri, C.; Karjalainen, S.M. & Passoni, S. (2002). Grazing by ciliates and heterotrophic nanoflagellates on picocyanobacteria in Lago Maggiore, Italy. *J. Plankton Res.* 24: 785-796.
- Camacho, A.; Picazo, A.; Miracle, M.R. & Vicente, E. (2003). Spatial distribution and temporal dynamics of picocyanobacteria in a meromictic karstic lake. *Algol. Studies* 109: 171-184.
- Canevari, P.; Blanco, D.E.; Bucher, E.H.; Castro, G. & Davidson, I. (eds). (1999). Los humedales de la Argentina. Clasificación, situación actual, conservación y legislación. Wetlands International Publicación N°46 (2^{da} Edición), Buenos Aires.
- Carlson, R.E. (1977). A trophic state index for lakes. *Limnol. Oceanogr.* 22: 361-369.

- Carpenter, S.R. & Kitchell, J.F. (1996). The trophic cascade in lakes. Cambridge University Press, Cambridge.
- Carpenter, S.R.; Kitchell, J.F.; Hodgson, J.R.; Cochran, P.A.; Esler, J.J.; Esler, M.M.; Lodge, D.M.; Kretchmer, D.; He, X. & Ende, C.N.V. (1987). Regulation of lake primary productivity by food web structure. *Ecology* 68: 1863-1876.
- Carpenter, S.R.; Stanley, E.H. & Zanden, M.J.V. (2011). State of the World's Freshwater Ecosystems: Physical, Chemical, and Biological Changes. *Ecosystems*: 75-99.
- Cavalier-Smith, T. (2000). The Flagellates. Taylor & Francis, London.
- Claps, M.C.; Gabellone, N.A. & Benítez, H.H. (2004). Zooplankton biomass in an eutrophic shallow lake (Buenos Aires, Argentina): spatio-temporal variations. *Ann. Limnol. Int. J. Lim.* 40 (3): 201-210.
- Cohen, J.E.; Jonsson, T. & Carpenter, S.R. (2003). Ecological community description using the food web, species abundance, and body size. *Most* 100(4): 1781-1786.
- Cole, J.J.; Finlay, S. & Pace, M.L. (1988). Bacterial production in fresh and saltwater ecosystems: Across system overview. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 43: 1-10.
- Conzonno, V.H. & Claverie E.F. (1990). Chemical characteristics of the water of Chascomús pond (Provincia de Buenos Aires, Argentina). Limnological implications. *Revista Brasileira de Biologia* 50: 15-21.
- Corliss, J.O. (1979). The Ciliated Protozoa. 2^{da} (ed). Pergamon Press, Oxford.
- Cussac, V.E.; Fernández, D.A.; Gómez, S.E. & López, H.L. (2008). Fishes of southern South America: a story driven by temperature. *Fish Physiol. Biochem.* 35(1): 29-42.
- Dangavs, N. (1979). Presencia de dunas de arcillas fósiles en la Pampa Deprimida. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 34 (1): 31-35.
- Dangavs N.V.; Blasi A.M. & Merlo D.O. (1996). Descripción sistemática de los parámetros morfométricos considerados en las lagunas pampásicas. *Limnobiós* 1:35-39.
- Dangavs, N.V. (1976). Descripción sistemática de los parámetros morfométricos considerados en las lagunas pampásicas. *Limnobiós* 1(2): 35-59.
- Diovisalvi, N.; Berasain, G.; Unrein, F.; Colautti, D.; Fermani, P.; Llamas, M.; Torremorell A.; Lagomarsino, L., Pérez, G.; Escaray, R.; Bustingorry, J.; Ferraro, M. & Zagarese, H. (2010). Chascomús: estructura y funcionamiento de una laguna pampeana turbia. *Ecología Austral* 20(2): 115-127.
- Dolan, J. & Šimek, K. (1999). Diel periodicity in *Synechococcus* populations and grazing by heterotrophic nanoflagellates: analysis of food vacuole contents. *Limnol. Oceanogr.* 44: 1565-1570.
- Dolan, J.R. & Gallegos, C.L. (1991). Trophic coupling of rotifers, microflagellates, and bacteria during fall months in the Rhode River estuary. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 77: 147-156.
- Drakare, S.; Blomqvist, P.; Bergström, A.K. & Jansson, M. (2003). Relationships between picophytoplankton and environmental variables in lakes along a gradient of water colour and nutrient content. *Freshwater Biol.* 48: 729-740.

- Ducklow, H. (1983) Production and fate of bacteria in the oceans. *BioScience* 33:494-501.
- Dugan, P. (ed.) (1992). Conservación de Humedales. Un análisis de temas de actualidad y acciones necesarias. UICN. Gland, Suiza.
- Fenchel, T. (1987). Ecology of Protozoa Science Tech., Madison, WI and Springer, Berlin.
- Finlay, B.F.; Corliss, J.O.; Esteban, G.F.; Fenchel, T. (1996). Biodiversity at the microbial level: the number of free-living ciliates in the biosphere. *Q. Rev. Biol.* 71: 221-237.
- Finlay, B.J. & Esteban, G.F. (1998). Freshwater protozoa: biodiversity and ecological function. *Biodiv. Conserv.* 7: 1163-1186.
- Foissner, W. (2006). Biogeography and Dispersal of Microorganisms: A Review Emphasizing Protists. *Africa*: 111-136.
- Foissner, W.; Agatha, S. & Berger, H. (2002). Soil ciliates (Protozoa, Ciliophora) from Namibia (Southwest Africa) with emphasis of two contrasting environments, the Etosha Region and the Namib Desert. *Denisia* 5: 1-1459.
- Freyre, L. (1967). Consecuencias de la mortandad de peces por las temperaturas extremas de junio de 1967 en Laguna Chascomús. *Agro* 9 (15): 35-46.
- Fu, F.X.; Warner, M.E.; Zhang, Y.; Feng Y. & Hutchins, D.A. (2007). Effects of increased temperature and CO₂ on photo- synthesis, growth, and elemental ratios in marine *Synechococcus* and *Prochlorococcus* (Cyanobacteria). *J. Phycol.* 43: 485-496.
- Gabellone, N.A.; Solari, L.C. & Claps, M.C. (2001). Planktonic and physico-chemical dynamics of a markedly fluctuating backwater pond associated with a lowland river (Salado River, Buenos Aires, Argentina). *Lakes & Reservoirs: Research and Management* 6: 133-142.
- Gannon, M.J. (1971). Source of referral and employee turnover. *J. Appl. Psychol.* 55: 226-228.
- Gasol, J.M. & Vaqué, D. (1993). Lack of coupling between heterotrophic nanoflagellates and bacteria: A general phenomenon across aquatic systems? *Limnol. Oceanogr.* 38: 657-665.
- Gasol, J.M. (1994). A framework for the assessment of top-down vs bottom-up control of heterotrophic nanoflagellate abundance. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 113: 291-300.
- Gasol, J.M.; Pedrós-Alió, C.; Vaqué, D. (2002). Regulation of bacterial assemblages in oligotrophic plankton systems: results from experimental and empirical approaches *Antonie van Leeuwenhoek* 81: 435-452.
- Gasol, J.M.; Simons, A.M. & Kalff, J. (1995). Patterns in the top-down versus bottom-up regulation of heterotrophic nanoflagellates in temperate lakes. *J. Plankton Res.* 17(10): 1879-1903.
- Giraut, M.; Aguglino, R.; Lupano, C.; Bozzarello, E.; Cornejo, J. & Rey, C. (2007). Regiones hídricas superficiales de la provincia de Buenos Aires – Actualización cartográfica digital. Congreso de la Asociación Española de Teledetección. 19-21 de septiembre, Mar del Plata, Argentina.

- Gómez, S.E. & Toresani, N.I (1998). Pampas: 99-114. En: Los humedales de la Argentina - Clasificación, situación actual, conservación y legislación, Canevari *et al.* (Eds.), Wetlands International Publicación N°46 (2^{da}. Edición), Buenos Aires.
- González Sagrario, M.A. & Balseiro, E. (2010). The role of macroinvertebrates and fish in regulating the provision by macrophytes of refugia for zooplankton in a warm temperate shallow lake. *Freshwater Biology* 55: 2153-2166.
- González Sagrario, M. A., Balseiro, E., Ituarte, R. & Spivak, E. (2009). Macrophytes as refuge or risky areas for zooplankton, a delicate balance set by littoral predacious macroinvertebrates. *Freshwater Biology* 54: 1042-1053.
- Hahn, M.W.; Moore, E.R.B. & Höfle, M.G. (1999). Bacterial defence mechanism of filament formation against flagellate grazing is growth rate-controlled in bacteria of different phyla. *Appl. Environ. Microbiol.* 65: 25-35.
- Hammer, Ø.; Harper, D.A.T. & Ryan, P.D. (2001). PAST: Paleontological Statistics software for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 1-9.
- Hessen, D.O. (2006). Determinants of seston C:P-ratio in lakes. *Freshwater Biol.* 51: 1560-1569.
- Hirose, M.; Nishibe, Y.; Ueki, M. & Nakano, Shin-ichi. (2003). Seasonal changes in the abundance of autotrophic picoplankton and some environmental factors in hypereutrophic Furuike Pond. *Aquatic Ecology* 37: 37-43.
- Huss, A.A. & Wehr, J.D. (2004). Strong Indirect Effects of a Submersed Aquatic Macrophyte , *Vallisneria americana*, on Bacterioplankton Densities in a Mesotrophic Lake. *Microb. Ecol.* 47: 305-315.
- Iglesias, C. (2010). Cascading effects of predators in temperate and subtropical shallow lakes. Tesis para optar el título de Doctor en Ciencias Biológicas en la Universidad de Aarhus, Dinamarca.
- Izaguirre, I. & Vinocur, A. (1994). Algal assemblages from shallow lakes of the Salado River Basin (Argentina). *Hydrobiologia* 289(1-3): 57-64.
- Izaguirre, I.; Pizarro, H.; Pinto, P.D.E.T.; Rodríguez, P.; O' Farrell, I.; Unrein, F. & Gasol, J.M. (2010). Macrophyte influence on the structure and productivity of photosynthetic picoplankton in wetlands. *Journal of Plankton Research* 32(2): 221-238.
- Izaguirre, I.; Sinistro, R.; Schiaffino, M.R.; Sánchez, M.L.; Unrein, F. & R. Massana (2012). Grazing rates of protists in wetlands under contrasting light conditions due to free-floating plants. *Aquat. Microb. Ecol.* 65: 221-232.
- Jacquet, S.; Partensky, F. ; Marie, D. ;Casotti, R. & Vaultot, D. (2001). Cell cycle regulation by light in *Prochlorococcus* strains. *Appl. Environ. Microb.* 67 (2): 782-790.
- Jeppesen, E.; Jensen, J.P.; Søndergaard, M. & Lauridsen, T. (1999). Trophic dynamics in turbid and clearwater lakes with special emphasis on the role of zooplankton for water clarity. *Hydrobiologia* 409: 217–231.
- Jeppesen, E.; Jensen, J.P.; Søndergaard, M.; Lauridsen, T.; Pedersen, L.J. & Jensen, L. (1997). Top–down control in freshwater lakes: The role of nutrient state, submerged macrophytes and water depth. *Hydrobiologia* 342/343: 151-164.

- Jezberová, J. & Komárková, J. (2007). Morphological transformation in a freshwater *Cyanobium* sp. induced by grazers. *Environ. Microbiol.* 9: 1858-1862.
- Johnson, P.W. & Sieburth, J. (1982). *In-situ* morphology and occurrence of eukaryotic phototrophs of bacterial size in the picoplankton of estuarine and oceanic waters. *J. Phycol.* 18: 318-327.
- Jones, R.I. (1992). The influence of humic substances on lacustrine planktonic food chains. *Hydrobiologia* 229: 73-91.
- José de Paggi, S. (1994). Zooplankton del río Paraná: microcrustáceos y material inorgánico en suspensión. Tesis para optar el título de Doctor en Biología. Universidad Nacional del Litoral, Santa Fé, Argentina.
- Jürgens, K. & Jeppesen, E. (1998). Cascading effects on microbial food web structure in a dense macrophyte bed. En: Jeppesen, E.; Søndergaard, M.; Christoffersen, K. (eds). The structuring role of submerged macrophytes in lakes. Springer-Verlag, New York, p 262–273.
- Jürgens, K. & Jeppesen, E. (2000). The impact of metazooplankton on the structure of the microbial food web in a shallow, hypertrophic lake. *J. Plankton Res.* 22: 1047-1070.
- Jürgens, K. & Jeppesen, E. (2000). The impact of metazooplankton on the structure of the microbial food web in a shallow, hypertrophic lake. *J. Plankton Res.* 22 (6): 1047-1070.
- Jürgens, K. & Massana, R (2008): Protistan grazing on marine bacterioplankton. p. 383-441. En *Microbial Ecology of the Oceans*, 2^{da} ed. Kirchman, D.L.; Wiley-Blackwell (eds), New Jersey.
- Jürgens, K. & Matz, C. (2002). Predation as a shaping force for the phenotypic and genotypic composition of planktonic bacteria. *Antonie van Leeuwenhoek* 81: 413-434.
- Jürgens, K. & Stolpe, G. (1995). Seasonal dynamics of crustacean zooplankton, heterotrophic nanoflagellates and bacteria in a shallow, eutrophic lake. *Freshwater Biol.* 33: 27-38.
- Jürgens, K.; Pernthaler, J.; Schalla, S. & Amann, R. (1999b). Morphological and compositional changes in a planktonic bacterial community in response to enhanced protozoan grazing. *Appl. Environ. Microbiol.* 65: 1241-1250.
- Jürgens, K.; Skibbe, O. & Jeppesen, E. (1999a). Impact of metazooplankton on the composition and population dynamics of planktonic ciliates in a shallow, hypertrophic lake. *Aquat. Microb. Ecol.* 17: 61-75.
- Jürgens, K.; Wickham, S.A.; Rothhaupt, K.O. & Santer, B. (1999c). Feeding rates of macro- and microzooplankton on heterotrophic nanoflagellates. *Limnol. Oceanogr.* 41: 1833-1839.
- Jürgens, K.; Wickham, S.A.; Rothhaupt, K.O.; Santer, B. (1996). Feeding rates of macro and microzooplankton on heterotrophic nanoflagellates. *Limnol. Oceanogr.* 41: 1833-1839.
- Kalinowska, K. (2004). Bacteria, nanoflagellates and ciliates as components of the microbial loop in three lakes of different trophic status. *Pol. J. Ecol.* 52 (1): 19-34.

- Kilham, P. (1981). Pelagic bacteria: extreme abundances in african saline lakes. *Naturwissenschaften* 68(7): 380-381.
- Koste, W. (1978). Rotatoria. Die Rädertiere Mitteleuropas. Bestimmungswerk begründet von Max Voigt. 2 Vol. Borntraeger, Stuttgart.
- Kosten, S.; Vernoi, M.; Van Nes, E.; Sagrario, M.A; Clevers, J.G.P.W & Scheffer, M. (2012). Bimodal transparency as an indicator for alternative states in South American lakes. *Freshwater Biol.* 57: 1191-1201.
- Köthe, A. & Benndorf, J. (1994). Top-down impact of *Daphnia galeata* on pelagic heterotrophic flagellates in a whole lake biomanipulation experiment. *Mar. Microb. Food Webs* 8: 325-335.
- Kruskal, J.B.(1964). Nonmetric multidimensional scaling: a numerical method. *Psychometrika* 2: 115-129.
- Kranewitter, A.V. (2010). Estudio intensivo de la dinámica temporal del picoplancton de la laguna Chascomús. Tesis para optar al título de Licenciada en Ciencias biológicas. Universidad de Buenos Aires, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales.
- Lagomarsino, L. (2012). Estudios sobre la dinámica de nutrientes en seis lagunas pampeanas con énfasis en la dinámica de fósforo en una laguna turbia (Chascomús). Tesis Doctoral de la Universidad Nacional de La Plata, Buenos Aires, Argentina.
- Lagomarsino, L.; Pérez, G.; Escaray, R.; Bustingorry, J. & Zagarese, H. (2011). Weather variables as drivers of seasonal phosphorus dynamics in a shallow hypertrophic lake (Laguna Chascomús, Argentina). *Fundam. Appl. Limnol.* 178(3): 191-201.
- Legendre, P. & Legendre, L (1998). Numerical Ecology. Elsevier Science BV, Amsterdam.
- Llames, M. (2011). Diversidad y ecología de las comunidades microbiológicas de las lagunas pampeanas. Tesis para optar el título de Doctor en Biología de la Universidad de Buenos Aires.
- Llames, M.; Lagomarsino, L.; Diovisalvi, N.; Fermani, P.; Torremorell, A.; Pérez, G.; Unrein, F.; Bustingorry, J.; Escaray, R., Ferraro, M. & Zagarese, H. (2009). The effects of different degrees of light availability in shallow, turbid waters: a mesocosm study. *J. Plankton Res.* 31 (12): 1517-1529.
- Lopretto, E. & Tell, G. (1995). Ecosistemas de aguas continentales. Metodologías para su uso. Ediciones Sur.
- Malvárez, A.I & Bó, R. (2004) (eds). Bases ecológicas para un sistema nacional de clasificación e inventario de humedales.
- Mann, C.J. & Wetzel, R.G. (1996). Loading and utilization of dissolved organic carbon from emergent macrophytes. *Aquatic Botany* 53: 61-72.
- Meerhoff, M.; Clemente J. M.; Teixeira de Mello F.; Iglesias, C.; Pedersen, A.R. & Jeppesen, L.E. (2007a). Can warm climate-related structure of littoral predator assemblies weaken the clear water state in shallow lakes? *Global Change Biology* 13: 1888-1897.
- Meerhoff, M.; Iglesias, C.; De Mello, F.T.; Clemente, J.M; & Jeppesen, L. E. (2007b). Effects of habitat complexity on community structure and predator

avoidance behaviour of littoral zooplankton in temperate versus subtropical shallow lakes. *Freshwater Biology* 52: 1009-1021.

- Menden-Deuer, S. & Lessard, E.J. (2000). Carbon to volume relationship for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton. *Limnol. Oceanogr.* 45: 569-579.
- Mieczan, T. (2010). Periphytic Ciliates in Three Shallow Lakes in Eastern Poland: a comparative study between a phytoplankton-dominated lake, a phytoplankton-macrophyte lake and a macrophyte-dominated lake *Zoological Studies* 49 (5): 589-600.
- Modenutti, B.; Queimaliños, C.; Balseiro, E. & Reissig, M. (2003). Impact of different zooplankton structures on the microbial food web of a South Andean oligotrophic lake. *Acta Oecologica* 24: 289-298.
- Mózes, A.; Présing, M. & Vörös, L. (2006). Seasonal dynamics of picocyanobacteria and picoeukaryotes in a large shallow lake (Lake Balaton, Hungary). *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie* 91: 38-50.
- Muyllaert, K.; Declerck, S. & Wichelen, J.V. (2006). An evaluation of the role of daphnids in controlling phytoplankton biomass in clear water versus turbid shallow lakes. *Limnologia* 36: 69-78.
- Muyllaert, K.; Declerck, S.; Geenens, V.; Wichelen, J.V.; Vandekerckhove, J.; Gucht, K.V.D. *et al.* (2003). Zooplankton, phytoplankton and the microbial food web in two turbid and two clearwater shallow lakes in Belgium. *Aquatic Ecology* (1997): 137-150.
- Muyllaert, K.; Gucht, K.V.D.; Vloemans, N.; Meester, L.D.; Gillis, M. & Vyverman, W. (2002). Relationship between Bacterial Community Composition and Bottom-Up versus Top-Down Variables in Four Eutrophic Shallow Lakes. *Society* 68 (10): 4740-4750.
- Nakano, S.; Ishii, N.; Manage, P.M. & Kawabata, Z. (1998). Trophic roles of heterotrophic nanoflagellates and ciliates among planktonic organisms in a hypereutrophic pond. *Aquat. Microb. Ecol.* 16: 153-161.
- Pace, M.L. (1986). An empirical analysis of zooplankton community size structure across lake trophic gradients. *Limnol. Oceanogr.* 31: 45-55.
- Paine, R.T. (1980). Food webs: linkage, interaction strength and community infrastructure. *J. Anim. Ecol.* 49: 667-685.
- Passoni, S. & Callieri, C. (2001). Picocyanobacteria single forms, aggregates and microcolonies: survival strategy or species succession? *Verh Internat. Verein Limnol.* 27: 1879-1883.
- Pennak, R.W. (1989). Fresh-water Invertebrates of the United States: Protozoa to Mollusca. John Wiley & Sons (eds), New York, USA.
- Pérez, G.; Llamas, M.; Lagomarsino, L. & Zagarese, H. (2011). Seasonal variability of optical properties in a highly turbid lake (Laguna Chascomús, Argentina). *Photochemistry and Photobiology* 87: 659-670.
- Pérez, G.L.; Torremorell, A.; Bustingorry, J.; Escaray, R.; Pérez, P.; Diéguez, M. & Zagarese, H. (2010). Optical characteristics of shallow lakes from the Pampa and Patagonia regions of Argentina. *Limnologia* 40: 30-39.

- Pérez, G.L.; Torremorell, A.; Bustingorry, J.; Escaray, R.; Pérez, Patricia; Diéguez, M. & Zagarese (2010). Optical characteristics of shallow lakes from the Pampa and Patagonia regions of Argentina. *Limnologica* 40:30-39.
- Pernthaler, J. (2005). Predation on prokaryotes in the water column and its ecological implications. *Nat. Rev. Microbiol.* 3: 537-546.
- Pernthaler, J.; Sattler, B.; Šimek, K.; Schwarzenbacher, A. & Psenner, R. (1996). Top-down effects on the size-biomass distribution of a freshwater bacterioplankton community. *Aquat. Microb. Ecol.* 10: 255-263.
- Pernthaler, J.; Zöllner, E.; Warnecke, F.; Zo, E. & Ju, K. (2004). Bloom of Filamentous Bacteria in a Mesotrophic Lake: Identity and Potential Controlling Mechanism. *Appl. Environ. Microbiol.* 70 (10): 6272.
- Pomeroy, L.R. & Deibel, D. (1986). Temperature regulation of bacterial activity during the spring bloom in Newfoundland coastal waters. *Science* 233: 359-361.
- Pomeroy, L.R. (1974). The ocean foodweb, a changing paradigm. *BioScience* 24: 499-504.
- Pontin, R.M. (1978). A key to British freshwater planktonic Rotifera. Scientific Publication no 38. Freshwater Biological Association, Ambleside, UK.
- Porter, K.G., Feig, Y.S. (1980). The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. *Limnol. Oceanogr.* 25: 943-948.
- Porter, K.G.; Paerl, H.; Hodson, R.; Pace, M.; Priscu, J.; Riemann, B.; Scavia, D. & Stockner, J. (1988). Microbial interactions in lake food webs. En Carpenter, S.R. (ed.), *Complex Interactions in Lake Communities*. Springer-Verlag, New York.
- Pourriot, R. (1977). Food and feeding habits of Rotifera. *Archiv fur Hydrobiologie, Beihefte Ergebnisse der Limnologie* 8: 243–260.
- Putt, M.; Stoecker, D.K. (1989). An experimentally determined carbon-volume ratio for marine oligotrichous ciliates from estuarine and coastal waters. *Limnol. Oceanogr.* 34: 1097-1103.
- Quirós, R. (2000) La eutrofización de las aguas continentales de Argentina. I Reunión de la Red Temática sobre Eutrofización de Lagos y Embalses. Subprograma XVII. Cooperación Iberoamericana. Ciencia y Tecnología para el Desarrollo (CYTED). Marzo 16 y 17, 2000. Mar del Plata, Argentina.
- Quirós, R. & Drago, E. (1999). The environmental state of Argentinean lakes: An overview. *Lakes and Reservoirs: Research and Management* 4: 55-64.
- Quirós, R. (1988). Relationships between air temperature, depth, nutrients and chlorophyll in 103 Argentinian lakes. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 23: 647-658.
- Quirós, R. (2004). Sobre la Morfología de las Lagunas Pampeanas. Serie de Documentos de Trabajo del Área de Sistemas de Producción Acuática. Departamento de Producción Animal, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, Argentina.
- Quirós, R.; Boveri, M.B.; Petracchi, C.A. *et al.* (2006). Los efectos de la agriculturación del humedal pampeano sobre la eutrofización de sus lagunas. Eutrofização na América do Sul: Causas, conseqüências e tecnologias de gerenciamento e controle: 1–16. En Tundisi, J.G.; Matsmura-Tundisi, T. &

Sidagis Galli, C. (eds). Instituto Internacional de Ecologia, Instituto Internacional de Ecologia e Gerenciamento Ambiental, Academia Brasileira de Ciências, Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, InterAmerican Panel on International Issues, InterAmerica Network of Academies of Sciences.

- Quirós, R.; Rosso, J.J.; Rennella, A.M.; Sosnovsky, A. & Boveri, M.B. (2002b). Análisis del estado trófico de las lagunas pampeanas (Argentina). *Interciencia* 27 (11): 584-591.
- Quirós, R.; Rennella, A.M.; Boveri, M.B.; Rosso, J.J. & Sosnovsky, A. (2002a). Factores que afectan la estructura y el funcionamiento de las lagunas pampeanas. *Ecol. Aust.* 12: 175-185.
- Reid, J.W. (1985). Chave de identificação e lista de referências bibliográficas para as espécies continentais sulamericanas de vida livre da ordem Cyclopoida (Crustacea, Copepoda). Universidad de Sao Paulo. *Bol. Zool. Univ. São Paulo* 9: 17-143.
- Reynolds, C.S. (2006). *The Ecology of Freshwater Phytoplankton*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Riemann, B. & Christoffersen, K. (1993). Microbial trophodynamics in temperate lakes. *Mar. Microb. Food Webs* 7: 69-100.
- Ruttner-Kolisko, A. (1974). *Plankton Rotifers, Biology and Taxonomy*. E.Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Nägele u. Obermiller) Stuttgart.
- Sakka, A.; Legendre, L.; Gosselin, M. & Delesalle, B. (2000). Structure of the oligotrophic planktonic food web under low grazing of heterotrophic bacteria: Takapoto Atoll, French Polynesia. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 197: 1-17.
- Sakka, A.; Legendre, L.; Gosselin, M. & Delesalle, B. (2000). Structure of the oligotrophic planktonic food web under low grazing of heterotrophic bacteria: Takapoto Atoll, French Polynesia. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 197: 1-17.
- Sánchez, M.L.; Pizarro, H.; Tell, G. & Izaguirre, I. (2010). Relative importance of periphyton and phytoplankton in turbid and clear vegetated shallow lakes from the Pampa Plain (Argentina): a comparative experimental study. *Hydrobiologia* 646(1): 271-280.
- Sanders, R.W.; Caron, D.A.; Berninger, U.G. (1992). Relationships between bacteria and heterotrophic nanoplankton in marine and fresh waters—an inter-ecosystem comparison. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 86: 1-14.
- Sanders, R.W.; Leeper, D.A.; King, C.H. & Porter, K.G. (1994). Grazing by rotifers and crustacean zooplankton on nanoplanktonic protists. *Hydrobiologia* 288: 167-181.
- Sanders, R.W.; Porter, K.G.; Bennett, S.J. & DeBiase, A.E. (1989). Seasonal patterns of bacterivory by flagellates, ciliates, rotifers, and cladocerans in a freshwater planktonic community *Limnol. Oceanogr.* 34: 673-687.
- Sanders, R.W.; Wickham, S.A. (1993). Planktonic protozoa and metazoa: predation, food quality and population control. *Mar. Microb. Food Webs* 7: 197-223.
- Sarmiento, H. (2012) (n.d.). New paradigms in tropical limnology: the importance of the microbial food web. *Hydrobiologia*. doi: 10.1007/s10750-012-1011-6.

- Sarmiento, H.; Unrein, F.; Isumbisho, M.; Stenuite, S.; Gasol, J.M. & Descy, J.P. (2008). Abundance and distribution of picoplankton in tropical, oligotrophic Lake Kivu, eastern Africa. *Freshwater Biol.* 53: 756-771.
- Scheffer, M. & Jeppesen, E. (2007). Regime shifts in shallow lakes. *Ecosystems* 10 (1): 1-3.
- Scheffer, M. & van Nes, E. H. (2007). Shallow lakes theory revisited: various alternative regimes driven by climate, nutrients, depth and lake size. *Hydrobiologia* 584 (1): 455-466.
- Scheffer, M. (1998). *Ecology of shallow lakes*. Chapman & Hall. London.
- Scheffer, M.; Hosper, S.H.; Meijer, M.L.; Moss, B. & Jeppesen, E. (1993). Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 275-279.
- Sharp JH (1993) Procedures subgroup report. *Mar. Chem.* 41:37-49.
- Sharp, J.H. (1993). Procedures subgroup report. *Marine Chemistry* 41: 37-49.
- Sherr, B.F. & Sherr, E.B. (2000). Marine microbes: an overview. En: Kirchman, D. (Ed). *Microbial Ecology of the Oceans* (pp 13–46). Wiley-Liss, New York.
- Sherr, E.B. & Sherr, B.F. (2002). Significance of predation by protists in aquatic microbial food webs. *Antonie van Leeuwenhoek* 81: 293-308.
- Sherr, E.B. & Sherr., B.F. (1988). Role of microbes in pelagic food webs. *Limnol. Oceanogr.* 33: 1225-1227.
- Sieburth, JMcN.; Smetacek, V. & Lenz, J. (1978). Pelagic ecosystem structure: heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. *Limnol. Oceanogr.* 23: 1256-1263.
- Silvoso, J.; Izaguirre, I. & Allende, L. (2011). Picoplankton structure in clear and turbid eutrophic shallow lakes: A seasonal study. *Limnologica* 41: 181-190.
- Šimek, K.; Bobkova, J.; Macek, M.; Nedoma, J.; Psenner, R. (1995). Ciliate grazing on picoplankton in a eutrophic reservoir during the summer phytoplankton maximum: a study at the species and community level. *Limnol. Oceanogr.* 40: 1077-1090.
- Šimek, K.; Hartman, P.; Nedoma, J.; Pernthaler, J.; Springmann, D.; Vrba, J. & Psenner, R. (1997). Community structure, picoplankton grazing and zooplankton control of heterotrophic nanoflagellates in a eutrophic reservoir during the summer phytoplankton maximum. *Aquat. Microb. Ecol.* 12: 49-63.
- Simon, M. & Azam, F. (1989). Protein content and protein synthesis rates of planktonic marine bacteria. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 51: 201-213.
- Sinistro, R. (2007). Estructura de las comunidades planctónicas y análisis de sus interacciones tróficas en un humedal de la cuenca del Paraná inferior (Reserva Otamendi), Buenos Aires, Argentina. Tesis para optar el título de Doctor en Biología de la Universidad de Buenos Aires.
- Sommaruga, R. & Psenner, R. (1995). Permanent presence of grazing-resistant bacteria in a hypertrophic lake. *Appl. Environ. Microbiol.* 61: 3457-3459.
- Sommaruga, R. & Robarts, R.D. (1997). The significance of autotrophic and heterotrophic picoplankton in hypertrophic ecosystems. *FEMS Microb. Ecol.* 24: 187-200.

- Sommaruga, R. (1995). Microbial and classical food webs: A visit to a hypertrophic lake. *Microb. Ecol.* 17: 257-270.
- Sommer, U.; Sommer, F. (2006). Cladocerans versus copepods: the cause of contrasting top-down controls on freshwater and marine phytoplankton. *Oecologia* 147: 183-194.
- Soriano, A. (1992). Río de la Plata grasslands. Pp. 367-407. En: RT Coupland (ed.). Ecosystems of the world. 8A. Natural grasslands. Introduction and western hemisphere. Elsevier. New York, USA.
- Sorokin, Y.I. (1981). Microheterotrophic organisms in marine ecosystems. En: Longhurst, A. R. (ed.) Analysis of marine ecosystems. Academic Press, London.
- Sosnovsky, A. & Quirós, R. (2004). Efectos de la intensidad de uso de la tierra en pequeñas lagunas pampeanas (Argentina). *Ecologia Austral* 16: 115-124.
- Sosnovsky, A. & Quirós, R. (2006). El estado trófico de pequeñas lagunas pampeanas, su relación con la hidrología y el uso de la tierra. *Ecología Austral*. 16: 115-124.
- Stanley, E.H.; Johnson, M.D. & Ward, A.K. (2003). Evaluating the Influence of Macrophytes on Algal and Bacterial Production in Multiple Habitats of a Freshwater Wetland. *Limnol. Oceanogr.* 48 (3): 1101-1111.
- Stenuite, S.; Tarbe, A.L.; Sarmiento, H.; Unrein, F.; Pirlot, S.; Sinyinza, D. *et al.* (2009). Photosynthetic picoplankton in Lake Tanganyika: biomass distribution patterns with depth, season and basin. *J. Plank. Res.* 31 (12): 1531-1544.
- Stockner, J.G.; Callieri, C & Cronberg, G. (2000). Picoplankton and other non-bloom forming cyanobacteria in lakes. In: The Ecology of Cyanobacteria. A. Whitton and M. Potts (eds.): 195-231. Netherlands: KluwerAcademyPublishers.
- Stokner, J.G. (1991). Autotrophic picoplankton in freshwater ecosystems: the view from the summit. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.* 76: 483-492.
- Stomp, M.; Huisman, J.; Vörös, L. *et al.* (2007). Colorful coexistence of red and green picocyanobacteria in lakes and seas. *Ecol. Lett.* 10: 290-298.
- Stumm, W. & Morgan, J.J. (1996). Aquatic chemistry: chemical equilibria and rates in natural water, 3 ed. John Wiley & Sons, New York.
- Tarbe, A.L. (2010). Les protistes. Acteurs-clés du réseau trophique pélagique au Lac Tanganyika. Tesis Pour l'obtention du grade de Docteur en Sciences, Université de Namur, Belgique.
- Tarbe, A.L.; Unrein, F.; Stenuite, S.; Pirlot, S.; Sarmiento, H.; Sinyinza, D. & Descy, J.P. (2011). Protist herbivory: a key pathway in the pelagic food web of Lake Tanganyika. *Microb. Ecol.* 62 (2): 314-323.
- Thelaus, J.; Forsman, M.; & Andersson, A. (2008). Role of productivity and protozoan abundance for the occurrence of predation-resistant bacteria in aquatic systems. *Microb. Ecol.* 56(1): 18-28.
- Toresani, N.; López, H. & Gómez, S.E. (1994). Lagunas de la Provincia de Buenos Aires. Ministerio de la Producción de la Provincia de Buenos Aires, La Plata.
- Torremorell, A.; Bustigorry, J.; Escaray, R. & Zagarese, H. (2007). Seasonal

- dynamics of a large, shallow lake, laguna Chascomús: the role of light limitation and other physical variables. *Limnologica* 37(1): 100-108.
- Torremorell, A.; Llames, M.; Pérez, G.L.; Escaray, R.; Bustingorry, J. & Zagarese, H. (2009). Annual patterns of phytoplankton density and primary production in a large, shallow lake: the central role of light. *Freshwater Biol.* 54: 437-449.
- Tranvik, L.J. (1992). Allochthonous dissolved organic matter as an energy source for pelagic bacteria and the concept of the microbial loop. *Hydrobiologia* 229: 107-114.
- Tricart, J.F.L (1973). Geomorfología de la Pampa Deprimida. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Buenos Aires, Argentina.
- Unrein, F. (2001). Efecto de los nutrientes y el pH sobre la estructura del fitoplancton en ambientes de la llanura aluvial del Paraná Inferior. Tesis para optar el título de Doctor en Biología de la Universidad de Buenos Aires.
- Unrein, F.; Massana, R.; Alonso-Sáez, L.; Gasol, J.M. (2007). Significant year-round effect of small mixotrophic flagellates on bacterioplankton in an oligotrophic coastal system. *Limnol. Oceanogr.* 52: 456-469.
- Van der Gucht, K.; Sabbe, K.; De Meester, L.; Vloemans, N.; Zwart, G.; Gillis, M. & Vyverman, W. (2001). Contrasting bacterioplankton community composition and seasonal dynamics in two neighbouring hypertrophic fresh-water lakes. *Environ. Microbiol.* 3: 680-690.
- Vaqué, D.; Gasol, J. & Marrasé, C. (1994). Grazing rates on bacteria: the significance of methodology and ecological factors. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 109: 263-274.
- Vickerman, K. (1998). Revolution among the Protozoa. En: Coombs, G.H; Vickerman, K.; Sleight, M.A. & Warren, A. (Eds). Evolutionary Relationships among Protozoa (pp 1–24). Kluwer Academic Publishers, London.
- Vörös, L.; Callieri, C.; Balogh, K.V. & Bertoni, R. (1998). Freshwater picocyanobacteria along a trophic gradient and light quality range. *Hydrobiologia* 369-370: 117-125.
- Weisse, T. & Müller, H. (1998). Planktonic protozoa and the microbial food web of Lake Constance. *Archiv für Hydrobiologie, Special Issues Advances in Limnology* 53: 223- 254.
- Weisse, T. (1990). Trophic interactions among heterotrophic microplankton, nanoplankton and bacteria in Lake Constance. *Hydrobiologia* 191: 111-122.
- Weisse, T. (1991). The annual cycle of heterotrophic freshwater nanoflagellates: role of bottoms-up vs. top-down control. *J. Plankton Res.* 13: 167-185.
- Weisse, T. (1993). Dynamics of autotrophic picoplankton in marine and freshwater ecosystems. *Adv. Microb. Ecol.* 13: 327-370.
- Weisse, T.; Müller, H.; Pinto-Coelho, R.M.; Schweizer, A.; Springmann, D. & Baldringer, G. (1990). Response of the microbial loop to the phytoplankton spring bloom in a large prealpine lake. *Limnol. Oceanogr.* 35:781-794.
- Wetzel, R.G. (2001). Limnology, Lake and River Ecosystems. Academic Press, San Diego, California, USA.

- White, P.; Kalff, J.; Rasmussen, J.; Gasol, J. (1991). The effect of temperature and algal biomass on bacterial production and specific growth rate in freshwater and marine habitats. *Microb. Ecol.* 21: 99-118.
- Wickham, S.A. (1995). Trophic relations between cyclopoid copepods and ciliated protists: Complex interactions link the microbial and classic food webs. *Limnol. Oceanogr.* 40: 1173-1181.
- Wieltschnig, C.; Kirschner, A.; Steitz, A. & Velimirov, B. (2001). Weak coupling between heterotrophic nanoflagellates and bacteria in a eutrophic freshwater environment. *Microb. Ecol.* 42: 159-167.
- Wieltschnig, C.; Wihlidal, P.; Ulbricht, T.; Kirschner, A.K.T. & Velimirov, B. (1999). Low control of bacterial production by heterotrophic nanoflagellates in a eutrophic backwater environment. *Aquat. Microb. Ecol.* 17: 77-89.
- Wilcock, R.J.; Champion, P.D.; Nagels, J.W. & Croker, G.F. (1999). The Influence of Aquatic Macrophytes on the Hydraulic and Physico-Chemical Properties of a New Zealand Lowland Stream. *Hydrobiologia* 416: 203-214.
- Worden A (2004) Assessing the dynamics and ecology of marine picophytoplankton: the importance of the eukaryotic component. *Limnol. Oceanogr.* 49: 168-179.
- www.ambiente.gov.ar/?IdArticulo=93 (2012). ¿Qué son los Humedales? Grupo de trabajo de recursos acuáticos. Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación. Jefatura de Gabinetes de Ministros. Presidencia de la Nación.
- www.ambiente.gov.ar/archivos/web/GTRA/File/folletofinalreducido.pdf (2007). Humedales de la República Argentina. Grupo de trabajo de recursos acuáticos. Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación. Jefatura de Gabinetes de Ministros. Presidencia de la Nación.
- www.ambiente.gov.ar/gtra.publicaciones.humedales_argentina (2007). Humedales de la República Argentina. Grupo de trabajo de recursos acuáticos. Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación. Jefatura de Gabinetes de Ministros. Presidencia de la Nación.
- Zhang, H. & Singer, B. (1999). Recursive Partitioning in the Health Sciences (Statistics for Biology and Health). Springer Verlag, Berlin.
- Zingel, P.; Agasild, H.; Nõges, T. & Kisand, V. (2007). Ciliates are the dominant grazers on pico- and nanoplankton in a shallow, naturally highly eutrophic lake. *Microb. Ecol.* 53: 134-142.
- Zölner, E.; Santer, B.; Boersma, M.; Hoppe, H.G. & Jürgens, K. (2003). Cascading predation effects of Daphnia and copepods on microbial food web components. *Freshw. Biol.* 48: 2174-2193.