

Tesis Doctoral

Influencia del nivel hídrico y de la macrofitia en los patrones espaciales y temporales del zooplancton de una laguna de inundación

Chaparro, Griselda Noemí

2013

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:

Chaparro, Griselda Noemí. (2013). Influencia del nivel hídrico y de la macrofitia en los patrones espaciales y temporales del zooplancton de una laguna de inundación. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:

Chaparro, Griselda Noemí. "Influencia del nivel hídrico y de la macrofitia en los patrones espaciales y temporales del zooplancton de una laguna de inundación". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2013.

EXACTAS UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Departamento de Ecología, Genética y Evolución

Influencia del nivel hídrico y de la macrofitia en los patrones espaciales y temporales del zooplancton de una laguna de inundación

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

Lic. Griselda Noemí Chaparro

Director de Tesis: **Dra. Inés O'Farrell**

Director Asistente de Tesis: **Dra. María Soledad Fontanarrosa**

Consejero de Estudios: **Dr. Demetrio Boltovskoy**

Laboratorio de Limnología, IEGEBA, Instituto de Ecología, Genética y Evolución de
Bs. As, CONICET, FCEN, UBA

Buenos Aires, 2013

Índice

Resumen	4
Summary	5
Agradecimientos	6
Introducción General	8
Objetivo General	14
Objetivo general	15
Objetivos específicos	15
Área de Estudio	16
Metodología General	20
Diseño de muestreo	21
Trabajo de campo	21
Trabajo de laboratorio	22
Análisis del zooplancton	22
Análisis del fitoplancton > 2 µm	24
Flagelados heterotróficos y picoplancton (plancton < 2 µm)	24
Datos solicitados	24
CAPÍTULO 1	25
Influencia de la heterogeneidad ambiental sobre la diversidad del zooplancton	25
Introducción	26
Materiales y métodos	28
Datos de campo	28
Comunidad zooplanctónica	28
Datos satelitales	29
Preprocesamiento	29
Extracción de la información satelital	30
Parámetros de heterogeneidad ambiental	30
Análisis estadísticos	31
Resultados	32
Análisis a distintas escalas	32
Análisis según la categorización de ambientes	37
Discusión	40
Capítulo 2	45
Efecto del pulso de inundación sobre el zooplancton	45
Introducción	46
Materiales y métodos	50
Datos de campo	50
Análisis de datos	51
Resultados	52
Comparación entre períodos hidrológicos	52
Variables físicas y químicas	52
Comunidades planctónicas	62
Comparación entre dos períodos cálidos con características contrastantes	68

Discusión	73
Capítulo 3	80
Sucesión secundaria del zooplancton luego de una sequía	80
Introducción	81
Materiales y métodos	84
Datos de campo	84
Análisis estadísticos	84
Resultados	85
Grandes grupos taxonómicos	85
Composición específica	89
Discusión	101
Capítulo 4	104
Efecto de la predación sobre el zooplancton	104
Introducción	105
Materiales y métodos	108
Trabajo de campo	108
Trabajo de laboratorio	108
Análisis de los peces omnívoros-planctívoros	109
Resultados	110
Discusión	119
Discusión General	124
Bibliografía	132
Apéndice 1: Conceptos y fundamentos de teledetección	148
Interacciones de la energía con la superficie terrestre	148
Preprocesamiento	149
Correcciones geométricas	149
Correcciones radiométricas	150
Calibración	151
Correcciones atmosféricas	151
Cálculo de reflectancia en superficie	152
Extracción de la información satelital	152
Clasificaciones no supervisadas	152
Clasificaciones supervisadas	153
Clasificaciones mixtas	153
Datos satelitales utilizados en esta tesis	153
Apéndice 2. Taxones zooplanctónicos registrados en la Laguna Grande durante el período de muestreo 2008-2010 en cada ambiente	155
Materias y cursos de posgrado aprobados para la carrera de Doctorado	160
Parte de los resultados de esta tesis se encuentran en las siguientes publicaciones:	161
Subsidios que financiaron las investigaciones realizadas para esta tesis	¡Error! Marcador no definido.
Becas que financiaron mis estudios doctorales	¡Error! Marcador no definido.

Influencia del nivel hídrico y de la macrofitia en los patrones espaciales y temporales del zooplancton de una laguna de inundación

Resumen

En este estudio se analizaron los efectos combinados de las variaciones hidrométricas y de la macrofitia en la dinámica temporal y espacial del zooplancton de una laguna de inundación (Laguna Grande, Reserva Natural Otamendi, Buenos Aires). Las variaciones marcadas de nivel hídrico determinaron condiciones ambientales contrastantes en la laguna que afectaron los atributos del zooplancton. El período extraordinario de *aguas bajas* comprendido en este estudio se caracterizó por una columna de agua muy corta, salinidades elevadas, floraciones de cianobacterias potencialmente tóxicas y una mínima heterogeneidad ambiental. Estas condiciones conformaron un ambiente estresante para el zooplancton reflejado en el hacinamiento de los organismos, la prevalencia de la reproducción sexual, la baja diversidad y la composición del ensamble, que estuvo restringido a las especies eurihalinas tolerantes. Los pulsos hídricos registrados posteriormente provocaron cambios hacia condiciones más favorables y un mayor desarrollo de los ensambles de macrófitas con distintas formas de vida que promovió la diversidad del zooplancton. Los efectos de los pulsos sobre la abundancia de las comunidades biológicas (plancton y macrófitas) dependieron del momento del año en que éstos ocurrieron, resaltando así la importancia del rol de la estacionalidad de la temperatura en estas latitudes. Los rotíferos fueron dominantes durante la mayor parte del estudio, mientras que los cladóceros y copépodos fueron escasos y presentaron incrementos estacionales en los meses fríos asociados a la disminución de la presión de predación y a la ausencia de disturbios hídricos. La composición específica del zooplancton presentó una dinámica temporal y espacial estrechamente asociada a las macrófitas flotantes. En presencia de plantas flotantes prevalecieron numerosas especies zooplanctónicas litorales, mientras que en los períodos o ambientes sin plantas flotantes, dominó un menor número de especies planctónicas. Así, destacamos el rol de las macrófitas flotantes como “estructuras clave” de la heterogeneidad ambiental de esta laguna, ya que determinan un salto cuantitativo en el número de especies zooplanctónicas.

Palabras clave: laguna de inundación, pulsos hídricos, zooplancton, heterogeneidad ambiental, estados alternativos estables

Influence of water level and macrophytes in the spatial and temporal patterns of zooplankton in a floodplain lake

Summary

In this study, we examined the combined effects of the variations of water level and macrophytes in the spatial and temporal dynamics of zooplankton in a floodplain lake (Laguna Grande, Otamendi Natural Reserve, Buenos Aires). The marked water level fluctuations established contrasting environmental conditions in the lake, which affected zooplankton attributes. The extraordinary low-water period comprised in this research was characterized by a very short water column, elevated salinities, blooms of potentially toxic cyanobacteria and minimal environmental heterogeneity. These conditions produced a stressful environment for zooplankton as reflected in the crowding of organisms, prevalence of sexual reproduction, low diversity and composition of the assemblage, which was restricted to euryhaline tolerant species. The water pulses subsequently recorded led to more favorable conditions and further development of macrophyte assemblages with different life forms that promoted zooplankton diversity. The effect of these pulses on the abundance of biological communities (plankton and macrophytes) depended on when they occurred, highlighting the important role of temperature seasonality in these latitudes. Rotifers were dominant through most of the study period, whereas cladocerans and copepods were scarce and showed seasonal increases in the cold months associated with decreased predation pressure and the absence of hydrological disturbances, namely increasing waters. The species composition of zooplankton presented a temporal and spatial dynamics closely associated with floating macrophytes. Numerous littoral zooplankton species prevailed in the presence of floating plants, while in periods or environments lacking these vegetation life form, fewer planktonic species dominated. Thus, we emphasize the role of floating macrophytes as "key structures" for the maintenance of environmental heterogeneity of the lake as they constitute a quality leap in the number of zooplankton species.

Keywords: floodplain lake, water pulse, zooplankton, environmental heterogeneity, alternative stable states

Agradecimientos

Agradezco profundamente a todas las personas que me ayudaron a llevar adelante este trabajo. Gracias Inés, por invitarme a participar en este proyecto. Gracias por tu apoyo y por tu inmensa confianza, por tirar siempre para adelante y por valorar tanto mi trabajo. Gracias por toda la ayuda de siempre y en especial por el gran esfuerzo en este último tramo. Gracias Sole, por sumarte a este proyecto. Gracias por la ayuda y la paciencia para mirar los bichitos y por estar siempre dispuesta a dedicarle tiempo a mi trabajo. Gracias por escucharme tantas veces y por los buenos consejos.

A Cris por compartir tu conocimiento y tu experiencia con nosotras, las chicas de limno. Gracias por tu ayuda con todo, desde cómo hacer las redes hasta cómo trabajar con las muestras de zooplancton. Al personal de la Reserva Natural Otamendi, por la ayuda durante las campañas. Le agradezco especialmente a Agustín, por su interés permanente y por estar siempre dispuesto a ayudarnos y a conseguir ayuda! Gracias Pato Kandus, por introducirme en el mundo de la teledetección, por enseñarme todas esas cosas tan difíciles! y brindarme las herramientas para trabajar. A Daniel Cataldo por tu ayuda con los pececitos. Gracias por acompañarnos a Otamendi y compartir con nosotras el gusto de una jornada agotadora! Gracias Ruben por tu ayuda permanente con la estadística y por responder mis preguntas repetidas con buena onda, gracias por tantas risas! A Paulita y a Romi, por participar de este trabajo contando tantas muestras de fitoplancton y picoplancton, genias! gracias. A todos los que nos acompañaron a las campañas, que fueron casi todos los integrantes del labo! y muchas personas más: Luciana, en aquellas épocas en que las dos vivíamos en La Matanza! Yasmín, Facundo, Marco, María Eugenia, Nico, Andi y Eze (sos el mejor ayudante de campo!).

Muchas gracias a todo el grupo de Limnología. A Irina por estar siempre dispuesta a ayudarme, por los consejos y por toda la energía que pones para que todo funcione bien en el laboratorio. A Haydée, gracias por tu apoyo, por tu generosidad y por las charlas divertidas camino al barrio. A Luchi por tener siempre palabras y consejos tan lindos! Gracias por intentar siempre hacer orden para que podamos trabajar mejor y también por invitarme a trabajar con vos! A Lau y Patri por ser mis guías en mis primeros pasos por el 85, gracias por la paciencia y por la buena compañía. Gracias por ser buenas amigas, por escucharme y por tantas risas. Pero al que más le agradezco por las risas es a Rodri! Gracias Rodri por hacerme divertir tanto, por toda la biblio que me pasaste y por compartir tu ingenioso dispositivo para reducir el volumen de las muestras! Gracias por ayudarme siempre con los problemas de la

compu. A Juancito, por ser tan generoso y estar siempre dispuesto a ayudar. Gracias por todas las veces que nos acompañaste a Otamendi. Gracias Euge!! Por estar siempre para todo, por acompañarme tantas veces a Otamendi y hasta poner tu auto! Gracias por escucharme y por distraerme, por las clases de Chi y por tanto más! Gracias por ser tan buena amiga. A Solange, Alicia, Pablo y Guillermo, gracias por el tiempo compartido y por la buena onda.

Gracias Gabita por guiarme siempre en todos los trámites que teníamos que ir haciendo y por avisarme de todos los plazos. Gracias por toda tu ayuda y por cuidarme a Cielo!! Gracias también a Vicky por la ayuda.

A los chicos del laboratorio de Teledetección de la UNSAM, Marta, Natalia y Facundo, por la ayuda y por los buenos momentos que compartimos en los cursos.

Gracias a mis amigas y amigos de la terraza! Gracias a todos por seguir compartiendo la vida, las risas y las penas. A Ro y Lucho y a La Pan y Diego, que ahora están tan lejos y se hacen extrañar, gracias por la amistad de siempre. A Gabi y Andi por ser unos amigazos. A Gabi y Ceci por el aguante y por compartir tan lindas Ladies Nights! A Mer! que se hace extrañar como si estuviera en el otro hemisferio. A Andre, gracias amiga por todo lo que compartis conmigo y por estar siempre.

A mamá y papá, por estar en todo, por tantos cuidados y tanto amor. Gracias por apoyarme y por alegrarse por mí siempre. A mi hermano y mi cuñada, por los lindos momentos que pudimos recuperar, por sus buenos deseos, por el apoyo y por los sobris Nahu y Valen que me alegran la vida.

Gracias Rosa y Lili, por el cariño y por desearme siempre lo mejor.

Gracias Eze, por todo tu esfuerzo para que esté tranquila todo este último tiempo, por ocuparte de todo! Por entenderme, por la paciencia. Gracias por todo lo que compartimos, por hacerme reír tanto! Por ser tan encantador, por el amor y por hacerme tan feliz! Gracias por ayudarme a dar los pasos que más me cuestan y por ser el mejor compañero del mundo.

Introducción General

Las **llanuras de inundación** son áreas periódicamente inundadas por desbordes de ríos o lagos, por lluvias o crecimiento de las aguas subterráneas; la biota responde a los consecuentes cambios ambientales a través de adaptaciones morfológicas, fisiológicas, anatómicas, fenológicas y etológicas (Junk et al. 1989). Así, el pulso de inundación como fuerza motora de estos sistemas, estructura los atributos de las comunidades. En los meandros abandonados de grandes ríos, una combinación de procesos relacionados a las inundaciones (ya sea con conectividad superficial o subterránea) resulta en una elevada diversidad de condiciones ambientales a la escala de paisaje fluvial y a la escala de cada cuerpo de agua (Amoros y Bornette 2002, Bornette et al. 1998) y esta heterogeneidad del hábitat favorece una alta diversidad de plantas y animales acuáticos y terrestres (Junk et al. 1989). En muchas llanuras de inundación el pulso además provoca incrementos de los nutrientes disueltos y esta característica ubica a estos ecosistemas entre los más productivos del mundo (Junk et al. 1989). En las latitudes tropicales, donde los cambios estacionales de temperatura a lo largo del año son mínimos, los efectos del pulso de inundación son fácilmente detectables; las llanuras de regiones templadas funcionan de manera similar aunque los efectos del pulso sobre la biota y los procesos que ocurren se superponen con los de la estacionalidad térmica y lumínica (Junk 1996).

La dinámica del pulso de inundación mantiene a los ambientes de la llanura en distintos estados de sucesión, entre semi-acuáticos, lénticos y hasta lóticos (Ward et al. 1999). Los efectos de las variaciones hidrométricas sobre la ecología y biodiversidad en los ríos han sido ampliamente explorados, si bien para una mejor comprensión de estos aspectos, aún se necesita un mayor desarrollo de las investigaciones en las **lagunas** (Coops et al. 2003, Wantzen et al. 2008a). La influencia de la fluctuación hídrica sería más marcada en las lagunas poco profundas y en especial en aquellas con zonas litorales muy desarrolladas (Ward et al. 1999).

La biota responde de diferentes maneras a las fluctuaciones de nivel hidrométrico y en particular, la respuesta de los **ensambles de macrófitas** difiere según la forma de vida de las plantas (van Geest et al. 2005). Las macrófitas sumergidas tienen un desarrollo menor en aguas altas, ya que están limitadas por la penetración de la luz en las aguas profundas, pero pueden expandir su distribución cuando el nivel hidrométrico desciende y las condiciones lumínicas mejoran (Coops et al. 2003). Contrariamente, las macrófitas flotantes se desarrollan profusamente en aguas altas y están ausentes en períodos de aguas muy bajas (Junk et al. 1989, O'Farrell et al. 2011); la abundancia decreciente de estas plantas estaría asociada a la menor disponibilidad de propágulos y nutrientes a medida que transcurre la sucesión

hidrológica (Padial et al. 2009a) y a una baja tolerancia a los niveles elevados de salinidad en aguas bajas (den Hollander et al. 1999, Haller et al. 1974). La macrofitia junto con las algas y las cianobacterias contribuyen en gran medida a la alta productividad de estos ecosistemas (van der Valk 2006).

En las lagunas se han caracterizado diferentes **estados alternativos** en función de la comunidad productora dominante: plantas sumergidas, flotantes o fitoplancton. Scheffer et al. (1993) explicaron la alternancia entre un estado claro con dominancia de macrófitas sumergidas y otro turbio con dominancia de fitoplancton. Posteriormente, Scheffer et al. (2003) propusieron un tercer estado alternativo con cambios entre la dominancia de plantas flotantes y sumergidas. Las potenciales transiciones entre estos tres estados alternativos fueron originalmente explicadas en función de cambios en las concentraciones de nutrientes y niveles de turbidez (Meerhoff y Mazzeo 2004) y de las diferentes habilidades competitivas de los productores primarios con respecto a estos factores. Los mecanismos conducentes a cambios entre atractores son difíciles de identificar y muchas veces se dificulta evaluar su importancia relativa (Hargeby et al. 2007). Cada estado tiene mecanismos propios de autoestabilización determinados por las interacciones entre los productores primarios con otras comunidades y por sus efectos sobre las propiedades físico-químicas del agua (de Tezanos Pinto et al. 2007, Jeppesen et al. 1997, Meerhoff et al. 2003, Scheffer et al. 1993, 2003). Se ha visto que estos mecanismos difieren entre regiones climáticas (templadas frías o templadas cálidas y subtropicales). En las zonas templadas frías, además de los efectos negativos directos de las macrófitas sumergidas sobre el fitoplancton (sombreado, competencia por nutrientes y liberación de sustancias alelopáticas), éstas proporcionan refugio al zooplancton contra sus predadores, los peces planctívoros (Jeppesen et al. 1997). Así, el zooplancton se ve favorecido y contribuye a la estabilización del estado de aguas claras, mediante el control del fitoplancton (Jeppesen et al. *op. cit.*). En las zonas templadas cálidas o subtropicales, además de las macrófitas sumergidas, las macrófitas flotantes están ampliamente distribuidas y pueden ser muy abundantes (Junk et al. 1989, Sculthorpe 1967). Las carpetas densas de plantas flotantes producen anoxia y ejercen un efecto negativo sobre las plantas sumergidas y el fitoplancton mediante el sombreado de la columna de agua (de Tezanos Pinto et al. 2007, O'Farrell et al. 2011). Además, en estas latitudes se postula que las macrófitas (sumergidas y flotantes) proporcionan refugio a los peces planctívoros contra sus predadores, los peces piscívoros, constituyendo así un ambiente de riesgo para el zooplancton (Meerhoff et al. 2003, 2006, 2007a). En base a este conocimiento se ha propuesto que en las regiones cálidas el rol de las

interacciones tróficas en la autoestabilización del estado claro sería muy débil (Gelós et al. 2010, Iglesias et al. 2007, Meerhoff et al. 2007b) y que estos sistemas serían más sensibles a factores forzantes externos, tales como el incremento de los nutrientes y las fluctuaciones del nivel hidrométrico (Meerhoff et al. 2007b). Muchos de los estudios que hacen referencia a la alternancia de atractores en sistemas someros se han realizado en lagunas aisladas de otros sistemas y el conocimiento para las lagunas en llanuras de inundación es muy escaso. Más recientemente se ha propuesto que las fluctuaciones hídricas muy marcadas, características de estas lagunas, podrían disparar los mecanismos que provocan la alternancia entre los estados estables (Coops et al. 2003, Loverde-Oliveira et al. 2009, O'Farrell et al. 2011).

Los efectos de las macrófitas sobre la estructuración de las comunidades y los procesos ecológicos que ocurren en las lagunas (Burks et al. 2006) están vinculados con sus roles funcionales. Entre estos se destacan la provisión de refugio contra predadores (Jeppesen et al. 1997, Meerhoff et al. 2007a, Padial et al. 2009b), de áreas de cría (Iglesias et al. 2008), alimentación (Casatti et al. 2003) y oviposición (Merritt y Cummins 1984). Además, estas plantas acuáticas cumplen un rol fundamental como estructuras físicas ya que aumentan la heterogeneidad y complejidad ambiental, incrementando la disponibilidad de nichos y favoreciendo la diversidad de las comunidades (Thomaz y Ribeiro da Cunha 2010). Los ambientes vegetados albergan comunidades muy ricas de zooplancton (Maia-Barbosa et al. 2008, Serafim et al. 2003a, b), macroinvertebrados (Fontanarrosa et al. 2012, Thomaz et al. 2008) y peces (Agostinho et al. 2007, Neiff et al. 2009). En particular, el **zooplancton**, constituido por numerosos grupos (principalmente rotíferos, cladóceros, copépodos y protozoos), puede presentar una diversidad muy alta en las lagunas de inundación (José de Paggi 1996, 2004, Paggi 2004, José de Paggi y Paggi 2008, Lansac-Tôha et al. 2009, Maia-Barbosa et al. 2008). Lansac-Tôha et al. (2009) describieron que la diversidad del zooplancton está favorecida durante las aguas altas en estos sistemas, ya que el aumento de la conectividad entre los ambientes acuáticos permite una elevada dispersión e intercambio de los organismos. Adicionalmente, el pulso de inundación produce un efecto de disturbio que, dependiendo de su frecuencia, puede promover la coexistencia de un mayor número de especies (Paidere 2009).

La alta **diversidad del zooplancton** característica de las lagunas podría tener implicancias sobre el funcionamiento del ecosistema, ya que comunidades más diversas tienen mayor capacidad para reducir la abundancia algal (Sinistro et al. 2007, Sommer et al. 2003). El zooplancton no sólo participa en la cadena trófica clásica, transfiriendo la materia y la energía desde los productores primarios (las algas) hasta

los niveles tróficos superiores (peces y aves), sino que además está involucrado en el bucle microbiano mediante el consumo de las bacterias (Costa Bonecker et al. 2005, Work y Havens 2003). En las lagunas vegetadas con alto contenido de carbono orgánico disuelto, el bucle microbiano puede ser una vía trófica muy importante (Sinistro e Izaguirre 2008). La **abundancia de zooplancton** en las lagunas de inundación está afectada directamente por el régimen hidrológico (Crome y Carpenter 1988, Frutos 1998, José de Paggi 1993, 1981, Lansac-Tôha et al. 2009). La influencia de la hidrología y del tiempo de residencia del agua sobre las poblaciones zooplanctónicas difiere entre los grandes grupos; así, el efecto de lavado es mayor en los microcrustáceos y menor en los rotíferos (Costa Bonecker et al. 2005, Paidere 2009, Rennella y Quirós 2006). Este patrón tiene relación con la duración del ciclo de vida de los organismos: los microcrustáceos tienen ciclos de vida más largos, mientras que los rotíferos tienen ciclos muy cortos y las pérdidas por lavado son compensadas por sus altas tasas de reproducción. Además, las fluctuaciones hidrométricas afectan otros factores ambientales que influyen sobre el zooplancton. Tal es el caso de las variaciones de salinidad resultantes de los procesos de dilución y concentración que afectan la abundancia y composición específica del zooplancton debido a que las especies tienen distintos niveles de tolerancia a esta condición (Claps et al. 2009, Frutos 1998). La disponibilidad y calidad del fitoplancton, recurso alimenticio principal para el zooplancton herbívoro, también varían con el nivel hidrométrico afectando el efecto “bottom-up”. En general la abundancia de fitoplancton es mayor en aguas bajas, pero las fluctuaciones hidrométricas también provocan cambios en su composición (Casatti et al. 2003, García de Emiliani 1997, Zalocar de Domitrovic 2003). En condiciones de aguas muy bajas suelen dominar las cianobacterias coloniales o filamentosas (Bouvy et al. 2003, O’Farrell et al. 2011, Paerl y Huisman 2009, Unrein et al. 2010) que constituyen un alimento de baja calidad para el zooplancton (Deng et al. 2010, Laurén-Määttä et al. 1997).

Finalmente, cabe considerar la influencia del efecto “top-down” sobre el zooplancton que es ejercido principalmente por peces omnívoros-planctívoros. En las regiones templadas cálidas el efecto “top-down” es mayor durante el verano y la primavera, cuando la abundancia de peces omnívoros-planctívoros es máxima (Mazzeo et al. 2003, Scasso et al. 2001, Teixeira de Mello et al. 2009) y en las lagunas vegetadas, donde las macrófitas proporcionan refugio para los peces planctívoros contra sus depredadores, los peces piscívoros (Iglesias et al. 2008, Teixeira de Mello et al. 2009). En particular, en las lagunas de inundación los posibles cambios de los ensambles de macrófitas asociados a las variaciones hídricas podrían afectar la provisión de refugios

para los peces planctívoros y así modificar la intensidad del efecto “top-down” sobre el zooplancton. Los peces omnívoros-planctívoros son predadores visuales y por lo tanto las presas de mayor tamaño (por ejemplo los copépodos y los cladóceros) son más visibles y más vulnerables a ser predadas que aquellas más pequeñas (por ejemplo los rotíferos). En consecuencia, la predación influye sobre la estructura de tamaños del zooplancton, al disminuir selectivamente a los organismos de talla grande (Iglesias et al. 2008, 2011, Sinistro 2010).

El marco teórico que explica la teoría de los estados alternativos y las cascadas tróficas en sistemas someros (Scheffer 1998) no incluye información de lagunas con gran desarrollo de plantas flotantes y con influencia del pulso de inundación. Teniendo en cuenta que en las lagunas de inundación los principales factores de regulación del zooplancton (condiciones ambientales, mecanismos “bottom-up” y “top-down”) están afectados por el régimen hidrológico y las macrófitas, resulta de gran importancia conocer los efectos conjuntos de estos dos factores para mejorar la comprensión de las variaciones temporales y espaciales de la comunidad zooplanctónica.

Objetivo General

Objetivo general

- evaluar el efecto del nivel hidrométrico y de las macrófitas sobre el zooplancton de una laguna de inundación.

Objetivos específicos

- explorar la relación entre el nivel hidrométrico, la heterogeneidad ambiental asociada a la presencia de macrófitas y la diversidad zooplanctónica.
- determinar el efecto del pulso de inundación sobre la abundancia del zooplancton.
- analizar la colonización y sucesión del zooplancton en distintos ambientes de la laguna luego de una sequía.
- determinar la influencia de la predación sobre la biomasa relativa del micro y macrozooplancton en ambientes con distinto desarrollo de la vegetación.

Área de Estudio

Los estudios se realizaron en el humedal de la Reserva Natural Otamendi, ubicada en la llanura de inundación del Bajo Río Paraná y declarada sitio RAMSAR. La reserva está en la provincia de Buenos Aires, delimitada por el Río Paraná de las Palmas y el Río Luján, (34°10' - 34°17'S; 58°48' - 58°53'O) (Figura 1).

La región tiene un clima templado, sin estación seca y con veranos cálidos, de acuerdo a la clasificación Köppen-Geiger actualizada por Peel et al. (2007). La temperatura anual media varía entre 16,7 y 18°C, con ocurrencia de las precipitaciones durante todo el año y con valores medios anuales de 950 mm. Los humedales de la región moderan las temperaturas extremas y el déficit hidrológico temporario, creando condiciones más similares a las de las zonas subtropicales húmedas (Malvárez 1999). Los suelos de la llanura aluvial tienen drenaje limitado y el área se mantiene periódicamente anegada por el agua de lluvia, provocando condiciones edáficas altamente reductoras (Chichizola 1993). En algunas zonas se observa salinización y alcalinización de los suelos, influenciada por la poca profundidad a la que se encuentran los sedimentos marinos querandinos. Los principales ambientes de la reserva fueron agrupados en seis unidades ambientales, que tienen distinto porcentaje de cobertura: bosque ribereño (3,3 %), pajonales inundables (63 %), ambientes de aguas abiertas (4,6 %), pastizales salinos (22,3 %), bosque de tala (0,8 %) y pastizal-chilcal de la pampa ondulada (6 %) (Haene et al. 2003).

Entre los cuerpos de agua hay dos lagunas principales, la Laguna Grande y El Pescado, algunas lagunas relictuales y pequeños cuerpos de agua temporarios. Los cuerpos de agua se caracterizan por el desarrollo profuso de la vegetación acuática, que presenta fluctuaciones marcadas en cuanto a su distribución espacial y temporal (Izaguirre et al. 2004). Entre las especies más abundantes se encuentran las macrófitas arraigadas emergentes *Schoenoplectus californicus*, *Typha latifolia* y *Scirpus giganteus* y entre las flotantes libres se encuentran varias especies de *Lemna*, y de *Spirodella*, *Ricciocarpus natans*, *Azolla filiculoides* y *Pistia stratiotes*. Tanto en los cuerpos de agua permanentes (Laguna Grande y El Pescado) como en los temporarios se encuentra gran cantidad de materia orgánica proveniente principalmente del tejido macrofítico en descomposición, que les confiere características húmicas al sistema (Kirk 1994). Los niveles altos de sustancias húmicas y fósforo total, permitirían clasificar estos cuerpos de agua como mixotróficos (Williamson et al. 1999). En períodos de aguas altas, el pulso de inundación contribuye al incremento de los niveles hidrométricos de los cuerpos de agua del humedal, ya que están conectados de forma subterránea con el río Luján y el río Paraná de las Palmas (<http://atlasdebuenosaires.gov.ar>).

Todos los estudios realizados en el marco de esta tesis se llevaron a cabo en la Laguna Grande, cuya superficie aproximada es de 156 hectáreas, su longitud y ancho máximos son de 2400 y 1000 metros aproximadamente y su profundidad media es menor a un metro. La laguna está rodeada de pastizales y pajonales y presenta profusa vegetación litoral, tanto arraigada emergente como flotante libre. Ésta última presenta variaciones estacionales más marcadas, ya que es afectada por las heladas en invierno y prácticamente desaparece; en las estaciones cálidas cuando tiene su mayor desarrollo, puede presentar variaciones espaciales ya que es fácilmente desplazada por los vientos.

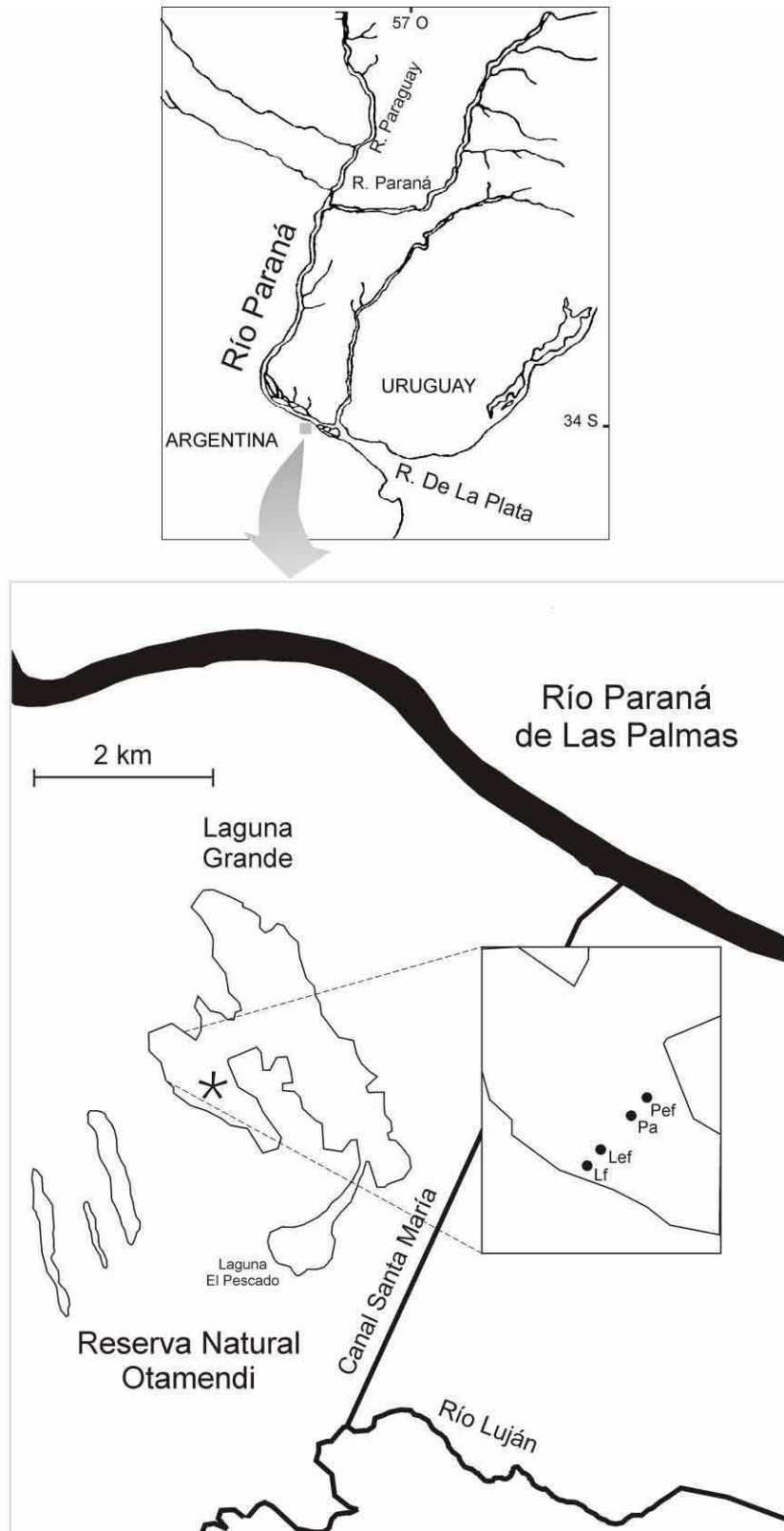


Figura 1. Ubicación geográfica de la Reserva Natural Otamendi. El asterisco indica el área de muestreo y los puntos negros indican los sitios de muestreo: Pef: pelágico con macrófitas emergentes y presencia estacional de macrófitas flotantes, Pa: pelágico de aguas abiertas, Lef: litoral con macrófitas emergentes y presencia estacional de macrófitas flotantes, Lf: litoral con presencia estacional de macrófitas flotantes.

Metodología General

Diseño de muestreo

Se realizaron campañas en la Laguna Grande de la Reserva Natural Otamendi, con una periodicidad mensual entre Setiembre de 2008 y Febrero de 2010 (excepto Noviembre de 2008 y 2009) y bimestral hasta Agosto de 2010, conformando un total de 19 campañas. Se estableció una transecta de 300 metros perpendicular a la línea de costa desde una orilla hacia la otra, abarcando un área de gran heterogeneidad ambiental al considerar la presencia y la forma de vida de las macrófitas. En esta transecta se establecieron 4 puntos fijos: pelágico con macrófitas emergentes y presencia estacional de macrófitas flotantes (Pef), pelágico de aguas libres (Pa), litoral con macrófitas emergentes y presencia estacional de macrófitas flotantes libres (Lef) y litoral con presencia estacional de macrófitas flotantes libres (Lf) (Fig 1).

Este diseño se corresponde a los resultados que se presentan en los capítulos 1 a 3; el diseño correspondiente a los resultados del capítulo 4 se detalla de forma separada en el mismo.

Trabajo de campo

Se estimó la cobertura de macrófitas flotantes utilizando un cuadrante de 0.25 m² que fue arrojado al azar 3 veces dentro de un área próxima al punto de muestreo y se calculó el porcentaje de cobertura dentro del mismo. Las macrófitas flotantes encerradas en los cuadrantes fueron transportadas al laboratorio en bolsas de plástico. En cada punto de muestreo se midió *in situ* la temperatura, el pH y la conductividad con un sensor portátil HI 991301 Hanna, la concentración de oxígeno disuelto con un sensor HI 9143 Hanna y la profundidad con un metro de madera. Se tomaron muestras de agua subsuperficiales para el análisis de los sólidos en suspensión, los ácidos húmicos, los nutrientes disueltos (fósforo reactivo soluble, nitratos y amonio) y la clorofila *a* fitoplanctónica. Se tomaron muestras para el análisis del zooplancton por duplicado, con un tubo muestreador diseñado para ambientes vegetados que integra la columna de agua (Paggi 2001). Se colectaron 61 muestras de zooplancton por duplicado (total 122 muestras analizadas, 14 correspondientes a aguas bajas y 108 a aguas altas). Se filtraron de 12 a 25 litros de agua por una red de 40 µm de poro y se fijaron con formaldehído al 4 %. También se tomaron muestras para el análisis del fitoplancton, las cuales fueron fijadas con lugol acidificado al 2 %. Por último, se tomaron muestras para el análisis de los flagelados heterotróficos y el picoplancton autotrófico y heterotrófico (bacterias) para todos los puntos de muestreo excepto el punto Lef, las cuales fueron fijadas con glutaraldehído al 2 %. En todas las fechas de

muestreo se registró la altura hidrométrica de la laguna con una escala fija ubicada en la zona litoral.

Trabajo de laboratorio

Para la determinación de los sólidos en suspensión se filtró un volumen conocido de la muestra (100-200 ml) a través de filtros Whatman GF/C previamente secados en estufa a 70°C y pesados. Luego, el filtro con el residuo no filtrable se secó hasta alcanzar peso constante. Los sólidos (mg L^{-1}) se estimaron por diferencia de peso entre los filtros con y sin residuo. La fracción disuelta de los nutrientes se analizó luego de la filtración de la muestra a través de filtros Whatman GF/F. El fósforo reactivo soluble se analizó de acuerdo al método del ácido ascórbico, el nitrato según el método de la reducción con cadmio (Mackereth et al. 1978) y el amonio por espectrofotometría según el método del fenato (APHA 2005), utilizando reactivos Hach®. La concentración de los ácidos húmicos se cuantificó de forma relativa según la absorbancia de una muestra de agua a 254 nm (Williamson et al. 1999). Para analizar la concentración de clorofila a fitoplanctónica las muestras se filtraron a través de filtros de fibra de vidrio tipo Whatman GF/F, los cuales se preservaron a -20°C por 24 horas. Luego se realizó la extracción del pigmento con etanol caliente (60-70°C) y se midió la concentración de clorofila a libre de feopigmentos espectrofotométricamente según Marker et al. (1980). Las macrófitas flotantes llevadas al laboratorio fueron identificadas y luego secadas en estufa a 70°C hasta llegar a un peso constante para calcular su biomasa.

Análisis del zooplancton

Para la identificación taxonómica y la estimación de la abundancia zooplanctónica se procedió de la siguiente manera: 1- para el microzooplancton (rotíferos y larvas nauplii de los copépodos) de cada muestra se obtuvieron alícuotas con una pipeta Hensen-Stempel de 1 ml y se contaron en una cámara de Sedgwick-Rafter del mismo volumen, bajo microscopio óptico binocular; 2- para el macrozooplancton (cladóceros, copépodos adultos y copepoditos) se obtuvieron alícuotas con un submuestreador de Russell de 5 ml y el recuento se efectuó en una cámara de Bogorov de igual volumen, utilizando un microscopio estereoscópico (José de Paggi y Paggi 1995). Antes de extraer cada alícuota para el conteo, se llevó a la muestra a un volumen conocido y se la homogeneizó mediante agitación manual, de manera de obtener las menores diferencias entre las alícuotas. Una vez terminado el conteo de la alícuota, ésta era devuelta a la muestra correspondiente. Los recuentos se realizaron con un error en la estimación de la abundancia total (Ind L^{-1}) menor al 10 %. En el caso de las muestras

con abundancias muy bajas de macrozooplancton, se efectuó el conteo de la muestra completa.

Los rotíferos fueron determinados taxonómicamente a nivel de especie, siempre que fue posible, los cladóceros a nivel de familia o especie y los copépodos adultos y copepoditos a nivel de orden. Las larvas nauplii fueron contabilizadas sin distinción taxonómica. Para la identificación de algunas especies de rotíferos se realizó el análisis de las piezas quitinosas del trophi usando hipoclorito de sodio como agente limpiador (José de Paggi 1995). Las identificaciones taxonómicas se realizaron utilizando bibliografía especializada (Ahlstrom 1940, 1943, Ruttner-Kolisko 1974, Koste 1978, Battistoni 1995, José de Paggi 1995, José de Paggi y Paggi 1995, Paggi 1995, Segers 1995, Orlova-Bienkowskaja 1998, Nogrady y Segers 2002, Smirnov 1992, Benzie 2005).

Para determinar la biomasa de zooplancton 20-30 individuos de las especies más abundantes de cada muestra se midieron bajo microscopio (ancho y largo en el caso de los rotíferos; largo total en el caso de los copépodos, las nauplii y los cladóceros). El peso seco de los rotíferos se determinó calculando el biovolumen de los organismos a partir de las medidas corporales utilizando fórmulas geométricas apropiadas, asumiendo que $10^6 \mu\text{m}^3$ equivale a $1 \mu\text{g}$ de peso fresco y estimando que el peso seco representa el 10 % de éste último (Bottrell et al. 1976). El peso seco de los microcrustáceos se determinó mediante fórmulas específicas que relacionan el largo del cuerpo con el peso seco de los organismos (Dumont et al. 1975)

Se clasificó a los taxones en *planctónicos* y *no planctónicos* siguiendo los criterios de Costa Bonecker et al. (1998), Rossa y Costa Bonecker (2003), Viayeh (2010) y en base a la información disponible en Koste (1978) y Koste y Shiel (1990).

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

$$H = -\sum p_i * \ln p_i$$

donde p_i es la abundancia en proporciones de cada especie.

Para la equitatividad se utilizó la fórmula (Magurran 1988):

$$E = H/\ln S$$

donde S es la riqueza de especies (el número total de especies).

El valor de equitatividad varía entre 0 y 1; un valor de 1 indica que todas las especies son igualmente abundantes.

Para realizar los cálculos de diversidad se utilizaron los valores registrados para las especies identificadas y para los organismos no identificados, por lo que es probable que en algunas categorías de “no identificados” haya más de una especie; en consecuencia los valores de diversidad pueden ser subestimados.

Análisis del fitoplancton > 2 µm

El recuento se realizó bajo microscopio óptico siguiendo la técnica de Utermöhl (1958). Se utilizaron cámaras de sedimentación de 5 o 10 ml, con un tiempo de sedimentación mínimo 24 horas. El error de la estimación de la abundancia (Ind mL⁻¹) se calculó de acuerdo a Venrick (1978) y se aceptó un máximo del 20 % para las especies más abundantes. Se clasificaron a las algas en función de su palatabilidad para el zooplancton, teniendo en cuenta su máxima dimensión linear (MDL): MDL>30 µm (no palatables) y MDL<30µm (palatables), siguiendo el criterio de Sinistro et al. (2007). Adicionalmente, se calculó el biovolumen algal utilizando fórmulas geométricas apropiadas (Hillebrand et al. 1999, Jun y Dongyan 2003).

Estas muestras fueron analizadas por las Dras Inés O'Farrell y Paula de Tezanos Pinto del Laboratorio de Limnología de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales.

Flagelados heterotróficos y picoplancton (plancton < 2 µm)

Para el análisis de los de flagelados heterotróficos se filtraron de 1 a 10 ml a través de filtros de 0,6 µm y fueron teñidas con DAPI (4',6-Diamidino-2-fenilindol). Las muestras de picoplancton autotrófico y heterotrófico (bacterias) (0,1 a 2 ml) se filtraron a través de filtros de 0,2 µm y también fueron teñidas con DAPI (Porter y Feig 1980). Los recuentos se realizaron bajo microscopio de epifluorescencia con una magnificación de 1000X.

El recuento del picoplancton fue realizado por la Dra. María Romina Schiaffino del Laboratorio de Limnología de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales.

Aclaración: Si bien los flagelados heterótrofos forman parte del zooplancton (protozooplancton) en esta tesis nos referiremos a ellos como un grupo aparte -los *flagelados heterótrofos*-, y utilizaremos el término "zooplancton" para referirnos al metazooplancton (rotíferos, copépodos y cladóceros).

Datos solicitados

Para el período de estudio 2008-2012, se solicitaron al Servicio Meteorológico Nacional datos de temperaturas del aire (mínimas y máximas) y precipitaciones diarias, de la estación meteorológica más cercana a Otamendi (Estación Delta del Paraná). La altura hidrométrica del río Paraná de las Palmas fue provista por la Subsecretaría de Recursos Hídricos y Vías Navegables (Estación Zárate).

CAPÍTULO 1

Influencia de la heterogeneidad ambiental sobre la diversidad del zooplancton

Introducción

Todos los sistemas ecológicos exhiben **heterogeneidad** y agregación a lo largo de un amplio rango de escalas, siendo esta agregación fundamental para la dinámica de las poblaciones, la organización y estabilidad de las comunidades (Levin 1992). Hábitats más heterogéneos proveen más nichos y posibilidades de explotar los recursos, lo cual promueve el recambio de especies (Cramer y Willig 2005) y así se incrementa la diversidad global (Bazzaz 1975). Los procesos a través de los cuales la heterogeneidad ambiental produce un aumento de la biodiversidad son escala-dependientes y muy variados (McClain y Barry 2010). En este sentido, la ecología de paisaje se refiere a las causas y efectos de la heterogeneidad; una pregunta básica de esta disciplina es si un determinado fenómeno se manifiesta en un amplio rango de escalas o si está limitado a un rango acotado (Levin 1992). Tanto los cambios espaciales de heterogeneidad ambiental, como los cambios temporales (por ej. los que ocurren durante la sucesión ecológica), tienen efectos sobre la **biodiversidad** (Bazzaz 1975, Brown 2003, Tews et al. 2004, Yeager et al. 2011).

En las llanuras de inundación el **pulso hídrico** crea un mosaico dinámico de hábitats terrestres y acuáticos y no sólo es responsable de la alta heterogeneidad ambiental que caracteriza a estos ecosistemas, sino que influye sobre todas las comunidades que lo habitan (Amoros y Bornette 2002, Junk et al. 1989, Tockner et al. 2000). Las **macrófitas** son componentes importantes de la complejidad y heterogeneidad ambiental en los hábitats acuáticos (Thomaz y Ribeiro da Cunha 2010), y su composición se ve ampliamente afectada por el régimen del nivel hídrico (Boschilia et al. 2008, Pott et al. 2011). Las macrófitas dominan las zonas litorales de los lagos someros donde habitan numerosas comunidades; la complejidad física adicional que otorgan no sólo proporciona un mayor número de nichos, sino que también provee por ejemplo, recursos alimenticios (Thomaz y Ribeiro da Cunha 2010), áreas de refugio contra predadores (Padial et al. 2009b), áreas de cría (Iglesias et al. 2008), alimentación (Casatti et al. 2003) y oviposición (Merritt y Cummins 1984). Las macrófitas con distintas formas de vida y arquitecturas tienen efectos diferenciales sobre la calidad del agua y las comunidades asociadas. Así, las macrófitas sumergidas reducen la turbidez y la disponibilidad de nutrientes para el fitoplancton (Burks et al. 2006, Scheffer et al. 1993) y constituyen un refugio para numerosas especies de zooplancton y peces planctívoros (Meerhoff et al. 2003, Teixeira de Mello et al. 2009). Un rol similar desempeñan las macrófitas emergentes, especialmente en cuerpos de agua turbios, donde las macrófitas sumergidas tienen un desarrollo limitado (Cazzanelli et al. 2008, Iglesias et al. 2008). Por último, las macrófitas flotantes libres

reducen de forma marcada la penetración de la luz y los tenores de oxígeno en la columna de agua (de Tezanos Pinto et al. 2007, O'Farrell et al. 2009) y, si bien disminuyen la biodiversidad del fitoplancton (O'Farrell et al. 2009), están asociadas a altas riquezas de zooplancton (Gazulha et al. 2011, Serafim et al. 2003a,b, Villabona-González et al. 2011), macroinvertebrados (Fontanarrosa et al. 2012, Poi de Neiff 2003) y peces (Agostinho et al. 2007, Teixeira de Mello et al. 2009).

La relación directa entre la heterogeneidad ambiental y la diversidad específica está ampliamente aceptada en la ecología de comunidades, sin embargo hay severas limitaciones en su apoyo empírico (Tews et al. 2004). Además, los estudios están sesgados hacia los vertebrados y los hábitats antropogénicos, y se les ha prestado menos atención a los invertebrados en hábitats naturales (Tews et al. 2004). Una herramienta muy útil para estudiar la relación entre la heterogeneidad ambiental y la biodiversidad es la **teledetección**. A través de ésta es posible distinguir directamente la distribución espacial de hábitats e inclusive de las especies o estimar parámetros ambientales que guardan una relación estrecha con la diversidad de las especies (Turner et al. 2003).

El objetivo general de este capítulo es explorar la relación entre la heterogeneidad ambiental asociada a la presencia de macrófitas y la diversidad zooplanctónica en una laguna de inundación con marcadas variaciones hídricas.

Los objetivos específicos son:

- estudiar la relación entre el nivel hidrométrico y la heterogeneidad ambiental asociada a las macrófitas a gran escala (laguna entera).
- estudiar las relaciones entre el nivel hidrométrico, la heterogeneidad ambiental y la diversidad zooplanctónica global (diversidad γ) a menor escala (área de muestreo intensivo).
- comparar la diversidad del zooplancton (diversidad α) en distintos ambientes representativos de la heterogeneidad ambiental de la laguna, determinados por la presencia y la forma de vida de las macrófitas.

El trabajo se enmarca en las siguientes hipótesis:

Hipótesis 1. La heterogeneidad ambiental de la laguna está influenciada por su nivel hidrométrico.

Predicción 1. El cambio de la heterogeneidad ambiental de la laguna estará asociado a variaciones en su nivel hidrométrico.

Hipótesis 2. La diversidad global del zooplancton varía de acuerdo al grado de heterogeneidad ambiental de la laguna.

Predicción 2. Las variaciones de la diversidad zooplanctónica global estarán asociadas a cambios de la heterogeneidad ambiental de la laguna.

Hipótesis 3. Los ambientes con macrófitas tienen mayor diversidad zooplanctónica (diversidad α) que los ambientes de aguas abiertas.

Materiales y métodos

Datos de campo

Los datos de campo utilizados en este capítulo fueron tomados en la Laguna Grande, durante los años 2008-2010 en una transecta que abarcó distintos ambientes (ver *Metodología general- Diseño de muestreo*). En cada uno de los cuatro puntos relevados se determinó la presencia y forma de vida de las macrófitas, se recolectaron muestras para el análisis del zooplancton y para la determinación de la clorofila *a* fitoplanctónica. Del conjunto de parámetros limnológicos medidos *in situ* (ver *Metodología general- Trabajo de campo*), en este capítulo trabajaremos con las siguientes variables: temperatura, conductividad, pH, oxígeno disuelto y nivel hidrométrico de la Laguna Grande. Los niveles hidrométricos fueron clasificados teniendo en cuenta el criterio de O'Farrell et al. (2011). Para ello se calculó, mediante una regresión lineal, el nivel hidrométrico correspondiente a la profundidad umbral propuesta por estos autores (0,45 m en el sitio pelágico más profundo), la cual resultó ser de 0,24 m. De esta manera los niveles hidrométricos $> 0,24$ m fueron clasificados en "aguas altas" y aquellos $< 0,24$ m en "aguas bajas". Además se analizan los datos hidrometeorológicos del período de estudio solicitados a los organismos correspondientes: nivel hidrométrico del río Paraná de las Palmas y lluvias locales (ver *Metodología general- Datos solicitados*).

Comunidad zooplanctónica

Para cada fecha de muestreo de campo se estimó la diversidad global de zooplancton (diversidad γ) a través de la riqueza total, como la suma de taxones registrados en los cuatro sitios. Además, se calculó para cada sitio la riqueza del zooplancton (diversidad α), el Índice de Shannon, la equitatividad, la abundancia de cada uno de los grandes grupos zooplanctónicos: rotíferos, copépodos y cladóceros, expresada en Ind L^{-1} . Los datos correspondientes a cada sitio fueron asignados a 4 categorías de ambientes de

acuerdo a la presencia y forma de vida de las macrófitas registradas en el campo: *aguas abiertas (AA)*, *macrófitas emergentes (Em)*, *macrófitas flotantes libres (F)* y una categoría mixta de *macrófitas emergentes + flotantes libres (Em + F)*.

Datos satelitales

Se seleccionaron imágenes Landsat 5 TM (“Path” 225, “Row” 84) libres de nubes de fechas cercanas a las campañas realizadas (Tabla 1.1). Estas imágenes fueron proporcionadas por la CONAE (Comisión Nacional de Actividades Espaciales, Argentina) y el INPE (Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais, Brasil).

Fecha de la imagen	Fecha de la campaña	Nivel Hidrométrico
31-10-2008	27-10-2008	Aguas bajas
16-11-2008	11-12-2008	Aguas bajas
19-01-2009	08-01-2009	Aguas bajas
04-02-2009	04-02-2009	Aguas bajas
02-10-2009	24-09-2009	Aguas altas
19-11-2009	20-10-2009	Aguas altas
22-01-2010	05-01-2010	Aguas altas
19-09-2010	18-08-2010	Aguas altas

Tabla 1.1. Fechas de los datos satelitales y de los datos tomados a campo y nivel hidrométrico de la laguna en cada fecha.

Preprocesamiento (Ver Apéndice 1)

Se recortaron las imágenes de manera de reducir el área a la Reserva Natural Otamendi. Luego se obtuvo el valor de reflectancia en superficie corregida parcialmente por atmósfera. Se aplicaron los coeficientes de calibración considerando los parámetros de *ganancia* y *offset* del sensor calculados en Chander et al. (2009) y se corrigió por efecto de dispersión de Rayleigh según el modelo desarrollado por Stumpf (1992). Las correcciones geométricas (rectificación + registración) se realizaron utilizando como base una imagen Landsat 7 ETM georreferenciada previamente, con un error máximo de 0,5 píxel.

-Extracción de la información satelital

Con el objetivo de conocer las firmas espectrales de los elementos del paisaje de la laguna se realizó una exploración inicial de los datos satelitales. Se tomaron píxeles muestra correspondientes a distintos ambientes de la laguna reconocidos en el campo y en imágenes de “Google Earth” a lo largo del estudio, como áreas de aguas abiertas, ambientes vegetados con macrófitas de distintas formas de vida y con distintas coberturas y se visualizaron sus firmas utilizando el “Signature Editor” del software ERDAS Imagine 9.1. Una vez conocidas estas firmas, se utilizó una aproximación mixta, combinando clasificaciones no supervisadas con clasificaciones supervisadas (*clasificación híbrida*) para estimar el porcentaje de cobertura de cada elemento del paisaje en la laguna. En primer lugar, se realizaron clasificaciones no supervisadas sobre todas las escenas disponibles usando el clasificador ISODATA del ERDAS, con los siguientes parámetros de partida: $C_{max} = 20$ clases, $T = 98\%$, $M = 30$ iteraciones. De esta manera el programa agrupó a los píxeles en 20 clases en base a la similitud de sus firmas espectrales, repitiendo el proceso de agrupamiento o bien hasta llegar al 98% de los píxeles agrupados sin cambio de clase entre una iteración y la siguiente, o hasta llegar a un máximo de 30 iteraciones. A partir de estas clasificaciones se extrajeron las firmas de todas las clases espectrales obtenidas a lo largo del estudio y se las agruparon considerando su similitud con las firmas reconocidas previamente; las clases resultantes fueron asignadas a los elementos de paisaje correspondientes. Las firmas de estas clases resultantes conformaron la base para realizar clasificaciones supervisadas. Las clasificaciones supervisadas se realizaron con el método de *distancia mínima*: cada uno de los píxeles fue asignado a la clase espectral cuya firma tuviera una distancia mínima con respecto a la firma espectral del píxel. Todas las clasificaciones se realizaron dentro de un “área de interés” conformado por un polígono construido sobre el perímetro de la laguna, de manera de obtener sólo las clases espectrales correspondientes a su área.

-Parámetros de heterogeneidad ambiental

Mediante las clasificaciones se obtuvieron mapas temáticos de ambientes con sus correspondientes atributos, es decir la cantidad de píxeles asignados a cada clase a escala de laguna completa. A partir de estos datos se calculó la riqueza de ambientes acuáticos, como el número total de “clases acuáticas” presentes en cada fecha y el índice de Shannon de ambientes acuáticos, como una medida de la heterogeneidad ambiental a escala de laguna (para estos cálculos se descartaron las clases *barro* y *vegetación terrestre*). Además, para relacionar los datos de heterogeneidad ambiental

con los datos de riqueza de zooplancton se trabajó específicamente en un área menor, muy heterogénea y dinámica, que corresponde al área donde se realizaron los trabajos intensivos de campo. Para estimar los parámetros de heterogeneidad ambiental a esta escala menor, se determinó un área de interés rectangular de 11 x 3 píxeles, abarcando la transecta de muestreo. Dentro de ésta, se calcularon los parámetros de heterogeneidad ambiental para cada escena: riqueza e índice de Shannon de ambientes acuáticos y el número de parches, como la suma de secciones homogéneas correspondientes a una misma clase acuática.

Análisis estadísticos

Se realizaron correlaciones no paramétricas de Spearman (Rho de Spearman) para analizar las posibles relaciones entre los parámetros hidrométricos (altura del río Paraná de las Palmas y de la Laguna Grande) y la heterogeneidad ambiental a escala de la laguna entera y a una escala reducida. También, a escala reducida se realizaron estas correlaciones con la diversidad zooplanctónica global.

Para analizar la relación entre los atributos de la comunidad zooplanctónica (abundancia de los grandes grupos y α diversidad) y las variables ambientales a escala de ambientes, se realizó un Análisis de Redundancia (ARD), incluyendo a las variables con un coeficiente de correlación $<0,8$ y/o que no estuvieran correlacionadas con más de una variable. Además, se utilizaron dos variables categóricas: presencia-ausencia de macrófitas flotantes libres y de macrófitas emergentes. Se probó la significancia de los ejes de ordenamiento a través del Test de Montecarlo con 499 permutaciones (ter Braak y Verdonschot 1995).

Para comparar los atributos de la comunidad zooplanctónica y de las variables limnológicas entre las categorías de ambientes (componentes de la heterogeneidad ambiental) se realizó un ANOVA de un factor, con cuatro categorías (AA, Em, F, Em + F) y contrastes *a posteriori* de Tukey Kramer (para diseños no balanceados). Se probó el cumplimiento de los supuestos de normalidad (prueba de Shapiro-Wilk) y homocedacia (prueba de Levene) de los datos. Estos últimos análisis (ARD y ANOVA) fueron realizados considerando los datos correspondientes al período de aguas altas (marzo 2009- agosto 2010), cuando todos los ambientes estuvieron representados. De esta manera se focalizó en las diferencias asociadas a las macrófitas y se minimizó el efecto de las variaciones ambientales asociadas al nivel hidrométrico.

Los análisis estadísticos se realizaron con los softwares SPSS, Statistica 7 y CANOCO 4.5.

Resultados

Análisis a distintas escalas

Mediante las clasificaciones de las imágenes por ISODATA fue posible diferenciar 8 clases en la Laguna Grande durante el período de estudio (Tabla 1.2). En la figura 1.1 se presentan sus firmas espectrales y sus correspondientes fechas; estas firmas reflejan los comportamientos característicos de la vegetación y del agua descritos en el Apéndice 1 (ver Figura A.1). Como se puede observar, la mayoría de las firmas son separables espectralmente, ya que pueden diferenciarse del resto en al menos una banda, excepto para el caso de las firmas que involucran a las *macrófitas flotantes libres* y a la *vegetación terrestre*, cuyas firmas se solapan en gran parte.

Clase	Descripción
<i>Agua clara</i>	Aguas con escasa concentración de clorofila <i>a</i> fitoplanctónica (concentración media $<14\mu\text{g L}^{-1}$)
<i>Agua turbia</i>	Aguas con elevada concentración de clorofila <i>a</i> fitoplanctónica (concentración media $>300\mu\text{g L}^{-1}$)
<i>Macrófitas en parches</i>	Áreas con cobertura parcial de macrófitas emergentes y/o flotantes libres rodeadas de agua
<i>Macrófitas emergentes</i>	Áreas con cobertura total de macrófitas emergentes
<i>Macrófitas emergentes + flotantes libres</i>	Áreas con cobertura total mixta de macrófitas emergentes + flotantes libres
<i>Macrófitas flotantes libres</i>	Áreas con cobertura total de macrófitas flotantes libres
<i>Vegetación terrestre</i>	Áreas con alta cobertura de vegetación terrestre
<i>Barro</i>	Áreas donde las aguas se retiraron y los sedimentos quedaron expuestos

Tabla 1.2. Descripción de las clases (ambientes) diferenciadas en la Laguna Grande durante el período de estudio (2008-2010).

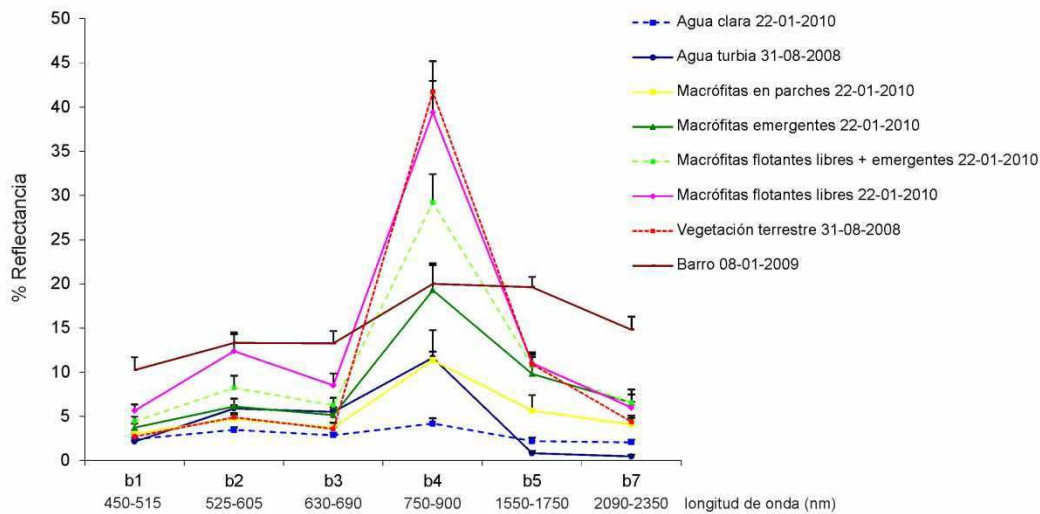


Figura 1.1. Firmas espectrales de los principales ambientes de la Laguna Grande con sus respectivas fechas de origen. Se representa el porcentaje de reflectancia de cada clase en función de cada una de las bandas espectrales (b1 a b5 y b7) del sensor Landsat 5 TM.

Considerando que hay un único caso de gran solapamiento entre firmas y conociendo que estas clases no se presentan en simultáneo en el campo (ya que las plantas terrestres ocurren en períodos de sequía extrema y las macrófitas flotantes libres ocurren en períodos de aguas altas o medias), se decidió dividir a las firmas en dos grupos. Uno de ellos incluye a todas las clases excepto a las *macrófitas flotantes libres* (en parches homogéneos o mixtos); y el otro incluye a todas las clases excepto a la *vegetación terrestre*. Estos dos grupos de firmas (Figura 1.2 A y B) constituyeron la base para las clasificaciones supervisadas.

Al clasificar las 8 imágenes disponibles para el período de estudio con los grupos archivos de firmas se corroboró que: 1- las imágenes que no presentan las clases “superpuestas” (*vegetación terrestre* y *macrófitas flotantes libres*) dan como resultado el mismo mapa temático independientemente del grupo de firmas utilizado. 2- el único cambio que se registra involucra a las clases con firmas superpuestas ya mencionadas. De esta forma, en períodos de aguas bajas se detectó la presencia eventual de *vegetación terrestre* y la ausencia de *macrófitas flotantes* y en períodos de aguas altas, lo contrario.

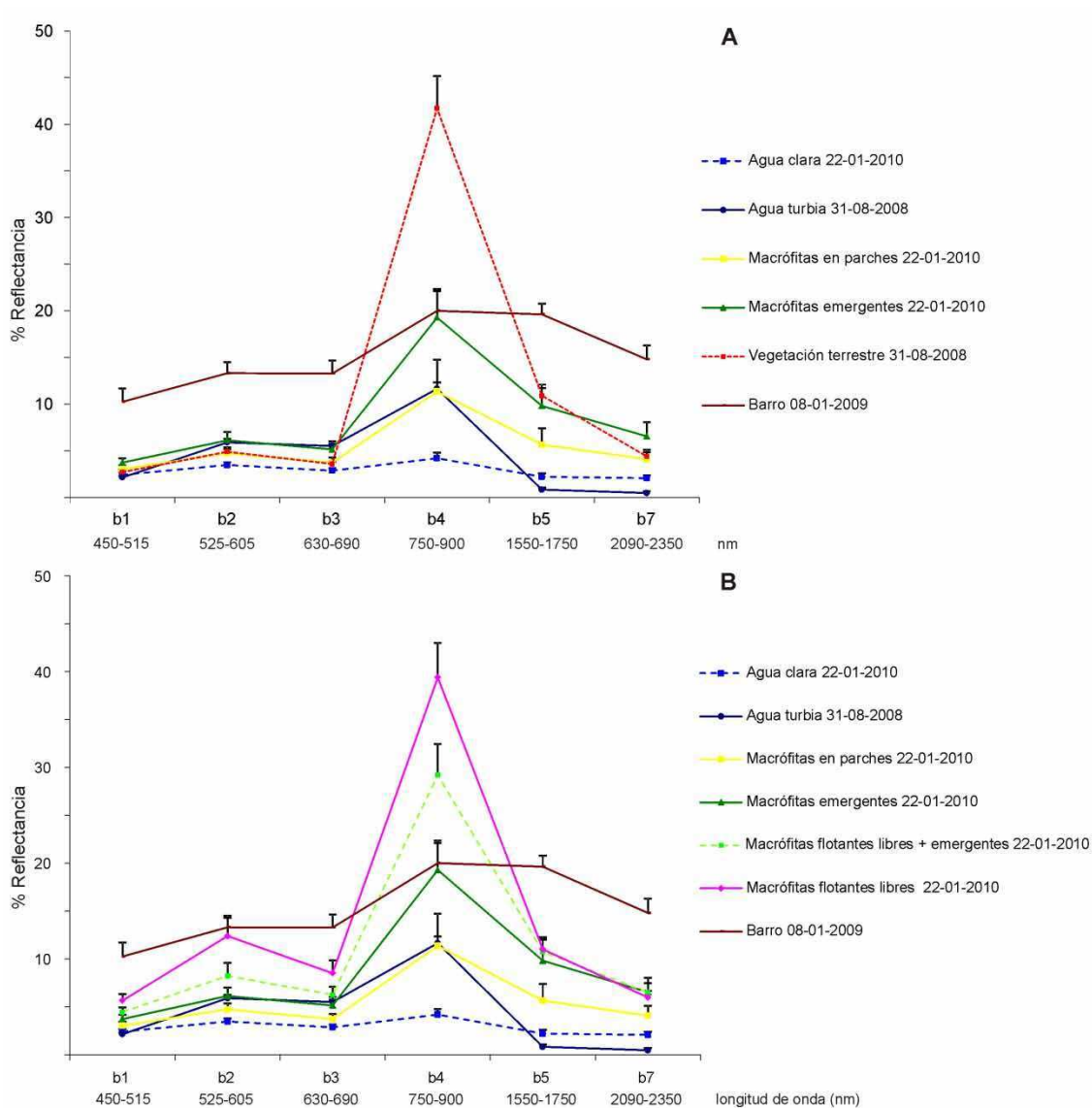


Figura 1.2. Firmas espectrales características de las clases presentes en cada período: A- *aguas bajas*; B- *aguas altas*. Se representa el porcentaje de reflectancia de cada clase en cada banda espectral b1 a b5 y b7, del sensor Landsat 5 TM.

Durante la primavera-verano de 2008 se observó un período de aguas bajas en la laguna asociado a un bajo nivel hidrométrico del río Paraná de las Palmas y precipitaciones escasas en la zona (Figura 1.3 A), como respuesta al evento hidrometeorológico ENSO (“El Niño Southern Oscillation”) (<http://www.cpc.ncep.noaa.gov>). En este período, los ambientes acuáticos de la laguna (áreas con agua) fueron pequeños y estuvieron representados principalmente por *aguas turbias* y parches de *macrófitas emergentes*; además hubo una contribución marcada de *vegetación terrestre*. Para principios de febrero de 2009 la laguna se había secado casi por completo (no se registró agua en el área de muestreo) y mediante las imágenes se detectaron parches de agua remanentes en algunas zonas

(los parches de macrófitas emergentes se encontraron en áreas secas) (Figura 1.3 B). Entre fines de febrero y principios de marzo de 2009 comenzó una fase de aguas altas que se prolongó hasta el final del estudio, reflejada en el incremento marcado del nivel hídrico de la laguna determinado por el aumento de las precipitaciones y el pulso del río Paraná de las Palmas. Durante esta fase predominó el estado de *aguas claras*, los ambientes acuáticos se fueron restituyendo en forma gradual mediante la inundación completa de la laguna y el reemplazo de la *vegetación terrestre* por *macrófitas emergentes* y *macrófitas flotantes libres* (Figura 1.3 B). Las *macrófitas emergentes* registradas fueron *Schoenoplectus californicus* y *Typha latifolia* y entre las *macrófitas flotantes libres* se registró *Pistia stratiotes*; hacia el final del estudio todas estas especies alcanzaron altos grados de cobertura.

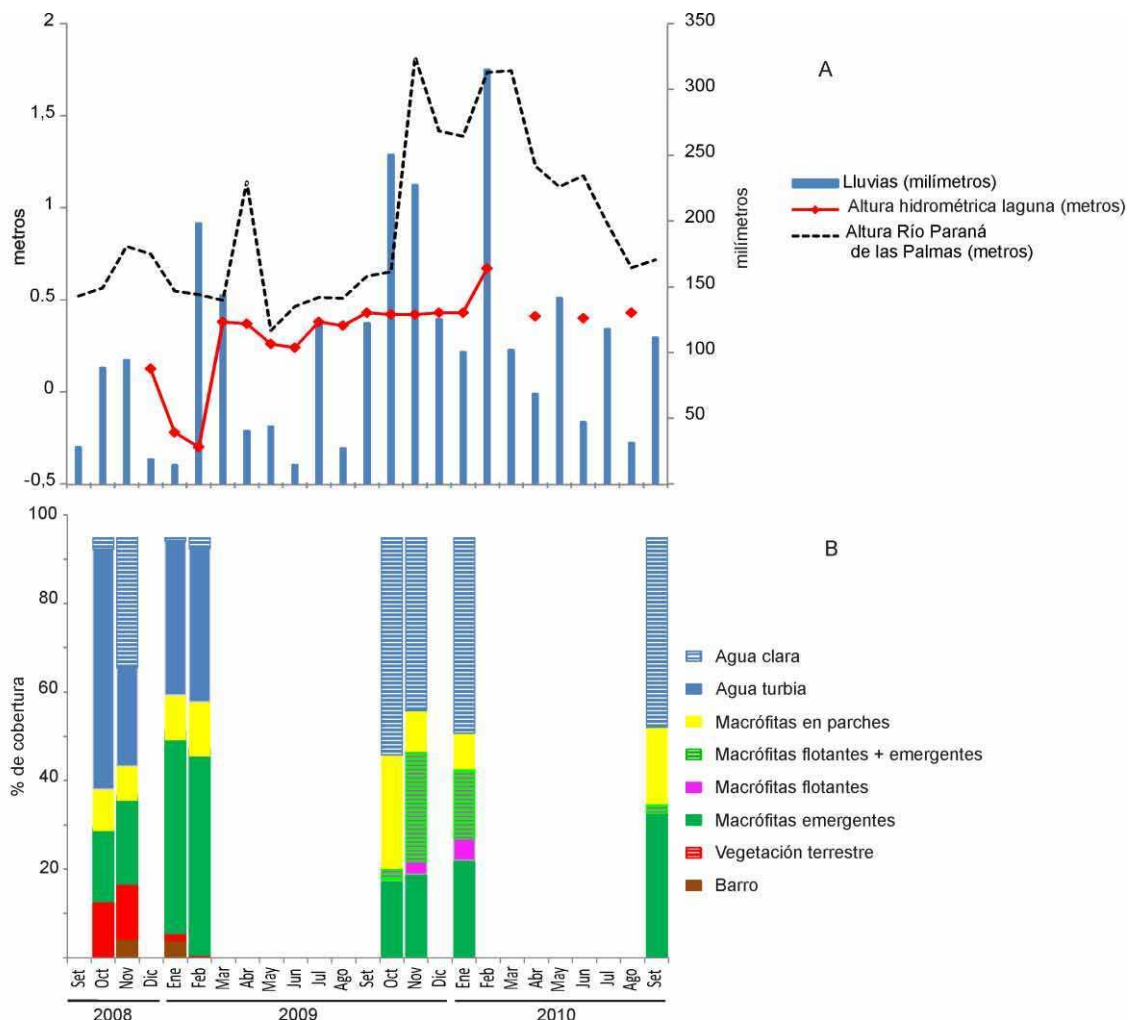


Figura 1.3. Variación del nivel hidrométrico de la Laguna Grande (el cero corresponde al nivel de los sedimentos en un punto fijo litoral cercano al perímetro de la laguna) y del Río Paraná de las Palmas y de las lluvias acumuladas mensuales durante el período de estudio (A). Variación del porcentaje de cobertura de los ambientes de la Laguna Grande en base a las clasificaciones de imágenes Landsat 5 TM (B).

Al comparar las escalas, se observó que en el área reducida los ambientes se encontraron más equitativamente representados, debido a que en esta zona hay una menor proporción de aguas abiertas y un mayor desarrollo de la macrofitia (Figura 1.4). Sin embargo, dentro de esta área la dinámica temporal de cobertura de los ambientes fue similar a la descrita para la escala grande. Al realizar el análisis a gran escala, se observó que la altura hidrométrica del río y la de la laguna estuvieron correlacionadas en forma directa (Tabla 1.3). Además, la altura hidrométrica del río se correlacionó directamente con la diversidad de ambientes acuáticos de la laguna, mientras que la altura hidrométrica de la laguna se correlacionó directamente con la riqueza de los mismos. A una escala reducida las variables analizadas estuvieron altamente correlacionadas en forma directa: el nivel hidrométrico del río y de la laguna se correlacionaron y a su vez ambos se correlacionaron con los parámetros de heterogeneidad ambiental. Por otra parte, la diversidad y del zooplancton se correlacionó directamente con los parámetros de heterogeneidad ambiental y con el nivel hidrométrico de la laguna (Tabla 1.3).

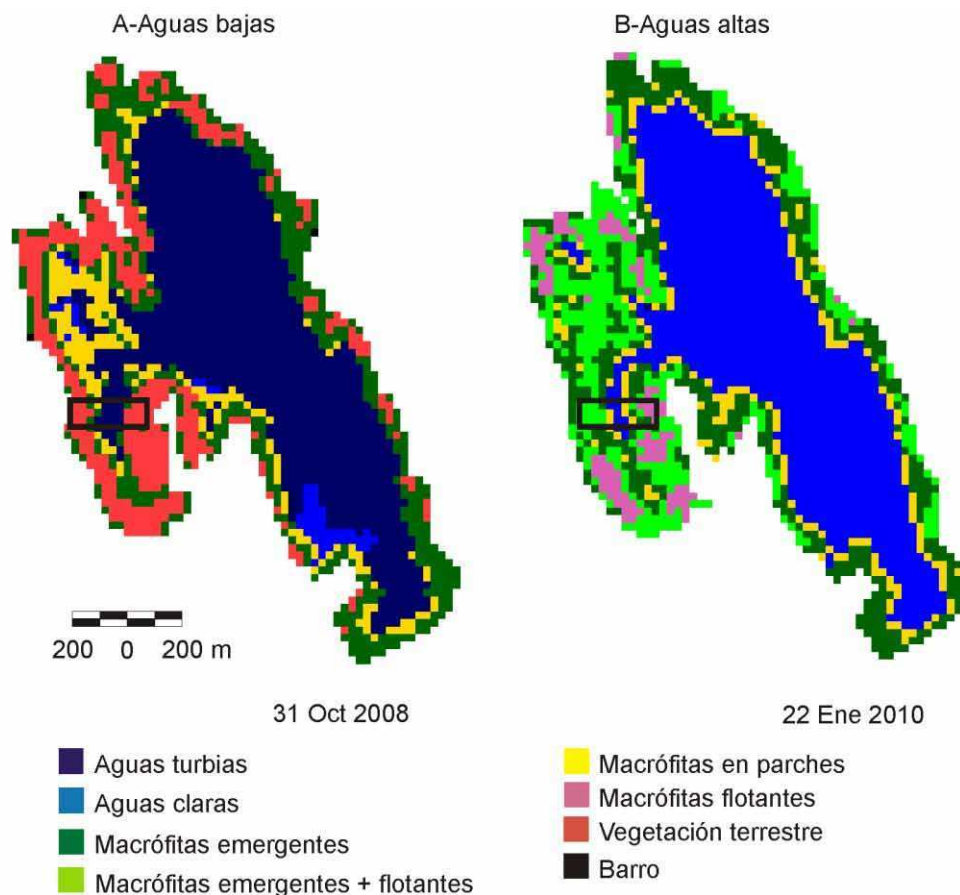


Figura 1.4. Mapas temáticos resultantes de las clasificaciones de imágenes Landsat 5 TM, representativos de cada período hidrométrico. El rectángulo negro indica el área donde se realizaron los muestreos intensivos de campo.

		S amb	H amb	Nº parches	diversidad γ	A H río
Laguna	H amb	-0,12 (8)				
	A H Río	0,46 (8)	0,71* (8)			
	A H laguna	0,8* (8)	0,41 (8)			0,82* (8)
Área de muestreo	H amb	0,97* (8)				
	Nº parches	0,98* (8)	0,97 (8)			
	diversidad γ	0,73** (7)	0,75* (7)	0,69** (7)		
	A H río	0,92* (8)	0,95* (8)	0,92* (8)	0,54 (7)	
	A H laguna	0,85* (8)	0,93* (8)	0,85* (8)	0,82* (7)	0,82* (8)

Tabla 1.3. Coeficientes de correlación de Spearman a distintas escalas espaciales: Laguna (gran escala), Área de muestreo (escala reducida). S amb: riqueza de ambientes acuáticos, H amb: Índice de Shannon de ambientes acuáticos, Nº parches: nº de parches acuáticos, diversidad γ: diversidad global de zooplancton, A H Río: altura hidrométrica del Río Paraná de las Palmas, A H laguna: altura hidrométrica de la Laguna Grande (* p<0,05; ** p<0,1). Entre paréntesis se indica el número de observaciones para cada correlación.

Análisis según la categorización de ambientes

Las categorías de ambientes en los puntos de muestreo difirieron entre las fases hidrométricas. Durante aguas bajas cuatro puntos correspondieron a aguas abiertas (AA), tres a macrófitas emergentes (*Em*) y nueve a áreas secas. En aguas altas dieciséis correspondieron a AA, once a *Em*, diez a macrófitas flotantes (*F*) y dieciocho a macrófitas emergentes + flotantes libres (*Em + F*). Además de estos cambios, junto con las variaciones del nivel hídrico se registraron cambios temporales pronunciados de algunas variables limnológicas y ciertas diferencias espaciales. La temperatura del agua varió de acuerdo a la estacionalidad térmica, fue similar entre los ambientes ($p > 0,05$) con valores levemente menores debajo de la macrofitia flotante. En áreas de AA y *Em*, la conductividad, el pH, la concentración de O₂ y de clorofila a fitoplanctónica presentaron valores extremadamente elevados durante el período de aguas bajas, sin diferencias entre los ambientes ($p > 0,05$). En aguas altas estos valores disminuyeron y fueron similares en todos los ambientes ($p > 0,05$), excepto el pH que fue mayor en *Em* que en *Em+F* ($p < 0,05$). La abundancia total del zooplancton fue muy alta en aguas bajas (especialmente en *Em*) y menor en aguas altas, durante éste último período las abundancias fueron similares entre los ambientes (Tabla 1.4).

		Temperatura (°C)	Conductividad ($\mu\text{S cm}^{-1}$)	pH	O ₂ (mg L ⁻¹)	Cl a ($\mu\text{g L}^{-1}$)	Zooplancton total (Ind L ⁻¹)
A. bajas	AA	26,7 (2,1)	4003,3 (2782,2)	8,6 (1,2)	10 (6,8)	381 (256,8)	6735 (4866)
	Em	24,9 (2,4)	4466 (2273,9)	8,4 (1,0)	6,6 (4,16)	283,62 (252,4)	15067 (9688)
A. altas	AA	18,0 (7,1)	1698,7 (897,5)	7,1 (0,6)	4,7 (2,4)	33,5 (31,9)	1835 (3438)
	Em	16,4 (6,0)	2089,1 (762,2)	7,3 (0,3)	4,7 (2,7)	30,6 (42,6)	3110 (4346)
	F	13,5 (4,8)	1924 (768,1)	6,9 (0,5)	2,6 (2,4)	28,8 (45,0)	2279 (2497)
	Em+F	17,4 (7,0)	1644,3 (803,3)	6,6 (0,6)	2,3 (1,9)	27,1 (22,1)	1327 (1375)

Tabla 1.4. Valores medios de las variables limnológicas y de la abundancia de zooplancton total en los diferentes ambientes (AA: aguas abiertas, Em: macrófitas emergentes, F: macrófitas flotantes libres, Em+F: macrófitas emergentes + flotantes libres) en cada período hidrométrico (A. bajas: aguas bajas, A. altas: aguas altas). Entre paréntesis se muestran los desvíos estándares.

La comunidad zooplanctónica estuvo representada por 149 taxones, de los cuales 120 fueron rotíferos, 21 cladóceros y 8 copépodos (Apéndice 2). Los rotíferos fueron el grupo con mayor riqueza en todos las categorías de ambientes analizadas; en particular, la riqueza de cladóceros y copépodos se incrementó en ambientes de *F* y *Em + F*. En términos de abundancia, los rotíferos también fueron dominantes en todos los ambientes, seguidos por los copépodos, principalmente los del estadio nauplii. Por otro lado, el número total de taxa fue menor durante aguas bajas (30) que durante aguas altas (145). Durante el período de aguas bajas y menor heterogeneidad ambiental se registró un máximo de 15 taxa planctónicos y 7 no planctónicos (en diciembre de 2008), mientras que en el período de aguas altas y mayor heterogeneidad se registró un máximo de 30 taxa planctónicos y 55 no planctónicos (en enero y junio de 2010, respectivamente).

El ARD realizado con los atributos del zooplancton y las variables ambientales durante aguas altas resultó significativo ($p=0,002$) (Figura 1.5). El primer eje explica el 62,1 % de la varianza y está correlacionado con la conductividad ($R=0,90$) y la presencia-ausencia de plantas flotantes ($R=-0,40$). El segundo eje explica el 27 % de la varianza y está correlacionado con la presencia-ausencia de plantas flotantes ($R=-0,73$) y la concentración del oxígeno disuelto ($R=0,70$). Las muestras correspondientes a las mayores conductividades y abundancias de todos los grupos del zooplancton se ubican en la parte derecha del gráfico y pertenecen a los primeros meses luego de la inundación, con todos los ambientes representados. Las muestras con mayores concentraciones de oxígeno disuelto y concentración de clorofila *a* se ubican en la parte superior del gráfico y corresponden a los ambientes *AA* y *Em* que se

caracterizan por baja diversidad zooplanctónica α . Contrariamente, en la parte inferior se encuentran las muestras de los ambientes F y $Em+F$ asociadas a la mayor diversidad α del zooplancton.

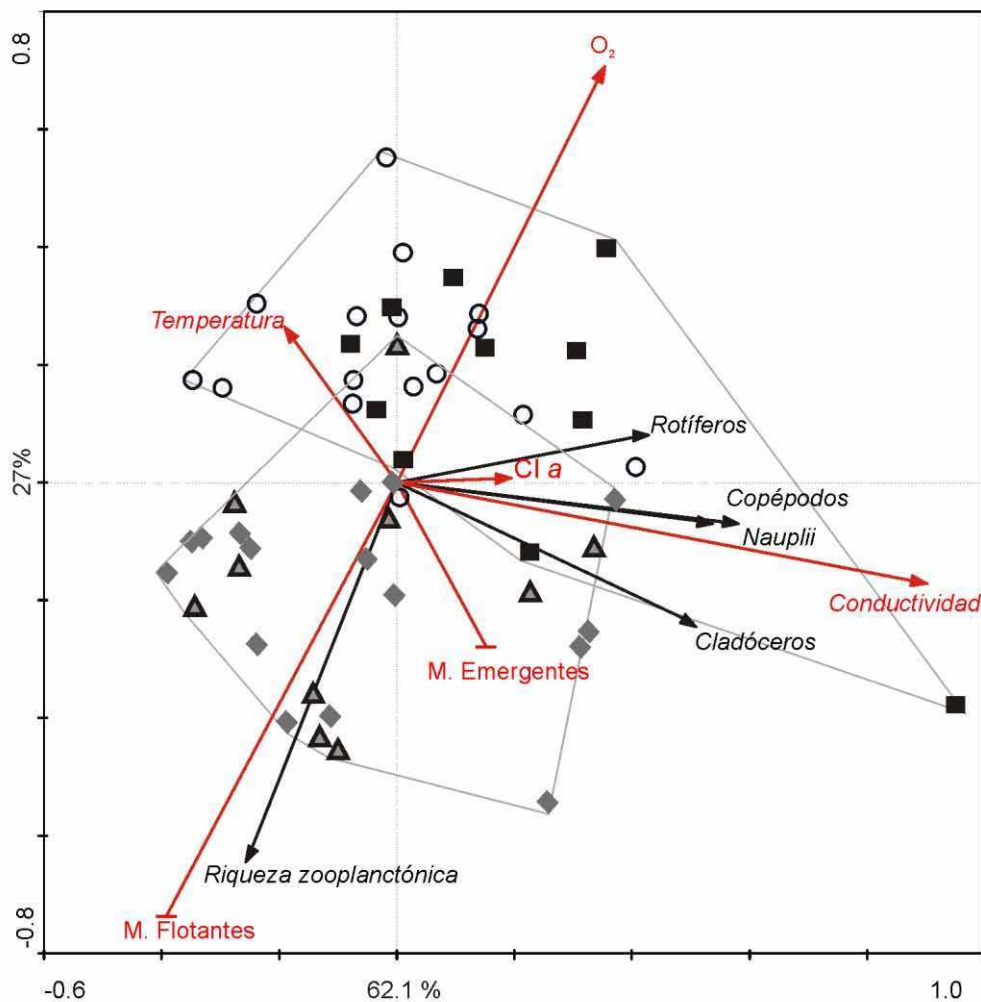


Figura 1.5. ARD: Ordenamiento de las muestras en función de la abundancia de los grupos zooplanctónicos, la riqueza zooplanctónica (diversidad α) y las variables ambientales. M. flotantes: presencia de macrófitas flotantes, M. emergentes: presencia de macrófitas emergentes, Cl a: concentración de clorofila a fitoplanctónica, O_2 : concentración de oxígeno disuelto, Temperatura: temperatura del agua.

○: Aguas abiertas, ■ : Macrófitas emergentes, ▲ : Macrófitas flotantes libres, ◆ : Macrófitas emergentes + flotantes libres.

Los ambientes con presencia de macrófitas flotantes libres (F y $Em + F$) presentaron valores significativamente mayores de diversidad zooplanctónica (riqueza e Índice de Shannon) que los ambientes sin estas macrófitas (AA y Em); no se encontraron diferencias significativas dentro de estos dos grupos (Figura 1.6).

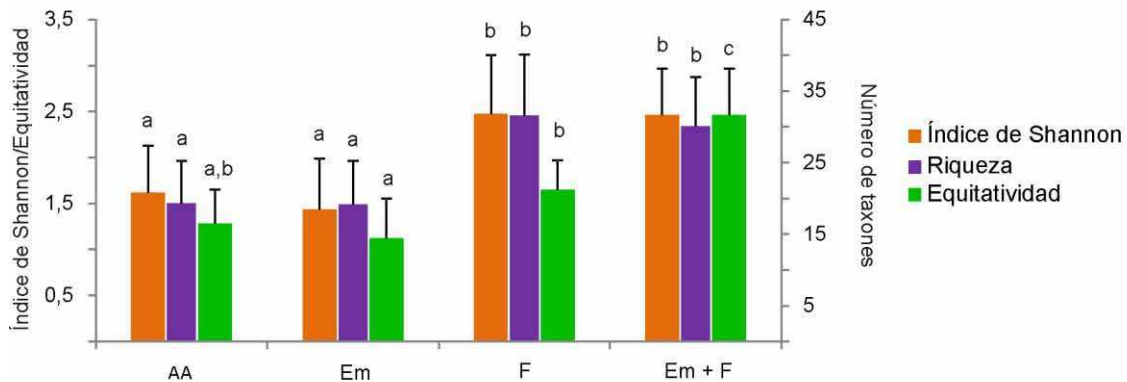


Figura 1.6. Valores medios de Índice de Shannon, riqueza (diversidad α) y equitatividad del zooplancton en cada ambiente (AA: aguas abiertas, Em: macrófitas emergentes, F: macrófitas flotantes libres, Em+F: macrófitas emergentes + flotantes libres). Las barras de error representan los desvíos estándar. Diferentes letras denotan diferencias significativas en los contrastes correspondientes ($p < 0,05$).

Cabe destacar que en ambientes con *F* y *Em + F* la riqueza e Índice de Shannon fueron mayores que en ambientes de *AA* y *Em* en todas las fechas de muestreo, excepto en algunas ocasiones en las que los valores fueron similares. Particularmente, los valores más bajos coincidieron con la descomposición de las macrófitas flotantes (asociada a las heladas) y la disminución de su cobertura en el invierno tardío e inicio de la primavera. En los ambientes de *AA* y *Em* las variaciones de riqueza y diversidad más marcadas se asociaron al nivel hídrico, con valores mínimos en aguas bajas. Con respecto a la equitatividad, se encontraron diferencias significativas entre *AA - Em + F*, *Em - F* y *Em - Em+F* y los valores fueron más altos y más estables en los ambientes vegetados.

Discusión

La integridad ecológica de las llanuras de inundación depende del disturbio provocado por los pulsos hídricos, que determina la alta heterogeneidad espacial y temporal y la alta riqueza específica que las caracteriza (Ward et al. 1999). La dinámica del pulso de inundación mantiene a los ambientes de las llanuras en distintos estados de la sucesión, entre semi-acuáticos, lénticos y hasta lóticos (Ward et al. 1999). Los resultados obtenidos en la Laguna Grande destacan el rol del pulso hídrico como disparador de cambios profundos dentro de la laguna, desde un paisaje homogéneo y con baja riqueza, hasta otro más heterogéneo con presencia de macrófitas y alta riqueza zooplanctónica.

Si bien la Laguna Grande y el río Paraná de las Palmas no tienen conexión superficial directa, la correlación entre sus niveles hidrométricos para el período de estudio pone de manifiesto la influencia del río sobre esta laguna de inundación. Los bajos niveles hidrométricos del río sumados a precipitaciones escasas, determinan períodos de aguas bajas, que ante un evento hidrometeorológico extremo como el registrado en este estudio, provocaron la sequía temporal de los cuerpos de agua en el humedal. Asimismo, cuando el nivel hidrométrico del río subió, la laguna recuperó el nivel de sus aguas. Estos cambios de nivel hídrico provocaron transformaciones profundas en la laguna, tanto en la conformación de sus ambientes como en la composición de las comunidades que la habitan.

A nivel de paisaje se ha descrito que el pulso de inundación homogeneiza los ambientes de la llanura al aumentar la conectividad entre ellos (Thomaz et al. 2007, Tockner et al. 2000). Mediante el análisis llevado a cabo a escala de esta laguna desconectada superficialmente del río observamos que el efecto del pulso de inundación provoca un aumento de la heterogeneidad ambiental dentro de la misma. Durante las aguas bajas la laguna quedó reducida a las zonas pelágicas, ya que las comunidades vegetales acuáticas de las zonas litorales se contrajeron o desaparecieron, debido a la retracción de las aguas. Con el aumento del nivel hídrico el ecosistema se recompuso gradualmente mediante el llenado de la laguna y la recolonización de las macrófitas que alcanzaron distintos grados de cobertura. Los cambios físicos y químicos que ocurren durante la inundación posibilitan el desarrollo de macrófitas acuáticas de distinta fisonomía: la colonización rápida de plantas flotantes estaría asociada al aumento de fósforo en el agua que posibilita el crecimiento de los propágulos (Thomaz et al. 2006), mientras que las macrófitas emergentes logran regenerar su biomasa aérea (Esteves y Suzuki 2008). El desarrollo de macrófitas con distintas formas de vida en una etapa avanzada de esta sucesión hidrológica determinó una mayor heterogeneidad ambiental, representada por la gran riqueza y diversidad de ambientes acuáticos y la mayor cantidad de parches acuáticos. Este patrón de aumento de la heterogeneidad ambiental conforme avanza la sucesión ya fue descrito por Bazzaz (1975) para otros ecosistemas y tiene consecuencias sobre la biodiversidad de las comunidades que lo habitan. Por lo expuesto, y con los resultados obtenidos trabajando a gran escala (laguna) podemos corroborar la primera hipótesis propuesta *“Un aumento en el nivel hidrométrico de la laguna está asociado significativamente a un aumento de la heterogeneidad ambiental.”*

Se ha descrito que los cambios temporales y espaciales en la heterogeneidad ambiental tienen efectos sobre la diversidad de las comunidades acuáticas como los peces (Gomes et al. 2012, Petry et al. 2003) y los macroinvertebrados (Brown 2003,

Verberk et al. 2010). En el presente trabajo observamos que el aumento de heterogeneidad ambiental asociado al desarrollo de la macrofitia durante la inundación favoreció la diversidad global del zooplancton. Esto se ve reflejado en las correlaciones positivas halladas entre la diversidad zooplanctónica y la riqueza y diversidad de ambientes en el área de muestreo (Tabla 1.3). Además, se observó un incremento en el número de especies no planctónicas, mayormente asociadas a la vegetación, tal como fuera descrito en otros estudios realizados durante períodos de inundación (Rossa y Costa Bonecker 2003, van den Brink et al. 1994). Estos resultados apoyarían la hipótesis de que a mayor heterogeneidad ambiental y por lo tanto mayor disponibilidad de nichos, la diversidad aumenta debido a la presencia de especies especialistas que explotan los recursos de forma diferencial (Cramer y Willig 2005). Por otro lado, es interesante destacar que el aumento de nivel hidrométrico también estuvo asociado a cambios limnológicos marcados, especialmente la disminución de la conductividad. Estos cambios también influyeron en la diversidad global del zooplancton, ya que en aguas bajas las condiciones extremas permitieron el desarrollo de pocas especies tolerantes y en aguas altas, con condiciones más favorables, se propició el desarrollo de un mayor número de especies. Este patrón coincide con los cambios reportados en otros ecosistemas del mundo en donde la riqueza taxonómica decrece con una salinidad creciente (Schallenberg et al. 2003 y citas en este trabajo). Con los datos obtenidos utilizando la escala reducida podemos corroborar la segunda hipótesis propuesta en este capítulo. Se observó una *relación positiva y significativa entre la heterogeneidad ambiental de la laguna (medida en diferentes formas) y la diversidad zooplanctónica global*, cumpliéndose así la segunda predicción.

Habiendo establecido que la alta heterogeneidad ambiental que ocurre en relación a un aumento hidrométrico está asociada a una mayor diversidad zooplanctónica global, cabe establecer si los ambientes con macrófitas presentan una mayor diversidad α . Las comparaciones entre ambientes indican que el aumento de la riqueza del zooplancton estuvo principalmente determinado por la presencia de macrófitas flotantes libres, ya sea en parches homogéneos o mixtos (F y $Em + F$) (Figura 1.6). Es interesante destacar que durante este estudio no se registraron diferencias marcadas en las condiciones limnológicas entre los ambientes, sugiriendo que éstas tienen un rol menor en las diferencias de diversidad aquí encontradas. Tal como fuera señalado para los macroinvertebrados (Fontanarrosa et al. 2012, Ohtaka et al. 2011, Thomaz et al. 2008) la alta riqueza zooplanctónica encontrada en ambientes con plantas flotantes podría estar asociada entonces a la complejidad estructural otorgada por la disposición

espacial de sus raíces en la columna de agua. La importancia de la complejidad estructural de las plantas sobre la riqueza del zooplancton ha sido explorada experimentalmente por Lucena-Moya y Duggan (2011), quienes encontraron un aumento de la riqueza en plantas más complejas. Las macrófitas flotantes incrementan el número de nichos disponibles (Thomaz y Ribeiro da Cunha 2010), sustentan comunidades ricas de epifiton (Rodríguez et al. 2011) que constituyen recursos alimenticios (Rodrigues et al. 2003) y modifican las condiciones físicas y químicas del agua (de Tezanos Pinto et al. 2007, O'Farrell et al. 2009). Si bien se propuso que estas macrófitas no constituyen un refugio para el zooplancton de tamaño grande y mediano, porque albergarían peces y macroinvertebrados predadores (Agostinho et al. 2007, Iglesias et al. 2007, Meerhoff et al. 2007a), nuestros resultados indican que sí constituyen ambientes favorables para una gran variedad de pequeños rotíferos e incluso de cladóceros y copépodos. Teniendo en cuenta nuestros resultados y que las macrófitas flotantes libres hospedan comunidades muy ricas de macroinvertebrados y peces (Fontanarrosa et al. 2012, Iglesias et al. 2007, Meerhoff et al. 2007a), dentro del marco de la heterogeneidad ambiental y siguiendo el criterio de Tews et al. (2004), podríamos afirmar que las macrófitas flotantes libres constituyen "estructuras clave" ya que determinan un salto cuantitativo en la diversidad de especies para diferentes grupos. Si bien la importancia de las macrófitas flotantes libres como hospedadoras de zooplancton ha sido explorada (Gazulha et al. 2011, Serafim et al. 2003b, Villabona-González et al. 2011), muchos estudios no incluyen a los rotíferos, aun siendo éstos los más abundantes y diversos en lagunas de estas latitudes (Iglesias et al. 2007, Meerhoff et al. 2007a, 2003). Dado que las comunidades más diversas comprenden especies con diferentes estrategias para explotar los recursos constituyendo así ensambles más eficientes y estables (Cleland 2011, Ptacnik et al. 2008), es importante considerar la gran diversidad de los rotíferos de estos ambientes.

Finalmente, la presencia de macrófitas flotantes también estuvo asociada a las menores abundancias de zooplancton, especialmente en las ocasiones donde se registraron carpetas extensas y densas de plantas que produjeron anoxia en la columna de agua. En un estudio experimental llevado a cabo en este sistema, simulando la cobertura de macrofitia flotante, se señaló que la disminución de oxígeno fue la principal causa de la escasez de zooplancton debajo de las plantas (Fontanarrosa et al. 2010). Como se observa en el ARD, en aguas altas las macrófitas flotantes predominaron, y la abundancia del zooplancton disminuyó en todos los ambientes, aunque esto también sucedió en las aguas libres de plantas. Así se observa una coincidencia con la relación inversa entre el nivel hídrico y la abundancia

de zooplancton frecuentemente reportada en lagunas de inundación en asociación con el tiempo de residencia del agua, la transparencia y la conectividad en el ecosistema (José de Paggi y Paggi 2008, Lansac-Tôha et al. 2009, Villabona-González et al. 2011). Los resultados de este estudio no indicarían la existencia de algún proceso que medie la relación entre la densidad y la riqueza zooplanctónica; distintos factores estarían actuando simultáneamente en la regulación de estos atributos del zooplancton. Los resultados obtenidos al analizar los ambientes no nos permiten corroborar la tercera hipótesis de trabajo propuesta, ya que *la presencia de macrófitas* (por ejemplo emergentes) no es condición suficiente para que se produzca *un aumento de la diversidad zooplanctónica*. Postulamos que la forma de vida de la macrofitia presente (emergente o flotante) afectaría de modo diferente al ensamble zooplanctónico.

Capítulo 2

Efecto del pulso de inundación sobre el zooplancton

Introducción

La teoría del pulso de inundación establece que el **pulso hídrico** es la fuerza motora que controla la biota de los ríos y las llanuras de inundación (Junk et al. 1989). Ésta fue basada principalmente en el estudio de ecosistemas tropicales, caracterizados por pulsos de inundación predecibles. En esas latitudes, donde las variaciones de temperatura son muy leves, la regularidad del pulso hídrico se considera el factor principal en el desarrollo de los ritmos biológicos (Tockner et al. 2000). En las **regiones templadas**, la biota responde además a las **variaciones estacionales de temperatura y fotoperíodo**, y estos efectos se superponen con los del régimen hidrológico (Junk et al. 1989, Junk y Wantzen 2004). En estas latitudes, las **adaptaciones de los organismos** a las variaciones estacionales determinan la existencia de “ventanas de susceptibilidad fisiológica y fenológica” hacia los beneficios y disturbios del pulso, es decir que el momento en que éste ocurre y su duración determinan si los organismos pueden explotar los recursos generados o desarrollar estrategias de supervivencia (Junk et al. 1989, Junk y Wantzen 2004, Wantzen et al. 2008b). Asimismo, tanto la tasa de descomposición de la materia orgánica como la tasa de consumo de los nutrientes por parte de los organismos dependen de la temperatura, siendo menores en invierno que en verano (Tockner et al. 2000). En consecuencia, la cantidad de nutrientes y carbono orgánico liberados al medio acuático, así como sus tasa de consumo y el crecimiento de las comunidades bióticas asociados al pulso de inundación dependen del momento del año en el que éste ocurre. Por ejemplo, en regiones templadas frías los pulsos de inundación que ocurren en la primavera temprana estimulan el desarrollo del fitoplancton, mientras que los que ocurren en la primavera tardía o el verano tienen un efecto negativo (Mihaljević et al. 2010), y en regiones templadas cálidas las tasas de crecimiento del perifiton y de las macrófitas son mayores durante pulsos de primavera que de verano (Robertson et al. 2001). Los factores estacionales de las regiones templadas fueron considerados originalmente por Junk et al. (1989), aunque los datos al respecto son escasos y se requieren más estudios comparativos para conocer sus efectos (Junk y Wantzen 2004). Los efectos del pulso de inundación y de las variaciones del nivel hidrométrico fueron intensamente estudiados en los ríos y el conocimiento es menor en las lagunas de inundación (Coops et al. 2003), probablemente debido a que muchas lagunas han sido reguladas impidiendo las fluctuaciones hidrométricas naturales (Wantzen et al. 2008a).

En particular, las lagunas de los humedales naturales están sujetas a cambios hidrométricos frecuentes y éstos podrían tener un efecto primordial en su ecología y funcionamiento (Coops et al. 2003). Se ha visto que las fluctuaciones marcadas del nivel hidrométrico pueden disparar los mecanismos que llevan a las lagunas de un estado estable a otro (Coops et al. 2003, Loverde-Oliveira et al. 2009, Mihaljević et al. 2010, O'Farrell et al. 2011). Un aumento del nivel hidrométrico puede provocar el cambio desde un **estado turbio** con fitoplancton a un **estado claro** con dominancia de macrófitas sumergidas (Loverde-Oliveira et al. 2009, Mihaljević et al. 2010). Asimismo, los cambios hidrométricos extremos asociados al fenómeno hidrometeorológico ENSO ("El Niño Southern Oscillation"), pueden disparar el cambio desde un estado de aguas claras con dominancia de plantas flotantes libres en aguas altas, hasta un estado turbio con dominancia de cianobacterias en aguas bajas (O'Farrell et al. 2011).

El **zooplancton**, conformado por rotíferos pequeños hasta cladóceros y copépodos de tamaño mediano a grande se alimenta principalmente por filtración de partículas de dimensiones limitadas por el tamaño del aparato bucal (mayormente hasta 30 μm); éstas incluyen algas, flagelados heterótrofos y, en menor medida, ciliados. La mayor actividad filtradora del zooplancton sobre la fracción algal pequeña tiene consecuencias sobre la estructura de tamaños del fitoplancton, ya que las algas más grandes son menos consumidas (Sinistro et al. 2007). En las lagunas vegetadas de las regiones cálidas, Iglesias et al. (2007) y Meerhoff et al. (2007b), entre otros, sugirieron que el control del zooplancton sobre el fitoplancton no sería efectivo. Además, la predación del zooplancton sobre los flagelados y los ciliados produce un efecto positivo en cascada sobre el picoplancton (Sinistro et al. 2007). El zooplancton también puede ingerir bacterias (Costa Bonecker y Aoyagui 2005, Hwang y Heath 1999, Work y Havens 2003) y de esta manera participa directamente en el bucle microbiano. En las lagunas de inundación vegetadas, donde la luz puede ser deficiente y el contenido de carbono orgánico disuelto y de sustancias húmicas son altos, la transferencia de materia y energía a través de esta vía podría ser muy importante (Amblard et al. 1995, Drakare et al. 2003, Sinistro e Izaguirre 2008). La abundancia de los recursos alimenticios para el zooplancton está regulada por los cambios hídricos y en general, es menor durante aguas altas que en aguas bajas debido a los efectos de dilución y lavado (Castillo 2000, García de Emiliani 1997, Izaguirre et al. 2010, Zalocar de Domitrovic 2003), pero su crecimiento puede aumentar en respuesta al ingreso de los nutrientes durante los pulsos (Kobayashi et al. 2008, Mihaljević et al. 2009, Schemel et al. 2004). Por otra parte la macrofitia reduce la abundancia del recurso

alimentario para el zooplancton, mediante el control del fitoplancton (de Tezanos Pinto et al. 2007, O'Farrell et al. 2009, Scheffer et al. 1993).

Los pulsos hídricos y la **macrofitia** también regulan las condiciones ambientales que afectan al zooplancton. Los tenores de oxígeno disuelto disminuyen pronunciadamente durante las inundaciones debido a la alta tasa de descomposición de la materia orgánica acumulada en la fase de sequía (Fontenota et al. 2001, Wantzen et al. 2008b) o debajo de las carpetas densas de macrófitas flotantes (de Tezanos Pinto et al. 2007). Las bajas concentraciones de oxígeno reducen la actividad filtradora del zooplancton (Hazanato 1996) y podrían afectar su abundancia. El nivel hídrico tiene efectos opuestos sobre la turbidez: una elevada turbidez fue registrada en aguas extremadamente bajas por Crome y Carpenter (1988), mientras que José de Paggi y Paggi (2007) registraron valores elevados luego del pulso de inundación. Asimismo, el zooplancton tiene respuestas opuestas a estas variaciones y se ha propuesto que éstas dependen de la naturaleza de las partículas en suspensión; un aumento de partículas inorgánicas tendría un efecto negativo, mientras que las orgánicas podrían ser toleradas y aprovechadas por algunos rotíferos (Crome y Carpenter 1988). Teniendo en cuenta todos estos aspectos, la respuesta del zooplancton al régimen hidrológico es compleja, debido a las interacciones entre los procesos biológicos y la biología de los organismos.

A su vez, el régimen hidrológico está influenciado por eventos pronosticados por los modelos de cambio climático tales como los incrementos de las sequías (IPCC 2010, Jentsch et al. 2007) y los aumentos de la frecuencia de los eventos hidrometeorológicos extremos como El Niño Southern Oscillation (ENSO) (Timmermann et al. 1999). Considerando la demanda de conocimiento, la importancia de las variaciones hidrométricas y en particular el momento del año en que éstas ocurren, nos proponemos profundizar el conocimiento de estos aspectos en este capítulo.

El objetivo general es determinar el efecto del pulso de inundación sobre la abundancia del zooplancton.

Los objetivos específicos son:

- comparar el efecto de pulsos de inundación en distintas estaciones del año y en distintas etapas del régimen hídrico (uno luego de una sequía y otro luego de un período de aguas altas) sobre la abundancia del zooplancton, las comunidades

planctónicas que constituyen su recurso alimenticio y las condiciones físico-químicas del ambiente.

- relacionar la dinámica del zooplancton con las variaciones de las condiciones ambientales (físico-químicas) y de disponibilidad de recurso, determinados por el pulso de inundación.
- examinar si existen diferencias en la abundancia del zooplancton y las demás comunidades planctónicas y en las variables limnológicas, entre ambientes caracterizados por la presencia y la forma de vida de las macrófitas.
- comparar la abundancia y estructura del zooplancton en dos períodos cálidos con características contrastantes: “aguas bajas turbias” y “aguas altas claras”.

Las hipótesis de trabajo y las predicciones asociadas son las siguientes:

Hipótesis 1: el pulso de inundación afecta la abundancia del zooplancton y de las comunidades planctónicas que constituyen su recurso alimenticio.

Predicción 1: la abundancia del zooplancton y de las comunidades planctónicas cambian luego de un pulso de inundación.

Hipótesis 2: los efectos del pulso de inundación sobre la abundancia de las comunidades planctónicas y la macrofitia varían según la estación del año y la etapa del ciclo hidrológico en que éste se produce.

Predicción 2: los efectos del pulso de inundación sobre las comunidades planctónicas y la macrofitia difieren según la estación del año y la fase del ciclo hidrológico en que ocurra.

Hipótesis 3: la presencia y la forma de vida de las macrófitas (emergentes o flotantes) producen condiciones físico-químicas características en cada ambiente.

Predicción 3: los ambientes vegetados con macrófitas de distinta forma de vida (emergentes o flotantes) diferirán en sus condiciones físico-químicas y con respecto a los ambientes de aguas libres.

Hipótesis 4: la presencia y la forma de vida de las macrófitas afectan la abundancia de las comunidades planctónicas.

Predicción 4: los ambientes vegetados con macrófitas de distinta forma de vida presentarán diferentes abundancias de comunidades planctónicas y diferentes de los ambientes de aguas abiertas.

Hipótesis 5: la abundancia del zooplancton es mayor en “aguas bajas turbias” que en “aguas altas claras”.

Hipótesis 6: la composición del zooplancton varía entre “aguas bajas turbias” y “aguas altas claras” en relación a la salinidad y la vegetación características de estos estados.

Predicción 6: en “aguas bajas turbias” el ensamble estará compuesto por especies planctónicas eurihalinas y en “aguas altas claras” por especies oligohalinas planctónicas y no planctónicas, asociadas a la vegetación.

Materiales y métodos

Datos de campo

En este capítulo se analizan datos tomados en la Laguna Grande, desde setiembre 2008 hasta agosto 2010, en los cuatro puntos de muestreo caracterizados por la presencia y la forma de vida de las macrófitas: pelágico con macrófitas emergentes y presencia estacional de macrófitas flotantes (Pef), pelágico de aguas libres (Pa), litoral con macrófitas emergentes y presencia estacional de macrófitas flotantes libres (Lef) y litoral con presencia estacional de macrófitas flotantes libres (Lf) (ver *Metodología General*). Entre las variables biológicas se analizan la abundancia y biomasa del zooplancton, la abundancia de los flagelados heterótrofos, el fitoplancton y el picoplancton, la concentración de clorofila *a* fitoplanctónica y la cobertura y biomasa de las macrófitas flotantes libres. Se utilizan datos de abundancia de las especies zooplanctónicas de los dos períodos cálidos que se compararon. Los rotíferos (excepto *Asplanchna brightwelli*) y las nauplii fueron clasificados como “filtradores pequeños”, los copépodos calanoideos y los cladóceros como “filtradores grandes” y los copépodos ciclopoideos como “predadores”. Además, se examinan las variaciones de los parámetros limnológicos medidos *in situ* (profundidad, temperatura, conductividad, pH y oxígeno disuelto), los nutrientes disueltos (fosfato, nitrato y amonio), y la concentración de ácidos húmicos. También se consideran el nivel hidrométrico de la laguna y del río Paraná de las Palmas y las precipitaciones locales.

Análisis de datos

Para analizar las posibles relaciones entre las variables ambientales y las variables biológicas se realizaron correlaciones no paramétricas de Spearman (Rho de Spearman).

Se identificaron los pulsos de inundación principales y asociados y se definieron los distintos períodos hidrológicos en función de las precipitaciones locales y el aumento del nivel hidrométrico del río Paraná de las Palmas. Mediante el análisis de varianza de dos factores se compararon la abundancia de las comunidades planctónicas (zooplancton, fitoplancton y picoplancton) y las variables limnológicas (profundidad, conductividad, pH, concentración de oxígeno disuelto y de la clorofila *a* fitoplanctónica) entre los períodos hidrológicos y entre los ambientes.

Debido a que todos los ambientes no estuvieron representados en todos los períodos hidrológicos se realizaron dos pruebas de ANOVA por separado. El primero incluyó todos los períodos hidrológicos (*aguas bajas*, *llenado* y *permanencia*) y sólo las dos categorías de ambientes (*Pef* y *Pa*) presentes en todos ellos. El segundo análisis, consideró sólo dos períodos hidrológicos (*llenado* y *permanencia*) y las cuatro categorías de ambientes (*Pef*, *Pa*, *Lef* y *Lf*). En ambos casos se realizaron contrastes a posteriori de Tukey Kramer para diseños no balanceados (Zar 1999).

Además, se realizó un ANOVA de un factor entre los períodos cálidos de “aguas bajas turbias” y “aguas altas claras” para comparar la biomasa del zooplancton y el fitoplancton, los cocientes entre estas dos variables y la riqueza zooplanctónica.

Previo a las pruebas de ANOVA, se probó el cumplimiento de los supuestos de normalidad (prueba de Shapiro-Wilk) y homocedacia (prueba de Levene) de los datos. Para lograr el cumplimiento de los mismos, los datos de abundancias de los grupos planctónicos, de la concentración de clorofila *a* fitoplanctónica y de las biomásas del zooplancton y fitoplancton fueron transformados con la función logaritmo natural.

Por último se analizó la composición específica del zooplancton de los dos períodos cálidos mediante la técnica de agrupamiento, basada en el coeficiente de correlación de Pearson. Para ello se utilizaron los datos de abundancia de todas las especies que representaron al menos el 3 % de la abundancia total en por lo menos una ocasión para cada sitio en cada ocasión de muestreo (matriz de 39 x 24). El algoritmo utilizado fue el de ligamiento promedio entre grupos.

Para realizar los análisis estadísticos se utilizaron los programas SPSS, Statistica 7 y CANOCO 4.5.

Resultados

- *Comparación entre períodos hidrológicos y entre ambientes*

Variables físicas y químicas

Durante el estudio se diferenciaron dos períodos hidrométricos contrastantes en la Laguna Grande, determinados por las lluvias acumuladas mensuales y el nivel hidrométrico del Río Paraná de las Palmas, como fue mencionado en el capítulo 1 (Figura 2.1). Estos dos períodos contrastantes fueron: *aguas bajas*, caracterizado por aguas turbias asociadas a las altas concentraciones de clorofila *a* fitoplanctónica (desde setiembre de 2008 hasta enero de 2009) y *aguas altas*, caracterizado por aguas claras con menor abundancia de fitoplancton (desde marzo de 2009 hasta setiembre de 2010); entre estas dos etapas se registró un período de sequía en el que no se registró agua en el área de muestreo.

A lo largo del estudio se registraron tres pulsos de inundación, determinados por las abundantes precipitaciones locales y por un aumento marcado del nivel hidrométrico del río Paraná de las Palmas. El primer pulso, en el verano tardío, determinó un período que denominamos *llenado* de la Laguna Grande (marzo-setiembre de 2009), en el cual se registró un incremento de 0,68 m del nivel hidrométrico. El segundo pulso se registró en la primavera temprana, y si bien no produjo un incremento del nivel hidrométrico de la laguna, junto con un tercer pulso (en el verano siguiente) establecieron un período de *permanencia* de las aguas altas (octubre 2009-agosto 2010); este último pulso provocó un incremento de 0,24 m en febrero. Así, se definen tres períodos hidrológicos: *aguas bajas*, *llenado* y *permanencia*, agrupándose los dos últimos en la fase de aguas altas.

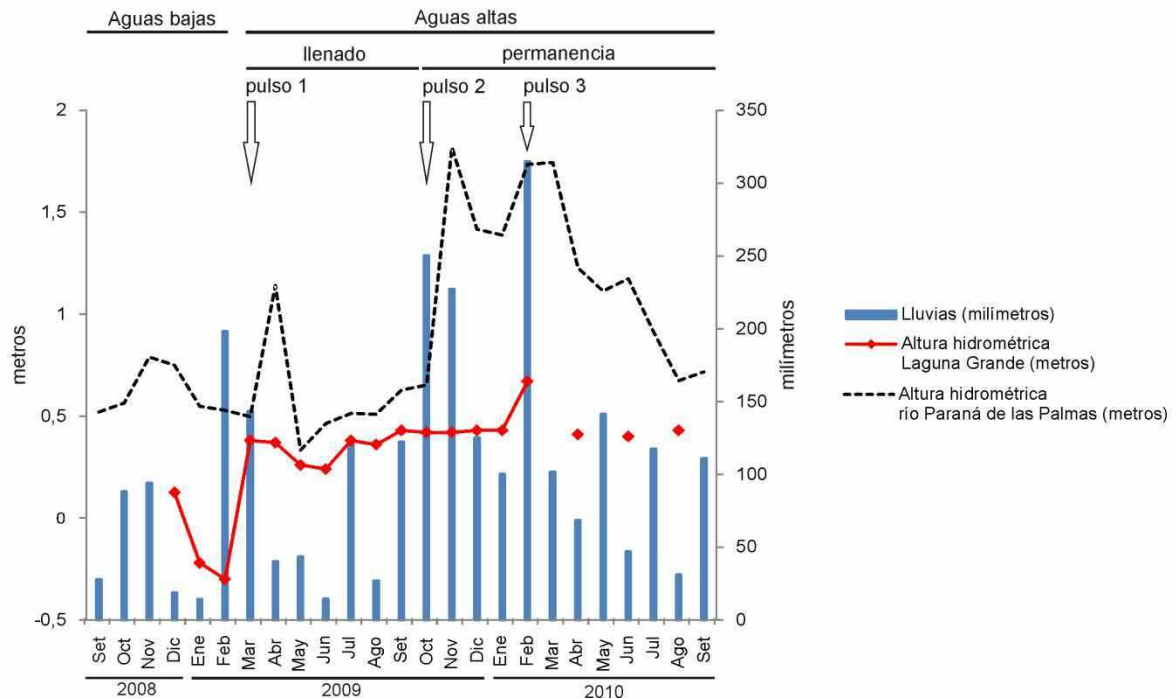


Figura 2.1. Variaciones de la altura hidrométrica de la Laguna Grande, del río Paraná de las Palmas y de las lluvias acumuladas mensuales durante el período de estudio. (Durante setiembre-noviembre 2008 no existen datos disponibles de altura hidrométrica de la laguna). Las flechas indican los pulsos de inundación registrados.

Durante el período de aguas bajas la laguna se encontraba retraída y sólo dos puntos de muestreo registraron agua en superficie, ambos situados en la zona pelágica (pelágico con macrófitas emergentes y presencia estacional de macrófitas flotantes, Pef y pelágico de aguas libres, Pa). En el período de *llenado* se inundaron además los puntos litorales (litoral con dominancia estacional de macrófitas emergentes y flotantes, Lef y litoral con dominancia estacional de macrófitas flotantes, Lf) y durante el período de *aguas altas* todos los sitios permanecieron inundados. Junto con las variaciones hidrométricas se registraron cambios pronunciados en las variables físico-químicas analizadas.

La temperatura del agua tuvo un patrón estacional marcado, siguiendo las variaciones térmicas locales, con máximas en diciembre y enero (alrededor de 30° C) y mínimas entre junio y agosto (alrededor de 9° C), sin diferencias entre los sitios ($p > 0,05$) (Figura 2.2 A).

La profundidad fue similar en los sitios Pef y Pa ($p > 0,05$) y significativamente mayor que en Lef y Lf ($p < 0,05$) en los tres períodos (Figura 2.2 B). Pef y Pa tuvieron una

profundidad media de 0,13 m en *aguas bajas*, aumentando durante los períodos de llenado y *permanencia* (0,58 m y 0,73 m, respectivamente, $p < 0,05$). La profundidad fue similar entre los sitios litorales Lef y Lf y también fue mayor durante el período de *permanencia* (media= 0,50 m) que durante el de *llenado* (media= 0,35 m) ($p < 0,05$).

La conductividad fue similar en todos los sitios de muestreo ($p > 0,05$) y se registraron diferencias marcadas entre los tres períodos ($p < 0,05$), con valores significativamente mayores en *aguas bajas* (media= 5580 $\mu\text{S cm}^{-1}$), intermedios durante el *llenado* (media= 2337 $\mu\text{S cm}^{-1}$) y menores durante la *permanencia* (media= 1217 $\mu\text{S cm}^{-1}$) (Figura 2.2 C). La conductividad estuvo inversamente correlacionada con la profundidad ($R = -0,75$; $n = 61$; $p < 0,05$).

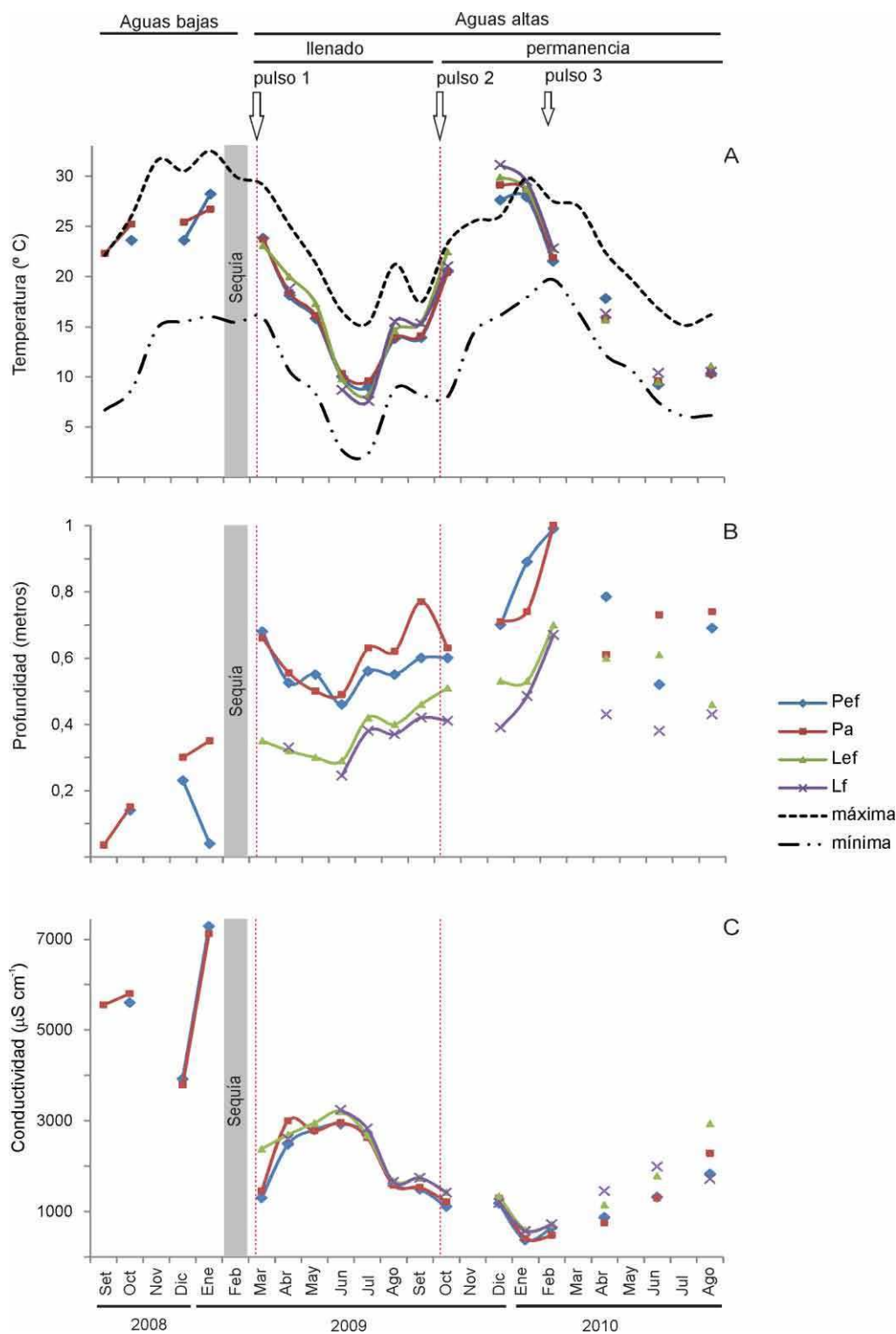


Figura 2.2. Variaciones de temperatura del agua, temperatura máxima y mínima (promedio mensual) (A), profundidad (B) y conductividad (C) en cada sitio de muestreo (Pef: pelágico con macrófitas emergentes y presencia estacional de macrófitas flotantes, Pa: pelágico de aguas abiertas, Lef: litoral con macrófitas emergentes y presencia estacional de macrófitas flotantes, Lf: litoral con presencia estacional de macrófitas flotantes), a lo largo del estudio.

Con respecto a la concentración de oxígeno disuelto, no se registraron diferencias significativas entre los sitios ($p > 0,05$), pero sí entre los tres períodos ($p < 0,05$). Los valores más altos correspondieron a *aguas bajas*, siendo siempre mayores a 6 mg L^{-1} (media= $11,3 \text{ mg L}^{-1}$), durante el *llenado* fueron intermedios (media= $4,9 \text{ mg L}^{-1}$), excepto al inicio de esta fase cuando se registró anoxia, y durante el período de *permanencia* los valores fueron menores (media= $2,3 \text{ mg L}^{-1}$) (Figura 2.3 A). Cabe destacar que aunque no se encontraron diferencias significativas entre los ambientes, en las fechas en que se registró un desarrollo profuso de la macrofitia flotante (ver Figura 2.6), las concentraciones de oxígeno fueron menores en Lef y Lf.

El pH también fue similar entre los sitios ($p > 0,05$) y diferente entre los tres períodos ($p < 0,05$) (Figura 2.3 B). En *aguas bajas* los valores fueron máximos (media= $9,3$), durante el *llenado* fueron intermedios (media= $7,4$) y mínimos en la *permanencia* (media = $6,5$). El pH y el oxígeno disuelto estuvieron correlacionados de forma directa ($R = 0,81$; $p < 0,01$; $n = 61$).

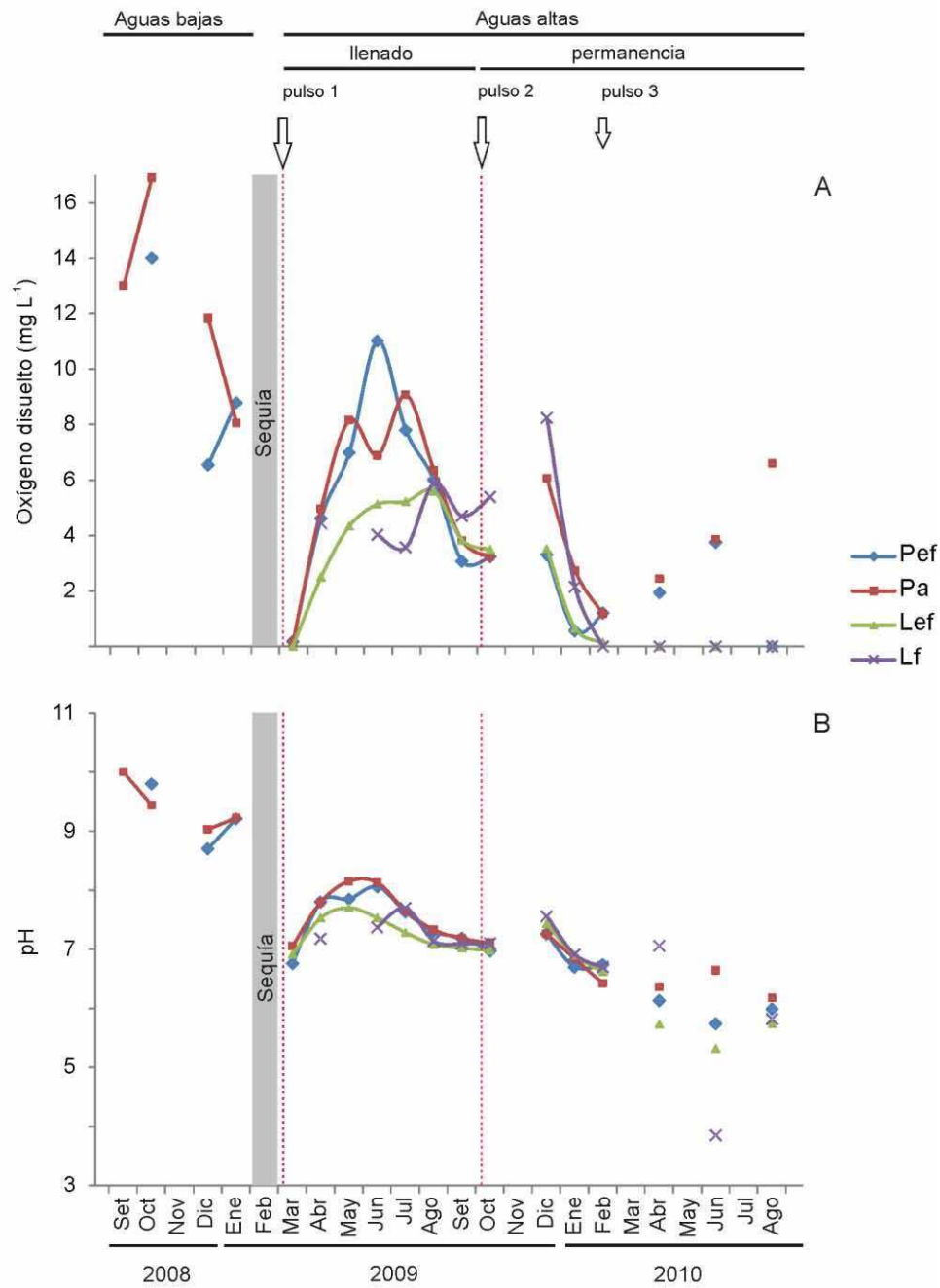


Figura 2.3. Dinámica temporal de la concentración de oxígeno disuelto (A), y de pH (B) en cada sitio de muestreo (Pef: pelágico con macrófitas emergentes y presencia estacional de flotantes, Pa: pelágico de aguas abiertas, Lef: litoral con macrófitas emergentes y presencia estacional de flotantes, Lf: litoral con presencia estacional de macrófitas flotantes), a lo largo del período de estudio.

La dinámica de los nutrientes disueltos y de la concentración de ácidos húmicos fue similar en todos los sitios ($p > 0,05$) (Figura 2.4). Durante *aguas bajas* los nutrientes disueltos fueron escasos, al inicio de la fase de *llenado* aumentaron marcadamente y luego disminuyeron y oscilaron en niveles intermedios hasta el final de la fase *permanencia*, a excepción del amonio que durante este último período disminuyó marcadamente. Los ácidos húmicos tuvieron valores máximos durante *aguas bajas*, fueron intermedios y tendieron a disminuir durante el *llenado* y si bien tuvieron un incremento coincidente con el segundo pulso, luego los valores disminuyeron levemente para permanecer constantes durante el período de *permanencia*; en los sitios litorales (Lef y Lf) los valores fueron siempre levemente superiores.

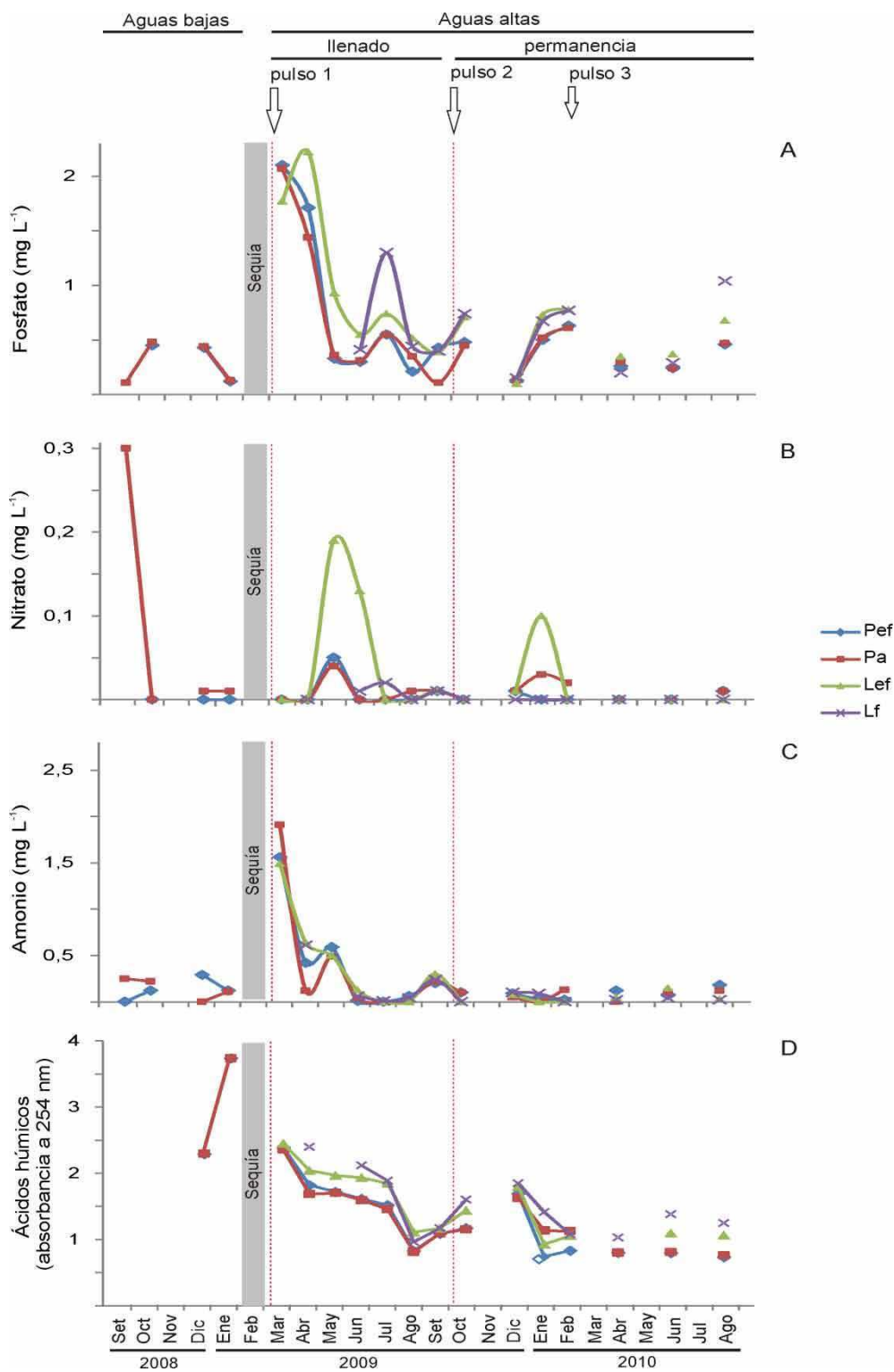


Figura 2.4. Dinámica temporal de la concentración de nutrientes disueltos: fosfato (A), nitrato (B) y amonio (C) y de los ácidos húmicos (D), en cada sitio de muestreo (Pef: pelágico con macrófitas emergentes y presencia estacional de flotantes, Pa: pelágico de aguas abiertas, Lef: litoral con macrófitas emergentes y presencia estacional de flotantes, Lf: litoral con presencia estacional de macrófitas flotantes), a lo largo del período de estudio.

La concentración de clorofila a fitoplanctónica fue similar en todos los sitios ($p > 0,05$) y se registraron diferencias significativas entre los tres períodos ($p < 0,05$) (Figura 2.5). En *aguas bajas* el valor medio fue de $377 \mu\text{g L}^{-1}$, durante el *llenado* de $30 \mu\text{g L}^{-1}$ y durante la *permanencia* de $20 \mu\text{g L}^{-1}$. Esta variable estuvo correlacionada directamente con el pH ($R = 0,54$; $p < 0,01$; $n = 57$).

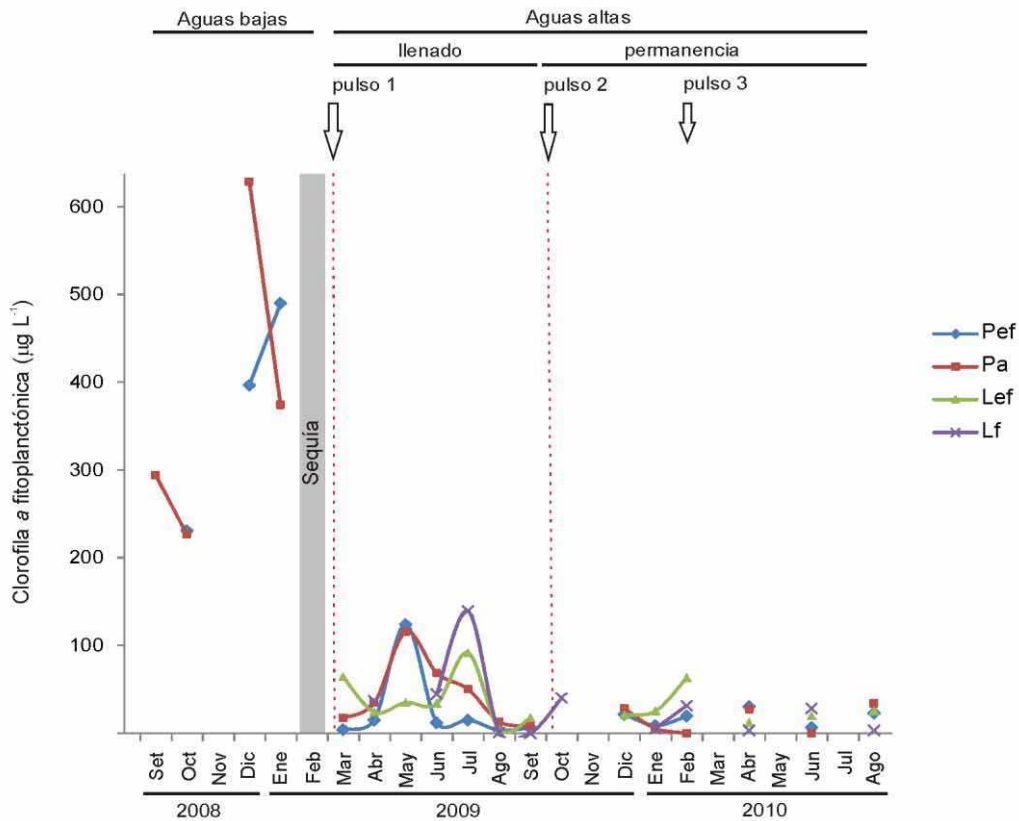


Figura 2.5. Variación de la concentración de clorofila a fitoplanctónica en cada sitio (Pef: pelágico con macrófitas emergentes y presencia estacional de flotantes, Pa: pelágico de aguas abiertas, Lef: litoral con macrófitas emergentes y presencia estacional de flotantes, Lf: litoral con presencia estacional de macrófitas flotantes), a lo largo del período de estudio.

Las macrófitas flotantes, representadas por *Pistia stratiotes*, se desarrollaron exclusivamente en el período de *aguas altas* (Figura 2.6). Durante la fase de *llenado* sólo se registraron en los sitios litorales (Lef y Lf), con coberturas intermedias y escasa biomasa, reflejando el tamaño reducido de las plantas. Estas macrófitas se quemaron por las heladas hacia fines del invierno y se descompusieron. Durante el inicio de la fase de *permanencia* en primavera, las macrófitas recolonizaron primero los sitios litorales y luego un sitio pelágico (Pef); durante este período las plantas tuvieron un

gran porte (mayores biomاسas) y en una ocasión (junio 2010) presentaron alta cobertura en todos los sitios de muestreo.

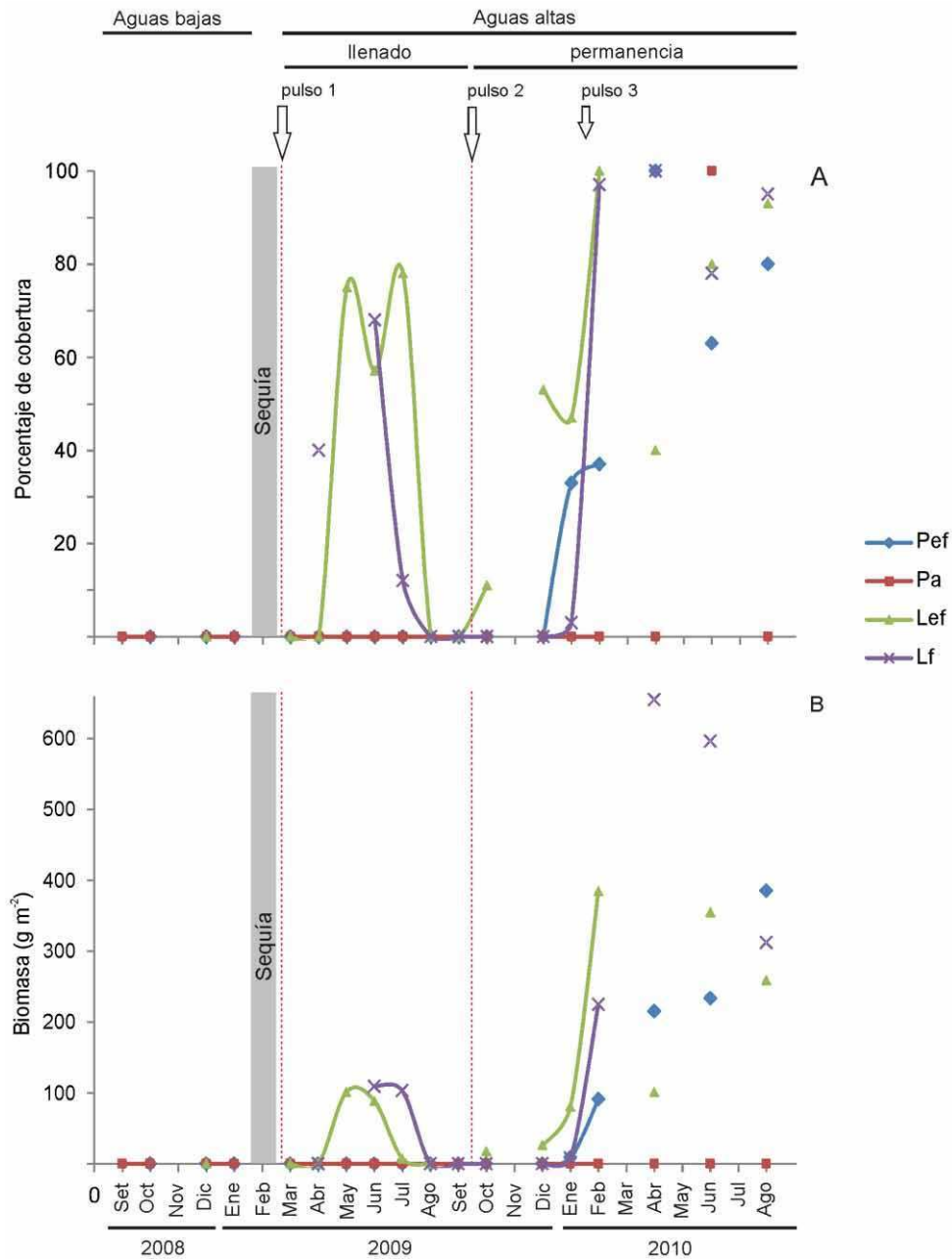


Figura 2.6. Variaciones del porcentaje de cobertura (A) y biomasa (B) de macrófitas flotantes en cada sitio de muestreo (Pef: pelágico con macrófitas emergentes y presencia estacional de flotantes, Pa: pelágico de aguas abiertas, Lef: litoral con macrófitas emergentes y presencia estacional de flotantes, Lf: litoral con presencia estacional de macrófitas flotantes), a lo largo del período de estudio.

Comunidades planctónicas

El fitoplancton fluctuó de forma marcada a lo largo del período de estudio. En la figura 2.7 se muestra la abundancia de cada fracción de tamaño analizada (máxima dimensión lineal (MDL) < 30 y > 30 μm). Ninguna de las fracciones tuvo diferencias significativas entre los sitios ($p > 0,05$), pero sí entre los tres períodos ($p < 0,05$). La abundancia media del fitoplancton < 30 μm (Figura 2.7 A) fue más alta y similar entre *aguas bajas* y el *llenado* y menor en la *permanencia*. En cambio el fitoplancton > 30 μm (figura 2.7 B) fue disminuyendo significativamente en cada período: fue mayor en *aguas bajas* y menor en la *permanencia*. Entre las algas de mayor tamaño dominaron las cianobacterias *Microcystis aeruginosa*, *Sphaerospermum aphanizonemoides* y *Planktolyngbya limnetica* y la especie *Euglena communis*. Entre las más pequeñas fueron dominantes *Merismopedia minima*, *Anabaenopsis elenkini* y una especie no identificada del género *Oscillatoria*. Al comparar entre los sitios y períodos en términos de biomasa se encontraron las mismas tendencias. Ambas fracciones de tamaño se correlacionaron directamente con la conductividad ($R=0,49$ y $0,53$ respectivamente; $n=60$; $p < 0,05$), la concentración de oxígeno disuelto ($R=0,50$ y $0,47$; $n=60$; $p < 0,05$) y el pH ($R=0,51$ y $0,48$; $n=60$; $p < 0,05$).

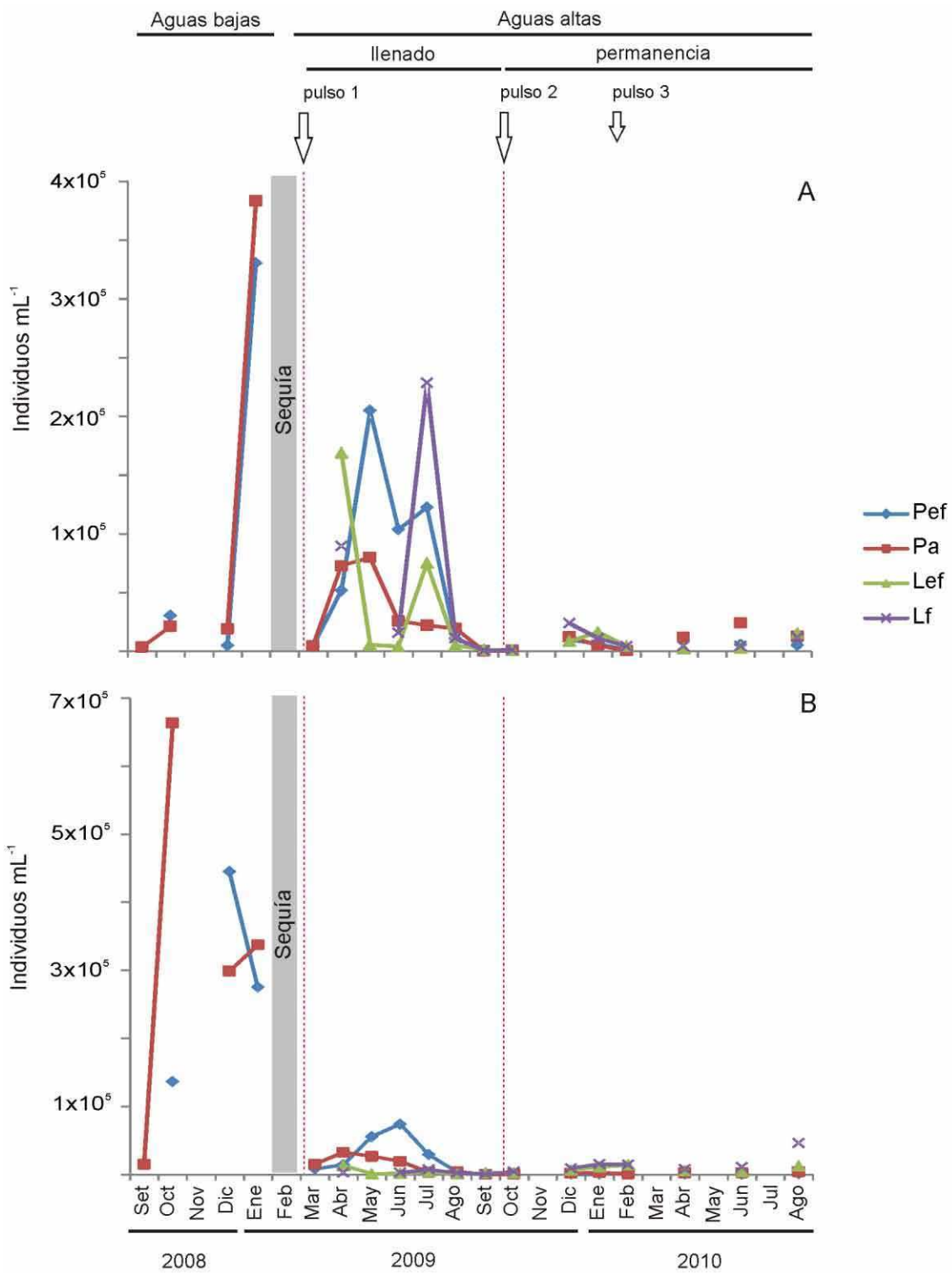


Figura 2.7. Dinámica de la abundancia de fitoplancton MDL <30 μm (A), MDL >30 μm (B) en cada sitio (Pef: pelágico con macrófitas emergentes y presencia estacional de flotantes, Pa: pelágico de aguas abiertas, Lef: litoral con macrófitas emergentes y presencia estacional de flotantes, Lf: litoral con presencia estacional de macrófitas flotantes), a lo largo del período de estudio.

La abundancia del picoplancton total y de sus diferentes fracciones (picocianobacterias, picoeucariotas y bacterias heterótrofas) también fueron similares entre los sitios ($p > 0,05$) y se encontraron diferencias significativas entre los tres períodos ($p < 0,05$). En la figura 2.8 se muestran las variaciones de la abundancia del picoplancton total. Ésta fue máxima durante *aguas bajas*, con valores que superaron los 2×10^7 y llegaron hasta 7×10^7 ind mL^{-1} ; disminuyó de forma significativa durante la fase de *llenado*, con valores menores a 1×10^7 y volvió a aumentar significativamente durante la *permanencia*, especialmente durante los meses más cálidos y en el ambiente pelágico vegetado (Pef) (Figura 2.8). Las bacterias fueron dominantes, constituyendo aproximadamente el 80 % de la abundancia y biomasa total de picoplancton en todos los sitios y períodos, mientras que las picocianobacterias y las picoeucariotas aportaron aproximadamente el 10 % cada una, respectivamente. No se detectaron correlaciones significativas entre el picoplancton (total y las diferentes fracciones) y las variables físico-químicas analizadas.

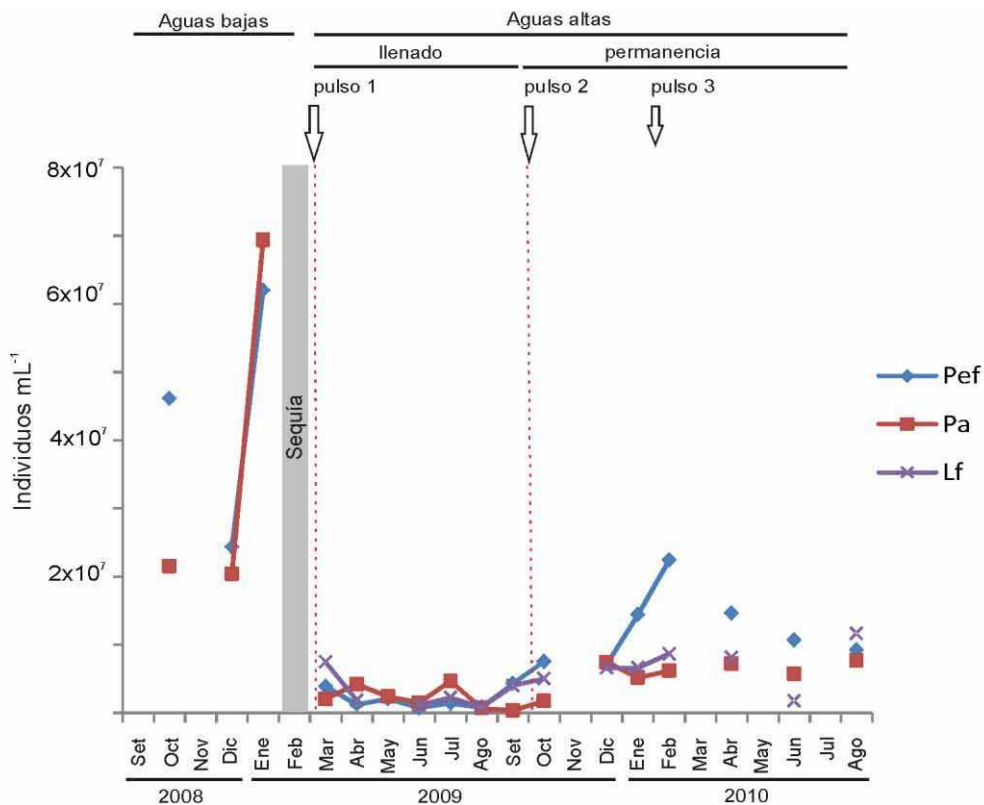


Figura 2.8. Variaciones de abundancia del picoplancton total en cada sitio (Pef: pelágico con macrófitas emergentes y presencia estacional de flotantes, Pa: pelágico de aguas abiertas, Lf: litoral con presencia estacional de macrófitas flotantes), a lo largo del período de estudio.

La abundancia de flagelados heterótrofos no varió significativamente entre los sitios ($p>0,05$) y pero sí entre los tres períodos ($p<0,05$). Durante *aguas bajas* los valores fueron máximos, durante las *aguas altas* los valores disminuyeron significativamente, con valores similares en los períodos de *llenado* y *permanencia* (Figura 2.9). La abundancia de este grupo estuvo correlacionada directamente con la conductividad ($R=0,47$; $n=48$; $p<0,05$), la concentración de oxígeno disuelto ($R=0,59$; $n=48$; $p<0,05$) y el pH ($R=0,65$; $n=48$; $p<0,05$).

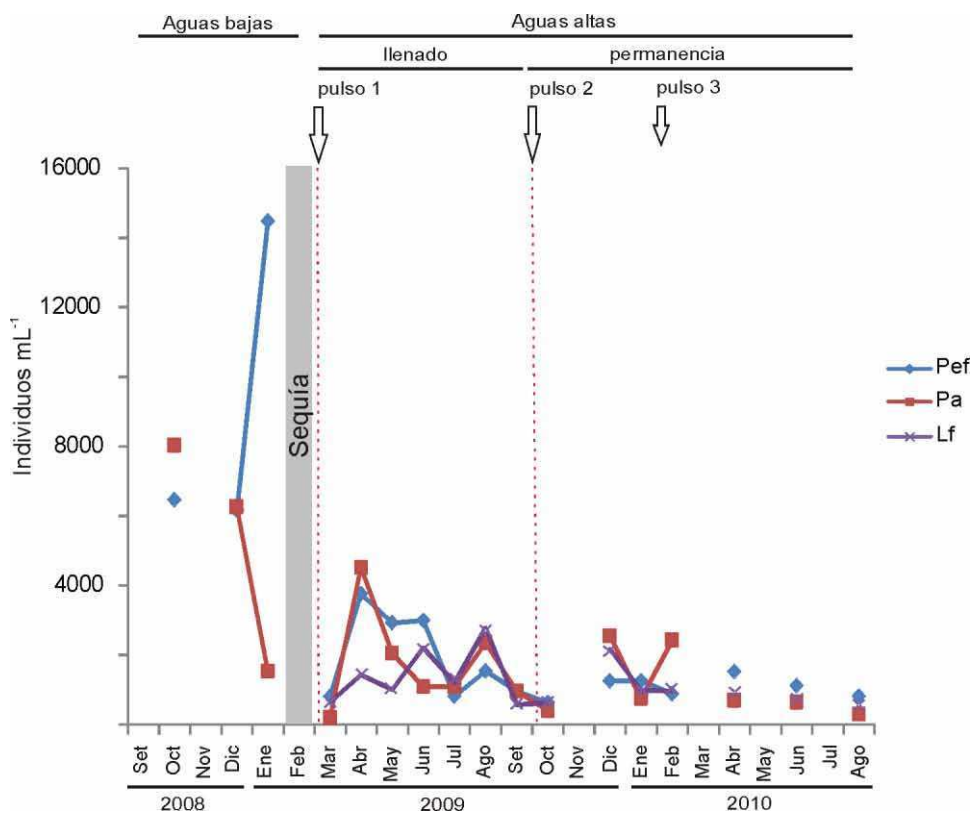


Figura 2.9. Variación de la abundancia de flagelados heterótrofos en cada sitio (Pef: pelágico con macrófitas emergentes y presencia estacional de flotantes, Pa: pelágico de aguas abiertas, Lf: litoral con presencia estacional de macrófitas flotantes), a lo largo del período de estudio.

La dinámica temporal de la abundancia total del zooplancton fue ampliamente fluctuante, se registraron diferencias significativas entre los tres periodos ($p < 0,05$) pero no entre los sitios ($p > 0,05$) (Figura 2.10 A). En *aguas bajas* la abundancia media fue máxima, con valores mensuales que generalmente superaron los 5000 ind L⁻¹. Durante el *llenado* la abundancia fue intermedia, con valores mínimos al inicio, luego oscilaron entre 1000 y 15000 ind L⁻¹ (marcadamente en los sitios Pef y Pa) para disminuir posteriormente hacia el final de este período. Durante la fase de *permanencia* la abundancia fue menor que en la fase anterior, con variaciones de entre 100 y 500 ind L⁻¹, excepto en febrero de 2010, cuando llegó a aproximadamente 3500 ind L⁻¹, en coincidencia con el pulso de inundación 3.

La abundancia total del zooplancton estuvo correlacionada en forma directa con la conductividad y el pH ($R=0,75$ y $0,6$ respectivamente, $n=61$, $p < 0,05$) y de forma inversa con la profundidad ($R=-0,6$, $n=61$, $p < 0,05$). También estuvo correlacionada en forma directa con la abundancia del fitoplancton $< 30 \mu\text{m}$ ($R=0,48$; $n=60$; $p < 0,05$) y $> 30 \mu\text{m}$ ($R=0,6$; $n=60$; $p < 0,05$) y la de los flagelados heterótrofos ($R=0,54$; $n=46$; $p < 0,05$).

La dinámica de la biomasa zooplanctónica tuvo un patrón similar al de su abundancia (Figura 2.10 B), excepto por un incremento muy marcado a fines del *llenado* (invierno-primavera). Este aumento se debió al aporte de los cladóceros y los copépodos calanoideos, que si bien no fueron muy abundantes, tienen tamaños corporales muy grandes. No se encontraron diferencias significativas de biomasa entre los sitios; los valores fueron similares entre *aguas bajas* y *llenado* ($p > 0,05$) y significativamente menores en el período de *permanencia* ($p < 0,05$).

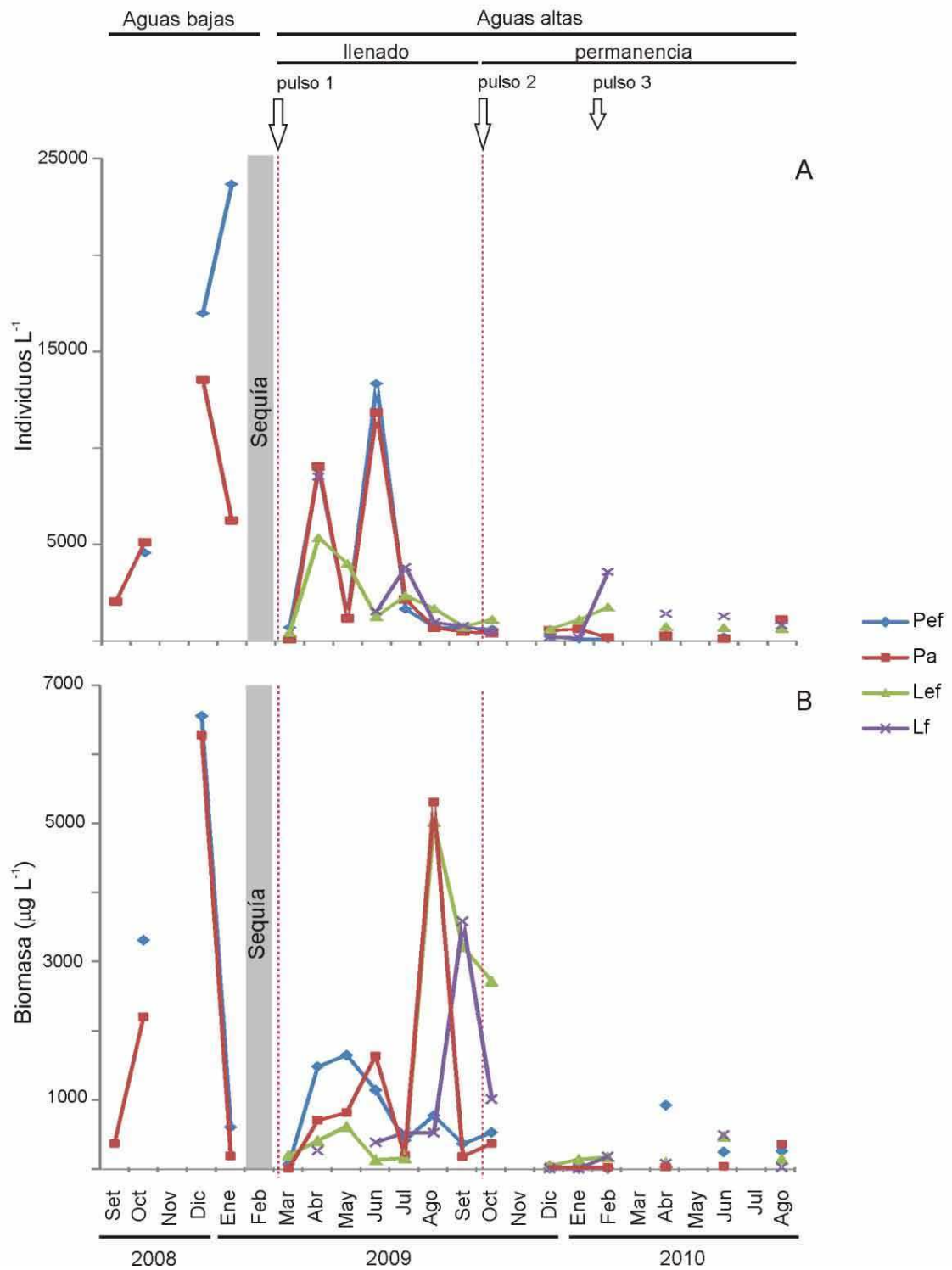


Figura 2.10. Dinámica de la abundancia (A) y biomasa (B) de zooplancton total en cada sitio (Pef: pelágico con macrófitas emergentes y presencia estacional de flotantes, Pa: pelágico de aguas abiertas, Lef: litoral con macrófitas emergentes y presencia estacional de flotantes, Lf: litoral con presencia estacional de macrófitas flotantes), a lo largo del período de estudio.

- *Comparación entre dos períodos cálidos con características contrastantes*

Las fluctuaciones de las condiciones hidrométricas, las variables físicas y químicas y los atributos de las comunidades planctónicas descriptos remiten al cambio de estado en la Laguna Grande, desde un estado de *aguas turbias* con dominancia de fitoplancton en *aguas bajas* a un estado de *aguas claras* con dominancia estacional de macrófitas emergentes y flotantes libres en *aguas altas*. Estos cambios profundos determinaron que los períodos cálidos abarcados en este estudio reflejaran dos escenarios contrastantes en la laguna. Éstos se esquematizan en la figura 2.11, como resultado del análisis de las imágenes satelitales a escala de la laguna (Capítulo 1). El período cálido de *aguas bajas turbias* se extendió desde setiembre de 2008 a enero de 2009 y el de *aguas altas claras* desde octubre de 2009 hasta febrero de 2010, así definidos en función de la temperatura media del aire, el nivel hidrométrico de la laguna y la concentración de clorofila *a* fitoplanctónica. Como ya mencionamos en el capítulo 1, en aguas bajas las macrófitas emergentes se encontraban mayormente en áreas secas ya que el agua estaba retraída al centro de la laguna, por lo que el ambiente acuático estuvo restringido mayormente a áreas de aguas abiertas. En aguas altas la laguna se llenó por completo, las aguas claras predominaron, las zonas litorales con macrófitas emergentes se inundaron y además las macrófitas flotantes libres se desarrollaron profusamente (Figura 2.11, para una descripción de los ambientes ver Tabla 1.2, capítulo 1).

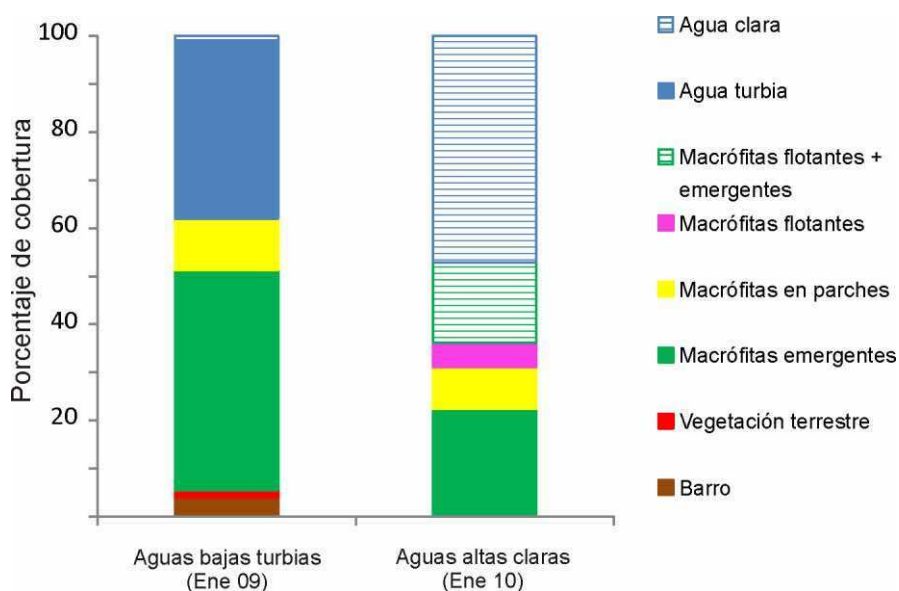


Figura 2.11. Caracterización de los períodos de “aguas bajas turbias” y “aguas altas claras”. Porcentajes de cobertura de los ambientes de la laguna a partir de las clasificaciones obtenidas de las imágenes Landsat 5 TM en cada uno (ver Tabla 1.2, capítulo 1).

El período cálido denominado *aguas bajas turbias* se caracterizó por valores extremadamente altos de clorofila *a* fitoplanctónica, pH, conductividad y oxígeno disuelto. Estas variables presentaron valores marcadamente menores durante el período cálido de *aguas altas claras* (Figuras 2.2 y 2.3).

Las *aguas turbias* estuvieron determinadas por una elevada biomasa del fitoplancton, principalmente de gran tamaño (MDL >30 μm). En el período de *aguas claras* la biomasa total fue significativamente menor ($p < 0,05$) y si bien las algas de grandes dimensiones dominaron, la proporción de algas más pequeñas (MDL <30 μm) se incrementó (Figura 2.12).

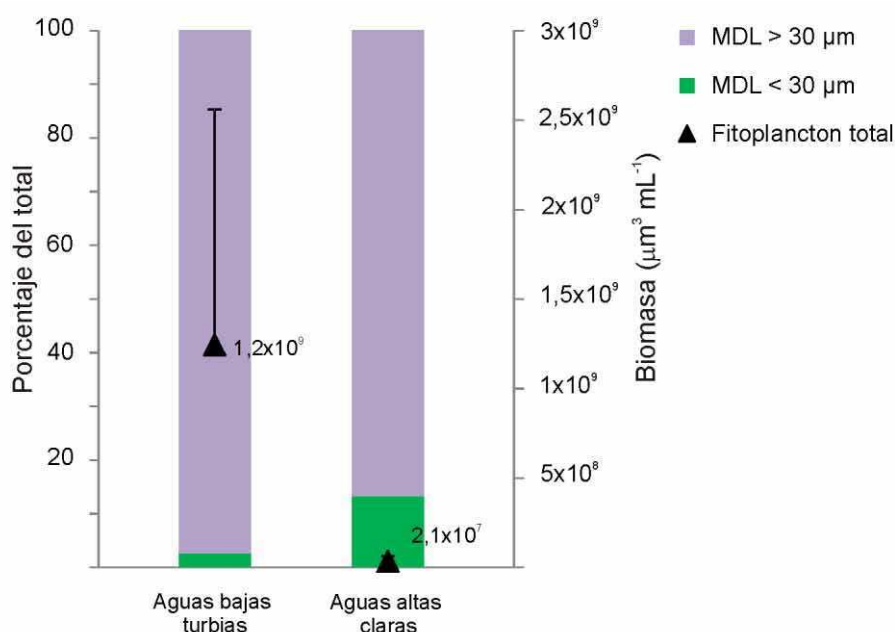


Figura 2.12. Biomasa media de fitoplancton total y porcentaje de cada fracción de tamaño en cada período. Las barras indican los desvíos estándar.

La abundancia y biomasa del zooplancton siguieron la misma tendencia, con valores ampliamente mayores en *aguas bajas turbias* que en *aguas altas claras* ($p < 0,05$) (Figura 2.13). En ambos períodos los filtradores pequeños (rotíferos y larvas nauplii de los copépodos) constituyeron aproximadamente el 90 % del ensamble en términos de abundancia. Con respecto a la biomasa, en *aguas turbias* los predadores (el copépodo ciclopoideo *Metacyclops mendocinus*) representaron el 60 % y filtradores grandes y pequeños estuvieron equitativamente representados (20% cada uno). En *aguas claras*

los filtradores grandes representaron hasta un 80 %, los filtradores pequeños y los predadores constituyeron un 12 y 8 %, respectivamente.

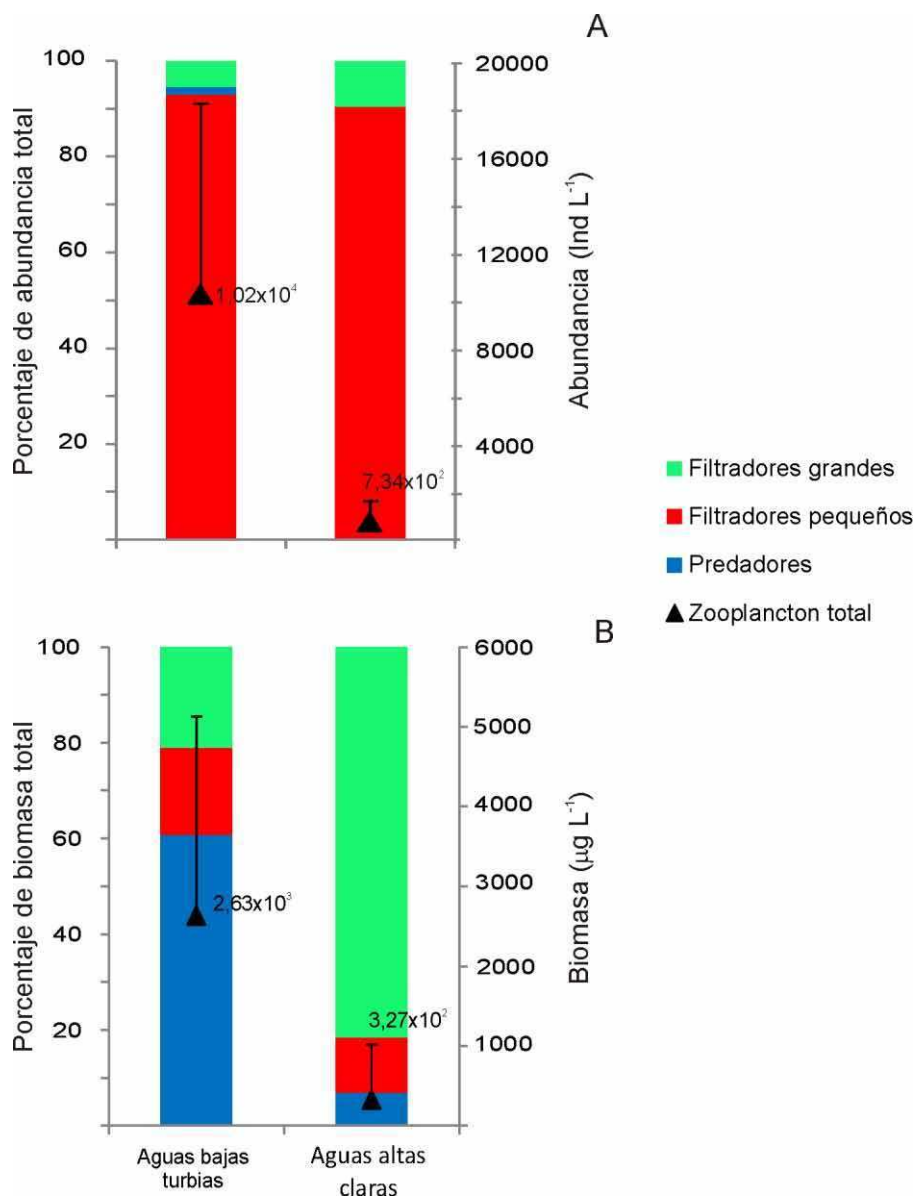


Figura 2.13. Abundancia (A), biomasa (B) media del zooplancton total y porcentaje de los grupos funcionales alimenticios correspondientes, en cada período (las barras indican los desvíos estándar).

Al comparar la diversidad zooplanctónica (medida como riqueza total) entre los períodos se encontraron diferencias significativas ($p < 0,05$). La diversidad media fue 14 en *aguas bajas turbias* y 61 en *aguas altas claras*. Al analizar la composición del zooplancton mediante la técnica de agrupamiento basado en las especies y grupos más abundantes de cada período (Figura 2.14), se distinguen tres grupos principales: uno constituido por una amplia variedad de especies oligohalinas no planctónicas predominantes en todos los ambientes durante *aguas altas claras*, otro conformado

por especies eurihalinas de rotíferos planctónicos, copépodos y cladóceros que fueron dominantes en *aguas bajas turbias*, y el último conformado por las especies de hábito no planctónico que se registraron exclusivamente en ambientes con macrófitas flotantes.

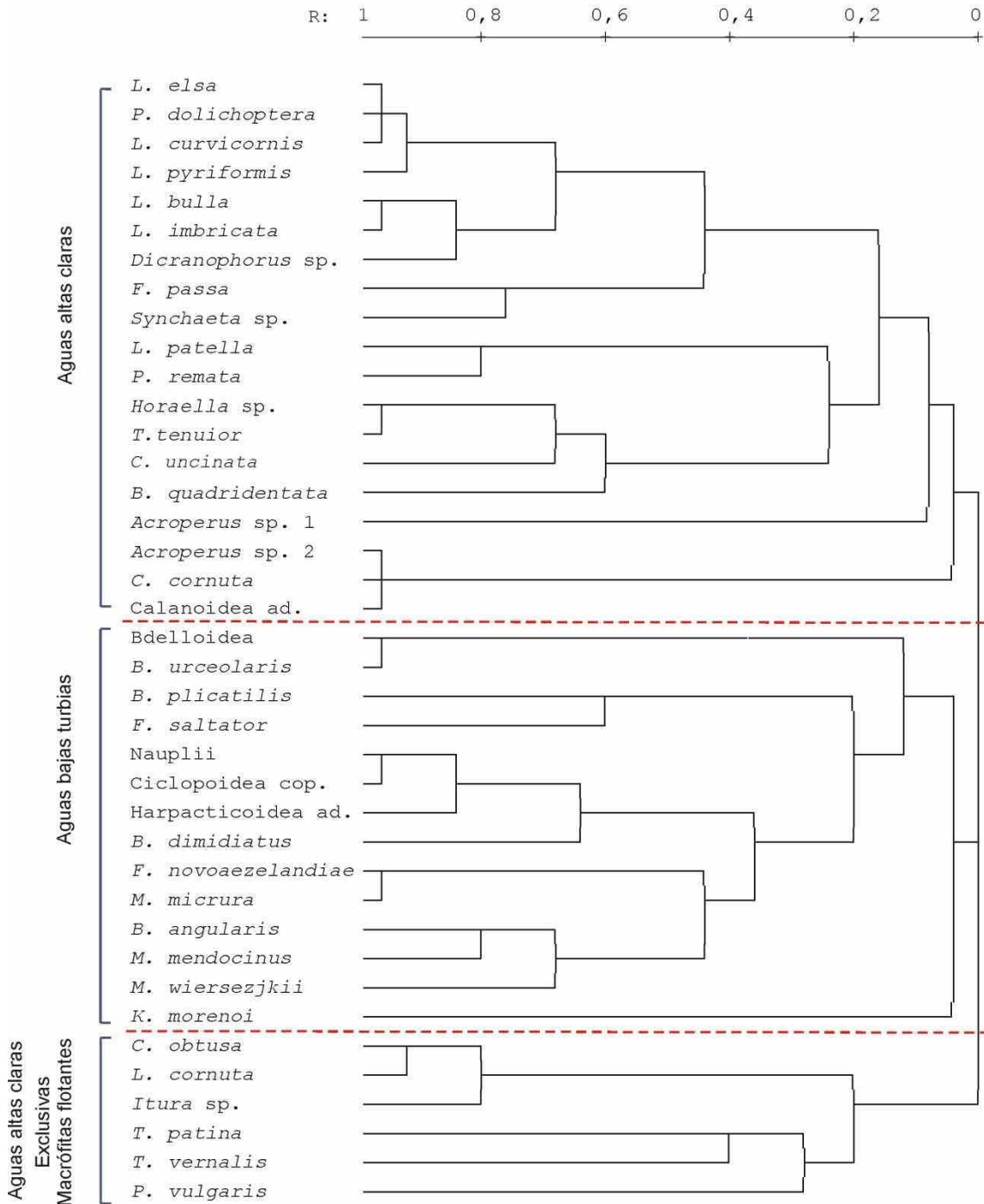


Figura 2.14. Análisis de agrupamiento basado en las especies y grupos zooplanctónicos más abundantes en cada período cálido estudiado.

Además de las variaciones de abundancia, biomasa y composición del zooplancton en cada período, se registraron diferencias marcadas en cuanto a la reproducción de los organismos. Durante las *aguas bajas turbias*, 50 a 100 % de los rotíferos del género *Brachionus* eran machos o hembras míticas y también se registraron abundantes hembras efipiales de cladóceros de la especie *Moina micrura*. Contrariamente, durante la fase de *aguas altas claras* el zooplancton tuvo un predominio muy notorio de la reproducción asexual.

La relación entre la biomasa del zooplancton y del fitoplancton fue muy baja y se presenta en la figura 2.15. El cociente entre la biomasa del zooplancton filtrador y el fitoplancton total fue en promedio quince veces menor en *aguas bajas turbias* que en *aguas altas claras* (Figura 2.15 A). Al calcular el cociente considerando sólo la biomasa del fitoplancton palatable (MDL<30 µm) esta diferencia disminuyó; el valor fue siete veces menor en *aguas bajas turbias* que en *aguas altas claras* (Figura 2.15 B). En ninguno de los casos se registraron diferencias significativas entre los períodos.

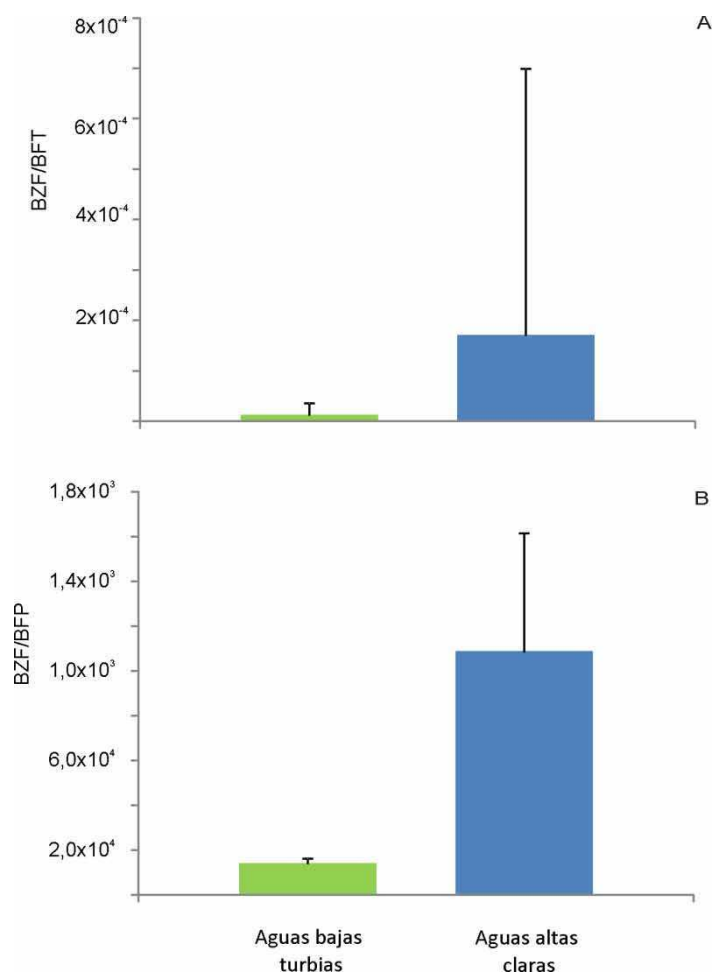


Figura 2.15. Relación entre la biomasa del zooplancton filtrador/biovolumen de fitoplancton total (BZF/BFT) (A), biomasa de zooplancton filtrador/biovolumen de fitoplancton palatable, MDL < 30 μm (BZF/BFP) (B).

Discusión

Los resultados obtenidos en este capítulo ponen de manifiesto la influencia de los pulsos de inundación sobre el zooplancton de la Laguna Grande de forma directa a través de los procesos de dilución y lavado, e indirecta a través de sus efectos sobre las condiciones fisico-químicas del ambiente, las comunidades planctónicas que constituyen su recurso alimenticio y el desarrollo de la macrofitia. Algunos de estos efectos variaron dependiendo de la estación del año y el momento del ciclo hidrológico en el que ocurrió el pulso. Además, las profundas transformaciones asociadas a las variaciones hidrométricas determinaron el cambio desde un estado turbio, dominado por cianobacterias durante el período cálido de aguas bajas, hacia un estado claro, con dominancia de macrófitas en el período cálido de aguas altas. Las condiciones

ambientales contrastantes entre estos dos estados estuvieron vinculadas con diferencias importantes entre los ensamblajes zooplanctónicos que los caracterizaron.

Al inicio del estudio, la laguna se encontraba en un período extraordinario de *aguas bajas*, asociado a las escasas precipitaciones y al bajo caudal del río Paraná de las Palmas, como consecuencia del evento hidrometeorológico El Niño (ENSO, “El Niño Southern Oscillation”) (Camilloni y Barros 2003). Durante este período el ambiente acuático de la laguna estuvo reducido a áreas remanentes de aguas abiertas con condiciones ambientales extremas, caracterizadas principalmente por la elevada salinidad. Estas condiciones, asociadas con las altas temperaturas y la escasez de nitrógeno disuelto, habrían favorecido el desarrollo del fitoplancton y en especial de las cianobacterias, como fuera reportado para lagunas que experimentan sequías extremas (Bouvy et al. 2003, Paerl y Huisman 2009, Unrein et al. 2010). La elevada actividad fotosintética explica los altos valores de oxígeno disuelto y pH observados durante este período. Las abundancias extremadamente altas de zooplancton fueron producto de la concentración de organismos en una columna de agua muy corta. Además, la elevada turbidez debida al gran desarrollo de las algas podría ser tolerada e incluso ventajosa para algunos rotíferos, como fue propuesto para otras lagunas de inundación con alta salinidad hacia fines de verano-otoño (Crome y Carpenter 1988).

El incremento de nivel hidrométrico asociado al primer pulso hídrico a fines del verano determinó el comienzo del período de *llenado* iniciando una fase de aguas altas. En este momento se produjo la inundación de la laguna completa incluyendo las zonas litorales y se registró una disminución de la conductividad por la consecuente dilución de las sales. Además, el pulso hídrico provocó la liberación de nutrientes acumulados en los sedimentos orgánicos durante la sequía de verano y el lavado de las orillas secas, la cual se evidenció inicialmente en un incremento marcado de los fosfatos y del amonio, y de los nitratos en los meses siguientes (probablemente como producto de la oxidación del amonio liberado previamente). Estas condiciones favorecieron el crecimiento de las comunidades planctónicas y el desarrollo de las macrófitas emergentes y flotantes. En particular, éstas últimas colonizaron rápidamente los ambientes litorales, sin alcanzar grandes dimensiones (reflejado en su escasa biomasa) ya que se quemaron por las heladas de los meses de invierno. Las comunidades planctónicas presentaron abundancias altas durante este período, aunque menores a las registradas en aguas bajas, como producto de la dilución. Una excepción fue el picoplancton, la fracción de tamaño más pequeña del plancton, el cual presentó abundancias mínimas durante este período. Este componente es altamente sensible al lavado, como fuera observado en estudios previos de la fracción

autótrofa del picoplancton de este humedal (Izaguirre et al. 2010) y en una laguna de inundación del Amazonas (de M. Huszar y Reynolds 1997). Además, las bajas temperaturas prevalentes durante este período probablemente limitaron el crecimiento de las bacterias del picoplancton, que están favorecidas con altas temperaturas (White et al. 1991). Como se mencionó anteriormente, se registraron abundancias altas de fitoplancton, observándose mayor proporción de las algas más pequeñas. En estudios relacionados con los efectos del nivel hidrométrico sobre el fitoplancton de sistemas similares, se ha propuesto que la alta tasa de replicación de las algas pequeñas les permite compensar los efectos negativos de lavado de modo más efectivo que a las algas más grandes (García de Emiliani 1997). Por otro lado, el desarrollo aún incipiente de las macrófitas flotantes durante este período permitió que los recursos (nutrientes y luz) estuvieran más disponibles para las algas. La abundancia del zooplancton también fue elevada y fluctuante, siguiendo las variaciones de las comunidades planctónicas que constituyen su principal recurso alimenticio (fitoplancton y flagelados heterótrofos). Inmediatamente después de la inundación, la abundancia del zooplancton fue mínima, probablemente en respuesta a la anoxia y la escasez de alimento. El posterior incremento de su abundancia pudo estar facilitado por la eclosión de los estadios de resistencia depositados en los sedimentos. La producción de estadios de resistencia es una adaptación de los organismos que habitan sistemas con frecuentes disturbios (Gyllström y Hansson 2004, Hairston 1996). En las lagunas de inundación que experimentan períodos de sequía, su importancia como fuente de propágulos en la recolonización ha sido ampliamente reconocida (Arnott y Yan 2001, Brendonck y De Meester 2003, Lindholm y Hessen 2007, Panarelli et al. 2008). Luego, hacia fines de este período (*llenado*) la abundancia zooplanctónica disminuyó, en coincidencia con una menor disponibilidad de fitoplancton y flagelados heterótrofos. El crecimiento de las comunidades planctónicas al inicio de la colonización y su posterior disminución es un patrón descrito en los procesos de colonización y sucesión de ambientes acuáticos, en respuesta a la alta disponibilidad inicial de los recursos y a su posterior disminución conforme éstos son consumidos e incorporados a la biomasa (Lampert y Sommer 1997, Sommer et al. 1986).

El segundo y tercer pulso ocurridos en primavera y verano determinaron la existencia del período denominado de *permanencia* de las aguas altas. Estos pulsos provocaron respuestas similares a las del primero: aumento de la profundidad y disminución de la conductividad. Estos efectos fueron independientes de la estación del año y de la fase del ciclo hidrológico en que ocurrieron los pulsos. La respuesta de los nutrientes disueltos a estos pulsos de inundación es más compleja y difícil de discernir. En estas

condiciones donde ya se ha establecido una comunidad planctónica consumidora, la dinámica de los nutrientes involucra tanto procesos físico-químicos como procesos biológicos, a través de los cuales éstos se liberan y se consumen en forma simultánea. Los fosfatos mantuvieron oscilaciones en niveles intermedios y los nitratos y el amonio presentaron concentraciones muy bajas, sin evidencias claras sobre sus respuestas a los pulsos. Por otra parte, el comienzo de este período coincidió con el inicio de la estación de crecimiento de las macrófitas flotantes, las que también toman los nutrientes disueltos de la columna de agua. Estas macrófitas alcanzaron tamaños grandes y se desarrollaron profusamente durante este período, primero colonizando los ambientes litorales y luego el sitio pelágico con macrófitas emergentes. Ocasionalmente, todos los ambientes aquí estudiados estuvieron cubiertos por una carpeta densa de macrófitas flotantes libres, probablemente como producto de la acción de deriva por el viento. El fitoplancton fue muy escaso durante este período, contrariamente a lo ocurrido luego del primer pulso. En las lagunas de inundación la escasez fitoplanctónica en períodos de aguas altas ha sido frecuentemente reportada y atribuida al efecto de dilución y lavado (García de Emiliani 1997, Zalocar de Domitrovic 2003). Adicionalmente, el gran desarrollo de macrófitas flotantes disminuyen drásticamente la penetración de luz y concentración de nutrientes disponibles para el fitoplancton (de Tezanos Pinto et al. 2007). Contrariamente, el picoplancton se incrementó con respecto al período anterior, reflejando una gran sensibilidad a las altas temperaturas de este período. Las abundancias del zooplancton fueron mínimas actuando una combinación de factores físico-químicos y biológicos. El aumento del nivel hídrico produjo dilución, que como fuera descrito en otras lagunas disminuyen las poblaciones zooplanctónicas (Baranyi et al. 2002, José de Paggi y Paggi 2008). La menor disponibilidad de alimento, especialmente de fitoplancton, es un factor importante en la regulación de la dinámica del zooplancton en lagunas de inundación aisladas dominadas por rotíferos (Costa Bonecker et al. 2005). El desarrollo profuso de la macrofitia flotante durante este período de *permanencia* de aguas altas pudo impactar negativamente sobre el zooplancton; la anoxia, tal como la observada debajo de estas carpetas densas, causa una disminución de la actividad filtradora del zooplancton (Hazanato 1996). Menores abundancias ya han sido asociadas a la macrofitia flotante en distintos trabajos (Fontanarrosa et al. 2010, Meerhoff et al. 2003). Además, se ha postulado que las macrófitas constituyen refugios para los predadores planctívoros que se alimentan del zooplancton (Iglesias et al. 2008, Meerhoff et al. 2006, 2007a). Cabría esperar que la amplia cobertura de macrófitas durante la estación de crecimiento de los peces (primavera-verano) hubiera favorecido el desarrollo de las poblaciones de peces planctívoros, aumentando así el

efecto “top-down” sobre el zooplancton. Con los resultados aquí presentados, podemos verificar el cumplimiento de las hipótesis 1 y 2 planteadas en este capítulo. *Los pulsos de inundación afectaron la abundancia del zooplancton y de las comunidades planctónicas que constituyen su recurso alimenticio* (Hipótesis 1). Éstos fueron las principales fuerzas modeladoras de la laguna durante este estudio, a través de cambios físico-químicos profundos que *afectaron a las comunidades planctónicas y la macrofitia, dependiendo de la estación del año y de la fase del ciclo hidrológico en la que ocurrieron* (Hipótesis 2).

Las condiciones ambientales y la abundancia de las comunidades planctónicas de los ambientes determinados por la presencia y la forma de vida de las macrófitas (sin vegetación, con emergentes y/o con flotantes) no presentaron diferencias significativas, probablemente debido a la alta variabilidad registrada en cada período. Si bien se vieron algunas diferencias, especialmente relacionadas con las bajas concentraciones de oxígeno debajo de las carpetas densas de plantas flotantes y en algunas ocasiones con mayores abundancias de zooplancton en los ambientes pelágicos, éstas no fueron significativas. El efecto modelador del pulso de inundación sobre las comunidades planctónicas parece ser más fuerte y determinante que las modificaciones que pudieran ejercer las plantas a lo largo de este período de estudio. De esta manera, con estos resultados no podemos verificar las hipótesis 3 y 4 propuestas. En estas condiciones, *la presencia y la forma de vida de las macrófitas no afectan significativamente las condiciones ambientales* (Hipótesis 3), *ni la abundancia de las comunidades planctónicas* (Hipótesis 4).

Por otra parte, el cambio de las comunidades productoras dominantes asociado a las variaciones de nivel hídrico determinó una transición del estado de la laguna, desde uno turbio con dominancia de cianobacterias hacia otro claro con dominancia de macrófitas. La influencia de las variaciones hidrométricas sobre el estado de las lagunas de inundación ha sido explorado en algunos estudios previos (Coops et al. 2003, Loverde-Oliveira et al. 2009, Mihaljević et al. 2010, O’Farrell et al. 2011). En particular, en un estudio a largo plazo sobre la Laguna Grande, las variaciones hidrométricas extremas asociadas al fenómeno ENSO habrían provocado la transición desde un estado claro con dominancia de macrófitas flotantes en aguas altas, hacia otro turbio con dominancia de cianobacterias durante aguas bajas (O’Farrell et al. 2011). En el presente estudio observamos la trayectoria inversa, asociada a la transición entre un período de sequía e inundación, que determinó el pasaje desde el estado turbio hacia el estado claro. En consecuencia, los períodos cálidos abarcados por este estudio tuvieron características ambientales opuestas con implicancias en la

estructura zooplanctónica. Las condiciones registradas en “aguas bajas turbias”, estuvieron asociadas a un baja riqueza específica, representada por especies planctónicas tolerantes, como las especies eurihalinas *Brachionus plicatilis*, *B. dimidiatus* y *Metacyclops mendocinus* frecuentemente reportadas en lagunas con elevada salinidad (Burian et al. 2012, Cirós-Pérez et al. 2001, Sterza y Loureiro Fernandes 2006). Asimismo, la ocurrencia de la reproducción sexual durante este período evidencia la adaptación de los organismos a la vida en sistemas altamente fluctuantes que atraviesan períodos adversos (Gyllström y Hansson 2004). A través de esta estrategia reproductiva los organismos producen estadios de resistencia que quedan en el ambiente hasta que las condiciones se tornan favorables para su eclosión. En este sentido, tanto el hacinamiento determinado por las altísimas abundancias de zooplancton, como la baja calidad de alimento proporcionada por las cianobacterias dominantes potencialmente tóxicas (como es el caso de *Microcystis aeruginosa*), constituyen factores inductores de la reproducción sexual del zooplancton (Deng et al. 2010, Gilbert 2004, Laurén-Määttä et al. 1997, Pagano et al. 2000, Schröder y Gilbert 2004). Por otra parte, a pesar de las altas abundancias de zooplancton durante este período, la relación entre su biomasa y la biomasa fitoplanctónica fue muy baja, lo que implica un efecto “top-down” débil sobre el fitoplancton. Este resultado estaría principalmente asociado al gran tamaño y la potencial toxicidad de las cianobacterias dominantes, que determinan su menor palatabilidad para el zooplancton (Visser et al. 2005). El pastoreo ineficiente del zooplancton, sumado a la ventaja competitiva de las cianobacterias con respecto a otras algas, favorece la estabilidad del estado turbio en las lagunas someras mientras las condiciones ambientales prevalentes perduren (Scheffer 1998).

Durante el período cálido de “aguas alta claras” el ensamble zooplanctónico tuvo diferencias marcadas con respecto al período anterior; las condiciones ambientales determinaron efectos opuestos en la riqueza y la abundancia zooplanctónica. Por un lado, la riqueza fue ampliamente mayor probablemente en respuesta al cambio hacia condiciones más heterogéneas y favorables. En este sentido, la marcada disminución de la reproducción sexual, comúnmente asociada a condiciones de estrés, daría cuenta de condiciones ambientales más propicias. Además, el desarrollo de las macrófitas, que proporcionan una mayor disponibilidad de nichos, aumentan la heterogeneidad y la complejidad estructural del ambiente (Casali et al. 2011, Lucena-Moya y Duggan 2011, Maia-Barbosa et al. 2008, Thomaz y Ribeiro da Cunha 2010), habría favorecido el aumento del número de especies de hábito no planctónico asociadas a la vegetación. Por otra parte, la abundancia zooplanctónica durante este

período fue muy baja, lo cual estaría explicado por los efectos mencionados de lavado y dilución. La abundancia escasa de zooplancton determinó una baja relación entre las biomásas zooplanctónica y fitoplanctónica (aunque levemente mayor al período de aguas turbias) y nuevamente implica un bajo efecto “top-down” del zooplancton sobre las algas. Esta baja relación habría estado acentuada en verano como fue comúnmente reportado en lagunas de latitudes templadas cálidas y subtropicales, debido a una elevada presión de predación por peces omnívoros-planctívoros que suprime a los grandes herbívoros filtradores del zooplancton (Havens y Beaver 2012, Havens et al. 2009, Iglesias et al. 2008, 2011). Finalmente, con estos resultados podemos verificar las hipótesis 5 y 6 propuestas originalmente. *La abundancia y la composición específica del zooplancton difieren entre los estados caracterizados como “aguas bajas turbias” y “aguas altas claras”.*

Capítulo 3

Sucesión secundaria del zooplancton luego de una sequía

Introducción

La **sucesión** ecológica es el proceso de reemplazo de las especies de una comunidad asociado a los cambios que ocurren en el ambiente (Margalef 1963). A través de este proceso la abundancia de algunas especies se incrementa o disminuye, mientras que otras se incorporan a la comunidad o incluso desaparecen temporaria o definitivamente. Un aspecto importante de la sucesión es su direccionalidad, que involucra tanto aspectos cualitativos como cuantitativos (Margalef 1963, Sommer et al. 1986). Algunos cambios direccionales típicos son el reemplazo de especies pequeñas por otras más grandes (Margalef 1963, Sommer et al. 1986) y la disminución de la tasa de recambio de especies a medida que la sucesión avanza (Anderson 2007, Jassby y Goldman 1974). La trayectoria de la sucesión ecológica depende de varios factores como la presencia de propágulos capaces de colonizar los ambientes (Brock et al. 2003), las habilidades de las especies para explotar los recursos y la ocurrencia de disturbios (Lampert y Sommer 1997). Se postula que en los ecosistemas terrestres la sucesión evoluciona hacia un estado *climax*, que es aquel constituido por especies que no pueden ser excluidas por otras; sin embargo, los ecosistemas acuáticos están sometidos a **disturbios** constantes y se considera que permanecen en estados relativamente inmaduros de la sucesión (Lampert y Sommer 1997). El modelo de sucesión del plancton en lagos propuesto por Sommer et al. (1986) (el modelo PEG, de las siglas en inglés "*Plankton Ecology Group*"), describe la sucesión anual del fitoplancton y el zooplancton de los lagos en función de las interacciones bióticas (entre el fitoplancton, el zooplancton y los peces planctívoros) que ocurren en un contexto determinado por las condiciones abióticas (temperatura, disponibilidad de luz y nutrientes), las que definen el comienzo y el final de la estación de crecimiento. Este modelo, basado en el estudio de 24 lagos, constituyó una referencia para una amplia gama de estudios y fue revisado y profundizado recientemente (Sommer et al. 2012). Esta revisión incorpora nuevos aspectos, como el rol de los flagelados heterótrofos, el parasitismo, la predación extendida en el tiempo y la calidad del alimento para el zooplancton; sin embargo los principales aspectos del modelo original se mantienen (Sommer et al. *op cit*).

En las llanuras de inundación el **pulso hídrico** constituye el principal disturbio que "rejuvenece" a las comunidades con cierta regularidad y mantiene a los ecosistemas en estados sucesionales inmaduros (Baranyi et al. 2002, Junk y Wantzen 2004). En las lagunas, la etapa más temprana de la sucesión consiste en la recolonización del hábitat vacío, como es el caso de la colonización en una laguna que se inunda luego

de una sequía. Si estos sistemas someros se conectan con el canal principal durante la inundación, la colonización puede ocurrir a partir de los individuos que éste transporta, mientras que en aquellos desconectadas la eclosión de los estadios de resistencia presentes en los sedimentos juegan un rol principal en el proceso (Brock et al. 2003, Havel et al. 2000, Jenkins y Boulton 2003). La producción de estadios de resistencia constituye una adaptación de los organismos (por ejemplo del zooplancton) a las condiciones cambiantes; son producidos en circunstancias desfavorables y tienen la capacidad de captar ciertas señales ambientales (como la temperatura y el fotoperíodo) y eclosionar cuando éstas mejoran (Gyllström y Hansson 2004). De esta manera, la etapa más temprana de la sucesión es dirigida principalmente por los factores ambientales que determinan la posibilidad de que las especies colonicen el ambiente (Jenkins y Boulton 2003, Lampert y Sommer 1997). Al inicio, los nutrientes están disueltos en el agua y provocan el crecimiento del fitoplancton y el zooplancton (Baranyi et al. 2002, Lampert y Sommer 1997); a medida que el proceso avanza los recursos se consumen y las interacciones entre las especies comienzan a jugar un rol más importante (Lampert y Sommer 1997, Margalef 1963). La competencia por los recursos provoca un reemplazo de los filtradores pequeños como los rotíferos, por herbívoros grandes y más eficientes como los cladóceros (Gilbert 1988, Sommer et al. 1986). Asimismo, se observa un patrón de riqueza específica: en etapas tempranas el número de especies se incrementa a medida que se incorporan nuevos colonizadores a la comunidad, sin embargo en etapas tardías la riqueza específica puede disminuir por la exclusión competitiva entre las especies; las especies que persisten son aquellas con mejores habilidades competitivas para aprovechar los recursos (Lampert y Sommer 1997). De esta manera, las comunidades evolucionan hacia estados más maduros, con mayor productividad por unidad de biomasa y relaciones más estrechas entre las especies (Margalef 1963). La ocurrencia de nuevos cambios ambientales (disturbios) causa reversiones de la sucesión a etapas iniciales (Lampert y Sommer 1997, Sommer et al. 1986). El pulso hídrico es un regulador importante de la sucesión zooplanctónica, ya que causa la alternancia entre la dominancia de rotíferos y microcrustáceos cuando el tiempo de residencia del agua es menor y mayor, respectivamente (Baranyi et al. 2002).

La dinámica de colonización del zooplancton está influenciada también por los cambios de **heterogeneidad** ambiental que acompañan al proceso de sucesión (James et al. 2008). En las lagunas estos cambios están influenciados en gran medida por el incremento de la cobertura y la reestructuración de los ensambles de macrófitas durante la inundación (Arts et al. 1990, Bornette y Pujalon 2010, van der Valk 2005).

La heterogeneidad ambiental resultante podría causar diferencias entre los ensamblajes zooplanctónicos de los distintos ambientes, según las adaptaciones de las especies a diferentes condiciones ambientales (James et al. 2008). De esta manera, tanto los cambios temporales como espaciales que ocurren durante la sucesión de las lagunas de inundación determinan la alta diversidad que las caracteriza (Junk et al. 1989, Wantzen et al. 2008b).

Considerando que en estos sistemas el pulso hídrico constituye el disturbio principal que estructura a las comunidades, en este capítulo nos proponemos analizar la relación entre los pulsos hídricos registrados durante el período de estudio y la sucesión del zooplancton de la Laguna Grande.

El objetivo general de este capítulo es analizar la colonización y sucesión del zooplancton en distintos ambientes de la laguna luego de un período de sequía.

Los objetivos específicos son:

- describir la colonización y sucesión de los grandes grupos del zooplancton (rotíferos, copépodos y cladóceros) luego de una sequía, en distintos ambientes de la laguna localizados en una transecta y caracterizados por la presencia y la forma de vida de las macrófitas y relacionarla con las variaciones ambientales.
- describir la composición específica del zooplancton y el reemplazo de especies en cada ambiente y relacionarla con las variaciones ambientales.
- determinar las similitudes y diferencias de los ensamblajes zooplanctónicos entre los ambientes y en cada ambiente a lo largo del tiempo.
- determinar si existen evidencias de direccionalidad en la sucesión del zooplancton.

Las hipótesis y predicciones asociadas son las siguientes:

Hipótesis 1: la colonización y sucesión de los grandes grupos del zooplancton exhiben patrones espaciales asociados a la presencia y la forma de vida de las macrófitas.

Predicción 1: la colonización y sucesión de los grandes grupos del zooplancton diferirán entre ambientes caracterizados por la presencia y la forma de vida de las macrófitas.

Hipótesis 2: la presencia de macrófitas influye sobre la composición específica del ensamblaje zooplanctónico.

Predicción 2: la composición específica del zooplancton será más similar entre ambientes con macrófitas que al compararlos con ambientes sin macrófitas.

Hipótesis 3: la forma de vida de las macrófitas influye sobre la composición específica del ensamble zooplanctónico.

Predicción 3.1: la composición específica del ensamble zooplanctónico será particular para cada ambiente caracterizado por la forma de vida de las macrófitas.

Predicción 3.2: la composición específica del zooplancton será más similar entre ambientes con macrófitas de misma forma de vida.

Hipótesis 4: el recambio de especies disminuye conforme aumente el tiempo transcurrido desde cada pulso hídrico.

Materiales y métodos

Datos de campo

En este capítulo se analizan los datos de abundancia de los grandes grupos zooplanctónicos (rotíferos, copépodos y cladóceros) y de la composición específica de los ensambles de cada ambiente estudiado, correspondientes al período de aguas altas, es decir a partir del llenado de la laguna (marzo 2009- agosto 2010). Estas variables biológicas se analizan en relación a las condiciones ambientales y a la abundancia de fitoplancton, como principal recurso alimenticio para el zooplancton. Además se analizan las variaciones de riqueza taxonómica a través de la sucesión. Si bien la frecuencia de muestreo no nos permite detectar la sucesión de las especies de forma precisa, (debido a los cortos tiempos generacionales especialmente de los rotíferos), sí nos permite evaluar las tendencias generales de las variaciones a lo largo de un período de 18 meses.

Análisis estadísticos

Para analizar la relación entre la abundancia de los grandes grupos zooplanctónicos y las condiciones ambientales y el fitoplancton, se realizó un análisis de redundancia (ARD), incluyendo a todas las variables no altamente correlacionadas ($R < 0,8$). La relación entre la abundancia de las especies de cada ambiente y las variables ambientales fue analizada mediante un análisis de correspondencia canónico (ACC), considerando a todas las especies que representaron más del 3 % de la abundancia total en por lo menos una ocasión. Previamente se evaluó el tipo de respuesta de las

variables biológicas a las variables ambientales con un Análisis Detendenciado (AD); se utilizó ARD para el caso de respuesta lineal y ACC en el caso de respuesta gaussiana). En ambos análisis multivariados se probó la significancia de los ejes de ordenamiento a través del Test de Montecarlo con 499 permutaciones (ter Braak y Verdonschot 1995) utilizando el programa estadístico CANOCO 4.5.

Para comparar la composición de los ensamblajes zooplanctónicos entre ambientes en cada fecha y en cada ambiente a lo largo del tiempo se calculó el índice de similitud de Stander, SIMI (Elber y Schanz 1989) en base a las abundancias de las especies. Este índice varía entre 0 (mínima similitud) y 1 (máxima similitud).

Resultados

Grandes grupos taxonómicos

Al analizar la dinámica de colonización y sucesión de los grandes grupos del zooplancton luego del período de sequía (primavera-verano 2008-2009), se registraron patrones similares entre los ambientes estudiados. En marzo de 2009, pocos días después de la inundación del sistema, la abundancia de todos los grupos fue muy baja y se fue incrementando durante los meses posteriores.

Los rotíferos oscilaron marcadamente durante el período de *llenado* desde abril hasta julio, entre 14000 y 2000 ind L⁻¹ respectivamente; estas oscilaciones fueron más pronunciadas en los ambientes pelágicos (Pef y Pa) (Figura 3.1 A). En agosto los rotíferos disminuyeron marcadamente en todos los ambientes y luego del segundo pulso permanecieron con abundancias bajas de entre 15 y 800 ind L⁻¹ hasta el final del estudio, excepto en febrero cuando se registraron leves incrementos en los ambientes pelágicos y picos de hasta 3400 ind L⁻¹ en los litorales, coincidentes con el pulso de inundación 3 (Figura 3.1 A).

Las nauplii oscilaron marcadamente a lo largo del estudio, fueron abundantes al inicio y al final del período de *llenado*, con picos de entre 600 y 800 ind L⁻¹ y disminuyeron en los meses más cálidos durante el período de *permanencia* (Figura 3.1 B). No se vieron respuestas marcadas de la abundancia asociadas al segundo y tercer pulso hídrico.

Los copépodos (adultos + juveniles) también fueron más abundantes al inicio de la sucesión, particularmente en el ambiente pelágico vegetado (Pef), con máximos de aproximadamente 500 ind L⁻¹. Posteriormente fueron disminuyendo, sin respuestas

asociadas al segundo y tercer pulso hídrico; las abundancias mínimas se registraron en el sitio pelágico de aguas abiertas (Pa) (Figura 3.1 C).

Al inicio de la sucesión se registraron bajas abundancias de cladóceros en los ambientes pelágicos (Pef y Pa), mientras que estuvieron casi ausentes en los ambientes litorales (Lef y Lf). La abundancia aumentó hacia el final del período de *llenado* y disminuyó levemente luego del segundo pulso, excepto en Lf, donde se incrementaron marcadamente. Durante el período de *permanencia* se vieron algunas diferencias entre los ambientes, especialmente entre los pelágicos y los litorales. En los ambientes pelágicos los cladóceros estuvieron casi ausentes excepto al final del estudio, cuando se incrementaron marcadamente. En el ambiente litoral con macrófitas flotantes la abundancia fue intermedia (aproximadamente de 80 Ind L⁻¹) y más estable, mientras que en el ambiente litoral con macrófitas emergentes y flotantes hubo una disminución marcada en el verano y un incremento hacia el otoño-invierno (Figura 3.1 D).

Si bien las variaciones de la abundancia de los grandes grupos zooplanctónicos fueron muy marcadas, los rotíferos dominaron durante todo el período en todos los ambientes, excepto en setiembre y octubre de 2009, cuando las larvas nauplii prevalecieron en el ensamble.

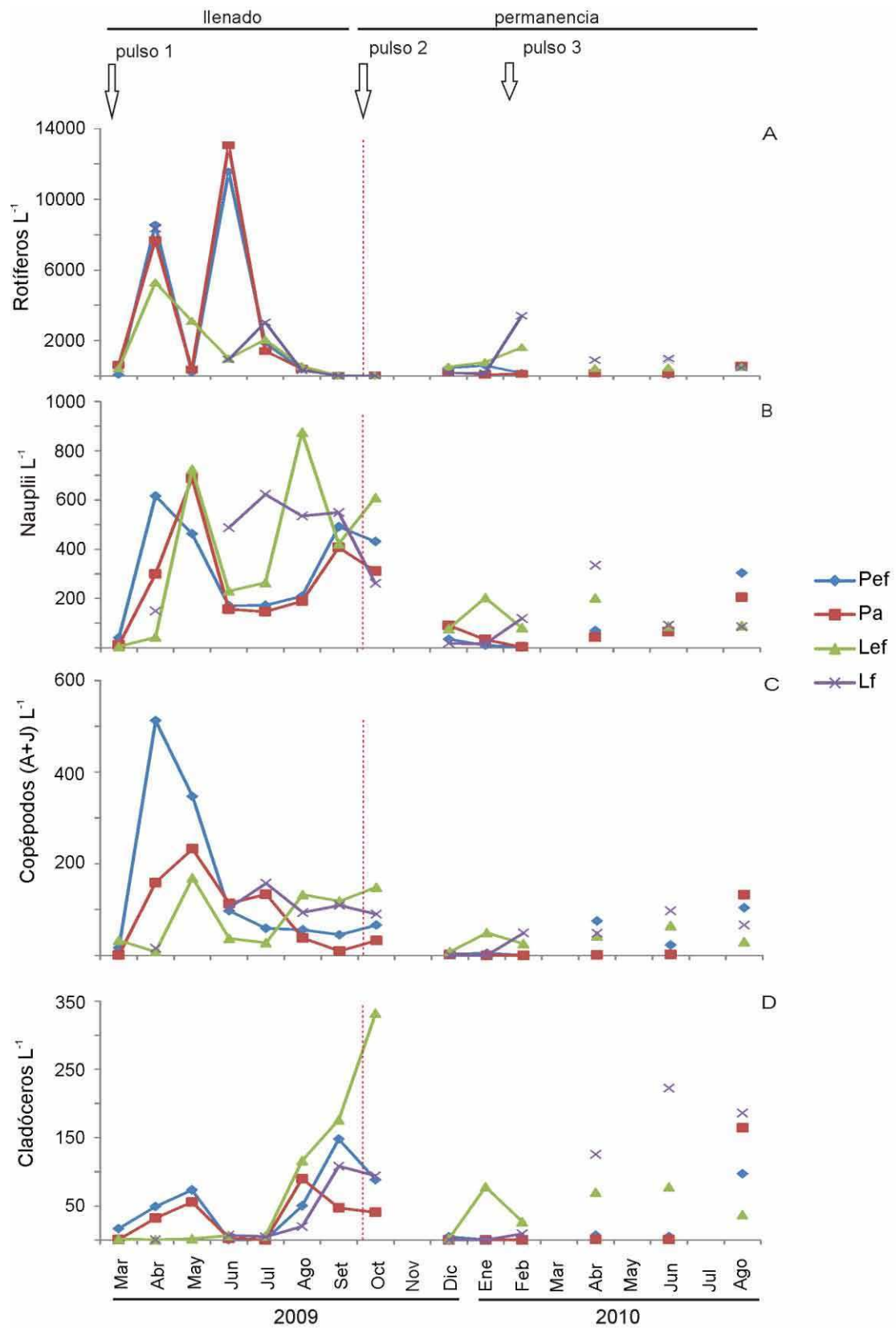


Figura 3.1. Dinámica temporal de la abundancia de rotíferos (A), nauplii (B), copépodos adultos + juveniles (A+J) (C) y cladóceros (D) en cada ambiente (Pef: pelágico con macrófitas emergentes y presencia estacional de flotantes, Pa: pelágico de aguas abiertas, Lef: litoral con macrófitas emergentes y presencia estacional de flotantes, Lf: litoral con presencia estacional de macrófitas flotantes), a lo largo del período de estudio.

El Análisis de Redundancia realizado entre la abundancia de los grupos zooplanctónicos, el fitoplancton y los factores físico-químicos correspondientes al período de aguas altas resultó significativo ($p=0,004$) (Figura 3.2). Los dos primeros ejes explican el 82,9 % de la varianza. El primer eje está correlacionado positivamente con la conductividad ($R=0,81$), la abundancia de fitoplancton $> 30 \mu\text{m}$ ($R=0,6$) y $<30 \mu\text{m}$ ($R=0,59$) y la concentración de oxígeno disuelto ($R=0,57$) y negativamente con la profundidad ($R=-0,5$); el segundo eje se correlaciona negativamente con la profundidad ($R=-0,5$). Las muestras correspondientes al inicio de la colonización (marzo), con abundancias mínimas de zooplancton están separadas de acuerdo a su profundidad, así las muestras pelágicas se ubican más próximas entre sí (con mayor profundidad) que la muestra litoral. En la parte derecha del gráfico se ubican las muestras correspondientes a los primeros meses de colonización (abril a julio 2009), con altas abundancias de rotíferos y copépodos (adultos + juveniles); estas muestras se caracterizan por los mayores valores de conductividad, oxígeno y nutrientes disueltos y abundancia de fitoplancton de ambas fracciones de tamaño. En la parte superior izquierda se agrupan las muestras de finales del *llenado* y principios de la *permanencia* (2009) representando a las mayores abundancias de cladóceros y nauplii. Estas muestras tienen escasa abundancia de fitoplancton y valores intermedios de conductividad. En la parte inferior izquierda se ubican las muestras de verano del período de *permanencia*, caracterizadas por la menor abundancia de todos los grupos zooplanctónicos; estas muestras presentan las mayores profundidades y temperaturas. Por último, las muestras correspondientes a los últimos meses del período de *permanencia* (abril a agosto) se ubican de forma más dispersa en el gráfico, reflejando una mayor disparidad en la composición zooplanctónica de los ambientes hacia el final del estudio. De esta manera podemos ver que si bien la dinámica de los grupos zooplanctónicos no responde inmediatamente a los disturbios producidos por los pulsos, está asociada a las variaciones ambientales que éstos producen en cada período hidrológico.

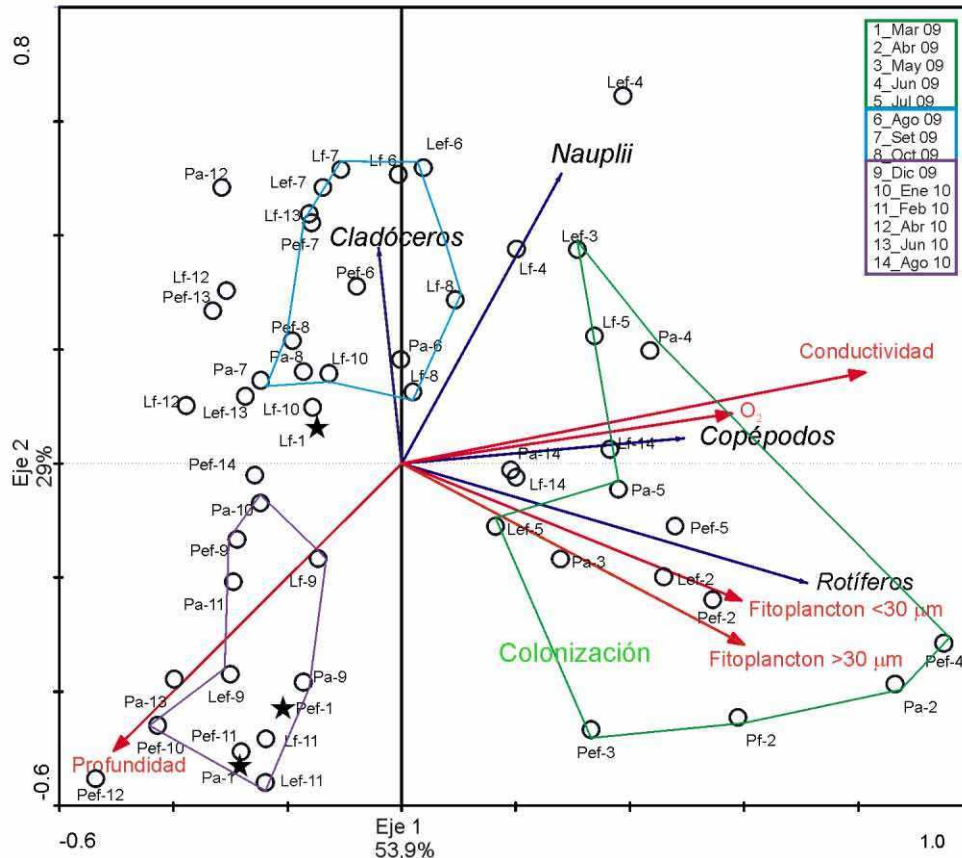


Figura 3.2. Análisis de redundancia entre los grupos zooplanctónicos, el fitoplancton y las variables ambientales. ★: muestras correspondientes el inicio de la sucesión, ○: muestras de los meses siguientes. Pef: pelágico con macrófitas emergentes y presencia estacional de flotantes, Pa: pelágico de aguas abiertas, Lef: litoral con macrófitas emergentes y presencia estacional de flotantes, Lf: litoral con presencia estacional de macrófitas flotantes.

Composición de especies

La composición de especies del zooplancton de los ambientes estudiados durante las aguas altas fue muy dinámica y el ensamble rico en especies. Entre los rotíferos se diferenciaron 120 taxones, que incluyeron 81 especies y 33 géneros (Apéndice 1). En la figura 3.3 se representa la dinámica de la composición específica de los rotíferos en cada ambiente, considerando la abundancia de las especies que representaron más del 5 % de la abundancia total en al menos una ocasión. En los ambientes pelágicos (Pef y Pa) *Polyarthra remata* fue la especie dominante durante el proceso de colonización (Figura 3.3). En los meses posteriores, mientras la abundancia total del zooplancton fue muy oscilante, los ensambles de estos ambientes estuvieron dominados por especies planctónicas: *Keratella tropica*, *K. morenoi* y *Synchaeta cf.*

oblonga, acompañadas por *Pompholyx cf. triloba* y varias especies del género *Brachionus*. Hacia el final del período de *llenado*, cuando la abundancia total disminuyó de forma marcada, las especies mencionadas estuvieron representadas más equitativamente y estos ensamblajes se mantuvieron hasta el inicio del período de *permanencia* (después del segundo pulso hídrico). Durante el verano correspondiente a este último período, la especie *Polyarthra remata* volvió a ser dominante y fue reemplazada por *Horaella* sp. en el otoño-invierno siguiente. Durante este período hidrológico, conforme fue aumentando la cobertura de las macrófitas flotantes, se incrementó el número de especies no planctónicas, principalmente de los géneros *Colurella*, *Lepadella*, *Lecane* y del orden Bdelloidea.

En los ambientes litorales (Lef y Lf), los ensamblajes fueron más ricos y equitativos durante todo el estudio (Figura 3.3). Durante el período de *llenado* y el inicio de la *permanencia*, con menor desarrollo de macrofitia flotante, predominaron rotíferos del género *Polyarthra*, acompañados de *Synchaeta* spp. y algunas especies no planctónicas de los géneros *Lecane*, *Lepadella*, *Colurella*, *Trichocerca* y *Euchlanis*, entre otros. Durante el verano correspondiente al período de *permanencia*, las especies no planctónicas de los géneros mencionados fueron dominantes, excepto en Lf donde *Polyarthra cf. vulgaris* fue dominante en períodos de ausencia o cobertura escasa de macrófitas. En estos ambientes y más especialmente en Lef, el orden Bdelloidea estuvo representado durante todo el estudio.

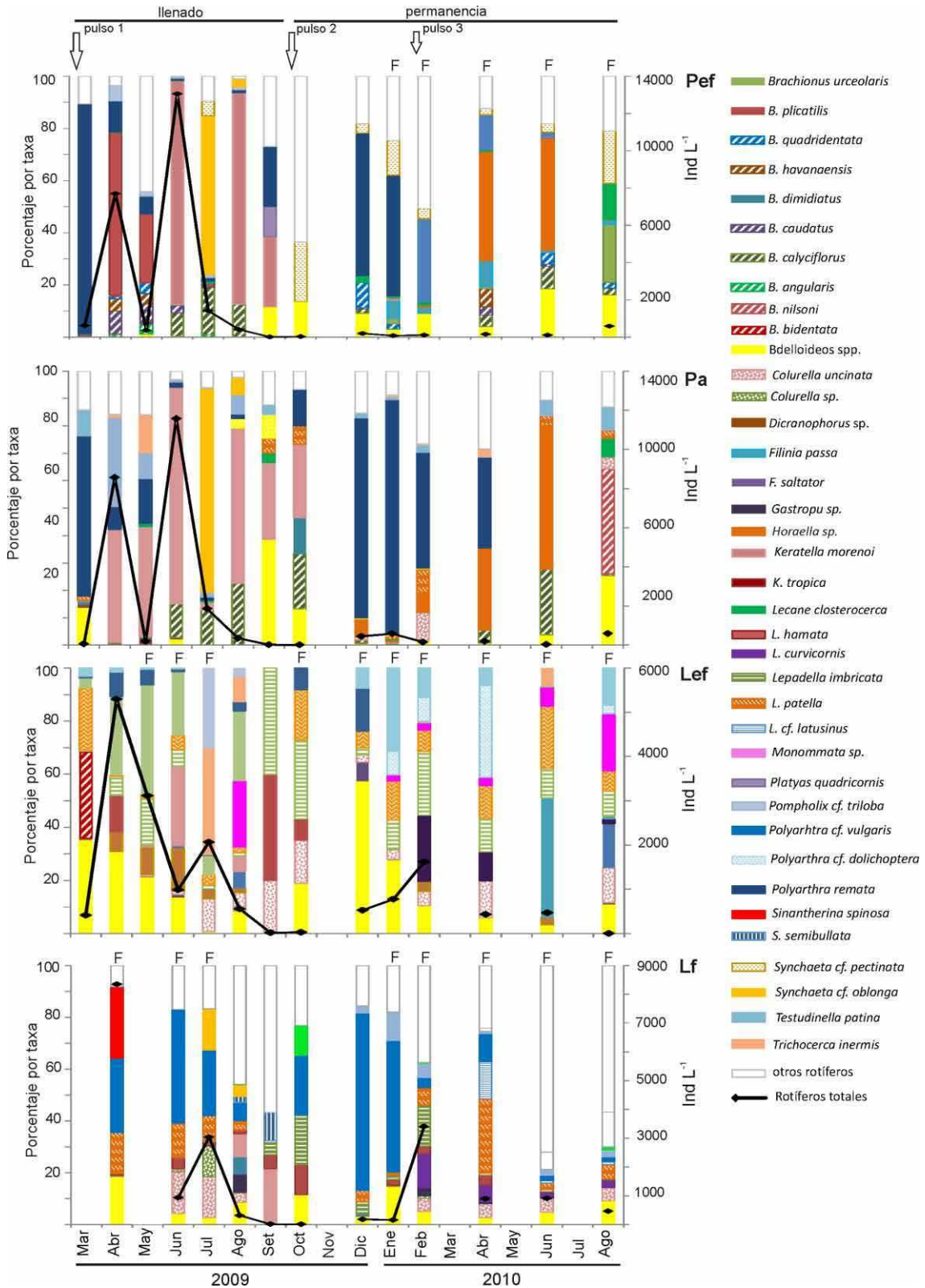


Figura 3.3. Variación de la abundancia de rotíferos y su composición específica (en porcentaje) en cada ambiente (Pef: pelágico con macrófitas emergentes y presencia estacional de flotantes, Pa: pelágico de aguas abiertas, Lef: litoral con macrófitas emergentes y presencia estacional de flotantes, Lf: litoral con presencia estacional de macrófitas flotantes), a lo largo del período de estudio. F: indica presencia de plantas flotantes en el ambiente.

Los cladóceros estuvieron representados por 16 taxones, pertenecientes a 11 géneros. Las variaciones de la composición de este grupo en cada ambiente se muestran en la figura 3.4. En los sitios pelágicos (Pef y Pa) las especies de los géneros *Moina* y *Moinodaphnia* fueron colonizadoras durante el período de *llenado* y predominaron hasta mayo. Hacia fines de este período (fines del invierno), las abundancias de *Daphnia spinulata*, *Ceriodaphnia* sp., *Acroperus* sp. y *Pseudochydorus* sp. se incrementaron de forma marcada. No hubo cambios marcados de la composición de los ensamblajes asociados al pulso de inundación 2. Durante el verano y otoño del período de *llenado* los cladóceros fueron muy escasos, representados básicamente por *Simocephalus vetulus*, y se incrementaron al final del estudio. En el ambiente pelágico sin vegetación (Pa) se registró un recambio de *Diaphanosoma brevireme* por *Acroperus* sp. 2, mientras que en el ambiente pelágico vegetado (Pef) la composición se mantuvo estable, con dominancia de *Acroperus* sp. 1, acompañado de numerosos géneros.

En el ambiente litoral Lef, *Ceriodaphnia cornuta*, *Diaphanosoma birgei* y *Macrothrix spinosa* fueron las especies colonizadoras. En el ambiente Lf la colonización estuvo determinada principalmente de la especie *Macrothrix spinosa*. Posteriormente, los incrementos de *Daphnia spinulata*, *Ceriodaphnia* sp., *Simocephalus* sp., *Pseudochydorus* sp. y *Macrothrix spinosa* determinaron los picos de abundancia de fines del *llenado* y principios de la *permanencia* en ambos ambientes. Luego de una disminución abrupta en diciembre, estas especies (excepto *Daphnia*) estuvieron presentes en el ambiente Lef desde enero y el ensamblaje estuvo dominado por *Acroperus* sp. hasta el final del estudio. En el ambiente Lf los cladóceros estuvieron casi ausentes durante los meses cálidos y repuntaron a partir de abril mediante el desarrollo de los géneros *Alona* y *Phryxura*.

La composición de los copépodos en cada ambiente se muestra en la figura 3.5. Las nauplii dominaron durante todo el estudio. Al inicio de la sucesión también fueron importantes los estadios copepoditos de los ciclopoideos y en particular, en los ambientes pelágicos, los adultos de la especie *Metacyclops mendocinus* presentaron altas abundancias. Los calanoideos fueron muy escasos, especialmente al inicio de la colonización y durante los meses cálidos. La composición fue bastante estable y no se observaron cambios asociados a los pulsos de inundación o a la cobertura de macrófitas flotantes.

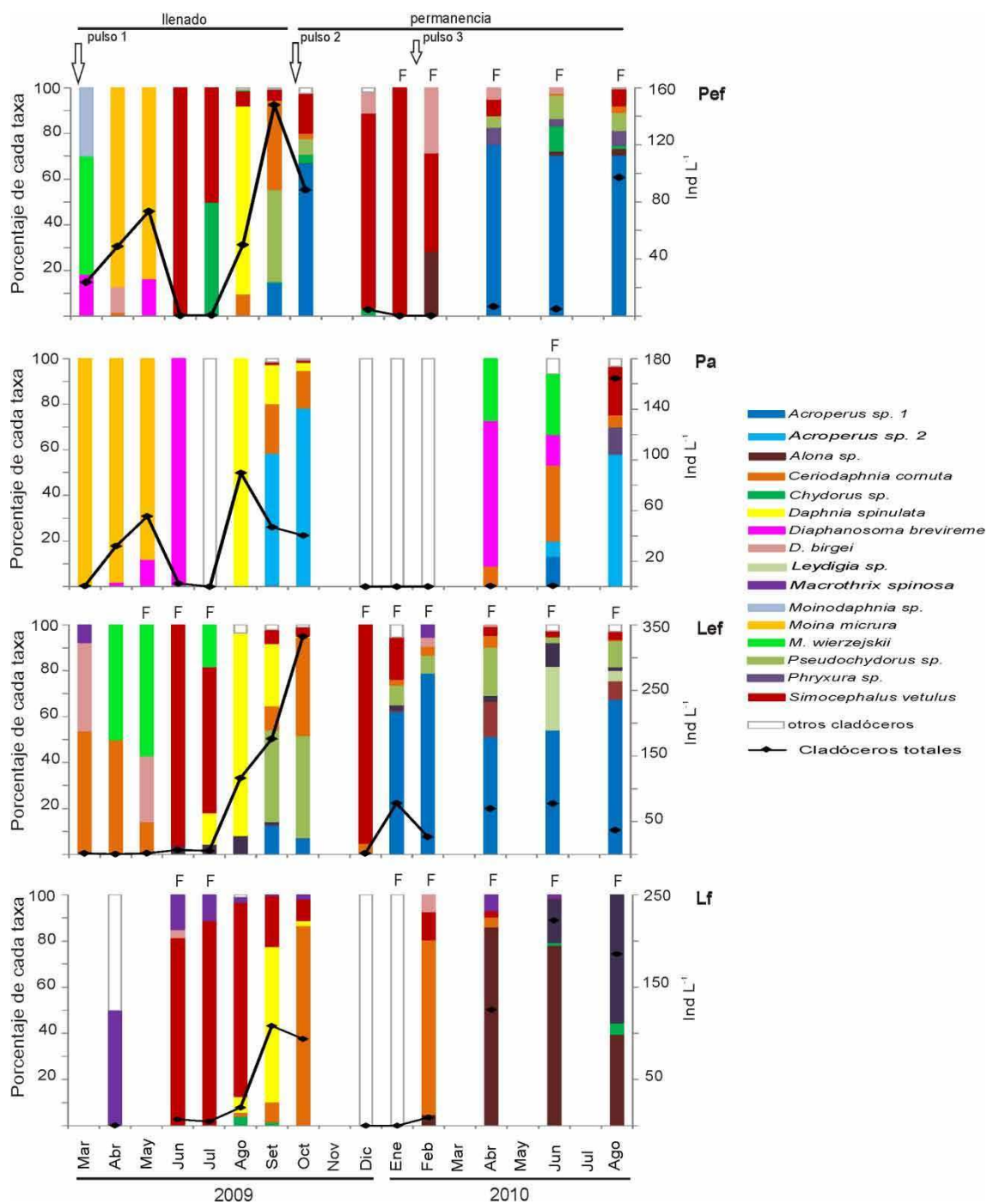


Figura 3.4. Dinámica de la abundancia de cladóceros y de su composición específica (porcentajes) en cada ambiente (Pef: pelágico con macrófitas emergentes y presencia estacional de flotantes, Pa: pelágico de aguas abiertas, Lef: litoral con macrófitas emergentes y presencia estacional de flotantes, Lf: litoral con presencia estacional de macrófitas flotantes), a lo largo del período de estudio. F: indica la presencia de plantas flotantes en el ambiente.

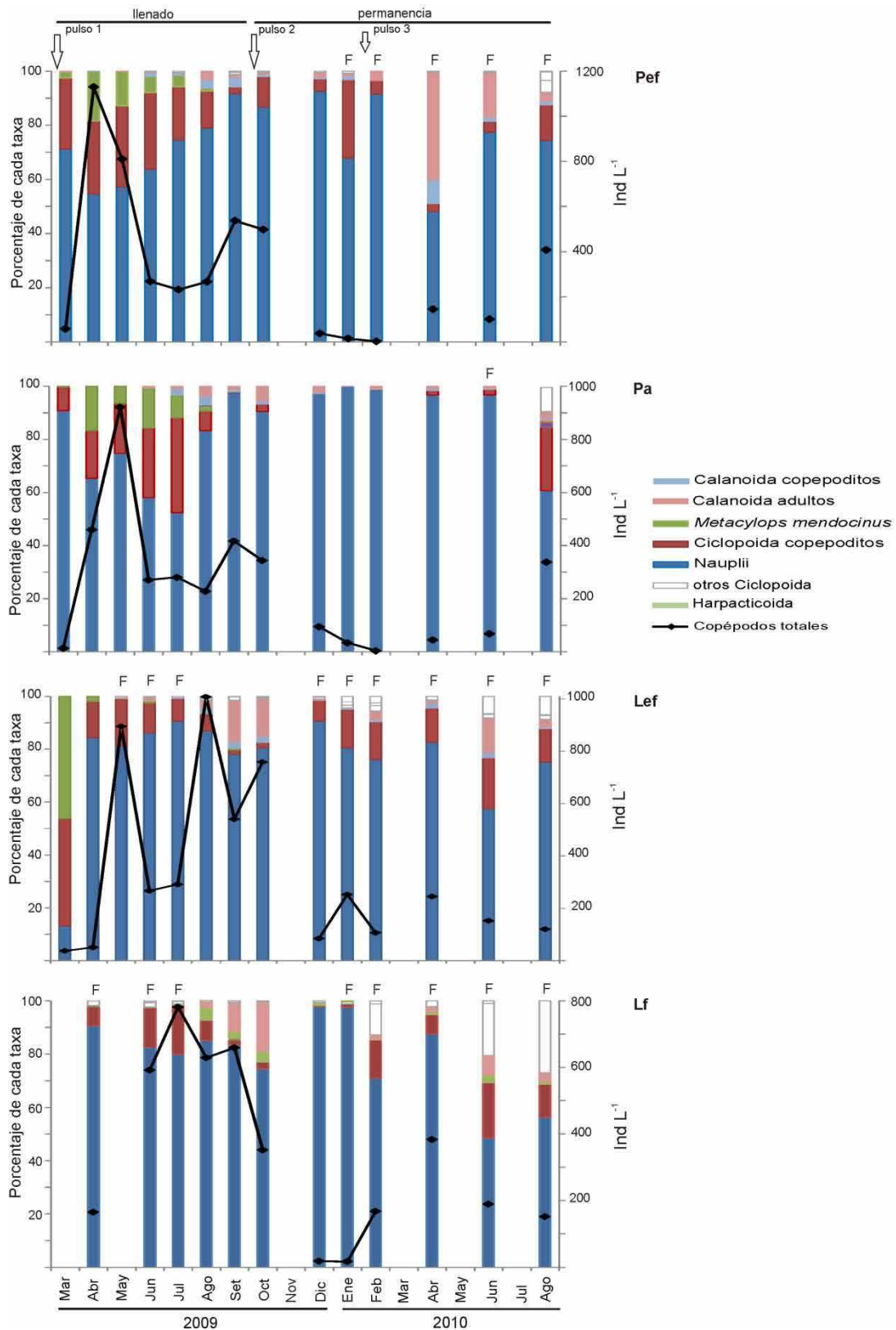


Figura 3.5. Dinámica de los copéodos en cada ambiente (Pef: pelágico con macrófitas emergentes y presencia estacional de flotantes, Pa: pelágico de aguas abiertas, Lef: litoral con macrófitas emergentes y presencia estacional de flotantes, Lf: litoral con presencia estacional de macrófitas flotantes), a lo largo del período de estudio. F: indica la presencia de plantas flotantes en el ambiente.

El análisis de Correspondencia Canónica (ACC) entre las especies zooplanctónicas más abundantes y las variables ambientales explica el 47,1 % de la varianza entre los dos primeros ejes ($p=0,002$). El eje 1 está correlacionado negativamente con la concentración de oxígeno disuelto ($R=-0,76$), la abundancia de fitoplancton $>30\ \mu\text{m}$ ($R=-0,72$) y la conductividad ($R=-0,51$) y positivamente con el porcentaje de cobertura de macrófitas flotantes ($R=0,62$) y la concentración de fosfatos ($R=0,52$) (Figura 3.6). El eje 2 está correlacionado directamente con la temperatura ($R=0,63$) y la concentración de amonio ($R=0,60$). Las especies colonizadoras que comprenden rotíferos de hábito planctónico y el copépodo ciclopoideo *M. mendocinus*, características de los ambientes pelágicos durante los primeros meses de la sucesión, se ubican hacia la izquierda del gráfico. Durante esta etapa la conductividad, la concentración de oxígeno disuelto y la abundancia de fitoplancton fueron elevadas en estos ambientes. Hacia la derecha de este grupo se ubican las especies de cladóceros planctónicos, como *Daphnia spinulata*, *Ceriodaphnia cornuta* y *Simocephalus vetulus*, así como también las nauplii, los copepoditos del orden Cyclopoidea y los copépodos adultos del orden Calanoidea. Éstos estuvieron mayormente representados en ambientes con desarrollo intermedio de la macrofitia, durante los meses de invierno-primavera de 2009. Estas muestras presentan valores intermedios de conductividad, oxígeno disuelto y fitoplancton. Por último, hacia la derecha del gráfico se ubican los taxones de hábito no planctónico, asociadas a la vegetación, características de los ambientes con alta cobertura de macrófitas flotantes. En la parte superior de este grupo se encuentran los rotíferos de los géneros *Lepadella*, *Lecane*, *Testudinella* y del orden Bdelloidea, representados principalmente en el verano de *permanencia*. En la parte inferior, junto con los rotíferos de los géneros *Trichocerca*, *Monommata* y *Lecane* se ubican los cladóceros de los géneros *Acroperus* y *Alona* que estuvieron representados en otoño-invierno de los períodos *llenado* y *permanencia*.

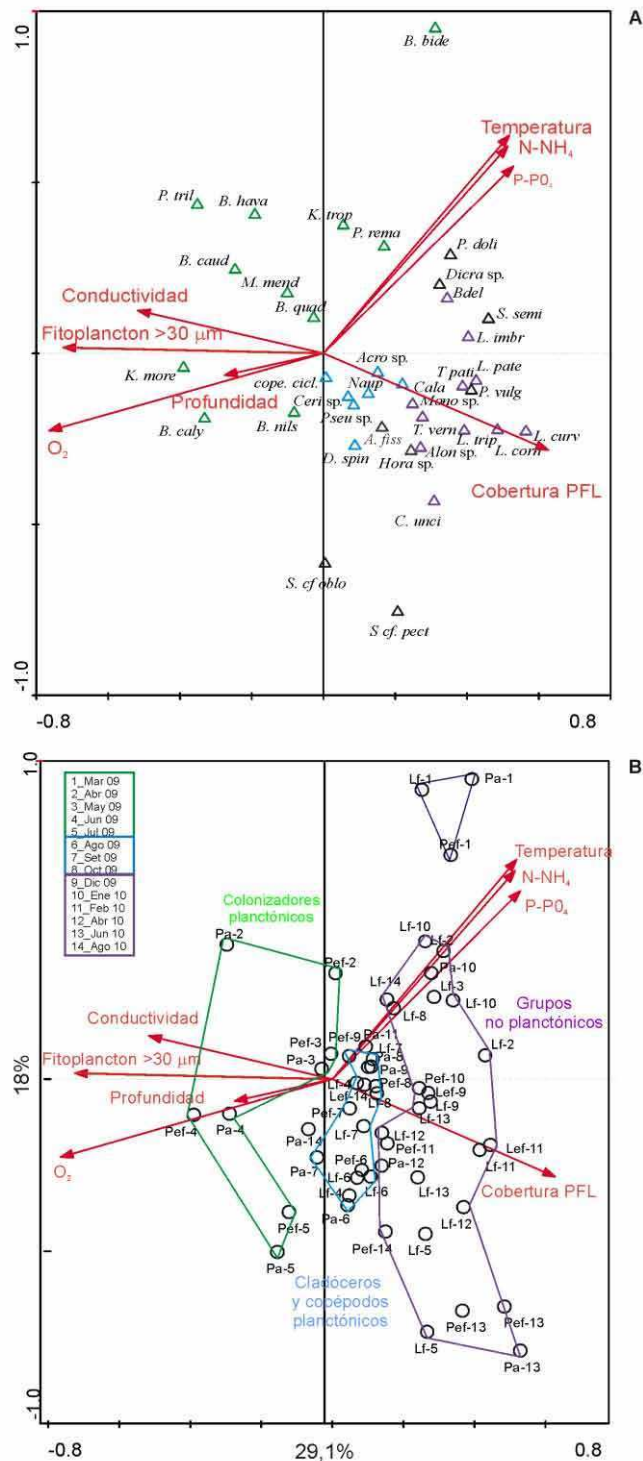


Figura 3.6. Biplots del Análisis de Correspondencia Canónica entre las variables ambientales y las especies zooplánctónicas (A) y con las muestras (B). PFL: plantas flotantes libres. Los triángulos en A indican la ubicación de las especies y los colores su pertenencia a los grupos delimitados con los mismos colores en la parte B. (Pef: pelágico con macrófitas emergentes y presencia estacional de flotantes, Pa: pelágico de aguas abiertas, Lef: litoral con macrófitas emergentes y presencia estacional de flotantes, Lf: litoral con presencia estacional de macrófitas flotantes). Los nombres de los taxones del zooplancton se abrevian con las cuatro primeras letras del género o con la inicial del género y las cuatro primeras letras del epíteto específico, según corresponda.

Las variaciones de la composición de los ensamblajes zooplanctónicos descritas para cada ambiente a lo largo de la sucesión implicaron cambios de la riqueza específica de cada grupo taxonómico (Figura 3.7). La riqueza total del zooplancton estuvo determinada por la de los rotíferos, por lo que las variaciones de ésta última reflejan la dinámica de la riqueza total. La riqueza de los rotíferos en general fue menor en los ambientes pelágicos y especialmente en el de aguas abiertas (Pa). Los valores fueron ampliamente fluctuantes durante los primeros meses de sucesión y disminuyeron hacia el final del período de llenado en todos los ambientes, cuando la cobertura de macrófitas flotantes fue escasa. La riqueza no fue afectada por el segundo pulso hídrico (octubre) y posteriormente aumentaron hasta febrero (luego del pulso 3) en los ambientes con cobertura vegetal creciente (Pef, Lef y Lf). Luego los valores oscilaron en valores intermedios en todos los ambientes. La dinámica de la riqueza de los rotíferos no estuvo asociada a la ocurrencia de los pulsos hídricos, sino a la cobertura de macrófitas flotantes y fue mayor en los períodos con alta cobertura.

Con respecto a los cladóceros la riqueza fue baja y fluctuante durante los primeros meses del llenado y hacia el final de este período se incrementaron. Se registraron leves variaciones (aumentos o disminuciones) asociadas al segundo pulso hídrico. La riqueza fue mínima durante los meses cálidos del período de permanencia y se incrementó durante el otoño-invierno. La riqueza de este grupo tampoco presentó patrones asociados a los pulsos hídricos y estuvo más asociada a los cambios estacionales de temperatura.

Por último, la riqueza de los copépodos de los ambientes vegetados tuvo una tendencia creciente hacia el final del período de llenado y posteriormente, durante el período de permanencia, fue fluctuante en todos los ambientes excepto en Lef. La riqueza de este grupo fue muy baja y no se detectaron patrones en los cambios observados.

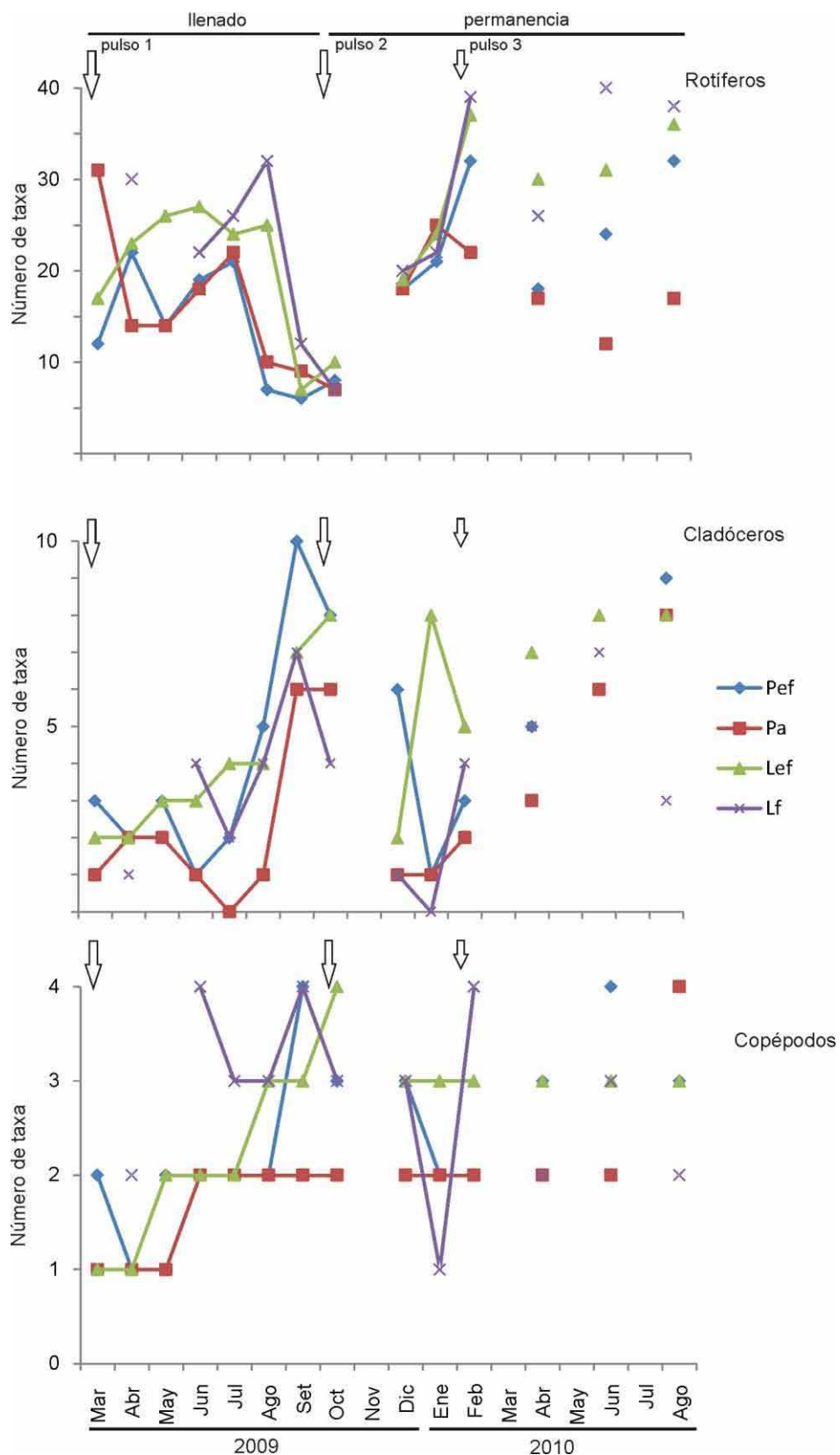


Figura 3.7. Variación de la riqueza (número de taxones) de cada grupo zooplanctónico en cada ambiente (Pef: pelágico con macrófitas emergentes y presencia estacional de flotantes, Pa: pelágico de aguas abiertas, Lef: litoral con macrófitas emergentes y presencia estacional de flotantes, Lf: litoral con presencia estacional de macrófitas flotantes), a lo largo del período de estudio.

Las comparaciones de los ensambles zooplanctónicos entre ambientes en cada fecha se muestran en la figura 3.8. Los ambientes pelágicos (Pef y Pa) presentan valores de SIMI cercanos a 1 durante la mayor parte del estudio; los valores fueron bajos en abril, cuando cada ambiente estuvo dominado por diferentes especies planctónicas del género *Keratella* y en febrero cuando Pef se cubrió parcialmente por macrófitas flotantes y los rotíferos no planctónicos colonizaron el ambiente. Al realizar las comparaciones de a pares entre cada ambiente pelágico y cada ambiente litoral, y entre los ambientes litorales, se registran variaciones de SIMI parecidas. La similitud es baja al inicio de la colonización y en general se va incrementando a través del tiempo, hasta llegar a valores máximos a fines del *llenado*; estos valores no se ven afectados por el segundo pulso de inundación a principios de la *permanencia*. Entre octubre y enero, los valores disminuyeron marcadamente para todas las comparaciones, revelando una máxima disimilitud de los ensambles entre estos ambientes; este período coincide con incremento marcado de la temperatura. La similitud aumentó luego del pulso 3, en coincidencia con la cobertura creciente de macrófitas flotantes en los ambientes vegetados; posteriormente los valores de SIMI fueron intermedios hasta el final del estudio.

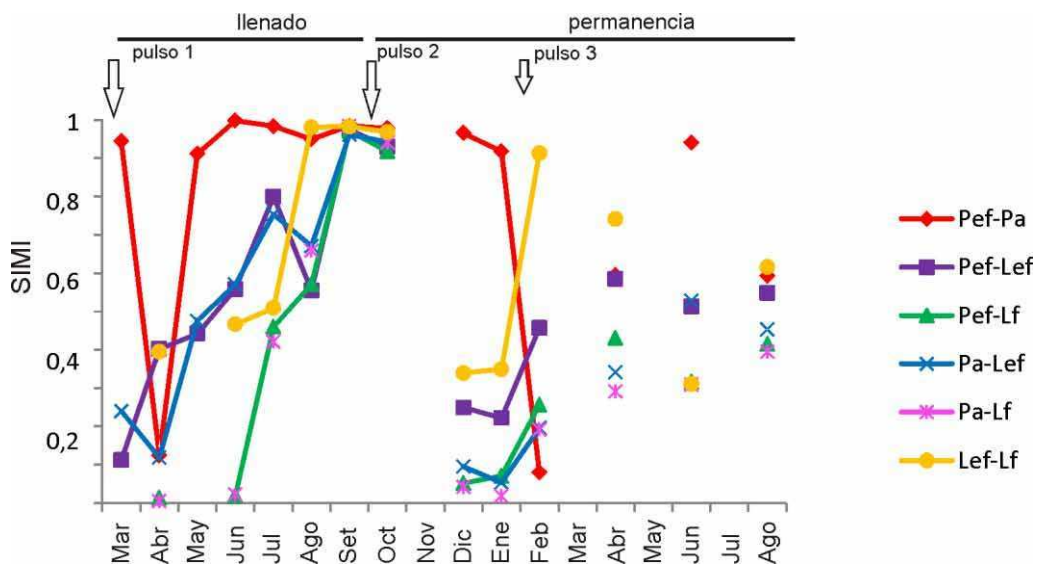


Figura 3.8. Valores de índice de similitud (SIMI) de los ensambles zooplanctónicos entre los ambientes en cada fecha de muestreo. (Pef: pelágico con macrófitas emergentes y presencia estacional de flotantes, Pa: pelágico de aguas abiertas, Lef: litoral con macrófitas emergentes y presencia estacional de flotantes, Lf: litoral con presencia estacional de macrófitas flotantes).

Como se mostró en las figuras referidas a la composición del zooplancton (Figuras 3.3 a 3.5), hubo un reemplazo casi continuo de especies y los ensambles no llegaron a una estabilidad durante este estudio. Esto se ve reflejado en el análisis de similitud a través del tiempo considerando la composición y abundancia de los ensambles zooplanctónicos de cada ambiente (Figura 3.9). Durante los primeros meses de colonización los valores fueron muy bajos en los ambientes pelágicos, revelando un mayor recambio de especies entre dos fechas sucesivas, mientras que en los ambientes litorales los valores fueron intermedios. El SIMI aumentó en todos los ambientes hacia el final del período de llenado, cuando los ensambles estuvieron dominados por larvas nauplii; entre setiembre y octubre, cuando ocurrió el segundo pulso de inundación, la similitud se mantuvo (ambientes litorales) o se incrementó (ambientes pelágicos). Entre octubre y diciembre se registró un alto recambio (SIMI bajos) en todos los ambientes, en coincidencia con un incremento importante de la temperatura. Luego del tercer pulso de inundación, en febrero, la similitud descendió en todos los ambientes; este descenso estuvo determinado por un incremento del número de rotíferos no planctónicos en todos los ensambles, en coincidencia con un gran crecimiento de la cobertura de plantas flotantes. Hacia el final del estudio la similitud creció o se mantuvo en los ambientes vegetados y disminuyó en el ambiente no vegetado.

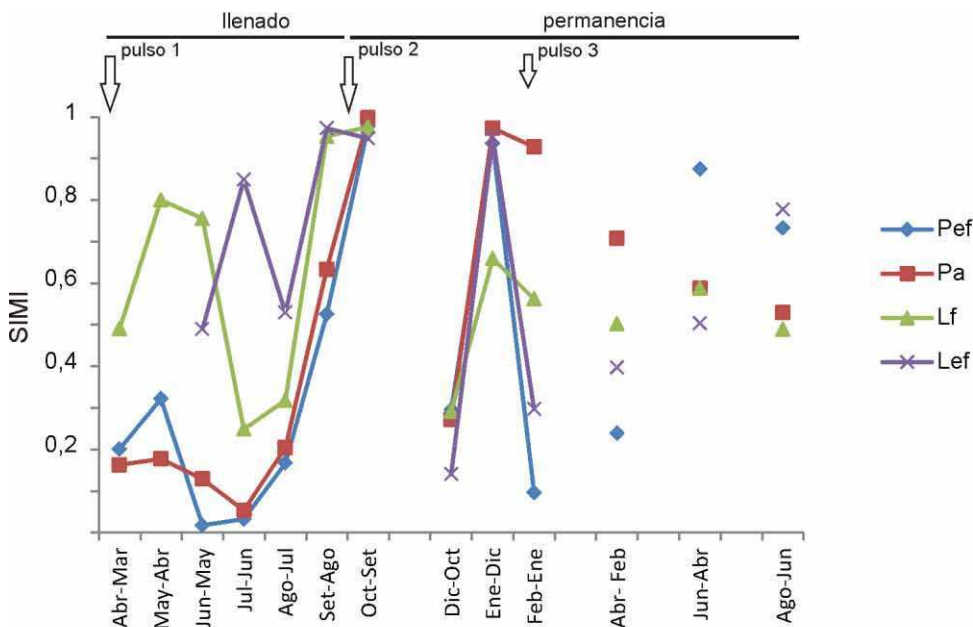


Figura 3.9. Valores de índice de similitud (SIMI) de los ensambles zooplanctónicos entre tiempos sucesivos para cada ambiente (Pef: pelágico con macrófitas emergentes y presencia estacional de flotantes, Pa: pelágico de aguas abiertas, Lef: litoral con macrófitas emergentes y presencia estacional de flotantes, Lf: litoral con presencia estacional de macrófitas flotantes), a lo largo del período de estudio.

Discusión

La sucesión del zooplancton en la Laguna Grande luego de una sequía estuvo influenciada por múltiples factores que actuaron diferencialmente al considerar los distintos niveles taxonómicos. Por un lado, la dinámica de los grandes grupos estuvo asociada a las variaciones estacionales de temperatura y a los cambios ambientales relacionados con el nivel hidrométrico y no se relacionó con la presencia de macrófitas. Por otro lado, al considerar la composición específica (especies o géneros), tanto la dinámica espacial como la temporal estuvieron asociadas principalmente a las variaciones de cobertura de las macrófitas flotantes. Si bien el pulso de inundación fue el disparador inicial de la colonización del zooplancton, posteriormente otros factores influyeron en la sucesión durante este estudio.

En la etapa más temprana los ambientes fueron colonizados rápidamente por rotíferos, nauplii y copépodos ciclopoideos (copepoditos y adultos). Teniendo en cuenta que la laguna se había secado casi por completo y que durante la inundación no se conectó directa y superficialmente con los ríos adyacentes (ríos Paraná de las Palmas y Luján), la eclosión de los estadios de resistencia presentes en los sedimentos habría jugado un rol principal en esta fase. La importancia de los estadios de resistencia en el re-establecimiento de las comunidades zooplanctónicas luego de períodos de sequía ha sido señalada en trabajos previos en sistemas someros (Jenkins y Boulton 2003, Lindholm y Hessen 2007); su rol se ha destacado en lagunas aisladas del río (Havel et al. 2000, Panarelli et al. 2008). En particular, la gran abundancia inicial de los copépodos, principalmente el ciclopoideo eurihalino *M. mendocinus* que dominó durante las aguas bajas, podría deberse a la activación de los estadios de resistencia conformados por sus larvas nauplii y copepoditos. Posteriormente los cambios estacionales de temperatura, las variaciones hidrométricas y probablemente las interacciones bióticas regularon la dinámica del zooplancton. Por un lado, los aumentos de los cladóceros durante el invierno-primavera de 2009 y el otoño-invierno de 2010 reflejan un patrón estacional descrito para lagunas subtropicales o templadas cálidas atribuido a una disminución de sus predadores, los peces omnívoros-planctívoros (Havens y Beaver 2012, Havens et al. 2009, Iglesias et al. 2008, 2011, James et al. 2008, Mazzeo et al. 2003, Scasso et al. 2001). Además, los cladóceros son los filtradores más grandes y eficientes (Jeppesen et al. 1997) y su aumento hacia fines del invierno de 2009, coincide con la disminución de los rotíferos y del recurso fitoplanctónico. Este resultado concuerda con el patrón descrito para las sucesiones, en el que los organismos más eficientes desplazan a otros por exclusión competitiva cuando el recurso es escaso (Lampert y Sommer 1997).

La ausencia de patrones espaciales asociados a la presencia de vegetación revela la mayor importancia de los efectos ambientales mencionados que estarían actuando a gran escala. Por otra parte, la mayor semejanza entre los ensamblajes zooplanctónicos de los ambientes pelágicos estaría asociada a la cercanía de estos ambientes y a un alto intercambio entre ellos. Con estos resultados no podemos verificar la primera hipótesis propuesta para este capítulo, ya que *la colonización y sucesión de los grandes grupos del zooplancton no exhiben patrones espaciales asociados a la presencia y el hábito de las macrófitas.*

La dinámica espacial y temporal de la cobertura de las macrófitas flotantes influyeron marcadamente sobre la composición específica del zooplancton. La dominancia de especies y géneros de hábito planctónico caracterizó al ambiente pelágico no vegetado y en los demás ambientes coincidió con períodos de ausencia o cobertura escasa de macrofitia flotante. Este fue el caso de los primeros meses de colonización, cuando además las elevadas salinidades determinaron el predominio de especies tolerantes, como el copépodo *M. mendocinus* y los rotíferos *Brachionus calyciflorus*, *B. urceolaris*, *Keratella tropica* y *K. morenoi*. Posteriormente, la incorporación de taxones de hábito no planctónico, estuvo asociada a la cobertura creciente de macrófitas flotantes. El rol de las macrófitas como habilitadoras de nichos está relacionado con la complejidad que adicionan al ambiente y se ha señalado como un factor importante para la estructuración de numerosas comunidades (Lansac-Tôha et al. 2003, Thomaz y Ribeiro Da Cunha 2010). Este rol depende de la arquitectura de las plantas; aquellas con arquitecturas más complejas proveen nichos para un mayor número de especies (Lucena-Moya y Duggan 2011, Thomaz y Ribeiro da Cunha 2010). Este fue el caso de un estudio sobre macroinvertebrados, también llevado a cabo en la Laguna Grande, en donde se encontró que la gran complejidad estructural de las plantas flotantes (*Pistia stratiotes*) estuvo relacionada con la disposición de sus raíces en la columna de agua (Fontanarrosa et al. 2012). El incremento de especies no planctónicas en el ambiente pelágico no vegetado, en períodos de máxima cobertura de plantas flotantes, se debería al alto intercambio con los ambientes litorales en períodos de aguas altas como fue sugerido para sistemas similares (Rossa y Costa Bonecker 2003). Estos resultados no nos permiten verificar la segunda hipótesis propuesta, ya que *la mera presencia de macrófitas no influye sobre la composición de los ensamblajes zooplanctónico; el efecto depende de la forma de vida de las mismas*, corroborándose así la tercera hipótesis. Sólo los ambientes con plantas flotantes presentaron ensamblajes particulares; la similitud de los ensamblajes no fue mayor entre todos los

ambientes vegetados y estuvo influenciada por la cercanía y la conectividad entre los mismos.

Los pulsos hídricos actuarían como disturbios en las lagunas de inundación y por lo tanto debieran revertir la sucesión hacia estados más inmaduros reflejados en un aumento de la abundancia los organismos pequeños, una disminución de los grandes, y/o un aumento de la riqueza del zooplancton (según Margalef (1963) y Sommer et al. (1986)). Sin embargo, sólo se registraron evidencias de estos patrones luego del tercer pulso, ya que en esta instancia el incremento de la profundidad habría constituido un verdadero disturbio para el zooplancton. La relación entre el nivel de reemplazo de especies y los pulsos de inundación es difícil de establecer debido a que éstos ocurren en forma simultánea junto con otras variaciones temporales y espaciales. Si bien durante el período de llenado el reemplazo de especies fue disminuyendo con el tiempo, esta disminución coincidió con un período de dominancia de larvas nauplii (constituyeron entre 70-80 % de la abundancia total en todos los ambientes) y estaría más asociada a un patrón estacional de reproducción de los copépodos que a una estabilización de la sucesión. Asimismo, el recambio marcado de especies entre diciembre y octubre estaría vinculado a una combinación de factores, no relacionados con la ocurrencia de los pulsos. Por un lado, el reemplazo estuvo determinado por la disminución de las larvas nauplii (probablemente vinculada al cese de la reproducción de los copépodos) y por otro lado, a la disminución abrupta de la abundancia de los cladóceros en todos los ambientes que estaría asociada al incremento de sus predadores, como mencionamos anteriormente. El último recambio marcado de especies entre febrero y enero coincidió con el pulso de inundación 3, en el intervalo de mayor crecimiento de la macrofitia flotante en los ambientes vegetados. Considerando que el reemplazo de especies estuvo determinado por la colonización de especies no planctónicas, el desarrollo de las plantas flotantes habría constituido el disturbio que influyó en esta etapa de la sucesión del zooplancton. Posteriormente, bajo una cobertura estable de macrofitia flotante los ambientes vegetados tuvieron un reemplazo de especies menor que el ambiente no vegetado. Con estos resultados corroboramos que la laguna experimenta disturbios permanentes que provocan el reemplazo continuo de especies de los ensambles zooplanctónicos. De esta manera no podemos corroborar la cuarta hipótesis de trabajo propuesta, ya que *el reemplazo de especies no disminuye con el tiempo transcurrido desde los pulsos de inundación.*

Capítulo 4

Efecto de la predación sobre el zooplancton

Introducción

Los peces constituyen componentes claves en la estructuración del zooplancton en sistemas someros de regiones templadas frías (Scheffer 1998). En las lagunas de las regiones templado-cálidas y/o subtropicales el zooplancton se caracteriza por la dominancia de **microzooplancton** (organismos pequeños, como los rotíferos y las larvas nauplii) (Costa Bonecker et al. 2005, Fontanarrosa et al. 2010, Havens et al. 2007, Havens et al. 2009, Meerhoff et al. 2003). El **macrozooplancton** (zooplancton de mayor tamaño, como los cladóceros y los copépodos), es muy escaso y se ha visto que puede presentar incrementos estacionales en el otoño-invierno (Havens y Beaver 2012, Havens et al. 2009, Iglesias et al. 2008, 2011). Este patrón se ha atribuido a la gran abundancia de **peces omnívoros-planctívoros** que existen en estas latitudes y ejercen una elevada presión de predación sobre el zooplancton (Iglesias et al. 2008, Mazzeo et al. 2003). Estos peces son pequeños, tienen maduración temprana y una **estación reproductiva** prolongada que puede abarcar desde el inicio de la primavera hasta el otoño (García et al. 2004, Lorier y Berois 1995); frecuentemente sus abundancias son muy altas durante el verano (Iglesias et al. 2007, 2008, Mazzeo et al. 2003). Los peces omnívoros-planctívoros son predadores visuales y por lo tanto los organismos zooplanctónicos más grandes y más visibles son muy vulnerables a ser predados.

Los estudios sobre la alimentación de algunas de las especies más abundantes en las lagunas, *Cnesterodon decemmaculatus* y *Jenynsia multidentata*, revelan que el **zooplancton** es un componente importante en sus dietas, las que también incluyen insectos, fitoplancton, detritos y perifiton (Iglesias et al. 2008, López Cazorla et al. 2003, Quintans et al. 2009). La **vegetación acuática** cumple un rol importante en la regulación de las **interacciones tróficas** (Burks et al. 2006). En las regiones cálidas los peces planctívoros se agregan entre las macrófitas, ya que éstas les ofrecen un refugio contra sus predadores, los peces y aves piscívoros (González Sagrario y Balseiro 2010, Iglesias et al. 2007, Meerhoff et al. 2003), a la vez que constituyen áreas de alimentación (Mazzeo et al. 2003, Pelicice y Agostinho 2006). Los efectos de las macrófitas dependen de la forma de vida y de la arquitectura de las mismas. En estudios experimentales realizados en lagos someros de Uruguay se vio que las macrófitas sumergidas albergan las mayores abundancias de peces al compararlas con las macrófitas flotantes, mientras que las menores abundancias se encuentran en los ambientes de aguas abiertas (Iglesias et al. 2008, Meerhoff et al. 2003, Teixeira de Mello et al. 2009). La abundancia de los peces también está influenciada por las condiciones ambientales que, entre otros factores, dependen del grado de cobertura

de las plantas. En este sentido, Agostinho et al. (2007) sugirieron que una combinación de factores influenciados por las macrófitas como la disponibilidad de alimento, la concentración de oxígeno y el efecto de refugio, provocan movimientos de los peces entre zonas diferentes dentro de las carpetas de macrófitas flotantes (el centro o el borde). Meerhoff et al. (2007a) sugieren que las macrófitas flotantes serían menos eficientes proveyendo refugio para el zooplancton por albergar numerosos peces, pero Padial et al. (2009b) consideran que su rol en las interacciones tróficas de las lagunas de inundación, donde se desarrollan profusamente todavía debe ser explorado. Por otra parte, se ha visto que la importancia del efecto de refugio decrece de forma proporcional a la **transparencia** del agua tanto para los peces (Gelós et al. 2010, Snickars et al. 2004) como para el zooplancton (Estlander et al. 2008) y esto podría determinar distribuciones homogéneas entre los ambientes turbios con o sin plantas. Por otra parte, la complejidad estructural adicionada por la vegetación disminuye la eficiencia de predación de los peces planctívoros, ya que su movilidad se reduce y sus presas también se refugian en dichas estructuras (Manatunge et al. 2000, Padial et al. 2009b). Para un mejor entendimiento de las interacciones entre los predadores y sus presas en ambientes vegetados son necesarios estudios que analicen el efecto de diferentes complejidades estructurales, la actividad alimentaria (oportunista o selectiva) y el comportamiento de los predadores (Padial et al. 2009b).

El conocimiento sobre el efecto que tiene la predación en las fluctuaciones de la abundancia de macrozooplancton de las lagunas de las llanuras de inundación es escaso, ya que la mayoría de estos estudios se han realizado en sistemas no regulados por el **pulso fluvial**. Si bien el efecto supresor de *Jenynsia multidentata* sobre el macrozooplancton se ha corroborado de forma experimental en la Laguna Grande (Sinistro 2010), no se han realizado estudios a lo largo del año que consideren tanto la variabilidad estacional de la temperatura como de la hidrología y su influencia sobre la abundancia de estos peces. Considerando la abundancia escasa del macrozooplancton (que sólo presenta incrementos estacionales) y el predominio de los rotíferos en la Laguna Grande (capítulo 3), y teniendo en cuenta la importancia de la fracción mayor como filtradores más eficientes del fitoplancton (Cyr y Curtis 1999, Jeppesen et al. 1997), nos proponemos abordar los efectos de la predación por parte de los peces omnívoros-planctívoros en determinar la estructura de tamaños del zooplancton.

El objetivo general de este capítulo es determinar la influencia de la predación sobre la biomasa relativa de micro y macrozooplancton en la Laguna Grande.

Los objetivos específicos son:

- conocer la composición y variación estacional de la abundancia de peces planctívoros y la biomasa del zooplancton (micro y macrozooplancton) en diferentes ambientes de la laguna caracterizados por la presencia y forma de vida de las macrófitas.
- caracterizar la composición de la dieta de los peces planctívoros en cada ambiente durante un ciclo estacional y establecer si la alimentación es selectiva.
- evaluar la influencia de la predación por parte de los peces planctívoros sobre los patrones espaciales y temporales de micro y macrozooplancton.

Las hipótesis de trabajo son:

Hipótesis 1: La abundancia de los peces omnívoros-planctívoros es mayor en las estaciones cálidas (primavera y verano).

Hipótesis 2: la abundancia de los peces omnívoros-planctívoros es mayor en los ambientes vegetados que en las aguas libres.

Hipótesis 3: Los peces omnívoros-planctívoros exhiben una selectividad alimentaria positiva hacia el macrozooplancton.

Predicción 3: La dieta de los peces omnívoros-planctívoros presenta una mayor proporción de macrozooplancton que la presente en el ambiente.

Hipótesis 4: Las variaciones estacionales de abundancia de peces omnívoros-planctívoros están asociadas a diferencias estacionales en las biomásas relativas del micro y macrozooplancton.

Predicción 4: Durante el período primavera-verano existirá una mayor biomasa relativa del microzooplancton y durante otoño-invierno se incrementará el aporte del macrozooplancton.

Materiales y métodos

Trabajo de campo

Se realizaron 4 campañas, una por cada estación del año: primavera (7 Nov 2011), verano (7 Mar 2012), otoño (12 Jun 2012) e invierno (5 Sep 2012). Se establecieron tres áreas de muestreo en ambientes determinados por la presencia y forma de vida de las macrófitas dentro de la misma transecta establecida para el período 2008-2010: pelágico con macrófitas emergentes y presencia estacional de macrófitas flotantes (Pef), pelágico de aguas abiertas sin vegetación (Pa) y litoral con presencia estacional de macrófitas flotantes (L). En cada ambiente se midieron los parámetros limnológicos *in situ*, se estimó la cobertura de macrófitas flotantes cuando correspondía, se tomaron muestras para el análisis de los nutrientes disueltos, la clorofila *a* fitoplanctónica, los sólidos en suspensión, el zooplancton y el fitoplancton siguiendo los métodos detallados en *Metodología general- Trabajo de campo*.

Se utilizaron los datos de precipitaciones mensuales acumuladas y de la altura hidrométrica del río Paraná de las Palmas correspondientes a este período, solicitados a los organismos correspondientes (ver *Metodología general- Datos solicitados*).

Además se tomaron muestras de peces potencialmente predadores del zooplancton. En los ambientes Pef y Pa se utilizó una red de arrastre de 0,25 m de lado y 290 μm de poro. En cada ambiente se realizaron 3 arrastres subsuperficiales de 19 metros de largo, barriendo un área de 4,75 m^2 en cada uno. En el ambiente L se utilizó una red de arrastre de 0,7 m de lado y 290 μm de poro, provista de una malla plástica en la boca superior para la retención de las plantas flotantes libres. Se realizaron 3 arrastres de 11,7 metros, barriendo un área de 8,19 m^2 en cada uno. Las muestras se fijaron con formaldehído al 10 %. Todos los muestreos fueron realizados entre las 10 y las 14 horas.

Trabajo de laboratorio

Los análisis físico-químicos correspondientes se realizaron siguiendo la metodología detallada en *Metodología general- Trabajo de laboratorio*.

Los análisis de las muestras de zooplancton y fitoplancton se realizaron siguiendo los procedimientos descritos en *Metodología general- Análisis del zooplancton* y *Análisis del fitoplancton > 2 μm* . En este capítulo trabajamos con los datos de biomasa de estas comunidades.

- *Análisis de los peces omnívoros-planctívoros*

Los peces planctívoros fueron analizados bajo microscopio estereoscópico. Los peces fueron determinados taxonómicamente a nivel de especie. Cuando la abundancia de organismos fue muy alta, las muestras fueron fraccionadas mediante la técnica de Folsom (McEwen et al. 1954) hasta obtener una dilución adecuada para el conteo; la abundancia se expresó en individuos m⁻². Se midió el largo total de 10-20 peces de cada réplica en los casos con mayor abundancia, y de todos los peces capturados en los casos de menor abundancia; éstos mismos individuos fueron disecados y sus contenidos estomacales analizados. Se contabilizaron los organismos zooplanctónicos en el contenido y se determinaron con la máxima resolución taxonómica posible.

Se calculó la frecuencia de ocurrencia de los ítems presa como el número de estómagos conteniendo al menos un individuo de dicho ítem en relación al total de los estómagos con algún contenido estomacal (Hyslop 1980). Conociendo la abundancia y composición del zooplancton en el contenido digestivo, se calculó su biovolumen a partir de las estimaciones realizadas para los organismos colectados en el ambiente en la misma fecha. Adicionalmente, para primavera-verano, en cada tubo digestivo extraído se estimó visualmente el porcentaje vacío y el ocupado, discriminando en las siguientes categorías: *zooplancton*, *algas + detritos* e *insectos*. Por último, se analizó la selectividad alimentaria de *Cnesterodon decemmaculatus* (la especie más abundante) hacia los grupos, a partir de los valores de biomasa de zooplancton en el contenido digestivo y en el ambiente. Se calculó el índice (C) propuesto por Pearre (1982), definido como:

$$C = \pm \left(\frac{(|a_d \cdot b_a - a_a \cdot b_d| - (n/2))^2}{(a \cdot b \cdot c \cdot d)} \right)^{1/2}$$

Donde:

$$a = a_d + a_a$$

$$b = b_a + b_d$$

$$d = a_d + b_d$$

$$e = a_a + b_a$$

$$n = a + b$$

Los valores **a_d** y **a_a** son la biomasa de especímenes del ítem **a** en la dieta y el ambiente respectivamente; **b_d** y **b_a** representan la biomasa del resto de los ítems encontrados en la dieta y el ambiente respectivamente y **n** equivale a la biomasa total

de cada ítem, considerando la contenida en la dieta más la del ambiente. Este índice de selectividad varía entre -1 y 1 dependiendo de las proporciones de los distintos ítems en la dieta y en el ambiente. Los valores de este índice diferentes de cero indican que el correspondiente ítem es seleccionado positivamente (valores positivos) o negativamente (valores negativos), mientras que los valores cercanos a cero indicarían selección neutral.

Resultados

Las variaciones del nivel hidrométrico de la laguna registradas se asocian a las lluvias locales y a las fluctuaciones hidrométricas del río Paraná de las Palmas durante el ciclo estacional estudiado (Figura 4.1). En la primavera, el nivel hidrométrico de la laguna fue intermedio, en el verano se registró una disminución marcada y en otoño e invierno se registraron los niveles más altos.

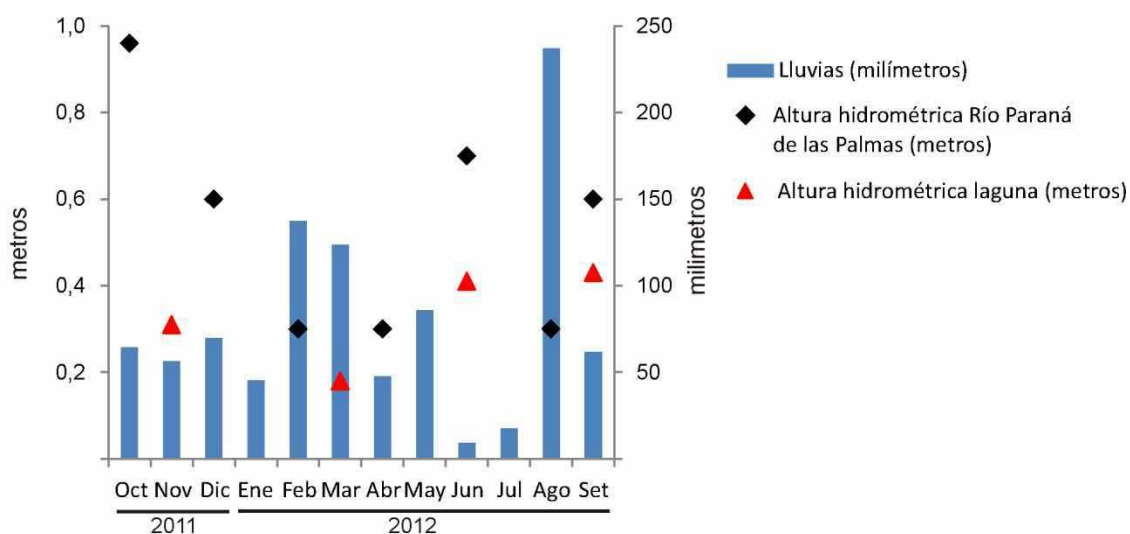


Figura 4.1. Fluctuaciones de las lluvias acumuladas mensuales. Variaciones del nivel hidrométrico del Río Paraná de las Palmas (bimensuales) y de la Laguna Grande (estacional).

Las fluctuaciones hidrométricas determinaron cambios de profundidad en los ambientes estudiados, con valores menores en verano y mayores en otoño e invierno (Tabla 4.1). La temperatura del agua siguió las variaciones estacionales y los registros fueron siempre menores en el ambiente litoral; esta diferencia espacial fue más marcada en el verano (7,9 °C) que en el invierno (0,3 °C). Este ambiente también se caracterizó por los menores valores de oxígeno disuelto (<3,3 mg L⁻¹). Los valores de estas últimas variables están asociados a la extensa cobertura de plantas flotantes

libres que persistió durante todo el ciclo en el ambiente litoral. La conductividad varió inversamente al nivel hidrométrico (Figura 4.1), con valores máximos en verano en la zona litoral. Los sólidos en suspensión también fluctuaron en forma inversa al nivel hidrométrico, con concentraciones mayores en verano (aguas bajas) y menores en otoño-invierno (aguas altas). En cuanto a los nutrientes disueltos, el nitrógeno (nitratos + amonio) presentó concentraciones que serían mayormente limitantes para el desarrollo fitoplanctónico en la zona pelágica en primavera-verano, mientras que la concentración de fósforo fue elevada y disminuyó sensiblemente en verano en las zonas pelágicas. La concentración de clorofila *a* fitoplanctónica fue menor en la zona litoral y mayor en verano en los ambientes pelágicos (Tabla 4.1).

Ambiente	Primavera 7-Nov-11			Verano 7-Mar-12			Otoño 12-Jun-12			Invierno 5-Sep-12		
	Pef	Pa	L	Pef	Pa	L	Pef	Pa	L	Pef	Pa	L
Profundidad (m)	0,4	0,5	0,35	0,39	0,5	0,27	0,4	0,58	0,47	0,6	0,7	0,53
Temperatura (°C)	25,8	25,3	20,5	28	29,5	22,6	7,8	8,2	5,3	13,3	13,5	13
Oxíg. dis. (mg L ⁻¹)	6,2	7	2,5	8,5	16,1	0	4,8	6,4	3,3	6,3	5,3	1,6
Sól. susp. (mg L ⁻¹)	64	13	74	274	190	115	53	11	16	3	52	9
pH	6,6	6,8	6,6	8,4	8,7	5,8	6,2	6,6	6,6	6,6	7,0	6,4
Conductividad ($\mu\text{S cm}^{-1}$)	2050	1900	2150	1790	1720	2630	890	1030	1040	627	460	550
N-NH ₄ (mg L ⁻¹)	ND	ND	0,06	0,06	0,04	2,21	0,23	1,12	0,19	0,03	0,45	0,04
N-NO ₃ (mg L ⁻¹)	ND	ND	ND	ND	0,01	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND
P-PO ₄ (mg L ⁻¹)	0,59	0,43	0,41	0,07	0,06	1,04	0,68	1,56	0,61	0,25	0,25	0,25
Clorofila <i>a</i> ($\mu\text{g L}^{-1}$)	8,7	10,9	1,5	448,4	124,1	41,4	8,7	13,1	9,8	19,6	47,9	10,9
% cobertura plantas flotantes	0	0	80	2	0	95	50	0	100	2	0	100

Tabla 4.1. Caracterización de los ambientes analizados en base a las variables limnológicas medidas. Pef: pelágico con macrófitas emergentes y presencia estacional de macrófitas flotantes; Pa: pelágico de aguas abiertas; L: litoral. ND: no detectable.

La biomasa fitoplanctónica varió de forma muy marcada a lo largo del ciclo estacional (Figura 4.2). La biomasa total fue mayor en verano y menor en otoño en todos los ambientes. Considerando las variaciones espaciales, las biomásas fitoplanctónicas fueron mayores en el ambiente de aguas abiertas (Pa), excepto en verano cuando los máximos se registraron en el ambiente con macrófitas emergentes (Pef). Las

fracciones de tamaño también fluctuaron marcadamente a lo largo del ciclo estacional y en cada estación los patrones fueron similares entre los ambientes: las algas pequeñas (MDL <30 μm) dominaron sólo en primavera y en las demás estaciones las algas de mayor tamaño (MDL >30 μm) siempre fueron dominantes (Figura 4.2). Particularmente en verano la fracción fitoplanctónica de tamaño mayor estuvo representada por cianobacterias.

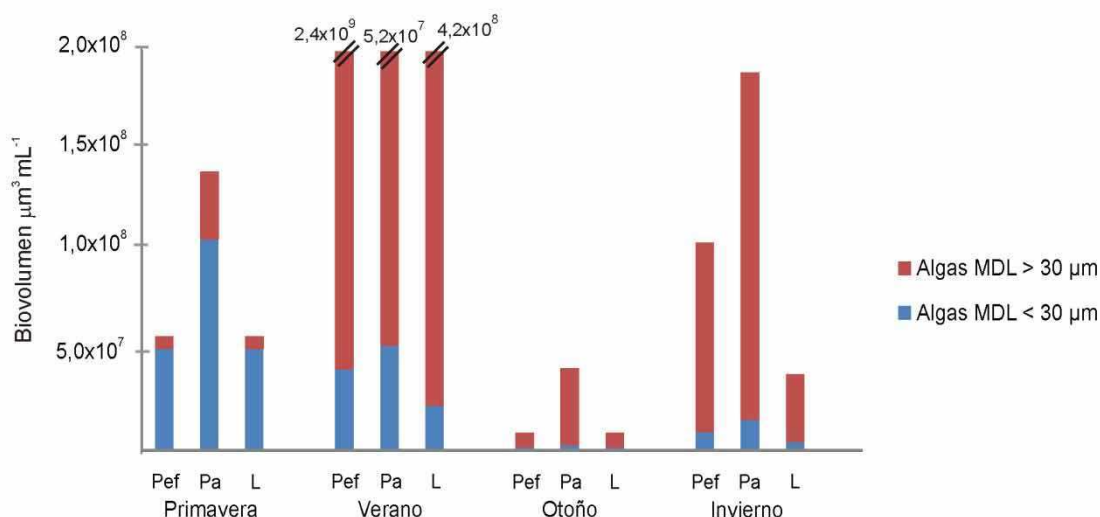


Figura 4.2. Biovolumen de las fracciones de tamaño del fitoplancton en cada ambiente (Pef: pelágico con macrófitas emergentes, Pa: pelágico de aguas abiertas, L: litoral) y en cada estación del año a lo largo de un ciclo estacional. MDL: máxima dimensión lineal.

La biomasa del zooplancton varió a lo largo de las estaciones del año; las diferencias fueron muy notables al comparar las estaciones cálidas y de aguas bajas, con valores muy elevados, con las estaciones frías y de aguas altas que presentaron valores marcadamente menores (Figura 4.3 A). En los ambientes pelágicos (Pef y Pa) la biomasa fue mayor en primavera, principalmente representada por copépodos calanoideos (macrozooplancton), y disminuyó en verano, cuando los rotíferos eurihalinos (microzooplancton) dominaron. En el ambiente litoral con profuso desarrollo de macrofitia flotante (L), la biomasa fue similar en primavera y verano; los grupos estuvieron más equitativamente representados y los copépodos ciclopoideos tuvieron una contribución considerable. Las variaciones de abundancia total del zooplancton siguieron este mismo patrón, sin embargo los valores máximos se registraron en verano, como producto del gran incremento de los rotíferos.

Estas variaciones de la biomasa del zooplancton se corresponden con cambios en las proporciones relativas del micro y macrozooplancton (Figura 4.3 B). En los ambientes pelágicos el aporte del macrozooplancton fue máximo en primavera, intermedio en otoño e invierno y mínimo en verano. En el ambiente litoral la proporción de macrozooplancton fue más alta en las estaciones cálidas y disminuyó en las estaciones más frías.

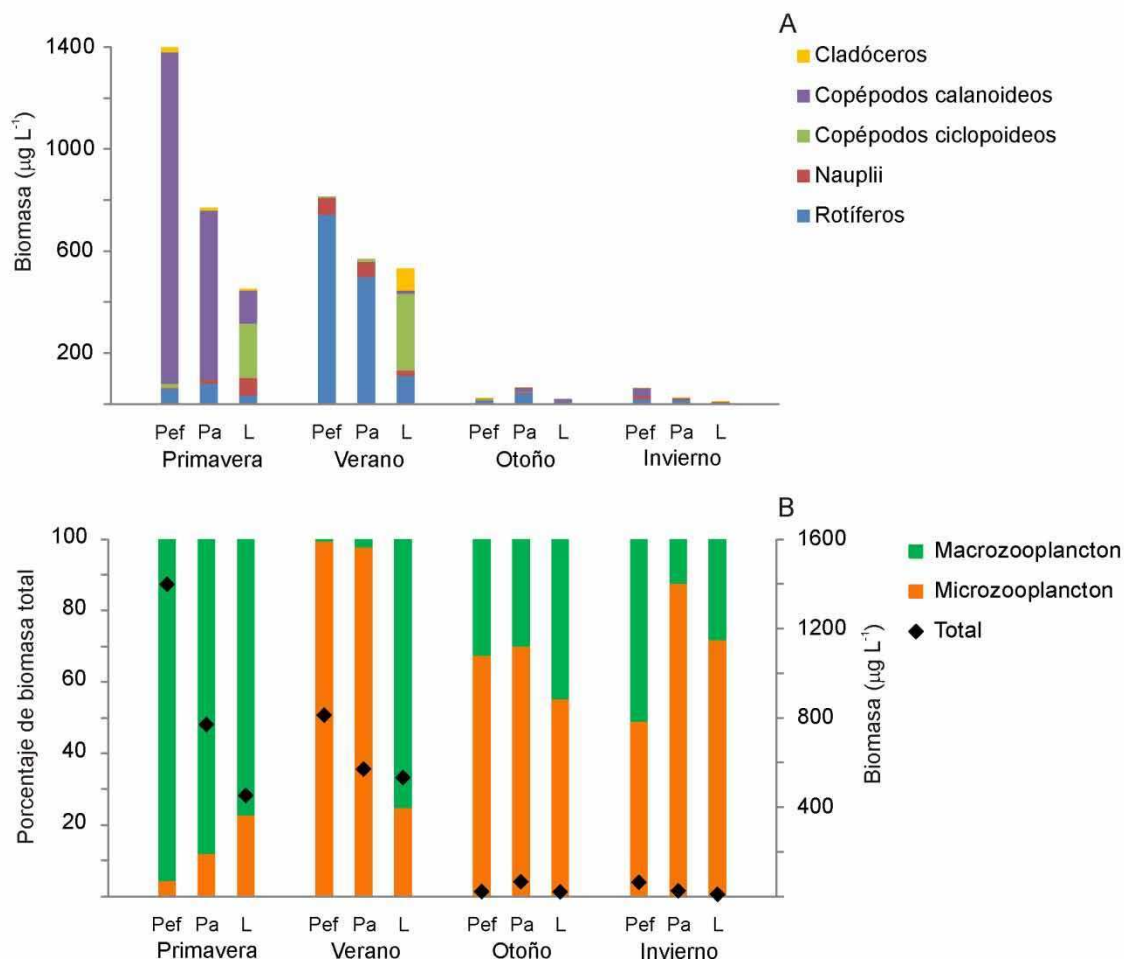


Figura 4.3. Variación estacional de la biomasa de los grupos zooplanctónicos (A) y de biomasa total y la proporción de macro y microzooplancton (B) en cada ambiente. Pef: pelágico con macrófitas emergentes y presencia estacional de macrófitas flotantes, Pa: pelágico de aguas abiertas, L: litoral.

Entre los peces planctívoros la especie dominante fue *Cnesterodon decemmaculatus* (Cyprinodontiformes, Poeciliidae), ocasionalmente acompañada por escasos individuos de las especies *Jenynsia multidentata* (Cyprinodontiformes, Anablepidae) y *Cyphocharax voga* (Characiformes, Curimatidae).

La abundancia de estos predadores fue notablemente más alta en el período primavera-verano (abundancia total entre 8 y 40 ind m⁻²) que en otoño-invierno (entre 0 y 4 ind m⁻²) (Figura 4.4). En primavera se registraron abundancias máximas de peces en el ambiente pelágico con macrofitia emergente (Pef) y valores menores en aguas abiertas (Pa) y en el ambiente litoral con macrofitia flotante (L). En verano no se registraron peces planctívoros debajo de la macrofitia flotante en el litoral ni en los ambientes pelágicos, el patrón fue inverso con respecto al observado en primavera: la abundancia se incrementó en aguas abiertas y fue mayor que entre la vegetación emergente, donde los valores decrecieron. En esta estación se registró también la presencia de *Jenynsia multidentata* entre las macrófitas emergentes.

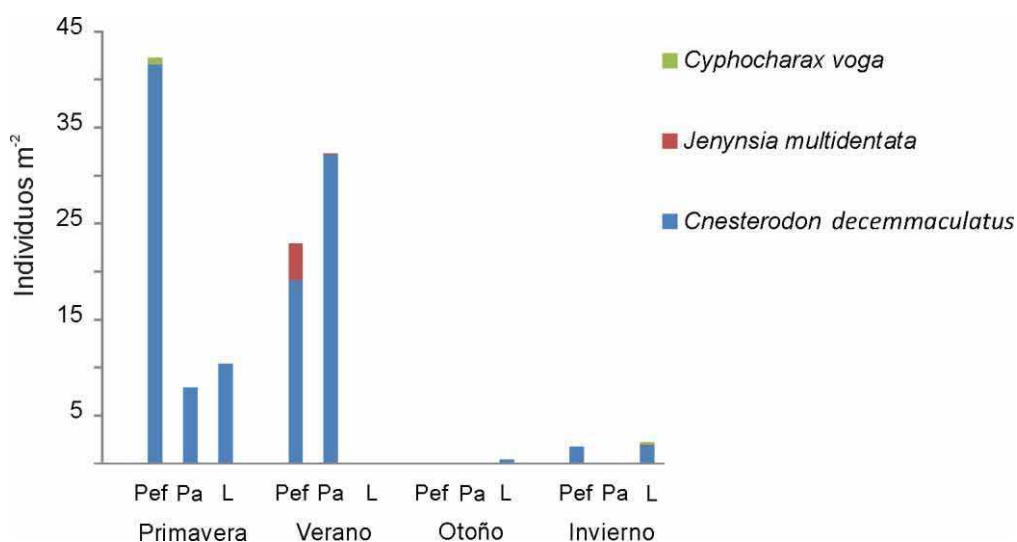


Figura 4.4. Variación estacional de la abundancia promedio de los peces omnívoros-planctívoros en cada ambiente. Pef: pelágico con macrófitas emergentes y presencia estacional de flotantes, Pa: pelágico de aguas abiertas, L: litoral.

Las tres especies de peces registradas fueron de tamaño similar; el largo total varió entre 11 y 21 mm en otoño e invierno, respectivamente, con valores intermedios en primavera y verano (Tabla 4.2). De los 271 peces planctívoros disecados, el 95 % tenía algún contenido en el tubo digestivo. La composición de la dieta de *C. decemmaculatus* cambió entre la primavera y el verano y también se observaron algunas diferencias espaciales. En primavera las *algas + detritos* y el *zooplancton* fueron los componentes más importantes de la dieta de los peces en los ambientes pelágicos (ocuparon ~30-40 % del volumen del tubo digestivo cada uno). En el ambiente litoral profusamente vegetado las *algas + detritos* fueron el componente más

importante en la dieta y la proporción de *zooplancton* fue similar a la de los insectos (~65, 12, y 11 %, respectivamente). En verano la dieta estuvo constituida principalmente por cianobacterias que en promedio ocuparon entre 80-100 % de los tubos digestivos analizados.

La composición de la dieta de *Jenynsia multidentata* pudo ser explorada sólo en verano en el ambiente con macrófitas emergentes, cuando se registraron varios ejemplares. El *zooplancton* fue el ítem más representado en su dieta (~36 %, mayormente rotíferos del género *Brachionus*), seguido de las *algas + detritos* (~20 %). Es interesante destacar que no se registraron cianobacterias en la dieta de esta especie, a pesar de una gran abundancia en el ambiente.

La dieta de *Cyphocharax voga* fue analizada en pocos individuos, ya que esta especie fue muy escasa. En los contenidos digestivos se encontraron principalmente copépodos ciclopoideos y cladóceros.

Ambiente	Especie	Largo medio total (mm)	# total tubos digestivos revisados	% en tubo digestivo				
				Vacío	Zooplancton	Algas+detritos	Insectos	
Primavera	Pef	<i>C. decemmaculatus</i>	11,6	33	25,8 (0-80)	30,8 (0-80)	43 (0-100)	0,5 (0-1)
	Pa	<i>C. decemmaculatus</i>	13,1	44	29 (0-80)	43 (5-80)	29 (5-75)	0
	L	<i>C. decemmaculatus</i>	15,7	32	6,7 (0-50)	12,2 (0-90)	65,2 (0-100)	11,5 (0-90)
		<i>C. voga</i>	18,3	3	SD	SD	SD	SD
Verano	Pef	<i>C. decemmaculatus</i>	11,9	44	8,5 (0-50)	11,0 (0-70)	79,0* (0-100)	2,0 (0-20)
		<i>J. multidentata</i>	15,3	19	10 (0-50)	36,2 (0-90)	20,6 (0-100)	9,4 (0-50)
	Pa	<i>C. decemmaculatus</i>	19,4	33	0	0,1 (0-2)	99,9* (98-99)	0
	L	sin peces	-	-	-	-	-	-
Otoño	Pef	<i>C. decemmaculatus</i>	11,0	2	SD	SD	SD	SD
		<i>J. multidentata</i>	11,5	1	SD	SD	SD	SD
	Pa	<i>C. decemmaculatus</i>	11,5	1	SD	SD	SD	SD
	L	<i>C. decemmaculatus</i>	16,3	10	SD	SD	SD	SD
Invierno	Pef	<i>C. decemmaculatus</i>	21,4	22	SD	SD	SD	SD
	Pa	sin peces	-	-	-	-	-	-
	L	<i>C. decemmaculatus</i>	17,6	28	SD	SD	SD	SD
	<i>C. voga</i>	20,2	2	SD	SD	SD	SD	

Tabla 4.2. Largo total promedio de los peces analizados y composición de la dieta en cada ambiente durante el ciclo estacional estudiado. Se presenta el porcentaje promedio del tubo digestivo ocupado por cada ítem en términos de volumen, entre paréntesis se muestra el rango. * corresponde a ~ 100 % cianobacterias. Pef: pelágico con macrófitas emergentes y presencia estacional de flotantes, Pa: pelágico de aguas abiertas, L: litoral.

La frecuencia de ocurrencia de cada ítem en la dieta de *C. decemmaculatus* varió entre ambientes y estaciones del año (Figura 4.5). En primavera en los ambientes pelágicos se observaron mayores frecuencias de rotíferos, mientras que en el ambiente litoral los copépodos ciclopoideos y los insectos fueron más frecuentemente registrados en la dieta. En verano la frecuencia de ocurrencia de todos estos ítems fue baja, ya que como se mencionó anteriormente la dieta estuvo principalmente

constituida por cianobacterias. En el otoño los copépodos ciclopoideos y los rotíferos fueron registrados más frecuentemente en la dieta; en el ambiente con macrófitas emergentes estuvieron acompañados de ostrácodos e insectos. En el invierno en el ambiente litoral se registró la máxima frecuencia de copépodos calanoideos y rotíferos en la dieta de los peces, seguida por cladóceros y nauplii.

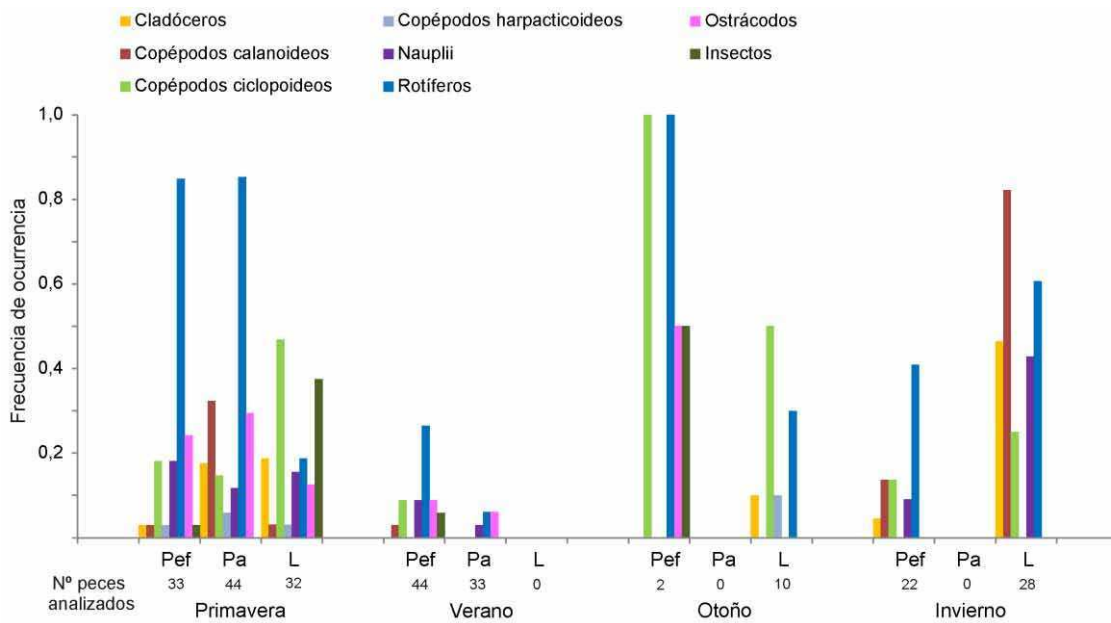


Figura 4.5. Frecuencia de ocurrencia de los grupos zooplanctónicos, ostrácodos e insectos registrados en la dieta de *Cnesterodon decemmaculatus* en cada estación del año y ambiente. Pef: pelágico con macrófitas emergentes y presencia estacional de macrófitas flotantes, Pa: pelágico de aguas abiertas, L: litoral.

En la figura 4.6 se muestra la proporción de la biomasa de los grupos zooplanctónicos en los ambientes y en la dieta de *C. decemmaculatus* para cada estación y ambiente estudiado. En general se observa que las proporciones de macrozooplancton (copépodos y cladóceros) en la dieta son mayores a las registradas en los ambientes correspondientes. En primavera en los ambientes vegetados (Pef y L) la proporción de copépodos ciclopoideos en la dieta es mayor a la observada en los respectivos ambientes; en aguas libres (Pa) la proporción de los grupos en la dieta y el ambiente son similares. En verano las proporciones de copépodos ciclopoideos y calanoideos en Pef y de nauplii en Pa fueron mayores en las dietas que en los ambientes.

Con respecto a la dieta de *J. multidentata* (en verano, entre las macrófitas emergentes), los rotíferos tuvieron un elevada frecuencia de ocurrencia en los estómagos analizados; aproximadamente el 99 % de la biomasa de zooplancton ingerida por estos peces estuvo conformada por rotíferos.

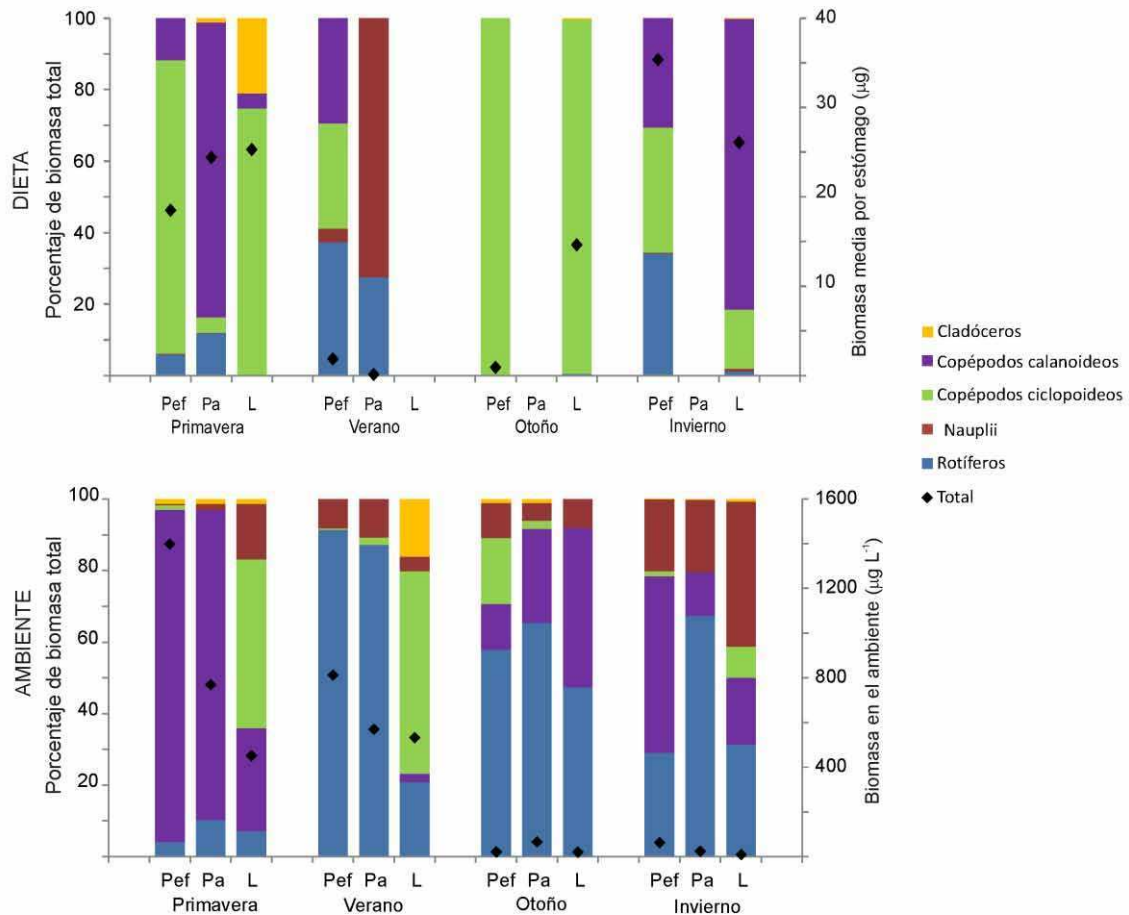


Figura 4.6. Porcentaje de biomasa cada grupo zooplanctónico y biomasa total en los ambientes y en la dieta de *C. decemmaculatus* para cada estación del año y ambiente estudiado. Pef: pelágico con macrófitas emergentes y presencia estacional de macrófitas flotantes, Pa: pelágico de aguas abiertas, L: litoral.

Los índices de selectividad alimentaria de *C. decemmaculatus* reflejan las diferencias descritas entre las proporciones de los ítems en la dieta de los peces y en los ambientes correspondientes. En la Figura 4.7 se observa que en general hay una selectividad negativa hacia los rotíferos y las nauplii (microzooplancton) y una selectividad positiva hacia los copépodos ciclopoideos y los cladóceros (macrozooplancton). En verano, cuando la dieta estuvo mayormente constituida por

cianobacterias los índices señalan selectividad neutra o negativa para todos los ítems del zooplancton.

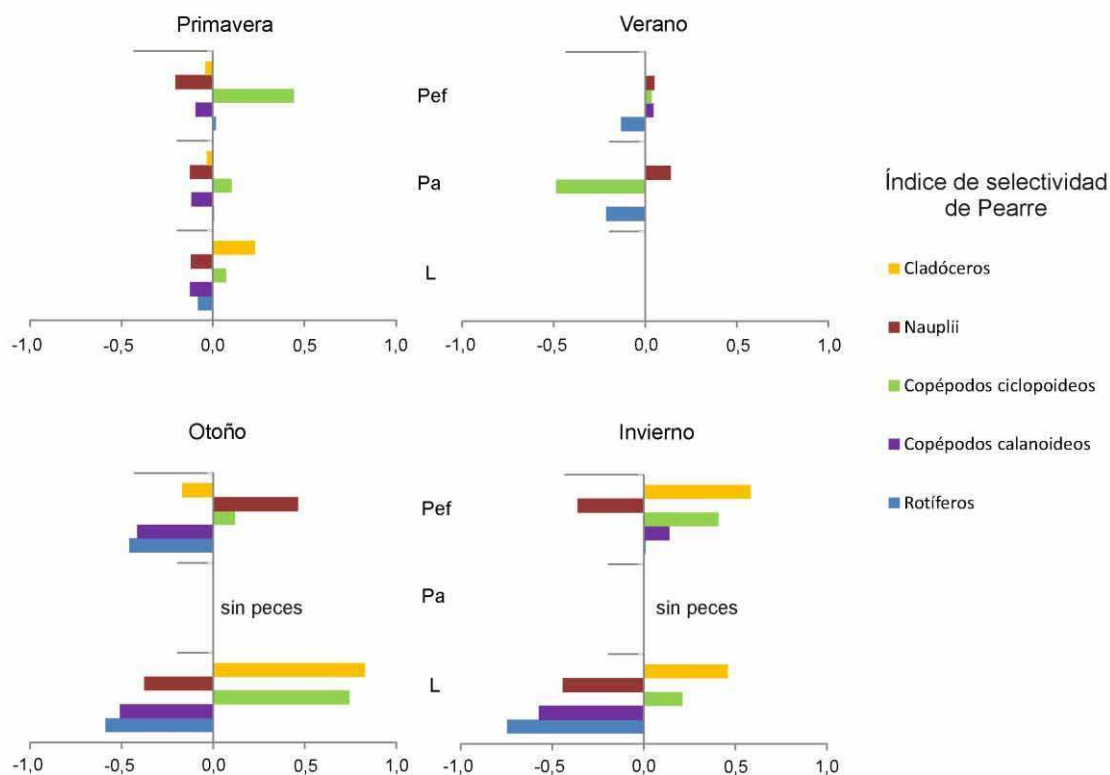


Figura 4.7. Índice de selectividad de Pearre para los grupos del zooplancton en cada estación del año y cada ambiente estudiado para *C. decemmaculatus*. Pef: pelágico con macrófitas emergentes y presencia estacional de macrófitas flotantes, Pa: pelágico de aguas abiertas, L: litoral.

Discusión

El estudio de un ciclo estacional permitió revelar la interacción de varios factores que afectan la estructura del zooplancton. En concordancia con los resultados obtenidos en los capítulos anteriores, el nivel hidrométrico, la variación estacional de la temperatura y la presencia de macrofitia son algunos de los reguladores principales del zooplancton, y en este capítulo se observa también el efecto de la predación por parte de los peces omnívoros-planctívoros.

En esta instancia del estudio determinamos la existencia de variaciones estacionales muy marcadas en la abundancia de los peces omnívoros-planctívoros, con densidades ampliamente mayores en primavera-verano, similarmente a lo registrado en otros lagos someros de regiones templadas cálidas (Gelós et al. 2010, Iglesias et al. 2008, Mazzeo et al. 2003) y subtropicales (Garcia et al. 2004). Las investigaciones de la

dinámica estacional de *Jenynsia multidentata* describen una baja supervivencia anual asociada a las bajas temperaturas de invierno con un período reproductivo que puede extenderse desde el inicio de la primavera hasta el verano y cuya duración disminuye al aumentar la latitud (García et al. 2004, Goyenola et al. 2011). Teniendo en cuenta que *Cnesterodon decemmaculatus*, la especie más abundante durante nuestro estudio, también tiene una estación reproductiva durante los meses cálidos (Lorier y Berois 1995), la dinámica estacional observada en la Laguna Grande probablemente esté determinada por las variaciones de temperatura. Con estos resultados podemos corroborar la primera hipótesis propuesta, ya que *la abundancia de los peces omnívoros-planctívoros es mayor en las estaciones cálidas (primavera y verano)*.

Estas fluctuaciones estacionales estuvieron acompañadas por diferencias espaciales muy marcadas, asociadas a la presencia y la cobertura de las macrófitas. En la primavera, la combinación de una alta disponibilidad de alimento (zooplancton y algas) y el refugio proporcionados por las macrófitas emergentes habrían favorecido las altas abundancias de peces planctívoros en este ambiente. Se ha visto que en los ambientes vegetados, con mayor complejidad estructural, la eficiencia de predación es menor, ya que las estructuras (vegetación) constituyen áreas de resguardo para las presas y obstáculos que reducen la movilidad de los predadores (Padial et al. 2009b). Así, los peces planctívoros habrían estado refugiados de los peces y aves piscívoros y se habrían favorecido en estos ambientes. Las menores abundancias en los ambientes de aguas abiertas y con macrófitas flotantes probablemente reflejen la respuesta de los peces a diferentes factores. Por un lado, los bajos tenores de oxígeno como los registrados debajo de la macrofitia flotante (80 % de cobertura en L) son desfavorables para la supervivencia de muchos peces (McNeil y Closs 2007, Miranda y Hodges 2000, Mossa y Scotta 1961). En otros estudios sobre la sensibilidad de los peces a la falta de oxígeno, se ha visto que las condiciones de hipoxia en determinadas zonas de las lagunas provocan migraciones hacia áreas más oxigenadas (Agostinho et al. 2007, Miranda et al. 2000); este comportamiento habría sido el caso en nuestro estudio, en el que los peces planctívoros se agregaron en las aguas más oxigenadas entre las macrófitas emergentes. Por otro lado, en el ambiente de aguas abiertas con una baja complejidad estructural pero con mayor abundancia de recurso alimenticio que bajo las plantas flotantes, los peces planctívoros serían más vulnerables a la predación por peces o aves piscívoros, lo que explicaría sus menores abundancias como fuera reportado en otros estudios (Iglesias et al. 2007, Meerhoff et al. 2003). Posteriormente en el verano, la ausencia de peces planctívoros en el ambiente completamente cubierto con macrófitas flotantes concuerda con la baja

tolerancia a la anoxia. Además, en esta ocasión la turbidez elevada provocada por las cianobacterias habría influido para que las abundancias de peces planctívoros fueran similares entre los ambientes pelágicos vegetado y no vegetado. En estudios experimentales se ha establecido que la eficiencia de predación de los peces piscívoros disminuye en condiciones de elevada turbidez (De Robertis et al. 2003, Snickars et al. 2004) y esto podría explicar la distribución más homogénea de los peces planctívoros entre áreas con y sin refugio. En este sentido, Gelós et al. (2010) observaron que en condiciones de elevada turbidez estos peces no realizan movimientos antipredatorios diarios (refugiarse entre las macrófitas durante el día y migrar hacia la zona pelágica para alimentarse durante la noche) y Engström-Öst et al. (2006) determinaron experimentalmente que algunos peces pequeños pueden utilizar las floraciones de cianobacterias como refugio contra los predadores. Por último, en otoño e invierno, la mayor transparencia del agua y la disponibilidad de oxígeno debajo de las plantas flotantes, habrían determinado las abundancias similares de los peces planctívoros entre los ambientes vegetados con plantas de distintas formas de vida y una abundancia casi nula en las aguas abiertas. Con estos resultados no podemos corroborar la segunda hipótesis propuesta para este trabajo, porque *no siempre la abundancia de los peces omnívoros-planctívoros es mayor en los ambientes vegetados que en las aguas libres*. La distribución espacial de los mismos está influenciada por la disponibilidad de oxígeno disuelto asociado a la cobertura de las plantas flotantes, y por lo tanto por la forma de vida de la macrofitia, y la turbidez de la columna de agua.

El análisis de la dieta de *Cnesterodon decemmaculatus* en coincidencia con lo registrado en estudios previos (Iglesias et al. 2008, López Cazorla et al. 2003, Quintans et al. 2009), reveló una composición variada, en la que el zooplancton junto con las algas y los detritos fueron los ítems más representados. Al analizar su selectividad hacia el zooplancton, se observó generalmente una selectividad positiva hacia los copépodos ciclopoideos y los cladóceros. Es interesante destacar que en la primavera la selectividad positiva fue registrada en los ambientes vegetados (pelágicos o litorales), mientras que en el ambiente de aguas libres la selectividad fue neutra. Si bien se ha visto que en los ambientes con mayor complejidad estructural, como los vegetados, la eficiencia de la predación de los peces planctívoros disminuye (medida como cantidad capturas/hora) (Manatunge et al. 2000, Padial et al. 2009b), no se han evaluado los efectos de la complejidad del hábitat sobre la estrategia de alimentación de estos peces (oportunista o selectiva). En estudios experimentales sobre otros predadores acuáticos, como el pez de agua dulce *Perca flavescens*, el cangrejo

Menippe mercenaria y el caracol *Busycon carica* (estos últimos marinos) se ha determinado que en ambientes con mayor complejidad estructural éstos exhibieron una estrategia alimenticia más selectiva que en los ambientes más simples, donde la estrategia fue oportunista (Hughes y Grabowski 2006, Weber et al. 2010). Estos resultados se han interpretado como el efecto de partición de nichos en ambientes estructurados, es decir que los predadores presentan una conducta selectiva que disminuye la competencia entre ellos y permite su coexistencia, o como una selección de los predadores hacia las presas más fáciles de capturar y manipular. Las diferentes velocidades de nado de los copépodos y los cladóceros determinan distintas probabilidades de escape frente a la predación que pueden resultar en una aparente selección de presas por parte de los peces (Drenner et al. 1978). En nuestro estudio, la selectividad positiva hacia los copépodos ciclopoideos en el ambiente con macrófitas emergentes podría deberse a que éstos son simplemente más fáciles de capturar que los abundantes copépodos calanoideos, los cuales son nadadores muy veloces. La alta capacidad de escape de los copépodos calanoideos se ha determinado experimentalmente (Drenner et al. 1978) y ésta constituiría su estrategia antipredatoria, como fuera sugerido en trabajos previos (González Sagrario y Balseiro 2010). Cabe destacar que a pesar de la capacidad de escape de los copépodos calanoideos, su abundancia podría eventualmente estar controlada por los peces. En este sentido, serían necesarios estudios intensivos en el tiempo para explorar más profundamente la dinámica de este grupo. En verano, en condiciones de aguas bajas y turbias debido a las abundancias muy altas de cianobacterias, éstas predominaron en la dieta de *C. decemmaculatus* y la selectividad hacia el zooplancton fue negativa o neutra. La biomasa media de zooplancton ingerida por los peces planctívoros fue mínima y esto pudo deberse a la interferencia de las cianobacterias en la visibilidad de los peces, debido a la elevada turbidez y al bloqueo de las branquias, que constituye un efecto perjudicial para la actividad de estos organismos (Engström-Öst et al. 2006). Con estos resultados podemos corroborar la tercera hipótesis propuesta, ya que los peces omnívoros-planctívoros exhiben una selectividad alimentaria positiva hacia el macrozooplancton. Si bien estas conclusiones se refieren a la especie planctívora netamente dominante, los resultados referidos a *J. multidentata* son interesantes y merecen seguir investigándose. Nuestras observaciones indican que esta especie no parece tener selectividad para el zooplancton, ya que consume mayoritariamente el ítem de mayor oferta en el ambiente, los rotíferos. Por otro lado, *Jenynsia* seleccionaría negativamente a las cianobacterias reflejando un comportamiento adaptativo con respecto a estas especies potencialmente tóxicas y formadoras de floraciones en aguas bajas. De esta manera, sugerimos continuar los estudios para

ratificar la selectividad alimentaria de este pez omnívoro-planctívoro, especialmente en circunstancias de mayor densidad poblacional.

Finalmente, a lo largo de este ciclo estacional analizado se observó que la biomasa relativa del micro y macrozooplancton estuvo influenciada por varios factores. En primer lugar, al contrario de lo esperado, la contribución del macrozooplancton fue máxima en primavera en todos los ambientes, en coincidencia con las máximas abundancias de peces. Esto podría deberse a que en esta ocasión el macrozooplancton estuvo mayormente representado por los copépodos calanoideos, los cuales, como se mencionó previamente, tienen una alta capacidad de escape frente a los predadores (Drenner et al. 1978, Lenz y Hartline 1999, Lenz et al. 2000). Posteriormente en el verano, la presión de predación fue potencialmente alta debido a la elevada abundancia de peces planctívoros; sin embargo los contenidos estomacales revelaron una predación mínima sobre el macrozooplancton y el efecto “top-down” no sería la causa de su escasez. Las altas biomásas de cianobacterias han sido señaladas como un factor perjudicial para el desarrollo del macrozooplancton (Havens et al. 2000) al igual que las elevadas salinidades que pueden limitar el de los cladóceros como *Daphnia* sp. (Jeppesen et al. 1994, 2007). En estas condiciones dominaron los rotíferos eurihalinos, como fuera reportado en trabajos previos (Cirós-Pérez et al. 2001, Claps et al. 2009, Crome y Carpenter 1988) y en coincidencia con nuestros resultados para el período de aguas bajas 2008-2009. Luego en otoño e invierno, bajo una leve presión de predación por parte de los escasos peces, no se observó un mayor aporte de la biomasa del macrozooplancton, como se esperaba. El incremento marcado del nivel hidrométrico en la laguna en junio, habría limitado el desarrollo del macrozooplancton a través del efecto de lavado, como se ha sugerido en otras lagunas de inundación (Baranyi et al. 2002, José de Paggi y Paggi 2007, Paidere 2009, Rennella y Quirós 2006). En estas circunstancias, en las que la baja presión de predación habría permitido el desarrollo de esta fracción, las condiciones hidrológicas determinaron una mayor participación del microzooplancton nuevamente. Con estos resultados no podemos corroborar la cuarta hipótesis de trabajo propuesta, ya que *las variaciones estacionales de abundancia de peces omnívoros planctívoros no producen diferencias estacionales en las biomásas relativas del micro y macrozooplancton*. Si bien existen diferencias estacionales en la presión de predación por parte de los peces, ésta no es la única causa que determina la abundancia relativa del macro y microzooplancton y otros factores como el nivel hidrométrico pueden jugar un rol principal.

Discusión General

En los últimos años el estudio de la hipótesis de los estados alternativos aplicado a sistemas acuáticos someros ha producido un marco teórico que permitió un avance significativo en el conocimiento de las lagunas de regiones templadas del Hemisferio Norte (Scheffer et al. 1993, 2003, Scheffer y van Nes 2007). Sin embargo, se ha arribado a muchas conclusiones que no logran explicar de forma eficaz o no coinciden con la información existente de las estructuras de las comunidades y procesos ecológicos descritos para las lagunas localizadas en las llanuras de inundación de los grandes ríos sudamericanos. Esta limitación se debe a que no se consideraron los efectos que tiene el pulso de inundación en la regulación de las comunidades y procesos biogeoquímicos, ni se incluyeron sistemas localizados en regiones subtropicales o templado-cálidas donde la mayor temperatura determina la dominancia de otros grupos y formas de vida. Más recientemente, los estudios se han extendido a otras regiones climáticas para obtener información acerca de cómo responderían los lagos templados a las temperaturas crecientes en un planeta más caliente y se han replanteado ciertos conceptos, particularmente aquellos relacionados a las cascadas tróficas y diversidad de las comunidades (Iglesias 2010, Meerhoff et al. 2007b, 2012).

Los estudios a campo llevados a cabo en la Laguna Grande para esta tesis amplían el conocimiento acerca de los efectos que tienen el régimen hidrológico y las macrófitas sobre el zooplancton de una laguna de inundación. Los ensambles de macrófitas fueron afectados por las variaciones de nivel hidrométrico de la laguna y, a su vez influyeron de forma conjunta sobre los atributos del zooplancton a través de modificaciones de la heterogeneidad ambiental, cambios en las condiciones físico-químicas del agua y en la disponibilidad y calidad del recurso alimenticio. La evaluación del efecto de la predación por los peces omnívoros-planctívoros sobre la composición de tamaños del zooplancton evidenció la influencia conjunta de la estacionalidad de la temperatura y de los cambios ambientales asociados a las variaciones hidrométricas en la distribución temporal y espacial de estos predadores.

Al inicio del estudio (primavera-verano 2008-2009) se registró un período de *aguas bajas* en la laguna, asociado a una anomalía negativa del evento hidrometeorológico ENSO, con el nivel hidrométrico más bajo registrado desde el año 1997 cuando comenzaron las investigaciones limnológicas en el humedal (O'Farrell et al. 2011). En estas condiciones extremas el zooplancton presentó características muy particulares. En primer lugar, la corta columna de agua provocó la concentración de organismos que alcanzaron abundancias muy elevadas (hasta 25000 ind L⁻¹). La heterogeneidad ambiental mínima, reflejada principalmente por ambientes pelágicos reducidos, junto con la salinidad extremadamente alta (conductividades de hasta 7000 $\mu\text{S cm}^{-1}$)

restringieron la riqueza y la diversidad zooplanctónicas y determinaron una composición del ensamble mayoritariamente constituido por especies de hábito planctónico (las especies de hábito no planctónico o litorales comúnmente asociadas a la vegetación estuvieron poco representadas). Las especies presentes, como los rotíferos *Brachionus plicatilis*, *B. ibericus*, *B. dimidiatus*, *Filinia saltator*, el cladóceros *Moina micrura* y el copépodo *Metacyclops mendocinus*, se caracterizan por ser eurihalinas, reflejando la limitación impuesta por la alta salinidad. Las condiciones de hacinamiento y la baja calidad de alimento proporcionada por las cianobacterias habrían disparado el cambio hacia la reproducción sexual en muchas de las especies mencionadas. Teniendo en cuenta que estos organismos se reproducen sexualmente en condiciones desfavorables para producir huevos de resistencia (Gyllström y Hansson 2004), la reproducción sexual registrada indica condiciones adversas para el zooplancton durante este período. Si bien en esta primera etapa el rol de la predación por parte de los peces omnívoros-planctívoros no fue evaluado, los resultados obtenidos en el capítulo 4 nos permiten establecer algunas relaciones. Considerando las dietas de las dos especies de peces omnívoros-planctívoros registradas en la laguna durante el verano de 2012 que presentó condiciones similares a este período, es plausible que el rol de la predación no haya sido un factor determinante en la abundancia y estructura de tamaños del zooplancton. Así, *Cnesterodon decemmaculatus* habría ingerido altas biomásas de cianobacterias, implicando un bajo efecto sobre el zooplancton, mientras que *Jenynsia multidentata* habría predado sobre rotíferos del género *Brachionus*, pero su predación no habría provocado una disminución sobre las altísimas abundancias de rotíferos. En estas condiciones no existiría un efecto “top-down” del zooplancton sobre las algas, como lo reveló la baja relación entre la biomasa algal y la biomasa del zooplancton. Esto se debe en parte a que el gran tamaño de las cianobacterias dominantes determina su baja palatabilidad para el zooplancton y a la escasez de filtradores grandes que no logra compensar la elevada biomasa algal palatable (<30 µm). Estos resultados apoyan la existencia de un estado turbio en aguas bajas sustentado por un proceso de retroalimentación que estabiliza la dominancia del fitoplancton mientras las condiciones hidrométricas no cambien.

Los pulsos de inundación registrados posteriormente determinaron los períodos de *llenado* y la *permanencia de las aguas altas* de la laguna. Los cambios profundos provocados por el aumento del nivel hidrométrico comprendieron modificaciones físico-químicas que favorecieron un mayor desarrollo de los ensambles de macrófitas que a su vez promovió la heterogeneidad ambiental. Los efectos de los pulsos sobre la

abundancia de las comunidades biológicas (plancton y macrófitas) dependieron del momento del año en que éstos ocurrieron, resaltando así la importancia del rol de la estacionalidad de la temperatura en estas latitudes. El primer pulso ocurrido a fines del verano de 2009 produjo la liberación y lavado de nutrientes hacia la columna de agua promoviendo el crecimiento de las comunidades planctónicas (elevadas abundancias fitoplanctónicas y zooplanctónicas) y la recolonización de las macrófitas flotantes que estuvieron limitadas por las heladas de invierno. En cambio, durante el período de *permanencia de las aguas altas*, la dilución y el lavado habrían limitado el crecimiento del fitoplancton y el zooplancton, mientras que la mayor profundidad y la elevada temperatura con disponibilidad de nutrientes permitieron un desarrollo profuso de las plantas flotantes.

La sucesión del zooplancton a partir del *llenado* de la laguna estuvo relacionada con diferentes factores al considerar los distintos niveles taxonómicos. Teniendo en cuenta que la laguna había experimentado una sequía casi completa y que no existe una conexión superficial directa con los ríos adyacentes cuando el nivel de agua subió, los estadios de resistencia presentes en el ambiente habrían permitido la rápida recolonización de la laguna. Sin embargo, no se puede descartar la dispersión desde otros cuerpos de agua del humedal. La dinámica temporal de los grandes grupos del zooplancton (rotíferos, copépodos y cladóceros) estuvo asociada a los cambios ambientales establecidos por los pulsos hídricos y por la estacionalidad térmica. Los rotíferos fueron el grupo dominante durante la mayor parte del estudio; los incrementos más marcados de sus abundancias estuvieron relacionados con los disturbios generados por el primer y tercer pulso hídrico y ponen en evidencia la habilidad de este grupo para desarrollarse luego de los mismos. Contrariamente, los cladóceros fueron el grupo menos representado y su abundancia habría estado regulada por una combinación de factores. Considerando los resultados del estudio estacional sobre los peces predadores del zooplancton (capítulo 4), la elevada presión de predación explicaría la escasa abundancia de cladóceros durante la primavera- verano de aguas claras, especialmente en los ambientes sin o con poco desarrollo de plantas flotantes. Asimismo, los incrementos de la abundancia de cladóceros en invierno-primavera de 2009 y otoño-invierno de 2010, habrían estado favorecidos por la escasa presión de predación determinada por las bajas abundancias de peces durante estas estaciones del año. Otro factor determinante para el incremento de este grupo en los períodos mencionados fue la ausencia de disturbios generados por los pulsos hídricos, ya que de haber ocurrido, habrían limitado su desarrollo tal como se sugirió en el capítulo 4. Los copépodos también fueron escasos durante la mayor parte de este período. En

particular, las abundancias elevadas de *M. mendocinus* al inicio del *llenado* habrían estado determinadas por la activación de los estadios de resistencia cuando el nivel hidrométrico subió. Posteriormente, los patrones de abundancia de este grupo perteneciente al macrozooplancton también pueden explicarse por la combinación de los efectos negativos de predación por parte de los peces y la dilución asociadas a los pulsos hídricos. Es interesante destacar que las variaciones de la abundancia de los grandes grupos del zooplancton presentaron algunas diferencias espaciales asociadas con las macrófitas, aunque éstas no fueron significativas durante el período de este estudio. Los factores reguladores de la sucesión de los principales grupos zooplanctónicos se relacionaron con las grandes fluctuaciones de las condiciones ambientales asociadas a la estacionalidad de la temperatura y del régimen hidrológico. Estos resultados extienden el conocimiento acerca de los factores que regulan la composición y la sucesión de los grandes grupos del zooplancton de las lagunas de inundación en regiones templado-cálidas. Si bien la elevada abundancia de los peces omnívoros-planctívoros durante los períodos cálidos podría explicar la escasez del macrozooplancton mediante el efecto “top-down” (Meerhoff et al. 2012 y citas en este trabajo), la dinámica de este último grupo depende fuertemente de la condición hidrológica. Nuestros resultados concuerdan con los patrones encontrados en otros estudios llevados a cabo en lagunas reguladas por el pulso hídrico, en los que se postula que la alta frecuencia de los disturbios (relacionados con los pulsos) determina la dominancia de los rotíferos por sobre los microcrustáceos (Paidere 2009) y que éstos últimos pueden llegar a ser dominantes sólo en los períodos con mayor tiempo de residencia del agua (Baranyi et al. 2002). La dominancia de los rotíferos en estas lagunas concuerda con la hipótesis propuesta por Townsed et al. (1997) para macroinvertebrados que habitan arroyos, ya que los ambientes con disturbios frecuentes presentan una mayor proporción de grupos con características que le confieren resiliencia frente a los mismos, tales como el tamaño corporal pequeño y una alta tasa de reproducción. Por último, cabe destacar que estos patrones determinan una baja relación entre las biomásas zooplanctónica y fitoplanctónica y explican la capacidad limitada del zooplancton para controlar la biomasa algal. El control del fitoplancton estaría entonces relacionado a procesos de dilución y lavado determinados por las condiciones hidrológicas (capítulo 2) y el sombreado por parte de las macrófitas flotantes que limitan su crecimiento (de Tezanos Pinto et al. 2007), y así se mantendría el estado de aguas claras durante la fase de aguas altas.

Los cambios ambientales ocurridos durante las *aguas altas* también se vieron reflejados en una mayor diversidad zooplanctónica y en un cambio de su composición

específica como resultado de una combinación de factores. Por un lado, las condiciones ambientales más favorables propiciaron la colonización inicial de algunas especies eurihalinas (muchas registradas previamente en aguas bajas) y también del número de especies oligohalinas que incrementaron su abundancia conforme la salinidad descendió. Por otro lado, el desarrollo de las macrófitas produjo un mosaico de ambientes diferentes en la laguna, asociado a la distribución, cobertura y composición de los parches vegetados. Así, durante este período la heterogeneidad ambiental asociada a las macrófitas fue máxima y determinó la colonización adicional de especies litorales no planctónicas que promovieron una elevada diversidad zooplanctónica. Al explorar el efecto de las macrófitas de distintas formas de vida (emergentes y flotantes libres) sobre el aumento de la diversidad zooplanctónica, se determinó que las macrófitas flotantes juegan el rol principal, ya que su presencia ocasionó el salto cuantitativo en el número de especies del zooplancton. Contrariamente a lo que esperábamos la presencia de macrófitas emergentes no produce un incremento de la riqueza zooplanctónica, sino que alberga una riqueza similar a la presente en las aguas abiertas. Los patrones espaciales y temporales de la composición de las especies del zooplancton también estuvieron estrechamente asociados con la dinámica de las macrófitas flotantes. Cuando las macrófitas flotantes estuvieron presentes, determinaron la colonización de varias especies litorales, mientras que en períodos o ambientes sin plantas flotantes, dominaron las especies planctónicas. Llamativamente, la presencia de las macrófitas emergentes no determinó la colonización de especies particulares; los ensambles de estos ambientes tuvieron una composición muy similar a los de las aguas abiertas. Así, las macrófitas emergentes no promovieron el aumento de la riqueza y tampoco favorecieron el recambio espacial de las especies, ya que las especies compartidas por estos ambientes fueron aquellas de hábito planctónico comúnmente asociadas a los ambientes pelágicos. De esta manera destacamos el rol de las macrófitas flotantes libres, como “estructuras clave” de la heterogeneidad ambiental de la laguna ya que no sólo promueven la diversidad del zooplancton, sino que constituyen el nicho a ser ocupado por las especies litorales en esta laguna. Esta función estaría vinculada a la complejidad estructural otorgada por la distribución espacial de las raíces en la columna de agua (Fontanarrosa et al. 2012), que habilitarían distintos nichos para numerosas especies del zooplancton. Es interesante destacar que en una revisión de los cambios a nivel de la comunidad en lagunas realizada en el marco del calentamiento global, Meerhoff et al. (2012) predicen consecuencias potenciales fuertes y negativas para la biodiversidad local ante una expansión de la distribución geográfica de las plantas flotantes. Sin embargo, los autores consideran que los

factores locales del sistema ecológico pueden anular los efectos relacionados a la temperatura y así alterar las tendencias pronosticadas. A la luz de nuestros resultados, consideramos que es necesaria la inclusión de la influencia del pulso hídrico en el desarrollo, agregación y grado de cobertura de los parches de las macrófitas flotantes para realizar tales modelos predictivos y que sean efectivos para las lagunas de inundación de los grandes ríos.

Como mencionamos anteriormente, durante el período de *aguas altas* con profuso desarrollo de macrófitas flotantes, la abundancia del zooplancton fue muy escasa. En una primera etapa, asociada al primer período de muestreo (2008-2010) postulamos que la escasez del zooplancton provocada por los efectos de dilución, lavado y anoxia debajo de las plantas flotantes, podría estar acentuada además debido a que la profusa cobertura de macrófitas flotantes albergaría numerosos predadores y aumentaría el efecto “top-down”. Sin embargo, los resultados sobre la distribución espacial de los peces omnívoros-planctívoros nos revelan que las coberturas extensas de macrófitas flotantes no constituyen ambientes favorables para estos predadores. De esta manera, consideramos repensar la importancia acerca de la cobertura que tienen las plantas flotantes en determinar el rol de estos ambientes vegetados como refugio para los peces y las posibles consecuencias sobre el zooplancton (Meerhoff et al. 2007a, Padial et al. 2009b) teniendo en cuenta la estabilidad y la cobertura de la carpeta vegetal.

Implicancias para el manejo de sistemas someros

Los resultados de esta tesis brindan elementos para establecer pautas de manejo en sistemas someros de regiones subtropicales o templado-cálidas. Los escenarios “indeseables” pronosticados por los modelos del calentamiento global o de aceleración de la eutrofización, indican un aumento de la intensidad y frecuencia de las floraciones de cianobacteria tóxicas (Paerl y Paul 2012) o una ampliación de la distribución geográfica de las plantas flotantes (Feuchtmayr et al. 2009, Netten et al. 2010). Un manejo eficaz debe apuntar a la disrupción de los procesos de retroalimentación (Suding et al. 2004) en el estado de dominancia de las plantas flotantes sin causar un crecimiento desmedido de las cianobacterias. La intervención adecuada estaría relacionada con factores extrínsecos (fluctuaciones del nivel hidrométrico) más que con intervenciones que direccionen las interacciones tróficas.

Para finalizar proponemos un modelo conceptual simplificado en el que se representan los principales factores que influyen sobre el zooplancton de la Laguna Grande (Figura D.1)

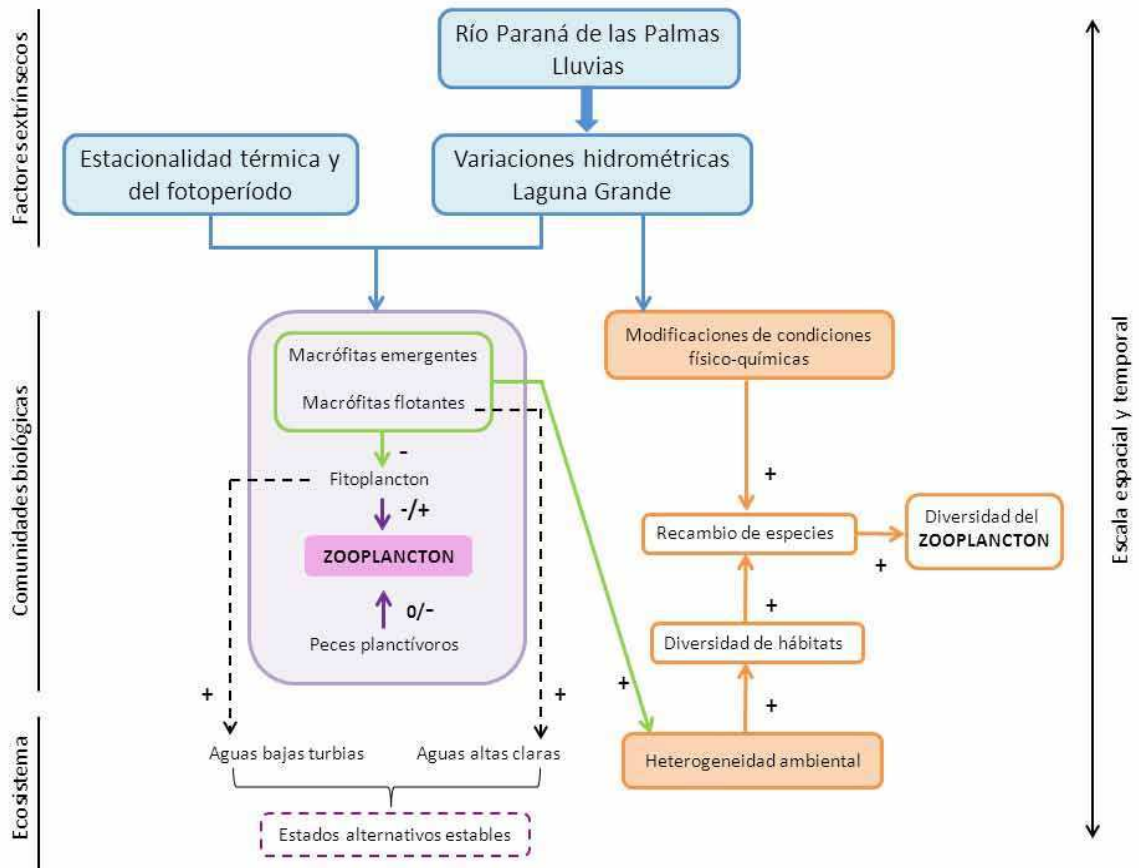


Figura D.1. Modelo conceptual sobre los factores que regulan al zooplancton de la Laguna Grande.

Bibliografía

- Agostinho AA, Thomaz SM, Gomes LC y Baltar SLSMA (2007). Influence of the macrophyte *Eichhornia Azurea* on fish assemblage of the Upper Paraná River floodplain (Brazil). *Aquatic Ecology* 41: 611-619
- Ahlstrom EH (1940). A revision of the rotatorian genera *Brachionus* and *Platyas* with descriptions of one new species and two new varieties. *Bulletin American Museum of Natural History* 77: 143-184
- Ahlstrom EH (1943). A revision of the rotatorian genus *Keratella* with description of three new species and five new varieties. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 80: 411-457
- Amblard C, Carrias JF, Bourdier G y Maurin N (1995). The microbial loop in a humic lake: seasonal and vertical variations in the structure of the different communities. *Hydrobiologia* 300/301: 71-84
- Amoros C y Bornette G (2002). Connectivity and biocomplexity in waterbodies of riverine floodplains. *Freshwater Biology* 47: 761-776
- Anderson C (2007). Temporal patterns in rates of community change during succession. *The American Naturalist* 169: 780-793
- APHA (2005). Standard methods for the examination of waters and wastewater. APHA. Washington, DC
- Arnott SE y Yan ND (2001). The influence of drought and re-acidification on zooplankton emergence from resting stages. *Ecological Applications* 12: 138-153
- Arts GHP, Van Der Velde G, Roelofs JGM y Van Swaay CAM (1990). Successional changes in the soft-water macrophyte vegetation of (sub)atlantic, sandy, lowland regions during this century. *Freshwater Biology* 24: 287-294
- Atlas ambiental de Buenos Aires (2008). <http://atlasdebuenosaires.gov.ar>
- Baranyi C, Hein T, Holarek C, Keckeis S y Schiemer F (2002). Zooplankton biomass and community structure in a Danube River floodplain system: effects of hydrology. *Freshwater Biology* 47: 473-482
- Battistoni PA (1995). Copepoda. En: EC Lopretto y G Tell, eds. *Ecosistemas de aguas continentales. Metodologías para su estudio III*. Ediciones Sur, Buenos Aires: 953-971
- Bazzaz FA (1975). Plant species diversity in old-field successional ecosystems in Southern Illinois. *Ecology* 56: 485-488
- Benzie (2005). The genus *Daphnia* (including *Daphniopsis*) (Anomopoda: Daphniidae). *Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World, Volume 21*. The University of Chicago Press
- Bornette G y Puijalon S (2010). Response of aquatic plants to abiotic factors: a review. *Aquatic Sciences* 73: 1-14
- Bornette G, Amoros C y Lamouroux N (1998). Aquatic plant diversity in riverine wetlands: the role of connectivity. *Freshwater Biology* 39: 267-283
- Boschilia SM, Oliveira EF y Thomaz SM (2008). Do aquatic macrophytes co-occur randomly? An analysis of null models in a tropical floodplain. *Oecologia* 156: 203-214
- Bottrell HH, Duncan A, Gliwicz ZM, Grygierek E, Herzig A, Hillbricht-Ilkowska A, Kurasawa H, Larsson P y Weglenska T (1976). A review of some problems in zooplankton production studies. *Norwegian Journal of Zoology* 24: 419-456

- Bouvy M, Nascimento SM, Molica RJR, Ferreira A, Huszar V y Azevedo SMFO (2003). Limnological features in Tapacurá Reservoir (Northeast Brazil) during a severe drought. *Hydrobiologia*. 493: 115-130
- Brendonck L y De Meester L (2003). Egg banks in freshwater zooplankton: evolutionary and ecological archives in the sediment. *Hydrobiologia* 491: 65-84
- Brock AM, Nielsen DL, Shiel RJ, Green JD y Langley JD (2003). Drought and aquatic community resilience: the role of eggs and seeds in sediments of temporary wetlands. *Freshwater Biology* 48 1207-1218
- Brown G (2003). Spatial heterogeneity reduces temporal variability in stream insect communities. *Ecology Letters* 6: 316-325
- Burian A, Schagerl M y Yasindi A (2012). Microzooplankton feeding behaviour: grazing on the microbial and the classical food web of African soda lakes. *Hydrobiologia* DOI 10.1007/s10750-012-1023-2
- Burks RL, Mulderij G, Gross E y Jones I (2006). Center stage: The crucial role of macrophytes in regulating trophic interactions in shallow lake wetlands. En: R Bobbink, B Beltman, JTA Verhoeven y DF Whigham, eds. *Wetlands: Functioning, Biodiversity Conservation and Restoration*. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg: 37-59
- Camilloni I y Barros V (2003). Extreme discharge events in the Paraná River and their climate forcing. *Journal of Hydrology* 278: 94-106
- Casali S, Calijuri MDC, Barbarisi B, Fróes RV, Gomes AA, Barbosa C, Freire Silva TS y Leão De Moraes Novo EM (2011). Impact of the 2009 extreme water level variation on phytoplankton community structure in Lower Amazon floodplain lakes. *Acta Limnologica Brasiliensia* 23: 260-270
- Casatti L, Mendes HF y Ferreira KM (2003). Aquatic macrophytes as feeding site for small fishes in the Rosana Reservoir, Paranapanema River, Southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 63: 213-222
- Castillo M (2000). Influence of hydrological seasonality on bacterioplankton in two neotropical floodplain lakes. *Hydrobiologia* 437: 57-69
- Cazzanelli M, Warming TP y Christoffersen KS (2008). Emergent and floating-leaved macrophytes as refuge for zooplankton in a eutrophic temperate lake without submerged vegetation. *Hydrobiologia* 605: 113-122
- Chander G, Markham BL, Helder DL y Ali E (2009). Remote sensing of environment summary of current radiometric calibration coefficients for Landsat MSS, TM, ETM+ and EO-1 Axi sensors. *Remote Sensing of Environment* 113: 893-903
- Chichizola SE (1993). Las comunidades vegetales de la Reserva Natural Estricta Otamendi y sus relaciones con el ambiente. *Parodiana* 8: 227-263
- Cirós-Pérez J, Gómez A y Serra M (2001). On the taxonomy of three sympatric sibling species of the *Brachionus plicatilis* (Rotifera) complex from Spain, with the description of *B. Ibericus* n. sp. *Journal of Plankton Research* 23: 1311-1328
- Claps MC, Gabellone NA y Neschuk NC (2009). Influence of regional factors on zooplankton structure in a saline lowland river: the Salado River (Buenos Aires Province, Argentina). *River Research and Applications* 25: 453-471
- Cleland EE (2011). Biodiversity and ecosystem stability. *Nature Education Knowledge* 2 (9):2
- Climate Prediction Center. www.cpc.ncep.noaa.gov
- Coops H, Beklioglu M y Crisman TL (2003). The role of water-level fluctuations in shallow lake ecosystems- workshop conclusions. *Hydrobiologia* 506-509: 23-27

- Costa Bonecker C y Aoyagui ASM (2005). Relationships between rotifers, phytoplankton and bacterioplankton in the Corumbá Reservoir, Goiás State, Brazil. *Hydrobiologia* 546: 415-421
- Costa Bonecker C, Da Costa CL, Machado Velho LF y Lansac-Tôha FA (2005). Diversity and abundance of the planktonic rotifers in different environments of the Upper Paraná River floodplain (Paraná State – Mato Grosso do Sul State, Brazil). *Hydrobiologia* 2005: 405–414
- Costa Bonecker C, Lansac-Tôha FA y Rossa DC (1998). Planktonic and non planktonic rotifers in two environments of the Upper Paraná River floodplain, State of Mato Grosso do Sul, Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 41: 447-456
- Cramer MJ y Willig MR (2005). Habitat heterogeneity, species diversity and null models. *Oikos* 2: 209-218
- Crome FHJ y Carpenter SM (1988). Plankton community cycling and recovery after drought-dynamics in a basin on a floodplain. *Hydrobiologia* 164: 193-211
- Curran PJ (1985). Principles of remote sensing. Longman Group Limited. London
- Cyr H y Curtis J (1999). Zooplankton community size structure and taxonomic composition affects size-selective grazing in natural communities. *Oecologia* 118: 306-315
- de M Huszar VL y Reynolds CS (1997). Phytoplankton periodicity and sequence of dominance in an Amazonian flood-plain lake (Lago Batata, Pará, Brazil): Response to gradual environmental change. *Hydrobiologia* 346: 169-181
- De Robertis A, Ryer CH, Veloza A y Brodeur RD (2003). Differential effects of turbidity on prey consumption of piscivorous and planktivorous fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 60: 1517-1526
- de Tezanos Pinto P, Allende L y O'Farrell I (2007). Influence of free-floating plants on the structure of a natural phytoplankton assemblage: an experimental approach. *Journal of Plankton Research* 29: 47-56
- den Hollander NG, Schenk W I, Diouf S, Kropff MJ y Pieterse AH (1999). Survival strategy of *Pistia Stratiotes* in the Djoudj National Park in Senegal. *Hydrobiologia* 415: 21-27
- Deng D, Zhang S, Li Y, Meng X, Wei Y, Yan L y Xiuxiu L (2010). Effects of *Microcystis aeruginosa* on population dynamics and sexual reproduction in two *Daphnia* species. *Journal of Plankton Research* 32: 1385-1392
- Drakare S, Blomqvist P, Bergström AK y Jansson M (2003). Relationships between picoplankton and environmental variables in lakes along gradient of water colour and nutrient content. *Freshwater Biology* 48 729-740
- Drenner R, Strickler JR y O'Brien WJ (1978). Capture probability: the role of zooplankter escape in the selective feeding of planktivorous fish. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 35: 1370-1373
- Dumont HJ, van de Velde I y Dumont S (1975). The dry weight estimate of biomass in a selection of Cladocera, Copepoda and Rotifera from the plankton, periphyton and benthos of continental waters. *Oecologia* 19: 79-97
- Elber F y Schanz F (1989). The causes of change in the diversity and stability of phytoplankton communities in small lakes. *Freshwater Biology* 237-251
- Engström-Öst J, Karjalainen M y Viitasalo M (2006). Feeding and refuge use by small fish in the presence of cyanobacteria blooms. *Environmental Biology of Fishes* 76: 109-117
- Esteves BS y Suzuki MS (2008). *Typha domingensis* pers. subject to interactions among water level and fire event in a tropical lagoon. *Acta Limnologica Brasiliensia* 20: 227-234

- Estlander S, Nurminen L, Olin M, Vinni M y Horppila J (2008). Seasonal fluctuations in macrophyte cover and water transparency of four brown-water lakes: implications for crustacean zooplankton in littoral and pelagic habitats. *Hydrobiologia* 620: 109-120
- Feuchtmayr H, Moran R, Hatton K, Connor L, Heyes T, Moss B, Harvey I y Atkinson D (2009). Global warming and eutrophication: Effects on water chemistry and autotrophic communities in experimental, hypertrophic, shallow lake mesocosms. *Journal of Applied Ecology* 46: 731-723
- Fontanarrosa MS, Chaparro G y O'Farrell I (2012). Temporal and spatial patterns of macroinvertebrates associated with small and medium-sized free-floating plants. *Wetlands DOI* 10.1007/s13157-012-0351-3
- Fontanarrosa MS, Chaparro G, de Tezanos Pinto P, Rodriguez P y O'Farrell I (2010). Zooplankton response to shading effects of free-floating plants in shallow warm temperate lakes: a field mesocosm experiment. *Hydrobiologia* 646: 231-242
- Fontenota QC, Rutherforda DA y Kelsoa WE (2001). Effects of environmental hypoxia associated with the annual flood pulse on the distribution of larval sunfish and shad in the Atchafalaya River Basin, Louisiana. *Transactions of the American Fisheries Society* 130: 107-116
- Frutos SM (1998). Densidad y diversidad del zooplancton en los Ríos Salado y Negro, planicie del Río Paraná, Argentina. *Revista Brasileira de Biologia* 58: 431-444
- Garcia AM, Vieira JP, Winemiller KO y Raseira MB (2004). Reproductive cycle and spatiotemporal variation in abundance of the one-sided livebearer *Jenynsia multidentata*, in Patos Lagoon, Brazil. *Hydrobiologia* 515: 39-48
- García de Emiliani MO (1997). Effects of water level fluctuations on phytoplankton in a riverfloodplain lake system (Paraná River, Argentina). *Hydrobiologia* 357: 1-15
- Gazulha V, Montú M, da Motta Marques D y Costa Bonecker C (2011). Effects of natural banks of free-floating plants on zooplankton community in a shallow subtropical lake in Southern Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 54: 745-754
- Gelós M, Teixeira de Mello F, Goyenola G, Iglesias C, Fosalba C, García-Rodríguez F, Pacheco JP, García S y Meerhoff M (2010). Fish community seasonal and diel variation in four subtropical shallow lakes with different water transparency (Southern Uruguay). *Hydrobiologia* 646: 173-185
- Gilbert JJ (1988). Suppression of rotifer populations by *Daphnia*: a review of the evidence, the mechanisms, and the effects on zooplankton community structure. *Limnology and Oceanography* 33: 1286-1303
- Gilbert JJ (2004). Population density, sexual reproduction and diapause in monogonont rotifers: new data for *Brachionus* and a review. *Journal of Limnology* 63: 32-36
- Gomes LC, Bulla CK, Agostinho AA, Vasconcelos LP y Miranda LE (2012). Fish assemblage dynamics in a neotropical floodplain relative to aquatic macrophytes and the homogenizing effect of a flood pulse. *Hydrobiologia* 685: 97-107
- González Sagrario MA y 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
- Goyenola G, Iglesias C, Mazzeo N y Jeppesen E (2011). Analysis of the reproductive strategy of *Jenynsia multidentata* (Cyprinodontiformes, Anablepidae) with focus on sexual differences in growth, size, and abundance. *Hydrobiologia* 673: 245-257
- Gyllström M y Hansson L-A (2004). Dormancy in freshwater zooplankton: induction, termination and the importance of benthic-pelagic coupling. *Aquatic Sciences* 66: 274-295

- Haene E, De Francesco V, Ostrosky C y Di Giacomo A. (2003). La Reserva Natural Otamendi. Descripción general. En: E Haene y J Pereira, eds. Fauna de Otamendi. Aves Argentinas, Asociación Ornitológica del Plata: 5-16
- Hairton NG (1996). Zooplankton egg banks as biotic reservoirs in changing environments. *Limnology and Oceanography* 41: 1087-1092
- Haller W, Sutton D y Barlowe W (1974). Effects of salinity on growth of several aquatic macrophytes. *Ecology* 55: 891-894
- Hargeby A, Blindow I y Andersson G (2007). Long-term patterns of shifts between clear and turbid states in Lake Krankesjön and Lake Tåkern. *Ecosystems* 10: 28-35
- Havel JE, Eisenbacher EM y Black AA (2000). Diversity of crustacean zooplankton in riparian wetlands: colonization and egg banks. *Aquatic Ecology* 34: 63-76
- Havens KE y Beaver JR (2012). Zooplankton to phytoplankton biomass ratios in shallow Florida Lakes: an evaluation of seasonality and hypotheses about factors controlling variability. *Hydrobiologia* DOI 10.1007/s10750-012-1357-9
- Havens KE, Beaver JR y East TL (2007). Plankton biomass partitioning in a eutrophic subtropical lake: comparison with results from temperate lake ecosystems. *Journal of Plankton Research* 29: 1087-1097
- Havens KE, East TL, Marcus J, Essex P, Bolan B, Raymond S y Beaver JR (2000). Dynamics of the exotic *Daphnia lumholtzii* and native macro-zooplankton in a subtropical chain-of-lakes in Florida, U.S.A. *Freshwater Biology* 45: 21-32
- Havens KE, Elia AC, Taticchi MI y Fulton RS (2009). Zooplankton–phytoplankton relationships in shallow subtropical versus temperate lakes Apopka (Florida, USA) and Trasimeno (Umbria, Italy). *Hydrobiologia* 628: 165-175
- Hazanato T (1996). Combined effects of food shortage and oxygen deficiency on life history characteristics and filter screens of *Daphnia*. *Journal of Plankton Research* 18: 757-765
- Hillebrand H, Durselen CD, Kirshtel D, Pollinger U y Zohary T (1999). Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *Journal of Phycology* 35: 403-424
- Hughes AR y Grabowski JH (2006). Habitat context influences predator interference interactions and the strength of resource partitioning. *Oecologia* 149: 256-264
- Hwang S-J y Heath RT (1999). Zooplankton bacterivory at coastal and offshore sites of Lake Eire. *Journal of Plankton Research* 21: 699-719
- Hyslop EJ (1980). Stomach contents analysis- a review of methods and their application. *Journal of Fisheries Biology* 17: 411-429
- Iglesias C (2010). Cascading effects of predators in temperate and subtropical shallow lakes. PhD Thesis. Aarhus university.
- Iglesias C, Goyenola G y Jeppesen E (2007). Horizontal dynamics of zooplankton in subtropical Lake Blanca (Uruguay) hosting multiple zooplankton predators and aquatic plant refuges. *Hydrobiologia* 584: 179-189
- Iglesias C, Mazzeo N, Goyenola G, Fosalba C, Teixeira de Mello F, García S y Jeppesen E (2008). Field and experimental evidence of the effect of *Jenynsia multidentata*, a small omnivorous-planktivorous fish, on the size distribution of zooplankton in subtropical lakes. *Freshwater Biology* 53: 1797-1807
- Iglesias C, Mazzeo N, Meerhoff M, Lacerot G, Clemente JM, Flavio S, Kruk C, Goyenola G, García-Alonso J, Amsinck SL, Paggi JC, José de Paggi S y Jeppesen E (2011). High predation is of key importance for dominance of small-bodied zooplankton in warm shallow lakes: evidence from lakes, fish enclosures and surface sediments. *Hydrobiologia* 667: 133-147

Izaguirre I, O'Farrell I, Unrein F, Sinistro R, dos Santos Afonso M y Tell G (2004). Algal assemblages across a wetland, from a shallow lake to relictual oxbow lakes (Lower Paraná River, South America). *Hydrobiologia* 511: 25-36

Izaguirre I, Pizarro H, de Tezanos Pinto P, Rodríguez P, O'Farrell I, Unrein F y Gasol JM (2010). Macrophyte influence on the structure and productivity of photosynthetic picoplankton in wetlands. *Journal of Plankton Research* 32: 221-238

IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) (2007) Fourth Assessment Report. <http://www.ipcc.ch/>

Jain AK (1989). *Fundamentals of Digital Image Processing*. New Jersey. Prentice- Hall

James CS, Thoms MC y Quinn GP (2008). Zooplankton dynamics from inundation to drying in a complex ephemeral floodplain-wetland. *Aquatic Sciences* 70: 259-271

Jassby AD y Goldman CR (1974). A quantitative measure of succession rate and its application to the phytoplankton of lakes. *The American Naturalist* 108: 688-693

Jenkins KM y Boulton AJ (2003). Connectivity in a dryland river: Short-term aquatic microinvertebrate recruitment following floodplain inundation. *Ecology* 84: 2708-2723

Jensen JR (1996). *Introductory digital image processing. A remote sensing perspective*. Prentice Hall. New Jersey

Jentsch AJ, Kreyling J y Beierkuhnlein C (2007). A new generation of climate-change experiments: events, not trends. *Frontiers in Ecology and The Environment* 5: 365-374

Jeppesen E, Søndergaard M, Pedersen AR, Jürgens K, Strzelczak A, Lauridsen TL y Johansson LS (2007). Salinity induced regime shift in shallow brackish lagoons. *Ecosystems* 10: 48-58

Jeppesen E, Søndergaard M, Søndergaard M y Christoffersen K. (1997). *The structuring role of submerged macrophytes in lakes*. Ecological studies. Springer. New York

Jeppesen E, Søndergaard M, Kanstrup E, Petersen B, Eriksen RB, Hammershoj M, Mortensen E, Jensen JP y Have A (1994). Does the impact of nutrients on the biological structure and function of brackish and freshwater lakes differ? *Hydrobiologia* 275-276: 15-30

José de Paggi S (1993). Composition and seasonality of planktonic rotifers in limnetic and littoral regions of a floodplain lake (Paraná River system). *Revista de Hydrobiología Tropical* 26: 53-63

José de Paggi S (1996). Rotifera (Monogononta) diversity in subtropical waters of Argentina. *Annales de Limnologie* 32: 209-220

José de Paggi S (2004). Diversidad de rotíferos Monogonta del litoral fluvial argentino. En: FG Aceñolaza, coord. ed. *Temas de la biodiversidad del Litoral Fluvial Argentino*. Tucumán, Instituto Superior de Correlación Geológica. INSUNGEO, Miscelanea 12: 185-194

José de Paggi S y Paggi JC (1995). Determinación de la abundancia y biomasa zooplanctónica. En: E C Lopretto y G Tell, eds. *Ecosistemas de aguas continentales. Metodologías para su estudio I*. Ediciones Sur, Buenos Aires: 315-323

José de Paggi S y Paggi JC (2007). Zooplankton. En: MH Iriondo, JC Paggi y MJ Parma. *The Middle Paraná River: Limnology of a subtropical wetland*. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg: 229-249

José de Paggi S (1995). Rotifera. En: EC Lopretto y G Tell, eds. *Ecosistemas de aguas continentales. Metodologías para su estudio II*. Ediciones Sur, Buenos Aires: 643-667

José de Paggi SB (1981). Variaciones temporales y distribución horizontal del zooplancton en algunos cauces secundarios del Río Paraná medio. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 16: 185-199

José de Paggi SB y Paggi JC (2008). Hydrological connectivity as a shaping force in the zooplankton community of two lakes in the Paraná River floodplain. *International Review of Hydrobiology* 93: 659-678

Jun S y Dongyan L (2003). Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton. *Journal of Plankton Research* 25: 1331-1346

Junk WJ (1996). Ecology of floodplains- a challenge for tropical limnology. En: F Schiemer y K T Boland eds. *Perspective in tropical limnology*. SPB Academic Publishers, Amsterdam: 255-265

Junk WJ y Wantzen KM (2004). The Flood Pulse Concept: new aspects, approaches and applications- an update. *Proceedings of the Second International Symposium on the Management of Large Rivers for Fisheries*. FAO and Mekong River Commission, FAO Regional Office for Asia and the Pacific, Bangkok, Thailand.

Junk WJ, Bayley PB y Sparks RE (1989). The Flood Pulse Concept in river floodplains systems. *Proceedings of the international large river Symposium*. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences. 106: 110-127

Kirk JTO (1994). *Light and photosynthesis in aquatic ecosystems*. Cambridge University Press. Cambridge

Kobayashi T, Ryder DS, Gordon G, Shannon I, Ingleton T, Carpenter M y Jacobs SJ (2008). Short-term response of nutrients, carbon and planktonic microbial communities to floodplain wetland inundation. *Aquatic Ecology* 43: 843-858

Koste W (1978). *Rotatoria. Die rädertiere mitteleuropas. Bestimmungswerk begründet Von Max Voigt*. Borntraeger, Stuttgart, Germany.

Koste W y Shiel RJ (1990). Rotifera from Australian inland waters V. Lecanidae (Rotifera: Monogononta). *Transactions of the Royal Society of South Australia* 113: 119-143

Lampert W y Sommer U (1997). *Limnoecology: the ecology of lakes and streams*. Oxford University Press

Lansac-Tôha FA, Bonecker CC, Velho LFM, Simões NR, Dias JD, Alves GM y Takahashi EM (2009). Biodiversity of zooplankton communities in the Upper Paraná River floodplain: Interannual variation from long-term studies. *Brazilian Journal of Biology* 69: 539-549

Lansac-Tôha FA, Machado Velho LF y Bonecker CC (2003). Influência de macrófitas aquáticas sobre a estrutura da comunidade zooplanctônica. En: SM Thomaz y LM Bini eds. *Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas*. EDUEM, Maringá: 211-230

Laurén-Määttä C, Hietala J y Andwalls M (1997). Responses of *Daphnia pulex* populations to toxic cyanobacteria. *Freshwater Biology* 37: 635-647

Lenz PH y Hartline DK (1999). Reaction times and force production during escape behavior of a calanoid copepod, *Undinula vulgaris*. *Marine Biology*: 133: 249-258

Lenz PH, Hartline DK y Davis AD (2000). The need for speed I. Fast reactions and myelinated axons in copepods. *Journal of Comparative Physiology* 186: 337-345

Levin SA (1992). The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73: 1943-1967

Lillesand TM y Kiefer RW (2000). *Remote Sensing and Image Interpretation*. Wiley & Sons, New York.

- Lindholm M y Hessen DO (2007). Zooplankton succession on seasonal floodplains: surfing on a wave of food. *Hydrobiologia* 592: 95-104
- López Cazorla A, Durán W y Tejera L (2003). Alimentación de la ictiofauna del Río Sauce Grande, Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Biología Acuática* 20: 73-79
- Lorier E y Berois N (1995). Reproducción y nutrición embrionaria en *Cnesterodon decemmaculatus* (Teleoste: Poeciliidae). *Revista Brasileira de Biologia* 55: 27-44
- Loveverde-Oliveira SM, Huszar VLM, Mazzeo N y Scheffer M (2009). Hydrology-driven regime shifts in a shallow tropical lake. *Ecosystems* 12: 807-819
- Lucena-Moya P y Duggan IC (2011). Macrophyte architecture affects the abundance and diversity of littoral microfauna. *Aquatic Ecology* 45: 279-287
- Mackereth FIH, Heron J y Talling JF (1978). Water analysis: Some revised methods for limnologists. *Scientific Publication Freshwater Biological Association* 36: 1-120
- Magurran A (1988). *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey
- Maia-Barbosa PM, Peixoto RS y Guimarães AS (2008). Zooplankton in littoral waters of a tropical lake: a revisited biodiversity. *Brazilian Journal of Biology* 68: 1069-1078
- Malvárez I (1999). *Tópicos sobre humedales subtropicales y templados de Sudamérica*. Oficina Regional de Ciencia y Tecnología de la UNESCO para América Latina y el Caribe. Montevideo
- Manatunge J, Asaeda T y Priyadarshana T (2000). The influence of structural complexity on fish-zooplankton interactions: a study using artificial submerged macrophytes. *Environmental Biology of Fishes* 58: 425-438
- Margalef R (1963). On certain unifying principles in ecology. *The American Naturalist* 97: 357-374
- Marker AFH, Nusch A, Rai H y Riemann B (1980). The measurement of photosynthetic pigments in freshwater and standardization of methods: conclusions and recommendations. *Archiv für Hydrobiologie Beiheft Ergebnisse der Limnologie* 14: 91-106
- Mazzeo N, Rodríguez-Gallego L, Kruk C, Meerhoff M, Gorga J, Lacerot G, Quintans F, Loureiro M, Larrea D y García-Rodríguez F (2003). Effects of *Egeria densa* planch. beds on a shallow lake without piscivorous fish. *Hydrobiologia* 506-509: 591-602
- McClain CR y Barry JP (2010). Habitat heterogeneity, disturbance, and productivity work in concert to regulate biodiversity in deep submarine canyons. *Ecology* 91: 964-976
- McEwen GF, Johnson MW y Folsom TR (1954). A statistical analysis of the performance of the folsom plankton sample splitter, based upon test observations. *Archiv für Meteorologie, Geophysik und Klimatologie* A7: 502-527
- McNeil DG y Closs GP (2007). Behavioural responses of a South-East Australian floodplain fish community to gradual hypoxia. *Freshwater Biology* 52: 412-420
- Meerhoff M y Mazzeo N (2004). Importancia de las plantas flotantes libres de gran porte en la conservación y rehabilitación de lagos someros de Sudamérica. *Ecosistemas* 13: 13-22
- Meerhoff M, Fosalba C, Bruzzone C, Mazzeo N, Noordoven W y Jeppesen E (2006). An experimental study of habitat choice by *Daphnia*: plants signal danger more than refuge in subtropical lakes. *Freshwater Biology* 51: 1320-1330
- Meerhoff M, Iglesias C, Teixeira de Mello F, Clemente JM, Jensen E, Lauridsen TL y Jeppesen E (2007a). 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

Meerhoff M, Clemente JM, Teixeira de Mello F, Iglesias C, Pedersen AR y Jeppesen E (2007b). 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, Mazzeo N, Moss B y Rodríguez-Gallego L (2003). The structuring role of free-floating versus submerged plants in a subtropical shallow lake. *Aquatic Ecology* 37: 377-391

Meerhoff M, Teixeira de Mello F, Kruk C, Alonso C, González-Bergonzoni I, Pacheco JP, Lacerot G, Arim M, Beklioğlu M, Brucet S, Goyenola G, Iglesias C, Mazzeo N, Kosten S y Jeppesen E (2012). Environmental warming in shallow lakes: a review of potential changes in community structure as evidenced from space-for-time substitution approaches. En: J Ute y G Woodward, eds. *Advances in Ecological Research*. Elsevier: 259-349

Menken KD, Brezonik PL y Bauer ME (2006). Influence of chlorophyll and colored dissolved organic matter (CDOM) on lake reflectance spectra: implications for measuring lake properties by remote sensing. *Lake and Reservoir Management* 22: 179-190

Merritt R y Cummins K (1984). *An introduction to the aquatic insects of North America*. Kendal/Hunt Publishers. Dubuque, Iowa

Mihaljević M, Spoljarić D, Stević F, Cvijanović V y Kutuzović BH (2010). The influence of extreme floods from the River Danube in 2006 on phytoplankton communities in a floodplain lake: shift to a clear state. *Limnologica* 40: 260-268

Mihaljević M, Stević F, Horvatić J y Hackenberger Kutuzovic B (2009). Dual impact of the flood pulses on the phytoplankton assemblages in a Danubian floodplain lake (Kopačkirit Nature Park, Croatia). *Hydrobiologia* 618: 77-88

Miranda LE y Hodges KB (2000). Role of aquatic vegetation coverage on hypoxia and sunfish abundance in bays of a eutrophic reservoir. *Hydrobiologia* 427: 51-57

Miranda LE, Driscoll MP y Allen MS (2000). Transient physicochemical microhabitats facilitate fish survival in inhospitable aquatic plant stands. *Freshwater Biology* 44: 617-628

Mossa DD y Scotta DC (1961). Dissolved-oxygen requirements of three species of fish. *Transactions of the American Fisheries Society* 90: 377-393

Neiff JJ, Neiff APD y Verón MBC (2009). The role of vegetated areas on fish assemblage of the Paraná River floodplain: effects of different hydrological conditions. *Neotropical Ichthyology* 7: 39-48

Netten JJC, Van Zuidam J, Kosten S y Peeters E (2010). Differential response to climatic variation of free-floating and submerged macrophytes in ditches. *Freshwater Biology* 56: 1761-1768

Nogrady T y Segers H (2002). *Rotifera volume 6: Asplanchnidae, Gastropodidae, Lindiidae, Microcodidae, Synchaetidae, Trochosphaeridae and Filinia*. Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world. Backhuys Publishers

O'Farrell I, de Tezanos Pinto P, Rodriguez P, Chaparro G y Pizarro H (2009). Experimental evidence of the dynamic effect of free-floating plants on phytoplankton ecology. *Freshwater Biology* 54: 363-375

O'Farrell I, Izaguirre I, Chaparro G, Unrein F, Sinistro R, Pizarro H, Rodríguez P, de Tezanos Pinto P, Lombardo R y Tell G (2011). Water level as the main driver of the alternation between a free-floating plant and a phytoplankton dominated state: a long-term study in a floodplain lake. *Aquatic Sciences* 73: 275-287

Ohtaka A, Narita T y Kamiya T (2011). Composition of aquatic invertebrates associated with macrophytes in Lake Tonle Sap, Cambodia. *Limnology* 137-144

- Orlova-Bienkowskaja M (1998). A revision of the cladoceran genus *Simocephalus* (Crustacea, Daphniidae). Bulletin of the British Museum (Natural History): Zoology 46: 1-62
- Padial AA, Carvalho P, Thomaz SM, Boschilia SM, Rodrigues RB y Kobayashi JT (2009a). The role of an extreme flood disturbance on macrophyte assemblages in a neotropical floodplain. Aquatic Sciences 71: 389-398
- Padial AA, Thomaz SM y Agostinho AA (2009b). Effects of structural heterogeneity provided by the floating macrophyte *Eichhornia azurea* on the predation efficiency and habitat use of the small neotropical fish *Moenkhausia sanctaefilomenae*. Hydrobiologia 624: 161-170
- Paerl H y Paul V (2012). Climate change: links to global expansion of harmful cyanobacteria. Water Research 46: 1349-1363
- Paerl HW y Huisman J (2009). Climate change: A catalyst for global expansion of harmful cyanobacterial blooms. Environmental Microbiology Reports 1: 27-37
- Pagano M, Saint-Jean L, Arfi R, Bouvy M y Shep H (2000). Population growth capacities and regulatory factors in monospecific cultures of the cladocerans *Moina micrura* and *Diaphanosoma excisum* and the copepod *Thermocyclops decipiens* from Côte d'Ivoire (West Africa). Aquatic Living Resources 13: 163-172
- Paggi JC (2001). A simple and inexpensive trap-tube sampler for zooplankton collection in shallow waters. Hydrobiologia 464: 45-49
- Paggi JC (2004). Importancia de la fauna de "cladóceros" (Crustácea, Branchiopoda) del litoral fluvial argentino. En: FG Aceñolaza, coord. ed. Temas de la biodiversidad del Litoral Fluvial Argentino. Tucumán, Instituto Superior de Correlación Geológica. INSUNGEO, Miscelanea 12: 239 - 246
- Paggi JC (1995). Cladocera. En: EC Lopretto y G Tell, eds. Ecosistemas de aguas continentales. Metodologías para su estudio III. Ediciones Sur, Buenos Aires: 909-951
- Paidere J (2009). Influence of flooding frequency on zooplankton in the floodplains of the Daugava River (Latvia). Acta Zoologica Lituonica 19: 306-313
- Panarelli EA, Casanova SMC y Henry R (2008). The role of resting eggs in the recovery of zooplankton community in a marginal lake of the Paranapanema River. Acta Limnologica Brasiliensia 20: 73-88
- Pearre S (1982). Estimating prey preference by predators: uses of various indices and a proposal of another based on χ^2 . Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 39: 914-923
- Peel MC, Finlayson BL y McMahon TA (2007). Updated world map of the Köppen–Geiger climate classification. Hydrology and Earth Systems Sciences 11: 1633-1644
- Pelicice F y Agostinho A (2006). Feeding ecology of fishes associated with *Egeria* spp. patches in a tropical reservoir, Brazil. Ecology of Freshwater Fish 15: 10-19
- Petry P, Bayley PB y Markle DF (2003). Relationships between fish assemblages, macrophytes and environmental gradients in the Amazon River floodplain. Journal of Fish Biology 63: 547-579
- Pinilla C (1995). Elementos de teledetección. Ra-ma ediciones, Madrid
- Poi de Neiff AS (2003). Macroinvertebrates living on *Eichhornia azurea* kunth in the Paraguay River. Acta Limnologica Brasiliensia 15: 55-63
- Porter KG y Feig YS (1980). The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. Limnology and Oceanography 25: 943-948

- Pott V, Pott A, Lima L, Moreira S y Oliveira A (2011). Aquatic macrophyte diversity of the Pantanal wetland and Upper Basin. *Brazilian Journal of Biology* 71: 255-263
- Ptacnik R, Solimini AG, Andersen T, Tamminen T, Brettum P, Lepisto L, Willen E y Rekolainen S (2008). Diversity predicts stability and resource use efficiency in natural phytoplankton communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105: 5134-5138
- Quintans F, Scasso F, Loureiro M y Yafe A (2009). Diet of *Cnesterodon decemmaculatus* (Poeciliidae) and *Jenynsia multidentata* (Anablepidae) in a hypertrophic shallow lake of Uruguay. *Iheringia* 99: 99-105
- Rennella AM y Quirós R (2006). The effects of hydrology on plankton biomass in shallow lakes of the Pampa Plain. *Hydrobiologia* 556: 181-191
- Robertson AI, Bacon P y Heagney G (2001). The responses of floodplain primary production to flood frequency and timing. *Journal of Applied Ecology* 38: 126-136
- Rodrigues L, Bicudo D y Moschini-Carlos V (2003). O papel do perifíton em áreas alagáveis e nos diagnósticos ambientais. En: SM Thomaz y LM Bini, eds. *Ecologia e manejo e macrofitas acuáticas*. Maringá, EDUEM:211-230
- Rodríguez P, Tell G y Pizarro H (2011). Epiphytic algal biodiversity in humic shallow lakes from the Lower Paraná River Basin (Argentina). *Wetlands* 31: 53-63
- Rossa DC y Costa Bonecker C (2003). Abundance of planktonic and non-planktonic rotifers in lagoons of the Upper Paraná River floodplain. *Amazoniana* 17: 567-581
- Ruttner-Kolisko A (1974). *Plankton rotifers. Biology and taxonomy*. Schweizerbartsche verlagbuchhandlung. Stuttgart
- Sabins FF (1987). Improved areal symbols for computer line-printer maps. *American Cartographer* 7: 51-58
- Scasso F, Mazzeo N, Gorga J, Kruk C, Lacerot G, Clemente J, Fabián D y Bonilla S (2001). Limnological changes in a sub-tropical shallow hypertrophic lake during its restoration: two years of a whole-lake experiment. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 11: 31-44
- Schallenberg M, Hall CJ y Burns CW (2003). Consequences of climate-induced salinity increases on zooplankton abundance and diversity in coastal lakes. *Marine Ecology Progress Series* 251: 181-189
- Scheffer M (1998). *Ecology of Shallow Lakes*. Chapman and Hall. London
- Scheffer M y van Nes EH (2007). Shallow lakes theory revisited: various alternative regimes driven by climate, nutrients, depth and lake size. *Hydrobiologia* 584: 455-466
- Scheffer M, Hosper SH, Meijer ML, Moss B y Jeppesen E (1993). Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 275-279
- Scheffer M, Szabó S, Gragnani A, van Nes E, Rinaldi S, Kautsky N, Norberg J, Roijackers R y Franken R (2003). Floating plant dominance as a stable state. *Proceedings of the Natural Academy of Science* 100: 4040-4045
- Schemel LE, Sommer TR, Müller-Solger AB y Harrell WC (2004). Hydrologic variability, water chemistry, and phytoplankton biomass in a large floodplain of the Sacramento River, CA, U.S.A. *Hydrobiologia* 513: 129-139
- Schröder T y Gilbert JJ (2004). Transgenerational plasticity for sexual reproduction and diapause in the life cycle of monogonont rotifers: intraclonal, intraspecific and interspecific variation in the response to crowding. *Functional Ecology* 18: 458-466
- Sculthorpe C (1967). *The biology of aquatic vascular plants*. Edward Arnold Ltd. London

Segers H (1995). Rotifera volume 2: The Lecanidae (Monogononta). En: HJF Dumont y T Nogrady, eds. Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world. SPB Academic Publishing, The Hague, The Netherlands

Serafim Jr, Costa Bonecker C, Rossa DC, Lansac-Tôha FA y Costa CL (2003a). Rotifers of the Upper Paraná River floodplain: additions to the checklist. *Brazilian Journal of Biology* 63: 207-212

Serafim Jr, Lansac-Tôha FA, Paggi JC, Velho LF y Robertson B (2003b). Cladocera fauna composition in a river-lagoon system of the Upper Paraná river floodplain , with a new record for Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 63: 349-356

Sinistro R (2010). Top-down and bottom-up regulation of planktonic communities in a warm temperate wetland. *Journal of Plankton Research* 32: 209-220

Sinistro R e Izaguirre I. (2008). Planktonic trophic interactions in a temperate shallow lake from a South American wetland. En: JR Herrera, ed. *International wetlands: Ecology, conservation and restoration*. Nova Science Publishers: 1-14

Sinistro R, Sanchez M, Marinone M e Izaguirre I (2007). Experimental study of the zooplankton impact on the trophic structure of phytoplankton and the microbial assemblages in a temperate wetland (Argentina). *Limnologia* 37: 88-99

Smirnov (1992). *The Macrothricidae of the world*. SBP Academic Publishers

Snickars M, Sandstro A y Mattila J (2004). Antipredator behaviour of 0+ year *Perca fluviatilis*: effect of vegetation density and turbidity. *Journal of Fish Biology* 65: 1604-1613

Sommer U, Adrian R, De Senerpont Domis L, Elser JJ, Gaedke U, Ibelings B, Jeppesen E, Lüring M, Molinero JC, Mooij WM, Van Donk E y Winder M (2012). Beyond the Plankton Ecology Group (PEG) model: mechanisms driving plankton succession. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 43: 429-448

Sommer U, Gliwicz M, Lampert W y Duncan A (1986). The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. *Archiv für Hydrobiologie* 106: 433-471

Sommer U, Sommer F, Santer B, Zöllner E, Jürgens K, Jamieson C, Boersma M y Gocke K (2003). *Daphnia* versus copepod impact on summer phytoplankton: functional compensation at both trophic levels. *Oecologia* 135: 639-647

Sterza JM y Loureiro Fernandes L (2006). Distribution and abundance of Cladocera (Branchiopoda) in the Paraíba do Sul River Estuary, Rio de Janeiro, Brazil. *Brazilian Journal of Oceanography* 54: 193-204

Stumpf R (1992). Remote sensing of water clarity and suspended sediments in coastal waters. En: *Proceedings of the first thematic conference on remote sensing for marine and coastal environments*. SPIE 1930, New Orleans: 293-305

Suding KN, Gross KL y R HG (2004). Alternative states and positive feedbacks in restoration ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 46-53

Teixeira de Mello F, Meerhoff M, Pekcan-Hekim Z y Jeppesen E (2009). Substantial differences in littoral fish community structure and dynamics in subtropical and temperate shallow lakes. *Freshwater Biology* 54: 1202-1215

ter Braak CJF y Verdonschot PFM (1995). Canonical correspondence analysis and related multivariate methods in aquatic ecology. *Aquatic Sciences* 57: 255-289

Tews J, Brose U, Grimm V, Tielborger K, Wichmann MC, Schwager M y Jeltsch F (2004). Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* 31: 79-92

Thomaz SM y Ribeiro da Cunha E (2010). The role of macrophytes in habitat structuring in aquatic ecosystems: methods of measurement, causes and consequences on animal assemblages' composition and biodiversity. *Acta Limnologica Brasiliensia* 22: 218-236

Thomaz SM, Bini LM y Bozelli RL (2007). Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia* 579: 1-13

Thomaz SM, Dibble ED, Evangelista LR, Higuti J y Bini LM (2008). Influence of aquatic macrophyte habitat complexity on invertebrate abundance and richness in tropical lagoons. *Freshwater Biology* 53: 358-367

Thomaz SM, Pagioro TA, Bini LM y Murphy KJ (2006). Effect of reservoir drawdown on biomass of three species of aquatic macrophytes in a large sub-tropical reservoir (Itaipu, Brazil). *Hydrobiologia* 570: 53-59

Timmermann A, Oberhuber J, Bacher A, Esch M, Latif M y Roeckner E (1999). Increased El Niño frequency in a climate model forced by future greenhouse warming. *Nature* 398: 694-697

Tockner K, Malard F y Ward JV (2000). An extension of the Flood Pulse Concept. *Hydrological Processes* 14: 2861-2883

Townsend C, Dolédec S y Scarsbrook MR (1997). Species traits in relation to temporal and spatial heterogeneity in streams: a test of habitat templet theory. *Freshwater Biology* 37: 367-387

Turner W, Spector S, Gardiner N, Fladelan M, Sterling E y Steininger M (2003). Remote sensing for biodiversity science and conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 306-314

Unrein F, O'Farrell I, Izaguirre I, Sinistro R, dos Santos Afonso M y Tell G (2010). Phytoplankton response to pH rise in a N-limited floodplain lake: relevance of N₂-fixing heterocystous Cyanobacteria. *Aquatic Sciences* 72: 179-190

Utermöhl H (1958). Zur vervollkommnung der quantitativen phytoplankton-methodik. *Mitteil. Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 9: 1-38

van den Brink FWB, van Katwijk MM y van der Velde G (1994). Impact of hydrology on phyto- and zooplankton community composition in floodplain lakes along the Lower Rhine and Meuse. *Journal of Plankton Research* 16: 351-373

van der Valk AG (2006). *The biology of freshwater wetlands*. Oxford University Press

van der Valk AG (2005). Water-level fluctuations in North American prairie wetlands. *Hydrobiologia* 539: 171-188

van Geest GJ, Wolters H, Roozen FCJM, Coops H, Roijackers RMM, Buijse AD y Scheffer M (2005). Water-level fluctuations affect macrophyte richness in floodplain lakes. *Hydrobiologia* 539: 239-248

Venrick EL (1978). How many cells to count? En: A Sournia, ed. *Phytoplankton manual*. UNESCO, Paris: 167-180

Verberk WCEP, Leuven RSEW, van Duinen GA y Esselink H (2010). Loss of environmental heterogeneity and aquatic macroinvertebrate diversity following large-scale restoration management. *Basic and Applied Ecology* 11: 440-449

Vertucci F y Likens G (1989). Spectral reflectance and water quality of Adirondack mountain region lakes. *Limnology and Oceanography* 34: 1656-1672

Viayeh RM (2010). An overview of the rotifers of the family Notommatidae (Rotifera: Monogononta: Ploima) from Iran. *Caspian Journal of Environmental Sciences* 8: 127-139

- Villabona-González SL, Jaime Aguirre R N y Estrada P AL (2011). Influencia de las macrófitas sobre la estructura poblacional de rotíferos y microcrustáceos en un plano de inundación tropical. *Revista de biología tropical* 59: 853-870
- Visser P, Ibelings B, Mur L y Walsby A (2005). The ecophysiology of the harmful cyanobacterium *Microcystis*. En: J Huisman, H Matthijs y P Visser, eds. *Harmful Cyanobacteria*. Springer, The Netherlands: 109-142
- Wantzen KM, Rothhaupt K-O, Mörtl M, Cantonati M, Tóth LG y Fischer P (2008a). Ecological effects of water-level fluctuations in lakes: an urgent issue. *Hydrobiologia* 613: 1-4
- Wantzen KM, Junk WJ y Rothhaupt K-O (2008b). An extension of the Floodpulse Concept (FPC) for lakes. *Hydrobiologia* 613: 151-170
- Ward JV, Tockner K y Schiemer F (1999). Biodiversity of floodplain river ecosystems: ecotones and connectivity. *River Research and Applications* 15: 125-139
- Weber MJ, Dettmers JM, Wahl DH y Czesny SJ (2010). Effects of predator-prey interactions and benthic habitat complexity on selectivity of a foraging generalist. *Transactions of the American Fisheries Society* 139: 1004-1013
- White P, Kalff J, Rasmussen J y Gasol J (1991). The effects of temperature and algal biomass on bacterial production and specific growth rate in freshwater and marine habitats. *Microbial Ecology* 21: 99-118
- Williamson CE, Morris DP y Pace ML (1999). Dissolved organic carbon and nutrients as regulators of lake ecosystems: resurrection of a more integrated paradigm. *Limnology and Oceanography* 44: 795-803
- Work KA y Havens KE (2003). Zooplankton grazing on bacteria and cyanobacteria in a eutrophic lake. *Journal of Plankton Research* 25: 1301-1306
- Yeager LA, Layman CA y Allgeier JE (2011). Effects of habitat heterogeneity at multiple spatial scales on fish community assembly. *Oecologia* 167: 157-168
- Zalocar de Domitrovic Y (2003). Effect of fluctuations in water level on phytoplankton development in three lakes of the Paraná River floodplain (Argentina). *Hydrobiologia* 510: 175-193
- Zar J (1999). *Biostatistical analysis*. 4ta Edición. Prentice Hall. New Jersey

Apéndices

Apéndice 1: Conceptos y fundamentos de teledetección

La teledetección es la ciencia de obtener información acerca de objetos, áreas o fenómenos a través del análisis de datos adquiridos mediante un dispositivo que no está en contacto con el objeto, área o fenómeno bajo estudio (Lillesand y Kiefer 2000). Los sistemas de teledetección se caracterizan por la concurrencia de los siguientes procesos: 1) emisión de radiación electromagnética desde una fuente, 2) interacción de la radiación con la superficie terrestre, 3) interacción de la radiación con la atmósfera, y 4) recepción de las ondas electromagnéticas en instrumentos a bordo de una plataforma (Pinilla 1995).

Interacciones de la energía con la superficie terrestre

Cuando la energía electromagnética proveniente del sol incide sobre la superficie terrestre pueden ocurrir principalmente tres tipos de interacciones: reflexión, absorción y/o transmisión. La proporción de energía reflejada, absorbida o transmitida varía según la longitud de onda incidente y también entre los diferentes objetos de la superficie. Este comportamiento concreto de cada objeto con la energía es lo que se llama ***firma espectral*** y nos permite distinguirlos en una imagen satelital. En la figura A.1 se muestran las firmas espectrales características de algunos objetos de la tierra. Por ejemplo, en la región visible del espectro electromagnético, la vegetación tiene reflectancias mínimas en las longitudes de onda del azul y el rojo, que corresponden a la absorción de la clorofila *a* y además presenta un pico leve en la longitud de onda del verde. Además, presenta una mayor reflectancia en las longitudes de onda del infrarrojo cercano y valores intermedios en el infrarrojo medio. Esta curva típica presenta variaciones según el tipo de hojas, la estructura interna de las mismas y su contenido de humedad (Jensen 1996). Por otra parte, el agua presenta una firma bien distinta, con valores bajos de reflectancia en el rango visible y valores cercanos a cero en el infrarrojo; la reflectancia en el infrarrojo cercano está relacionada con su contenido de sólidos suspendidos y clorofila *a* (Menken et al. 2006, Vertucci y Likens 1989).

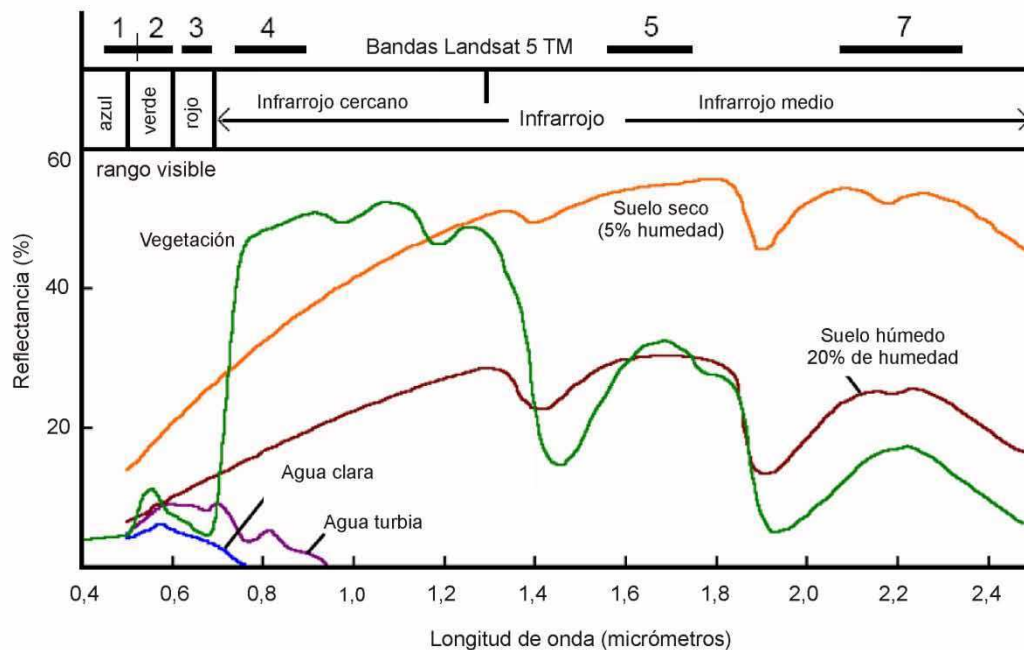


Figura A.1. Reflectancia de la vegetación, el suelo y el agua en función de la longitud de onda (Firmas espectrales). Las bandas negras en la parte superior del gráfico representan el rango cubierto por las bandas de medición del sensor Landsat 5 TM.

Los sensores remotos miden *radiancia*, que es la porción de la energía reflejada por los diferentes objetos de la superficie en cada longitud de onda. Existen diferentes sensores que miden a longitudes de onda específicos, dependiendo de los objetivos con los que fueron diseñados.

Preprocesamiento

Los sensores remotos detectan la energía electromagnética que les llega del sistema tierra-atmósfera y la registran como una señal eléctrica analógica, que luego es convertida a un valor digital o "digital number" (Jensen 1996). La imagen adquirida en formato digital presenta una serie de anomalías con respecto a la imagen real detectada, en cuanto a la localización de sus puntos y/o a los valores que la componen. El pre-procesamiento pretende minimizar en la medida de lo posible estas alteraciones mediante correcciones radiométricas y geométricas (Pinilla 1995).

Correcciones geométricas

Las correcciones geométricas tienen por objeto lograr que cada píxel (mínima unidad de área de medición) esté en la ubicación planimétrica que corresponde. La ubicación

correcta de los píxeles de una imagen con respecto a un sistema de coordenadas reconocido, permite que los datos satelitales puedan ser relacionados correctamente con los objetos de la superficie terrestre. Asimismo, define la posibilidad de utilizar los datos satelitales para monitoreo de los ecosistemas y detección de los cambios que ocurren en los mismos.

Los errores geométricos se agrupan en *sistemáticos* y *no sistemáticos*.

- Los *errores sistemáticos* incluyen la esfericidad y rotación de la tierra y la inclinación de la órbita del satélite. Usualmente las agencias espaciales corrigen estos errores antes de entregar las imágenes a los usuarios.

- Los *errores no sistemáticos* incluyen los efectos del relieve y los movimientos de la plataforma satelital. Para corregir los errores de este tipo es necesario tomar puntos de control en el terreno y re-muestrear la imagen. Existen dos procedimientos para corregir de estos errores:

La *rectificación* (corregistración imagen a mapa) es el proceso por el cual cada punto de la imagen está ubicado en un sistema de coordenadas reconocido. Este procedimiento es esencial cuando es necesario realizar mediciones de área, distancia o dirección.

La ***registro*** (corregistración imagen a imagen) es el proceso de alineamiento por el cual dos imágenes de la misma área geográfica y de geometría similar son posicionadas para que coincidan entre sí, de manera de que los elementos de la superficie terrestre aparezcan en el mismo lugar en las imágenes registradas. Este procedimiento es usado cuando se quiere comparar imágenes de distintas fechas para analizar los posibles cambios ocurridos. Cuando además es necesario conocer la ubicación espacial, es común la realización de un *enfoque híbrido registro – rectificación*, el cual fue utilizado en esta tesis.

Correcciones radiométricas

Las correcciones radiométricas son procedimientos de calibración que se realizan con el fin de transformar los valores digitales registrados por los sensores, sin significado físico interpretable, a variables con significado físico, como la radiancia, que es la cantidad de energía de una determinada longitud de onda reflejada por los elementos de la superficie.

- *Calibración*

La calibración corresponde al cálculo de radiancia (L_{sat}) como medida de la cantidad de energía que llega al satélite desde la superficie terrestre a partir de los valores digitales siguiendo una ecuación que relaciona estas variables:

$L_{sat} = \text{valores digitales} * \text{ganancia} + \text{constante}$,

donde *ganancia* y *constante* son los coeficientes de calibración provistos por la agencia espacial correspondiente. Estos datos figuran en un archivo de información asociado a cada imagen, que se denomina encabezado.

Considerando que los valores de radiancia tomados por el satélite se relacionan linealmente con los valores de número digital, ganancia (“gain”) y constante (“offset”) son la pendiente y la ordenada al origen respectivamente de la recta de regresión que relaciona ambas magnitudes. El “offset” es el sesgo del sensor y corresponde al registro del radiómetro cuando no llega radiación. La ganancia indica cuál es el incremento de radiancia registrado entre diferentes cuentas del sensor.

- *Correcciones atmosféricas*

La radiación emitida desde la Tierra interactúa con su atmósfera antes de ser detectada por el sensor remoto, siendo dispersada y absorbida. Esta interacción se conoce como *atenuación atmosférica* y puede dificultar la comparación de firmas espectrales en espacio y tiempo. Las correcciones atmosféricas tienen el objetivo de corregir este efecto, para luego convertir los valores obtenidos por el sensor remoto a valores de *reflectancia en superficie*. Los valores de reflectancia en superficie están libres de los efectos atmosféricos y son los que pueden compararse entre sí. Para realizar una corrección completa del efecto de la atmósfera se utilizan *modelos de transferencia radiativa* que permiten modelar los fenómenos atmosféricos de dispersión y absorción. La aplicación de estos modelos requiere conocimientos sobre las propiedades de la atmósfera particular en el momento de adquisición de la imagen, los cuales no están disponibles en nuestra área de estudio. Por ello, **se decidió realizar una corrección atmosférica parcial, considerando solamente la dispersión Rayleigh (Stumpf 1992). Esta corrección parcial asume que la radiancia espectral recibida por el sensor (L_{sat}) es la suma de la radiancia de los objetos de la superficie (L_{sup}) más la radiancia producida por dispersión molecular atmosférica (Rayleigh) (L_r).**

- *Cálculo de reflectancia en superficie*

Los valores de radiancia, aun si son corregidos por efecto de la atmósfera, no pueden usarse para hacer comparaciones temporales ya que estos valores dependen no sólo de las características de los elementos de la superficie terrestre, sino de la cantidad de energía que les llega desde el sol, la cual varía entre días a lo largo del año. Es por eso que la magnitud física más comúnmente usada en teledetección es la *reflectancia espectral*, una magnitud adimensional que depende únicamente de las características de los objetos de la superficie, y que se define como:

$$\text{Reflectancia} = \frac{\text{energía de longitud de onda } \lambda \text{ reflejada}}{\text{energía de longitud de onda } \lambda \text{ incidente}}$$

La reflectancia toma valores entre 0 y 1 (o valores entre 0 y 100 si se llevan a porcentaje).

Extracción de la información satelital

Existen diferentes metodologías para la extracción de información a partir de datos satelitales. Uno de los procedimientos más comunes es el de clasificación multiespectral. Esta constituye un método por el cual los píxeles de una imagen se asignan a categorías discretas las cuales incluyen aquellos píxeles de mayor semejanza en el espacio multiespectral (Curran 1985, Jensen 1996).

- *Clasificaciones no supervisadas*

Una *clasificación no supervisada* es el proceso por el cual se realizan operaciones numéricas a fin de encontrar *agrupamientos naturales* de las propiedades espectrales de los píxeles en el espacio multi-espectral. El proceso de agrupamiento resulta en un mapa temático que consiste en m clases espectrales. Se determina *a posteriori* qué clase de información le corresponde a cada uno de los agrupamientos espectrales obtenidos, teniendo en cuenta información de campo (conocimiento de los componentes del terreno) y explorando las firmas espectrales de las clases. En particular, ISODATA (*Iterative Self-Organizing Data Analysis*, Análisis de Datos Iterativo Auto-Organizado, (Jain 1989, Sabins 1987) es uno de los más utilizados para la implementación de clasificaciones no supervisadas. Se trata de un algoritmo de clasificación "auto-organizado" porque requiere muy poca intervención del usuario. Es necesario especificar:

1- Criterio de inicio de formación de *clases* (eje diagonal o eje de variación principal)

2- *C_{max}*: la cantidad máxima de *clases* a identificar (ejemplo: 20 *clases*). Sin embargo, es común que al final del proceso de clasificación se encuentren menos clases, luego de las uniones y particiones *a posteriori*.

3- *T*: un valor umbral para interrumpir las iteraciones. Estas se interrumpen cuando la proporción de píxeles que no cambia de una *clase* a otra en iteraciones sucesivas alcanza este umbral (ejemplo: 98 %).

4- *M*: la cantidad máxima de iteraciones.

ISODATA termina cuando se alcanza el valor *M* o cuando se alcanza el valor *T*.

- ***Clasificaciones supervisadas***

Las clasificaciones supervisadas constan de tres pasos básicos: 1- *Entrenamiento*: identificación de elementos del paisaje de interés en la imagen y descripción numérica de los atributos espectrales (firmas) de cada uno. 2- *Clasificación*: cada píxel de la imagen es asignado a una clase, según la mayor similitud de la firma espectral. 3- *Salida*: todos los píxeles están clasificados y pueden ser presentados de diferentes maneras como mapas temáticos o tablas estadísticas sobre los elementos del paisaje presentes.

- ***Clasificaciones mixtas***

Las clasificaciones mixtas corresponden a la combinación de las técnicas de clasificación no supervisadas y supervisadas, y fueron las utilizadas en esta tesis.

Datos satelitales utilizados en esta tesis

Se trabajó con imágenes ópticas, específicamente con imágenes Landsat 5 TM. Este sensor opera simultáneamente en siete bandas espectrales, siendo tres en el rango visible, una en el infrarrojo cercano, dos en el infrarrojo medio y una en el infrarrojo termal (Tabla A.1). La resolución espacial es de 30 metros en todas las bandas, excepto en la termal que es de 120 metros. Es decir que los píxeles, las áreas mínimas donde mide el sensor, tienen 30 o 120 metros de lado. Además, cada imagen cubre 185 x 185 kilómetros. Las imágenes utilizadas corresponden al *Path 225 Row 84* de la grilla mundial de filas verticales y horizontales, la cual abarca nuestra área de estudio. En este trabajo se incluyeron los datos de todas las bandas del sensor, excepto la banda termal, es decir la *banda 6*.

Banda	Rango espectral (μm)
1	0,45 - 0,52 (visible)
2	0,52 - 0,60 (visible)
3	0,63 - 0,69 (visible)
4	0,76 - 0,90 (infrarrojo cercano)
5	1,55 - 1,75 (infrarrojo medio)
6	0,76 - 0,90 (banda termal)
7	2,08 - 2,35 (infrarrojo medio)

Tabla A.1. Rangos de las bandas espectrales del sensor Landsat 5 TM.

Apéndice 2. Taxones zooplanctónicos registrados en la Laguna Grande durante el período de muestreo 2008-2010 en cada ambiente. Pef: pelágico con macrófitas emergentes y presencia estacional de macrófitas flotantes, Pa: pelágico de aguas abiertas, Lef: litoral con macrófitas emergentes y presencia estacional de macrófitas flotantes, Lf: litoral con presencia estacional de macrófitas flotantes. P: hábito planctónico, NP: hábito no planctónico.

	Hábito	Pef	Pa	Lef	Lf
PHYLLUM ROTIFERA					
CLASE EUROTATORIA					
SUBCLASE BDELLOIDEA		X	X	X	X
SUBCLASE MONOGONONTA					
ORDEN PLOIMA					
Familia Asplachnidae					
<i>Asplanchna brightwelli</i> Gosse	P	X	X	X	
Familia Brachionidae					
<i>Anuraeopsis fissa</i> Gosse	P	X	X		
<i>Brachionus angularis</i> Gosse	P	X	X	X	
<i>B. bidentata</i> Anderson	P	X	X	X	X
<i>B. calyciflorus</i> Pallas	P	X	X	X	X
<i>B. caudatus</i> Barrois and Daday	NP	X	X	X	X
<i>B. dimidiatus</i> Bryce	P	X	X	X	
<i>B. havanaensis</i> Rousselet	P	X	X	X	X
<i>B. ibericus</i> Ciroso- Pérez	P	X	X	X	
<i>B. nilsoni</i> Alhstrom	P	X	X		
<i>B. quadridentatus</i> Hermann	P	X	X	X	X
<i>B. plicatilis</i> Müller	P	X			
<i>B. urceolaris</i> Müller	P	X	X	X	
<i>B. zahniseri</i> Alhstrom	P	X	X	X	
<i>Keratella morenoi</i> Modenutti, Diéguez y Segers	P	X	X	X	X
<i>K. tropica</i> Apstein	P			X	X
<i>K.sp. 1</i>	P	X	X		
<i>K. sp. 2</i>	P	X			
<i>Notholca</i> sp.	P	X		X	
<i>Platyas quadricornis</i> (Ehrenberg)	P	X	X	X	X
<i>Platyonus patulus</i> (Müller)	NP	X		X	X
Familia Dicranophoridae					
<i>Dicranophorus</i> sp. 1	P	X	X	X	X
<i>D. sp. 2</i>	P	X	X	X	X
Familia Euchlanidae					
<i>Beauchampiella</i> sp.	NP	X		X	X
<i>Euchlanis</i> cf. <i>dilatata</i> Ehrenberg	NP	X	X		X
<i>E. cf. incisa</i> Carlin	NP	X	X		
<i>Dipleuchlanis propatula</i> Gosse	P	X	X	X	X
Familia Gastropodidae					
<i>Gastropus</i> sp.	NP			X	X

Apéndice 2. continuación

	Hábito	Pef	Pa	Lef	Lf
Familia Ituridae					
<i>Itura</i> sp. 1				X	X
<i>I.</i> sp. 2					X
Familia Lecanidae					
<i>Lecane</i> cf. <i>aculeata</i> (Jakubski)	NP	X	X	X	X
<i>L. bulla</i> (Gosse)	NP	X	X	X	X
<i>L. cornuta</i> (Müller)	NP	X	X	X	X
<i>L. closteroerca</i> (Scharma)	NP	X	X	X	X
<i>L. curvicornis</i> (Murray)	NP	X	X	X	X
<i>L. elsa</i> Hauer	NP	X	X	X	
<i>L. flexilis</i> (Gosse)	NP	X	X	X	X
<i>L. hamata</i> (Stokes)	NP	X	X	X	X
<i>L. tenuiseta</i> Harring	NP	X	X	X	
<i>L. furcata</i> Murray	NP				X
<i>L. leontina</i> (Turner)	NP			X	X
<i>L. luna</i> (Müller)	NP	X			X
<i>L. lunaris</i> (Ehrenberg)	NP				X
<i>L. ludwigii</i> (Eckstein)	NP				X
<i>L. rhytida</i> Harring y Myers	NP	X	X		X
<i>L. monostyla</i> Daday	NP			X	X
<i>L. myersi</i> Segers	NP				X
<i>L. papuana</i> (Murray)	NP				X
<i>L. nana</i> Murray	NP			X	X
<i>L. pyriformis</i> (Daday)	NP	X	X	X	X
<i>L. subtilis</i> Harring y Myers	NP			X	X
<i>L. halyclista</i> Harring y Myers	NP			X	X
<i>L. cf tenuiseta</i>	NP			X	
<i>L.</i> sp. 1	NP			X	
<i>L.</i> sp. 2	NP			X	X
Familia Lepadellidae					
<i>Colurella obtusa</i> (Gosse)	NP		X	X	X
<i>C. uncinata</i> Müller	NP		X	X	X
<i>C.</i> sp.	NP		X	X	X
<i>Lepadella acuminata</i> (Ehrenberg)	NP	X	X	X	X
<i>L. imbricata</i> Harring	NP	X	X	X	X
<i>L. ovalis</i> (Müller)	NP	X	X	X	X
<i>L. patella</i> (Müller)	NP	X	X	X	X
<i>L. cf. latusinus</i> (Hilgendorf)	NP			X	X
<i>L. cf. benjamini braziliensis</i> (Harring)	NP			X	
<i>L. triptera</i> (Ehrenberg)	NP	X	X	X	X
<i>L.</i> sp. 1	NP	X			
<i>Squatinella mutica</i> (Ehrenberg)	P				X

Apéndice 2. continuación

	Hábito	Pef	Pa	Lef	Lf
Familia Lindiidae					
<i>Lindia</i> sp.	NP			X	X
Familia Mytilinidae					
<i>Mytilina unguipes</i> Lucks	NP		X	X	X
<i>M. ventralis</i> (Ehrenberg)	NP	X		X	X
Familia Notommatidae					
<i>Cephalodella forficula</i> (Ehrenberg)		X	X	X	X
<i>C. cf. catellina</i> (Müller)		X	X		
<i>C. sp. 1</i>		X	X		
<i>C. sp. 2</i>		X	X	X	X
<i>C. sp. 3</i>		X	X		
<i>C. sp. 4</i>		X	X	X	X
<i>C. sp. 5</i>		X	X		X
<i>C. sp. 6</i>		X	X	X	
<i>C. sp. 7</i>		X	X	X	X
<i>C. sp. 8</i>		X	X		X
<i>C. sp. 9</i>					X
<i>C. sp. 10</i>				X	X
<i>C. sp. 11</i>			X	X	X
<i>Monommata</i> sp.		X		X	X
<i>Notommata</i> sp.1		X	X	X	
<i>N. sp. 2</i>					X
Familia Scaridiidae					
<i>Scaridium</i> sp.	NP	X		X	X
Familia Synchaetidae					
<i>Polyarthra remata</i> (Skorikov)	P	X	X	X	
<i>P. cf. vulgaris</i> Carlin	P	X		X	X
<i>P. cf. dolichoptera</i> Idelson	P			X	
<i>Synchaeta cf. oblonga</i> Ehrenberg	P	X	X	X	X
<i>S. pectinata</i> Ehrenberg	P		X	X	X
<i>S. sp. 1</i>	P			X	X
Familia Trichocercidae					
<i>Trichocerca braziliensis</i> (Murray)	NP		X	X	X
<i>T. bicristata</i> (Gosse)	P	X		X	X
<i>T. cf. iernis</i> (Gosse)	NP	X	X	X	
<i>T. inermis</i> (Linder)	P	X	X		
<i>T. rattus</i> (Müller)	NP		X	X	
<i>T. similis</i> (Wierzejski)	P		X		X
<i>T. tenuior</i> (Gosse)	NP	X		X	X
<i>T. vernalis</i> (Hauer)	NP	X	X	X	X
<i>T. cf. ruttneri</i> Donner	P	X		X	X
<i>T. sp.1</i>				X	X

Apéndice 2. continuación

	Hábito	Pef	Pa	Lef	Lf
ORDEN FLOSCULARIACEAE					
Familia Conochilidae					
<i>Chonochilus</i> sp.	NP	X	X		
Familia Filinidae					
<i>Filinia novaezelandiae</i> Shiel and Sanoamuang	P	X	X	X	X
<i>F. terminalis</i> (Plate)	P			X	
<i>F. saltator</i> (Gosse)	P	X	X		
<i>F. pejeri</i> Hutchinson	P	X	X		
<i>F. passa</i> (Müller)	P	X			
Familia Flosculariidae					
<i>Sinantherina semibullata</i> (Thorpe)	NP	X	X	X	X
<i>S. spinosa</i> (Thorpe)	NP		X	X	X
Familia Testudinellidae					
<i>Testudinella patina</i> (Hermann)	NP	X		X	
<i>Pompholyx</i> cf. <i>triloba</i>	NP	X	X	X	X
Familia Trochosphaeridae					
<i>Horaella</i> sp.	P	X	X		
Rotífera Monogononta no identificados		X	X	X	X
PHYLLUM ARTHROPODA					
SUBPHYLLUM CRUSTACEA					
CLASE BRANCHIOPODA					
ORDEN ANOMOPODA					
Familia Bosminidae					
<i>Bosmina</i> sp.	P	X		X	X
Familia Chydoridae					
<i>Acroperus</i> sp. 1	NP	X			X
<i>Acroperus</i> sp. 2	NP	X	X	X	X
<i>Alona</i> sp.	NP	X	X		
<i>Camptocercus</i> sp.	NP		X	X	X
<i>Chydorus</i> sp.	NP	X	X	X	X
<i>Euryalona</i> sp.	NP	X	X	X	X
<i>Leydigia</i> sp.	NP	X	X	X	X
<i>Phryxura</i> sp.	NP	X	X	X	X
<i>Pseudochydorus</i> sp.	NP		X	X	X
Familia Daphnidae					
Subfamilia Daphinae					
<i>Ceriodaphnia cornuta</i> Sars	P	X			X
<i>Daphnia spinulata</i> Birabén	P	X	X	X	
<i>Diaphanosoma birgei</i> Korinek	P	X	X	X	X
<i>D. brevireme</i> Sars	P	X		X	
Subfamilia Scapholeberinae					
<i>Scaphoeleberis</i> sp.	NP	X			

Apéndice 2. continuación

	Hábito	Pef	Pa	Lef	Lf
Familia Ilyocryptidae					
<i>Ilyocryptus sordidus</i> (Liévin)	NP	X	X	X	X
Familia Macrothricidae					
<i>Macrothrix spinosa</i> King	NP	X	X	X	
Familia Moinidae					
<i>Moina wierzejski</i> Richard	P	X	X	X	X
<i>M. micrura</i> Kurz	P	X	X		
<i>Moinodaphnia</i> sp.	P		X		
ORDEN CTENOPODA					
Familia Sididae					
<i>Simocephalus vetulus</i> (O. F. Müller)	P	X	X		
CLASE MAXILLOPODA					
SUBCLASE COPEPODA					
ORDEN CICLOPOIDA					
Familia Cyclopidae					
<i>Metacyclops mendocinus</i> (Wierzejski)	P	X	X	X	X
<i>Acanthocyclops robustus</i> (Sars)	P	X	X	X	X
Ciclopoida 1		X	X	X	X
Ciclopoida 2		X	X	X	X
Ciclopoida 3		X		X	X
Ciclopoida 4					
ORDEN CALANOIDA					
Familia Diaptomidae					
<i>Notodiaptomus incompositus</i> (Brian)	P	X	X	X	X
ORDEN HARPACTICOIDA	NP	X	X		

Materias y cursos de posgrado aprobados para la carrera de Doctorado:

2008. *Biometría II*. Duración: 1 Cuatrimestre (240 horas). FCEN- UBA. Lic. Adriana Pérez, Dr. Javier Calcagno, Lic. Rubén Lombardo, Dra. Marta Collantes, Dr. Gerardo Cueto, Dr. Fernando Milesi. 5 puntos.

2008. *Ecología y diversidad del fitoplancton y el perifiton de agua dulce*. Duración: 88 horas, desde el 28 de julio al 8 de agosto. FCEN- UBA. Dr. Guillermo Tell, Dra. Haydée Pizarro y Dra. Irina Izaguirre. 3 puntos.

2008. *Fauna autóctona como modelo de estudio*. Biología y ecología de microcrustáceos y macrocrustáceos". Duración: 60 horas, 1 a 5 de diciembre. Facultad de Bioquímica y Ciencias Biológicas. Universidad Nacional del Litoral. Santa Fé. Dr. Pablo Collins y M.SC Juan Paggi. 2 puntos.

2009. *Ecología y taxonomía de rotíferos*. Duración: 45 horas, desde el 23 al 27 de noviembre. Facultad de Bioquímica y Ciencias Biológicas. Universidad Nacional del Litoral. Dr. Susana José de Paggi y M.SC Juan Paggi. 2 puntos.

2010. *Introducción a la Ecología Experimental*. Duración: 44 horas, desde el 8 al 13 de marzo. FCEN. UBA. Dra. M. Busch, Dr. D. Bilenca, Dr. J. López de Casenave. 2 puntos

2010. *Ecología microbiana de ambientes acuáticos*. Duración: 30 horas, desde el 4 al 7 de agosto. FCEN. UBA. Dr. Paul del Giorgio, Universidad de Québec, Montreal. 1 punto

2010. *El uso de la estadística en ecología: una evaluación crítica*. Duración: 45 horas, desde el 13 al 18 de setiembre. FCEN. UBA. Dr J. López de Casenave y Dr. Víctor Cueto. 2 puntos.

2010. *Introducción a la teledetección cuantitativa*. Duración: 45 horas, desde el 8 al 12 de noviembre. Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, Universidad Nacional de La Plata. Dra Haydee Karszenbaum (IAFE-CONICET), Dra. Mercedes Salvia (IAFE-CONICET), Marcela Piscitelli. 2 puntos.

2012. *Ecología de macrófitas acuáticas*. Duración: 45 horas, del 20 al 24 de febrero. Instituto Nacional de Limnología, Santa Fé. Dr Sidinei Magela Thomaz, Universidad Estadual de Maringá, Brasil. 2 puntos.

Total: 20 puntos

Parte de los resultados de esta tesis se encuentran en las siguientes publicaciones:

Chaparro G., Marinone M. C., Lombardo R., Schiaffino M.R., Guimarães A. and O'Farrell I. (2011). Zooplankton succession during extraordinary drought–flood cycles: A case study in a South American floodplain lake. *Limnologica* 41: 371– 381

O'Farrell I., Izaguirre I., **Chaparro G.**, Unrein F., Sinistro R., Pizarro H., Rodriguez P., P de Tezanos Pinto P., Lombardo R., and Tell G. (2011). Water level variation as the main driver of the alternation between a free-floating plant and a phytoplankton dominated state: a long term study in a floodplain lake. *Aquatic Sciences* 73:275–287

Chaparro G., Kandus P., O'Farrell I. Effect of spatial heterogeneity on zooplankton diversity: a multi-scale habitat approximation in a floodplain lake. *Enviado*

Subsidios que financiaron las investigaciones realizadas para esta tesis

- 2008-2011. Subsidio de ANCyPT. PICT 536. *Estados alternativos con dominancia de macrófitas flotantes y sus implicancias ecológicas en un humedal (Argentina)*. Directora: Dra. Inés O' Farrell
- 2009-2011. Subsidio de CONICET PIP 5355. *Implicancia de la dominancia de macrófitas flotantes en un humedal: análisis del plancton con énfasis en la ecología de las cianobacterias potencialmente formadoras de floraciones*. Directora: Dra. Inés O' Farrell