

UNIVERSIDAD NACIONAL DEL LITORAL

Facultad de Bioquímica y Ciencias Biológicas



Tesis para la obtención del Grado Académico de Doctor en
Ciencias Biológicas

Importancia de las fuerzas de *bottom-up* y *top-down* como estructuradores del fitoplancton en lagunas aluviales con diferentes tipos de conexión al río Paraná Medio

por

Mg. Diego Germán Frau

Director: Dra. Susana José de Paggi.

Co-director: Dr. Rodrigo Sinistro.

Lugar de realización: Laboratorio de Plancton. Instituto Nacional de Limnología (INALI) (CONICET-UNL).

-2016-

No te rindas que la vida es eso,
continuar el viaje,
perseguir tus sueños,
destrabar el tiempo,
correr los escombros y destapar el cielo.

(No te rindas, p.2. Anónimo).

Agradecimientos

No recuerdo con certeza cuando se inició mi vocación por la Biología pero ciertamente tuvo que comenzar con mis juegos de hacer “experimentos” en los que colocaba flores, restos de plantas y algún caracol en frascos con diferentes sustancias como alcohol, detergente o perfumes. Habré tenido unos 8 o 9 años y sobre todo los fines de semana era mi entretenimiento, claro antes de volverme adicto a los videojuegos como muchos adolescentes de la época y quedarse la Biología como una motivación dormida.

La escuela formal, debo admitir, me costó un poco los primeros años pero con el tiempo me volví un estudiante dedicado y fueron las “profes” de Biología que tuve en la secundaria –severas, exigentes y apasionadas- las me hicieron recordar que la Biología era lo mío. Una de ellas, estudiaba Licenciatura en Biodiversidad por aquella época y fue quien me dio la idea. Así con 17 añitos comencé la “facu” y un mundo completamente nuevo. No la sufrí, sino que fue una etapa a la cual recuerdo con mucho cariño y en la que me gustaba prácticamente todo (Matemáticas no demasiado) pero sobre todo los microorganismos. Fue así que en 3° año me anoté en una pasantía en el Instituto Nacional de Limnología (INALI) para trabajar con diatomeas. Fue Melina Devercelli, posteriormente mi directora de tesina y actualmente compañera de laboratorio, quien me abrió las puertas en ese momento. Me enamoré de las alquitas, de su multiplicidad de formas, de su aparente sencillez y desde ese momento entendí que de todas las cosas que podía estudiar, las alquitas microscópicas eran lo mío.

La suerte y la vida quisieron que CONICET no me diera la beca doctoral y gracias a eso, recibido con 22 años y algo decepcionado, me busqué una beca para irme a estudiar una maestría en España ¡y la conseguí! Ciertamente hasta hoy, la experiencia más importante de mi vida en que crecí no sólo como profesional y volví como Máster Universitario en Gestión Ambiental de Sistemas Hídricos -una etiqueta que llevo con orgullo-, sino que también crecí como persona. Vivir en España, la gente, los amigos que hice, los lugares que tuve oportunidad de conocer, me cambiaron.

Después vinieron estos años de doctorado que sin duda han convertirse, ahora que estoy terminando, en un hito de importancia en mi vida. No han sido años fáciles. Además de ser doctorando, en estos años también me pasó la vida y muchas veces fue difícil separarla. Si hoy estoy acá escribiendo con mucha emoción estos agradecimientos, es

porque mucha gente indirecta o directamente, queriendo o sin quererlo me dieron su apoyo, me enseñaron muchas cosas y me contuvieron en esos momentos de duda.

Quiero agradecer a mi familia, especialmente a mi hermana Luciana, quien fue sin saberlo tal vez, la persona que más me ayudó durante la carrera de grado con el sustento necesario para poder preocuparme sólo de estudiar. A mis hermanos del alma, Carina y Nacho, en especial a vos Nacho por siempre confiar en mí, por levantarme los ánimos y siempre verme más brillante de lo que yo creía y creo que soy. Por lo momentos de desahogo, los viajes, las fiestas, las meriendas y por regalarme tu tiempo. Quiero agradecer a vos Rafa que te llevaste sin duda los años menos lindos. Esos de mayor inseguridad en que todo era adaptación y golpe tras golpe al orgullo. Me acompañaste con tus consejos, tu forma tan especial de ver la vida, que hoy creo que comparto más, pero que en esos años era tan diferente a la forma que yo tenía de ver las cosas.

Cuando hacés un doctorado entrás con los ojos cerrados pensando que te van a pagar por hacer lo que le gusta y ciertamente es así, pero aprendés en el camino que hacer un doctorado es mucho más que eso. Es entregar mucho tiempo y dedicación, es aprender a escribir, son horas infinitas de lectura, meses de espera para que te contesten sobre si una revista acepta o no publicar un *paper* tuyo, y a veces, duros golpes al orgullo en que uno se replantea si realmente sirve para esto. En este punto quiero agradecer a mis directores Susana y Rodrigo. Gracias por todo el apoyo y la libertad que me dieron al trabajar. Especialmente te quiero agradecer a vos Susana. Por acogerme ya cuando era un estudiante de grado y después siempre, siempre estar ahí para darme un consejo, una visión particular que te dio la vida y más de 40 años de experiencia, por seguirme el ritmo y siempre valorarme positivamente como profesional. Gracias infinitas Susi.

Como decía antes, hacer el doctorado no es sólo hacer una tesis, es aprender un montón de cosas entre ellas a trabajar en equipo. Gracias a todos mis compañeros del laboratorio de Plancton: Flor, Flopi, Meli, Gise, Rami, Tito, Cristian y desde hace poquito Male. A través de los años he vivido y sigo viviendo con ustedes muchas experiencias que me han hecho, sin lugar a duda, crecer como persona y profesional. A vos Yami te dejo aparte. En vos encontré una persona incondicional con la que he viajado, me he reído -muchísimo- y he compartido infinidad de situaciones. Gracias por todo: por escucharme en mis momentos de amargura y los de felicidad, por alegrarte con mis logros y levantarme el ánimo cuando veía y sigo viendo -a veces- el panorama nuboso.

Hemos creciendo juntos en esto y ¡ojalá la vida nos siga encontrando juntos, mano a mano, en este fantástico mundo de la Limnología!

No quiero dejar de agradecer también a los jurados de esta tesis, los Doctores Fernando Unrein y Néstor Mazzeo y la Doctora Nora Gómez. Todos ellos desde sus respectivas especialidades en el campo de la Limnología supieron aportarme con numerosos comentarios y sugerencias que ciertamente mejoraron la calidad del manuscrito que se presenta a continuación. Les estoy muy agradecido por el tiempo dispensado y por la paciencia que tuvieron en hacer una revisión meticulosa del manuscrito en los tiempos establecidos por la facultad para dicho fin.

Por último quiero agradecer al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) por darme esta oportunidad única de llevar a cabo un doctorado que me hubiera sido imposible de otro modo, y a la Facultad de Bioquímica y Ciencias Biológicas (Universidad Nacional del Litoral) con la que aspiro recibirme de Doctor en Ciencias Biológicas, por constituirse como la plataforma necesaria para hacer el doctorado.

¡GRACIAS!

| | |
|---|-----|
| Resumen | 8 |
| Abstract | 9 |
| Introducción | 10 |
| Objetivo General | 21 |
| Objetivos Específicos | 21 |
| Hipótesis de trabajo | 22 |
| Capítulo I: Factores de control <i>bottom-up</i> y <i>top-down</i> sobre el fitoplancton de una laguna con conexión vertical al sistema del río Paraná Medio. | 23 |
| Objetivo del capítulo. | 24 |
| Materiales y Métodos. | 24 |
| Resultados. | 30 |
| Discusión. | 41 |
| Capítulo II: Factores de control <i>bottom-up</i> y <i>top-down</i> sobre el fitoplancton de una laguna con conexión lateral al sistema del río Paraná Medio. | 50 |
| Objetivo del capítulo. | 51 |
| Materiales y Métodos. | 51 |
| Resultados. | 57 |
| Discusión. | 71 |
| Capítulo III: Análisis comparativo de los efectos de depredación de diferentes fracciones del zooplancton y peces planctívoros sobre la estructura del fitoplancton. | 80 |
| Objetivo del capítulo. | 81 |
| Materiales y Métodos. | 81 |
| Resultados. | 88 |
| Discusión. | 95 |
| Capítulo IV: Selectividad alimentaria de <i>Limnoperna fortunei</i> sobre el fitoplancton mediada por la presencia de Rotífera como recurso palatable y opcional. | 102 |
| Objetivo del capítulo. | 103 |
| Materiales y Métodos. | 103 |
| Resultados. | 108 |
| Discusión. | 115 |
| Conclusiones Generales | 121 |
| Referencias Bibliográficas | 128 |
| Anexo I: Tablas de ANOVA comparando entre puntos de muestreo de las lagunas. | 154 |
| Anexo II: Gráficos mensuales de variación ambiental (capítulos I y II). | 156 |
| Anexo III: Capítulos publicados en revistas científicas con referato. | 158 |

RESUMEN

La importancia de los modelos funcionales así llamados *bottom-up* y *top-down* como estructuradores de las comunidades acuáticas ha sido estudiada en los últimos 30 años especialmente en sistemas templados. En sistemas acuáticos subtropicales, componentes de los valles aluviales de ríos de llanura, el pulso hidrológico se constituye también en un factor de control de reconocida relevancia. Existen pocos estudios en que ambos factores de regulación (*bottom-up/top-down* y pulso hidrológico) sean analizados de forma simultánea ponderando la importancia relativa que tiene el pulso en lagunas con diferentes tipos de conexión al sistema fluvial. Por esta razón, esta tesis tuvo por objetivo explorar a partir de diferentes enfoques (análisis de campo y experiencias de microcosmos) la importancia que tiene el pulso hidrológico en una laguna con conexión vertical y otra con conexión lateral como disruptor de los efectos de *bottom-up* y *top-down*; atendiendo particularmente al efecto que tienen los depredadores sobre la estructura del fitoplancton. Se tomaron muestras de fitoplancton, diferentes depredadores asociados (zooplancton, peces y el mejillón mitíldo de origen asiático *Limnoperna fortunei* Dunker) y se midieron diferentes variables ambientales incluidos los nutrientes (nitritos-nitratos y ortofosfatos) con frecuencia mensual en dos lagunas conectadas (una lateral y la otra verticalmente) al sistema del río Paraná Medio. Se realizaron además dos experiencias de microcosmos en términos de evaluar la capacidad de depredación de diferentes fracciones de zooplancton (micro, meso y macrozooplancton), peces planctívoros y *L. fortunei*. Los resultados mostraron baja riqueza, elevado biovolumen y dominancia de euglenoideos en la laguna con conexión vertical y alta riqueza, bajo biovolumen y dominancia de criptofíceas en la laguna con conexión lateral. En ambas lagunas la entrada de agua al sistema mostró ser un factor de control, más importante en la laguna con conexión lateral. Fueron la conductividad, los nutrientes y la abundancia de cladóceros (laguna conexión vertical) y la temperatura, conductividad y turbidez (laguna conexión lateral) los principales factores de control identificados en el análisis de redundancia (RDA). La experiencia de microcosmos mostró que los peces omnívoros (*Cheirodon interruptus* Jenyns especie dominante en ambas lagunas) no afecta significativamente al fitoplancton, en tanto que el meso y macrozooplancton (cladóceros y copépodos) son capaces de constituirse como factores de control -en ausencia de peces- cuya intensidad depende del tamaño del depredador y además de la forma, tamaño y características de la pared celular de las algas. *L. fortunei* también muestra una selectividad que depende de la forma, el tamaño, las características de la pared celular y la presencia de rotíferos como recurso alimentario palatable y accesorio. Se concluye que la importancia de los factores de control *bottom-up* y *top-down* ciertamente sería mayor en las lagunas con conexión vertical, estando las lagunas con conexión lateral gobernadas principalmente por las variaciones en el pulso hidrológico.

Palabras Claves: pulso hidrológico, fitoplancton, nutrientes, depredadores.

The importance of bottom-up and top-down as controlling factors of aquatic communities has been studied in the last 30 years, especially in temperate systems. In subtropical systems, governed by Floodplain Rivers, the hydrological pulse is also identified as a control factor. Nonetheless, there are few studies that analyzed the relevance of both regulatory factors (bottom-up/top-down and hydrological pulse) in alluvial lakes with different kinds of connection to the river system. For this reason, this thesis aimed to explore from different approaches (field analysis and microcosm experiences) the importance of the hydrological pulse in two shallow lakes (one with vertical connection and another with lateral connection to the Middle Paraná River system) as disruptor of bottom-up and top-down; attending particularly, to the effect of different predators on phytoplankton structure. Phytoplankton samples, different associated predators (zooplankton, fish and *Limnoperna fortunei* Dunker (mytilid mussel of Asiatic origin)), and different environmental parameters including nutrients (nitrite-nitrate and orthophosphate concentrations) were monthly taken in the two shallow lakes. Two microcosm experiences were also made in terms of assessing the ability of different fractions of zooplankton (micro, meso and macrozooplankton), planktivorous fish and *L. fortunei* to control phytoplankton. The results showed low richness, high biovolume and euglenoids dominance in the lake with vertical connection and high richness, low biovolume and cryptophyceans dominance in the lake with lateral connection. In both lakes water entering to the system showed to be a controlling factor, but it was more important in the lake with lateral connection. Conductivity, nutrient concentration and the abundance of cladocerans (vertically connected lake) and temperature, conductivity, and turbidity (laterally connected lake) were the main control factors identified in the redundancy analysis (RDA). The experience of microcosm showed that omnivorous fish (*Cheirodon interruptus* Jenyns, the dominant species in both lakes) does not significantly affect phytoplankton, while the meso and macrozooplankton (cladocerans and copepods) are capable of exerting -in absence of fish- a controlling factor, which will depend on predator size and furthermore shape, size and algae cell-wall characteristics. *L. fortunei* also showed a selectivity that depends on the shape, size, and cell-wall characteristics of algae and the presence of rotifers as accessory palatable food source. It is concluded that the importance of the bottom-up and top-down would be greater in those lakes with vertical connection to the river system, while the lakes with lateral connection would be primarily governed by variations in the hydrological pulse.

Key words: hydrological pulse, phytoplankton, nutrients, predators.

INTRODUCCIÓN

Uno de los temas más relevantes de la ecología ha sido el estudio de los factores bióticos y abióticos que controlan la dinámica y la estructura de las comunidades acuáticas (Carpenter, 1987; McQueen y col., 1989). La mayoría de los ecólogos coinciden en que la depredación y la limitación de recursos, alternativamente, pueden regular las interacciones entre los organismos vivos que componen las redes tróficas (Chase, 2003; Borer y col., 2005). En ambientes acuáticos de llanura aluvial, las fluctuaciones hidrológicas son otro factor de gran influencia (Amoros y Bornette, 2002) que ejerce su efecto sobre la heterogeneidad espacial y temporal de las masas de agua, modificando el transporte de materiales y organismos entre diferentes tipos de ambientes (Thomaz y col., 2007), así como también las interacciones que se producen entre éstos y el medio acuático.

En el estudio de los ensamblajes fitoplanctónicos de los sistemas acuáticos asociados al río Paraná, son particularmente frecuentes los relacionados al análisis del efecto de la limitación de nutrientes (*bottom-up*). En este sentido, Unrein y Tell (1994), Unrein (2002), Mayora (2013) ya han demostrado que durante los períodos de inundación se produce la entrada de nutrientes en las lagunas de la planicie de inundación que son rápidamente consumidos por macrófitas, perifiton y fitoplancton. Si bien se citan casos de limitación por fósforo al quedar en gran parte retenido por los sedimentos (Maine y col., 2004), resulta mucho más frecuente la limitación por nitrógeno que se pierde por predominancia de los procesos de desnitrificación (Pedrozo y col., 1992; Carignan y Planas, 1994).

En relación a los factores biológicos que regulan el fitoplancton en sistemas neotropicales, los estudios realizados han sido principalmente dirigidos a analizar el efecto de la vegetación acuática y sus interacciones con el fitoplancton. La vegetación acuática, tanto flotante como sumergida, modifica numerosos aspectos de la estructura y funcionamiento de los sistemas acuáticos someros al alterar las condiciones lumínicas, el nivel de oxígeno, la disponibilidad de nutrientes y la concentración de materia orgánica en el agua (Jeppesen y col., 1997; 2000). Respecto de su influencia sobre el fitoplancton, la cobertura de plantas flotantes litorales ya ha sido descrita como un factor regulador en humedales de la llanura de inundación del río Paraná (Zalocar de Domitrovic 1992; 1993; 1998; Izaguirre y col., 2004) actuando de forma desfavorable sobre el fitoplancton debido a efectos aleopáticos, reducción de la cantidad y calidad de luz incidente en la columna de agua, o por efecto de cambios en la concentración de

nutrientes en el medio (Gross, 2003; Meerhoff y col., 2003; Bicudo y col., 2007). Por su parte, la vegetación sumergida puede ejercer un efecto positivo sobre la riqueza del fitoplancton generando ambientes óxicos y con alta transparencia (Jeppesen y col., 2000), pero también al competir por los nutrientes y acelerar los procesos de sedimentación resultaría desfavorable para el biovolumen fitoplanctónico.

Otros estudios han sido dirigidos a analizar los efectos de cascada trófica sobre el fitoplancton (Scasso y col., 2001; Boverí y Quirós, 2007; Iglesias y col., 2008; Sosnovsky y Quirós, 2009) enfatizando algunos de ellos el efecto de *top-down* sobre las cadenas microbianas de sistemas acuáticos de llanura (Sinistro y col., 2007; Sinistro, 2010). En sistemas acuáticos neotropicales existe sin embargo, un escaso número de publicaciones en que se analicen los mecanismos de depredación directos sobre el fitoplancton (e.j. Eskinazi-Sant'Anna y col., 2002; Von Rückert y Gianni, 2008; Salazar Torres y col., 2015) y ninguno de ellos ha sido realizado en lagunas asociadas al río Paraná Medio. En este sentido, la importancia del pulso hidrológico como elemento condicionante de los efectos de *bottom-up* y *top-down* aún permanece poco clara. El pulso hidrológico aporta nutrientes y modifica las condiciones físico-químicas del sistema, pero también modifica la abundancia y riqueza de los depredadores que pueden ejercer efectos de cascada sobre el fitoplancton.

El pulso hidrológico como modelador de los ensamblajes fitoplanctónicos

Los ríos de llanura son sistemas de alto nivel de complejidad espacial y temporal donde las fluctuaciones hidrológicas actúan como modeladores de sus características ecológicas y son fundamentales para el sostenimiento de la biodiversidad (Ward y col., 1999). Los ambientes lóticos, semilóticos y lénticos que convergen en estos sistemas tienen un grado y tipo de conectividad variable. Amoros y Roux (1988), Ward (1989) y posteriormente Amoros y Bornette (2002) establecieron que la conectividad hidrológica de un río con su llanura opera en las cuatro dimensiones del sistema fluvial: longitudinal, lateral, vertical y temporal (**Fig. 1**). La dimensión longitudinal y el gradiente que se produce aguas arriba y aguas abajo fue profundizado por la teoría del río continuo (Vannote y col., 1980) y posteriormente circunscripta, principalmente, a ríos de bajo orden (e.j. Greathouse y Pringle, 2006; Jiang y col., 2011). La conectividad vertical refiere a los intercambios entre las aguas de superficie y las subterráneas, a través de la infiltración del acuífero aluvial o por la exfiltración de agua

Introducción

de la napa freática en los acuíferos laterales. Su importancia ha sido ampliamente reconocida en sistemas aluviales al intervenir en el transporte de iones y nutrientes, afectar e interactuar con la vegetación riparia e intervenir en los ciclos vitales de numerosos organismos bentónicos asociados (Stanford y Ward, 1993; Boulton y col., 1998; Woessner, 2000; Sophocleous, 2002; Naiman y col., 2005). La conectividad lateral y temporal por su parte, es un aspecto que ha sido especialmente enfatizado. El movimiento del agua dentro del sistema tiene influencia sobre el transporte de sedimentos en suspensión, la concentración de nutrientes y el movimiento de organismos entre el canal y su planicie de inundación, tanto durante los periodos de inundación como en los de aislamiento (Junk y col., 1989; Neiff, 1990; Tockner y col., 1999).

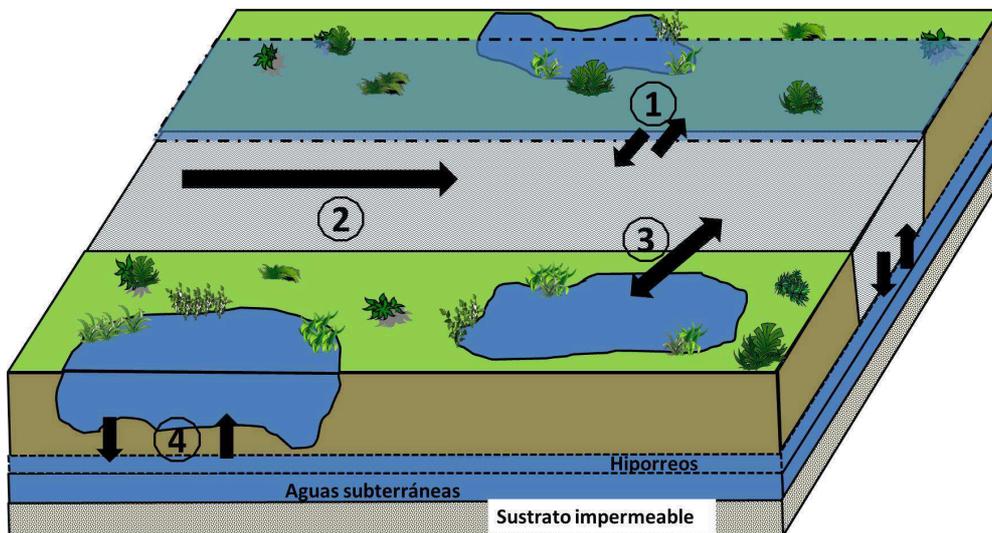


Fig. 1. Tipos de conexión del río con su llanura según Ward (1989): Temporal (1): el río ejerce su influencia sobre su llanura de inundación a través de los procesos de inundación y sequía. Longitudinal (2): el río moviliza materia y energía desde aguas arriba hacia aguas abajo. Lateral (3): el río se conecta con su llanura superficialmente de forma directa o indirecta a través de otros cuerpos de agua. Vertical (4): el río se conecta con su llanura a través del movimiento de agua subterránea.

El río Paraná presenta una vasta planicie de inundación (2.600.000 km²) extendiéndose su longitud aproximadamente 2200 km en sentido norte-sur y discurriendo sus aguas principalmente bajo un clima subtropical (Iriondo y col., 2007). Según su geomorfología, se lo ha dividido en tres grandes secciones: Alta, Media y Baja. El río Paraná Medio, en particular, comienza 1000 km aguas abajo del origen y se extiende desde la convergencia con el río Paraguay (27° 29' S; 58° 50' O) hasta la ciudad de

Diamante (32° 4 'S; 60° 39' O). Con un canal principal de anchura variable entre (0,4-8 km) y una extensa llanura lateral de inundación a lo largo de su margen derecha (6-40 km de ancho, 13.000 km² de área), incluye también numerosos ambientes temporales y permanentes (García de Emiliani, 1997; Mayora y col., 2015). Las lagunas aluviales ocupan alrededor del 30% de la superficie de la llanura del Paraná Medio. Muchas de ellas están aisladas superficialmente del canal principal del río, otras reciben agua de lagunas adyacentes a través de conexiones indirectas, excepto durante los periodos anuales de inundación donde el río ocupa de forma variable, según sean inundaciones ordinarias o extraordinarias, su llanura de inundación. Otras lagunas reciben el agua de forma directa a través del canal o uno de sus afluentes; siendo que la conexión puede ser temporal -sólo durante el periodo de aguas altas- o permanente (Drago, 1989).

Los primeros estudios sobre el fitoplancton asociado al sistema del río Paraná Medio, fueron realizados durante la década del '80 por García de Emiliani (1980; 1981; 1985; 1986; 1990; 1993), García de Emiliani y Anselmi de Manavella (1983) y posteriormente por Zalocar de Domitrovic (Zalocar de Domitrovic, 1992; 1993; 1998; 2005) y Devercelli (2006, 2010), Devercelli y col. (2016). En todos estos trabajos se puso en evidencia la importancia del pulso hidrológico como regulador de la composición y el biovolumen del fitoplancton en estos sistemas. Al respecto, todos estos estudios han demostrado la capacidad de ciertos grupos como Bacillariophyceae, Chlorophyceae (especialmente Volvocales) y Cryptophyceae de sobrevivir en ambientes lóticos, o durante periodos de inundación de las lagunas, al verse favorecidas frente a otros grupos por ser resistentes a la alta turbulencia y a la baja disponibilidad de luz. Por su parte, Dinophyceae, Euglenophyceae y Cyanobacteria entre los grupos dominantes de los ensamblajes fitoplanctónicos, se desarrollarían mejor durante periodos de aguas bajas donde un ambiente lumínico más favorable y una mayor estabilidad en la columna de agua les resultan propicios.

La importancia del bottom-up y el top-down como estructuradores del fitoplancton

Los dos grandes paradigmas que predicen el efecto de las interacciones tróficas acuáticas se publicaron a finales de los años ochenta por Carpenter y col. (1987) con la hipótesis de cascada trófica y McQueen y col. (1989) con la hipótesis de *bottom-up* y *top-down*. El primero de ellos predice que los cambios que se producen en los depredadores tope tiene un efecto en los niveles tróficos más bajos, mientras que la

hipótesis de *bottom-up/top-down* sugiere que el control de arriba hacia abajo es más fuerte en la parte superior de la cadena y más débil hacia la parte inferior. Hoy en día, la mayoría de los ecólogos están de acuerdo en que las interacciones en las cadenas tróficas a menudo pueden ser muy variables a través del espacio y el tiempo (Chase, 1999; 2003). Incluso, algunas revisiones indican que el control de la biomasa fitoplanctónica por *top-down* no es esperable durante largos períodos y que depende de la concentración de nutrientes y la profundidad de los ambientes (Benndorf y col., 2002).

El bottom-up como regulador del fitoplancton

A lo largo del tiempo, una gran cantidad de autores han dedicado sus investigaciones a determinar los factores que limitan el desarrollo del fitoplancton. Entre las variables más citadas se destacan: la intensidad lumínica y su relación con la zona de mezcla, la temperatura, la alcalinidad, el pH y la disponibilidad de nutrientes (Reynolds, 2006). Entre los nutrientes se conocen al menos 19 componentes inorgánicos necesarios para el desarrollo del fitoplancton, pero debido a su importancia para el fitoplancton, los estudios se han centrado principalmente en dos de ellos: el nitrógeno y el fósforo.

La dinámica y la importancia relativa de ambos nutrientes en sistemas acuáticos continentales varían a lo largo del tiempo y también por las características del sistema (Phlips y col., 1997). El fósforo posee un ciclo biogeoquímico que incluye desde la mineralización hasta la inmovilización en los sedimentos que se encuentra regulado por varios factores. Estos factores modifican la relación de óxido-reducción en los sedimentos y entre los más importantes pueden citarse la temperatura, el pH y la re-suspensión de sedimentos mediada por peces bentívoros o por el efecto del viento (Søndergaard y col., 2003; Roozen y col., 2007; Mormul y col., 2012). La disponibilidad de nitrógeno por su parte, se encuentra controlada por los procesos de degradación de la materia orgánica y los de desnitrificación, ambos regulados por la temperatura y la actividad de los descomponedores (Conzonno, 2009). Por lo tanto, la limitación de nutrientes en lagunas del valle aluvial puede variar a lo largo de un ciclo hidrológico y según las características propias de cada ambiente.

Como ya se ha indicado previamente, los estudios relacionados con la dinámica de nutrientes entre el río Paraná y su llanura de inundación comenzaron en la década del

'90. Todos ellos coinciden en que a lo largo del gradiente de conectividad lateral hay una disminución de la concentración del nitrógeno inorgánico disuelto (NID) desde el río hacia la llanura, donde priman los procesos de desnitrificación y la absorción de éste nutriente por los productores primarios. Por otro lado, la concentración de fósforo reactivo soluble (PRS) aumentaría desde el río a la llanura de inundación, debido a la liberación de fósforo en la materia orgánica y a una leve disminución en el pH que determina su liberación de los sedimentos en suspensión al entrar en las lagunas (Bonetto y col., 1991; 1994; Unrein y Tell, 1994; Unrein, 2002, Mayora, 2013).

En este sentido, numerosos estudios realizados en sistemas acuáticos neotropicales, tanto en laboratorio como *in situ*, se han centrado en analizar el efecto de regulación que tienen los nutrientes sobre la estructura del fitoplancton (Carignan y Planas, 1994; Steinhart y col., 1999; Rejas y col., 2005; Câmara y col., 2009). Dichos estudios han demostrado que el fitoplancton se encuentra fundamentalmente regulado por la disponibilidad y remineralización de nutrientes y en menor medida por la depredación o los efectos de cascada trófica.

El control por uno u otro nutriente puede ser variable cuando se aumenta la escala de estudio. Kosten y col. (2009) demostraron, al analizar 83 lagunas en un gradiente longitudinal, que la limitación por nutrientes puede ser por fósforo, por nitrógeno o por una combinación de ambos, siendo también posible que algunas lagunas no se encuentren limitadas por ellos en ningún momento. En este sentido, las características de los sedimentos, la presencia de macrófitas, los usos de la tierra y la hidrología particular de cada sistema ejercen su influencia de forma variable. En aquellos sistemas en que la disponibilidad de nutrientes no es un factor de regulación, otros factores ambientales tales como la temperatura, la penetración lumínica y la turbulencia pueden actuar como limitantes para el desarrollo del fitoplancton.

El top-down como regulador

Estudios y revisiones que se han realizado previo a esta tesis, indican que el fitoplancton de sistemas acuáticos tropicales y subtropicales no se encontraría fuertemente regulado por las fuerzas de tipo *top-down* (e.j. Fernando, 1994; Sarma y col., 2005; Von Rückert y Gianni, 2008). Como se verá a continuación, varias hipótesis han sido planteadas en un intento de explicar este fenómeno. Lazzaro y col. (2003) sugieren que las diferencias en el tamaño, la morfología y la palatabilidad de

fitoplancton pueden afectar el grado de depredación por el zooplancton, mientras que Romo y col. (2004) indicaron que en lagunas mediterráneas poco profundas, el zooplancton puede influir en las proporciones relativas de las especies de fitoplancton dominantes, pero no en su abundancia. Otros autores han sugerido que el zooplancton no tiene un efecto de pastoreo relevante sobre el fitoplancton –particularmente nano y microfitoplancton- en la región Neotropical, en contraste con lo observado en latitudes más frías donde los depredadores de mayor tamaño y más eficaces son dominantes en el ensamble zooplanctónico (Hamza y col., 1995; Levine y col., 1999; Sommer y col., 2003; Havens y col., 2009). En este sentido, es que revisiones recientes (Sarmiento, 2012) afirman que la depredación por zooplancton sería más efectiva sobre bacterias y algas picoplanctónicas (< 2 µm) que sobre fracciones fitoplanctónicas de mayor tamaño.

La fuerte presión de forrajeo ejercida por los peces planctívoros sobre el zooplancton en ambientes de lagunas subtropicales se constituye como un factor de importancia. Gliwicz (1985) destacó que la composición del zooplancton en sistemas lagunares puede verse dominada por especies de pequeño tamaño debido a que los peces planctívoros –muchos de ellos depredadores visuales- consumen las especies de mayor tamaño como cladóceros y copépodos. Esto favorece el desarrollo del microzooplancton que consume partículas de menor tamaño. Con respecto a este tipo de sistemas, estudios llevados a cabo en la región, han demostrado que el efecto de depredación de peces planctívoros sobre el macrozooplancton resulta elevado, debilitando el efecto de este último sobre el fitoplancton (e.j. Meerhoff y col., 2007; Iglesias y col., 2008; Sinistro y col., 2010).

El grado y tipo de conexión de las lagunas al cauce principal también puede tener relevancia sobre la estructura de tamaños de los peces y su importancia en las redes tróficas (Gripenberg y Roselin, 2007). Holt y Hoopes (2005) sugieren que las especies piscívoras que sobreviven en ambientes aislados suelen ser de pequeño tamaño y tienen un efecto menos efectivo sobre los peces planctívoros en comparación con las que se encuentran en sistemas con un mayor grado de conexión. Chase y col. (2010) encontraron, en experiencias de mesocosmos, que el efecto de depredación de peces sobre el zooplancton sería mayor en aquellos ambientes con conexión lateral, así como también su efecto de cascada sobre la biomasa del fitoplancton.

Por último, un factor que ha sido considerado como relevante, y especialmente en los últimos años, es el efecto de la depredación de peces planctívoros-omnívoros que se alimentan de una variedad de ítems que incluye al zooplancton, el fitoplancton, las larvas de insectos y restos vegetales (Oliveros, 1980; Drenner y col., 1986; López Cazorla y col., 2003; Zhang y col., 2006; Ke y col., 2007; Fernández y col., 2012). La importancia de la depredación de peces como factor de estructuración de los ensamblajes zooplanctónicos de agua dulce está bien documentada (e.j. Boverí y Quirós, 2007; Iglesias y col., 2008; Okun y col., 2008; Sinistro y col., 2010), pero poco se sabe sobre el efecto directo que tienen sobre el fitoplancton en los mismos tipos de sistemas. La evidencia sugiere que el efecto de *top-down* puede tener una importancia menor en sistemas tropicales en comparación con aquellos ubicados en zonas más templadas (Jeppesen y col., 2005; Meerhoff y col., 2007). No obstante, son necesarios aún un mayor número de estudios que permitan corroborar esta hipótesis considerando la complejidad y variedad de los sistemas acuáticos que pueden encontrarse en la región Neotropical.

Limnoperna fortunei (Dunker) en los sistemas acuáticos continentales del neotrópico

Limnoperna fortunei es un mitílido, bivalvo de pequeño tamaño (máx. dimensión media=18 mm de longitud de valva), nativo de sistemas acuáticos continentales dulces y salobres de China, Tailandia, Laos, Camboya, Vietnam, Indonesia y Corea (Ricciardi, 1998). Este bivalvo fue introducido accidentalmente en América del Sur en 1991 a través de las aguas de lastre de barcos que desembarcaban su contenido en el estuario del río de La Plata (Darrigran y Pastorino, 1995). Desde entonces *L. fortunei* ha demostrado una alta capacidad de dispersión colonizando una amplia variedad de sistemas acuáticos continentales. Especie dioica, con fecundación externa y una fase larval planctónica (Darrigran y Pastorino, 1993; Cataldo y Boltovskoy, 2000) se la distingue de los bivalvos de agua dulce nativos de la región Neotropical (Brugnoli y col., 2005) debido a que tiene hábitos epifaunales, muestra un comportamiento agregado durante la fase adulta y no conoce fronteras geográficas. Al estar favorecido por su estado de larva planctónica con una alta capacidad de utilizar ambientes lóticos para dispersarse, ha colonizado a la fecha cuerpos de agua de Argentina, Bolivia, Paraguay, Uruguay y Brasil, como también, por otro lado, de Japón y Taiwán (Ricciardi, 1998; Darrigran y Damborenea, 2011).

En la actualidad *L. fortunei* se encuentra naturalizada en nuestros ambientes, y desde su llegada se han documentado modificaciones en la estructura de las comunidades bentónicas, efectos sobre especies competidoras, cambios en los hábitos alimenticios de vertebrados e invertebrados carnívoros -que ahora también se alimentan del mejillón- (Darrigran y col., 1998; Sylvester y col., 2007; Collins y col., 2007; García y Protogino, 2005; Paolucci y col., 2010) y efectos sobre la comunidad planctónica (e.j. Sylvester y col., 2005; Cataldo y col., 2011; Rojas Molina y José de Paggi, 2008; 2011; Frau y col., 2013) que muestran que este bivalvo es capaz de ejercer una fuerte presión de depredación sobre el zooplancton y el fitoplancton.

Respecto de la selectividad alimentaria de este mejillón, a pesar de que varios estudios han abordado el tema utilizando plancton natural y varias combinaciones de algas cultivadas, los estudios disponibles hasta la fecha siguen siendo escasos y contradictorios (Boltovskoy y col., 2015). Rückert y col. (2004), Cataldo y col. (2011), Frau y col. (2013) ya han indicado que *L. fortunei* es capaz de realizar una filtración selectiva. Particularmente, Gazulha y col., (2012a, b) encontraron que este bivalvo prefiere presas unicelulares de pequeño tamaño, expulsando cianobacterias filamentosas y coloniales; así como también Bacillariophyceae como pseudoheces. Por otro lado, Rojas Molina y col., (2010) encontraron que *L. fortunei* selecciona fitoplancton de mayor biovolumen, y que organismos representados en la clase Euglenophyceae fueron el alimento preferido. Aspectos relevantes como la forma celular, o incluso el biovolumen de diferentes taxones de fitoplancton no han sido considerados de una manera integrada y esto contribuye a aumentar el grado de incertidumbre. Además, ninguno de estos estudios ha abordado el tema de si la selección del fitoplancton podría verse afectada o no por la disponibilidad de Rotifera como fuente alimentaria accesoria. Este grupo de invertebrados suele ser dominante en los ensambles zooplanctónicos vinculados al río Paraná Medio (José de Paggi y Paggi, 2007; 2008), es positivamente seleccionado por *L. fortunei* (Rojas Molina y col., 2010; Fachini y col., 2012), y proporciona una mayor biomasa por individuo en comparación con la del fitoplancton. No obstante, no sabemos aún si el efecto de saciedad al alimentarse de zooplancton es capaz de condicionar la selectividad sobre los grupos fitoplanctónicos.

Limnoperna fortunei es un mejillón invasor que se alimenta de una compleja comunidad de organismos planctónicos y cuya presencia tiene consecuencias para la productividad y la diversidad de los sistemas acuáticos invadidos (Higgins y Vander Zanden, 2010).

Introducción

Profundizar su estudio resulta, por lo tanto, un tópico de interés en el análisis de los factores del control de tipo *top-down* que potencialmente estructuran al fitoplancton de ambientes acuáticos de llanura aluvial que ya han sido colonizados por el mejillón.

Objetivos e Hipótesis

Objetivo general:

- ❖ Estudiar los factores estructuradores (*bottom-up* y *top-down*) sobre los ensamblajes fitoplanctónicos de dos sistemas lénticos con diferentes tipos de conexión al río Paraná, explorando las implicancias del pulso hidrológico.

Objetivos específicos:

- ❖ Estudiar la composición de especies y el biovolumen de diferentes grupos del ensamblaje fitoplanctónico en una laguna conectada verticalmente en relación a la variación de los factores ambientales, depredadores planctónicos y nutrientes inorgánicos disueltos (nitrógeno y fósforo) durante un ciclo hidrológico completo.
- ❖ Estudiar la composición de especies y el biovolumen de diferentes grupos del ensamblaje fitoplanctónico en una laguna conectada lateralmente en relación a la variación de los factores ambientales, depredadores planctónicos y nutrientes inorgánicos disueltos (nitrógeno y fósforo) durante un ciclo hidrológico completo.
- ❖ Analizar el control de tipo *top-down* de diferentes depredadores (peces planctívoros-omnívoros y zooplancton de diferentes tallas) sobre la estructura morfo-funcional del fitoplancton en una laguna conectada verticalmente al sistema fluvial a través de muestreos a campo y una experiencia en microcosmos.
- ❖ Analizar la importancia de diferentes características morfológicas y tamaño de las algas, así como la presencia de rotíferos como recurso palatable y opcional en la selectividad alimentaria del molusco *Limnoperna fortunei*.

Hipótesis de trabajo:

- ❖ En la laguna con conexión lateral las variaciones en el pulso hidrológico regulan la composición y abundancia de los depredadores y la disponibilidad de nutrientes, disminuyendo de este modo, la importancia del control de *bottom-up* y *top-down* sobre el fitoplancton.
- ❖ En la laguna con conexión vertical la entrada y el efecto del agua del río que penetra en la laguna es menor y adquieren mayor importancia, como estructuradores del fitoplancton, los factores de regulación locales (principalmente conductividad, temperatura, turbidez y disponibilidad de nutrientes).
- ❖ La regulación del fitoplancton por parte de los peces planctívoros depende de la intensidad de depredación que realizan estos últimos sobre el zooplancton de mayor talla siendo despreciable el efecto de depredación directo sobre el fitoplancton debido a su pequeño tamaño.
- ❖ La depredación del zooplancton sobre el fitoplancton está condicionada por la anatomía y la habilidad de los depredadores para capturar diferentes tipos de presas y además por las características morfo-funcionales del fitoplancton (forma, tamaño y características de la pared celular).
- ❖ *Limnoperna fortunei* muestra preferencia por presas fitoplanctónicas de mayor tamaño estando además su selectividad alimentaria condicionada por la presencia de rotíferos como un recurso palatable y opcional.

CAPÍTULO I

Factores de control *bottom-up* y *top-down* sobre el fitoplancton de una laguna con conexión vertical al río Paraná Medio

Capítulo I: Factores de control *bottom-up* y *top-down* sobre el fitoplancton de una laguna con conexión vertical al río Paraná Medio

OBJETIVO DEL CAPÍTULO

Estudiar la composición de especies y el biovolumen de diferentes grupos del ensamble fitoplanctónico en una laguna conectada verticalmente en relación a la variación de los factores ambientales, depredadores planctónicos y nutrientes inorgánicos disueltos (nitrógeno y fósforo) durante un ciclo hidrológico completo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El Mirador es una pequeña laguna subtropical poco profunda, que se encuentra incluida dentro del sistema del río Paraná Medio (31 ° 37 'S, 60 ° 41' W, Argentina). Con una superficie aproximada de 3,76 ha y una profundidad máxima de 3,3 m durante el periodo de muestreo, se abastece principalmente de la infiltración de las aguas subterráneas y las precipitaciones, no estando conectada de forma lateral al sistema fluvial. Durante el periodo de muestreo el perímetro de la laguna estuvo colonizado por un cinturón de vegetación emergente con predominio de *Panicum elephantipes* Nees ex Trin. y *Ludwigia peploides* Raven sin desarrollo de vegetación flotante o macrófitas sumergidas (**Fig. 1**).

Muestreo

Entre diciembre de 2009 y noviembre de 2010 se tomaron muestras mensuales en tres puntos de la laguna (uno en la zona limnética y dos en la zona litoral). El análisis se realizó según las variaciones del nivel hidrométrico registrado en la zona limnética de la laguna separándolo en tres fases: aguas altas (AA) desde diciembre hasta abril, aguas intermedias (AI) desde mayo a julio y aguas bajas (AB) desde agosto a noviembre abarcando un año hidrológico completo (**Fig. 2**). Durante el periodo de muestreo, el registro pluviométrico obtenido de la *Dirección General de Comunicaciones de la Provincia de Santa Fe, departamento La Capital* indicó valores medios mensuales de 131,76 mm (entre 7 mm en diciembre y 408 mm en febrero) durante AA, 29 mm en AI

Capítulo I: Factores de control *bottom-up* y *top-down* sobre el fitoplancton de una laguna con conexión vertical al río Paraná Medio

(entre 0 mm en julio-julio y 87 mm en mayo) y 40,75 mm en AB (entre 0 mm en agosto y 77 mm en septiembre).

Haciendo uso de medidores portátiles HANNA se midieron, en cada fecha de muestreo y sitios, las siguientes variables ambientales: temperatura (°C), pH, conductividad ($\mu\text{S cm}^{-1}$) y oxígeno disuelto (ppm). También fueron medidas la transparencia del agua con disco Secchi (m) y la profundidad en metros (Z_p) con un sensor ultrasónico. La turbidez (UNT) fue estimada a 450 nm de longitud de onda con un espectrofotómetro HACH DR 2000. La zona eufótica se estimó mediante la fórmula propuesta por Koenings y Edmundson (1991) ($Z_{eu} = \text{profundidad del disco de Secchi} \times 3,5$) y se calculó la relación $Z_p:Z_{eu}$ como una aproximación a las variaciones en la mezcla y la longitud de la zona fótica ($Z_p:Z_{eu} > 1$ indica limitación por luz (Reynolds,1984)). Las muestras de fitoplancton y zooplancton fueron tomadas en la región limnética y las dos regiones litorales, en tanto que las muestras de nitritos-nitratos (N-NO_3^-) y fósforo reactivo soluble (PRS) en la región limnética y una litoral. Además, en términos de conocer la relación de estos dos nutrientes en las diferentes fases de la laguna (AA, AI y AB) se calculó como una aproximación –dado que no se tuvieron datos sobre la concentración de amonio durante el estudio- el ratio $\text{N-NO}_3^- : \text{PRS}$ utilizando para tal fin las concentraciones molares (μM) de cada uno de los nutrientes medidos. Valores $\text{NID:PRS} < 16$ se interpretan como una deficiencia potencial de nitrógeno para el crecimiento fitoplanctónico (Redfield y col., 1963; Schelske y col., 1997). En cuatro ocasiones (enero, mayo, septiembre y noviembre) se realizó un muestreo de peces en dos microhábitats (región limnética y litoral). El muestreo trimestral puede considerarse una frecuencia adecuada para describir el control del plancton por peces en lagunas aisladas de la región neotropical (Iglesias y col., 2008), más aún cuando se ha registrado un solo evento de reproducción (durante septiembre en este estudio).

Capítulo I: Factores de control *bottom-up* y *top-down* sobre el fitoplancton de una laguna con conexión vertical al río Paraná Medio



Fig. 1 Localización geográfica de la laguna El Mirador y el entorno de la llanura de inundación del río Paraná Medio a diferentes escalas (A, B, C).

Las muestras de fitoplancton (dos litorales y una limnética) se tomaron subsuperficialmente utilizando frascos de 100 ml y se fijaron inmediatamente con solución de Lugol acidificada al 1%. El análisis cuantitativo se llevó a cabo según el método descrito por Utermöhl (1958) contándose un mínimo de 100 individuos de la especie más abundante con el propósito de asegurar un error de estimación menor al 20% (Venrick, 1978). La densidad obtenida se expresó como ind ml^{-1} . El biovolumen de las algas se calculó siguiendo el método propuesto por Hillebrand y col. (1999) midiéndose al menos 10 individuos de cada uno de los taxones registrados. Los valores de biovolumen fueron obtenidos del producto entre la densidad registrada para cada taxón por el volumen medio obtenido para cada taxón ($\text{ind ml}^{-1} \times \text{vol medio del alga } (\mu\text{m}^3) = \mu\text{m}^3 \text{ ml}^{-1}$) y fueron expresados posteriormente como $\text{mm}^3 \text{ l}^{-1}$. Para los diferentes análisis realizados solo se consideraron aquellos grupos que representaron más del 5% del biovolumen total en al menos el 25% de las muestras. La clasificación taxonómica se realizó según van den Hoek y col. (1998) utilizando claves y bibliografía específica para cada grupo algal: Krammer y Lange-Bertalot (1991), Zolokar Domitrovic y

Capítulo I: Factores de control *bottom-up* y *top-down* sobre el fitoplancton de una laguna con conexión vertical al río Paraná Medio

Maidana (1997) para Bacillariophyceae, Tell y Conforti (1986) para Euglenophyceae, Komárek y Fott (1983) para Chlorophyceae, y Komárek y Anagnostidis (1999,2005), Komárek (2013) para Cyanobacteria entre otros autores y publicaciones recientes.

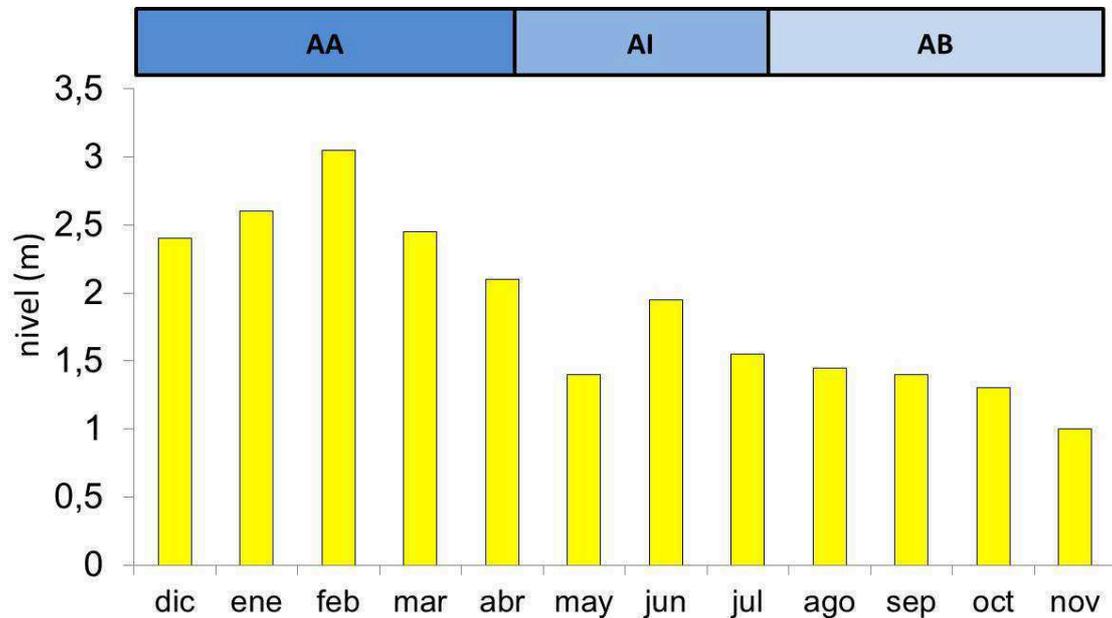


Fig. 2 Nivel hidrométrico de la laguna El Mirador medido en la región limnética durante cada uno de los meses de muestreo. Se muestran las tres fases identificadas: aguas altas (AA), aguas intermedias (AI) y aguas bajas (AB).

En cuanto al muestreo y estimación de la densidad del zooplancton se realizó conforme a la metodología propuesta por José de Paggi y Paggi (1995). Se filtraron 30 L de agua (en dos puntos litorales y uno limnético) usando una trampa de plancton tipo Schindler-Patalas con una red convencional cónica de 55 μm de apertura de malla. El material recogido se fijó *in situ* con formalina al 10% y se tiñó con eritrosina. El conteo del microzooplancton (Rotifera y Copepoda nauplii) fue llevado a cabo con un microscopio óptico convencional en cámaras de tipo Kolkwitz (1 ml) en tanto que para el conteo del macrozooplancton (Cladocera y Copepoda, adultos y copepoditos) se utilizó una cámara de tipo Bogorov (5 ml). Se tomó como pauta el conteo de un mínimo de 100 individuos en cada muestra.

Las muestras para el análisis de nutrientes fueron tomadas en botellas de 2 L y se filtraron a través de filtros de fibra de vidrio Whatman GF/F. El PRS se midió por el método del ácido ascórbico, y los N-NO_3^- se cuantificaron mediante la reducción de

Capítulo I: Factores de control *bottom-up* y *top-down* sobre el fitoplancton de una laguna con conexión vertical al río Paraná Medio

nitratos con cadmio metálico y determinación colorimétrica posterior de nitritos. Ambos análisis se realizaron utilizando reactivos químicos de la compañía HACH.

Las muestras de peces se tomaron utilizando una red de 25 m de ancho y 5 m de altura aguzada a 2,50 m en los extremos y con una bolsa central formada por una malla de 5 mm de apertura. En cada punto de muestreo se colocó la red describiendo un círculo -utilizando la embarcación- de 50 m². El muestreo de la región litoral se hizo rodeando áreas pequeñas (< 10 m²) de acuerdo con el método propuesto por Petry y col. (2003). El esfuerzo que implicaba cada captura fue la misma en las diferentes zonas de la laguna llevando a cabo un lance en cada punto de muestreo. Los peces se conservaron *in situ* con formalina al 10% y en el laboratorio se identificaron, se contaron, midieron y se pesaron. El esfuerzo de muestreo fue estandarizado refiriendo al área cubierta en cada lance de la red. El análisis del ensamble íctico se realizó considerando el gremio trófico al cual pertenecen y de acuerdo a la información disponible en estudios previos de dieta (Oliveros, 1980; López Cazorla y col., 2003; Pouilly y col., 2003; 2004; Fernández y col. 2012, entre otros autores y revisiones recientes).

La identificación y conteo de las muestras de zooplancton y peces, así como el análisis de la concentración de nutrientes fueron realizados por personal de los laboratorios de Plancton y Peces del Instituto Nacional de Limnología donde el becario realizó la presente tesis, y en el marco del proyecto de investigación CAI+D 14-78 de la Universidad Nacional del Litoral cuya directora fue Dra. Susana José de Paggi, directora del tesista.

Análisis estadístico

Los tres puntos de muestreo fueron considerados como réplicas luego de confirmarse que estas muestras revelaron ausencia de diferencias significativas durante todo el período de estudio (ANOVA de una vía, $P > 0,05$ en todos los casos. Ver **Anexo I**). El análisis fue aplicado al fitoplancton y el zooplancton total así como también al biovolumen y la densidad relativa de cada uno de los grupos de fitoplancton y zooplancton, respectivamente. Este análisis se realizó a fines de constatar la influencia que la presencia de vegetación acuática pudiera tener en el biovolumen del fitoplancton

Capítulo I: Factores de control *bottom-up* y *top-down* sobre el fitoplancton de una laguna con conexión vertical al río Paraná Medio

y la densidad del zooplancton en los dos puntos de muestreo litorales respecto del punto de muestreo localizado en la región limnética de la laguna.

Para analizar las diferencias estadísticas entre las fases hidrológicas (AA, AI y AB) a lo largo del tiempo, se utilizó un ANOVA de medidas repetidas (MR) para cada uno de los componentes del ensamble fitoplanctónico. Como análisis *pos hoc* de comparaciones múltiples se utilizó la prueba de Bonferroni para determinar las fases hidrológicas en que había diferencias significativas. Para la realización de dicho análisis se utilizó en todos los casos la prueba de esfericidad de Mauchly para constatar la homogeneidad de varianzas y la prueba de Esfericidad Asumida como análisis principal. Todos los valores fueron transformados al $\text{Log}_{10}(x+1)$ y se utilizó una significación del 95% ($\alpha = 0,05$).

Se realizaron correlaciones de a pares entre las variables bióticas y abióticas con el coeficiente de correlación no paramétrico de Spearman. De esta forma se determinó la relación de los factores potenciales de control del fitoplancton con los cambios en el volumen de agua de la laguna. El análisis de correspondencia destendenciado (DCA) reveló que la longitud del gradiente de los datos fue < 3 por lo que se aplicó un análisis de redundancia (RDA) para el conjunto de datos (Lepš y Šmilauer, 1999). Para los análisis de RDA se realizó una selección de variables de tipo *forward*. El modelo se inició con todas las variables de interés (variables ambientales, nivel hidrométrico de la laguna, concentración de nutrientes y la abundancia de depredadores: zooplancton y peces). Luego se seleccionaron las variables de acuerdo a su significancia estadística y su aporte al nivel de explicación general del modelo. Se utilizó como variable respuesta los diferentes grupos del ensamble fitoplanctónico, siendo que las variables predictoras que estuvieron altamente correlacionadas entre sí (factor de inflación de la varianza ≥ 20) fueron eliminados del análisis (Lepš y Šmilauer, 1999). Todos los datos de la variable respuesta fueron transformados al logaritmo para así estabilizar la varianza y reducir la influencia de los grupos dominante en el ordenamiento, siendo la estandarización de las variables predictoras llevada a cabo por el método de aproximación de error de la varianza. Por último, el significado de cada variable predictora individual y la combinación de todos los ejes canónicos se determinó usando la prueba de permutación de Monte Carlo (999 permutaciones).

Capítulo I: Factores de control *bottom-up* y *top-down* sobre el fitoplancton de una laguna con conexión vertical al río Paraná Medio

La influencia de los cambios hidrológicos sobre la composición de especies del fitoplancton se examinó utilizando el Análisis de Similitud (SIMPER) comparando el biovolumen de las diferentes especies entre períodos (AA, AI y AB) y utilizando el algoritmo de Bray-Curtis como estimador. Este análisis se acompañó de un análisis multivariado no paramétrico de la varianza (NPMANOVA) para dilucidar si esas diferencias encontradas en el SIMPER fueron estadísticamente significativas. Además, se calculó para cada uno de los meses la riqueza específica y la equitatividad media. Todos los análisis fueron realizados utilizando los programas PAST (v.3.0) (Hammer y col., 2013) y CANOCO (v.5.0) (ter Braak y Šmilauer, 2012).

RESULTADOS

Caracterización ambiental

La temperatura, la concentración de PRS, el OD y la relación $Z_p:Z_{eu}$ presentaron valores más elevados durante la fase de AA, registrando todas estas variables una relación significativas con el nivel de agua en la laguna (temperatura: $Rho = 0,55$ $P < 0,001$; OD: $-0,43$ $P = 0,006$; PRS: $0,88$ $P < 0,001$; $Z_p:Z_{eu}$: $Rho = 0,51$ $P < 0,01$). Z_{eu} y el pH registraron los mayores valores durante la fase de AI. Z_{eu} no se correlacionó de forma significativa con el nivel ($Rho = -0,128$ $P = 0,34$) pero sí el pH ($Rho = -0,52$ $P < 0,01$). El ratio $N-NO_3^-$: PRS mostró valores menores a 16 en todas las fases analizadas siendo la relación con el nivel hidrométrico de la laguna inversa ($Rho = -0,77$ $P = 0,003$). En AB la conductividad, la concentración de $N-NO_3^-$ y la turbidez registraron los mayores valores respecto de las demás fases hidrológicas, estando la conductividad y los $N-NO_3^-$ significativamente correlacionados con el nivel de la laguna ($Rho = -0,84$ $P < 0,01$ y $Rho = -0,49$ $P < 0,01$, respectivamente) pero no la turbidez ($Rho = 0,023$ $P = 0,88$). La fase de AI, con la excepción de Z_{eu} y el pH presentó valores intermedios entre la fase de AA y AB para las diferentes variables ambientales analizadas (**Tabla 1**).

Capítulo I: Factores de control *bottom-up* y *top-down* sobre el fitoplancton de una laguna con conexión vertical al río Paraná Medio

Tabla 1. Valores medios (\pm desviaciones estándar) de cada una de las variables ambientales y biológicas durante las tres fases hidrológicas (aguas altas = AA, aguas intermedias =AI y aguas bajas = AB) que atravesó la laguna en el periodo de estudio.

| | AA (n=5) | AI (n= 3) | AB (n=4) |
|--|------------------|-------------------|--------------------|
| Temperatura (°C) | 25 \pm 3,8 | 13,7 \pm 1,8 | 16,6 \pm 5,3 |
| pH | 7,2 \pm 0,2 | 7,8 \pm 0,4 | 6,8 \pm 2,4 |
| Conductividad (μ S cm ⁻¹) | 326,6 \pm 61,3 | 603,5 \pm 235,8 | 1114,5 \pm 384,4 |
| OD (mg l ⁻¹) | 4,01 \pm 1,96 | 7,20 \pm 1,30 | 7,91 \pm 1,72 |
| Turbidez (UNT) | 35 \pm 16,5 | 20,9 \pm 8,4 | 45,7 \pm 36,5 |
| Z _{eu} (m) | 1,6 \pm 0,35 | 1,9 \pm 0,5 | 1,7 \pm 0,7 |
| Z _p :Z _{eu} | 1,6 \pm 0,74 | 0,9 \pm 0,4 | 1,2 \pm 1,8 |
| PRS (μ g l ⁻¹) | 930 \pm 340 | 324 \pm 35 | 135 \pm 70 |
| N-NO ₃ ⁻ (μ g l ⁻¹) | 170 \pm 81 | 40 \pm 53 | 383 \pm 30 |
| N-NO ₃ ⁻ : PRS | 1 \pm 0,8 | 0,01 \pm 0,03 | 10 \pm 8,2 |

Dinámica anual del ensamble fitoplanctónico

Se identificaron un total de 123 especies. La clase Chlorophyceae (66 taxones) fue el grupo dominante, seguido de la división Cyanobacteria (18 taxones) y las clases Bacillariophyceae (17 taxones), Chryosophyceae (3), Euglenophyceae (16), Cryptophyceae (3) y Dinophyceae (3) (**Tabla 2**). La riqueza específica del fitoplancton resultó ser similar a lo largo del año (entre 27 y 40 taxones registradss) con una leve tendencia al aumento durante la fase de AA y una reducción durante la fase de AI. El índice de equitatividad fue variable a lo largo del tiempo con excepción de la fase de AB cuando fueron obtenidos valores intermedios (entre 0,4 y 0,5) (**Fig. 3a**).

El test de SIMPER basado en el biovolumen de cada una de las especies que contribuyeron en las fases hidrológicas, registró una disimilitud entre periodos del 75,1% siendo esta diferencia estadísticamente significativa (NPMANOVA, F = 5,84 P = 0,0001). La fase de AA se diferenció de la de AI en un 75,59% siendo *Lepocinclis ovum* var. *ovum*, *Euglena rostrifera*, *Phacus longicauda* y *Protopteridinium* sp. las especies que contribuyeron con el 70% de esa diferenciación (NPMANOVA, F = 8,18 P = 0,0001). Entre AA y AB también se registró una disimilitud elevada (79,82% NPMANOVA F = 6,62 P = 0,0001) siendo las mismas especies que en la comparación anterior las que estuvieron mejor representadas durante la fase de AA. Por último, la

Capítulo I: Factores de control *bottom-up* y *top-down* sobre el fitoplancton de una laguna con conexión vertical al río Paraná Medio

comparación de la fase de AI con la fase de AB evidenció una disimilitud del 68,62% (NPMANOVA, $F = 3,03$ $P = 0,0006$). Nuevamente *E. rostrifera* y *P. longicauda* fueron las especies que estuvieron mejor representadas durante la fase de AI. *Trachelomonas volvocina*, *Cryptomonas ovata* y un grupo de pequeñas diatomeas céntricas no identificadas contribuyeron con el 70% de la diferenciación y mostraron estar mejor representadas durante AB con la excepción de *C. ovata*.

El ensamble de fitoplancton estuvo fuertemente dominado a lo largo de todo el ciclo hidrológico por Euglenophyceae con valores del 35 al 90% del biovolumen total. Le siguió, en porcentaje de participación, Dinophyceae que tuvo un comportamiento errático a lo largo del año pero con mayores valores de biovolumen especialmente durante la fase de AA (febrero-marzo) (entre 5 y 40% del biovolumen total). Bacillariophyceae tuvo una mayor representación a finales de la fase de AI (junio-julio) y durante los meses de AB (septiembre-octubre), pero nunca con valores que superaran el 30% del biovolumen total. Chlorophyceae y Cryptophyceae mostraron una baja representación a lo largo del tiempo con valores menores al 10% del biovolumen total. Cyanobacteria por su parte estuvo mejor representada durante el periodo de aguas bajas con valores cercanos, especialmente durante el mes de noviembre, al 40% del biovolumen total (**Fig. 3b**).

Capítulo I: Factores de control *bottom-up* y *top-down* sobre el fitoplancton de una laguna con conexión vertical al río Paraná Medio

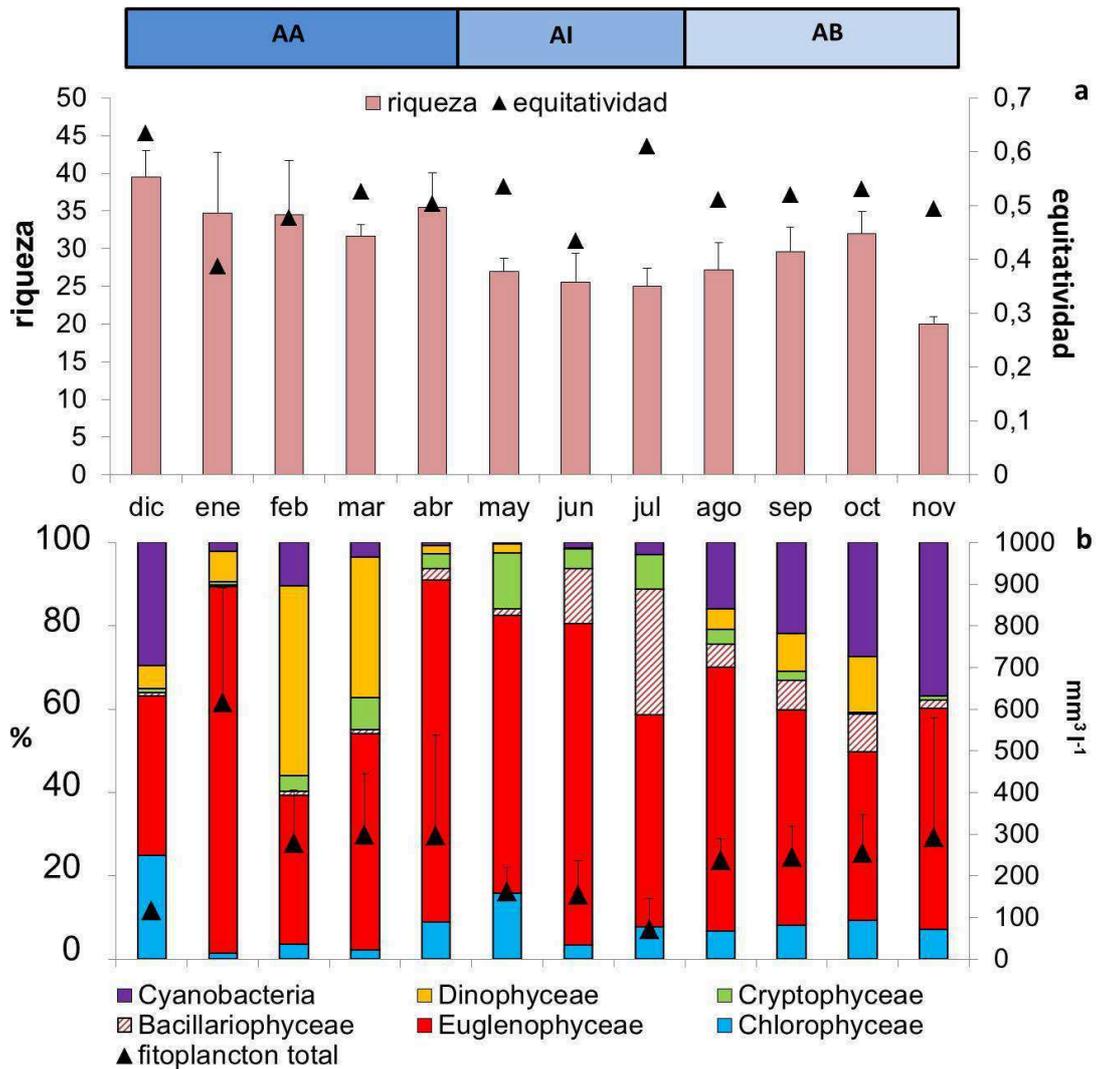


Fig. 3 Riqueza media registrada (\pm desviación estándar) y valores de equitatividad para cada uno de los meses de muestreo (a). Composición relativa porcentual de cada uno de los grupos de fitoplancton y biovolumen medio (\pm desviación estándar) total del fitoplancton registrado (b).

Los mayores valores de biovolumen se registraron durante la fase de aguas altas con un registro máximo durante el mes de enero ($613 \pm 235 \text{ mm}^3 \text{ l}^{-1}$) y una tendencia al descenso hacia la fase de AI con una recuperación del biovolumen en la fase de AB. Durante la fase de AI se registraron los menores valores de biovolumen con valores entre 98 (mes de julio) y $142 \text{ mm}^3 \text{ l}^{-1}$ (mes de junio) (**Fig. 3b**).

El análisis por grupos de fitoplancton mostró que Euglenophyceae tuvo los mayores valores de biovolumen registrados a lo largo del año con incrementos notorios

Capítulo I: Factores de control *bottom-up* y *top-down* sobre el fitoplancton de una laguna con conexión vertical al río Paraná Medio

especialmente en enero y abril ($539 \text{ mm}^3 \text{ l}^{-1}$ y $242 \text{ mm}^3 \text{ l}^{-1}$, respectivamente) y un abrupto descenso durante el mes de julio ($< 35 \text{ mm}^3 \text{ l}^{-1}$) (**Fig. 4a**). Dinophyceae registró los mayores biovolúmenes durante AA con notables incrementos de su biovolumen durante febrero y marzo ($126 \text{ mm}^3 \text{ l}^{-1}$ y $100 \text{ mm}^3 \text{ l}^{-1}$) y una disminución durante la fase de AI (valores $< 5 \text{ mm}^3 \text{ l}^{-1}$) y AB (entre 11 y $31 \text{ mm}^3 \text{ l}^{-1}$) (**Fig. 4b**). Bacillariophyceae estuvo mejor representada durante el final de la fase de AI y durante la fase de AB con picos de biovolumen registrados durante los meses de julio y octubre (34 y $38 \text{ mm}^3 \text{ l}^{-1}$, respectivamente) (**Fig. 4c**).

La clase Chlorophyceae presentó valores similares de biovolumen a los registrados para Bacillariophyceae, con valores que oscilaron entre 5 y $29 \text{ mm}^3 \text{ l}^{-1}$ y con dos picos en abril-mayo (25 y $22 \text{ mm}^3 \text{ l}^{-1}$, respectivamente) (**Fig. 4d**). Cryptophyceae por su parte estuvo mejor representada en un periodo intermedio entre la fase de AA y las AI con máximos de densidad en marzo y mayo, con 23 y $19 \text{ mm}^3 \text{ l}^{-1}$ respectivamente, y una tendencia a la disminución hacia la fase de AB. Finalmente, Cyanobacteria estuvo bien representada a lo largo del año con valores similares a los registrados para Chlorophyceae. La excepción fueron los meses de diciembre, febrero (fase de AI), y el mes de noviembre (fase AB). En este último mes particularmente se registró un aumento por encima del valor medio anual de la especie *Coelomoron pusillum* (**Fig. 4e**). Cuando se utilizó el biovolumen de los grupos algales como variable de respuesta, el test de ANOVA MR y el test de Bonferroni evidenciaron diferencias significativas entre las fases hidrológicas ($F = 4,99$ $P = 0,020$) entre AA y AI ($P = 0,019$) y AA versus AB ($P = 0,017$), la Clase Dinophyceae ($F = 6,79$ $P = 0,015$) entre AA y AI ($P = 0,043$), la división Cyanobacteria ($F = 10,44$ $P = 0,001$) entre AA y AI ($P < 0,001$), la Clase Cryptophyceae ($F = 3,40$ $P = 0,046$) entre AA y AB ($P = 0,034$) y la Clase Bacillariophyceae ($F = 8,37$ $P = 0,07$) entre AA versus AI ($P = 0,009$) y AA versus AB ($P = 0,016$).

Capítulo I: Factores de control *bottom-up* y *top-down* sobre el fitoplancton de una laguna con conexión vertical al río Paraná Medio

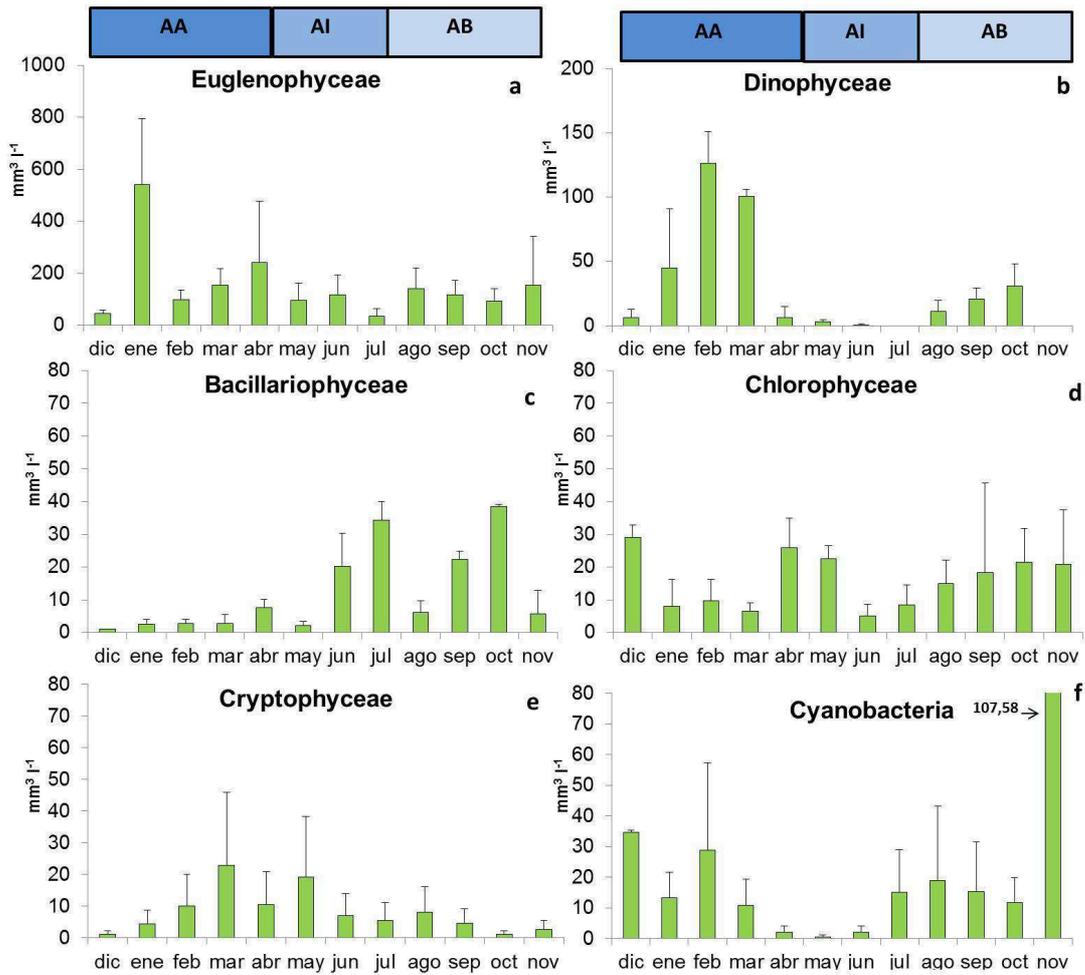


Fig. 4 Biovolumen medio (\pm desviación estándar) de cada uno de los grupos de fitoplancton analizados durante el estudio.

Capítulo I: Factores de control *bottom-up* y *top-down* sobre el fitoplancton de una laguna con conexión vertical al río Paraná Medio

Tabla 4. Listado de especies identificadas durante los muestreos

Clase Chlorophyceae

Orden Chlorococcales

Actinastrum hantzschii Lagerheim
Ankistrodesmus fusiformis Corda
Characium obesum W.R.Taylor
Closteriopsis acicularis Chodat
Chlorococcoum sp.
Chlorella vulgaris Beyerinck [Beijerinck]
Coelastrum microporum Nägeli
Coelastrum pseudomicroporum Korshikov
Coenocloris fotti Hindák
Coronastrum lunatum R.H.Thompson
Crucigeniella crucifera (Wolle) Komárek
Crucigeniella quadrata (Morren) Gaillon
Crucigenia tetrapedia (Kirchner) Kuntze
Diplocloris lunata (Fott) Fott
Dictyosphaerium pulchellum H.C.Wood
Dictyosphaerium sp.
Kirchneriella lunaris (Kirchner)
Micractinium pusillum (Fresenius)
Monoraphidium contortum (Thuret)
Monoraphidium komarkovae Nygaard
Monoraphidium minutum (Nägeli)
Monoraphidium arcuatum (Korshikov) Hindák
Nephrocitium agardhianum Nägeli
Nephrocitium limneticum Nägeli
Nephrocitium lunatum West
Oocystis borgei J.W.Snow
Oocystis parva West & G.S.West
Oocystis rhomboidea Fott
Pediastrum duplex Meyen
Pseudocquadrigula sp.
Scelenastrum sp.
Scenedesmus acuminatus (Lagerheim) Chodat
Scenedesmus quadricauda Chodat
Scenedesmus brasiliensis Bohlin
Scenedesmus disciformis (Chodat) Fott & Komárek
Scenedesmus ecornis (Ehrenberg) Chodat
Scenedesmus ginzbergeri Kammerer, *cf.*
Scenedesmus intermedius Chodat
Scenedesmus longispina Chodat
Scenedesmus opoliensis P.G.Richter
Scenedesmus smithii Chodat
Schroederia antillarum Komárek
Schroederia nitzschoides (G.S.West) Korschikov
Selenodictyum brasiliense Uherk. & Schmidt
Sphaerocystis schroeteri Chodat
Tetraëdron minimum (A.Braun) Hansgirg
Tetraëdron trigonum (Nägeli) Hansgirg
Tetraëdron sp.
Tetrastrum elegans Playfair
Tetrastrum glabrum (Roll) Ahlstrom and Tiffany

Orden Desmidiiales

Closterium moniliferum Ehrenberg ex Ralfs
Cosmarium laeve Rabenhorst
Cosmarium reniforme (Ralfs) W.Archer

Cosmarium sp.
Euastrum spinulosum Delponte
Gonatozygon sp.
Staurastrum asteroideum West & G.S.West

Orden Volvocales

Carteria sp.
Chlamydomonas microsphaera Pascher & Jahoda
Chlorogonium sp.
Chloromona acidophila (Nygaard) Gerloff & H.Ettl
Gonium pectorale Müller
Nephroselmis minuta (N.Carter) Butcher
Pandorina sp.
Spermatozopsis
Vitreochlamys sp.

Clase Euglenophyceae

Euglena spp.
Euglena acus (Müller) Ehrenberg
Euglena clavata Skuja
Euglena elastica Prescott
Euglena rostrifera Jonson
Lepocinclis ovum (Ehrenberg) Lemmermann
Lepocinclis ovum var. *Ovum*
Lepocinclis sp.
Phacus chloroplastes *cf.* Prescott
Phacus brevicauda Lemmermann
Phacus longicaudus Dujardin
Phacus tortus (Lemmermann) Skvortzov
Strombomonas fluviatilis Lemmermann
Trachelomonas crebea Kellicott
Trachelomonas volvocina (Ehrenberg) Ehrenberg
Trachelomonas sydneyensis Playfair

Clase Chrysophyceae

Desmarella sp.
Dinobryon sp.
Synura uvella Ehrenberg

Clase Bacillariophyceae

Achantoceras sp.
Achnantes sp.
Amphora sp.
Aulacoseira distans (Ehrenberg) Simonsen
Aulacoseira granulata var. *angustissima* (Müller) Simonsen
Cocconeis sp.
Cyclotella meneghiniana Kützing
Actinocyclus normanii (W.Gregory ex Greville) Hustedt
Cymbella sp.
Cymbella sp. 2
Fragilaria sp.
Gomphonema sp.
Navicula spp.
Nitzschia acicularis (Kützing) Smith
Nitzschia reversa W.Smith
Pinnularia sp.
Pleurosigma sp.

Capítulo I: Factores de control *bottom-up* y *top-down* sobre el fitoplancton de una laguna con conexión vertical al río Paraná Medio

Continúa **Tabla 4**

Clase Cryptophyceae

Cryptomonas curvata Ehrenberg

Cryptomonas ovata Ehrenberg

Plagioselmis nanoplanctica Skuja

Clase Dinophyceae

Durinskia baltica (Levander) Carty & Cox

Protoperidinium sp.

Peridinium sp.

Clase Cyanophyceae

Orden Chroococcales

Aphanocapsa sp.

Aphanocapsa delicatissima West & West

Chroococcus minutus (Kützing) Nägeli

Coelomoron pusillum (Van Goor) Komárek

Merismopedia glauca (Ehrenberg) Kützing

Merismopedia tenuissima Lemmermann

Microcystis aeruginosa (Kützing) Kützing

Orden Oscillatoriales

Borzia trilocularis Cohn ex Gomont

Glaucospira sp.

Lynbya sp.

Cilindroespermopsis

Planktothrix sp.

Pseudoanabaena sp.

Planktolyngbya sp.

Spirulina sp.

Spirulina sp.2

Orden Nostocales

Anabaenopsis sp.

Dolichospermum sp.

Peces

El ensamble de peces estuvo dominado por zooplanctívoros de pequeño tamaño (25-35 mm), principalmente el carácido *Cheirodon interruptus* Jenyns, que representó entre el 95-99% de la densidad y entre el 30 y 90% de la biomasa total de los peces. Le siguieron en nivel de representación el grupo de los detritívoros que oscilaron entre el 5 y el 60% del biovolumen total con *Prochilodus lineatus* Valenciennes como especie dominante. Los peces ictiófagos fueron raros y estuvieron representados por las especies *Rhamdia quelen* Quoy y Gaimard (8% de la biomasa) y *Hoplias malabaricus* Bloch (3% de la biomasa) los cuales se encontraron mejor representados hacia el final del año (entre septiembre y diciembre). Los gremios tróficos de insectívoros y omnívoros estuvieron pobremente representados a lo largo del año (**Fig. 4**). El test de correlación de Spearman presentó una relación significativa al compararse la biomasa de los peces con el nivel hidrométrico de la laguna ($Rho = -0,27$ $P = 0,03$).

Capítulo I: Factores de control *bottom-up* y *top-down* sobre el fitoplancton de una laguna con conexión vertical al río Paraná Medio

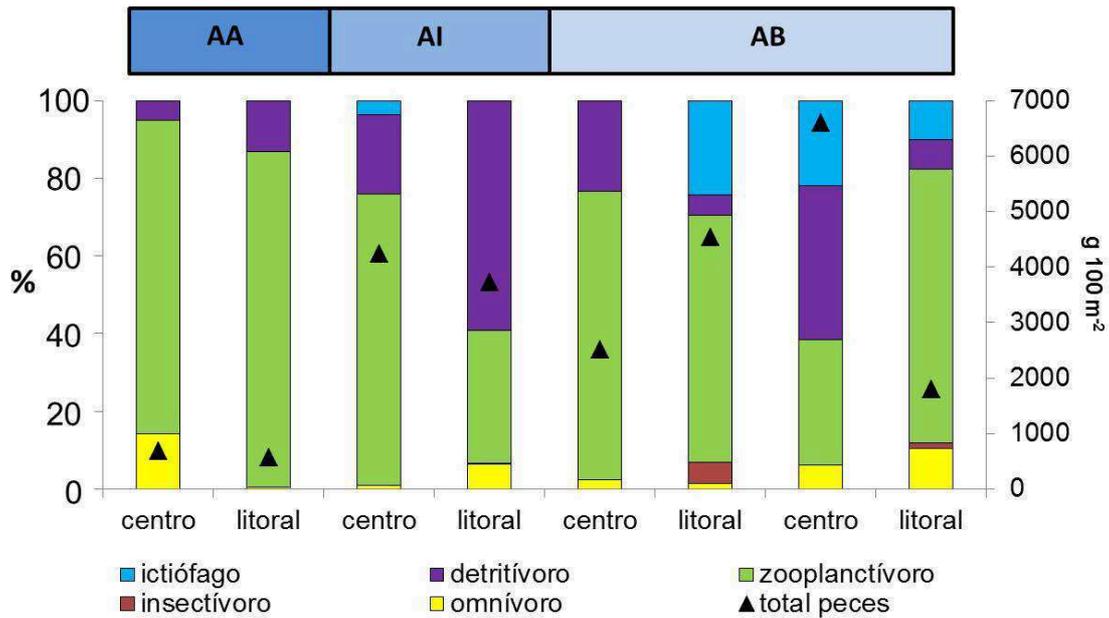


Fig. 4 Contribución relativa porcentual de cada uno de los gremios tróficos de peces identificados a lo largo del estudio y biomasa total registrada.

Zooplankton

Un total de 46 especies de zooplankton fueron identificadas. El conjunto estuvo dominado por Rotifera (31 especies), seguido por Cladocera (10 especies) y Copepoda (5 especies). En términos de densidad, Rotifera fue dominado por los géneros *Brachionus* y *Lecane*, Cladocera por *Diaphanosoma* y *Chydorus* mientras que Copepoda estuvo dominado por los géneros *Eucyclops* y *Mesocyclops*. Rotifera representó más del 80% de la densidad total durante todo el año con picos de densidad en marzo y octubre. Copepoda representó entre el 0,05% y el 10% de la densidad total con picos de densidad en enero, marzo y octubre en tanto que Cladocera fue el grupo menos representado en el ensamble con valores entre 0 y 4,5% (**Fig. 5**).

Los mayores valores de densidad se observaron en las fases de AA, registrándose un aumento notorio en el mes de marzo (810 ind l⁻¹), seguido en orden decreciente por la fase de AB (667 ind l⁻¹ en septiembre) y AI (32 ind l⁻¹) (**Fig. 5**). El análisis de correlación de Spearman entre la densidad de los diferentes grupos del zooplankton *versus* el nivel hidrométrico de la laguna, no mostró una correlación significativa entre los grupos considerados ($P > 0,05$ para Rotifera, Cladocera y Copepoda). Por otro lado, cuando se utilizó el mismo análisis para analizar la relación entre la densidad de los

Capítulo I: Factores de control *bottom-up* y *top-down* sobre el fitoplancton de una laguna con conexión vertical al río Paraná Medio

diferentes grupos del zooplancton *versus* la biomasa del pez zooplanctívoro dominante (*C. interruptus*), se observó una correlación negativa y estadísticamente significativa para Copepoda (Rho = -0,33 P = 0,01) y Rotifera (Rho = -0,40 P = 0,03) pero no para Cladocera (P > 0,05).

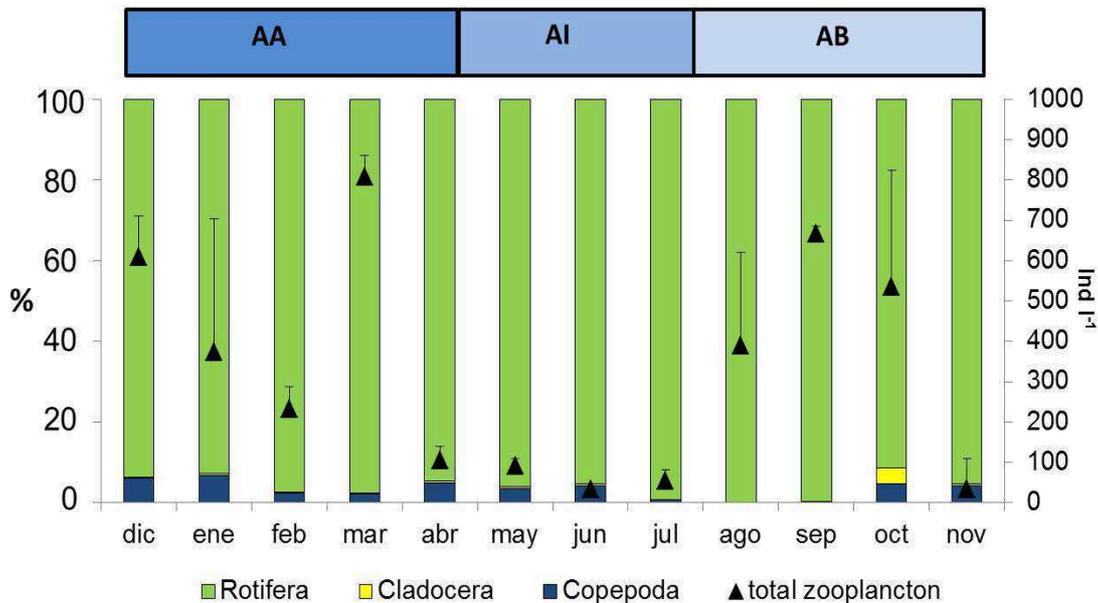


Fig. 5 Contribución relativa porcentual de cada uno de los grupos del zooplancton analizados y abundancia total media del zooplancton (\pm desviación estándar).

Factores de control del fitoplancton

El análisis de RDA mostró que el biovolumen del fitoplancton se ordenó significativamente ($F = 3,80$, $P = 0,001$) explicando el total de variables utilizadas el 47,5% de la variabilidad total. El primer eje explicó un 48,02% de la varianza total en tanto que el segundo eje explicó el 26,92% (**Fig. 6**). En cuanto a las diferentes variables utilizadas, se encontró que de un total de 13 variables testeadas (incluidas el nivel de la laguna, la concentración de nutrientes y la abundancia de peces y zooplancton) fueron 5 variables predictoras las que fueron identificadas por el análisis como estadísticamente significativas en el ordenamiento. Estas fueron: el PRS (24,5% $F = 6,4$ $P = 0,0001$), la conductividad (19,3% $F = 6,4$ $P = 0,0001$), los $N-NO_3^-$ (16,9% $F = 4,9$ $P = 0,0001$), la abundancia de Cladocera (13,7% $F = 5,5$ $P = 0,001$) y el nivel hidrométrico de la laguna (6,3% $F = 2,4$ $P = 0,042$). Las mayores concentraciones de nutrientes, especialmente el PRS, fueron ordenadas en el análisis durante la fase de AA. Esta variable estuvo fuerte

Capítulo I: Factores de control *bottom-up* y *top-down* sobre el fitoplancton de una laguna con conexión vertical al río Paraná Medio

y positivamente vinculada con el aumento del nivel hidrométrico de la laguna en el mismo periodo. Por su parte, las mayores densidades de Cladocera fueron asociadas en el análisis en los meses más cálidos (especialmente noviembre, diciembre y marzo) al igual que la conductividad.

Euglenophyceae y Dinophyceae fueron los grupos dominantes durante el periodo de AA y estuvieron directamente correlacionados con la concentración de N-NO_3^- y el PRS, pero mostrando una asociación negativa menos marcada con el aumento de la conductividad. Las clases Cryptophyceae y Chlorophyceae estuvieron mejor representadas durante las fases de AA y AI mostrando una asociación negativa y elevada con la densidad de Cladocera. Bacillariophyceae estuvo bien representada entre la fase de AI y AB y el aumento de su biovolumen se vinculó fuertemente al incremento de la conductividad. Por último, Cyanobacteria estuvo mejor representada al final de la fase AB, mostrando una asociación positiva con la conductividad y, en menor medida, con la disponibilidad de PRS (**Fig. 6**).

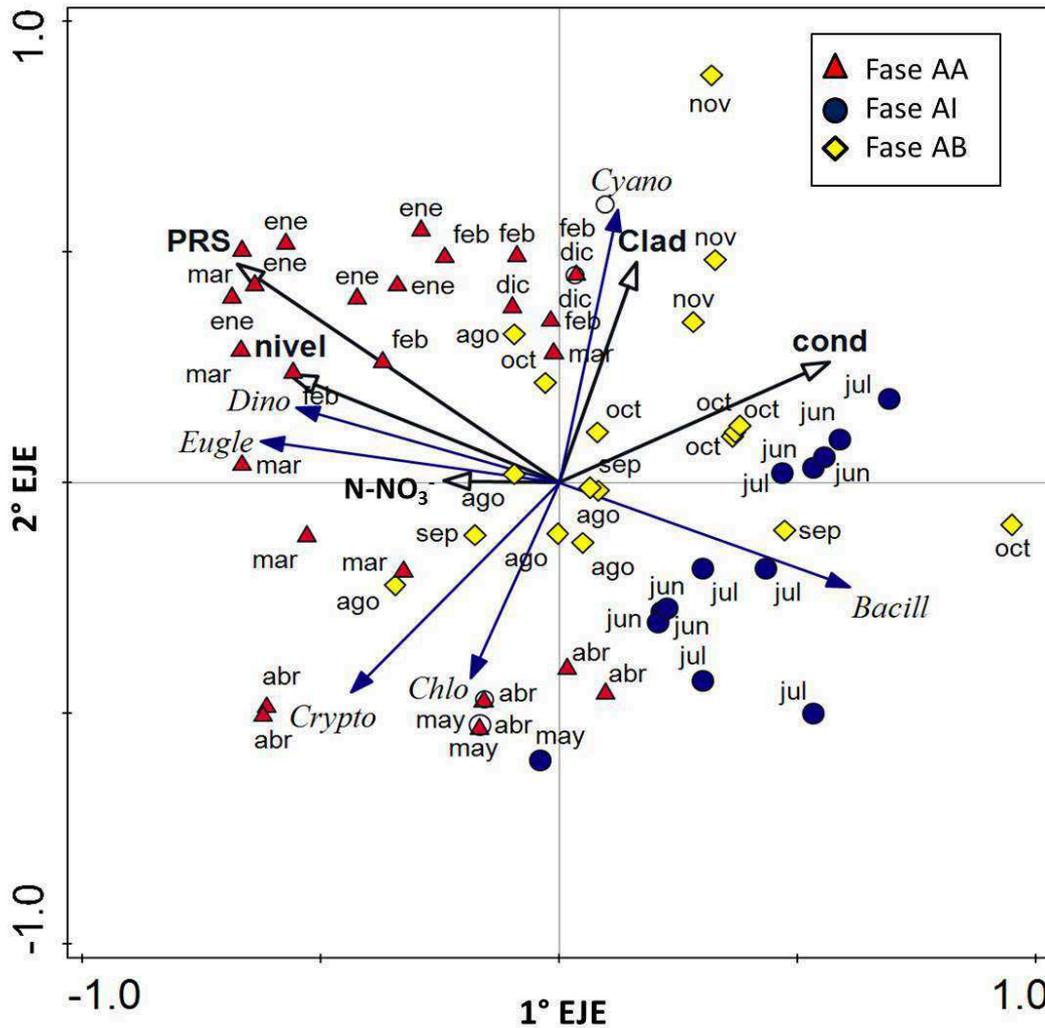


Fig. 6 Representación gráfica del análisis de redundancia (RDA). Las variables predictoras seleccionadas por el análisis fueron: conductividad (cond), fósforo reactivo soluble (PRRS), nitratos ($N-NO_3^-$), nivel hidrométrico de la laguna (nivel) y abundancia de Cladocera (Clad). Variables respuesta: Euglenophyceae (Eugle), Dinophyceae (Dino), Bacillariophyceae (Bacill), Chlorophyceae (Chlo) y Cyanobacteria (Cyano).

DISCUSION

El rol del pulso hidrológico sobre los cambios en la estructura del fitoplancton

El análisis de RDA reveló que dos variables ambientales vinculadas directamente (aumento del nivel de la laguna) o indirectamente (conductividad) al pulso hidrológico fueron relevantes al momento de describir el ordenamiento del biovolumen fitoplanctónico. Esta relación no mostró ser, sin embargo, similar a la registrada en

Capítulo I: Factores de control *bottom-up* y *top-down* sobre el fitoplancton de una laguna con conexión vertical al río Paraná Medio

otros ambientes que tienen conexión lateral (directa o indirecta) al sistema fluvial. El biovolumen del fitoplancton en esta laguna demostró ser más elevado durante las fases de AA y AB en comparación con la fase de AI. En sistemas conectados lateralmente al río Paraná (Zalocar de Domitrovic, 1992; 1993; Izaguirre y col., 2001; Bovo-Scomparin y Train, 2008) y otros grandes sistemas fluviales en el mundo (Schemel y col., 2004; Mihaljevic y col., 2009) el biovolumen algal tiende a aumentar durante la fase de AB producto especialmente del efecto de concentración de las algas al reducirse el volumen de agua. En esta laguna, los resultados sugieren que las variaciones de nivel en la laguna en sí mismos no son un factor relevante, sino que están asociados a una mayor disponibilidad de nutrientes -como se discute a continuación-, posiblemente a temperaturas más elevadas que favorecen la reproducción de diferentes grupos algales (Reynolds, 1994; Reynolds y Descy, 1996; Singh y Singh, 2015) y la degradación de la materia orgánica con su consecuente liberación de nutrientes (Conzonno, 2009). Esta situación sería contrastante durante la fase de AI cuando se registraron los menores valores de temperatura y valores intermedios entre la fase de AA y AB del nivel hidrométrico de la laguna.

Euglenophyceae y Dinophyceae presentaron mayores biovolumenes durante AA sin mostrar un patrón predecible ya que estos grupos tienden a estar mejor representados en los períodos de aguas bajas (García de Emiliani, 1997; Zalocar de Domitrovic, 2005; Mihaljevic y col., 2009; Stevic y col., 2013). La presencia de Cryptophyceae en AA es un patrón que ha sido frecuentemente reportado en lagunas lateralmente conectadas al sistema del río Paraná (García de Emiliani, 1997; Izaguirre y col., 2001; Zalocar de Domitrovic, 2005; Bovo-Scomparin y Train, 2008) y en otros ríos de llanuras de inundación del mundo (Descy, 2011). En este caso no hay flujo lateral que pueda beneficiar la presencia de este grupo durante esta fase, por lo que es posible que las criptofíceas respondan al mismo patrón de comportamiento que las euglenofíceas y las dinofíceas al ser todos ellos grupos de algas con representantes mixotróficos -como *Euglena*, *Trachelomonas*, *Cryptomonas* y *Peridinium*- que se verían favorecidas con el incremento en la disponibilidad de la materia orgánica (Unrein, 2002; Callieri y col., 2006; Modenutti, 2014). Este incremento pudo haberse visto favorecido con el aumento del flujo superficial de material orgánico alóctono desde el perímetro de la laguna durante la fase de AA que es cuando se registraron las mayores intensidades de lluvia.

Capítulo I: Factores de control *bottom-up* y *top-down* sobre el fitoplancton de una laguna con conexión vertical al río Paraná Medio

Chlorophyceae presentó valores similares a lo largo de todo el año hidrológico sin registrarse una fase hidrológica definida que las favoreciera. En este punto resulta necesario expresar que esta clase estuvo principalmente representada por especies del orden Chlorococcales. Las Chlorococcales podrían ser consideradas como algas oportunistas que pueden establecerse en condiciones ambientales variables a través de una tasa de reproducción elevada y estar fisiológicamente adaptadas a un clima lumínico variable (Reynolds, 1994; Reynolds y Descy, 1996). Este fenómeno ha sido registrado previamente por otros autores en sistemas con conectividad lateral variable tanto en aguas altas como bajas (Zalocar de Domitrovic, 1990, Izaguirre y col., 2001) lo que ciertamente fortalece esta hipótesis.

Las cianobacterias por lo general se vieron mejor representadas durante los primeros meses de AA. Este grupo se vio favorecido, posiblemente a causa de las temperaturas elevadas, la elevada disponibilidad de nutrientes y las altas intensidades de luz (Bouvy y col., 2000; Havens, 2008). Cuando el nivel del agua fue menor este grupo también estuvo bien representado mostrando valores muy bajos de biovolumen sólo durante la fase de AI. Esto es coincidente con sus requerimientos fisiológicos, ya que necesitan de tiempos de residencia del agua elevados y altas temperaturas -además de una buena disponibilidad de nutrientes- para desarrollarse apropiadamente (Unrein y col., 2010; Mihaljević y Stević, 2011).

Como ya se indicó, la conductividad también fue una variable ambiental de importancia en el ordenamiento, siendo Bacillariophyceae (diatomeas) y Cyanobacteria los grupos de algas que estuvieron más fuertemente vinculados. Las diatomeas se ven favorecidas por una mayor turbulencia, característica que les permiten sobrevivir durante los períodos de aguas altas al poder ingresar a la zona eufótica de la columna de agua y aprovechar los nutrientes disponibles (Reynolds, 1994). En este estudio, el registro de un mayor biovolumen durante la fase final de AI y durante la fase de AB podría explicarse, en gran medida, por un aumento en el proceso de resuspensión provocado por el viento en una columna de agua de poca profundidad. Este fenómeno ya ha sido reportado en otras lagunas poco profundas de la región neotropical (Oliveira y Calheiros, 2000; Granado y Henry, 2012). El aumento de la conductividad, producto de un efecto de concentración de los iones al disminuir el volumen de agua (Unrein, 2002;

Capítulo I: Factores de control *bottom-up* y *top-down* sobre el fitoplancton de una laguna con conexión vertical al río Paraná Medio

Mladenov y col., 2005) y por efecto de la entrada de agua desde la napa freática rica en iones disueltos (Conzono, 2009), también puede favorecer el desarrollo de algunas diatomeas (en este caso particular géneros identificados como *Nitzschia*, *Pinnularia*, *Gomphonema*, *Cocconeis* y posiblemente un grupo de pequeñas diatomeas céntricas) que pueden verse favorecidos en su velocidad de reproducción al incrementarse la concentración de iones (Saros y Fritz, 2000). El incremento de diatomeas en condiciones de conductividad elevadas es un aspecto que ya ha sido identificado en estudios previos a esta tesis (Bere y Tundisi, 2011; Cohen, 2010; Frau y col., 2015). Por su parte, muchas cianobacterias son conocidas por su alta tolerancia a conductividades elevadas en comparación con otros grupos algales siendo en este estudio particular *Spirulina*, *Oscillatoria*, *Aphanocapsa*, *Microcystis*, *Merismopedia* y posiblemente *Coelomoron* (Oren, 2000; Chellappa y Madeiros Costa, 2003, Tonk y col., 2007; Komárek y Johansen, 2015) algunos exponentes característicos. En este sentido la conductividad no las favorecería directamente, pero sí podría estar reduciendo la competencia por los recursos con otros grupos menos tolerantes a conductividades elevadas.

En lo que respecta a la riqueza de especies y la distribución de sus biovolúmenes relativos durante las diferentes fases hidrológicas, las observaciones realizadas muestran que los mayores valores de riqueza se registraron durante la fase de AA y los menores en la fase de AI. Estos resultados contrastan con los encontrados en otras lagunas poco profundas, lateralmente conectadas a grandes ríos de llanura, en las que se reconoce un aumento de la riqueza de especies del fitoplancton durante el periodo de aislamiento en aguas bajas; fase en la cual la influencia del sistema lótico, respecto especialmente de los cambios en la turbidez del agua por entrada de sedimentos y la turbulencia, son menores (Zalocar de Domitrovic, 1990; Descy y col., 2003; Granado y Henry, 2012). Por su parte, el test de SIMPER indicó una distribución diferencial de los biovolúmenes relativos de las especies entre las fases hidrológicas. Durante la fase de AA predominaron las especies de las clases Euglenophyceae y Cryptophyceae en tanto que durante las AB predominaron las especies de diatomeas, especialmente las céntricas. Si bien esto parece tener sentido en este sistema desconectado lateralmente, la evidencia contradice lo registrado para otros sistemas asociados al Paraná Medio, donde se observa que las Euglenophyceae y las Cryptophyceae predominan durante las fases de

Capítulo I: Factores de control *bottom-up* y *top-down* sobre el fitoplancton de una laguna con conexión vertical al río Paraná Medio

aguas bajas. Esta laguna al estar durante todo el año superficialmente aislada, no está influenciada en forma directa por el pulso hidrológico, sino que el movimiento del agua está expresado a través de la entrada de agua por la napa freática y la escorrentía superficial. La combinación de elevadas temperaturas, baja turbidez (producto de un menor grado de mezcla de toda la columna de agua), bajos niveles de conductividad y una mayor disponibilidad de nutrientes durante esta fase, parecen favorecer al fitoplancton y hace que la composición de especies en este tipo de lagunas se diferencie de otras conectadas lateralmente a un cauce fluvial en las mismas fases hidrológicas.

En este punto de la discusión sobre los factores forzantes de la estructura del fitoplancton, resulta relevante discutir el efecto de la vegetación litoral en esta laguna. Como ya se indicó en la introducción de esta tesis, la cobertura de plantas flotantes y sumergidas ya ha sido descrita como un factor regulador en humedales de llanura de inundación (Zalocar de Domitrovic, 1993; Izaguirre et al., 2004). La presencia de este tipo de vegetación determina una menor biomasa fitoplanctónica debido a efectos alelopáticos, reducción de la cantidad de luz incidente o de la concentración de nutrientes en el medio (Gross, 2003; Meerhoff et al., 2003; Bicudo et al., 2007). Por su parte, la vegetación sumergida puede ejercer un efecto positivo sobre la riqueza del fitoplancton generando ambientes óxicos y con alta transparencia pero no sobre su abundancia debido a la competencia por los nutrientes (Jeppesen et al., 2000). En este estudio en particular, la influencia de la vegetación sobre la estructura del fitoplancton fue considerada a partir de la comparación del biovolumen entre puntos de muestreo (dos litorales y uno limnético). Los resultados mostraron que no hubo diferencias estadísticamente significativas en el biovolumen fitoplanctónico entre los puntos de muestreo a lo largo del año, ni tampoco sobre la abundancia relativa de los diferentes grupos de zooplancton (ver **Anexo I**). Esto sugiere que la influencia de la vegetación fue mínima durante el periodo de estudio. Si bien no se cuenta con datos de cobertura específicos, la vegetación estuvo dominada por *Panicum elephantipes* y *Ludwigia peploides*. Considerando la estructura vegetal de ambas plantas y los resultados obtenidos, es que se especula que la masa de agua fue homogénea en su composición no generando la vegetación microhábitats específicos que pudieran tener una influencia cuantificable sobre el biovolumen total del fitoplancton y de los grupos considerados en este estudio.

Capítulo I: Factores de control *bottom-up* y *top-down* sobre el fitoplancton de una laguna con conexión vertical al río Paraná Medio

La importancia de las fuerzas de bottom-up y top-down como estructuradores del fitoplancton

Los nutrientes, especialmente el PRS, fue la variable que mayor porcentaje de explicación tuvo en el análisis de RDA. El mismo a su vez, mostró estar fuertemente vinculado, en forma positiva, al aumento del nivel hidrométrico de la laguna y a la concentración de N-NO_3^- . En este sentido, puede especularse que la mayor intensidad de las precipitaciones durante la fase de AA podría contribuir a que la materia orgánica de áreas terrestres vegetadas circundantes (ver **Fig. 1** del presente capítulo) circule por efecto de escorrentía superficial hacia el cuerpo de agua liberándose mayores concentraciones de PRS en el agua; aspecto que ya ha sido comprobado previamente por otros autores en sistemas acuáticos vinculados a valles de inundación (Junk, 1997; Izaguirre y col., 2004; Singh y col., 2004; Ouyang y col., 2006; Vivot y col., 2012). La concentración de N-NO_3^- fue mayor durante la fase de AA -al igual que para el PRS- y durante las aguas AB pudiendo ser esto también atribuido a una tasa de descomposición de la materia orgánica acelerada por el aumento de la temperatura del agua en ambas fases (Conzonno, 2009).

El PRS no mostró ser limitante para ninguna de las fases analizadas (AA, AI y AB), considerando que se obtuvieron siempre valores $> 5 \mu\text{g l}^{-1}$ -valor por debajo del cual el fósforo inorgánico se vuelve limitante- (Reynolds, 2006). Respecto de N-NO_3^- , Reynolds (2006) establece que valores $< 100 \mu\text{g l}^{-1}$ de nitrógeno inorgánico disuelto (NID = nitritos+nitratos+amonio) se vuelven limitantes para el desarrollo fitoplanctónico. En esta tesis no se contó con datos de amonio por lo que no pudo calcularse la concentración total de NID. La evidencia indirecta sugiere, no obstante, que la limitación del crecimiento fitoplanctónico debida a bajas concentraciones de nitrógeno no fue un rasgo característico durante el periodo de estudio. Al respecto, los valores de N-NO_3^- registrados estuvieron siempre por encima del umbral de limitación para NID establecido por Reynolds (2006). Las concentraciones de oxígeno disuelto registradas a lo largo de las fases hidrológicas (siempre $> 4 \text{mg l}^{-1}$) tampoco sugieren que el proceso de desnitrificación de nitratos a amonio haya sido dominante, al menos a nivel de la columna de agua de esta laguna con profundidad reducida. Por su parte el análisis de los ratios $\text{N-NO}_3^- : \text{PRS}$ -tomados como una aproximación para analizar el

Capítulo I: Factores de control *bottom-up* y *top-down* sobre el fitoplancton de una laguna con conexión vertical al río Paraná Medio

balance de los nutrientes disponibles en la columna de agua- indicaron valores < 16 y esto estaría sugiriendo una posible limitación por nitrógeno (Redfield y col., 1963) (Ver **Tabla 1** del presente capítulo). Esto pudo ser plausible durante la fase de AI cuando se registraron valores $< 100 \mu\text{g l}^{-1}$ de N-NO_3^- pero no durante el resto del año cuando las concentraciones absolutas de N-NO_3^- registradas fueron superiores a este umbral (Barone y Naselli-Flores, 1994). Considerando además las elevadas concentraciones de PRS registradas y las condiciones favorables de temperatura y estabilidad de la columna de agua, tampoco se registraron especies fijadoras de nitrógeno como dominantes dentro del ensamble de Cyanobacteria (*Dolichospermum* y *Anabaenopsis* nunca fueron dominantes en el ensamble sino que sólo aportaron a la riqueza de especies). Este fenómeno ya ha sido reportado en otros ambientes vinculados al río Paraná con características similares, pero con deficiencia de nitrógeno en la columna de agua (García de Emiliani, 1993; Train y col, 2000; 2004; Bovo-Scomparin y Train, 2008; Unrein y col., 2010) que se vinculan con el aumento de algas con capacidad fijadora de nitrógeno, como son las cianobacterias representadas en el orden Nostocales (a excepción del género *Raphidiopsis* que no tiene capacidad de fijación de nitrógeno a través de estructuras especializadas (heterocitos)). Esta evidencia sugiere nuevamente la improbabilidad de que una baja concentración de NID se haya constituido como un limitante para el crecimiento fitoplanctónico en esta laguna.

Del análisis de RDA se destaca que tanto Euglenophyceae como Dinophyceae, estuvieron vinculados positivamente a concentraciones elevadas de fósforo. Para el caso de los dinaflagelados, numerosos estudios realizados en lagos templados sugieren que este grupo puede desarrollarse bien a niveles de fósforo bajos pero necesitan no obstante un ambiente lumínico adecuado y un bajo nivel de turbulencia para poder reproducirse adecuadamente (Sandgren, 1988). Estudios más recientes realizados en lagunas someras subtropicales -como la estudiada en este caso- han reportado no obstante, que moderadas a elevadas concentraciones de fósforo (entre 20 y $90 \mu\text{g l}^{-1}$) con un ambiente lumínico adecuado y baja turbulencia, también pueden favorecer el desarrollo de este grupo al menos durante cortos periodos de tiempo (Yusoff y McNaff, 1997; Watson y col., 1997) lo que explicaría la variabilidad observada en este grupo durante la fase de AA. Se ha sugerido además que aquellas especies de dinoflagelados tecados de mayor tamaño (*Peridinium* y *Durinskia* en este estudio) tienen mayores requerimientos de

Capítulo I: Factores de control *bottom-up* y *top-down* sobre el fitoplancton de una laguna con conexión vertical al río Paraná Medio

nutrientes (Pollinger, 1988). Respecto de Euglenophyceae, este grupo suele estar vinculado a ambientes con elevada turbidez y disponibilidad de materia orgánica como ya se ha indicado anteriormente. Junto con las Dinophyceae, las Euglenophyceae pueden ser consideradas como C-estrategas (Reynolds, 1997) con altas tasas de crecimiento, relación superficie:volumen y rápida absorción de nutrientes que permitiría en este caso aprovechar condiciones favorables de estabilidad de la columna de agua, temperaturas elevadas y disponibilidad de nutrientes para desarrollarse. Este patrón de desarrollo de Euglenophyceae en condiciones de nutrientes elevadas ha sido reportada previamente de forma experimental y en trabajos de campo realizados en otros sistemas subtropicales del mundo (Ibañez, 1997; Duttagupta y col., 2004; Costa y col., 2015).

El enfoque clásico del efecto de *top-down* (McQueen y col., 1989) describe que los peces se alimentan del zooplancton generando un efecto de cascada que influye positivamente sobre el fitoplancton al disminuir la presión de depredación sobre éstos. En este estudio, los rotíferos y copépodos mostraron una relación negativa y estadísticamente significativa con la biomasa de los peces planctívoros, en cambio no se observó ninguna relación con los cladóceros. El efecto de cascada que ejercen los peces planctívoros sobre el zooplancton ya ha sido corroborado en sistemas subtropicales por otros autores en sistemas subtropicales (Scasso y col., 2001; Boverí y Quirós, 2002; Iglesias y col., 2008; Sinistro, 2010; Iglesias y col., 2011) y también para otras latitudes del mundo (Sommer y col., 2001; Byrnes y col., 2006; Gripenberg y Roselin, 2007). Todos estos estudios resaltan la importancia de los peces planctívoros en la regulación de los ensambles zooplanctónicos y esta tesis no parece ser la excepción. Recientemente también ha sido sugerido que los peces planctívoros pueden ejercer presión a diferentes niveles tróficos que incluyen al fitoplancton (Okun y col., 2008). Estudios realizados en otras latitudes (Drenner y col., 1986; Zhang y col., 2006; Ke y col., 2007) muestran que la depredación ejercida por los peces planctívoros-omnívoros sobre el fitoplancton puede constituirse también como un factor de control no contemplado por la teoría (Okun y col., 2008). En sistemas subtropicales, sin embargo, este es un aspecto que no ha sido estudiado en profundidad. Los peces estudiados en regiones más templadas suelen ser especies filtradoras y de mayor tamaño (e.j. *Oreochromis* spp. (Tilapias) y *Hypophthalmichthys molitrix* Valenciennes (Carpa plateada), (Zhang y col., 2006; Ke y col., 2007) que los peces planctívoros y depredadores visuales que han sido estudiados

Capítulo I: Factores de control *bottom-up* y *top-down* sobre el fitoplancton de una laguna con conexión vertical al río Paraná Medio

en nuestra región (e.j. *Odontesthes bonariensis* Valenciennes (Pejerrey) y *Jenynsia multidentata* Jenyns (Madrecita), (Boverí y Quirós, 2002; Iglesias y col., 2008; Sinistro, 2010). Los resultados obtenidos en este capítulo no son concluyentes, por lo que la depredación de *C. interruptus* sobre el fitoplancton es un aspecto que será retomado y profundizado en el capítulo III de esta tesis.

El ensamble zooplanctónico se encontró dominado por rotíferos a lo largo de todo el año siendo los géneros más abundantes *Brachionus* y *Lecane*. Ambos grupos son considerados micrófagos que se alimentan de materia orgánica particulada y bacterias (Obertegger, 2011) lo que explicaría por qué no se encontró un efecto visible de depredación directa sobre el fitoplancton. La abundancia de Copepoda fue muy baja durante el estudio, al igual que la de Cladocera que, no obstante, se reveló como una variable descriptora de importancia en el análisis de RDA. Los cladóceros fueron un grupo poco abundante a lo largo del año, salvo en los meses de octubre-noviembre, en donde pudieron haber ejercido cierto efecto de depredación sobre la fracción fitoplanctónica, especialmente sobre Cryptophyceae y Chlorophyceae según muestra el análisis de RDA. El efecto regulador del macrozooplancton (Cladocera+Copepoda) en sistemas subtropicales está aún en discusión debido a que, comparativamente con el zooplancton de regiones templadas, es de menor tamaño y esto implicaría una menor capacidad de control sobre el fitoplancton (Hamza y col., 1995; Levine y col., 1999; Gillooly y Dodson, 2000; Sommer y col., 2003; Havens y col., 2007; Lacerot y col., 2013). Este es, por lo tanto, un aspecto que será retomado y profundizado también en el capítulo III de esta tesis.

CAPÍTULO II

Factores de control *bottom-up* y *top-down* sobre el fitoplancton de una laguna con conexión lateral al sistema del río Paraná Medio

Capítulo II: Factores de control *bottom-up* y *top-down* sobre el fitoplancton de una laguna con conexión lateral al sistema del río Paraná Medio

OBJETIVO DEL CAPÍTULO

Estudiar la composición de especies y el biovolumen de diferentes grupos del ensamble fitoplanctónico en una laguna conectada lateralmente en relación a la variación de los factores ambientales, depredadores planctónicos y nutrientes inorgánicos disueltos (nitrógeno y fósforo) durante un ciclo hidrológico completo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

La laguna Irupé (31° 40' 23,78" S; 60 ° 34' 23,63" O) es un cuerpo de agua poco profundo lateralmente conectado al sistema fluvial del río Paraná Medio a través del arroyo Miní que a su vez se asocia al río Colastiné (un canal secundario del río Paraná con un caudal medio de 2.490 m³ s⁻¹) (**Fig. 1**). Con una superficie aproximada de 9,94 ha y una profundidad máxima registrada de 5,30 m en la zona limnética, esta laguna estuvo rodeada, durante el período de estudio, por un cinturón de vegetación emergente y sumergida. La vegetación estuvo dominada por *Ludwigia peploides* Raven, *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms y *Ceratophyllum demersum* Linnaeus en los momentos que hubo vegetación sumergida.

Muestreos

Se tomaron cuatro puntos de muestreo en la laguna (uno limnético y tres litorales), con una frecuencia mensual entre diciembre de 2009 y noviembre de 2010. El período de estudio se dividió en tres fases en función del caudal medio registrado en el río Colastiné (**Fig. 2**). Las fases correspondientes fueron: aguas altas (de diciembre a marzo, AA), fase de agua intermedias (de abril a junio, AI) y la fase de aguas bajas (de julio a noviembre, AB). Los valores de caudal medio del río Colastiné registrados para cada uno de los meses de estudio fueron obtenidos de la *Base de datos hidrológicos integrada. Estación de aforo Ruta Nacional n° 168 (Subsecretaría de Recurso Hídricos de la Nación, 2015)*. El registro pluviométrico de la zona corresponde a la estación meteorológica más cercana que ya fue indicada en el capítulo I de esta tesis.

Capítulo II: Factores de control *bottom-up* y *top-down* sobre el fitoplancton de una laguna con conexión lateral al sistema del río Paraná Medio

En cada punto de muestreo (tres litorales y uno limnético) se utilizaron sensores portátiles HANNA para medir la temperatura (°C), el pH, la conductividad ($\mu\text{S cm}^{-1}$) y el oxígeno disuelto (OD) (ppm). La transparencia del agua se midió con el disco Secchi (m) y la profundidad en metros (Z_p) con un sensor ultrasónico. La zona eufótica (Z_{eu}) se calculó utilizando la fórmula propuesta por Koenings y Edmundson (1991) ($Z_{eu} = \text{profundidad disco Secchi} \times 2,5$). Se calculó la relación $Z_p:Z_{eu}$ como una aproximación a las variaciones en la mezcla y la longitud de la zona fótica ($Z_p:Z_{eu} > 1$ indica limitación por luz (Reynolds, 1984)). La turbidez fue calculada a 450 nm de longitud de onda con un espectrofotómetro HACH DR 2000. Las muestras biológicas del fitoplancton y zooplancton fueron tomadas en cada uno de los puntos de muestreo (tres litorales y uno limnético), mientras que las muestras para análisis de nutrientes: nitritos-nitratos (N-NO_3^-) y fósforo reactivo soluble (PRS) se tomaron uno por zona (limnética y litoral). En términos de conocer la relación de estos dos nutrientes en las diferentes fases de la laguna (AA, AI y AB) se calculó como una aproximación -siendo no se contó durante el estudio con datos de amonio- el ratio $\text{N-NO}_3^- : \text{PRS}$ utilizando para tal fin las concentraciones molares (μM) de cada uno de los nutrientes medidos. Valores NID: $\text{PRS} < 16$ se interpretan como una deficiencia potencial de nitrógeno para el crecimiento fitoplanctónico (Redfield y col., 1963; Schelske y col., 1997). Los peces fueron muestreados en cuatro ocasiones (marzo, mayo, septiembre y noviembre) en dos microhábitats (región limnética y región litoral) siguiendo la metodología explicada en el capítulo I de esta tesis.

Capítulo II: Factores de control *bottom-up* y *top-down* sobre el fitoplancton de una laguna con conexión lateral al sistema del río Paraná Medio

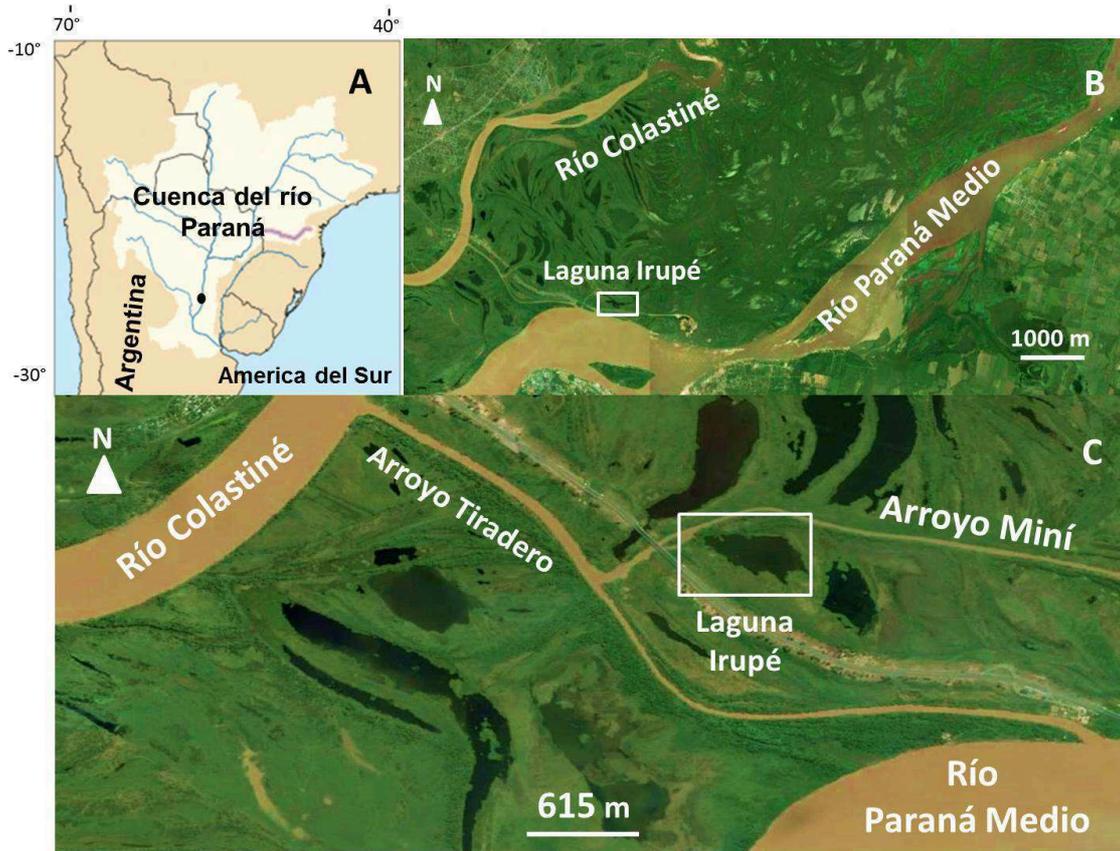


Fig. 1 Localización geográfica de la laguna Irupé y el entorno de la llanura de inundación del río Paraná Medio a diferentes escalas (A, B, C).

Los individuos de *Limnoperna fortunei* (molusco invasor) fueron recolectados de la vegetación acuática predominante (*E. crassipes*) considerando que no fueron registrados individuos vivos en la región bentónica durante el mismo periodo de muestreo (Saigo y col., 2016). Se tomaron 3 muestras monoespecíficas correspondientes a *E. crassipes* con frecuencia mensual en los tres mismos puntos litorales utilizados para la toma de las demás muestras biológicas de fitoplancton y zooplancton. Los 3 puntos litorales fueron considerados como réplicas y fueron espaciados con una distancia aproximada de 200 m (Krebs, 1999). Las muestras de vegetación se recolectaron usando un muestreador de 0,385 m² de superficie (Capello, 2010) para ser posteriormente almacenadas en bolsas de plástico y llevadas al laboratorio.

Capítulo II: Factores de control *bottom-up* y *top-down* sobre el fitoplancton de una laguna con conexión lateral al sistema del río Paraná Medio

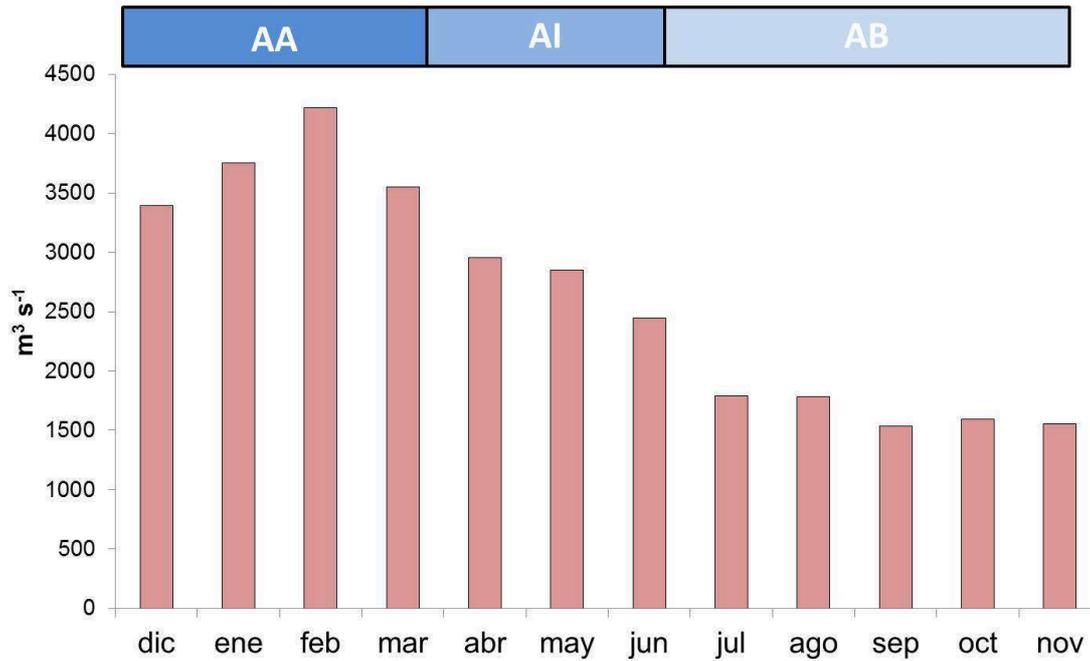


Fig. 2 Caudal medio mensual registrado en el río Colastiné en la estación de aforo de la ruta n° 168 (Santa Fe).

Las muestras para el análisis de nutrientes, fitoplancton, zooplancton y peces fueron recolectadas y posteriormente procesadas siguiendo los mismos métodos empleados en el capítulo I de ésta tesis. Con respecto al fitoplancton se consideraron para los diferentes análisis realizados sólo aquellos grupos que representaron más del 5% del biovolumen total en al menos el 25% de las muestras. La clasificación taxonómica se realizó según van den Hoek y col. (1998) y la identificación se realizó mediante la utilización de las mismas claves y bibliografía específica detallada en el capítulo I.

Las raíces de vegetación que contenían los ejemplares de *L. fortunei* adheridos fueron lavadas y filtradas en laboratorio utilizando una malla de 250 μm . Todo el material retenido en la red fue fijado de forma inmediata con una solución de formalina al 10%. Los individuos de *L. fortunei* retenidos fueron posteriormente contados y medidos (longitud máxima de la valva) con un calibre digital ($\pm 0,05$ mm). A fines de recolectar los moluscos que pudieran haber quedado adheridos en las raíces, se procedió a observar las mismas bajo lupa a 4X.

Capítulo II: Factores de control *bottom-up* y *top-down* sobre el fitoplancton de una laguna con conexión lateral al sistema del río Paraná Medio

La identificación y conteo de las muestras de zooplancton, peces y *Limnoperna fortunei* así como el análisis de la concentración de nutrientes fueron realizados por personal de los laboratorios de Plancton y Peces del Instituto Nacional de Limnología (INALI) donde el becario realizó la presente tesis y en el marco del proyecto de investigación CAI+D 14-78 de la Universidad Nacional del Litoral dirigido por la Dra. Susana José de Paggi, directora además del tesista.

Análisis estadístico

Los cuatro puntos de muestreo fueron considerados como réplicas luego de confirmarse que estas muestras revelaron ausencia de diferencias significativas entre sí durante todo el período de estudio (ANOVA de una vía: $P > 0,05$ en todos los casos. Ver **Anexo I**). El análisis fue aplicado al fitoplancton y zooplancton total así como también al biovolumen y la densidad relativa de cada uno de los grupos de fitoplancton y zooplancton, respectivamente. Este análisis se realizó a fines de constatar la influencia que la presencia de vegetación pudiera tener en el biovolumen del fitoplancton y la densidad del zooplancton en los tres puntos de muestreo litorales respecto del punto de muestreo localizado en la región limnética de la laguna.

A fines de estimar la importancia de la separación en fases hidrológicas en el biovolumen total y por grupos de fitoplancton, se aplicó un ANOVA de una vía con medias repetidas en un factor (ANOVA MR) con un post test de Bonferroni para identificar las fases hidrológicas (aguas altas, medias y bajas) en que había diferencias. Para este análisis se utilizó, en todos los casos, la prueba de esfericidad de Mauchly para constatar la homogeneidad de varianzas y la prueba de Esfericidad Asumida como análisis principal. Todos los valores fueron transformados al $\text{Log}_{10}(x+1)$ y se utilizó una significación del 95% ($\alpha = 0,05$).

Se calculó la correlación de Spearman entre los diferentes depredadores potenciales de fitoplancton y las diferentes variables ambientales con los valores mensuales medios de caudal del río Colastiné, el cual regula el caudal del arroyo Miní y por lo tanto la entrada de agua en la laguna. De esta forma se determinó la relación de los factores potenciales de control del fitoplancton con los cambios en el caudal de agua del río. El

Capítulo II: Factores de control *bottom-up* y *top-down* sobre el fitoplancton de una laguna con conexión lateral al sistema del río Paraná Medio

análisis de correspondencia (DCA) reveló que la longitud del gradiente de los datos fue < 3 por lo que se aplicó un análisis de redundancia (RDA) para el conjunto de datos (Lepš y Šmilauer, 1999). Para el análisis de RDA se realizó una selección de variables de tipo *backward*. El modelo se inició con todas las variables de interés (variables ambientales medidas, caudal medio mensual del río Colastiné, concentración de nutrientes y la abundancia de depredadores: zooplancton, *L. fortunei* y peces) y luego se retiraron las variables menos significativas hasta que se obtuvieron sólo aquellas variables que cumplían con el nivel crítico de significancia ($P < 0,05$). Los diferentes grupos de fitoplancton se utilizaron como variables respuesta. Aquellas variables predictoras que estuvieron altamente correlacionadas entre sí (factor de inflación de la varianza ≥ 20) fueron eliminados del análisis (Lepš y Šmilauer, 1999). Todos los datos de las variables respuesta fueron transformados al logaritmo para estabilizar la varianza y reducir la influencia de los grupos dominante en el ordenamiento, siendo la estandarización de las variables predictoras fue llevada a cabo por el método de aproximación de error de la varianza. Por último, el significado de cada variable individual y la combinación de todos los ejes canónicos se determinaron usando la prueba de permutación de Monte Carlo (999 permutaciones).

La composición de especies de fitoplancton y el biovolumen relativo de cada una de ellas entre las fases hidrológicas (AA, AI y AB) fueron examinadas usando el análisis porcentaje de similitud (SIMPER) y utilizando el algoritmo de Bray-Curtis como estimador. Este análisis fue acompañado de un análisis multivariante no paramétrico de la varianza (NPMANOVA) para dilucidar si esas diferencias encontradas en el análisis SIMPER fueron estadísticamente significativas. Además, se calculó para cada uno de los meses la riqueza específica y la equitatividad media. Todos los análisis fueron realizados utilizando el software PAST 3.0 (Hammer y col., 2013) y CANOCO para Windows 5.02 (ter Braak y Šmilauer, 2012).

RESULTADOS

Caracterización ambiental

La relación $Z_p:Z_{eu}$ presentó valores más bajos durante el periodo de AA mientras que el mayor valor registrado fue durante AI, siguiendo Z_{eu} el patrón inverso. Ambas variables ambientales estuvieron correlacionadas con el caudal del río Colastiné (Rho = -0,74 P = 0,009; Rho = 0,87 P < 0,001, respectivamente) (**Tabla 1**). La conductividad, la turbidez y el oxígeno disuelto (OD) presentaron los valores más bajos durante AA, en tanto durante AI y AB presentaron valores mayores y similares en ambas fases. Esta tendencia fue más evidente para la turbidez y el OD. Las correlaciones de Spearman fueron significativas para las tres variables (Rho = 0,60 P = 0,002, Rho = 0,90 P = 0,00001 y Rho = -0,71 P = 0,001, respectivamente). La concentración de PRS y el pH demostraron por su parte, valores medios similares a través de las fases hidrológicas (AA, AI y AB). Ambas variables mostraron una correlación estadísticamente significativa con el caudal de agua (Rho = 0,42 P = 0,042 y Rho = 0,57 P = 0,004). La temperatura presentó los valores más altos durante AA y mantuvo una tendencia de reducción durante el periodo AI y AB (Rho = 0,57 P = 0,004). La concentración de $N-NO_3^-$ mostró rangos de variación similares a lo largo de las fases hidrológicas con una tendencia de incremento hacia las aguas bajas y mostrando a lo largo del tiempo una relación significativa con el caudal de agua del río (Rho = -0,43 P = 0,036) (**Tabla 1**). El ratio $N-NO_3^- : PRS$ mostró valores menores a 16 durante las tres fases hidrológicas no mostrando una relación estadísticamente significativa con el pulso hidrológico (Rho = 0,046 P = 0,88).

Capítulo II: Factores de control *bottom-up* y *top-down* sobre el fitoplancton de una laguna con conexión lateral al sistema del río Paraná Medio

Tabla 1 Valores medios y desviaciones estándar de cada una de las variables ambientales medidas durante el estudio.

| | AA (n=4) | AI (n=3) | AB (n= 5) |
|---|-------------|-----------|-----------|
| Temperatura (°C) | 27,75 ± 1,2 | 17,2±3,3 | 17,7±5,0 |
| pH | 6,5±0,1 | 6,4±0,2 | 7,01±0,4 |
| Conductividad ($\mu\text{S cm}^{-1}$) | 59,7± 10,9 | 56,3±9,9 | 73,2±7,5 |
| OD (ppm) | 4,3±1,7 | 6,26±1,7 | 9,01±0,7 |
| Turbidez (NTU) | 17,71±8,4 | 28,1±8,1 | 76,5±32,9 |
| Z _{eu} | 2,85± 1,19 | 1,53±0,54 | 0,61±0,15 |
| Z _p :Z _{eu} | 1,32±0,6 | 1,7±0,9 | 1,6±1,2 |
| PRS ($\mu\text{g l}^{-1}$) | 93,3±8,5 | 88,5±8,2 | 73,8±2,8 |
| N-NO ₃ ⁻ ($\mu\text{g l}^{-1}$) | 275±126 | 329±155 | 415±93 |
| N-NO ₃ ⁻ : PRS | 7±3 | 8±4,2 | 13±3 |

Dinámica anual del ensamble fitoplanctónico

Un total de 313 taxones de fitoplancton fue registrado durante todo el año (**Tabla 2**). Los mismos pertenecieron a las clases Chlorophyceae (146 taxones), Bacillariophyceae (67), Euglenophyceae (34), división Cyanobacteria (30), clases Chrysophyceae (14), Xantophyceae (13), Cryptophyceae (5) y Dinophyceae (4). La riqueza específica tuvo una distribución de tipo polinómica a lo largo del tiempo con valores elevados durante la fase de AA (> 30 especies mensuales registradas), una clara tendencia de reducción durante la fase de AI (entre 16 y 22 especies) y nuevamente un aumento en el número de especies registradas durante la fase de AB (entre 18 y 33 especies). La equitatividad por su parte no presentó una tendencia muy clara durante AA, expresando una disminución durante AI (< 0,6) y una recuperación en la fase de AB (> 0,6) (**Fig. 3a**).

Se observaron diferencias significativas entre las fases hidrológicas con el análisis de SIMPER basado en el biovolumen (79,03% de disimilitud total, NPMANOVA F = 2,99 P = 0,0001). AA frente AI presentó una disimilitud del 76.21% (NPMANOVA: F = 1,99 P = 0,02). *Cryptomonas ovata*, *C. curvata* (Cryptophyceae) y *Cyclotella meneghiniana* (Bacillariophyceae) fueron los principales contribuyentes a esta diferenciación (> 50% del biovolumen total). La fase de AA en comparación con AB tuvo una disimilitud de 81,77% (NPMANOVA F = 5,84 P = 0,0001) siendo de nuevo *C. ovata*, *C. curvata*, y *C. meneghiniana* los principales contribuyentes (>50% del

Capítulo II: Factores de control *bottom-up* y *top-down* sobre el fitoplancton de una laguna con conexión lateral al sistema del río Paraná Medio

biovolumen total). Ambos géneros y particularmente estas tres especies estuvieron mejor representadas durante AA. Por último, la comparación entre AI y AB presentó una disimilitud del 82.57% (NPMANOVA: $F = 2,92$ $P = 0,0003$). Las especies *Cryptomonas ovata* y *C. curvata* estuvieron mejor representadas durante la fase de AI, en cambio *Lepocinclis ovum* var. *ovum* y *L. ovum* var. *dimidio minor* (Euglenophyceae) lo fueron durante la fase de AB.

El biovolumen algal presentó cierta variabilidad a lo largo del periodo de estudio. Se registraron valores altos y constantes durante AA (entre 3,48 y 5,50 $\text{mm}^3 \text{l}^{-1}$) siendo los periodos de AI y AB algo más inestables. El comienzo de AI (abril) y AB (de julio a septiembre) mostraron valores elevados de biovolumen ($> 4 \text{ mm}^3 \text{l}^{-1}$), mientras que el final de AI (mayo-junio) y la fase final de AB (octubre-noviembre) presentaron valores inferiores ($< 2 \text{ mm}^3 \text{l}^{-1}$) (**Fig. 3b**). El conjunto estuvo dominado por Cryptophyceae (entre el 20% y el 80% del biovolumen total). Los otros grupos del fitoplancton tuvieron una contribución menor (entre el 5 y el 30%) siendo Chlorococcales, Euglenophyceae y Chrysophyceae los mejor representados en la etapa tardía de AI y durante AB (**Fig. 3b**).

Capítulo II: Factores de control *bottom-up* y *top-down* sobre el fitoplancton de una laguna con conexión lateral al sistema del río Paraná Medio

Tabla 2. Listado taxonómico de las especies registradas a lo largo del periodo de estudio en la laguna Irupé.

Clase Chlorophyceae

Orden Chlorococcales

Actinastrum hantzschii Lagerheim

Botryococcus braunii Kützing

Chlorella sp.

Closteriopsis sp.

Closteriopsis acicularis (Chodat) J.H.Belcher & Swale

Chodatella quadriceta (sin. *Lagerheimia*)

Coelastrum microporum Nägeli

Crucigeniella crucifera (Wolle) Komarek

Chlorococcum sp.

Dictyosphaerium pulchellum Word

Dictyosphaerium sp.

Dactylosphaerium sp.

Dictyochlorella reniformis (Korch.) Silva

Sphaerocystis schroeteri Chodat

Kirchneriella contorta (Schmidle) Bohlin

Monoraphidium griffithii (Berkeley) Komárková-Legnerová

Monoraphidium arcuatum (Korshikov) Hindák

Monoraphidium minutum (Nägeli) Komárková-Legnerová

Monoraphidium contortum (Berkeley) Komárková-Legnerová

Monoraphidium braunii (Nägeli) Komárková-Legnerová

Micractinium pusillum Fresenius

Nephrocytium sp.

Oocystis elliptica West

Oocystis lacustris Chodat

Clase Cryptophyceae

Chroomona acuta Utermöhl

Cryptomona curvata campilomorpha Ehrenberg

Cryptomonas curvata Ehrenberg

Cryptomonas ovata Ehrenberg

Rhodomonas minuta Skuja

Clase Euglenophyceae

Euglena acus (O.F.Müller) Ehrenberg

Euglena proxima P.A.Dangeard

Euglena rostrifera L.P.Johnson

Euglena sanguinea Ehrenberg

Euglena spathirhyncha cf. *Clavata*

Euglena variabilis Klebs

Lepocinclis ovum (Ehrenberg) Lemmermann

Lepocinclis ovum var. *dimidio-minor* (Deflandre) Conrad

Lepocinclis ovum var. *ovum* (Ehrenberg) Lemmermann

Lepocinclis teres (F.Schmitz) Francé

Phacus longicauda (Ehrenberg) Dujardin

Phacus sp.

Phacus curvicauda Svirenko

Strombomonas acuminata (Schmarda) Deflandre

Strombomonas fluviatilis Lemmermann

Trachelomona crebea Kellicott

Trachelomonas allorgei Deflandre

Trachelomonas hispida (Perty) F.Stein

Trachelomonas oblonga Lemmermann

Capítulo II: Factores de control *bottom-up* y *top-down* sobre el fitoplancton de una laguna con conexión lateral al sistema del río Paraná Medio

Continúa **Tabla 2.**

Pediastrum tetras (Ehrenberg) Ralfs

Pseudocquadrigula sp.

Scenedesmus ecornis (Ehrenberg) Chodat

Scenedesmus quadricauda (Turpin) Brébisson in Brébisson & Godey

Scenedesmus acutus Meyen

Scenedesmus bicaudatus Dedusenko

Scenedesmus disciformis (Chodat) Fott & Komárek

Scenedesmus intermedius Chodat

Scenedesmus obtusiusculus Chodat

Schroederia antillarum Komárek

Tetraedron minimum (A. Braun) Hansgirg

Tetraedron trigonum (Nägeli) Hansgirg

Tetraedron regulare Kützing

Tetrastrum elegans Playfair

Tetrastrum glabrum Roll

Treubaria triapendiculata Bernard

Orden Volvocales

Carteria globosa Schiller

Carteria multifiliis (Fresenius) Hill

Chlamydomonas oblonga Pringsheim

Chlamydomonas conocylindrus Pascher

Chlamydomonas fonticola R.Brabez

Chlamydomonas microsphaera Pascher & Jahoda

Chlamydomonas passiva Skuja

Chlorogonium gracile Matvienko

Chloronephris pigra Pascher & Jahoda

Trachelomonas subglobosa Playfair

Trachelomonas sydneyensis Playfair

Trachelomonas volvocina (Ehrenberg) Ehrenberg

Clase Dinophyceae

Peridinium sp.

Peridiniopsis sp.

Clase Bacillariophyceae

Achnanthes sp.

Anomoeoneis sp.

Aulacoseira distans (Ehrenberg) Simonsen

Aulacoseira granulata var. *Angustissima* (Otto Müller) Simonsen

Aulacoseira granulata var. *Granulata* (Ehrenberg) Simonsen

Aulacoseira herzogii (Lemmermann) Simonsen

Bacillaria sp.

Cocconeis sp.

Cyclotella meneghiniana Kützing

Cymbella sp.

Eunotia bilunaris (Ehrenberg) Schaarschmidt

Eunotia cf.

Eunotia minor (Kützing) Grunow

Fragilaria construens (Ehrenberg) Grunow

Gomphonema sp. 1

Gomphonema truncatum Ehrenberg

Gyrosigma sp.

Melosira lineata (Dillwyn) C.Agardh

Navicula sp.1

Capítulo II: Factores de control *bottom-up* y *top-down* sobre el fitoplancton de una laguna con conexión lateral al sistema del río Paraná Medio

Continúa **Tabla 2**

Espermatozopsis sp.

Eudorina elegans Ehrenberg

Gyromitus disomatus Skuja

Nephroselmis discoidea Skuja

Pandorina morum (Müller) Bory

Pteromonas angulosa (H.J. Carter) Lemmermann.

Pteromonas cordiformis Lemmermann

Pteromonas variabilis Huber-Pestalozzi

Sphaerellopsis pteronioides (Stein) Pascher

Vitrioclamys spp.

Orden Desmidiáles

Closterium acutum Brébisson in Ralfs

Closterium moniliferum Ehrenberg ex Ralfs

Closterium setaceum Ehrenberg ex Ralfs

Cosmarium punctulatum Brébisson

Cosmarium sp.

Cosmarium tenue W.Archer

Desmidium pseudostreptonema West & G.S.West

Euastrum oculatum Børgesen

Euastrum evolutum (Nordstedt) West & G.S.West

Euastrum sp.

Gonatozygon monotaenium De Bary

Pleurotaenium baculoides (Roy & Bisset) Playfair

Staurastrum elegantissimum L.N. Johnson

Staurastrum zonatum Børgesen

Staurodesmus glaber (Ralfs) Teiling

Navicula sp.2

Navicula sp.3

Navicula sp.4

Neidium sp.

Nitzschia acicularis (Kützing) W.Smith

Nitzschia lacuum Lange-Bertalot

Nitzschia sp.1

Nitzschia sp.2

Nitzschia sp.3

Pennada sp. 1

Pennada sp. 2

Pinnularia borialis Ehrenberg

Pinnularia sp.1

Pinnularia sp.2

Pinnularia sp. 3

Pinnularia sudetica Hilse

Surirella capronii Brébisson & Kitton in Kitton

Synedra sp. 1

Synedra sp. 2

Clase Cyanophyceae

Orden Chroococcales

Aphanothece sp.

Aphanocapsa delicatissima West & G.S.West

Chroococcus sp.

Coelomoron pusillum (Van Goor) Komárek

Merismopedia tenuissima Lemmermann

Capítulo II: Factores de control *bottom-up* y *top-down* sobre el fitoplancton de una laguna con conexión lateral al sistema del río Paraná Medio

Continúa **Tabla 2**

Staurodesmus triangularis (Lagerheim) Teiling

Clase Chrysophyceae

Chromulina minor Pascher

Chromulina vestita Schiller

Dynobrion sp.

Mallomonas oviformis Nygaard

Mallomonas sp.1

Mallomonas sp.2

Mallomonas sp.3

Mallomonas sp.4

Ochromonas sp.1

Ochromonas sp.2

Synura sp.

Synura uvella Ehrenberg

Microcystis aeruginosa (Kützing) Kützing

Synechocystis aquatilis Sauvageau

Orden Oscillatoriales

Oscillatorial sp.1

Oscillatorial sp.2

Phormidium sp.

Planktolyngbya contorta (Lemmermann) Anagnostidis & Komárek

Planktolyngbya limnetica (Lemmermann) Komárková-Legnerová & Cronberg

Orden Nostocales

Aphanizomenon sp.

Cuspidothrix issatchenkoi Komárková

Dolichospermum sp.1

Capítulo II: Factores de control *bottom-up* y *top-down* sobre el fitoplancton de una laguna con conexión lateral al sistema del río Paraná Medio

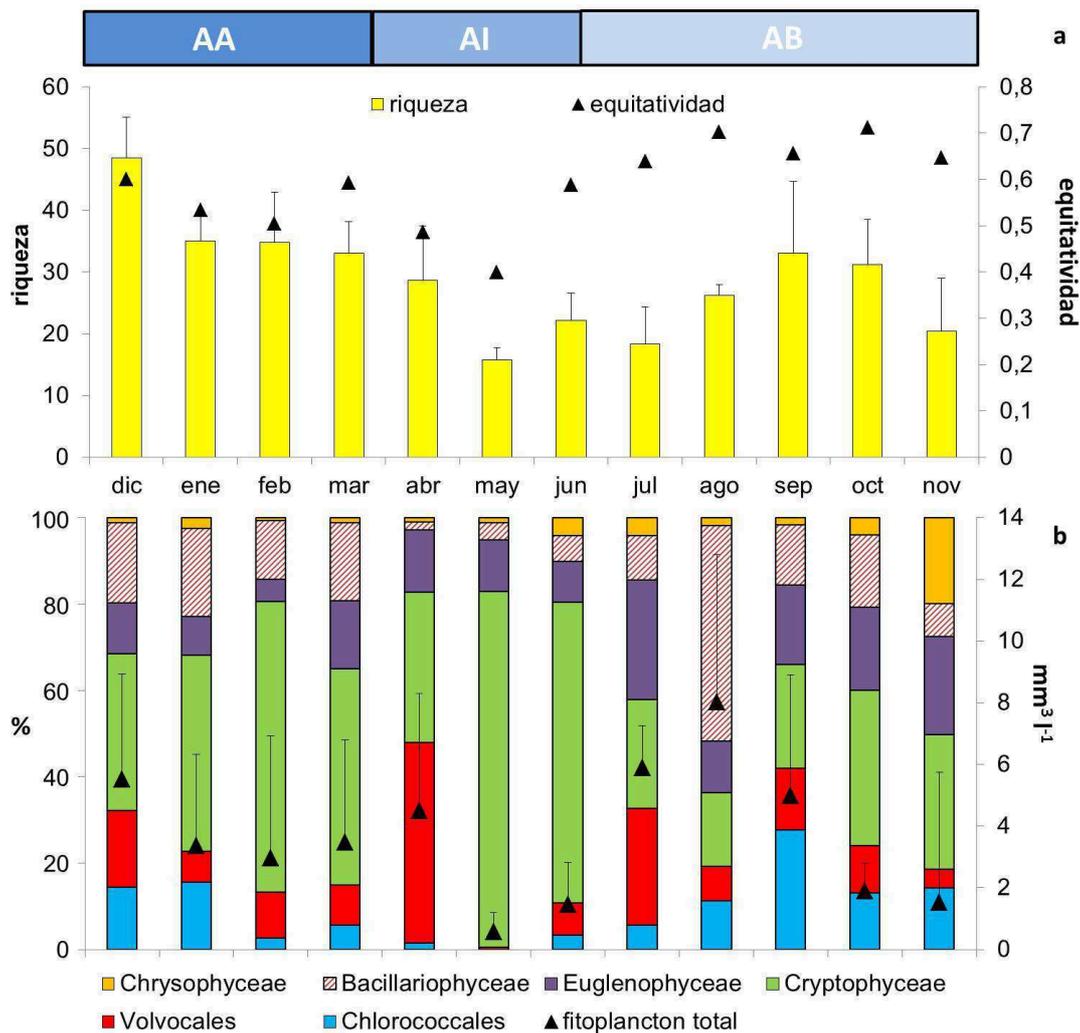


Fig. 3 Riqueza media registrada (\pm desviación estándar) y valores de equitatividad para cada uno de los meses de muestreo (a). Composición relativa porcentual de cada uno de los grupos de fitoplancton y biovolumen medio (\pm desviación estándar) total del fitoplancton registrado en la laguna (b).

Con respecto al biovolumen por grupos taxonómicos la clase Euglenophyceae y el orden Chlorococcales estuvieron bien representados durante la fase de AB, especialmente durante julio, agosto y septiembre para Euglenophyceae (Fig. 4a) y agosto-septiembre para Chlorococcales (Fig. 4b). Ambos grupos mostraron una notoria reducción durante los meses de octubre y noviembre. Bacillariophyceae estuvo bien representada durante AB especialmente agosto (Fig. 4c) al igual que Chrysophyceae que además tuvo picos de biovolumen durante julio y noviembre (Fig. 4d). El orden Volvocales no demostró un claro patrón de distribución teniendo aumentos notables de

Capítulo II: Factores de control *bottom-up* y *top-down* sobre el fitoplancton de una laguna con conexión lateral al sistema del río Paraná Medio

su biovolumen en diciembre, abril y julio (fase de AA y AB) (**Fig. 4e**). Por último, Cryptophyceae tuvo una distribución muy regular durante todo el año con reducciones notorias durante mayo-junio (fase de AI) y octubre-noviembre (fase de AB) (**Fig. 4f**). El test de ANOVA MR no mostró diferencias significativas entre las fases hidrológicas para ninguno de los grupos de fitoplancton considerados o el biovolumen total ($P > 0,05$ en todos los casos).

Peces

El ensamble de peces estuvo compuesto por un total de 59 especies pertenecientes principalmente al nivel trófico detritívoros (17 especies). Fue seguido por los piscívoros (12 especies), insectívoros (11), omnívoros (11), zooplanctívoros (5) y herbívoros (3). La biomasa máxima registrada fue en noviembre (AB) con un total de 6.589 g 100 m⁻². El mínimo se produjo durante mayo (fase de AI) con 0 individuos registrados en el área limnética (**Fig. 5**). Durante la fase de AA el ensamble de peces en la zona litoral se encontró representado por especies detritívoras e insectívoras (entre el 62% y el 98%) siendo *Prochilodus lineatus* Valenciennes (detritívoro) y *Rhamphichthys hahni* Meinken (detritívoro) las especies dominantes. Las fases de AI (muestreo de mayo) y principios de AB (septiembre) estuvieron dominados por especies detritívoras (entre el 40 y el 65% de la biomasa total) con *P. lineatus* y *Cyphocharax platanus* Günther (detritívoro) como especies dominantes. La fase de AB estuvo dominada por especies zooplanctívoras siendo *Cheirodon interruptus* Jenyns la especie dominante (entre el 45% y el 82%) (**Fig. 5**).

Capítulo II: Factores de control *bottom-up* y *top-down* sobre el fitoplancton de una laguna con conexión lateral al sistema del río Paraná Medio

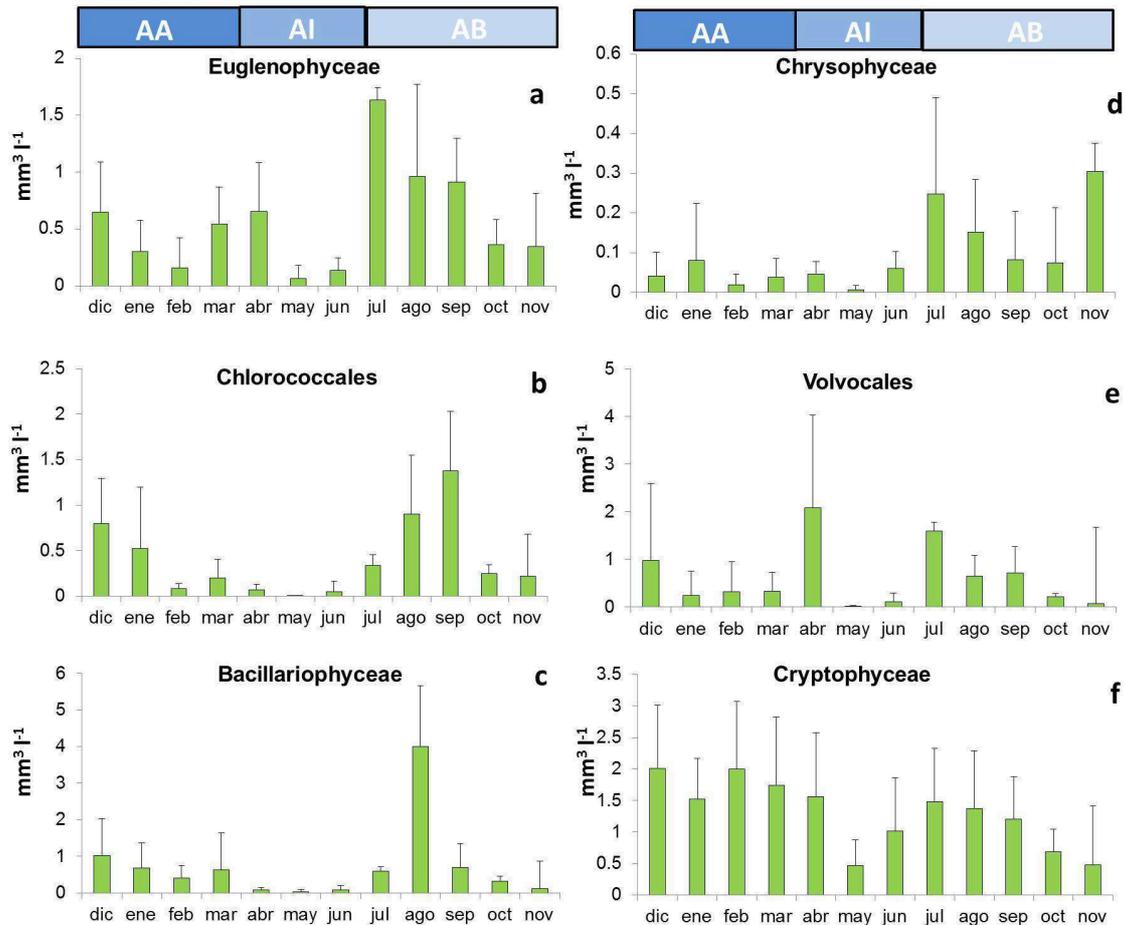


Fig. 4 Valores medios mensuales registrados (\pm desvíos estándar) para cada uno de los grupos de fitoplancton considerados durante el estudio.

Con respecto a la biomasa, el grupo dominante fue el gremio trófico de los detritívoros ($1.181 \pm 695 \text{ g } 100 \text{ m}^{-2}$). La correlación de Spearman entre los diferentes grupos de peces y zooplancton (Cladocera, Copepoda, nauplios de Copepoda, Rotifera y larvas de *L. fortunei*) mostró una correlación significativa positiva y elevada para el gremio de los zooplantívoros frente a los rotíferos ($Rho = 0,85 \text{ P} = 0,07$) y copépodos ($Rho = 0,99 \text{ P} = 0,0001$). No hubo significancia estadística para la comparación entre los zooplantívoros *versus* cladóceros ($Rho = 0,67 \text{ P} = 0,069$), nauplios ($Rho = 0,109 \text{ P} = 0,460$) o larvas de *L. fortunei* ($Rho = 0,147 \text{ P} = 0,728$). La correlación entre la biomasa de peces y el caudal de agua el río Colastiné tampoco evidenció tener una correlación significativa cuando se consideró el conjunto de peces en su totalidad ($Rho = -0,43 \text{ P} = 0,762$). El análisis mostró, no obstante, una asociación alta, negativa y significativa cuando se correlacionaron solo los peces zooplantívoros con el caudal ($Rho = -0,73 \text{ P} = 0,01$).

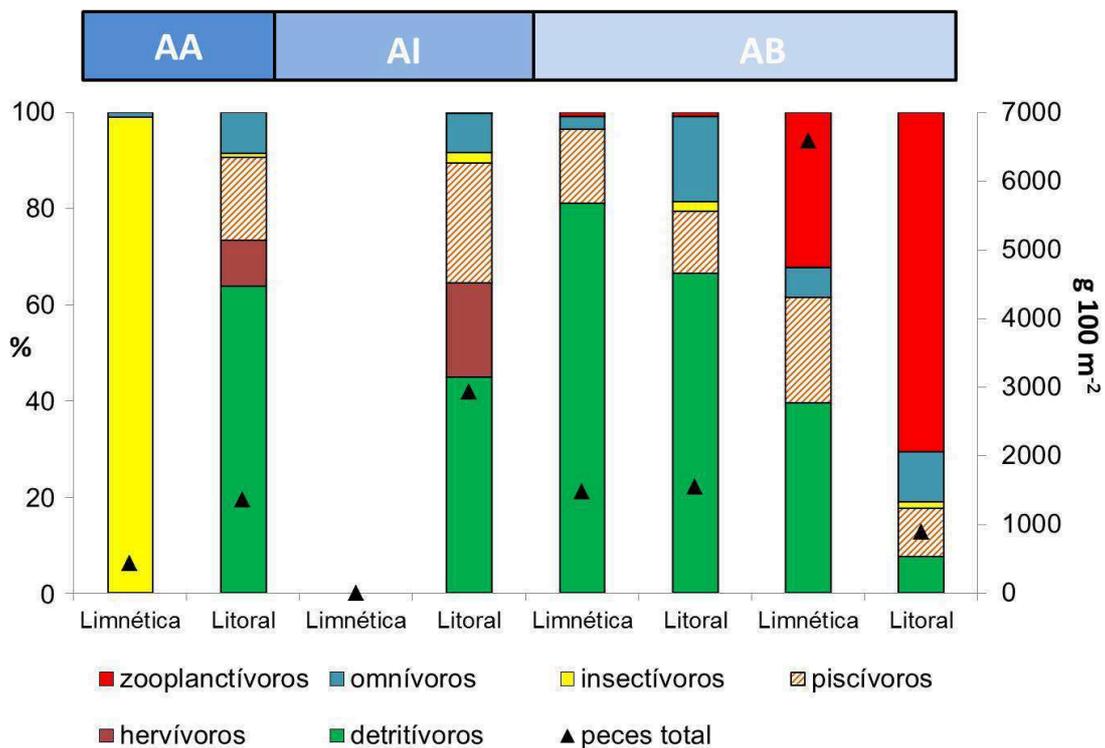


Fig. 5 Contribución relativa porcentual de cada uno de los gremios tróficos de peces identificados a lo largo del estudio y biomasa total registrada.

Zooplankton

Un total de 154 taxones de zooplankton fueron registrados. El ensamble estuvo dominado por Rotifera (110 taxones) y seguido por Cladocera (44 taxones) y Copepoda con especies de Calanoida, Cyclopoida y Harpaticoida no identificados. Los géneros más abundantes de los rotíferos fueron *Keratella*, *Polyarthra* y *Brachionus* mientras que Cladocera estuvo dominando por *Moina*, *Diaphanosoma* y *Bosmina*. Valores bajos de densidad durante el periodo de AA y AI ($< 10 \text{ ind l}^{-1}$) fueron registrados para todos los grupos. Durante AB se observó una tendencia creciente (entre 72 y 868 ind l^{-1}) interrumpida en octubre (383 ind l^{-1}) (**Fig. 6**). El ensamble zooplanktónico mostró estar completamente dominado por los rotíferos (entre el 45% y el 95%), excepto durante mayo cuando Cladocera y nauplios de Copepoda se constituyeron en dominantes ($> 80\%$ de la densidad total que fue no obstante muy baja $< 15 \text{ ind l}^{-1}$) (**Fig. 6**). La correlación de los diferentes grupos de zooplankton con el caudal del río Colastiné resultó ser significativa y negativa para el zooplankton total

Capítulo II: Factores de control *bottom-up* y *top-down* sobre el fitoplancton de una laguna con conexión lateral al sistema del río Paraná Medio

($Rho = -0,67$ $P = 0,01$), los rotíferos ($Rho = -0,59$ $P < 0,001$), los cladóceros ($Rho = -0,56$ $P = 0,009$) y los copépodos ($Rho = -0,77$ $P < 0,01$). No fue significativa la relación entre larvas nauplio de Copepoda y larvas de *L. fortunei* ($P > 0,05$ en ambos).

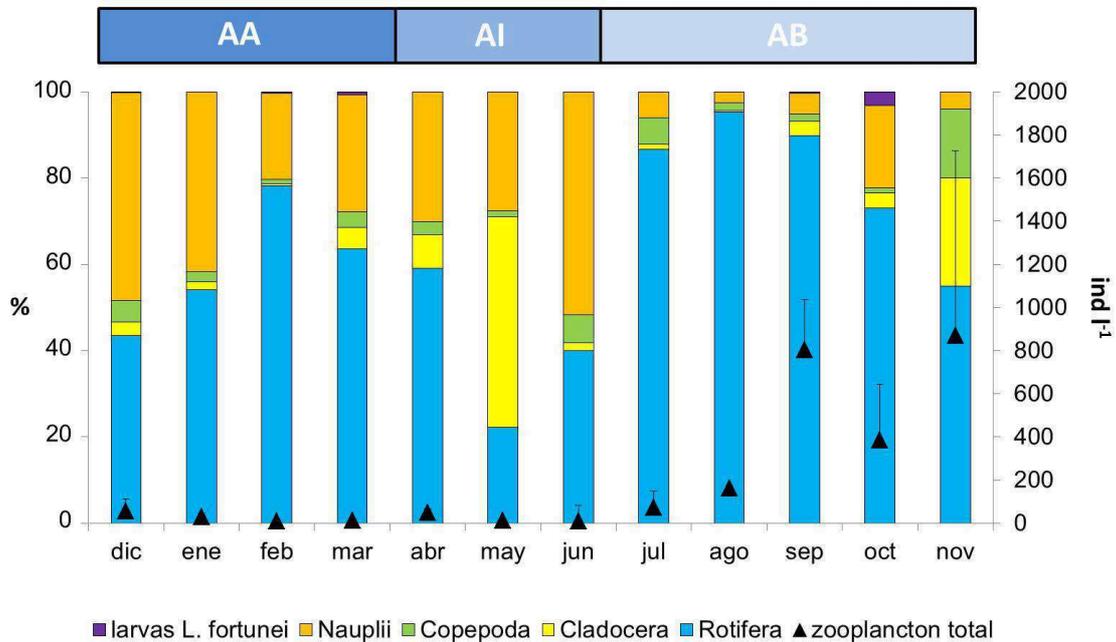


Fig. 6 Contribución relativa porcentual de cada uno de los grupos de zooplancton a la densidad media (\pm desviación estándar) del zooplancton total en las diferentes fases hidrológicas: aguas altas (AA), aguas intermedias (AI) y aguas bajas (AB).

Los adultos de *L. fortunei* asociados a *E. crassipes* mostraron estar pobremente representados a lo largo del periodo de muestreo (< 20 ind m⁻²). La excepción fue durante AB cuando se registraron los valores de densidad más altos especialmente durante los meses de octubre y noviembre (6.086 y 21.986 ind m⁻², respectivamente) (**Fig. 7**). El análisis de correlación de Spearman entre la abundancia de *L. fortunei* y el caudal del río mostró ser significativa y negativa ($Rho = -0,73$ $P = 0,01$) al igual que para los demás depredadores potenciales de fitoplancton (peces planctívoros y zooplancton).

Capítulo II: Factores de control *bottom-up* y *top-down* sobre el fitoplancton de una laguna con conexión lateral al sistema del río Paraná Medio

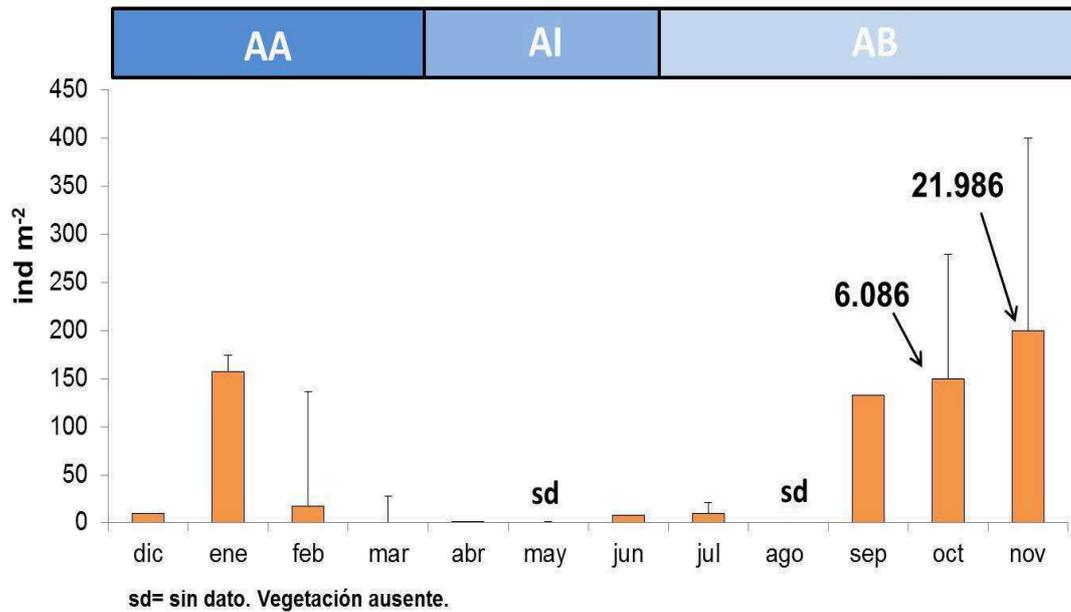


Fig. 7 Valores medios mensuales (\pm desviación estándar) de la densidad del molusco *Limnoperna fortunei* obtenida en cada uno de los muestreos y en las diferentes fases hidrológicas: aguas altas (AA), aguas intermedias (AI) y aguas bajas (AB).

Factores de control del fitoplancton

El análisis de RDA explicó un 30,4% de la varianza total ($F = 4,7$ $P = 0,001$). De ese total explicado, el primer eje explicó 72,33% y dividió las fases de AA y AI de la fase de AB. El segundo eje solo explicó un 23,18% y separó especialmente los meses de AI del resto. De un total de 13 variables ambientales (incluida la concentración de nutrientes, el caudal del río Colastiné y la abundancia registrada para los diferentes grupos de depredadores) fueron cuatro variables las que mostraron tener significancia estadística en el ordenamiento. Estas variables fueron: conductividad (10,1% $F = 5,1$ $P = 0,004$), turbidez (8,1% $F = 4,4$ $P = 0,009$), temperatura (7,1% $F = 4,2$ $P = 0,004$) y caudal medio mensual del río Colastiné (5,1% $F = 3,2$ $P = 0,021$). La fase de AA se asoció con los mayores valores de temperatura y caudal y los menores valores de turbidez y conductividad que fueron a su vez mayores durante AB. La fase de AI se asoció con temperaturas y caudales intermedios (**Fig. 8**).

Los grupos Cryptophyceae y Volvocales estuvieron mejor representadas especialmente durante AA y mostraron una correlación positiva con la temperatura y el caudal de agua pero negativa con la turbidez. Chlorococcales y Bacillariophyceae mostraron estar

Capítulo II: Factores de control *bottom-up* y *top-down* sobre el fitoplancton de una laguna con conexión lateral al sistema del río Paraná Medio

mejor representados durante las fases de AA y AB y no durante AI mostrando una asociación positiva con la conductividad y la temperatura. Chrysophyceae y Euglenophyceae mostraron una asociación alta y negativa con el caudal de agua del río y fuertemente positiva con la turbidez estando mejor representadas durante la fase de AB. Los meses de aguas intermedias (abril, mayo, junio) tuvieron en general una baja representación de los diferentes grupos de fitoplancton considerados (Fig. 8).

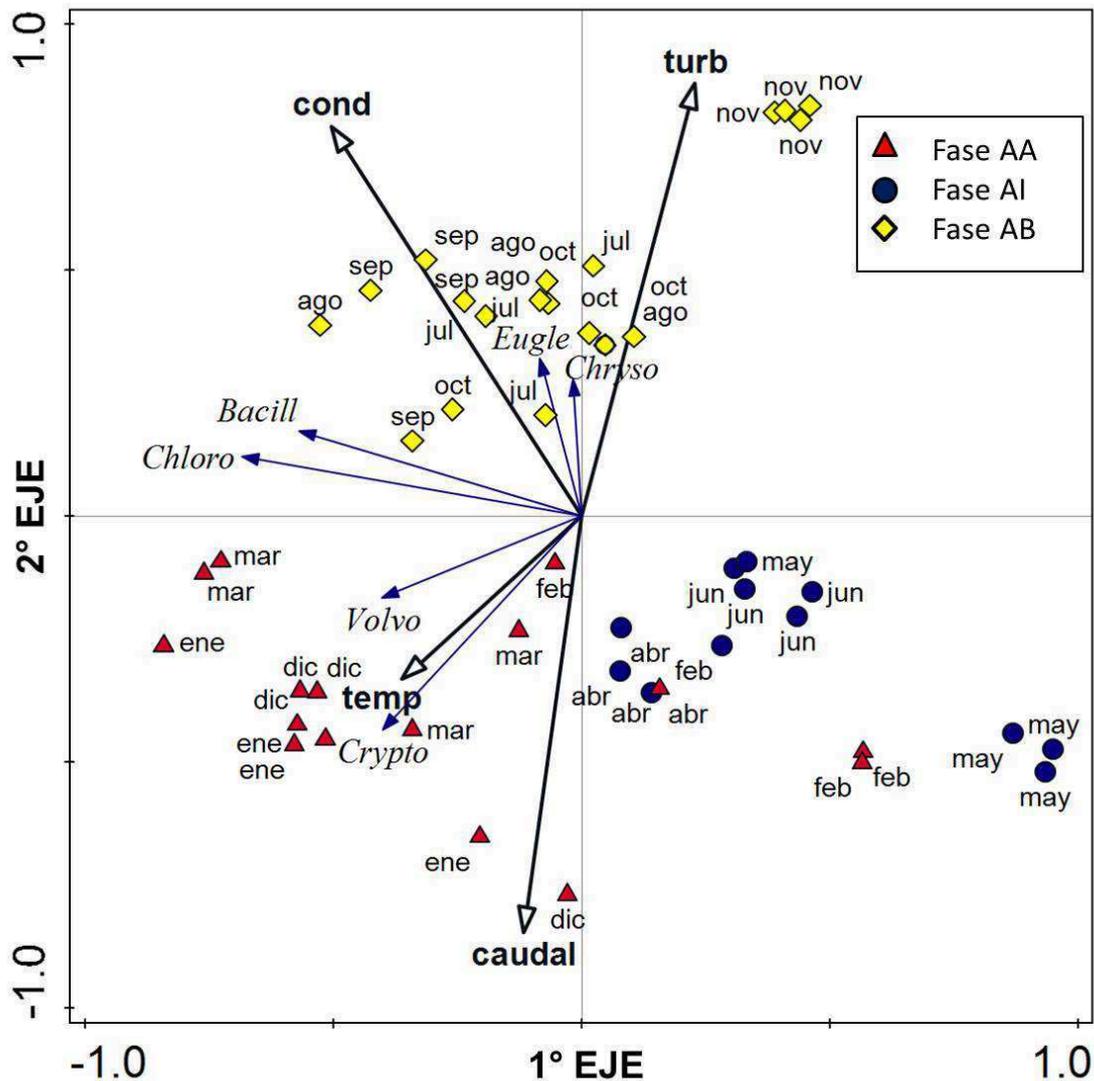


Fig. 8 Representación gráfica del análisis de RDA estando indicado en diferentes colores y símbolos las fases hidrológicas del río Colastiné. Variables explicativas: temperatura (temp), conductividad (cond), turbidez (turb) y caudal medio del río Colastiné (caudal). Variables respuesta: orden Chlorococcales (Chloro), Volvocales (Volvo), clases Cryptophyceae (Crypto), Euglenophyceae (Eugle), Bacillariophyceae (Bacill), Chrysophyceae (Chryso).

DISCUSION

El pulso hidrológico como principal factor de control de la estructura del fitoplancton

Cuatro de trece variables medidas demostraron ser relevantes al momento de estructurar el fitoplancton durante el periodo de muestreo. En este sentido, las tres variables ambientales que fueron significativas en el análisis de RDA (temperatura, conductividad y turbidez) mostraron a su vez estar significativamente vinculados en la correlación de Spearman con las variaciones en caudal del río Colastiné ($Rho > 0.60$ ($P < 0,05$) en todas ellas).

El orden Volvocales y la clase Cryptophyceae estuvieron mejor representadas en la fase de AA y vinculadas, en el análisis de RDA, a temperaturas más elevadas y mayores caudales de agua en el río. Ciertamente, estas algas presentan algunas características que hacen que posiblemente sean más resistentes a la acción de “lavado” del flujo. Entre ellas pueden citarse que ambos grupos son capaces de resistir elevadas turbulencias y un bajo tiempo de residencia del agua a través de una elevada tasa de reproducción y un pequeño tamaño (Litchman y col., 2010; Fraisse y col., 2015). Al ser flageladas, ambas son capaces de desplazarse dentro de la zona fótica para obtener una mejor calidad de radiación y ciertamente las elevadas temperaturas –como las que se presentaron durante AA- favorecen su reproducción en cortos periodos de tiempo (Reynolds, 1994; Reynolds y Descy, 1996; Singh y Singh, 2015). Dicho patrón, también ha sido observado en otros ambientes asociados al río Paraná durante el período de AA (García de Emiliani, 1997; Izaguirre y col., 2001) y en otras partes del mundo (Descy y col., 2011).

En comparación con los resultados obtenidos en la laguna El Mirador con conexión vertical analizada en el capítulo I, estos resultados muestran ser contrastantes considerando que ninguno de los dos grupos estuvo bien representado en el ensamble de la laguna El Mirador. Esto puede ser atribuido especialmente a la dinámica de aislamiento superficial que caracteriza a la laguna El Mirador y favorece a otros grupos algales mejor adaptados a tiempos de residencia del agua elevados como son las Euglenophyceae y las Dinophyceae.

Capítulo II: Factores de control *bottom-up* y *top-down* sobre el fitoplancton de una laguna con conexión lateral al sistema del río Paraná Medio

Por su parte, Chrysophyceae y Euglenophyceae estuvieron mejor representadas durante el periodo de AB y esto es consistente con lo encontrado por otros autores en sistemas con conexión lateral a un cauce fluvial (García de Emiliani, 1997; Zalocar de Domitrovic, 2003; Reynolds, 2006; Zalocar de Domitrovic y col., 2007; Mihaljevic y col., 2009; Stevic y col., 2013). Ambos grupos de algas estuvieron decididamente vinculados con valores elevados de turbidez (correlación positiva) y el caudal del río (correlación negativa) en el análisis de RDA. Estas algas son favorecidas por los incrementos en el tiempo de residencia del agua. Ambos grupos además estuvieron representados por especies mixotróficas (facultativas u obligadas) como son *Euglena* spp., *Trachelomonas* spp., *Ochromonas* spp. y *Chromulina* spp. que tienen la habilidad de obtener energía de la materia orgánica y bacterias asociadas (Jansson y col., 1992; Unrein, 2002; Callieri y col., 2006; Modenutti, 2014). Particularmente para el caso de *Synura* (Clase Chrysophyceae o Synurophyceae en clasificaciones más actuales) estudios previos a éste, ya han reportado la presencia de esta especie durante los periodos de aislamiento especialmente si están acompañados de temperaturas elevadas y disponibilidad de nutrientes (Zalocar de Domitrovic, 1990; Reynolds, 1997; Izaguirre y col., 2001). La evidencia encontrada por Mayora y col. (2015) apoya esta idea, ya que un incremento de la materia orgánica disuelta cromofórica (MODC) se registró durante el mismo periodo de muestreo en la laguna. Los resultados obtenidos en este punto resultan nuevamente contrastantes con lo registrado en El Mirador (capítulo I) donde las Euglenophyceae también mostraron estar vinculadas al aumento de la turbidez pero durante la fase de AA de la laguna cuando posiblemente el ingreso de material orgánico alóctono pudo favorecer a este grupo como ya se ha discutido previamente.

Por último, Bacillariophyceae y Chlorococcales fueron dos grupos que mostraron estar bien representados durante las fases de AA y AB estando vinculados a temperaturas elevadas y mayores conductividades. Las conductividades registradas en esta laguna mostraron ser notoriamente menores a los registrados en la laguna El Mirador (ver Tabla 1, Capítulo I). En lagunas con conexión vertical predominante como la analizada en el capítulo I, es frecuente la entrada de agua desde la napa freática con una carga elevada de iones disueltos (Drago y Quirós, 1996; Conzonno, 2009). Por otro lado, en lagunas conectadas lateralmente al sistema del río Paraná Medio, las conductividades

Capítulo II: Factores de control *bottom-up* y *top-down* sobre el fitoplancton de una laguna con conexión lateral al sistema del río Paraná Medio

tienden a ser menores y similares a las registradas en el sistema lótico (Iriondo y col., 2007). En esta laguna particularmente, la disminución del caudal que entra en la laguna, y el acortamiento de la columna de agua durante la fase de AB favorecería la mezcla y la resuspensión de las Bacillariophyceae (particularmente formas céntricas como *Aulacoseira* y *Cyclotella*) que por sus características morfológicas (pared de sílice y forma) tienden a ser más densas que otros grupos algales y sedimentan más rápidamente (Reynolds y col., 1984; Reynolds, 1993). En este caso no serían los cambios en la conductividad un factor de relevancia como sí parece serlo en la laguna El Mirador. Durante la fase de AA este grupo estaría favorecido por el ingreso de individuos desde el sistema lótico donde suele ser un grupo algal dominante en el ensamble (García de Emiliani, 1997; Devercelli, 2006; 2010). Las Chlorococcales mostraron un comportamiento similar que las Bacillariophyceae y esto también es consistente con lo encontrado en otros sistemas acuáticos del río Paraná (García de Emiliani, 1997; Zalocar de Domitrovic, 1992) y de la laguna El Mirador estudiada en esta tesis siendo este un grupo que parece adaptarse bien a un clima lumínico variable en condiciones de nutrientes favorables (Reynolds, 1994; Reynolds y Descy, 1996).

El efecto sobre la composición de especies mostró ser variable a lo largo del tiempo. Ciertamente la fase de AA se caracterizó por presentar los valores de riqueza mayores no siendo este el patrón esperado. Durante la fase de AA en una laguna conectada lateralmente existe un flujo de taxones desde el río hacia la laguna (Zalocar de Domitrovic, 1999). Sin embargo, las condiciones imperantes de una elevada turbulencia, el arrastre de sedimentos y consecuentemente la disminución de la zona eufótica durante el periodo de aguas altas, no resulta propicio para muchos taxones que se reproducen más lentamente o son muy dependientes de una calidad de luz adecuada para sobrevivir (Zalocar de Domitrovic, 1999). En la laguna Irupé no se evidenció un aumento notorio de la turbidez o de la conductividad durante la fase de AA. Esto estaría indicando una baja influencia del pulso hidrosedimentológico del río Bermejo, el cual es el principal contribuyente de la turbidez (entre 50 y el 70%) en el río Paraná Medio (Depetris, 2007). La evidencia sugiere, por lo tanto, que los taxones presentes durante la fase de AA estuvieron bien adaptados a la turbulencia generada por la salida y entrada de agua en la laguna, no siendo la turbidez un factor de control durante esta fase.

Capítulo II: Factores de control *bottom-up* y *top-down* sobre el fitoplancton de una laguna con conexión lateral al sistema del río Paraná Medio

El brusco descenso de la riqueza de especies durante la fase de AI, por su parte, es probable que esté más relacionado con las bajas temperaturas registradas en esa etapa (< 16°C) -siendo la temperatura un factor de importancia para el crecimiento del fitoplancton- y en menor medida al efecto de lavado del pulso hidrológico. La recuperación del número de especies en AB y el aumento en la equitatividad de especies puede ser considerada un indicador del aumento de la heterogeneidad espacial al producirse una mayor diferenciación de la laguna en cuando a los efectos de mezcla, penetración lumínica, disponibilidad de nutrientes y competencia por nutrientes y luz con la vegetación. El análisis de SIMPER mostró que *C. ovata* y *C. curvata* (Cryptophyceae) y *C. meneghiniana* (Bacillariophyceae) estuvieron mejor representadas durante los períodos de AA y AI. *Lepocinclis* spp. (Euglenophyceae) lo estuvo durante la fase de AB. Esta distribución en fases es consistente con lo observado en el análisis del biovolumen por grupos del RDA. El hecho de que durante la fase de aguas altas dominen las criptofíceas, puede ser considerado como un indicador más del carácter semi-lótico de esta laguna durante el periodo de estudio. Comparativamente con la laguna El Mirador analizada en el capítulo I de esta tesis los resultados muestran que la conexión lateral de la laguna al sistema del río Paraná tiene una influencia positiva sobre la riqueza de especies (con casi 2 veces más cantidad de especies registradas en laguna Irupé) estando ambas lagunas no obstante favorecidas por la limitación en el flujo sedimentológico que no alteraría la turbidez y tendría un efecto negativo sobre la penetración lumínica.

Al igual que en la laguna El Mirador, analizada en el capítulo I de esta tesis, tampoco se constató que la vegetación litoral pudiera tener un efecto medible sobre la estructura del fitoplancton. En este sentido, los resultados obtenidos de la comparación del biovolumen fitoplanctónico entre sitios de muestreo a lo largo del año, no mostraron ser significativos para el biovolumen total, el biovolumen por grupos o sobre la abundancia relativa de los diferentes grupos de zooplancotn considerados (ver **Anexo I**). En esta laguna y a diferencia de la laguna El Mirador la composición vegetal estuvo principalmente dominada por *E. crassipes*, no mostrando los resultados una influencia notable sobre el fitoplancton. En este sentido es que se sugiere que la influencia de la vegetación puede ser más efectiva en lagunas donde la vegetación -ya sea flotante o sumergida- es dominante en el cuerpo de agua; aspecto que ha sido probado para otros

Capítulo II: Factores de control *bottom-up* y *top-down* sobre el fitoplancton de una laguna con conexión lateral al sistema del río Paraná Medio

sistemas vinculados al río Paraná con marcada presencia de macrófitas sumergidas o flotantes (O'Farrell y col., 2007; de Tezanos Pinto, 2008; Madeiros Fonseca; de Mattos Bicudo, 2009; Loverde-Oliveira y col., 2009) y no restringidas sólo a zonas litorales y parches móviles a lo largo del tiempo como fue caso en esta laguna.

El pulso hidrológico como disruptor de los procesos de bottom-up y top-down

El fitoplancton no mostró estar regulado por ninguno de los factores de control de *bottom-up* o *top-down* analizados. Ciertamente la evidencia sugiere, como se verá a continuación, que tanto los nutrientes como los depredadores estuvieron controlados a su vez por las variaciones ambientales y el pulso hidrológico; determinando esto, una reducción en el efecto que las fuerzas de *bottom-up* y *top-down* puedan tener sobre el ensamble fitoplanctónico.

Las concentraciones de nutrientes obtenidas durante el estudio no sugieren que ninguno de ellos se haya encontrado en concentraciones que resulten limitantes para el crecimiento fitoplanctónico. El PRS se encontró siempre en concentraciones $> 5 \mu\text{g l}^{-1}$ en tanto que los N-NO_3^- mostró tener siempre valores superiores a $100 \mu\text{g l}^{-1}$ de NID (valores umbrales de limitación sugeridos por Reynolds (2006) para sistemas acuáticos continentales). Para esta laguna tampoco se contó durante el estudio con información de concentración de amonio. No obstante el hecho de que las concentraciones de N-NO_3^- resultaran en todas las fases hidrológicas analizadas siempre superiores al umbral de NID sugerido por Reynolds (2006), estarían indicando que el nitrógeno no se constituyó como limitante para el crecimiento fitoplanctónico. Al igual que en la laguna El Mirador, los valores de oxígeno disuelto fueron siempre elevados ($> 4 \text{mg l}^{-1}$) lo que también estaría sugiriendo que los N-NO_3^- fueran las formas de nitrógeno inorgánico disuelto dominante y por lo tanto un buen indicador de la concentración de nitrógeno disponible para las algas durante el periodo de muestreo. Nuevamente y al igual que la laguna El Mirador, el ratio $\text{N-NO}_3^- : \text{PRS}$ sugiere una posible limitación por nitrógeno, que considerando las elevadas concentraciones de N-NO_3^- registradas durante las diferentes fases analizadas, es poco probable que haya sido real (Barone y Naselli-Flores, 1997).

Capítulo II: Factores de control *bottom-up* y *top-down* sobre el fitoplancton de una laguna con conexión lateral al sistema del río Paraná Medio

En esta laguna ambos nutrientes estuvieron vinculados significativamente ($P < 0,05$ para ambos casos) a las variaciones de caudal y considerando que la laguna no estuvo nunca completamente desconectada del sistema fluvial, es esperable que la dinámica de ambos nutrientes estuviera fuertemente dominada por la entrada de agua desde el sistema lótico. Particularmente para el PRS, los resultados mostraron una correlación positiva con las variaciones del pulso siendo mayores las concentraciones durante la fase de AA. Este resultado estaría indicando un transporte de fósforo desde el sistema fluvial hacia la laguna. Respecto de las variaciones en la concentración de N-NO_3^- , la tendencia fue a aumentar durante la fase de aguas intermedias y bajas, mostrando además una correlación negativa con el caudal del río Colastiné. Estudios recientes realizados en el sistema del río Paraná han sugerido que los procesos de desnitrificación se intensifican durante la fase de AA y esto tiene como consecuencia que menores concentraciones de nitrógeno ingresen a las lagunas (Unrein, 2002; Mayora, 2016). No obstante, durante el período de aislamiento (AB en este estudio), los procesos locales de descomposición de la materia orgánica a mayores temperaturas liberarían nitrógeno a la columna de agua (Conzonno, 2009) haciendo que este nutriente aumente su disponibilidad para el fitoplancton.

El efecto de *top-down* generado por el zooplancton sobre el fitoplancton fue imperceptible. El zooplancton mostró estar dominado por rotíferos durante todo el periodo de estudio con muy bajas abundancias durante las fases AA-AI y aumentado considerablemente durante la fase de AB. Cladocera y Copepoda, por su parte, estuvieron pobremente representados durante todo el año, mostrando al igual que Rotifera, una relación inversa con el caudal del río. *Cheirodon interruptus* fue la especie zooplánctívora dominante y no mostró una relación negativa con el zooplancton lo que también estaría indicando que este último grupo no estuvo especialmente regulado por la depredación (aspecto que es discutido en mayor profundidad en el siguiente capítulo), sino especialmente por las variaciones en el pulso hidrológico.

La dominancia de los rotíferos a lo largo del año puede ser explicada por el hecho de que este grupo es menos susceptible al lavado y a la depredación por peces planctívoros (debido a su pequeño tamaño y alta tasa reproductiva (Attayde y Hansson, 2001; Vakkilainen y col. 2004); y por el hecho de tener una menor necesidad de refugios litorales que los cladóceros y los copépodos (José de Paggi y Paggi, 2007). Este patrón

Capítulo II: Factores de control *bottom-up* y *top-down* sobre el fitoplancton de una laguna con conexión lateral al sistema del río Paraná Medio

de dominancia de los rotíferos en la laguna Irupé, al igual que en la laguna El Mirador analizada en el capítulo I, no es nuevo y ya ha sido registrado por otros autores en sistemas lénticos asociados al río Paraná Medio (José de Paggi y Paggi, 2007; 2008) y en otras partes del mundo (Kobayashi y col., 1998; Thorp y Mantovani, 2005).

Por otro lado, resulta destacable además, que el ensamble de rotíferos estuviera dominado por géneros como *Brachionus* y *Polyarthra* de hábitos micrófagos que se alimentan principalmente de bacterias y protozoos (Otterberger y col., 2011) al igual que en la laguna El Mirador. Los hábitos de vida de estos organismos y dominancia en el ensamble bien pueden ser interpretados como un indicador de la fuerte influencia del sistema lótico (río Colastiné y arroyo Miní) sobre la laguna Irupé y la presión de depredación de peces planctívoros sobre fracciones zooplanctónicas de mayor tamaño, como será discutido en el capítulo siguiente de esta tesis, en la laguna El Mirador.

Tampoco se registró un efecto relevante de las larvas de *L. fortunei* siendo que este componente del zooplancton estuvo pobremente representado a lo largo del año. Estudios previos que analizan la reproducción y la producción de larvas de *L. fortunei* en el sistema del río Paraná (Boltovskoy y Cataldo, 1999; Cataldo y Boltovshoy, 2000) muestran que *L. fortunei* se reproduce de forma ininterrumpida desde septiembre a marzo siempre que se registren temperaturas $> 16-17$ °C. Durante el período de AB (octubre-noviembre) grandes densidades de juveniles (< 2 mm de longitud de valva, Boltovskoy y Cataldo, 1999) fueron registrados vinculados a las raíces de *E. crassipes*, por lo que es esperable que se registraran un menor número de larvas planctónicas en esta fase. Por otro lado, durante el período de AA (de diciembre a marzo), las razones podrían ser muchas, incluyendo la depredación por larvas de peces como ya ha sido ampliamente probado por Paolucci y col. (2007; 2009; 2010), la dinámica de las zonas de reclutamiento de adultos capaces de producir larvas que ingresen en la laguna, o también debido a necesidades fisiológicas de las larvas que ingresan a estas lagunas y que escapan a los alcances de esta tesis.

C. interruptus al igual que otros peces planctívoros de pequeño tamaño tienden a reproducirse durante las fases de aislamiento de las lagunas (Scarabotti y col., 2011) dominando en el ensamble íctico. Comparativamente con la laguna El Mirador, la

Capítulo II: Factores de control *bottom-up* y *top-down* sobre el fitoplancton de una laguna con conexión lateral al sistema del río Paraná Medio

biomasa registrada fue a lo largo del año mucho menor lo que explicaría la falta de correlación significativa entre estos peces y el zooplancton. En este punto debe destacarse que el aislamiento superficial en el caso de la laguna El Mirador fue total durante todo el año de muestreo. El resto del año (fase de AA y parte de la fase de AI) el ensamble íctio en laguna Irupé estuvo dominando por los detritívoros. Esto es consistente con lo encontrado por otros sistemas del río Paraná donde éste gremio trófico constituye algo más del 50% de la biomasa total de peces (Oldani, 1990) teniendo esto como consecuencia que no haya un efecto directo de depredación sobre el zooplancton. El efecto de los peces detritívoros sobre el ensamble fitoplanctónico no es menor siendo estudios previos ya han demostrado que su presencia en sistemas lénticos vinculados a ríos de llanura puede estar asociada a procesos de liberación de nutrientes desde los sedimentos hacia la columna de agua o también favorecer la resuspensión de las algas (Roozen y col., 2007; Mormul y col. 2012); esto particularmente durante la fase de aguas bajas cuando la columna de agua se acorta y aumenta su interacción con la región bentónica.

El último depredador analizado en este capítulo -adultos de *L. fortunei*- tampoco evidenció tener un efecto significativo de control sobre el biovolumen del fitoplancton a lo largo del año. Octubre y noviembre (fase de AB) fueron dos excepciones ya que una disminución -no estadísticamente significativa- de casi todos los grupos de fitoplancton (excepto Chrysophyceae y Cryptophyceae) fue consistente con un incremento de la abundancia de los mejillones. Estudios realizados con anterioridad a esta tesis han demostrado en laboratorio y en experiencias de mesocosmos un importante efecto de depredación de mejillones adultos (> 15 mm de longitud de valva) sobre el biovolumen del fitoplancton (e.j. Cataldo y col., 2011; 2012; Gazulha y col., 2012; Frau y col., 2013). Particularmente en este estudio, la longitud máxima de la valva registrada durante los meses de octubre y noviembre estuvo en un rango de 0,84 mm a 2,92 mm y de este bivalvo puede alcanzar valores de hasta 18 mm (Naddafi y col., 2007). No se cuenta aún con información publicada acerca de la tasa de filtración de organismos de tan pequeño tamaño ya que todos los estudios han sido realizados con individuos > 15 mm de longitud de valva (Sylvester y col., 2005; Frau y col., 2013). Sylvester y col. (2005) no obstante, han sugerido que los individuos de menor tamaño tienen una tasa de filtración superior. Esto podría explicar, al menos en parte, la disminución en el

Capítulo II: Factores de control *bottom-up* y *top-down* sobre el fitoplancton de una laguna con conexión lateral al sistema del río Paraná Medio

biovolumen de la gran mayoría de los grupos de fitoplancton durante los meses de octubre y noviembre cuando las condiciones ambientales (incluido los nutrientes) resultaban favorables para el ensamble de algas.

Debe destacarse que *L. fortunei* es un filtrador selectivo que se alimenta de zooplancton, fitoplancton y material particulado. Siendo un aspecto que ha sido ampliamente estudiado desde el zooplancton (e.j. Rojas Molina y col. 2008; 2010; 2011) y el fitoplancton (e.j. Cataldo y col., 2011; 2012; Gazhula y col., 2012, Frau y col., 2013), los resultados disponibles hasta la fecha siguen siendo escasos y contradictorios (Boltovskoy y col., 2015). Los resultados obtenidos en este capítulo sugieren que *L. fortunei* pudo estar alimentándose del fitoplancton de forma selectiva y consecuentemente ejercer algún tipo de control sobre la composición del ensamble. Sumado a esto, debe destacarse que el ensamble zooplanctónico estuvo dominado por rotíferos que se constituye como un ítem altamente palatable para el mejillón (Rojas Molina y col., 2010; Fachini y col., 2012). La selectividad del fitoplancton en presencia de zooplancton es un aspecto que no ha sido evaluado a la fecha y se constituye como un aspecto relevante a ser considerado en el contexto del control de tipo *top-down* de *L. fortunei* que será retomado y profundizado en el capítulo IV de esta tesis.

CAPÍTULO III

Análisis comparativo de los efectos de depredación de diferentes fracciones del zooplancton y peces planctívoros sobre la estructura del fitoplancton

Capítulo III: Análisis comparativo de los efectos de depredación de diferentes fracciones del zooplancton y peces planctívoros sobre la estructura del fitoplancton

OBJETIVO DEL CAPÍTULO:

Analizar el control de tipo *top-down* de diferentes depredadores (peces planctívoros-omnívoros y zooplancton de diferentes tallas) sobre la estructura morfo-funcional del fitoplancton en una laguna conectada verticalmente al sistema fluvial a través de muestreos a campo y una experiencia en microcosmos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Métodos de muestreo y análisis morfo-funcional del fitoplancton en la laguna

En este capítulo se retomaron los datos de fitoplancton, zooplancton y peces que fueron recolectados y debidamente analizados en el capítulo I de esta tesis, pero en este caso realizando el análisis desde una perspectiva morfo-funcional del fitoplancton. Se incluyó además el análisis del contenido estomacal de los peces planctívoros dominantes en ambas lagunas estudiadas (*Cheirodon interruptus*) y un experimento de microcosmo para evaluar la posible depredación de zooplancton -de diferentes fracciones de tamaño- sobre el fitoplancton en ausencia de peces. Los métodos empleados para la toma de muestras y conteo de fitoplancton, zooplancton y peces pueden ser consultados en el capítulo I. En este apartado sólo se explicitan aquellos nuevos aspectos relacionados con el presente capítulo.

Para los análisis requeridos en este estudio se realizó además de la estimación del biovolumen celular de los diferentes grupos de algas, la estimación de la máxima dimensión lineal (MDL) de Lewis (1976) midiendo al menos 10 individuos para cada taxón. Los datos de biovolumen se expresaron como $\text{mm}^3 \text{ l}^{-1}$ y los datos de MDL en μm . Los integrantes del fitoplancton fueron clasificados en 10 grupos morfo-funcionales diferentes de acuerdo con los criterios indicados por Weithoff (2003) que considera los hábitos tróficos (autótrofos, mixótrofos y con capacidad de fijar nitrógeno atmosférico), movilidad (con flagelo/s, sin flagelos o con capacidades de flotación a través de vacuolas), la pared celular o protección de las células (con presencia de mucílago, sílice, celulosa o capa proteica) y la organización celular como una medida de forma

Capítulo III: Análisis comparativo de los efectos de depredación de diferentes fracciones del zooplancton y peces planctívoros sobre la estructura del fitoplancton

(unicelulares, cenobiales, coloniales o filamentos) (**Tabla 1**). Todas las clasificaciones fueron en base al biovolumen y sólo se consideraron para los diferentes análisis aquellos grupos que contribuyeron con más del 1% al biovolumen total. Los grupos morfofuncionales también se clasificaron de acuerdo al tamaño (< 35 µm y > 35 µm) según la MDL de Lewis.

Análisis del contenido estomacal de los peces

De los peces muestreados durante las campañas realizadas en la laguna El Mirador (capítulo I) fueron seleccionados al azar 20 individuos por muestreo (febrero, mayo, agosto y noviembre) para posteriormente analizar su contenido estomacal de forma individual (n = 80). Sólo se consideraron para este análisis aquellos especímenes correspondientes a *C. interruptus* ya que representaron más del 80% de la abundancia de los peces planctívoros en ambas lagunas analizadas en los capítulos I y II.

Se analizaron de forma cuanti y cualitativa las fracciones del fitoplancton y zooplancton, excluyendo del análisis cuantitativo a las larvas de Diptera, el fitoperifiton y el detritus que sólo fueron considerados como datos de presencia-ausencia. El zooplancton se analizó utilizando un microscopio óptico Nikon a 200X, mientras que el fitoplancton se examinó a 400X. El cálculo del biovolumen total del fitoplancton y el zooplancton se realizó considerando la cantidad de individuos registrados en el contenido estomacal por el volumen medio (µm³) registrado para cada taxón. La selectividad alimentaria se calculó utilizando la fórmula propuesta por Ivlev (1961): $E_i = (r_i - p_i) / (r_i + p_i)$ (donde E_i = alimentación de índice de selectividad; r_i = biovolumen relativa del alimento i en la dieta y p_i = biovolumen relativa del artículo i en el medio ambiente. Este índice de selectividad está comprendido entre -1 y +1. Cuando $E_i = 0$ se entiende que no hubo selectividad, cuando $E_i < 0$ el ítem alimentario i tiene una proporción menor que la esperada por azar lo que indica selección negativa (evitabilidad o inaccesibilidad). Cuando $E_i > 0$, el ítem alimentario i tiene una proporción mayor en el estómago de esperado por azar lo que indica selección positiva (preferencia). Para este análisis se consideraron cuatro categorías de selectividad (en valores absolutos): 0 a 0,25 (ausencia de selectividad), 0,26 a 0,50 (baja selectividad), 0,51 a 0,70 (selectividad moderada) y 0,71 a 1 (alta selectividad).

Capítulo III: Análisis comparativo de los efectos de depredación de diferentes fracciones del zooplancton y peces planctívoros sobre la estructura del fitoplancton

Tabla 1. Grupos morfo-funcionales utilizados en los diferentes análisis y sus características. Los grupos que representaron más del 1% del total de biovolumen de fitoplancton en la laguna se indican en negrita.

| Metabolismo | Movilidad | Protección celular | Organización celular | Código | Ejemplos para la laguna |
|---------------------------|---------------|---------------------------------|--------------------------|---|---|
| (a) Autotrófico | No móvil (1) | Mucilaginoso (A) | Oganismo unicelular (a) | a1Ab (colonias mucilaginosas) | <i>Dictyosphaerium, Oocystis, Nephrocytium.</i> |
| | Flagelo/s (2) | Sílice (B) | Cenobial/Colonial (b) | a1Ca (algas unicelulares) | <i>Monoraphidium, Schroederia.</i> |
| | Aerotopos (3) | Otros (celulosa, proteínas) (C) | Filamentos (c) | a1Cb (colonias no mucilaginosas) | <i>Ankistrodesmus, Actinastrum.</i> |
| | | | | a1Ba (algas con pared de sílice) | <i>Navicula, Nitzschia, Synura uvella.</i> |
| | | | | a3Ab (colonias de Cyanobacteria) | <i>Microcystis, Aphanocapsa, Coelomoron.</i> |
| | | | | a2Ca (flagelados unicelulares) | <i>Chlamydomonas, Chlorogonium, Phacotus.</i> |
| | | | | a2Cb (colonias multi-flageladas) | <i>Pandorina, Gonium.</i> |
| | | | | a1Cc (filamentos) | <i>Oscillatoria, Phormidium.</i> |
| | | | | | |
| (m) Mixotrófico | No móvil (1) | Mucilaginoso (A) | Oganismo unicelular (a) | m2Ca (mixótrofos flagelados) | <i>Euglena, Cryptomonas, Peridinium.</i> |
| | Flagelo/s (2) | Sílice (B) | Cenobial/Colonial (b) | | <i>Dinobryon</i> |
| | Aerotopos (3) | Otros (celulosa, proteínas) (C) | Filamentos (c) | | |
| (n) Fijación de nitrógeno | No móvil (1) | Mucilaginoso (A) | Organismo unicelular (a) | n3Cc (algas fijadoras de N) | <i>Dolichospermum</i> |
| | Flagelo/s (2) | Sílice (B) | Cenobial/Colonial (b) | | |
| | Aerotopos (3) | Otros (celulosa, proteínas) (C) | Filamentos (c) | | |

Capítulo III: Análisis comparativo de los efectos de depredación de diferentes fracciones del zooplancton y peces planctívoros sobre la estructura del fitoplancton

La media E_i obtenida para cada ítem alimentario considerado se comparó con la hipótesis nula (ausencia de selectividad $E_i = 0$) mediante un test t de Student de dos colas para una muestra.

Experimento de depredación por diferentes fracciones del zooplancton

Se realizó un experimento de microcosmos para evaluar los efectos de la depredación por parte de diferentes fracciones del zooplancton en la composición del fitoplancton, en ausencia de peces. El experimento se realizó durante el mes de marzo del año 2015, duró cinco días y se realizó a 21 °C con un fotoperiodo constante de 16:8 horas de luz-oscuridad. Se tomaron muestras de fitoplancton cada 24 horas (tiempos de muestreo: 0h, 24h, 48h, 72h, 96h) y la densidad de zooplancton se estimó en el principio (0h) y al final del experimento (96 horas).

Todos los tratamientos utilizados (incluido el control sin depredadores) fueron desarrollados en dieciséis envases cilíndricos de vidrio transparente (13 cm de diámetro por 22 cm de altura) con una capacidad de 3 L y fueron replicados 4 veces ($n = 16$). El agua utilizada como medio experimental en todos los recipientes (18 L en total) se recogió de la laguna El Mirador y se filtró dos veces con una red de 10 μm de apertura de malla para restringir al máximo el paso de organismos. El agua presentó una concentración media de nutrientes de 220 $\mu\text{g l}^{-1}$ de fósforo reactivo soluble (PRS) y 200 $\mu\text{g l}^{-1}$ de nitritos-nitratos (N-NO_3^-) al comienzo del experimento. Por esta razón, los nutrientes no se consideraron como un factor de control (Reynolds, 2006) y no se agregaron durante el transcurso del experimento. En forma simultánea se filtraron otros 100 L de agua de la laguna El Mirador a través de una malla de 55 μm para retener la mayor cantidad posible de zooplancton de tallas superiores a 55 μm . El producto filtrado fue posteriormente concentrado con una malla de 10 μm de forma obtener un concentrado de algas representativo de la laguna que fue distribuido de forma homogénea entre todos los tratamientos (6 L de concentrado de fitoplancton por cada réplica) (**Fig. 1a**).

Veinticuatro horas previas a la ejecución del experimento, se analizó la composición de especies y la abundancia relativa de los diferentes grupos de zooplancton en cada uno de

Capítulo III: Análisis comparativo de los efectos de depredación de diferentes fracciones del zooplancton y peces planctívoros sobre la estructura del fitoplancton

los concentrados que fueron utilizados para la realización del experimento. Las fracciones de zooplancton utilizadas en el experimento fueron obtenidas a partir del filtrado de 60 L de agua por cada tratamiento a través de una malla de 55 μm . El producto concentrado fue distribuido homogéneamente en cada uno de los tratamientos y sus réplicas (concentrado de 15 L por réplica) (**Fig. 1b**). Todos los tratamientos, incluyendo el control, se airearon suavemente durante 15 minutos cada hora para así asegurar que la oxigenación de la columna de agua era apropiada para el zooplancton y también para reducir el efecto de sedimentación de las algas.

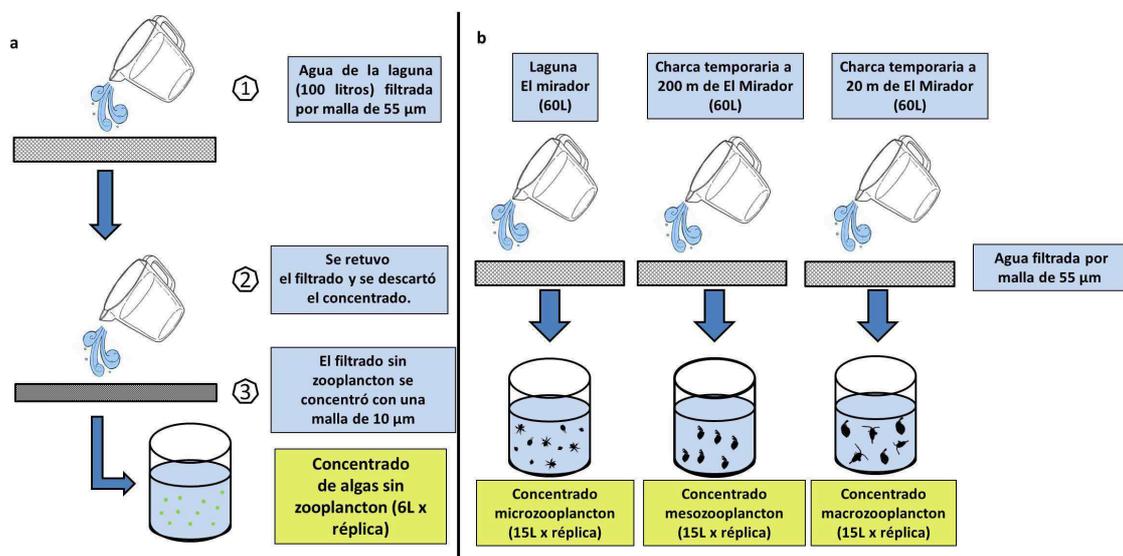


Fig. 1. Esquemización de las filtraciones y concentraciones realizadas para obtener el fitoplancton (a) y las diferentes fracciones de zooplancton utilizadas en el experimento (b).

Luego de haber sido preparados los diferentes concentrados de zooplancton, se procedió al montaje del experimento. El primer tratamiento con solo fitoplancton fue considerado como control (tratamiento F) y se utilizó para corroborar eventos reproductivos en ausencia de depredación. El segundo tratamiento contenía fitoplancton+zooplancton propio de la laguna (principalmente Rotifera y Copepoda nauplii) (tratamiento microzooplancton, MiZ). El tercer tratamiento contenía fitoplancton+zooplancton dentro de un rango de tamaño de 200 a 700 μm y provenía de una pequeña charca temporaria ubicada a 200 m de la laguna El Mirador. Siendo una categoría de tamaño intermedia, éste tratamiento fue denominado como mesozoplancton (MeZ) para diferenciarlo del zooplancton de mayor tamaño. En ésta charca temporaria abundaban larvas de insectos hemíperos potencialmente depredadoras de zooplancton de tamaño

Capítulo III: Análisis comparativo de los efectos de depredación de diferentes fracciones del zooplancton y peces planctívoros sobre la estructura del fitoplancton

relativamente grande como son los Notonectidae y Pleidae. Estas larvas estuvieron presentes en el estanque, pero no se utilizaron en el experimento (tratamiento mesozooplancton, MeZ). El cuarto tratamiento utilizado estuvo conformado por el fitoplancton + zooplancton > 700 μm . El mismo fue colectado de una charca temporaria ubicada a 20 m de la laguna El Mirador. En la misma no se registró la presencia de peces ni otros depredadores potenciales como larvas de insectos. Este tratamiento se denominó macrozooplancton (MaZ) (**Fig. 2a**).

Se midió la temperatura del agua ($^{\circ}\text{C}$), la conductividad ($\mu\text{S cm}^{-1}$), el pH y el oxígeno disuelto (mg l^{-1}) utilizando medidores portátiles HANNA. Las muestras de fitoplancton se tomaron en botellas de 70 ml (muestras subsuperficiales) y se fijaron con solución de lugol acidificada al 1%. El conteo de algas y la estimación del biovolumen se realizaron siguiendo los métodos y criterios explicados en el capítulo I de esta tesis. El biovolumen zooplanctónico fue obtenido siguiendo bibliografía específica para cada caso (Dumont y col., 1975; Ruttner-Kolisko, 1977). Las estimaciones de la densidad de zooplancton fueron hechas al principio (usando zooplancton adicional concentrado que sólo se utilizó para la estimación de la densidad) y al final del experimento, en el que todo el volumen contenido en los envases se filtró a través de una malla de 55 μm . Las muestras fueron teñidas con eritrosina y se fijaron con formalina al 10%. Los análisis cuali-cuantitativos de fitoplancton y zooplancton se realizaron siguiendo los métodos explicados en el capítulo I de esta tesis.

Con un análisis del porcentaje de similitud (SIMPER) y utilizando la distancia de Bray Curtis se comparó la composición y el biovolumen relativo de los grupos morfofuncionales de fitoplancton entre tratamientos (F, MiZ, MeZ y MaZ) al principio del experimento (hora 0). Este análisis fue acompañado de un análisis multivariado no paramétrico (NPMANOVA) para verificar la significación estadística del SIMPER. Ambos análisis se aplicaron con el propósito de verificar que no hubiera diferencias significativas en el biovolumen relativo de los distintos grupos del fitoplancton al inicio del experimento entre los diferentes tratamientos (incluido el tratamiento F utilizado como control). Las diferencias en biovolumen de los grupos de fitoplancton se compararon entre los tratamientos y a través del tiempo con un análisis ANOVA de dos vías con medidas repetidas para un factor (ANOVA MR de dos vías). Como análisis *pos*

Capítulo III: Análisis comparativo de los efectos de depredación de diferentes fracciones del zooplancton y peces planctívoros sobre la estructura del fitoplancton

hoc de comparaciones múltiples se utilizó la prueba de Tukey para analizar el efecto de los tratamientos. En todos los casos se utilizó la prueba de esfericidad de Mauchly para constatar la homogeneidad de varianzas y la prueba de Esfericidad Asumida como análisis principal. Todos los valores fueron transformados al $\text{Log}_{10}(x+1)$ y se utilizó una significación del 95% ($\alpha = 0,05$).

Estructura del zooplancton al inicio del experimento

La composición de especies en el tratamiento MiZ estuvo dominada por Rotifera, con 12 especies representadas principalmente por los géneros *Lecane*, *Brachionus* y *Lepadella*, seguido de Cladocera (3 especies), principalmente *Simocephalus* sp. y nauplii de Copepoda. La concentración media total del zooplancton en cada réplica fue de 55 ± 17 ind l^{-1} y el conjunto estuvo dominado por nauplii (83% de la abundancia total), seguido de Rotifera (13% de la abundancia total). En el tratamiento MeZ, el conjunto estuvo compuesto por 15 especies de Rotifera, tres especies de Copepoda y tres de Cladocera. La abundancia total de zooplancton en cada réplica fue de 164 ± 13 ind l^{-1} . El conjunto fue co-dominado por Rotifera que representó el 48% de la abundancia total (principalmente *Lecane bulla* Gosse y *L. curvicornis* Murray), seguido de Cladocera (32% de la abundancia total), principalmente *Moina reticulata* Daday. Por último, el tratamiento MaZ estuvo compuesto por 11 especies de Rotifera, 1 especie Copepoda y 4 de Cladocera. La abundancia total de zooplancton en cada réplica fue de 253 ± 41 ind l^{-1} . El conjunto estuvo dominado por Cladocera (63% de la abundancia total), principalmente *Daphnia obtusa* Kurz, seguido de Copepoda (27% de la abundancia total), representada por el copépodo calanoideo *Argyrodiaptomus* sp. (**Fig. 2b**). El tratamiento F (control) tuvo un valor medio total de 2 ± 1 ind l^{-1} (principalmente rotíferos). Las densidades de zooplancton utilizados en cada tratamiento con presencia de zooplancton (MiZ, MeZ, MaZ) estuvieron comprendidas dentro de los valores naturales registrados en sistemas aislados del río Paraná Medio (entre 20 y 573 ind l^{-1} con valores máximos registrados de 1200 ind l^{-1} (Bonetto y Martínez de Ferrato, 1966; Gagneten y col., 2000) por lo que las densidades de zooplancton utilizadas en este experimento son comparables a las densidades de zooplancton registradas en lagunas naturales que no registran peces planctívoros en su composición faunística.

Capítulo III: Análisis comparativo de los efectos de depredación de diferentes fracciones del zooplancton y peces planctívoros sobre la estructura del fitoplancton

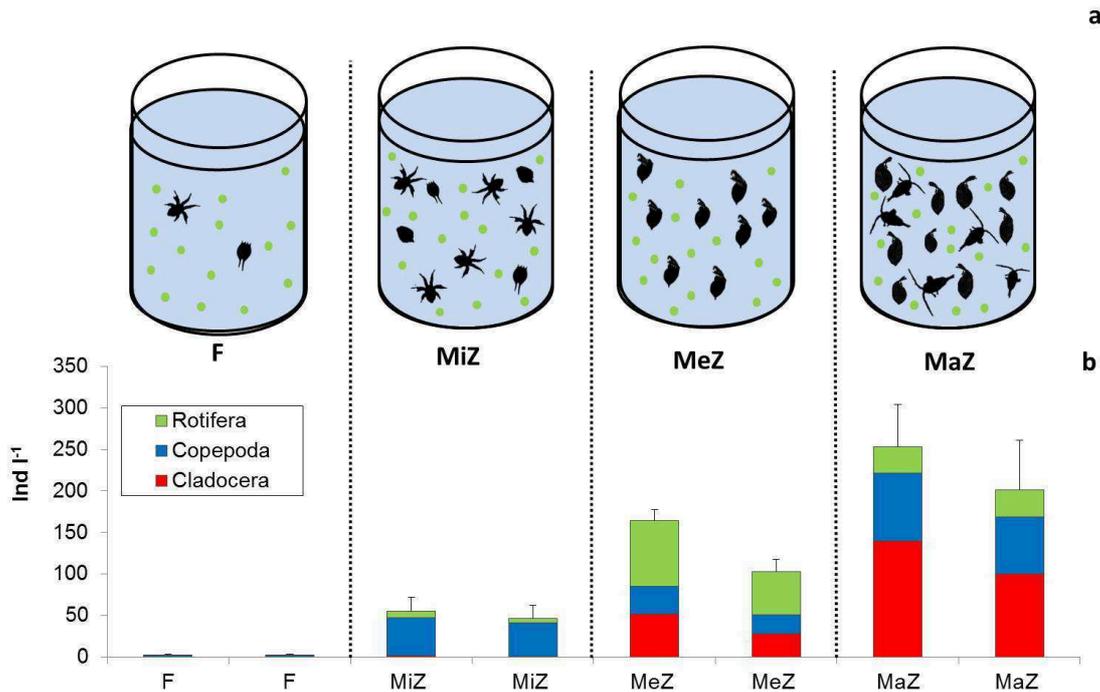


Fig. 2. Ilustración esquemática del experimento de microcosmos utilizado para probar el efecto de depredación del zooplancton sobre el fitoplancton (a). La composición de zooplancton y la abundancia utilizada en cada tratamiento al inicio y al final del experimento se indica para cada tratamiento individual: fitoplancton (F), fitoplancton+microzooplancton (MiZ), fitoplancton+mesozooplancton (MeZ) y fitoplancton+macrozooplancton (MaZ) (b).

RESULTADOS

Caracterización morfo-funcional del fitoplancton en la laguna El Mirador

El grupo de los mixótrofos flagelados representaron entre el 15 y el 94% del total de biovolumen durante todo el año. El mayor valor se registró en enero y estuvo dominado por algas > 35 μm de MDL (98% de biovolumen) (Fig. 3). El segundo grupo más abundante fueron las coloniales de Cyanobacteria que representaron entre el 77 y el 2% del biovolumen total alcanzando los máximos valores en diciembre, enero, julio y agosto. Este grupo estuvo dominado por colonias < 35 μm de MDL (100% del biovolumen). El grupo de colonias mucilaginosas estuvo pobremente representado durante todo el año, con valores entre 0,17 a 13,53% del biovolumen total y se caracterizó por estar dominado por organismos < 35 μm (100% del biovolumen del

Capítulo III: Análisis comparativo de los efectos de depredación de diferentes fracciones del zooplancton y peces planctívoros sobre la estructura del fitoplancton

grupo). El grupo de algas con pared de sílice mostró estar mejor representado entre julio y noviembre (entre el 0,25 y el 28,31% del total) estando dominado por algas < 35 µm de MDL (el 70% del biovolumen del grupo). Los flagelados unicelulares (< 35 µm), las algas unicelulares y las colonias mucilaginosas (ambos > 35 µm de MDL, el 90% de los individuos) estuvieron escasamente representados a lo largo del periodo de estudio (1-8% de biovolumen total). Flagelados unicelulares y colonias mucilaginosas tuvieron pequeños picos entre agosto y octubre, mientras que las colonias mucilaginosas tuvieron valores similares de biovolumen durante todo el año con un pico en diciembre (Fig. 3).

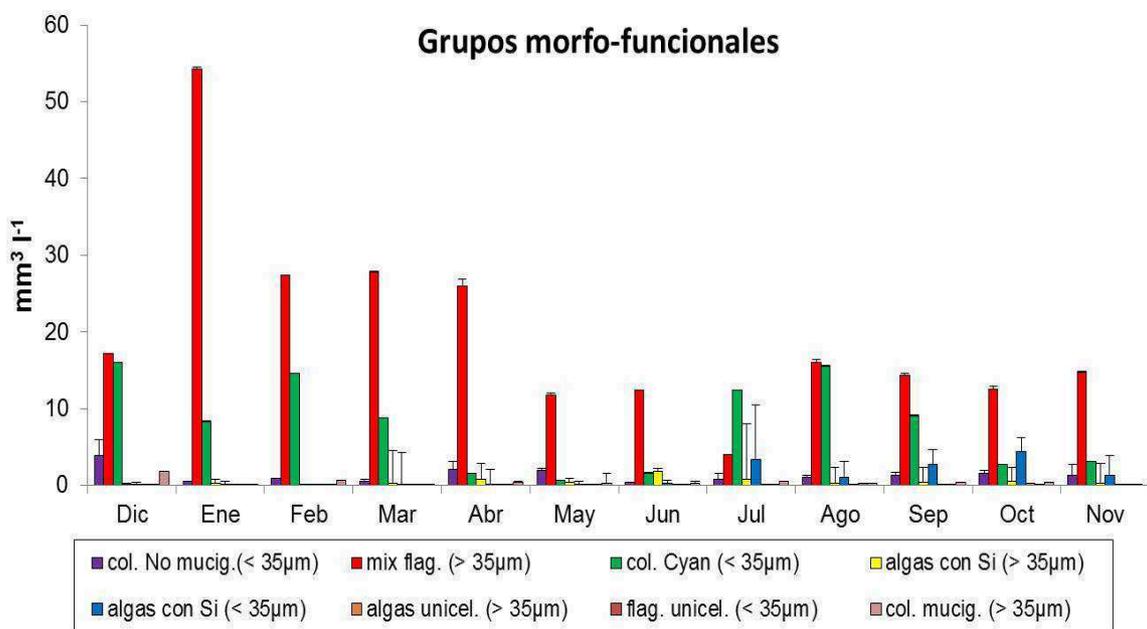


Fig. 3 Biovolumen de los diferentes grupos morfo-funcionales de fitoplancton registrados en la laguna durante todo el año: colonias de Cyanobacteria (col. Cyan), mixotrófos flagelados (mix flag.), colonias no mucilaginosas (col. No mucig.), algas unicelulares (algas unicel.), flagelados unicelulares (flag. unicel.), colonias mucilaginosas (col mucig.), algas con pared de sílice (algas con Si).

Análisis del contenido estomacal de los peces

Se registraron un total de 72 especies del fitoplancton, las cuales se encontraron conformadas principalmente por colonias no mucilaginosas, mixótrofos flagelados y algas con pared de sílice (más del 75% del biovolumen total de fitoplancton). Cabe destacar que el fitoplancton representó el 4% del biovolumen de plancton total

Capítulo III: Análisis comparativo de los efectos de depredación de diferentes fracciones del zooplancton y peces planctívoros sobre la estructura del fitoplancton

(fito+zooplancton) mientras que el zooplancton representó el 96%. Este último fue representado principalmente por Cladocera con *Diaphanosoma* y *Moina* como géneros dominantes (entre el 18 y el 82% del total de biovolumen del zooplancton) seguido de Rotifera (entre el 10 y el 52%) con los géneros *Brachionus*, *Lecane* y un género de Bdelloidea (indeterminado). Copepoda estuvo representado principalmente por copepoditos de calanoideos (entre el 13 y el 30% del biovolumen total de zooplancton a lo largo de los muestreos). Otros elementos encontrados en el estómago pero no cuantificados fueron: larvas de dípteros (principalmente durante septiembre y noviembre), algas filamentosas y con hábitos epifitos del fitoperifiton (todo el año) y algunos fragmentos vegetales (todo el año).

El índice de Ivlev reveló que *C. interruptus* realizó un uso variable de ítems alimentarios a lo largo del año de muestreo. Los rotíferos fueron seleccionados de forma negativa durante todo el año con valores entre ausencia de selectividad ($E_i = -0,06$ en agosto) y selectividad negativa moderada ($E_i = -0,61$). Estos valores presentaron diferencias significativas en todos los meses de muestreo ($P < 0,05$). Los copépodos presentaron ausencia de selectividad durante el mes de febrero ($P = 0,978$), una baja selectividad negativa durante noviembre ($P < 0,05$) y baja selectividad positiva durante mayo y agosto ($E_i = 0,34$ para los dos, pero sólo estadísticamente significativa para mayo). Los cladóceros tuvieron una selectividad positiva durante los meses de febrero y agosto ($E_i > 0,71$, ambos $P < 0,05$) y mostraron ausencia de selectividad durante mayo y noviembre ($E_i < 0,25$ ambos $P < 0,05$) (**Fig. 4**). El índice de Ivlev demostró que la mayoría de los grupos del fitoplancton fueron negativamente seleccionados por *C. interruptus*, especialmente mixótrofos flagelados, colonias mucilaginosas, flagelados unicelulares y colonias de Cyanobacteria ($E_i > (-0,71)$, $P < 0,05$ para casi todos ellos). Las colonias no mucilaginosas, sin embargo, fueron seleccionadas positivamente durante el mes de agosto mientras que el grupo de algas unicelulares durante los meses de agosto y noviembre ($E_i > 0,71$, $P < 0,05$ para ambos grupos) (**Fig. 4**).

Efecto de la depredación por diferentes fracciones del zooplancton

Durante todo el experimento los variables ambientales mantuvieron valores similares. La temperatura del agua fue de $21,28 \pm 2,33$ °C, el oxígeno disuelto $8,42 \pm$

Capítulo III: Análisis comparativo de los efectos de depredación de diferentes fracciones del zooplancton y peces planctívoros sobre la estructura del fitoplancton

2.25 mg l⁻¹, el pH 7,52 ± 0,31 y la conductividad 1.220 ± 32.54 μS cm⁻¹. En el inicio del experimento, el test de SIMPER reveló una composición y distribución de los biovolúmenes relativos similar (24,4% de disimilitud) entre los tratamientos para los diferentes grupos de fitoplancton registrados. La disimilitud obtenida mostró además no ser significativas (NPMANOVA, F = 1,57 P = 0,13) entre los diferentes tratamientos utilizados en el experimento (F (control), MiZ, MeZ, MaZ).

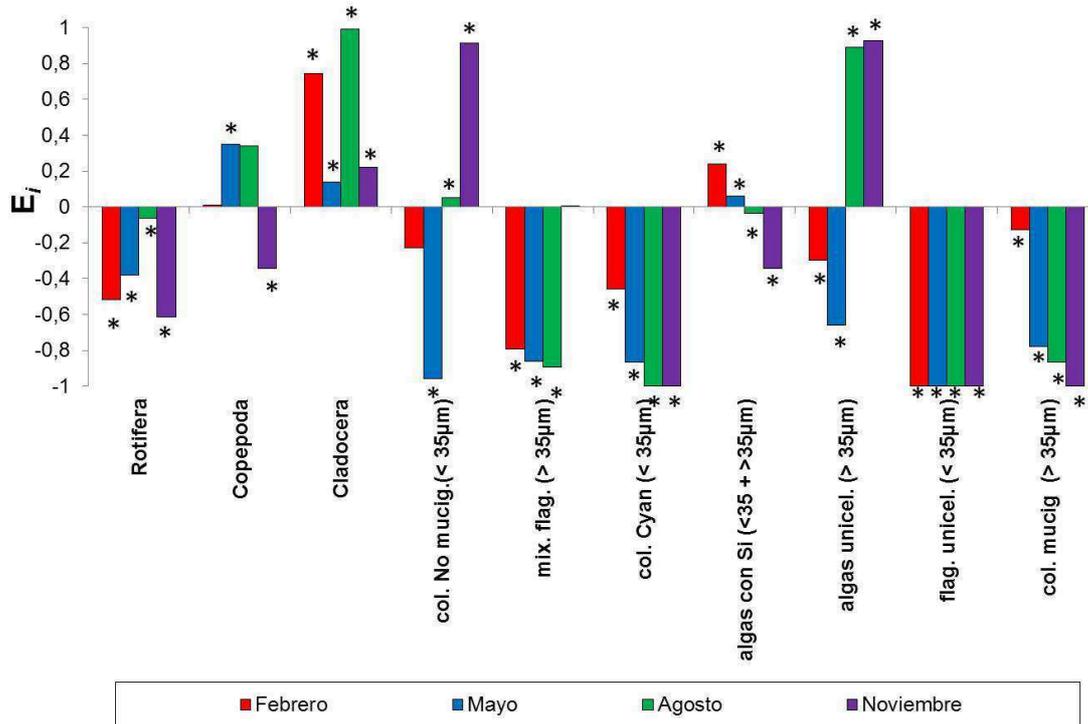


Fig. 4 Media del índice de selectividad de Ivlev (E_i) obtenido para cada grupo de zooplancton (Rotifera, Copepoda, Cladocera) y los diferentes grupos de fitoplancton considerados (las abreviaturas de fitoplancton son las mismas que la figura 2). Los asteriscos indican significancia estadística de test de Student de dos colas para una muestra ($P < 0.05$).

A pesar de que se observó una reducción en el biovolumen total en el tratamiento F (control) a las 24h (**Fig. 5a**), este tratamiento siempre presentó valores más altos de biovolumen, en comparación con el resto de los tratamientos, e incluso varios grupos del fitoplancton (colonias no mucilaginosas, algas con pared de sílice, flagelados unicelulares y mixótrofos flagelados) aumentaron su biovolumen respecto del inicio (0h). Esto fue particularmente marcado a las 24h para mixótrofos flagelados (4% de incremento), flagelados unicelulares (128%) y algas con pared de sílice (195%). Este

Capítulo III: Análisis comparativo de los efectos de depredación de diferentes fracciones del zooplancton y peces planctívoros sobre la estructura del fitoplancton

aumento también fue evidente a las 72h respecto de las 48h para colonias no mucilaginosas (209%) (**Fig. 5c, d, f, h**).

En el tratamiento MiZ presentó una disminución en el biovolumen con respecto al tratamiento F (control), principalmente a las 24h en colonias de Cyanobacteria (> 98% de descenso), mixótrofos flagelados (47% de descenso) y colonias no mucilaginosas (76% de descenso). Las algas con pared de sílice, aumentaron sin embargo un 106% de su biovolumen en el mismo periodo. El biovolumen en los demás grupos morfo-funcionales (algas unicelulares, flagelados unicelulares y colonias mucilaginosas) fue similar a lo registrado en el tratamiento F (control) a lo largo del experimento (**Fig. 5e, f, g**). El ANOVA MR de dos vías mostró ausencia de diferencias significativas para todas las comparaciones del tratamiento F (control) *versus* tratamiento MiZ (**Tabla 2**).

Los grupos morfo-funcionales de fitoplancton presentaron valores bajos y constantes (< 0,1 mm³ l⁻¹) desde las 24h y durante el resto del experimento en los tratamientos MeZ y MaZ. Las excepciones fueron el grupo de algas con pared de sílice y los flagelados unicelulares. Las algas con pared de sílice presentaron un comportamiento irregular a lo largo del período de estudio en los diferentes tratamientos con reducciones evidentes en su biovolumen a las 24h y 48h en los tratamientos MeZ y MaZ (**Fig. 5h**). Este grupo mostró diferencias entre los tratamientos tanto para < 35 µm como > 35 µm y por efecto del tiempo (sólo para < 35 µm) pero no por la interacción de ambos factores (**Tabla 2**).

Los flagelados unicelulares por su parte aumentaron su biovolumen hacia las 24h y 72h en el tratamiento MaZ sufriendo una reducción severa en todos los tratamientos hacia las 48h del experimento –incluido el tratamiento F (control)- (**Fig. 5f**). El ANOVA MR de dos vías mostró ausencia de significancia estadística cuando el biovolumen de este grupo fue comparado entre el tratamiento F (control) y el resto de los tratamientos (**Tabla 2**).

El biovolumen de las colonias de Cyanobacteria, flagelados unicelulares, mixótrofos flagelados y colonias mucilaginosas disminuyeron en las primeras 24h en presencia de meso y macrozooplancton (> 85% del biovolumen registrado a las 0h). Estos valores se mantuvieron durante el resto del experimento (**Fig. 5b,c,d**). El grupo de las algas

Capítulo III: Análisis comparativo de los efectos de depredación de diferentes fracciones del zooplancton y peces planctívoros sobre la estructura del fitoplancton

unicelulares disminuyó fuertemente en el tratamiento MaZ (98% con respecto al inicio del experimento). Esta caída también fue evidente en el tratamiento MeZ hasta las 72h. El test de ANOVA MR mostró diferencias significativas entre los tratamientos MeZ y MaZ con respecto a los tratamientos F y MiZ a lo largo del tiempo y por interacción de ambos factores para todos los grupos considerados (**Tabla 2**).

Tabla 2. Resultados del ANOVA de dos vías con medias repetidas en un factor para los diferentes grupos morfo-funcionales de fitoplancton: colonias de Cyanobacteria (col. Cyan), mixotrófos flagelados (mix flag.), colonias no mucilaginosas (col. No mucig.), algas solitarias (algas solt), flagelados unicelulares (flag. unicel.), Colonias mucilaginosas (col mucig.), algas con pared de sílice (algas con Si).

| | col. Cyan (< 35µm) | flag. unicel. (< 35µm) | algas con Si (< 35µm) | algas con Si (< 35 µm) |
|---------------------------|------------------------------|----------------------------------|---------------------------------|----------------------------------|
| Tiempo | F = 4,46 P = 0,04 | F=19,12 P= 0,003 | F= 4,02 P= 0,037 | F= 0.629 P=0,664 |
| Tratamiento | F = 10,75 P = 0,001 | F=4,89 P= 0,019 | F= 3,46 P= 0,007 | F= 5.89 P= 0,010 |
| Tiempo*Tratamiento | F = 3,05 P = 0,03 | F=2,49 P= 0,04 | F= 1,29 P= 0,269 | F= 3.46 P= 0,052 |
| Tukey | | | | |
| F (control) vs. MiZ | P = 0,573 | P = 0,053 | P = 0,432 | P = 0,180 |
| F (control) vs. MeZ | P = 0,03 | P = 0,63 | P = 0,008 | P = 0,206 |
| F (control) vs. MaZ | P = 0,03 | P = 0,924 | P = 0,046 | P = 0,006 |
| MeZ vs. MaZ | P = 0,364 | P = 0,018 | P = 0,738 | P = 0,205 |
| | mix flag. (> 35µm) | col. No mucig.(< 35µm) | algas solt. (> 35µm) | col. mucig (> 35µm) |
| Tiempo | F= 72,39 P < 0.001 | F= 101,06 P < 0.001 | F= 40,86 P < 0,001 | F = 21,77 P < 0,001 |
| Tratamiento | F= 26,09 P < 0.001 | F= 36,03 P < 0.001 | F= 9,32 P = 0,002 | F = 30,76 P < 0,001 |
| Tiempo*Tratamiento | F= 5,66 P < 0.001 | F= 128,65 P < 0.001 | F= 2,07 P = 0,001 | F = 3,93 P = 0,00002 |
| Tukey | | | | |
| F (control) vs. MiZ | P = 0,405 | P = 0,425 | P = 0,993 | P = 0,138 |
| F (control) vs. MeZ | P < 0,001 | P < 0,001 | P = 0,612 | P = 0,468 |
| F (control) vs. MaZ | P = 0,01 | P < 0,001 | P = 0,004 | P = 0,00029 |
| MeZ vs. MaZ | P = 0,139 | P < 0,001 | P = 0,034 | P < 0,001 |

Capítulo III: Análisis comparativo de los efectos de depredación de diferentes fracciones del zooplancton y peces planctívoros sobre la estructura del fitoplancton

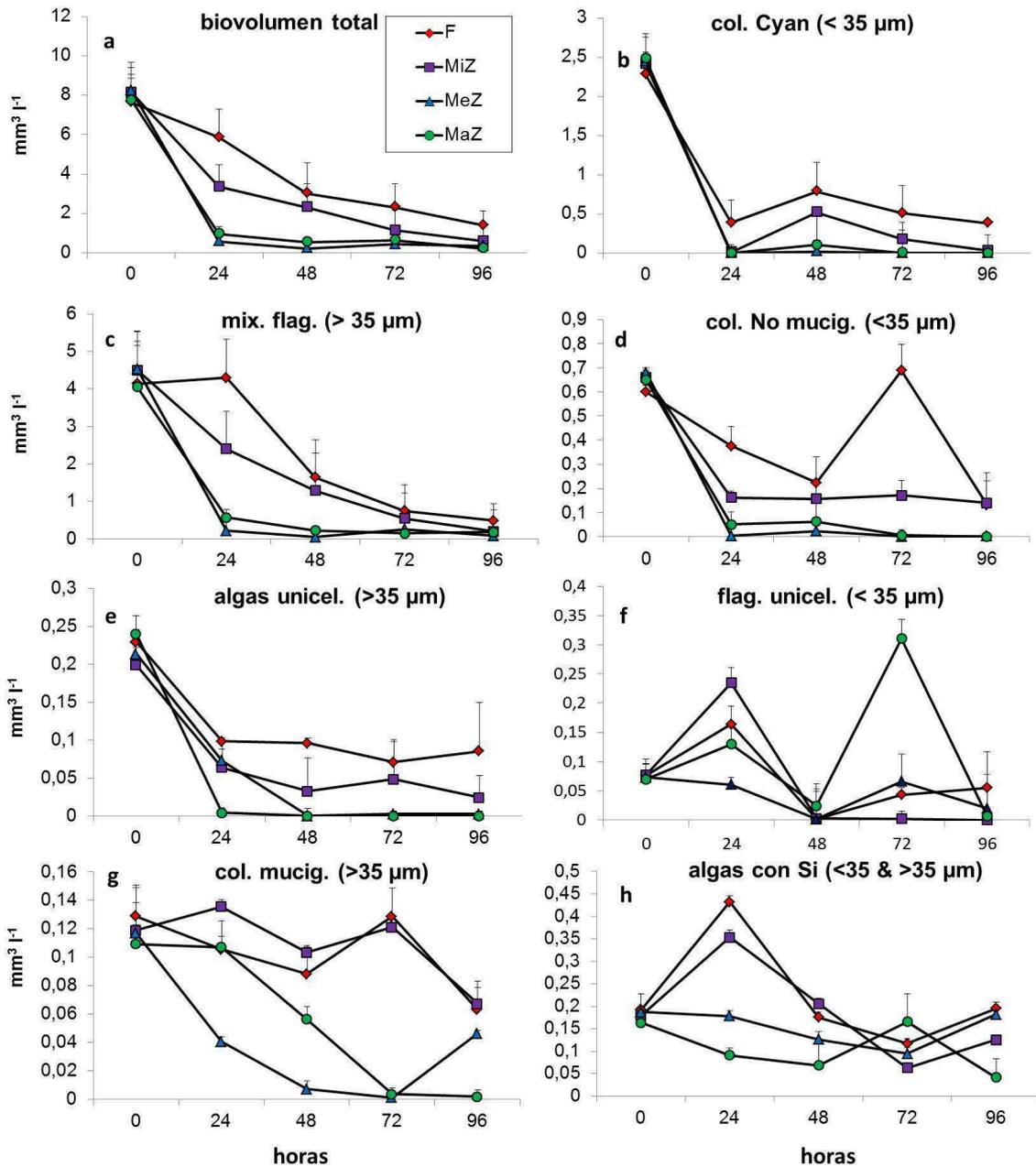


Fig 5. Biovolumen medio y desviación estándar (barras verticales finas) del fitoplancton total (a) y de cada uno de los grupos morfo-funcionales de fitoplancton (b, c, d, e, f, g) a través del tiempo y por tratamiento: F (fitoplancton), MiZ (fitoplancton+microzooplancton), MeZ (fitoplancton+mesozooplancton) y MaZ (fitoplancton+macrozooplancton) (las abreviaturas son las mismas que en la Fig. 2).

Capítulo III: Análisis comparativo de los efectos de depredación de diferentes fracciones del zooplancton y peces planctívoros sobre la estructura del fitoplancton

DISCUSION

El impacto de la depredación de Cheirodon interruptus sobre las fracciones planctónicas (fitoplancton y zooplancton)

En las lagunas subtropicales poco profundas sin conexión superficial al sistema fluvial, los peces omnívoros de pequeño tamaño son particularmente exitosos al carecer estos sistemas de peces piscívoros que controlen sus poblaciones (Rodríguez y Lewis, 1997; Scarabotti y col., 2011). Estos peces omnívoros de pequeño tamaño son además capaces de explotar una variada cantidad y calidad de recursos alimentarios a varios niveles lo que representa una ventaja en este tipo de ambientes (Okun y col., 2008). *Cheirodon interruptus* se encuentra distribuido en arroyos y lagunas poco profundas en toda la región Neotropical (Ferriz y col., 2011) siendo en la laguna El Mirador y la laguna Irupé el pez planctívoro más abundante. Este pez, fue clasificado por Ringuet (1975) como depredador visual, omnívoro plancto-bentívoro. Posteriormente Fernández y col. (2012) demostraron que esta especie puede alimentarse de larvas de insectos, algas epífitas, zooplancton y fitoplancton careciendo el estudio mencionado, no obstante, de una cuantificación de la contribución relativa de estos ítems en la dieta.

En el análisis del contenido estomacal, los mixótrofos flagelados y los flagelados unicelulares fueron dos grupos negativamente seleccionados por *C. interruptus* durante los diferentes muestreos. Ambos grupos de fitoplancton incluyen algas unicelulares flageladas lo cual les proporciona cierta movilidad en la columna de agua en condiciones estables. Estudios previos han demostrado que los fito-flagelados (mixótrofos flagelados+flagelados unicelulares en este estudio) pueden evitar la depredación realizada por metazoos a través de diferentes estrategias. Entre éstas son conocidas su capacidad de unirse a partículas de mayor tamaño, migrar a zonas anóxicas, sobrevivir a períodos de fuerte depredación con una alta tasa de reproducción, o incluso mediante la producción de estadios de resistencia que se almacenan en los sedimentos hasta que las condiciones se vuelven favorables (Leadbeater y Green, 2003). Además, Jakobsen (2001) mostró que algunos dinoflagelados (incluidos en este estudio en el grupo de los mixótrofos flagelados) pueden evitar a los depredadores respondiendo a señales hidromecánicas que estos últimos producen a una cierta distancia. Teniendo en

Capítulo III: Análisis comparativo de los efectos de depredación de diferentes fracciones del zooplancton y peces planctívoros sobre la estructura del fitoplancton

cuenta que estudios auto-ecológicos detallados sólo están disponibles para unas pocas especies, muchas preguntas todavía requieren un estudio intensivo, ya que varios mecanismos de defensa en fito-flagelados no han sido correctamente interpretados (Leadbeater y Green, 2003).

Las colonias no mucilaginosas (<35 µm) y las algas unicelulares (>35 a la 100 µm de MDL) fueron preferidos positivamente por *C. interruptus* (índice de Ivlev > 0,7) sobre todo durante agosto y noviembre. Teniendo en cuenta que *C. interruptus* es un depredador visual, es muy probable que estas algas puedan ser pasivamente seleccionadas e ingeridas debido a su pequeño tamaño. Si se considera que más del 50% del contenido estomacal estuvo representado por rotíferos entre 150 y 350 µm de MDL, la ingestión pasiva de estas algas parece ser la explicación más razonable. Una explicación similar podría darse para las colonias mucilaginosas y las cianobacterias coloniales ya que ambos grupos fueron negativamente seleccionados por los peces. Teniendo en cuenta el pequeño tamaño de estas colonias (<100 µm en su gran mayoría) y su reducido biovolumen en la laguna durante el estudio a campo (<15%), la explicación más probable es que estén fuera del rango de alimentación de *C. interruptus* y puedan ser ingeridas de forma pasiva sólo cuando se nivel de representación en la laguna es elevado.

El análisis de contenido estomacal demostró que *C. interruptus* tiene una alta selectividad positiva respecto de los cladóceros y una relativamente baja pero positiva respecto de los copepodos especialmente sobre estadios inmaduros como son las larvas nauplii y los copepoditos. Esta alta presión de depredación sobre los cladóceros y los copépodos favorece ciertamente el desarrollo de las poblaciones de rotíferos, ya que pueden reproducirse más rápido y son más pequeños (Attayde y Hansson, 2001; Vakkilainen y col. 2004). Además, el grupo de los rotíferos fue dominado en su mayoría por especies de hábitos micrófagos (*Lecane* spp. y *Brachionus* spp.) que se alimentan de bacterias y detritus (Obertegger y col., 2011) y que por lo tanto, no tienen un efecto directo de depredación sobre el fitoplancton.

En comparación con los cladóceros, los copépodos tienen más apéndices corporales que les dan mayor movilidad, un sistema sensorial más desarrollado y una mejor

Capítulo III: Análisis comparativo de los efectos de depredación de diferentes fracciones del zooplancton y peces planctívoros sobre la estructura del fitoplancton

coordinación neuromuscular (Caparroy y col., 2000; Dussart y Defaye, 2001). Estas características les otorgan la capacidad para realizar movimientos evasivos rápidos cuando detectan variaciones en el flujo de agua, producto de la actividad de los depredadores. Esto explicaría la variabilidad obtenida en el índice de selectividad de Copepoda y el hecho de que se encontraran en el contenido estomacal, principalmente estadios inmaduros no completamente desarrollados (nauplii y copepoditos). La selección negativa de Rotifera, sin embargo, podría explicarse por la alta densidad que este grupo tuvo durante todo el año. Los rotíferos son menos móviles y ocuparon entre el 5 y 52% del contenido estomacal de *C. interruptus*, pero la capacidad de reproducirse más rápido que otros grupos de zooplancton reduciría el efecto observado. Estos resultados son consistentes con los obtenidos en estudios anteriores que describen el efecto de la depredación del zooplancton por otras especies de peces planctívoros neotropicales (Boverí y Quirós, 2002; Iglesias y col., 2008; Sinistro, 2010) y refuerza la idea de que una alta depredación de peces planctívoros sobre el zooplancton reduce el impacto de éste último sobre el fitoplancton. Esto al menos en sistemas con conexión vertical donde la importancia del pulso hidrológico es comparativamente menor, y el efecto de *top-down* parece ser más evidente que en lagunas con conexión lateral al sistema fluvial.

Efectos de la depredación del zooplancton sobre la estructura del fitoplancton

Los resultados obtenidos sugieren que tanto el meso como el macrozooplancton de lagunas someras subtropicales puede alimentarse eficazmente del fitoplancton en ausencia de peces planctívoros; situación que a sido registrada previamente en sistemas acuáticos vinculados al río Paraná Medio (Bonetto y Martínez de Ferrato, 1966; Gagneten y col., 2000). Sus efectos dependerán sin embargo del tipo de depredador y de las características morfo-funcionales y el tamaño del fitoplancton disponible.

Los copépodos calanoideos como el caso de *Argyrodiaptomus* sp. (una de las especies dominantes en el tratamiento MaZ) son conocidos por ser capaces de realizar una alimentación selectiva aun cuando los ítems preferidos se encuentran en bajo número. También son capaces de seleccionar presas vivas (principalmente fitoplancton) entre el detritus (Tackx y col., 2003). Por otro lado, la mayoría de los cladóceros (*Moina*

Capítulo III: Análisis comparativo de los efectos de depredación de diferentes fracciones del zooplancton y peces planctívoros sobre la estructura del fitoplancton

reticulata y *Daphnia obtusa* en este estudio) se alimentan por filtración siendo la morfología de las sedas y el tamaño de las mismas en los apéndices que intervienen en la alimentación, condicionantes del tamaño de partícula que pueden ingerir (Lehman, 1976, 1988).

Los resultados obtenidos en la experiencia de microcosmos indican que las colonias de Cyanobacteria (< 35µm), las colonias no mucilaginosas (< 35 µm), los mixótrofos flagelados (> 35 µm) y las algas con pared Si (< 35 µm) fueron altamente consumidos tanto por el meso como el macrozooplancton independientemente de su forma, características de la pared celular, el tamaño o la movilidad. Por otra parte, las algas unicelulares, las colonias mucilaginosas y las algas de pared celular de sílice (> 35 µm) fueron consumidas efectivamente sólo por el zooplancton de mayor tamaño (tratamiento MaZ). Los flagelados unicelulares no se vieron afectados por el zooplancton en ninguno de los tratamientos con presencia de zooplancton.

El grupo colonias de Cyanobacteria (< 35 µm) se redujo de manera efectiva por la presencia de *Moina reticulata*, *Daphnia obtusa* y *Argyrodiaptomus* sp. tanto en los tratamientos con meso y macrozooplancton (tratamientos MeZ y MaZ). Estudios recientes sugieren que las pequeñas colonias de cianobacterias no tóxicas -tales como *Coelomoron pusillum* en este experimento- pueden ser efectivamente removidas de la columna de agua por el zooplancton fitoplanctófago en comparación con colonias más voluminosas o en muchos casos tóxicas (Kozlowsky-Suzuki y col., 2003; Panosso y col., 2003).

Las colonias no mucilaginosas (< 35 µm) fueron otro grupo removido eficazmente en ambos tratamientos con zooplancton de mayo talla (tratamientos MeZ y MaZ). Este grupo estuvo representado principalmente por algas verdes cenobiales, como *Coelastrum* spp. y *Ankistrodesmus* spp. Estos grupos son inmóviles y sin envoltura mucilaginosa evidente que pueda aumentar el tamaño total, característica que aumentaría la probabilidad de ser ingeridas por ambas fracciones de zooplancton consideradas en los tratamientos MeZ y MaZ. Resultados similares han sido alcanzados para ambientes acuáticos templados con depredadores de mayor tamaño (Levine y col., 1999; Von Rückert y Gianni, 2008). El grupo de los flagelados mixotróficos fue

Capítulo III: Análisis comparativo de los efectos de depredación de diferentes fracciones del zooplancton y peces planctívoros sobre la estructura del fitoplancton

ampliamente representado por euglenoideos tales como varias especies de *Euglena* (mixótrofo facultativo), *Lepocinclis* (fotótrofo obligado) y *Phacus* (fotótrofo obligado) cuyo tamaño fue $> 35 \mu\text{m}$. Su pared celular (la película) se compone de bandas proteicas ubicadas por debajo de la membrana plasmática y sostenida por microtúbulos en posición dorsal y ventral que le dan una gran movilidad. Estas características podrían explicar por qué estas algas voluminosas pueden ser consumidas por el mesozooplancton, a pesar de su gran tamaño, constituyéndose como un recurso alimentario palatable. Los resultados obtenidos son consistentes con los encontrados por Eskinazi-Sant'Anna y col. (2002) quienes encontraron que los cladóceros de gran tamaño pueden alimentarse con eficacia de euglenoideos a pesar de su alta movilidad y tamaño.

Durante el experimento los grupos morfo-funcionales de algas unicelulares y las colonias mucilaginosas (ambas $> 35 \mu\text{m}$ de MDL) demostraron ser removidas de la columna de agua sólo por el macrozooplancton. El grupo de algas unicelulares estuvo dominado por *Monoraphidium* spp. (principalmente *M. arcuatum* Korshicov y *M. griffithii* Berkeley). Ambas especies son descritas como células solitarias, fusiformes, rectas o ligeramente curvadas que se estrechan gradualmente hacia los vértices con una MDL comprendida entre los 45-75 μm en el experimento. Es probable que la forma, más que el tamaño, determine que sólo los fitoplanctófagos de mayor tamaño como son *Argyrodiaptomus* sp. y *D. obtusa*, puedan consumir algas de este grupo. Las colonias mucilaginosas estuvieron principalmente representadas por los géneros *Dictyosphaerium* y *Oocystis*. Estas algas se caracterizan por ser coloniales/cenobiales con presencia o no de vaina de mucílago pero nunca flageladas en estado adulto. Debido a su tamaño y sus formas poco flexibles, es probable que representen un problema para los filtradores de tamaño pequeño a moderado como es el caso de *Moina* en este trabajo.

Los cambios observados en el biovolumen de las algas con pared de sílice parecen estar controlados por varios factores, incluyendo la turbulencia y el tamaño de las algas. Los resultados obtenidos en este experimento son consistentes con los patrones observados en el análisis de la laguna donde las diatomeas mostraron un comportamiento variable a lo largo del año. En el experimento de microcosmos se encontró que las algas con pared de sílice $< 35 \mu\text{m}$ fueron removidas eficazmente de la columna de agua en los

Capítulo III: Análisis comparativo de los efectos de depredación de diferentes fracciones del zooplancton y peces planctívoros sobre la estructura del fitoplancton

tratamientos con meso y macrozooplancton, mientras que los individuos $> 35 \mu\text{m}$ solamente se vieron afectados en presencia de macrozooplancton. Esto indica que tanto el tamaño, así como la disponibilidad en la columna de agua mediada por la turbulencia (la reducción en su biovolumen no fue constante a lo largo del tiempo), representan un papel importante en la depredación de este grupo por parte del zooplancton. Algunos estudios han demostrado que las diatomeas son ingeridas significativamente por el macrozooplancton (González, 1998; 2000), pero en la mayoría de los casos estas algas serían capaces de atravesar indemnes el tracto digestivo y permanecer fotosintéticamente activas. La pared de sílice por lo tanto las protegería de la degradación por las enzimas digestivas e incluso serían favorecidas al ser embebidas en una matriz de materia orgánica luego de atravesar el tracto digestivo del depredador (Porter, 1975; Devercelli y Williner, 2006). Esto explica, junto con el efecto de la turbulencia, los importantes cambios que se observaron en el transcurso del experimento y la falta de significancia estadística cuando se consideraron los dos factores (tiempo y tratamiento) en este grupo de algas. Una vez más, al igual que con las algas unicelulares y las colonias mucilaginosas, las características de la pared celular y el tamaño celular muestran ser factores importantes para determinar la depredación del zooplancton sobre el fitoplancton.

Resulta destacable el hecho de no haberse encontrado un efecto significativo de depredación del zooplancton sobre los flagelados unicelulares para ninguno de los tratamientos utilizados. Este grupo de algas estuvo representado por algas del orden Volvocales como *Chlamydomonas*, *Chlorogonium* y *Phacotus*. Estos géneros se caracterizan por su alta tasa de reproducción y pequeño tamaño, característica que les permite utilizar los nutrientes de manera más eficaz que otros grupos (Litchman y col., 2010) y posiblemente reproducirse más rápidamente que otras algas. Estas características pueden explicar el patrón observado durante el experimento. El mismo fenómeno ya ha sido observado en otros experimentos de depredación del fitoplancton realizados con anterioridad a esta tesis con el mejillón invasor *Limnoperna fortunei* (Frau y col., 2013) reforzando la hipótesis sobre el comportamiento de este grupo.

Por último, no se registraron diferencias significativas cuando se comparó el tratamiento F (control) con el tratamiento MiZ. Este patrón es consistente con lo obtenido a la

Capítulo III: Análisis comparativo de los efectos de depredación de diferentes fracciones del zooplancton y peces planctívoros sobre la estructura del fitoplancton

escala de análisis de la laguna donde la dominancia de microzooplancton (rotíferos durante el periodo de muestreo) no parece tener un efecto relevante sobre la composición y el biovolumen del fitoplancton a lo largo del año (ver capítulo I de esta tesis). Si bien los resultados mostraron que las larvas nauplii -dominantes durante el experimento- sí ejercieron una presión de depredación sobre la mayoría de los grupos de fitoplancton (excepto flagelados unicelulares, algas unicelulares y colonias mucilaginosas), este efecto no fue estadísticamente significativo. Estos resultados en conjunto (datos de campo y experimentales) sugieren que al menos en este tipo de sistemas, la depredación por microzooplancton (rotíferos y/o larvas nauplii no se constituiría como un factor de control del fitoplancton. Estudios realizados en zonas templadas han demostrado que el microzooplancton (especialmente larvas nauplii y copepoditos) pueden ejercer -cuando se encuentran en abundancia- un efecto significativo y similar al generado por el meso y el macrozooplancton (Cyr, 1998; Levine y col., 1999). En este tipo de sistemas, no obstante, la alta depredación ejercida por los peces en lagunas con conexión vertical y el efecto del pulso hidrológico en lagunas con conexión lateral, restringirían el efecto potencial de depredación y control del microzooplancton (particularmente rotíferos y larvas nauplii) sobre la fracción fitoplanctónica.

CAPÍTULO IV

Selectividad alimentaria de *Limnoperna fortunei*
sobre el fitoplancton mediada por la presencia de
Rotifera como recurso palatable y opcional

Capítulo IV: Selectividad alimentaria de *Limnoperna fortunei* sobre el fitoplancton mediada por la presencia de Rotifera como recurso palatable y opcional

OBJETIVO DEL CAPÍTULO

Analizar la importancia de diferentes características morfológicas y tamaño de las algas, así como la presencia de rotíferos como recurso palatable y opcional en la selectividad alimentaria del molusco *Limnoperna fortunei*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para esta experiencia los ejemplares adultos de *L. fortunei* fueron removidos manualmente de las raíces de macrófitas ubicados en una laguna poco profunda de la llanura de inundación del río Paraná Medio (31°40'40" S - 60°42'44" W, Argentina) siguiendo las mismas metodologías de extracción de las raíces descriptas en el capítulo II de esta tesis. Los mejillones se mantuvieron en condiciones de laboratorio (20 ± 2 °C, 16 h de luz: 8 h oscuridad) en acuarios de 30 L llenos de agua declorinada y aireada continuamente durante siete días. Para su mantenimiento se utilizó alimento comercial para peces y un cultivo artificial de *Chlorella vulgaris*. El tamaño medio (\pm desviación estándar, SD) de los mejillones empleados para el experimento fue de $17,11 \pm 1,87$ mm de longitud máxima de la valva, siendo todos los individuos medidos con un calibre digital de 0,01 mm de error de estimación.

Diseño experimental

El experimento se llevó a cabo durante 12 horas diurnas en condiciones de laboratorio, a 20 °C en doce frascos de vidrio transparente (13 cm de diámetro por 22 cm de altura) con una capacidad de 3 L durante el mes de enero del año 2013. Se desarrollaron cuatro tratamientos: sólo fitoplancton (F) que fue utilizado para corroborar la reproducción de algas en ausencia de depredación durante el periodo de estudio, un tratamiento con fitoplancton + zooplancton (FZ), otro con fitoplancton + zooplancton + mejillones (FZM) y el último con fitoplancton + mejillones (FM). Cada tratamiento se replicó 3 veces ($n = 12$) (**Fig. 1**).

Las muestras de plancton que se utilizaron en los diferentes tratamientos se recogieron de la laguna El Mirador (analizada en el capítulo I de ésta tesis). La misma se

Capítulo IV: Selectividad alimentaria de *Limnoperna fortunei* sobre el fitoplancton mediada por la presencia de Rotifera como recurso palatable y opcional

caracteriza por no estar colonizada en ningún momento del año por larvas o individuos de *L. fortunei*, rasgo que asegura para el experimento, el uso de un ensamble planctónico no adaptado a la presencia del molusco. El agua utilizada en los tratamientos de FM y F (sin presencia de zooplancton en ambos casos) se filtró a través de una malla de 55 μm para eliminar la mayor cantidad de zooplancton posible, el producto del filtrado obtenido fue vertido en los contenedores correspondientes. Para los tratamientos FZM y FM se utilizó el agua directamente de la laguna sin filtrar. El volumen total de los recipientes utilizados como microcosmos fue completado con agua de la misma laguna pero en este caso filtrada dos veces por una malla de 10 μm de forma de obtener un volumen de agua homogéneo y completar el volumen total de 3 L que tenían los envases.

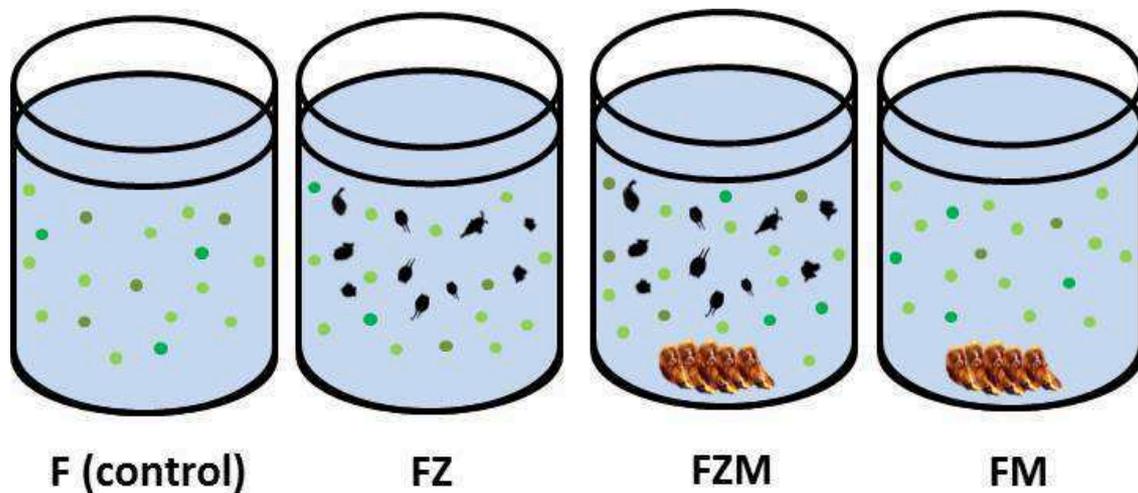


Fig. 1. Esquemización de los diferentes tratamientos empleados durante la realización del experimento: fitoplancton (F) (control), fitoplancton+zooplancton (FZ), fitoplancton+zooplancton+molusco (FZM) y fitoplancton+molusco (FM).

El experimento comenzó (0h) mediante la toma de una muestra inicial de fitoplancton y zooplancton y la medición de las variables ambientales que se describen a continuación en cada tratamiento. Posteriormente, 5 individuos de *L. fortunei* (377 ind m^{-2}) se añadieron a los tratamientos FZM y FM. La densidad de mejillones colocada fue establecida conforme a las densidades registradas por otros autores en raíces de macrófitas de ambientes naturales (entre $90\text{-}2000 \text{ ind m}^{-2}$, Marçal y Callil, 2008; Musin y col., 2015). Después de 12h nuevamente se recogieron muestras de agua para la identificación y estimación de plancton.

Capítulo IV: Selectividad alimentaria de *Limnoperna fortunei* sobre el fitoplancton mediada por la presencia de Rotifera como recurso palatable y opcional

La temperatura del agua ($^{\circ}\text{C}$), la conductividad ($\mu\text{S cm}^{-1}$), el pH y el oxígeno disuelto (mg l^{-1}) fueron medidos utilizando sensores portátiles HANNA. La concentración de nitrato+nitrato (N-NO_3^-), el fósforo reactivo soluble (PRS), y el amonio (N-NH_4^+) fueron estimadas siguiendo los métodos propuestos en APHA (1995) y expresados en $\mu\text{g l}^{-1}$. La estimación de los nutrientes en el agua se realizó en términos de asegurar que no hubiera limitación para el crecimiento del fitoplancton en ninguno de los tratamientos y de este modo atribuir los cambios en el biovolumen fitoplanctónico al efecto de la alimentación del molusco. Todas las variables ambientales (incluido los nutrientes) fueron medidos al inicio y el final de la experiencia (0h y 12h, respectivamente).

Las muestras de fitoplancton, al inicio así como al final de la experiencia se tomaron de la región sub-superficial con botellas de 70 ml y se fijaron con solución de lugol acidificada al 1%. Las muestras de zooplancton fueron tomadas siguiendo el método utilizado por Szlauer (1964). Para esto se utilizó un tubo de vidrio transparente (largo: 20 cm; diámetro: 5 mm) fabricado para la ocasión y siguiendo el procedimiento que se describe a continuación. Primero la muestra fue homogeneizada realizando movimientos simétricos y burbujeando el recipiente durante diez segundos para así asegurar una distribución uniforme del zooplancton en toda la columna de agua. A continuación se introdujo el tubo verticalmente en el agua hasta la parte inferior del recipiente cerrando el extremo superior de forma obtener una muestra representativa de toda la columna de agua. El procedimiento se realizó 2 veces de forma obtener una muestra de 50 ml con la cual posteriormente realizar los cálculos necesarios y se aplicó a cada uno de los recipientes con presencia de zooplancton. El conteo posterior de organismos del fitoplancton y zooplancton se realizó siguiendo las mismas metodologías empleadas en el capítulo I de esta tesis. En este caso y conforme al objetivo planteado se estimó además del biovolumen celular de las algas, la máxima dimensión lineal de Lewis (Lewis, 1976) como una medida de la forma de los organismos (Weithoff, 2003) tanto para el fitoplancton como para el zooplancton midiéndose al menos 20 individuos por taxón. Con la excepción de los copépodos (sólo se aproximó taxonómicamente al nivel de orden: Calanoida, Cyclopoida y Harpacticoida), la identificación taxonómica de fitoplancton y zooplancton se llevó a cabo hasta el nivel más específico posible (género o especie cuando fue posible).

Capítulo IV: Selectividad alimentaria de *Limnoperna fortunei* sobre el fitoplancton mediada por la presencia de Rotifera como recurso palatable y opcional

Al final del experimento, los individuos de *L. fortunei* presentes en los tratamientos FZM y FM fueron fijados con formalina al 10% y fueron posteriormente diseccionados bajo una lupa binocular (4X) para así extraer y montar en portaobjetos el contenido estomacal e intestinal (5 contenidos estomacales+intestinales por réplica, 15 individuos por tratamiento) de cada uno de los moluscos. El fitoplancton se examinó bajo un microscopio binocular invertido usando cámaras de sedimentación de Utermöhl, mientras que el zooplancton se estudió en una cámara de Sedgwick Rafter bajo un microscopio óptico convencional. El cálculo del biovolumen total del fitoplancton y el zooplancton se realizó considerando la cantidad de individuos registrados en el contenido estomacal por el volumen medio (μm^3) registrado para cada taxón. La selectividad alimentaria de *L. fortunei* se calculó utilizando la fórmula propuesta por Ivlev (1961) donde $E_i = (r_i - p_i) / (r_i + p_i)$ (E_i = índice de selectividad; r_i = biovolumen del alimento i en la dieta y p_i = biovolumen del artículo i en el medio ambiente). Este índice de selectividad está comprendido entre -1 y +1. Cuando $E_i = 0$ se entiende que no hay selectividad, cuando $E_i < 0$ el ítem alimentario i tiene una proporción menor que la esperada por azar lo que indica selección negativa (evitabilidad o inaccesibilidad). Cuando $E_i > 0$, el ítem alimentario i tiene una proporción mayor en el estómago de esperado por azar lo que indica selección positiva (preferencia). El índice se calculó para las diferentes categorías de fitoplancton, teniendo en cuenta las combinaciones de diferentes taxones según la MDL (μm) y el biovolumen (μm^3) (**Tabla 1**). Los taxones de fitoplancton registradas fueron: Chlorococcales (Chlo), Volvocales (Volvo), Desmidiáles (Desmi), Cryptophyceae (Crypto), Chrysophyceae (Chryso), Bacillariophyceae (Bacill), Chroococcales (Chro), Euglenophyceae (Eugle), diatomeas céntricas (Cen), diatomeas pennadas (Pen), y Oscillatoriales (Oscill). El zooplancton también se agrupó según su forma y el rango de tamaños registrados en rotíferos $< 150 \mu\text{m}$ (Roti S) y $> 150 \mu\text{m}$ (Roti M), cladóceros $< 410 \mu\text{m}$ (Clad M) y $> 410 \mu\text{m}$ (Clad L), copépodos adultos (única categoría (Cop)) y larvas nauplio (única categoría, (Naup)). Cada grupo de zooplancton fue incluido en una sola categoría de biovolumen con la excepción de rotíferos, que exhibió un rango de tamaños más amplio: de pequeño tamaño ($< 530 \times 10^3 \mu\text{m}^3$, categoría S) y de mayor tamaño ($> 530 \times 10^3 \mu\text{m}^3$, categoría M), cladoceros ($15 \times 10^6 \mu\text{m}^3$), copépodos adultos ($12 \times 10^6 \mu\text{m}^3$) y nauplios ($7 \times 10^6 \mu\text{m}^3$). El biovolumen zooplanctónico fue obtenido siguiendo bibliografía específica para cada caso (Dumont col., 1975; Ruttner-Kolisko, 1977).

Capítulo IV: Selectividad alimentaria de *Limnoperna fortunei* sobre el fitoplancton mediada por la presencia de Rotifera como recurso palatable y opcional

Tabla 1. Categorías utilizadas para estudio de máxima dimensión lineal (MDL) y biovolumen de los diferentes grupos de fitoplancton. Pequeño (S), mediano (M), grande (L) y extra grande (XL).

| MDL (μm) | Categoría |
|------------------------------------|-----------|
| 2-20 | S |
| 21-40 | M |
| 41-70 | L |
| 71-110 | XL |
| Biovolumen (μm^3) | Categoría |
| <500 | S |
| 500 a 5×10^3 | M |
| 5×10^3 a 40×10^3 | L |

Análisis estadístico

Todos los tratamientos (F, FZ, FZM y FM) se compararon con un test ANOVA de una vía con Tukey como análisis de comparación *post hoc* al inicio del experimento (0h) para verificar que tenían concentraciones de plancton similares. Al final del experimento (12h), se aplicó el mismo análisis estadístico para evaluar el impacto de alimentación del mejillón en los diferentes grupos del fitoplancton en presencia y ausencia del zooplancton como un recurso alimenticio complementario, pero comparando en este caso los tratamientos FZ, FZM y FM. El tratamiento F (sólo fitoplancton) se comparó específicamente con el tratamiento FZ para corroborar que no existiera un efecto de depredación del zooplancton sobre el fitoplancton. El tratamiento FZ también se utilizó para probar estadísticamente el efecto de la alimentación de mejillón sobre el zooplancton al compararse los tratamientos FZ y FZM. Ambas comparaciones F *versus* FZ y FZ *versus* FZM fueron realizadas con un Test de Student para muestras independientes.

La media E_i obtenida para cada ítem alimentario considerado se comparó con la hipótesis nula (ausencia de selectividad $E_i = 0$) mediante un Test t de Student de dos colas para una muestra. El poder predictivo de la MDL, el biovolumen (variables cuantitativas) y los taxones registrados (variable cualitativa) fue estimado para el tratamiento FZM y el tratamiento FM utilizando una regresión no paramétrica multiplicativa (NPMR). Este modelo de regresión se utiliza cuando los datos no se pueden ajustar a una forma de curva predecible y hay una alta correlación entre las variables explicativas (Mcune y Mefford, 2004). En este análisis, se utilizó el método de

Capítulo IV: Selectividad alimentaria de *Limnoperna fortunei* sobre el fitoplancton mediada por la presencia de Rotifera como recurso palatable y opcional

suavizado Epanechnicov con un grado de polinomio 1 y un tamaño de banda constante. Estos parámetros de calibración se eligieron después de probar diferentes modelos que incluían diferentes combinaciones de variables, así como también diferentes modelos de ajuste. Todos los modelos generados fueron comparados utilizando el coeficiente de determinación (R^2) obtenido y la suma de los errores al cuadrado de cada modelo (SSE). En este capítulo se muestra la combinación de variables que tuvo menor SSE y mayor R^2 .

RESULTADOS

Durante el experimento, todos los tratamientos mostraron valores medios (\pm desviación estándar) similares en las condiciones ambientales de temperatura ($20,97 \pm 1,14$ °C), pH ($6,30 \pm 0,50$), oxígeno disuelto ($6,07 \pm 0,80$ mg l⁻¹) y conductividad ($142,66 \pm 5,15$ mS cm⁻¹). Las concentraciones de nutrientes presentaron poca variabilidad, entre las 0 y las 12h en todos los tratamientos (a las 0h: N-NO₃⁻: 1039 ± 158 µg l⁻¹, PRS: $9,04 \pm 3,11$ µg l⁻¹, N-NH₄⁺: 106 ± 38 µg l⁻¹. A las 12h: N-NO₃⁻: 1192 ± 71 µg l⁻¹, PRS: $10,15 \pm 4,42$ µg l⁻¹, N-NH₄⁺: 115 ± 24 µg l⁻¹). No se encontraron diferencias significativas en las concentraciones medidas de los nutrientes en el inicio del experimento (ANOVA de una vía $P > 0,05$ en todos los casos) o en el final del experimento (ANOVA de una vía $P > 0,05$ en todos los casos).

Caracterización del recurso trófico y efectos del bivalvo

En el total de tratamientos se registraron 90 especies de fitoplancton, incluyendo Chlorophyceae (Chlorococcales: 28 especies, Desmidiaceae: 9 especies, y Volvocales: 5 especies), Cryptophyceae (3 especies), Chrysophyceae (2 especies), Bacillariophyceae (25 especies), Euglenophyceae (6 especies) y Cyanobacteria (12 especies). Al inicio del experimento la densidad de fitoplancton registrada fue de 1.341 ± 144 ind ml⁻¹ mostrando para cada grupo del fitoplancton densidades similares entre tratamientos (Chlorococcales: $F = 0,704$ $P = 0,576$; Desmidiaceae: $F = 0,897$ $P = 0,484$; Volvocales: $F = 0,821$ $P = 0,305$; Cryptophyceae $F = 2,779$ $P = 0,110$; Euglenophyceae: $F = 0,749$ $P = 0,434$; Chrysophyceae: $F = 1,555$ $P = 0,274$; Bacillariophyceae: $F = 0,572$ $P = 0,649$ y Cyanobacteria: $F = 1,553$ $P = 0,275$).

Capítulo IV: Selectividad alimentaria de *Limnoperna fortunei* sobre el fitoplancton mediada por la presencia de Rotifera como recurso palatable y opcional

Respecto del zooplancton, se registraron 44 taxones en todos los tratamientos con una densidad inicial media de $2.801 \pm 844 \text{ ind l}^{-1}$. El conjunto estuvo dominado tanto en riqueza de especies como en abundancia por Rotifera (más del 80% de la abundancia de zooplancton) con *Colurella*, *Lecane*, *Lepadella* y *Trichocerca* como géneros dominantes. Cladocera y Copepoda no estuvieron bien representados en el ensamble (sólo entre el 2 y el 18% de la abundancia total del zooplancton, respectivamente). Cladocera estuvo principalmente representado por *Ceriodaphnia dubia*, *Diaphanosoma birgei* y quidóridos no identificados. La mayoría de los juveniles y adultos de Copepoda correspondieron al orden Cyclopoida estando el grupo representado en un 65% por larvas nauplii. El test de Student comparando la densidad inicial registrada entre los tratamientos con presencia de zooplancton (FZ *versus* FZM) no fue significativo para ninguno de los grupos considerados: Rotifera ($t = 0,824$ $P = 0,456$), Cladocera ($t = -0,707$ $P = 0,519$) y Copepoda ($t = -1,342$ $P = 0,251$). Vale la pena señalar que algunos rotíferos pudieron atravesar la red zooplancton empleada para filtrarlos en los tratamientos F y FM. Los mismos fueron cuantificados y la densidad registrada fue menor al 10% de la densidad registrada en los tratamientos con presencia de zooplancton.

Al final del experimento (12h) la densidad de todos los grupos del fitoplancton disminuyó notablemente en los tratamientos con presencia del mejillón con respecto al tratamiento FZ (más de 90% y hasta el 100% en algunos casos), con la excepción del grupo Cryptophyceae en FM y FZM (**Fig. 2**). La densidad de Cryptophyceae aumentó más de 20% en FZM y 50% en FM en comparación con FZ. Las diferencias de densidad entre los tratamientos sin *L. fortunei* (FZ) y tratamientos con *L. fortunei* (FZM y FM) fueron significativas para Chlorococcales, Desmidiiales, Volvocales, Bacillariophyceae y Cyanobacteria (**Tabla 2**).

En el tratamiento con sólo fitoplancton (tratamiento F) se observó una reducción en la densidad hacia el final del experimento. Sin embargo, esta reducción en la densidad fue notoriamente menor que las reducciones observadas en presencia del molusco (menos de 50% en todos los grupos) y muy similar a la reducción observada en el tratamiento FZ (test de Student, FZ *versus* F $> 0,05$ en casi todos los casos). Las excepciones fueron los grupos Volvocales y Cryptophyceae las cuales presentaron un aumento de su

Capítulo IV: Selectividad alimentaria de *Limnoperna fortunei* sobre el fitoplancton mediada por la presencia de Rotifera como recurso palatable y opcional

densidad inicial (0h) en un 56% y 46%, respectivamente. Este incremento fue estadísticamente significativo para Volvocales (test de Student FZ versus F, $t = 0,504$ $P = 0,045$) pero no para Cryptophyceae (FZ versus F, $t = 0,408$ $P = 0,704$).

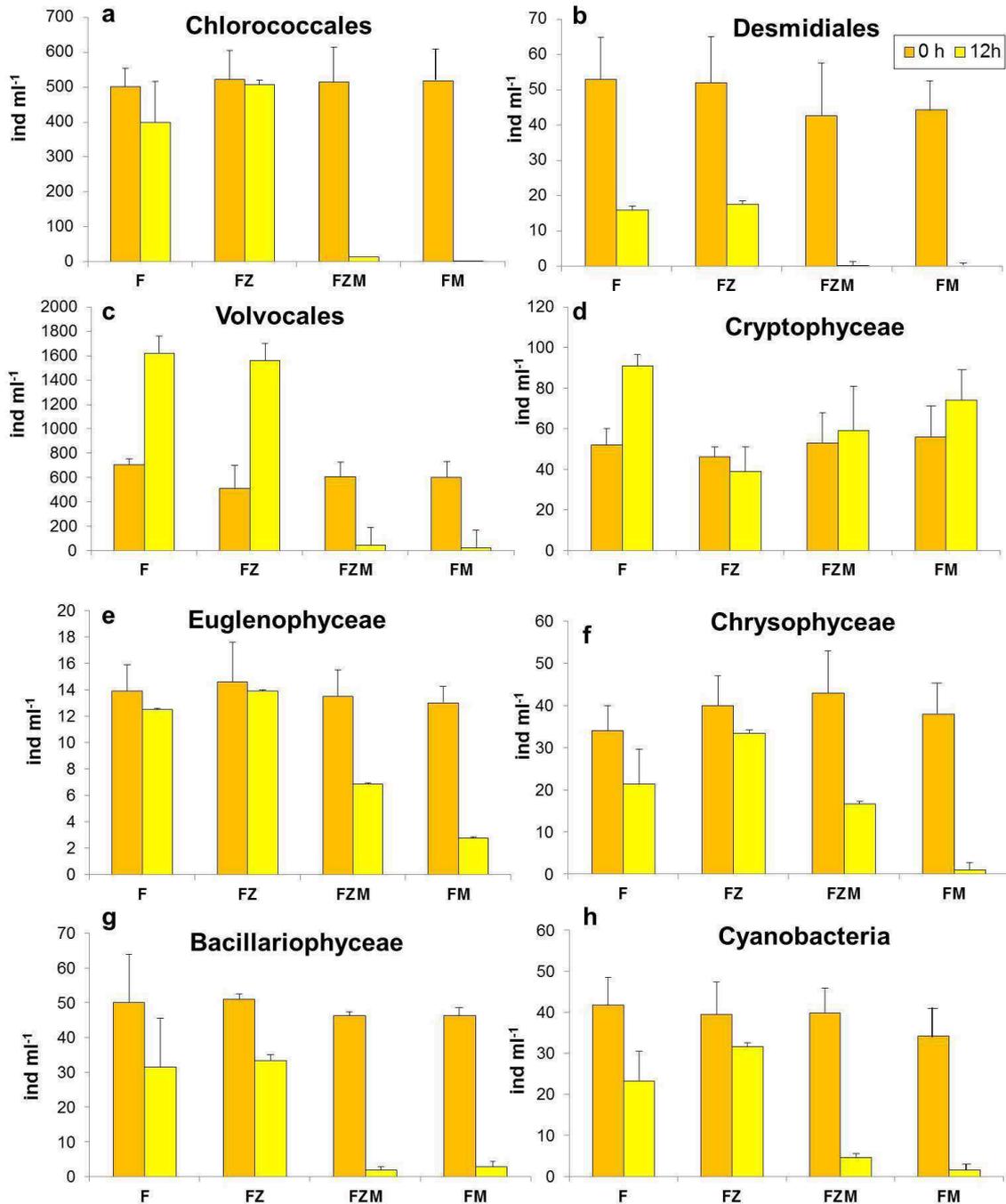


Fig. 2. Densidad media y la desviación estándar (pequeñas barras verticales) de cada uno de los grupos del fitoplancton considerados a las 0h y las 12h del experimento en cada uno de los cuatro tratamientos utilizados. F: sólo fitoplancton, FZ: fitoplancton + zooplancton, FZM: fitoplancton+zooplancton+molusco y FM: fitoplancton + molusco.

Capítulo IV: Selectividad alimentaria de *Limnoperna fortunei* sobre el fitoplancton mediada por la presencia de Rotifera como recurso palatable y opcional

En el tratamiento FZM la abundancia de Rotifera a las 12 h se redujo en un 75% respecto de la densidad registrada en el tratamiento FZ. Cladóceras se redujo en un 68% en tanto que Copepoda en un 20% (**Fig. 3**). Las diferencias entre los tratamientos fueron significativas para Rotifera ($t = 3,914$ $P = 0,017$), pero no para Cladocera ($t = 2,033$ $P = 0,122$) o Copepoda ($t = 0,322$ $P = 0,764$).

Tabla 2. ANOVA de una vía y comparación *post hoc* de Tukey para cada uno de los grupos de fitoplancton registrados en el estudio a las 12h de iniciada la experiencia. Tratamientos: fitoplancton + zooplancton (PZ), fitoplancton +zooplancton+molusco (PZM) y fitoplancton + molusco (PM). Los valores estadísticamente significativos ($p < 0,05$) se indican en negrita.

| Grupo algal | ANOVA | | Test de Tukey |
|-------------------|-----------|---------------------|--------------------------------|
| Chlorococcales | F = 27,50 | P < 0,001 | FZ vs PZM P < 0,0001 |
| | | | FZ vs PM P < 0,0001 |
| | | | FZM vs FM P = 0,999 |
| Desmidiáles | F = 5,53 | P = 0,024 | FZ vs FZM P = 0,054 |
| | | | FZ vs FM P = 0,049 |
| | | | FZM vs FM P = 0,0999 |
| Volvocales | F = 147,3 | P < 0,001 | FZ vs FZM P < 0,0001 |
| | | | FZ vs FM P < 0,0001 |
| | | | FZM vs FM P = 0,497 |
| Euglenophyceae | F = 2,45 | P = 0,138 | |
| Cryptophyceae | F = 4,23 | P = 0,103 | |
| Chrysophyceae | F = 1,450 | P = 0,306 | |
| Bacillariophyceae | F = 15,86 | P = 0,001 | FZ vs FZM P = 0,004 |
| | | | FZ vs FM P = 0,005 |
| | | | FZ vs FM P = 0,999 |
| Cyanobacteria | F = 12,46 | P = 0,02 | FZ vs FZM P = 0,008 |
| | | | FZ vs FM P = 0,004 |
| | | | FM vs FZM P = 0,957 |

Selectividad alimentaria de L. fortunei

En el contenido estomacal e intestinal de los moluscos fueron registrados un total de 46 taxones de fitoplancton, estando el 71% de los individuos registrados representados en sólo tres géneros: *Dyctiosphaerium*, *Cosmarium* y *Euglena*. El zooplancton estuvo representado por 26 taxones, siendo los rotíferos el grupo

Capítulo IV: Selectividad alimentaria de *Limnoperna fortunei* sobre el fitoplancton mediada por la presencia de Rotifera como recurso palatable y opcional

dominante (97% de los organismos) con *Colurella*, *Lecane* y *Lepadella* como los géneros que más contribuyeron al ensamble registrado dentro del contenido estomacal.

El índice E_i mostró que la mayor parte de los ítems alimentarios proporcionados durante el experimento fueron positivamente seleccionados por el mejillón (teniendo en cuenta los taxones en combinación con MDL o biovolumen) tanto en FZM como FM. Las excepciones fueron Volvocales, (por MDL y biovolumen), Cryptophyceae (por MDL y biovolumen) y Eugle (M) en MDL pero no en biovolumen. Cada uno de estos grupos mostró una selectividad negativa y significativa (**Fig. 4**). En el tratamiento FZM, los ítems más seleccionados por MDL fueron Chlo (L), Chlo (XL), Desmi (L), Eugle (L), y Chryso (L) ($P < 0,05$). Cuando el zooplancton no estuvo disponible como ítem alimentario (tratamiento FM), *L. fortunei* también demostró preferencia por Chlo (M) y Eugle (XL) en MDL (**Fig. 4**) indicando una preferencia por ítems que van de 20 μm a 110 μm en ambos tratamientos. Con respecto al biovolumen, se registró una selectividad positiva y significativa ($P < 0,05$) para los grupos Desmi (L) y Chryso (M) en el tratamiento FZM. En ausencia de zooplancton, el grupo Eugle (M) también fue seleccionado positivamente (**Fig. 4**).

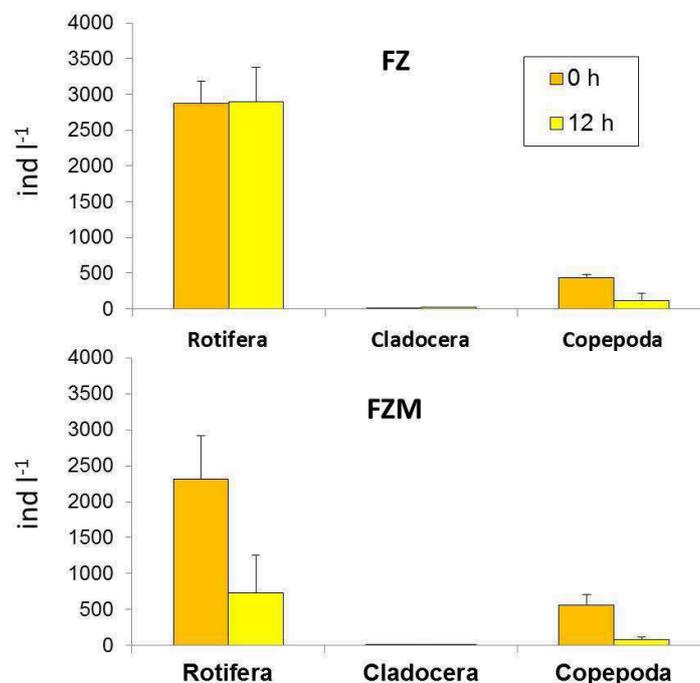


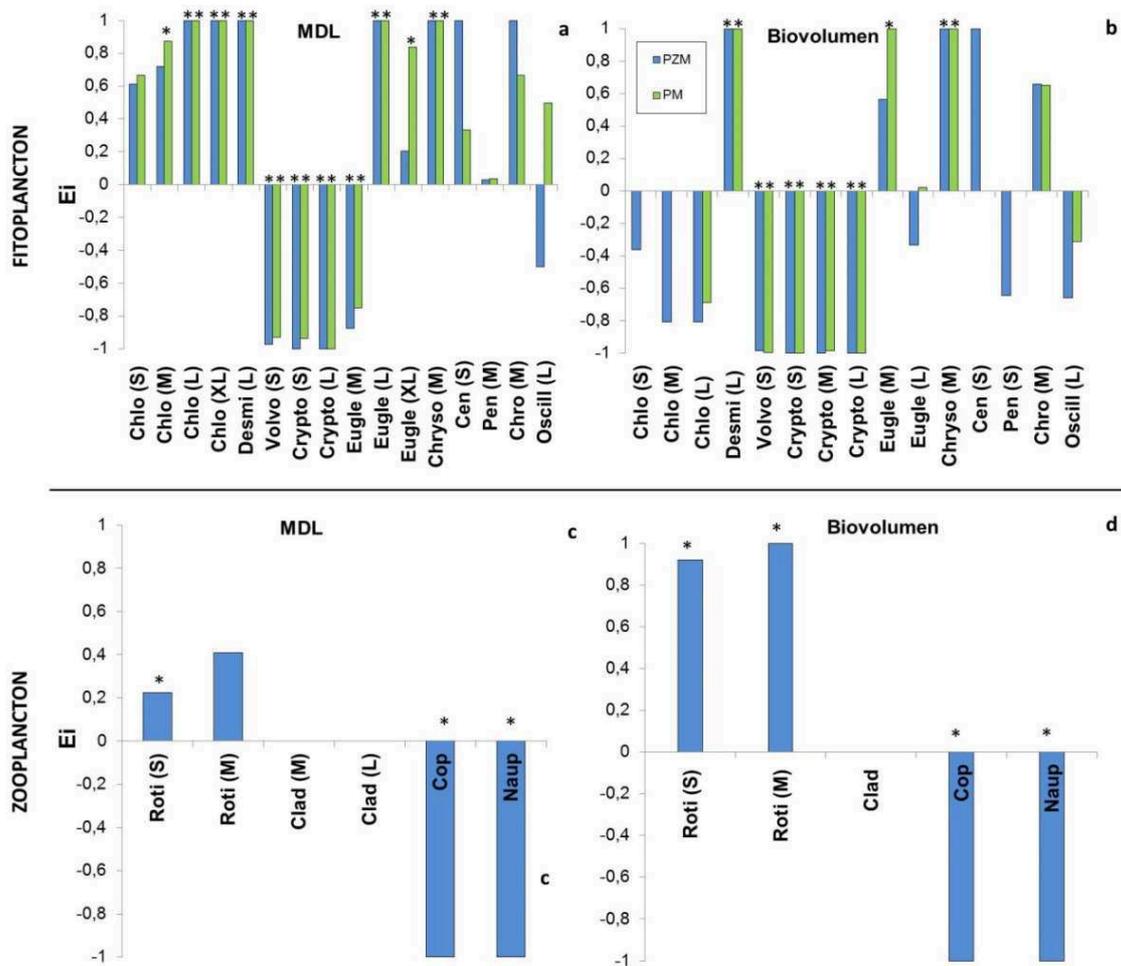
Fig. 3. Densidad media obtenida de los diferentes grupos de zooplancton al inicio y final de la experiencia para los tratamientos fitoplancton+zooplancton (FZ) y fitoplancton+zooplancton+molusco (FZM).

Capítulo IV: Selectividad alimentaria de *Limnoperna fortunei* sobre el fitoplancton mediada por la presencia de Rotifera como recurso palatable y opcional

Con respecto a los ítems de zooplancton ofrecidos, los rotíferos de pequeño tamaño Roti (S) mostraron una selectividad alimentaria baja ($E_i = 0,3$) pero significativa ($P = 0,01$). Por el contrario, Cladocera no fue seleccionado en ninguna categoría de MDL ($E_i = 0$) en tanto que Copepoda (incluyendo larvas nauplii) presentó una selectividad alta y negativa en ambos tratamientos ($E_i = -1$) (**Fig. 4c**). Cuando el zooplancton fue considerado por su biovolumen se observó un patrón similar al encontrado con la MDL para todas las categorías de zooplancton consideradas. La excepción fue Rotifera que presentó para ambas categorías de biovolumen una selectividad alta, positiva ($E_i > 0.8$) y significativa ($P = 0,001$ para ambas fracciones) (**Fig. 4d**).

El modelo de regresión NPMR utilizando el biovolumen de cada especie de fitoplancton que se encontró en el contenido del intestino y el estómago ($n = 46$), su MDL ($n = 46$) y el grupo taxonómico ($n = 46$) demostró ser una combinación de variables altamente predictiva de la selectividad alimentaria de *L. fortunei* sobre el fitoplancton en ambos tratamientos con presencia del molusco: FZM ($R^2 = 0,851$; $SSE = 3,28$) y FM ($R^2 = 0,812$; $SSE = 3,15$) en comparación con las demás combinaciones testeadas ($R^2 < 0,20$ y $SSE > 10$) en todos los casos.

Capítulo IV: Selectividad alimentaria de *Limnoperna fortunei* sobre el fitoplancton mediada por la presencia de Rotifera como recurso palatable y opcional



Capítulo IV: Selectividad alimentaria de *Limnoperna fortunei* sobre el fitoplancton mediada por la presencia de Rotifera como recurso palatable y opcional

DISCUSION

¿La selectividad del fitoplancton es afectada por la presencia de Rotifera como recurso trófico accesorio?

Rotifera demostró ser un recurso altamente seleccionado por el mejillón. En este sentido los resultados obtenidos indicaron que la selectividad del fitoplancton fue similar entre los tratamientos con presencia y ausencia de rotíferos, aunque con algunas excepciones. Fueron los grupos Chlo (M) y Eugle (XL), según el criterio de MDL, los que mostraron una selectividad elevada y positiva sólo en ausencia de Rotifera como ítem alimentario accesorio, en tanto que Eugle (M) también fue positivamente seleccionada respecto del biovolumen cuando no había rotíferos disponibles como alimento. Esto sugiere que una compensación de la biomasa en la dieta del mejillón se produce cuando el zooplancton está ausente, e indica que pueden esperarse cambios en la composición del ensamble fitoplanctónico si se considera o no la presencia de zooplancton como ítem accesorio y palatable. Los rotíferos tienen una alta calidad nutricional (28-67% de su peso seco son proteínas (Øie y Olsen, 1997)) y tienen relativamente poca movilidad en comparación con los cladóceros y los copépodos característica que hace que sea insuficiente para evitar la depredación del mejillón (Rojas Molina y col., 2010; Fachini y col., 2012).

Con respecto a la selectividad negativa de Copepoda, estos resultados son consistentes con lo encontrado por Rojas Molina y col. (2010) que atribuyen la selectividad negativa a Copepoda (incluyendo nauplii de Copepoda) a su capacidad de escape para evitar la depredación, mientras que la ausencia de selectividad en Cladocera en este estudio puede explicarse por la baja densidad registrada en los tratamientos, considerando que suele ser un ítem alimentario preferido por el molusco al menos experimentalmente (Rojas Molina y col., 2010). En la laguna Irupé –con presencia del molusco-, los cladóceros no mostraron ser un ítem alimentario potencial para *L. fortunei*; en contraste con los rotíferos, que como se ha indicado previamente tienden a ser más abundantes dentro de estos sistemas, y por lo tanto ser un recurso alimentario frecuente para el mejillón.

Capítulo IV: Selectividad alimentaria de *Limnoperna fortunei* sobre el fitoplancton mediada por la presencia de Rotifera como recurso palatable y opcional

Del análisis de las variaciones en la densidad del fitoplancton entre las horas iniciales y finales, surgen dos aspectos relevantes. En primer lugar el hecho de que la reducción en la densidad del fitoplancton a las 12h sea mayor a 90% y en algunos casos del 100%, indica en primer lugar que el volumen de alimento ofrecido no parece haber saciado a *L. fortunei*. Estudios previos realizados con otros bivalvos filtradores han indicado que la saciedad se produce sólo a concentraciones elevadas y por períodos cortos de tiempo (Pascoe y col., 2009) lo que explicaría los resultados obtenidos con *L. fortunei*. En segundo lugar, el hecho de que el molusco se alimenta tanto de fitoplancton como de zooplancton, reduciendo las densidades de ambos a lo largo del tiempo, es indicativo del carácter omnívoro de éste animal. Esta característica ya ha sido registrada por Wong y Levinton (2004) en otros animales filtradores. Considerando que *L. fortunei* es un organismo que pasa su vida adulta adherido a un sustrato, la alimentación omnívora constituye ciertamente una ventaja adaptativa cuando la concentración y tipo de alimento es variable.

Mecanismos multicriterio de selectividad alimentaria

La selectividad alimentaria en los moluscos filtradores opera en diferentes niveles (Shumway, 1985; Baker y col., 2000). El primer mecanismo es el de pre-ingestión y se produce a la altura de los ctenidos (análogos a las branquias en otros organismos acuáticos). Estas estructuras pueden retener las partículas dentro de un espectro de tamaño específico (representado el tamaño en este estudio como el biovolumen y la forma en función de la MDL). Una vez que las partículas superan el mecanismo de selección por tamaño en los ctenidios, son transportadas por los cilios y moco hacia los palpos labiales donde se produce una segunda selección pre-ingestiva. Esta selección depende en gran medida de las características morfo-fisiológicas de las partículas (representados en éste estudio por las características de las paredes celulares de los organismos ofrecidos). En ambas etapas pre-ingestivas las partículas seleccionadas negativamente se unen al moco y son expulsadas como pseudoheces a través del sifón inhalante (**Fig. 5**).

El modelo de regresión no paramétrica (NPMR) demostró una alta capacidad de predicción de la selectividad alimentaria (E_i) cuando se consideró de forma conjunta la

Capítulo IV: Selectividad alimentaria de *Limnoperna fortunei* sobre el fitoplancton mediada por la presencia de Rotifera como recurso palatable y opcional

forma (MDL), el biovolumen y los taxones (en ambos tratamientos $R^2 > 0,8$), lo que indica que la selectividad del fitoplancton depende de varios factores que influyen simultáneamente en la selección. Los resultados muestran en este sentido que *L. fortunei* puede alimentarse efectivamente de partículas de fitoplancton entre 20 μm y 110 μm de MDL.

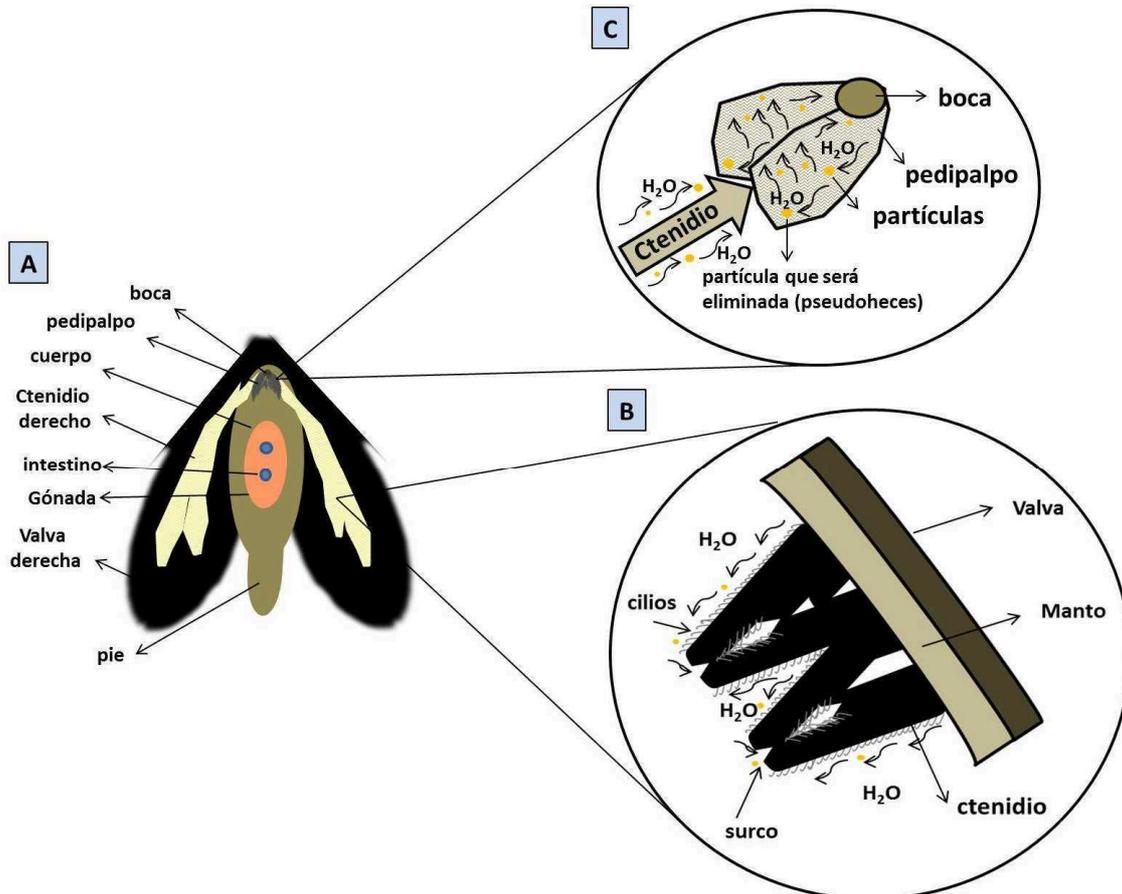


Fig. 5 Esquemización de los procesos de selección pre-ingestivos de partículas a nivel de los ctenidos y los pedipalpos en *L. fortunei*. A= Esquema general de la anatomía interna del molusco. B= Esquema detallado de la estructura de los ctenidos (lamelibranchias) y la circulación del agua y las partículas de alimento. C= Esquema detallado de la estructura de los pedipalpos y localización de la boca mostrando el detalle de la circulación de las partículas de alimento desde los ctenidios (parte B de la figura) hacia los pedipalpos y la boca.

Dreissena polymorpha Pallas, es también un molusco invasor que ha colonizado cuerpos de agua de Europa y América del Norte y es considerado, luego de haberse realizado una gran cantidad de estudios de su ecología y anatomía, como un equivalente ecológico de *L. fortunei* (Karatayev y col., 2007). Los estudios realizados demuestran que *D. polymorpha* puede alimentarse de una amplia gama de ítems fitoplanctónicos (\geq

Capítulo IV: Selectividad alimentaria de *Limnoperna fortunei* sobre el fitoplancton mediada por la presencia de Rotifera como recurso palatable y opcional

7 hasta 100 μm de MDL) (Dionisio Pires y col., 2004; Naddafi y col., 2007) siendo estos resultados consistentes con el rango de MDL registrado para *L. fortunei* en esta tesis (entre 20 y 110 μm).

Los diferentes patrones de selectividad también se observaron para las categorías de biovolumen algal. Este mejillón se alimenta principalmente de partículas entre 500 a $40 \times 10^3 \mu\text{m}^3$, que es coherente con la observación hecha por Rojas Molina y col. (2010). En este sentido, es esperable que en aquellas condiciones en las cuales el molusco se vuelve dominante en el ensamble de depredadores planctónicos, lleve a un exceso de predominio de algas de pequeño biovolumen, favoreciendo incluso el desarrollo de algas que se agregan en colonias mucilaginosas o desarrollen otro tipo de defensa (sustancias tóxicas, espinas, agregados celulares) como una estrategia para evitar la depredación del mejillón. Este aspecto ya sido sugerido por Cataldo y col. (2012) en estudios de mesocosmos con cianobacterias del orden Chroococcales, donde observaron una tendencia a la promoción de colonias de *Microcystis* de mayor volumen en presencia del molusco.

Limnoperna fortunei mostró una selectividad variable por los diferentes taxones ofrecidos. En este sentido, los resultados indican que al menos tres grupos de algas no fueron ingeridos por el molusco independientemente de su MDL o biovolumen. En primer lugar, el grupo Volvocales, compuesto por especies flageladas unicelulares y de pequeño tamaño, principalmente *Chlamydomonas*, vio fuertemente afectado su biovolumen después de las 12h con una reducción de 97% en el tratamiento FZM y 99% en el tratamiento FM, y en comparación con el aumento registrado en el tratamiento FZ. Teniendo en cuenta que muy pocos individuos de *Chlamydomonas* se registraron en el contenido estomacal (menos del 5%) con respecto a las otras 45 especies registradas, puede asumirse que la mayoría de los individuos fueron expulsados como pseudoheces o bien fueron digeridos muy rápidamente. Dionisio Pires y Van Donk (2002) mostraron que *D. polymorpha* prefiere pequeñas colonias, no tóxicas de *Microcystis* antes que ingerir *Chlamydomonas*, un comportamiento que atribuyeron al espesor de la pared celular de este género del orden Volvocales (clase Chlorophyceae). En este caso, la evidencia no es conclusiva debido a que no se analizó en este estudio la composición de las pseudoheces de *L. fortunei* pero es probable que

Capítulo IV: Selectividad alimentaria de *Limnoperna fortunei* sobre el fitoplancton mediada por la presencia de Rotifera como recurso palatable y opcional

un mecanismo similar ocurra con este mejillón invasor considerando que se registraron dentro del estómago 46 taxones de fitoplancton de variada forma y tamaño.

Por su parte, el grupo de las Cryptophyceae, que estuvo representada principalmente por el género *Cryptomonas*, no experimentó una disminución de su biovolumen en presencia de *L. fortunei* (**Fig. 2**) presentando además, un índice de selección negativa tanto en el tratamiento FZM como en el tratamiento FM. Como dato accesorio, fueron registrados un muy bajo número de individuos en el contenido estomacal (menos del 0,00002% del biovolumen total de fitoplancton) lo que sugiere que este grupo no estuvo disponible para la filtración del molusco o bien presentaron una selección negativa y fueron eliminados como pseudoheces (poco probable si se considera que no sufrió cambios significativos en su densidad a nivel de la columna de agua). Estos resultados son consistentes con lo registrado en estudios de dieta realizados por Rojas Molina y col. (2010) que no encontraron *Cryptomonas* en el contenido del estómago a pesar de su presencia en el medio ambiente y con un estudio experimental previo a esta tesis (Frau y col., 2013) donde no se evidenciaron cambios en la densidad de *Cryptomonas* en presencia del mejillón. Conclusiones similares se han alcanzado para el bivalvo invasor *Corbicula fluminea* Müller, que ha invadido cuerpos de agua similares a los que ahora habita *L. fortunei* (véase la Tabla 2. y la Fig. 6 en Boltovskoy y col., 1995). Los resultados contrastan con estudios realizados con *D. polymorpha* en los que se observó una selección alta y positiva de *Cryptomonas* considerando su alta palatabilidad y elevado contenido nutricional (Bastviken y col., 1998; Naddafi y col., 2007). Ciertamente, serían necesarios nuevos estudios específicos relacionados con la selectividad alimentaria de *L. fortunei* sobre las *Cryptomonas* para terminar de dirimir esta cuestión.

Por último, el grupo de fitoplancton Eugle (M), cuando se consideró la MDL, también fue seleccionado negativamente por el mejillón. El único representante de este grupo fue el género *Trachelomonas* que se destaca por su cubierta protectora conocida como lóriga. Esta estructura está compuesta de minerales y mucílago pudiendo ser esférica, subsférica, elipsoidal, ovoide o aovadas, punteada de forma variable, con espinas o lisa, con o sin un collar (Wołowski y Walne, 2014). Los estudios realizados con *Mytilus edulis* (bivalvo marino) han demostrado que los compuestos químicos presentes en la

Capítulo IV: Selectividad alimentaria de *Limnoperna fortunei* sobre el fitoplancton mediada por la presencia de Rotifera como recurso palatable y opcional

pared celular de las algas, así como también la carga electrostática de las partículas pueden influir en la eficiencia de la selección de alimento (Ward y Targett, 1989; Hernroth y col., 2000). Las características de la pared celular, también ha sido sugerido como un factor que controla la selección de ítems alimentarios en *D. polymorpha* (Naddafi y col., 2007) pero en *L. fortunei*, es un aspecto clave que aún no se ha evaluado.

En cuanto a los patrones de selectividad positiva por MDL y biovolumen, la selectividad fue positiva y alta para Chlorococcales, Desmidiáles, Chrysophyceae y Euglenophyceae (excepto Eugle (M) en MLD). Las altas concentraciones de ácidos grasos poliinsaturados de cadena larga (PUFA), particularmente EPA (ácido eicosapentaenoico) y DHA (ácido docosahexaenoico), tienen un efecto positivo en varios aspectos de la biología de los bivalvos tales como el crecimiento, la mortalidad, la calidad de los huevos y el éxito del reclutamiento (Naddafi y col., 2007). De acuerdo con estudios recientes de los extractos de lípidos totales, las especies de Chrysophyceae pueden ser ricas fuentes de EPA en tanto que las Euglenophyceae pueden ser una fuente significativa de DHA (Lang y col., 2011). Las Chlorophyceae contienen poco o nada de EPA o DHA (Naddafi y col., 2007) con la excepción de Desmidiáles que puede tener altas concentraciones de PUFA (Nailwal y col., 2013). Chlorococcales tienen poco contenido de PUFA pero algunas especies tienen un alto contenido en proteínas que varía entre el 15% y el 88% de la materia seca (Toyub y col., 2008). Chlorococcales fue el grupo más abundante en el conjunto de fitoplancton ofrecido al mejillón (**Fig. 2**) y este dominio es consistente con la composición de fitoplancton típica de ambientes asociados al sistema del Paraná (Zalocar de Domitrovic 1999, 2005). Los resultados obtenidos indican que el molusco puede beneficiarse con la captura e ingestión tanto de fitoplancton con alto contenido de PUFAs de cadena larga, tal es el caso de Desmidiáles, Euglenophyceae y Chrysophyceae, así como también de fitoplancton de menor contenido de PUFAs pero alto contenido en proteínas como las Chlorococcales.

CONCLUSIONES GENERALES

Conclusiones Generales

Esta tesis doctoral tuvo por objetivo general determinar la importancia de los factores de regulación de *bottom-up* y *top-down* sobre la estructura del fitoplancton en dos lagunas con diferentes tipos de conexión hidrológica (vertical y lateral) al sistema fluvial. Como puede apreciarse el modelo propuesto por McQueen y col. (1989) tienen un efecto variable, con mayor intensidad en lagunas con conexión vertical y muy bajo en laguna con conexión lateral donde el efecto del pulso hidrológico fue el factor predominante (**Fig. 1**).

La importancia del pulso muestra ser un factor de relevancia especialmente en la laguna Irupé que se conecta al sistema fluvial de forma superficial a través del arroyo Miní. Sin embargo, su efecto tuvo menor intensidad en la laguna El Mirador que se conecta al sistema fluvial a través de la napa freática (conexión vertical). Los depredadores (*top-down*), la disponibilidad de nutrientes (*bottom-up*), la composición y biovolumen del fitoplancton y las variaciones de la conductividad y la turbidez; son todas variables que se asociaron de una u otra forma a las variaciones del río en ambas lagunas estudiadas, no demostrando ser la vegetación un factor de regulación de importancia al analizar las variaciones de biovolumen fitoplanctónico entre puntos de muestreo. En estas lagunas estudiadas al menos, esto podría ser atribuido a que en ninguna de las dos lagunas analizadas la vegetación fue dominante en el espejo de agua. Su influencia tampoco mostró ser relevante en las zonas litorales donde se especula que la mezcla de la masa de agua reduciría el efecto de la vegetación sobre el fitoplancton en la laguna El Mirador. En la laguna Irupé por su parte, la presencia de parches de vegetación móviles a lo largo del tiempo y litorales también estaría determinando que su efecto sea reducido al menos a nivel del biovolumen fitoplanctónico.

La alternancia de la potamofase (fase de aguas altas) y la limnofase (fase de aguas bajas) del pulso hidrológico se vieron reflejadas principalmente en las variaciones de volumen y la mezcla de la columna de agua -posiblemente por efecto del viento- durante la fase de aguas bajas. En la laguna Irupé el aumento del volumen de agua durante la potamofase tuvo un efecto directo sobre la riqueza de especies, la composición relativa y el biovolumen de grupos de fitoplancton. En esta laguna, la conexión superficial con el sistema lótico parece favorecer la riqueza de especies a lo largo del año, y en particular, a dos grupos algales durante la potamofase. Estos dos grupos corresponden al orden Volvocales y la clase Cryptophyceae que mostraron ser más resistentes al lavado posiblemente al ser organismos unicelulares, flagelados y con tasas de reproducción elevadas, que además se ven favorecidas por el acoplamiento parcial de la temperatura con el pulso. Sin embargo, la entrada de agua durante todo el año muestra tener un efecto negativo sobre el biovolumen total que es comparativamente menor que en la laguna El Mirador con conexión vertical al

Conclusiones Generales

sistema fluvial. Por su parte, en la laguna El Mirador, la conexión lateral está interrumpida y esto ciertamente influye en la riqueza (menor número de especies que forman el ensamble de fitoplancton a lo largo del año), pero favorece el desarrollo durante la fase de aguas altas de algas como las Euglenophyceae y las Dinophyceae que parecen aprovechar eficientemente la mayor cantidad de recursos (principalmente nutrientes y luz) y la estabilidad en la columna de agua para aumentar el biovolumen algal. Es en esta laguna, además, donde el grupo Cyanobacteria se encuentra mejor representado en número de especies y biovolumen; estando también posiblemente favorecido por la estabilidad de la columna de agua y la disponibilidad de nutrientes. En la limnofase la reducción de la columna de agua en ambas lagunas parece favorecer la re-suspensión de las Bacillariophyceae que aumentan su nivel de representatividad en el ensamble fitoplanctónico y en la laguna Irupé también durante la fase de aguas altas al haber un reclutamiento de individuos desde el sistema lótico donde son un grupo dominante.

Ambas lagunas mostraron valores de conductividad disímiles (elevados en El Mirador y bajos en Irupé) pareciendo esto estar regulado en primer lugar, por efecto de la concentración de los iones durante la limnofase, y particularmente en El Mirador, por la entrada de agua con mayor conductividad desde la napa freática. El aumento en la conductividad puede estar constituyéndose como un factor relevante, especialmente en la laguna El Mirador durante la fase de aguas bajas, donde podría estar favoreciendo a algunos representantes de la clase Bacillariophyceae (e.j. *Nitzschia*, *Pinnularia*, *Cocconeis* y pequeñas diatomeas céntricas no identificadas) y la división Cyanobacteria (e.j. *Spirulina*, *Oscillatoria*, *Aphanocapsa*, *Merismopedia*, *Microcystis* y posiblemente *Coelomonas*); siendo que todas estas especies presentan mayores afinidades por conductividades elevadas.

Los cambios de turbidez no mostraron ser un factor de control en la laguna El Mirador pero sí en la laguna Irupé. En la laguna Irupé, estos cambios se produjeron durante la fase aguas bajas y no como se esperaría, por la entrada del flujo hidrosedimentológico del río Bermejo, durante aguas altas. En esta laguna el aumento de la turbidez mostró estar vinculado con el desarrollo de representantes mixotróficos facultativos y obligados de la Clase Chrysophyceae (e.j. *Chromulina*, *Ochromonas*) y de la clase Euglenophyceae (principalmente *Euglena* y *Trachelomonas*). En El Mirador, en contraste, el aumento en el biovolumen de dinoflagelados y euglenoideos se produjo durante la fase de aguas altas cuando estos grupos pudieron verse favorecidos por una temperatura elevada, una alta calidad lumínica y disponibilidad de nutrientes.

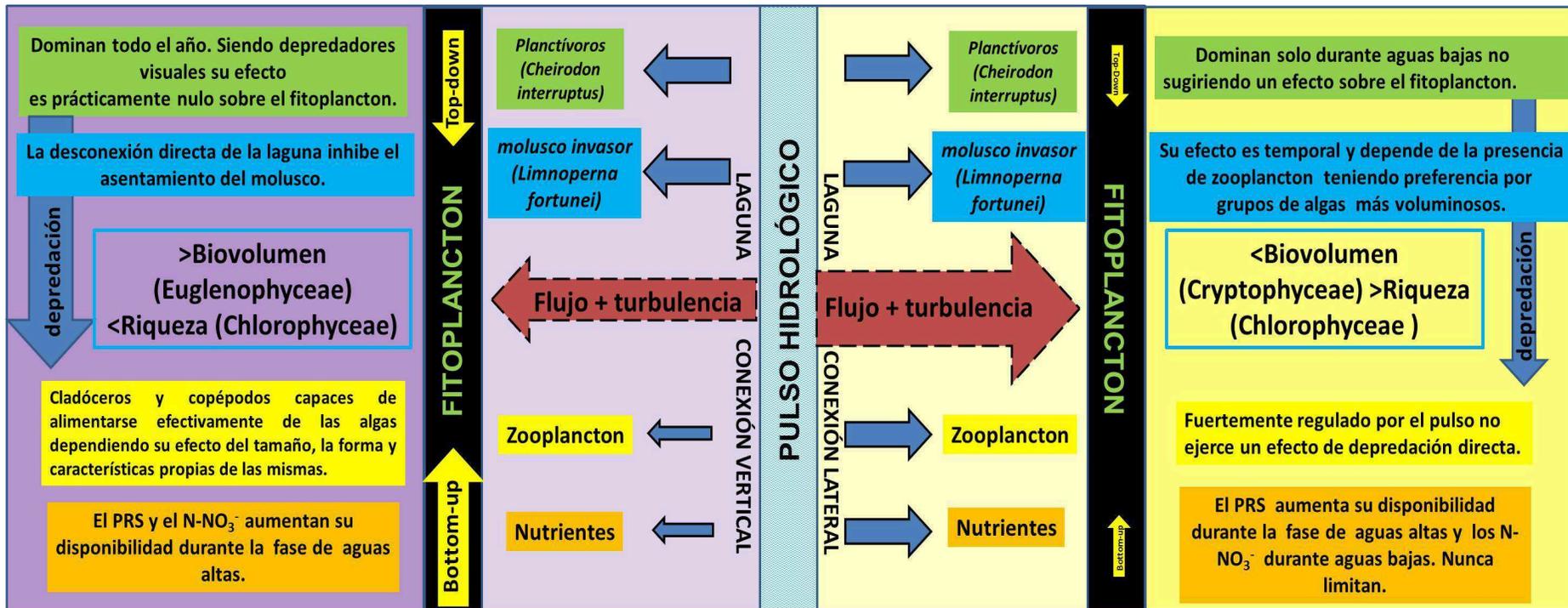
Conclusiones Generales

En relación a los cambios observados en la concentración de nutrientes medidos (PRS y N-NO_3^-), los resultados obtenidos sugieren que en ninguna de las dos lagunas fueron limitantes para el desarrollo fitoplanctónico, pero sí pudieron haber ejercido una influencia positiva en la laguna El Mirador, especialmente sobre los euglenoideos y dinoflagelados. En la laguna Irupé la entrada del flujo de agua a la laguna parece asegurar cantidades de PRS por encima del nivel de limitación. En El Mirador, el aumento de PRS también se produjo durante la fase de aguas altas, pero en este caso los resultados sugieren que adquieren mayor importancia otros factores locales como el arrastre de materia orgánica en descomposición desde la periferia de la laguna y elevadas temperaturas que favorecen su descomposición elemental. Respecto del nitrógeno como nutriente de importancia para el desarrollo fitoplanctónico, en esta tesis no se contaba con datos de la concentración de amonio, no obstante, las concentraciones obtenidas de N-NO_3^- mostraron estar siempre por encima del nivel de limitación, sugiriendo esto que el nitrógeno tampoco fue un factor limitante para el desarrollo fitoplanctónico.

Respecto de la depredación (*top-down*) como factor estructurador del fitoplancton, nuevamente fue el pulso hidrológico el que mostró regular la importancia de esta fuerza de control en la laguna conectada lateralmente, siendo otros procesos locales los que determinaron su fuerza en la laguna con conexión vertical. *Cheirodon interruptus*, pez planctívoro dominante en ambas lagunas, no mostró ser un factor de control directo del fitoplancton pero sí del zooplancton al menos en la laguna El Mirador. Su efecto sobre el zooplancton parece depender de la abundancia; mostrando una fuerte presión de depredación sobre los cladóceros y no tanto sobre los rotíferos (menor tamaño y mayor capacidad de reproducción) o los copépodos adultos (mayor capacidad de escape) pero sí sobre formas juveniles con apéndices locomotores menos desarrollados. Es esperable no obstante que la intensidad de depredación de *C. interruptus* esté supeditada a la biomasa que este grupo puede alcanzar. Estudios anteriores ya han demostrado que la dominancia de peces planctívoros aumenta en sistemas desconectados superficialmente del sistema fluvial al disminuir la intensidad de depredación de peces piscívoros sobre los planctívoros. En este caso las lagunas estudiadas muestran un buen ajuste a este patrón, haciendo que la intensidad de depredación de *C. interruptus* sea mayor en la laguna El Mirador y esto determine una composición zooplanctónica dominada por rotíferos micrófagos. En la laguna Irupé, sin embargo, la biomasa alcanzada por *C. interruptus* sugiere un efecto de depredación menor y esto determinaría que en este caso sean las variaciones en el pulso hidrológico, sean el principal factor que promueve nuevamente la dominancia de rotíferos micrófagos en el ensamble zooplanctónico.

Conclusiones Generales

Fig. 1. Esquema conceptual comparativo de los factores de control del fitoplancton (bottom-up/top-down y pulso hidrológico) en las dos lagunas estudiadas. El volumen de las flechas indica la intensidad del efecto sugerido.



En cuanto a la importancia de la depredación del zooplancton sobre el fitoplancton, los resultados obtenidos muestran que un menor tamaño del zooplancton, en comparación con sistemas templados, no se traduce en una incapacidad de depredación sobre el fitoplancton como ha sido sugerido previamente por otros autores. Los cladóceros y los copépodos muestran ser efectivos depredadores del fitoplancton dependiendo su efecto del tamaño del depredador y características propias de las algas como son su forma, tamaño y palatabilidad de la pared celular. En este sentido los resultados sugieren que a nivel de sistema, el zooplancton sería capaz de constituirse como un factor de control del fitoplancton en ausencia de peces. La fuerte presión de depredación ejercida por *C. interruptus* a lo largo del año en la laguna El Mirador; y la fuerte influencia del flujo de agua en la laguna Irupé (permanentemente conectada superficialmente al sistema fluvial), sin embargo, estarían determinando que el efecto de control del zooplancton sobre el micro y meso-fitoplancton (2 a 200 μm) analizado en esta tesis sea reducido y poco evidente a nivel del ensamble fitoplanctónico.

Por último, el pulso hidrológico también mostró constituirse como en un factor regulador de la presencia de *L. fortunei* en ambas lagunas. En la laguna con conexión vertical la ausencia de una conexión hidrológica superficial, que conecte a la laguna con el resto del sistema, determina que este molusco invasor no haya sido capaz de colonizarla. Por su parte, en la laguna Irupé la presencia y abundancia de *L. fortunei* parece estar gobernada por el movimiento de la vegetación acuática producto de las variaciones en la entrada y salida del agua dentro de la laguna. Estudios complementarios realizados en el mismo sistema (Saigo y col., 2016) no registraron individuos vivos en la región bentónica de la laguna. Este mejillón presenta hábitos epifaunales y necesita un sustrato rígido para formar el biso que lo sostiene. Al menos durante el periodo de muestreo, la presencia de un sustrato limoso y fino en el cuerpo de agua, determinaría que los individuos de *L. fortunei* que se desprenden de las raíces -por efecto de la gravedad al crecer de tamaño- no serían capaces de sobrevivir en la región bentónica y generar por lo tanto un efecto significativo sobre el plancton una vez que ya no están asociados a la vegetación flotante. No se cuenta con información publicada acerca de la dinámica de *L. fortunei* asociada a vegetación en el río Paraná Medio constituyéndose por lo tanto en un factor que debería ser profundizado en estudios posteriores a esta tesis en términos de dirimir la influencia que el molusco puede tener en lagunas conectado lateralmente al sistema del río Paraná.

En relación al efecto de filtración del molusco, los resultados obtenidos sugieren un efecto de relevancia sobre la composición y biovolumen del fitoplancton. El mejillón es capaz de

realizar una filtración selectiva y elevada sobre aquellos grupos más voluminosos y palatables (euglenoideos y colonias-cenobios de clorofíceas). Los resultados también mostraron que esta selectividad se encuentra mediada por la presencia de rotíferos en el ambiente, evidenciando una preferencia por estos últimos antes que por el fitoplancton, pero manifestando –cuando los rotíferos no están presentes- una tendencia a depredar sobre las algas más voluminosas.

A modo de cierre de esta tesis y haciendo un análisis general de la información obtenida, puede expresarse la clara necesidad de continuar trabajando en modelos conceptuales abarcativos que nos permita explicar mejor el funcionamiento ecológico de los sistemas acuáticos vinculados a los ríos de llanura (Ward y col. 2002). Al respecto, la aplicación de teorías de control trófico generadas para ambientes templados y profundos (*top-down/bottom up* y la teoría de cascada trófica); y por otro lado las teorías asociadas al movimiento del agua (teoría del pulso, teoría del río continuo, teoría del corredor hiporreico, entre otras) explican sólo aspectos individuales pero altamente conectados entre sí del funcionamiento de sistemas acuáticos continentales. Estudios posteriores a esta tesis y una profundización de la dinámica de los factores de control sugeridos de importancia (nutrientes, variaciones ambientales y dinámica de depredadores vinculados a las variaciones en el pulso hidrológico) -tanto en el tiempo como en el espacio- seguramente permitirán tener en el futuro una perspectiva más clara de cómo estos sistemas funcionan y se perpetúan en el tiempo.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. Ahearn, D.S.; Viers, J.H.; Mount, J.F. y Dahlgren, R.A. (2006) *Priming the productivity pump: flood pulse driven trends in suspended algal biomass distribution across a restored floodplain*. *Freshwater Biol.* 51: 1417–1433.
2. Amoros, C. y Roux, A.L. (1988) *Interaction between water bodies within the floodplain of large rivers: function and development of connectivity*. *Münstersche Geographische Arbeiten*, 29, 125–130.
3. Amoros, C. y Bornette, G. (2002) *Connectivity and biocomplexity in waterbodies of riverine floodplains*. *Freshwater Biol.* 47:761–776.
4. APHA. 1995. *Standard methods for the examination of water and wastewater. 19th ed.* Washington (DC): American Public Health Association, Estados Unidos, p. 1496.
5. Attayde, J.L. y Hansson, L. (2001) *The relative importance of fish predation and excretion effects on planktonic communities*. *Limnol. Oceanogr.* 46: 1001-1012.
6. Baker, S.M.; Levinton, J.S. y Ward, J.E. (2000) *Particle transport in the Zebra Mussel, Dreissena polymorpha (Pallas)*. *Biol Bull.* 199: 116–125.
7. Bastviken, D.T.E.; Caraco, N.F. y Cole, J.J. (1998) *Experimental measurements of zebra mussel (Dreissena polymorpha) impacts on phytoplankton community composition*. *Freshwat Biol.* 39: 375–386.
8. Benndorf, J.; Böing, W.; Koop, J. y Neubauer, I. (2002) *Top-down control of phytoplankton: the role of time scale, lake depth and trophic state*. *Freshwater Biol.* 47: 2282–2295.
9. Bere, T. y Tundisi, J.G. (2011) *Influence of ionic strength and conductivity on benthic diatom communities in a tropical river (Monjolinho), So Carlos-SP, Brazil*. *Hydrobiologia* 661: 261–276.
10. Beveridge, M.C. y Baird, D.J. (2000) *Diet, feeding and digestive physiology*. En: *Tilapias: Biology and Exploitation* (Eds.: Beveridge, M.C.M. y McAndrew, B.J.) Kluwer Academic Publishers, Liege, p. 59–87.
11. Bicudo, D.C.; Fonseca, B.M.; Bini, L.M.; Crossetti, L.O.; Bicudo, C.E. y Araujo-Jesús, T. (2007) *Undesirable side-effects of water hyacinth control in a shallow tropical reservoir*. *Freshwat. Biol.* 52: 1120–1133.
12. Boltovskoy, D.; Izaguirrel, I. y Correa, N. (1995) *Feeding selectivity of Corbicula fluminea (Bivalve) on natural phytoplankton*. *Hydrobiologia* 312: 171–182.

13. Boltovskoy, D. y Cataldo, D. (1999) *Population Dynamics of Limnoperna fortunei, an Invasive Fouling Mollusc, in the Lower Paran River (Argentina)*. *Bioufuling* 14: 255-263.
14. Boltovskoy, D.; Correa, N.; Sylvester, F. y Cataldo, D. (2015) *Nutrient recycling, phytoplankton grazing, and associated impacts of Limnoperna fortunei*. En: *Limnoperna fortunei: the ecology, distribution and control of a swiftly spreading invasive fouling mussel* (Ed.: Boltovskoy, D.) Springer International Publishing, Switzerland, p. 153-176.
15. Bonetto, C. y Martinez de Ferrato, A. (1966) *"Introducción al estudio del zooplancton de las cuencas isleñas del Paraná Medio"*. *Physis* 26: 385-396.
16. Bonetto, C.; Zalocar, Y.; Planas, D. y Pedrozo, F. (1991) *Responses of phytoplankton to experimental nutrient enrichment in the Paraguay, Bermejo and Upper Parana rivers*. *Trop. Ecol.* 32: 47-54.
17. Bonetto, C.; de Cabo, L.; Gabellone, N.; Vinocur, A.; Donadelli, J. y Unrein, F. (1994) *Nutrient dynamics in the deltaic floodplain of the Lower Parana River*. *Arch. Hydrob.* 131: 277-295.
18. Borer, E.T.; Seabloom, E.W.; Shurin, J.B.; Anderson, K.E.; Blanchette, C.A.; Broitman, B.; Cooper, S.D. y Halpern, B.S. (2005) *What determines the strength of a trophic cascade?* *Ecology* 86: 528–537.
19. Boulton, A.J.; Findlay, S.; Marmonier, P.; Stanley, E.H. y Valett, H.M. (1998) *The Functional Significance of the Hyporheic Zone in Streams and Rivers*. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 29: 59-81.
20. Bouvy, M.; Falcao, D.; Marinho, M.; Pagano, M. y Moura, A. (2000) *Occurrence of Cyndrospermopsis (Cyanobacteria) in 39 Brazilian tropical reservoirs during the 1998 drought*. *Aquat. Microb. Ecol.* 23: 13-27.
21. Boverí, M.B. y Quirós, R. (2002) *Trophic interactions in Pampean shallow lakes: evaluation of silverside predatory effects on mesocosm experiemnts*. *Verh Int Ver Theoret. Angew Limnol.* 28: 1274-1278.
22. Boverí, M. y Quirós, R. (2007) *Cascading trophic effects in pampean shallow lakes: results of a mesocosm experiment using two coexisting fish species with different feeding strategies*. *Hydrobiologia* 584: 215-222.
23. Bovo-Scomparin, V.M. y Train, S. (2008) *Long-term variability of the phytoplankton community in an isolated floodplain lake of the Ivinhema River State Park, Brazil*. *Hydrobiologia* 610: 331–344.

24. Brugnoli, E.; Clemente, J.; Boccardi, L.; Borthagaray, B. y Scarabino, F. (2005) *Golden mussel Limnoperna fortunei (Bivalvia: Mytilidae) distribution in the main hydrographical basins of Uruguay: update and predictions*. An Acad Bras Ciênc 77: 235–244.
25. Byrnes, J.; Stachowicz, J.J.; Hultgren, K.M.; Hughes, A.R.; Olyarnik, S.V. y Thornber, C.S. (2006) *Predator diversity strengthens trophic cascades in kelp forests by modifying herbivore behavior*. Ecol. Lett. 9: 61–71.
26. Callieri, C.; Corno, G. y Bertoni, R. (2006) *Bacterial grazing by mixotrophic flagellates and Daphnia longispina: a comparison in a fishless alpine lake*. Aquat. Microb. Ecol. 42: 127–137.
27. Câmara, F.R.A.; Lima, A.K.A.; Rocha, O. y Chellappa, N.T. (2009) *The Role of Nutrient Dynamics on the Phytoplankton Biomass (Chlorophyll a) of a Reservoir-Channel Continuum in a Semi-Arid Tropical Region*. Acta Limnol. Bras. 21: 431-439.
28. Caparroy, P.; Høgsbro, T.U. y Visser, A.W. (2000) *Modelling the attack success of planktonic predators: patterns and mechanisms of prey size selectivity*. J. Plankton Res. 22: 1871-1900.
29. Capello, S. (2010) *Caracterización de las comunidades de ortópteros y evaluación del efecto de consumo sobre los camalotales de diferentes ambientes leníticos en la llanura aluvial del río Paraná Medio*. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Argentina, p. 210.
30. Carignan, R. y Planas, D. (1994) *Recognition of nutrient and light limitation in turbid mixed layers: three approaches compared in the Paraná floodplain (Argentina)*. Limnol. Oceanogr. 39: 580-596.
31. Carpenter, S.R.; Kitchell, J.F.; Hodgson, J.R.; Cocharan, P.A.; Elser, J.J.; Elser, M.M.; Lodge, D.M.; Kretchmer, D.; He, D. y Von Ende, C.N. (1987) *Regulation of lake primary productivity by food web structure*. Ecology 68: 1863-1876.
32. Cataldo, D. y Boltovskoy, D. (2000) *Yearly reproductive activity of Limnoperna fortunei, as inferred from the occurrence of its larvae in the plankton of the lower Paraná river and the Río de la Plata estuary (Argentina)*. Aquat. Ecol. 34: 307–317.

33. Cataldo, D.; O'Farrell, I.; Paolucci, E.; Sylvester, F. y Boltovskoy, D. (2011) *Impact of the invasive golden mussel (Limnoperna fortunei) on phytoplankton and nutrient cycling*. *Aquat Inv.* 7: 91–100.
34. Cataldo, D.; Vinocur, A.; O'Farrell, I.; Paolucci, E.; Leites, V. y Boltovskoy, D. (2012) *The introduced bivalve Limnoperna fortunei boosts Microcystis growth in Salto Grande reservoir (Argentina): evidence from mesocosm experiments*. *Hydrobiologia* 680: 25–38.
35. Chase, J.M. (1999) *Food Web Effects of Prey Size Refugia: Variable Interactions and Alternative Stable Equilibria*. *American Nat* 154: 559-570.
36. Chase, J.M. (2003) *Strong and weak trophic cascades along a productivity gradient*. *Oikos* 101: 187–195.
37. Chase, J.M.; Burgett, A.A. y Biroh, E.G. (2010) *Habitat isolation moderates the strength of top-down control in experimental pond food webs*. *Ecology* 91: 637–643.
38. Chellappa, N.T y Medeiros Costa, M.A. (2003) *Dominant and co-existing species of Cyanobacteria from a Eutrophicated reservoir of Rio Grande do Norte State, Brazil*. *Acta Oecol.* 24: 3-10.
39. Cohen, N. (2010) *The Effect of Increased Salinity on Diversity and Abundance of Diatoms*. Tesis. Universidad Estatal de Pensilvania, p. 20.
40. Collins, P.; Williner, V. y Giri, F. (2007) *Littoral communities: macrocrustaceans*. En: *The Middle Paraná River, limnology of a subtropical wetland* (Eds.: Iriondo M.H; Paggi J.C y Parma M.J). Springer-Verlag, Berlin, Germany, p. 277–302.
41. Conzonno, V. (2009) *Elementos Mayoritarios: Salinidad*. En: *Limnología Química* (Ed.: Conzonno, V.) Universidad Nacional de La Plata, La Plata, p. 191–209.
42. Conzonno, V. (2009) *Materia orgánica. Sustancias húmicas*. En: *Limnología Química* (Ed.: Conzonno, V.) Universidad Nacional de La Plata, La Plata, p. 191–209.
43. Costa, M.R.A., Attayde, J.L. y Becker, V. (2016) *Effects of water level reduction on the dynamics of phytoplankton functional groups in tropical semi-arid shallow lakes*. *Hydrobiologia*. DOI 10.1007/s10750-015-2593-6.

44. Cyr, H. (1998) *Cladoceran and copepod-dominated zooplankton communities graze at similar rate in low productivity lakes*. Can J Fish Aquat Sci. 55: 414-422.
45. Darrigran, G. y Pastorino, G. (1993) *Bivalvos invasores en el Río de la Plata, Argentina*. Com. Soc. Malac. 64-65: 309-313.
46. Darrigran, G. y Pastorino, G. (1995) *The recent introduction of a freshwater asiatic bivalve, *Limnoperna fortunei* (Mytilidae) into South America*. Veliger 38: 171-175.
47. Darrigran, G.; Martin, S.M.; Gullo, B. y Armendariz, L. (1998) *Macroinvertebrates associated to *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1987) (*Bivalvia*, *Mytilidae*), Río de la Plata, Argentina*. Hydrobiologia 367: 223-230.
48. Darrigran, G. y Damborenea, C. (2011) *Ecosystem engineering impact of *Limnoperna fortunei* in South America*. Zoolog. Sci. 28: 1-7.
49. Depetris, P.J. (2007) *The Paraná River under extreme flooding: a hydrological and hydro-geochemical insight*. Interciencia 32: 656-662.
50. Descy, J.P.; Everbecq, E.; Gosselain, V.; Viroux, L. y Smits, J.S. (2003) *Modeling the impact of benthic filter-feeders on the composition and biomass of river plankton*. Freshwater Biol. 48: 404-417.
51. Descy, J.P.; Leitaó, M.; Everbecq, E.; Smits, J.S. y Franc, J. (2011) *Phytoplankton of the River Loire, France: a biodiversity and modeling study*. J. Plankton Res. 0: 1-16.
52. Duttagupta, S., Gupta, S. y Gupta, A. (2004) *Euglenoid blooms in the floodplain wetlands of Barak Valley, Assam, North eastern India*. J. Environ. Biol. 25 (3): 369-373.
53. Devercelli, M. (2006) *Phytoplankton of the Middle Paraná River during an Anomalous Hydrological Period: A Morphological and Functional Approach*. Hydrobiologia 563: 465-478.
54. Devercelli, M. y Williner, V. (2006) *Diatom grazing by *Aegla uruguayana* (Decapoda: Anomura: Aeglidae): digestibility and cell viability after gut passage*. Ann. Limnol. - Int. J. Lim. 42: 73-77.
55. Devercelli, M. (2010) *Changes in phytoplankton morpho-functional groups induced by extreme hydroclimatic events in the Middle Paraná River (Argentina)*. Hydrobiologia 639: 5-19.

56. Devercelli, M.; Scarabotti, P.; Mayora, G.; Schneider, B. y Giri, F. (2016) *Unravelling the role of determinism and stochasticity in structuring the phytoplanktonic metacommunity of the Paraná River floodplain*. *Hydrobiologia* 764: 139-156.
57. Dionisio Pires, L.M. y Van Donk, E. (2002) *Comparing grazing by Dreissena polymorpha on phytoplankton in the presence of toxic and non-toxic cyanobacteria*. *Freshwat Biol.* 47: 1855–1865.
58. Dionisio Pires, L.M.; Jonker, R.R.; Van Donk, E. y Laanbroek, H.J (2004) *Selective grazing by adults and larvae of the zebra mussel (Dreissena polymorpha): application of flow cytometry to natural seston*. *Freshwater Biol.* 49: 116–126.
59. Drago, E. (1989). *Morphological and hydrological characteristics of the floodplain ponds of the Middle Paraná River (Argentina)*. *Rev. Hydrobiol. Trop.* 22: 183–190.
60. Drago, E. y Quirós, R. (1996) *The hydrochemistry of the inland waters of Argentina; a review*. *Int. J. Salt Lake Res.* 4:315–325.
61. Drenner, R.W.; Threlkeld, S.T. y McCracken, M.D. (1986) *Experimental Analysis of the Direct and indirect Effects of an Omnivorous Filter-Feeding Clupeid on Plankton Community Structure*. *Can J Fish Aquat Sci.* 43: 1935-1945.
62. Dussart, B.H. y Defaye, D. (2001) *Introduction to the Copepoda*. En: *Guides to the Identification of the Macroinvertebrates of the Continental Waters of the World* (Ed.: Dumont, H.J.). Backhuys, Leiden, p. 344.
63. Eskinazi-Sant'Anna, E.M.; Maia-Barbosa, P.M. y Barbosa, F.A.R. (2002) *On the natural diet of Daphnia laevis in the eutrophic pampulha reservoir (Belo Horizonte, Minas Gerais)*. *Braz. J. Biol.* 62: 445-452.
64. Fachini, A.; Gazulha, V. y Pedrozo, C.S. (2012) *Os impactos do mexilhão-dourado sobre a comunidade planctônica*. M. Sc. Tesis. Universidade Federal de Río Grande do Sul, Brasil, p. 68.
65. Fernández, E.M.; Ferriz, R.A.; Bentos, C.A. y López, G.R. (2012) *Dieta y ecomorfología de la ictiofauna del arroyo Manantiales, provincia de Buenos Aires, Argentina*. *Rev. MACN* 14: 1–13.
66. Fernando, C.H. (1994) *Zooplankton, fish and fisheries in tropical freshwaters*. *Hydrobiologia* 272: 105–123.

67. Ferriz, R.A.; Bentos, C.A; Fernández, E.M. y López, G.R. (2011) *Reproducción y dinámica poblacional de Cheirodon interruptus (Ostariophysi: Characidae) en el arroyo El Portugués, alta cuenca del río Samborombón, Argentina*. Lat Am J Aquat Res. 39: 151-160.
68. Fraisse, S.; Bormans, M. y Lagadeuc, Y. (2015) *Turbulence effects on phytoplankton morpho-functional traits selection*. Limnol. Oceanogr. 60: 872-884.
69. Frau, D.; Rojas Molina, F.; Devercelli, M. y José de Paggi, S. (2013) *The effect of an invading filter-feeding bivalve on a phytoplankton assemblage from the Paraná system: a mesocosm experiment*. Mar. Freshw. Behav. Physiol. 45: 303–316.
70. Frau, D., Battauz, Y., Mayora, G., Marconi, P. (2015) *Controlling Factors of Planktonic Communities over a Salinity Gradient in High Altitude Lakes*. Ann. Limnol. - Int. J. Lim. 51: 261–272.
71. Gagneten, A.M.; Ronchi, A.L.; Rojas Molina, F. y Sobrero, R. (2000) *Aportes al conocimiento del ambiente acuático de la Reserva Ecológica de la Ciudad Universitaria "EL POZO" Y de su diversidad zooplanctonica*. FABICB 4: 111-122.
72. García de Emiliani, M.O. (1980) *Fitoplancton de una laguna del valle aluvial del río Paraná ('Los Matadores'), Santa Fe, Argentina. Estructura y distribución en relación a factores ambientales*. Ecología 4: 127–140.
73. García de Emiliani, M.O. (1981) *Fitoplancton de los principales cauces y tributarios del valle aluvial del río Paraná: tramo Goya-Diamante, I*. Rev. Asoc. Cienc. Nat. Litoral 12: 112–125.
74. García de Emiliani, M.O. y Anselmi de Manavella, M.I. (1983) *Fitoplancton de los principales cauces y tributarios del valle aluvial del Río Paraná: tramo Goya-Diamante. III*. Rev. As. Cienc. Nat. Litoral 14: 217-237.
75. García de Emiliani, M.O. (1985) *Fitoplancton de los principales cauces y tributarios del valle aluvial del río Paraná: tramo Goya-Diamante. III*. Rev. As. Cienc. Nat. Litoral 16: 95-112.
76. García de Emiliani, M.O. (1986) *Fitoplancton de los principales cauces y tributarios del valle aluvial del río Paraná (tramo Goya-Diamante), IV*. Rev. As. Cienc. Nat. Litoral 17: 51–61.

77. García de Emiliani, M.O. (1990) *Phytoplankton ecology of the middle Paraná River*. Acta Limnol. Brasil. 3: 391–417.
78. García de Emiliani, M.O. (1993) *Seasonal succession of phytoplankton in a lake of the Paraná River floodplain, Argentina*. Hydrobiologia 264: 101–114.
79. García de Emiliani, M. (1997) *Effects of water level fluctuations on phytoplankton in a river-floodplain lake system (Paraná River, Argentina)*. Hydrobiologia 357: 1–15.
80. Garcia, M.L. y Protogino, L.C. (2005) *Invasive freshwater molluscs are consumed by native fishes in South America*. J Appl Ichthyol. 21: 34–38.
81. Gazulha, V.; Mansur, M.C.D.; Cybis, L.F. y Azevedo, S.M.F.O. (2012a) *Grazing impacts of the invasive bivalve *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) on single-celled, colonial and filamentous cyanobacteria*. Braz. J. Biol. 72: 33–39.
82. Gazulha, V.; Mansur, M.C.D.; Cybis L.F y Azevedo, S.M.F.O. (2012b) *Feeding behavior of the invasive bivalve *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) under exposure to toxic cyanobacteria *Microcystis aeruginosa**. Braz. J. Biol. 72: 41–49.
83. Gillooly, J.S. y Dodson, S.I (2000) *Latitudinal patterns in the size distribution and seasonal dynamics of new world, freshwater cladocerans*. Limnol. Oceanogr. 45: 22-30.
84. Gliwicz, Z.M. (1985) *Predation or food limitation: an ultimate reason for extinction of planktonic cladoceran species*. Arch. Hydrobiol.–Beih. Ergebn. Limnol. 21: 419–430.
85. González, E.J. (1998) *Natural diet of zooplankton in a tropical reservoir (El Andino reservoir, Venezuela)*. Verh. Internat. Verein Limnol. 26: 1930–1934.
86. González, E.J. (2000) *Nutrient enrichment and zooplankton effects on the phytoplankton community in microcosms from El Andino reservoir (Venezuela)*. Hydrobiologia 434: 81-96.
87. Granado, D.C y Henry, R. (2012). *Changes in abiotic characteristics of water in the Parana Panema River and three lateral lagoons at mouth zone of the Jurumirim Reservoir during the flood period, São Paulo, Brazil*. Lat. Am. J. Aquat. Res. 40: 79-89.
88. Greathouse, E.A. y Pringle, C.M. (2006) *Does the river continuum concept apply on a tropical island? Longitudinal variation in a Puerto Rican stream*. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 63: 134-152.

89. Gripenberg, S. y Roslin, T. (2007). *Up or down in space? Uniting the bottom-up versus top-down paradigm and spatial ecology*. *Oikos* 116: 181–188.
90. Gross, E.M. (2003) *Allelopathy of aquatic autotrophs*. *Crit. Rev. Plant. Sci.* 22: 313–339.
91. Hammer, Ø; Harper, D.A. y Ryan, P.D. (2013) PAST-Palaeontological Statistics, version 3. University of Oslo, Oslo.
92. Hamza, W.; Pandolfi P. y Taticchi, M.I. (1995). *Planktonic interactions and their role in describing the trophic status of a shallow lake in Central Italy (Lake Trasimeno)*. *Mem. Istit. Ital. Idrobiol.* 53: 125-139.
93. Havens, K.E.; Beaver, J.R. y East, T.L. (2007) *Plankton biomass partitioning in a eutrophic subtropical lake: comparison with results from temperate lake ecosystems*. *J. Plankton Res.* 29: 1087-1097.
94. Havens, K.E. (2008) *Cyanobacterial blooms: effects on aquatic ecosystems*. En: *Cyanobacterial Harmful Algal Blooms: State of the Science and Research Needs* (Ed.: Hudnell, H.K.) Springer-Verlag, Berlin, Alemania p. 733-747.
95. Havens, K.; Elia A.C.; Taticchi, M.I y Fulton R.S. (2009) *Zooplankton–phytoplankton relationships in shallow subtropical versus temperate lakes Apopka (Florida, USA) and Trasimeno (Umbria, Italy)*. *Hydrobiologia* 628: 165-175.
96. Hernroth, B.; Larsson, A. y Edebo, L. (2000) *Influence on uptake, distribution and elimination of Salmonella typhimurium in the blue mussel, Mytilus edulis, by the cell surface properties of the bacteria*. *J. Shellfish. Res.* 19: 167–174.
97. Ibañez, M.d.S.R. (1997) *Phytoplankton composition and abundance of a central Amazonian floodplain lake*. *Hydrobiologia* 362: 79-83.
98. Higgins, S.N. y Vander Zanden, M.J. (2010) *What a difference a species makes: a meta-analysis of dreissenid mussel impacts on freshwater ecosystems*. *Ecol. Monogr.* 80: 179–196.
99. Hillebrand, H.; Dürselen, C.; Kirschtel, D.; Pollingher, U. y Zohary, T. (1999) *Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae*. *J. Phycol.* 35: 403-424.
100. Holt, R.D. y Hoopes, M.F. (2005) *Food web dynamics in a metacommunity context: modules and beyond*. En: *Metacommunities: spatial dynamics and ecological communities* (Eds.: Holyoak, M.; Leibold, M.A y Holt, R.D.), University of Chicago Press, Chicago, Illinois, p. 68-94.

101. 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 Biol.* 53: 1797–1807.
102. Iglesias, C.; Mazzeo, N.; Meerhoff, M.; Lacerot, G.; Clemente, J.M. y Scasso, F. (2011) *High predation is of key importance for dominance of small-bodied zooplankton in warm shallow lakes: evidence from lakes, fish exclosures and surface sediments*. *Hydrobiologia* 667: 133-147.
103. Iriondo, M.H.; Paggi, J.C y Parma M.J. (2007) *The Middle Paraná River. Limnology of a Subtropical Wetland*. Springer, Berlin, p. 379.
104. Ivlev, V.S. (1961) *Experimental ecology of the feeding of fishes*. Yale University Press, New Haven. p. 302.
105. Izaguirre, I.; O' Farrell, I. y Tell, G. (2001) *Variation in phytoplankton composition and limnological features in a water–water ecotone of the lower Paraná basin (Argentina)*. *Freshwater Biol.* 46: 63–74.
106. 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.
107. Jakobsen, H.H. (2001) *Escape response of planktonic protists to fluid mechanical signals*. *Mar. Ecol. Prog. Ser* 214: 67-78.
108. Jansson, M., Blomqvist, P., Jonsson, A. y Bregström, A. K. (1996) *Nutrient limitation of bacterioplankton, autotrophic and mixotrophic phytoplankton, and heterotrophic nanoflagellates in Lake Örrträsket*. *Limnol. Oceanogr.* 41: 1552–1559.
109. Jeppesen, E., Søndergaard, M. y Christoffersen, K. (1997) *The structuring role of submerged macrophytes in lakes*. Springer–Verlag, New York, p. 471.
110. Jeppesen, E.; Jensen, J.P.; Søndergaard, M.; Lauridsen, T. y Landkildehus, F. (2000) *Trophic structure, species richness and biodiversity in Danish lakes: changes along a phosphorus gradient*. *Freshwat. Biol.* 45: 201–218.

111. Jeppesen, E.; Jensen, J.P; Sondergaard, M. y Lauridsen, T.L. (2005) *Response of fish and plankton to nutrient loading reduction in eight shallow Danish lakes with special emphasis on seasonal dynamics*. *Freshw. Biol.* 50: 1616-1627.
112. Jeppesen, E., Meerhoff, M., Holmgren, K., González-Bergonzoni, I., Teixeira-de Mello, F., Declerck S.A.J. y col. (2010) *Impacts of climate warming on lake fish community structure and potential effects on ecosystem function*. *Hydrobiologia*, 646, 73-90.
113. Jianga, X.; Xiong, J.; Xiea, Z. y Chen, Z. (2011) *Longitudinal patterns of macroinvertebrate functional feeding groups in a Chinese river system: A test for river continuum concept (RCC)*. *Quatern Int.* 244: 289-295.
114. José de Paggi, S.B. y Paggi, J.C. (1995) *Determinación de la abundancia y biomasa zooplanctónica*. En: *Ecosistemas de Aguas Continentales. Metodologías para su estudio*. (Eds.: Lopretto, E. y Tell, G.). Ediciones Sur, La Plata, Argentina, p. 315–321.
115. José de Paggi, S. y Paggi, J.C. (2007) *Zooplankton*. En: *The Middle Paraná River: Limnology of a Subtropical Wetland* (Eds: Iriondo, M.H.; Paggi, J.C. y Parma, M.J.) Springer-Verlag Berlin Heidelberg, p. 229-245.
116. José de Paggi, S. y Paggi, J.C. (2008) *Hydrological connectivity as a shaping force in the zooplankton community of two lakes in the Paraná River floodplain*. *Int. Rev. Hydrobiol.* 93: 659-678.
117. Junk, W.J.; Bayley, P.B. y Sparks, R.E. (1989) *The flood pulse concept in river-floodplains systems*. *Can. J. Fish Aquat. Sci.* 106: 110–127.
118. Junk, W.J. (1997) *The Central Amazon Floodplain: Ecology of a Pulsing System*. Springer-Verlag, Berlin, p. 525.
119. Karatayev, A.; Boltovskoy, D.; Padilla, D. y Burlakova, L. (2007) *The invasive bivalves *Dreissena polymorpha* and *Limnoperna fortunei*: parallels, contrasts, potential spread and invasion impacts*. *J. Shellfish Res.* 26: 205–213.
120. Ke, Z.; Xie, P.; Guo, L.; Liu, Y. y Yang, H. (2007) *In situ study on the control of toxic *Microcystis* blooms using phytoplanktivorous fish in the subtropical Lake Taihu of China: A large fish pen experiment*. *Aquaculture* 265: 127-138.

121. Kobayashi, T.; Shiel, R.J.; Gibbs, P. y Dixon, P.I. (1998) *Freshwater zooplankton in the Hawkesbury-Nepean River: comparison of community structure with other rivers*. *Hydrobiologia* 377: 133–145.
122. Koenings, J.P. y Edmundson, J.A. (1991) *Secchi disk and photometer estimates of light regimes in Alaskan lakes: effects of yellow color and turbidity*. *Limnol. Oceanogr.* 36: 91–105.
123. Komárek, J. y Fott, B. (1983) *Chlorophyceae, Chlorococcales*. En: *Das Phytoplankton des Süßwassers. Die Binnengewässer* (Ed.: Huber-Pestalozzi). Schweizerbart'sché Verlagbuchhandlung, Stuttgart, p. 1044.
124. Komárek, J. y Anagnostidi, K. (1999) *Cyanoprokaryota I. Teil. Chroococcales*. En: *Süßwasserflora von Mitteleuropa* (Eds.: Ettl, G.; Gärtner, H. y Mollenhauer, D.) G. Fischer, Jena, p. 548.
125. Komárek, J. y Anagnostidis, K. (2005) *Cyanoprokaryota 2. Teil/ 2nd Part: Oscillatoriales*. En: *Süßwasserflora von Mitteleuropa* (Eds.: Büdel, B.; Krienitz, L.; Gärtner, G. y Scnagerl, M.), Elsevier/Spektrum, Heidelberg, p. 759.
126. Komárek, J. (2013) *Cyanoprokaryota. Teil/3rd part: Heterocytous Genera*. En: *Süßwasserflora von Mitteleuropa (Freshwater Flora of Central Europe)* (Eds.: Büdel, B.; Gärtner, G.; Krienitz, L.; Chagerl, M.) Springer Spektrum Berlin, Heidelberg p. 1130.
127. Kosten, S.; Huszar, L.M.; Mazzeo, N.; Scheffer, M., Da, L.; Sternberg, S.L. y Jeppensen, E. (2009) *Lake and watershed characteristics rather than climate influence nutrient limitation in shallow lakes*. *Ecol. Appl.* 19: 1791–1804.
128. Kozlowsky-Suzuki, B.; Karjalainen, M.; Lehtiniemi, M.; Engström-Öst, J.; Koski, M. y Carlsson, P. (2003) *Feeding, reproduction and toxin accumulation by the copepods *Acartia bifilosa* and *Eurytemora affinis* in the presence of the toxic cyanobacterium *Nodularia spumigena**. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 249: 237-249.
129. Krammer, K. y Lange-Bertalot, H. (1991) *Bacillariophyceae. 3. Teil Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae*. En: *Süßwasserflora von Mitteleuropa* (Eds.: Ettl, H.; Gerloff, J.; Heynig, H. y Mollenhauer, D.) Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, p. 576.
130. Krebs, C.J. (1999) *Ecological methodology*. Benjamin-Cummings, California, p. 620.

131. Lacerot, G.; Kruk, C.; Luerling, M. y Scheffer, M. (2013) *The role of subtropical zooplankton as grazers of phytoplankton under different predation levels*. *Freshwater Biol.* 58: 494-503.
132. Lang, I.; Hodac, L.; Fried, T. y Feussner, I. (2011) *Fatty acid profiles and their distribution patterns in microalgae: a comprehensive analysis of more than 2000 strains from the SAG culture collection*. *Plant Biol.* 11: 124-139.
133. Lazzaro, X.; Bouvy, M.; Ribeiro-Filho, R.A.; Oliviera, V.S.; Sales, L.T.; Vasconcelos, A.R. y Mata, M.R. (2003). *Do fish regulate phytoplankton in shallow eutrophic Northeast Brazilian reservoirs?* *Freshwater Biol.* 48: 649–668.
134. Leadbeater, B.S.C. y Green, J.C. (2003) *The flagellate: unity, diversity and evolution*. Taylor and Francis. London and New York, p. 414.
135. Lehman, J.T. (1976) *The filter-feeder as an optimal forager, and the predicted shapes of feeding curves*. *Limnol. Oceanogr.* 21: 501-516.
136. Lehman, J.T. (1988) *Selective Herbivory and its Role in the Evolution of Phytoplankton Growth Strategies*. En: *Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton* (Ed.: Sandgren, C.D.) Cambridge University Press, Cambridge, p. 369–387.
137. Lepš, J. y Smilauer, P. (1999) *Multivariate Analysis of Ecological Data*. Faculty of Biological Sciences, University of South Bohemia České Budejovice, Czech Republic, p. 110.
138. Levine, S.N.; Borchardt, M.A; Braner, M. y Shambaugh, A.D. (1999) *The Impact of Zooplankton Grazing on Phytoplankton Species Composition and Biomass in Lake Champlain (USA-Canada)*. *J. Great Lakes Res.* 25: 61-77.
139. Lewis, W.M. (1976) *Surface: volume ratio, implications for phytoplankton morphology*. *Science* 192: 885-887.
140. Litchman, E.; de Tezanos Pinto, P.; Klausmeier, C.A.; Thomas, M.K y Yoshiyama, K. (2010) *Linking traits to species diversity and community structure in phytoplankton*. *Hydrobiologia* 653: 15-28.
141. López Cazorla, A.; Durán, C. y Tejera, L. (2003) *Alimentación de la ictiofauna del río Sauce Grande, provincia de Buenos Aires, Argentina*. *Biol. Acuát.* 20: 73–79.

142. Loverde-Oliveira, S.M.; Huszar, V.L.; Mazzeo, N. y Scheffer, M. (2009) *Hydrology-Driven Regime Shifts in a Shallow Tropical Lake*. *Ecosystems*: 12: 807–819.
143. Madeiros Fonseca, C.E. y de Mattos Bicudo, C.A. (2009) *How important can the presence/absence of macrophytes be in determining phytoplankton strategies in two tropical shallow reservoirs with different trophic status?* *J. Plankton Res.* 00: 1-16.
144. Maine, M.A., Sune, N.L. y Bonetto, C. (2004) *Nutrient concentrations in the Middle Paraná River: effect of the floodplain lakes*. *Archiv Hydrobiol.* 160: 85-103.
145. Marçal, S.F. y Callil, C.T. (2008) *Structure of invertebrates community associated with Eichhornia crassipes Mart. (Solms-Laubach) after the introduction of Limnoperna fortunei (Dunker, 1857) (Bivalvia, Mytilidae) in the Upper Paraguay River, MT, Brazil*. *Acta Limnol. Bras.* 20: 359-371.
146. Mayora, G.; Devercelli, M. y Giri, F. (2013) *Spatial variability of chlorophyll-a and abiotic variables in a river–floodplain system during different hydrological phases*. *Hydrobiologia* 717: 51–63.
147. Mayora, G.; Devercelli, M. y Frau, D. (2015) *Spatial variability of chromophoric dissolved organic matter in a large floodplain river: control factors and relations with phytoplankton during a low water period*. *Ecohydrol.* 9: 487-497.
148. Mayora, G. (2016) *Dinámica de especies químicas de importancia ecológica en el sistema del río Paraná Medio: influencia de las fases hidrológicas y relaciones con el fitoplancton*. Tesis Doctoral, Universidad Nacional del Litoral, Santa Fe, Argentina, p. 150.
149. McQueen, D.J.; Johannes, M.R.S.; Post, J.R.; Stewart, T.J. y Lean, D.R.S. (1989) *Bottom-up and top-down impacts on freshwater pelagic community structure*. *Ecol. Monogr.* 59: 289-309.
150. Mcune, B. y Mefford, M.C. (2004) *Nonparametric multiplicative habitat modeling*. Version 1. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, USA.
151. 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*. *Aquat. Ecol.* 37: 377–391.

152. Meerhoff, M.; Clemente, J.M. y Teixeira de Melo, F. (2007). *Can warm climate-related structure of littoral predator assemblages weaken the clear water state in shallow lakes?* Glob. Chang. Biol. 13: 1888–1897.
153. Mihaljevic, M.; Stevic, F.; Horvatic, J. y Kutuzovic, B.H. (2009). *Dual impact of the flood pulses on the phytoplankton assemblages in a Danubian floodplain lake (Kopacki Rit Nature Park, Croatia)*. Hydrobiologia 618: 77–88.
154. Mihaljević, M. y Stević, F. (2011) *Cyanobacterial blooms in a temperate river-floodplain ecosystem: the importance of hydrological extremes*. Aquat. Ecol. 45: 335-349.
155. Mladenov, N.; McKnight, D.M.; Wolski, P. y Ramberg, L. (2005) *Effects of annual flooding on dissolved organic carbon dynamics within a pristine wetland, the Okavango Delta, Botswana*. Wetlands 25: 622–638.
156. Modenutti, B. (2014) *Mixotrophy in Argentina freshwaters*. En: *Freshwater Phytoplankton of Argentina* (Eds.: Tell, G.; Izaguirre, I. y O’Farrell, I.) E. Schweizerbart’sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, Germany, p. 359-374.
157. Mormul, R.P.; Thomaz, S.M.; Agosthino, A.A.; Bonecker, C.C. y Mazzeo, N. (2012) *Migratory benthic fishes may induce regime shifts in a tropical floodplain pond*. Freshwater Biol. 57: 1592–1602.
158. Musin, G.E.; Rojas Molina, F.; Giri, F. y Williner, V. (2015). *Structure and density population of the invasive mollusc Limnoperna fortunei associated with Eichhornia crassipes in lakes of the Middle Paraná floodplain*. J. Limnol. 74: 537-548.
159. Naddafi, R.; Pettersson, K. y Eklov, P. (2007) *The effect of seasonal variation in selective feeding by zebra mussels (Dreissena polymorpha) on phytoplankton community composition*. Freshwater Biol. 52:823–842.
160. Nailwal, S.; Nailwal, K.T; Sharma, M. y Garg, S. (2013) *Physico-chemical characterization of algal oil (oilgae) of Kumaun Himalayan origin for potential biofuel application*. J. Appl. Phytotechnol. 2: 91–98.
161. Naiman, H.; Decamps, M. y McClain, E. (2005) *Riparia: Ecology, Conservation, and Management of Streamside Communities*. Elsevier Academic Press., USA, p. 448.
162. Neiff, J.J. (1990) *Ideas para la interpretación ecológica del Paraná*. Interciencia 15: 424–441.

163. Obertegger, U.; Smith, H.A.; Flaim, G. y Wallace, R.L. (2011) *Using the guild ratio to characterize pelagic rotifer communities*. *Hydrobiologia* 662: 157-162.
164. Øie, G. y Olsen, Y. (1997) *Protein and lipid content of the rotifer *Brachionus plicatilis* during variable growth and feeding condition*. *Hydrobiologia* 358: 251–258.
165. Okun, N.; Jandeson Brasil, J.; Attayde, L. y Costa, I.A.S. (2008) *Omnivory does not prevent trophic cascades in pelagic food webs*. *Freshwater Biol.* 53: 129-138.
166. Oldani, N. (1990) *Variaciones de la abundancia de peces del valle del río Paraná (Argentina)* *Rev. Hydrobiol. Trop.* 23: 67–76.
167. Oliveira, M.D. y Calheiros, D. (2000) *Flood pulse influence on phytoplankton communities of the south Pantanal, Brasil*. *Hydrobiologia* 427:101-112.
168. Oliveros, O.B. (1980) *Campaña Limnológica “Keratella I” en el río Paraná medio: aspectos tróficos de los peces de ambientes leníticos*. *Ecologia* 4: 115-126.
169. O’Farrell, I., Pinto, P.T. y Izaguirre, I. (2007) *Phytoplankton morphological response to the underwater light conditions in a vegetated wetland*. *Hydrobiologia* 578: 65–77.
170. Oren, A. (2000) *Salt and brines*. En: *The Ecology of Cyanobacteria* (Eds.: Whitton, B.A. y Potts, M.). Kluwer Academic Publishers, The Netherlands, p. 281-306.
171. Ouyang, Y.; Nkedi-Kizza, P.; Wu, Q.T.; Shinde, D. y Huang, C.H. (2006) *Assessment of seasonal variations in surface water quality*. *Wat. Res.* 40: 3800-3810.
172. Panosso, R.; Carlsson, P.; Kozlowsky-Suzuki, B.; Azevedo, S.M. y Granéli, E. (2003) *Effect of grazing by a neotropical copepod, *Notodiaptomus*, on a natural cyanobacterial assemblage and on toxic and non-toxic cyanobacterial strains*. *J. Plankton Res.* 25: 1169-1175.
173. Paolucci, E.M.; Cataldo, D.H.; Fuentes, C.M. y Boltovskoy, D. (2007) *Larvae of the invasive species *Limnoperna fortunei* (Bivalvia) in the diet of fish larvae in the Paraná River, Argentina*. *Hydrobiologia* 589: 219–233.

174. Paolucci, E.; Cataldo, D. y Boltovskoy, D. (2009) *Prey selection by larvae of Prochilodus lineatus (Pisces: Curimatidae): indigenous zooplankton versus veligers of the introduced bivalve Limnoperna fortunei (Bivalvia: Mitilidae)*. *Aquat. Ecol.* 44: 255–267.
175. Paolucci, E.M.; Thuesen, E.V.; Cataldo, D. y Boltovskoy, D. (2010) *Veligers of an introduced bivalve, Limnoperna fortunei, are a new food resource that enhances growth of larval fish in the Paraná River (South America)*. *Freshwater Biol.* 55: 1831–1844.
- 176.
177. Pascoe, P.L.; Parry H.E y Hawkins, A.J.S (2009) *Observations on the measurement and interpretation of clearance rate variations in suspension-feeding bivalve shellfish*. *Aquat. Biol.* 6:181–190.
178. Pedrozo, F.L. y Bonetto, C.A. (1987) *Nitrogen and phosphorus transport in the Bermejo River (South America)*. *Rev. d'Hydrobiol. Tropic.* 20: 91–99.
179. Pedrozo, F.; Diaz, M. y Bonetto, C.A. (1992) *Nitrogen and phosphorus in the Paraná River floodplain waterbodies*. *Archive fur Hydrobiologie/Suppl.* 90 (Monographische Beitrage) 2: 171-181.
180. Petry, P.; Bayley, P.B. y Markle, D.F. (2003) *Relationships between fish assemblages, macrophytes and environmental gradients in the amazon river floodplain*. *J. Fish Biol.* 63: 547–579.
181. Philips, E.J., Havens, K.; Hanlon, C.; Badylak, S.; Rueter, B.; Randall, M. y Hansen, P. (1997) *Relationships between phytoplankton dynamics and the availability of light and nutrients in a shallow sub-tropical lake*. *J. Plankton Res.* 19: 319-342.
182. Porter, K.G. (1975) *Viable gut passage of gelatinous green algae ingested by Daphnia*. *Verhandh. Intern. Ver. Limnol.* 19: 2840-2850.
183. Pouilly, M.; Lino, F.; Bretenoux, J.G. y Rosales, C. (2003) *Dietary morphological relationships in fish assemblages of the Bolivian Amazonian floodplain*. *J. Fish Biol.* 62: 1137-1158.
184. Pouilly, M.; Yonoki, T.; Rosales, C. y Torres, L. (2004) *Trophic structure of fish assemblages from Mamoré River floodplain lakes (Bolivia)*. *Ecol. Freshwat. Fish* 13: 245-257.

185. Rejas, D.; Declerck, S.; Auwerkerken, J.; Tak, P. y de Meester, L. (2005) *Plankton dynamics in a tropical floodplain lake: fish, nutrients, and the relative importance of bottom-up and top-down control*. *Freshwater Biol.* 50: 52–69.
186. Redfield, A.C., Ketchum, B.H. y Richards, F.A. (1963) *The influence of organisms on the composition of seawater*. En: *The Sea. Vol. I*, Hill, M.N. (ed.), Interscience Publishers, John Wiley, New York, pp. 26–77.
187. Reynolds, C.S., Wiseman, S.W. y Clarke, M.J. (1984) *Growth- and Loss-Rate Responses of Phytoplankton to Intermittent Artificial Mixing and their Potential Application to the Control of Planktonic Algal Biomass*. *J. Appl. Ecol.*: 21: 11-39.
188. Reynolds, C.S. (1993) Scales of disturbance and their role in plankton ecology. *Hydrobiologia* 249: 157–171.
189. Reynolds, C.S. (1994) *The long, the short and the stalled: on the attributes of phytoplankton selected by physical mixing in lakes and river*. *Hydrobiologia* 289: 9–21.
190. Reynolds, C.S. y Descy, J.P. (1996) *The production, biomass and structure of phytoplankton in large rivers*. *Arch. Hydrobiol.* 113(Suppl.): 161–187.
191. Reynolds, C.S.; Huszar, V.; Kruk, C.; Naselli-Flores, L. y Melo, S. (2002) *Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton*. *J. Plankton Res.* 24: 417–428.
192. Reynolds, C. (2006) *Ecology of Phytoplankton*. University Press (United Kingdom), Cambridge p. 535.
193. Ricciardi, A. (1998) *Global range expansion of the Asian mussel *Limnoperna fortunei* (Mytilidae): another fouling threat to freshwater systems*. *Biofouling* 13: 97-106.
194. Ringuelet, R.A. (1975) *Zoografía y Ecología de los peces de aguas continentales y consideraciones de las áreas ictiológicas de América del Sur*. *Ecosur* 2: 1-122.
195. Rodríguez, M.A. y Lewis, W.M. (1997) *Structure of fish assemblages along environmental gradients in floodplain lakes of the Orinoco River*. *Ecol. Monogr.* 67: 109-128.

196. Rojas Molina, F. y José de Paggi, S.B. (2008) *Zooplankton in the Paraná River floodplain (South America) before and after the invasion of Limnoperna fortunei (Bivalvia)*. Wetlands. 28: 695–702.
197. Rojas Molina, F.; Paggi, J.C. y Devercelli, M. (2010) *Zooplanktophagy in the natural diet and selectivity of the invasive mollusk Limnoperna fortunei*. Biol. Inv. 12: 1647-1659.
198. Rojas Molina, F.; José de Paggi, S.B.; Boltovskoy, D. (2011) *Vulnerability of microcrustaceans to predation by the invasive filter-feeding mussel Limnoperna fortunei (Dunker)*. Mar. Freshwater Behav. Physiol. 44: 329–338.
199. Romo, S.; Miracle, M.R.; Villena, M.J.; Rueda, J; Ferriol, C. y Vicente, E. (2004) *Mesocosm experiments on nutrient and fish effects on shallow lake food webs in a Mediterranean climate*. Freshwater Biol. 49: 1593-1607.
200. Roozen, F.C., Lürling, M., Vlek, H., Van der Pouw Kraan, E.A.J., Ibelings, B.W. y Scheffer, M. (2007) *Resuspension of algal cells by benthivorous fish boosts phytoplankton biomass and alters community structure in shallow lakes*. Freshwater Biol. 52: 977–987.
201. Rückert, G.; Campos, M.C.S. y Rolla, M.E (2004) *Feeding behaviour of Limnoperna fortunei (Dunker 1857): filtration rate emphasizing the use of Cyanobacteria (in Portuguese)*. Acta Scientiarum 26: 421–429.
202. Saigo, M.; Marchese, M.R. y Wantzen, K.M. (2016) *Sources contribution for benthic invertebrates: an inter-lake comparison in a flood plain system*. Hydrobiologia 770: 27-36.
203. Salazar Torres, G.; Silva, L.H.S; Rangel, L.M.; Attayde, J.L y Huszar, V.L.M. (2015) *Cyanobacteria are controlled by omnivorous filter-feeding fish (Nile tilapia) in a tropical eutrophic reservoir*. Hydrobiologia 765: 115-129.
204. Salmaso, N. (2002) *Ecological patterns of phytoplankton assemblages in Lake Garda: seasonal, spatial and historical features*. J. Limnol. 61: 95–115.
205. Salmaso, N. y Padisak, J. (2007) *Morpho-Functional Groups and phytoplankton development in two deep lakes (Lake Garda, Italy and Lake Stechlin, Germany)*. Hydrobiologia 578: 97–112.
206. Sandgren, C.D. (1988) *Growth and Reproductive Strategies of Freshwater Phytoplankton*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom, p. 442.

207. Sarma, S.S.; Nandini, S. y Gulati, R.D. (2005) *Life history strategies of cladocerans: comparisons of tropical and temperate taxa*. *Hydrobiologia* 542: 315–333.
208. Sarmiento, H. (2012) *New paradigms in tropical limnology: the importance of the microbial food web*. *Hydrobiologia* 686: 1–14.
209. Saros, J.E. y Fritz, S.C. (2000) *Changes in the growth rates of saline-lake diatoms in response to variation in salinity, brine type, and nitrogen form*. *J. Plankton Res.* 22: 1071–1083.
210. Scarabotti, P.A.; López, J.A. y Pouilly, M. (2011) *Flood pulse and the dynamics of fish assemblage structure from neotropical floodplain lakes*. *Ecol. Freshwat. Fish* 20: 605–618.
211. Scasso, F.; Mazzeo, N.; Gorga, J.; Kruk, C.; Lacerot, G.; Clemente, J.; Fabián, D. y Bonilla, S. (2001) *Limnological changes of a sub-tropical shallow hypertrophic lake during its restoration. Two years of whole-lake experiments*. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosys.* 11: 31–44.
212. Schelske, C.L., Aldridge, F.J. y Kenney, W.F. (1997) *Assesing Nutrient Limitation and Trophic State in Florida Lakes*. En: *Phosphorus Biogeochemistry of Sub-Tropical Ecosystems* (Eds.: Reddy, K.R, O'Connor, G.A., Schelske C.L.), CRC Press, USA, p. 320-336.
213. Schemel, L.E.; Sommer, T.R.; Müller-Solger, A.B. y Harrell, W.C. (2004) *Hydrologic variability, water chemistry, and phytoplankton biomass in a large floodplain of the Sacramento River, CA, USA*. *Hydrobiologia* 513: 129–139.
214. Shumway, S.E.; Cucci, T.L.; Newell, R.C. y Yentsch, C.M. (1985) *Particle selection, ingestion and absorption in filter-feeding bivalves*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 91:11–92.
215. Sinistro, R.; Sánchez, M.L.; Marinone, M.C. y Izaguirre, I. (2007) *Experimental study of the zooplankton impact on the trophic structure of the microbial assemblages in a temperate wetland (Argentina)*. *Limnologica* 37: 88–99.
216. Sinistro, R. (2010) *Top-down and bottom-up regulation of planktonic communities in a warm temperate wetland*. *J. Plankton Res.* 2: 209-220.

217. Singh, K.P.; Malink, A.; Mohan, D.; Singa, S. (2004) *Multivariate statistical techniques for the evaluation of spatial and temporal variations in water quality of Gomti River (India) a case study*. *Wat Res.* 38: 3980-3992.
218. Singh, S.P y Singh, P. (2015) *Effect of temperature and light on the growth of algae species: A review*. *Ren. Sustain. En. Rev.* 50: 431-444.
219. Sommer, U.; Sommer, F.; Santer, B.; Jamieson, C.; Boersma, M.; Becker, C. y Hansen, T. (2001). *Complementary impact of copepods and cladocerans on phytoplankton*. *Ecol. Lett.* 4: 545-550.
220. Sommer, U.; Sommer, F.; Santer, B.; Zllner, E.; Jrgens, 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.
221. Søndergaard, M.; Peder, J. y Jeppesen, E. (2003) *Role of sediment and internal loading of phosphorus in shallow lakes*. *Hydrobiologia* 506-509: 135-145.
222. Sophocleous, M. (2002) *Interactions between groundwater and surface water: the state of the science*. *Hydrogeol. J.* 10: 52-67.
223. Sosnovsky, A. y Quirós, R. (2009) *Effects of fish manipulation on the plankton community in small hypertrophic lakes from the Pampa Plain (Argentina)*. *Limnologica* 39: 219-229.
224. Stanford, J.A. y Ward, J.V. (1993) *An ecosystem perspective of alluvial rivers: connectivity and the hyporheic corridor concept*. *J. North. Am. Benthol. Soc.* 12: 48-60.
225. Steinhart, G.S.; Likens, G.E. y Soto, D. (1999) *Nutrient Limitation in Lago Chaiquenes (Parque Nacional Alerce Andino, Chile): Evidence from Nutrient Enrichment Experiments and Physiological Assays*. *Rev. Chilena Hist. Nat.* 72: 559-568.
226. Stevic, F.; Mihaljevic, M. y Spoljaric, D. (2013) *Changes of phytoplankton functional groups in a floodplain lake associated with hydrological perturbations*. *Hydrobiologia* 709: 143-158.
227. Sylvester, F.; Dorado, J.; Boltovskoy, D.; Juárez, A. y Cataldo, D. (2005) *Filtration rates of the invasive pest bivalve *Limnoperna fortunei* as a function of size and temperature*. *Hydrobiologia* 534: 71-80.

228. Sylvester, F.; Boltovskoy, D. y Cataldo, D. (2007) *Fast response of freshwater consumers to a new trophic resource: predation on the recently introduced Asian bivalve *Limnoperna fortunei* in the lower Paraná River, South America*. Austral Ecol. 32: 403–415.
229. Szlauer, R.L. (1964) *Reaction of *Daphnia* to the approach of different objects*. Pol. Arch. Hydrobiol. 12: 5–16.
230. Tackx, M.L.; Herman, P.J.M.; Gasparini, S.; Irigoien, Z.; Billiones, R. y Daro., M.H. (2003) *Selective feeding of *Eurytemora affinis* (Copepoda, Calanoida) in temperate estuaries: model and field observations*. Estuar. Coast. Shelf Sci. 56: 305-311.
231. Tell, G. y Conforti, V. (1986) Euglenophyta pigmentadas de Argentina. En: Bibliotheca Phycologica (Ed.: Cramer, I.) Berlin, Germany, p. 299.
232. ter Braak, C.J. y Šmilauer, P. (2012) *Canoco reference manual and user's guide: software for ordination, version 5.0*. Microcomputer Power, Ithaca, USA.
233. Thomaz, S.M.; Bini, M. y Bozelli, R.L. (2007) *Floods increase similarity among aquatic habitats in river–floodplain systems*. Hydrobiologia 579: 1–13.
234. Thorp, J.H. y Mantovani, S. (2005) *Zooplankton of turbid and hydrologically dynamic prairie rivers*. Freshwater Biol. 50: 1474–1491.
235. Tockner, K., Pennetzdorfer, D., Reiner N., Schiemer, F. y Ward, J.V. (1999) *Hydrological connectivity and the exchange of organic matter and nutrients in a dynamic river-floodplain system (Danube, Austria)*. Freshwater Biol. 41: 521–535.
236. Tonk, L.; Bosch, K.; Visser, P.M. y Huisman, V.J. (2007) *Salt tolerance of the harmful cyanobacterium *Microcystis aeruginosa**. Aquat. Microb. Ecol. 46: 117–123.
237. Toyub, M.A.; Miah, M.I.; Habib, M.A.B. y Rahman, M.M. (2008) *Growth performance and nutritional value of *Scenedesmus obliquus* culture in different concentrations of sweetmeat factory waste media*. Bang. J. Anim. Sci. 37: 86–93.
238. Train, S., Oliveira, M.D. y Quevedo, M.T. (2000) *Dinamica sazonal da comunidade fitoplanctónica de um canal lateral (Canal Cortado) do alto rio Paraná (PR. Brasil)*. Acta Scientiarum 22: 389–395.

239. Train, S., Rodrigues, L.C., Bovo, V.M., Borges P.A.F y Pivato, P.M. (2004) *Phytoplankton composition and biomass in environments of the Upper Paraná River*. En: *Structure and Functioning of the Paraná River and its Floodplain*, (Agostinho, A.A., Rodrigues, L., Gomes, L.C., Thomaz, S.M. y Mira, L.E. (Eds.), EDUEM, Maringá, p. 63–74.
240. Unrein, F. y Tell, G. (1994) *Respuesta del fitoplancton al enriquecimiento con fósforo y nitrógeno en aguas de una laguna de inundación del Río Paraná*. Rev. d'Hydrobiol. Trop. 27: 315-328.
241. Unrein, F. (2002) *Changes in phytoplankton community along a transversal section of the Lower Paraná floodplain, Argentina*. Hydrobiologia 468: 123-134.
242. 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*. Aquat. Sci. 72: 179–190.
243. Utermöhl, H. (1958) *Zur Vervollkommnung der quantitative Phytoplankton: Methodik*. Mitt. Int. Verein. Limnol. 9: 1–38.
244. Vakkilainen, K.; Kairesalo, T.; Hietala, J.; Balayla, D.M.; Becares, E.; Van de Bund, W.J.; Van Donk, E.; Fernandez-Alaez, M.; Gyllström, M.; Hansson, L.; Miracle, M.R.; Moss, B.; Romo, S.; Rueda, J. y Stephen, D. (2004) *Response of zooplankton to nutrient enrichment and fish in shallow lakes: a panEuropean mesocosm experiment*. Freshwater Biol. 49: 1619-1632.
245. van den Hoek, C.; Mann, D.G. y Jahns, H.M. (1998) *Algae. An introduction to phycology*. Cambridge University Press, United Kingdom p. 627.
246. Vanni, M.J. (2002) *Nutrient cycling by animals in freshwater ecosystems*. Annu. Rev. Ecol. Syst. 33: 341–370.
247. Vannote, R.L.; Minshall, G.W.; Cummins, K.W.; Sedell, J.R. y Cushing, C.E. (1980) *The river continuum concept*. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 37: 130–137.
248. Venrick, E.L. (1978) *How Many Cells to Count?* En: *Phytoplankton Manual* (Ed.: Von Sournia, A.), France, Paris, p. 167-80.
249. Vivot, E.P.; Sánchez, C.I.; Kieffer, L.; Prósperi, C.; Gioco, A.M.; Dragan, A.N.; Ormaechea, M.V.; de la Sierra, P. y Guerra, E.C. (2012) *Análisis de algunos parámetros físico-químicos y biológicos del agua en dos estaciones*

- climáticas en el arroyo de la Ensenada, Diamante, Entre Ríos. Rev. C. Agrop.* 16: 5-15.
250. Von Rückert, G. y Giani, G. (2008) *Biological interactions in the plankton community of a tropical eutrophic reservoir: is the phytoplankton controlled by zooplankton?* J. Plankton Res. 30: 1157-1168.
251. Ward, J.E. (1989) *The four dimensional nature of lotic ecosystems.* J. Nat. Am. Benthol. Soc. 8: 2-8.
252. Ward, J.E. y Targett, N.M. (1989) *Influence of marine microalgal metabolites on the feeding behavior of the blue mussel Mytilus edulis.* Mar Biol 101: 313-32.
253. Ward, J.V.; Tockner, K. y Schiemer, F. (1999) *Biodiversity of floodplain river ecosystems: ecotones and connectivity.* Regul. River. 15: 125-139.
254. Ward, J.V., Robinson, C.T. y Tockner, K. (2002) *Applicability of ecological theory to riverine ecosystem.* Verh Internat. Verein Limnol. 28: 443-450.
255. Watson, S.B., McCauley, E. y Downing', J.A. (1997) *Patterns in phytoplankton taxonomic composition across temperate lakes of differing nutrient status.* Limnol. Oceanogr. 42: 487-495.
256. Weithoff, G. (2003) *The concepts of 'plant functional types' and 'functional diversity' in lake phytoplankton: a new understanding of phytoplankton ecology?* Freshwater Biol. 48: 1669-1675.
257. Woessner, W. (2000) *Stream and Fluvial Plain Ground Water Interactions: Rescaling hydrogeologic thought.* Groundwater 38: 423- 429.
258. Wołowski, K. y Walne, R.L. (2014) *Strombomonas and Trachelomonas species (Euglenophyta) from south-eastern USA.* Eur. J. Phycol. 42: 409-431.
259. Wong, W.H. y Levinton, J.S. (2004) *Culture of the blue mussel Mytilus edulis (Linnaeus, 1758) fed both phytoplankton and zooplankton: a microcosm experiment.* Aquat Res. 35: 965-969.
260. Yusoff, F.M. y McNabb, U.S. (1997) *The effects of phosphorus and nitrogen on phytoplankton dominance in tropical fish ponds.* Aquac. Res. 28: 591-597.
261. Zalocar de Domitrovic, Y. (1990) *Efecto de las fluctuaciones del nivel hidrométrico sobre el fitoplancton en tres lagunas isleñas en el área de confluencia de los ríos Paraná y Paraguay.* Ecosur 16: 13-29.

262. Zalocar de Domitrovic, Y. (1992) *Fitoplancton de ambientes inundables del río Paraná (Argentina)*. Rev. Hydrobiol. Trop. 25: 177–188.
263. Zalocar de Domitrovic, Y. (1993) *Fitoplancton de una laguna vegetada por Eichhornia crassipes en el valle de inundación del río Paraná (Argentina)*. Amb. subtrop. 3: 39–67.
264. Zalocar de Domitrovic, Y. y Maidana, N.I. (1997) Taxonomic and ecological studies of the Parana River diatom flora (Argentina). En: *Biblioteca diatomológica* (Ed. Cramer, J.), Berlin, Stuttgart, p.122.
265. Zalocar de Domitrovic, Y. (1998) *Spatial and temporal variations in a subtropical lake from Argentina (in Spanish)* Rev. Bras. Biol. 58: 359–382.
266. Zalocar de Domitrovic, Y. (1999) *Estructura y dinámica del fitoplancton en la cuenca del eje potamocéntrico Paraguay-Paraná (Argentina)*. Tesis doctoral. Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, p.375.
267. Zalocar de Domitrovic, Y. (2003) *Effect of fluctuations in the water level on phytoplankton development in three lakes of the Parana River floodplain (Argentina)*. Hydrobiologia 510: 175–193.
268. Zalocar de Domitrovic, Y. (2005) *Biodiversidad del fitoplancton en el eje fluvial Paraguay-Paraná*. INSUGEO 14: 229–242.
269. Zalocar de Domitrovic, Y.; Poide, A.S.G. y Casco, S.L. (2007) *Abundance and diversity of phytoplankton in the Paraná river (Argentina) 220 km downstream of the Yacyretá reservoir*. Braz. J. Biol. 67: 53-63.
270. Zhang, X.; Xie, P.; Hao, L.; Guo, N.C.; Gon, Y.G.; Hu, X.L.; Chen, J. y Liang, G.D. (2006) *Effects of the phytoplanktivorous silver carp (Hypophthalmichthys molitrix) on plankton and the hepatotoxic microcystins in an enclosure experiment in a eutrophic lake, Lake Shichahai in Beijing*. Aquaculture 257: 173-186.

Anexo I: Tablas de ANOVA comparando entre puntos de muestreo de las lagunas

Tabla: Análisis de la varianza (ANOVA) comparando el biovolumen total y por grupos de fitoplancton entre puntos de muestreo (2 litorales y 1 limnético) en la laguna El Mirador.

| Comparación por puntos de muestreo El Mirador | | |
|--|----------|----------|
| | F | P |
| Biovolumen total | 1,16 | 0,235 |
| Chlorophyceae | 1,35 | 0,269 |
| Cryptophyceae | 0,35 | 0,706 |
| Euglenophyceae | 0,469 | 0,628 |
| Dinophyceae | 0,329 | 0,055 |
| Bacillariophyceae | 0,026 | 0,974 |
| Cyanobacteria | 0,374 | 0,19 |

Tabla: Análisis de la varianza comparando la densidad total y por grupos de zooplancton entre puntos de muestreo (2 litorales y 1 limnético) en la laguna El Mirador.

| Comparación por puntos de muestreo El Mirador | | |
|--|----------|----------|
| | F | P |
| Densidad total | 0,144 | 0,248 |
| Cladóceros | 0,281 | 0,747 |
| Copépodos | 0,526 | 0,595 |
| Rotíferos | 1,445 | 0,248 |

Anexo I: Tablas de ANOVA comparando entre puntos de muestreo de las lagunas

Tabla: Análisis de la varianza comparando el biovolumen total y por grupos de fitoplancton entre puntos de muestreo (2 litorales y 1 limnético) en la laguna Irupé.

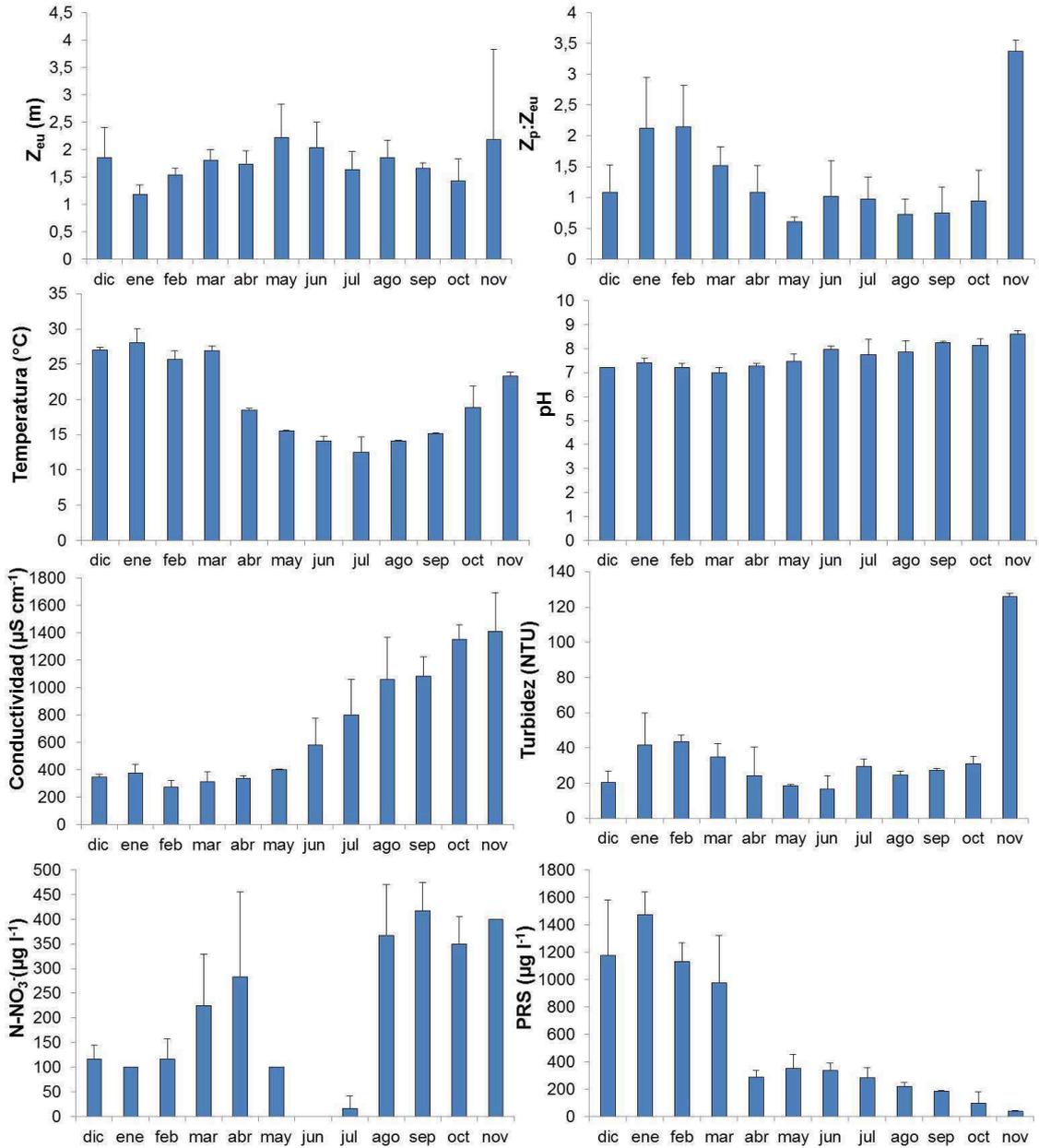
| Comparación por puntos de muestreo Irupé | | |
|---|----------|----------|
| | F | P |
| Biovolumen total | 1,52 | 0,217 |
| Chlorococcales | 0,821 | 0,486 |
| Volvocales | 1,54 | 0,21 |
| Cryptophyceae | 1,35 | 0,265 |
| Euglenophyceae | 1,79 | 0,412 |
| Bacillariophyceae | 0,918 | 0,436 |
| Chrysophyceae | 2,61 | 0,085 |

Tabla: Análisis de la varianza comparando la densidad total y por grupos de zooplancton entre puntos de muestreo (2 litorales y 1 limnético) en la laguna Irupé.

| Comparación por puntos de muestreo Irupé | | |
|---|----------|----------|
| | F | P |
| Densidad total | 1,694 | 0,103 |
| Cladóceros | 0,912 | 0,702 |
| Copépodos | 0,899 | 0,738 |
| Rotíferos | 1,167 | 0,107 |

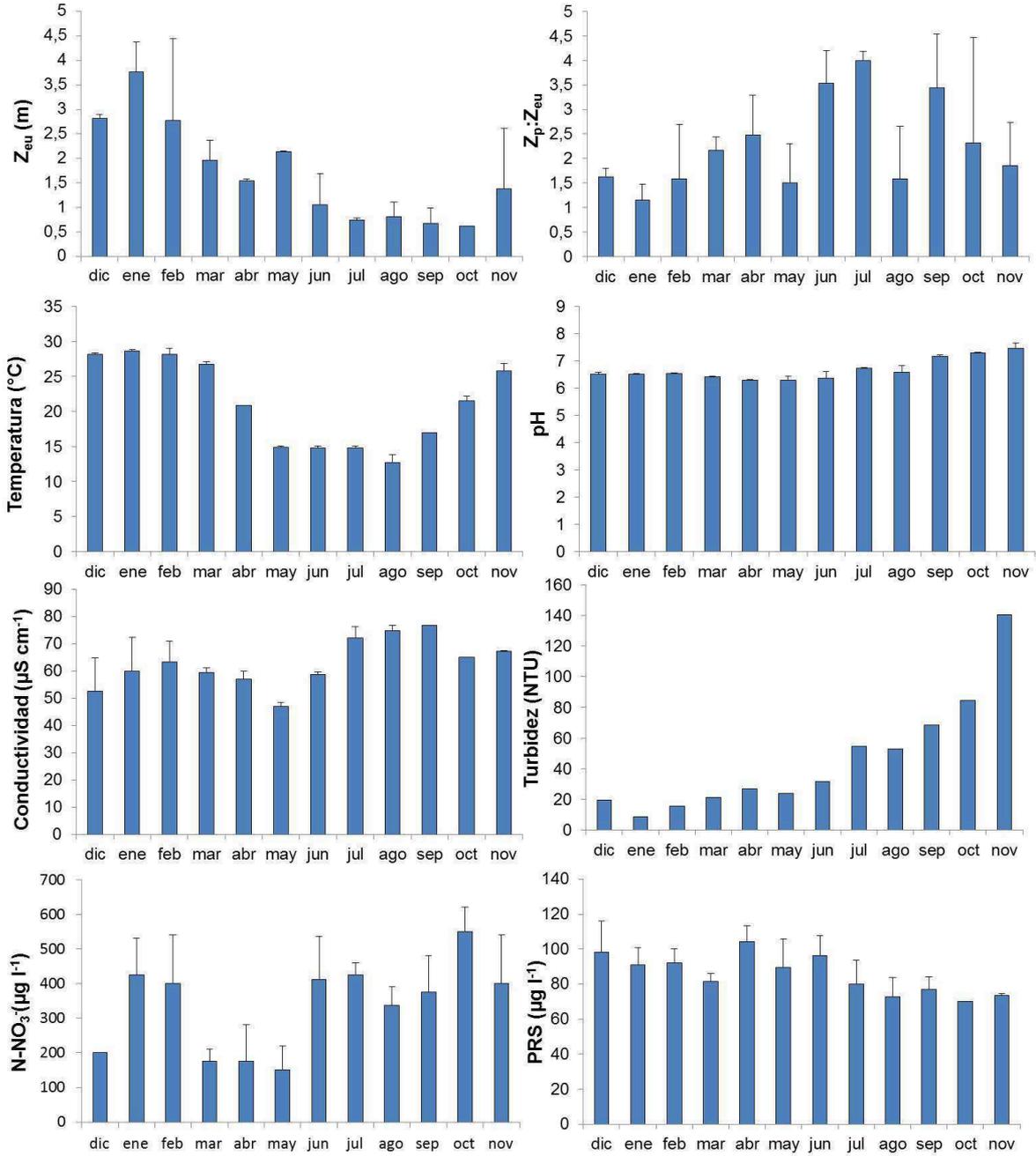
Anexo II: Variación mensual de los parámetros ambientales medidos más relevantes.

Laguna El Mirador



Anexo II: Variación mensual de los parámetros ambientales medidos más relevantes.

Laguna Irupé



Capítulo I: Frau D., Devercelli M., José de Paggi S., Scarabotti P., Mayora G., Battauz Y., Senn M. 2015. *Can Top-Down and Bottom-Up Forces Explain Phytoplankton Structure in a Subtropical and Shallow Groundwater Connected Lake?* Marine and Freshwater Research 66: 1106-1115.

OPEN PUBLISHING

Marine and Freshwater Research, 2015, 66, 1106-1115
<http://dx.doi.org/10.1071/MF14117>

Can top-down and bottom-up forces explain phytoplankton structure in a subtropical and shallow groundwater-connected lake?

Diego Frau^{A,D}, Melina Devercelli^A, Susana José de Paggi^{A,B},
Pablo Scarabotti^{A,C}, Gasela Mayora^A, Yanilla Battauz^A
and Mariana Senn^A

^A Instituto Nacional de Limnología (INAIL), Ciudad Universitaria, Parque El Pozo s/n, CP 2000, Santa Fe, Argentina.

^B E. S. Novati, Facultad de Bioquímica y Ciencias Biológicas (FBCB), Ciudad Universitaria, Parque El Pozo s/n, CP 2000, Santa Fe, Argentina.

^C Facultad de Humanidades y Ciencias (FHC), Ciudad Universitaria, Parque El Pozo s/n, CP 2000, Santa Fe, Argentina.

^D Corresponding author. Email: diegofrau@ymail.com

Abstract. Bottom-up and top-down control of phytoplankton is one of the most important hypotheses that explain and predict the structure of aquatic community. Our aim was to elucidate whether predation and resource limitation can control phytoplankton composition and abundance in a subtropical shallow lake with groundwater connection to the river system. During 12 months, the lake was sampled at three points. Physico-chemical parameters, phytoplankton and zooplankton were sampled fortnightly, whereas fish were sampled every 3 months. The results showed that diatoms dominated the total biovolume, followed by Chlorophyta and Cryptophyta. As for the species composition, Chlorophyta was the dominant group (60 species recorded), followed by phylum Cyanobacteria (26 species recorded). Redundancy analysis (RDA) indicated that temperature and nitrate + nitrite concentrations mainly explained biovolume changes, with zooplankton predation not having any meaningful effect on phytoplankton during the high-water (HW) period. During low-water (LW) period top-down by fish was more important. As higher trophic resolution (species biovolume), zooplankton was another controlling factor. We concluded that phytoplankton in this lake is mainly regulated by biological changes such as microclimate that affects nutrient availability and other environmental conditions. Even though bottom-up top-down forces do not have a neutral effect, we found evidence of positive nutrient influence in the HW period and fish effect in the LW period.

Additional key words: control factor, floodplain lakes, hydrological connectivity, plankton.

Received 11 March 2014; accepted 18 December 2014; published online 27 April 2015

Introduction

One of the most relevant topics in ecology has been the study of the biotic and abiotic factors that control the dynamics and the structure of communities (Carpenter *et al.* 1987; McCann *et al.* 1999). Most ecologists agree that predation and resource limitation can alternatively regulate food-web interactions (Lima 2003; Loreau *et al.* 2005). The hydrological characteristics is another factor of great influence in floodplain systems (Arcego and Novati 2002), where the spatial and temporal heterogeneity of water bodies and the transport of material and organisms is mediated by hydrological connectivity (Thomas *et al.* 2007).

Arcego and Novati (2002) discriminated among the three main levels of hydrological connectivity. First, there is a direct connectivity when the main river or river tributaries are permanently or temporarily connected with its floodplain. The second

type of connectivity is by river-water infiltration, and the third is by groundwater infiltration from alluvial aquifers; a combination of the three aforementioned types is also possible. Regarding this, ecologists have highlighted the importance of the direct connectivity in floodplain water ecosystems, which influences the transport of suspended sediments, nutrients and organisms between the river and its floodplain (Junk *et al.* 1989; Tedesco *et al.* 1999).

The distribution of phytoplankton biomass in the floodplain system is mainly determined by direct connectivity (Leprieux *et al.* 2011). During high-water (HW) periods, flooding events have a dilution effect, changing the structure and composition of phytoplankton (Gardía de Laviana 1997; Hauxer and Bayliss 1997). Conversely, during low-water (LW) periods, the enhancement of water transparency and an increase in habitat

Capítulo III: Frau D., Battauz Y., Sinistro R. 2016. *Why predation is not a controlling factor of phytoplankton in a Neotropical shallow lake: a morpho-functional perspective.* Hydrobiologia DOI: 10.1007/s10750-016-2991-4.

Hydrobiologia
DOI 10.1007/s10750-016-2991-4

PRIMARY RESEARCH PAPER

Why predation is not a controlling factor of phytoplankton in a Neotropical shallow lake: a morpho-functional perspective

Diego Frau¹ · Yamilá Battauz¹ · Rodrigo Sinistro¹

Received: 22 December 2015 / Revised: 8 September 2016 / Accepted: 12 September 2016
© Springer International Publishing Switzerland 2016

Abstract This work explores the reasons why predation plays a minor role in structuring phytoplankton composition in a Neotropical shallow lake. Phytoplankton, zooplankton, and fish were sampled from a shallow lake over the course of a year, and the stomach contents of 80 individuals of the dominant omnivorous-planktivorous fish species were analyzed. The field study was complemented with a 5-day microcosm experiment in which the predation effects of macrozooplankton and macrozooplankton were measured. Search quotient analysis revealed that fish predation was high, and primarily comprised by Chlorocera (Ivlev's index >0.75). Both macrozooplankton and macrozooplankton fractions are able to feed on colonial cyanobacteria, silica cell-wall organisms (<35 µm), and mixotrophic flagellate (>35 µm). Macrozooplankton, however, can feed on single cells, non-mucilaginous colonies, non-mucilaginous colonies, and silica cell-wall organisms (>35 µm) ($P < 0.05$ in all cases). Our results support the idea that structure of predation on phytoplankton is mainly mediated by fish predation on zooplankton and morpho-functional characteristics of algae which prevent zooplankton predation, showing fish a lack of direct predation effect on phytoplankton.

Keywords Top-down control · Phytoplankton features · Omnivorous fish effects · Zooplankton size

Introduction

The two major paradigms that predict the effects of aquatic trophic interactions were introduced in the 80s by Carpenter et al. (1987), describing the trophic cascade hypothesis, and by McQueen et al. (1989), the top-down/bottom-up hypothesis. The first hypothesis predicts that changes in top predators affect the lower trophic levels, whereas the competing hypothesis predicts that top-down effects are stronger at the top of the food web and weaker toward the bottom. Nevertheless, many ecologists agree that food web interactions can be highly variable through space and time (Chase, 2003), and some revisions made indicate that phytoplankton biomass would be better controlled by resources (bottom-up) than by grazing (top-down) (Brazner et al., 2003).

A great amount of evidence has been published in the last decades supporting the idea that top-down plays a minor role as controlling factor of

Handling editor: Jodi Padgett

D. Frau (✉) · Y. Battauz
Laboratorio de Plancton, Instituto Nacional de Limnología (CONICET-UNL), Ciudad Universitaria, Parque El Pozo S/N, C.P. 3000, Santa Fe, Argentina
e-mail: diegofrau@gnal.com

R. Sinistro
Departamento de Ecología, Genética y Evolución, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, IIGGUBA (UBA-CONICET), UBA, Buenos Aires, Argentina

Published online: 21 September 2016

Springer

Capítulo IV: Frau D., Rojas Molina F., Mayora G. 2016. *Feeding Selectivity of the Invasive Mussel *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) on a Natural Phytoplankton Assemblage: What Really Matters?* *Limnology* 17: 47–57.

Author's personal copy

Limnology (2016) 17:47–57
 DOI 10.1007/s1001-015-0459-2



RESEARCH PAPER

Feeding selectivity of the invasive mussel *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) on a natural phytoplankton assemblage: what really matters?

Diego Frau¹ · Florencia Rojas Molina^{1,2} · Gisela Mayora¹

Received: 1 April 2015 / Accepted: 19 May 2015 / Published online: 20 June 2015
 © The Japanese Society of Limnology 2015

Abstract The aim of this work was to analyze the feeding selectivity of *L. fortunei* in a natural assemblage of phytoplankton in a short-term microcosm experiment and to assess whether this selectivity is affected by the presence of *Rotifera* as a secondary, palatable feeding resource. Thin bioassay preferred *Dinoflagellata*, *Chlorococcales*, *Euglenophyceae* and *Chrysophyceae* algae with a maximum linear dimension from 20 to 100 μm . Organisms between 500 and $40 \times 10^3 \mu\text{m}^2$ belonging to *Dinoflagellata*, *Chrysophyceae* and *Euglenophyceae* were also positively selected. *Volvocales*, *Cryptophyceae* and one group of medium-size *Euglenophyceae* (*Trentohomonas* sp.) had a high, negative selectivity index independent of their cell shape or size (Giles's index of feeding selectivity < -0.7). The overall positively selected *Rotifera*, and this only had a measurable effect on large *Euglenophyceae*, which increase their selectivity value in the absence of *Rotifera*. The non-parametric multiplicative regression showed that selectivity is largely explained by a combination of cell shape, biovolume and the phytoplankton taxa offered ($R^2 > 0.8$). We concluded that the impact on phytoplankton community structure could be severe, considering that the presence of zooplankton does not have an effect on the majority of phytoplankton groups and that the mussel tends to feed on both items to improve its diet. The negative selection of

some phytoplankton taxa is possibly related to the morpho-physiological characteristics of their cell shells.

Keywords Phytoplankton · Selective feeding · Invasive mussel species

Introduction

Limnoperna fortunei (Dunker 1857) is a small, mytilid, invasive bivalve thought to have originally inhabited China, Thailand, Laos, Cambodia, Vietnam, Indonesia and Korea (Ricciardi 1998), which was accidentally introduced to South America in 1991 in ballast water (Durrigian and Pastorino 1993). This mussel has an epifaunal habit and displays an aggregative behaviour during the adult phase. *Limnoperna fortunei* is a diocious species with sexual fecundity and a planktonic larval phase (Durrigian and Pastorino 1993; Cataldo and Bulbovskiy 2000) distinguishing it from the native fresh-water bivalves of the Neotropical region (Brazner et al. 2005). This bivalve has invaded not only South American water bodies from Argentina, Bolivia, Paraguay, Uruguay and Brazil, but also has invaded water bodies from Japan and Taiwan (Ricciardi 1998; Durrigian and Durrigian 2011); its larval stage has a high capability of using both environments to disperse throughout different kinds of continental water bodies.

In South America, the abundance and distribution of *L. fortunei* have changed the habitat complexity with relevant effects on benthos composition (Durrigian et al. 1998) as well as on water column properties (suspended matter, transparency and nutrients) (Cataldo et al. 2011). Additionally, this bivalve interacts at several levels in the food web, being consumed by fishes and other crustaceans (e.g.

Handling Editor: Takashi Nakano

✉ Diego Frau
 diegofra@gnal.com

¹ Instituto Nacional de Limnología (INAIL), Ciudad Universitaria, Pabellón III, Paseo 549, 1000 Santa Fe, Argentina

² Escuela Superior de Estudios Dr. Ramón Castillo, Facultad de Biología y Ciencias Biológicas, Ciudad Universitaria, Pabellón III, Paseo 549, 1000 Santa Fe, Argentina