

UNIVERSIDAD NACIONAL DEL LITORAL

Facultad de Bioquímica y Ciencias Biológicas



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

**PROPAGULOS DEL ZOOPLANCTON:
IMPORTANCIA EN EL MANTENIMIENTO DE LA
DIVERSIDAD EN LOS AMBIENTES ACUÁTICOS Y
DISPERSIÓN DE LAS ESPECIES**

Yamila Soledad Battauz

Director de Tesis: Dra. Susana Beatriz José de Paggi

Co-director de Tesis: Msc. Juan Cesar Paggi

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

-2016-

A mi suerte en la vida
mi mamá.

A la energía que me cuida siempre
mi papá.

Agradecimientos

Pensando a quienes agradecer, tomo conciencia de lo afortunada que fui al encontrarme en este camino “doctoral” con personas de una gran bondad.

Muchas gracias Susana y Tito por abrirme las puertas del laboratorio y enseñarme sin mezquindades el atrapante mundo de la limnología, por su confianza, por el tiempo dedicado a este proyecto, por los valiosos consejos, tuve mucha suerte de haber contado con directores de una gran calidad humana. Les tengo algo más para decir ¡habemos doctora!. Gracias por todo, que fue y es un montón.

Gracias al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas y la Universidad Nacional de Litoral por brindarme la posibilidad de realizar este Doctorado. El financiamiento del trabajo de esta tesis pudo ser posible a través de un proyecto de investigación financiado por la Provincia de Santa Fe (Secretaría de Estado de Ciencia y Tecnología, 2011, Programa II, Cód. 037-11)

Agradezco a los jurados, por la detallada revisión del manuscrito y por sus valiosos y enriquecedores aportes.

Gracias a todos mis compañeros de laboratorio, Flo, Flopi, Meli, Gise, Ramiro y Diego, por las charlas, los buenos consejos y un detalle, no menor, gracias por cocinar caserito y rico en los almuerzos sociales. Gracias a todos de corazón por estar siempre dispuestos a ayudarme, gracias Flo por estar siempre dispuesta a ayudarme con las identificaciones. Te agradezco Die por estar siempre amigo, por los trabajos compartidos, por alegrarte de mis alegrías y hacerme el aguante en las malas, por ayudarme a secarme las lágrimas cuando hizo falta y darme pilas para seguir.

También quiero agradecer a todo el personal y directivos del Instituto Nacional de Limnología, a los técnicos que colaboraron en las campañas, gracias Cristian por la buena onda, sumó mucho en las campañas complicadas y Alcides por tu amabilidad y buena predisposición. Agradezco a todos los becarios, tesinistas, pasantes e investigadores que he compartido algún momento en estos años en el Instituto. Gracias Pame y Eve por las mil y una charlas en la peña de los jueves, a pesar de que varios viernes fue duro levantarse, es un placer compartir el amor por la biología con ustedes.

No quiero dejar de agradecer a mis amigos y colegas de la Universidad Autónoma de

Entre Ríos por apoyarme y motivarme a ir por más. Gracias Adri por acercarme a la investigación y confiar en mí.

Gracias a mis amigos de la vida, del barrio, pilar fundamental para disfrutar del camino. A la banda de hockey gracias por su amistad y por tantos lindos sentimientos, son un potente motor energético.

Me gusta creer que de alguna manera vas a enterarte de este agradecimiento, gracias pá! por tu ejemplo de lucha y buen tipo, gracias por haberme dado tanto amor que me va acompañar toda la vida.

Aunque todo agradecimiento siempre va a ser poco gracias ma! por creer firmemente en mi, hasta cuando ni yo lo hago. Me ha resultado fácil animarme a los retos de la vida, porque tus brazos incondicionales siempre están para sostenerme, mi mejor refugio.

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

- Battauz, Y.S.; José de Paggi, S.B. y Paggi, J.C. (2015) Endozoochory by an ilyophagous fish in the Paraná River floodplain: a window for zooplankton dispersal. *Hydrobiologia*.755: 161-171.
- Battauz, Y.S.; José de Paggi, S.B. y Paggi, J.C (2014) Passive zooplankton community in dry littoral sediment: reservoir of diversity and potential source of dispersal in a subtropical floodplain lake of the Middle Paraná River (Santa Fe, Argentina). *Int. Rev. of Hydrobiol.* 99: 277–286.

Índice de contenidos

	Página
Resumen -----	8
Summary -----	9
Introducción general -----	10
Zooplancton de aguas continentales-----	10
Reproducción y adaptación a condiciones desfavorables del ambiente-----	10
Estados de resistencia y dispersión del zooplancton en la planicie de inundación del río Paraná-----	13
Hipótesis de la tesis -----	16
Objetivos de la tesis -----	16
Capítulo I. Poblaciones pasivas de zooplancton: reserva de diversidad y fuente potencial de dispersión	17
Introducción -----	17
Hipótesis -----	18
Objetivos -----	18
Materiales y métodos -----	18
Muestreos de sedimentos y diseño del experimento de incubación-----	20
Muestreo de la columna de agua-----	22
Análisis de datos -----	22
Resultados -----	23
Composición y abundancia-----	23
Riqueza y tiempo de eclosión-----	24
Ensamble de especies eclosionadas versus poblaciones activas-----	28
Discusión -----	31
Capítulo II. Eclosiones in situ: dinámica de las poblaciones naturales de zooplancton	35
Introducción -----	35

Hipótesis -----	36
Objetivo -----	37
Materiales y métodos -----	37
Análisis de datos -----	39
Resultados -----	40
Ensayo de eclosión in situ-----	40
Muestreo de la columna de agua-----	42
Ensamble de especies de la comunidad activa y pasiva-----	43
Discusión -----	48
Capítulo III. Macrófitas como vehículo de dispersión de estadios de resistencia del zooplancton en la planicie de inundación del río Paraná	51
Introducción -----	51
Hipótesis -----	54
Objetivo -----	54
Materiales y métodos -----	54
Experimento de eclosión de estadios de resistencia presentes en las macrófitas-----	55
Análisis de datos -----	57
Resultados -----	58
Discusión -----	67
Capítulo IV. Dispersión de estadios de resistencia de zooplancton por endozoocoria en la planicie de inundación del río Paraná	71
Introducción -----	71
Hipótesis -----	73
Objetivos -----	73
Materiales y métodos -----	73
Muestreo en campo-----	73
Experimento de eclosión-----	75
Análisis de datos -----	76
Resultados -----	76
Discusión -----	81
Banco de huevos de zooplancton en los sedimentos y su paso a través del tracto	

digestivo-----	81
Eclosión de estados de resistencia y los efectos del tratamiento de almacenamiento---	83
Conclusiones generales-----	85
Dinámica de eclosión ex situ e in situ del ensamble de zooplancton-----	85
Vectores de dispersión representativos de la llanura de inundación de río Paraná Medio-----	87
Perspectivas-----	88
Bibliografía-----	89

Resumen

El presente trabajo aborda la influencia de la emergencia de los estadios de resistencia en la diversidad del zooplancton en ambientes acuáticos de la llanura de inundación del río Paraná Medio y los vectores que contribuyen a su dispersión en la región. Se comparó la diversidad del zooplancton de la columna de agua en una laguna de la llanura de inundación, con la diversidad del banco de estadios de resistencia en sedimentos costeros expuestos. Se diseñó una trampa de emergencia adaptada a las condiciones de los ambientes estudiados, que se utilizó para analizar la emergencia de estadios de resistencia in situ en sedimentos de fondo en relación con la composición de rotíferos, cladóceros y copépodos de la columna de agua, en una laguna. Para el estudio de los potenciales vectores de dispersión, se determinó la existencia de estadios de resistencia en el aparato radicular y porciones sumergidas de tallos en las macrófitas flotantes comunes en la región como *Azolla filiculoides*, *Eichhornia crassipes*, *Eichhornia azurea*, *Pistia stratiotes*, *Limnobium spongia*, *Nymphoides indica* y de su viabilidad de eclosión. También se determinó la existencia de estadios de resistencia de zooplanctones en el tracto digestivo del pez *Prochilodus lineatus* y su viabilidad de eclosión.

Los resultados mostraron que los sedimentos costeros constituyen una importante fuente potencial de formas de resistencia disponibles para ser reclutadas por la masa de agua y también para ser dispersadas. La trampa de emergencia resultó efectiva para el estudio de eclosiones de las poblaciones naturales del ensamble zooplanctónico en el área de mayor profundidad de la laguna. En ambas experiencias de eclosión (ex situ e in situ) los rotíferos fueron los más diversos y abundantes, registrándose los géneros *Anuraeopsis*, *Colurella*, *Lecane*, *Lepadella*, *Mytilina*, *Scaridium*, *Testudinella*. Se registraron patrones en la dinámica de eclosión de las especies tanto en las experiencias en laboratorio como a campo. Los resultados experimentales mostraron que un número importante de especies, en su mayoría rotíferos pueden ser dispersados por los vectores estudiados.

Palabras clave: Estadios de resistencia, Zooplancton, Sedimento, Trampa de emergencia, Eclosión, Llanura de inundación, Vectores de dispersión.

Summary

This study, addresses the influence of the emergence of resting stages in the diversity of zooplankton in aquatic environments of the Middle Paraná River floodplain and the vectors that contribute their dispersion in the region. The diversity of zooplankton present in the water column of the lake in the floodplain was compared, with the diversity of the resting stages banks in exposed littoral sediments. Emergency trap was designed, adapted to the conditions of the studied environments, which was used to comparatively analyze the composition of rotifers, cladocerans and copepods present in a lake and the emergence of resting stages in situ, in bottom sediments. For the study of the potential vectors of dispersal, it was determined the existence of resting stages in the root system and submerged portions of stems in free-floating macrophytes more common in the region as *Azolla filiculoides*, *Eichhornia crassipes*, *Eichhornia azurea*, *Pistia stratiotes*, *Limnobium spongia*, *Nymphoides indica* and hatching viability. Also, it was determined the existence of resting stages of zooplankton in the digestive tract of the fish *Prochilodus lineatus* and hatching viability.

The results showed that littoral sediments are an important potential source of forms of resistance available to be recruited by the mass of water and also to be dispersed. The emergency traps are effective for the study of natural hatching of assemblage zooplankton in the area of greatest depth of the lake. In both experience the hatching (ex situ and in situ) rotifers were the most diverse and abundant, genera *Anuraeopsis*, *Colurella*, *Lecane*, *Lepadella*, *Mytilina*, *Scaridium*, *Testudinella*. Patterns in the dynamics of both species hatch on experience in laboratory and field were recorded. Experimental results showed that a significant number of species, mostly rotifers can be dispersed by the vectors studied.

Keywords: Resting stages, Zooplankton, Sediment, Emergency trap, Hatching, Floodplain, Dispersal vectors.

Introducción general

Zooplancton de aguas continentales

El zooplancton de los ambientes acuáticos está constituido esencialmente por rotíferos y microcrustáceos, cladóceros y copépodos, es decir organismos metazoos que poseen vida corta y alta fecundidad, características que le permite responder rápidamente a los cambios ambientales.

En ecología el estudio de los factores bióticos y abióticos que regulan la dinámica y estructura de las comunidades naturales, ha sido y sigue siendo uno de los aspectos de mayor interés (Conde-Porcuna y col., 2004). En el caso del zooplancton, los factores biológicos de control, generadores de cambios estacionales y de variaciones en la distribución espacial de sus poblaciones, que han sido objeto de mayor estudio, son la competencia, la disponibilidad del recurso, la predación por parte de invertebrados y vertebrados, las plantas acuáticas como generadoras de heterogeneidad de hábitats y la inestabilidad de los ambientes acuáticos, entre otros (Lampert y Sommer, 1997; Jeppesen, 1998; Hairston y col., 2000; entre otros). En este contexto, las investigaciones sobre la comunidad zooplanctónica permitieron conocer que ésta cuenta con distintas estrategias evolutivas que le permiten “sobrevivir” a las condiciones extremas y a la heterogeneidad temporal y ambiental de los cuerpos de agua.

Reproducción y adaptación a condiciones desfavorables del ambiente

La Subclase de rotíferos Monogononta al igual que los cladóceros, se reproduce por un proceso llamado partenogénesis cíclica, donde la reproducción asexual prevalece en la mayoría del tiempo y los huevos fertilizados son registrados sólo bajo condiciones específicas (Zaffagnini, 1987). A diferencia de los rotíferos y cladóceros, los copépodos, salvo raras excepciones, siempre requieren de fertilización cruzada para la reproducción (Dussart y Defaye, 2001), por lo tanto, es frecuente encontrar en las poblaciones de estos organismos tanto machos como hembras.

En la partenogénesis, las hembras diploides son capaces de producir huevos diploides sin fertilización. Por lo tanto, la descendencia de hembras partenogénéticas es genéticamente idéntica a la madre. Sin embargo, los rotíferos y cladóceros también son

capaces de producir fases latentes resultantes del cruzamiento cuando se las somete a condiciones generalmente adversas para su supervivencia. Bajo estas condiciones específicas muchas hembras ya no se reproducen mediante partenogénesis sino que se comportan como hembras míticas o gametogénicas (que comienzan a producir machos haploides (en el caso de rotíferos) o diploides (en el caso de los cladóceros) y huevos haploides. Estos huevos haploides sin fertilizar, de rotíferos, dan lugar a machos (Nogrady y col., 1993) y los huevos haploides de cladóceros no fertilizados son reabsorbidos por la progenitora (Zaffagnini, 1987).

De esta manera, a diferencia de los huevos partenogénicos diploides, la mayoría de especies, requieren de machos y de cruzamientos para la formación de algunos estados de “dormancia”.

Los estados de “dormancia” pueden ocurrir a través de dos mecanismos: “quiescencia” y “diapausa”. La quiescencia es una forma de hibernación, relacionada directamente con la dinámica de los factores ambientales (Alekseev y col., 2007), estimulada por condiciones ambientales desfavorables. Esta forma de dormancia interrumpe el crecimiento del organismo, es un estado temporario y reversible con el retorno de las condiciones favorables (Santangelo, 2009). En los rotíferos Bdelloidea, se puede observar a través de un estado de inactividad corporal, llamada “anhidrobiosis”, que puede durar tanto como persistan las condiciones desfavorables (Ricci, 2001). También en los copépodos Cyclopoida su estrategia de supervivencia se basaría solo en la regulación del desarrollo con prolongación de algún estadio de copepodito hasta la inactividad y enquistamiento en cualquier estadio, desde copepodito II hasta hembras adultas fertilizadas (Naess y Nilssen, 1991; Williamson y Reid, 2001).

La “diapausa” está determinada por mecanismos predictivos que combinan señales ambientales y el “reloj biológico interno” (Alekseev y col., 2007), consiste en la formación de estadios específicos que toleren las condiciones desfavorables, llamados “huevos de resistencia”, los podemos encontrar en los rotíferos Monogononta, cladóceros y copépodos Calanoideos, al igual que branchiopodos y ostrácodos que integran otras comunidades (Hairston y Cáceres, 1996; Alekseev y col., 2007; entre otros).

A pesar que los fenómenos de quiescencia y diapausa, anteriormente descriptos, representan procesos distintos, ambas son formas de dormancia con consecuencias

ecológicas bastante similares (Santangelo, 2009), es decir, preservar en forma inactiva un adecuado número de individuos viables de una población para asegurar la permanencia de la comunidad (Alekseev y col., 2007).

Se han desarrollado una serie de hipótesis sobre el origen y evolución de la diapausa, que van desde las que sugieren una explicación filogenética (por ejemplo Corbet, 1980; Hairston y Cáceres, 1996) a las que consideran al stress ambiental como la principal fuerza motriz (Fryer, 1996). Según Alekseev y Starobogatov (1996), la diapausa se originó sólo una vez en el reino animal y a partir de entonces ha evolucionado en diversas formas (es decir, un origen monofilético); por el contrario, otros autores priorizan la hipótesis de un origen polifilético basado en estudios de diversas especies de artrópodos (Danilevsky, 1961; Tauber y col., 1986).

Existen por lo menos dos líneas que apoyan esta última hipótesis, evolutivamente transmitida del origen de la latencia y diapausa como la principal manifestación de la respuesta al fotoperiodo. La primera línea incluye las heterogeneidades espaciales y temporales de las condiciones externas tales como la temperatura y la luz, que son causadas por la rotación del planeta alrededor del sol. Los primeros habitantes del agua y la tierra se deberían haber beneficiado de la adaptación a los cambios periódicos de estos factores esenciales. Los caracteres más exitosos se fijaron genéticamente apoyados por la estabilización de la selección natural. Estas adaptaciones podrían haber servido de base genética para el desarrollo y la especialización en diferentes grupos filogenéticos. La segunda línea, la cual es necesaria para una correcta evaluación de la primera, se basa en la suposición de que existe mucha similitud en la organización del sistema en diferentes grupos filogenéticos de los animales, especialmente las que regulan los ciclos estacionales y pueden ser etiquetados como mecanismos neurohormonales (Otsu, 1963; Quackenbush, 1986; Zaslavsky, 1988).

A pesar de estas hipótesis, la incógnita sobre el origen o la causa de la aparición de la diapausa en los ciclos de vida de los otros organismos acuáticos aún debe ser resuelta. La acumulación de las formas de resistencia en los sedimentos de los ambientes naturales forman los llamados “bancos de huevos” considerados homólogos a los conocidos “bancos de semillas” de la vegetación y pueden permanecer viables durante varias décadas (De Stasio, 1989; Hairston y col., 1995). La estructura y dinámica de eclosión de

los bancos de huevos de resistencia, está determinada por las características de vida de las distintas especies, la fenología de eclosión, las características propias del hábitat (Brendock y De Meester, 2003), el momento y la cantidad de producción de huevos, los lugares donde se depositan, la tasa de pérdida por senescencia, la depredación, enfermedades y la dispersión (Cáceres y Hairston, 1998).

Estados de resistencia y dispersión del zooplancton en la planicie de inundación del río Paraná

Los huevos durables, además de proporcionar resistencia a las condiciones locales adversas y asegurar por lo tanto la permanencia de una especie determinada en un cuerpo de agua, brindan ventajas que promueven la colonización de nuevos ambientes a través del transporte pasivo, de esta manera contribuyen a mantener la diversidad biológica a nivel regional. Los mecanismos que aseguren la dispersión podrían ser numerosos, aunque muchos de ellos no tan eficientes como se suponía en décadas anteriores o tal vez no igualmente eficientes para todas las especies (Jenkins, 1995; Jenkins y Underwood, 1998; Charalambidou y col., 2003; Bohonak y Jenkins, 2003). En general, pueden actuar como agentes de dispersión el viento, el agua, las diversas actividades humanas que determinan “introducciones” accidentales o no, como así también los animales que se desplazan entre los cuerpos de agua, los cuales pueden transportarlos internamente, en el tracto digestivo, sin que éstos pierdan su viabilidad o sobre la superficie corporal (diversos autores en Havel y Shurin, 2004). Entre estos últimos podemos citar anfibios, mamíferos y aves que no solo los pueden trasladar internamente, sino también en plumas, picos y patas (Martínez, 1993).

La cuenca del río Paraná (2.600.000 km²) cubre una importante porción de la Región Neotropical. En su tramo medio, la amplia llanura de inundación es un complejo sistema que se extiende por aproximadamente 600 kilómetros, comprende canales, lagunas someras y otros humedales (Iriondo y Paira, 2007). Las fluctuaciones anuales del nivel hidrométrico del río Paraná con sus ciclos de inundaciones-sequías constituyen un importante factor que explica la riqueza, abundancia y distribución de los organismos acuáticos (Junk, 1970; Lewis, 1987; Neiff, 1996), representando un macrofactor regulador de cambios en las comunidades bióticas.

Estos ambientes acuáticos de la llanura aluvial del río Paraná sustentan una alta diversidad de organismos zooplanctónicos. Para el canal principal y los ambientes de planicie de inundación fueron estimados unas 230 especies de rotíferos, 125 especies de cladóceros y 87 especies de copépodos (José de Paggi, 2004; Paggi, 2004; José de Paggi y Paggi, 2007). La riqueza de especies en los ambientes experimenta una importante dinámica anual, algunas no son registradas y otras hacen su aparición en determinadas épocas del año. Se ha inferido que esto último puede deberse, entre otras causas, a la eclosión de huevos o propágulos (ibid), sin embargo esto no ha sido investigado puntualmente.

Poco se conoce entonces de las importantes funciones que cumpliría la dinámica de los estados de resistencia, ya sea en el mantenimiento de la diversidad, en la sucesión temporal del zooplancton, como en la resiliencia de los ambientes acuáticos. La producción de estados de resistencia sumado a los ciclos de vida corto de los organismos planctónicos, el número de especies con nicho semejante y las diferentes escalas espaciales y temporales en que ocurren los procesos (Gabellone y col., 2013), son variables claves a tener en cuenta, en la capacidad de un ecosistema para recuperar atributos estructurales y funcionales dañados (SER, 2004).

Considerando la alta diversidad biológica del sistema, podría esperarse que otros vectores, a diferencia de los tradicionalmente estudiados, puedan ser importantes agentes de dispersión, tal el caso de algunos organismos clave en la llanura de inundación del Paraná, tales como las especies de peces migradores e iliófagos y de la vegetación de macrófitas flotantes.

En Sudamérica los peces más importantes en cuanto a biomasa lo constituyen los Prochilodontinae, (Quiros, 1988) de régimen detritívoro-iliófago. En el río Paraná la especie *Prochilodus lineatus* (Valenciennes) (sábalo) es su representante más conspicuo, el cual posee la característica de realizar movimientos migratorios para su reproducción y alimentación (Bonetto y Pignalberi, 1964). Puede entonces suponerse que al ingerir “barro” o sedimentos de fondo puede también incorporar a su tracto digestivo huevos de resistencia y de esta manera contribuir activamente a su dispersión. Otro agente de dispersión importante en el Paraná como se señaló anteriormente, pueden serlo las macrófitas flotantes más frecuentes de los géneros *Eichhornia*, *Pistia*, *Azolla*, ya que es

conocido que el pulso de inundación favorece su desplazamiento y redistribución entre los distintos ambientes de la planicie (Sabattini y Lallana, 2007), también una vez finalizada la crecida muchas de ellas pueden quedar retenidas incluso en el sedimento seco de las orillas. En las partes sumergidas de estas plantas convive una diversa fauna de microinvertebrados (Poi de Neiff y Neiff, 2006) de la que forman parte rotíferos, cladóceros y copépodos, utilizándolas como sustrato, refugio y base para la fijación de sus propágulos (Fryer, 1972; Frenzel, 1983). Esto implica que las plantas cargando estos elementos podrían actuar como efectivos vectores de dispersión de muchos organismos.

La dispersión de los organismos es un componente básico del concepto metacomunidad, definido como un conjunto de comunidades locales vinculados por la dispersión de las potencialmente múltiples especies que interactúan (Wilson, 1992; Leibold y col., 2004). En los sistemas fluviales inundables, la conectividad hidrológica, activadas por pulso de inundación, tiene una influencia considerable en el intercambio de materiales entre el cauce principal del río y la llanura de inundación (Junk y col., 1989).

El análisis de los huevos de resistencia del zooplancton presentes en sedimentos o en otras estructuras puede ser una técnica complementaria y aún más eficiente para el estudio de la diversidad total que el muestreo repetitivo de las comunidades activas en diferentes localizaciones de las lagunas. El reconocimiento de la importancia de los propágulos en el mantenimiento de la diversidad y la capacidad de dispersión de éstos, mediante vectores representativos en el Paraná, no solo permitirá conocer cuál es la contribución de la emergencia a la estructura estacional y temporal de las comunidades de zooplancton, sino que también es una herramienta que nos permitiría realizar una reconstrucción del pasado inmediato o no, y predecir los efectos de los cambios ambientales futuros en los sistemas acuáticos (Santangelo, 2009), así como también obtener un conocimiento más preciso de los patrones de distribución espacial de las especies.

Considerando lo anteriormente expuesto las hipótesis, objetivo general y particulares de este trabajo de tesis son:

Hipótesis

El reclutamiento de especies por eclosión de huevos de resistencia y activación de estados de inactividad regulan la diversidad y dinámica de la comunidad zooplantónica.

Las macrófitas flotantes y los peces iliófagos migradores son agentes activos de dispersión de las especies.

Objetivo General

Conocer la influencia de la emergencia de propágulos en la diversidad y dinámica estacional del zooplancton en un ambiente acuático de la llanura de inundación del río Paraná Medio y los vectores que contribuyen a su dispersión en la región.

Objetivos Particulares

Comparar la diversidad del zooplancton (poblaciones activas) de una laguna de la llanura de inundación, con la diversidad del banco de huevos de resistencia en sedimentos expuestos de sus orillas.

Analizar comparativamente la composición de rotíferos, cladóceros y copépodos en una laguna y la resultante de la eclosión de huevos y emergencia de estados de inactividad de sedimentos in situ.

Determinar la existencia de estadios de resistencia en el aparato radicular y porciones sumergidas de tallos en macrófitas flotantes más comunes en la región: *Azolla filiculoides* Lam., *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms, *Eichhornia azurea* (Sw.) Kunth, *Pistia stratiotes* L., *Nymphoides indica* (L.) Kutze y *Limnobium spongia* (Bosc). Análisis de su viabilidad de eclosión.

Determinar la existencia de estadios de resistencia de zooplanctones en el tracto digestivo de *Prochilodus linneatus* y su viabilidad de eclosión.

Capítulo I

Poblaciones pasivas de zooplancton: reserva de diversidad y fuente potencial de dispersión

Introducción

Como sistema ecológico, los grandes ríos con planicies de inundación como el Paraná, tienen características funcionales propias, siendo la más importante el pulso de inundación (Junk y col., 1989) o ciclo de expansión-contracción (Tockner y col., 2000). De acuerdo con el concepto de pulso de inundación explicado por Junk y col. (1989), la dispersión de los organismos acuáticos se produciría durante el período de aguas altas con la expansión de la red fluvial, cuando el canal principal está efectivamente conectado con la planicie de inundación. Durante la fase de aguas bajas (fase de contracción), en las zonas de la llanura aluvial denominadas zonas de transición acuática/terrestre (ZTAT) quedan al descubierto sedimentos que permanecen parcialmente secos o húmedos y ponen en contacto con el ambiente terrestre, los repositorios de huevos de resistencia producidos durante la fase acuática (Schröder, 2001). Estas áreas marginales de los cuerpos de agua lóticos y leníticos son a su vez frecuentadas por numerosos vertebrados terrestres, principalmente aves que caminan y recogen su alimento del suelo. Estas aves, pertenecientes al gremio ecológico "caminadoras" (Beltzer y Quiroga, 2007), son frecuentes y abundantes en las planicies de inundación de los ríos sudamericanos.

El análisis de la composición de estos "bancos de huevos" presentes en los sedimentos, ha demostrado ser una herramienta importante para estudios de la biodiversidad (Vandekerkhove y col., 2005a). Se ha comprobado que el análisis de la fase activa presente en la columna de agua no siempre refleja la riqueza total de un cuerpo de agua, debido a que en la mayoría de los casos, la composición de especies de las fase activa e inactiva no se solapan completamente (García-Roger y col., 2008). Las lagunas de la planicie de inundación del río Paraná constituyen un enorme reservorio de diversidad zooplanctónica (José de Paggi y Paggi, 2007) sin embargo, hasta ahora, su riqueza sólo se ha evaluado mediante el análisis de las poblaciones activas presentes en la columna de agua.

En este capítulo se estudia, por primera vez en estos hábitats de agua dulce, la riqueza del banco de estados de resistencia en sedimentos litorales secos, como almacenamiento de diversidad del zooplancton y potencial fuente de propágulos disponibles para la dispersión.

Hipótesis

Los sedimentos secos costeros actúan como reservorios de estadios de resistencia del zooplancton, disponible para su activación y reclutamiento por la columna de agua y para ser dispersados a otros ambientes acuáticos de la llanura de inundación.

Objetivo general

Estudiar, a través de los organismos eclosionados en laboratorio provenientes de los estados de resistencia contenidos en sedimentos costeros secos, la estructura cualitativa y cuantitativa del ensamble zooplanctónico pasivo de una laguna del valle aluvial del río Paraná.

Objetivos particulares

Determinar de manera experimental:

- Composición específica del ensamble de organismos eclosionados.
- Tiempos de incubación y patrones de eclosión de cada especie.
- Similitudes y diferencias entre los ensambles activos y pasivos.
- Tipo del hábitat de procedencia, en términos de limnéticos y litorales, de los organismos identificados.

Materiales y métodos

El cuerpo de agua estudiado fue la Laguna El Mirador, que se encuentra ubicado en la Reserva Ecológica de la Universidad Nacional del Litoral, Ciudad Universitaria, Santa Fe, Argentina (31° 37' S, 60° 41' O). Se trata de una laguna de la llanura de inundación del río Paraná de 12 hectáreas de superficie que posee una profundidad

máxima de 1,70 m. En períodos de inundación recibe aportes, primero de agua subterránea y luego de manera indirecta del río Paraná a través de cuerpos de agua próximos.

El estudio se inició en período de aguas altas en noviembre de 2009 y duró hasta junio de 2010. El rango de variación del nivel hidrométrico del río a lo largo del período de estudio fue de 5 m (Puerto de Paraná). Durante los períodos de aguas bajas, los movimientos horizontales del agua dejaron una franja de sedimentos expuestos al aire (área de 970 m²) sin vegetación situada en la parte sur de la misma (Fig. 1).

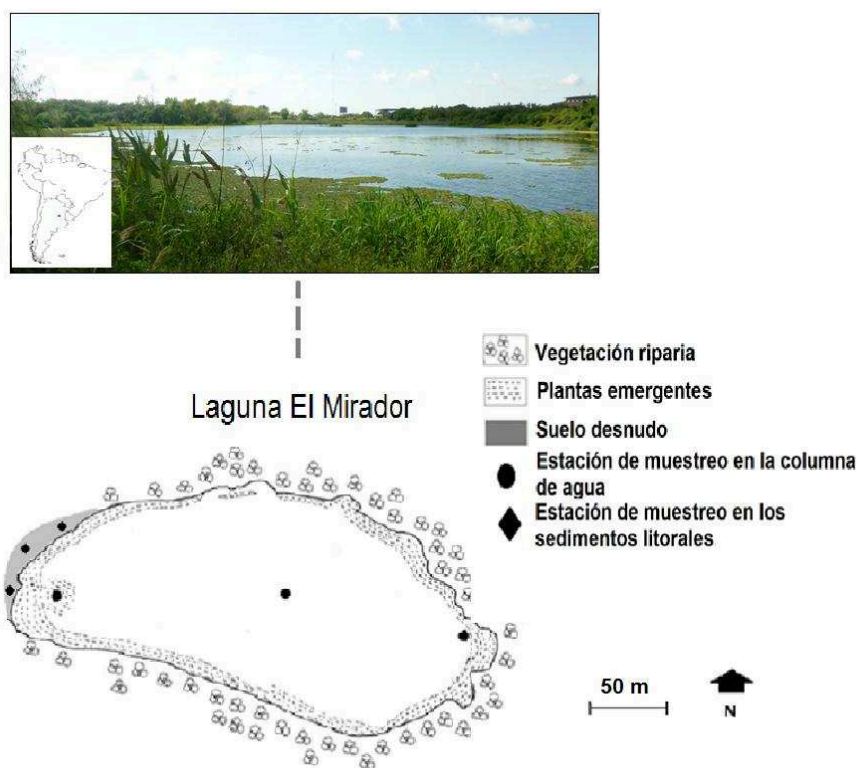


Figura 1. Localización de la laguna El Mirador, Santa Fe, Argentina. Ubicación de las estaciones de muestreo.

La zona litoral del humedal posee una moderada a baja cobertura de plantas acuáticas, compuesta principalmente por emergente *Panicum elephantipes* Nees y *Cyperus alternifolius* Linn., y pequeñas matas de plantas flotantes libres de *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms. La transparencia medida con el disco Secchi varió entre 0,12 y

0,70 m, el pH entre 6,89 y 9,75, la conductividad entre 245 y 1584 $\mu\text{S}/\text{cm}$; la laguna es considerada eutrófica debido a su contenido de nutrientes y abundancia de fitoplancton (José de Paggi y col., 2012; Frau y col., 2015). Estudios previos registraron predominio de los rotíferos en el ensamble de zooplancton y abundante presencia de peces de pequeña talla (<70 mm), principalmente Characidae (José de Paggi y col., 2012). El área circundante a la laguna se caracteriza por la presentar una rica fauna de aves, habiéndose registrado 164 especies (Pautasso, 2002).

Muestreos de sedimentos y diseño del experimento de incubación

Para evaluar la eclosión de los estadios de resistencia de los organismos del zooplancton presentes en los sedimentos litorales secos, se utilizó el método de evaluación de emergencia *ex situ*, este método comprende dos pasos: almacenamiento e incubación y tiene en cuenta factores relevantes como tiempo, luz y temperatura. Esta metodología permite hacer una estimación de la composición de especies que contribuye al reclutamiento de las poblaciones activas desde el “banco de huevos” en el sedimento (Brendonk y De Meester, 2003; García Roger y col., 2008).

Las muestras del sedimento superficial expuesto (<10 cm de profundidad) se recolectaron en febrero de 2011 en tres 3 puntos equidistantes, paralelos a la orillas de la laguna a lo largo de una transecta (50 m de longitud aproximadamente). En el laboratorio las muestras colectadas en los sitios individuales fueron mezcladas y puestas a secar a 21 °C durante 48 hs; transcurrido este tiempo fueron almacenadas en condiciones de oscuridad a 4 °C, durante 7 meses (Vandekerkhove y col., 2005a). Luego del almacenamiento en refrigerador, los sedimentos fueron expuestos a temperatura ambiente por 3 horas. Un total de 300g de sedimento seco, repartido en 15 submuestras (20g cada una), fue incubado en bandejas de plástico (165 cm^2 de superficie cada una), que luego fueron cubiertas por unos 2-3 cm de agua estéril (filtrada de la laguna con una malla de 20 μm , y llevada a punto de ebullición) (Fig. 2). Posteriormente las bandejas se colocaron en incubadora a 25 °C con un fotoperiodo de 8:16 horas oscuridad: luz. Las muestras fueron examinadas a lo largo de 90 días. Cada 3 días el agua sobrenadante de todas las bandejas fue filtrada usando una red de 20 μm de apertura de malla, integrada en una sola muestra y fijada con formalina al 10%.

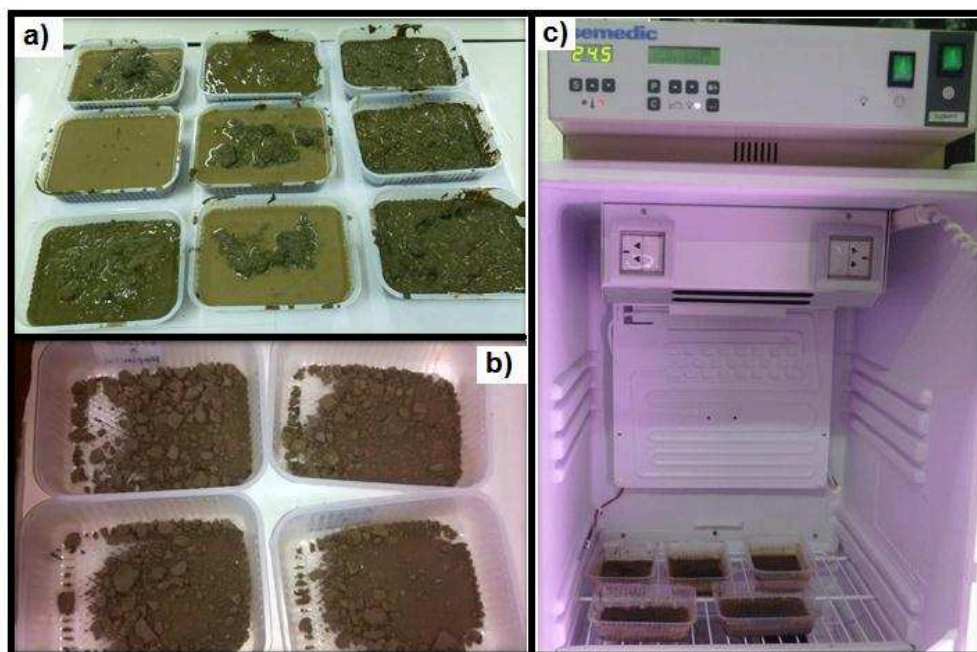


Figura 2. Método de evaluación de emergencia ex situ. **2a)** y **2b).** Secado de las muestras a temperatura ambiente. **2c).** Incubado de la muestras.

La temperatura de almacenamiento se estableció teniendo en cuenta que los inviernos en la región tienen temperaturas muy bajas (el mínimo mensual de los últimos 30 años varió entre 3,7 y 10,3 °C (datos proporcionados por el Centro de Informaciones Meteorológicas (CIM)), de la Universidad Nacional del Litoral. Para seleccionar la duración de la experiencia (90 días) se tuvieron en cuenta las experiencias previas de otros autores, como Chittapum y col. (2005) y Fernández y col. (2012). La temperatura de incubación fue seleccionada teniendo en cuenta que durante las estaciones cálidas la temperatura de la región es relativamente elevada (el promedio mensual de los últimos 30 años, de diciembre a marzo, varió entre 23,1 y 29 °C) (datos proporcionados por el CIM, Universidad Nacional del Litoral).

Las muestras fueron teñidas con eritrosina y analizadas bajo microscopio óptico Nikon Eclipse (E100). Las determinaciones taxonómicas se realizaron utilizando claves dilemáticas de distintos autores (Koste, 1978; Korovchinsky, 1992; Battistoni, 1995; Segers, 1995; Alekseev, 2002; Kořínek, 2002).

Muestreo de la columna de agua

El zooplancton fue muestreado quincenalmente entre diciembre de 2009 y noviembre de 2010 en tres sitios de la alguna, dos litorales y uno limnético. Para la recolección de una muestra integrada de zooplancton a través de la columna de agua, se tomaron dos o tres muestras (según las estaciones) a diferentes profundidades, con una trampa de Schindler-Patalas de 20 L de capacidad, equipada con una malla de 50 μm , y se agruparon en una muestra compuesta por estación. Los análisis de abundancia, riqueza y las determinaciones taxonómicas se llevaron a cabo con la misma metodología que en los sedimentos costeros secos.

Análisis de datos

De acuerdo a los patrones dominantes de incubación-eclosión y con el fin de realizar una clara exposición de los resultados, se consideraron cuatro períodos de tiempo: temprano (TE): 1-21 días, temprano medio (TEM): 22-46 días, tardío medio (TAM): 47-67 días y tardío (TA): 68-90 días. En cada período fueron identificados y contados los organismos eclosionados y calculadas sus abundancias relativas. También se calculó el índice del tiempo de eclosión (ITH del inglés index for timing of hatching) propuesto por Vandekerkhove y col. (2004), adaptado a nuestro caso, este índice proporciona el períodos de incubación, en días, que necesitan los estadios de resistencia promedio de cada taxón para eclosionar. Se estimó la diversidad beta y similitud según Jaccard (Magurran, 1988), entre la composición taxonómica de las eclosiones y el ensamble de la comunidad activa. Por último se realizó la discriminación entre especies limnéticas o litorales de acuerdo a Shiel y col. (1982) y a nuestra propia experiencias sobre la fauna regional.

Resultados

Composición y abundancia

A lo largo de todo el experimento de eclosión se identificó un total de 31 taxones: 26 rotíferos Monogononta, 1 rotífero Bdelloidea (no identificado a nivel taxonómico inferior) y 4 cladóceros. Los rotíferos fueron asignados a los géneros *Lecane* (8 spp.), *Cephalodella* (4 spp.), *Brachionus* (3 spp.), *Euchlanis* (3 spp.), *Keratella* (2 spp.), *Lepadella* (2 spp.), *Filinia* (1 sp.), *Epiphanes* (1 sp.), *Colurella* (1 sp.) y *Trichocerca* (1 sp.). Los Cladóceros corresponden a 3 géneros, *Alona* (2 spp.), *Anthalona* (1 sp.), *Karualona* (1 sp.) (de este último fue observado un solo individuo en una única oportunidad). No se observó la presencia de copépodos. A lo largo del período de incubación, se registraron un total de 7097 eclosiones. El promedio del número de eclosiones por muestreo fue de 273 (CV= 0,88), el mínimo fue registrado el día 4 (primer registro de la experiencia) luego aumentó rápidamente hasta alcanzar los valores máximos durante la mitad del período experimental, 1025 eclosiones en el día 39. Después de este aumento, hacia el final del experimento, hubo una disminución progresiva en el número de eclosiones (media = 73, CV = 0, 38). Del total de especies que rompieron su estadio de inactividad, 6555 (92,4%) corresponde a rotíferos y 542 (7,6%) a cladóceros.

Las especies más abundantes fueron *Lecane closterocerca* (Schmarda), *Lepadella patella* (Müller), *L. nana* (Murray) y con valores de 2289, 1610 y 1538, respectivamente seguido por *Bdelloideos*, *Cephalodella paggiae* Koste y Robertson, *Cephalodella cf. tenuior* (Gosse) y cladóceros *Anthalona verrucosa* (Sars) y *Alona glabra* Sars con abundancias entre 244 y 310 individuos. Las demás especies exhibieron valores menores de 150 (Fig. 3).

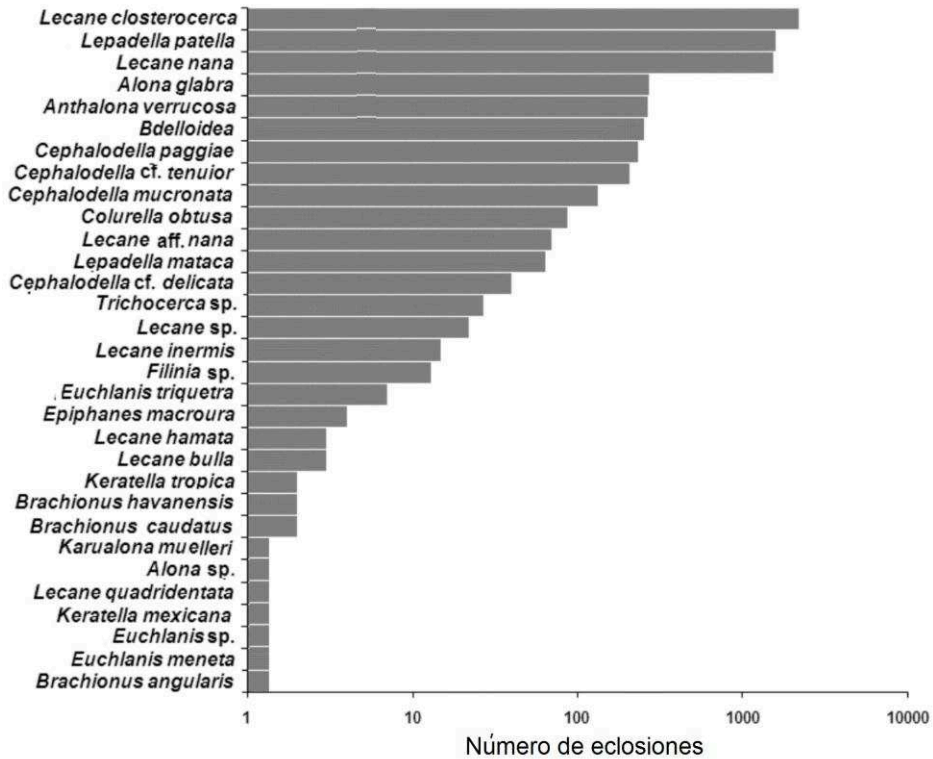


Figura 3. Composición taxonómica y abundancia (Log) de las eclosiones.

Riqueza y tiempo de eclosión

El número de especies eclosionadas se incrementó de manera significativa, aunque con algunas oscilaciones, desde el día 4 hasta el día 39 y luego comenzó a disminuir hasta el día 67 a partir del cual no se registraron nuevas especies. La riqueza tuvo un promedio de 7,6 especies por muestreo ($CV = 0,27$). Como lo expresan los valores de diversidad beta (Fig. 4), la tasa del recambio de especies en el tiempo fue mayor en el comienzo y al final del experimento (49 y 43) e inferior durante los períodos intermedios (28 y 23).

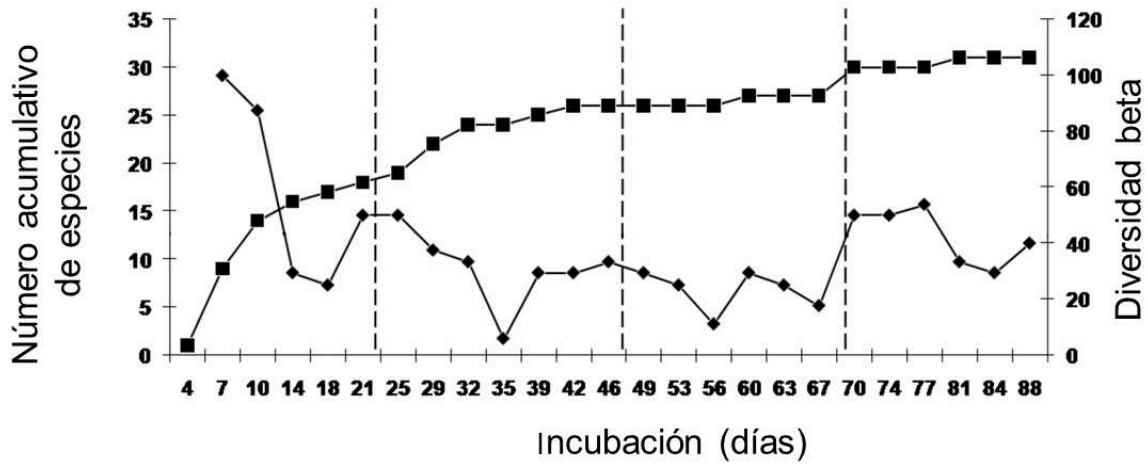


Figura 4. Riqueza acumulativa de especies eclosionadas y valores de diversidad beta.

Las especies registradas durante el experimento mostraron distintos tiempos y patrones de eclosión. Los rotíferos fueron los primeros en entrar en estado de actividad, el día 4 eclosionó una sola especie, y el día 7, eclosionaron siete especies. Los cladóceros exhibieron la primera aparición a los 15 días del experimento. Un pequeño grupo de especies (*L. patella*, *L. nana*, *L. closterocerca* y *Bdelloideos*) estuvieron presentes entre el 69-92% de las muestras, y otras cuatro especies (*A. verrucosa*, *C. paggiae*, *Cephalodella* cf. *tenuior* y *A. glabra*) entre el 38-50%, mientras que la mitad del total de especies se registraron en menos de 4 oportunidades (Fig. 5). Por otro lado el 60% de las especies rompieron su estado de latencia en el período de TE, el 28% en el TEM, el 3% en TAM y finalmente el 9% en el TA.

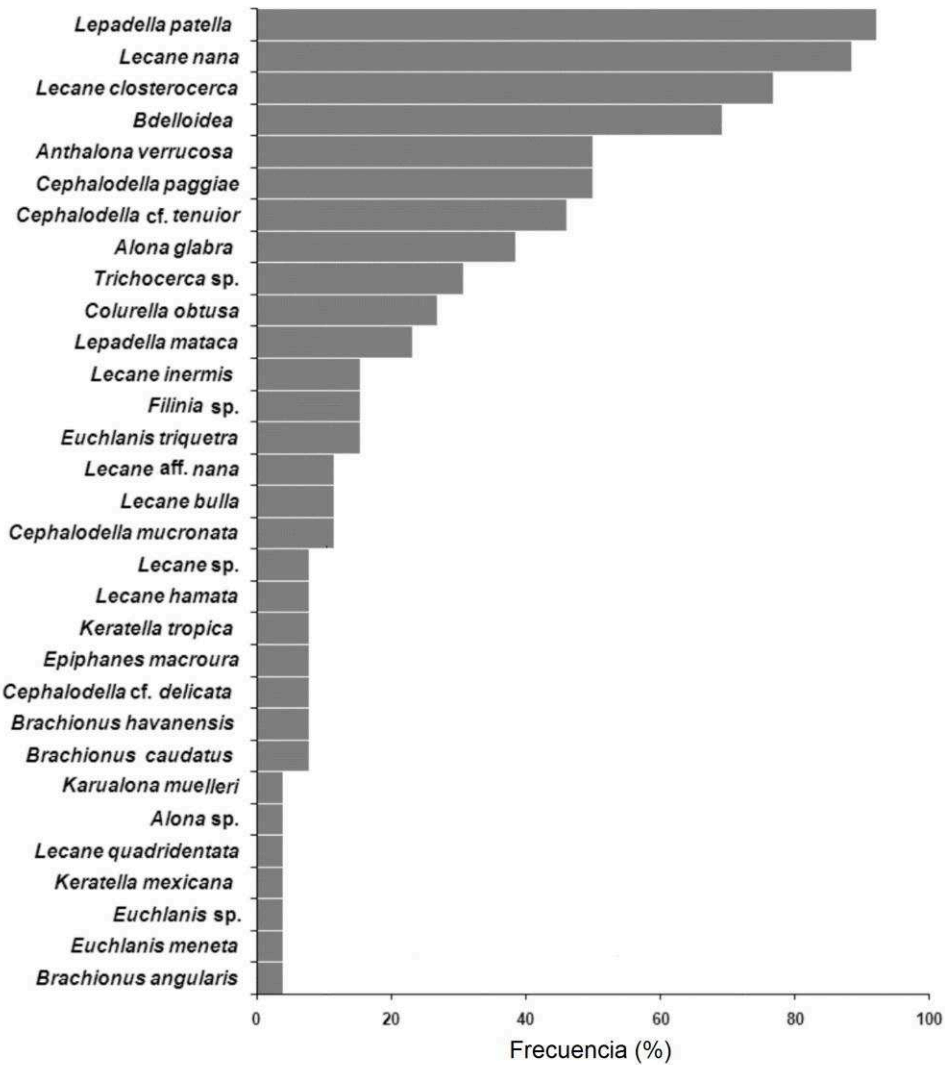


Figura 5. Composición taxonómica y frecuencia de las eclosiones.

La mayoría de las especies registradas, con excepción de *L. patella* con valores de abundancia y frecuencia altos, exhiben moderadamente tendencias monomodales, con valores más elevados en diferentes tiempos. No obstante el número de eclosiones de cada especie en estos patrones, ajustados de forma esquemática a los períodos establecidos en el experimento, se pueden observar en la figura 6. Estos patrones de eclosión pueden ser mejor visualizados en aquellas especies con eclosiones más abundantes (Fig. 7). La tendencia a romper su estado de latencia en el primer período, aunque con algunas diferencias, se registró en *Cephalodella mucronata*, *L. closterocerca* y *A. glabra*. Una

situación similar se observó para *Cephalodella* cf. *tenuior*, *L. nana* y *Belloidea* para los períodos intermedios y *C. paggiae*, *A. verrucosa* y *L. patella* para el período tardío. A pesar de que *L. patella* fue abundante durante todo el tiempo experimental, los mayores valores de abundancia se registraron en el período tardío.



Figura 6. Tiempo de eclosión, TE = tempranas, TEM = tempranas medias, TAM = tardías medias, TA = tardías; ITH = índice de tiempo de eclosión (del inglés, Index for timing of hatching).

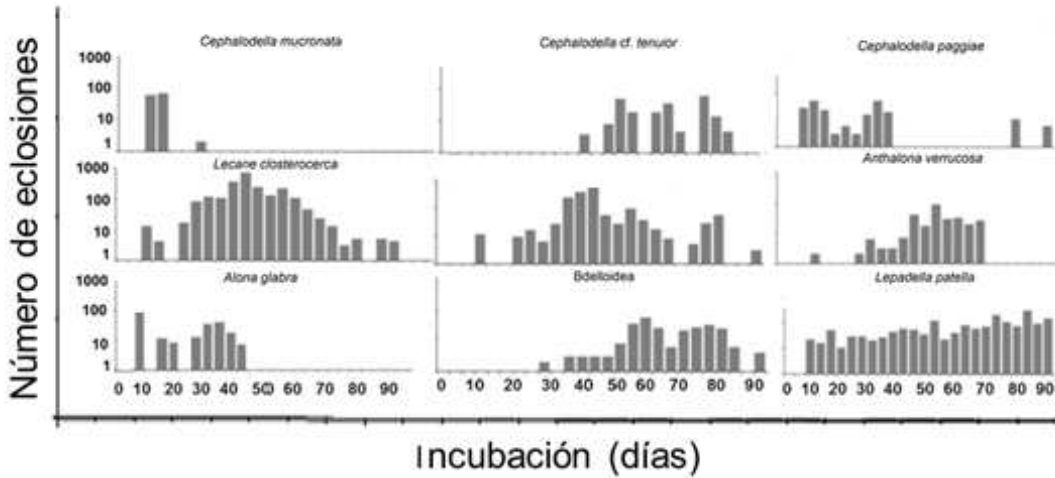


Figura 7. Número de eclosiones (Log) en relación al tiempo de incubación de las especies más representativas.

Ensamble de especies eclosionadas versus poblaciones activas

La composición taxonómica del zooplancton activo de la laguna incluyó un total de 110 especies de rotíferos, cladóceros y copépodos. La similitud total de la composición entre el ensamble zooplanctónico activo y el pasivo fue muy bajo (Jaccard: 0,07) y la del grupo dominante, los rotíferos, también fue muy baja (Jaccard: 0,08) (Tabla 1). Además se encontró que un 30% de especies emergentes, no habían sido registradas previamente en la laguna ni en la región. Estas fueron: *Lecane inermis* (Bryce), *Lepadella mataca* José de Paggi, *Keratella mexicana* Kutikova y Silva-Briano, *Cephalodella paggiae* Koste y Robertson, *Cephalodella cf. tenuior* (Gosse), *Cephalodella cf. delicata* Wulfert.

De las especies más comunes registradas en el zooplancton activo sólo *L. closterocerca* (Schmarda), *Keratella tropica* (Apstein), *Filina* sp., *Epiphanes macroura* (Barrois y Daday) fueron compartidas con el ensamble de eclosión.

En cuanto a la composición de las especies desde un punto de vista ecológico, se observó que, si bien la mayoría de las especies litorales (77 %) que emergieron fueron abundantes durante todo el experimento, las especies limnéticas eclosionaron preferentemente durante los primeros tiempos de la incubación (Fig. 8a). Por último la

relación de las especies limnéticas y litorales, tanto en la composición de zooplancton activo como en la de especies eclosionadas fue similar (Fig. 8b).

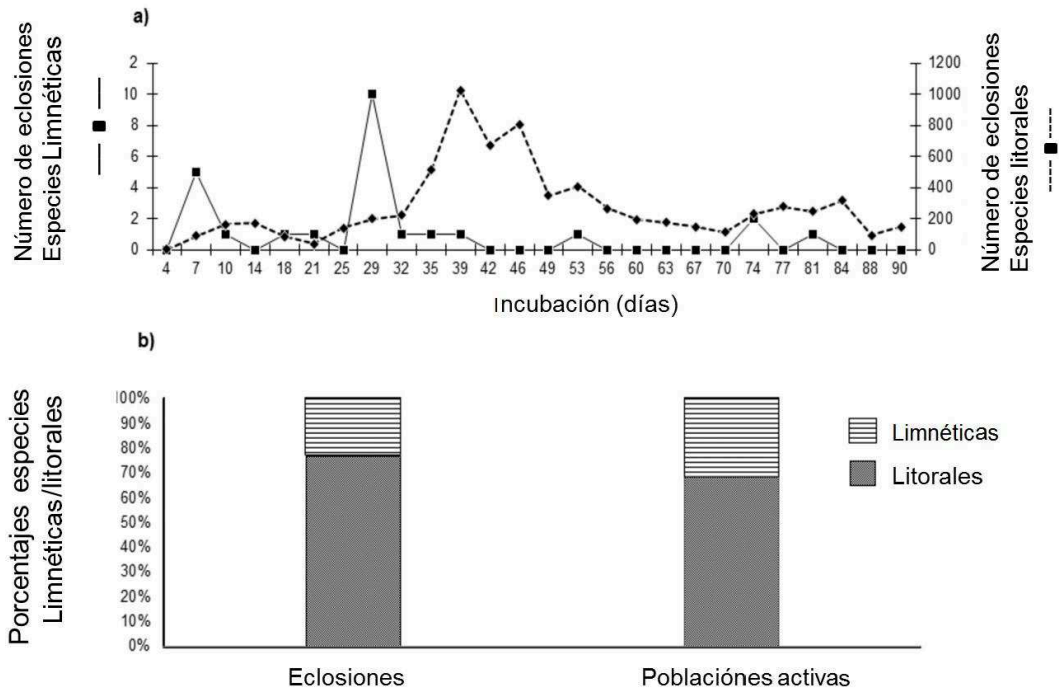


Figura 8a). Número de especies litorales y limnéticas eclosionadas. **8b).** Composición porcentual del zooplancton eclosionado en los sedimentos y en las poblaciones activas de la laguna.

Tabla 1. Listado comparativo de especies registradas en la columna de agua de la región litoral de la laguna (RL) y eclosionadas de los sedimentos (RS).

ESPECIES	RL	SL	ESPECIES	RL	SL
Anuraeopsis fissa Gosse	x		Lecane acuminata (Ehrenberg)	x	
Anuraeopsis navicula Rousselet	x		Lecane arcula Harring	x	
Anuraeopsis urawensis Sudzuki	x		Lecane bulla (Gosse)	x	x
Ascomorpha sp.	x		Lecane closterocerca (Schmarda)	x	x
Asplanchna sieboldi (Leydig,)	x		Lecane curvicornis (Murray)	x	
Brachionus angularis Gosse	x	x	Lecane elsa Hauer	x	
Brachionus austrogenitus Ahlstrom	x		Lecane furcata (Murray)	x	
Brachionus budapestinensis Daday	x		Lecane hamata (Stokes)	x	x
Brachionus calyciflorus Pallas	x		Lecane inermis (Bryce)		x
Brachionus caudatus Barrois & Daday		x	Lecane inopinata Harring and Myers	x	
Brachionus chelonis Ahlstrom	x		Lecane leontina (Turner)	x	
Brachionus falcatus Zacharias	x		Lecane ludwigi (Eckstein)	x	
Brachionus havaensis Rousselet	x	x	Lecane nana (Murray)		x
Brachionus mirabilis Daday	x		Lecane aff. nana (Murray)idem I		x
Brachionus cf. quadridentatus Hermann	x		Lecane papuana (Murray)	x	
Cephalodella cf. delicata Wulfert		x	Lecane pyriformis (Daday)	x	
Cephalodella mucronata Myers		x	Lecane quadridentata (Ehrenberg)	x	
Cephalodella paggiae Koste & Robertson		x	Lepadella donneri Koste	x	
Cephalodella cf. tenuior (Gosse)		x	Lepadella elongata Koste	x	
Cephalodella sp.	x		Lepadella mataca Jose de Pagi		x
Colurella obtusa (Gosse)		x	Lepadella ovalis (Müller)	x	
Colurella cf. sinistra Carlin	x		Lepadella patella (Müller)	x	x
Colurella sp.	x		Lepadella rhomboides Gosse	x	
Dicranophorus caudatus (Ehrenberg)	x		Lepadella sp.	x	
Epiphanes clavulata (Ehrenberg)	x		Mytilina bisulcata (Lucks)	x	
Epiphanes macroura (Barrois & Daday)	x	x	Mytilina ventralis (Ehrenberg)	x	
Euchlanis dilatata Ehrenberg	x		Platyias quadricornis (Ehrenberg)	x	
Euchlanis meneta Myers		x	Platyionus patulus (Daday)	x	
Echlanis triquetra Ehrenberg		x	Polyarthra platensis (José de Paggi & Paggi).	x	
Euchlanis sp. 1		x	Synchaeta sp.	x	
Euchlanis sp. 2	x		Testudinella patina (Hermann)	x	
Filinia novaezealandiae Shiel & Sanoamuang	x		Trichocerca bicristata (Gosse)	x	
Filinia sp. 2		x	Trichocerca similis (Wierzejski)	x	
Hexarthra mira (Hudson)	x		Trichocerca similis grandis Hauer	x	
Hexarthra sp.		x	Trichocerca sp. 1	x	x
Horaella thomassoni Koste	x		Trichocerca sp. 2	x	
Keratella lenzi Hauer	x		Trichocerca sp. 3	x	
Keratella mexicana Kutikova & Silva-Briano		x	Trichotria tetractis Ehrenberg	x	
Keratella tecta (Gosse)	x		Trochosphaera aequatorialis Semper	x	
Keratella tropica (Apstein)	x	x	Bdelloidea		x
Lecane cf. abanica Segers		x			

Discusión

El número de especies eclosionadas de los sedimentos secos de la laguna estudiada fue relativamente bajo en comparación con lo encontrado en otros estudios realizados como en el río Murray, Australia, donde 54 especies eclosionaron en 35 días (Langley y col., 2001). También Segers y Shiel (2008), realizando una experiencia de eclosión de rotíferos sobre sedimentos secos de dos “billabongs” de la llanura de inundación del río Murray registraron 48 especies, incluyendo varios taxones nuevos o no registrados anteriormente. Sin embargo, nuestro registro fue más alto que el obtenido en Brasil en sedimentos tomados de un lago poco profundo por Panarelli y col. (2008), 14 especies; o 20 especies en un conjunto de nueve cuerpos de agua (Fernández y col., 2012). Del mismo modo, en sedimentos litorales secos de Tailandia, (Chittapum y col., 2005) registraron 14 y 17 especies eclosionadas en ensayos de 68 y 730 días, respectivamente.

Nuestros resultados muestran que la diversidad de especies potencialmente disponibles para la dispersión a partir de los sedimentos superficiales marginales emergentes puede ser muy alta, teniendo en cuenta que se ha sugerido que los “bancos de huevos” muestran una distribución horizontal irregular y un gradiente de densidades mayores aún, hacia las partes más profundas de los lagos (varios autores en Brendonck y De Meester, 2003). También cabe mencionar la posibilidad de que la alta abundancia de rotíferos eclosionados a lo largo de la experiencia pudiera estar relacionada también a eventos reproductivos in situ, no comprobados, que quizás tuvieran lugar durante un período de 3 días a 25 °C (Edmondson, 1965).

De todas las especies eclosionadas, los rotíferos y cladóceros representaron el 87% y 13%, respectivamente. Los rotíferos rompieron su estado de latencia primero respondiendo con éxito a las condiciones de temperatura y fotoperiodo aplicadas. Contrariamente las eclosiones de cladóceros fueron relativamente bajas teniendo en cuenta su significativa diversidad regional (Paggi, 2004). Estudios realizados en Brasil por Maia-Barbosa y col. (2003) sobre la tasa de eclosión de rotíferos y cladóceros en los sedimentos litorales expuestos, en una zona tropical, utilizando el mismo tratamiento de pre-incubación que en este ensayo, informaron una eclosión de 60-80% para rotíferos y menos de 10% para cladóceros. Del mismo modo, Panarelli y col. (2008) y Palazzo y col. (2008) también encontraron sólo 4 y 5 especies de cladóceros, respectivamente, en el lago Cavalos y lagos

someros en Brasil. En otro estudio, en los que se utilizaron estadios de resistencia de cladóceros aislados de los sedimentos, emergieron con éxito sólo el 18% de los huevos de *M. micrura* Kurz y 6% de *Diaphanosoma birgei* Kofínek, en tal caso, se ha sugerido que la baja tasa de eclosión podría haber sido causada por el tratamiento de pre-incubación de secado y la exposición a baja temperatura (Santangelo y col., 2011). En nuestro caso, quizás podríamos inferir también que la baja eclosión de cladóceros estaría relacionada a los factores estímulo empleados durante la pre-incubación, principalmente de temperatura, ya que en el área bajo estudio los inviernos son suaves y en consecuencia, los períodos de heladas son cortos. Sin embargo con respecto a la temperatura adecuada de incubación de huevos de cladóceros, estudios realizados en el hemisferio norte muestran resultados opuestos a lo sugerido por Santangelo y col. (2011), ya que se observó que la aparición de la mayoría de las especies se produjo con temperaturas de 10 y 15 °C, del mismo modo que, con temperaturas de incubación de 20 y 25 °C la eclosión se redujo (Vandekerkhove y col., 2005a), en relación con el clima de la región.

Por otro lado, Frisch (2002) encontró que los copépodos fueron los primeros colonizadores dominantes en un estanque de llanura de inundación en Alemania. No fue posible dilucidar el motivo los motivos que promovieron que las formas de resistencia de copépodos no eclosionaran. Es importante llevar a cabo más estudios direccionados a establecer una metodología adecuada para los estudios de eclosión de cladóceros y copépodos en las zonas tropicales subtropicales.

El análisis de la dinámica de emergencias, mostró una tendencia que se puede interpretar como una estrategia para evitar la superposición en el tiempo de eclosión, se identificaron cuatro grupos de especies TE, TEM, TAM y TA. Los estudios realizados por Lindholm y col. (2009) con cladóceros en África también mostraron que en especies como *Moina micrura*, *Daphnia laevis* y *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller) la existencia de patrones de eclosión específicos. En este sentido, estudios realizados en Australia por Tan y Shiel (1993), sobre el plancton durante la pre-inundación y períodos posteriores a la inundación, pusieron en evidencia tres respuestas diferentes de las poblaciones de los taxones más comunes (de 63 especies de rotíferos registrados): un marcado colapso indicativo de dilución o efectos deletéreos de inundación (por ejemplo, *Brachionus budapestinensis*); un mantenimiento de los niveles pre-inundaciones en las poblaciones (por

ejemplo *Asplanchna asimetrica*) y aumento en la abundancia de la población, superior a las densidades de la pre-inundación (por ejemplo, *Brachionus falcatus*).

El hallazgo de estos comportamientos dispares apoya la hipótesis propuesta por Hairston y Kearns (2002) la cual sugiere que, en algunos casos, el “banco de huevos” puede desempeñar un papel fundamental en el mantenimiento de la coexistencia de las especies. En nuestro caso se observa que las especies de un mismo género, por ejemplo, *Cephalodella*, *Lecane* o *Alona*, se comportaron de manera similar en términos de tiempo de eclosión, emergiendo en un mismo período. Podríamos asumir que mediante la exposición de los sedimentos a las condiciones fijas de incubación (fotoperiodo y temperatura), las diferentes respuestas halladas en el comportamiento de eclosión pueden estar condicionadas evolutivamente por las presiones de selección derivadas de interacciones biológicas, lo que indicaría el resultado de un largo proceso de co-evolución entre especies. No obstante, Cáceres y Schwalbach (2001), sugieren cautela cuando se trata de aplicar datos de laboratorio a la dinámica de las poblaciones naturales ya que aún, se necesitan más estudios para verificar estos tiempos de incubación in situ en el lago.

Vandekerkhove y col. (2005b) analizando cladóceros, sugieren que los bancos de propágulos son responsables al menos en parte de la variación temporal en la estructura de la comunidad activa. En nuestro estudio el hecho de que la diversidad estimada a partir de eclosiones fue menor que la del zooplancton activo, quizás podría ser interpretada como una consecuencia del número de muestras de sedimentos cuya localización estuvo restringida al área litoral. Duggan y col. (2002) observaron que un único sitio de toma de muestras de sedimentos no es suficiente para detectar todas las especies de rotíferos en la comunidad activa.

Sin embargo, un interesante aporte de este estudio es haber encontrado especies que rara vez se registraron o no se habían encontrado previamente en esta región. El de *Lecane inermis*, es un registro poco frecuente en Argentina (José de Paggi, inédito), esta especie es un taxón abundante en los sedimentos de Brasil, pero no se encontró en la composición del zooplancton activo (Panarelli y col. 2008). *Lepadella mataca* fue registrada por primera vez después de su descripción original en el río Pilcomayo, Argentina (José de Paggi, 2001). *Keratella mexicana* se registró por primera vez en la cuenca del río Paraná, después de haber sido encontrada sólo en la cuenca del río Paraguay (José de Paggi, inédito);

Cephalodella paggiae, descrita por Koste y Robertson (1983) en la cuenca del río Amazonas se registró por primera vez en Argentina y por segunda vez después de su descripción original. *Cephalodella cf. tenuior* y *Cephalodella cf. delicata* no se registraron previamente en Argentina. Estos hallazgos son interesantes indicadores de la importancia de los “bancos de huevos” en sedimentos costeros como áreas de preservación de la diversidad local.

Por otro lado, este estudio pone en evidencia que la técnica de incubación *ex situ* en sedimentos marginales secos, como fue sugerido por otros autores (Vandekerkhove y col., 2005a; García-Roger y col., 2008) es una herramienta complementaria y eficiente para la evaluación de la diversidad biológica.

Como ya se expresó, las proporciones de las especies eclosionadas, clasificadas según su hábito de vida (limnético o litoral) son similares a los obtenidos en la población activa. Por lo tanto, podemos observar que la estructura, pero no la composición del plancton de la laguna, se refleja en las eclosiones. La ausencia de eclosión de las especies presentes en la columna de agua podría explicarse por el hecho de que éstas no estaban presentes en las zonas litorales, indicando de este modo una marcada heterogeneidad espacial del “banco de huevos” de la laguna, o quizás también, a la falta de estímulos apropiados para quebrar la latencia, tanto en fase de almacenamiento como en la de incubación.

Por lo tanto, los resultados proporcionan información útil sobre la dinámica de eclosión de las especies comunes en la región, a 25 °C. Los sedimentos litorales secos constituyen una importante fuente potencial de formas de resistencia disponibles para ser reclutadas por la masa de agua y también ser dispersadas a otros cuerpos de agua del valle aluvial del río Paraná. Durante el período de aguas medias o bajas, se ha registrado que alrededor del 38% de las aves pertenecen al gremio de aves “caminadoras” (Beltzer y col., 2004; Beltzer y Quiroga, 2007), las cuales presentan características morfológicas y etológicas que las convierten en un potencial vector de dispersión en la llanura aluvial.

Teniendo en cuenta la abundancia de eclosión, las especies con mayor probabilidad de dispersión a través de la exozoocoria serían los rotíferos *Lecane closterocerca*, *Lecane nana*, *Lepadella patella* y *Bdelloideos*, seguidos por los cladóceros *Alona glabra* y *Anthalona verrucosa*.

Capítulo II

Eclosiones in situ: dinámica de la comunidad zooplanctónica en condiciones naturales

Introducción

Las comunidades zooplanctónicas han sido objeto de estudio desde variados enfoques limnológicos, por ejemplo, la composición de los bancos de huevos en los sedimento (Chittapum y col., 2005; Segers y Shiel, 2008; Panarelli y col., 2008), su dinámica de eclosión (Hairston y col., 2000), la respuesta frente a la depredación (Jarnagin y col. 2000; 2004) y la dispersión (Havel y Shurin, 2004). También han sido bien estudiados, los factores que inducen su emergencia como la luz y temperatura (Herzig, 1985; Carvalho y Wolf, 1989), las concentraciones de oxígeno (Moritz, 1987; Ban y Minoda, 1992; Lutz y col., 1992), la desecación (Wood y Banta, 1937; Doma, 1979), y la exposición a agentes químicos (Pancella y Stross, 1963). Como punto en común, todas estas investigaciones han sido realizadas en laboratorio bajo condiciones controladas, utilizando técnicas de incubación ex situ.

Por otra parte, son relativamente pocos los estudios que intentaron documentar la eclosión in situ usando trampas de emergencia y los escasos trabajos disponibles corresponden al análisis de eclosión de un bajo número de taxones, en su mayoría macrozooplancton (Arnott y Yan, 2002; Binks y col., 2005; Conde-Porcuna y col., 2013). Consecuentemente, existe una clara necesidad de realizar estudios de campo para complementar los extensos datos obtenidos en experimentos de laboratorio.

En cuanto a los métodos empleados para estudiar las eclosiones in situ, un análisis bibliográfico determina una cierta variedad. De Stasio (1990), por ejemplo, utilizó trampas de emergencia que constan de un cono invertido, el cual cubre 0.03 m² de sedimento y no dispone de información acerca de la obtención de las muestras. El siguiente modelo de trampa de emergencia fue el diseñado por Cáceres (1998), que se describe como una botella de plástico transparente (19 litros), con el fondo cortado, que cubre 0,05 m² de sedimento, con ventanas laterales para facilitar el intercambio de oxígeno y agua. La parte superior de la trampa cuenta con un tubo que sirve como conexión con el cuello de un frasco colector

recambiable de 250 ml. Por último Arnot y Yan (2002) modificaron el diseño original de Cáceres (1998), que difiere fundamentalmente en el hecho de que el fondo de la botella está cerrado y que la trampa fue montada sobre un triángulo de hierro para evitar que se hundiera en el fondo, para la colocación de la misma y la toma de muestra es necesario el accionar de un buzo. Este modelo de trampa fue utilizado unos años después para conocer las eclosiones de macrozooplancton por Binks y col. (2005). Otro modelo de trampa utilizado pero para el estudio del número de efipios de *Daphnia pulex* presentes en los sedimentos de fondo es el de Corde-Porcuna y col. (2013) el cual consta de un cilindro de plástico de 31 cm de altura y 2,5 cm de radio, colocados a 0,5 m de profundidad, el cual permite cuantificar el número de efipios que se depositan sobre el cilindro.

Para poder realizar estudios in situ de la dinámica de eclosión en lagunas de la llanura de inundación, es necesario aplicar una metodología adaptada a las condiciones particulares de nuestros ambientes, generalmente someros y poco transparentes, que facilite la toma de muestras desde una embarcación y que haga posible que todas las especies eclosionadas del ensamble zooplanctónico tengan probabilidades semejantes de ser colectadas.

De esta manera estudiar las eclosiones in situ permitiría completar el conocimiento existente sobre la dinámica temporal de eclosión de estados de dormancia, las cuales podrían tener implicancias sobre el mantenimiento de la diversidad, en la sucesión temporal del zooplancton, así como también en la resiliencia de los ambientes acuáticos naturales.

Hipótesis

El reclutamiento de especies por eclosión in situ de huevos de resistencia y activación de estados de inactividad presentes en los sedimentos de fondo regula la diversidad y dinámica de la comunidad zooplanctónica.

Objetivo

Analizar comparativamente la composición del ensamble de poblaciones activas de rotíferos, cladóceros y copépodos en la laguna y la resultante de la eclosión in situ, de estados de dormancia en sedimentos, utilizando un nuevo modelo de trampa de emergencia.

Materiales y métodos

Se diseñó un modelo de trampa de emergencia para muestreos in situ, adaptada a las posibilidades de extracción del material, en la zona central de una laguna de la llanura de inundación desde una embarcación, sin la participación de un buzo, que posicione inicialmente la trampa y tome diariamente las muestras.

El modelo de trampa diseñado, consiste en una cámara rectangular cerrada con una capacidad de 15 litros (Fig. 1), la cual posee dos compartimentos interconectables, uno de almacenamiento, proximal al fondo de la cámara, en el cual se introduce el sedimento y otro de mayor tamaño en el extremo distal; ambos reservorios se encuentran separados por un dispositivo de puertas deslizantes (tipo guillotina) éste se abre mientras la cámara está bajo el agua y se cierra durante la toma de la muestra (antes de subir la cámara a la superficie) para evitar la pérdida de material y/o contaminación con organismos de la columna de agua, durante la extracción (Fig. 2). Sobre las paredes laterales de la cámara y en la tapa se encuentra un total de 8 ventanas cubiertas con redes de plancton (25 μm), para asegurar el mantenimiento de las condiciones físico-químicas naturales del agua de la laguna. Para el filtrado del agua y extracción de la muestra de las eclosiones la trampa cuenta con un cono de red de plancton de 25 μm , en uno de los vértices inferiores. Finalmente cada trampa se montó sobre una estructura de soporte rectangular, la cual cuenta con anillas donde se colocaron cuerdas que permite levantar y bajar la trampa desde la embarcación. Esta estructura además de facilitar el movimiento ascendente y descendente brinda mayor estabilidad y superficie de apoyo en el fondo de la laguna.

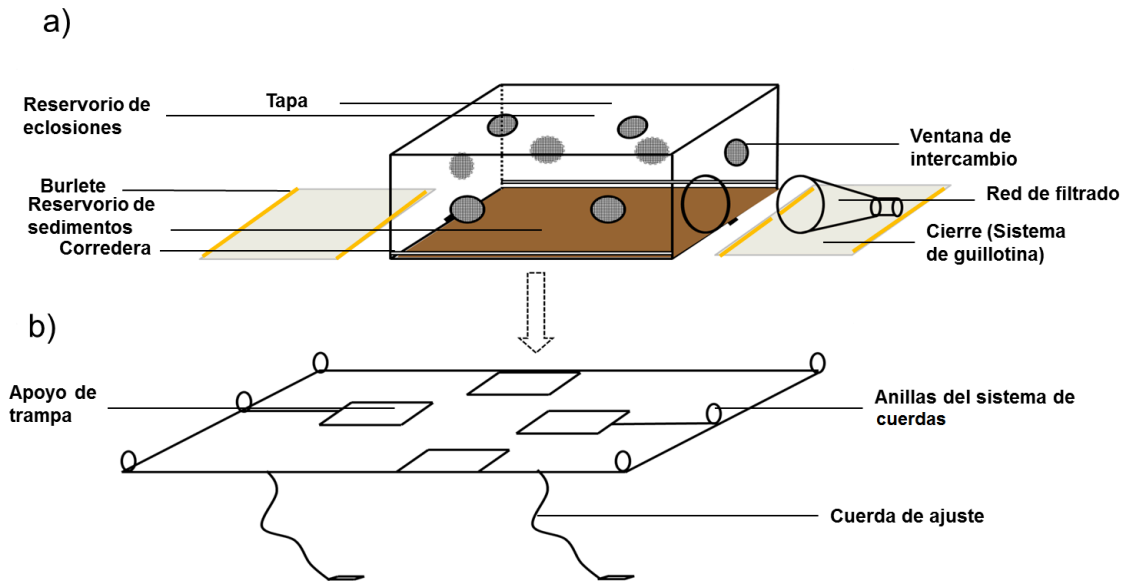


Figura 1a). Trampa experimental de emergencias. **1b).** Dispositivo de soporte.

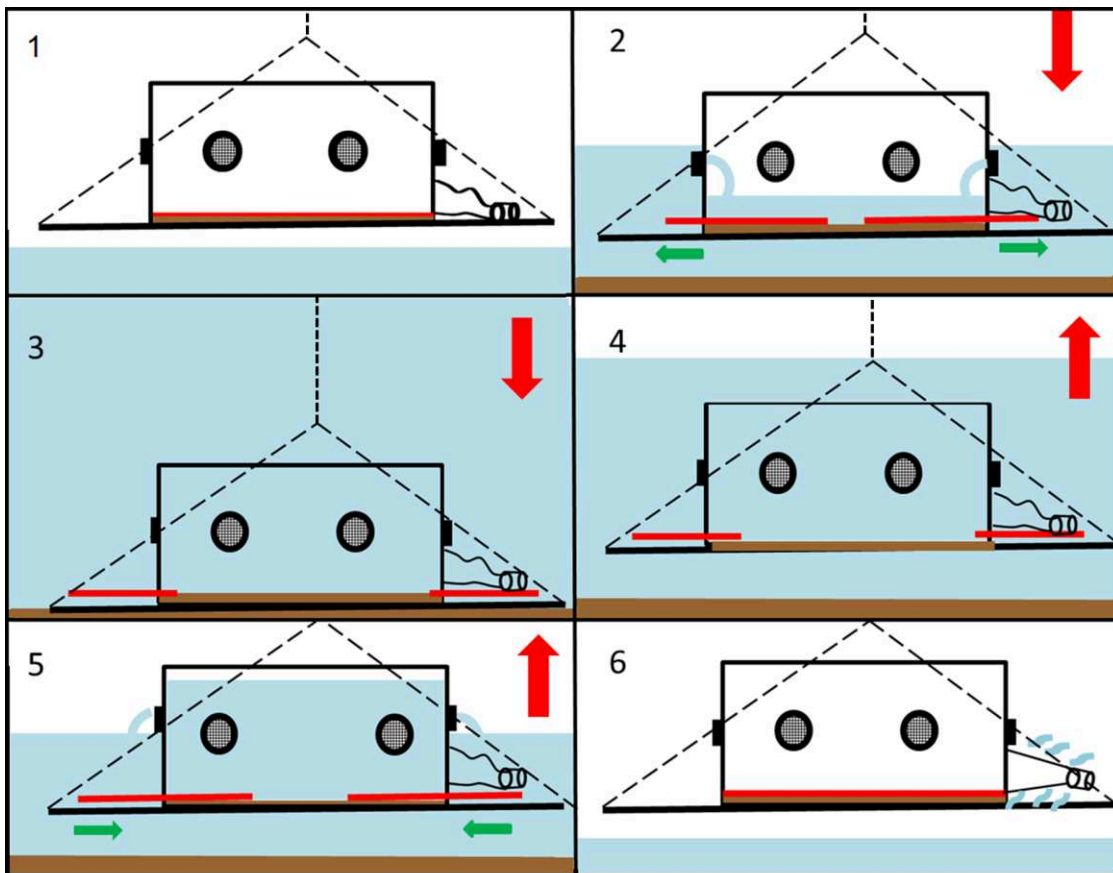


Figura 2. Funcionamiento de la trampa diseñada. **1-** Trampa cargada con sedimento fuera del agua, sistema de puertas deslizantes cerrado. **2-** Trampa sumergiéndose y apertura de puertas deslizantes. **3-** Trampa en el fondo de la laguna. **4-** Elevación de la trampa. **5-** Cerca de la superficie, cierre de las puertas deslizantes. **6-** Fuera del agua, filtrado y concentración de organismos eclosionados.

En la zona central de la laguna “El Mirador” de la Reserva Ecológica de la Ciudad Universitaria (Provincia de Santa Fe), (ver descripción en el Capítulos 1) se montaron 3 trampas de emergencias. Previamente se extrajo sedimento de fondo de la zona central de la laguna de los primeros 5 cm, utilizando una draga Ekman (0.225 m^2) y se colocó en cada trampa 1 kg del sedimento húmedo. El contenido de la trampa fue retirado y filtrado diariamente, durante una semana. La extracción de los organismos capturados por las trampas fue acompañada de la obtención de muestras de zooplancton de la columna de agua en las mismas áreas con un tubo muestreador vertical (Paggi y col., 2001). El estudio se realizó durante una semana en períodos de temperatura y nivel hidrométrico altos (noviembre-diciembre de 2014) cuando las condiciones ambientales serían favorables para la eclosión de estados de resistencia de la mayoría de las especies de zooplancton.

Las muestras de zooplancton de la columna de agua y de las eclosiones obtenidas en las trampas fueron fijadas, cuantificadas y se realizaron las determinaciones taxonómicas siguiendo igual metodología que la explicada en el capítulo anterior.

Análisis de los datos

Se calcularon las riquezas y abundancias de las especies eclosionadas en las trampas (poblaciones pasivas) y de las especies presentes en la columna de agua (poblaciones activas). Se calculó la curva acumulativa e índice de frecuencia de especies presentes en las poblaciones pasivas y activas de las diferentes especies de la laguna muestreada. Se realizó un análisis de la variancia (ANOVA), para comparar la dinámica de eclosión en las trampas de emergencia. También se realizó una discriminación entre especies limnéticas y litorales de acuerdo a Shiel y col. (1982) y a nuestra propia experiencia sobre la fauna regional. La similitud de la composición taxonómica entre las poblaciones analizadas se aplicó el índice de Bray-Curtis (Bray y Curtis, 1957), para conocer si hay diferencias estadísticamente significativas en las abundancias registradas en el zooplancton activo y el zooplancton pasivo, eclosionado de los sedimentos en las trampas. También, para conocer la tasa de recambio en la composición específica se estimó la diversidad beta (Harrison y col., 1992). Los análisis estadísticos se realizaron utilizando el paquete estadístico Past 2.14 (Hammer y col., 2001).

Resultados

Ensayo de eclosión in situ

El ensamble de especies del zooplancton obtenido de las eclosiones de las poblaciones pasivas, en las trampas de emergencia estuvo compuesto por 20 taxones de los cuales 17 corresponden a rotíferos Monogononta, 1 rotífero Bdelloidea (no identificado), 1 especie de copépodo y 1 de cladóceros. Los rotíferos pertenecieron a los géneros Lecane (10 spp.), Lepadella (2 spp.), Anuraeopsis (1sp.), Colurella (1 sp.), Mytilina (1 sp.), Scaridium (1sp.), Testudinella (1 sp.) Los copépodos correspondieron al grupo de los Calanoida (1 sp.) y los cladóceros al género Alona (1 sp.).

El promedio de abundancia de especies que rompieron su estado de inactividad, por día durante el ensayo fue de 29 (CV = 120) en 1 kg de sedimento, la mayor abundancia de eclosiones se observó para el día 6 (99 individuos) y la menor se registró en el día 3 (5 individuos) (Fig. 3). La especie que eclosionó con una abundancia mayor al 10% fue Lecane bulla (35%) y nauplios (25%) el resto de las especies no superó el 7%.

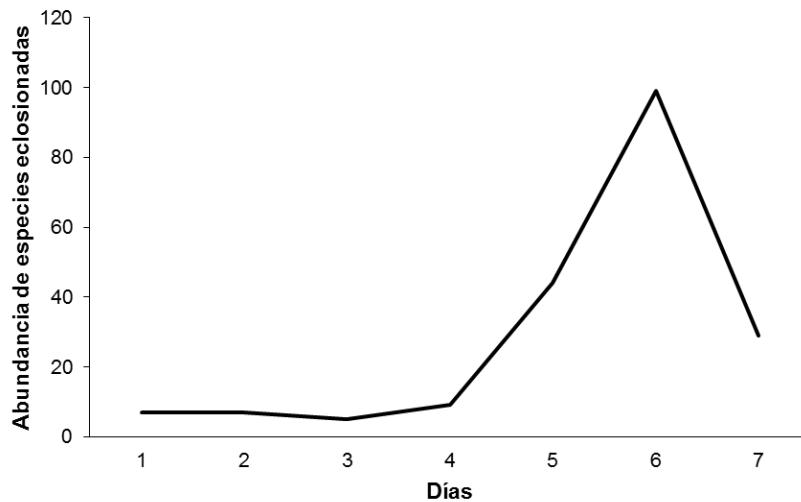


Figura 3. Abundancia promedio del total de las especies eclosionadas, en las trampas de emergencias (poblaciones pasivas) durante la experiencia.

Durante las eclosiones in situ, (sin contar los nauplios), se registró un promedio diario de especies de 6,7 (CV = 71), la mayor riqueza de especies eclosionadas se dio, al

igual que en las abundancias en el día 6 (15 especies) y la menor el día 2 (3 especies) de la experiencia.

La tendencia registrada en los resultados del análisis de abundancia y riqueza la podemos observar más detalladamente al analizar el promedio de las eclosiones obtenidas en las trampas, donde se registraron inicialmente cuatro especies, luego entre los días 2 y 4 se incorporó sólo una especie diaria, posteriormente el número de especies eclosionadas se incrementó en los días 5 y 6 con la incorporación de 6 especies cada día y finalmente en el día 7 eclosionaron 2 especies más (Fig. 4). Por otra parte si analizamos la disposición temporal de las eclosiones en cada una de las trampa de emergencia se observó el mismo patrón o dinámica de eclosión (ANOVA, $p = 0,869$) donde el mayor número de especies eclosionadas se registra los días 5 y 6. El número de eclosiones diarias para las trampas 1, 2 y 3 fue de 7, 4 (CV = 54), 7 (CV = 80), 5,3 (CV = 66) respectivamente.

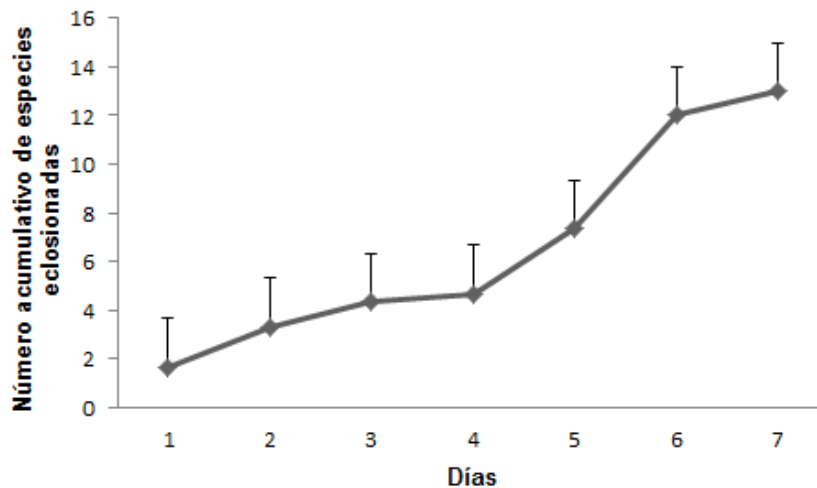


Figura 4. Riqueza acumulativa promedio de especies eclosionadas en las tres trampas. Las barras verticales indican la desviación estándar entre las trampas.

Por otra parte, teniendo en cuenta los hábitos de vida de las especies cuantificadas en las eclosiones, se registraron solo un 10% de especies con hábitos limnéticos, las cuales rompieron su estado de inactividad los días 5 y 6, por lo tanto el resto de las especies fueron de hábitos litorales y se las registró de manera continua en el tiempo de duración de la experiencia.

Muestreo de la columna de agua

La comunidad zooplanctónica de la columna de agua estuvo compuesta por 26 taxones, de los cuales 22 corresponden a rotíferos Monogononta, 1 a rotíferos Bdelloidea no identificado, 1 a copépodos y 2 a cladóceros.

Los rotíferos pertenecieron a los géneros *Lecane* (6 sp.), *Ascomorpha* (1 sp.), *Asplancha* (1 sp.), *Brachionus* (1 sp.), *Cephalodella* (1 sp.), *Colurella* (1 sp.), *Dricranophorus* (1 sp.), *Euchlanis* (1 sp.), *Keratella* (1 sp.), *Lepadella* (1 sp.), *Mytilina* (1 sp.), *Platyas* (1 sp.), *Polyarthra* (1 sp.), *Scaridium* (1 sp.), *Testudinella* (1 sp.), *Trichotria* (1 sp.). Los copépodos estuvieron representados por *Calanoideos* (1 sp.). Los cladóceros corresponden a 2 géneros *Moina* (1sp.) y *Simocephalus* (1 sp.).

En cuanto a la abundancia, se registró un promedio 43 ind/l, la mayor abundancia se observó el día 2 (135,8 ind/l) y la menor abundancia el día 5 (0,75 ind/l) (Fig. 5). Las especies que representaron una abundancia porcentual mayor al 10% sobre la abundancia total fueron, nauplios (30%), *L. bulla* (23%), *Euchlanis* sp. (12%) y *Lecane* luna (11%).

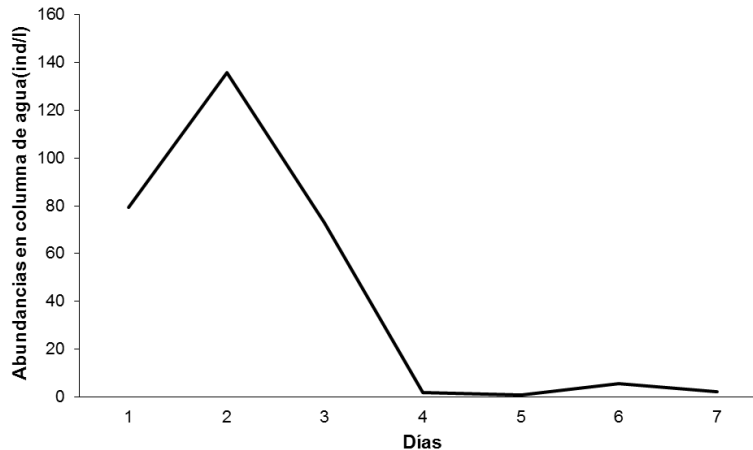


Figura 5. Abundancias de especies presentes en las poblaciones activas de zooplancton (columna de agua) durante la experiencia.

En la poblaciones activas se determinó un promedio diario de especies de 4,2 (CV = 40), la mayor riqueza fue registrada el día 3 (16 especies) y la menor el día 5 (5 especies). En cuanto a la curva acumulativa de especies registradas en la columna de agua

observamos un mayor número de incorporaciones de especies en los días 1 y 2 para luego mantenerse constante con pocas incorporaciones de especies nuevas (Fig.6).

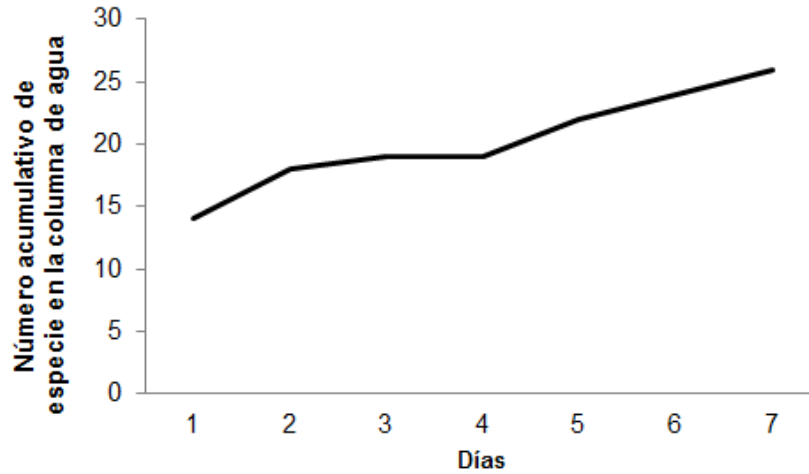


Figura 6. Riqueza acumulativa de especies del zooplancton activo.

Por otra parte, si clasificamos a las especies según su hábito de vida, observamos un 23% de especies limnéticas siendo el resto especies litorales. No se observaron tendencias definidas en lo concerniente a los días de registro por primera vez de las especies en las poblaciones activas.

Ensamble de especies de la comunidad activa y pasiva

Comparando la abundancia que alcanzaron las especies registradas y su dinámica de aparición observamos que en las poblaciones pasivas, las mismas aumentó a partir del día 5, debido a la eclosión de 15 especies nuevas, equivalente al 70% del total de las especies eclosionadas. Asimismo, la abundancia de las especies registradas en la columna de agua disminuyó a partir del día 2 y en el día 5, solo se registraron 7 especies nuevas equivalente al 27% de total de especies registradas en las poblaciones activas (Fig. 7).

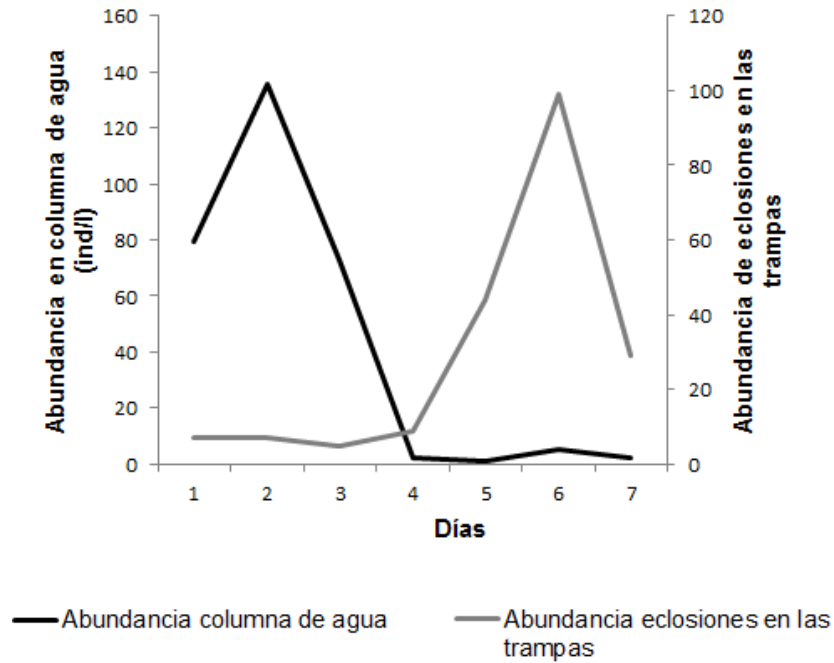


Figura 7. Comparación de las abundancias registradas en el zooplancton pasivo y en el zooplancton activo de la laguna.

Los organismos zooplanctónicos más frecuentes (>80%), fueron nauplios (100%), L. bulla (86%), L. luna (86%) en las poblaciones activas (Fig. 8a) y nauplios (86%), L. closterocerca (86%) y L. bulla (86%), en poblaciones pasivas (Fig. 8b).

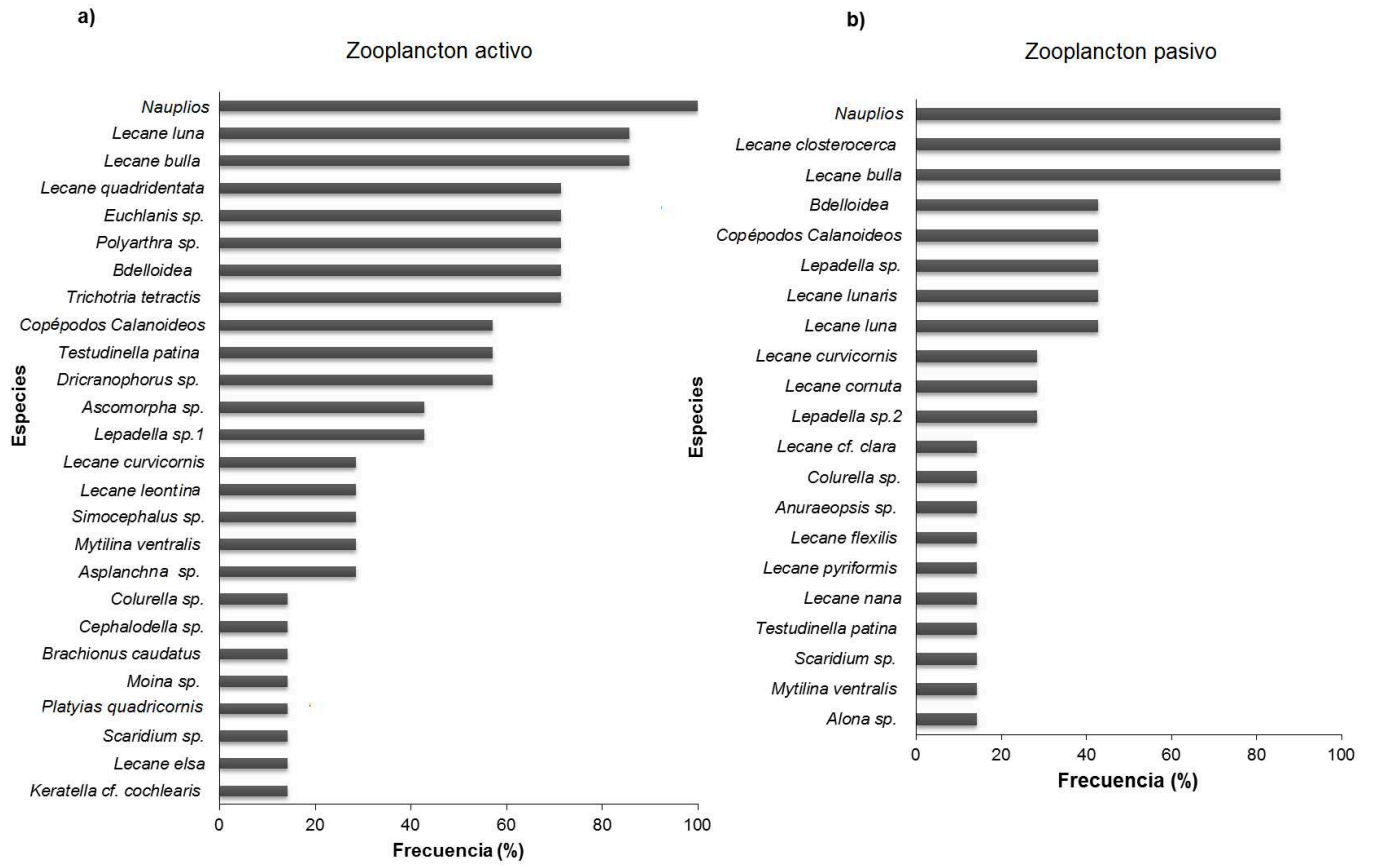


Figura 8a). Frecuencia de especies registradas en el zooplancton activo durante la experiencia. **8b).** Frecuencias de especies eclosionadas registradas en el ensamble pasivo durante la experiencia.

La dinámica del comportamiento de las 3 especies más frecuentes (excluyendo a los nauplios) en el zooplancton activo y en el zooplancton pasivo, puede ser observada en la figura 9, donde una de las especies más frecuente en los dos ensambles, L. bulla, posee una dinámica de aparición opuesta.

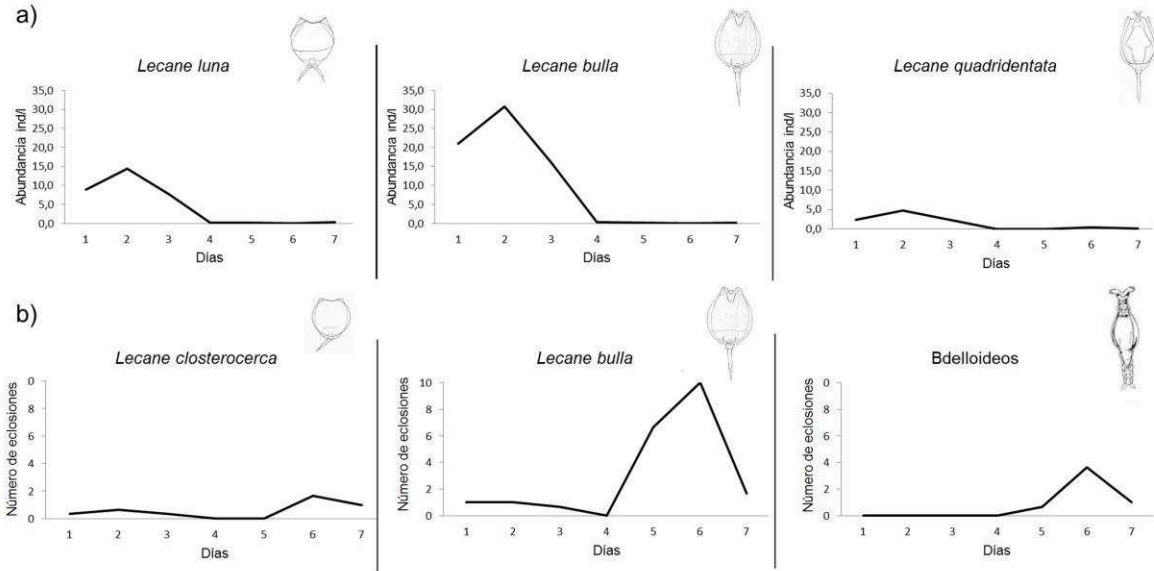


Figura 9. Dinámica del comportamiento de las 3 especies más frecuentes (excluyendo los nauplios) en el zooplancton activo **a)** y en el zooplancton pasivo **b).**

Las poblaciones activas, presentes en la columna de agua, estuvieron compuesta por 15 especies exclusivas, no registradas en las trampas, 13 de ellas rotíferos y 2 cladóceros. Por otra parte, en las trampas de emergencia eclosionaron 10 especies exclusivas, ausentes en el zooplancton activo al momento del muestreo, 9 especies de rotíferos y una de cladóceros y por último se registraron 10 especies compartidas entre ambos ensambles (Fig. 10).

Teniendo en cuenta el tiempo en que se registraron las especies compartidas por los ensambles activo y pasivo, las especies *L. bulla* y *L. luna* fueron las únicas que se registraron por primera vez el mismo día en los dos ensambles. Las especies *L. curvicornis* y *Scaridium* sp. se registraron con 1 día de diferencia, primero en los sedimentos de fondo. La especie *Colurella* sp. se registró con 2 días de diferencia, primero en la columna de agua. Los copépodos calanoideos, *T. patina*, *M. ventralis*, *Lepadella* sp., fueron registradas el día 1 en el zooplancton activo y en los últimos días del ensayo en el ensamble pasivo, por el contrario a este comportamiento los *Bdelloideos* se registraron en día 1 en los sedimentos de fondo y en los últimos días en la columna de agua.

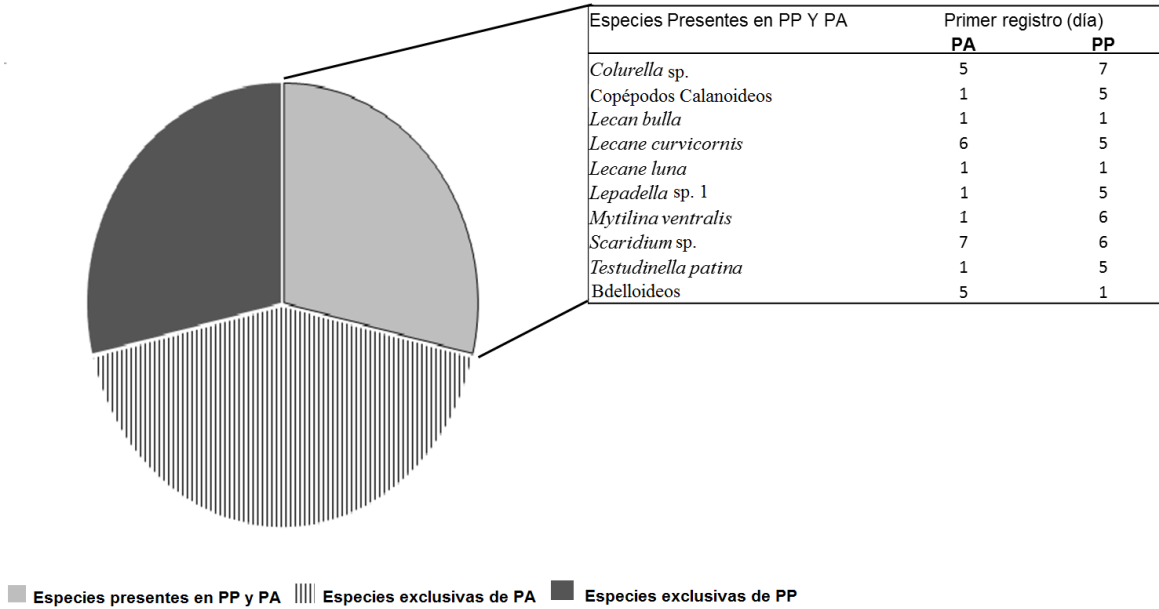


Figura 10. Porcentajes de: especies presentes en el zooplancton pasivo (PP) y en el zooplancton activo (PA), especies exclusivas en el ensamble de las poblaciones activas (PA) y especies exclusivas de las poblaciones pasivas (PP) del zooplancton.

En cuanto a la relación de las especies con hábitos litorales y limnéticos, tanto en la composición del zooplancton activo como en las trampas, el patrón fue similar (Fig. 11). Los resultados de similitud cuantitativos entre la composición entre del ensamble de especies del zooplancton de la columna de agua y el obtenido de las trampas de emergencias muestran una moderada similitud (Bray-Curtis: 0,6). Alineado con estos análisis y los resultados obtenidos la tasa de recambio entre las poblaciones activas y pasivas de la misma laguna es alta (Harrison: 0,5).

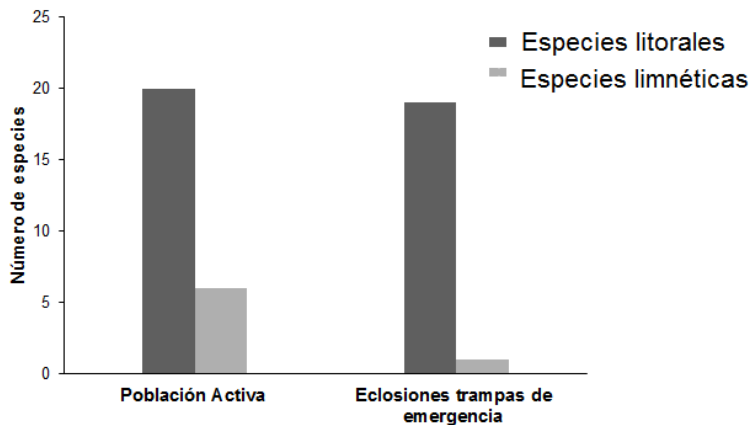


Figura 11. Número de especies zooplanctónicas litorales y limnéticas eclosionadas en las poblaciones pasivas y registradas en las poblaciones activas de la laguna.

Discusión

Los resultados muestran que la trampa de emergencia diseñada, permitió obtener información sobre la dinámica de eclosión in situ de la comunidad zooplanctónica de la laguna. Los rotíferos fueron los más abundantes y con mayor riqueza en el banco de huevos de los sedimentos de fondo eclosionado en las trampas, mientras que la emergencia de cladóceros y copépodos fue baja, este patrón de eclosión ha sido observado en numerosos estudios ex situ en ambientes similares (Maia-Barbosa y col., 2003; Santangelo y col., 2011, 2015).

La prevalencia de los rotíferos entre las eclosiones, refleja la dominancia numérica de este grupo en la laguna y su respuesta favorable a los factores ambientales de estímulo. Por otro lado, es posible suponer que los cladóceros y copépodos podrían requerir señales más específicas para romper el estado de diapausa.

Podemos comparar nuestros resultados con los obtenidos con otros modelos de trampa de emergencias donde se cuantificaron cladóceros y copépodos por ejemplo: Arnott y Yan (2002) colocaron trampas en diferentes regiones litorales del lago Swan (Canadá), a lo largo de 20 semanas y obtuvieron eclosiones de 27 taxones de cladóceros y copépodos. Binks y col. (2005) también trabajaron con trampas de emergencias pero con una duración de 15 semanas, en el lago Swan y otros lagos de Ontario (Canadá) y registraron eclosiones de 24 especies de cladóceros y copépodos. Otro estudios precedentes, son los de De Stasio (1990) quien realizó experimentos con trampas durante 3,5 años en el lago Bullhead (Estados Unidos) y evaluó los patrones espaciales y temporales de emergencia de solo dos especies de cladóceros (*Ceriodaphnia reticulata* y *Eubosmina longispina*) y de dos especies de copépodos Calanoideos (*Epischura nordenskioldi* y *Diaptomus sanguineus*). Otro caso es el de Cáceres (1998) quien colocó trampas de emergencias para conocer la eclosión de estadios de diapausa de ejemplares de *Daphnia* en el Lago Oneida (Estados Unidos). No obstante, el modelo de trampa con el que se obtuvieron las eclosiones in situ en este trabajo, además de su diseño y adaptación para facilitar la toma de las muestras, permite muestrear todo el ensamble zooplanctónico y no solo la fracción de mayor tamaño, como se detallan en los párrafos anteriores, los estudios in situ disponibles profundizan el conocimiento de los grupos de mayor talla o de especies de cladóceros y copépodos específicos, sin evaluar el ensamble total de zooplancton.

La especie *Lecane bulla* fue la más abundante en las trampas de emergencia, observándose también en el zooplancton activo, no obstante mostró un patrón de aparición distinto en la dimensión temporal. Asimismo, en estudios previos (Capítulo 1) realizados en la misma laguna, pero empleando una metodología de eclosión *ex situ*, mostró un patrón de eclosión diferente y vemos que *L. bulla* no se comporta como una especie de destacada abundancia ni frecuencia en las eclosiones, en este sentido como sostienen Cáceres y Schwalbach (2001) las tasas de eclosión obtenidas en laboratorio pueden no ser representativas de aquéllas obtenidas en condiciones de campo. Esto lo podemos observar también en los resultados obtenidos por Brandão y col. (2014) en estudios realizados con *Daphnia laevis* en la laguna Jacaré (Brasil) quienes registraron tasas de eclosiones máximas en laboratorio de 8 % y tasas de eclosiones máximas *in situ* del 58 %. En cuanto a la mayor abundancia registrada, el segundo lugar corresponde a los nauplios, los cuales no fueron identificados a menor nivel taxonómico.

Tanto la riqueza de especies del zooplancton pasivo como las registradas en el zooplancton activo durante el estudio fueron bajas. Los datos informados por otros autores; por ejemplo para el zooplancton de la columna de agua de una serie de lagunas ubicadas en la misma área de estudio Gagneten y col. (2000) observaron, en la columna de agua, un total de 76 entidades taxonómicas, de las cuales 37 taxones correspondieron a rotíferos, 27 taxones de cladóceros y 12 taxones de copépodos y José de Paggi y col. (2012), en un trabajo más reciente, en la misma laguna, registraron 59 especies de rotíferos.

El grupo dominante en la columna de agua lo representan también los rotíferos y una de las familias más abundantes pertenecen los Lecanidae, por lo que las eclosiones *in situ* están reflejando la composición de especies más frecuentes presente en la laguna, lo que denota una abundante presencia en el banco de huevos en los sedimentos, disponibles para el repoblamiento y nos permite observar cómo las poblaciones activas y pasivas poseen influencia recíproca una sobre otra, actuando a modo de espejo (Santangelo y col., 2015).

La baja diversidad de organismos del zooplancton tanto activo como pasivo podría estar asociada, a la breve duración de este estudio y a la alta presión de depredación, si tenemos en cuenta que en estudios realizados por Frau y col. (no publicado), la laguna posee más del 95% del total de la abundancia de peces representada por el pez planctívoro

Cheirodon interruptus (Jenyns), esta situación puede representar una dramática influencia sobre la comunidad planctónica (Jeppesen y col., 2004), la presión de depredación se podría ver potenciada por la fase de aguas claras en la que se encontraba la laguna en el período muestreado. Teniendo en cuenta que otros autores han registrado en el contenido intestinal de estos peces planctívoros, en la misma laguna, hasta un 82% del contenido con cladóceros (Frau y col. no publicado). Por otra parte la baja riqueza de microcrustáceos registrada podría asociarse a la necesidad de estímulos específicos para la eclosión y, como se señaló al principio, por la brevedad del estudio.

Debemos tener en cuenta que el muestreo se realizó durante una semana y estudios llevados a cabo en la misma laguna, ya desarrollados en el Capítulo 1, los cladóceros exhibieron la primera aparición a los 15 días de incubado. Aunque debe resaltarse que la laguna donde se colocaron las trampas posee muy baja composición de cladóceros tanto en la columna de agua (José de Paggi y col., 2012) como en el banco de huevos en los sedimentos litorales (Battauz y col., 2014).

Al igual que los estudios de eclosión *ex situ* con sedimentos litorales de la laguna (Battauz y col., 2014) la mayor riqueza de especies tanto en el zooplancton pasivo como el zooplancton activo poseen hábitos de vida litorales, pero las especies limnéticas rompieron su estado de inactividad los días en que se registraron la mayor abundancia y riqueza, lo que podría revelar una importante presencia de especies con hábitos limnéticos en los sedimentos del área central (más profunda) de la laguna.

La trampa de emergencias diseñada y puesta a prueba en este trabajo, constituye una nueva herramienta para acercarnos al conocimiento de la dinámica de eclosiones del ensamble de zooplancton en condiciones naturales de un cuerpo de agua y permitirnos comparar y complementar la información disponible sobre las eclosiones de especies de zooplancton *ex situ*.

No obstante, es necesario desarrollar experiencias prolongadas en el tiempo que permitan obtener información sobre la eclosión de un mayor número de especies, sobre todo cladóceros y copépodos presentes en el banco de huevos de los sedimentos de fondo, así como también es necesario realizar ensayos que nos permitan comparar la eficiencia de esta trampa con otros modelos de trampas de emergencia utilizada con frecuencia por otros autores.

Capítulo III

Macrófitas como vehículo de dispersión de estadios de resistencia del zooplancton en la planicie de inundación del río Paraná

Introducción

Como fue descrito en la introducción de esta tesis, actualmente se sabe que los estados de resistencia, en general, se acumulan en los sedimentos de fondo (De Stasio, 1989; Duggan y col., 2002) y aunque se conoce muy poco, también podrían ser fijados sobre sustratos (Fryer, 1972). Se ha demostrado que los estadios de resistencia representan un inóculo suficiente para la colonización de nuevos hábitats (Havel y Stelzleni-Schwent, 2000). Por lo tanto como sostienen Havel y Stelzleni-Schwent (2000), el zooplancton presenta una paradoja interesante a estudiar con respecto a la dispersión.

Estudios experimentales y de campo sugieren que la dispersión pasiva de los organismos de agua dulce debería funcionar efectivamente (Maguire, 1963), un ejemplo de éstos son los desplazamientos de aves acuáticas como vectores (Proctor y Malone, 1965). Por otro lado, el transporte mediado por el flujo de agua (Michels y col., 2001; Havel y Shurin, 2004) y los desplazamientos del hombre proporcionarían mecanismos suficientes para la dispersión de los organismos de agua dulce a través de largas distancias (Carlton, 1992; Havel y Stelzleni-Schwent, 2000).

En la planicie de inundación del río Paraná uno de los grupos bióticos más representativos lo constituyen las macrófitas, las cuales representan una importante porción de la biomasa del sistema (Sabattini y col., 1983), estudios realizados por Fernández y col. (1990), en el río Paraná estimaron un flujo diario máximo de vegetación acuática flotante libres de 4.51 ha d^{-1} (Fig. 1, 2).

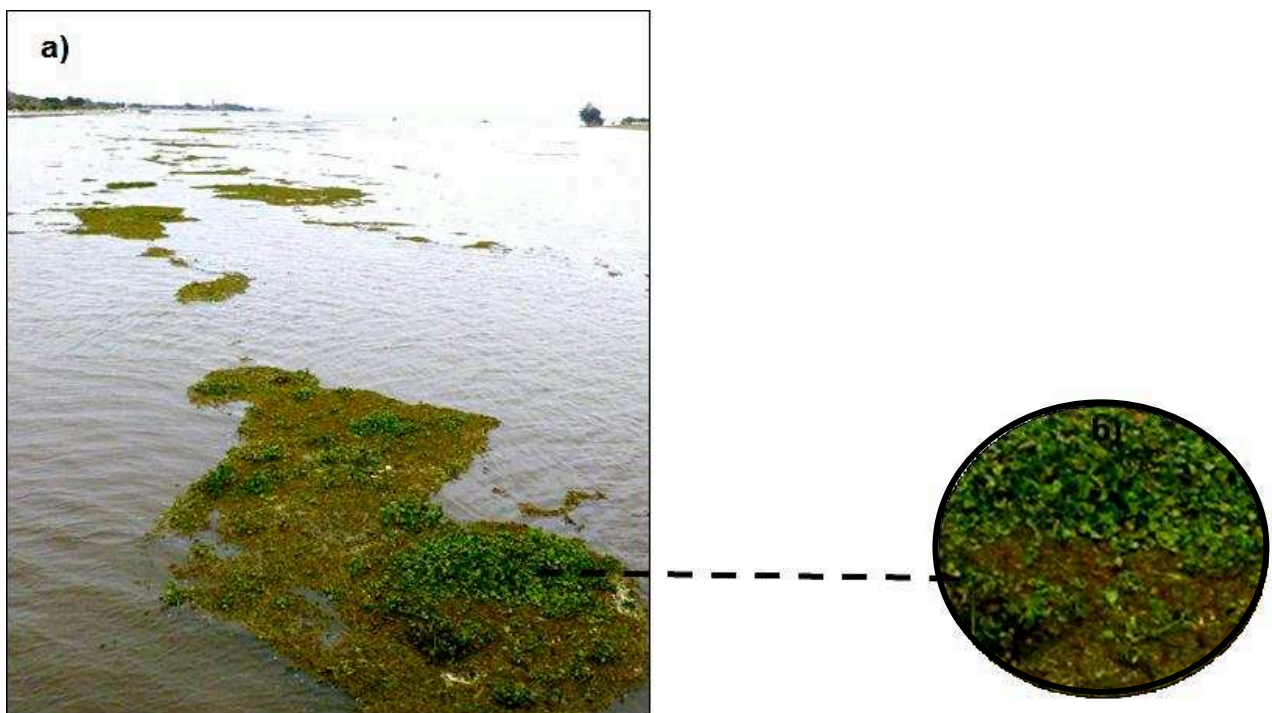


Figura 1a). Macrófitas en la planicie de inundación del río Paraná, Laguna Setúbal. **1b).** *Eichhornia crassipes* y *Salvinia* sp. desplazadas por el flujo de agua en dirección de la corriente.

La vegetación acuática además de poseer una importante biomasa y heterogeneidad en su estructura, cuenta con una gran diversidad taxonómica y ecológica (Burkart, 1957). En la bibliografía consultada, se encuentran citadas para el alto Paraná 277 especies (Neiff, 1986), 94 especies para el Paraná Medio en islas frente a la ciudad de Paraná (Peltzer, 1998) y más de 372 especies para el límite inferior de la sección Paraná Medio (Aceñolaza y col., 2004).

En cuanto a su ecología numerosos estudios han mostrado que la vegetación acuática, se caracteriza por presentar complejas asociaciones con diversos grupos de organismos, incluida la comunidad zooplanctónica (Inger y col., 2004; Poi de Neiff y Neiff, 2006; Gonzáles, 2007), afectando su presencia, la diversidad y composición de los ensamblajes acuáticos (Jeppesen y col., 1998; Thomaz y Da Cunha, 2010).

Las fluctuaciones anuales del nivel hidrométrico del río Paraná (inundaciones-sequías) (Neiff, 1996), representan un factor de cambios de las comunidades bióticas (Junk,

1970; Lewis y col., 1987), particularmente en las vegetación acuática, favoreciendo su desplazamiento y redistribución entre los ambientes de la planicie (Sabattini y Lallana, 2007). Dadas las particulares condiciones de estos ambientes es razonable suponer que la hidrocoria y la fitohidrocoria serían los mecanismos de dispersión predominantes.



Figura 2. Desplazamiento de macrófitas en la planicie de inundación del río Paraná Medio. Laguna Setúbal, río Santa Fe y río Paraná, en oportunidad de una creciente (2014).

El hecho de que en raíces y partes sumergidas de las macrófitas convive una fauna diversa de microinvertebrados y que esta vegetación puede ser desplazada por el flujo de agua a través de la planicie de inundación, le confiere a estos vegetales características que le permitirían sostener una estrecha vinculación con la dispersión del zooplancton.

Hipótesis

Las raíces y porciones sumergidas de macrófitas poseen estadios de resistencia del zooplancton que tienen la capacidad de eclosionar cuando las condiciones ambientales son favorables.

Las macrófitas contribuyen a la dispersión pasiva de organismos en estado de resistencia, cuando se desplazan por la acción del pulso de inundación.

Objetivo

Determinar si el aparato radicular y porciones sumergidas de macrófitas registradas en lagunas de la planicie de inundación del río Paraná Medio, pueden actuar como vectores de dispersión de estadios de resistencia de organismos del zooplancton.

Materiales y métodos

El estudio fue realizado en 13 lagunas ubicadas en la provincia de Santa Fe: Laguna Santa Fe 1 (LSF1) (31°39'20.4"S, 60°36'42.8"O), Laguna la Sandía (LSA) (31°41'15.0S, 60°31'27.9"O), Laguna La Guardia (LGU) (31°38'24.2"S, 60°38'07.7"O), Laguna Ramírez (LRA) (31°38'45"S, 60°37'10.0"O), Laguna Aislada (LAI) (31°40'32.17"S, 60°32.05'32"O), Laguna del Riacho Mini 1 (LRM1) (31°40'52.49"S, 60°33'06.50"O), Laguna Gendarmería (LGE) (31°40'0.57"S, 60°34'52.9"O), Laguna del Riacho Mini 2 (LRM2) (31°41'0.3.41"S, 60°32'58.53"O), Laguna Puente (LPU) (31°38'28.2"S, 60°40'22.5"O), Laguna Santa Fe 2 (LSF2) (31°39'20.6"S, 60°36'45.3" O), Laguna Vialidad (LVI) (31°39'49.5"S, 60°35'36" O), Laguna Refulado (LRE) (31°38'25"S, 60°40'02.6" O) y Laguna El Mirador (LMI) (31°38'21.8"S, 60°40'24.1" O) (Fig. 3).

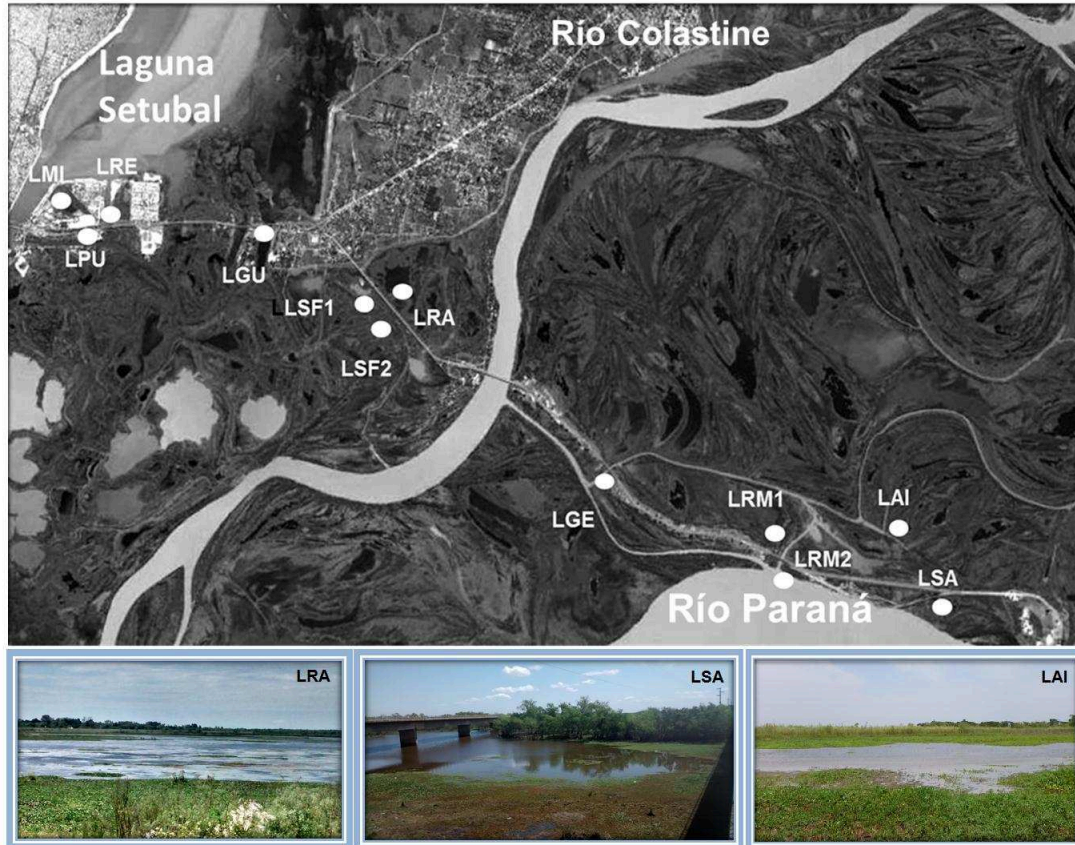


Figura 3. Localización de las lagunas muestreadas en la planicie de inundación del Río Paraná Medio, Santa Fe, Argentina. Laguna Santa Fe 1 (LSF1), Laguna la Sandía (LSA), Laguna La Guardia (LGU), Laguna Ramírez (LRA), Laguna Aislada (LAI), Laguna del Riacho Mini 1(LRM1), Laguna Gendarmería (LGE), Laguna del Riacho Mini 2 (LRM2), Laguna Puente (LPU), Laguna Santa Fe 2 (LSF2), Laguna Vialidad (LVI), Laguna Refulado (LRE) y Laguna El Mirador (LMI).

Todas pertenecientes a la planicie de inundación del río Paraná Medio, representan lagunas someras con una profundidad máxima de 1,60 m y poseen conexión al río Paraná en algún período del año.

En campo se registraron los principales parámetros físico-químicos: temperatura del agua, oxígeno disuelto, conductividad, pH utilizando una sonda multiparamétrica HANNA y se estimó la cobertura de macrófitas por laguna.

Experimento de eclosión de estadios de resistencia presentes en las macrófitas

La vegetación utilizada para el estudio, se obtuvo de ambientes con similares condiciones limnológicas y en carpetas monoespecíficas; se muestrearon macrófitas

“flotantes-libres”: *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms, *Azolla filiculoides* Lam., *Limnobium spongia* (Bosc), *Pistia stratiotes* L., y macrófitas de “hojas-flotantes”: *Eichhornia azurea* (Sw.) Kunth y *Nymphoides indica* (L.) Kuntze, se incluyeron estas dos últimas especies teniendo en cuenta que en ocasiones tienen un período de flotación libre, con los tallos entrelazados en el caso de *E. azurea* y durante períodos de aguas altas (> 3m) las raíces de *N. indica* pueden desprenderse del sustrato (Neiff y col., 2000).

La vegetación acuática se muestreó utilizando el método del cuadrado (784 cm²) entre los meses de marzo-abril de 2012. En cada caso, se tomó un cuadrado de las especies dominante por laguna, se colocaron en bolsas de polietileno rotuladas y se llevó al laboratorio de bioensayos. Con el objetivo de conocer si en las raíces y partes sumergidas de las macrófitas se encuentran estadios de resistencia viables de zooplancton, utilizamos el método de estimación de emergencia *ex situ* (García-Roger y col., 2005, 2008; Battauz y col., 2014).

En laboratorio las raíces y porciones sumergidas se secaron a 21 °C durante 72 horas. Luego fueron almacenadas en refrigerador en condición de oscuridad a 4 °C durante 90 días. Transcurrido el período de almacenamiento, un total de 22 muestras (7 muestras de *E. crassipes*, 3 muestras de *A. filiculoides*, 2 muestras de *L. spongia*, 3 muestras de *N. indica*, 2 muestras de *P. stratiotes* y 5 muestras de *E. azurea*) (Tabla 1), se colocaron en bandejas de plástico (165cm² de superficie) y cubrieron por 250 cc de agua de red declorada. Finalmente las bandejas fueron colocadas en incubadora a 25 °C con un fotoperíodo de 8:16 horas luz: oscuridad. Las eclosiones se controlaron en intervalos de 2 días durante 90 días, el agua sobrenadante de las bandejas fue filtrada usando una malla de 25 µm. El producto del filtrado se procesó y analizó de igual manera que en los capítulos anteriores. Se analizaron un total de 990 submuestras.

	LGU	LSF1	LRSF	LVI	LRM1	LSA	LRM2
<i>Eichhornia crassipes</i>	22.07	25.55				31.76	14.16
<i>Azolla filiculoides</i>							
<i>Nymphoides indica</i>					13.27		15.66
<i>Limnobium spongia</i>			6.13				
<i>Pistia stratiotes</i>							
<i>Eichhornia azurea</i>			27.49	16.87	5.98		
	LGE	LRA	LPU	LMI	LAI	LRE	
<i>Eichhornia crassipes</i>	18.53	8.70			7.67		
<i>Azolla filiculoides</i>		7.61	8.11		6.73		
<i>Nymphoides indica</i>					11.33		
<i>Limnobium spongia</i>					9.66		
<i>Pistia stratiotes</i>				9.02		8.19	
<i>Eichhornia azurea</i>		5.95			6.22		

Tabla 1. Macrófitas muestreadas por lagunas, expresadas en gramos (g). Laguna Guardia (LGU), Laguna Santa Fe 1 (LSF1), Lagunas Riacho Santa Fe (LRSF), Laguna Vialidad (LVI), Laguna Riacho Mini 1 (LRM1), Laguna La Sandia (LSA), Laguna Riacho Mini 2 (LRM2), Laguna Gendarmería (LGE), Laguna Ramírez (LRA), Laguna Puente (LPU), Laguna El Mirador (LMI), Laguna Aislada (LAI), Laguna Refulado (LRE).

Análisis de datos

Se calculó la riqueza de especies eclosionadas total y por macrófitas (diversidad alfa) (Whittaker, 1972), con su respectivos desvíos estándar (DS). Para conocer las diferencias en la composición taxonómica de las eclosiones, se realizó un análisis de la variancia ANOVA de una vía. Se estimó la similitud de las eclosiones según Jaccard (Magurran, 1988). Se calculó el índice de frecuencia de eclosión de especies por macrófita muestreadas.

Con la finalidad de conocer los patrones de eclosión durante el ensayo se calculó la curva acumulativa de especies. Se realizó una discriminación entre especies limnéticas o litorales de acuerdo a Shiel y col. (1982) y a nuestra propia experiencias sobre la fauna regional y con el objeto de evaluar la relación entre la arquitectura de la raíz y el número de

especie litorales y limnéticas eclosionadas (utilizando los promedios), se propuso una clasificación agrupando a plantas con raíces ramificada (*E. crassipes*, *P. stratiotes*, *N. indica*, *L. spongia*) y no ramificada (*E. azurea* y *A. filiculoides*) y se utilizó la prueba de Chi-cuadrado (χ^2).

Los análisis estadísticos se realizaron utilizando el paquete estadístico Past 2.14 (Hammer y col., 2001).

Resultados

La temperatura media registrada en las lagunas fue de 24,8 °C, (DS= 3,45) la conductividad media fue de 386,08 ($\mu\text{S}/\text{cm}$), (DS= 386), lo que nos permite definir las como subsalinas, el pH promedio registrado fue ácido y débilmente ácido ($\text{pH} < 5,61$), (DS= 0,97), los valores medios de las concentraciones de oxígeno disuelto fue de 1,77 ppm (DS= 0,92) (Tabla 2).

	Temperatura	pH	Cond ($\mu\text{S}/\text{cm}$)	OD (ppm)	Sat OD (%)
LGU	22,6	6,37	114	1,55	20
LSF1	20,5	6,34	187	0,52	5,6
LRSF	23	6,05	422	1,39	16,3
LVI	26,8	6,44	910	2,58	32,4
LRM1	22,5	6,41	910	3,36	39,4
LSA	22,5	6,95	860	2,01	25,7
LRM2	24,4	4,8	96	1,54	18
LGE	25,9	4,49	124	2,58	31,5
LRA	28,3	4,65	135	0,93	6,3
LPU	30,2	4,52	51	0,83	8,5
LMI	26,4	4,5	553	0,71	9,3
LAI	18,91	6,59		3,06	
LRE	28,7	4,85	271	1,93	25,1

Tabla 2. Datos ambientales de las lagunas muestreadas. Laguna Guardia (LGU), Laguna Santa Fe 1 (LSF1), Lagunas Riacho Santa Fe (LRSF), Laguna Vialidad (LVI), Laguna Riacho Mini 1 (LRM1), Laguna La Sandia (LSA), Laguna Riacho Mini 2 (LRM2), Laguna Gendarmería (LGE), Laguna Ramírez (LRA), Laguna Puente (LPU), Laguna El Mirador (LMI), Laguna Aislada (LAI), Laguna Refulado (LRE).

En cuanto a la cobertura de diferentes especies de macrófitas de las lagunas, podemos diferenciar dos grupos, con cobertura mayor y cobertura menor al 60% (Fig. 4), en cuanto al nivel hidrométrico del río Paraná, durante el período de muestreo fue de 4 m, altura registrada en el puerto de Rosario (Dato proporcionado por el Instituto Nacional del Agua, 2012).

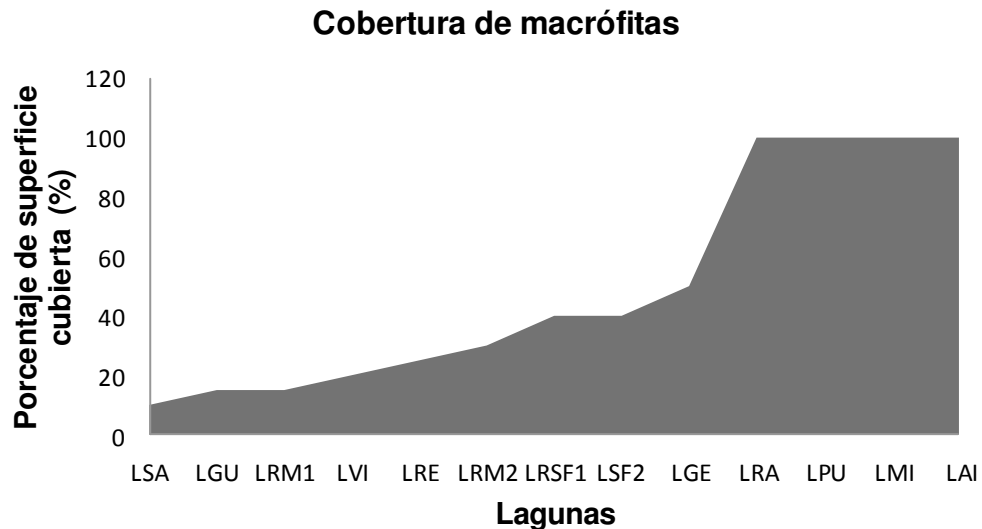


Figura 4. Porcentaje de cobertura de macrófitas por laguna.

El zooplancton eclosionado estuvo conformado por 70 taxones, siendo los rotíferos el grupo dominante (69%) de la riqueza total (48 taxones), seguido por los microcrustáceos, dentro de los cuales los cladóceros contribuyeron con un 28% de la riqueza (20 taxones) y los copépodos con un 3% (2 taxones).

De los estados de resistencia asociados a *E. crassipes*, eclosionaron 46 taxones, [31 rotíferos (\bar{X} = 18,1 DS= 2,5), 13 cladóceros (\bar{X} = 3,3 DS= 1,3) y 2 copépodos (\bar{X} = 1,6 DS= 0,5)], en *A. filiculoides* se registraron 29 taxones, [22 rotíferos (\bar{X} = 13,7 DS= 4,0), 6 cladóceros (\bar{X} = 2,7 DS= 2,5) y 1 copépodo (\bar{X} = 0,3 DS= 0,6)], en *N. indica* se registraron 32 taxones [27 rotíferos (\bar{X} = 18,3 DS= 1,2), 3 cladóceros (\bar{X} = 1,3 DS= 0,6) y 2 copépodos (\bar{X} = 1,7 DS= 0,6)], en la especie *L. spongia* eclosionaron 30 taxones [22 rotíferos (\bar{X} = 17 DS= 7,1), 7 cladóceros (\bar{X} = 4,5 DS= 2,1) y 1 copépodo (\bar{X} = 0,5 DS= 0,7)], *P. stratiotes* eclosionaron 24 taxones [21 rotíferos (\bar{X} = 17,5 DS= 3,5), 1 cladóceros (\bar{X} = 0,5 DS= 0,7) y 2

copépodos (\bar{X} = 1,5 DS= 0,7)] y finalmente en la especie *E. azurea* eclosionaron 34 taxones [29 rotíferos (\bar{X} = 15,4 DS= 3,4), 4 cladóceros (\bar{X} = 0,8 DS= 0,8) y 1 copépodo (\bar{X} = 0,6 DS= 0,5)] (Fig. 5a).

Estos resultados permiten observar que la riqueza de especies eclosionadas fue mayor en *E. crassipes* (\bar{X} = 23 DS= 3,6), seguida por *E. azurea* (\bar{X} = 17 DS= 2,9), *N. indica* (\bar{X} = 22, DS= 2,1) *L. spongia* (\bar{X} = 22, DS= 9,9), *A. filiculoides* (\bar{X} = 17, DS= 6,4) y *P. stratiotes* (\bar{X} = 20 DS= 2,1) (Fig. 5b), no obstante estas diferencias no fueron significativas ($p= 0,19$).

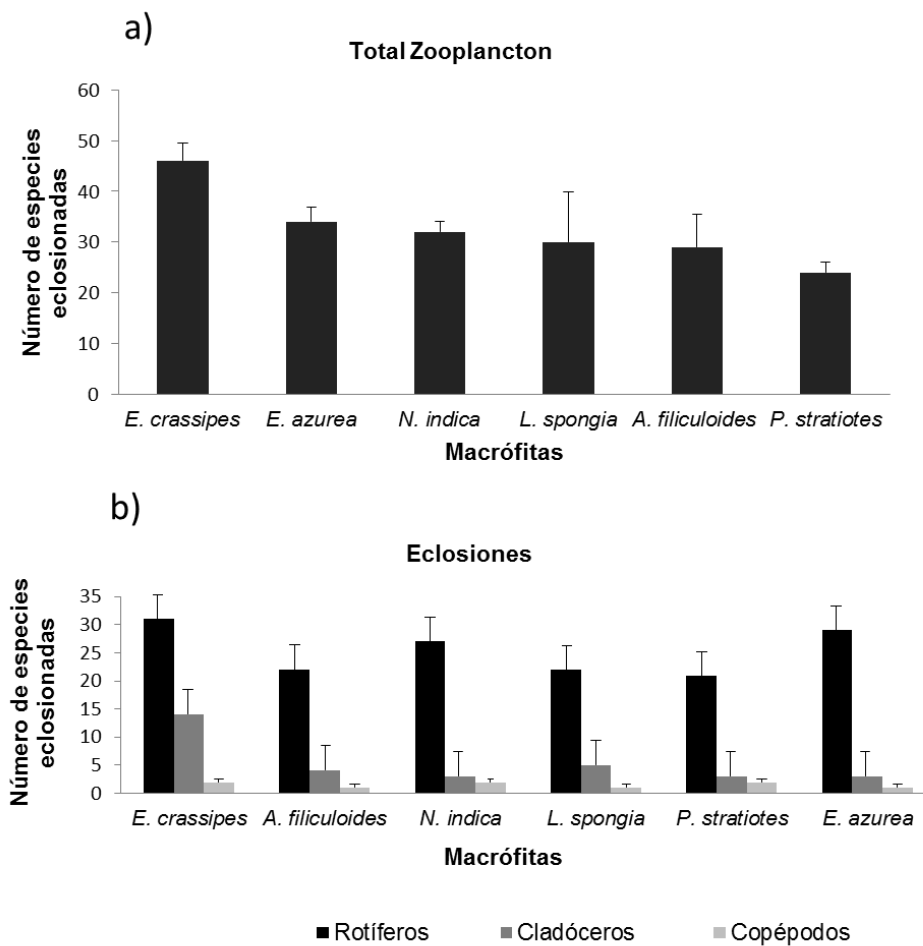


Figura 5. Número total de zooplancton eclosionado por macrófita **a)** y discriminados por grupos **b)**. Las barras indican \pm desviación estándar.

En cuanto a la diversidad de los géneros eclosionados se registraron para los rotíferos: *Lecane* (21 spp.), *Euchlanis* (4 spp.), *Lepadella* (4 spp.), *Epiphanes* (3 spp.),

Trichocerca (3 spp.), Cephalodella (2 spp.), Colurella (2 spp.), Anuraeopsis (1 sp.), Brachionus (1 sp.), Dipleuchlanis (1 sp.), Keratella (1 sp.), Mytilina (1 sp.), Plationus (1 sp.), Platyas (1 sp.), Scaridium (1 sp.), Testudinella (1 sp.), Tripleuchlanis (1 sp.). También se registró la eclosión de rotíferos Bdelloidea no identificados. Los cladóceros correspondieron a Alona (3 spp.), Chydorus (3 spp.), Macrothrix (3 spp.), Diaphanosoma (2 spp.), Ceriodaphnia (1 sp.), Euryalona (1 sp.), Ephemeroporus (1 sp.), Kurzia (1 sp.), Moina (1 sp.), Moinodaphnia (1 sp.), Leydigiopsis (1 sp.), Oxyurella (1 sp.) y Simocephalus (1 sp.). Por último los copépodos Cyclopoideos estuvieron representados por el género Paracyclops (1sp.) y Harpacticoida (1sp.)

Al analizar la diversidad beta del zooplancton eclosionado en las diferentes especies de macrófitas, la composición faunística que mostró mayor similitud, aunque por valores minimos, se observó entre las especies *E. crassipes* - *A. filiculoide* (Jaccard: 0.53) seguidas por *E. crassipes* - *N. indica*, *E. crassipes* - *L. spongia* y *A. filiculoide* - *N. indica* (Jaccard: 0.5) (Fig. 6).

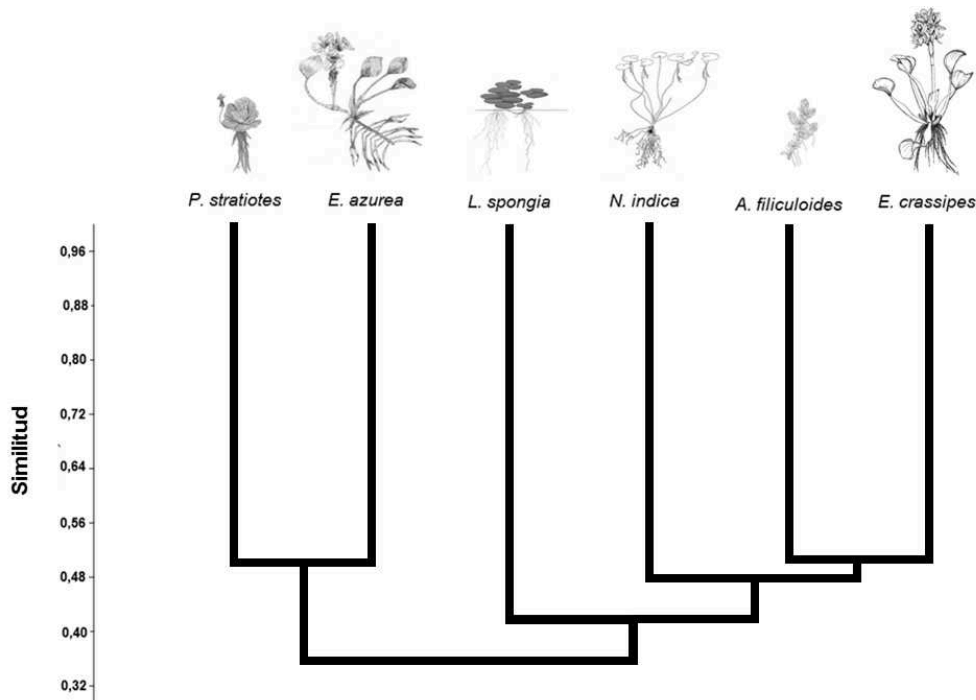


Figura 6. Similitud faunística, realizado con el índice de Jaccard, entre la presencia y ausencia de especies eclosionadas en las macrófitas (*Eichhornia crassipes*, *Azolla filiculoides*, *Limnobium spongia*, *Nymphoides indica*, *Pistia stratiotes* y *Eichhornia azurea*).

En cuanto a la frecuencia de eclosión, los rotíferos fueron los más frecuentes para todas las especies de macrófitas, varió entre 72% - 98 %, seguida por los cladóceros cuya frecuencia se registró entre 0,3% - 20% y los copépodos entre 0,2% - 15%. Para toda la vegetación estudiada los rotíferos más frecuentes fueron los Bdelloideos a excepción de *L. spongia* que se registró como segunda especie más frecuente, siendo la primera *L. pyriformis*. La segunda especie de rotífero más frecuente fue *Lecane hamata* en *E. crassipes*, *E. azurea* y *P. stratiotes* y *Lecane bulla* en *A. filiculoides* y *Trichocerca* sp. lo fue para *N. indica* (Fig. 7).

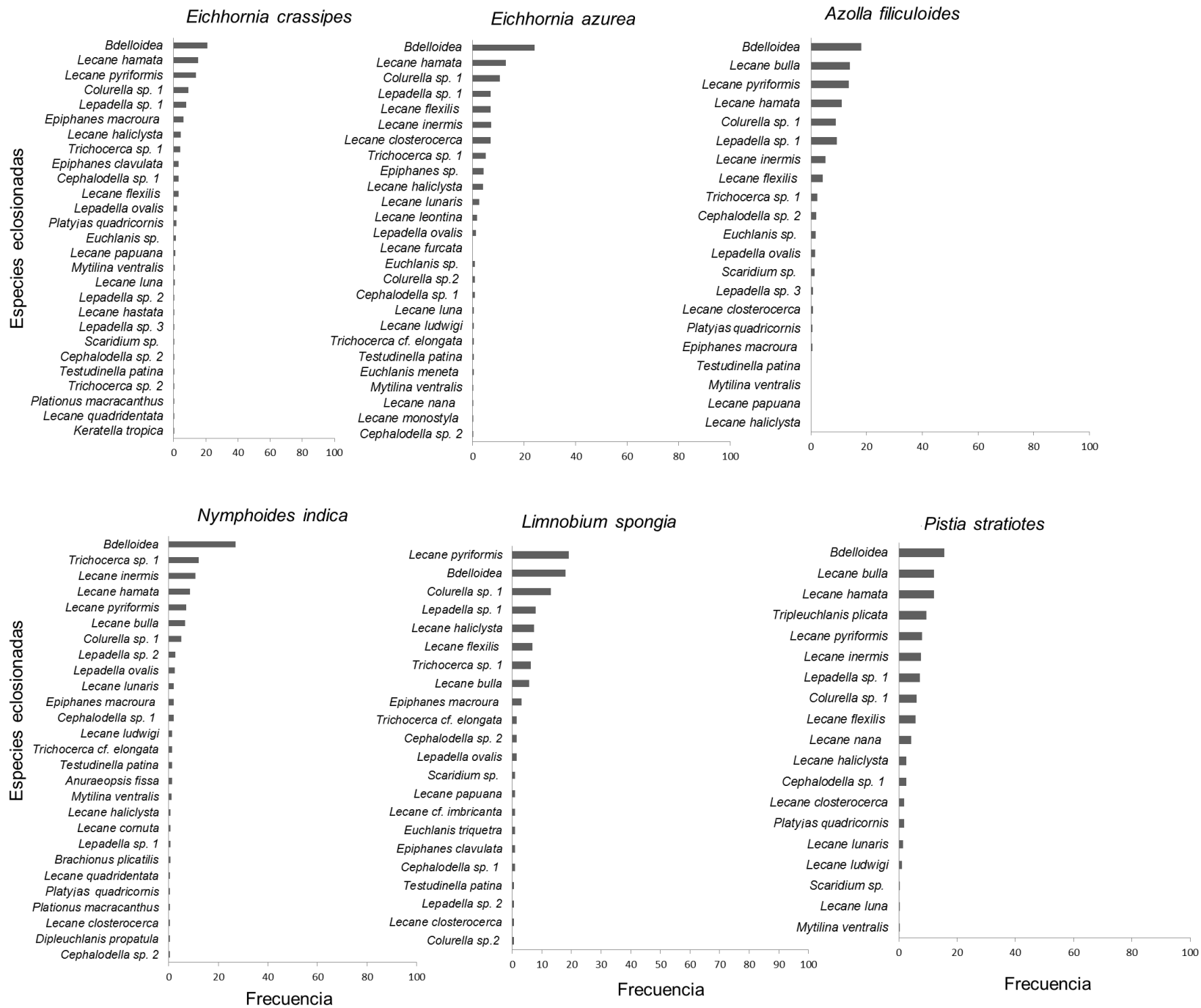


Figura 7. Frecuencia de eclosiones de especies de rotíferos por especie de macrófita.

En relación a los cladóceros más frecuentes, que se registraron en las macrófitas, podemos observar que en *E. crassipes* y *A. filiculoides* fueron las especies *Euryalona occidentalis* y *Macrothrix* sp. En *N. indica* y *L. spongia* *Chydorus eurynotus* se observó con mayor frecuencia seguido por *Euryalona occidentalis* y *Macrothrix squamosa* respectivamente. En *P. stratiotes* solo se registró *Leydigiopsis ornata* y por último en *E. azurea* los cladóceros más frecuentes fueron *Alona* cf. *guttata* y *Ceriodaphnia* cf. *quadrangula* (Fig. 8).

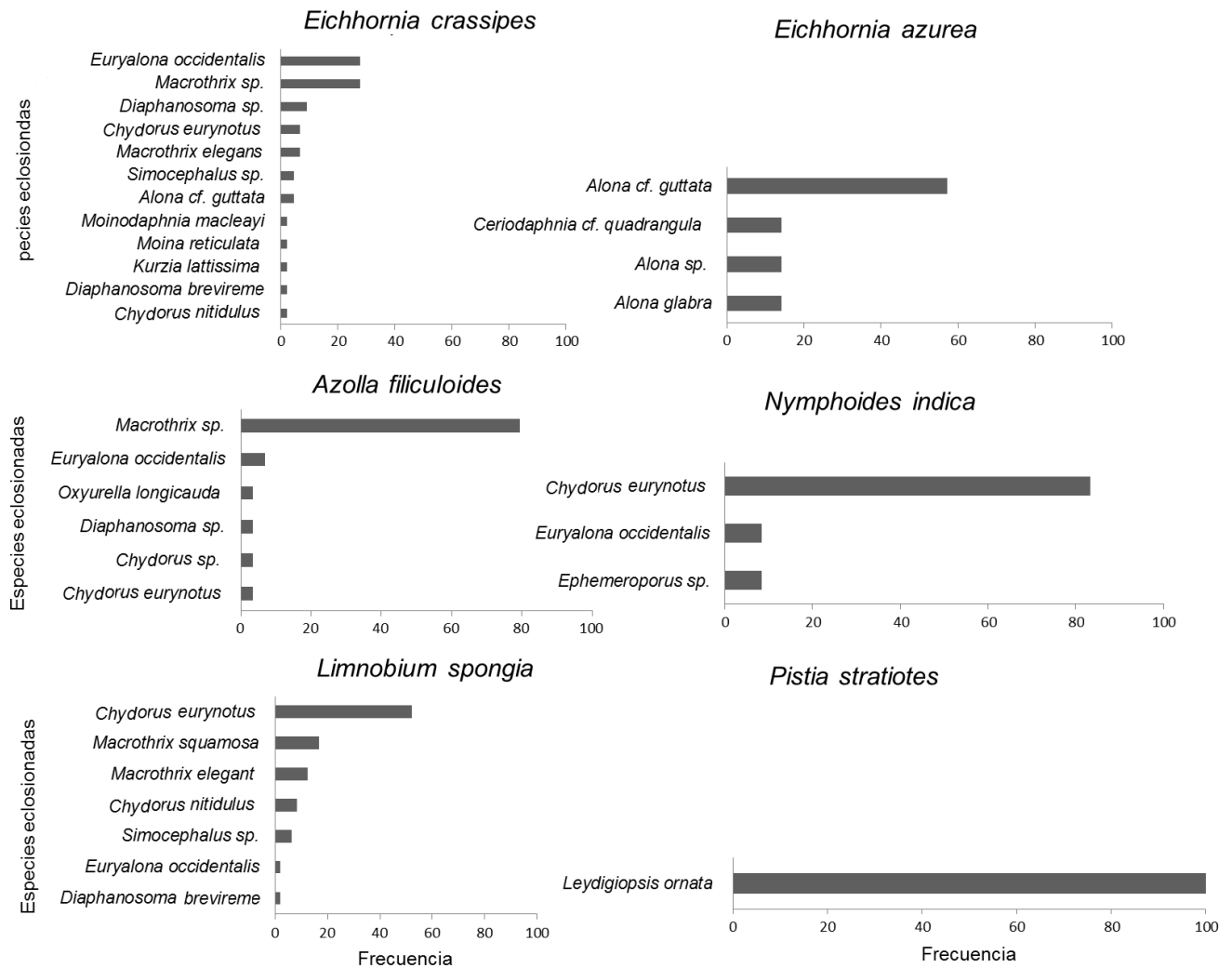


Figura 8. Frecuencia de eclosiones de especies de cladóceros por macrófitas.

Finalmente, en los copépodos la mayor más frecuencia en las eclosiones se observó el estado de nauplios y como adulto el Cyclopoideo *P. chiltoni* para todas las macrófitas a excepción de *A. filiculoides* donde los más frecuentes fueron Harpacticoides (Fig. 9).

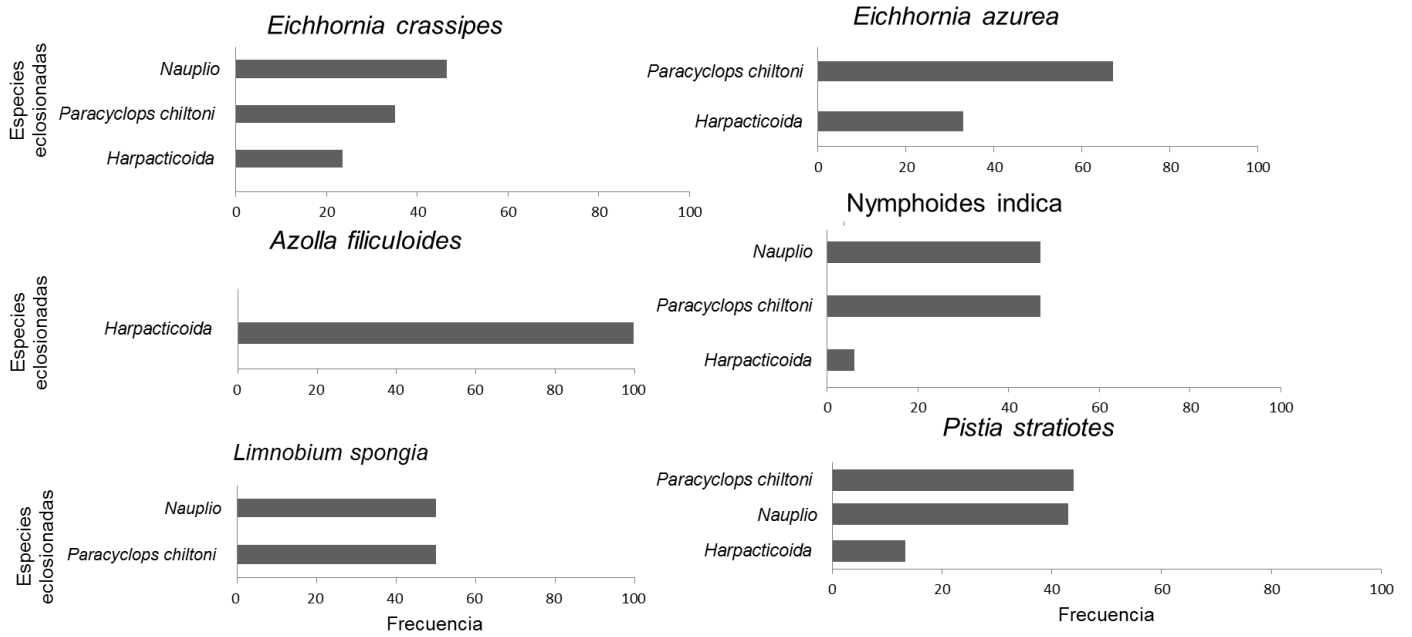


Figura 9. Frecuencia de eclosiones de especies de copépodos por macrófitas.

Por otra parte si se analiza el número acumulativo de especies eclosionadas por macrófitas y lagunas muestreadas, se puede describir a modo general comportamientos o patrones de eclosión similares, en casi todos los casos el mayor número de especies entraron en estado de actividad durante las primeras etapas de incubación desde el día 3 al 30 aproximadamente, aunque con algunas oscilaciones, para luego observarse un menor número de incorporación de especies hasta el día 90, bajo este patrón general se identificaron lagunas con menor y mayor riqueza. Podemos observar en detalle el análisis de estas curvas acumulativas de eclosión en la figura 10.

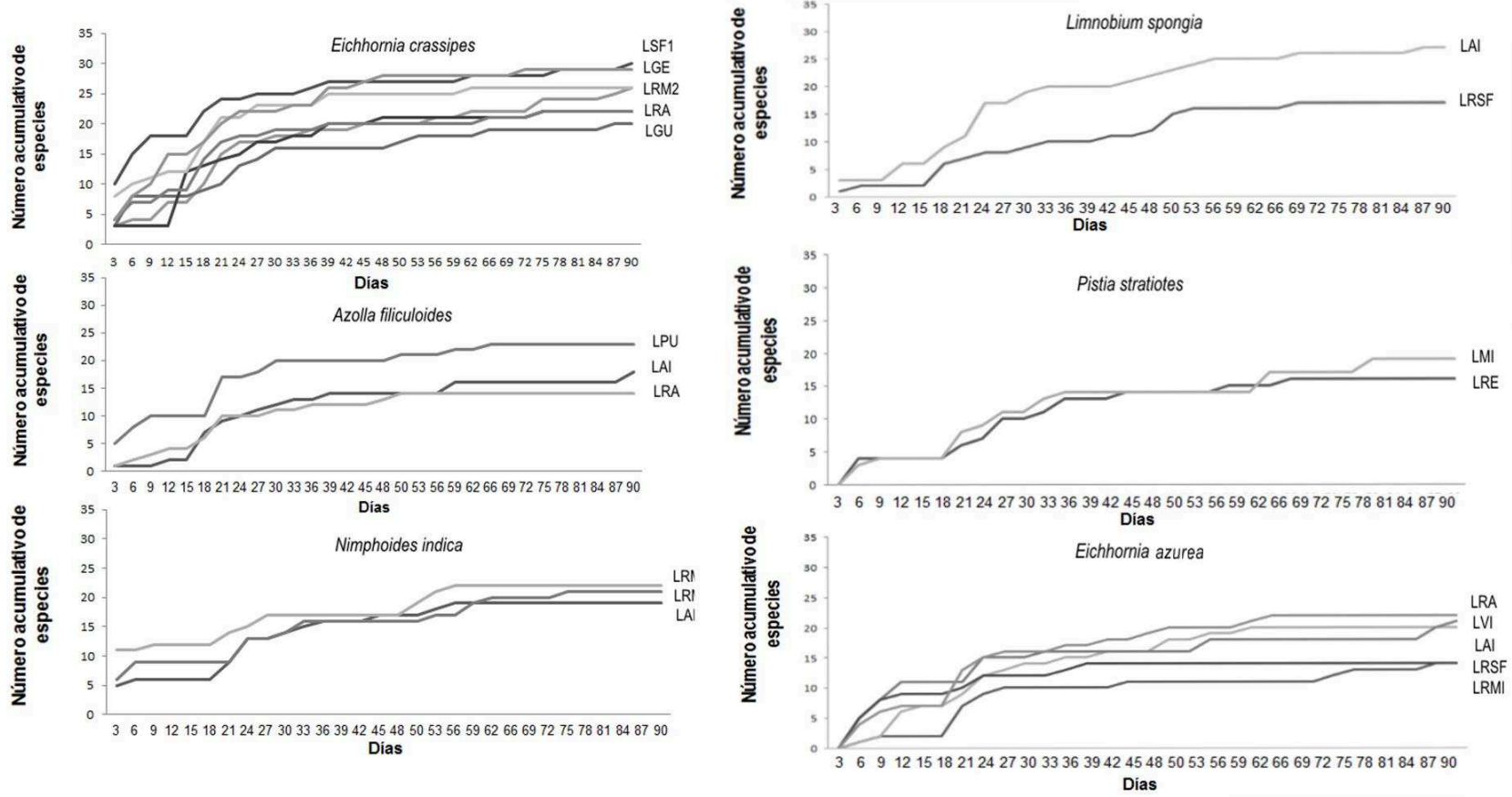


Figura 10. Riqueza acumulativa de especies eclosionadas por laguna y por macrófita. Laguna Guardia (LGU), Laguna Santa Fe 1 (LSF1), Lagunas Riacho Santa Fe (LRSF), Laguna Vialidad (LVI), Laguna Riacho Mini 1 (LRM1), Laguna La Sandia (LSA), Laguna Riacho Mini 2 (LRM2), Laguna Gendarmería (LGE), Laguna Ramírez (LRA), Laguna Puente (LPU), Laguna El Mirador (LMI), Laguna Aislada (LAI), Laguna Refulado (LRE).

Por otra parte, en todas las macrófitas se registraron mayor eclosión de especies litorales, esta diferencia fue estadísticamente significativa en el análisis de la riqueza relativa entre las especies litorales y limnéticas en todas las macrófitas ($p=0,004772$) (Fig. 11).

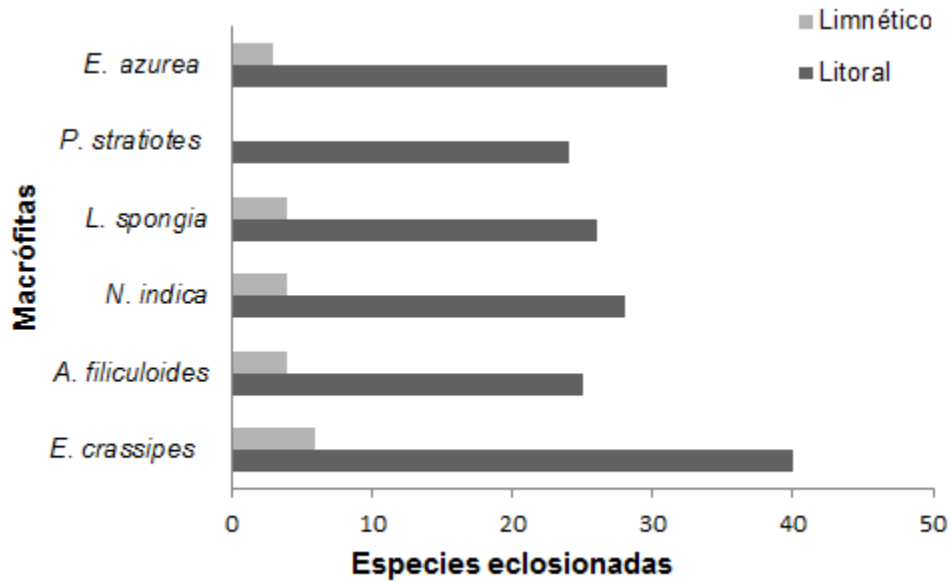


Figura 11. Número de especies zooplanctónicas litorales y limnéticas eclosionadas de las diferentes macrófitas.

El análisis de la relación entre el número total de especies litorales y limnéticas eclosionadas y la arquitectura de las raíz, no arrojó diferencias estadísticamente significativas para las dos formas propuestas ($\chi^2 = 0,002$ $p = 0,961$), pero debemos tener en cuenta que no fue posible tomar el mismo número de muestras para las formas estructurales propuestas.

Discusión

Los resultados presentados aquí claramente muestran que, las especies de macrófitas estudiadas son capaces de alojar, en sus porciones sumergidas, estadios de resistencia viables de numerosas especies zooplanctónicas.

Esta información toma significativo valor si tenemos en cuenta la capacidad de transporte que poseen las macrófitas. No es arbitrario que al banco de estadios de resistencia del zooplancton se los puede considerar como homólogo al banco de semillas de

la vegetación. Estudios realizados por Lallana (1990), donde cuantificó semillas transportadas por raíces de diferentes especies de macrófitas de la llanura aluvial como *E. crassipes*, *P. stratiotes* y *Salvinia* spp., mostraron un máximo de 2.000-5.000 semillas transportada por m². Otros estudios, han registrado la importancia de la vegetación acuática como hábitat de invertebrados en la planicie de inundación del río Paraná (Blanco-Belmonte y col., 1998; Poi de Neiff y Neiff, 2006).

Si comparamos nuestros resultados con estudios llevados a cabo en ambientes de llanura de inundación en zooplancton activo asociados a vegetación. Los trabajos realizados en la planicie aluvial del Paraná Medio registraron una variedad de taxones presentes en las macrófitas como nematodos, oligoquetos, cladóceros, copépodos, ostrácodos, anfípodos y decápodos, la densidad de esta fauna asociada, fue altamente variable de acuerdo a la estación y a la especie de planta muestreada (Poi de Neiff, 1977; Bonetto, 1986). Por ejemplo; la densidad de poblaciones faunísticas asociadas con plantas flotantes de los géneros *Azolla*, *Pistia* y *Salvinia* fluctúa estacionalmente entre 5000 y 20000 ind./m⁻², en especies como *E. crassipes* las densidades son más de 100.00 ind/m⁻² (Poi de Neiff, 1977). Otros estudios realizados por Poi de Neiff y col. (1999) en la laguna Soto ubicada en Corrientes (Argentina), en colectividades asociadas a *Salvinia herzogii* y en embalsados de *Paspalidium paludivagum*, los invertebrados asociados a la vegetación fueron muy abundantes registrándose entre 40 y 44 especies. Más del 81 % de la abundancia total correspondió a dos especies de ostrácodos, no obstante los oligoquetos (*Dero botrytis*, *Allonais paraguayensis* y *Slavina sawayai*) y los copépodos (*Microcyclops* spp., *Notodiaptomus carteri* y *Attheyella fuhrmanni*) fueron abundantes.

En estudios de asociación con ensambles de zooplancton, realizados en la laguna subtropical Nasser (Egipto) tributario del Río Nilo, en 5 especies de vegetación sumergida registraron asociados 23 especies de rotíferos, 5 de cladóceros y 1 de copépodos (Ali y col., 2007). Por otra parte los estudios realizados por Bozkurt y Guven (2009) en 3 lagunas de la región mediterránea de Turquía registraron en *Typha latifolia*, *Lemna minor*, *Nuphar lutea*, *Junkus* sp. un promedio de 31 especies de rotíferos, 10 especies de cladóceros y 7 especies de copépodos. Los resultados obtenidos en este capítulo en relación con los registros obtenidos de las asociaciones zooplancton-vegetación acuática en las poblaciones activas nos permite observar que la riqueza registrada en las eclosiones es alta a excepción

de los copépodos, no obstante tenemos que tener en cuenta que no todas las especies de zooplancton utilizarían la vegetación acuática para depositar los estadios de resistencia, también podrían flotar hasta la zona litoral o depositarse en el sedimento de fondo.

Por otra parte, la alta frecuencia de eclosión de rotíferos Bdelloidea en todas las macrófitas, podría estar relacionado con la dominancia de activación de estados de reposo de especies con hábitos litorales, y a que en las áreas litorales de los ambientes acuáticos los Bdelloideos representan 20-30 % del total de los rotíferos (Ricci, 1987), Villabona Gonzalez y col., (2011) en experimentos con zooplancton activo asociados a *E. crassipes*, *E. heterosperma*, *E. azurea* y *Oxycarium cubense* en 8 sitios de muestreo en la planicie de inundación del río San Jorge (Colombia) encuentran que los rotíferos Bdelloidea presentaron altas densidades. Por otra parte la alta riqueza de eclosión de rotíferos del género *Lecane* (21 spp.) son muy similares a las obtenidas por Ali y col. (2007) donde registró 20 spp. del género *Lecane* asociadas a macrófitas. En este sentido, si tenemos en cuenta los estudios realizados por Sakuma y col. (2002) donde registran un gran número de especies de *Lecane* que permaneció en las plantas después de agitarlas 50 veces, podemos inferir que estos animales además de ser muy frecuentes entre la vegetación, están fuertemente asociados a las macrófitas, nuestros resultados muestran que los huevos de diapausa seguirían el mismo patrón. Con respecto a riqueza de eclosión de cladóceros, Villabona Gonzalez y col. (2011) en las macrófitas ya nombradas registran una alta diversidad pertenecientes a la familia Chyroridae lo cual lo podemos asociar con la alta frecuencia de eclosión de especies del género *Chydorus*.

En cuanto a la temporalidad de las eclosiones, en la curva acumulativa de especies los resultados coinciden con los estudios de eclosión obtenidos en el capítulo 1 en sedimentos secos de la laguna el Mirador (Santa Fe) donde un número significativo de especies rompe su estado de inactividad durante los primeros 30 días (Battauz y col., 2014).

El predominio de las especies litorales en las eclosiones está aparentemente relacionados con el gran número de especies del ensamble de zooplancton que habita la columna de agua bajo las macrófitas, favorecidos por las condiciones de estos micro-hábitats (como la complejidad estructural, refugio, zona de cría, sustrato, sitios de abundante producción de alimento para muchos animales acuáticos (Lodge, 1991; Rennie y

Jackson, 2005) y por presentar características propias de las especies para responder a los estímulos de eclosión a los que fueron sometidas.

Numerosos estudios registran que algunas macrófitas pueden tener efecto sobre la red trófica planctónica por alelopatía (Gopal y Goel, 1993; Scheffer y col., 1993), no obstante la diversidad del zooplancton en el presente estudio fue alta y similar a las registradas en la columna de agua de las lagunas de la misma llanura de inundación, lo que indicaría que no hubo efectos de alelopatía química detectables, en este estudio sobre el banco de huevos presentes en las raíces y tallos sumergidos.

Por otro lado, si bien tradicionalmente se ha considerado que las macrófitas actúan a modo de filtro, impidiendo por retención el desplazamiento de las poblaciones activas de zooplancton en los períodos de inundación (Hamilton y col., 1990), este trabajo nos permite conocer por primera vez, que sin embargo, las macrófitas pueden constituir una importante fuente de repoblamiento. Por la tanto resulta interesante observar que la riqueza de los hábitats locales podría ser muy importante en la regulación de los niveles de riqueza de especies regionales. Estos resultados completan lo informado en estudios previos por Sabbatini y Lallana. (2007), donde exponen empíricamente que la vegetación acuática a la deriva representa una biomasa que mueve materia orgánica, insectos u otros organismos de un lugar a otro en el sistema ecológico.

Como pudimos ver, la mayoría de los registros se realizaron en lagunas de llanuras de inundación, pero la vegetación acuática presente en estos cuerpos de agua favorecidos por el pulso de inundación y por la conectividad hidrológica que controla la distribución de las plantas (Neiff, 1997), podría movilizar no solamente la vegetación acuática al cauce principal, desplazándola por largas distancias, en dirección de la corriente, sino también el “banco de huevos” presente en tallos sumergidos y raíces, resultando una interesante estrategia del zooplancton para evitar los períodos críticos de inundaciones o sequías.

Capítulo IV

Dispersión de estadios de resistencia de zooplancton por endozoocoria en la planicie de inundación del río Paraná

Introducción

Continuando con la temática del capítulo anterior, la dispersión de los individuos juega un papel importante en la diversidad, estructura y dinámica de las comunidades acuáticas, existen estudios que evidencian que la dispersión es un eslabón importante en la interacción de las especies (Bilton y col., 2001; Havel y Shurin, 2004) y por lo tanto es un componente básico del concepto de metacomunidades (Wilson, 1992; Leibold y col., 2004).

En el sistema de ríos con planicie de inundación, la conectividad hidrológica, activada por el pulso de inundación, tiene una considerable influencia en la dispersión de organismos cuya locomoción es limitada. Sin embargo, las poblaciones de zooplancton pueden ser dispersadas espacialmente también como estadios de resistencia.

La dispersión de estadios de dormancia del zooplancton está relacionada con numerosos vectores de transporte incluyendo la zoocoria; dentro de este mecanismo, la ictiocoria se encuentra mayormente estudiada en relación a la propagación de semillas de plantas y no de huevos de organismos animales (Cook, 1988; Correa y col., 2007; Pollux, 2011), estos estudios sugieren que este agente dispersor juega un rol significativo en la distribución espacial de plantas acuáticas y riparias. La ictiocoria como mecanismo para la dispersión del zooplancton no se encuentra extensivamente estudiada, podemos encontrar escasa información en investigaciones realizadas con peces planctívoros y carnívoros. Mellors (1975) observa que los efipios de *Daphnia* sobreviven al proceso de digestión de un número de especies de peces. Por otra parte, Jarnagin y col. (2000, 2004) observan que huevos de diapausa del cladóceros del género *Bythotrephes* sobrevive al pasaje a través del tracto digestivo de peces, promoviendo su dispersión. En cuanto a los rotíferos, no se han

demostrado, eclosiones con éxito de etapas de resistencia después del paso a través del tracto digestivo de animales vertebrados (Segers y De Smet, 2008).

En los sistemas de ríos con planicies de inundación los peces podrían actuar como vectores de dispersión de estados de dormancia del zooplancton. Principalmente los que se alimentan de la materia orgánica presente en el sedimento (iliófagos) y los que se alimentan del zooplancton activo (zooplanctívoros). Los peces iliófagos pertenecientes al género *Prochilodus* Agassiz (Characiformes, Prochilodontidae) se encuentran ampliamente distribuidos (Leccia, 1972), particularmente en la cuenca del río de la Plata, la cual es la segunda cuenca de importancia en América del Sur (Del Barco y col., 2007).

En el sistema del río Paraná Medio, *P. lineatus* (Valenciennes) representa el pez de mayor abundancia, con el 60% del total de la biomasa de peces (Bonetto y col., 1969; Espinach Ros y Fuentes, 2000). Posee características particulares como su ciclo de vida adaptado a los cambios ambientales producidos por el pulso de inundación, (Bayo y Cordiviola de Yuan, 1996; Del Barco y col., 2007). En sus estadios tempranos de desarrollo, *P. lineatus* posee un régimen de alimentación zooplanctófago (Rossi, 1992) pero en estado adulto se produce un cambio en su modo de alimentación a un régimen iliófago, morfológica y funcionalmente adaptado a alimentarse de fango (Angelescu y Gneri, 1949). Otra importante característica, es la extensa migración que realiza a lo largo del río, aguas arriba con una finalidad reproductiva y aguas abajo para alimentarse, donde se desplaza hacia las lagunas de la llanura de inundación buscando alimento (migración lateral) (Bonetto y col., 1981; Tablado y Oldani, 1984; Bonetto y Castello, 1985). Por último, debido a su condición de soporte de las redes trófica, *P. lineatus* juega un importante rol en la bioeconomía de los sistemas acuáticos exportando materia orgánica depositada en el sedimento de fondo, actuando como extractor y acumulador (Angelescu y Gneri, 1949; Bowen, 1983). Estas características especiales del ciclo de vida y de comportamiento de *P. lineatus* pueden permitirle actuar como un potencial vector de dispersión por endozoocoria de estados de resistencia de zooplancton presentes en los sedimentos de fondo.

Conocer el rol de *P. lineatus* como vector para la dispersión de zooplancton nos ayudaría a comprender un aspecto más de los mecanismos de integración y sostenimiento de la diversidad de metacomunidades en sistemas ecológicos complejos, como las llanuras aluviales tropicales y subtropicales.

Hipótesis

Prochilodus lineatus ingiere estadios de resistencia del zooplancton cuando se alimenta de los sedimentos de fondo.

Los estadios de resistencia poseen la capacidad de eclosionar luego de pasar a través del tracto digestivo del pez.

Objetivo General

Analizar el posible rol de *Prochilodus lineatus* como vector de dispersión de zooplancton mediante la ingestión de estadios de resistencia presentes en los sedimentos de fondo y la viabilidad de los mismos.

Objetivo específico

Comparar los resultados de dos metodologías de almacenamiento de contenido intestinal, previo al incubado.

Materiales y métodos

Muestreo en campo

Los especímenes de *P. lineatus* fueron capturados utilizando una red de espera multifilamento (25 x 2 m) con un tamaño de abertura de malla de 80 mm en octubre de 2011 en la laguna Feller (31 ° 10 '27 .40" S, 60 ° 1'59 .60" O) localizada en la provincia de Santa Fe (Argentina). Este es un cuerpo de agua semi-léntico perteneciente a la llanura de inundación del río Paraná Medio que se encuentra conectado al canal principal (Fig. 1).

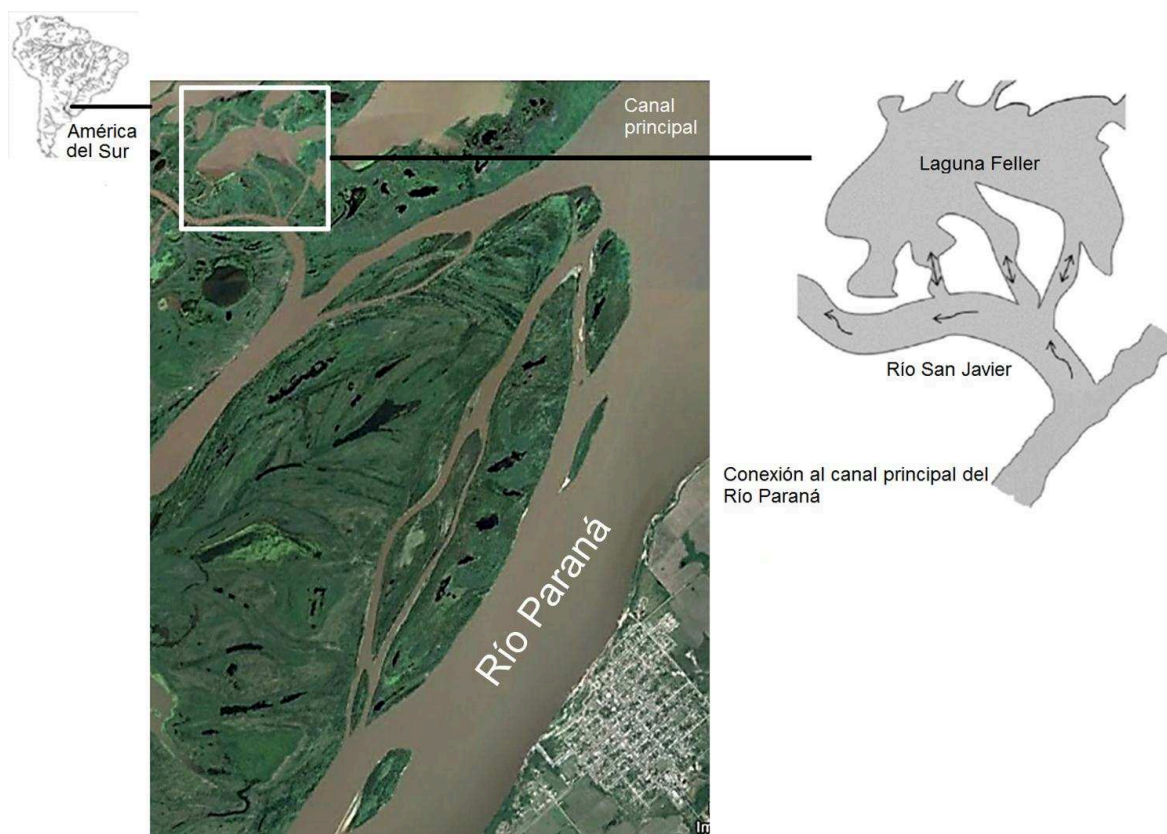


Figura 1. Localización de la laguna Feller en la planicie de inundación del río Paraná Medio, Santa Fe, Argentina.

Se seleccionaron sólo los especímenes adultos y juveniles (> 13 cm), ya que en estos niveles de desarrollo ontogenético la dieta se ve limitada al consumo de materia orgánica de los sedimentos del fondo (Angelescu y Gneri, 1949; Rossi, 1992). Los individuos seleccionados tenían una longitud estándar que varió de 13 y 47 cm (media = $28,95 \pm 7,16$ cm) y el peso entre 68 y 3640 g (media = $910,85 \pm 812,9$ g).

Se realizó la ablación completa del sistema digestivo y se lo colocó en hielo durante el transporte desde el campo al laboratorio. No se registró contenido intestinal en la mitad de las 40 muestras seleccionadas, por lo que se obtuvieron 20 muestras para el análisis experimental.

Experimento de eclosión

Se utilizó el método de evaluación de emergencia ex situ (Brendonk y De Meester, 2003; Torres y Zoppi de Roa, 2010) para estimar la abundancia y el “pool” de estadios de resistencia de zooplancton en el contenido intestinal de *P. lineatus* y evaluar la dispersión del zooplancton. Dada la discusión efectuada en el capítulo anterior sobre la temperatura de almacenamiento de los huevos que podría ser más adecuada para favorecer las eclosiones, en esta etapa del estudio se testearon dos tipos de almacenamiento: con temperaturas frías y temperatura “ambiente”.

En laboratorio, se extrajo el sedimento presente en la última porción de los intestinos, ya que se consideró el contenido de este segmento como la materia fecal próxima a ser expulsada. El sedimento se colocó en bandejas de plástico circulares (38,47 cm²) y se cubrió con un disco de gasa con el fin de evitar la contaminación por partículas u organismos externos, y se secó a temperatura ambiente durante 16 días. Después del secado, el contenido intestinal se dividió en dos partes iguales que fueron sometidas a diferentes tratamientos de almacenamiento: Frío-Oscuridad (FO) en el cual el contenido digestivo de 10 ejemplares de *P. lineatus* fueron almacenados en bandejas oscuras y guardadas en refrigerador (4 °C) durante tres meses y el tratamiento Ambiente-Oscuridad (AO) el contenido digestivo de 10 ejemplares de *P. lineatus* fueron almacenados en cajas oscuras a temperatura ambiente (\cong 21 °C) durante tres meses.

Los tratamientos de FO y AO se aplicaron a 18,8 y 22,49g de contenido intestinal, respectivamente, con diez repeticiones por tratamiento. En cada bandeja se colocó el contenido intestinal de un individuo, se cubrió con 2-3 cm de agua estéril de la laguna Feller (filtrada primero a través de una malla de 20 μ m y luego llevado a punto de ebullición).

Las bandejas se colocaron en incubadora a 25 °C con un fotoperíodo oscuridad:luz de 08:16 horas. El fotoperíodo usado para el experimento es similar al registrado en el verano de la región. Luego se controló la eclosión a intervalos de 4 días durante nueve semanas, filtrando el agua sobrenadante de cada bandeja usando una malla de 25 μ y se mezcló en una sola muestra por tratamiento, luego se fijaron utilizando formalina al 10%. El experimento se continuó durante dieciocho semanas en la que los filtrados se hicieron cada 25 días para registrar cualquier eclosión tardía.

Las muestras fueron teñidas con eritrosina y analizadas bajo microscopio óptico, Nikon Eclipse (E100). Para los análisis de abundancia y riqueza de las eclosiones se utilizó una cámara de Kolwicz (1 ml). Las determinaciones taxonómicas se realizaron utilizando las claves dilemáticas empleadas para el capítulo 1.

Análisis de datos

La similitud de la composición taxonómica de las eclosiones entre los dos tratamientos de almacenamiento se calculó utilizando el índice de similitud de Jaccard (Magurran, 1988) y el índice de Sørensen (cuantitativo) (Sørensen, 1948), las especies con la mayor contribución a la disimilitud entre los tratamientos se determinaron utilizando el análisis SIMPER (Clarke y Warwick, 1994) y el Análisis de la Variancia No Paramétrica (NPMANOVA) fue utilizado para verificar si las diferencias observadas en el análisis SIMPER fueron estadísticamente significativas.

Se clasificaron las especies eclosionadas en limnéticas y litorales (Shiel y col., 1982; conocimiento propio de la fauna regional). Se utilizó la prueba de Chi-cuadrado (χ^2) para evaluar la heterogeneidad entre los tratamientos de almacenamiento con respecto a la abundancia relativa de las eclosiones de las especies limnéticas y litorales. Se calculó la curva acumulativa de especies eclosionadas en ambos tratamientos.

Por último, se calculó el índice (ITH, del inglés Index for timing of hatching) para medir el tiempo de eclosión para evaluar el tiempo de incubación (días) requerida para romper la fase de reposo de cada taxón específico (Vandekerkhove y col., 2004). Los análisis estadísticos se realizaron utilizando el paquete estadístico Past 2.14 (Hammer y col., 2001).

Resultados

Durante los 193 días de incubado de ambos tratamientos se registraron 14 especies de rotíferos Monogononta, 1 rotífero Bdelloidea, 2 cladóceros y 1 copépodo. En el tratamiento de almacenamiento de FO eclosionaron un total de 17 taxones, 13 rotíferos Monogononta, 1 rotífero Bdelloidea, 2 cladóceros y 1 copépodo, mientras que en el tratamiento de almacenamiento AO eclosionaron un total de 13 taxones, 11 rotíferos

Monogononta, 1 rotífero Bdelloidea, 1 cladócero, no fueron registrados copépodos (Tabla 1).

Taxones	Tratamientos	
	Frio-oscuridad (FO)	Ambiente-oscuridad (AD)
Anuraeopsis sp.	+	-
Brachionus angularis	+	+
Cephalodella sp.	+	+
Colurella sp.	+	+
Epiphanes macroura	+	-
Keratella sp.	+	-
Lecane bulla	+	+
Lecane closterocerca	+	+
Lecane inermis	+	+
Lecane lunaris	-	+
Lecane nana	+	+
Lecane cf. nana	+	+
Lecane obtusa	+	+
Lepadella sp.	+	+
Bdelloidea	+	+
Eucyclops neumani	+	-
Coronatella poppei	+	+
Anthalona sp.	+	-

Tabla 1. Especies eclosionadas del zooplancton en los diferentes tratamientos (+: presencia, -: ausencia).

En el tratamiento de FO, las especies dominantes fueron, en orden jerárquico decreciente, *Lecane inermis*, *Cephalodella sp.*, *Colurella sp.*, *Lepadella sp.* y *Lecane nana*, constituyendo el 94% de los individuos eclosionados de un total de 6.481.

En el tratamiento de almacenamiento AO las especies *Cephalodella sp.*, *Lepadella sp.*, *Lecane nana*, *Lecane inermis* y *Colurella sp.* mostraron mayor abundancia, representando el 90% de las eclosiones de un total de 1.535. En ambos tratamientos los rotíferos fueron dominantes (> 96% de las eclosiones totales). Como se muestra en la figura 2, casi todas las especies fueron más abundantes en el tratamiento FO.

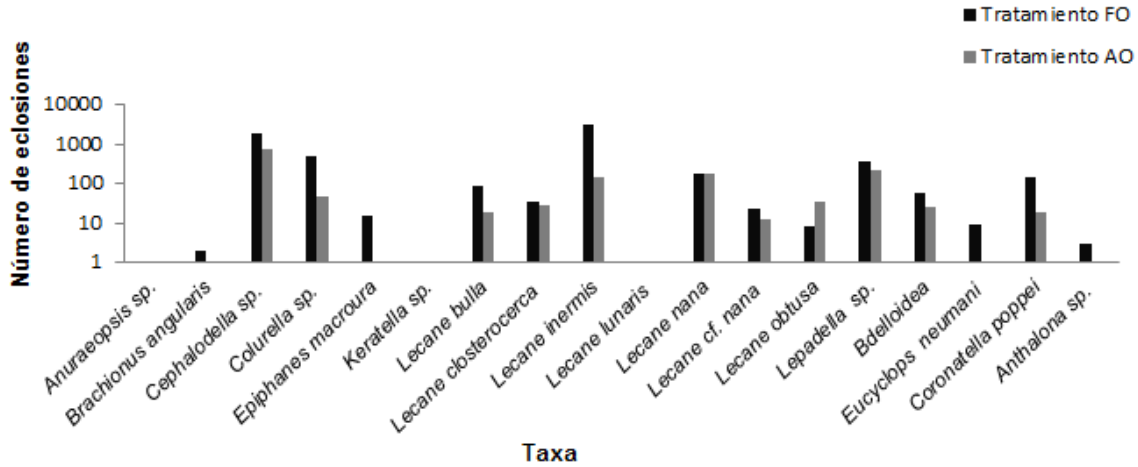


Figura 2. Composición taxonómica y abundancia (Log) de las eclosiones en los tratamientos de almacenamiento de Frío-Oscuridad (FO) y Ambiente-Oscuridad (AO).

Se observó una gran similitud en la composición de las eclosiones entre los dos tratamientos (Índice de Jaccard: 0.7). Sin embargo, si analizamos la abundancia de especies eclosionadas la similitud entre los tratamientos es baja (Índice de Sørensen: 0,4). El análisis SIMPER mostró que la disimilitud fue de 60 % (NPMANOVA: F= 2.59, p= 0.038), siendo 6 especies (Cephalodella sp., L. inermis, Lepadella sp., L. nana, Colurella sp., Coronatella poppei) (Tabla 2) las responsables del 73 % del total de la disimilitud.

Taxones	Porcentaje de disimilitud	Contribución %	Acumulativo %
Cephalodella sp.	29.90	36.72	36.72
Lecane inermis	16.65	20.45	57.17
Lepadella sp.	10.42	12.77	69.94
Lecane nana	7.25	8.90	78.84
Colurella sp.	4.79	5.88	84.72
Coronatella poppei	4.18	5.13	89.85

Tabla 2. Análisis SIMPER, porcentaje de abundancia de las especies que contribuyen en el 90% de la disimilitud.

Por otra parte, ambos tratamientos registraron mayor eclosión de especies litorales (Fig. 3), esta diferencia fue estadísticamente significativa en el análisis de la riqueza relativa de las especies litorales y limnéticas en ambos tratamientos ($\chi^2 = 9,2667$, $p = 0,0023$).

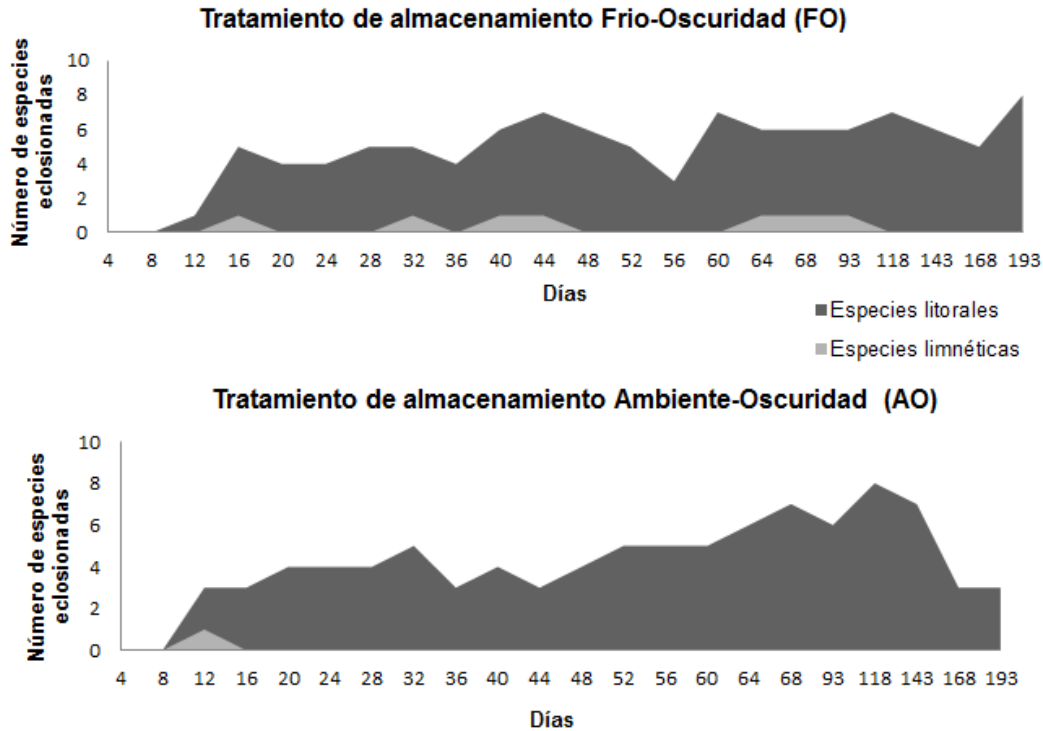


Figura 3. Número de especies litorales y limnéticas eclosionadas en los tratamientos de almacenamiento Frío-Oscuridad (FO) y Ambiente-Oscuridad (AO).

En el tratamiento de almacenamiento AO un número significativo de especies, interrumpieron su estadio de latencia durante las primeras etapas de incubación. Antes del día 28, a partir de esta fecha, se produjo un aumento en las eclosiones de especies incubadas en el tratamiento de FO, con comportamiento similar al tratamiento de AO, siendo estable con pequeñas variaciones hasta la finalización del experimento. Sin embargo, la acumulación de especies fue mayor en el tratamiento de FO. La riqueza fue en promedio de $5,05 \pm 2,30$ especies por día filtrado para el tratamiento FO y $4,3 \pm 2,00$ en el tratamiento AO (Fig.4).

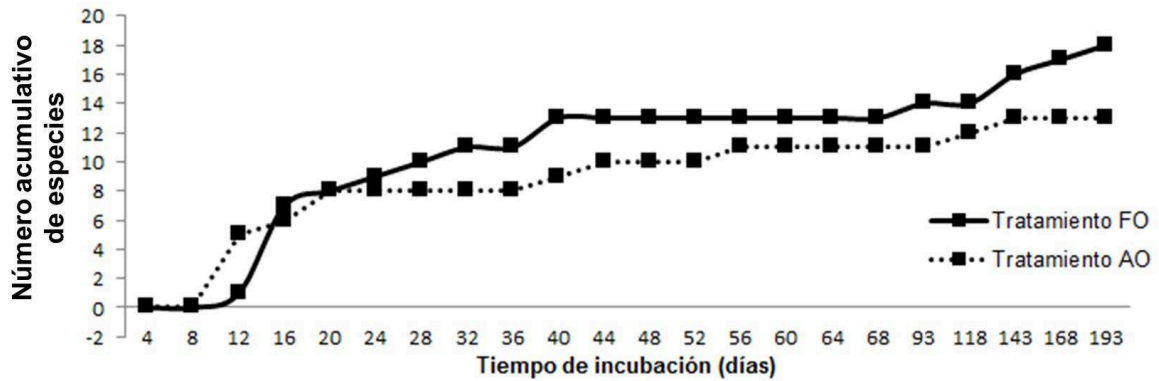


Figura 4. Riqueza acumulativa de las especies eclosionadas en los tratamientos de almacenamiento Frío-Oscuridad (FO) y Ambiente-Oscuridad (AO).

El cálculo de ITH muestra que no hay diferencia estadísticamente significativa en las especies entre los tratamientos, ($t = 1,54$ $p = 0,1317$), sin embargo algunas especies fueron afectadas por el tipo de tratamientos, con respecto al momento de la eclosión y la abundancia (Tabla 3) (Fig.5).

Taxones	Índice de tiempo de eclosión (días)	
	Tratamiento FO	Tratamiento AO
Anuraeopsis sp.	93	0
Brachionus angularis	16	12
Cephalodella sp.	35	40
Colurella sp.	24	23
Epiphanes macroura	50	0
Keratella sp.	32	0
Lecane bulla	111	118
Lecane closterocerca	71	68
Lecane inermis	23	33
Lecane lunaris	0	143
Lecane nana	60	90
Lecane cf. nana	149	80
Lecane obtusa	184	125
Lepadella sp.	86	75
Bdelloidea	39	22
Eucyclops neumani	162	0
Coronatella poppei	92	102
Anthalona sp.	193	0

Tabla 3. Índice de tiempo de eclosión (ITH) calculado para las especies eclosionadas en los tratamientos de almacenamiento, Frío-oscuridad (FO) y ambiente-oscuridad (AO).

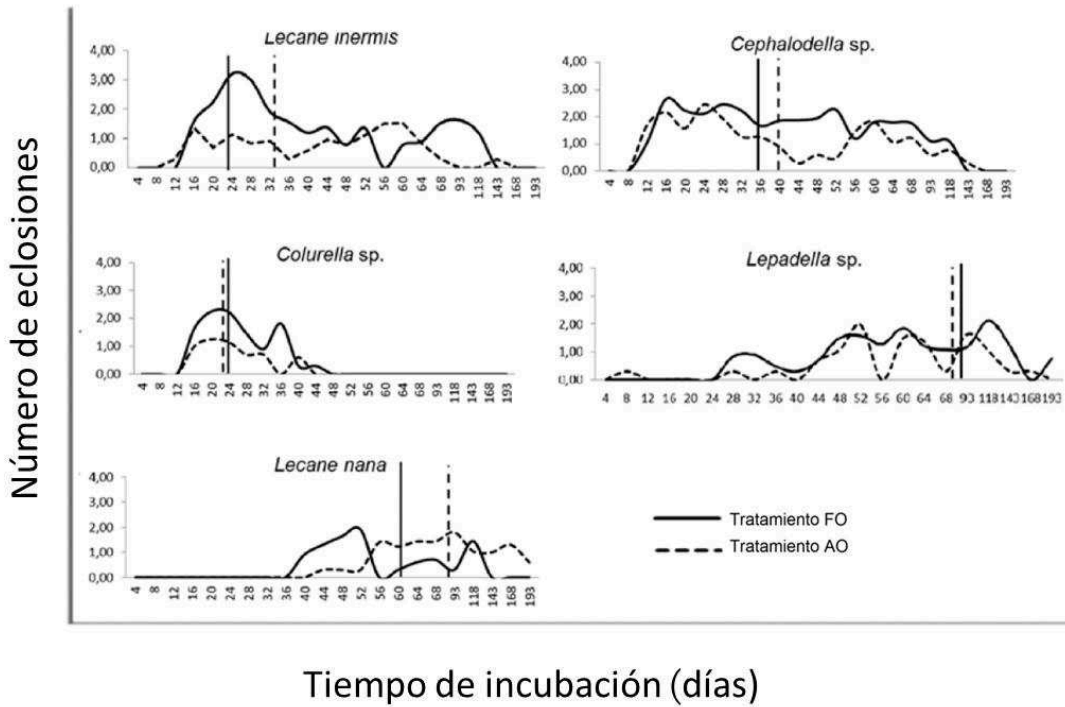


Figura 5. Abundancia de las especies eclosionadas más comunes por tratamiento de almacenamiento Frío-Oscuridad (FO) y Ambiente-Oscuridad (AO). Las líneas verticales paralelas representan el índice para el tiempo de eclosión (ITH, index for timing of hatching), para los dos tratamientos.

Discusión

Banco de huevos de zooplancton en los sedimentos y su paso a través del tracto digestivo

Hasta el momento, esta investigación es la primera en mostrar que los estadios de resistencia del zooplancton en los sedimentos de fondo no sólo pueden ser ingeridos por el pez iliófago *Prochilodus lineatus*, también son capaces de mantener su viabilidad de eclosión. Por lo tanto, un importante número de formas de resistencia presentes en los sedimentos del fondo de un cuerpo de agua, puede sobrevivir el pasaje a través de intestino de *P. lineatus*. Esto se debe probablemente a la fuerte estructura de las paredes de estos huevos (Gyllström y Hansson, 2004), así como la fisiología digestiva del pez cuyo estómago pilórico ayuda a la compactación de alimentos y elimina el agua excedente del

sedimento (Bonetto y col., 1989), sin desintegrar el alimento ingerido y el estómago cardíaco cuya función es principalmente de almacenamiento de alimentos (Bowen, 1983).

Los resultados expuestos en este capítulo muestran que unos pocos gramos de sedimento del fondo ingeridos por un pez ilíofago durante su alimentación fueron suficientes para obtener eclosiones de 18 especies de zooplancton. El número de especies de zooplancton eclosionados del contenido intestinal fue notablemente elevado en comparación con las registrada en estudios de dispersión en otros vertebrados utilizando metodologías similares de almacenamiento e incubación. Jenkins y Underwood (1998) en estudios realizados en charcas del Parque Washington (Milwaukee, Wisconsin, EE.UU.), recogió heces de patos, las refrigeró durante 7 días e incubó a 20 °C, como resultado no obtuvo eclosiones de especies de zooplancton en las heces incubadas. Sin embargo, en un estudio realizado por Proctor (1964) con 34 patos domésticos y 18 aves acuáticas silvestres, sobre contenido intestinal obtenido de la parte posterior del tracto digestivo, se registraron eclosiones de cladóceros de los géneros, Alona, Moina, Sida, Macrothix, Latonopsis además de diferentes géneros de ostrácodos. Jenkins y Underwood (1998) sugiere que este tipo de eventos de eclosión no son comunes y que la dispersión natural depende de factores tales como la ingestión de propágulos viables, la supervivencia de los propágulos en el intestino, el transporte de un sitio a otro dentro de los tiempos en que ocurre el paso por el intestino y la deposición. Estudios previos han evidenciado que los huevos en diapausa pueden resistir la ingestión de peces planctívoros y carnívoros. Mellors (1975) obtuvo resultados sobre la ingestión selectiva de hembras efipiales de *Daphnia* por *Lepomis gobbosus* (Linneo) y *Perca flovescens* (Mitchill) en el lago Fuller (Massachusetts, EE.UU.), logrando un éxito de eclosión del 1,5% de *Daphnia* tras el paso por los intestinos.

Por otra parte, en experimentos de alimentación controlada en laboratorio con condiciones metodológicas similares a este trabajo. Jarnagin y col. (2000), extrajo de la materia fecal de los peces *Lepomis macrochirus*, *Micropterus dolomieri*, *flavescens* *Perca* (el en lago Michigan, EE.UU.), 61 huevos de resistencias, clasificados por los autores como maduros por tener una gruesa cáscara externa de color dorado, del cladóceros *Bythotrephes cederstroemi*, y dio como resultado el desarrollo de 57% y la eclosión del 41% de los huevos. Asimismo, en otro experimento de laboratorio Jarnagin y col. (2004) encontraron que de 113 huevos de resistencia maduros de *B. cederstroemi* consumidos por *P.*

flavescens, *L. macrochirus*, *Lepomis gobbosus* y *M. dolomieri* el 94% sobrevivió el pasaje a través del intestino. Cabe señalar, sin embargo, que ninguno de los estudios sobre la supervivencia de estados de resistencia al pasaje intestinal de peces analizó el ensamble de zooplancton (incluyendo rotíferos, copépodos y cladóceros), se utilizó una sola especie zoopláctónica, presa de los peces. Los resultados de supervivencia de los estadios de resistencia del zooplancton tras el paso por el intestino, podrían ser importantes para la dispersión de estos organismos a través de la migración de *P. lineatus*.

Eclosión de estados de resistencia y los efectos del tratamiento de almacenamiento

Los resultados muestran que la diversidad y abundancia de especies de zooplancton se ven afectados por las condiciones de almacenamiento de los contenidos intestinales antes del incubado. La riqueza y abundancia más alta se encontraron en las eclosiones de contenido intestinal conservado en frío-oscuridad. Del mismo modo, los estudios realizados por Chittapum y col. (2005) sobre rotíferos en sedimentos secos en Tailandia, por un período de dos años, expuestos a condiciones de almacenamiento similares, registró eclosiones de 15 especies expuestas a un tratamiento de frío-oscuridad y 9 especies para el tratamiento de temperatura ambiente-oscuridad. Los autores sostienen que el efecto de las condiciones de exposición sólo se convierte en significativa después de 6 meses; sin embargo, se encontró que se pueden observar efectos después de tres meses. Cabe señalar que en ambos tratamientos la abundancia y riqueza de especies más alta, se registraron para los rotíferos. Por otra parte, la eclosión de cladóceros y copépodos fue claramente favorecida por la exposición de los contenidos intestinales al almacenamiento en frío-oscuridad. En el caso de los copépodos, el almacenamiento en frío parecería ser crítico para su emergencia, ya que sólo se registraron después de la exposición a este estímulo.

No obstante, la aparición de cladóceros fue muy baja, como en el estudio del capítulo anterior, teniendo en cuenta los conocimientos de la riqueza de fauna de cladóceros en la cuenca Argentina del río Paraná, estimada en unos 42 géneros y unas 100 especies de Anomopoda y Ctenopoda (Paggi, 2004). El tratamiento de pre-incubación que implica secado y exposición a bajas temperaturas explicaba este fenómeno, pero tal comportamiento en relación con la temperatura no se observó en nuestras eclosiones

experimentales de contenido intestinal y se observó que las condiciones de frío-oscuridad permiten la eclosión de los rotíferos, copépodos y cladóceros.

El predominio de las especies litorales en el contenido intestinal de *P. lineatus* está aparentemente relacionado con sus hábitos de alimentación. A menudo se alimenta en aguas muy poco profundas, <30 cm de profundidad, posiblemente debido al alto valor nutricional de los detritus de aguas poco profundas (Bowen, 1983). Otra posible interpretación es que las especies litorales poseen más probabilidades de sobrevivir el paso a través del tracto digestivo o de responder más fácilmente a los estímulos de incubación, estos resultados pueden ser causados por múltiples factores no factibles de responder, como la temperatura, fotoperiodo, pH del agua, oxígeno y nutrientes.

En cuanto al momento de la eclosión de las diferentes especies en los dos tratamientos, la teoría sugiere que las condiciones de frío-oscuridad extienden la diapausa y aumenta la viabilidad de los huevos de resistencia almacenados, evitando así la degradación de compuestos e inhibe el desarrollo de bacterias que pueden dañar los huevos de resistencia (Chittapum y col. 2005).

En cuanto a la conectividad biológica de las comunidades compuestas por organismos de escasa movilidad, como el zooplancton, depende fuertemente de la existencia de vectores de dispersión, en las llanuras de inundación el principal mecanismo de dispersión para el zooplancton lo constituye el transporte por hidrocoria de individuos activos y pasivos en la dirección del flujo, aguas abajo y transversalmente. Cualquier dispersión aguas arriba se logra por zoocoria llevado a cabo principalmente por la migración de los vertebrados que se mueven en esa dirección, la endozoocoria realizado por un pez activo migrador y abundante, constituye un factor importante en el mantenimiento de la diversidad biológica y la conectividad de la compleja llanura de inundación. Nuestros resultados experimentales demuestran que un número importante de especies de zooplancton, en su mayoría rotíferos, fueron capaces de eclosionar con éxito tras el paso por el tracto digestivo de *P. lineatus*. Por otra parte, se encontró que en la incubación a 25 °C, precedido de un período de frío, eclosionaron un mayor número de especies e individuos que el almacenamiento a temperatura ambiente sin enfriamiento posterior.

Conclusiones generales

Dinámica de eclosión *ex situ* e *in situ* del ensamble de zooplancton

Los estudios llevados a cabo en esta tesis, proporcionan nuevos conocimientos y profundizan la información existente acerca de la dinámica de eclosión y dispersión de estados de dormancia del ensamble de zooplancton en cuerpos de agua pertenecientes al sistema de llanura de inundación del río Paraná Medio.

Las experiencias de eclosión de estados de dormancia, presentes en el banco de huevos en los sedimentos, llevadas a cabo bajo condiciones de laboratorio (*ex situ*) y las realizadas a campo (*in situ*), utilizando trampas de emergencia, mostraron ser herramientas de estudio complementarias entre sí que mejoran la información sobre la diversidad de especies del zooplancton tradicionalmente obtenida del estudio del ensamble activo presente en la columna de agua.

El modelo de trampas de emergencia, diseñada y utilizada para estudiar la dinámica de eclosión *in situ*, permitió muestrear representantes de todo el ensamble zooplanctónico y no solo de la fracción de mayor tamaño, como la mayoría de los trabajos disponibles, constituyendo una nueva herramienta que nos acerca al conocimiento de la dinámica de eclosión del ensamble de zooplancton en condiciones naturales de una laguna.

De los resultados obtenidos en los experimentos de laboratorio e *in situ*, los rotíferos representaron el grupo zooplanctónico dominante de todas las especies eclosionadas y fueron los primeros en romper exitosamente su estado de latencia.

De igual manera, para ambas metodologías empleadas, las eclosiones de cladóceros y copépodos fueron bajas, pero se debe tener en cuenta dos puntos; uno es que el muestreo con trampas de emergencias se realizó durante solo una semana y en las eclosiones en laboratorio los cladóceros aparecieron a los 15 días. El segundo punto es que estudios previos mostraron que la riqueza de las poblaciones activas de cladóceros y copépodos de la laguna es baja, por lo que se podría inferir que la presencia de cladóceros y copépodos en el banco de huevos en los sedimentos de la laguna es también baja.

Los resultados de la diversidad de eclosiones *ex situ* y su comparación con el ensamble activo de la misma laguna de la llanura de inundación, nos permiten concluir que

una única franja de muestreo de sedimentos puede no ser suficiente para obtener la mayor cantidad posible de representantes del ensamble de zooplancton en estado de reposo, indicando de este modo una marcada heterogeneidad espacial del “banco de huevos” o quizás también podría deberse a la falta de estímulos apropiados para romper el estado de latencia. Por otra parte, las eclosiones in situ sí reflejan la composición de especies más frecuentes presentes en la columna de agua, lo que denota una abundante presencia en el banco de huevos en los sedimentos, disponibles para el repoblamiento y la presencia de estímulos de eclosión adecuados bajo condiciones naturales.

Otra interesante conclusión a la que se puede llegar es que, las tasas de eclosión obtenidas en laboratorio no son totalmente representativas de la dinámica natural de eclosión, ya que los organismos que eclosionaron con mayor abundancia y frecuencias en las trampas de emergencias y en las eclosiones de los sedimentos litorales de la misma laguna no se solaparon completamente.

En cuanto al análisis de la dinámica de eclosión en laboratorio a 25 °C, especies de un mismo género, por ejemplo, *Cephalodella*, *Lecane* o *Alona*, se comportaron de manera similar en términos de tiempo de eclosión, emergiendo en un mismo período, lo que permitió observar cuatro grupos temporales en los que eclosionaron las especies; tempranas (TE), tempranas medias (TEM), tardías medias (TAM) y tardías (TA). Mediante la exposición de los sedimentos a iguales condiciones, las diferentes respuestas halladas en el comportamiento de eclosión pueden estar condicionadas evolutivamente por las presiones de selección derivadas de interacciones biológicas.

Los datos obtenidos nos brindan elementos que nos permiten valorar los sedimentos costeros como áreas de preservación de la diversidad local y regional, ya que constituyen una importante fuente de formas de resistencia disponibles para ser reclutadas por la masa de agua y también ser dispersadas por exozoocoria a otros cuerpos de agua del valle aluvial del río Paraná. Se han registrado especies poco comunes o no descritas para la región y el país. Teniendo en cuenta las especies y sus abundancias de eclosión a partir de estos sedimentos, los taxones con mayor probabilidad de una dispersión a través de aves “caminadoras” u otros organismos frecuentadores del área costera son los rotíferos *Lecane closterocerca*, *Lecane nana*, *Lepadella patella* y *Bdelloideos*, seguidos por los cladóceros *Alona glabra* y *Anthalona verrucosa*.

Vectores de dispersión representativos de la llanura de inundación de río Paraná Medio

Esta investigación es la primera en mostrar que los estadios de resistencia del zooplancton, pueden ser dispersados por dos vectores, que difieren de los estudiados comúnmente, ambos de importante presencia en el sistema de planicie de inundación del río Paraná, como lo son el pez iliófago *Prochilodus lineatus* y especies de macrófitas de los géneros *Eichhornia*, *Pistia*, *Nymphoides*, *Limnobium* y *Azolla*.

Los resultados experimentales revelan que un número importante de especies zooplanctónicas, en su mayoría rotíferos, presentes en los sedimentos de fondo, no solo pueden ser ingeridos por *Prochilodus lineatus* durante su alimentación y transportados sino también son capaces de sobrevivir el pasaje a través del tracto digestivo y quedar disponibles para la dispersión, tanto en sus migraciones longitudinales como laterales.

Teniendo en cuenta las abundancias registradas en este estudio, los organismos zooplanctónicos con mayor predisposición de ser dispersados por *P. lineatus* son: *Lecane inermis*, *Cephalodella* sp., *Colurella* sp., *Lepadella* sp. y *Lecane nana*, todos de hábitos de vida litorales aparentemente relacionados con los hábitos de alimentación del pez o por su respuesta a los estímulos de eclosión aplicados. Por otra parte, la incubación a 25 °C, precedido de un período de frío, permite la eclosión de un mayor número de especies e individuos que el almacenamiento a temperatura ambiente sin enfriamiento posterior.

Todas las especies de macrófitas estudiadas, mostraron claramente, que son capaces de alojar, en sus porciones sumergidas, estadios de resistencia viables de numerosas especies zooplanctónicas, no obstante la mayor riqueza de eclosiones se registraron en las especies de macrófitas *E. crassipes* y *E. azurea*, en su mayoría rotíferos de hábitos litorales del género *Lecane* y taxones con alta frecuencia de eclosión como los *Bdelloideos* y especies del género *Chydorus*.

En cuanto a la dinámica de eclosión de los estados de resistencia presentes en las porciones sumergidas de macrófitas, se puede concluir al igual que las eclosiones ex situ, que 30 días son suficientes para obtener las eclosiones de un número significativo de especies.

Conforme este estudio, las macrófitas consideradas pueden constituir una importante fuente de repoblamiento, donde la riqueza zooplanctónica de los hábitats locales podría ser muy importante en la regulación de la riqueza a nivel regional, favorecida por el pulso de inundación y la conectividad hidrológica. Estos factores permitirían movilizar la vegetación acuática y el “banco de huevos” presente en raíces y tallos sumergidos al cauce principal, desplazándola por largas distancias, en dirección de la corriente.

Los resultados obtenidos en esta tesis brindan nuevos elementos que nos permiten conocer con mayor profundidad la dinámica de eclosión y dispersión de los estadios de resistencia del zooplancton, la cual resulta una interesante estrategia para evitar los períodos inestables y críticos de inundaciones o sequías propios de la llanura de inundación, asegurando la continuidad de la vida y de esta manera favoreciendo la recuperación de los ambientes luego de un disturbio, potenciando la resiliencia de los ecosistemas.

Perspectivas

- Desarrollar investigaciones que informen si las aves del gremio trófico “caminadoras” presentes en las lagunas de la llanura de inundación del río Paraná, son capaces de llevar en sus patas o plumas estadios de resistencia viables de zooplancton y por lo tanto disponibles para su dispersión.
- Desarrollar experiencias utilizando trampas de emergencias, con mayor extensión en el tiempo que permitan obtener datos estacionales, sobre la eclosión de las especies presentes en el banco de huevos de los sedimentos de fondo de las lagunas.
- También es necesario realizar ensayos que nos permitan comparar la eficiencia de las trampas de diseño propio, con las utilizadas por otros autores.
- Otra información interesante de conocer son las estrategias y mecanismos, utilizados por algunas especies del ensamble de zooplancton, para posicionar los estados de resistencia en las raíces y partes sumergidas de las macrófitas.

Bibliografía

- Aceñolaza, P.G.; Povedano, H.E.; Manzano, A.S.; Muñoz, J.D.; Areta, J.I.; Ronchi Virgolini, A.L. (2004) Biodiversidad del Parque Nacional Pre-Delta. INSUGEO, Miscelánea 12: 169 - 184.
- Alekseev, V.R. y Starobogatov, I. (1996) Types of diapause in the Crustacea: definitions, distribution, evolution. *Hydrobiologia* 320: 15 - 26.
- Alekseev, V.R. (2002) Copepoda. En: A Guide to Tropical Freshwater Zooplankton (Ed.: Fernando, C. H.) Backhugs Publishers, Leiden, p. 123 - 188.
- Alekseev, V.R.; Ravera, O. y De Statio, B.T. (2007) Introduction to diapause. En: Diapause in aquatic invertebrates. Theory and Human Use. *Monographiae Biologicae* (Eds.: Alekseev, V. R.; De Statio, B. y Gilbert J. J.) Springer, p. 84 - 257.
- Ali, M.A.; Mageed, A.A. y Heikal, M. (2007) Importance of aquatic macrophyte for invertebrate diversity in large subtropical reservoir. *Limnologica* 37: 155 - 169.
- Angelescu, V. y Gneri, F.S. (1949) Adaptaciones del aparato digestivo al régimen alimenticio de algunos peces del río Uruguay y Río de La Plata. Tipo omnívoro e iliófago en representantes de las familias "*Loricaridae*" y "*Anostomatidae*". *Rev. Mus. Argent. Cienc. Nat. Bernardino Rivadavia, Zool.* 1(6): 161-272.
- Arnott, S.E. y Yan, N.D. (2002) The influence of drought and re-acidification on zooplankton emergence from resting stages. *Ecol. Appl.* 12:138 - 153.
- Ban, S. y Minoda, T. (1992) Hatching of diapause eggs of *Eurytemora affinis* (Copepoda: Calanoida) collected from lake-bottom sediments. *J. Crust. Biol.* 12: 51- 56.
- Battauz, Y.S.; José de Paggi, S.B. y Paggi, J.C. (2014) Passive zooplankton community in dry littoral sediment: reservoir of diversity and potential source of dispersal in a subtropical floodplain lake of the Middle Paraná River (Santa Fe, Argentina). *Int. Rev. Hydrobiol.* 99: 277 - 286.
- Battistoni, P. (1995) Copepoda. En: Ecosistemas de aguas continentales. Metodologías para su estudio (Eds.: Lopretto, E. y Tell, G.) Ediciones Sur, La Plata, p. 953 - 971.
- Bayo, V. y Cordiviola de Yuan, E. (1996) Food assimilation of a neotropical riverine detritivorous fish, *Prochilodus lineatus*, studied by fatty acid composition (Pisces, Curimatidae). *Hydrobiologia* 330: 81 - 88.

- Beltzer, A.H.; Quiroga, M.A. y Bertoluzzi, A.L. (2004) Variación estacional de la comunidad de aves en un ambiente lenítico del valle de inundación del río Paraná. *Nat. Neotrop.* 35: 33 - 37.
- Beltzer, A.H. y Quiroga, M.A. (2007) Birds. En: *The Middle Paraná River: limnology of a subtropical wetland* (Eds.: Iriondo, M.; Paggi, J. C. y Parma, J.) Springer, Berlin, p. 363 - 377.
- Bilton, D.T.; Freeland J.R. y Okamura, B. (2001) Dispersal in freshwater invertebrates. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 32: 159 - 181.
- Binks, J.A.; Arnott, S.E. y Sprules, W.G. (2005) Local factors and colonist dispersal influence crustacean Zooplankton recovery from cultural acidification. *Ecol. Appl.* 15: 2025 - 2036.
- Blanco-Belmonte, L.; Neiff, J.J. y Poi de Neiff, A. (1998) Invertebrate fauna associated with floating macrophytes in the floodplain lakes of the Orinoco (Venezuela) and Paraná (Argentina). *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 26: 2030 - 2034.
- Bohonak, A.J. y Jenkins, D.G. (2003) Ecological and evolutionary significance of dispersal by freshwater invertebrates. *Ecol. Lett.* 6: 783 - 796.
- Bonetto, A.A. y Pignalberi, C. (1964) Nuevos aportes al conocimiento de las migraciones de los peces en los ríos mesopotámicos de la República Argentina. *Comunicaciones Instituto Nacional de Limnología* 1:1 - 14.
- Bonetto, A.A.; Cordiviola de Yuan, E.; Pignalberi, C. y Oliveros, O. (1969) Ciclos hidrológicos del Río Paraná y las poblaciones de peces contenidas en las cuencas temporarias de su valle de inundación. *Physis* 29: 213 - 223.
- Bonetto, A.A.; Canon Veron, M. y Roldan, D. (1981) Nuevos aportes al conocimiento de las migraciones de peces en el río Paraná. *Ecosur* 8: 29 - 40.
- Bonetto, A.A. y Castello, H.P. (1985) Pesca y piscicultura en aguas continentales de América Latina. OEA. Washington, USA, p.118.
- Bonetto, A.A. (1986) The Paraná River system. En: *The Ecology of River Systems* (Eds.: Davies, B. R. y Walker, K. F.). Rotterdam, The Netherlands, Dr. Junk Publications, p. 541 - 556.
- Bonetto, A.A.; Waiss, I. y Castello, H. (1989) The increasing damming of the Paraná basin and its effects on the lower reaches. *Regul. Rivers: Res. Manage.* 4: 333 - 346.

- Bowen, S.H. (1983) Detritivory in neotropical fish communities. *Environ. Biol. Fishes.* 9: 137 - 144.
- Bozkurt, A. y Guven, S.E. (2009) Zooplankton composition and distribution in vegetated and unvegetated area in three reservoirs in Hatay, Turkey. *J. Anim. Vet. Adv.* 8: 984 - 994.
- Brandão, L.P.M.; Pujoni, D.G.F. y Maia-Barbosa, P.M. (2014) Seasonal dynamics of *Daphnia laevis* Birge, 1878 ephippia in a tropical lake with a description of a new methodology for in situ evaluation. *Braz. J. Biol.* 74: 642 - 648.
- Bray, J.R. y Curtis, J.T. (1957) An ordination of upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecol. Monogr.* 27: 325 - 349.
- Brendonck, L. y De Meester, L. (2003) Egg banks in freshwater zooplankton: evolutionary and ecological archives in the sediment. *Hydrobiologia* 491: 65 - 84.
- Burkart, A. (1957) Ojeada sinóptica sobre la vegetación del Delta del Río Paraná. *Darwiniana* 11: 457 - 561.
- Cáceres, C.E. (1998) Interspecific variation in the abundance, production and emergence of *Daphnia* diapausing eggs. *Ecology* 79: 1699 - 1710.
- Cáceres, C.E. y Hairston, N. G. Jr. (1998) Benthic-pelagic coupling in planktonic crustaceans: the role of the benthos. *Ergeb. Limnol.* 52: 163 - 174.
- Cáceres, C.E. y Schwalbach, M.S. (2001) How well do laboratory experiments explain field patterns of zooplankton emergence?. *Freshwat. Biol.* 46: 1179 - 1189.
- Carlton, J.T. (1992) Dispersal of living organisms into aquatic ecosystems as mediated by aquaculture and fisheries activities. En: *Dispersal of living organisms into aquatic ecosystems* (Eds.: Rosenfield, A. y Mann, R.) Maryland Sea Grant, p. 13 - 45.
- Carvalho, G.R. y Wolf, H.G. (1989) Resting eggs of lake- *Daphnia* I. Distribution, abundance and hatching of eggs collected from various depths in lake sediments. *Freshwat. Biol.* 22: 459 - 470.
- Charalambidou, I.; Santamaría, L. y Langevoord, O. (2003) Effect of ingestion by five avian dispersers on the retention time, retrieval and germination of *Ruppia maritima* seeds. *Funct. Ecol.* 17: 747 - 753.
- Chittapun, S.; Pholpunthin, P. y Segers, H. (2005) Restoration of tropical peat swamp rotifer communities after perturbation: an experimental study of recovery of rotifers

- from the resting egg bank. *Hydrobiologia* 546: 281 - 289.
- Clarke, K.R. y Warwick, R.M. (1994) Changes in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. PRIMER-E, Plymouth.
- Conde-Porcuna, J.M.; Ramos-Rodríguez, E. y Morales-Baquero, R. (2004) El zooplancton como integrante de la estructura trófica de los ecosistemas lénticos. *Ecosistemas* 13: 23 - 29.
- Conde-Porcuna, J.M.; Ramos-Rodríguez, E. y Perez-Martinez, C. (2013) In situ production of empty ephippia and resting eggs by an obligate parthenogenetic *Daphnia* population. *J. Plankton Res.* 0: 1-13.
- Cook, C.D.K. (1988) Dispersion in aquatic and amphibious vascular plants. En: *Plant Life in Aquatic and Amphibious Habitats* (Ed.: Crawford, R. M. M.) Blackwell Scientific Publications, Oxford, p. 179 - 190.
- Corbet, P.S. (1980) Biology of Odonata. *Ann. Rev. Entomol.* 25: 189 - 217.
- Correa, S.B.; Winemiller, K.O.; Lopez-Fernandez, H. y Galett, M. (2007) Evolutionary perspectives on seed consumption and dispersal by fishes. *Bio. Science* 57: 748 - 756.
- Danilevsky, A.S. (1961) Photoperiodism and Seasonal Development of Insects. Leningrad State University Press, Leningrad, Russian, p. 243.
- De Stasio, B.T. (1989) The seed bank of a freshwater crustacean: copepodology for the plant ecologist. *Ecology* 70: 1377 - 1389.
- De Stasio, B.T. (1990) The role of dormancy and emergence patterns in the dynamics of a freshwater zooplankton community. *Limnol. Oceanogr.* 35: 1079 - 1090.
- Del Barco, D.; Demonte, D.; Sánchez, R.P. y Espinach Ros, A. (2007) Antecedentes. En: *Proyecto de Evaluación del Recurso Sábalo en el Paraná- Informe de los resultados de la primera etapa 2005-2006 y medidas de manejo recomendadas.* (Eds.: Espinach Ros, A. y Sanchez, R. P.) Serie Pesca y Acuicultura: Estudios e investigaciones aplicadas, Buenos Aires, p. 15 - 18.
- Doma, S. (1979) Ephippia of *Daphnia magna* Straus a technique for their mass production and quick revival. *Hydrobiologia* 67:183 - 188.
- Duggan, I.C.; Green, J.D. y Shiel, R.J. (2002) Rotifer resting egg densities in lakes of different trophic state, and their assessment using emergence and egg counts. *Arch. Hydrobiol.* 153: 409 - 420.

- Dussart, B.H. y Defaye, D. (2001) Introduction to the Copepoda. Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World 16. Backhuys Publishers, Leiden, p. 344.
- Edmondson, W.T. (1965) Reproductive rate of planktonic rotifers as related to food and temperature. *Ecol. Monogr.* 35: 61 - 111.
- Espinach Ros, A. y Fuentes, C.M. (2000) Recursos pesqueros y pesquerías de la cuenca del plata. En: Síntesis del estado de las pesquerías marítimas Argentinas y de la Cuenca del Plata (Eds.: Bezzi, S.; Akselman, R. y Boschi, E.). Instituto Nacional de investigación y Desarrollo Pesquero, Argentina, p. 353 - 388.
- Fernández, A.P.C.; Braghin, L.S.M.; Nedli, J.; Palazzo, F. et al. (2012) Passive zooplankton community in different environments of a neotropical floodplain. *Acta. Sci. Biol. Sci.* 34 (4): 413 - 418.
- Fernández, O.A.; Sutton, D.L.; Lallana, V.H.; Sabbatini, M.R. y Irigoyen, J. (1990) Aquatic weed problems and management in South and Central America. En: *Aquatic Weeds. The Ecology and Management of Nuisance Aquatic Vegetation* (Eds.: Pieterse, A. H. & Murphy, K. J.) Oxford Science Publications, New York, p. 406 - 425.
- Frau, D.; Devercelli, M.; José de Paggi, S.; Scarabotti, P.; Mayora, G.; Battauz, Y. y Senn, M. (2015) Can top-down and bottom-up forces explain phytoplankton structure in a subtropical and shallow groundwater-connected lake?. *J. Mar. Freshw. Res.* 66: 1106-1115.
- Frenzel, P. (1983) The attachment of the ephippium of *Acantholeberis curvirostris* (Cladocera: Macrothricidae). *Hydrobiologia* 107: 255 - 259.
- Frisch, D. (2002) Dormancy, dispersal and the survival of cyclopoid copepods (Cyclopoida, Copepoda) in a lowland floodplain. *Freshwat. Biol.* 47: 1269 - 1281.
- Fryer, G. (1972) Observations on the ephippia of certain macrothricid cladocerans. *Zool. J. Linn. Soc.* 51: 79 - 96.
- Fryer, G. (1996) Diapause, a potent force in the evolution of freshwater crustaceans. *Hydrobiologia* 320: 1 - 14.
- Gabellone, N.A.; Solari, L.C.; Casco, M.A. y Clapsa, M.C. (2013) Conservación del plancton y protección de las cuencas hídricas. El caso de la Cuenca Inferior del Río del Salado, Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Especial de Aguas. AUGM* 5: 100-119.

- Gagneten, A.M.; Ronchi, A.L.; Rojas Molina, F.; Sobrero, R. (2000) Aportes al conocimiento del ambiente acuático de la Reserva Ecológica de la Ciudad Universitaria "El Pozo" y de su diversidad Zooplanctónica. *Rev. FABICIB.* 4: 111 - 122.
- García-Roger, E.M.; Carmona, M. y Serra, M.J. (2005) Deterioration patterns in diapausing egg banks of *Brachionus* (Müller, 1786) rotifer species. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 314: 149 - 161.
- García-Roger, E.M.; Armengol, X.; Carmona, M.J. y Serra, M. (2008) Assessing rotifer diapausing egg bank diversity and abundance in brackish temporary environments: an ex situ sediment incubation approach. *Fundam. Appl. Limnol.* 173: 79 - 88.
- González, A.E. (2007) Influencia de *Utricularia foliosa* sobre la diversidad zooplanctónica en las dimensiones longitudinal y temporal de la Quebrada Yahuaraca (Amazonia colombiana). Trabajo de grado, Universidad Distrital Francisco José de Caldas, Bogotá, Colombia.
- Gopal, B. y Goel, U. (1993) Competition and allelopathy in aquatic plant communities. *Bot. Rev.* 59: 155 - 210.
- Gyllström, M. y Hansson, L.A. (2004) Dormancy in freshwater zooplankton: Induction, termination and the importance of benthic-pelagic coupling. *Aquat. Sci.* 66: 274 - 295.
- Hairston, N.G.Jr.; Van Brunt, R.A.; Kearns, C.M. y Engstrom, D.R. (1995) Age and survivorship of diapausing eggs in a sediment egg bank. *Ecology* 76: 1706 - 171.
- Hairston, N.G.Jr. y Cáceres, C.A. (1996) Distribution of crustacean diapause: micro and macroevolutionary pattern and process. *Hydrobiologia* 320: 27 - 44.
- Hairston, N.G.Jr.; Hansen, A.M. y Shaffner, W. R. (2000) The effects of diapause emergence on the seasonal dynamics of a zooplankton assemblage. *Freshwat. Biol.* 45: 133 - 145.
- Hairston, N.G.Jr. y Kearns, C.M. (2002) Temporal dispersal: ecological and evolutionary aspects of zooplankton egg banks and the role of sediment mixing. *Integr. Comp. Biol.* 42: 481 - 491.
- Hamilton, S.; Sippel, S.; Lewis, W.M. y Saunders, J.J. (1990) Zooplankton abundance and evidence for its reduction by macrophyte mats in two Orinoco floodplain lakes. *J. Plankton Res.* 12: 345 - 363.
- Hammer, Ø.; Harper, D.A.T. y Ryan, P.D. (2001) PAST: paleontological statistics software

- package for education and data analysis. *Palaeontologia Online*. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/past.pdf.
- Harrison, S.; Ross, S.J. y Lawton, J.H. (1992) Beta diversity on geographic gradients in Britain. *J. Anim. Ecol.* 61: 14 - 148.
- Havel, J.E. y Stelzleni-Schwent, J. (2000) Zooplankton community structure: The role of dispersal. *Int. Ver. Theor. Angew. Limnol.* 27: 3264 - 3268.
- Havel, J.E. y Shurin, J.B. (2004) Mechanisms, effects, and scales of dispersal in freshwater zooplankton. *Limnol. Oceanogr.* 49: 1229 - 1238.
- Herzing, A. (1985) Dormant eggs: a significant stage in the life cycle of crustaceans *Leptodora kindti* and *Bythotrephes longimanus*. *Verh. Internat. Verein Limnol.* 22: 3088 - 3098.
- Informe hidrométrico del Río Paraná (2012). Informes mensuales. Instituto Nacional del Agua. Online <http://www.ina.gov.ar>.
- Inger, D.; Deluque, J.; Reyes, S. y Sierra, T. Composición de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos asociados a las macrófitas de la Ciénaga del cerro San Antonio. VI Seminario Colombiano de Limnología, Montería, Colombia, 6 al 9 de Septiembre de 2004.
- Iriondo, M. y Paira, A. (2007) Physical Geography of the basin. En: *The Middle Paraná River, Limnology of a Subtropical River* (Eds.: M. Iriondo, M.; Paggi J. C. y Parma J.) Springer, Berlin, p. 7 - 32.
- Jarnagin, S.T.; Swan, B.K. y Kerfoot, W.C. (2000) Fish as vectors in the dispersal of *Bythotrephes cederstroemi*: diapausing eggs survive passage through the gut. *Freshwat. Biol.* 43: 579 - 589.
- Jarnagin, S.T.; Kerfoot, W.C. y Swan, B.K. (2004) Zooplankton life cycles: Direct documentation of pelagic births and deaths relative to diapausing egg production. *Limnol. Oceanogr.* 49: 1317 - 1332.
- Jenkins, D.G. (1995) Dispersal-limited zooplankton distribution and community composition in new ponds. *Hydrobiologia* 313/314: 15 - 20.
- Jenkins, D.G. y Underwood, M.O. (1998) Zooplankton may not disperse readily in wind, rain, or waterfowl. *Hydrobiologia* 387: 15 - 21.
- Jeppesen, E. (1998) The ecology of shallow lakes – trophic interactions in the pelagial. DSc

- dissertation. National Environmental Research Institute. Technical Report. p. 247.
- Jeppesen, E.; Søndergaard, M.A.; Søndergaard, M.O. y Christoffersen, K. (1998) The structuring role of submerged macrophytes in lakes. Springer-Verlag, New York, USA.
- Jeppesen, E.; Jensen, J.P.; Søndergaard, M.; Fenger-Grøn, M.; Bramm, M.E.; Sandby, K.; Møller, P.H. y Rasmussen, H.U. (2004) Impact of fish predation on cladoceran body weight distribution and zooplankton grazing in lakes during winter. *Freshwat. Biol.* 49: 432 - 447.
- José de Paggi, S. (2001) A new species of *Lepadella* (Rotifera: Monogononta: Colurellidae) from the Rio Pilcomayo National Park, Argentina. *Hydrobiología* 455: 223 - 228.
- José de Paggi, S. (2004) Diversidad de Rotíferos Monogononta del Litoral Fluvial Argentino. *INSUGEO* 12: 185 - 194.
- José de Paggi, S. y Paggi, J.C. (2007) Zooplankton. En: *The Middle Paraná River: limnology of a subtropical wetland* (Eds.: Iriondo, M; Paggi, J. C. y Parma, J.) Springer, Berlin, pp. 229 - 245.
- José de Paggi, S.B.; Sandra Muñoz, S.; Frau, D.; Paggi, J.C.; Scarabotti, P.; Devercelli, M. y Meerhoff, M. (2012) Horizontal distribution of rotifers in a subtropical shallow lake (Paraná floodplain, Argentina). *Fundam. Appl. Limnol.* 180: 321 - 333.
- Junk, W. (1970) Investigations on the ecology and production-biology of the 'floating meadows' (*Paspalo-Echinochloetum*) on the Middle Amazon. I. The floating vegetation and its ecology. *Amazoniana* 2: 449 - 495.
- Junk, W.J.; Bayley, P.B. y Sparks, R.E. (1989) The flood pulse concept in river floodplain systems. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* 106: 110 - 127.
- Kořínek, V. (2002) Cladocera. En: *A guide to tropical freshwater zooplankton* (Ed.: Fernando, C. H.) Backhuys Publishers, Leiden, p. 69 - 122.
- Korovchinsky, N.M. (1992) Sididae & Holopediidae (Crustacea: Daphniiformes). *Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World.* Academic Publishing, Amsterdam, p. 82.
- Koste, W. (1978) *Die Rädertiere Mitteleuropas.* Borntraeger, Berlin, p. 1 - 82.
- Koste, W. y Robertson, B.A. (1983) Taxonomic studies of the rotifera (phylum Aschelminthes) from a Central Amazonian varzea lake, Lago Camaleão (Ilha de

- Marchantaria, Rio Solimões, Amazonas, Brazil). *Amazoniana* 8: 225 - 254.
- Lallana, V.H. (1990). Dispersal units in aquatic environments of the middle Paraná River and its tributary, the Saladillo River. *Proceedings EWRS 8th Symposium on Aquatic Weeds*. pp. 151 - 159.
- Lampert, W. y Sommer, U. (1997) *Limnoecology: the ecology of lakes and streams*. Oxford University Press, Oxford, p. 382.
- Langley, J.M.; Shiel, R.J.; Nielsen, D.L. y Green, J.D. (2001) Hatching from the sediment egg-bank, or aerially dispersed? The use of mesocosms in assessing rotifer biodiversity. *Hydrobiologia* 446/447: 203 - 211.
- Leccia, M.F. (1972) Consideraciones sobre la sistemática de la familia Prochilodontidae (Osteichthyes, Cypriniformes), con una sinopsis de las especies de Venezuela. *Acta. Biol. Venez.* 8: 35 - 96.
- Leibold, M.A.; Holyoak, M.J.; Chase, M.; Hoopes, M.F.; Holt, R.D.J.; Shurin, B.; Law, R.; Tilman, D.; Loreau, M. y Gonzalez, A. (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecol. Lett.* 7: 601 - 613.
- Lewis, J.P.; Franceschi, E.A. y Prado, D.E. (1987) Effects of extraordinary floods on the dynamics of tall grasslands of the river Paraná valley. *Phytocoenologia*. 15: 235 - 251.
- Lindholm, M.; Hessen, D.O. y Ramberg, L. (2009) Diversity, dispersal and disturbance: cladoceran species composition in the Okavango Delta. *Afr. Zool.* 44: 24 - 35.
- Lodge, D.M. (1991) Herbivory on freshwater macrophytes. *Aquatic Botany* 41: 195 - 224.
- Lutz, R.V.; Marcus, N.H. y Chanton, J.P. (1992) Effects of low oxygen concentrations on the hatching and viability of eggs of marine calanoid copepods. *Mar. Biol.* 114: 241 - 247.
- Maguire, B.Jr. (1963) The passive dispersal of small aquatic organisms and their colonization of isolated bodies of water. *Ecol. Monograph*. 33: 161 - 185.
- Magurran, A. (1988) *Ecological Biodiversity and its Measurement*. Princeton University Press, Nueva York, p. 170.
- Maia-Barbosa, P.M.; Eskinazi-Santanna, E.M.; Valadares, C.F. y Pessoa, G.C.D. (2003) The resting eggs of zooplankton from a tropical, eutrophic reservoir (Pampulha Reservoir, south-east Brazil). *Lakes Reserv. Res. Manage.* 8: 269 - 275.
- Martínez, M. (1993) Las Aves y la Limnología. En: *Conferencias de Limnología*. Instituto

- de Limnología Dr. R. A. Ringuelet (Eds.: Boltovskoy, A. y López H.), La Plata, p. 127 - 142.
- Mellors, W.K. (1975) Selective predation of ehippial *Daphnia* and the resistance of ehippial eggs to digestion. *Ecology* 56: 974 - 980.
- Michels, E.; Cottenie, K.; Neys, I.; De Gelas, K.; Coppin, P y De Meester, I. (2001) Geographical and genetic distances among zooplankton populations in a set of interconnected ponds: A plea for using GIS modelling of the effective geographical distance. *Mol. Ecol.* 10: 1929 - 1938.
- Moritz, C. (1987) A note on the hatching and viability of *Ceriodaphnia ehippia* collected from lake sediment. *Hydrobiologia* 145: 309 - 314.
- Naess, T. y Nilssen, J.P. (1991) Diapausing fertilized adults: a new pattern of copepod life cycle. *Oecologia* 86: 368 - 371.
- Neff, J.J. (1986) Aspectos metodológicos y conceptuales para el conocimiento de las áreas anegables del Chaco Oriental. *Ambiente Subtropical* 1: 1 - 4.
- Neff, J.J. (1996) Large rivers of South America: toward the new approach. *Verh Internat.Verein. Limnol.* 26: 167 - 180.
- Neff, J.J. (1997) Aspectos conceptuales para la evaluación ambiental de tierras húmedas continentales de América del Sur. *Anais do VIII Seminario Regional de Ecología*, Vol. VIII, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, UFSCar, São Carlos, Brasil, p. 1-18.
- Neff, J.J.; Mendiondo, E.M. y Depetris, C.A. (2000) ENSO floods on River Ecosystems: Catastrophes or Myths?. En: *River flood Defence* (Eds.: Toenmsmann, F. y Koch, M. H-Verlag, Vol 1: F-141-F145.
- Nogrady, T.; Green, J.; Koste, W. y Peijler, B. (1993) Rotifera. *Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world.* SPB Academic publishing, The Hague, p. 142.
- Otsu, T. (1963) Bihormonal control of the sexual cycle in the freshwater crab *Potamon dehaani*. *Embriologia* 8: 1 - 20.
- Paggi, J.C.; Mendoza, R.O.; Debonis, C.J.; José De Paggi, S.B. (2001) A simple and inexpensive trap-tube sampler for zooplankton collection in shallow waters. *Hydrobiologia* 464: 45 - 49.
- Paggi, J.C. (2004). *Importancia de la fauna de "Cladóceros" (Crustacea, Branchiopoda)*

- del Litoral Fluvial Argentino. *INSUGEO Miscelanea* 12: 239 - 246.
- Palazzo, F.; Costa Bonecker, C. y Fernandez, A.P.C. (2008) Resting cladoceran eggs and their contribution to zooplankton diversity in a lagoon of the Upper Paraná River floodplain. *Lakes Reserv. Res. Manage.* 13: 207 - 214.
- Panarelli, E.A.; Casanova, S.M.C. y Henry, R. (2008) The role of resting eggs in the recovery of zooplankton community in a marginal lake of the Paranapanema River (São Paulo, Brazil), after a long drought period. *Acta Limnol. Bras.* 20: 73 - 88.
- Pancella, J.R. y Stross, R.G. (1963) Light induced hatching of *Daphnia* resting eggs. *Chesapeake Sci.* 4:135 - 140.
- Pautasso, A. (2002) Aves de la Reserva Urbana de la Ciudad Universitaria Universidad Nacional del Litoral El Pozo, Santa Fe, Argentina. *Comunicación Museo Provincial de Ciencias Naturales Florentino Ameghino* 8: 1 - 12.
- Peltzer, P.M. (1998) Inventario de Flora y Fauna de un Área Natural Protegida del valle Aluvial del Paraná, Islote Municipal. *Natura Neotropicalis* 29: 74 - 77.
- Poi de Neiff, A. (1977) Estructura de la fauna asociada a tres hidrófitos flotantes en ambientes leníticos del nordeste argentino. *Comunicaciones Científicas del CECOAL* 6: 1 - 16.
- Poi de Neiff, A.; Canon Verón, M.B. y Frutos, S.M. (1999) Relaciones tróficas entre peces, macroinvertebrados y zooplancton en una laguna eutrófica (Corrientes, Argentina). *Comunicaciones científicas y tecnológicas (UNNE)*, p. 6 - 11.
- Poi de Neiff, A. y Neiff, J.J. (2006) Riqueza de especies y similaridad de los invertebrados que viven en plantas flotantes de la planicie de inundación del Río Paraná. *Interciencia* 31: 220 - 225.
- Pollux, B.J.A. (2011) The experimental study of seed dispersal by fish (Ichthyochory). *Freshwat. Biol.* 56: 197 - 212.
- Proctor, V.W. (1964) Viability of crustacean eggs removed from ducks. *Ecology* 45: 656 - 658.
- Proctor, V.W. y Malone, C. (1965) Further evidence of the passive dispersal of small aquatic organisms via the intestinal tracts of birds. *Ecology* 46: 728 - 729.
- Quackenbush, L.S. (1986) Crustacean endocrinology: a review. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 2271 - 2282.

- Quiros, R. (1988) Resultados del Simposio Internacional sobre grandes ríos y su aplicabilidad a los grandes ríos de América latina. COPESCAL. Doc. Ocas, p. 70.
- Rennie, M.D. y Jackson, L.J. (2005) The influence of habitat complexity on littoral invertebrate distributions: Patterns differ in shallow prairie lakes with and without fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 62: 2088 - 2099.
- Ricci, C. (1987) Ecology of bdelloids: how to be successful. *Hydrobiologia* 147: 117 - 127.
- Ricci, C. (2001) Dormancy patterns in rotifers. *Hydrobiologia* 446/447: 1 - 11.
- Rossi, L.M. (1992) Evolución morfológica del aparato digestivo de postlarvas y juveniles de *Prochilodus lineatus* (Val., 1847) (Pisces, Curimatidae) y su relación con la dieta. *Rev. Hidrobiol. Trop.* 25: 159 - 167.
- Sabattini, R.A.; Lallana, V.H.; Marta, M.C. (1983) Inventario y biomasa de plantas acuáticas en un tramo del valle aluvial del Río Paraná medio. *Boletín de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral* 14: 179 - 191.
- Sabattini, R.F. y Lallana, V.H. (2007) Aquatic Macrophytes. En: *The Middle Paraná River: limnology of a subtropical wetland* (Eds.: Iriondo, M; Paggi, J. C. y Parma, J.) Springer, Berlin, pp. 205 - 226.
- Sakuma, M.; Hanazato, T. y Nakazato, R. (2002) Methods for quantitative sampling of epiphytic microinvertebrates in lake vegetation. *Limnology* 3: 115 - 119.
- Santangelo, J.M. (2009) Produção, Ecloração e Implicações Ecológicas e Evolutivas dos Estágios Dormentes do Zooplâncton. *Limnotemas* 7: 1 - 36.
- Santangelo, J.M.; Rabelo Araújo, L.; Esteves, F.A. y Manca, M. (2011) Method for hatching resting eggs from tropical zooplankton: effects of drying or exposing to low temperatures before incubation. *Acta Limnol. Bras.* 23: 42 - 47.
- Santangelo, J.M.; Lopes P.M.; Nascimento, M. O.; Fernandes, A.P.C.; Bartole, S.; Figueiredo-Barros, M.P.; Leal, J.J.f.; Esteves, F.A.; Farjalla, V.F.; Bonecker, C.C.; Bozelli, R.L. (2015) Community structure of resting egg banks and concordance patterns between dormant and active zooplankters in tropical lakes. *Hydrobiologia* 758: 183 - 195.
- Scheffer, M.; Hosper, S.H.; Meijer, M.L.; Moss, B. y Jeppesen, E. (1993) Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends Ecol. Evol.* 8: 275 - 279.
- Schröder, T. (2001) Colonising Strategies and Diapause of Planktonic Rotifers

- (Monogononta, Rotifera) during Aquatic and Terrestrial Phases in a Floodplain (Lower Oder Valley, Germany). *Int. Rev. Hydrobiol.* 86: 635 - 660.
- Segers, H. (1995) Rotifera, En: *Guides to the identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World* (Ed.: Dumont, H. J.) Backhuys Publishers, Leiden, p. 1 - 226.
- Segers, H. y De Smet, L. (2008). Diversity and endemism in Rotifera: a review, and *Keratella Bory de St Vincent*. *Biodivers. Conserv.* 17: 303 - 316.
- Segers, H. y Shiel, R.J. (2008) Diversity of cryptic Metazoa in Australian freshwaters: A new genus and two new species of sessile rotifer (Rotifera, Monogononta, Gnesiotrocha, Flosculariidae). *Zootaxa* 1750: 19 - 31.
- SER. (2004) Society for Ecological Restoration International Science & Policy Working Group. 2. <http://www.ser.org>.
- Shiel, R.J.; Walker, K.F. y Williams, W.D. (1982) Plankton of the lower River Murray South Australia. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.* 33: 301 - 327.
- Sørensen, T.A. (1948) Method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analyses of vegetation on Danish commons. *Biologiske Skrifter / Kongelige Danske Videnskabernes Selskab*.5: 1 - 34.
- Tablado, A. y Oldani, N. (1984) Consideraciones generales sobre las migraciones de peces en el río Paraná. *Boletín de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral* 4: 31 - 34.
- Tan, L. y Shiel, R.J. (1993) Responses of billabong rotifer communities to inundation. *Hydrobiologia* 255/256: 361 - 369.
- Tauber, M.J.; Tauber, C.A. y Masaki, S. (1986) *Seasonal Adaptations of Insects*, Oxford University Press, New York, p. 411.
- Thomaz, S.M. y Da Cunha, E.R. (2010) The role of macrophytes in habitat structuring in aquatic ecosystems: methods of measurement, causes and consequences on animal assemblages composition and biodiversity. *Acta Limnol. Bras.* 22: 218 - 236.
- Tockner, K.; Malard, F. y Ward, J.V. (2000) An extension of the flood pulse concept. *Hydrol. Process.* 14: 2861 - 2883.
- Torres, R. y Zoppi de Roa, E. (2010) Latencia en cladóceros y copépodos (Crustacea) de

- un humedal de la península de Paria, Venezuela. *Métodos en Ecología y Sistemática*. 5: 23 - 35.
- Vandekerkhove, J.; Niessen, B.; Declerck, S.; Jeppesen, E.; Conde-Porcuna, J.M.C.; Brendonck L. y De Meester, L. (2004) Hatching rate and hatching success with and without isolation of zooplankton resting stages. *Hydrobiologia* 526: 235 - 241.
- Vandekerkhove, J.; Declerck, S.; Jeppesen, E.; Conde-Pocurna, J.M. et al. (2005a) Dormant propagule banks integrate spatio-temporal heterogeneity in cladoceran communities. *Oecologia* 142: 109 - 116.
- Vandekerkhove, J.; Declerck, S.; Brendonck, L.; Conde-Porcuna, J.M. et al. (2005b) Uncovering hidden species: hatching diapausing eggs for the analysis of cladoceran species richness. *Limnol. Oceanogr. Methods*. 3: 399 - 407.
- Villabona-González, S.L.; Aguirre, N.J. y Estrada, A.L. (2011) Influencia de las macrófitas sobre la estructura poblacional de rotíferos y microcrustáceos en un plano de inundación tropical. *Rev. Biol. Trop.* 59: 853 - 87.
- Williamson, C.E. y Reid, J.W. (2001) Copepoda. En: *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates* (Eds.: Thorp, J. H. y Covich, A. P.) Academic Press, San Diego, p. 915 - 954.
- Wilson, D.S. (1992) Complex interactions in metacommunities, with implications for biodiversity and higher levels of selection. *Ecology* 73: 1984 - 2000.
- Whittaker, R.H. (1972) Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21: 213 - 251.
- Wood, T.R. y Banta, A.M. (1937) Hatchability of *Daphnia* and *Moina* sexual eggs without drying. *Int. Rev. der Gesamten Hydrobiol.* 35: 229 - 243.
- Zaffagnini, F. (1987) Reproduction in *Daphnia*. En: *Daphnia* (Eds.: Peters, R. H. y De Bernardi, R.) *Mem. Ist. Ital. Idrobiol*, p. 245 - 284.
- Zaslavsky, V.A. (1988) *Insect Development. Photoperiodic and Temperature Control*. Springer, Verlag, p. 187.