

**UNIVERSIDAD NACIONAL DEL LITORAL**

Facultad de Bioquímica y Ciencias Biológicas



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

**DINÁMICA DE ESPECIES QUÍMICAS DE  
IMPORTANCIA ECOLÓGICA EN EL SISTEMA  
DEL RÍO PARANÁ MEDIO: INFLUENCIA DE LAS  
FASES HIDROLÓGICAS Y RELACIONES CON EL  
FITOPLANCTON**

Gisela Mayora

Directora de Tesis: María dos Santos Afonso

Co-directora de Tesis: Melina Devercelli

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

-2015-

*A los que no dejan de hacerse preguntas.*

El mayor misterio del mundo es que resulta comprensible.

(Albert Einstein)

## ÍNDICE

<b>AGRADECIMIENTOS</b> .....	1
<b>ABREVIATURAS Y SÍMBOLOS</b> .....	3
<b>RESUMEN</b> .....	6
<b>SUMMARY</b> .....	9
<b>CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN GENERAL</b> .....	12
<i>La dimensión espacio-temporal en los grandes ríos con llanura aluvial</i> .....	12
<b>CAPÍTULO II. MÉTODOS GENERALES</b> .....	15
<i>Área de estudio</i> .....	15
<i>Sitios muestreados</i> .....	16
<i>Períodos de muestreo</i> .....	17
<i>Actividades de campo</i> .....	17
<i>Actividades de gabinete y laboratorio</i> .....	21
<b>CAPÍTULO III: HETEROGENEIDAD ESPACIO-TEMPORAL DE NUTRIENTES, MATERIA ORGÁNICA DISUELTA CROMOFÓRICA Y BIOMASA FITOPLANCTÓNICA EN EL GRADIENTE CAUCE PRINCIPAL-LLANURA ALUVIAL</b> .....	25
<b>Introducción</b> .....	25
<b>Hipótesis</b> .....	27
<b>Predicciones</b> .....	27
<b>Materiales y métodos</b> .....	27
<i>Análisis de los patrones espaciales durante una limnofase</i> .....	27
<i>Análisis espacio-temporal de las variables limnológicas en el gradiente río-llanura aluvial y del transporte de materiales en el cauce principal</i> .....	28
<i>Análisis de la heterogeneidad espacial durante diferentes fases hidrosedimentológicas</i> .....	29
<b>Resultados</b> .....	29
<i>Patrones espaciales durante una limnofase</i> .....	29
<i>Dinámica espacio-temporal y efectos del pulso hidrosedimentológico</i> .....	33
<i>Heterogeneidad ambiental durante diferentes fases hidrosedimentológicas</i> .....	49
<b>Discusión</b> .....	52

<i>Patrones espaciales en el gradiente cauce principal-llanura aluvial durante una limnofase.....</i>	52
<i>Dinámica espacio-temporal de variables limnológicas en el sistema cauce principal-llanura aluvial y transporte de materiales en el río Paraná.....</i>	54
Cauce principal y laguna Miní.....	55
Arroyo Miní.....	58
Laguna Aislada.....	60
<i>Influencia del régimen hidrosedimentológico sobre la variabilidad ambiental en el gradiente cauce principal-llanura aluvial.....</i>	63
<b>CAPÍTULO IV: IMPLICANCIAS DE LA TURBIDEZ Y EL COLOR DEL AGUA SOBRE LAS CONDICIONES ABIÓTICAS Y LA BIOMASA DEL FITOPLANCTON EN LOS AMBIENTES ACUÁTICOS.....</b>	68
<b>Introducción.....</b>	68
<b>Hipótesis.....</b>	70
<b>Predicciones.....</b>	70
<b>Materiales y métodos.....</b>	70
<i>Turbidez vs. color del agua.....</i>	70
<i>Especiación de nitrógeno y fósforo.....</i>	70
<i>Factores de control de la biomasa del fitoplancton.....</i>	71
<b>Resultados.....</b>	72
<i>Variabilidad espacio-temporal del cociente turbidez/color.....</i>	72
<i>Especiación de N y P: relaciones con la turbidez y el color del agua.....</i>	75
<i>Relaciones de la turbidez y el color con la clorofila-a en ambientes lénticos.....</i>	81
<b>Discusión.....</b>	83
<i>Importancia relativa de la turbidez y el color del agua en el gradiente espacial durante diferentes fases hidrosedimentológicas.....</i>	83
<i>Relaciones de la turbidez y el color del agua con la especiación de nutrientes.....</i>	85
Especiación del N.....	86
Especiación del P.....	90
<i>Factores reguladores de la biomasa fitoplanctónica.....</i>	93
<b>CAPÍTULO V. REGULADORES BIOGEOQUÍMICOS DE LA FOSFATASA ALCALINA EN EL GRADIENTE CAUCE PRINCIPAL-LLANURA ALUVIAL: IMPLICANCIAS EN LA DINÁMICA DEL FÓSFORO.....</b>	98
<b>Introducción.....</b>	98
<b>Hipótesis.....</b>	99

<b>Predicciones</b> .....	100
<b>Materiales y métodos</b> .....	100
<b>Resultados</b> .....	101
<b>Discusión</b> .....	104
<i>Factores biológicos relacionados con la fosfatasa alcalina e implicancias en la regeneración de <math>PO_4^{3-}</math></i> .....	105
<i>Factores químicos relacionados con la fosfatasa alcalina: importancia de la MODC en la mineralización del P orgánico</i> .....	107
<i>Factores reguladores de la APA normalizada por biomasa algal</i> .....	109
<b>CAPÍTULO VI. RELACIONES DE LA MATERIA ORGÁNICA DISUELTA CROMOFÓRICA Y NUTRIENTES CON LA ESTRUCTURA Y ESTADO FISIOLÓGICO DEL FITOPLANCTON</b> .....	112
<b>Introducción</b> .....	112
<b>Hipótesis</b> .....	113
<b>Predicciones</b> .....	113
<b>Materiales y métodos</b> .....	113
<b>Resultados</b> .....	115
<i>Estructura del fitoplancton en el gradiente cauce principal-llanura aluvial</i> .....	115
<i>Dinámica temporal de la estructura del fitoplancton en una laguna aluvial</i> .....	118
<i>Variables explicativas del estado fisiológico algal en lagunas aisladas</i> .....	122
<b>Discusión</b> .....	122
<i>Relaciones de la MODC con la estructura del fitoplancton en el gradiente cauce principal-llanura aluvial</i> .....	122
<i>Relaciones entre las variables químicas y la estructura del fitoplancton en una laguna aluvial</i> .....	125
<i>Factores reguladores del cociente Feo/Clo en lagunas aluviales aisladas</i> .....	128
<b>CONCLUSIONES GENERALES</b> .....	130
<b>BIBLIOGRAFÍA</b> .....	133

## AGRADECIMIENTOS

Resulta gratificante y reconfortante ver plasmados, en esta tesis, los resultados de varios años de trabajo (¡años que pasaron volando!). Es una gran satisfacción dejar mi granito de arena a la Limnología y, en particular, al conocimiento de nuestro río Paraná. Estas páginas contienen mucho esfuerzo personal. Pero hoy no estaría aquí si no hubiera recibido el apoyo de muchas personas e instituciones. Porque somos con los otros, quiero expresar mi sincero agradecimiento a quienes me han acompañado, de una u otra manera, durante estos años:

A la Facultad de Bioquímica y Ciencias Biológicas, a donde llegué hace ya más de 10 años para estudiar Lic. en Saneamiento Ambiental, y en donde realicé el Doctorado en Ciencias Biológicas que hoy culmina. Recuerdo cuando, estudiando mi carrera de grado allá por cuarto año, la Dra. Susana José de Paggi con su gran dedicación como docente me hizo comenzar a querer la Limnología. También agradezco a otras instituciones que contribuyeron a mi formación durante el desarrollo del doctorado: Universidad de Luján, Facultad de Ciencias Exactas (UBA) y Facultad de Agronomía (UBA).

A mis directoras de tesis, Dra. María dos Santos Afonso y Dra. Melina Devercelli; y a la Dra. Mercedes Marchese, directora de mi beca doctoral. Les agradezco el tiempo y dedicación que me brindaron, y por compartir conmigo conocimientos que me enriquecieron.

Especialmente le agradezco Melina, por darme ánimo en todo momento, por confiar en mí, por su paciencia y generosidad, por su empuje constante para apostar al crecimiento de nuestro grupo de trabajo, por defender siempre sus valores y convicciones humanas, y por tantas cosas más...

A mi familia que siempre me acompaña. Especialmente a mi compañero en la vida, Diego, por escucharme y apoyarme en todo momento, por valorar mi esfuerzo y alegrarse con mis triunfos, por alivianar las cargas para disfrutar más el camino y por acompañarme incondicionalmente.

Al CONICET, por las dos becas doctorales que durante estos años me permitieron vivir de lo que me gusta y disfruto, lo cual no tiene precio. ¡Qué alegría cuando un amigo me llamó para felicitar me, y de paso me avisó que me habían dado la beca Tipo II!

A mis amigos que alegran mi vida desde hace muchos años, por estar en este camino y compartir conmigo logros y tristezas.

A compañero de cuatro patas, Ramón, que fue una gran compañía durante largas horas de escritura.

A todos mis compañeros del INALI, por compartir el día a día y por el espíritu de trabajo transdisciplinario que enriquece las investigaciones. Especialmente, a mis compañeros del laboratorio de Plancton: Flor, Flopi, Susana, Tito, Yami, Meli, Rami, Diego y Diana; y a Bere por ayudarme con los análisis de vegetación y responder pacientemente a mis reiteradas consultas!

A los jurados de esta tesis, que con gran dedicación contribuyeron a mejorarla: Dr. Adonis Giorgi, Dr. Fernando Unrein y Dra. Claudia Queimaliños. Sus comentarios me permitieron incorporar nuevos conocimientos y corregir muchos errores que, luego de la “saturación” que me produjo leer tantas veces el manuscrito, me hubiese sido imposible detectar.

A las instituciones que financiaron los proyectos de investigación en los cuales participé como colaboradora: Secretaría de Ciencia y Técnica de Santa Fe (SECTEI) y Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica; y a la Secretaría de Políticas Universitarias, que me benefició mediante el Programa Inter-U. Los financiamientos otorgados por estas instituciones me permitieron solventar muchos gastos durante el desarrollo de mi tesis.

A la UNL, por haberme beneficiado con una cientibeca allá por 2009, lo cual me permitió comenzar a incursionar en el tema de investigación de esta tesis.

Y al Instituto Nacional de Limnología, que me abrió sus puertas y me brindó todo lo que necesité para llevar adelante este trabajo.

## ABREVIATURAS Y SÍMBOLOS

$\%C_{\text{aro}}$ : porcentaje de carbono aromático de la materia orgánica disuelta cromofórica

$A_{250}$ : coeficiente de absorción de la materia orgánica disuelta cromofórica a 250 nm

$A_{365}$ : coeficiente de absorción de la materia orgánica disuelta cromofórica a 365 nm

Al: aluminio

APA: actividad de la fosfatasa alcalina asociada a partículas

APA/Clo: actividad de la fosfatasa alcalina asociada a partículas normalizada por concentración de clorofila-*a*

Ca: calcio

$\text{CaCO}_3$ : carbonato de calcio

CCA: análisis de correspondencia canónica

Clo: clorofila-*a*

$\text{CO}_2$ : dióxido de carbono

Col: color

Col/Clo: cociente entre el color del agua y la concentración de clorofila-*a*

Cond: conductividad

COD: carbono orgánico disuelto

Cu: cobre

CV: coeficiente de variación

DCA: análisis de correspondencia destendenciado

DS: desvío estándar

$E_2/E_3$ : cociente entre los coeficientes de absorción de la materia orgánica disuelta cromofórica 250 y 365 nm

Fe: hierro

$\text{Fe}^{2+}$ : ión ferroso

$\text{Fe}^{3+}$ : ión férrico

Feo: feofitina-*a*.

Feo/Clo: cociente feofitina-*a*/clorofila-*a*

FTU: unidades de turbidez a la formacina

$\text{HCO}_3^-$ : bicarbonato

Lo1: cauce principal del río Paraná Medio

Lo2: río Colastiné

Lo3: arroyo Miní



La1: laguna Miní  
La2: laguna Irupé  
La2': litoral de la laguna Irupé  
La3: laguna aislada  
La4: laguna El Mirador  
La4': litoral de la laguna El Mirador  
La5: laguna Del Medio  
La6: laguna El Chajá  
La7: laguna El Chajacito  
La8: bañado El Escondido  
La9: laguna La Chicana  
La10: laguna La Curva  
La11: laguna Los Gansos  
La12: laguna La Chancha  
La13: laguna Los Sauces  
La14: laguna Las Garzas  
MODC: materia orgánica disuelta cromofórica  
MODC-Fe-PO<sub>4</sub><sup>3-</sup>: asociaciones entre materia orgánica disuelta cromofórica, hierro y fosfato  
N: nitrógeno  
N<sub>2</sub>: nitrógeno molecular  
NaOH: hidróxido de sodio  
ND: nitrógeno disuelto  
nd: no detectado  
NH: nivel hidrométrico del cauce principal  
N-NH<sub>4</sub><sup>+</sup>: nitrógeno de amonio  
NID: nitrógeno inorgánico disuelto  
N-NO<sub>3</sub><sup>-</sup>: nitrógeno de nitrato  
N-NO<sub>2</sub><sup>-</sup>: nitrógeno de nitrito  
N-NO<sub>3</sub><sup>-</sup>+NO<sub>2</sub><sup>-</sup>: nitrógeno de nitrato + nitrógeno de nitrito  
NOD: nitrógeno orgánico disuelto  
NP: nitrógeno particulado  
NT: nitrógeno total  
OD: oxígeno disuelto  
PCA: análisis de componentes principal

P: fósforo

PD: fósforo disuelto

P-Ca: fósforo unido a calcio

P-Fe: fósforo unido a hierro

Po: potamofase

$\text{PO}_4^{3-}$ : fosfato

POD: fósforo orgánico disuelto

PP: fósforo particulado

Prof: profundidad

PRS: fósforo reactivo soluble

PT: fósforo total

Pt-Co: platino-cobalto

RDA: análisis de redundancia

S2: pendiente espectral de la materia orgánica disuelta cromofórica entre 350 y 400 nm

Si: silicio

SiD: sílice disuelto

Sust ac: sustancias ácidas

Sust alk: sustancias alcalinas

Turb: turbidez

V: porcentaje de cobertura de vegetación acuática

VC: velocidad de la corriente

VIF: factor de inflación de la varianza (variance inflation factor)

Vs.: versus

$Z_i/Z_p$ : cociente entre la profundidad de la zona fótica y la profundidad de la columna de agua

## RESUMEN

Los grandes ríos con llanura aluvial constituyen sistemas complejos en los que los pulsos hidrológicos actúan regulando su funcionamiento mediante la conexión y aislamiento del cauce principal y su llanura aluvial. En el sistema del río Paraná Medio, al pulso hidrológico se suma el efecto del pulso sedimentológico, y ambos actúan influenciando la dinámica de los materiales disueltos y particulados así como de otras características limnológicas, lo cual repercute sobre su biota. El objetivo de esta tesis es evaluar la dinámica de nutrientes y materia orgánica disuelta cromofórica (MODC) en el sistema del río Paraná Medio, considerando el efecto de las fluctuaciones hidrosedimentológicas y las relaciones con el fitoplancton. Para ello se muestrearon ambientes con diferente conectividad hidrológica al cauce principal durante distintas fases del pulso según se detalla en los Capítulos I y II.

En el Capítulo III se evalúan las variaciones espacio-temporales de la MODC, nutrientes y clorofila-*a*. La concentración de sílice disuelto (SiD) y nitrógeno inorgánico disuelto (NID) disminuyeron desde el río hacia los ambientes más aislados de la planicie, mientras lo contrario ocurrió con la clorofila-*a*, nitrógeno orgánico disuelto (NOD), fósforo orgánico disuelto (POD), carbono orgánico disuelto (COD) y MODC. La resuspensión de sedimentos en una laguna se asoció a un incremento de la MODC de alto peso molecular, y el aislamiento hidrológico a un aumento de la MODC de bajo peso molecular. Dado que el pulso sedimentológico e hidrológico no se acoplaron temporalmente, se identificaron los efectos de cada uno sobre el aporte y remoción de materiales: 1) el primero aportó sales,  $\text{N-NH}_4^+$ , fósforo reactivo soluble (PRS) y sólidos suspendidos (incluyendo N y P particulados); e incrementó las pérdidas de  $\text{N-NO}_2^-$ ,  $\text{N-NO}_3^-$ , NOD y COD probablemente debido a su adsorción y remoción por microorganismos sobre las partículas suspendidas; 2) durante la inundación aumentó el aporte de SiD por la cuenca del Paraná Superior; mientras que la llanura removió NID y fue una fuente de PRS, COD, MODC y NOD; 3) la biomasa fitoplanctónica aumentó durante la limnofase exenta de la influencia del pulso sedimentológico. El pulso hidrosedimentológico ocasionó diferentes efectos sobre la heterogeneidad espacial. La inundación tuvo un efecto homogeneizador (excepto sobre el  $\text{N-NO}_3^-$ ). El pulso de sedimentos disminuyó la heterogeneidad de la conductividad y alcalinidad e incrementó la del clima lumínico y la clorofila-*a*. Por lo tanto, el efecto del régimen hidrosedimentológico sobre la heterogeneidad ambiental puede variar según el pulso hidrológico se acople o no con el de sedimentos.

En el Capítulo IV se evalúa la importancia relativa de la turbidez y el color del agua durante diferentes fases hidrosedimentológicas, así como las implicancias de estas variables en la especiación

de nutrientes y la biomasa del fitoplancton, en ambientes del sistema fluvial del Paraná Medio. El cociente turbidez/color fue menor durante la potamofase y limnofase temprana en ambientes con baja conectividad hidrológica; mientras que los mayores valores se observaron durante el pulso de sedimentos en ambientes conectados al sistema fluvial. La turbidez se asoció positivamente a las proporciones de P y N particulados y de  $\text{N-NH}_4^+$  respecto a las concentraciones totales de P y N; y negativamente a las proporciones de otros nutrientes disueltos. El color del agua se asoció positivamente a las proporciones de PRS, POD y NOD, y negativamente a la de NID. Si bien la transparencia afecta la biomasa algal en ambientes conectados al sistema lótico, esto no ocurrió en ambientes aislados. En estos últimos, la resuspensión de sedimentos conteniendo células algales incrementaría la biomasa del fitoplancton, la cual se asoció negativamente a la aromaticidad y acidez de la MODC (que aumentan su capacidad para secuestrar nutrientes y enzimas).

En el Capítulo V se analizan los factores reguladores de la actividad de la fosfatasa alcalina asociada a partículas algales (APA) y sus implicancias en el ciclo del P. La APA contribuyó a la mineralización del P orgánico principalmente en los ambientes más aislados de la planicie. En estos ambientes, la MODC con mayor acidez podría aumentar la mineralización de los compuestos orgánicos fosforados al estimular la síntesis de la enzima por disminución de la biodisponibilidad de  $\text{PO}_4^{3-}$ . Otros factores, tales como el aumento de la temperatura y de la biodisponibilidad de N, también podrían favorecer la síntesis enzimática.

Finalmente, en el Capítulo VI se evalúan las relaciones de la MODC y nutrientes con la estructura y estado fisiológico del fitoplancton (analizado mediante el cociente feofitina-*a*/clorofila-*a*: Feo/Clo). La estructura del fitoplancton en el gradiente cauce principal-llanura aluvial se asoció a la MODC, sobre todo a la de mayor peso molecular que se relacionó positivamente con la densidad de fitoflagelados. Asimismo, el ingreso de MODC a una laguna aluvial se asoció a un aumento de fitoflagelados mixotróficos (capaces de combinar fototrofia con fagotrofia) y a un descenso de grupos fototróficos, especialmente algas silíceas cuyo desarrollo se relacionó a un descenso de la concentración de SiD. El peso molecular de la MODC se relacionó positivamente con el cociente Feo/Clo en lagunas aisladas (análisis espacial), pero ninguna variable asociada a la MODC se relacionó significativamente con la dinámica del cociente Feo/Clo en una laguna aluvial. En este último caso, el principal factor regulador fue el régimen hidrológico: la senescencia algal fue mayor durante aguas bajas, y la inundación tuvo un efecto rejuvenecedor sobre el fitoplancton.

Puede concluirse que la planicie aluvial y el pulso de sedimentos no sólo actúan en la remoción y aporte de materiales, como ha sido señalado en otros trabajos. También favorecen su transformación, afectando la especiación química de los materiales que son transportados aguas abajo. Esto probablemente responda al aumento del tiempo de residencia del agua en la llanura aluvial

y, durante el pulso de sedimentos, a la elevada disponibilidad de superficies donde las reacciones químicas pueden ocurrir. Las concentraciones de las especies químicas afectan la base de las redes tróficas acuáticas. En este sentido, la MODC podría ser importante para el desarrollo del fitoplancton, relacionándose con su biomasa, fisiología y estructura. Finalmente, las alteraciones de la conectividad cauce principal-llanura aluvial y del pulso de sedimentos pueden afectar el funcionamiento ecológico del Paraná Medio y de ambientes ubicados aguas abajo que reciben los materiales exportados.

Palabras clave: régimen hidrosedimentológico; gradiente cauce principal-llanura aluvial; materia orgánica disuelta cromofórica; nutrientes; fitoplancton.

## SUMMARY

Large floodplain-rivers are complex systems. Their functioning is regulated by hydrological fluctuations that isolate and connect the main channel with the adjacent plain. In the Middle Paraná River system, both hydrological and sedimentological pulses influence the dynamic of dissolved and particulate materials, as well as other limnological characteristics, impacting on their biota. The aim of this thesis is to assay the dynamics of nutrients and chromophoric dissolved organic matter (CDOM) in the Middle Paraná River system, considering the relations with phytoplankton and the effect of hydrosedimentological fluctuations. Environments with different hydrological connectivity to the main channel were sampled during different pulse's phases, as detailed in Chapters I and II.

In Chapter III, spatiotemporal variations of CDOM, nutrients and chlorophyll-*a* were assessed. Concentrations of dissolved silica (DSi) and dissolved inorganic nitrogen (DIN) decreased from the river to most isolated floodplain environments, whereas the other way round occurred with chlorophyll-*a*, dissolved organic nitrogen (DON), dissolved organic phosphorus (DOP), dissolved organic carbon (DOC) and CDOM. Lake sediment resuspension was associated to an increment in high molecular weight CDOM, and hydrological isolation to an increment in low molecular weight CDOM. Since sediment pulse and inundation were not coupled, effects of each one on material inputs and removals were identified: 1) the first one supplied salts,  $\text{N-NH}_4^+$ , soluble reactive phosphorus (SRP), and suspended solids (including N and P); and incremented the removal of  $\text{N-NO}_2^-$ ,  $\text{N-NO}_3^-$ , DON and DOC, probably due to their adsorption and removal by microorganisms on suspended particles; 2) during high water phase the input of DSi from the Upper Paraná River catchment increased, whereas the floodplain removed DIN and was a source of SRP, DOC and DON; 3) the phytoplanktonic biomass increased during the low water phase without the influence of the sedimentological pulse. Effects of the hydrosedimentological pulse influenced the spatial heterogeneity. The flood had a homogenizer effect (except on  $\text{N-NO}_3^-$ ). The sediment pulse decreased conductivity and alkalinity heterogeneity, but increased light environment and chlorophyll-*a* heterogeneity. So, effect of the hydrosedimentological regime on environmental heterogeneity can vary according to whether hydrological pulse is coupled or not with the sediment pulse.

In Chapter IV, it was aimed to assess the relative importance of turbidity and water color during different hydrosedimentological phases, as well as the implications of these variables in nutrient speciation and phytoplankton biomass, in environments of the Middle Parana River system. The lowest ratios turbidity/color were observed during flood and early low water phase in environments with low hydrological connectivity; whereas the highest values were observed during the sediment pulse in

environments connected with the fluvial system. Turbidity was positively associated with proportions of  $\text{N-NH}_4^+$  and particulated N and P respect to total N and P concentrations; and negatively associated to the proportions of other dissolved nutrients. Water color was positively associated to the proportions of SRP, DOP, and DON; and negatively associated with DIN proportion. Although transparency affects algal biomass in environments connected to the lotic system, this did not occur in isolated environments. In these last, sediment resuspension containing algal cells, as well as aromaticity and acidity of CDOM (which increase its capacity to sequester nutrients and enzymes), were associated to phytoplankton biomass.

In Chapter V, regulator factors of alkaline phosphatase activity associated to particles (APA), and its implications in P cycle, were assessed. APA contributed to organic P mineralization mainly in most isolated floodplain environments. In these environments, CDOM with higher acidity would increase mineralization of organic phosphorus compounds stimulating the enzymatic synthesis by decreasing of  $\text{PO}_4^{3-}$  bioavailability. Others factors, such as the increase in temperature and N bioavailability, also could favor enzymatic synthesis.

Finally, in Chapter VI it was aimed to assess the relations of CDOM and other abiotic variables with structure and physiological state of phytoplankton (analyzed through the pheophytin-*a*/chlorophyll-*a* ratio: Pheo/Chl). In the main channel-floodplain gradient, phytoplankton structure was related to CDOM, mainly high molecular weight CDOM that was positively associated to phytoflagellates. In addition, CDOM inputs into a floodplain lake were associated to increases in mixotrophic phytoflagellates (capable of combine phototrophy and phagotrophy), as well as to decreases in phototrophic groups, mainly siliceous algae whose development decreased DSi concentration. CDOM molecular weight was positively associated to Pheo/Chl in isolated lakes (spatial analysis), but any variable associated to CDOM was significantly associated with Pheo/Chl dynamic in a floodplain lake. In the last case, the main regulator factor was the hydrological regime: algal senescence was higher during low water, and flood had a rejuvenating effect on phytoplankton.

It can be concluded that floodplain not only works as a sink but also contributes to the transformation of nutrients and their subsequent exportation during high waters, which is more important by its effects on downstream transport of materials. On the other hand, the sediment pulse not only provided large quantities of materials to the Middle Paraná, as it has been pointed in others works; in addition, it intensified chemical transformation probably due to the increase of available surfaces where they can occur. The concentrations of chemical species affect the base of aquatic trophic network. So, changes in main channel-floodplain connectivity and sediment pulse can affect the ecological functioning of the Middle Paraná and environments located downstream that receive the exported materials.

Key words: hydrosedimentological regime; main channel-floodplain gradient; chromophoric dissolved organic matter, nutrients, phytoplankton.



## CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN GENERAL

### *La dimensión espacio-temporal en los grandes ríos con llanura aluvial*

En los grandes ríos de llanura aluvial las fluctuaciones del nivel hidrométrico ocasionan situaciones de aislamiento y conexión entre el cauce principal y los ambientes de la llanura adyacente, permitiendo el intercambio lateral de agua y materiales suspendidos y disueltos, como así también de organismos. Este comportamiento fue explicado mediante el concepto de “pulso de inundación” de Junk y col. (1989), y retomado posteriormente por Neiff (1990), quien remarcó que tanto los períodos de aguas altas (potamofase) como de aguas bajas (limnofase) son fases de un mismo pulso, al que denominó “pulso de energía y materia”. Según estos autores, la dinámica pulsátil constituye la fuerza reguladora del funcionamiento del río y su llanura, capaz de integrarlos en un hidrosistema único de difícil delimitación.

Los intercambios laterales entre el cauce principal y la llanura aluvial regulan la carga de nutrientes, sólidos suspendidos y materia orgánica disuelta (MOD) que transporta el río aguas abajo (Maine y col., 2004; Van der Lee y col., 2004; Mladenov y col., 2005). Esto se debe a que la llanura aluvial constituye una fuente de MOD para el sistema y una “trampa” de nutrientes y material particulado aportados por el río (Tockner y col., 1999). Los factores químicos mencionados y la turbidez causada por los sólidos en suspensión son capaces de afectar el desarrollo del fitoplancton y, por lo tanto, a los niveles tróficos superiores (Lewis y col., 2000). Las diferencias espaciales en el grado de conectividad hidrológica conducen a una influencia desigual del río sobre diferentes cuerpos de agua de la llanura aluvial, afectando en un modo variable a las condiciones abióticas y a las comunidades de organismos (Unrein, 2002; Ward y col., 2002).

En el cauce principal, las variables físicas (caudal, tiempo de residencia y transparencia del agua) son los factores principales que determinan la dinámica del fitoplancton, mientras que en los ambientes de la llanura aluvial las variables químicas adquieren mayor importancia (Zalocar de Domitrovic y col., 2007; Devercelli y col., 2014). Si bien los ambientes de agua dulce poseen gran cantidad de compuestos químicos en forma particulada y disuelta, sólo se le ha atribuido importancia ecológica a un número relativamente reducido de ellos (Mulholland y Webster, 2010). La productividad primaria suele ser limitada por la biodisponibilidad de nutrientes inorgánicos, principalmente nitrógeno (N), fósforo (P) y silicio (Si) (Turner y col., 2003). No obstante, los ambientes con bajas concentraciones de nutrientes inorgánicos pueden ser altamente productivos. Muchas lagunas dependen energéticamente del ingreso de materia orgánica desde ambientes terrestres de la cuenca (Steinberg, 2003). La MOD cromofórica (MODC) es un componente importante del pool de materia orgánica, debido a que representa una fracción significativa de la misma y posee múltiples efectos

sobre el ambiente acuático. Tales efectos influyen en el balance entre autotrofia y heterotrofia de las comunidades planctónicas, e incluyen disminución de la radiación fotosintéticamente activa en la columna de agua (Costa y col., 2013), y cambios en la biodisponibilidad de carbono (Granéli y col., 1999; Teixeira y col., 2011a) y en la especiación de nutrientes (Shaw, 1994). Esto no sólo afecta el desarrollo de las comunidades planctónicas, sino también los servicios ambientales de las llanuras de inundación como la regulación de la carga de nutrientes del sistema fluvial.

Una parte del fitoplancton aprovecha los nutrientes orgánicos, ya sea mediante mixotrofia o síntesis de fosfatasas (Reynolds, 2006). El aprovechamiento de nutrientes orgánicos por parte del fitoplancton es particularmente importante en ambientes ricos en MODC, ya que ésta es capaz de disminuir la biodisponibilidad de nutrientes inorgánicos secuestrando  $\text{PO}_4^{3-}$  (Shaw y col., 2000) e incrementando las pérdidas de N inorgánico disuelto (NID) por desnitrificación (Kemp y Dodds, 2001; Burgin y Hamilton, 2007). En este sentido, la capacidad de algunas algas mixotróficas de satisfacer parte de sus requerimientos nutricionales mediante la ingestión de partículas (generalmente bacterias, abundantes en ambientes coloreados) se denomina fagotrofia. Las bacterias suelen ser más eficientes que el fitoplancton para absorber  $\text{PO}_4^{3-}$ , constituyendo una fuente importante de P para las algas fagotróficas en ambientes ricos en MODC (Pålsson y Granéli, 2004). Por otra parte, las fosfatasas hidrolizan diversos compuestos orgánicos fosforados y liberan  $\text{PO}_4^{3-}$ . Muchas especies algales incrementan la síntesis de esta enzima en respuesta a la deficiencia externa de  $\text{PO}_4^{3-}$  (Rose y Axler, 1998; Ranhofer y col., 2009).

El río Paraná recorre 4.400 Km desde su cabecera en Brasil. A lo largo de su recorrido se distinguen cuatro secciones con diferentes características morfológicas, hidrológicas y biológicas: Alto Paraná, Paraná Superior, Paraná Medio y Paraná Inferior (Bonetto y Wais, 1990). El tramo medio posee una extensa llanura aluvial en su margen derecha, cuyo ancho varía entre 10 y 60 Km, compuesta por una gran cantidad de cuerpos de agua con diferente grado de conectividad hidrológica al cauce principal. Drago (1990), Carignan y Neiff (1992), Villar y col. (1998) y Maine y col. (2004) mostraron la importancia de las interacciones río-llanura aluvial sobre la dinámica de las variables abióticas en el tramo medio del río Paraná. Estos estudios se centraron en las formas inorgánicas disueltas y en concentraciones totales de N y P, permaneciendo sin estudiar el resto de las formas químicas en que éstos elementos se pueden encontrar. Asimismo se ha puesto escasa atención en la dinámica del Si, que al igual que el N y P afecta el desarrollo de ciertos grupos del fitoplancton, especialmente de diatomeas, algunas crisofitas y especies silíceas de otros grupos taxonómicos que utilizan este elemento para formar sus estructuras (Moon y Carrick, 2007; Lü y col., 2010).

A la escasez de estudios sobre la dinámica de especies químicas en el tramo medio del río Paraná (Depetris, 1976; Drago y Vassallo, 1980; Maine y col., 2004) y la gran complejidad de este

macrosistema, se suma la incidencia de impactos producidos por el crecimiento demográfico y por el aumento de la superficie cultivada en su cuenca, hechos que pueden ocasionar un aumento en la carga de nutrientes y compuestos tóxicos. Asimismo se ha reportado un aumento en la frecuencia y magnitud de las inundaciones en las últimas décadas debido al fenómeno climático El Niño-Oscilación Sur, lo cual puede afectar las condiciones físicas, químicas y biológicas de los cuerpos de agua (Neiff y col., 2000). Los aspectos expuestos motivaron la realización de este trabajo de investigación sobre la dinámica de especies químicas de relevancia para los procesos ecológicos y biogeoquímicos del sistema río-llanura aluvial. **El objetivo de la Tesis es evaluar la dinámica de nutrientes y MODC en el sistema del Paraná Medio considerando las relaciones con el fitoplancton y el efecto de las fluctuaciones hidrosedimentológicas.** Dicho objetivo se enmarca en uno más amplio que consiste en comprender los procesos químicos que sostienen a la biota de este gran sistema fluvial.

Para responder a este objetivo, se plantearon los siguientes objetivos específicos que se abordan en los distintos capítulos de esta Tesis:

- Capítulo III: Evaluar las variaciones de nitrógeno, fósforo, sílice, MODC y clorofila-*a*, en relación a las fluctuaciones hidrosedimentológicas, en una sección transversal de la llanura aluvial del río Paraná Medio.
- Capítulo IV: Evaluar la importancia relativa de la turbidez y el color del agua durante diferentes fases hidrosedimentológicas, así como las implicancias de estas variables sobre la especiación de nutrientes y la biomasa del fitoplancton, en ambientes del sistema fluvial del Paraná Medio.
- Capítulo V: Analizar los factores reguladores de la actividad de la fosfatasa alcalina asociada al fitoplancton y sus implicancias en el ciclo del P en una sección transversal río-llanura aluvial del sistema Paraná Medio.
- Capítulo VI: Evaluar las relaciones de la MODC y nutrientes con la estructura y el estado fisiológico del fitoplancton en ambientes acuáticos del sistema fluvial del Paraná Medio.

## CAPÍTULO II. MÉTODOS GENERALES

### *Área de estudio*

La cuenca del río Paraná constituye la segunda más importante de Sudamérica luego de la del río Amazonas. El área de estudio fue localizada en el tramo medio del río Paraná (Argentina), cerca de la ciudad de Santa Fe (31°38'S; 60°42'O). Este tramo comienza en la confluencia con el río Paraguay (27°29'S; 58°50'O), aproximadamente 1.000 Km aguas arriba de la desembocadura del río en un gran estuario llamado Río de la Plata, y se extiende hasta la ciudad de Diamante (32°4'S; 60°39'O).

El régimen hidrológico de este sistema fluvial posee cierta irregularidad temporal: las inundaciones pueden ocurrir entre 1 y 3 veces al año, mientras que su duración puede variar entre 2 semanas y 3 meses (Carignan y Neiff, 1992). El cauce principal tiene un ancho que varía entre 0,4 y 8 Km. En los tramos más anchos el río se divide en dos o más "brazos" separados por islas, mientras que en los tramos más angostos el río fluye en un sólo canal. La profundidad máxima se encuentra en las secciones más angostas, pudiendo alcanzar hasta 45 m. La pendiente varía entre 3 y 5 cm Km<sup>-1</sup> y el caudal promedio es de 16.000 m<sup>3</sup> s<sup>-1</sup>. Este sistema fluvial se caracteriza por una elevada concentración de sólidos suspendidos (20-310 mg L<sup>-1</sup>, Bonetto y col., 1994), lo que le confiere una escasa transparencia (Secchi=8-55 cm; Drago, 1984; O'Farrell y col., 1996; Villar y col., 1998). Aproximadamente el 90% de los sólidos suspendidos transportados anualmente provienen del río Bermejo y son aportados al Paraná a través del río Paraguay (Amsler y Drago, 2009). El río Bermejo drena la ladera este de los Andes, donde las elevadas pendientes del terreno determinan una alta tasa de erosión. Su pico de inundación suele ocurrir entre febrero y abril y ocasiona un importante incremento en la cantidad de sedimentos transportados.

La llanura aluvial del río Paraná alcanza su mayor desarrollo en la margen derecha del tramo medio, con un ancho máximo de 60 Km (13.000 Km<sup>2</sup>). Esta llanura posee una gran diversidad de ambientes acuáticos lóticos y lénticos, tanto temporales como permanentes, con diferente tipo de conectividad hidrológica al cauce principal. Los ambientes lóticos consisten en canales secundarios que constituyen el sistema de drenaje de la llanura aluvial. Varían en tamaño, con cauces menores que pueden presentar caudales mínimos de 30 m<sup>3</sup> s<sup>-1</sup>, y cauces mayores que pueden alcanzar caudales de hasta 2.000 m<sup>3</sup> s<sup>-1</sup>. Las lagunas son someras, con una profundidad máxima en promedio de 1,46 m, y la mayoría posee un área comprendida entre 0,01 y 0,40 Km<sup>2</sup> (Paira y Drago, 2007). Estos cuerpos de agua pueden tener la superficie libre o cubierta total o parcialmente por vegetación. La mayoría de las lagunas fueron originadas a partir de canales activos abandonados o aislados, mientras un número pequeño se originó a partir del ingreso de agua a zonas deprimidas de la llanura durante las crecientes. Asimismo, es posible distinguir distintas unidades geomorfológicas con

diferentes patrones de drenaje dentro del tramo medio. Existen dos tipos principales de unidades geomorfológicas: aquellas directamente vinculadas al cauce principal y aquellas formadas o influenciadas por tributarios (Iriondo, 2007). Algunas de estas unidades son meándricas mientras otras presentan un patrón anastomosado (Paira y Drago, 2007).

### *Sitios muestreados*

Los sitios de muestreo fueron seleccionados para reflejar diferentes grados de conectividad hidrológica desde el cauce principal hacia la llanura aluvial, incluyendo ambientes lóticos y lénticos (Figura II-1). La conectividad de cada sitio de muestreo se evaluó teniendo en cuenta tanto su posición topográfica como su tipo de conectividad hidrológica (directa o indirecta a través de otros ambientes acuáticos) con el sistema fluvial.

Los ambientes lóticos incluyeron:

- Cauce principal del río Paraná Medio (Lo1): muestreado en un punto localizado aguas abajo del Perfil Toma de Aguas Corrientes (31° 42'-31° 40' S y 60° 29'-60° 45' O) considerado como punto de control primario dado que por él pasa el 85% del caudal total del río (Drago, 1984).
- Río Colastiné (Lo2): "brazo" del cauce principal directamente conectado al mismo, cuya longitud es de 39 Km (Iriondo, 2007).
- Arroyo Miní (Lo3): pequeño cauce secundario conectado a Lo1 y a varios cuerpos de agua de la llanura aluvial.

Las lagunas muestreadas, en un orden decreciente de conectividad hidrológica al cauce principal, fueron:

- Laguna Miní (La1): directamente conectada a Lo3 y a Lo1 a través de un canal de 0,65 Km de longitud, cuya vegetación acuática generalmente está restringida a las márgenes.
- Laguna Irupé (La2): indirectamente conectada al sistema fluvial a través de Lo3 y aislada durante períodos de sequía extrema, caracterizada por parches de *Ludwigia peploides* (Kunth) Raven, *Eichhornia crassipes* (Martius) Solms, *E. azurea* (Swartz) Kunth, *Nymphoides indica* (Linnaeus) Kuntze, y *Myriophyllum aquaticum* (Velloso) Verdcourt.
- Laguna Aislada (La3): indirectamente conectada al sistema fluvial a través de Lo3 durante las inundaciones y aislada la mayor parte del año. Este cuerpo de agua es caracterizado por un gran desarrollo de vegetación acuática, siendo generalmente *Ludwigia peploides* la especie dominante, acompañada frecuentemente de *Azolla* sp., *Salvinia* sp., *Eichhornia crassipes*, *E. azurea*, *Myriophyllum aquaticum*, *Pistia stratiotes* Linnaeus, *Nymphoides* sp. y

*Sagittaria* sp., con presencia ocasional de *Limnobium* sp., *Cabomba* sp., *Polygonum* sp., *Panicum elephantipes* Nees ex Trin., *Lemna* sp. y *Pontederia* sp.

- Laguna El Mirador (La4): localizada en la reserva de la Ciudad Universitaria. Este cuerpo de agua se encuentra aislado del sistema fluvial, siendo principalmente alimentado por agua subterránea. La vegetación marginal se caracteriza por parches de *Salvinia* sp., *Pistia stratiotes* y *Lemna* sp., así como por diferentes especies palustres.
- Lagunas y bañados aislados con diferente posición topográfica: 4 vinculados al cauce principal (numerados La5-La8) y 6 vinculados al río Coronda (numerados La9-La14).

Los puntos de muestreo se localizaron en el centro de los ambiente lóticos, en una zona pelágica (en lo posible libre de macrófitas) de las lagunas, y en una zona litoral de La2 y La4 (La2' y La4') con el fin de considerar posibles diferencias espaciales dentro de estos cuerpos de agua.

#### *Períodos de muestreo*

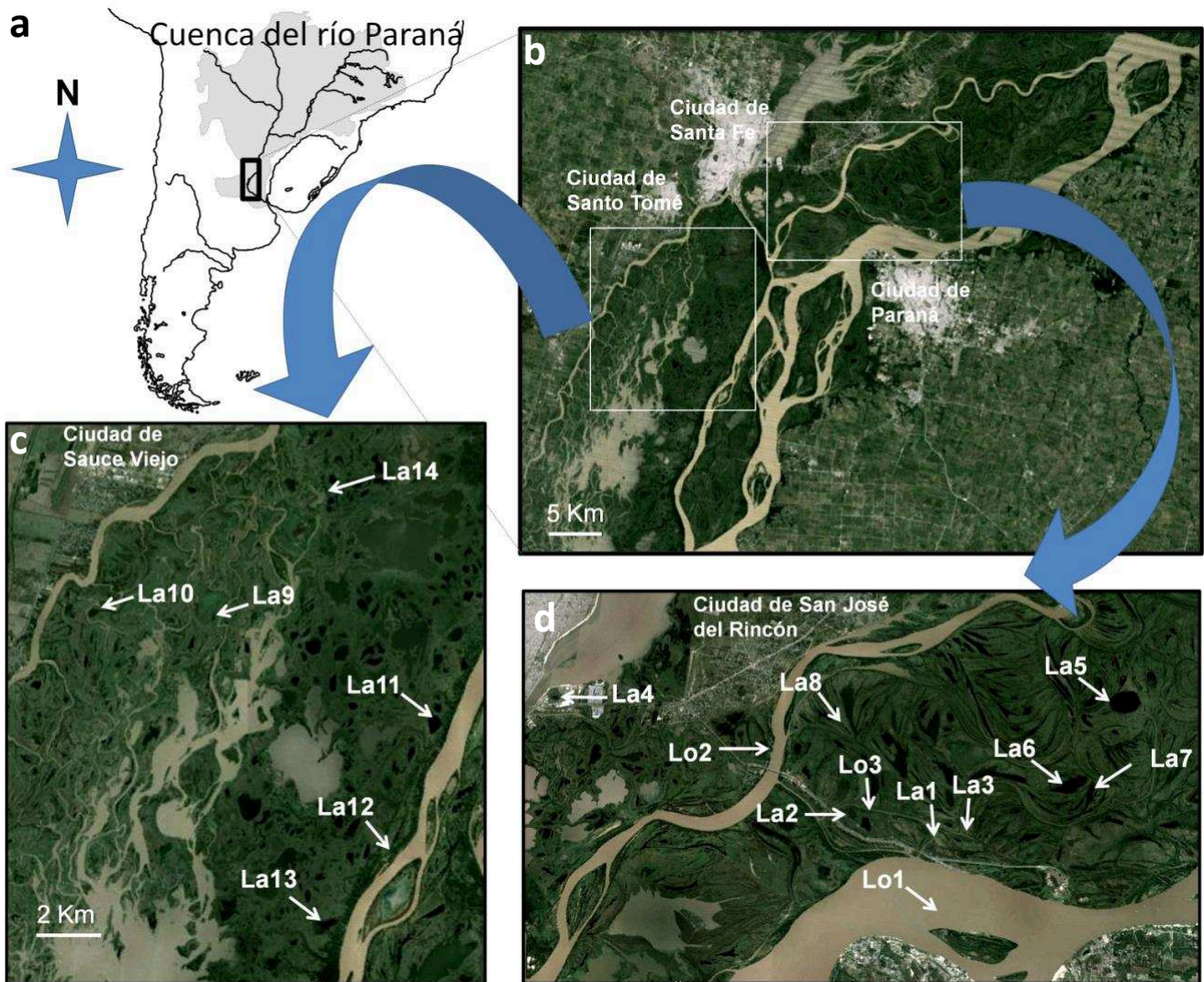
La frecuencia y duración de los muestreos varió en las diferentes fases hidrológicas (Tabla II-1) según se detalla a continuación:

- Muestreos espaciales en limnofase: mensuales en Lo1, Lo2, Lo3, La1, La2 y La4 llevados a cabo entre agosto y noviembre de 2010, en horas de la mañana.
- Muestreos espacio-temporales en limnofase y potamofase: aproximadamente quincenales en Lo1, Lo3, La1 y La3 llevados a cabo entre enero y noviembre de 2012, en horas de la mañana.
- Muestreos espaciales en limnofase: en dos momentos, llevados a cabo en noviembre-diciembre de 2013 (La5-La14) y marzo-abril de 2014 (La5, La6 y La8-La12). Los muestreos se realizaron en horas de la mañana y de la tarde.

#### *Actividades de campo*

En cada sitio de estudio se midió la profundidad (con sonda ultrasónica, y con un escandallo o "peso" de plomo unido a una sondaleza en ambientes con vegetación sumergida) y transparencia (profundidad del disco de Secchi). *In situ* se midieron las siguientes variables en la zona subsuperficial: temperatura del agua, concentración y porcentaje de saturación de oxígeno disuelto, pH, conductividad (sondas portables HANNA), alcalinidad (titulación con solución valorada de ácido sulfúrico e indicador mixto de pH: rojo de metilo + verde de bromo cresol), acidez (titulación con solución valorada de NaOH y fenolftaleína como indicador de pH) y velocidad de la corriente de los ambientes lóticos (correntómetro AOTT C20).

Se extrajeron muestras de agua por triplicado de la zona subsuperficial en botellas plásticas de 2 L para la determinación de clorofila-*a*, feofitina-*a*, actividad de la fosfatasa alcalina asociada a partículas (APA), turbidez y sílice disuelto (SiD); en botellas de vidrio color caramelo de 1 L para la determinación de los demás nutrientes y MODC; en botellas de vidrio color caramelo de 250 mL para la determinación de carbono orgánico disuelto (COD); y en botellas de vidrio de 125 mL para el análisis del fitoplancton. Estas últimas fueron fijadas *in situ* con lugol acidificado al 1%. Todos los recipientes utilizados para la colecta de muestras para determinaciones analíticas fueron lavados con ácido clorhídrico al 20%, enjuagados varias veces con agua de grifo, luego con agua destilada y finalmente con el agua del ambiente muestreado. Las muestras fueron trasladadas al laboratorio refrigeradas y en oscuridad, y analizadas dentro de las 24 hs posteriores al muestreo (excepto aquellas para determinación de COD y concentraciones totales de N y P, las cuales fueron conservadas según se detalla a continuación).



**Figura II-1.** Ubicación de la cuenca del río Paraná, área de estudio y sitios muestreados (señalados con flechas). Imágenes obtenidas de Google Earth. Lo1: cauce principal, Lo2: río Colastiné, Lo3: arroyo Miní, La1: laguna Miní, La2: Laguna Irupé, La3: Laguna Aislada, La4: laguna El Mirador, La5: laguna Del Medio, La6: laguna El Chajá, La7: laguna El Chajacito, La8: bañado El Escondido, La9: laguna La Chicana, La10: laguna La Curva, La11: laguna Los Gansos, La12: laguna La Chancha, La13: laguna Los Sauces, La14: laguna Las Garzas.



Tabla II-1. Variables analizadas en cada capítulo. PT: fósforo total; PD: fósforo disuelto; NT: nitrógeno total; ND: nitrógeno disuelto; SiD: sílice disuelta; N-NH<sub>4</sub><sup>+</sup>: nitrógeno de amonio; N-NO<sub>3</sub><sup>-</sup>: nitrógeno de nitrato; N-NO<sub>2</sub><sup>-</sup>: nitrógeno de nitrito; PRS: fósforo reactivo soluble; A<sub>250</sub> y A<sub>365</sub>: coeficientes de absorción de la materia orgánica disuelta cromofórica (MODC) a 250 y 365 nm, respectivamente.

Capítulos	Período de muestreo, fases hidrológicas y frecuencia	Ambientes muestreados	Tipo de ambiente	Variables analizadas	
				Particulares de cada capítulo	Comunes a todos los capítulos
III	Agosto-noviembre 2010 Limnofase Mensual Enero-noviembre 2012 Limnofase tardía Potamofase Limnofase temprana Quincenal	Lo1: río Paraná Lo2: río Colastiné Lo3: arroyo Miní La1: laguna Miní La2: laguna Irupé La3: laguna Aislada La4: laguna El Mirador	Cauce principal "Brazo" de Lo1 Cauce secundario Laguna con conexión directa a Lo1 Laguna con conexión indirecta a Lo1 Laguna aislada Laguna aislada	Feofitina-a	Profundidad Velocidad de la corriente (ambientes lóticos) Transparencia Turbidez Oxígeno disuelto Conductividad pH Alcalinidad Acidez PT PD PRS NT ND N-NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> N-NO <sub>2</sub> <sup>-</sup> N-NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> SiD A <sub>250</sub> A <sub>365</sub> Color Clorofila-a
IV	Enero-noviembre 2012 Limnofase tardía Potamofase Limnofase temprana Quincenal	Lo1: río Paraná Lo3: arroyo Miní La1: laguna Miní La3: laguna Aislada	Cauce principal Cauce secundario Laguna con conexión directa a Lo1 Laguna aislada		
V	Enero-noviembre 2012 Limnofase tardía Potamofase Limnofase temprana Quincenal	Lo1: río Paraná Lo3: arroyo Miní La1: laguna Miní La3: laguna Aislada	Cauce principal Cauce secundario Laguna con conexión directa a Lo1 Laguna aislada	Feofitina-a Actividad de la fosfatasa alcalina asociada a partículas (APA)	
VI	Agosto-noviembre 2010 Limnofase Mensual Enero-noviembre 2012 Limnofase tardía Potamofase Limnofase temprana Quincenal Noviembre-diciembre 2013 Limnofase Único muestreo Marzo-abril 2014 Limnofase Único muestreo	Lo1: río Paraná Lo2: río Colastiné Lo3: arroyo Miní La1: laguna Miní La2: laguna Irupé La3: laguna Aislada La4: laguna El Mirador La5: laguna Del Medio La6: laguna El Chajá La7: laguna El Chajacito La8: bañado El Escondido La9: laguna La Chicana La10: laguna La Curva La11: laguna Los Gansos La12: laguna La Chancha La13: laguna Los Sauces La14: laguna Las Garzas	Cauce principal "Brazo" de Lo1 Cauce secundario Laguna con conexión directa a Lo1 Laguna con conexión indirecta a Lo1 Laguna aislada Laguna aislada Laguna aislada Laguna aislada Laguna aislada Bañado Laguna aislada Laguna aislada Laguna aislada Laguna aislada Laguna aislada	Feofitina-a Pendiente espectral de la MODC en la región 350-400 nm (S2) Composición y densidad del fitoplancton Porcentaje de cobertura de macrófitas acuáticas	

### *Actividades de gabinete y laboratorio*

Todas las muestras para determinaciones físicas y químicas se analizaron dentro de las 24 horas posteriores a la colecta con excepción de aquellas para análisis de COD y, en las colectadas en las lagunas La5-La14, para determinación de las concentraciones totales de N y P. Las primeras fueron conservadas mediante acidificación a  $\text{pH} < 2$  por adición de ácido fosfórico concentrado y refrigeradas hasta su envío al Centro Científico Tecnológico Santa Fe (CCT-CONICET), en donde personal especializado del laboratorio "Ingeniería de los Fotorreactores" determinó la concentración de COD. Esto se realizó con un analizador de carbono dentro de los 28 días posteriores al muestreo. Las muestras de las lagunas La5-La14 para determinación de concentraciones totales de N y P se mantuvieron congeladas hasta su procesamiento.

La profundidad de la zona fótica fue estimada usando el índice propuesto para aguas turbias (zona fótica = disco de Secchi \* 3,5) (Koenings y Edmundson, 1991), y el cociente zona fótica/profundidad ( $Z_f/Z_p$ ) fue usado como una medida de la disponibilidad de luz en la columna de agua. Los datos de nivel hidrométrico del cauce principal en la estación Puerto Paraná fueron proporcionados por el *Centro de Informaciones Meteorológicas (Universidad Nacional del Litoral)*.

La turbidez (unidades de turbidez a la formazina, FTU) fue determinada a 450 nm con espectrofotómetro HACH DR 2000. Los nutrientes se analizaron siguiendo los protocolos detallados en APHA (2005). Se utilizó la oxidación en autoclave ( $110^\circ\text{C}$ ) con persulfato de potasio en medio alcalino para la determinación de N total (NT) y en medio ácido para la determinación de P total (PT), con excepción de las muestras de las lagunas La5-La14, en cuyo caso las digestiones para PT se realizaron sobre plancha calefactora empleando una mezcla de ácidos nítrico y sulfúrico. Luego de las digestiones, la concentración de PT se estimó mediante análisis del fósforo reactivo soluble (PRS) por el método del ácido ascórbico (Murphy y Riley, 1962); y la concentración de NT mediante análisis del N de nitrato + N de nitrito ( $\text{N-NO}_3^- + \text{NO}_2^-$ ) por reducción del primero con sulfato de hidracina y posterior determinación del segundo por el método de la sulfanilamida (Hilton y Rigg, 1983).

Para la determinación de componentes disueltos, el agua fue filtrada a través de filtros de membrana Millipore (tamaño de poro:  $0,45\ \mu\text{m}$ ) utilizando una bomba de vacío. Dado que los filtros pueden aportar cantidades significativas de P y N a las muestras con bajas concentraciones, previamente a su uso fueron lavados empapando durante 24 horas 10 filtros en 400 mL de agua destilada. El PRS,  $\text{N-NO}_3^- + \text{NO}_2^-$ , nitrógeno de nitrito ( $\text{N-NO}_2^-$ ), P disuelto (PD) y N disuelto (ND) se analizaron mediante los métodos mencionados en el párrafo anterior. La concentración de N de amonio ( $\text{N-NH}_4^+$ ) se determinó mediante el método azul de indofenol (Koroleff, 1970). La concentración de SiD se estimó mediante el método del molibdosilicato, el cual permite determinar la concentración de este nutriente que se encuentra como sílice molibdato reactiva. No obstante, al menos una de las

formas químicas del sílice, cuya importancia en aguas naturales se desconoce, no reacciona con el molibdato aún cuando es capaz de atravesar el filtro (APHA, 2005). La concentración nitrógeno de nitrato ( $N-NO_3^-$ ) se calculó sustrayendo la de  $N-NO_2^-$  a la de  $N-NO_3^-+NO_2^-$ , y la concentración de N inorgánico disuelto (NID) a partir de la suma de  $N-NO_3^- + N-NO_2^- + N-NH_4^+$ . Las concentraciones de N particulado (NP) y P particulado (PP) se calcularon a partir de las diferencias entre las concentraciones totales y disueltas, mientras que las concentraciones de N orgánico disuelto (NOD) y P orgánico disuelto (POD) se estimaron sustrayendo a las concentraciones disueltas las concentraciones de NID y PPS, respectivamente.

La MODC fue evaluada ópticamente usando un espectrofotómetro UV-Visible HACH DR 5000. Las absorbancias a 250 y 365 nm fueron medidas utilizando una cubeta de cuarzo con un camino óptico de 1 cm. Los coeficientes de absorción fueron calculados de acuerdo con Kirk (1994):  $A_\lambda = 2,303 \cdot D_\lambda / C$ , donde  $A_\lambda$  ( $m^{-1}$ ) es el coeficiente de absorción de la MODC a la longitud de onda  $\lambda$ ,  $D_\lambda$  es la densidad óptica a la longitud de onda  $\lambda$ , y C es el camino óptico de la cubeta en m. Se determinó el color del agua (platino cobalto (Pt-Co),  $mg L^{-1}$ ), que al igual que  $A_{365}$  es una medida de la concentración de MODC de alto peso molecular, mientras que  $A_{250}$  se empleó como medida de MODC de bajo peso molecular (Stewart y Wetzel, 1981; Mostofa y col., 2013). Se calculó la variable  $E_2/E_3$  (cociente  $A_{250}/A_{365}$ ), la cual se relaciona inversamente con el peso molecular de la MODC (De Haan y De Boer, 1987); y se estimó el porcentaje de carbono aromático de la MODC ( $\%C_{aro}$ ) mediante la fórmula propuesta por Peuravuori y Pihlaja (1997):  $\%C_{aro} = 52,509 - (6,78 \cdot E_2/E_3)$ . Además, en las lagunas y bañados aislados (La5-La14) se midieron los espectros de absorción de la MODC entre 250 y 700 nm, con una resolución de 1 nm, utilizando cubetas de cuarzo con 1 cm de camino óptico. Debido a que la MODC no presenta absorción por encima de 700 nm, la absorbancia a dicha longitud de onda se restó a cada espectro de absorción para compensar la interferencia de pequeñas partículas que atraviesan los filtros durante el procesamiento de las muestras. Posteriormente, se calculó la pendiente espectral en la región 350-400 nm (S2) mediante regresión lineal de los datos logarítmicamente transformados (Helms y col., 2008), la cual es empleada para evaluar cambios en el peso molecular de la MODC.

Un volumen conocido de agua del ambiente (200-1500 mL, variable de acuerdo con la velocidad de saturación del filtro) fue filtrado a través de filtros de fibra de vidrio Whatman GF/F utilizando una bomba de vacío. Los filtros se almacenaron a  $-17^\circ C$  en sobres de papel de aluminio durante un período menor a 3 semanas para la determinación de pigmentos y feopigmentos fitoplanctónicos. La clorofila-*a* (estimador de la biomasa del fitoplancton) y feofitina-*a* (principal producto de la degradación de clorofila-*a*) fueron analizadas luego de su extracción de los filtros de fibra de vidrio utilizando acetona (90%) y un macerador con vástago de teflón. Los extractos

acetónicos resultantes se almacenaron a 4°C durante 6-24 horas en oscuridad. Posteriormente se clarificaron y midieron con espectrofotómetro a 664 y 750 nm, y a 665 y 750 nm luego de su acidificación con ácido clorhídrico 0,1 N (Lorenzen, 1967 en APHA, 2005). El cociente feofitina-*a*/clorofila-*a* (Feo/Clo), el cual se incrementa en comunidades fitoplanctónicas senescentes (Lorenzen, 1965), fue empleado como estimador del estado fisiológico algal. También se calculó el cociente color/clorofila-*a* (Col/Clo), inversamente asociado con la importancia del COD de origen algal en relación con fuentes terrígenas de COD (Carpenter y col., 2005; Bade y col., 2007).

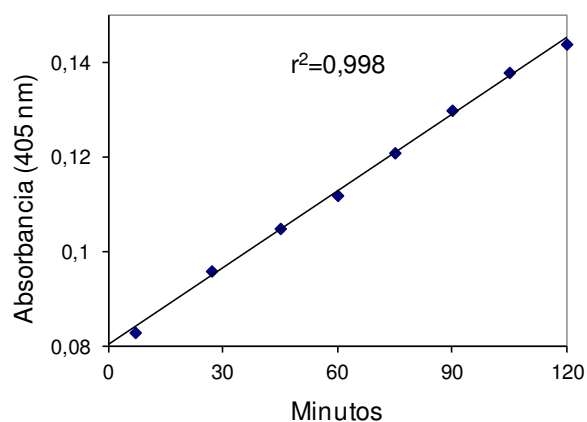
Para evaluar la APA, se filtró un volumen conocido de agua (aproximadamente 60 mL) con filtros de fibra de vidrio Whatman GF/F y jeringa (Berman y col., 1990). Estos filtros fueron inmediatamente almacenados dentro de sobres de papel de aluminio y permanecieron a -80°C (ultrafreezer) hasta la determinación de la actividad enzimática. Se utilizó p-nitrofenilfosfato de sodio como sustrato, comúnmente empleado para determinar la actividad de la fosfatasa alcalina en ambientes de agua dulce. Para realizar el ensayo, los filtros se colocaron en tubos de centrifuga con 5 mL de buffer carbonato de sodio - bicarbonato de sodio (pH 10) (Delory y King, 1945) y se sonicaron durante 45 segundos para liberar la enzima asociada a partículas (Sayler y col., 1979). Las muestras así tratadas se centrifugaron durante 3 minutos. Se transfirieron 2 mL de sobrenadante a tubos de ensayo y se pre-incubaron a 37°C sobre agitador orbital (200 rpm) por 5 minutos en oscuridad. Luego se agregó 1 ml de una solución tamponada con dietanolamina (1 M) conteniendo el sustrato p-nitrofenilfosfato de sodio (10 mM) y cloruro de magnesio (0,5 mM), ya que el magnesio acelera la actividad enzimática (Dean, 2002). La dietanolamina es aceptor del fosfato liberado por la fosfatasa (transfosforilación), por lo que activa la reacción (Berman y col., 1990). La velocidad de aparición del p-nitrofenol producido por hidrólisis del p-nitrofenilfosfato fue determinada midiendo la absorbancia a 405 nm luego de 105 minutos de incubación en las condiciones descritas, y realizando una curva de calibrado con patrones de p-nitrofenol. El tiempo de incubación empleado fue seleccionado luego de comprobar la linealidad de la aparición de p-nitrofenol durante los primeros 105 minutos de incubación (Figura II-2). Para ello, se evaluó su concentración luego de diferentes tiempos utilizando muestras ambientales que se procesaron como se describió anteriormente. Se realizó un análisis de regresión lineal con la absorbancia a 405 nm (directamente proporcional a la concentración de p-nitrofenol) como variable dependiente y el tiempo (minutos) como variable independiente. El valor de  $r^2$  de la regresión lineal fue 0,998.

El cero de absorbancia del espectrofotómetro se ajustó con agua milli-Q en todos los métodos ópticos, excepto en el análisis de turbidez, MODC y pigmentos. En el primero, se utilizó agua del ambiente muestreado filtrada para compensar la reducción de la transmitancia por componentes disueltos (no debida a turbidez). En el segundo, se utilizó agua milli-Q filtrada con el fin de compensar

el aporte de MODC por los filtros. Finalmente, para la determinación de pigmentos se usó acetona al 90% para el ajuste del cero de absorbancia. Para corregir la interferencia del color de la muestra en los análisis de nutrientes, la absorbancia de los blancos de muestra a la longitud de onda correspondiente fue sustraída a los resultados. Con respecto al análisis de la APA, se utilizó como blanco un filtro sin muestra que fue tratado de manera idéntica a éstas.

Se empleó el método de adiciones múltiples para evaluar la interferencia de la matriz sobre el desarrollo de color en los métodos analíticos utilizados para la determinación de nutrientes. Para cada método, se realizaron dos curvas con adiciones múltiples de una solución patrón del analito: en una de las curvas se utilizó agua milli-Q (curva de calibrado convencional), y en la otra se reemplazó el agua milli-Q por agua ambiental filtrada. Si el cociente entre las pendientes de ambas curvas no difiere significativamente de 1 (rectas paralelas) se demuestra que la matriz no causa una interferencia importante sobre los resultados y se puede trabajar con la curva de calibrado convencional (Jurado, 2008). Se obtuvieron rectas paralelas para todos los métodos analíticos, excepto el método del molibdosilicato. La dilución de la muestra es una alternativa para reducir la interferencia de la matriz debido a que permite reducir la concentración de las sustancias interferentes en el desarrollo del color. Dado que la concentración de SiD es relativamente alta en el sistema, se realizaron diluciones de las muestras y se aplicó nuevamente el método de adiciones múltiples. La dilución 1:4 permitió que las rectas correspondientes a la muestra y a la curva de calibrado convencional sean paralelas, por lo que se empleó dicha dilución para realizar los análisis de este nutriente.

Los tests de normalidad y homocedasticidad de los datos, así como los análisis de comparaciones de medias, correlaciones y regresiones se realizaron usando el programa PAST 3 (Hammer y col., 2001). Los análisis multivariados se realizaron con el programa CANOCO 5 (ter Braak y Šmilauer, 2012).



**Figura II-2.** Concentración de p-nitrofenol (absorbancia a 405 nm, eje y) en función del tiempo de incubación del sustrato p-nitrofenil fosfato de sodio + fosfatasa alcalina asociada a partículas ambientales (minutos, eje x).

### **CAPÍTULO III: HETEROGENEIDAD ESPACIO-TEMPORAL DE NUTRIENTES, MATERIA ORGÁNICA DISUELTA CROMOFÓRICA Y BIOMASA FITOPLANCTÓNICA EN EL GRADIENTE CAUCE PRINCIPAL-LLANURA ALUVIAL**

#### **Introducción**

Los ríos con llanura aluvial se caracterizan por una gran heterogeneidad ambiental, tanto temporal como espacial, asociada a una elevada biodiversidad (Neiff, 1996; Tockner y col., 1999, 2010; Lewis y col., 2000; Ward y col., 2002). El efecto desigual del pulso hidrológico sobre los cuerpos de agua de la planicie es responsable de la variabilidad de las condiciones limnológicas a lo largo del gradiente cauce principal-llanura aluvial (Ward y Stanford, 1995; Knowlton y Jones, 1997; Amoros y Bornette, 2002). Asimismo, existe un continuo temporal en la llanura aluvial a medida que aumenta el nivel hidrométrico: un mismo punto geográfico puede presentar condiciones sucesivas de bañado, laguna, arroyo e incluso llegar a comportarse como parte del eje de escurrimiento durante inundaciones extraordinarias (Neiff, 1990).

La reducción de la conectividad hidrológica desde el cauce principal hacia los ambientes más aislados de la llanura aluvial ocasiona patrones espaciales en variables tales como  $\text{N-NO}_3^-$ , oxígeno disuelto, pH, conductividad y biomasa del fitoplancton (Izaguirre y col., 2001; Unrein, 2002; Zalocar de Domitrovic y col., 2007; Cardoso y col., 2012; Mayora y col., 2013, quienes evaluaron los patrones espaciales en los mismos ambientes estudiados en esta tesis considerando el año 2010 caracterizado por una inundación extraordinaria). La MODC también es afectada por la conectividad hidrológica en ríos con llanura aluvial, aunque esta relación fue observada principalmente respecto a su variabilidad temporal más que espacial (Depetris y Kempe, 1993; Mladenov y col., 2005; Peduzzi y col., 2008; Cawley y col., 2012; Siczko y Peduzzi, 2014). Durante períodos con mayor conectividad hidrológica la concentración de MODC puede disminuir o aumentar, según predomine su dilución debido al aumento del nivel del agua o su ingreso desde ambientes inundados. El peso molecular y aromaticidad de la MODC influyen en sus efectos sobre las condiciones químicas y físicas del ambiente acuático, y dependen de sus fuentes y procesos de transformación (Osburn y col., 2009; Zhang y col., 2013). El alto peso molecular y carácter aromático de la MODC en ambientes aluviales con baja conectividad hidrológica ha sido atribuido al aporte principalmente alóctono derivado de vegetación vascular que contiene lignina (Mladenov y col., op. cit.; Cawley y col., op. cit.). Este biopolímero posee un alto grado de aromaticidad y constituye parte del material que se incorpora al proceso de humificación. En cambio, la MODC procedente de fuentes libres de lignina tales como bacterias y fitoplancton, que constituyen un aporte principalmente autóctono, posee mayor proporción de estructuras alifáticas

(Steinberg, 2003). Dado que la MODC repercute en múltiples procesos ecológicos y biogeoquímicos (Keskitalo y Eloranta, 1999) conocer sus patrones espaciales puede contribuir a la comprensión del funcionamiento de los sistemas con llanura aluvial.

El transporte de materiales por el cauce principal y la dinámica de las condiciones limnológicas en el sistema Paraná Medio responden no sólo al pulso hidrológico, como en otros ríos, sino también al pulso sedimentológico (Neiff, 1990). El pulso hidrosedimentológico en el río Paraná Medio está determinado por las descargas del Paraná Superior (que aporta al tramo medio el 75% del caudal) y del Bermejo (que le aporta cerca de 90% de los sólidos suspendidos) (Amsler y Drago, 2009). La creciente del río Bermejo durante la estación estival ocasiona un importante incremento en la carga sólida aportada al río Paraná Medio (Drago y Amsler, 1988). Cuando las crecientes del Paraná Superior y del Bermejo ocurren simultáneamente, el pulso hidrológico se acopla al sedimentológico. Las condiciones hidrosedimentológicas influyen en el intercambio de materiales entre el cauce principal y la llanura aluvial (Neiff, 1997; Maine y col., 2004; Van der Lee y col., 2004; Mladenov y col., 2005). No obstante, el efecto del pulso hidrosedimentológico varía de un punto de la planicie aluvial a otro, de acuerdo con la distancia al cauce principal y la geomorfología de la zona que determinan los momentos en que se produce la conexión y desconexión de cada cuerpo de agua (Paira y Drago, 2007). Las características físicas y químicas del agua son modificadas a medida que ésta se desplaza por la llanura aluvial, por lo que la distancia al cauce principal también influye en la calidad del agua que recibe cada ambiente durante las inundaciones (Bonetto y col., 1994). Asimismo, la biota responde a la dinámica pulsátil y ha desarrollado estrategias para tolerar estas fluctuaciones hidrosedimentológicas (Amoros y Bornette, 2002)

En los sistemas fluviales con llanura aluvial, la heterogeneidad espacial generalmente aumenta durante aguas bajas, período durante el cual las condiciones en cada cuerpo de agua conducen a una dinámica particular de las variables limnológicas (Hamilton y Lewis, 1990). Varios autores observaron que la variabilidad espacial disminuye con el incremento del nivel del agua (por ejemplo, O'Farrell y col., 1996; Unrein, 2002; Maine y col., 2004; Roberto y col., 2009), lo cual sugiere que las inundaciones poseen un efecto homogeneizador de los diversos ambientes acuáticos del sistema (Thomaz y col. 2007). Sin embargo, Mayora y col. (2013) encontraron durante aguas altas un aumento de la heterogeneidad de algunas variables limnológicas desde el cauce principal hacia la llanura aluvial del río Paraná Medio. Esto podría deberse a características propias del sistema fluvial o a las condiciones ambientales particulares del período estudiado, el cual incluyó un evento de inundación extraordinaria coincidente con el pulso sedimentológico.

El objetivo de este capítulo es evaluar **las variaciones de nitrógeno, fósforo, sílice, MODC y clorofila-a, en relación a las fluctuaciones hidrosedimentológicas, en una sección transversal de la llanura aluvial del río Paraná Medio**. Para ello, se analizaron:

- 1) los patrones espaciales en el gradiente cauce principal-llanura aluvial;
- 2) la dinámica espacio-temporal en ambientes con diferentes conectividad hidrológica al sistema lótico, y el transporte de materiales en el cauce principal en relación al pulso hidrosedimentológico; y
- 3) la variabilidad espacial durante diferentes fases hidrosedimentológicas.

### **Hipótesis:**

- El régimen hidrológico y sedimentológico afecta significativamente la heterogeneidad espacio-temporal de los nutrientes, la MODC y la biomasa del fitoplancton en el sistema cauce principal-llanura aluvial.

### **Predicciones:**

- El pulso sedimentológico en el río Paraná se relaciona con un aumento de nutrientes particulados, y con una disminución de la disponibilidad de luz en la columna de agua y de la clorofila-a en ambientes conectados al sistema lótico.
- El pulso sedimentológico incrementa la heterogeneidad espacial del sistema río-llanura aluvial al influenciar en forma diferente a los ambientes según el grado de conectividad hidrológica con el cauce principal.
- El aumento del nivel hidrométrico se relaciona con un aumento de materiales orgánicos disueltos aportados por la llanura aluvial en los ambientes más conectados al sistema fluvial, y con un aumento de nutrientes inorgánicos disueltos aportados por el río en ambientes más aislados.
- El período de aguas altas presenta una menor heterogeneidad espacial de nutrientes, MODC y clorofila-a debido al intercambio de materiales entre los ambientes.

### **Materiales y métodos**

#### *Análisis de los patrones espaciales durante una limnofase*

Los patrones espaciales de las variables limnológicas desde el cauce principal hacia la llanura aluvial se evaluaron durante una limnofase (septiembre a diciembre de 2010). Los sitios estudiados (Lo1, Lo2, Lo3, La1, La2, La2', La4 y La4') conforman un gradiente de conectividad hidrológica decreciente con el cauce principal.



Se empleó el test de Kruskal-Wallis y post test de Dunn para comparaciones múltiples con el fin de evaluar las diferencias entre los sitios de muestreo respecto a las variables limnológicas. Se evaluó particularmente la variabilidad espacial de la MODC. Se identificaron sus variables explicativas mediante un análisis de redundancia (RDA) debido a que el análisis de correspondencia destendenciado (DCA) mostró que la longitud del gradiente de los dos primeros ejes no superó 3 desviaciones estándar (ter Braak y Šmilauer, 2012).  $A_{250}$ ,  $A_{365}$ , y  $E_2:E_3$ , estimadores de la concentración y calidad de la MODC, fueron consideradas las variables respuesta; y las demás variables limnológicas (profundidad, conductividad, turbidez, pH, oxígeno disuelto,  $N-NO_3^-+NO_2^-$ , PRS, clorofila-a y feofitina-a) fueron consideradas variables explicativas. Se chequeó que el valor de inflación de la varianza (VIF) sea menor de 5 para asegurar la ausencia de colinealidad entre las variables. Se aplicó la transformación de Hellinger, y la significancia de las variables explicativas se evaluó mediante el test de Monte Carlo (999 permutaciones) con corrección de Bonferroni.

*Análisis espacio-temporal de las variables limnológicas en el gradiente río-llanura aluvial y del transporte de materiales en el cauce principal*

La dinámica de nutrientes, MODC y biomasa fitoplanctónica en ambientes con diferente conectividad hidrológica al cauce principal se evaluó durante las fases hidrosedimentológicas analizadas en 2012 en Lo1, Lo3, La1 y La3. El nivel hidrométrico del cauce principal se utilizó como indicador del estado hidrológico, y su turbidez como indicador del estado sedimentológico del sistema. Los datos de nivel hidrométrico del río Bermejo (Estación Mansilla) fueron proporcionados por la Comisión Regional del río Bermejo (COREBE).

Las diferencias entre los ambientes con respecto a las variables limnológicas medidas se evaluaron con el test de Kruskal-Wallis y post test de Dunn para comparaciones múltiples. Para cada sitio se calcularon los coeficientes de correlación de Pearson entre variables con el fin de estudiar las relaciones entre éstas. Dado que en los grandes ríos existe una alta tasa de renovación de materiales con baja acumulación y reciclaje internos, el transporte de materiales define mejor la dinámica de estos ambientes que sus concentraciones (Neiff, 1990). Por lo tanto, se estimó el transporte de materiales en el cauce principal del río Paraná (Lo1), para lo cual se calculó su caudal (Q) a partir del nivel hidrométrico (NH) de acuerdo a la fórmula propuesta por Toniolo (1999):  $Q \text{ (m}^3 \text{ s}^{-1}) = 7,6206 * 2,71828183^{NH} + 2609,93 * NH + 6288,27$ . La salinidad ( $\text{g L}^{-1}$ ) se estimó a partir de la conductividad ( $\mu\text{S cm}^{-1}$ ) utilizando la fórmula propuesta por Zinabu y col. (2002) para aguas dulces:  $\log(\text{salinidad}) = 0,909 * (\log \text{ conductividad}) - 2,823$ . Las cargas de nutrientes, COD, sales, materiales con tendencia alcalina y con tendencia ácida (expresados como carbonato de calcio:  $\text{CaCO}_3$ ) y clorofila-a (medida de biomasa fitoplanctónica) ( $\text{ton d}^{-1}$ ) se estimaron multiplicando sus concentraciones por el

caudal (Elosegi y Butturini, 2009). Se calcularon los coeficientes de correlación de las cargas estimadas con el nivel hidrométrico (Pearson) y la turbidez (Spearman) con el fin de evaluar las relaciones entre la fase hidrosedimentológica del sistema y el transporte de materiales. En aquellos casos con significancia estadística ( $p < 0,05$ ), se calcularon las pendientes de las regresiones lineales del transporte de materiales en función del nivel hidrométrico y la turbidez.

El ordenamiento de los muestreos en cada ambiente en función de la concentración de nutrientes, MODC, biomasa del fitoplancton y otras variables limnológicas, así como también en función del transporte de materiales en el cauce principal, se analizó mediante un PCA, para lo cual todas las variables fueron estandarizadas de acuerdo a la transformación de Hellinger. Se calcularon los coeficientes de correlación de Pearson entre los sitios para cada variable con el fin de determinar si las variables limnológicas presentaron dinámicas temporales similares en estos ambientes. La normalidad de los datos fue chequeada con el test de Shapiro-Wilk, y la homocedasticidad con el test de Levene. Los datos fueron logarítmicamente transformados previamente a los análisis estadísticos.

#### *Análisis de la heterogeneidad espacial durante diferentes fases hidrosedimentológicas*

Se analizó la variabilidad espacial de las variables limnológicas durante el período hidrosedimentológico de 2012 a fin de evaluar si la homogeneidad o heterogeneidad ambiental aumentó durante alguna de sus fases. Para cada fecha de muestreo se calcularon los coeficientes de variación (CV) de cada variable de todos los ambientes (Lo1, Lo3, La1, La3) y de los ambientes de la llanura aluvial (Lo3, La1 y La3). Luego de evaluar la normalidad y homocedasticidad de los datos, se calcularon los coeficientes de correlación de los CV con el nivel hidrométrico (Pearson) y la turbidez (Spearman) considerando ambas escalas espaciales (cauce principal-llanura aluvial, y llanura aluvial). En aquellos casos con significancia estadística ( $p < 0,05$ ), se calcularon las pendientes de las regresiones lineales y logarítmicas de los CV en función del nivel hidrométrico y la turbidez, respectivamente.

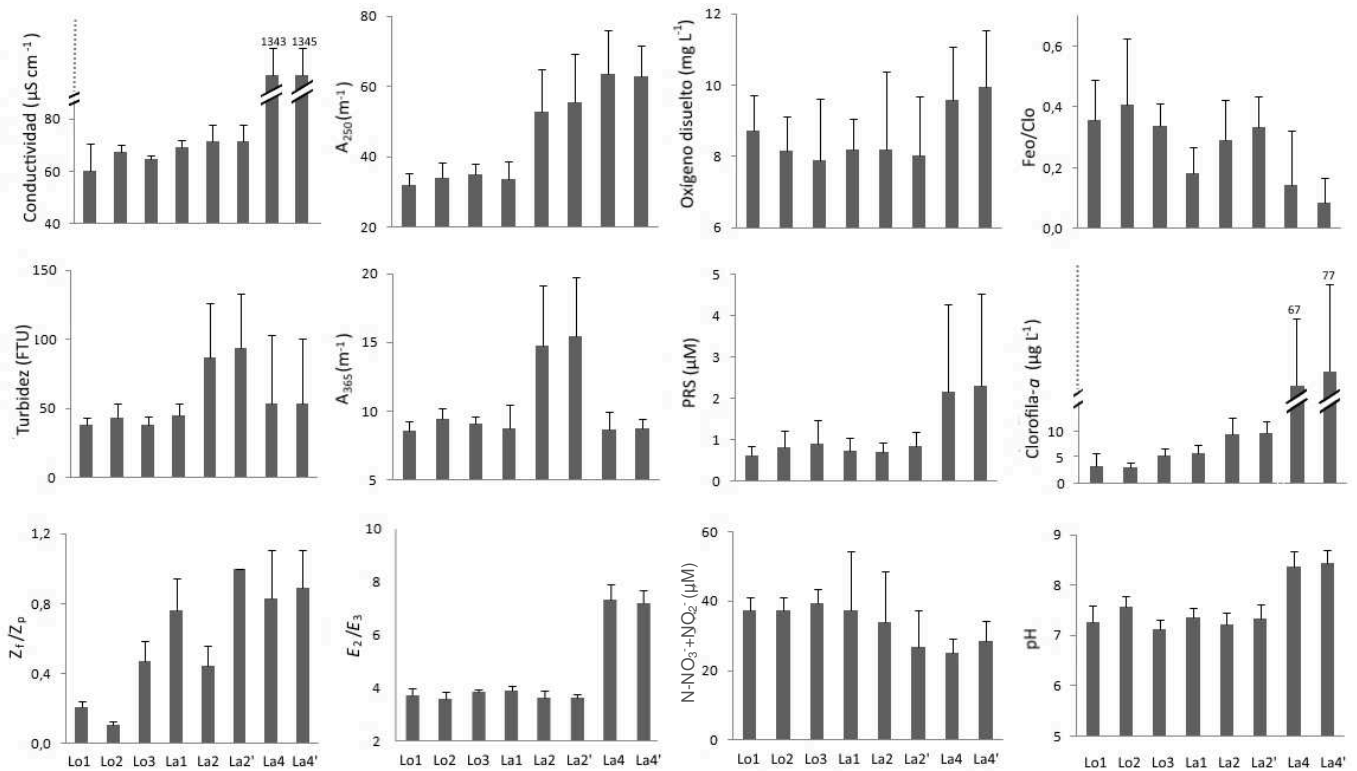
## **Resultados**

### *Patrones espaciales durante una limnofase*

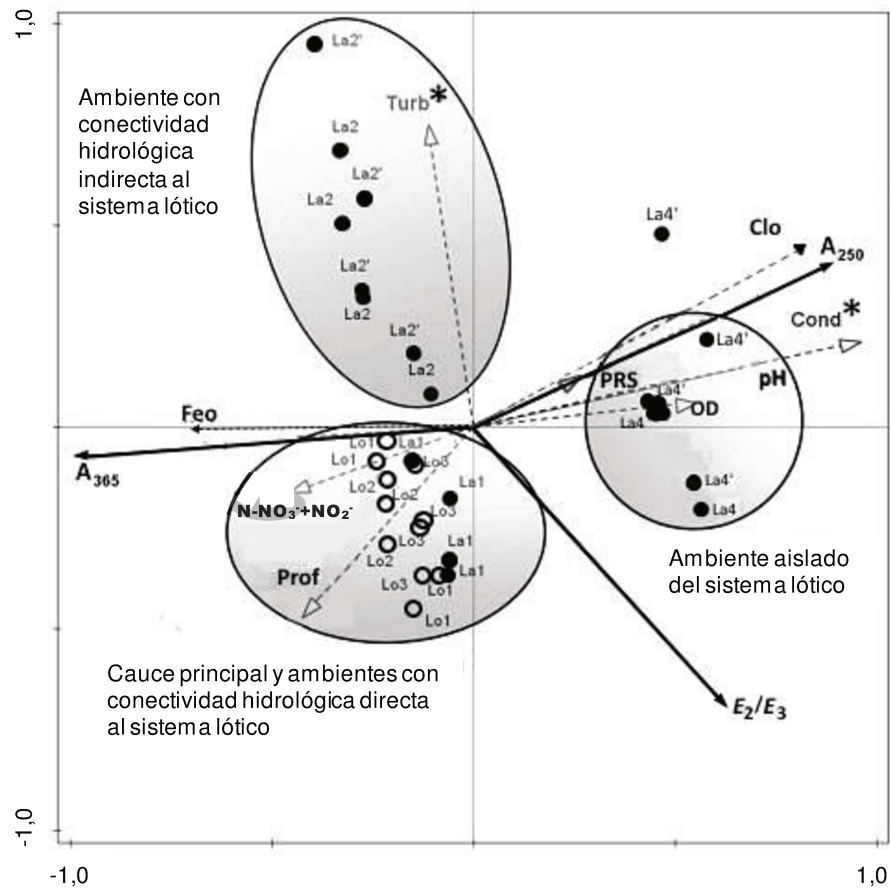
Las variables limnológicas medidas variaron a lo largo del gradiente de conectividad hidrológica (Figura III-1), mostrando diferencias significativas entre los ambientes ( $p < 0,05$ ) (Tabla III-1). La conductividad,  $Z_i/Z_p$  y clorofila-*a* aumentaron desde el cauce principal (Lo1) hacia los ambientes con menor conectividad hidrológica de la llanura aluvial, siendo significativamente mayores en la laguna aislada (La4). Contrariamente, la profundidad, velocidad de la corriente de los ambientes lóticos,

concentración de  $\text{N-NO}_3^- + \text{NO}_2^-$  y cociente Feo/Clo aumentaron en sitios con mayor conectividad hidrológica. El pH y oxígeno disuelto se mantuvieron alrededor de la neutralidad y saturación, respectivamente, excepto en La4 donde el agua fue alcalina y sobresaturada de oxígeno disuelto.  $A_{250}$  aumentó desde Lo1 hacia los sitios más aislados, siendo significativamente mayor en La4 y la laguna con conexión indirecta (La2). Asimismo, La2 presentó los mayores valores de  $A_{365}$ , y La4 los mayores valores de  $E_2/E_3$ .

La variabilidad de la MODC fue explicada en un 76% según los dos primeros ejes del RDA (primer eje: 60%, segundo eje: 16%). Las variables explicativas significativas fueron conductividad ( $F=61,4$ ;  $p=0,009$ ) y turbidez ( $F=17,9$ ;  $p=0,01$ ). Los ambientes se ordenaron en 3 grupos que reflejaron los diferentes grados de conectividad hidrológica (Figura III-2). El eje horizontal separó las muestras de La4 de aquellos ambientes conectados al sistema fluvial, y el eje vertical separó las muestras de La2 de las muestras de Lo1 y los ambientes con conexión directa al mismo (Lo2, Lo3, La1). Los ambientes conectados al sistema fluvial se caracterizaron por mayor  $A_{365}$  y feofitina-*a* y menor conductividad. Lo1 y los ambientes directamente conectados al mismo se asociaron a mayor profundidad y  $\text{N-NO}_3^- + \text{NO}_2^-$ , mientras que La2 se asoció a mayor turbidez y menor  $E_2/E_3$ . Finalmente, las muestras de La4 se asociaron a mayores valores de conductividad, pH, oxígeno disuelto, PRS, clorofila-*a* y  $A_{250}$ , y bajos valores de  $A_{365}$ .



**Figura III-1.** Valores promedio de variables limnológicas medidas durante una limnofase (2010) en ambientes con distinta conectividad hidrológica. Las referencias de los sitios fueron detalladas en la Tabla II-1. Las barras indican desvíos estándar.



**Figura III-2.** Distribución de las muestras correspondientes a una limnofase (2010) en ambientes con distinta conectividad hidrológica de acuerdo con un CCA. Las referencias de los sitios fueron detalladas en la Tabla II-1. Las variables dependientes ( $A_{250}$ ,  $A_{365}$  y  $E_2/E_3$ ) se representan con líneas negras continuas, las independientes con líneas grises punteadas y las variables explicativas significativas con asterisco. Las muestras correspondientes a ambientes lóticos se representan con círculos vacíos, y las lagunas con círculos negros. Prof: profundidad, Cond: conductividad, Turb: turbidez, OD: oxígeno disuelto, PRS: fósforo reactivo soluble, Clo: clorofila-a, Feo: feofitina-a.

**Tabla III-1.** Diferencias entre ambientes con distinta conectividad hidrológica muestreados durante una limnofase (2010) (test de Kruskal-Wallis y post test de Dunn). Las referencias de los sitios fueron detalladas en la Tabla II-1. Sólo se muestran las diferencias estadísticamente significativas ( $p < 0,05$ ).

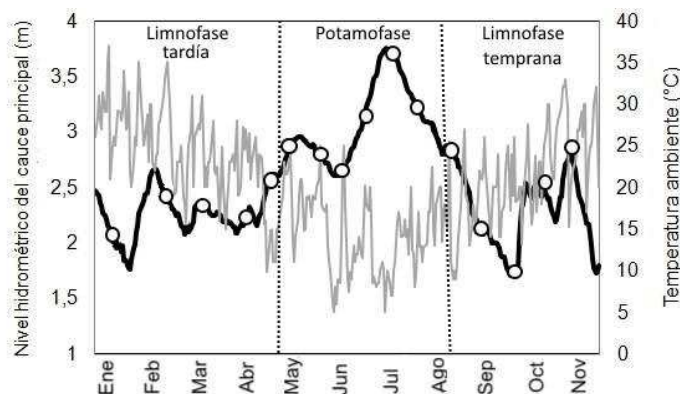
	Lo1	Lo2	Lo3	La1	La2	La2'	La4	La4'
<i>Velocidad de la corriente (H=9,85; p=0,0073)</i>								
Lo1		0,020	0,028					
Lo2			0,020					
<i>Profundidad (H=28,13; p=0,0002)</i>								
Lo1		0,030	0,030	0,030	0,029	0,027	0,029	0,030
Lo2			0,030	0,030	0,029	0,027	0,029	0,030
Lo3						0,027		0,030
La1						0,027		
La2						0,026		0,029
La4						0,026		0,029
<i>Z<sub>v</sub>/Z<sub>p</sub> (H=25,40; p=0,0006)</i>								
Lo1		0,030	0,030	0,030	0,030	0,026	0,029	0,027
Lo2			0,030	0,030	0,030	0,026	0,029	0,027
Lo3						0,026		
La2						0,026		0,027
<i>Conductividad (H=22,14; p=0,0024)</i>								
La1			0,030					
La4	0,030	0,030	0,030	0,030	0,030	0,030		
La4'	0,030	0,030	0,030	0,030	0,030	0,030		
<i>pH (H=21,52; p=0,0031)</i>								
Lo3		0,028						
La4	0,029	0,028	0,028	0,029	0,028	0,029		
La4'	0,030	0,029	0,029	0,030	0,029	0,030		
<i>A<sub>250</sub> (H=24,18; p=0,0011)</i>								
La2	0,030	0,029	0,030	0,030				
La2'	0,030	0,029	0,030	0,030				
La4	0,029	0,028	0,029	0,029				
La4'	0,030	0,029	0,030	0,030				
<i>A<sub>365</sub> (H=19,36; p=0,0071)</i>								
La2	0,030	0,029	0,029				0,030	0,030
La2'	0,029	0,028	0,028	0,029			0,029	0,029
<i>E<sub>2</sub>/E<sub>3</sub> (H=21,92; p=0,0026)</i>								
La4	0,030	0,030	0,030	0,030	0,030	0,029		
La4'	0,030	0,030	0,030	0,030	0,030	0,029		
<i>Clorofila-a (H=24,58; p=0,0009)</i>								
La4	0,030	0,030	0,030	0,030	0,030	0,030		
La4'	0,030	0,030	0,030	0,030	0,030	0,030		
<i>Feo/Clo (H=14,46; p=0,0436)</i>								
La4'	0,040	0,036	0,026					

#### *Dinámica espacio-temporal y efectos del pulso hidrosedimentológico*

Durante las fases hidrosedimentológicas analizadas en 2012, el nivel hidrométrico del cauce principal (Lo1) varió entre 1,72 m y 3,71 m. Los mayores niveles hidrométricos coincidieron con las temperaturas más bajas (Figura III-3). La amplitud de la potamofase, durante la cual la laguna Aislada (La3) permaneció conectada al sistema lóxico, fue de 3 meses (mayo-agosto de 2012). La limnofase

abarcó el comienzo y el final del período de estudio (febrero-abril y septiembre-noviembre de 2012). En todos los ambientes de la llanura aluvial, la profundidad varió de acuerdo al régimen hidrológico de Lo1. Las mayores variaciones se observaron en La3, con valores mínimos de sólo 0,15 m hacia el final de la primer limnofase y valores máximos de hasta 1,3 m durante la potamofase. El nivel hidrométrico del río Bermejo (determinante del estado sedimentológico del Paraná Medio) se mantuvo en ascenso durante el mes de enero, alcanzó los valores máximos entre principios de febrero y principios de mayo, y luego se mantuvo en descenso. El aumento de la turbidez en el cauce principal del río Paraná, indicativo del arribo de las aguas de creciente del río Bermejo, se produjo entre los meses de febrero y mayo variando entre 84 y 288 FTU durante este período. Por lo tanto, el pico de nivel hidrométrico no se acopló temporalmente al pico de sedimentos durante el período estudiado.

La temperatura del agua descendió desde Lo1 (promedio: 20,5°C) hacia La3 (promedio: 18,3°C) (Tabla III-2), a pesar de que siempre el primero se muestreó en las primeras horas de la mañana, mientras que la laguna se muestreó cerca del mediodía. Desde Lo1 hacia La3 también se observó un descenso en los valores promedios de NID (principalmente de  $\text{N-NO}_3^-$ ), SiD, oxígeno disuelto y su porcentaje de saturación; así como un incremento de COD, acidez y clorofila-*a* (Tabla III-2). Estas variaciones fueron sostenidas en el gradiente espacial desde Lo1 hacia La3, pero generalmente sólo la última se diferenció significativamente de los demás sitios (Tabla III-3). Otras variables no mostraron un patrón espacial en todos los ambientes desde Lo1 hacia La3, sino que sólo en esta última presentaron un aumento significativo. De acuerdo con esto, La3 presentó altos valores de color (promedio:  $87 \text{ mg L}^{-1} \text{ Pt-Co}$ ), NOD ( $66,6 \text{ } \mu\text{M}$ ), PRS ( $1,82 \text{ } \mu\text{M}$ ) y PD ( $2,6 \text{ } \mu\text{M}$ ), mientras que los demás ambientes presentaron aguas moderadamente coloreadas (promedios  $\approx 30 \text{ mg L}^{-1} \text{ Pt-Co}$ ) y con bajos valores de NOD ( $\approx 30 \text{ } \mu\text{M}$ ), PRS ( $\approx 0,6 \text{ } \mu\text{M}$ ) y PD ( $\approx 1,0 \text{ } \mu\text{M}$ ). Por otra parte, Lo1 se diferenció significativamente de los ambientes de la llanura aluvial por sus altos valores de Col/Clo (Tabla III-3.)



**Figura III-3.** Nivel hidrométrico de Lo1 en la estación Puerto Paraná (línea negra) y temperatura ambiente (línea gris) durante las fases hidrosedimentológicas analizadas en 2012. Los círculos indican las fechas de muestreo. Las líneas punteadas separan las fases hidrológicas.

**Tabla III-2.** Promedios y, entre paréntesis, rangos de variación de las variables limnológicas analizadas durante diferentes fases hidrosedimentológicas (2012) en ambientes con distinta conectividad hidrológica. Las referencias de los sitios fueron detalladas en la Tabla II-1. VC: velocidad de la corriente, Cond: conductividad, OD: oxígeno disuelto, % C<sub>aro</sub>: % de C aromático de la MODC, n/d: no detectado.

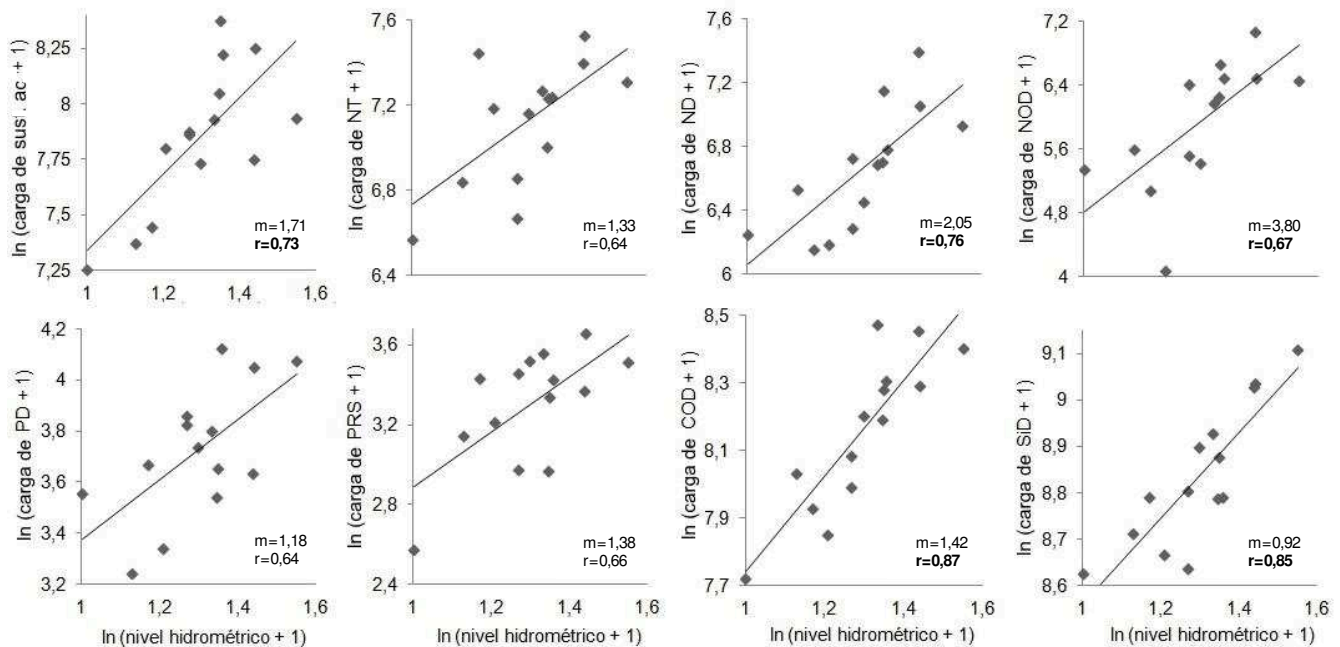
	Lo1	La1	Lo3	La3
VC (m s <sup>-1</sup> )	0,94 (0,73-1,17)		0,09 (0,05-0,45)	
Temperatura (°C)	20,5 (13,0-28,5)	19,8 (11,1-27,8)	19,3 (9,6-28,0)	17,9 (9,3-29,2)
Profundidad (m)	4,6 (3,3-8,8)	1,7 (0,5-2,7)	3,0 (1,7-4,3)	0,5 (0,2-1,3)
Z <sub>i</sub> /Z <sub>p</sub>	0,18 (0,03-0,32)	0,51 (0,21-1,00)	0,40 (0,12-0,81)	1
Turbidez (FTU)	62 (13-289)	62 (16-272)	48 (13-151)	75 (12-370)
Cond (µS cm <sup>-1</sup> )	84 (61-108)	83 (62-108)	100 (71-143)	80 (35-100)
Alcalinidad (meq L <sup>-1</sup> )	0,56 (0,42-0,78)	0,57 (0,44-0,76)	0,71 (0,43-1,11)	0,65 (0,30-1,07)
Acidez (meq L <sup>-1</sup> )	0,045 (0,030-0,072)	0,058 (0,022-0,119)	0,098 (0,025-0,174)	0,338 (0,036-0,994)
pH	6,6 (5,2-7,7)	6,6 (5,7-7,3)	6,6 (5,6-7,3)	6,5 (5,4-8,9)
OD (mg L <sup>-1</sup> )	7,8 (6,4-9,9)	7,5 (6,3-10,5)	6,4 (4,9-8,5)	2,9 (n/d-15,0)
OD (% saturación)	87,1 (62,5-118,9)	81,9 (60,2-121,9)	69,6 (56,1-94,8)	32,6 (0,0-171,6)
N-NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> (µM)	19,4 (10,8-29,3)	17,1 (10,3-24,1)	10,6 (2,8-20,1)	1,3 (n/d-6,6)
N-NO <sub>2</sub> <sup>-</sup> (µM)	0,07 (n/d-0,15)	0,07 (n/d-0,16)	0,08 (n/d-0,23)	0,02 (n/d-0,13)
N-NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> (µM)	3,8 (n/d-20,1)	3,8 (n/d-22,2)	5,2 (n/d-43,7)	2,8 (n/d-18,2)
NOD (µM)	28,4 (3,9-65,6)	27,3 (6,0-63,1)	31,5 (3,1-66,6)	66,6 (33,5-97,0)
ND (µM)	51,7 (31,9-90,0)	48,2 (27,3-86,1)	47,4 (9,3-92,3)	70,7 (37,9-115,1)
NP (µM)	28,2 (0,9-84,5)	26,6 (2,3-81,8)	24,5 (1,0-78,2)	54,0 (1,3-220,6)
NT (µM)	78,8 (50,1-116,4)	73,2 (43,2-112,3)	68,8 (48,8-102,0)	124,0 (50,7-315,6)
PRS (µM)	0,73 (0,42-0,95)	0,68 (0,30-0,93)	0,50 (0,11-0,99)	1,82 (0,40-5,02)
POD (µM)	0,41 (0,08-0,83)	0,27 (n/d-0,69)	0,38 (0,04-0,90)	0,76 (0,22-1,38)
PD (µM)	1,1 (0,8-1,6)	1,0 (0,6-1,3)	0,9 (0,2-1,4)	2,6 (0,9-6,4)
PP (µM)	3,9 (0,7-10,1)	2,5 (0,2-8,1)	1,8 (0,7-4,5)	4,3 (0,7-11,3)
PT (µM)	5,1 (2,0-11,4)	3,5 (1,5-9,2)	2,7 (1,6-4,7)	6,8 (1,9-14,4)
SiD (µM)	211 (178-233)	208 (176-230)	203 (163-248)	131 (2-223)
NID/PRS	34 (16-80)	33 (17-76)	69 (4-484)	3 (0-17)
ND/PD	48 (25-97)	53 (28-113)	84 (19-437)	36 (12-70)
NT/PT	22 (5-38)	31 (5-63)	27 (15-46)	22 (11-72)
NID/SiD	0,11 (0,07-0,21)	0,10 (0,06-0,24)	0,08 (0,01-0,29)	0,30 (0,00-3,52)
COD (µM)	252 (199-336)	259 (177-322)	320 (201-441)	858 (331-1266)
A <sub>250</sub> (m <sup>-1</sup> )	33 (17-48)	33 (14-48)	36 (16-51)	98 (48-151)
A <sub>365</sub> (m <sup>-1</sup> )	7 (3-11)	7 (2-11)	7 (2-11)	22 (11-36)
Color (mg L <sup>-1</sup> , Pt-Co)	35 (13-51)	32 (8-57)	32 (7-57)	87 (52-152)
% C <sub>aro</sub>	22 (14-26)	20 (5-24)	19 (7-22)	21 (11-26)
Clorofila-a (µg L <sup>-1</sup> )	2,3 (0,5-8,8)	3,8 (0,9-8,4)	11,6 (1,7-33,5)	11,6 (3,0-51,7)
Feo/Clo	1,04 (0,14-2,50)	0,40 (0,03-1,37)	0,26 (0,04-0,82)	0,63 (0,08-1,44)
Col/Clo	34,5 (2,0-74,0)	13,2 (2,0-32,4)	8,2 (0,3-24,8)	13,4 (1,3-33,7)



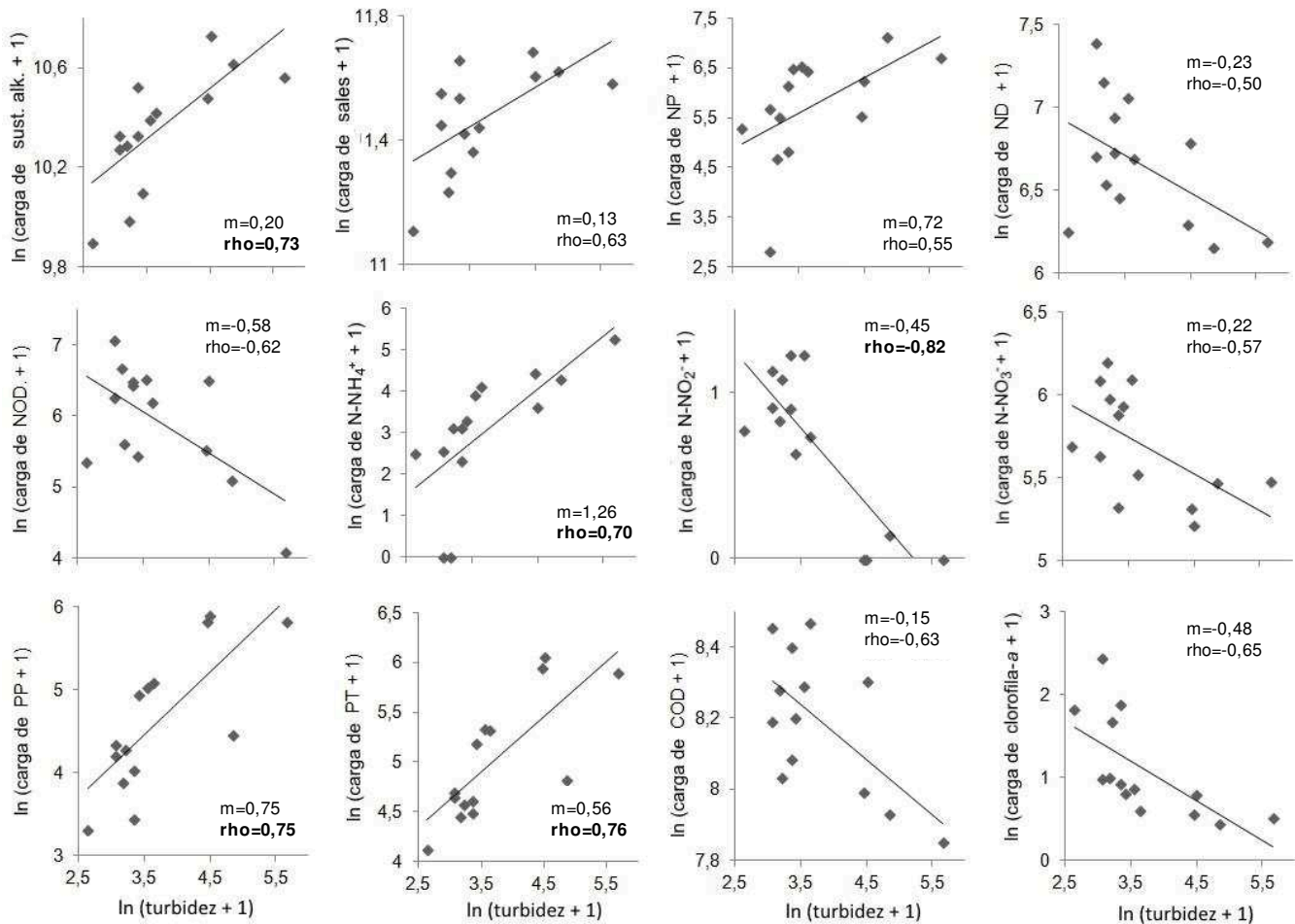
**Tabla III-3.** Diferencias entre ambientes con distinta conectividad hidrológica muestreados durante diferentes fases hidrosedimentológicas (2012) de acuerdo con el test de Kruskal-Wallis y post test de Dunn. Las referencias de los sitios fueron detalladas en la Tabla II-1. Sólo se muestran las diferencias estadísticamente significativas ( $p < 0,05$ ).

	Lo1	La1	Lo3
<i>Velocidad de la corriente</i> ( $H= 20,28; p= 6,69 \times 10^{-6}$ )			
Lo3	$7,45 \times 10^{-6}$		
<i>Z<sub>i</sub>/Z<sub>p</sub></i> ( $H=37,2; p=2,52 \times 10^{-8}$ )			
La1	0,0046		
La3	$4,12 \times 10^{-6}$	$5,22 \times 10^{-5}$	$1,52 \times 10^{-5}$
<i>OD</i> ( $H= 22,01; p= 6,501 \times 10^{-5}$ )			
La3	0,00331	0,00196	0,00531
<i>Acidez</i> ( $H=25,66; p= 1,24 \times 10^{-5}$ )			
Lo3	0,0421		
La3	0,00027	0,00136	0,0436
<i>COD</i> ( $H=25,78; p=1,06 \times 10^{-5}$ )			
La3	0,00064	0,00045	0,0030
<i>N-NO<sub>3</sub><sup>-</sup></i> ( $H= 39,99; p= 1,07 \times 10^{-8}$ )			
Lo3	0,0047	0,037	
La3	$1,33 \times 10^{-5}$	$1,33 \times 10^{-5}$	$8,062 \times 10^{-5}$
<i>N-NO<sub>2</sub><sup>-</sup></i> ( $H= 12,54; p= 0,0057$ )			
La3	0,040	0,015	0,017
<i>NID</i> ( $H= 32,66; p= 3,81 \times 10^{-7}$ )			
Lo3	0,033		
La3	$4,48 \times 10^{-5}$	$7,96 \times 10^{-5}$	0,0016
<i>NOD</i> ( $H= 26,04; p= 9,359 \times 10^{-6}$ )			
La3	0,00017	0,00012	0,00114
<i>ND</i> ( $H=10,78; p=0,013$ )			
La3		0,038	0,028
<i>NT</i> ( $H=14,87; p=0,0019$ )			
La3	0,043	0,024	0,007
<i>PRS</i> ( $H= 19,95; p= 0,00017$ )			
La3	0,025	0,011	0,0018
<i>POD</i> ( $H=16,54; p=0,00088$ )			
La3		0,0018	0,025
<i>PD</i> ( $H= 26,21; p= 8,6 \times 10^{-6}$ )			
La3	0,0022	0,0004	0,0003
<i>PT</i> ( $H=15,16; p=0,0017$ )			
La3			0,0044
<i>SiD</i> ( $H= 14,12; p= 0,0027$ )			
La3	0,017	0,015	
<i>A<sub>250</sub></i> ( $H=33,14; p= 3,015 \times 10^{-7}$ )			
La3	$2,49 \times 10^{-5}$	$2,48 \times 10^{-5}$	$3,032 \times 10^{-5}$
<i>A<sub>365</sub></i> ( $H=33,1; p= 3,07 \times 10^{-7}$ )			
La3	$2,03 \times 10^{-5}$	$2,24 \times 10^{-5}$	$2,48 \times 10^{-5}$
<i>Color</i> ( $H= 32,51; p= 4,076 \times 10^{-7}$ )			
La3	$2,03 \times 10^{-5}$	$3,67 \times 10^{-5}$	$3,67 \times 10^{-5}$
<i>% de C aromático de la MODC</i> ( $H= 10,63; p= 0,014$ )			
Lo3	0,019		
<i>Clorofila-a</i> ( $H= 25,63; p= 1,14 \times 10^{-5}$ )			
Lo3	0,0018		
La3	0,0007	0,0047	
<i>Col/Clo</i> ( $H= 14,68; p= 0,0021$ )			
Lo1		0,037	0,007

En Lo1, el nivel hidrométrico se correlacionó significativamente con el transporte de materiales (Figura III-4) y con un gran número de variables limnológicas (Tabla III-4). Los momentos de mayor nivel hidrométrico presentaron un aumento de color ( $p < 0,01$ ), cociente Col/Clo ( $p < 0,05$ ), carga y concentración de COD, NOD y ND ( $p < 0,01$  y  $p < 0,05$ , respectivamente), y carga de SiD, materiales con tendencia ácida ( $p < 0,01$ ), PRS, PD y NT ( $p < 0,05$ ). Considerando las regresiones lineales del transporte de materiales en función del nivel hidrométrico, el NOD tuvo la mayor pendiente ( $m=3,8$ ) mientras el SiD tuvo la menor ( $m=0,92$ ). La velocidad de la corriente aumentó durante la limnofase y se asoció positivamente con la clorofila-*a* y negativamente con el cociente Col/Clo ( $p < 0,05$ ). En la laguna Miní (La1) y el arroyo Miní (Lo3), el régimen hidrológico presentó similares asociaciones con las condiciones limnológicas respecto a Lo1 (Tabla III-4); pero en Lo3, el aumento del nivel hidrométrico del cauce principal también se relacionó con un aumento en la aromaticidad de la MODC ( $p < 0,05$ ), el cociente Col/Clo y la concentración de PRS, y con un descenso de conductividad, alcalinidad y clorofila-*a* ( $p < 0,01$ ). En Lo3, la MODC estuvo estrechamente asociada a la dinámica del P: la concentración y la aromaticidad de la MODC se asociaron positivamente con el PD, PRS ( $p < 0,01$ ) y PP ( $p < 0,05$ ).



**Figura III-4.** Transporte de materiales en Lo1 durante las fases hidrosedimentológicas analizadas en 2012 en función del nivel hidrométrico. Se muestran los coeficientes de correlación de Pearson estadísticamente significativos ( $p < 0,05$ ) entre el nivel hidrométrico y la carga de materiales, y las pendientes de las regresiones lineales ( $m$ ). Los valores en negrita indican  $p < 0,01$ . Sust ac: sustancias ácidas.



**Figura III-5.** Transporte de materiales en Lo1 durante las fases hidrosedimentológicas analizadas en 2012 en función de la turbidez. Se muestran los coeficientes de correlación de Spearman estadísticamente significativos ( $p < 0,05$ ) entre la turbidez y la carga de materiales, y las pendientes de las regresiones lineales ( $m$ ). Los valores en negrita indican  $p < 0,01$ . Sust alk: sustancias alcalinas.

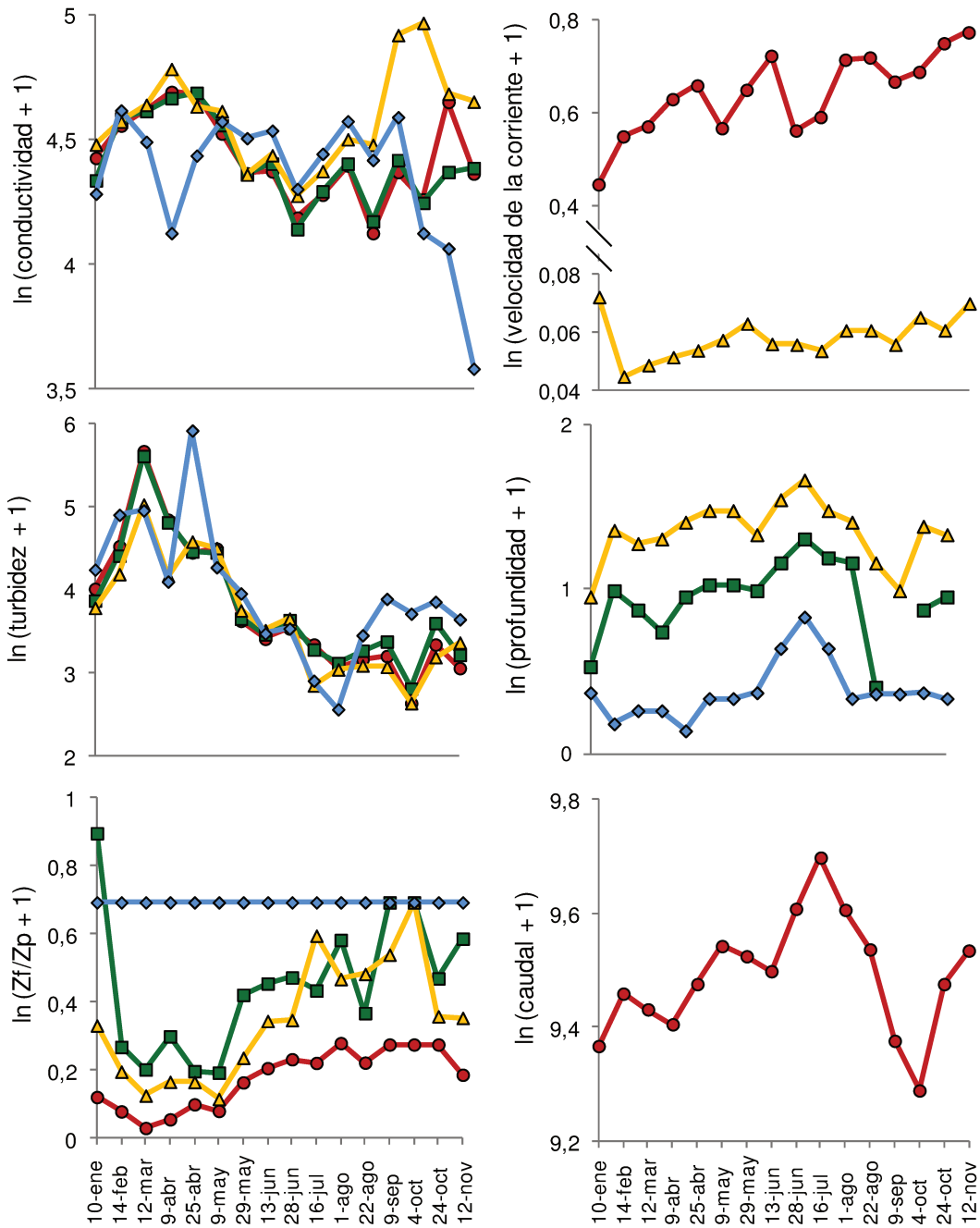
En Lo1, la turbidez también presentó correlaciones significativas con el transporte de materiales (Figura III-5) y con las condiciones limnológicas (Tabla III-4). Los momentos con mayor turbidez presentaron un aumento del transporte y concentración de sales, sustancias con tendencia alcalina,  $N-NH_4^+$ , PT, PP ( $p < 0,01$ ) y NP ( $p < 0,05$ ); y una reducción del transporte y concentración de  $N-NO_2^-$  ( $p < 0,01$ ),  $N-NO_3^-$ , NOD, ND y clorofila-*a* ( $p < 0,05$ ). Considerando las regresiones lineales del transporte de materiales en función de la turbidez, el  $N-NH_4^+$  tuvo el mayor valor absoluto de la pendiente ( $m=1,26$ ) mientras las sales tuvieron el menor ( $m=-0,13$ ). Asimismo, los momentos de mayor turbidez fueron caracterizados por una reducción del cociente  $Z_t/Z_p$  ( $p < 0,01$ ) y de la aromaticidad de la MODC, y por un aumento de los cocientes Col/Clo y Feo/Clo ( $p < 0,05$ ). El aumento de la concentración de NP se relacionó con un incremento de  $N-NH_4^+$  ( $p < 0,01$ ), mientras que éste último se asoció negativamente

con las concentraciones de NOD, ND ( $p < 0,01$ ) y  $N\text{-NO}_2^-$  ( $p < 0,05$ ). En La1 y Lo3, el régimen sedimentológico presentó asociaciones similares con las condiciones limnológicas respecto a Lo1 (Tabla III-4), aunque en Lo3 no se observaron relaciones de la turbidez con la biomasa y estado fisiológico del fitoplancton. La relación negativa entre la turbidez y la concentración de COD fue fuerte en Lo3 ( $p < 0,01$ ) y, en cambio, más débil en La1 ( $p < 0,05$ ).

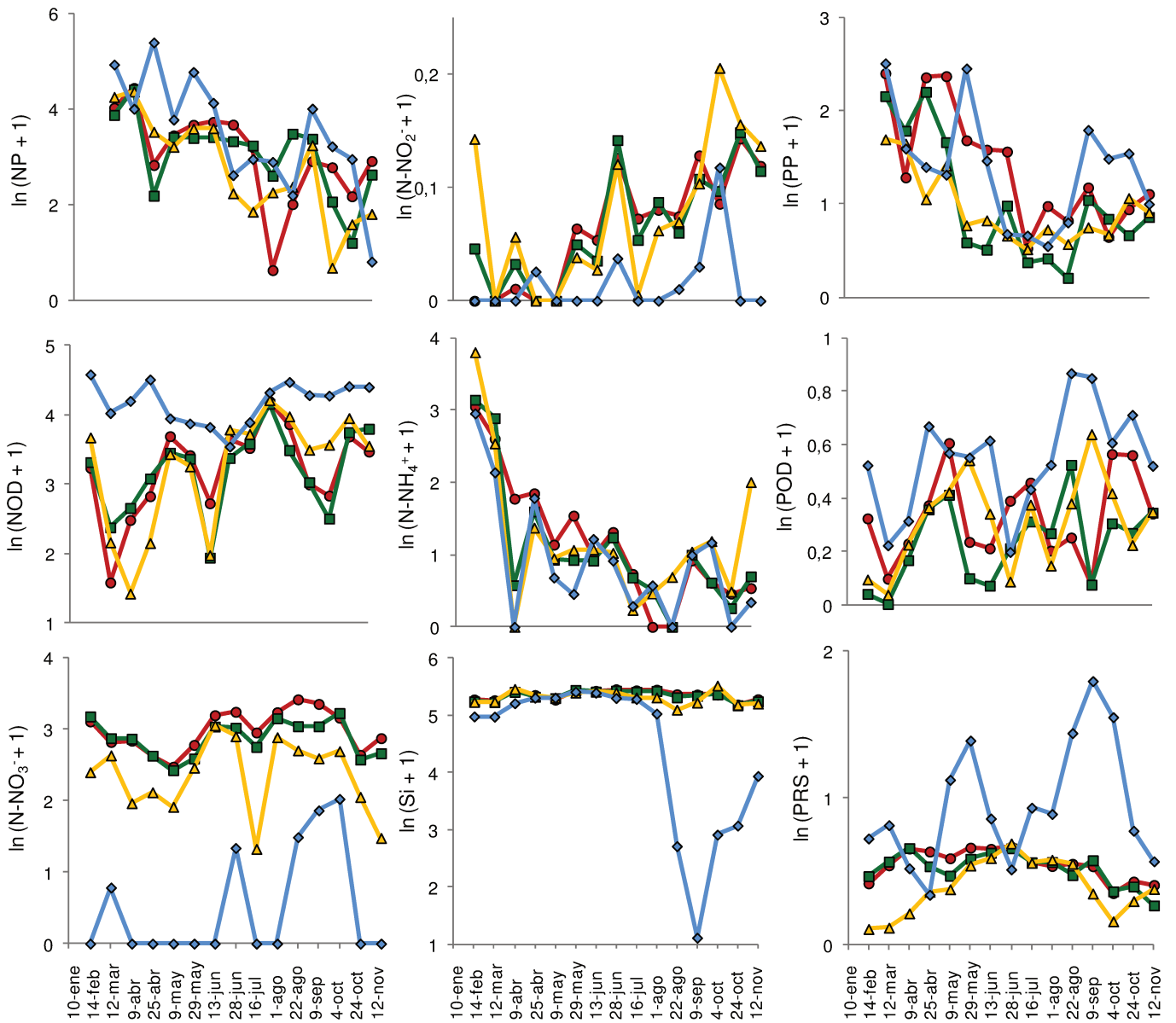
En La3, el aumento del nivel hidrométrico de Lo1 se asoció a una reducción de la concentración de muchas especies químicas, tales como COD ( $p < 0,01$ ),  $N\text{-NO}_2^-$ , PT y PP ( $p < 0,05$ ) (Tabla III-4). Asimismo, el aumento del nivel hidrométrico de Lo1 se asoció con un mejoramiento del estado fisiológico del fitoplancton en La3 (correlación negativa del nivel hidrométrico con el cociente Feo/Clo:  $p < 0,01$ ). Los momentos de menor profundidad fueron caracterizados por mayor turbidez ( $p < 0,01$ ), la cual se vinculó a aumentos de NT ( $p < 0,01$ ), NP, PP, clorofila-*a* y  $N\text{-NH}_4^+$  ( $p < 0,05$ ). El aumento de la concentración de MODC de alta aromaticidad observado en los muestreos posteriores a la inundación se asoció con un descenso de la concentración de oxígeno disuelto ( $p < 0,01$ ) y, al igual que en Lo3, con un aumento de la concentración de PD y PP ( $p < 0,05$ ). Por otra parte, el cociente Col/Clo se asoció positivamente con la acidez ( $p < 0,01$ ) y presentó los menores valores durante la limnofase tardía aunque fue muy variable durante la potamofase y el aislamiento temprano.

Las Figuras III-6, III-7 y III-8 muestran la dinámica de las variables físicas, nutrientes, alcalinidad, acidez, pH, oxígeno disuelto, color, aromaticidad de la MODC, COD y pigmentos fitoplanctónicos en Lo1 y ambientes de la llanura aluvial (Lo3, La1 y La3). Aunque el NID no se relacionó significativamente con el régimen hidrológico, los picos de nivel hidrométrico (9 de mayo, 16 de julio y 24 de octubre) coincidieron con descensos de la concentración de este nutriente (especialmente de  $N\text{-NO}_3^-$ ) en todos los ambientes. Sin embargo, las concentraciones fueron altas durante otros momentos de alto nivel hidrométrico. El incremento de la concentración de  $N\text{-NH}_4^+$  durante el pulso sedimentológico también se observó en la laguna Aislada (La3). En este ambiente, muchas variables asociadas negativamente al nivel hidrométrico, tales como PRS,  $N\text{-NO}_3^-$  y clorofila-*a*, presentaron una alta variabilidad temporal durante aguas altas impidiendo un mayor número de correlaciones significativas con el estado hidrológico del sistema. El único nutriente cuya concentración aumentó en La3 durante la potamofase fue SiD. No obstante, su concentración fue cuatro veces mayor durante la limnofase previa a la inundación en comparación con el aislamiento temprano posterior a la misma, cuando un marcado descenso fue observado. Numerosas variables limnológicas asociadas a la turbidez en Lo1 y ambientes conectados (Lo3 y La1) presentaron sus valores máximos en diferentes momentos del pulso sedimentológico (Figura III-6, Figura III-7 y Figura III-8). Asimismo, el pico de turbidez (febrero-abril de 2012) fue mayor en Lo1 (promedio: 169 FTU) y tendió a disminuir hacia los sitios de la llanura aluvial conectados con este ambiente (La1: 158 FTU, Lo3: 93 FTU). Por otra parte, los valores de PRS fueron

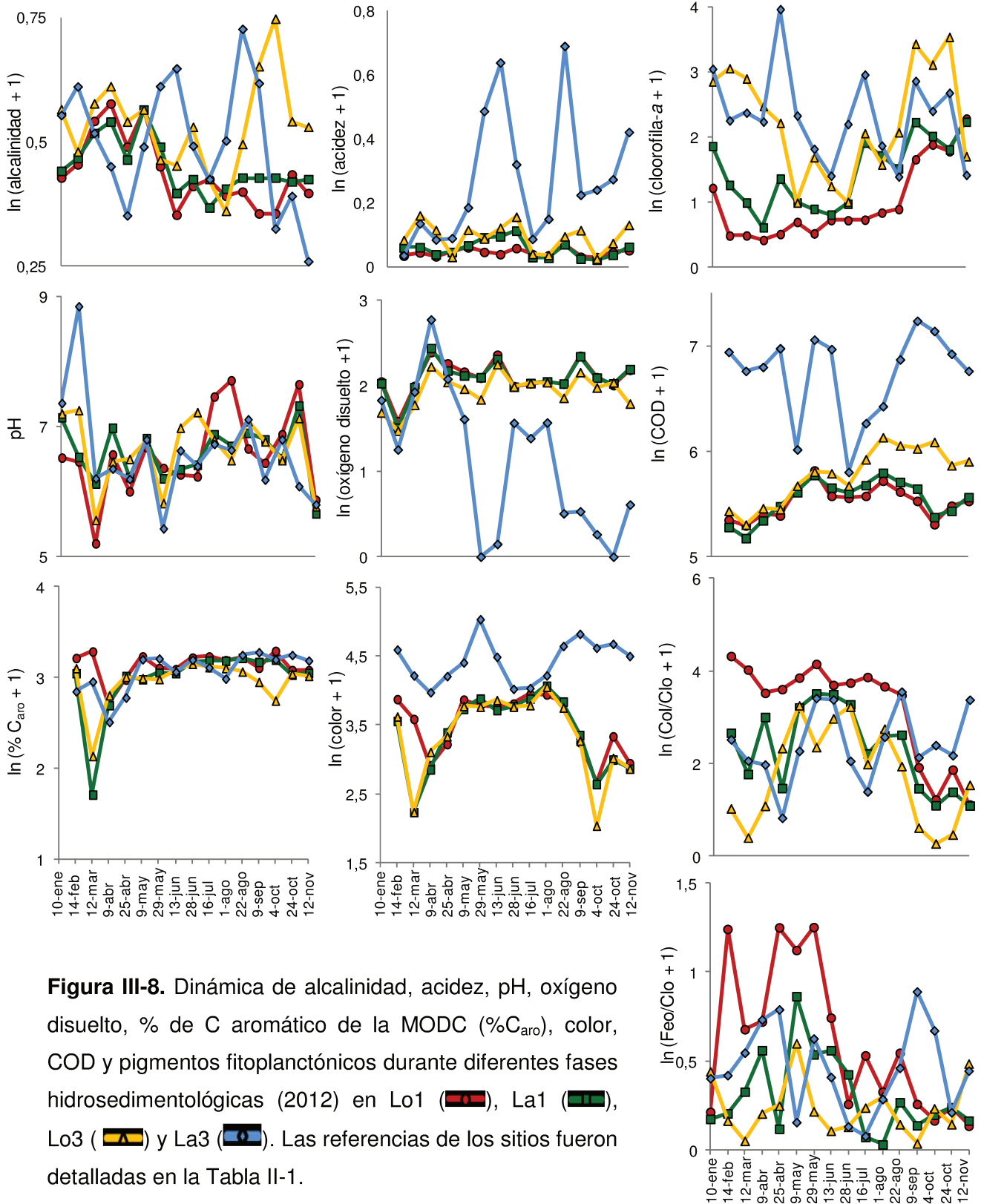
altos en Lo1 y La1 durante el arribo de las aguas de creciente del río Bermejo en comparación con la limnofase exenta de esta influencia.



**Figura III-6.** Dinámica de variables físicas durante diferentes fases hidrosedimentológicas (2012) en Lo1 (●), La1 (■), Lo3 (▲) y La3 (◆). Las referencias de los sitios fueron detalladas en la Tabla II-1.



**Figura III-7.** Dinámica de nutrientes durante diferentes fases hidrosedimentológicas (2012) en Lo1 (■), La1 (■), Lo3 (▲) y La3 (◊). Las referencias de los sitios fueron detalladas en la Tabla II-1.



**Figura III-8.** Dinámica de alcalinidad, acidez, pH, oxígeno disuelto, % de C aromático de la MODC (%C<sub>aro</sub>), color, COD y pigmentos fitoplanctónicos durante diferentes fases hidrosedimentológicas (2012) en Lo1 (●), La1 (■), Lo3 (▲) y La3 (◆). Las referencias de los sitios fueron detalladas en la Tabla II-1.

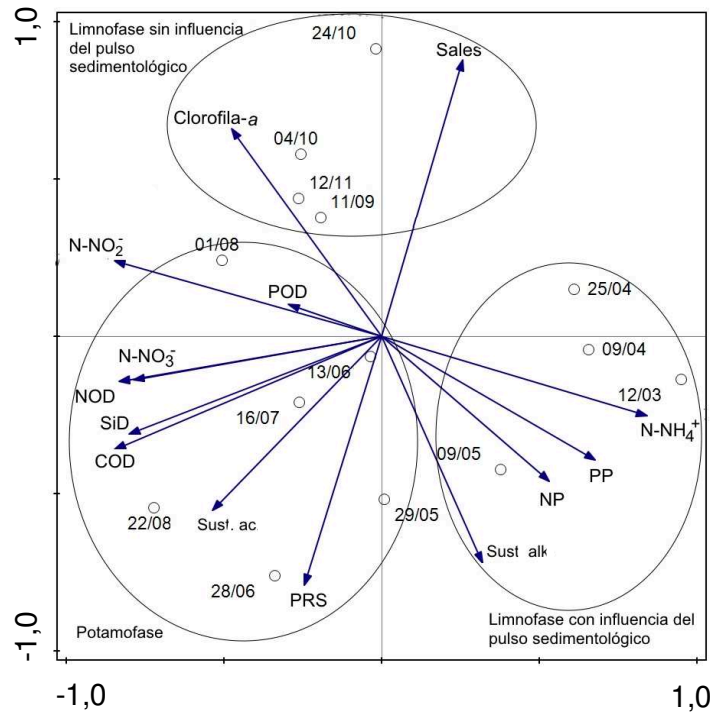
En Lo1, los dos primeros ejes del PCA considerando el transporte de materiales explicaron el 65% (primer eje: 41%, segundo eje: 24%) de la variabilidad de las muestras (Figura III-9); mientras que considerando las variables limnológicas analizadas explicaron el 60% (primer eje: 43%, segundo eje: 17%) (Figura III-10a). En La1 y Lo3, los dos primeros ejes del PCA considerando las variables limnológicas explicaron el 57% (primer eje: 39%, segundo eje: 18%) y el 53% (primer eje: 31%, segundo eje: 22%) de la variabilidad de las muestras, respectivamente (Figura III-10b y Figura III-10c). En todos estos análisis, el ordenamiento de las muestras permitió distinguir tres grupos. Éstos reflejaron el estado hidrosedimentológico del sistema: limnofase con arribo de las aguas de creciente del río Bermejo, potamofase y limnofase sin influencia de la creciente del río Bermejo. La limnofase influenciada por la creciente del río Bermejo fue el período más turbio, y se asoció a altas cargas y concentraciones de PRS (excepto en Lo3),  $\text{N-NH}_4^+$ , nutrientes particulados y alcalinidad; y a bajas cargas y concentraciones de  $\text{N-NO}_3^-$  y  $\text{N-NO}_2^-$ . La potamofase se caracterizó por un aumento del color del agua, carga y concentraciones de sustancias ácidas (excepto en Lo3), nutrientes orgánicos, COD y PRS, y carga de SiD en Lo1. La limnofase que no fue afectada por la creciente del río Bermejo se caracterizó por un aumento de las cargas y concentraciones de clorofila-*a*, así como por mayores valores de  $Z_f/Z_p$ . En Lo1 y La1, el cociente Feo/Clo se asoció con la limnofase influenciada por la creciente del río Bermejo, mientras en Lo3 se asoció con la potamofase. Aunque la conductividad se asoció con la limnofase afectada por la creciente del Bermejo en todos los ambientes, la carga de sales en Lo1 se asoció con la limnofase sin dicha influencia.

En La3, los dos primeros ejes del PCA considerando las variables limnológicas analizadas explicaron el 57% (primer eje: 33%, segundo eje: 24%) de la variabilidad de las muestras, cuyo ordenamiento también resultó en tres grupos (Figura III-10d): limnofase tardía previa a la inundación, potamofase y limnofase temprana posterior a la inundación. La limnofase tardía se asoció a mayores valores de turbidez,  $\text{N-NH}_4^+$ , PP, NP, oxígeno disuelto, clorofila-*a* y Feo/Clo. La potamofase se caracterizó por un aumento de profundidad, aromaticidad de la MODC, pH, conductividad, alcalinidad y SiD; así como por una disminución de los demás nutrientes. Finalmente, la limnofase temprana posterior a la inundación se caracterizó por un incremento de la mayoría de los componentes disueltos ( $\text{N-NO}_3^-$ ,  $\text{N-NO}_2^-$ , NOD, PRS, POD, COD, color y acidez).

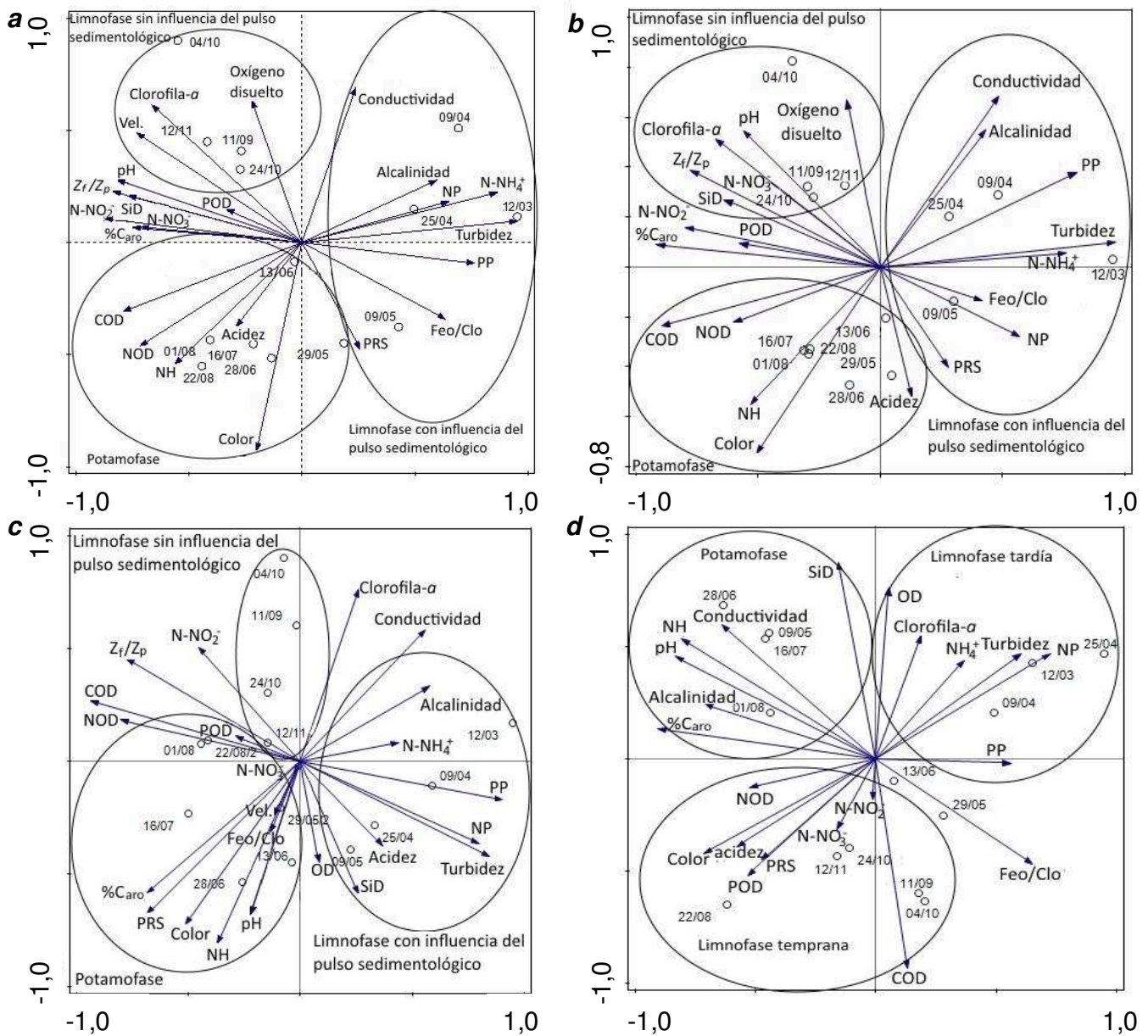
La dinámica temporal de las variables limnológicas fue similar en Lo1 y La1, con altos coeficientes de correlación entre estos ambientes (Tabla III-5). También se observaron correlaciones significativas de la dinámica de muchas variables limnológicas entre Lo1 y Lo3, y entre Lo3 y La1, aunque generalmente con menores significancias estadísticas y coeficientes de correlación. La dinámica de las variables en La3 se relacionó menos con las de los otros ambientes. No obstante,



algunas variables (principalmente las formas del NID) fueron positiva y significativamente correlacionadas entre La3 y los demás sitios.



**Figura III-9.** Ordenamiento de las muestras de Lo1 correspondientes a diferentes fases hidrosedimentológicas (2012) de acuerdo con un PCA considerando el transporte de materiales. Sust alk: sustancias alcalinas, Sust ac: sustancias ácidas.



**Figura III-10.** Ordenamiento de las muestras de Lo1 (a), La1 (b), Lo3 (c) y La3 (d) correspondientes a diferentes fases hidrosedimentológicas (2012) de acuerdo con un PCA considerando las variables limnológicas medidas. NH: nivel hidrométrico del cauce principal, %C<sub>aro</sub>: % de C aromático de la MODC.

**Tabla III-4.** Coeficientes de correlación de Pearson entre variables limnológicas en Lo1, La1, Lo3 y La3 considerando diferentes fases hidrosedimentológicas (2012). Las referencias de los sitios fueron detalladas en la Tabla II-1, y las referencias de las variables en la sección Abreviaturas y Símbolos. Sólo las correlaciones significativas son mostradas. Los números en negrita y normales indican  $p < 0,01$  y  $p < 0,05$ , respectivamente.

	Variable	NH	Z <sub>f</sub> /Z <sub>p</sub>	Cond	Alk	%C <sub>aro</sub>	N-NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	N-NO <sub>2</sub> <sup>-</sup>	N-NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	NOD	ND	NP	PT	PP	Clo	Feo/Clo	Col/Clo				
Lo1	NH																0,61				
	VC														0,65		-0,61				
	Turb		<b>-0,81</b>	<b>0,70</b>	<b>0,89</b>	-0,53	<b>0,86</b>	<b>-0,78</b>	-0,56	-0,65	-0,6	0,58	<b>0,79</b>	<b>0,78</b>	-0,65	0,57	0,54				
	Cond				<b>0,70</b>																
	N-NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>							-0,62		<b>-0,79</b>	<b>-0,76</b>	<b>0,77</b>									
	NID								<b>0,85</b>												
	NOD	0,60																			
	ND	0,59								<b>0,88</b>											
	PT														<b>0,99</b>						
	COD	0,64								<b>0,73</b>											
	Color	<b>0,78</b>									0,57										
OD						<b>-0,70</b>															
Clo																<b>-0,72</b>					
Feo/Clo			<b>-0,71</b>																		
	Variable	NH	Prof	Z <sub>f</sub> /Z <sub>p</sub>	Cond	Alk	Acidez	COD	%C <sub>aro</sub>	N-NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	N-NO <sub>2</sub> <sup>-</sup>	N-NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	NOD	NP	PT	PP	PD	SiD	Clo	Feo/Clo	
La1	Prof	<b>0,74</b>																			
	Turb			<b>-0,82</b>	<b>0,77</b>	<b>0,78</b>		-0,65	<b>-0,85</b>	<b>0,72</b>	-0,66				<b>0,88</b>	<b>0,86</b>				-0,63	
	Cond					0,65															
	NID											<b>0,80</b>									
	NOD	0,61																			
	ND	0,54												<b>0,87</b>							
	NT														<b>0,69</b>						
	PP															<b>0,99</b>					
	COD	0,57							<b>0,73</b>					0,56							
	Color	<b>0,70</b>																<b>0,66</b>	0,59		
	OD		-0,65																		
Clo				<b>0,69</b>																	
Col/Clo																					
																					<b>-0,76</b>

Tabla III-4. Continuación

	Variable	NH	Z <sub>i</sub> /Z <sub>p</sub>	Cond	COD	Color	%C <sub>aro</sub>	N-NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	N-NO <sub>2</sub> <sup>-</sup>	N-NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	NOD	ND	NP	PT	PP	PD	Clo	Col/Clo
Lo3	NH																	<b>0,70</b>
	Prof	<b>0,95</b>																<b>0,69</b>
	Turb		<b>-0,93</b>		<b>-0,92</b>				-0,63			-0,66	-0,60	<b>0,77</b>	<b>0,85</b>	<b>0,82</b>		
	Cond	<b>-0,86</b>																
	Alk	<b>-0,86</b>		<b>0,81</b>														0,57
	NID							0,54		<b>0,89</b>								
	NOD					<b>0,77</b>								<b>-0,77</b>				
	ND					<b>0,72</b>						<b>0,92</b>						
	NT									0,53				0,54				
	PD					0,56	<b>0,73</b>	<b>0,80</b>									<b>-0,76</b>	
	PRS	<b>0,78</b>					<b>0,88</b>	<b>0,76</b>									<b>-0,66</b>	<b>0,78</b>
	PP							0,66							<b>0,96</b>			
	PT							0,58										
% C <sub>aro</sub>	0,54				0,53	<b>0,75</b>												
	Variable	NH	Turb	Cond	Acidez	COD	Color	% C <sub>aro</sub>	OD	N-NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	N-NO <sub>2</sub> <sup>-</sup>	N-NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	ND	NT	PT	PP	PD	
La3	Prof	<b>0,66</b>	<b>-0,77</b>			-0,60								-0,75	-0,54	-0,62		
	Turb									0,59				<b>0,81</b>		0,56		
	Cond			<b>0,69</b>	0,54													
	Alk																	
	Acidez						0,56		<b>-0,69</b>									
	N-NO <sub>2</sub> <sup>-</sup>	-0,59																
	NID									<b>0,77</b>	0,62	<b>0,73</b>						
	NOD					0,57								<b>0,99</b>				
	ND					0,60												
	NP		0,65							0,59					<b>0,77</b>			
	NT					0,61												
	PD						<b>0,78</b>	0,60	-0,63							0,59		
	PRS						<b>0,71</b>	0,59	-0,57							0,61	<b>0,97</b>	
	PP	-0,58					0,55									<b>0,90</b>		
	PT	-0,61					<b>0,66</b>	<b>0,66</b>										
	COD	<b>-0,69</b>																
	%C <sub>aro</sub>						0,64		<b>-0,78</b>									
Color								<b>-0,84</b>										
Clo		0,57		<b>-0,73</b>														
Feo/Clo	<b>-0,76</b>					<b>0,79</b>												
Col/Clo				<b>0,86</b>					-0,63									

**Tabla III-5.** Coeficientes de correlación de Pearson entre Lo1, La1, Lo3 y La3 con relación a las variables limnológicas medidas. Las referencias de los sitios fueron detalladas en la Tabla II-1. Los números en negrita y normales indican  $p < 0,01$  y  $p < 0,05$ , respectivamente. %C<sub>aro</sub>: porcentaje de C aromático de la MODC.

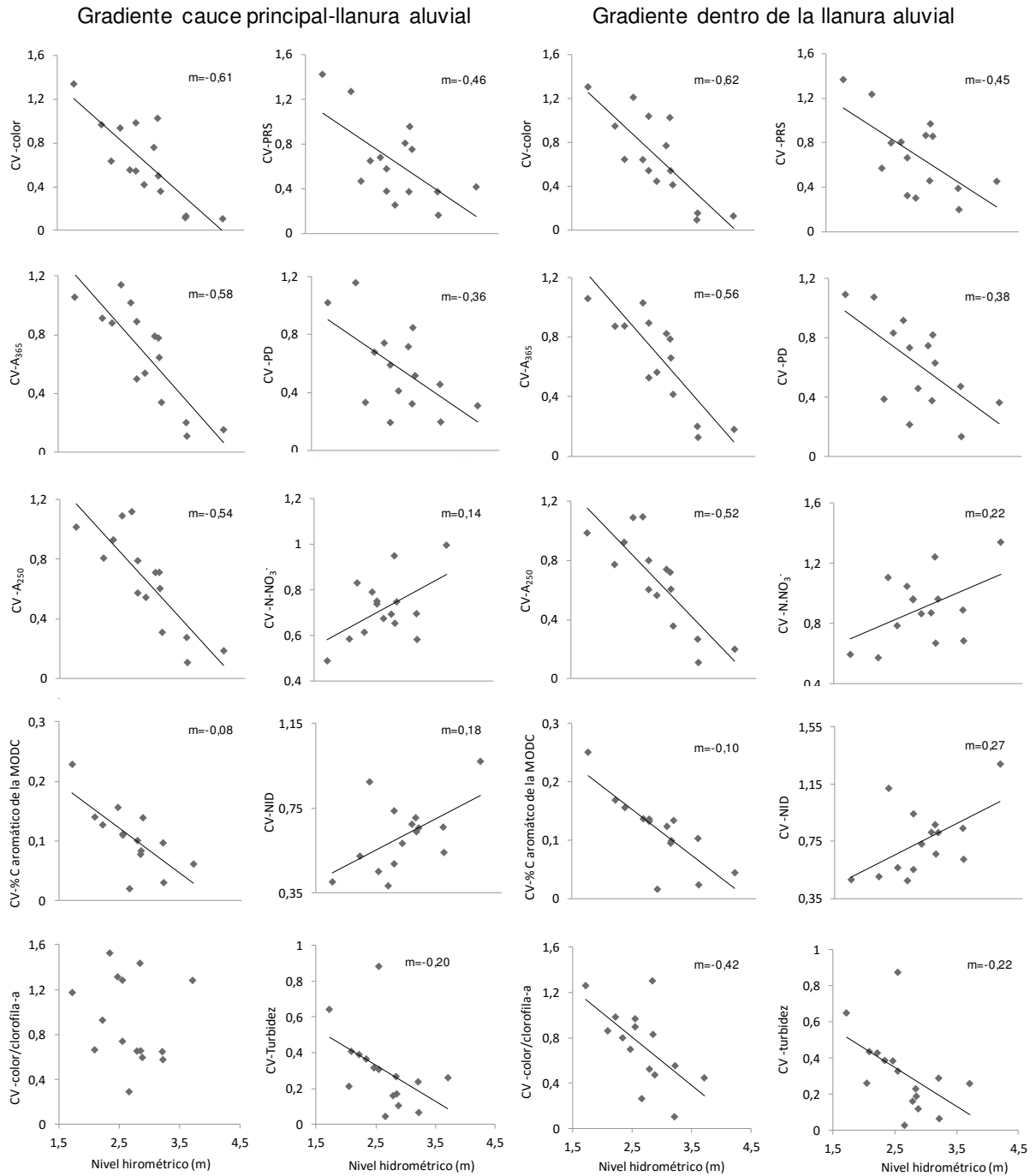
	<i>Turbidez</i>			<i>Conductividad</i>	<i>Color</i>		<i>%C<sub>aro</sub></i>		<i>pH</i>			<i>Alcalinidad</i>	<i>Acidez</i>		
	La1	Lo3	La3	La1	La1	Lo3	La1	La3	La1	Lo3	La3	La1	La1	Lo3	La3
Lo1	<b>0,99</b>	<b>0,94</b>	<b>0,71</b>	<b>0,89</b>	<b>0,74</b>	<b>0,77</b>	<b>0,85</b>	<b>0,71</b>	<b>0,69</b>			<b>0,86</b>	0,58		
La1		<b>0,94</b>	<b>0,72</b>			<b>0,95</b>		<b>0,71</b>		<b>0,66</b>				0,62	0,57
Lo3			<b>0,79</b>								0,61				

	<i>N-NH<sub>4</sub><sup>+</sup></i>			<i>N-NO<sub>2</sub><sup>-</sup></i>			<i>N-NO<sub>3</sub><sup>-</sup></i>			<i>NOD</i>		<i>NP</i>		
	La1	Lo3	La3	La1	Lo3	La3	La1	Lo3	La3	La1	Lo3	La1	Lo3	La3
Lo1	<b>0,90</b>	<b>0,68</b>	<b>0,76</b>	<b>0,94</b>	0,59		<b>0,87</b>	0,60	0,62	<b>0,84</b>	<b>0,80</b>	0,60	0,56	
La1		<b>0,86</b>	<b>0,92</b>					<b>0,66</b>	0,54		<b>0,76</b>		<b>0,69</b>	
Lo3			<b>0,85</b>			0,55								<b>0,70</b>

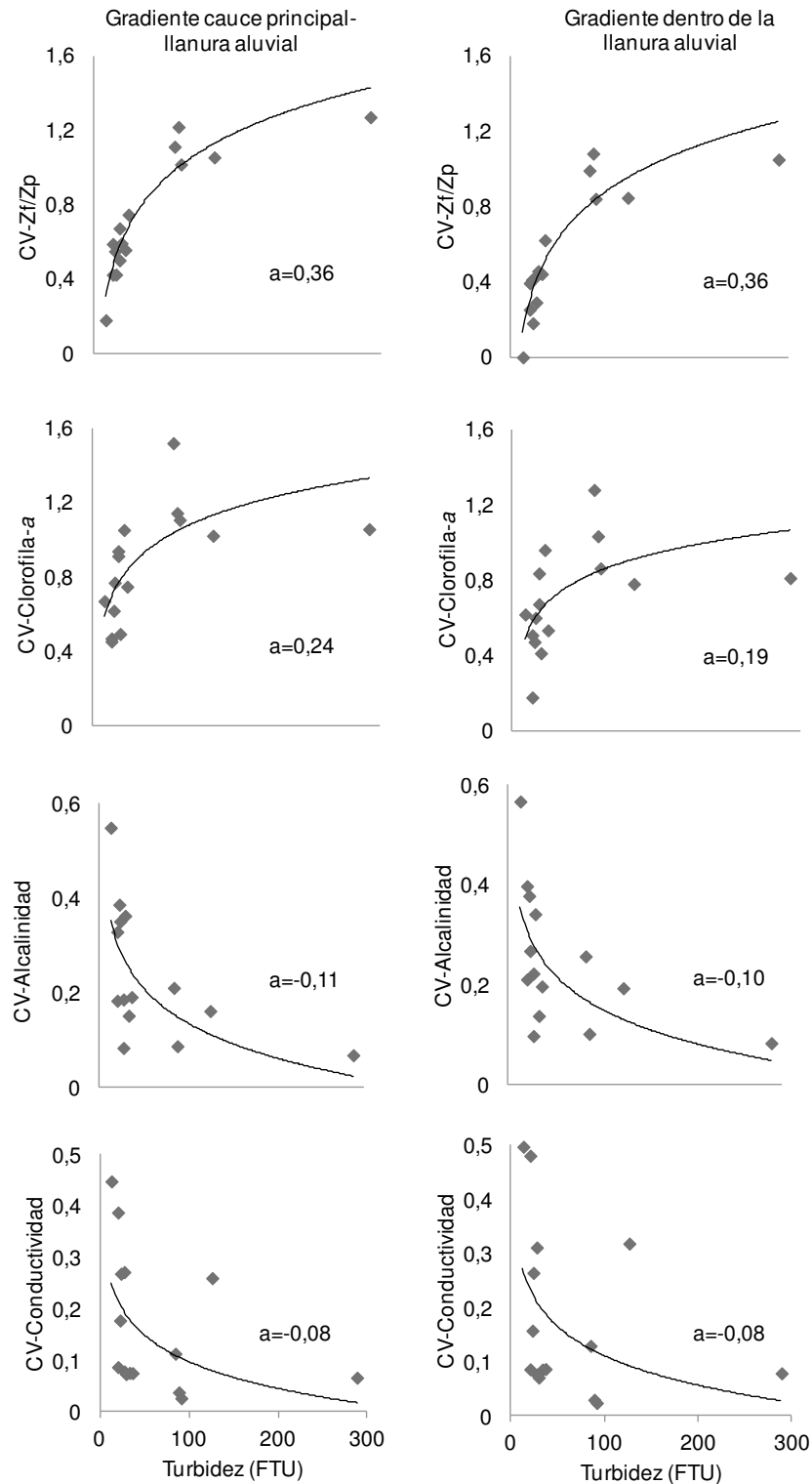
	<i>PRS</i>		<i>POD</i>	<i>PP</i>		<i>SiD</i>		<i>Clorofila-a</i>	<i>Oxígeno disuelto</i>	
	La1	Lo3	La1	La1	Lo3	La1	Lo3	La1	La1	Lo3
Lo1	<b>0,85</b>	0,55	0,56	<b>0,77</b>	0,64	<b>0,97</b>	0,54	<b>0,81</b>	<b>0,99</b>	<b>0,81</b>
La1					<b>0,81</b>		<b>0,67</b>			<b>0,81</b>

### *Heterogeneidad ambiental durante diferentes fases hidrosedimentológicas*

El régimen hidrosedimentológico presentó relaciones significativas con los coeficientes de variación (CV) de las variables limnológicas en el gradiente espacial. La regresión de tipo lineal presentó un buen ajuste en el caso de las relaciones CV vs. nivel hidrométrico (Figura III-11). En cambio, en el caso de las relaciones CV vs. turbidez, la regresión logarítmica presentó un mejor ajuste (Figura III-12). El aumento del nivel hidrométrico se relacionó, tanto en el gradiente espacial cauce principal-llanura aluvial como en el gradiente considerando sólo los ambientes de la llanura (dentro de la llanura), con una reducción de los CV del color ( $r=-0,81$  y  $-0,79$ ,  $p<0,001$ ),  $A_{250}$  ( $r=-0,83$  y  $-0,82$ ,  $p<0,001$ ),  $A_{365}$  ( $r=-0,84$  y  $-0,82$ ,  $p<0,001$ ), porcentaje de carbono aromático de la MODC ( $r=-0,80$  en ambas escalas espaciales,  $p<0,001$ ), NOD ( $r=-0,69$  y  $-0,66$ ,  $p<0,01$ ), PRS ( $r=-0,63$  y  $-0,64$ ,  $p<0,01$ ), PD ( $r=-0,60$  y  $-0,63$ ,  $p<0,05$ ) y turbidez ( $r=-0,63$  y  $-0,50$ ,  $p<0,05$ ); y con un aumento en los CV del NID ( $r=0,55$ ,  $p<0,05$  en ambas escalas espaciales) y  $N-NO_3^-$  (significancia estadística sólo en el gradiente cauce principal-llanura aluvial:  $r=0,52$ ,  $p<0,05$ ). Además, dentro de la llanura aluvial, el aumento del nivel hidrométrico se asoció a una reducción del CV del cociente Col/Clo ( $r=-0,62$ ,  $p<0,05$ ). Considerando las regresiones lineales de los CV en función del nivel hidrométrico, tanto en el gradiente espacial cauce principal-llanura aluvial como dentro de la llanura el color presentó los mayores valores absolutos de la pendiente ( $m=-0,61$  y  $-0,62$ , respectivamente) mientras el porcentaje de carbono aromático de la MODC presentó los menores ( $m=-0,08$  y  $-0,10$ , respectivamente). La turbidez, indicador del pulso sedimentológico, se relacionó, tanto en el gradiente espacial cauce principal-llanura aluvial como dentro de la planicie, con un aumento en los CV del cociente  $Z_f/Z_p$  ( $\rho=0,90$  y  $0,91$ ,  $p<0,00001$  en ambas escalas espaciales) y clorofila-*a* ( $\rho=0,77$ ,  $p<0,001$ ;  $\rho=0,59$ ,  $p<0,05$ ); y con un descenso de los CV de la conductividad ( $\rho=-0,63$  y  $-0,48$ ,  $p<0,05$ ) y alcalinidad ( $\rho=-0,57$  y  $-0,68$ ,  $p<0,05$ ). Considerando las regresiones logarítmicas de los CV en función de la turbidez, tanto en el gradiente espacial cauce principal-llanura aluvial como dentro de la llanura el cociente  $Z_f/Z_p$  tuvo los mayores valores absolutos de la pendiente ( $a=0,36$  en ambas escalas espaciales) mientras la conductividad tuvo los menores ( $a=-0,08$  en ambas escalas espaciales).



**Figura III-11.** Coeficientes de variación espacial (CV) de las variables limnológicas medidas durante diferentes fases hidrosedimentológicas (2012) en el gradiente cauce principal-llanura aluvial y dentro de la llanura aluvial, graficados en función del nivel hidrométrico del río Paraná. Las líneas de regresión lineal y sus pendientes (m) se muestran para aquellas variables cuyos CV se correlacionaron significativamente con el nivel hidrométrico (Pearson,  $p < 0,05$ ).



**Figura III-12.** Coeficientes de variación espacial (CV) de variables limnológicas durante diferentes fases hidrosedimentológicas (2012) en el gradiente cauce principal-llanura aluvial y dentro de la llanura aluvial, graficados en función de la turbidez del río Paraná (indicativa del estado sedimentológico del sistema). Las curvas de regresión logarítmica y sus pendientes (a) se muestran para aquellas variables cuyos CV se correlacionaron significativamente con la turbidez (Spearman,  $p < 0,05$ ).



## Discusión

### *Patrones espaciales en el gradiente cauce principal-llanura aluvial durante una limnofase*

Durante la limnofase, los patrones espaciales de algunas variables limnológicas fueron similares a los observados en estudios previos (O'Farrell y col., 1996; Izaguirre y col., 2001; Unrein, 2002; Maine y col., 2004; Zalocar de Domitrovic y col., 2007; Cardoso y col., 2012). De acuerdo con esto, desde el cauce principal (Lo1) hacia la laguna más aislada de la llanura aluvial (La4) se observó un aumento de la disponibilidad de luz en la columna de agua, clorofila-*a* y conductividad; y una reducción de la concentración de  $\text{N-NO}_3^-$  y del cociente Feo/Clo. El descenso de la profundidad desde Lo1 hacia la llanura aluvial contribuyó al aumento de la disponibilidad de luz en la columna de agua (mayor  $Z_t/Z_p$ ), lo cual probablemente favoreció el incremento de la biomasa fitoplanctónica y el mejoramiento de su estado fisiológico. El aumento de la conductividad desde Lo1 hacia la llanura aluvial está asociado a la concentración de iones por evapotranspiración en los ambientes más aislados (Mladenov y col., 2005), mientras que el descenso del  $\text{N-NO}_3^-$  fue atribuido en estudios previos a la intensificación de la desnitrificación y asimilación biológica en lagunas aisladas (Villar y col., 1998; Maine y col., op. cit.). El PRS presentó una tendencia espacial poco clara, con los mayores valores en los sitios más aislados, similarmente a lo señalado por otros autores (Drago, 1990; Carignan y Neiff, 1992; Bonetto y col., 1994; Villar y col., op. cit.).

Otras variables presentaron patrones espaciales diferentes a los frecuentemente observados: los mayores valores de pH y oxígeno disuelto se observaron en La4, mientras que la mayor turbidez se observó en la laguna con conexión indirecta al sistema fluvial (La2). El aumento del oxígeno disuelto y del pH en La4, donde se esperaba una reducción de sus valores debido a la elevada concentración de MODC (Vásquez, 1992; Villar y col., 1998), podría estar relacionado con la actividad fotosintética del fitoplancton en la cual las células liberan  $\text{O}_2$  y absorben dióxido de carbono ( $\text{CO}_2$ ) (Talling, 2010). Por otra parte, la turbidez suele ser mayor en los ambientes lóticos que en las lagunas de la llanura aluvial, donde el descenso de la velocidad de la corriente y el desarrollo de vegetación favorecen la sedimentación de partículas y su retención en el sistema radicular de las macrófitas (Hamilton y col., 1997; Izaguirre y col., 2001). Sin embargo, la reducción de la profundidad de la columna de agua durante la limnofase favorece la resuspensión de sedimentos en cuerpos de agua expuestos a la acción del viento (Maine y col., 2004), lo cual ocasiona un aumento de la turbidez tal como se observó en La2.

La concentración y el peso molecular de la MODC también fueron afectados por la conectividad hidrológica en el gradiente espacial. Los efectos de la conectividad sobre la MODC dependen de la magnitud de varios factores tales como evapoconcentración, dilución por ingreso de agua, salidas y aportes de MODC y tiempo de residencia del agua,

el cual afecta las transformaciones de la MODC (Mladenov y col., 2005; Peduzzi y col., 2008; Cawley y col., 2012; Siczko y Peduzzi, 2014). Coincidentemente con otros estudios (Mladenov y col., op. cit.; Cawley y col., op. cit.), la concentración de MODC se asoció negativamente con la conectividad hidrológica en el gradiente espacial. En La2, la MODC se caracterizó por alto peso molecular pero, contrariamente a lo esperado, La4 presentó MODC de peso molecular bajo. Los estudios mencionados anteriormente registraron MODC de peso molecular alto en sitios con baja conectividad hidrológica, los cuales fueron conectados con el sistema lótico durante los períodos de aguas altas. Este tipo de conectividad hidrológica determinó un gran aporte de MODC de origen terrestre, a diferencia de lo que parece ocurrir en una laguna aislada.

Al igual que en los ríos Okavango (Cawley y col., 2012) y Danubio (Mladenov y col., 2005), la MODC fue significativamente explicada por la conductividad, la cual se asoció positivamente con  $A_{250}$ . La conductividad eléctrica es una medida de la concentración de iones que responde a procesos de concentración-dilución. Por lo tanto, constituye un buen indicador del grado de conectividad hidrológica y tiende a aumentar desde el cauce principal hacia los cuerpos de agua de la llanura aluvial (Mladenov y col., op. cit.). La relación positiva entre conductividad y concentración de MODC indica que la evapoconcentración y el aporte de MODC sobrepasaron su dilución y degradación en los cuerpos de agua más aislados. La menor concentración de MODC registrada en los ambientes con mayor conectividad hidrológica es un reflejo de que su producción ocurre principalmente dentro de la llanura aluvial (Depetris y Kempe, 1993).

El bajo peso molecular de la MODC registrado en La4 puede deberse a varios factores relacionados con su baja conectividad hidrológica, los cuales pueden actuar simultáneamente. En primer lugar, la elevada conductividad eléctrica del agua es indicativa de alta fuerza iónica (Alva y col., 1991), lo cual favorece la reducción del peso molecular de la MODC (De Haan y col., 1987). En segundo lugar, la ausencia de conexión hidrológica superficial implica un alto tiempo de residencia del agua, lo cual también se asocia con la reducción del peso molecular de la MODC debido a su degradación durante largos períodos de tiempo (Curtis, 1998; Mazzuoli y col., 2005). En tercer lugar, las lagunas más aisladas se caracterizan por alta transmisión de la luz solar ( $Z_t/Z_p \approx 1$  en La4). Esto incrementa la degradación de la MODC a través de reacciones fotoquímicas, lo cual es acompañado de una reducción de su peso molecular (Osburn y col., 2009). En cuarto lugar, el aislamiento hidrológico y el aumento de la disponibilidad de luz en la columna de agua mejoran el desarrollo del fitoplancton, lo cual fue visualizado en La4 por altos valores de clorofila-*a* y bajos valores de Feo/Clo. En este sentido, las condiciones alcalinas del agua debidas a la actividad fotosintética del fitoplancton aumentan la susceptibilidad de la MODC a las reacciones fotoquímicas (Reche y col., 1999). En quinto lugar, el fitoplancton y

bacterioplancton, cuyo desarrollo es favorecido por el aislamiento hidrológico, producen MODC con menor peso molecular y mayor proporción de estructuras alifáticas en comparación con fuentes terrestres (Sundh y Bell, 1992; Peduzzi y col., 2008; Teixeira y col. 2011a, b). Finalmente, la conexión hidrológica subterránea reduciría el ingreso de MODC de alto peso molecular debido a que esta fracción es más hidrofóbica, por lo que es preferencialmente sorbida y retenida por partículas del suelo (Kaiser y col., 2002).

La resuspensión de sedimentos ocasiona cambios importantes en las condiciones químicas de lagunas someras debido al transporte de materiales desde los sedimentos del fondo hacia la columna de agua (Hamilton y Lewis, 1990). El viento genera movimientos del agua capaces de disturbar los sedimentos favoreciendo su resuspensión, lo cual es evidenciado por un aumento de turbidez (Izaguirre y col., 2001; Maine y col., 2004). Este fenómeno es frecuente durante aguas bajas cuando la columna de agua se reduce y los movimientos originados en la superficie pueden trasladarse hasta el fondo. La relación significativa entre la MODC y la turbidez puede ser atribuida a la resuspensión de sedimentos que ocurrió en La2. La asociación de este cuerpo de agua turbio a MODC de alto peso molecular puede tener dos causas no excluyentes. Por un lado, la elevada hidrofobia de la MODC de alto peso molecular determina que esta fracción sea preferencialmente retenida en los sedimentos del fondo, pudiendo ser desorbida cuando los sedimentos son resuspendidos (Davis y Gloor, 1981; Luider y col., 2003; Tipping, 2004). Por otro lado, la elevada concentración de sólidos suspendidos reduce la fotodegradación de la MODC. En aguas con baja concentración de partículas suspendidas, en cambio, la mayor radiación en el ambiente subacuático conduce a un marcado decrecimiento del peso molecular de la MODC debido a reacciones fotoquímicas (Osburn y col., 2009).

Puede concluirse que en el sistema del río Paraná Medio la conectividad hidrológica afecta la concentración de MODC, la cual aumenta desde el cauce principal hacia los ambientes más aislados de la llanura aluvial. Por otra parte, los resultados sugieren que la resuspensión de sedimentos en una laguna somera conduce a un incremento de MODC de alto peso molecular; mientras que el aislamiento hidrológico conduciría a un aumento de MODC de bajo peso molecular.

#### *Dinámica espacio-temporal de variables limnológicas en el sistema cauce principal-llanura aluvial y transporte de materiales en el río Paraná*

La mayor proporción de los sólidos suspendidos transportados por el río Paraná en sus tramos medio e inferior provienen, a través del río Paraguay, de los aportes del río Bermejo. La mayor parte del caudal, en cambio, proviene del Paraná Superior. Estos cursos fluviales drenan regiones geológicamente muy diferentes (Iriondo y Paira, 2007). El río Paraná Superior fluye principalmente sobre basaltos toleíticos y areniscas silíceas cubiertos por

suelos lateríticos ricos en óxidos de hierro y aluminio (región Jurásica-Cretácica). La cuenca superior del río Bermejo se encuentra en una región montañosa conformada por las tierras altas de la Puna, la ladera este de los Andes y las sierras subandinas, donde predominan las rocas sedimentarias de grano fino (ricas en carbonato y con abundante illita, arena y limo) asentadas sobre arenisca poco compacta. Dicha región montañosa aporta al tramo medio del río Paraná gran cantidad de sólidos con tendencia alcalina, sobre todo cuarzo de grano fino y limo, con menor proporción de arcillas. Este gran aporte de sólidos se debe a la elevada pendiente de la cuenca superior del Bermejo, que determina una alta tasa de erosión, principalmente durante la época lluviosa que suele ocurrir entre febrero y marzo y produce un aumento del caudal del río. Por lo tanto, en el Paraná Medio el porcentaje de sólidos suspendidos aportados por el río Bermejo aumenta durante el arribo de las aguas de creciente de este último. A pesar de que el nivel hidrométrico del Bermejo fue alto entre febrero y mayo de 2012, durante el arribo de esta creciente al Paraná Medio la turbidez y las cargas de muchos materiales que aumentaron en este período presentaron una gran variabilidad temporal. Esto sugiere que la calidad del agua aportada al Paraná Medio por el Bermejo varía durante la creciente de este último, probablemente debido a cambios en la calidad de la materia que ingresa al alto Bermejo a medida que transcurre su creciente.

El régimen hidrosedimentológico afectó las condiciones del ambiente acuático en el sistema río-llanura aluvial y el transporte de materiales por el curso fluvial, tal como ha sido previamente observado en el río Paraná Medio y en otros grandes ríos con llanura aluvial (Junk y col., 1989; Neiff, 1996; Tockner y col., 2010, Mayora y col., 2013). El pulso hidrosedimentológico afectó tanto a la dinámica temporal como a los patrones espaciales del sistema, ya que sus efectos variaron en el gradiente de conectividad hidrológica:

#### Cauce principal y laguna Miní

En la laguna Miní (La1), la dinámica de las variables limnológicas, así como sus valores, fueron muy similares respecto al cauce principal (Lo1) al cual se halla conectada directamente, a excepción del cociente  $Z_i/Z_p$  debido a las diferencias de profundidad entre la laguna y el río. El pulso de sedimentos afectó intensamente a ambos ambientes, aumentando el transporte y la concentración de PP y NP de acuerdo con lo esperado. En estudios previos se mostró que las intensas precipitaciones estivales en la cuenca alta del río Bermejo incrementan el transporte de PP, a pesar de la baja concentración de P de los sedimentos (Pedrozo y Bonetto, 1987). De acuerdo con los autores, este PP es de origen geoquímico y se encuentra principalmente como fósforo unido a calcio (P-Ca), ya sea formando apatita o como fosfato sorbido sobre calcita. Las variaciones de PP y NP siguieron dinámicas diferentes, lo cual sugiere que ambos poseen fuentes independientes en la cuenca alta del río Bermejo. Mientras el PP tiene un origen geoquímico, el NP

probablemente está conformado por restos de vegetación procedentes de la cuenca que son incorporados al curso fluvial durante las inundaciones.

Contrariamente a lo esperado, el pulso de sedimentos también fue caracterizado por un aumento de la carga y concentración de algunos materiales disueltos (PRS,  $\text{N-NH}_4^+$  y sales). Pedrozo y Bonetto (1987) observaron que cuando el pH del río Bermejo (7,9) se redujo hasta 7,6, la concentración de PRS aumentó más de 5 veces, atribuyéndolo a la disolución de carbonato de calcio ( $\text{CaCO}_3$ ). El pH de Lo1 y La1 fue aún menor, por lo que podemos esperar una mayor solubilización de  $\text{CaCO}_3$  y liberación del P-Ca como PRS. Por otra parte, el río Bermejo presenta valores de conductividad que superan en un orden de magnitud a los del río Paraná, así como mayor concentración de bicarbonato ( $\text{HCO}_3^-$ ) y calcio ( $\text{Ca}^{2+}$ ), encontrándose saturada de  $\text{CaCO}_3$ . Esto se debe a que la cuenca alta del río Paraná se encuentra en una región de formación antigua, con clima cálido y húmedo, por lo que perdió gran parte de las sales solubles durante períodos geológicos previos. Por el contrario, la cuenca alta del río Bermejo es de formación más reciente, se encuentra en una región árida y posee mayor proporción de rocas calcáreas y marinas. Por lo tanto, el pulso sedimentológico probablemente incrementó el transporte y la concentración de sales y materiales con tendencia alcalina en el sistema del río Paraná Medio. Pedrozo y Bonetto (op cit.) también observaron un aumento de la concentración de  $\text{N-NH}_4^+$  en el río Bermejo durante los picos de creciente, atribuyéndolo a la descomposición del material vegetal de las márgenes inundadas. El ingreso de nitrógeno orgánico en descomposición durante la creciente del río Bermejo probablemente también contribuyó al aumento de la carga y concentración de  $\text{N-NH}_4^+$  en el sistema Paraná Medio, ya que el  $\text{N-NH}_4^+$  constituye el producto final del proceso de amonificación de los compuestos orgánicos nitrogenados. Por otra parte, la elevada concentración de partículas suspendidas incrementa la disponibilidad de superficies a las que pueden adsorberse tanto las bacterias amonificadoras como el NOD (Xia y col., 2013). La baja carga y concentración de NOD durante este período de elevada turbidez sugiere que éste fue rápidamente transformado por amonificación. Dado el bajo desarrollo de productores primarios en el cauce principal del río Paraná Medio, el  $\text{N-NH}_4^+$  probablemente sea poco asimilado por la biota y tienda a acumularse si la tasa de nitrificación es menor a la de amonificación. De acuerdo con las pendientes de las regresiones de las cargas de materiales del río Paraná Medio en función de la turbidez, el transporte de  $\text{N-NH}_4^+$  presentó un aumento más abrupto durante el pulso de sedimentos en comparación con los otros materiales evaluados. Esto evidencia la importancia del régimen sedimentológico sobre los flujos de dicho nutriente. Por otra parte, la disminución del transporte y concentración de COD y el descenso del peso molecular y la aromaticidad de la MODC durante el pulso sedimentológico pueden responder a la elevada concentración de sólidos suspendidos que intensifican el consumo y degradación de moléculas orgánicas

adsorbidas sobre las superficies colonizadas por bacterias (Ertel y col., 1986; Lind y Dávalos-Lind, 1991).

Las bajas cargas y concentraciones de  $\text{N-NO}_3^-$  y  $\text{N-NO}_2^-$  durante el pulso sedimentológico pueden deberse a que la elevada concentración de sólidos suspendidos también mejora el desarrollo de bacterias desnitrificantes (Liu y col., 2013). Estas bacterias reducen  $\text{N-NO}_3^-$  y  $\text{N-NO}_2^-$  a especies de N gaseosas que pueden ser removidas del ambiente acuático por difusión a la atmósfera. En aguas bien oxigenadas, la pérdida de  $\text{N-NO}_3^-$  y  $\text{N-NO}_2^-$  por desnitrificación aumenta al incrementarse la concentración de sólidos suspendidos, probablemente debido a la generación de micrositios con baja concentración de oxígeno disuelto (Liu y col., op cit.). Asimismo, diferentes metales contenidos en las superficies de las partículas pueden catalizar la reducción de  $\text{N-NO}_3^-$  (Prüsse y col., 2000; Garron y Epron, 2005; Choi y col., 2013) o actuar como agentes reductores del mismo (Kassaei y col., 2011; Mortazavi y col., 2011; Hou y col. 2015), según las condiciones.

En Lo1 y La1, el pulso hidrológico produjo un efecto menor sobre las variables limnológicas que el pulso sedimentológico, probablemente debido a la baja intensidad y duración de la potamofase. No obstante ambos afectaron a estos ambientes, como puede inferirse a partir de la separación de las muestras de acuerdo al estado hidrosedimentológico del sistema (PCA). Los materiales cuyas cargas y concentraciones aumentaron durante los momentos de mayor nivel hidrométrico pueden haber sido aportadas por la llanura aluvial o por el Paraná Superior. El aumento de nutrientes orgánicos y MODC probablemente respondió al aporte de la llanura aluvial, donde los ambientes acuáticos y semiacuáticos tienen altas concentraciones de materia orgánica (Depetris y Kempe, 1993; Paira y Drago, 2007). En este sentido, la elevada pendiente de la regresión lineal de la carga de NOD del cauce principal en función del nivel hidrométrico sugiere que la inundación tuvo un efecto particularmente importante sobre el transporte de este nutriente. Asimismo, el aumento del PRS durante aguas altas reflejó su aporte por ambientes de la llanura aluvial, especialmente bañados, donde suelen observarse altas concentraciones (Drago, 1990; Carignan y Neiff, 1992; Bonetto y col., 1994; Villar y col., 1998.). Aunque el NID no se relacionó significativamente con el nivel hidrométrico, el descenso de su carga y concentraciones (especialmente de  $\text{N-NO}_3^-$ ) durante los picos de inundación refleja su remoción en ambientes de la llanura aluvial. Se han propuesto varios procesos, la mayoría de ellos mediados por microorganismos, que contribuyen a la remoción de  $\text{N-NO}_3^-$  del ambiente acuático. Entre ellos podemos mencionar la reducción desasimilatoria quimiolitotrófica o fermentativa de  $\text{N-NO}_3^-$  a  $\text{N-NH}_4^+$ , y la reducción de  $\text{N-NO}_3^-$  a  $\text{N-NO}_2^-$  y luego a nitrógeno molecular ( $\text{N}_2$ ) mediada por oxidación del ión ferroso ( $\text{Fe}^{2+}$ ) a ión férrico ( $\text{Fe}^{3+}$ ) a través de procesos abióticos o bióticos (Burgin y Hamilton, 2007). Sin embargo, la remoción de NID (particularmente  $\text{N-NO}_3^-$ ) en lagunas aluviales ha sido

atribuida principalmente a su asimilación biológica y al incremento de la desnitrificación respiratoria de  $\text{N-NO}_3^-$  favorecida por el aumento de materia orgánica y disminución de oxígeno disuelto en estos ambientes (Villar y col., 1998; Maine y col., 2004). Con respecto a SiD, el aumento de su carga durante aguas altas respondería a un incremento de su aporte por el área de drenaje del Paraná Superior (29% de la cuenca del Paraná) donde abundan las areniscas silíceas (Iriondo y Paira, 2007), dado que los ambientes de la planicie presentan bajas concentraciones y no podrían contribuir al aumento de este nutriente durante la inundación.

En los grandes ríos del mundo, el caudal se relaciona negativamente con la concentración de biomasa fitoplanctónica, lo cual ha sido atribuido a dilución, reducción del tiempo de residencia del agua y condiciones desfavorables para la multiplicación algal durante las inundaciones (Reynolds, 2000; Zalocar de Domitrovic y col., 2007; Devercelli y col., 2014). Al expresar la biomasa del fitoplancton como carga en lugar de concentración podemos descartar los efectos de dilución/concentración. El pulso de sedimentos fue el principal regulador del transporte de clorofila-*a* en Lo1 y de su concentración en Lo1 y La1, afectándola negativamente probablemente por reducción de la disponibilidad de luz (Devercelli, 2010). Asimismo, este período se asoció a un aumento de Feo/Clo, lo cual indica que tuvo un efecto perjudicial sobre la fisiología del fitoplancton incrementando la senescencia de la comunidad algal (Lorenzen, 1965). El régimen hidrológico tuvo un efecto secundario, lo cual puede deberse a la pequeña magnitud de la creciente. No obstante, la carga y concentraciones de clorofila-*a* también fueron bajas durante la potamofase, sugiriendo que el efecto negativo de la inundación sobre la biomasa algal no se debe principalmente a su dilución, sino a las condiciones ambientales desfavorables para su desarrollo (por ejemplo, reducción de la disponibilidad de luz en la columna de agua por aumento de la profundidad y dilución de nutrientes indispensables para el crecimiento algal). El aumento de la carga y concentraciones de clorofila-*a* durante la limnofase con baja turbidez y alto  $Z_i/Z_p$ , simultáneamente con un aumento de la velocidad de la corriente en Lo1, sugiere que el tiempo de residencia del agua tuvo un efecto menor que la disponibilidad de luz sobre la biomasa algal. Por otra parte, en esta limnofase con mejores condiciones para el desarrollo del fitoplancton disminuyó la importancia del COD terrígeno frente al algal, como fue evidenciado por la disminución del cociente Col/Clo, tal como fuera observado en otros ambientes (Carpenter y col., 2005; Bade y col., 2007).

#### Arroyo Miní

A pesar de ser un ambiente lótico, el arroyo Miní (Lo3) presentó valores de NID, aromaticidad de la MODC y clorofila-*a* significativamente diferentes respecto a Lo1; y las últimas dos variables siguieron dinámicas independientes en ambos ambientes. Dado que

Lo3 se encuentra menos conectado a Lo1 en comparación con La1, estas diferencias sugieren que la conectividad hidrológica puede tener mayor influencia sobre algunas variables que el tipo de ambiente. Las condiciones físicas y químicas del agua cambian mediante procesos como sedimentación de material particulado, filtración por la vegetación, desnitrificación y asimilación biológica de nutrientes durante su desplazamiento sobre la llanura aluvial (Pedrozo y col., 1992; Tockner y col., 1999; Pinay y col., 2000; Urbaniak y col., 2012; Kiedrzyńska y col., 2015). Por lo tanto, el agua proveniente del sistema fluvial que ingresa a los ambientes más alejados del mismo sufre mayores alteraciones dada la mayor extensión de su desplazamiento.

En Lo3, el efecto del régimen hidrológico sobre las condiciones limnológicas fue mayor que en Lo1 y La1, probablemente debido a las diferencias entre la calidad del agua del arroyo y de aquella que ingresa desde otros sitios durante las crecientes. La relación negativa entre el nivel hidrométrico de Lo1 y la conductividad de Lo3 sugiere que la potamofase produjo un importante efecto de dilución de solutos inorgánicos en este último ambiente, como se ha señalado para otros sistemas acuáticos (Cronberg y col., 1996). Por otra parte, el aumento del nivel hidrométrico ocasionó un incremento de MODC con alta aromaticidad, lo que podría reflejar el cambio desde una fuente principalmente algal durante la limnofase (menor Col/Clo) hacia una fuente principalmente terrígena durante aguas altas (mayor Col/Clo) (Carpenter y col., 2005; Bade y col., 2007). El arroyo se caracterizó por bajas concentraciones de P (especialmente PRS) durante las limnofases probablemente debido al consumo por parte de la biota (correlación negativa PRS vs. clorofila-a). El ingreso de MODC con alto grado de aromaticidad durante aguas altas se asoció a un aumento de diferentes formas químicas de P. La descomposición de materia orgánica proveniente de ambientes inundados puede incrementar simultáneamente la concentración de nutrientes y de MODC (Meyer y col., 1998; Shilla y col., 2006). Asimismo, el descenso del pH y oxígeno disuelto en los sedimentos del fondo como consecuencia de los procesos de descomposición puede favorecer la solubilización de P (Villar y col., 1998; Wu y col., 2014). La relación positiva entre MODC y P también puede responder a que las sustancias húmicas son capaces de formar asociaciones con este nutriente en presencia de Fe, lo cual evita su precipitación e incorporación a los sedimentos (Shaw y col., 2000).

El pico de turbidez fue atenuado en Lo3, donde el pulso sedimentológico produjo un menor efecto sobre las condiciones limnológicas que en los ambientes más conectados. El pulso de sedimentos produjo un aumento de PP, NP y  $N-NH_4^+$ , así como un descenso de  $N-NO_2^-$ , NOD y de COD similarmente a lo observado en La1 y Lo1, aunque con menor intensidad que en aquellos ambientes. Esto podría deberse a los cambios que se producen en la calidad del agua proveniente de Lo1 durante su desplazamiento hacia Lo3, como fue señalado anteriormente. Los materiales particulados y disueltos son removidos mediante



sedimentación, filtración por órganos sumergidos de macrófitas y biotransformaciones a medida que el agua proveniente del cauce principal fluye sobre la llanura aluvial (Pedrozo y col., 1992; Tockner y col., 1999; Pinay y col., 2000; Urbaniak y col., 2012; Kiedrzyńska y col., 2015).

Aunque en Lo3 la clorofila-*a* fue regulada principalmente por el pulso hidrológico (disminuyendo durante aguas altas), se asoció con la limnofase caracterizada por mejor clima lumínico y mayor velocidad de la corriente. Esto podría responder a la mayor disponibilidad de luz en la columna de agua (Devercelli, 2010), similarmente a lo señalado respecto a Lo1. La relación positiva entre conductividad y clorofila-*a* observada en este ambiente podría responder a un mecanismo causal, ya que la conductividad suele asociarse positivamente con la concentración de nutrientes que favorecen el desarrollo del fitoplancton (Rocha y col., 2009). No obstante, también es probable que esta relación responda a la simultánea dilución de iones y biomasa fitoplanctónica por aumento del nivel del agua (Mayora y col., 2013).

#### Laguna Aislada

La laguna Aislada (La3) presentó condiciones muy diferentes respecto a los demás ambientes. El aumento de MODC, nutrientes orgánicos y acidez, y la disminución de oxígeno disuelto, NID y SiD observados en este cuerpo de agua evidencian el efecto de las comunidades bióticas (Sommer y Stabel, 1983; Burgin y Hamilton, 2007; Acuña y col., 2009; Butturini y col., 2009; Schoelynck y col., 2014). Los organismos afectan las condiciones químicas del agua a través de procesos como respiración, mediante la cual el oxígeno es utilizado para oxidar la materia orgánica a dióxido de carbono ( $\text{CO}_2$ ) que luego de disolverse genera ácido carbónico ( $\text{H}_2\text{CO}_3$ ); utilización de nutrientes, ya sea asimilatoria con su consiguiente incorporación en la biomasa o desasimilatoria como la desnitrificación; y síntesis de compuestos orgánicos, los cuales luego de ser liberados al ambiente acuático pueden aumentar la acidez y concentración de sustancias orgánicas. La relación negativa entre clorofila-*a* y acidez sugiere que el fitoplancton afectó las condiciones químicas de este ambiente, reduciendo significativamente la acidez mediante la asimilación fotosintética de  $\text{CO}_2$  durante los momentos de mayor biomasa algal. No obstante, esta relación también puede deberse a que los ácidos orgánicos disminuyen la biodisponibilidad de nutrientes e inactivan enzimas, perjudicando el desarrollo algal como será discutido con mayor detalle en el Capítulo IV.

El régimen hidrológico produjo importantes cambios en las condiciones físicas y químicas del agua de este ambiente. Sin embargo, las condiciones limnológicas de la laguna fueron muy variables durante la potamofase. Previamente a este período, la superficie de agua se redujo considerablemente. Cuando la laguna se inundó, su superficie

aumentó y una gran cantidad de material vegetal de las márgenes fue incorporado al ambiente acuático. Esto fue acompañado por un aumento abrupto de diferentes formas de P, nitrógeno orgánico particulado, MODC de alta aromaticidad y acidez, y disminución del pH y oxígeno disuelto, lo cual reflejó el efecto de la descomposición del material vegetal (Meyer y col., 1998; Shilla y col., 2006; Bianchini y col., 2008). Cuando la profundidad de la laguna aumentó al avanzar la potamofase, las concentraciones de estos nutrientes y de la MODC disminuyeron, por lo que en general el período de aguas altas se asoció a bajos valores de nutrientes orgánicos y MODC. Probablemente la dilución y exportación de materia orgánica predominaron sobre sus ingresos durante la mayor parte de la potamofase como consecuencia del ingreso de agua proveniente de ambientes lóticos desbordados (con menores concentraciones) y de la mayor conectividad hidrológica (Tockner y col., 1999; Amoros y Bornette, 2002). A diferencia de lo observado por Maine y col. (2004), el aumento del nivel hidrométrico también se asoció a bajos valores de  $\text{N-NO}_3^-$ . Esto podría relacionarse con la disminución de la concentración de oxígeno disuelto debido al ingreso de materia orgánica muerta, condiciones que incrementan la desnitrificación y reducción desasimilatoria de  $\text{N-NO}_3^-$  a  $\text{N-NH}_4^+$ , y disminuyen la nitrificación bacteriana (Van Kessel, 1977; García-Ruiz y col., 1998; Kemp y Dodds, 2001; Strauss y col., 2002; Burgin y Hamilton, 2007).

Los efectos de la potamofase perduraron luego del aislamiento, conduciendo a que ambas limnofases sean muy diferentes. Durante la limnofase tardía previa a la inundación, los bajos valores de profundidad favorecieron la resuspensión de sedimentos (Maine y col., 2004) como fue evidenciado por los altos valores de turbidez, PP, NP y clorofila-*a* con alto grado de degradación (alto cociente Feo/Clo). Dicha resuspensión permite que nutrientes, restos vegetales y algas fitoplanctónicas incorporadas a los sedimentos del fondo retornen a la columna de agua. La limnofase tardía también presentó MODC de menor aromaticidad, lo cual podría deberse al mayor tiempo de residencia del agua en momentos de aislamiento prolongado. Esto suele ser acompañado por un aumento de fuentes microbianas autóctonas de MODC y por la pérdida preferencial de moléculas con mayor aromaticidad debido a fotodegradación y biodegradación (Kellerman y col., 2014; Kothawala y col., 2014). Durante la potamofase, el ingreso de MODC fresca procedente de ambientes inundados se asoció a un aumento de su aromaticidad que perduró durante el subsecuente aislamiento (limnofase temprana). Esta limnofase temprana también se caracterizó por mayor profundidad y, por lo tanto, menor resuspensión de sedimentos en comparación con la limnofase tardía. Asimismo, presentó un aumento de la concentración de diferentes nutrientes disueltos y MODC probablemente debido a la reducción del volumen de agua respecto a la potamofase y consiguiente concentración del material incorporado durante aguas altas. Sin embargo, la concentración de SiD se redujo considerablemente en este período, lo cual podría

responder a la ausencia de aportes del sistema lótico y consumo de este nutriente por algas síliceas (Sommer y Stabel, 1983).

El aumento de MODC de alta aromaticidad se asoció a un aumento de la concentración de diferentes formas químicas de P. Similarmente a lo señalado respecto a Lo3, esto podría responder al ingreso de material vegetal en descomposición que simultáneamente incrementa la concentración de nutrientes y de MODC (Meyer y col., 1998; Shilla y col., 2006); a la solubilización de P como consecuencia del descenso del pH y oxígeno disuelto en los sedimentos del fondo debido a los procesos de descomposición (Villar y col., 1998; Wu y col., 2014); y a reacciones químicas mediante las cuales las sustancias húmicas secuestran P en presencia de Fe evitando que precipite (Shaw y col., 2000). Asimismo, las relaciones positivas entre diferentes formas del P y el color del agua, y los efectos similares del pulso hidrológico sobre este nutriente y la MODC, son consistentes con el trabajo de Fergus y col. (2011). Los autores concluyeron que la concentración de PT y el color del agua se relacionan positivamente debido a que ambos aumentan cuando el cociente área de cuenca/área de la laguna aumenta. Al aumentar dicho cociente generalmente aumenta la carga interna de P (D'Arcy y Carignan, 1997) y disminuye el tiempo de residencia del agua, lo cual se asocia con una menor degradación de la MODC (Kellerman y col., 2014; Kothawala y col., 2014). Esto posiblemente sucedió durante la inundación cuando la laguna presentó mayor grado de conectividad hidrológica, lo cual contribuye a que reciba aportes de materia de un área más extensa.

La limnofase tardía coincidió con el pulso sedimentológico procedente del río Bermejo, el cual fue asociado a un aumento de la concentración de  $\text{N-NH}_4^+$  como fue discutido con respecto a los ambientes conectados al sistema fluvial. El aumento de la concentración de este nutriente también se observó en La3, ambiente aislado superficialmente del sistema lótico durante dicho período. Esto podría deberse al ingreso de  $\text{N-NH}_4^+$  procedente del sistema fluvial a través de conexiones hidrológicas subterráneas. El desplazamiento del  $\text{N-NH}_4^+$  en aguas subterráneas puede ser atenuado mediante reacciones de intercambio catiónico, a través de las cuales es sorbido sobre partículas del suelo cargadas negativamente (Buss y col., 2004). No obstante, otros cationes competidores pueden ser preferencialmente sorbidos. La alta concentración de iones asociada al pulso de sedimentos podría haber evitado la atenuación del  $\text{N-NH}_4^+$  durante su desplazamiento subterráneo. En particular, el río Bermejo representa un importante aporte de  $\text{Ca}^{2+}$  (Pedrozo y Bonetto, 1987), el cual posee una mayor afinidad que el  $\text{N-NH}_4^+$  por sitios de intercambio catiónico en las superficies cargadas de los minerales (Domenico y Schwartz, 1998). No obstante, la resuspensión de sedimentos que ocurrió en La3 simultáneamente al pulso sedimentológico también puede haber incrementado la concentración de  $\text{N-NH}_4^+$ . La resuspensión puede trasladar nutrientes desde el fondo hacia

la columna de agua, siendo particularmente importantes sus efectos sobre este catión (Reddy y col., 1996; Morgan y col., 2012). Lamentablemente los datos no permiten conocer la importancia del ingreso de  $\text{N-NH}_4^+$  desde los sedimentos y desde el sistema lótico.

Puede concluirse que el régimen hidrosedimentológico afecta significativamente el transporte de materiales en el cauce principal del río Paraná Medio y las condiciones limnológicas en el sistema río-Ilanura aluvial. Particularmente, podemos señalar lo siguiente:

- La creciente del río Bermejo es una importante fuente de sales,  $\text{N-NH}_4^+$ , PRS y sólidos suspendidos (incluyendo N y P particulados) para el sistema del Paraná Medio; e incrementaría las pérdidas de  $\text{N-NO}_2^-$ ,  $\text{N-NO}_3^-$ , NOD y COD dentro del sistema fluvial, probablemente como consecuencia del aumento de la concentración de sólidos suspendidos.
- La llanura aluvial es una fuente de PRS, COD y NOD para el sistema fluvial; y contribuiría a la remoción de NID (particularmente de  $\text{N-NO}_3^-$ ) durante los picos de nivel hidrométrico.
- La cuenca del Paraná Superior es una importante fuente SiD cuyo aporte aumenta durante aguas altas.
- El transporte y concentración de biomasa fitoplanctónica aumentan cuando las condiciones hidrológicas y sedimentológicas son favorables para el desarrollo algal, lo cual ocurre durante aguas bajas exentas de la influencia del pulso sedimentológico.
- El transporte de materiales que son afectados tanto por el pulso hidrológico como sedimentológico podría presentar una dinámica diferente a la observada si ambos pulsos ocurren simultáneamente. Por ej., el transporte de PRS podría aumentar aún más debido al afecto sumatorio de la inundación y el pulso de sedimentos; mientras que el aporte de NOD por la llanura aluvial podría ser compensado por sus pérdidas como consecuencia de la mayor concentración de partículas suspendidas. Sería interesante que futuros estudios analicen el transporte de dichos materiales en tales condiciones.

*Influencia del régimen hidrosedimentológico sobre la variabilidad ambiental en el gradiente cauce principal-Ilanura aluvial*

De acuerdo con la predicción señalada anteriormente, la inundación tuvo un efecto homogeneizador sobre muchas variables limnológicas, tanto en el gradiente cauce principal-Ilanura aluvial como dentro de la planicie, tal como ha sido observado por otros autores en el sistema del Paraná Medio y en otros grandes ríos con llanura aluvial (Hamilton y Lewis, 1990; O'Farrell y col., 1996; Unrein, 2002; Maine y col., 2004; Thomaz y col., 2007; Roberto

y col., 2009; Cardoso y col., 2012; Bozelli y col., 2015). Por el contrario, en un estudio previo Mayora y col. (2013) observaron que, durante aguas altas, aumentó la heterogeneidad de muchas variables limnológicas en el gradiente cauce principal-llanura aluvial del río Paraná Medio. El período analizado incluyó un evento de inundación extraordinaria coincidente con el pulso de sedimentos, lo cual puede haber influido en los resultados obtenidos. En el presente estudio, en cambio, el pulso sedimentológico no presentó un acoplamiento temporal con el pulso hidrológico debido a que las crecientes de los ríos Bermejo y Paraná Superior ocurrieron en diferentes momentos, lo cual fue evidenciado por picos no coincidentes de turbidez y nivel hidrométrico en el Paraná Medio. Esto permite distinguir los efectos de cada uno. En este sentido, la predicción en la que se esperaba un aumento de la heterogeneidad espacial al arribar el pulso de sedimentos puede ser parcialmente confirmada: la variabilidad espacial de algunas variables aumentó mientras que la de otras disminuyó durante este período. Debido a que la variabilidad espacial de las condiciones limnológicas se relacionó tanto con el régimen hidrológico como con el sedimentológico, ambos deben ser considerados conjuntamente para analizar la heterogeneidad ambiental de este sistema.

Mientras que las relaciones heterogeneidad ambiental vs. régimen hidrológico fueron lineales, las relaciones heterogeneidad ambiental vs. régimen sedimentológico fueron más bien logarítmicas. Esto refleja los diferentes modos en que el estado hidrológico y sedimentológico del sistema afectan la heterogeneidad espacial. El régimen hidrológico se caracteriza por ascensos y descensos paulatinos del nivel hidrométrico, el cual continuamente cambia afectando la heterogeneidad ambiental. El régimen sedimentológico presenta un comportamiento caracterizado por oscilaciones abruptas: anualmente durante  $\approx$  3 meses se produce un rápido aumento en la carga de partículas suspendidas transportadas por el cauce principal del río Paraná, mientras que durante el resto del año la carga de sedimentos permanece relativamente constante.

Durante aguas bajas, la variabilidad espacial de la turbidez aumentó debido a la resuspensión de sedimentos que tuvo lugar sólo en la laguna Aislada (La3). La reducción de la profundidad en los ambientes más aislados de la llanura aluvial contribuye a que los movimientos producidos por el viento en la superficie puedan propagarse hasta el fondo y disturbar los sedimentos. Esto es menos frecuente durante aguas altas debido a la mayor profundidad de los ambientes (Maine y col., 2004).

El intercambio de materia entre ambientes incrementa durante aguas altas (Amoros y Bornette, 2002) y constituye otro mecanismo por el cual la variabilidad espacial puede decrecer durante las inundaciones (Bozelli y col., 2015). El efecto homogeneizador de la inundación fue mayor para la MODC que para las otras variables analizadas (el mayor valor absoluto de la pendiente de regresión lineal de los CV en función del nivel hidrométrico fue

observada para el color). La homogeneización espacial del NOD y la MODC durante la inundación fue acompañada por un aumento de sus concentraciones en los ambientes más conectados al sistema fluvial, probablemente debido a su ingreso desde la llanura aluvial (Depetris y Kempe, 1993; Tockner y col., 1999); allí las concentraciones disminuyeron probablemente por dilución y exportación hacia otros ambientes. Asimismo, el efecto homogeneizador de la inundación sobre la aromaticidad de la MODC sugiere su ingreso desde fuentes comunes durante aguas altas. La descomposición de la vegetación en la laguna Aislada durante la inundación de sus márgenes se asoció a un aumento de la aromaticidad de la MODC. El ingreso de MODC con similar aromaticidad a los sitios más conectados al sistema fluvial podría responder al aporte de la materia vegetal muerta procedente de las márgenes inundadas en la llanura aluvial (Meyer y col., 1998). Durante la potamofase, la homogeneización espacial de la MODC y la reducción de la biomasa fitoplanctónica contribuyeron al aumento y homogeneización del cociente Col/Clo en la llanura aluvial. Esto indicaría que el efecto homogeneizador de la inundación sobre la fuente predominante de MODC (Carpenter y col., 2005; Bade y col., 2007) fue particularmente importante en la llanura aluvial, donde se observó una mayor disminución de la importancia del fitoplancton como consecuencia del aumento del nivel del agua. En el cauce principal, en cambio, el cociente Col/Clo fue alto tanto durante aguas altas como durante el pulso de sedimentos, lo que indicaría que en ambos períodos la proporción de MODC de origen fitoplanctónico fue baja. La inundación también homogeneizó las concentraciones de PD (sobre todo de PRS) en el gradiente cauce principal-llanura aluvial y dentro de la planicie. Como fue discutido anteriormente, la dinámica temporal del P estuvo vinculada a la MODC de alta aromaticidad. Ésta tiene una gran capacidad para formar asociaciones con Fe y P que disminuyen la biodisponibilidad de dichos nutrientes pero favorecen su mantenimiento en la columna de agua, ya sea en solución o en estado coloidal (Shaw y col., 2000). Por lo tanto, tales asociaciones favorecen el transporte de materiales que de otra manera serían más susceptibles a ser inmovilizados en los sedimentos o en la biota (Steinberg, 2003). En este sentido, las menores concentraciones de PRS fueron observadas en el arroyo Miní (Lo3); el aporte de MODC con alto grado de aromaticidad durante la potamofase se asoció a un importante ingreso de P en este cuerpo de agua, el cual probablemente fue transportado desde ambientes inundados y permitió que se alcancen valores similares respecto a los demás ambientes.

La heterogeneidad espacial del SiD fue muy diferente entre ambas limnofases, impidiendo una relación significativa con el nivel hidrométrico. No obstante, el régimen hidrológico claramente afectó la variabilidad espacial de este nutriente influenciando su dinámica temporal en La3, que presentó las menores concentraciones. La mayor heterogeneidad espacial del SiD se observó durante la limnofase temprana debido a su

marcado descenso en la laguna recientemente aislada. Durante el aislamiento tardío, la concentración de SiD en La3 fue mayor en comparación con el aislamiento temprano, conduciendo a una menor diferenciación de los demás ambientes. Las mayores concentraciones de SiD en La3 se observaron durante aguas altas, probablemente debido a su ingreso desde ambientes lóticos donde existen menos mecanismos de remoción que en los lénticos (Conley y col., 2000). Consecuentemente, durante este período se produjo la menor variabilidad espacial de SiD, por lo que la inundación también tuvo un efecto homogeneizador de este nutriente en el sistema.

Sólo la heterogeneidad espacial del NID (especialmente de  $\text{N-NO}_3^-$ ) se relacionó positiva y significativamente con el nivel del agua. Esto podría responder a que, durante aguas altas, la disminución del oxígeno disuelto fue más intensa en La3 en comparación con los ambientes más conectados al sistema fluvial. De hecho, aunque la heterogeneidad espacial del oxígeno disuelto no se relacionó significativamente con el nivel hidrométrico, ésta aumentó durante la creciente. En ambientes anóxicos, la disminución de la nitrificación bacteriana y la intensificación de la reducción de  $\text{N-NO}_3^-$  conducen a un decrecimiento de la concentración de este nutriente (Van Kessel, 1977; Kemp y Dodds, 2001; Burgin y Hamilton, 2007). El aumento de la heterogeneidad espacial del oxígeno disuelto puede, por lo tanto, incrementar la heterogeneidad espacial de la concentración de  $\text{N-NO}_3^-$ . La reducción del  $\text{N-NO}_3^-$  puede ocurrir mediante desnitrificación (que genera especies gaseosas de N que difunden a la atmósfera) o reducción desasimilatoria de  $\text{N-NO}_3^-$  (mediante la cual el  $\text{N-NO}_3^-$  es reducido a  $\text{N-NH}_4^+$ , más fácilmente asimilable por la biota). Estos procesos tienen lugar en las partículas suspendidas en la columna de agua y en los sedimentos del fondo (Souza y col., 2012; Liu y col., 2013). Aunque no se realizaron mediciones de la concentración de oxígeno disuelto en los sedimentos del fondo, ésta suele presentar una dinámica similar a su concentración en la columna de agua de ambiente lénticos (Dimberg y Bryhn, 2015). Similarmente, en el río Roseg (un sistema fluvial con llanura aluvial glacial) la mayor heterogeneidad espacial de  $\text{N-NO}_3^-$  se observó durante aguas altas (Tockner y col., 2000). Por el contrario, en diversos ríos con llanura aluvial tanto tropicales como templados, otros autores han observado un descenso de la heterogeneidad espacial del oxígeno disuelto (Calheiros y Hamilton, 1998) y  $\text{N-NO}_3^-$  (Almeida, 2000; Tockner y col, op. cit.), así como de las tasas de nitrificación y desnitrificación (M. Lemke, datos no publicados, en Thomaz y col., 2007), durante la potamofase. La respuesta del oxígeno disuelto y, por lo tanto, de la nitrificación y desnitrificación, al aumento del nivel del agua probablemente sea afectada por la cantidad de materia orgánica acumulada en las márgenes de los ambientes inundados, así como de la temperatura y otras variables que afectan el desarrollo bacteriano. La heterogeneidad espacial de estos factores depende de la escala espacial considerada y es susceptible de variar en diferentes sistemas fluviales y períodos de estudio.

El pulso de sedimentos redujo la disponibilidad de luz ( $Z_i/Z_p$ ) en Lo1 y los ambientes conectados al mismo, generando mayores diferencias en el gradiente espacial ya que en La3 la zona fótica siempre alcanzó el fondo y no se vio afectada por el pulso sedimentológico. El mayor valor absoluto de la pendiente de regresión logarítmica de los CV en función de la turbidez fue observada para el cociente  $Z_i/Z_p$ . Por lo tanto, puede deducirse que el pulso de sedimentos tuvo un efecto mayor sobre la variabilidad espacial del clima lumínico subacuático en comparación con las otras variables analizadas. La mayor heterogeneidad espacial del clima lumínico probablemente sea la causa de la mayor heterogeneidad espacial de la clorofila-*a* durante el pico de sedimentos, dado que la disponibilidad de luz es un importante factor regulador del fitoplancton en el Paraná Medio (Devercelli, 2010). La biomasa algal habría sido negativamente afectada por la reducción de la disponibilidad de luz en Lo1 y La1; mientras que en los demás ambientes, donde el pico de sedimentos fue atenuado, no se observaron estas relaciones.

Por otra parte, la menor heterogeneidad espacial de la conductividad y alcalinidad durante el pulso de sedimentos probablemente responda al mayor ingreso de iones y sólidos con tendencia alcalina provenientes del río Bermejo, donde las concentraciones de estos materiales son mayores que en el río Paraná Medio (Pedrozo y Bonetto, 1987). Como consecuencia, durante este período la conductividad y alcalinidad aumentaron principalmente en el cauce principal (Lo1) y los ambientes más conectados al mismo (Lo3 y La1), conduciendo a menores diferencias respecto a los ambientes más aislados donde suelen observarse mayores valores de dichas variables (Maine y col., 2004; Mladenov y col., 2005; Mayora y col., 2013).

Puede concluirse que el aumento del nivel hidrométrico tuvo un efecto homogeneizador de las condiciones limnológicas (excepto  $N-NO_3^-$ ) en el gradiente espacial; mientras que el régimen sedimentológico disminuyó la heterogeneidad espacial de la conductividad y alcalinidad pero incrementó la heterogeneidad espacial del clima lumínico subacuático y la clorofila-*a*. No obstante, diferentes relaciones entre el régimen hidrosedimentológico y la heterogeneidad ambiental podrían observarse de acuerdo a si el pulso hidrológico se acopla o no con el pulso de sedimentos, dado que ambos tienen un importante efecto sobre la variabilidad espacial de las variables limnológicas.



## **CAPÍTULO IV: IMPLICANCIAS DE LA TURBIDEZ Y EL COLOR DEL AGUA SOBRE LAS CONDICIONES ABIÓTICAS Y LA BIOMASA DEL FITOPLANCTON EN LOS AMBIENTES ACUÁTICOS**

### **Introducción**

La turbidez es ocasionada por partículas orgánicas e inorgánicas en suspensión, las cuales producen absorción y dispersión de la radiación. Es influenciada tanto por la concentración de sólidos en suspensión como por el tamaño y características refractarias de las partículas. No obstante, esta variable es útil para evaluar la concentración de sólidos suspendidos (Wetzel y Likens, 1991; Buzoianu, 2000). El color del agua es ocasionado por la materia orgánica disuelta cromofórica (MODC), la cual está conformada por moléculas con cromóforos que absorben principalmente la radiación de longitud de onda corta (Jones, 1998). Aunque el color del agua es afectado tanto por la concentración de MODC como por su calidad (por ej., peso molecular y aromaticidad) (Helms y col., 2008), es un buen estimador de la concentración de MODC (Hongve y Akesson, 1996). Las partículas en suspensión y la MODC modifican las condiciones abióticas del ambiente subacuático y, por lo tanto, son capaces de afectar el desarrollo del fitoplancton en sistemas de agua dulce (Steinberg, 2003; Steinberg y col., 2008; Devercelli, 2010).

Entre sus efectos sobre las condiciones abióticas, cabe destacar la atenuación de la radiación fotosintéticamente activa (PAR, por sus siglas en inglés) (Mostofa y col., 2013) y cambios en la concentración y especiación de nutrientes (Shaw, 1994; Xia y col., 2004). Los sólidos suspendidos son los principales determinantes del clima lumínico subacuático en ambientes turbios. En ambientes poco turbios, en cambio, el clima lumínico subacuático es afectado en mayor medida por el color del agua ocasionado por la MODC (Costa y col., 2013). Por otra parte, la materia orgánica disuelta (MOD) y las partículas suspendidas contienen nutrientes, por lo que incrementan las concentraciones de N y P orgánicos disueltos y en forma particulada, respectivamente (Thurman, 1985; Stepanauskas y col., 1999; Conzonno, 2009). No obstante, también afectan el destino de nutrientes inorgánicos disueltos a través de diferentes procesos. Por ejemplo, la MOD puede influir sobre diversas reacciones redox mediadas por microorganismos que involucran a las especies del NID (Kemp y Dodds, 2001; Strauss y col., 2002; Burgin y Hamilton, 2007), mientras que la fracción cromofórica también es capaz de secuestrar  $\text{PO}_4^{3-}$  (Shaw y col., 2000). Asimismo, las partículas en suspensión pueden adsorber nutrientes disueltos y favorecer el desarrollo de bacterias, acelerando la transformación bacteriana de los nutrientes adsorbidos (Xia y col., 2004; Liu y col., 2013; Xia y col., 2013).

El pulso hidrosedimentológico y las diferencias en el grado de conectividad hidrológica entre los ambientes incrementan la heterogeneidad espacio-temporal de la turbidez y el color en el sistema río-planicie del Paraná Medio (Mayora y col., 2013; Mayora y col., 2015), como fue analizado en el Capítulo III. De acuerdo con lo mencionado anteriormente, esto podría incrementar la heterogeneidad del clima lumínico subacuático y de la especiación de nutrientes. Dado que dichos factores influyen en el desarrollo del fitoplancton (Reynolds, 2006), la variabilidad espacio-temporal de la turbidez y del color puede tener importantes consecuencias en el funcionamiento de este sistema fluvial. En ambientes turbios y/o coloreados, la escasa disponibilidad de luz y nutrientes inorgánicos pueden limitar el desarrollo del fitoplancton autotrófico (Geddes, 1984; Pålsson y Granéli, 2004). No obstante, los grupos algales mixotróficos son capaces de combinar fototrofia con heterotrofia para satisfacer sus requerimientos de C y nutrientes, ya sea utilizando partículas (fagotrofia) o sustancias orgánicas disueltas (osmotrofia) (Granéli y col., 1999; Reynolds, 2006). Esto complica el análisis de las relaciones del clima lumínico y la disponibilidad de nutrientes inorgánicos con el desarrollo algal (Unrein, 2002).

El corto tiempo de residencia del agua y elevada profundidad y turbidez son desfavorables para el desarrollo del fitoplancton en el cauce principal del río Paraná (Zalocar de Domitrovic y col., 2007; Devercelli, 2010). En los cuerpos de agua más aislados de la llanura aluvial, las mejores condiciones hidrológicas y lumínicas permiten un mayor crecimiento algal, cuya limitación por nutrientes adquiere importancia (Unrein, 2002). Sin embargo, en estos ambientes aislados el desarrollo del fitoplancton es muy variable (Devercelli y col., 2015), lo cual sugiere que otros factores también podrían regular su desarrollo. Por otra parte, las relaciones de la MODC con las variables abióticas y la biomasa algal han sido escasamente analizadas en ambientes de la llanura aluvial del río Paraná (Rodríguez y Pizarro, 2007; Rodríguez y col., 2011; Devercelli y col., 2015). Los trabajos realizados en diversos tipos de ambientes han encontrado que la MODC puede producir tanto efectos inhibitorios como estimulantes sobre la biomasa fitoplanctónica, aunque la forma en que se producen tales efectos no ha sido completamente dilucidada (Jones, 1992; Arvola y Tulongen, 1998; Carpenter y col., 1998; Nürnberg y Shaw, 1999; Webster y col., 2008). Incluso algunos autores han sugerido la ausencia de relación entre MODC y biomasa algal (Devol y col., 1984; Rodríguez y Pizarro, op. cit.; Heinze y col., 2012).

Este capítulo tiene como objetivo evaluar la importancia relativa de la turbidez y el color del agua durante diferentes fases hidrosedimentológicas, así como las implicancias de estas variables sobre la especiación de nutrientes y la biomasa del fitoplancton, en ambientes del sistema fluvial del Paraná Medio. Para ello, se analizará:

- 1) el cociente turbidez/color en distintos tipos de ambientes y fases hidrosedimentológicas;
- 2) las relaciones de la especiación del N y P con el color, la turbidez y el estado hidrosedimentológico del sistema; y
- 3) la variabilidad espacial y temporal de la biomasa del fitoplancton en relación a las variables abióticas en ambientes lénticos aislados.

### **Hipótesis:**

- La variabilidad de la turbidez y del color del agua en el gradiente cauce principal-llanura aluvial se asocia con cambios en la especiación de nutrientes.
- El aumento de la turbidez y del color del agua en los ambientes acuáticos perjudica el desarrollo algal.

### **Predicciones:**

- El cociente turbidez/color disminuye desde el cauce principal hacia la llanura aluvial debido al aumento de la concentración de MODC en los ambientes más aislados.
- La turbidez y el color del agua en el gradiente cauce principal-llanura aluvial se relacionan con cambios en la proporción de diferentes formas de N y P respecto a las concentraciones totales de estos nutrientes.
- Los ambientes aislados con mayor color y/o turbidez poseen menor biomasa fitoplanctónica en comparación con ambientes aislados más transparentes.

## **Materiales y métodos**

### *Turbidez vs. color del agua*

La importancia relativa de la turbidez y el color del agua se evaluó durante diferentes fases hidrosedimentológicas (2012) en ambientes con distinta conectividad hidrológica al cauce principal. Para ello, se calculó el cociente turbidez x 10/color (turbidez/color) (Koenings y Edmundson, 1991); y se evaluaron las diferencias entre los ambientes y fases hidrosedimentológicas mediante el test de Kruskal-Wallis y post test de Dunn para comparaciones múltiples.

### *Especiación de nitrógeno y fósforo*

Las relaciones de la turbidez y el color del agua con la variabilidad espacio-temporal de diferentes formas físicas y químicas de N y P también se evaluaron durante diferentes fases hidrosedimentológicas (2012) en ambientes con distinta conectividad hidrológica al cauce principal. Se calculó el porcentaje de cada fracción de N y P analizada en función de las

concentraciones totales de dichos nutrientes. Se empleó el test de Kruskal-Wallis y post test de Dunn para comparaciones múltiples con el fin de evaluar las diferencias en el porcentaje de cada forma de N y P entre los sitios de muestreo y, en cada sitio, entre las fases hidrosedimentológicas. Se realizó un análisis de redundancia (RDA) con el porcentaje de contribución de cada forma de N y P a sus concentraciones totales (variables dependientes) y las variables limnológicas oxígeno disuelto, conductividad, clorofila-*a*, profundidad, turbidez, color y porcentaje de carbono aromático de la MODC (variables explicativas) medidas en todos los ambientes. Para realizar el RDA, los datos fueron logarítmicamente transformados y se estandarizaron con la transformación de Hellinger. Las variables ambientales más significativas fueron chequeadas con el test de Monte Carlo (999 permutaciones). El valor *p* fue ajustado con corrección de Bonferroni. Se calcularon los coeficientes de correlación de Spearman entre las variables explicativas que resultaron significativas y los porcentajes de cada forma de N y P en cada ambiente. Se correlacionaron las matrices de distancias Euclidianas de ambos grupos de variables (variables explicativas significativas vs. contribución de cada forma de N y P a sus concentraciones totales: %N-NO<sub>3</sub><sup>-</sup>, %N-NO<sub>2</sub><sup>-</sup>, %N-NH<sub>4</sub><sup>+</sup>, %NOD, %NP, %PRS, %POD, %PP) en cada ambiente mediante el test de Mantel (Mantel, 1967; Mantel y Valand, 1970). La correlación entre ambas matrices de distancias se realizó con el coeficiente de Pearson y 9999 permutaciones.

#### *Factores de control de la biomasa del fitoplancton*

Se analizaron las relaciones de la biomasa fitoplanctónica estimada como clorofila-*a* con la turbidez y el color del agua en ambientes acuáticos aluviales aislados. Se realizó un análisis espacial que incluyó 4 ambientes pertenecientes a una unidad geomorfológica directamente vinculada al cauce principal del río Paraná (La5-La8) y 6 ambientes correspondientes a una unidad geomorfológica vinculada al río Coronda (La9-La14). Los ambientes fueron muestreados 2 veces durante aguas bajas (noviembre-diciembre de 2013 y marzo-abril de 2014). Se estimó visualmente el porcentaje de cobertura de macrófitas acuáticas, de acuerdo a lo cual se establecieron 6 categorías: 0 (0% de cobertura vegetal), 1 (1%-20%), 2 (21%-40%), 3 (41%-60%), 4 (61%-80%) y 5 (81%-100%). Se calcularon los coeficientes de correlación de Spearman entre las variables con el fin de analizar las relaciones entre éstas. Los factores reguladores de la variabilidad espacial de la clorofila-*a* en estos cuerpos de agua se evaluaron con un análisis de regresión lineal múltiple incluyendo simultáneamente como variables explicativas todas aquellas que no presentaron co-linealidad. Posteriormente se eliminaron en forma consecutiva, una por una (eliminación "backward"), las variables con mayor valor de *p* hasta que las variables explicativas remanentes

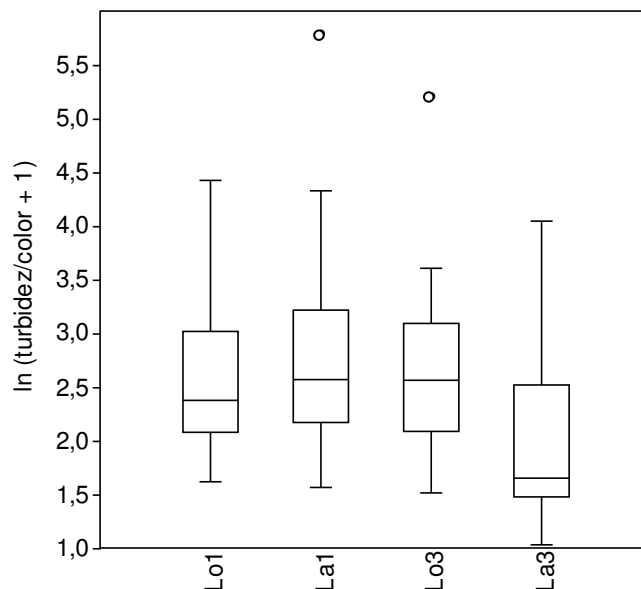
satisfagan un valor de  $p < 0,05$  considerado como estadísticamente significativo (Hastie y col., 2009).

Por otra parte, se evaluaron los factores reguladores de la variabilidad temporal de la clorofila-*a* en la laguna Aislada (La3) muestreada durante diferentes fases hidrosedimentológicas (2012). Se realizó un análisis de regresión lineal múltiple siguiendo el procedimiento anteriormente descrito, con la concentración de clorofila-*a* como variable dependiente y las variables abióticas como independientes. Los datos fueron logarítmicamente transformados previamente a la realización de los análisis estadísticos.

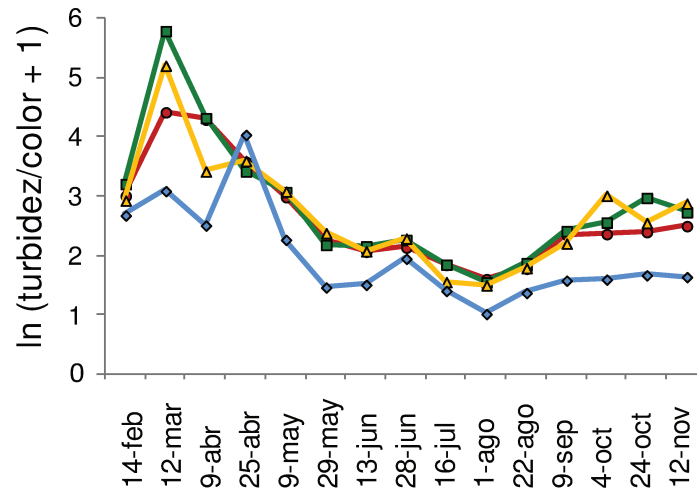
## Resultados

### *Variabilidad espacio-temporal del cociente turbidez/color*

El cociente turbidez/color fue mayor en el cauce principal (Lo1) y en los ambientes más conectados al mismo (La1 y Lo3) en comparación con la laguna Aislada (La3) (Figura IV-1). Este patrón sólo se invirtió en uno de los muestreos (25 de abril de 2012) en el cual la escasa profundidad favoreció la resuspensión de sedimentos en La3 (Figura IV-2). Sólo la laguna La3 se diferenció significativamente de La1 (Kruskal-Wallis,  $H=10,5$ ;  $p=0,038$ ).



**Figura IV-1.** Box-plot del cociente turbidez/color en Lo1, La1, Lo3 y La3 considerando diferentes fases hidrosedimentológicas (2012). Las referencias de los sitios fueron detalladas en la Tabla II-1. °: outliers.

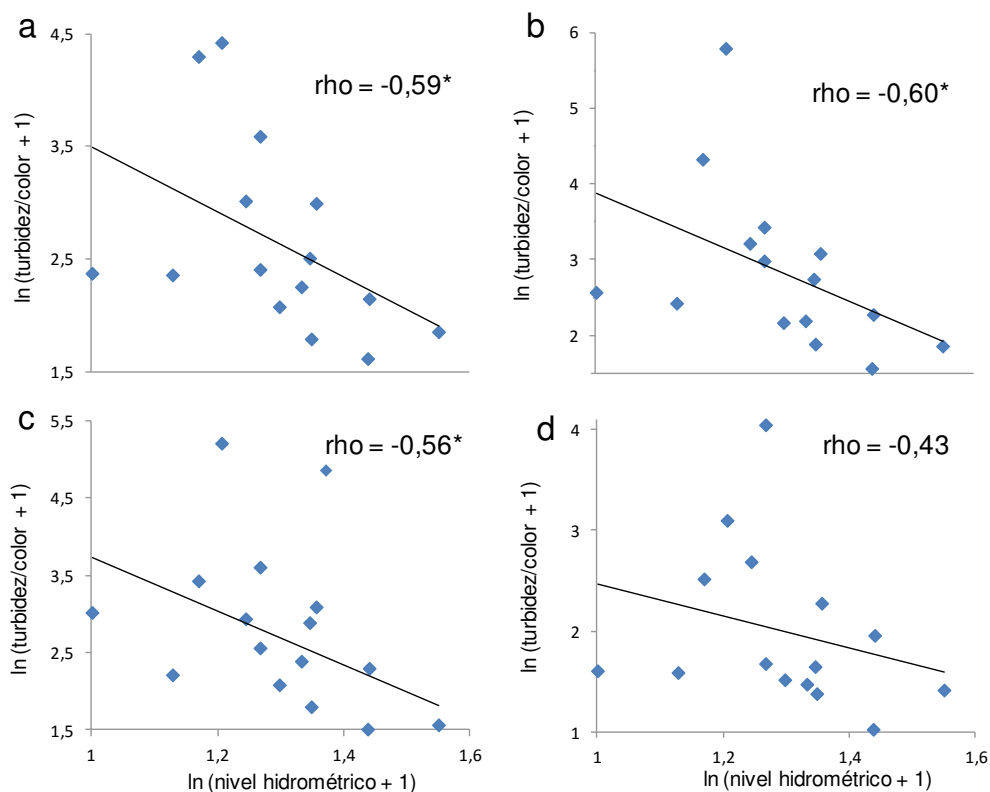


**Figura IV-2.** Variabilidad temporal del cociente turbidez/color durante diferentes fases hidrosedimentológicas (2012) en Lo1 (●), La1 (■), Lo3 (▲) y La3 (◆). Las referencias de los sitios fueron detalladas en la Tabla II-1.

Durante el período de estudio se distinguieron tres fases hidrosedimentológicas: limnofase tardía influenciada por el pulso sedimentológico, potamofase y limnofase temprana sin influencia del pulso sedimentológico. Los mayores valores del cociente turbidez/color ocurrieron durante la limnofase tardía caracterizada por el pico de sedimentos provenientes del río Bermejo en Lo1 y los ambientes más conectados al mismo, y por la resuspensión de sedimentos en La3. Los menores valores se observaron durante la potamofase (Figura IV-2). El aumento del nivel hidrométrico produjo una reducción significativa del cociente turbidez/color en todos los ambientes, excepto en La3 (Figura IV-3). Se observaron diferencias significativas entre todas las fases hidrosedimentológicas en Lo1 y La1; entre la limnofase tardía y la potamofase en Lo3 y La3; y entre la limnofase tardía y la limnofase temprana en La3 ( $p < 0,05$ ) (Tabla IV-1).

**Tabla IV-1.** Diferencias respecto al cociente turbidez/color entre la limnofase tardía influenciada por el pulso sedimentológico, potamofase y limnofase temprana en Lo1, La1, Lo3 y La3 de acuerdo con el test de Kruskal-Wallis y post test de Dunn. Las referencias de los sitios fueron detalladas en la Tabla II-1. Sólo las diferencias estadísticamente significativas ( $p < 0,05$ ) son mostradas.

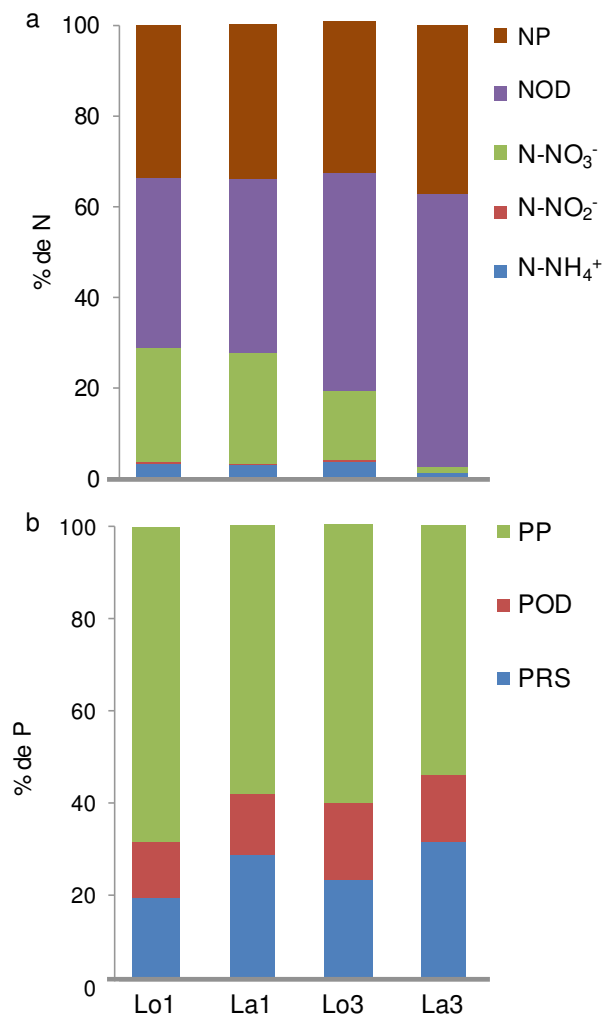
<i>Lo1</i> ( $H=13,35$ ; $p=0,0013$ )	Potamofase	Limnofase temprana
Limnofase tardía	0,024	0,037
Potamofase		0,024
<i>La1</i> ( $H=13,35$ ; $p=0,0013$ )		
Limnofase tardía	0,024	0,037
Potamofase		0,024
<i>Lo3</i> ( $H=11,98$ ; $p=0,0025$ )		
Limnofase tardía	0,024	
<i>La3</i> ( $H=11,32$ ; $p=0,0035$ )		
Limnofase tardía	0,024	0,037



**Figura IV-3.** Relación entre el nivel hidrométrico del cauce principal y el cociente turbidez/color en Lo1 (a), La1 (b), Lo3 (c) y La3 (d) considerando diferentes fases hiro-sedimentológicas (2012). Las referencias de los sitios fueron detalladas en la Tabla II-1. \*  $p < 0,05$ .

*Especiación de N y P: relaciones con la turbidez y el color del agua*

Desde el cauce principal (Lo1) hacia la laguna más aislada de la llanura aluvial (La3) se observó una disminución de la proporción del nitrógeno inorgánico disuelto (NID, sobre todo de  $\text{N-NO}_3^-$ ) y un aumento de la proporción de nitrógeno orgánico (sobre todo de nitrógeno orgánico disuelto: NOD) respecto a la concentración de nitrógeno total (NT) (Figura IV-4a). Asimismo, desde Lo1 hacia la llanura aluvial disminuyó la proporción de fósforo particulado (PP) y aumentó la proporción de fósforo disuelto (PD = fósforo reactivo soluble (PRS) + fósforo orgánico disuelto (POD)) (Figura IV-4b). Se observaron diferencias significativas en las proporciones de  $\text{N-NO}_2^-$ ,  $\text{N-NO}_3^-$ , NID y N orgánico total (NOD + NP) entre La3 y los demás sitios (Tabla IV-2).



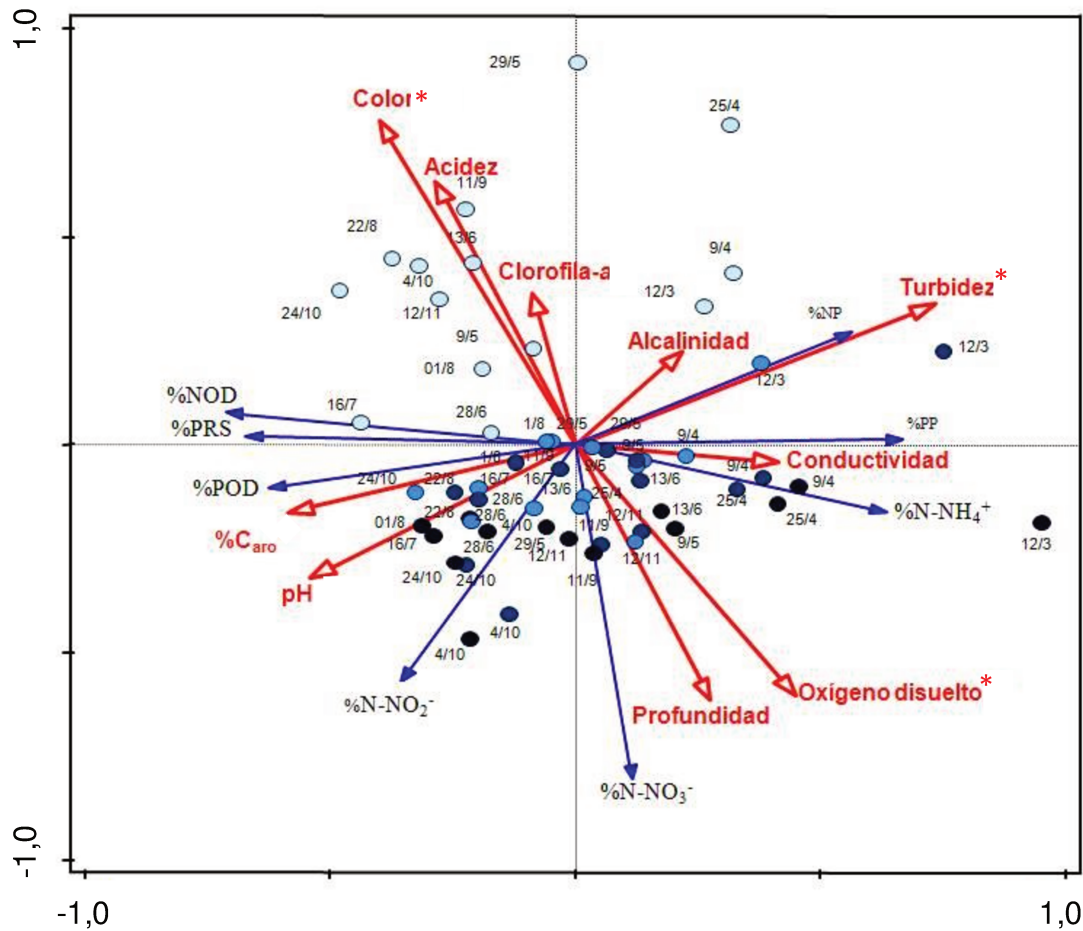
**Figura IV-4.** Porcentajes de contribución de diferentes formas de N (a) y P (b) a las concentraciones totales de estos nutrientes en Lo1, La1, Lo3 y La3. Las referencias de los sitios fueron detalladas en la Tabla II-1. Los valores representan los promedios para cada ambiente considerando diferentes fases hidrosedimentológicas (2012).



**Tabla IV-2.** Diferencias respecto al porcentaje de contribución de cada forma de N y P a las concentraciones totales de estos nutrientes entre Lo1, La1, Lo3 y La3, de acuerdo con el test de Kruskal-Wallis y post test de Dunn, considerando un período hidrológico completo (2012). Las referencias de los sitios fueron detalladas en la Tabla II-1. Sólo se indican las diferencias estadísticamente significativas ( $p < 0,05$ ).

	Lo1	La1	Lo3
%N-NO <sub>2</sub> <sup>-</sup> ( $H=11,3; p=0,010$ ) La3	0,028	0,033	0,044
%N-NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> ( $H=36,19; p=6,84 \times 10^{-8}$ ) La3	$3,14 \times 10^{-5}$	$3,14 \times 10^{-5}$	$3,92 \times 10^{-5}$
%NID ( $H=34,79; p=1,35 \times 10^{-7}$ ) La3	$4,47 \times 10^{-5}$	$4,47 \times 10^{-5}$	0,0001
%NOT ( $H=34,79; p=1,35 \times 10^{-7}$ ) La3	$4,47 \times 10^{-5}$	$4,47 \times 10^{-5}$	0,0001

Los dos primeros ejes del RDA explicaron el 49% de la variabilidad espacio-temporal de las fracciones de N y P determinadas (Figura IV-5). El primer eje explicó el 31% y el segundo eje el 18% de la variación total explicada. Las variables explicativas que resultaron significativas fueron turbidez ( $F=12,7; p=0,01$ ), color ( $F=12,7; p=0,01$ ) y oxígeno disuelto ( $F=5,0; p=0,01$ ). A lo largo del primer eje se observó el ordenamiento temporal de los ambientes. Las muestras influenciadas por el pulso de sedimentos en los ambientes conectados al sistema fluvial y por la resuspensión de sedimentos en La3 se distribuyeron a la derecha del gráfico, asociadas a mayor turbidez y porcentajes de PP, NP y N-NH<sub>4</sub><sup>+</sup>. Las muestras correspondientes a la potamofase y limnofase temprana sin influencia del pico de sedimentos se distribuyeron hacia la izquierda, asociadas a mayor aromaticidad de la MODC, pH y porcentajes de NOD, POD y PRS. A lo largo del segundo eje se observó el ordenamiento espacial de los ambientes. Las muestras correspondientes a La3 se distribuyeron en la parte superior, asociadas a mayor color, clorofila-*a* y acidez. Las muestras correspondientes a Lo1 y ambientes directamente conectados al mismo (laguna Miní (La1) y arroyo Miní (Lo3)) se distribuyeron en la parte inferior, asociadas a mayor profundidad, concentración de oxígeno disuelto y porcentajes de N-NO<sub>3</sub><sup>-</sup> y N-NO<sub>2</sub><sup>-</sup>.



**Figura IV-5.** Ordenamiento de las muestras de Lo1 (■), La1 (■), Lo3 (■) y La3 (■) considerando diferentes fases hidrosedimentológicas (2012) de acuerdo con un RDA. Las referencias de los sitios fueron detalladas en la Tabla II-1. Las variables dependientes (porcentaje de contribución de cada forma de N y P a las concentraciones totales de estos nutrientes) se representan con flechas azules, y las variables explicativas con flechas rojas. Las variables explicativas significativas se indican con asterisco.

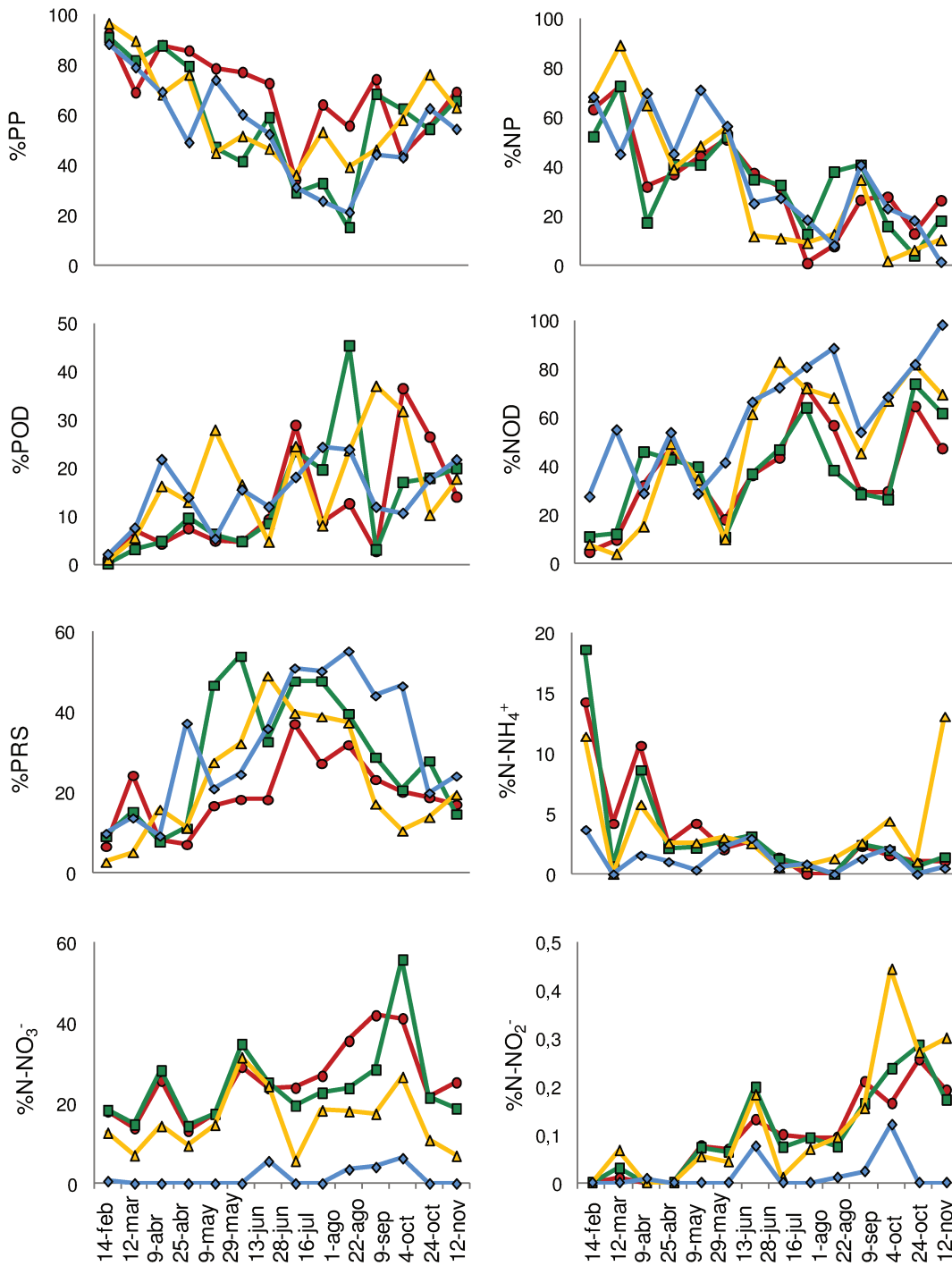
En todos los ambientes, la limnofase tardía influenciada por el arribo de las aguas de creciente del río Bermejo (marzo-mayo de 2012) presentó altas proporciones de PP y NP respecto a las concentraciones totales de P y N, respectivamente (Figura IV-5), diferenciándose significativamente de las demás fases hidrosedimentológicas (Kruskal-Wallis:  $p < 0,05$ ; Tabla IV-3). Las proporciones de PP y NP se correlacionaron positivamente con la turbidez (Spearman:  $p < 0,05$ , Tabla IV-4), la cual aumentó debido al pulso sedimentológico en los ambientes conectados al sistema fluvial y a la resuspensión de sedimentos en La3. Asimismo, la turbidez presentó correlaciones negativas con las proporciones de las formas disueltas de P y N (excepto  $\text{N-NH}_4^+$ ) (Spearman:  $p < 0,05$ ). El porcentaje de  $\text{N-NO}_2^-$  fue el que mayores diferencias presentó entre las fases

hidrosedimentológicas en los ambientes conectados al sistema fluvial, con los menores valores durante el arribo del pulso sedimentológico (Kruskal-Wallis:  $p < 0,05$ ). El  $\text{N-NH}_4^+$  fue el único nutriente disuelto cuya proporción respecto a la concentración de NT se asoció positivamente con la turbidez en Lo1 (Spearman:  $p < 0,01$ ). Esto determinó que las mayores proporciones de dicho nutriente se observen durante el pico de sedimentos (Kruskal-Wallis:  $p < 0,05$ ). La contribución del PRS al PT aumentó durante la potamofase. Este período se diferenció de ambas limnofases en La1 y Lo3 (Kruskal-Wallis:  $p < 0,05$ ), donde se correlacionó positivamente con el color del agua (Spearman:  $p < 0,01$ ).

El test de Mantel mostró que la matriz de distancias euclidianas de la turbidez y el color se correlacionó significativamente con la matriz correspondiente a la especiación de N y de P en todos los ambientes. La significancia fue mayor en Lo1 ( $r=0,45$   $p=0,0005$ ) y los ambientes directamente conectados al mismo (La1:  $r=0,42$   $p=0,001$ ; Lo3:  $r=0,47$   $p=0,007$ ) en comparación con La3 ( $r=0,28$   $p=0,021$ ).

**Tabla IV-3.** Diferencias respecto al porcentaje de contribución de cada forma de N y P a las concentraciones totales de estos nutrientes entre la limnofase tardía influenciada por el pulso sedimentológico, potamofase y limnofase temprana en Lo1, La1, Lo3 y La3 de acuerdo con el test de Kruskal-Wallis y post test de Dunn. Las referencias de los sitios fueron detalladas en la Tabla II-1. Sólo se indican las diferencias estadísticamente significativas ( $p < 0,05$ ).

	Limnofase tardía	Limnofase temprana
<b>% PP</b>		
<i>La1</i> ( $H=12,88$ ; $p=0,0016$ )		
Potamofase	0,024	0,041
Limnofase tardía		0,037
<i>Lo3</i> ( $H=11,12$ ; $p=0,0039$ )		
Potamofase	0,024	
<b>% NP</b>		
<i>Lo1</i> ( $H=6,90$ ; $p=0,032$ )		
Limnofase tardía		0,037
<i>Lo3</i> ( $H=9,12$ ; $p=0,0105$ )		
Limnofase tardía		0,037
<i>La3</i> ( $H=6,76$ ; $p=0,0341$ )		
Limnofase tardía		0,037
<b>% N-NO<sub>2</sub><sup>-</sup></b>		
<i>Lo1</i> ( $H=13,42$ ; $p=0,0012$ )		
Potamofase	0,023	0,024
Limnofase tardía		0,033
<i>La1</i> ( $H=12,51$ ; $p=0,0019$ )		
Potamofase	0,023	
Limnofase tardía		0,033
<i>Lo3</i> ( $H=11,2$ ; $p=0,0037$ )		
Potamofase		0,041
Limnofase tardía		0,033
<b>% N-NH<sub>4</sub><sup>+</sup></b>		
<i>Lo1</i> ( $H=7,81$ ; $p=0,0202$ )		
Limnofase tardía		0,037
<b>% PRS</b>		
<i>La1</i> ( $H=12,92$ ; $p=0,0016$ )		
Potamofase	0,024	0,024
<i>Lo3</i> ( $H=11,86$ ; $p=0,0027$ )		
Potamofase	0,024	0,024
<b>% PD</b>		
<i>La1</i> ( $H=12,88$ ; $p=0,0016$ )		
Potamofase	0,024	0,041
Limnofase tardía		0,037
<i>Lo3</i> ( $H=11,12$ ; $p=0,0039$ )		
Potamofase	0,024	



**Figura IV-6.** Variabilidad temporal del porcentaje de contribución de diferentes formas de P y N a las concentraciones totales de estos nutrientes, durante diferentes fases hidrosedimentológicas (2012), en Lo1 (●), La1 (■), Lo3 (▲) y La3 (◆). Las referencias de los sitios fueron detalladas en la Tabla II-1.

**Tabla IV-4.** Coeficientes de correlación de Spearman de la turbidez y color del agua con los porcentajes de contribución de cada forma de N y P a las concentraciones totales de estos nutrientes en Lo1, La1, Lo3 y La3 considerando diferentes fases hidrosedimentológicas (2012). Las referencias de los sitios fueron detalladas en la Tabla II-1. Solo se muestran las correlaciones estadísticamente significativas. Los números en negrita y normales indican  $p < 0,01$  y  $p < 0,05$ , respectivamente.

		%PP	%NP	%N-NO <sub>2</sub> <sup>-</sup>	%N-NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	%N-NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	%NOD	%PRS	%POD	%PD
Lo1	Turbidez	<b>0,68</b>	<b>0,81</b>	<b>-0,74</b>	<b>-0,74</b>	<b>0,82</b>		-0,56	-0,62	<b>-0,68</b>
	Color						0,57			
La1	Turbidez	0,64	0,61	<b>-0,69</b>					<b>-0,68</b>	-0,64
	Color	<b>-0,72</b>						<b>0,69</b>		<b>0,72</b>
Lo3	Turbidez	0,56	<b>0,80</b>				<b>-0,72</b>		-0,57	-0,56
	Color	-0,55						<b>0,70</b>		0,55
La3	Turbidez	<b>0,73</b>	0,64				<b>-0,67</b>	<b>-0,76</b>	-0,54	<b>-0,73</b>

#### *Relaciones de la turbidez y el color con la clorofila-a en ambientes lénticos*

Las ambientes lénticos aislados vinculados al cauce principal del río Paraná y al río Coronda presentaron un amplio rango de turbidez, color y biomasa fitoplanctónica, así como de otras variables limnológicas (Tabla IV-5). Los cuerpos de agua más turbios se caracterizaron por mayores concentraciones de clorofila-a ( $\rho=0,53$ ;  $p < 0,05$ ), SiD ( $\rho=0,55$ ;  $p < 0,05$ ) y PT ( $\rho=0,80$ ;  $p < 0,01$ ), y menor desarrollo de vegetación ( $r=-0,60$ ;  $p < 0,05$ ); mientras que aquellos más coloreados se caracterizaron por bajas concentraciones de oxígeno disuelto ( $r=-0,73$ ), elevada aromaticidad de la MODC (bajo  $E_2/E_3$ ,  $r=-0,66$ ) ( $p < 0,01$ ) y menor profundidad ( $r=-0,69$ ). Además, las lagunas menos profundas presentaron, en general, mayor cobertura vegetal ( $r=-0,60$ ,  $p < 0,01$ ) asociada a un menor  $E_2/E_3$  ( $r=-0,60$ ;  $p < 0,05$ ). Las lagunas vinculadas al río Coronda presentaron mayor conductividad, variable asociada negativamente a la concentración de NID ( $r=-0,63$ ;  $p < 0,01$ ) y positivamente a las concentraciones de PRS ( $r=0,49$ ;  $p < 0,05$ ) y PT ( $r=0,52$ ;  $p < 0,05$ ).

El modelo de regresión lineal múltiple explicó el 71% de la variabilidad de la clorofila-a en los ambientes lénticos ( $p=0,0002$ ). Las variables explicativas significativas fueron turbidez y el cociente  $E_2/E_3$  (relaciones positivas) (Tabla IV-6). Por otra parte, el análisis de regresión lineal múltiple para hallar los factores reguladores de la biomasa fitoplanctónica en la laguna La3 considerando diferentes fases hidrosedimentológicas (2012) explicó el 68% de la variabilidad temporal de la clorofila-a ( $p=0,0020$ ). Las variables explicativas significativas fueron turbidez (relación positiva) y acidez (relación negativa) (Tabla IV-6).

**Tabla IV-5.** Clorofila-*a* y variables abióticas medidas en ambientes lénticos aislados vinculados al cauce principal del río Paraná (La5-La8) y al río Coronda (La9-La14) durante aguas bajas (noviembre-diciembre de 2013 y marzo-abril de 2014). Turb: turbidez (FTU), Col: color (mg L<sup>-1</sup> de Pt-Co); Clo: clorofila-*a* (µg L<sup>-1</sup>), Cond: conductividad (µS cm<sup>-1</sup>), Prof: profundidad (m), OD: oxígeno disuelto (mg L<sup>-1</sup>), V: porcentaje de cobertura de vegetación acuática (0: 0%, 1: 1%-20%, 2: 21%-40%, 3: 41%-60%, 4: 61%-80% y 5: 81%-100%), DS: desvío estándar, nd: no detectado. Las concentraciones de nutrientes están expresadas en µM.

Sitio	Turb	Col	Clo	E <sub>2</sub> /E <sub>3</sub>	Cond	Prof	Z <sub>eu</sub> /Z <sub>p</sub>	pH	OD	N-NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> + N-NO <sub>2</sub> <sup>-</sup>	N-NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	NID	NT	PRS	PT	SiD	V
La5-13	7	17	3,2	6,1	85	1,3	1	6,7	9,0	10,64	6,81	17,5	100	0,81	2,5	151	2
La6-13	8	30	9,0	6,7	81	1,1	1	7,1	10,5	9,69	5,00	14,7	667	0,72	2,4	107	3
La7-13	4	33	3,6	6,5	98	1,1	1	7,9	11,4	7,66	3,99	11,7	59	0,52	1,7	100	3
La8-13	36	44	7,2	4,9	82	0,6	1	7,3	0,5	5,64	2,14	7,8	46	0,42	6,6	128	5
La9-13	23	38	10,2	5,8	261	0,8	1	7,7	3,5	0,46	0,81	1,3	50	0,96	6,4	249	5
La10-13	65	49	31,8	6,00	242	0,5	1	7,3	5,7	nd	1,46	1,5	232	2,71	232,8	357	2
La11-13	10	23	3,4	7,2	118	0,9	0,5	9,6	12,3	nd	0,34	0,3	113	0,59	4,3	116	2
La12-13	40	28	47,3	7,7	130	2,1	0,6	9,4	11,5	0,24	1,28	1,5	286	0,62	4,8	81	1
La13-13	16	42	4,0	5,5	105	0,8	1	7,6	4,5	1,43	0,65	2,1	201	0,83	5,1	36	3
La14-13	35	49	3,2	4,8	169	1,2	1	7,7	2,3	2,96	0,76	3,7	45	1,23	3,8	225	1
La5-14	57	36	4,5	5,2	56	0,9	1	7,6	9,2	7,53	2,92	10,5	83	0,87	2,8	135	2
La6-14	3	26	7,0	6,8	59	1,1	1	7,2	15,0	3,07	2,16	5,2	64	nd	1,8	28	5
La8-14	9	42	10,1	5,5	62	0,7	1	6,8	8,7	0,82	0,12	1,0	65	0,04	1,8	109	4
La9-14	11	34	5,8	5,3	319	1,0	1	7,0	4,7	0,17	0,12	0,3	49	0,60	2,9	202	4
La10-14	9	30	5,1	6,4	183	1,0	1	6,9	10,1	0,02	0,10	0,1	75	0,96	3,8	80	2
La11-14	67	39	120,5	7,4	119	0,9	1	8,8	4,0	3,12	1,04	4,2	274	0,18	11,2	217	2
La12-14	59	24	33,0	7,4	91	2,0	0,3	6,7	7,7	2,52	1,11	3,6	94	nd	4,6	123	1
<b>Media</b>	<b>27</b>	<b>34</b>	<b>18,2</b>	<b>6,19</b>	<b>133</b>	<b>1,1</b>	<b>0,9</b>	<b>7,6</b>	<b>7,7</b>	<b>3,29</b>	<b>1,81</b>	<b>5,1</b>	<b>112</b>	<b>0,71</b>	<b>17,6</b>	<b>144</b>	<b>3</b>
<b>DS</b>	<b>23</b>	<b>9</b>	<b>29,3</b>	<b>0,91</b>	<b>77</b>	<b>0,43</b>	<b>0,2</b>	<b>0,9</b>	<b>4,0</b>	<b>3,6</b>	<b>1,89</b>	<b>5,4</b>	<b>82</b>	<b>0,63</b>	<b>55,5</b>	<b>83</b>	<b>1</b>

**Tabla IV-6.** Variables predictoras de la variabilidad espacial (N=17) y temporal (N=14) de la clorofila-a considerando ambientes lénticos aislados pertenecientes al sistema del Paraná Medio (análisis de regresión lineal múltiple).

	Coeficiente	Error estándar	p	r <sup>2</sup>
<i>Variabilidad espacial</i>				
<i>F=17,003 p=0,0002 r<sup>2</sup>=0,71</i>				
Constante	-8,62	2,290	0,0021	
Turbidez	0,68	0,151	0,0005	0,36
<i>E<sub>2</sub>/E<sub>3</sub></i>	4,57	1,124	0,0012	0,29
<i>Variabilidad temporal</i>				
<i>F=11,55 p=0,0020 r<sup>2</sup>=0,67</i>				
Constante	1,57	0,681	0,0412	
Turbidez	0,34	0,154	0,0474	0,33
Acidez	-2,17	0,628	0,0055	0,53

## Discusión

### *Importancia relativa de la turbidez y el color del agua en el gradiente espacial durante diferentes fases hidrosedimentológicas*

La importancia relativa de la turbidez y del color del agua fue muy variable tanto espacial como temporalmente. Estas variaciones respondieron principalmente a cambios espacio-temporales del color del agua y a cambios temporales de la turbidez, como se discutirá a continuación.

Como se analizó en el Capítulo III, la turbidez no presentó diferencias significativas entre los ambientes, mientras que el color del agua fue significativamente mayor en la laguna más aislada (La3). Por lo tanto, la variabilidad espacial del cociente turbidez/color fue ocasionada principalmente por cambios en la concentración de MODC. En este sentido, la disminución de la importancia relativa de la turbidez frente al color en La3 respondió a la elevada concentración de MODC de este ambiente.

En el cauce principal (Lo1) y los ambientes conectados al mismo (Lo3 y La1), el pulso de sedimentos incrementó considerablemente la importancia relativa de la turbidez frente al color del agua. En la alta cuenca del río Bermejo ubicada en la región andina, las intensas lluvias que ocurren entre los meses de febrero y abril aumentan el transporte de sólidos suspendidos al Paraná Medio. Las partículas en suspensión producen una importante dispersión de la radiación que ingresa a la columna de agua. En este sentido, una unidad de turbidez a la formazina (FTU, por sus siglas en inglés) equivale a la dispersión de un haz de luz cuando atraviesa una suspensión acuosa de 0,5 mg L<sup>-1</sup> de formazina (Buzoianu, 2000). Por lo tanto, el incremento de la concentración de sólidos



suspendidos puede incrementar de manera directa la importancia de la turbidez frente al color del agua (Koenings y Edmundson, 1991; Costa y col., 2013). Sin embargo, como se discutió en el Capítulo III, los sólidos en suspensión brindan superficies donde la MODC es adsorbida y las bacterias pueden desarrollarse (Ertel y col., 1986; Lind y Dávalos-Lind, 1991). De esta manera, favorecen la remoción de MODC del medio acuoso y su degradación bacteriana, incrementando de manera indirecta el cociente turbidez/color.

En La3, el cociente turbidez/color presentó sus valores más altos durante la limnofase tardía (marzo-abril de 2012). Esta fase de aguas bajas comenzó en diciembre de 2011 (Centro de Información Meteorológica, UNL-FICH). El mayor tiempo de aislamiento hidrológico puede incrementar el cociente turbidez/color mediante el aumento de los sólidos suspendidos y la disminución de MODC en la columna de agua. A medida que transcurre el período de aislamiento, la evapotranspiración contribuye a la disminución de la profundidad, lo cual favorece la resuspensión de sedimentos por acción del viento (Izaguirre y col., 2001; Maine y col., 2004). Asimismo, el aumento del tiempo de residencia del agua permite una degradación más prolongada de la MODC, disminuyendo el color del agua (Curtis, 1998; Mazzuoli y col., 2005).

El cociente turbidez/color disminuyó en todos los ambientes durante la potamofase. Durante dicho período, la turbidez decreció debido al cese del pulso sedimentológico en el cauce principal y los ambientes conectados (Drago y Amsler, 1988), y al aumento de la profundidad y consiguiente disminución de la resuspensión de sedimentos en La3 (Izaguirre y col., 2001; Maine y col., 2004). Asimismo, la potamofase se caracterizó por un importante ingreso de MODC con un alto grado de aromaticidad proveniente de ambientes inundados. La MODC más aromática incrementa en mayor medida el color del agua en comparación con la MODC más alifática (Mostofa y col., 2013). Consiguientemente, tanto la disminución de la turbidez como el aumento del color del agua contribuyeron al decrecimiento del cociente turbidez/color durante aguas altas.

Durante la limnofase temprana, exenta de la influencia del pulso sedimentológico, el cociente turbidez/color aumentó ligeramente en comparación con la potamofase precedente en Lo1 y los ambientes conectados al mismo. En estos ambientes la turbidez presentó pocos cambios respecto a la potamofase. El aumento del cociente turbidez/color respondió a la disminución del ingreso de MODC desde los sitios más aislados de la llanura aluvial (Tockner y col., 1999) debido a la menor conectividad hidrológica entre los ambientes (Amoros y Bornette, 2002).

En La3, en cambio, la importancia relativa de la turbidez y del color presentó pocos cambios entre la potamofase y la limnofase temprana, ya que tanto la turbidez como el color aumentaron al disminuir el nivel de agua. Esto podría responder, por un lado, a la reducción del volumen de agua y consiguiente concentración de los materiales suspendidos y

disueltos incorporados durante la reciente inundación. Por otro lado, la reducción de la profundidad favorece la resuspensión de sedimentos por acción del viento, con un consiguiente aumento de la concentración de sólidos suspendidos (Izaguirre y col., 2001). Asimismo, esto puede conducir a la desorción de MODC adsorbida sobre las superficies de las partículas (Tietjen y col., 2005). Durante la potamofase precedente, ingresó una gran cantidad de MODC a esta laguna, probablemente proveniente de ambientes terrestres inundados. La MODC terrígena de reciente contribución suele ser altamente coloreada e hidrofóbica debido a su elevada aromaticidad (Mostofa y col., 2013). Por lo tanto, tiende a ser incorporada a los sedimentos del fondo y reingresar a la columna de agua por resuspensión, incrementando el color (Davis y Gloor, 1981; Luider y col., 2003; Tietjen y col., op. cit.). No obstante, durante la limnofase temprana, la turbidez no alcanzó los altos valores observados durante la limnofase tardía, probablemente debido a la mayor profundidad de la laguna como consecuencia del reciente ingreso de agua proveniente de ambientes lóticos desbordados. Esto, sumado al reciente aporte de MODC terrígena, habría conducido a que la limnofase temprana presente un cociente turbidez/color mucho menor que la limnofase tardía.

Puede concluirse que el cociente turbidez/color presenta importantes variaciones temporales y espaciales en el sistema del Paraná Medio. Estas variaciones serían gobernadas por el régimen hidrosedimentológico y la variabilidad en el grado de conectividad hidrológica entre los ambientes. En este sentido, la mayor importancia relativa del color frente a la turbidez ocurrió durante la potamofase y limnofase temprana en una laguna con baja conectividad hidrológica al cauce principal, mientras que la mayor importancia relativa de la turbidez frente al color ocurrió durante el arribo de pulso de sedimentos en ambientes conectados al sistema fluvial.

#### *Relaciones de la turbidez y el color del agua con la especiación de nutrientes*

Las concentraciones de sólidos suspendidos (estimada a través de la turbidez, Wetzel y Likens, 1991; Buzoianu, 2000) y de MODC (estimada a través del color del agua, Hongve y Akesson, 1996) afectaron la especiación de nutrientes. Esto se debe, en parte, a que los sólidos suspendidos contienen nutrientes particulados, tales como P y N orgánicos, y P inorgánico (Conzonno, 2009); mientras que la MODC contiene nutrientes en forma orgánica disuelta (Thurman, 1985; Stepanauskas y col., 1999). Asimismo, las partículas en suspensión pueden adsorber nutrientes disueltos e incorporarlos a la fracción particulada (Shen y col., 2013); mientras las sustancias húmicas que componen parte de la MODC pueden suprimir la transferencia de P y Fe a la fracción particulada mediante la peptización de coloides y reacciones de complejación en las cuales el  $\text{Fe}^{3+}$  actúa como puente entre los

grupos funcionales de las sustancias húmicas y el ión  $\text{PO}_4^{3-}$  (Shaw y col., 2000). Sin embargo, existen otros mecanismos menos directos por los cuales la turbidez y el color del agua pueden relacionarse con la especiación de nutrientes, tales como los efectos de las partículas suspendidas y la MODC sobre reacciones químicas mediadas por la biota (Burgin y Hamilton, 2007; Liu y col., 2013) y sobre reacciones fotoquímicas (Osburn y col., 2009). A continuación se discutirán las relaciones observadas con la especiación del N y P en el gradiente espacial y en relación al estado hidrosedimentológico del sistema.

### Especiación del N

Desde el cauce principal (Lo1) hacia la laguna más aislada de la llanura aluvial (La3) aumentó la proporción de N orgánico en detrimento del inorgánico, el cual se asoció negativamente al color del agua y la clorofila-a, y positivamente a la concentración de oxígeno disuelto (RDA). Estos resultados sugieren que, en los ambientes más aislados, el NID proveniente del cauce principal o la materia orgánica en descomposición es rápidamente agotado por la actividad biológica (Andersen, 2004). La oxidación de la materia orgánica disminuye el oxígeno disuelto, favoreciendo la reducción de  $\text{N-NO}_3^-$  y limitando la nitrificación bacteriana con un descenso de la concentración de este ión (Tiedje y col., 1982; Strauss y col., 2002; Burgin y Hamilton, 2007). Asimismo, la asimilación biológica del NID disminuye su concentración, con un concomitante aumento de la fracción orgánica. El ingreso de N orgánico desde ambientes terrestres de la llanura aluvial también puede incrementar esta fracción del N en los sitios más aislados. El N orgánico puede encontrarse en forma particulada o disuelta. En el primer caso, forma parte de microorganismos y detritus (Rice, 1982); mientras que el segundo es incorporado al ambiente acuático por exudación de macrófitas (Tyler y col., 2001), exudación microbiana (Chan y Campbell, 1978) y lixiviación de la biomasa en descomposición (Aprile y Darwich, 2013), procesos que también aportan MODC (Zhang y col., 2013). Incluso parte del NOD está contenido en la MODC (Stepanauskas y col., 1999), ocasionando relaciones positivas del color con dicha fracción del N. La relación positiva entre la proporción de NOD y el porcentaje de C aromático de la MODC (RDA) sugiere que la MODC más aromática podría ser una importante fuente de NOD. En cambio, en Lo1 y los sitios más conectados al mismo (La1 y Lo3), la proporción de N inorgánico fue mayor, probablemente debido a la disminución de la actividad biológica y del ingreso de materia orgánica proveniente de ambientes terrestres.

Muchos autores han propuesto que las llanuras aluviales funcionan como sumideros de N a través de la asimilación biológica del NID y la oxidación de la materia orgánica mediante desnitrificación, lo cual convierte al  $\text{NO}_3^-$  en especies del N gaseosas que difunden a la atmósfera (Villar y col., 1998; Villar y col., 1999; Maine y col., 2004; Roach y Grimm, 2011). Esta hipótesis se sustenta en la baja concentración de NID (sobre todo de N-

$\text{NO}_3^-$ ) y en el enriquecimiento de los sedimentos del fondo con NP constituido por fragmentos vegetales en los ambientes aluviales más aislados. No obstante, la concentración de NT fue significativamente mayor en La3 respecto a los demás sitios (Capítulo III). Esto indica que la remoción del NID y sedimentación del NP en la llanura aluvial no remueve cantidades apreciables de N. El NOD representó, en promedio, casi el 60% del NT en La3. Asimismo, en los demás ambientes constituyó la fracción más importante del N, aunque representó un menor porcentaje en comparación con La3. La predominancia del NOD en muchos ambientes de agua dulce se ha interpretado como evidencia de su carácter refractario. Sin embargo, la relativamente alta concentración de NOD también puede responder a ingresos y consumos de gran magnitud (Bronk y col., 2007). Muchos trabajos mostraron que el NOD es una fuente de N para el fitoplancton y las macrófitas, aunque hay evidencias de que su asimilación es menor en comparación al NID (Granéli, 1999; Stepanauskas y col., 2000; See y col., 2006; Mozdzer y col., 2010; Van Engeland y col., 2011). De acuerdo con esto, los mecanismos de remoción de N frecuentemente atribuidos a las lagunas aluviales (sedimentación, asimilación biológica y desnitrificación) (Saunders y Kalff, 2001) afectan en menor medida al NOD que a otras fracciones del N.

Asimismo, en condiciones anóxicas, las bacterias desnitrificantes compiten con microorganismos quimiolitotróficos y fermentativos que reducen desasimilatoriamente el  $\text{N-NO}_3^-$  (Tiedje y col., 1982). El producto de este último proceso es  $\text{N-NH}_4^+$ . Por lo tanto, a diferencia de la desnitrificación, la reducción desasimilatoria de  $\text{N-NO}_3^-$  a  $\text{N-NH}_4^+$  (DNRA, por sus siglas en inglés) no remueve N del ambiente acuático. La reducción desasimilatoria de  $\text{N-NO}_3^-$  predomina sobre la desnitrificación en ambientes ricos en C orgánico, los cuales poseen un mayor desarrollo de bacterias fermentativas (Tiedje y col., op cit.). Por lo tanto, puede adquirir importancia en ambientes aluviales ricos en MODC, tales como La3, favoreciendo el reciclado del N al reducir  $\text{N-NO}_3^-$  a  $\text{N-NH}_4^+$  más fácilmente asimilable por la biota (Sgouridis y col., 2011). La asimilación biológica del NID remueve N del medio acuoso de manera temporal. Los lixiviados del material vegetal en descomposición son una importante fuente de NOD para las lagunas (Aprile y Darwich, 2013). A diferencia de los nutrientes particulados que tienden a sedimentar, aquellos disueltos en la columna de agua son más fácilmente exportados durante períodos de conexión hidrológica. El aumento de la proporción de NOD en todos los ambientes y del transporte de NT en Lo1 durante aguas altas (Capítulo III) indican que la llanura aluvial es una fuente de N, principalmente en forma de NOD, similarmente a lo observado por otros autores (Zuijdgeest y col., 2015).

La oxidación quimiolitotrófica anaerobia del  $\text{N-NH}_4^+$  mediada por reducción de  $\text{N-NO}_2^-$  (ANAMMOX) es un proceso microbiano que, similarmente a la desnitrificación, remueve N del ambiente acuático al producir  $\text{N}_2$  gaseoso que difunde a la atmósfera. Su

importancia en el ciclo del N se ha evaluado en ambientes marinos (Rysgaard y Glud, 2004; Rysgaard y col. 2004) y de agua dulce (Schubert y col., 2006; Welti y col., 2012; Zhu y col., 2013). La temperatura óptima de los microorganismos que llevan a cabo estas reacciones es de 12°C y el proceso parece ser inhibido por muchos compuestos orgánicos (Jetten, 2001). Burgin y Hamilton (2007) sugieren que podría adquirir importancia en lagos profundos y oligotróficos de climas fríos. De acuerdo con esto, es improbable que dicho proceso remueva cantidades apreciables de N en las lagunas aluviales del Paraná Medio.

El descenso de la concentración de  $\text{N-NO}_3^-$  aguas abajo en ríos con llanura aluvial también se ha interpretado como evidencia de la remoción de N por los ambientes de la planicie (Villar y col., 1998; Maine y col., 2004; Mugni y col., 2005; Mason y col., 2013). Los autores sugirieron que dicha función de las llanuras aluviales se intensifica al aumentar la conectividad río-planicie. Sin embargo en estos trabajos sólo se realizaron determinaciones de NID. La predominancia del NOD en el cauce principal indica que el N es transportado aguas abajo principalmente en esta forma. Similarmente, Tank y col. (2012) concluyeron que el N aportado por los ríos al océano Ártico se encuentra principalmente como NOD, debido a su lento consumo y mineralización. La elevada proporción de N orgánico en la llanura aluvial del río Paraná Medio está en línea con su gran productividad de macrófitas acuáticas (Carignan y Neiff, 1992). Tales condiciones promueven la conversión de N inorgánico en orgánico más que su difusión a la atmósfera, similarmente a lo observado en otras llanuras aluviales (Andersen, 2004; Welti y col., 2012). La disminución de la concentración de  $\text{N-NO}_3^-$  aguas abajo durante la inundación (Villar y col., 1998; Maine y col., 2004; Mugni y col., 2005; Mason y col., 2013) también puede responder al ingreso de agua pobre en este ión proveniente de la llanura aluvial. Pinay y col. (1998) advirtieron sobre el riesgo de sobreestimar la tasa de reducción de  $\text{N-NO}_3^-$  si no se tienen en cuenta los procesos de mezcla que no implican una remoción actual.

Por otro lado, la remoción de  $\text{N-NO}_3^-$  puede ocurrir en el cauce principal a medida que el agua es transportada, sobre todo en momentos con elevada turbidez que suelen ocurrir durante aguas altas en muchos sistemas fluviales (Mugni y col., 2005). Recientemente, varios trabajos han señalado que las transformaciones del N en la columna de agua de ambientes fluviales turbios deben considerarse para evaluar la exportación de nutriente aguas abajo (Xia y col., 2004; Liu y col., 2013; Xia y col., 2013; Reinsinger y col., 2015). Las relaciones positivas de la turbidez con la proporción de  $\text{N-NH}_4^+$  y negativas con las proporciones de NOD,  $\text{N-NO}_3^-$  y  $\text{N-NO}_2^-$  (correlaciones de Spearman y RDA) sugieren que el aumento de los sólidos suspendidos favoreció la amonificación y reducción de  $\text{N-NO}_3^-$  en Lo1. En el año 2013, Liu y col. reportaron por primera vez la ocurrencia de desnitrificación sobre partículas suspendidas en aguas óxicas, atribuyéndolo a la presencia de micrositios anóxicos. La tasa de desnitrificación en los sólidos suspendidos fue mayor

que en los sedimentos del fondo, debido al mayor contacto de los primeros con agua rica en  $\text{N-NO}_3^-$ . Asimismo, la reducción química de  $\text{N-NO}_3^-$  es promovida por la presencia de superficies que contienen metales, tales como Fe, Al y Cu. En este sentido, una de las reacciones más estudiadas ha sido su reducción heterogénea catalizada por superficies metálicas con ácido fórmico como agente reductor (Prüsse y col., 2000; Garron y Epron, 2005; Choi y col., 2013). Varios trabajos han observado, además, que el  $\text{N-NO}_3^-$  puede ser eficientemente reducido por las propias superficies metálicas (Kassaei y col., 2011; Mortazavi y col., 2011; Hou y col. 2015). Por ejemplo, Hou y col. (op. cit.) observaron que, bajo determinadas condiciones, las partículas de Fe-Al redujeron  $\text{N-NO}_3^-$  produciendo  $\text{N-NH}_4^+$  como producto final. De acuerdo con esto, la elevada turbidez y concentración de  $\text{N-NO}_3^-$  en Lo1 pueden conducir a una mayor tasa de reducción en dicho ambiente en comparación con la llanura aluvial. Las concentraciones, cargas (Capítulo III) y proporciones de  $\text{N-NO}_3^-$  y  $\text{N-NO}_2^-$  en Lo1 fueron menores durante el pulso de sedimentos en comparación con la potamofase, indicando que en dicho ambiente las partículas suspendidas favorecieron más la reducción de estos iones en comparación con el intercambio de agua con la planicie.

Asimismo, el pico de sedimentos se asoció a una predominancia de la fracción de NP, la cual presentó una estrecha relación positiva con la turbidez (correlaciones de Spearman y RDA). Dicho NP probablemente estuvo constituido por restos vegetales que ingresan a la alta cuenca del río Bermejo debido a la inundación de sus márgenes (Pedrozo y Bonetto, 1987). Los cambios en las proporciones de diferentes formas del N durante el pulso de sedimentos también ocurrieron en los ambientes más conectados de la llanura aluvial, indicando que el sistema lótico afecta la especiación del N en algunos ambientes de la planicie aún durante aguas bajas. En La3, dicho período también se caracterizó por la predominancia de la fracción de NP. Esto se relacionó con la resuspensión de sedimentos conteniendo nutrientes, lo cual fue favorecido por la escasa profundidad de la columna de agua (Hamilton y Lewis, 1990; Maine y col., 2004).

El  $\text{N-NO}_2^-$  es infrecuentemente determinado en ambientes acuáticos ya que su concentración es despreciable frente a otras especies de NID (Stanley y Hobbie, 1981). Este ión es un intermediario en la oxidación del  $\text{N-NH}_4^+$  (nitrificación) y reducción del  $\text{N-NO}_3^-$  (desnitrificación y reducción desasimilatoria a  $\text{N-NH}_4^+$ ) (Kelso y col., 1997). En el caso de la nitrificación puede acumularse si la tasa de oxidación del  $\text{N-NH}_4^+$  es mayor que la del  $\text{N-NO}_2^-$ ; y en el caso de la reducción de  $\text{N-NO}_3^-$ , si dicha reducción es más rápida que la del  $\text{N-NO}_2^-$ . La mayor contribución del  $\text{N-NO}_2^-$  a la concentración de NT durante la limnofase exenta de la influencia del Bermejo indica que su reactividad disminuyó durante dicho período. La disminución de la concentración de partículas suspendidas y MODC puede disminuir la actividad de bacterias capaces de reducirlo u oxidarlo (Seitzinger, 1994; Xia y

col., 2004; Liu y col., 2013), como lo sugieren sus relaciones negativas con la turbidez y el color del agua (correlaciones de Spearman y RDA).

### Especiación del P

Los intercambios de P entre los sedimentos del fondo y la columna de agua, así como entre las fracciones particulada y disuelta, están gobernados por la turbulencia, temperatura, tipo de sedimento, población microbiana, potencial redox y pH (Maine y col., 1998; Li y col., 2007; Wu y col., 2014). El río Bermejo aporta al Paraná Medio importantes cantidades de PP como P unido a calcio (P-Ca) (Pedrozo y Bonetto, 1987; Mugni y col., 2005). El descenso del pH en el río Paraná solubiliza el P-Ca, que se incorpora a la fracción disuelta (PD) o se redistribuye en la fracción particulada como fósforo unido a hierro (P-Fe) (Maine y col., 1992; Villar y col., 1998; Carignan y Vaithyanathan, 1999; Maine y col., 2004). Una gran proporción de las partículas suspendidas en el cauce principal decanta al ingresar a las lagunas aluviales con menor turbulencia, donde el descenso del potencial redox solubilizaría el P-Fe (Maine y col., 2004). Dada la predominancia de esta fracción del P en los sedimentos de muchos cuerpos de agua, es ampliamente aceptado que el oxígeno disuelto regula la dinámica del P en los ambientes lénticos en general (Li y col., op. cit.; Kleeberg y col., 2013; Wu y col., op. cit.) y en las lagunas del Paraná en particular (Pedrozo y col., 1992; Bonetto y col., 1994; Maine y col., 1998; Maine y col., 2004; Mugni y col., 2005). Sin embargo, los resultados de varios estudios contradicen dicho paradigma (Tessenow, 1972; Kamp-Nielsen, 1974; Sinke y col., 1990; Caraco y col., 1991; Prairie y col., 2001; Baldwin y Williams, 2007). Katsev y col. (2006) y Hupfer y Lewandowski (2008) sugirieron que su capacidad explicativa se limita a algunos ambientes y cortos períodos de tiempo. Las desviaciones del modelo clásico han sido atribuidas, por un lado, al efecto de las especies del azufre (S) (Caraco y col., 1989; Caraco y col., 1993; Roden y Edmonds, 1997; Gächter y Müller, 2003). El sulfuro de hidrógeno ( $H_2S$ ) reduce los oxihidróxidos de hierro ( $FeOOH$ ) solubilizando P-Fe. Asimismo, la inmovilización del P en los minerales ferrosos puede disminuir debido a la formación de sulfuro de hierro ( $FeS$ ). Por otro lado, en los sedimentos de cuerpos de agua altamente productivos, el P se encuentra principalmente en forma orgánica (Mugni y col., 2005; Lair y col., 2009). La liberación de esta fracción del P se relaciona con los procesos de descomposición más que con la concentración de oxígeno disuelto.

Las concentraciones de las formas de P analizadas presentaron tendencias espaciales poco claras (Capítulo III), similarmente a lo observado en algunos trabajos realizados en el río Paraná (Pedrozo y col., 1992; Unrein, 2002). Al expresarlas como porcentaje de contribución a la concentración de PT, se observó una disminución de la fracción particulada y un aumento de la fracción disuelta en el gradiente espacial desde Lo1

hacia La3. Las partículas transportadas por el cauce principal decantan y son retenidas en las partes sumergidas de macrófitas acuáticas al ingresar a la llanura aluvial con menor turbulencia y mayor desarrollo de vegetación (Neiff y col., 1994). El PP sedimentado puede liberarse como  $\text{PO}_4^{3-}$  si los sedimentos presentan bajo potencial redox. Por lo tanto, la decantación de partículas puede producir tanto una disminución de la turbidez y de la fracción de PP, como un aumento de la fracción de PD en la columna de agua (Maine y col., 2004), conduciendo a las relaciones observadas entre la turbidez y los porcentajes de ambas fracciones del P (correlaciones de Spearman y RDA). Asimismo, dado que las partículas más grandes poseen una mayor velocidad de decantación, al aumentar la distancia al cauce principal disminuiría el tamaño de las partículas que ingresan desde el sistema lótico. En los ambientes más aislados, la menor granulometría del material particulado podría favorecer la solubilización del P.

En los ambientes más aislados, el ingreso de partículas provenientes del cauce principal es menor que en los ambientes más conectados (González-Sanchis y col., 2014). Esto se debe a que la conexión de los primeros con el sistema lótico ocurre sólo durante aguas altas; y a que las partículas son retenidas a medida que el agua proveniente de ambientes lóticos desbordados se desplaza sobre la llanura aluvial (Urbaniak y col., 2012; Kiedrzyńska y col., 2015). Los sedimentos del fondo de estos ambientes poseen un alto contenido de materia orgánica, cuya descomposición libera nutrientes disueltos a la columna de agua (Mugni y col., 2005; Lair y col., 2009). Esto puede aumentar simultáneamente la fracción de P disuelto (Hupfer y Lewandowski, 2008) y el color del agua (Zhang y col., 2013), ocasionando relaciones positivas entre ambos. La desecación de la materia orgánica de las márgenes durante la limnofase puede incrementar la liberación de PD durante la inundación, dado que la pérdida de agua favorece la ruptura celular y la mineralización una vez que el contenido de agua vuelve a aumentar (Schönbrunner y col., 2012).

La descomposición de la materia orgánica también puede aumentar la fracción de PD de manera indirecta, conduciendo a relaciones positivas con el color, dado que disminuye el oxígeno disuelto y el pH favoreciendo la solubilización del P-Fe y del P-Ca, respectivamente (Maine y col., 1998; Erlandsson y col., 2009). Asimismo, Mortimer (1941, 1942) y Paludan y Jensen (1995) plantearon que el P podría formar asociaciones con Fe y sustancias húmicas en los sedimentos oxidados, cuya reducción ocasionó la liberación de MODC, PRS y Fe. Por otra parte, la descomposición de la materia orgánica afecta la actividad bacteriana y genera compuestos orgánicos capaces de secuestrar P. De acuerdo con Golterman (2001), cuando los sedimentos se tornan anóxicos, las bacterias deben oxidar una mayor cantidad de materia orgánica para obtener energía suficiente, liberando una gran cantidad de PD. En tales condiciones la oxidación de la materia orgánica es



incompleta, generando compuestos orgánicos que pueden incrementar el color del agua (Golterman, op. cit.). Finalmente, las sustancias húmicas que componen parte de la MODC producida durante la descomposición pueden suprimir la transferencia de P y Fe a la fracción particulada mediante la peptización de coloides y reacciones de complejación en las cuales el  $\text{Fe}^{3+}$  actúa como puente entre los grupos funcionales de las sustancias húmicas y el ión  $\text{PO}_4^{3-}$  (Shaw y col., 2000). Si bien estas reacciones favorecen el mantenimiento del PD en la columna de agua, reducen su biodisponibilidad a corto plazo (Jones y col., 1988; Jones, 1998; Maranger y Pullin, 2003). Dichas interacciones aumentan al incrementar la aromaticidad de las sustancias húmicas, lo cual es consistente con la asociación positiva entre las fracciones del PD y el porcentaje de C aromático de la MODC (RDA). De acuerdo con lo señalado, la descomposición de la materia orgánica puede tanto incorporar PD al ambiente acuático como favorecer su mantenimiento en la columna de agua mediante la generación de condiciones que mejoran su solubilidad.

En todos los ambientes la contribución del PRS a la concentración de PT presentó sus mayores valores durante la potamofase, asociándose positivamente al color del agua en los ambientes conectados al sistema fluvial (Spearman). Esto sugiere que la llanura aluvial es una fuente de PRS para el sistema durante la inundación. Además de favorecer la liberación de nutrientes contenidos en la materia orgánica de las márgenes (Schönbrunner y col., 2012), el aumento del nivel del agua incrementa la conectividad e intercambio de materia entre los ambientes (Tockner y col., 1999). La asociación del  $\text{PO}_4^{3-}$  con sustancias húmicas puede aumentar su movilidad al disminuir su retención en ambientes vegetados y/o con mayor pH y oxígeno disuelto, condiciones que favorecen la asimilación biológica y precipitación del  $\text{PO}_4^{3-}$  libre (Jones y col., 1988; Shaw, 1994).

Por otra parte, en el cauce principal y los ambientes conectados al mismo, el PP representó el mayor porcentaje de contribución al PT (casi el 100%) durante el pulso de sedimentos. En la alta cuenca del río Bermejo, localizada en la región andina, las lluvias estivales intensifican la erosión. Esto incrementa el transporte de sólidos que contienen P al Paraná Medio (Mugni y col., 2005). Similares porcentajes de contribución del PP al PT fueron registrados durante el pulso de sedimentos en ríos de la cuenca del Amazonas influenciados por las precipitaciones andinas (Almeida y col., 2015). Por otra parte, las partículas suspendidas pueden adsorber PD transfiriéndolo a la fracción particulada, y favorecer el desarrollo de bacterias que degradan los compuestos orgánicos adsorbidos (Lind y Dávalos-Lind, 1991; González-Sanchis y col., 2014). Esto puede haber contribuido al descenso de la proporción de PD (particularmente POD) durante los momentos de mayor turbidez. Similarmente a lo señalado respecto al NP, la proporción de PP en La3 presentó los mayores valores durante la limnofase tardía debido a la resuspensión de sedimentos conteniendo nutrientes (Hamilton y Lewis, 1990; Maine y col., 2004).

Puede concluirse que la variabilidad espacio-temporal de la turbidez y el color del agua, determinadas por el régimen hidrosedimentológico y el grado de conectividad hidrológica de los ambientes, se relaciona estrechamente con la especiación del N y P. Si bien las concentraciones totales de nutrientes pueden afectar la productividad de los sistemas acuáticos a largo plazo, su especiación determina su biodisponibilidad inmediata, por lo que puede tener importantes consecuencias en el funcionamiento de los sistemas fluviales con llanura aluvial.

#### *Factores reguladores de la biomasa fitoplanctónica*

En el cauce principal de grandes ríos con llanura aluvial, la elevada turbulencia y profundidad, baja transparencia y corto tiempo de residencia del agua restringen el desarrollo algal (Descy y col., 1994; Zalocar de Domitrovic y col., 2007; Devercelli y col., 2014). Unrein (2002) analizó las variaciones del fitoplancton y variables abióticas en una sección transversal río-llanura aluvial del Paraná Inferior, concluyendo que hacia los cuerpos de agua más aislados de la planicie el desarrollo algal aumenta al disminuir su limitación por luz. Similarmente, en lagunas aluviales conectadas al sistema lótico, la luz es un importante factor limitante del fitoplancton (Carignan y Planas, 1994; Knowlton y Jones, 1997). En las lagunas aisladas estudiadas en el presente trabajo, en cambio, la clorofila-a se asoció positivamente con la turbidez, y negativamente con la acidez y aromaticidad de la MODC. Las dos últimas variables suelen aumentar en lagunas coloreadas (Keskitalo y Eloranta, 1999; Mazzuoli y col., 2005) y, de hecho, se correlacionaron positivamente con el color en este estudio (correlaciones en la laguna La3: Capítulo III). Los resultados sugieren que en lagunas aluviales aisladas del sistema fluvial la turbidez y el color pueden relacionarse con la biomasa fitoplanctónica por causas diferentes a sus efectos sobre el clima lumínico.

Dado que los estudios de Carignan y Planas (1994), Knowlton y Jones (1997) y Unrein (2002) para analizar los factores limitantes del fitoplancton incluyeron sitios conectados al sistema lótico, la profundidad de muchos de ellos fue relativamente alta. Esto incrementa la probabilidad de que la zona fótica no alcance el fondo y, consiguientemente, la disminución de la transparencia perjudique el desarrollo algal. Los ambientes lénticos evaluados en el presente estudio, en cambio, se encuentran aislados del cauce principal (excepto durante aguas altas), con profundidades inferiores a 1 m y una zona fótica que alcanzó toda la columna de agua en la gran mayoría de ellos. Es improbable que en tales ambientes la turbidez y el color perjudiquen el desarrollo algal a través de sus efectos sobre el clima lumínico (Jones, 1992).

En muchos ambientes lénticos, la relación positiva entre clorofila-*a* y turbidez responde a que ésta última es causada principalmente por las células algales en suspensión (Peretyatko y col., 2007). No obstante, en las lagunas de la llanura aluvial del río Paraná, la turbidez aumenta principalmente debido a la resuspensión de sedimentos por acción del viento (Carignan y Planas, 1994; Izaguirre y col.; 2001; Maine y col., 2004). La biomasa del fitoplancton puede incrementar significativamente la turbidez de los cuerpos de agua cuando alcanza altas concentraciones (Gulati y van Donk, 2002; Silva y col., 2014). En los ambientes estudiados, la concentración de clorofila-*a* generalmente fue menor de 10  $\mu\text{g L}^{-1}$ . Por lo tanto, es probable que la contribución del fitoplancton a la turbidez haya sido generalmente baja. No obstante, en aquellos casos con mayores concentraciones, la biomasa algal podría haber contribuido al aumento de la turbidez. Por ejemplo, en la laguna Aislada (La3) (análisis temporal), la concentración de clorofila-*a* fue elevada el 25 de abril de 2012 (52  $\mu\text{g L}^{-1}$ ). En cuanto al análisis espacial, sólo las lagunas La Curva (La10), Los Gansos (La11) y La Chancha (La12) presentaron altas concentraciones de clorofila-*a*, con valores máximos de 32, 121 y 47  $\mu\text{g L}^{-1}$ , respectivamente.

Si bien las células algales poseen mecanismos para contrarrestar la sedimentación, en general están sometidas a los mismos procesos gravitacionales que otras partículas (Scheffer, 1998). Cuando sedimentan, se incorporan a los sedimentos del fondo y pueden pasar a formar parte del detritus (Reynolds, 2006). No obstante, ante condiciones desfavorables en la columna de agua (por ej.: riesgo de fotoinhibición), la sedimentación a corto plazo resulta beneficiosa (Reynolds, 1986) ya que pueden permanecer viables en los sedimentos durante cierto tiempo o producir estados de dormancia (Reynolds, 2006). En cuerpos de agua someros, la resuspensión por acción del viento es frecuente (Izaguirre y col., 2001; Maine y col., 2004) y transporta células algales sedimentadas nuevamente a la columna de agua (Ostrovsky y Yacobi, 2010). El aumento de la clorofila-*a* en la columna de agua de La3 en respuesta a la resuspensión indicaría que la biomasa algal puede alcanzar altos valores en los sedimentos del fondo (Schallenberg y Burns, 2004). No obstante, la resuspensión de sedimentos también puede incorporar a la columna de agua fragmentos de macrófitas, células algales muertas y pellets de organismos fitoplanctívoros que incrementan la concentración de pigmentos vegetales (Yacobi y Ostrovsky, 2012). Independientemente de la fuente de pigmentos en los sedimentos, su resuspensión puede ocasionar una relación positiva entre turbidez y clorofila-*a* en la columna de agua. Asimismo, la resuspensión puede incorporar a la columna de agua nutrientes que estimulan el desarrollo del fitoplancton (Schallenberg y Burns, op. cit.), lo cual es consistente con la relación positiva entre turbidez y concentración de nutrientes.

A pesar de que las lagunas someras son más susceptibles a la resuspensión de sedimentos por acción del viento en comparación con lagunas profundas (Hamilton y Lewis,

1990; Maine y col., 2004), sólo en La3 se observó una relación negativa entre turbidez y profundidad (análisis temporal, Capítulo III). En las demás lagunas aisladas (análisis espacial), la turbidez se relacionó negativamente con la cobertura vegetal. Las macrófitas pueden reducir la resuspensión de sedimentos atenuando la acción del viento sobre la superficie del agua y consolidando los sedimentos mediante el desarrollo radicular (Dieter, 1990; Hamilton y Mitchell, 1996; Horppila y Nurminen, 2005). La mayor cobertura vegetal observada en las lagunas más someras podría haber contrarrestado el efecto de la profundidad sobre la resuspensión. Al disminuir la resuspensión, la vegetación acuática probablemente disminuyó el ingreso a la columna de agua de células algales y nutrientes provenientes de los sedimentos del fondo, contribuyendo a la relación positiva entre turbidez y clorofila-*a*.

El color del agua es un estimador de MODC, cuyo efecto sobre la biomasa del fitoplancton es altamente variable (Beaver y Crisman, 1991). Esto podría estar relacionado con la variabilidad en la calidad (por ej., aromaticidad y acidez) y rangos de concentración de la MODC. Ambos factores influyen la magnitud de los efectos de la MODC sobre las condiciones del ambiente acuático, tales como la concentración y especiación de nutrientes (Lee y col., 2009) y la actividad de diversas enzimas (Boavida y Wetzel, 1998). En este sentido, la MODC puede mejorar la biodisponibilidad de nutrientes y proteger a las enzimas de la inactivación (por ej., debido a fotodegradación). Sin embargo, si sus asociaciones con nutrientes y enzimas son muy estables o existe un exceso de MODC, la biodisponibilidad de los nutrientes y la actividad enzimática disminuyen, perjudicando el desarrollo algal.

El aumento simultáneo del PD y la MODC de alta aromaticidad en La3 (Capítulo III) sugiere que se produjo una asociación entre ambos (Shaw, 1994; Shaw y col., 2000). Aunque no se realizaron determinaciones de Fe, su presencia es indispensable para que se produzcan estas asociaciones (Steinberg, 2003). En este sentido, el Fe puede formar complejos con la MODC actuando como puente entre ésta y el  $\text{PO}_4^{3-}$ ; así como formar coloides con dicho ión, los cuales son peptizados por la MODC y pueden atravesar los filtros empleados en el procesamiento de las muestras. El Fe suele limitar la productividad del fitoplancton en ambientes de agua dulce debido a su baja solubilidad y a la formación de uniones estables con la MODC (Reynolds, 1984; McKay y col., 2004; Vrede y Tranvik, 2006). Los coloides y complejos MODC-Fe- $\text{PO}_4^{3-}$  son incapaces de atravesar las membranas celulares. Su formación mejora la biodisponibilidad de P y Fe sólo cuando la concentración de los nutrientes libres en equilibrio satisface los requerimientos de la biota. Al aumentar la concentración de MODC y/o la estabilidad de las asociaciones MODC-Fe- $\text{PO}_4^{3-}$ , los nutrientes en estado libre disminuyen dificultando su asimilación por el fitoplancton (Shaked y col., 2005; Lis y col., 2014). La capacidad de la MODC para secuestrar P y Fe se debe a los grupos carboxilos e hidroxilos fenólicos, responsables de su

acidez (Conzonno, 2009). Generalmente dichos grupos funcionales ácidos son más abundantes en la MODC más aromática. Ésta, por lo tanto, suele afectar más el desarrollo del fitoplancton en comparación con la MODC más alifática (Ravichandran y col., 1998; Shaw y col., 2000; Benoit y col., 2001; Lee y col., 2009). En ambientes ricos en MODC, los ácidos orgánicos suelen ser la principal causa de acidez (Lydersen, 1998). Por lo tanto, la explicación de la clorofila-*a* por la acidez y aromaticidad de la MODC (relaciones negativas) sugiere que sólo la MODC más ácida y aromática perjudica el desarrollo algal.

Los grupos funcionales ácidos de la MODC forman con las enzimas compuestos de copolimerización llamados húmico-enzima-complejos (Wetzel, 1991; Shindo y col., 1996). En ambientes acuáticos, la enzima más estudiada ha sido la fosfatasa alcalina (Münster y col., 1992; Wetzel, 1993; Boavida y Wetzel, 1998; Espeland y Wetzel, 2001; Boavida, 2010). La formación de este tipo de compuestos protege a las enzimas de la degradación pero inhibe la hidrólisis de sustratos, lo cual es revertido luego de la ruptura de las uniones químicas por exposición a la radiación UV. Por lo tanto, la formación de compuestos húmico-enzimas dificulta la asimilación de nutrientes por el fitoplancton a corto plazo (Kim y Wetzel, 1993; Shi y col., 2011). De acuerdo con esto, el aumento de la concentración de MODC con alto grado de aromaticidad y contenido de grupos funcionales ácidos también puede haber perjudicado el desarrollo algal mediante sus efectos sobre la actividad enzimática.

Asimismo, el desarrollo del fitoplancton es perjudicado por los aleloquímicos exudados por macrófitas acuáticas (de Tezanos Pinto y O'Farrell, 2014), los cuales afectan el proceso fotosintético y la actividad de diversas enzimas (Yu y col., 1992; Mulderij y col., 2006; Wang y col., 2013). Las macrófitas acuáticas también pueden liberar MODC con alto grado de aromaticidad, e incluso una relación positiva entre la exudación de ésta y las propiedades aleloquímicas de los exudados ha sido observada en varias especies abundantes en el sistema del Paraná Medio (Gutiérrez y Mayora, 2015). Por lo tanto, la asociación negativa entre aromaticidad de la MODC y clorofila-*a* podría responder a la toxicidad de los exudados vegetales sobre el fitoplancton. Las lagunas más someras presentaron mayor cobertura vegetal y aromaticidad de la MODC. Esto sugiere que la disminución de la profundidad de los ambientes lénticos aislados puede perjudicar al fitoplancton debido al mayor desarrollo de vegetación acuática capaz de liberar aleloquímicos.

Puede concluirse que los factores reguladores de la biomasa algal en sistemas fluviales con llanura aluvial varían de acuerdo con la escala espacial analizada. Si bien la transparencia del agua afecta la variabilidad espacial y temporal de la biomasa algal al considerar ambientes conectados al sistema lóxico, no constituiría un factor regulador al

realizar un análisis más local (considerando sólo los ambientes con menor conectividad hidrológica). En estos cuerpos de agua, la resuspensión de sedimentos conteniendo células algales y la calidad de la MODC (aromaticidad y acidez, determinantes de su capacidad para secuestrar nutrientes e inactivar enzimas) serían importantes reguladores del fitoplancton. La relación positiva entre cobertura vegetal y MODC con elevada aromaticidad sugiere que la exudación de ésta por macrófitas acuáticas contribuye a la regulación de la biomasa algal. Asimismo, el retorno a la columna de agua de células algales sedimentadas puede disminuir en ambientes con elevado desarrollo de macrófitas acuáticas, las cuales afectan negativamente la resuspensión de sedimentos.

## **CAPÍTULO V. REGULADORES BIOGEOQUÍMICOS DE LA FOSFATASA ALCALINA EN EL GRADIENTE CAUCE PRINCIPAL-LLANURA ALUVIAL: IMPLICANCIAS EN LA DINÁMICA DEL FÓSFORO**

### **Introducción**

Para obtener energía los microorganismos heterótrofos oxidan el C contenido en la materia orgánica, liberando nutrientes inorgánicos durante este proceso. Previamente las partículas orgánicas suelen ser transformadas por enzimas extracelulares que permiten la obtención de moléculas orgánicas más simples y fácilmente oxidables (Battin y col., 2008). Por otra parte, muchos organismos heterótrofos y autótrofos sintetizan enzimas que actúan externamente a las membranas celulares favoreciendo la obtención de determinados nutrientes (McGill y Cole, 1981). Dichas enzimas catalizan la liberación, a partir de moléculas orgánicas, de nutrientes inorgánicos específicos de acuerdo con la enzima en cuestión. Dado que la materia orgánica incorporada al ambiente acuático generalmente es consumida por la biota luego de la acción de enzimas extracelulares (Sinsabaugh y Foreman, 2001), la actividad de éstas es clave en el reciclado de muchos nutrientes (Millar y col., 2015).

El  $\text{PO}_4^{3-}$  es la principal forma de P asimilada por el fitoplancton, bacterias y macrófitas acuáticas (Cembella y col., 1984; Lobban y Harrison, 1994), por lo que su regeneración afecta el desarrollo de las comunidades bióticas. La fosfatasa alcalina es una enzima capaz de hidrolizar diversos compuestos orgánicos fosforados y liberar  $\text{PO}_4^{3-}$ . Por lo tanto la actividad de la fosfatasa alcalina (APA) influye en el ciclo biogeoquímico del P y puede modificar la limitación de la biota por nutrientes. Asimismo, la APA puede favorecer la eutrofización (Song y col., 2006) e influir en la capacidad de los ambientes acuáticos para retener P orgánico (Song y col., 2007).

Las principales fuentes de fosfatasa alcalina en ambientes acuáticos son el fitoplancton (Kalinowska, 1997, Štrojsová y col., 2008), zooplancton (Boavida y Heath, 1984; Elser y col., 2010), bacterias (Halemejko y Chrost, 1984; Geraldles y Boavida, 2003) y macrófitas acuáticas (Rejmánková y col., 2011). La enzima puede permanecer asociada a la superficie de las células de los organismos o ser liberada al ambiente por excreción o lisis celular. Por lo tanto, la fosfatasa alcalina puede encontrarse tanto en la fase particulada como en la fase disuelta, en este último caso formando complejos con sustancias húmicas o en forma libre. Esta última forma suele ser inactivada más rápidamente dado que se encuentra expuesta con mayor intensidad a factores que la degradan, como la radiación UV (Tank y col., 2005).

Muchos organismos incrementan la producción de la fosfatasa alcalina al disminuir la biodisponibilidad de  $\text{PO}_4^{3-}$  con el fin de consumir el P contenido en compuestos orgánicos

(Rose y Axler, 1998; Ranhofer y col., 2009). Por este motivo, la APA total, libre o asociada a partículas de diferentes tamaños, así como la APA normalizada por concentración de clorofila-*a* o C orgánico, han sido empleadas en ambientes de agua dulce como indicadores de limitación por P (Dore y Priscu, 2001; Rengefors y col., 2001). No obstante, la APA es afectada por otros factores además de la concentración de  $\text{PO}_4^{3-}$ . Debido a esto, no siempre se relaciona con la concentración de dicho nutriente en el ambiente acuático (Cao y col., 2009). En este sentido, algunos trabajos han observado que la producción de la enzima por el fitoplancton se relaciona más con las reservas intracelulares de P (Litchman y Nguyen, 2008), mientras que otros han encontrado que la generación de la enzima es especie-específica (Štrojsová y col., 2008). Asimismo, la asociación de la fosfatasa alcalina a sustancias húmicas evita su fotodegradación pero también produce su inactivación. Estas asociaciones son destruidas por exposición a la radiación UV, luego de lo cual la enzima es reactivada (Sereda y col., 2011). Por otra parte, la producción de la fosfatasa alcalina por microorganismos heterótrofos para la hidrólisis de sustratos orgánicos fosforados puede responder a la limitación por C más que por P (Nicholson y col., 2006; Cao y col., op. cit.). Las bacterias podrían consumir la parte orgánica de las moléculas hidrolizadas, mientras que el  $\text{PO}_4^{3-}$  liberado tendería a acumularse. El ingreso de materia procedente de ambientes terrestres o cuerpos de agua conectados también podría incrementar la APA en el ambiente acuático.

Dada la importancia de la APA en el ciclo biogeoquímico del P, su análisis puede contribuir a la comprensión de la dinámica de este nutriente en grandes ríos con llanura aluvial. El presente capítulo tiene como objetivo **analizar los factores reguladores de la APA asociada al fitoplancton y sus implicancias en el ciclo del P en una sección transversal río-llanura aluvial del sistema Paraná Medio**. De acuerdo con esto, se analizarán:

- 1) los patrones espaciales de la APA asociada a partículas de tamaño algal (mayores a  $1,2 \mu\text{m}$ ) en el gradiente cauce principal-llanura aluvial;
- 2) las relaciones de la APA con la clorofila-*a*, concentración de nutrientes y otras variables abióticas en ambientes con diferente conectividad hidrológica al cauce principal; y
- 3) las variables explicativas de la APA en el gradiente río-llanura, así como de la APA en relación a la clorofila-*a* en una laguna aislada del sistema lótico.

### **Hipótesis:**

- En el sistema río-llanura aluvial del Paraná Medio el fitoplancton es una importante fuente de fosfatasa alcalina, contribuyendo al reciclado del P.



**Predicciones:**

- La APA asociada a partículas se relaciona positivamente con la concentración de clorofila-*a*, aumentando durante aguas bajas y presentando mayores valores en la llanura aluvial en comparación con el cauce principal.
- Al aumentar la APA normalizada por clorofila-*a* en una laguna aislada, aumenta la concentración de PRS debido a la mayor hidrólisis de sustratos orgánicos fosforados y/o menor consumo del  $\text{PO}_4^{3-}$  liberado.

**Materiales y métodos**

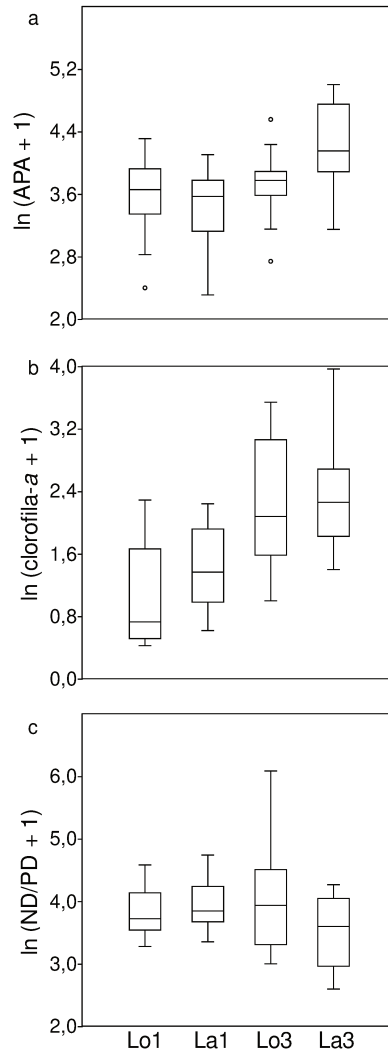
La APA asociada a partículas de tamaño algal ( $>1,2 \mu\text{m}$ ) fue evaluada durante diferentes fases hidrosedimentológicas (2012) en un gradiente de conectividad hidrológica al cauce principal del río Paraná Medio (Lo1, Lo3, La1 y La3). Los análisis de la APA se realizaron en condiciones óptimas de acuerdo a la metodología detallada en la introducción, por lo que los resultados se refieren a la APA potencial ( $\text{nmol L}^{-1} \text{h}^{-1}$ ). Se evaluaron las diferencias entre los ambientes mediante el test de Kruskal-Wallis y post test de Dunn para comparaciones múltiples. Para evaluar si la APA presentó dinámicas temporales similares en estos ambientes, se calcularon los coeficientes de correlación de Pearson entre la APA de cada uno de los sitios. Con el fin de analizar las relaciones de la APA con las variables limnológicas en cada ambiente, se calcularon sus coeficientes de correlación de Pearson con las demás variables medidas (turbidez, conductividad, pH, oxígeno disuelto, conductividad, COD, MODC, nutrientes, cocientes entre diferentes formas de nutrientes y clorofila-*a*). Los factores reguladores de la variabilidad de la APA en el gradiente río-llanura aluvial se evaluaron con un análisis de regresión lineal múltiple incluyendo simultáneamente como variables explicativas todas aquellas que no presentaron co-linealidad. Posteriormente se eliminaron en forma consecutiva, una por una (eliminación "backward"), las variables con mayor valor de *p* hasta que las variables explicativas remanentes satisfagan un valor de  $p < 0,05$  considerado como estadísticamente significativo (Hastie y col., 2009).

En la laguna Aislada (La3), se analizó en detalle la dinámica de la APA, dado que en los sitios más aislados las variables químicas adquieren más importancia para el desarrollo del fitoplancton. Se calculó el cociente APA/clorofila-*a* (APA/Clo,  $\text{nmol } \mu\text{g Clo}^{-1} \text{h}^{-1}$ ) con el fin de normalizar la actividad enzimática de acuerdo a la biomasa del fitoplancton (Istvánovics y col., 1992). Se realizó un análisis de regresión lineal múltiple con la APA/Clo como variable dependiente siguiendo el procedimiento anteriormente descrito. Los datos fueron logarítmicamente transformados previamente a la realización de todos los análisis estadísticos.

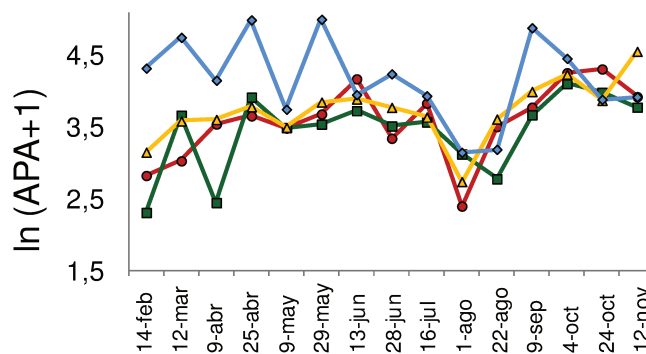
## Resultados

Los mayores valores de APA asociada a partículas se observaron en la laguna más aislada (La3, promedio:  $74 \text{ nmol L}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ), mientras que los menores valores se observaron en la laguna con conexión directa al cauce principal (La1, promedio:  $34 \text{ nmol L}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ). Los ambientes lóticos presentaron valores intermedios (Lo1:  $39 \text{ nmol L}^{-1} \text{ h}^{-1}$ , Lo3:  $44 \text{ nmol L}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ) (Figura V-1). Las diferencias fueron estadísticamente significativas (test de Kruskal-Wallis:  $H=13,17$ ;  $p=0,0043$ ) en La3 respecto de Lo1 ( $p<0,05$ ) y La1 ( $p<0,01$ ). La dinámica temporal de la APA fue similar en Lo1 y los ambientes con conectividad hidrológica permanente al mismo (La1 y Lo3) (coeficientes de correlación de Pearson: Lo1-La1,  $r=0,73$   $p<0,01$ ; Lo1-Lo3,  $r=0,65$   $p<0,01$ ; La1-Lo3,  $r=0,61$   $p<0,05$ ), mientras que en La3 siguió una dinámica temporal diferente respecto a los demás ambientes (coeficientes de correlación de Pearson,  $p>0,05$  en todos los casos).

En Lo1 y los ambientes conectados al mismo (La1 y Lo3), los mayores valores de APA se observaron durante la limnofase sin influencia del pico sedimentológico, aunque también se registraron algunos valores altos al comienzo de la potamofase (Figura V-2). En Lo1, la APA se relacionó positivamente con la clorofila-*a* ( $r=0,54$ ;  $p<0,05$ ) y negativamente con los cocientes ND/PD ( $r=-0,55$ ;  $p<0,05$ ) y Col/Clo ( $r=-0,59$ ;  $p<0,05$ ). En La1, la APA se relacionó positivamente con la clorofila-*a* luego de separar los datos de acuerdo al cociente Feo/Clo (mayor o menor de 0,3). Considerando los muestreos con cociente Feo/Clo  $>0,3$  (principalmente observados durante el pulso sedimentológico), la relación entre APA y clorofila-*a* fue más débil ( $r=0,77$ ;  $p<0,05$ ) que al considerar los muestreos con cociente Feo/Clo  $<0,3$  ( $r=0,84$ ;  $p<0,01$ ). Asimismo, para una misma concentración de clorofila-*a* los muestreos con elevado cociente Feo/Clo presentaron altos valores de APA en comparación a los muestreos con bajo cociente Feo/Clo. En los muestreos con bajo cociente Feo/Clo, la APA también se relacionó negativamente con el cociente Col/Clo ( $r=-0,88$ ;  $p<0,01$ ). Por otra parte, en Lo3 la APA se asoció positivamente con la alcalinidad ( $r=0,55$ ;  $p<0,05$ ) y negativamente con el color del agua ( $r=-0,51$ ;  $p<0,05$ ).



**Figura V-1.** Box Plot en relación a la actividad de la fosfatasa alcalina (APA) asociada a partículas (a) y sus variables explicativas: concentración de clorofila-a (b) y cociente ND/PD (c), en Lo1, La1, Lo3 y La3 muestreados durante diferentes fases hidrosedimentológicas (2012).



**Figura V-2.** Variabilidad temporal de la actividad de la fosfatasa alcalina (APA) asociada a partículas en Lo1 (■), La1 (■), Lo3 (▲) y La3 (◆) durante diferentes fases hidrosedimentológicas (2012).

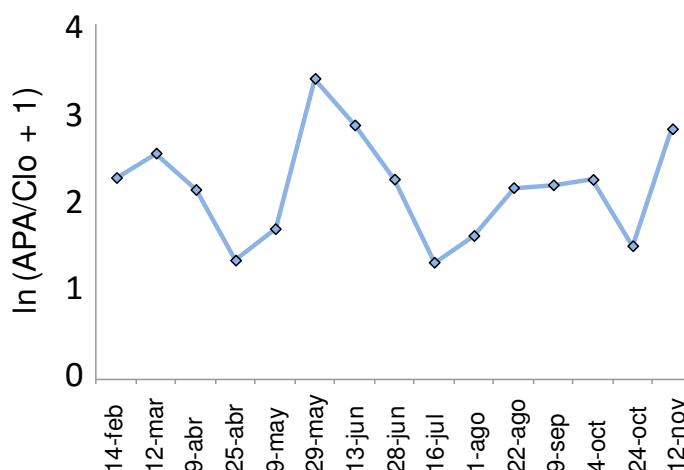
En La3, se observaron cuatro picos de actividad enzimática (Figura V-2). Dos de ellos ocurrieron durante la limnofase tardía simultáneamente con picos de clorofila-*a* (correlación de Pearson:  $r=0,52$   $p=0,05$ ), cociente Feo/Clo ( $r=0,62$   $p<0,05$ ), PP ( $r=0,68$   $p<0,01$ ), NP ( $r=0,65$   $p<0,01$ ) y turbidez ( $r=0,65$   $p<0,01$ ). Los dos restantes ocurrieron durante la potamofase y limnofase temprana simultáneamente a aumentos en los valores de MODC y PRS (sin significancia estadística). Excluyendo estos últimos, la APA se relacionó positivamente con los cocientes NID/PRS y NID/POD ( $r=0,66$  y  $r=0,55$ ;  $p<0,05$ ), así como con la concentración de  $N-NH_4^+$  ( $r=0,63$ ;  $p<0,05$ ).

El análisis de regresión lineal múltiple para hallar los factores reguladores de la APA asociada a partículas en el gradiente cauce principal-llanura aluvial explicó el 43% de la variabilidad espacio-temporal de la actividad enzimática ( $p=9,21 \times 10^{-8}$ ). Las variables explicativas significativas fueron clorofila-*a* (relación positiva) y el cociente ND/PD (relación negativa) (Tabla V-1).

**Tabla V-1** Variables predictoras de la variabilidad espacio-temporal de la actividad de la fosfatasa alcalina (APA) asociada a partículas (análisis de regresión lineal múltiple) en un gradiente de conectividad hidrológica a Lo1 considerando diferentes fases hidrosedimentológicas (2012). N=60.

	Coeficiente	Error estándar	p	$r^2$
APA				
$F=21,82$ $p=9,21 \times 10^{-8}$ $r^2=0,43$				
Constante	4,31	0,279	$5,43 \times 10^{-22}$	
Clorofila- <i>a</i>	0,34	0,067	$3,78 \times 10^{-6}$	0,23
ND/PD	-0,30	0,066	$2,71 \times 10^{-5}$	0,17

Por otra parte, en La3, la APA/Clo presentó un promedio de  $9 \text{ nmol } \mu\text{g Clo}^{-1} \text{ h}^{-1}$ , variando entre 3 y  $28 \text{ nmol } \mu\text{g Clo}^{-1} \text{ h}^{-1}$ . Los mayores valores se observaron al comienzo de la potamofase (Figura V-3), en coincidencia con un aumento de la concentración de MODC, asociándose positivamente con la acidez ( $r=0,56$ ;  $p<0,05$ ). El análisis de regresión lineal múltiple explicó el 58% de su variabilidad temporal en este ambiente ( $p=0,0055$ ). Las variables explicativas significativas fueron acidez y temperatura del agua (relaciones positivas) (Tabla V-2).



**Figura V-3.** Variabilidad temporal de la actividad de la fosfatasa alcalina asociada a partículas normalizada por concentración de clorofila-*a* (APA/Clo, nmol  $\mu\text{g Clo}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ) en La3 considerando diferentes fases hidrosedimentológicas (2012).

**Tabla V-2.** Variables predictoras de la variabilidad temporal de la actividad de la fosfatasa alcalina asociada a partículas normalizada por concentración de clorofila-*a* (APA/Clo) (análisis de regresión lineal múltiple) en La3 considerando diferentes fases hidrosedimentológicas (2012). N=15.

	Coeficiente	Error estándar	p	$r^2$
<i>APA/Clo</i>				
$F=8,28$ $p=0,0055$ $r^2=0,58$				
Constante	-1,20	1,081	0,287	
Acidez	1,80	0,546	0,006	0,32
Temperatura	0,99	0,362	0,018	0,20

## Discusión

La concentración de clorofila-*a* se asoció positivamente con la APA, tanto en la dinámica temporal de cada ambiente del Paraná como considerando el gradiente cauce principal-llanura aluvial (correlaciones de Pearson y modelo de regresión múltiple). Esto permite confirmar la primera predicción planteada, y sugiere que el fitoplancton contribuye a la mineralización del P orgánico en este sistema mediante la síntesis de fosfatasa alcalina. No obstante, dado que las relaciones entre clorofila-*a* y APA fueron débiles, otros factores también intervendrían en la regulación de la actividad enzimática. Tanto la APA como la APA/Clo presentaron asociaciones con otras variables físicas, químicas y biológicas, lo que muestra la multiplicidad de factores que influyen en la actividad enzimática y mineralización del P orgánico. En este sentido, fue posible corroborar parcialmente la segunda hipótesis, que conjeturaba un incremento de la concentración de PRS al aumentar la APA/Clo en una

laguna aislada. Los mayores valores de ambas variables ocurrieron simultáneamente, aunque no se observaron relaciones estadísticamente significativas.

*Factores biológicos relacionados con la fosfatasa alcalina e implicancias en la regeneración de  $PO_4^{3-}$*

La APA asociada a partículas en el cauce principal (Lo1) y ambientes directamente conectados al mismo (La1 y Lo3) presentó valores similares a los observados en otros grandes ríos, tales como el Mississippi, Missouri, Ohio, Tennessee y Arkansas (Millar y col., 2015). Al disminuir la conectividad hidrológica con el sistema lótico mejoran las condiciones para el desarrollo del fitoplancton, como se observó en la laguna Aislada (La3). La mayor APA en esta laguna en comparación con los ambientes más conectados a Lo1 (Figura V-1) es consistente con sus valores significativamente mayores de biomasa algal (Capítulo III), dado que el fitoplancton puede ser una importante fuente de fosfatasa alcalina (Kalinowska, 1997; Štrojsová y col., 2008). No es posible establecer comparaciones de los valores de APA con otras lagunas aluviales debido a la falta de información previa. No obstante, la APA asociada a partículas en La3 se encuentra en el extremo inferior del rango de valores registrados en ambientes lénticos con similares concentraciones de clorofila-a (Kalinowska, 1997; Štrojsová y col., 2003; Rose y Axler, 1998; Cao y col., 2009).

Las células algales constituyen un recurso trófico para el zooplancton y exudan COD lábil que estimula el desarrollo bacteriano. Al igual que el fitoplancton, el zooplancton (Boavida y Heath, 1984; Elser y col., 2010) y las bacterias (Halemejko y Chrost, 1984; Geraldine y Boavida, 2003) son importantes fuentes de fosfatasa alcalina en ambientes de agua dulce. Por lo tanto, el fitoplancton también puede contribuir indirectamente a la producción de fosfatasa alcalina a través de sus efectos positivos sobre el desarrollo de otros organismos capaces de sintetizar la enzima. A pesar de que la mayoría de las bacterias atraviesa los filtros utilizados en la determinación de APA (tamaño de poro: 1,2  $\mu\text{m}$ ), las que forman colonias y aquellas asociadas a partículas de mayor tamaño pueden ser retenidas, contribuyendo a la APA determinada. Asimismo, el mayor desarrollo de la biota en los ambientes más aislados podría intensificar la competencia por nutrientes entre diferentes comunidades y dentro de una misma comunidad. Tales condiciones y la elevada concentración de materia orgánica que caracteriza a estos ambientes podrían favorecer el desarrollo de especies capaces de sintetizar enzimas para el aprovechamiento de nutrientes orgánicos (Shi y col., 2011).

En Lo1 y los ambientes permanentemente conectados al mismo (La1 y Lo3), la APA aumentó principalmente durante la limnofase exenta de la influencia del pulso sedimentológico, evidenciando el efecto negativo del pico de sedimentos y de la potamofase sobre la producción de fosfatasa alcalina. Esto podría responder a que el aumento de la

concentración de sólidos suspendidos y las condiciones hidrológicas determinadas por la potamofase son perjudiciales para el desarrollo del fitoplancton capaz de sintetizar la enzima; y/o a las mayores concentraciones de PRS durante el pico de sedimentos y la inundación. Asimismo, en La1 se observó una fuerte relación positiva entre clorofila-*a* y APA excluyendo los muestreos realizados durante el arribo del pulso de sedimentos caracterizados por mayor cociente Feo/Clo. Esto sugiere que tanto la biomasa del fitoplancton como su estado fisiológico podrían influir en la APA de los cuerpos de agua. En los ambientes conectados al sistema lótico también se observaron valores altos de APA al inicio de la potamofase, lo cual podría responder al aporte de material proveniente de los ambientes más aislados de la llanura aluvial con mayor actividad enzimática.

En La3, por otro lado, se observó un aumento de APA en respuesta a la resuspensión de sedimentos, simultáneamente a un aumento de clorofila-*a*. Como fue discutido en el Capítulo IV, las algas sedimentadas pueden permanecer viables durante cierto tiempo si las condiciones son apropiadas (Reynolds, 2006). Por lo tanto, su producción de APA en los sedimentos del fondo podría estar contribuyendo a la hidrólisis de los compuestos orgánicos fosforados y a la regeneración de  $\text{PO}_4^{3-}$ . La resuspensión de las algas por acción del viento durante períodos de escasa profundidad (Izaguirre y col., 2001; Maine y col., 2004; Ostrovsky y Yacobi, 2010) podría incrementar la actividad enzimática en la columna de agua.

La laguna La3 se caracterizó, además, por un gran desarrollo de vegetación acuática. Los fragmentos de macrófitas muertas incorporados a los sedimentos del fondo también pueden haber contribuido al aumento de la clorofila-*a* y APA durante la resuspensión de sedimentos. Si bien son escasos los antecedentes sobre síntesis de fosfatasas por macrófitas acuáticas, Rejmánková y col. (2011) observaron que la vegetación emergente y flotante puede ser una importante fuente de APA. Asimismo, Huang y Morris (2003) y Wang y col. (2012) observaron que la APA en sedimentos de ambientes de agua dulce se incrementó al aumentar el desarrollo de macrófitas acuáticas emergentes y sumergidas, respectivamente. Las enzimas pueden ser incorporadas a la columna de agua durante la descomposición de la vegetación, encontrándose adherida a las paredes celulares o dentro de células corticales (Hernández y col., 1994).

La biomasa vegetal muerta (incluyendo células algales y restos de macrófitas) acumulada en el fondo de los cuerpos de agua es mineralizada por microorganismos heterótrofos. Estos pueden ser importantes productores de fosfatasa alcalina durante el proceso de descomposición en los sedimentos de los ambientes acuáticos (Halemejko y Chrost, 1984; Barik y col., 2000; Barik y col., 2001). Por lo tanto, la resuspensión de sedimentos también podría incrementar la APA particulada al trasladar hacia la columna de agua a los microorganismos descomponedores.

Asimismo, la fosfatasa alcalina incorporada al ambiente acuático por lisis celular o excreción puede ser adsorbida sobre partículas inorgánicas (Tietjen y Wetzel, 2003). De esta manera, puede incorporarse a los sedimentos del fondo protegida de factores capaces de degradarla. Independientemente de la fuente de fosfatasa alcalina, si la enzima se acumula en los sedimentos del fondo, la resuspensión puede incrementar la APA en la columna de agua (Newman y Reddy, 1993; Xia y col., 2012). Dado que las moléculas orgánicas disueltas pueden ser adsorbidas sobre partículas (Ertel y col., 1986), la hidrólisis de las mismas podría ser considerablemente mejorada como consecuencia de la asociación de la APA al material particulado (Tietjen y Wetzel, op. cit). En este sentido, la APA de los sedimentos de las lagunas aluviales, donde predomina la fracción orgánica del P (Mugni y col., 2005; Lair y col., 2009), podría ser clave en la liberación de  $\text{PO}_4^{3-}$  a la columna de agua (Wang y col., 2012). Esto es consistente con la elevada concentración de PRS que caracteriza a los ambientes más aislados de la llanura aluvial (Drago, 1990; Carignan y Neiff, 1992; Bonetto y col., 1994; Villar y col., 1998).

*Factores químicos relacionados con la fosfatasa alcalina: importancia de la MODC en la mineralización del P orgánico*

Los resultados obtenidos en Lo1 y los ambientes conectados al mismo (La1 y Lo3) sugieren que la APA asociada a partículas fue negativamente afectada por la MODC, relacionándose negativamente con el cociente Col/Clo en Lo1 y La1, y con el color del agua en Lo3. Esto puede relacionarse con la capacidad de las sustancias húmicas, que componen parte de la MODC, de formar asociaciones con la fosfatasa alcalina. De acuerdo con lo señalado por Münster y col. (1992), la formación de asociaciones químicas entre sustancias húmicas y enzimas adsorbidas sobre partículas conduce a la incorporación de las enzimas a la fase disuelta. Por lo tanto, dichas asociaciones pueden disminuir la APA en la fracción particulada y simultáneamente aumentarla en la fracción disuelta. Lamentablemente, en el presente trabajo sólo se realizaron determinaciones de APA particulada.

La laguna La3, por otra parte, presentó los menores cocientes ND/PD (variable explicativa de la APA en el análisis espacio-temporal, relación negativa), NID/PRS y NT/PT, así como las mayores concentraciones de todas las formas de P determinadas (Capítulo III y Figura V-1). El aumento de la APA en La3 es contrario a lo esperado de acuerdo a la visión tradicional, que plantea una disminución de la síntesis enzimática al disminuir la limitación por P de las bacterias y del fitoplancton (Chróst y Overbeck, 1987). Los resultados sugieren un aumento de la APA en respuesta a la mayor disponibilidad de sustratos orgánicos fosforados, y un incremento del PRS debido al aumento de la hidrólisis de las moléculas orgánicas fosforadas tal como fue predicho. Similarmente, al analizar el agua intersticial de los sedimentos del fondo de cuerpos de agua dulce, Huang y Morris (2003)



observaron un aumento de la APA y una disminución del cociente  $N-NH_4^+/PRS$  al aumentar el estado sucesional.

Asimismo, la biodisponibilidad del P puede ser baja (a pesar de su alta concentración) en ambientes ricos en materia orgánica, tales como La3 y aquellos estudiados por Huang y Morris (2003). Las sustancias húmicas, que componen la mayor parte de la MODC, son capaces de formar asociaciones con Fe y  $PO_4^{3-}$ , y estabilizar coloides que contienen P. Dichas reacciones evitan la incorporación del P a los sedimentos, incrementando su concentración en la columna de agua, pero al mismo tiempo disminuyen su biodisponibilidad, ya que los complejos y coloides son incapaces de atravesar las membranas celulares (Steinberg, 2003). Esto, junto con la mayor disponibilidad de sustratos orgánicos fosforados, podría contribuir al aumento de la APA y de la concentración de PRS en la columna de agua de ambientes ricos en materia orgánica. Tales conclusiones son consistentes con el aumento de la APA en La3 en mayo y septiembre de 2012 (148 y 131  $nmol L^{-1} h^{-1}$ , respectivamente) simultáneamente a un aumento de la concentración de MODC (color: 152 y 123  $mg L^{-1}$  de Pt-Co) y PRS (3 y 5  $\mu M$ ). Asimismo, las relaciones positivas de la APA con la concentración de  $N-NH_4^+$  y los cocientes NID/PRS y NID/POD en la laguna La3 sugieren una baja biodisponibilidad del P. El aumento de la disponibilidad de N fácilmente asimilable ocasionaría una mayor limitación por P incrementando la síntesis de fosfatasa alcalina (Wang y col., 2015).

La MODC también puede aumentar la competencia por P al disminuir la limitación de los microorganismos heterótrofos por C orgánico (Stewart y col., 1982). Por otro lado, algunos autores (Nicholson y col., 2006; Cao y col., 2009) han sugerido que en ambientes ricos en materia orgánica los microorganismos heterótrofos podrían incrementar la síntesis de fosfatasa en respuesta a sus requerimientos de C, por lo que utilizarían la parte orgánica de las moléculas hidrolizadas mientras el  $PO_4^{3-}$  liberado tendería a acumularse. Asimismo, la descomposición de macrófitas acuáticas provenientes de las márgenes inundadas al inicio de la potamofase podría haber aportado al ambiente acuático MODC, PRS y fragmentos vegetales conteniendo fosfatasa alcalina (Hernández y col., 1994; Meyer y col., 1998; Shilla y col., 2006). A pesar de que los mecanismos causales de las relaciones positivas entre PRS, APA y MODC no están claros, los resultados sugieren que la MODC puede afectar la dinámica del P a través de sus efectos positivos sobre la APA asociada a partículas en los ambientes más aislados. Dicha relación es contraria a lo observado en los ambientes más conectados (asociación negativa de la APA al color, como se discutió anteriormente). Dado que las condiciones químicas adquieren importancia para el desarrollo de la biota en los ambientes más aislados, es probable que sólo en estos sitios la MODC estimule la síntesis enzimática.

De acuerdo con Huang y Morris (2003), la disponibilidad y mineralización enzimática del P en los ambientes acuáticos pueden relacionarse ya sea mediante una retroalimentación negativa o positiva. La retroalimentación negativa consiste en la supresión de la mineralización enzimática del P orgánico cuando la concentración de P biodisponible supera su demanda. En ambientes con retroalimentación positiva, en cambio, la demanda de P es superior a su disponibilidad. Esto produce un aumento en la generación de fosfatasa alcalina, lo cual a su vez incrementa el desarrollo de la biota y la demanda de P. Huang y Morris (op. cit.) concluyeron que, cuando el ambiente se encuentra en este último estado, funcionaría como un sumidero de P dado que la fosfatasa mantiene la asimilación de dicho nutriente en un nivel crítico para sostener la productividad biológica. Sin embargo, en ambientes con elevada concentración de MODC, las sustancias húmicas podrían disminuir la biodisponibilidad de  $\text{PO}_4^{3-}$  luego de que este es liberado de sustratos orgánicos por la acción enzimática. Por lo tanto, a pesar de la elevada APA, sólo una pequeña parte del  $\text{PO}_4^{3-}$  liberado podría encontrarse libre y disponible para su asimilación biológica en ambientes coloreados, manteniendo una alta tasa de mineralización de P orgánico y una baja tasa de asimilación biológica. Esto puede contribuir a que los ambientes de la llanura funcionen como una fuente de PD para los ambientes más conectados, como fue discutido en el Capítulo III, a pesar de su elevada demanda biológica de P.

#### *Factores reguladores de la APA normalizada por biomasa algal*

Dado que el fitoplancton puede incrementar la síntesis de fosfatasa alcalina al disminuir la biodisponibilidad de P (Rose y Axler, 1998; Ranhofer y col., 2009), la APA normalizada por concentración de clorofila-*a* (APA/Clo) ha sido empleada como indicador de su limitación por dicho nutriente (Guildford y Hecky, 2000; Dore y Priscu, 2001). La APA/Clo no se asoció significativamente con la concentración de ninguna de las formas de P determinadas. En cambio, se relacionó positivamente con la acidez y la temperatura del agua. En relación a la acidez, los grupos carboxilos e hidroxilos fenólicos de la MODC son responsables de su capacidad para secuestrar  $\text{PO}_4^{3-}$  (Conzonno, 2009), y son los principales causantes de la acidez de los ambientes acuáticos coloreados (Lydersen, 1998). Por lo tanto, el aumento de la APA/Clo al aumentar la acidez podría responder a la menor biodisponibilidad de P como consecuencia de su asociación a los grupos ácidos de la MODC.

En relación a la temperatura, ésta puede afectar la actividad de las enzimas a través de sus efectos sobre la proliferación de los microorganismos que las sintetizan y sobre la cinética enzimática (Kang y Freeman, 1999). Ambos efectos quedan descartados en el presente estudio, dado que la actividad enzimática fue normalizada por biomasa algal y todas las determinaciones se realizaron a la misma temperatura. Por lo tanto, es posible

que el aumento de la temperatura haya favorecido la síntesis enzimática (Burns y Dick, 2002).

De acuerdo con Chróst y Overbeck (1987), los productos finales de las reacciones catalizadas por las enzimas son inhibidores de éstas. Sin embargo, los resultados sugieren que el aumento de la concentración de PRS no suprimió la síntesis de fosfatasa alcalina en La3. La APA/Clo fue alta en momentos de mayor concentración de PRS y MODC, similarmente a la APA sin normalizar. Como fue señalado respecto a esta última, tales resultados sugieren que la MODC favoreció que el PRS se mantenga en solución. Este PRS no se encuentra disponible para ser utilizado por el fitoplancton debido a la formación de asociaciones con sustancias húmicas. El mayor valor de APA/Clo ( $28 \text{ nmol } \mu\text{g Clo}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ), observado al comienzo de la potamofase, ocurrió simultáneamente con la mayor concentración de MODC (color:  $152 \text{ mg L}^{-1} \text{ Pt-Co}$ ) y elevada concentración de PRS ( $3 \mu\text{M}$ ). No obstante, al comienzo de la limnofase se observaron altos valores de color ( $123 \text{ mg L}^{-1} \text{ Pt-Co}$ ) junto con la mayor concentración de PRS observada en este ambiente ( $5 \mu\text{M}$ ) y un valor de APA/Clo comparativamente bajo ( $8 \text{ nmol } \mu\text{g Clo}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ). Esto sugiere que, al superarse cierta concentración de  $\text{PO}_4^{3-}$ , la cantidad libre en equilibrio con aquel secuestrado por la MODC podría ser relativamente alta a pesar de la elevada concentración de MODC. La concentración de  $\text{PO}_4^{3-}$  libre en equilibrio con aquel asociado a las sustancias húmicas depende de la concentración total de  $\text{PO}_4^{3-}$  en el ambiente acuático. Por lo tanto, cuando esta última supera cierto valor, la concentración de  $\text{PO}_4^{3-}$  libre podrá ser suficiente para satisfacer los requerimientos de la biota a pesar de la elevada concentración de MODC capaz de secuestrarlo.

A diferencia de la APA sin normalizar, la APA/Clo disminuyó al aumentar la resuspensión de sedimentos. Tanto la actividad enzimática como la clorofila-*a* aumentaron durante la resuspensión, pero esta última experimentó un mayor incremento. Esto puede tener dos causas no excluyentes. Por un lado, las células algales sedimentadas podrían estar expuestas a una menor limitación por P en comparación con las células algales suspendidas en la columna de agua. Esto responde a que los sedimentos son una fuente de dicho nutriente (Maine y col., 1998). Por otro lado, los altos valores del cociente Feo/Clo observados durante la resuspensión indican un alto grado de degradación del material vegetal de los sedimentos del fondo (Lorenzen, 1965). Por lo tanto, una gran parte de las enzimas asociadas a restos de macrófitas y células algales sedimentadas podría haber sido liberada al ambiente acuático por lisis celular (Berman, 1970).

Puede concluirse que la APA asociada a partículas algales contribuye a la mineralización del P orgánico, principalmente en los ambientes más aislados de la llanura aluvial. Dado que la MODC de mayor acidez es capaz de secuestrar  $\text{PO}_4^{3-}$ , podría disminuir

su asimilación biológica y aumentar la tasa de mineralización de los compuestos orgánicos fosforados al estimular la síntesis de fosfatasa alcalina. Asimismo, otros factores tales como el aumento de la temperatura y de la disponibilidad de N inorgánico, fácilmente asimilable por el fitoplancton, pueden favorecer la síntesis enzimática y, por lo tanto, la mineralización del P orgánico.

## CAPÍTULO VI. RELACIONES DE LA MATERIA ORGÁNICA DISUELTA CROMOFÓRICA Y NUTRIENTES CON LA ESTRUCTURA Y ESTADO FISIOLÓGICO DEL FITOPLANCTON

### Introducción

Las disponibilidad de luz y nutrientes en los ambientes acuáticos afecta el estado fisiológico (de Madariaga y Joint, 1992; Pemberton y col., 2007) y la estructura del fitoplancton (Huisman y Weissing, 2001; Zhang y col., 2007; Frau y col., 2015) a través de un control *bottom up*. Las especies del fitoplancton poseen ventajas competitivas en ambientes con diferente disponibilidad de recursos (Reynolds, 2006). Esto se debe a la variabilidad de sus adaptaciones fisiológicas y morfológicas, así como de sus requerimientos nutricionales. En este sentido, todas las especies poseen importantes requerimientos de N y P; pero el fitoplancton silíceo (diatomeas y algunas crisofitas) también consume SiD en grandes cantidades para el desarrollo de sus estructuras celulares. Asimismo, algunas especies del fitoplancton pueden combinar fototrofia con fagotrofia para satisfacer sus demandas nutricionales, mientras que otras sólo consumen nutrientes en forma disuelta (Jones, 2000). A su vez, la composición y estado fisiológico del fitoplancton influyen en la susceptibilidad de las células a procesos perjudiciales como sedimentación (Sommer, 1984) y fotoinhibición (Harrison y Smith, 2009). Dado que este ensamble de especies influye en la transferencia de energía a niveles tróficos superiores, las condiciones limnológicas capaces de afectarlo repercuten en otros niveles de las redes tróficas acuáticas (Sanders y col., 1989).

La MODC modifica el clima lumínico subacuático (Williamson y col., 1996; Costa y col., 2013) y la biodisponibilidad de nutrientes (Shaw, 1994). Por lo tanto, es un importante regulador del desarrollo del fitoplancton en muchos ambientes acuáticos (Steinberg, 2003). La escasez de nutrientes y luz, frecuente en cuerpos de agua húmicos, beneficia a las especies mixotróficas dado que éstas aprovechan una mayor diversidad de recursos (Raven, 1997). Asimismo, varios estudios han observado que en ambientes con alta concentración de MODC predominan las algas flageladas. Esto respondería a que pueden migrar a las capas superficiales con mejor clima lumínico y biodisponibilidad de P por ruptura fotoquímica de las uniones entre sustancias húmicas, Fe y  $\text{PO}_4^{3-}$  (Bergström y col., 2003; Joniak, 2007); y por reactivación de la fosfatasa alcalina debido a la exposición a radiación UV de los compuestos de copolimerización con sustancias húmicas (Boavida, 2010). Otros estudios han observado un predominio de especies productoras de pigmentos capaces de absorber luz roja, la cual domina la radiación subacuática en ambientes coloreados (Jones, 1998). La MODC también puede influir sobre la fisiología de las células

algales a través de sus efectos sobre las condiciones ambientales y de manera directa, actuado como un “xenobiótico natural” (Steinberg y col., 2003; Bährs y Steinberg, 2013).

Por otra parte, el desarrollo del fitoplancton produce cambios sobre las condiciones limnológicas, tales como disminución de la concentración de nutrientes por consumo (Kagami y col., 2006; Schelske y col., 2006) y aumento de la concentración de MODC debido a su exudación (Descy y col., 2002). Por lo tanto, las relaciones entre las condiciones limnológicas y el desarrollo algal son complejas y ocurren en diferentes direcciones. El objetivo de este capítulo es **evaluar las relaciones de la MODC y nutrientes con la estructura y el estado fisiológico del fitoplancton en ambientes acuáticos del sistema fluvial del Paraná Medio**. Para ello, se analizarán:

1) los factores reguladores de la densidad de especies del fitoplancton en el gradiente cauce principal-llanura aluvial, y de grupos algales con diferentes modos de nutrición en una laguna;

2) las variables explicativas del cociente feofitina-*a*/clorofila-*a* (Feo/Clo) en lagunas aisladas del sistema fluvial.

#### **Hipótesis:**

- La MODC y los nutrientes son factores reguladores importantes de la estructura y estado fisiológico del fitoplancton en lagunas aisladas del sistema fluvial del Paraná.

#### **Predicciones:**

- El aumento de la concentración de MODC se asocia a un aumento de especies flageladas mixotróficas y a un mayor cociente Feo/Clo.
- La concentración de SiD se asocia positivamente con la densidad de algas silíceas.

#### **Materiales y métodos**

Los factores reguladores de la estructura del fitoplancton se evaluaron en el gradiente cauce principal-llanura aluvial (Lo1, Lo2, Lo3, La1, La2, La2', La4 y La4') durante una limnofase (septiembre a diciembre de 2010). Las variables explicativas de la densidad de especies del fitoplancton se identificaron mediante un análisis de correspondencia canónica (CCA), debido a que el análisis de correspondencia destendenciado (DCA) mostró que la longitud del gradiente de los dos primeros ejes excedió 3 desviaciones estándar (ter Braak y Šmilauer, 2012). Las variables explicativas (turbidez, conductividad, PRS,  $N-NO_3^- + NO_2^-$ ,  $A_{250}$  y  $A_{365}$ ) y las especies del fitoplancton con contribución a la densidad total mayor del 3% fueron logarítmicamente transformadas e incluidas en el análisis. Luego se realizó un CCA parcial en base a la densidad de especies del fitoplancton para evaluar el porcentaje de

explicación de tres categorías de variables: físicas (turbidez y conductividad), nutrientes (PRS y  $N-NO_3^-+NO_2^-$ ) y MODC ( $A_{250}$  y  $A_{365}$ ), y de las combinaciones de las tres categorías de variables explicativas. Las variables ambientales más significativas fueron chequeadas con el test de Monte Carlo (999 permutaciones). El valor p fue ajustado con corrección de Bonferroni.

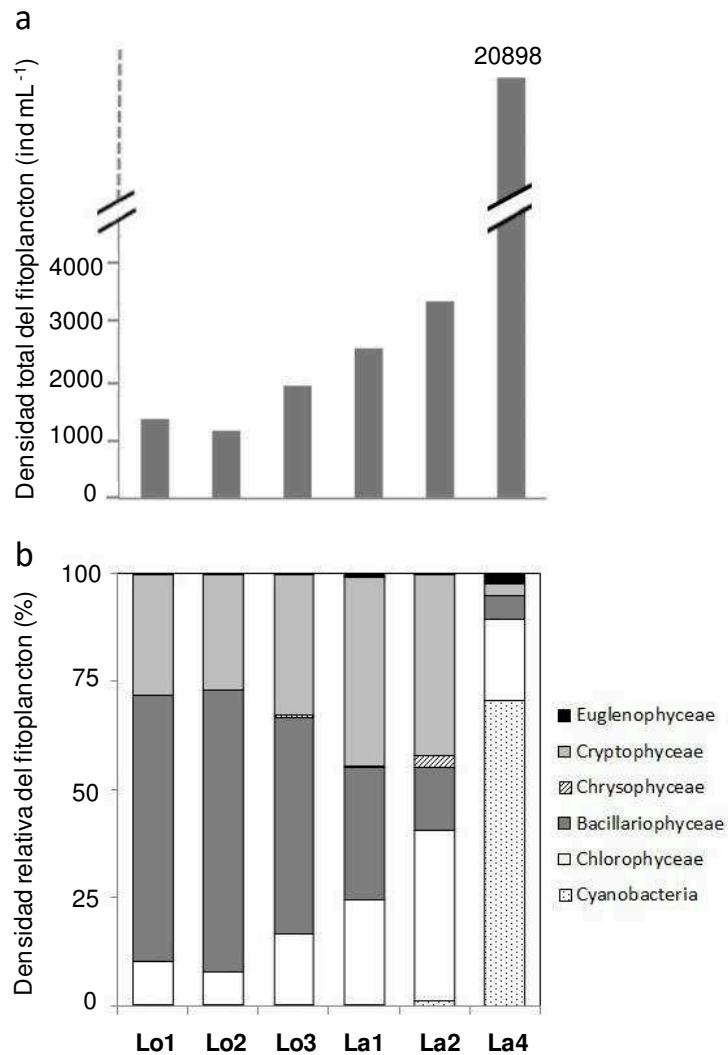
Además, se analizó la variabilidad temporal de la composición del fitoplancton de la laguna La3 durante el período estudiado en 2012, que incluyó diferentes fases hidrológicas. El ordenamiento de las muestras de acuerdo a la densidad de las clases taxonómicas algales y las variables limnológicas medidas se evaluó mediante un PCA. Se calcularon las densidades de grupos algales con diferentes modos de nutrición. Fueron considerados como fitoplancton mixotrófico aquellos taxa pertenecientes a Cryptophyceae, Chrysophyceae, Dinophyceae y Haptophyta, los cuales son capaces de combinar fototrofia con fagotrofia. Los demás taxa fueron considerados fototróficos. La densidad del fitoplancton silíceo fue calculada como la suma de Bacillariophyceae, *Mallomonas* sp., *Synura* sp., especies de Chrysophyceae con quistes silíceos visibles, *Pediastrum* sp., *Tetraedron* sp. (Chlorophyceae), *Goniochloris* sp. (Xantophyceae) (Preisig, 1994), *Trachelomonas* sp. y *Strombomonas* sp. (Triemer y Zakryś, 2015). Los factores reguladores de la variabilidad temporal del fitoplancton mixotrófico, fototrófico y silíceo se evaluaron mediante regresión lineal múltiple considerando la densidad de cada grupo algal (variables dependientes) y las variables limnológicas que no presentaron co-linealidad (variables explicativas). Las variables explicativas con mayor valor de p se eliminaron en forma consecutiva, una por una (eliminación “backward”), hasta que las variables explicativas remanentes satisficieron un valor de  $p < 0,05$  considerado como estadísticamente significativo (Hastie y col., 2009).

Por otra parte, se analizaron los factores reguladores del cociente Feo/Clo, considerado un indicador del estado fisiológico algal (Lorenzen, 1965), en lagunas aluviales aisladas. Para ello, se consideró la variabilidad temporal del cociente Feo/Clo en la laguna La3 durante el período estudiado en 2012 (incluyendo diferentes fases hidrológicas); y su variabilidad espacial en lagunas aisladas (La5-La14) durante aguas bajas (dos muestreos realizados en 2013 y 2014). En cada caso, se realizó un análisis de regresión lineal múltiple incluyendo simultáneamente como variables explicativas todas aquellas que no presentaron co-linealidad y siguiendo el procedimiento anteriormente descrito (eliminación “backward”). Los datos fueron logarítmicamente transformados antes de realizar los análisis estadísticos.

## Resultados

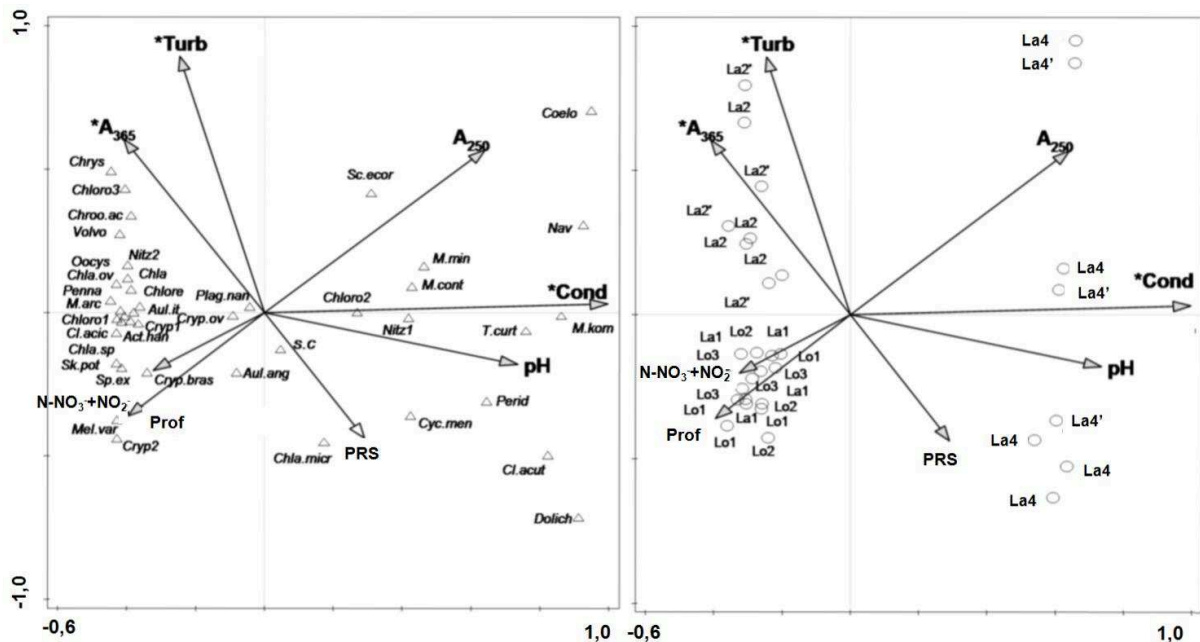
### *Estructura del fitoplancton en el gradiente cauce principal-llanura aluvial*

Durante la limnofase analizada en 2010, la densidad del fitoplancton total aumentó desde el cauce principal (Lo1) hacia la laguna más aislada de la llanura aluvial (La4). El fitoplancton estuvo compuesto por 199 taxa pertenecientes a Cyanobacteria, Bacillariophyceae, Chlorophyceae, Zygnematophyceae, Cryptophyceae, Chrysophyceae, Dinophyceae y Euglenophyceae (Figura VI-1).



**Figura VI-1.** Densidad total del fitoplancton (a) y densidad relativa de los grupos taxonómicos (b) en un gradiente decreciente de conectividad hidrológica al cauce principal del río Paraná Medio durante una limnofase (septiembre-noviembre de 2010).





**Figura VI-2** Distribución de las muestras correspondientes a una limnofase en Lo1, Lo2, Lo3, La1, La2 y La4 de acuerdo con un CCA. Las variables dependientes (densidad de especies del fitoplancton) son representadas con triángulos, las variables explicativas con flechas, y las variables explicativas significativas con asterisco. Las referencias de los sitios fueron detalladas en la Tabla II-1, y las referencias de las variables en la sección Abreviaturas y Símbolos. *Act.han*: *Actinastrum hantzschii* Wol.; *Aul.ang*: *Aulacoseira granulata* var. *angustissima* (O.Müller) Sim.; *Aul.it*: *A. italica* (Ehr.) Sim.; *Chla*: *Chlamydomonas* sp.; *Chla.micr*: *C. microsphaera* Pasch. & Jahoda; *Chla.ov*: *C. ovata* Dang.; *Chlore*: *Chlorella* sp.; *Chloro1*, *Chloro2*, *Chloro3*: especies de clorofíceas; *Chroo.ac*: *Chroomonas acuta* Uterm.; *Chrys*: especie de criptoficea; *Cl.acic*: *Closteriopsis acicularis* Belch. & Swale; *Cl.acut*: *Closterium acutum* Breb.; *Coelo*: *Coelomorum* sp.; *Cryp.bras*: *Cryptomonas brasiliensis* Castro, Bicudo & Bicudo; *Cryp.ov*: *Cryptomonas ovata* Ehr.; *Cryp*: *Cryptomonas* spp.; *Cyc.men*: *Cyclotella meneghiniana* Kütz; *Dolich*: *Dolichospermum* sp.; *M.arc*: *Monoraphidium arcuatum* (Kors.) Hind.; *M.cont*: *Monoraphidium contortum* (Thur.) Kom.-Legn.; *M.kom*: *Monoraphidium komarkovae* Nygaard; *M.min*: *Monoraphidium minutum* (Näg.) Kom.-Legn.; *Mel.var*: *Melosira varians* C. Agardh; *Nav*: *Navicula* sp.; *Nitz1*, *Nitz2*: especies de *Nitzschia*; *Oocys*: *Oocystis* sp.; *Penna*: diatomeas pennadas; *Perid*: *Peridinium* sp.; *Plag.nan*: *Plagioselmis nanoplanctica* (Sk.) Nov. Luc. & Morr.; *S.C.*: diatomeas céntricas <7 µm de diámetro; *Sc.ecor*: *Scenedesmus ecornis* (Ehr.) Chod.; *Sk.pot*: *Skeletonema potamos* (Weber) Hasle; *Sp.ex.*: *Spermatozopsis exultans* Korsch.; *T. curt*: *Trachelomonas curta* Da Cunha; *Volvo*: especie de volvocal.

Los dos primeros ejes del CCA explicaron el 46,7% de la variabilidad de especies del fitoplancton en el gradiente cauce principal-llanura aluvial. Las variables explicativas significativas fueron conductividad ( $F=16,7$ ;  $p=0,009$ ), turbidez ( $F=4,0$ ;  $p=0,009$ ) y  $A_{365}$  ( $F=3,0$ ;  $p=0,009$ ) (Figura VI-2). Las muestras fueron ordenadas en 3 grupos que reflejaron los diferentes grados de conectividad hidrológica de los ambientes. A lo largo del primer eje se observó la separación de las muestras de La4, distribuidas hacia la derecha y asociadas a mayores valores de conductividad, de las muestras de Lo1 y los ambientes con conexión al mismo (Lo2, Lo3, La1 y La2). A lo largo del segundo eje se observó la separación de las muestras correspondientes a la laguna con conexión indirecta al sistema fluvial (La2), distribuidas en la parte superior y asociadas a altos valores de turbidez y  $A_{365}$ , de las muestras de Lo1 y los ambientes con conexión directa al mismo (Lo2, Lo3 y La1), distribuidas en la parte inferior y asociadas a mayores valores de profundidad y  $N-NO_3^- + NO_2^-$ .

Las diatomeas y los flagelados pertenecientes a Chlorophyceae, Cryptophyceae y Chrysophyceae se asociaron a los ambientes lóticos y cuerpos de agua conectados (directa o indirectamente) con el sistema fluvial, inversamente relacionados con la conductividad. Las diatomeas céntricas (*Melosira varians*, *Skeletonema potamos*, *Aulacoseira italica* y *A. granulata* var. *angustissima*), *Cryptomonas* spp. y volvocales (*Spermatozopsis exultans* y *Chlamydomonas* spp.) estuvieron mejor representadas en Lo1 y los ambientes directamente conectados al mismo, asociadas a mayor profundidad y  $N-NO_3^- + NO_2^-$ . Otros flagelados (Chrysophyta n.i., *Chroomonas acuta*, *Plagioselmis nanoplanctica* y una especie de volvocal) se asociaron a La2 y se relacionaron con mayores valores de turbidez y  $A_{365}$ . El fitoplancton de La4 estuvo compuesto por cianobacterias (*Dolichospermum* sp. y *Coelomorum* sp.), clorococales (*Scenedesmus ecornis*, *Chlorella* sp., y *Monoraphidium* spp.), diatomeas (*Cyclotella meneghiniana*, *Navicula* sp. y *Nitzschia* sp.) y unas pocas especies pertenecientes a Zygnematophyceae, Euglenophyceae y Dinophyceae (*Closterium acutum*, *Trachelomonas curta* y *Peridinium* sp., respectivamente), asociadas a elevada conductividad y  $A_{250}$ .

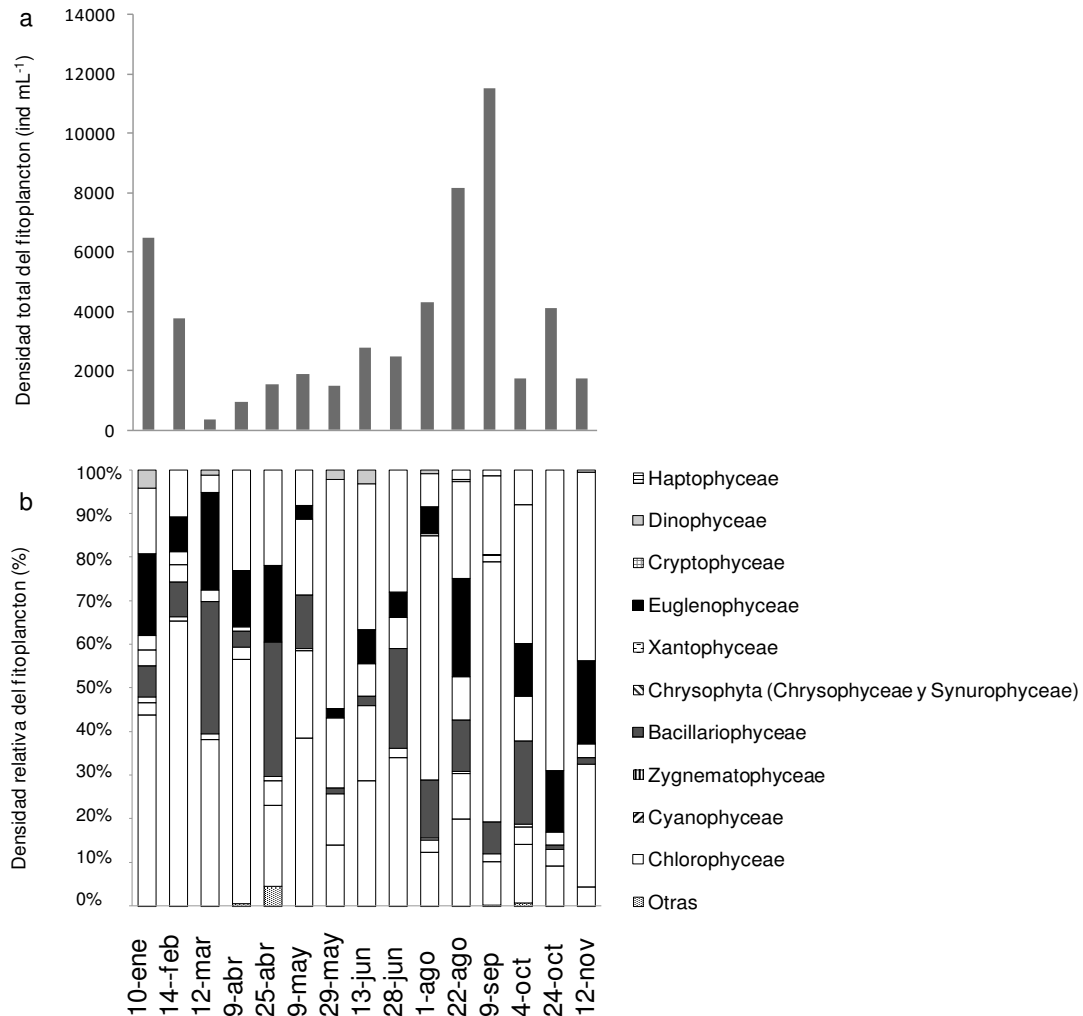
El CCA parcial reflejó que un bajo porcentaje (<7%) de la estructura del fitoplancton fue explicado por el efecto único de variables físicas (conductividad y turbidez), nutrientes (PRS y  $N-NO_3^- + NO_2^-$ ) y MODC ( $A_{250}$  y  $A_{365}$ ) (Tabla VI-1). Sólo el efecto combinado de variables físicas + MODC mostró un alto porcentaje de explicación (54,3%).

**Tabla VI-1.** Variación explicada (CCA parcial) de las especies del fitoplancton por tres categorías de variables y la combinación de éstas en ambientes del sistema del Paraná Medio (Lo1, Lo2, Lo3, La1, La2 y La4) durante una limnofase (septiembre-diciembre de 2010). Las referencias de los sitios fueron detalladas en la Tabla II-1. Variables físicas: turbidez y conductividad; Nutrientes: PRS y  $N-NO_3^- + NO_2^-$ ; MODC:  $A_{250}$  y  $A_{365}$ .

Fracción de variables	Variación ajustada	% explicado	% de variación total
<i>Físicas</i>	0,043	6,7	3,2
<i>Nutrientes</i>	0,040	6,2	2,9
<i>MODC</i>	0,040	6,4	3
<i>Físicas + Nutrientes</i>	0,044	7,0	3,3
<i>Nutrientes + MODC</i>	0,020	3,1	1,5
<i>Físicas + MODC</i>	0,344	54,3	25,7
<i>Físicas + Nutrientes + MODC</i>	0,103	16,3	7,7
Explicación total	0,634	100	47,2
Variación total	1,341	100	30

#### *Dinámica temporal de la estructura del fitoplancton en una laguna aluvial*

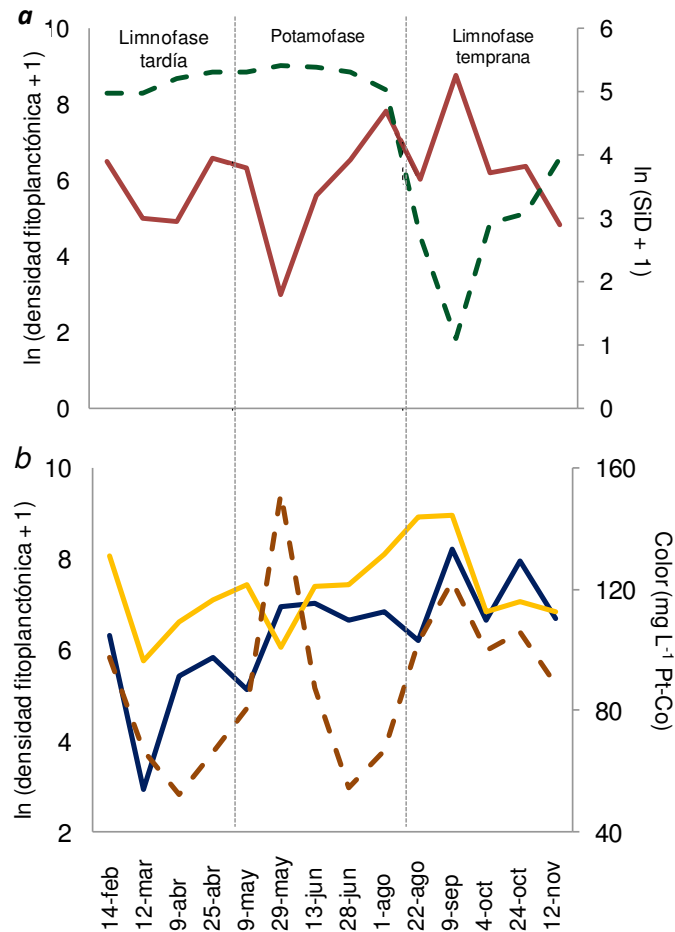
Durante el período 2012, la densidad del fitoplancton total en la laguna Aislada (La3) varió entre 338 y 11497 ind mL<sup>-1</sup> (promedio: 3545 ind mL<sup>-1</sup>). Los mayores valores se observaron a principios de septiembre, cuando la laguna se encontraba desconectada del sistema fluvial (aislamiento temprano) (Figura III-3). El fitoplancton estuvo compuesto por 307 taxa pertenecientes a Cyanobacteria, Bacillariophyceae, Chlorophyceae, Zygnematophyceae, Cryptophyceae, Chrysophyta (Chrysophyceae y Synurophyceae), Dinophyceae, Euglenophyceae, Xantophyceae y Haptophyceae (Figura VI-3). Luego de la inundación, se observó una tendencia de descenso de la densidad relativa de Chlorophyceae. Esta tendencia se mantuvo durante el aislamiento temprano. En cambio, los taxa flagelados (sobre todo Cryptophyceae y Chrysophyceae) mantuvieron una tendencia de ascenso durante la inundación y el posterior aislamiento. Las altas densidades relativas de Chrysophyta observadas el 1 de agosto y el 9 de septiembre se debieron a un aumento de la densidad de *Dinobryon divergens* Imhof, el cual se encontró formando entre 2 y 5 estatosporas por colonia en septiembre, simultáneamente a un aumento del color del agua (123 mg L<sup>-1</sup> de Pt-Co).



**Figura VI-3.** Densidad total del fitoplancton (a) y densidad relativa de los grupos taxonómicos (b) en la laguna La3 considerando diferentes fases hidrológicas (año 2012).

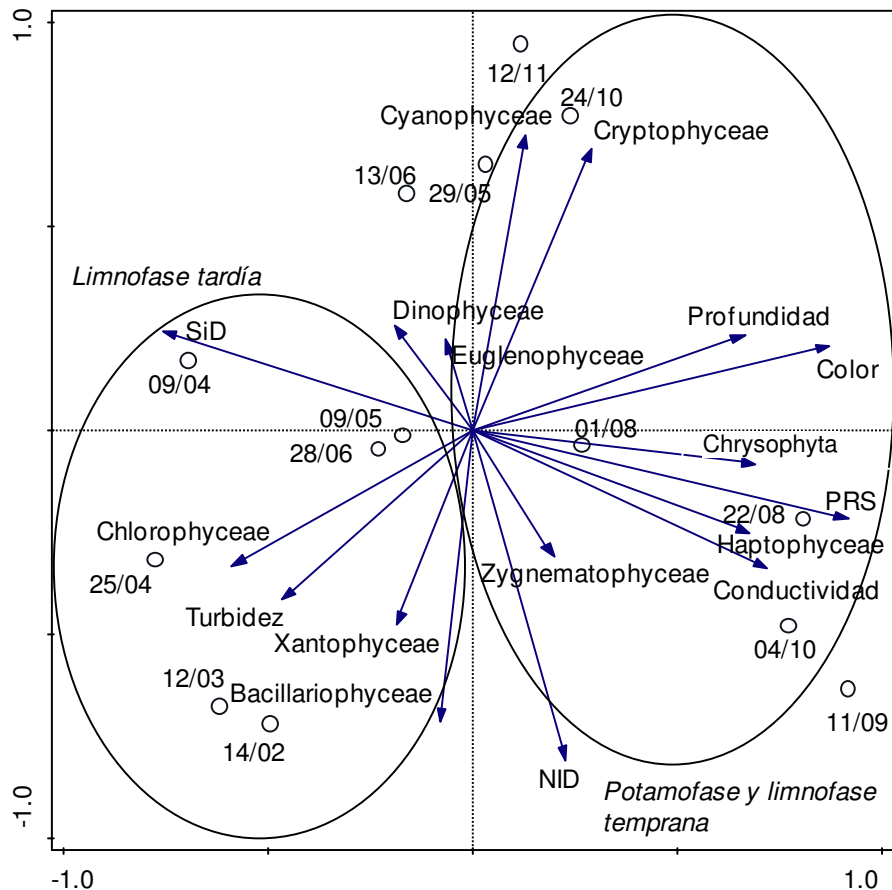
Las mayores densidades de fitoplancton silíceo se observaron hacia el final de la potamofase y durante la limnofase temprana. Durante este último período, presentó una tendencia contraria a la concentración de SiD (Figura VI-4a). Durante la limnofase tardía (enero-abril) predominaron las especies fototróficas (Figura VI-4b). El inicio de la potamofase (mayo) se caracterizó por un importante aumento del color del agua, que alcanzó un máximo de 152 mg L<sup>-1</sup> de Pt-Co en comparación con 60 mg L<sup>-1</sup> de Pt-Co previamente a la inundación. Simultáneamente, aumentó la densidad del fitoplancton fagotrófico y disminuyó la del fitoplancton fototrófico (especialmente de taxa silíceos). Durante el resto del período de aguas altas, el color del agua descendió hasta alcanzar valores similares a los previos a la inundación, junto a una disminución de la densidad del fitoplancton fagotrófico y a un aumento de la del fitoplancton fototrófico. Durante la limnofase temprana (septiembre-noviembre), el color volvió a aumentar (pico de 123 mg L<sup>-1</sup>

de Pt-Co) junto con un aumento de la densidad de taxa fagotróficos y con un descenso de la de taxa fototróficos (Figura VI-4b).



**Figura VI-4.** Dinámica de la densidad del fitoplancton silíceo (—), concentración de SiD (---) (a), densidad del fitoplancton fototrófico (—), densidad del fitoplancton fagotrófico (—) y color del agua (---) (b) en la laguna La3 durante diferentes fases hidrológicas (año 2012).

Los dos primeros ejes del PCA, considerando las variables limnológicas analizadas y la densidad relativa de los grupos algales, explicaron el 48% (primer eje: 29%, segundo eje: 19%) de la variabilidad de las muestras. El ordenamiento diferenció dos grupos (Figura VI-5): limnofase tardía previa a la inundación, y potamofase + limnofase temprana posterior a la inundación. El primer grupo se asoció a mayores valores de turbidez, SiD y densidad de taxa pertenecientes a Bacillariophyceae, Chlorophyceae y Xantophyceae. El segundo grupo se asoció a mayores valores de profundidad, color, PRS, conductividad y densidad de taxa pertenecientes a Cryptophyceae, Chrysophyta, Haptophyceae, Zygnematophyceae y Cyanobacteria. Las clases Dinophyceae y Euglenophyceae no presentaron una asociación clara a ninguno de los grupos.



**Figura VI-5.** Ordenamiento de las muestras (PCA) de la laguna La3 correspondientes a diferentes fases hidrológicas (año 2012) considerando variables limnológicas y densidad relativa de los grupos taxonómicos del fitoplancton.

La densidad del fitoplancton mixotrófico (capaz de combinar fototrofia con fagotrofia) varió entre 18 y 3659 ind mL<sup>-1</sup>, con un promedio de 1019 ind mL<sup>-1</sup>. El modelo de regresión lineal múltiple explicó el 53% de su variabilidad temporal ( $p=0,016$ ). Las variables explicativas significativas fueron color (relación positiva) y temperatura (relación negativa) (Tabla VI-2). La densidad del fitoplancton fototrófico varió entre 320 y 7838 ind mL<sup>-1</sup>, con un promedio de 2526 ind mL<sup>-1</sup>. El modelo de regresión lineal múltiple explicó el 53% de su variabilidad temporal ( $p=0,016$ ). Las variables explicativas significativas fueron sílice (relación negativa) y pH (relación positiva) (Tabla VI-2). La densidad del fitoplancton silíceo varió entre 19 y 6429 ind mL<sup>-1</sup>, con un promedio de 994 ind mL<sup>-1</sup>. El modelo de regresión lineal múltiple explicó el 66% de su variabilidad temporal ( $p=0,011$ ). Las variables explicativas significativas fueron SiD, color (relaciones negativas) y conductividad (relación positiva) (Tabla VI-2).

**Tabla VI-2.** Variables predictoras de la variabilidad temporal de la densidad del fitoplancton fagotrófico, fototrófico y silíceo (análisis de regresión lineal múltiple) en la laguna La3 considerando diferentes fases hidrológicas (año 2012). N=13.

	Coeficiente	Error estándar	p	r <sup>2</sup>
<i>Fitoplancton fagotrófico</i>				
<i>F=6,12 p=0,016 r<sup>2</sup>=0,53</i>				
Constante	3,52	4,896	0,487	
Color	2,21	0,886	0,030	0,27
Temperatura	-2,39	0,977	0,033	0,26
<i>Fitoplancton fototrófico</i>				
<i>F=6,11 p=0,016 r<sup>2</sup>=0,53</i>				
Constante	-0,94	4,044	0,820	
SiD	-0,37	0,145	0,027	0,27
pH	4,90	1,990	0,031	0,25
<i>Fitoplancton silíceo</i>				
<i>F=6,42 p=0,011 r<sup>2</sup>=0,66</i>				
Constante	11,57	5,613	0,066	
SiD	-0,90	0,226	0,003	0,23
Color	-2,82	1,001	0,018	0,01
Conductividad	2,51	0,918	0,021	0,09

#### *Variables explicativas del estado fisiológico algal en lagunas aisladas*

El modelo de regresión lineal múltiple para evaluar los factores reguladores de la dinámica temporal del cociente Feo/Clo en La3 explicó el 74% de su variabilidad. Las variables explicativas significativas fueron nivel hidrométrico del cauce principal (relación negativa) y NT (relación positiva) (Tabla VI-3). Por otra parte, el modelo de regresión lineal múltiple para evaluar los factores reguladores de los cambios espaciales del cociente Feo/Clo en lagunas aisladas (La5-La14) explicó el 52% de su variabilidad. Las variables explicativas significativas fueron S2 (inversamente asociada al peso molecular de la MODC) (relación negativa) y el cociente NID/Si (relación positiva) (Tabla VI-3).

## **Discusión**

### *Relaciones de la MODC con la estructura del fitoplancton en el gradiente cauce principal-llanura aluvial*

En los ríos subtropicales con planicie aluvial, la estructura del fitoplancton es regulada principalmente por variables físicas (especialmente, disponibilidad de luz y condiciones hidrológicas) (Zalocar de Domitrovic y col., 2007; Devercelli y col., 2014). La importancia relativa de la MODC como otra variable capaz de influir en la estructura del fitoplancton no ha sido explorada en estos sistemas. Sin embargo, en zonas templadas y boreales

numerosos trabajos encontraron que los ambientes con altas concentraciones de MODC presentan altas densidades de algas flageladas mixotróficas, o de especies con pigmentos que absorben la luz roja-naranja (Jones, 1998; Bergström y col., 2003; Joniak, 2007). Los resultados mostraron que la MODC de mayor peso molecular ( $A_{365}$ ) explicó significativamente la estructura del fitoplancton en el gradiente de conectividad hidrológica al cauce principal, junto con las variables físicas (turbidez y conductividad) (CCA). El CCA parcial reveló, además, que la combinación de factores físicos y MODC ( $A_{250}$  y  $A_{365}$ ) explicó la mayor fracción de la variabilidad espacial de la estructura del fitoplancton.

**Tabla VI-3.** Variables predictoras de la variabilidad temporal y espacial del cociente Feo/Clo en la laguna La3, muestreada durante diferentes fases hidrológicas (año 2012, N=13), y en ambientes lénticos aislados pertenecientes a la llanura aluvial del río Paraná Medio (N=17), respectivamente (análisis de regresión lineal múltiple).

	Coeficiente	Error estándar	p	$r^2$
<i>Variabilidad temporal</i>				
$F=15,88$ $p=0,0006$ $r^2=0,74$				
Constante	0,49	0,762	0,534	
NH	-1,01	0,322	0,010	0,57
NT	0,27	0,100	0,021	0,51
<i>Variabilidad espacial</i>				
$F=7,02$ $p=0,009$ $r^2=0,52$				
Constante	1,37	0,349	0,002	
S2	-60,15	19,362	0,008	0,27
NID/SID	1,10	0,421	0,022	0,16

El cauce principal (Lo1) y los ambientes directamente conectados al mismo (Lo2, Lo3 y La1) se caracterizaron por especies bien adaptadas a condiciones lólicas y a elevada turbidez y profundidad. Las algas más abundantes fueron las diatomeas, capaces de sobrevivir en ambientes turbulentos y con baja disponibilidad de luz (Round y col., 1990). Las clases Chryptophyceae y Chlorophyceae fueron subdominantes. Ambas están fisiológicamente adaptadas para desarrollarse en ambientes con baja disponibilidad de luz, y pueden compensar el efecto del corto tiempo de residencia del agua a través de una alta tasa de reproducción (Reynolds, 1994; Reynolds y Descy, 1996).

La laguna conectada indirectamente (La2) se asoció a algas flageladas, tales como volvocales, Chryptophyceae y Chrysophyceae, las cuales también presentan estrategias para tolerar la baja disponibilidad de luz y P (Steinberg, 2003). Estas condiciones son frecuentes en cuerpos de agua turbios y coloreados como La2, donde las partículas suspendidas y la MODC incrementan la atenuación de la radiación a través de dispersión y absorción (Costa y col., 2013). Por otra parte, la MODC de alto peso molecular (generalmente sustancias húmicas) forma asociaciones con Fe y  $PO_4^{3-}$ , afectando la



biodisponibilidad de estos nutrientes (Jones, 1998). Ante tales condiciones, las algas flageladas tienen ventajas competitivas. Éstas pueden migrar a las capas superficiales con mayor disponibilidad de luz y P debido a la ruptura fotoquímica de las uniones entre sustancias húmicas, Fe y  $\text{PO}_4^{3-}$  (Steinberg, 2003; Bastidas Navarro y Modenutti, 2010), y a la reactivación de la fosfatasa alcalina por exposición a radiación UV de los compuestos de copolimerización con sustancias húmicas (Boavida, 2010). Muchas algas de las clases Chryptophyceae y Chrysophyceae pueden, además, combinar fototrofia con heterotrofia fagotrófica (Bird y Kalff, 1986; Pålsson y Granéli, 2003; Modenutti, 2014), lo que les confiere ventajas en ambientes con escasa disponibilidad de luz y/o nutrientes inorgánicos (Pålsson y Granéli, 2004; Alves-de-Souza y col., 2006; Reynolds, 2006). La ingestión de partículas les permite consumir bacterias, las cuales abundan en estos ambientes y son ricas en P (Jansson y col., 1996; Vadstein y col., 2003). Además, las criptofíceas contienen biliproteínas, pigmentos que absorben la radiación roja que prevalece sobre la radiación de longitudes de onda más cortas en ambientes húmicos (Kirk, 1994; Rodríguez y Pizarro, 2007).

La laguna aislada del sistema lótico (La4) se asoció positivamente a la densidad de cianobacterias, las cuales son favorecidas por la estabilidad de la columna de agua y las condiciones alcalinas de este ambiente (Unrein y col., 2010; Mihaljević y Stević, 2011). Por otra parte, la fuerte asociación positiva de  $A_{250}$  a *Coelomorum* sp. en La4 podría reflejar la contribución de MODC por esta abundante cianobacteria. En este sentido, el fitoplancton aporta cantidades significativas de MODC a los ambientes de agua dulce cuando alcanza altas densidades (Descy y col., 2002; Zhang y col., 2013). Si bien las densidades de Euglenophyceae fueron bajas, este grupo estuvo presente sólo en La4. La alta concentración de MODC de esta laguna podría haber favorecido a dicho grupo algal, en el que predominan las algas auxotróficas (Wetzel, 2001). Éstas requieren una fuente externa de ciertos micronutrientes orgánicos, los cuales son liberados al ambiente acuático por otros microorganismos capaces de sintetizarlos. Similarmente, el dinoflagelado fagotrófico *Peridinium* sp. (Pålsson y Granéli, 2004) podría haber sido favorecido en La4 por la alta disponibilidad de MODC, que mejora el crecimiento de las bacterias.

Podemos concluir que la variabilidad espacial de la estructura del fitoplancton en el gradiente cauce principal-llanura aluvial se asoció a la MODC, sobre todo a la de mayor peso molecular, la cual se relacionó positivamente con la densidad de fitoflagelados. Por lo tanto, el análisis de la MODC podría contribuir a la comprensión de los factores que regulan la estructura del fitoplancton en ríos con llanura aluvial.

*Relaciones entre las variables químicas y la estructura del fitoplancton en una laguna aluvial*

Similarmente a lo observado en la laguna La2, en la laguna La3 predominaron las algas flageladas, muchas de las cuales son mixotróficas. Esto puede responder a que estas lagunas son similares respecto al tipo de conexión hidrológica con el cauce principal (indirecta en ambos casos), lo cual contribuye a que posean similares condiciones limnológicas. No obstante, en la laguna La3 se observaron cambios temporales en la estructura del fitoplancton, los cuales se relacionaron con diferentes variables físicas y químicas. De acuerdo con la primera predicción, el aumento de la concentración de MODC se asoció a un aumento de la densidad de algas mixotróficas (capaces de combinar fototrofia con fagotrofia). Sin embargo, la predicción en la que se esperaba un aumento de la densidad de algas silíceas al incrementarse la concentración de SiD fue rechazada. Aunque la concentración de SiD se asoció positivamente a la densidad de diatomeas, la relación con la densidad total de algas silíceas fue negativa, sugiriendo que dicho grupo algal reguló la concentración de este nutriente. Esto podría responder a que la concentración de SiD en la laguna estudiada no actuó como limitante para el desarrollo del fitoplancton silíceo debido a los bajos valores del cociente NID/SiD (Tabla III-2) (Turner y col., 2003).

El estado hidrológico del sistema afectó las condiciones limnológicas y la estructura del fitoplancton en La3, como lo demuestra el agrupamiento de las muestras (PCA). Durante la limnofase tardía previa a la inundación, la menor profundidad de la laguna favoreció la resuspensión de sedimentos por acción del viento (Maine y col., 2004). Esto repercutió sobre la estructura del fitoplancton (Porter y col., 2010). En este sentido, la turbidez se asoció positivamente a la densidad relativa de Bacillariophyceae, Chlorophyceae y Xantophyceae. Las diatomeas poseen una alta tasa de sedimentación, por lo que se benefician con la resuspensión de sedimentos (Reynolds, 2006). El aumento de su densidad relativa se debió particularmente a la especie *Aulacoseira italica* (Ehr.) Sim., que posee una de las mayores tasas de sedimentación (Reynolds, 1994) respecto de las otras especies encontradas. Asimismo, la resuspensión puede beneficiar a la clase Chlorophyceae. Debido a su alta persistencia en las comunidades bentónicas, los inóculos provenientes de los sedimentos del fondo son importantes para el establecimiento de poblaciones planctónicas (Happy-Wood, 1988). La limnofase tardía también se asoció positivamente a la concentración de SiD. La alta disponibilidad de este nutriente favorece el desarrollo de diatomeas y otras algas silíceas, tales como *Goniochloris* sp. y *Trachelomonas* sp. Dichos géneros representaron una importante contribución a las clases Xantophyceae y Euglenophyceae, respectivamente, las cuales se asociaron positivamente con la concentración de SiD.

La inundación ocasionó un ingreso de MODC, cuya concentración fue alta durante la potamofase y el posterior aislamiento. Durante estos períodos, aumentó la densidad relativa de fitoflagelados (Cryptophyceae, Chrysophyceae y Haptophyceae), con numerosas especies mixotróficas capaces de ingerir partículas. El color del agua explicó significativamente la densidad de algas fagotróficas (relación positiva), sugiriendo que durante la inundación se favoreció su desarrollo debido al ingreso de MODC. Esto es consistente con la asociación de algas flageladas y mixotróficas a ambientes coloreados observada en el gradiente espacial. Como fue discutido anteriormente, la MODC reduce la biodisponibilidad del P y la intensidad de la luz en el ambiente acuático (Costa y col., 2013; Jones, 1998). Por lo tanto, beneficia a las algas móviles capaces de migrar a las capas superficiales con mayor disponibilidad de luz y P (Steinberg, 2003; Bastidas Navarro y Modenutti, 2010); así como a las algas fagotróficas capaces de ingerir bacterias ricas en dicho nutriente y abundantes en ambientes húmicos (Pålsson y Granéli, 2004; Reynolds, 2006).

La temperatura del agua también explicó significativamente la densidad de algas fagotróficas (relación negativa). Dicha variable influye sobre la tasa de ingestión de bacterias y sobre el crecimiento de algas mixotróficas (Bird y Kalff, 1987; Sanders y col., 1989; Wilken y col., 2013), aunque se han obtenido resultados diferentes de acuerdo con las especies y rangos de temperatura estudiados. En este sentido, Izaguirre y col. (2012) evaluaron la dinámica de flagelados heterótrofos y algas mixotróficas en ambientes lénticos del Paraná Inferior. Los autores observaron que la densidad de algas mixotróficas aumentó en invierno en comparación con la estación estival, mientras lo contrario ocurrió con los flagelados heterótrofos. Asimismo, el aumento de la temperatura incrementa la mineralización de la materia orgánica y la disponibilidad de nutrientes inorgánicos (Gudasz y col., 2010). De esta manera, podría favorecer el desarrollo del fitoplancton fototrófico sobre el fagotrófico (Raven, 1997).

Por otra parte, la relación negativa de la densidad del fitoplancton fototrófico con la concentración de SiD y positiva con el pH puede ser una consecuencia del desarrollo algal sobre las variables químicas. El fitoplancton silíceo representó, en promedio, casi el 40% de la densidad del fitoplancton fototrófico. Las algas silíceas requieren grandes cantidades de SiD, mientras que los demás taxa también lo consumen, aunque en cantidades mucho menores (Reynolds, 2006). La relación positiva entre el pH y la densidad del fitoplancton fototrófico puede deberse al consumo, durante la fotosíntesis, de  $\text{CO}_2$  y  $\text{HCO}_3^-$  disueltos (Kairesalo, 1980). No obstante, esta relación también puede reflejar el efecto negativo de la reducción del pH sobre aquellos taxa sensibles (Lydersen, 1998; Danilov y Ekelund, 2001). Debido a que el pH disminuyó al aumentar el color del agua, sus variaciones podrían responder al ingreso de MODC.

La abundancia de algas silíceas también fue explicada por la concentración de SiD (relación negativa), sugiriendo que esta fracción del fitoplancton redujo la concentración de dicho nutriente. Como es de esperar, la significancia estadística fue mucho mayor que en el caso de la totalidad del fitoplancton fototrófico. Un marcado descenso de SiD se observó el 11 de septiembre. Durante este muestreo ocurrió la mayor densidad de algas silíceas, sobre todo de *Dinobryon divergens* Imhof (Chrysophyceae) con presencia de estatosporas (Cronberg, 1986). La variabilidad temporal de este taxón fue similar a lo observado por Sheath y col. (1975): el aumento de su densidad, la formación de estatosporas y el subsecuente decrecimiento de su abundancia se sucedieron con rapidez. De acuerdo con Sandgren (1981), *Dinobryon* sp. produce estatosporas silíceas ante deficiencias nutricionales (nutrientes, vitaminas, etc.). Si bien no podemos inferir qué factores desencadenaron su producción, la alta concentración de MODC durante este muestreo podría haber reducido la biodisponibilidad de algún nutriente esencial. Las estatosporas se disuelven luego de la germinación (Cronberg, op. cit.). Por lo tanto, pueden actuar como un sumidero de sílice a largo plazo, a diferencia de otras algas silíceas que son mineralizadas con relativa rapidez (Nriagu, 1978). Esto es consistente con la baja concentración de SiD que perduró luego de la formación de estatosporas y disminución de la densidad de *D. divergens*.

La relación positiva entre la densidad del fitoplancton silíceo y la conductividad en el análisis de regresión lineal múltiple podría responder a la limitación de este grupo del fitoplancton por algún ión esencial. La conductividad fue baja en La3, alcanzando un valor mínimo de sólo  $35 \mu\text{S cm}^{-1}$  el final del período estudiado. En este sentido, los descensos de conductividad generalmente coincidieron con descensos en la densidad de este grupo algal.

La densidad del fitoplancton silíceo también se encontró significativamente asociada con el color del agua (relación negativa). Esto sugiere que la MODC podría influir en la estructura del fitoplancton, no sólo al favorecer el crecimiento de taxa flagelados mixotróficos, como se discutió anteriormente; sino también perjudicando el desarrollo de grupos algales fototróficos, tales como las algas silíceas. Éstas son incapaces de ingerir partículas, por lo que son poco exitosas cuando la biodisponibilidad de los nutrientes disminuye (Raven, 1997), lo cual suele ocurrir en ambientes coloreados (Steinberg, 2003). En cambio, cuando la biodisponibilidad de nutrientes es alta, las diatomeas suelen ser dominantes (Harrison y Turpin, 1982; Bakker y Vink, 1994) debido a su alta tasa de crecimiento (Egge y Aksnes, 1992).

Podemos concluir que el ingreso de MODC a una laguna aluvial durante la inundación podría afectar de diferentes maneras a los distintos grupos algales. Esto conduciría a diferencias en la estructura del fitoplancton de acuerdo al estado hidrológico

del sistema. Similarmente a lo observado en el análisis espacial, el aumento del color del agua se asoció a un aumento de la densidad de taxa flagelados mixotróficos y a un descenso de la densidad de grupos fototróficos, especialmente de algas silíceas. Por otra parte, el descenso de la concentración de SiD al aumentar la densidad del fitoplancton silíceo sugiere que este grupo algal tiene una gran influencia sobre la concentración de dicho nutriente.

#### *Factores reguladores del cociente Feo/Clo en lagunas aluviales aisladas*

La feofitina-*a* es el principal producto de degradación de la clorofila-*a* (APHA, 2005), por lo que el cociente Feo/Clo aumenta en comunidades fitoplanctónicas senescentes (Lorenzen, 1965). Nuestros resultados mostraron que el régimen hidrológico fue la principal variable explicativa del cociente Feo/Clo en una laguna aluvial, mientras que diferentes variables químicas explicaron su variabilidad espacial en lagunas aisladas. Aunque la concentración de MODC no se relacionó con el cociente Feo/Clo, como fue planteado en la predicción, el aumento de su peso molecular se asoció a una mayor senescencia del fitoplancton en el análisis espacial.

La relación negativa entre el nivel hidrométrico del cauce principal y el cociente Feo/Clo en la laguna Aislada (La3) (regresión lineal múltiple) puede responder al efecto de rejuvenecimiento de la inundación sobre el estado sucesional de los cuerpos de agua (Wetzel, 2001). El aumento de la conectividad hidrológica entre los ambientes acuáticos favorece el intercambio de materia, incluyendo biomasa algal (Junk y col., 1989; Tockner y col., 1999). Por lo tanto, las células algales senescentes pueden ser exportadas hacia otros sitios. Asimismo, es posible el reclutamiento de especies provenientes de otros ambientes, a partir de lo cual se pueden desarrollar nuevas poblaciones. La inundación también incrementó la profundidad de la laguna, reduciendo la resuspensión de sedimentos por acción del viento (Maine y col., 2004). Debido a que las células algales senescentes son más susceptibles a ser incorporadas en los sedimentos del fondo (Sommer, 1984), su menor resuspensión puede ocasionar una disminución de cociente Feo/Clo en la columna de agua. Esto es consistente con la relación positiva entre el cociente Feo/Clo y la concentración de NT (regresión lineal múltiple): como fue discutido en el Capítulo III, la concentración de NT aumentó considerablemente al aumentar la resuspensión de sedimentos.

En cuanto a la variabilidad espacial del cociente Feo/Clo en lagunas aisladas, el modelo de regresión lineal múltiple demostró que estuvo asociada a diferentes variables químicas. La pendiente espectral de la MODC (S2, inversamente relacionada con su peso molecular) fue la principal variable explicativa, relacionándose negativamente con el cociente Feo/Clo. Por lo tanto, este cociente aumentó con el peso molecular de la MODC.

De acuerdo con lo analizado en el Capítulo IV, el peso molecular de la MODC se asoció negativamente a la biomasa algal considerando las mismas lagunas. Esto sugiere que la relación negativa entre la biomasa del fitoplancton y la MODC de mayor peso molecular podría responder a los efectos negativos de dicha fracción de la MODC sobre la fisiología celular. Como se discutió en el Capítulo IV, tales efectos incluyen: inactivación de enzimas extracelulares por formación de compuestos de copolimerización (Shindo y col., 1996; Boavida y Wetzel, 1998); propiedades similares a los aleloquímicos producidos por las macrófitas (por ejemplo, efectos negativos sobre el sistema fotosintético) (Steinberg y col., 2003); y disminución de la disponibilidad de nutrientes (Steinberg, 2003).

El cociente NID/Si también fue una variable explicativa de cociente Feo/Clo (relación positiva). De acuerdo con esto, el aumento de la disponibilidad de sílice en relación a la disponibilidad de otros nutrientes podría mejorar el estado fisiológico del fitoplancton; o, al menos, de una parte importante del mismo. Los trabajos realizados por Werner (1977), Malone y col. (1980) y Lippemeier y col. (1999) demostraron que las diatomeas no sólo utilizan sílice como componente estructural, sino que también lo emplean en diferentes procesos metabólicos. Los autores observaron que, al disminuir la concentración de SiD en el medio, disminuyó la síntesis de clorofila-*a* y la eficiencia fotosintética. Asimismo, muchas taxa que producen lóricas o escamas silíceas tienen un requerimiento facultativo de SiD (Leadbeater, 1989; Leadbeater y Barker, 1995). Al crecer en un medio deficiente en dicho nutriente, la multiplicación celular continúa pero estas estructuras silíceas protectoras disminuyen o, incluso, pueden estar ausentes. Ante tales condiciones, las células están más expuestas a factores tales como la depredación por parte del zooplancton. Por lo tanto, un aumento del cociente NID/Si puede conducir a una disminución de la protección celular en ciertos grupos del fitoplancton.

Nuevamente, los resultados indicaron que la MODC podría afectar el desarrollo algal: su peso molecular fue el principal factor explicativo de la variabilidad espacial del cociente Feo/Clo en lagunas aisladas (relación positiva). Sin embargo, ninguna de las variables asociadas a la MODC explicó la variabilidad temporal del cociente Feo/Clo en una laguna aluvial. En este último caso, el principal factor regulador fue el régimen hidrológico del sistema: la senescencia algal fue mayor durante aguas bajas, mientras que la inundación tuvo un efecto rejuvenecedor sobre el fitoplancton.

## CONCLUSIONES GENERALES

Esta tesis doctoral representa una contribución al conocimiento de la dinámica de especies químicas importantes para los productores primarios en un sistema río-llanura aluvial. Se profundizó en el conocimiento de las relaciones de las especies químicas con la biomasa, estructura y estado fisiológico del fitoplancton, dada su importancia en la base de las redes tróficas acuáticas. Particularmente, se estudió la dinámica de la materia orgánica disuelta cromofórica (MODC), sílice disuelta (SiD) y diferentes formas del nitrógeno (N) y fósforo (P). Muchas de estas especies químicas no habían sido analizadas previamente en el sistema del río Paraná Medio. Por lo tanto, los resultados representan un avance en la comprensión del funcionamiento de este gran sistema fluvial.

El funcionamiento de los grandes ríos con llanura aluvial está regulado principalmente por el pulso hidrológico. A diferencia de ello, en el Paraná Medio tanto éste como el pulso sedimentológico constituyen los factores reguladores. El pulso hidrosedimentológico actuó como un macrofactor conductor de la dinámica de las especies químicas y del desarrollo del fitoplancton. El incremento paulatino del intercambio de materia entre los ambientes al aumentar el nivel hidrométrico se vio reflejado en la disminución progresiva de la heterogeneidad ambiental (con excepción del nitrógeno inorgánico disuelto, cuya heterogeneidad espacial aumentó durante la inundación). El pulso sedimentológico, en cambio, se caracterizó por oscilaciones abruptas en la carga de sedimentos suspendidos, y por lo tanto, ocasionó cambios limnológicos más inmediatos. Sus efectos sobre la heterogeneidad ambiental se debieron a que sus influencias sobre las condiciones limnológicas disminuyeron al decrecer la conectividad hidrológica con el sistema lótico. La variabilidad espacial de algunas variables aumentó mientras la de otras disminuyó durante el pulso de sedimentos. Dado que tanto el pulso hidrológico como el sedimentológico tuvieron un efecto significativo, deben ser considerados conjuntamente para analizar la heterogeneidad ambiental de este sistema.

Desde el cauce principal hacia la llanura aluvial aumentó la proporción de N orgánico y P disuelto, en detrimento del N inorgánico y P particulado. La MODC y partículas suspendidas mostraron tener una gran influencia sobre las transformaciones de las especies del N. En relación a esto, los sólidos suspendidos pueden aumentar la amonificación, desnitrificación y mineralización de moléculas orgánicas al generar micrositios anóxicos, contener metales que catalizan muchas reacciones químicas e incrementar el área superficial donde pueden adsorberse las moléculas y desarrollarse los microorganismos que las transforman. Por otra parte, la MODC conduce al agotamiento del oxígeno disuelto, lo cual limita la nitrificación y favorece la reducción del  $\text{N-NO}_3^-$ . La llanura aluvial contribuyó a la transformación de especies inorgánicas del N en formas orgánicas

(sobre todo NOD, principal forma del N exportada hacia el sistema lótico durante aguas altas). Dicha conclusión contrasta con muchos trabajos que postulan que la llanura aluvial remueve grandes cantidades de N del ambiente acuático mediante desnitrificación y asimilación biológica. Las diferencias encontradas respecto a estos trabajos responderían a que: 1) no incluyeron análisis del NOD, principal forma del N en el sistema, el cual puede ser liberado en grandes cantidades por la vegetación; 2) no consideraron la reducción desasimilatoria de  $\text{NO}_3^-$ , que adquiere importancia en ambientes con elevada concentración de MODC y genera  $\text{NH}_4^+$ , favoreciendo la asimilación biológica del NOD; 3) sobrestimaron la desnitrificación que, a diferencia de los procesos mencionados anteriormente, representa una remoción permanente de N del ambiente acuático debido a la generación de especies gaseosas que difunden a la atmósfera.

A diferencia de lo frecuentemente observado en ambientes conectados al sistema lótico, la turbidez se asoció positivamente a la biomasa algal en cuerpos de agua aislados. Esto se debería a que en dichos sitios con baja profundidad, la luz no resulta limitante; y a la resuspensión de sedimentos, que no sólo incrementa la turbidez sino que también resuspende células algales y nutrientes que estimulan su desarrollo. No obstante, se obtuvieron evidencias de que las células algales resuspendidas fueron en gran parte senescentes. La inundación, por otra parte, redujo la senescencia algal.

Finalmente, los resultados mostraron que la MODC (especialmente la de mayor aromaticidad y acidez) podría cumplir importantes roles ecológicos, ya que fue un factor explicativo de la fosfatasa alcalina, biomasa, estado fisiológico y estructura del fitoplancton. Dicha fracción de la MODC posee una gran capacidad para secuestrar nutrientes e inactivar enzimas. Al disminuir la biodisponibilidad del  $\text{PO}_4^{3-}$ , podría estimular la síntesis de fosfatasa alcalina, incrementando la mineralización de los compuestos orgánicos fosforados. La MODC más ácida y aromática también se asoció a una disminución de la biomasa algal, probablemente debido a sus efectos negativos sobre la fisiología celular. Por otra parte, se asoció a un aumento de taxa flagelados mixotróficos tanto en el gradiente cauce principal-llanura aluvial como en una laguna aislada. Estas algas tienen ventajas competitivas en ambientes coloreados debido a que pueden migrar a las capas superficiales con mejor disponibilidad de luz y P; y a que pueden ingerir bacterias ricas en dicho nutriente. Por último, la MODC se asoció a una disminución de taxa fototróficos, especialmente silíceos, cuyo desarrollo disminuyó la concentración de SiD.

En los ambientes acuáticos, el procesamiento de materiales varía en el tiempo y el espacio, existiendo momentos y sitios de particular importancia. Los resultados sugieren que las transformaciones de materiales aumentan en los ambientes más aislados de la llanura aluvial, como ha sido observado por otros autores. Sin embargo, a diferencia de trabajos previos, los resultados indican que la planicie no funciona como un sumidero de



nutrientes a largo plazo; sino que contribuye a su transformación y posterior exportación durante aguas altas. Por otra parte, los resultados sugieren que el pulso de sedimentos favorece la transformación de materiales. Por lo tanto, este breve período no sólo aporta grandes cantidades de materiales al Paraná Medio, como ha sido señalado en otros trabajos; sino que también puede intensificar las transformaciones químicas al aumentar las superficies disponibles donde las mismas pueden ocurrir. Las concentraciones de las especies químicas afectan la base de las redes tróficas acuáticas. Por lo tanto, las alteraciones de la conectividad cauce principal-llanura aluvial y del pulso de sedimentos pueden afectar el funcionamiento ecológico del Paraná Medio y ambientes ubicados aguas abajo que reciben los materiales exportados. Sería relevante que futuros trabajos analicen la importancia y variación espacio-temporal de procesos particulares, tales como desnitrificación, reducción desasimilatoria de  $\text{NO}_3^-$  a  $\text{NH}_4^+$  (DNRA) y oxidación anaerobia de  $\text{NH}_4^+$  (ANAMMOX), los cuales involucran a especies químicas de importancia ecológica.

**BIBLIOGRAFÍA**

- Acuña, V.; Guasch, H.; Giorgi, A. y Izaguirre, O. (2009) *Flujo de energía en el ecosistema. Metabolismo fluvial*. En: *Conceptos y técnicas en ecología fluvial* (Eds.: Elozegi, A. y Sabater, S.) Fundación BBVA, España, p. 367 – 386.
- Almeida, J.S. (2000) *Influência do regime hidrológico sobre algumas variáveis limnológicas em um lago da planície de inundação do rio Acre (Lago Amapá, Acre, Brasil)*. Master Thesis. PPG em Ecologia e Manejo de Recursos Naturais, Universidade Federal do Acre, pp. 129.
- Almeida, R.M.; Tranvik, L.; Huszar, V.L.M.; Sobek, S.; Mendonça, R.; Barros, N.; Boemer, G.; Arantes, J.D.Jr. y Roland, F. (2015) *Phosphorus transport by the largest Amazon tributary (Madeira River, Brazil) and its sensitivity to precipitation and damming*. *Inland Waters* 5: 275 – 282.
- Alva, A.K.; Sumner, M.E. y Miller, W.P. (1991) *Relationship between ionic strength and electrical conductivity for soil solutions*. *Soil Sci.* 152: 239 – 242.
- Alves-de-Souza, C.; Menezes, M. y Huszar, V. (2006) *Phytoplankton composition and functional groups in a tropical humic coastal lagoon, Brazil*. *Acta Bot. Bras.* 20: 701 – 708.
- American Public Health Association - APHA (2005) *Standard methods for the examination of water and wastewater*. Washington, pp. 1496.
- Amoros, C. y Bornette, G. (2002) *Connectivity and biocomplexity in waterbodies of riverine floodplains*. *Freshwat. Biol.* 47: 761 – 776.
- Amsler, M.L. y Drago, E.C. (2009) *A review of the suspended sediment budget at the confluence of the Paraná and Paraguay Rivers*. *Hydrol. Process.* 23: 3230 – 3235.
- Andersen, H.E. (2004) *Hydrology and nitrogen balance of a seasonally inundated Danish floodplain wetland*. *Hydrol. Processes* 18: 415 – 434.
- Aprile, F. y Darwich, A.J. (2013) *Nutrients and water-forest interactions in an Amazon floodplain lake: an ecological approach*. *Acta Limnol. Bras.* 25: 169 – 182.
- Arvola, L. y Tulonen, T. (1998) *Effects of allochthonous dissolved organic matter and inorganic nutrients on the growth of bacteria and algae from a highly humic lake*. *Environ. Int.* 24: 509 – 520.
- Bade, D.L.; Carpenter, S.R.; Cole, J.J.; Pace, M.L.; Kritzberg, E.; Van de Bogert, M.C.; Cory, R.M. y McKnight, D.M. (2007) *Sources and fates of dissolved organic carbon in lakes as determined by whole-lake carbon isotope additions*. *Biogeochemistry* 84: 115 – 129.
- Bährs, H. y Steinberg, C.E.W. (2013). *Impact of Two Different Humic Substances on Selected Coccal Green Algae and Cyanobacteria-Changes in Growth and Photosynthetic Performance*. *Environ. Sci. Pollut. Res. Int.* 19: 335 – 346.
- Bakker, C. y Vink, M. (1994) *Nutrient concentrations and planktonic diatom-flagellate relations in the Oosterschelde (SW Netherlands) during and after the construction of a storm-surge barrier*. *Hydrobiologia* 282/283: 101 – 116.
- Baldwin, D.S. y Williams, J. (2007) *Differential release of nitrogen and phosphorus from anoxic sediments*. *Chem. Ecol.* 23: 243 – 249.
- Barik, S.K.; Mishra, S. y Ayyappan, S. (2000) *Decomposition patterns of unprocessed and processed lignocellulosics in a freshwater fish pond*. *Aquat. Ecol.* 34: 185 – 204.
- Barik, S.K.; Purushothaman, C.S. y Mohanty, A.N. (2001) *Phosphatase activity with reference to bacteria and phosphorus in tropical freshwater aquaculture pond systems*. *Aquacult. Res.* 32: 819 – 832.
- Bastidas Navarro, M. y Modenutti, B. (2010) *UVR induce optical changes and phosphorous release of lake water and macrophyte leachates in shallow Andean lakes*. *J. Limnol.* 69: 112 – 119.
- Battin, T.J.; Kaplan, L.A.; Findlay, S.; Hopkinson, C.S.; Marti, E.; Packman, A.I.; Newbold, J.D. y Sabater, F. (2008) *Biophysical controls on organic carbon fluxes in fluvial networks*. *Nat. Geosci.* 1: 95 – 100.

- Beaver, J.R. y Crisman, T.L. (1991) *Importance of Latitude and Organic Color on Phytoplankton Primary Productivity in Florida Lakes*. Can. J. Fish. Aquar. Sci. 48: 1145 – 1150.
- Benoit, J.M.; Mason, R.P.; Gilmour, C.C. y Aiken, G.R. (2001) *Constants for mercury binding by dissolved organic matter isolates from the Florida Everglades*. Geochim. Cosmochim. Acta 65: 4445 – 4451.
- Bergström, A.K.; Jansson, M.; Drakare, S. y Blomqvist, P. (2003) *Occurrence of mixotrophic flagellates in relation to bacterioplankton production, light regime and availability of inorganic nutrients in unproductive lakes with differing humic contents*. Freshwat. Biol. 48: 868 – 877.
- Berman, T. (1970) *Alkaline phosphatases and phosphorus availability in Lake Kinneret*. Limnol. Oceanogr. 15: 663 – 674.
- Berman, T.; Wynne, D. y Kaplan, B. (1990) *Phosphatases revisited: analysis of particle-associated enzyme activities in aquatic systems*. Hydrobiologia 207: 287 – 294.
- Bianchini, I.Jr.; Cunha-Santino, M.B. y Peret, A.M. (2008) *Oxygen demand during mineralization of aquatic macrophytes from an oxbow lake*. Braz. J. Biol. 68: 61 – 67.
- Bird, D.F. y Kalff, J. (1987) *Algal phagotrophy: Regulating factors and importance relative to photosynthesis in Dinobryon (Chrysophyceae)*. Limnol. Oceanogr. 32: 277 – 284.
- Boavida, M.-J. y Heath, R.T. (1984) *Are the phosphatases released by Daphnia magna components of its food?* Limnol. Oceanogr. 29: 641 – 645.
- Boavida, M.-J. (2010) *It all started with Margalef's paper of 1951*. Limnetica Internet 1: 1 – 6.
- Boavida, M.-J. y Wetzel, R.G. (1998) *Inhibition of phosphatase activity by dissolved humic substances and hydrolytic reactivation by natural ultraviolet light*. Freshwat. Biol. 40: 285 – 293.
- Bonetto, A.A. y Wais, I.R. (1990) *The Paraná River in the framework of modern paradigms of fluvial systems*. Acta Limnol. Brasil. 3: 139 – 172.
- Bonetto, C.; de Cabo, L.; Gabellone, N.; Vinocur, A.; Donadelli, J. y Unrein, F. (1994) *Nutrient dynamics in the deltaic floodplain of the Lower Paraná River*. Arch. Hydrobiol 131: 277 – 295.
- Bozelli, R.L.; Thomaz, S.M.; Padial, A.A.; Lopes, P.M. y Bini, L.M. (2015) *Floods decrease zooplankton beta diversity and environmental heterogeneity in an Amazonian floodplain system*. Hydrobiologia DOI: 10.1007/s10750-015-2209-1.
- Bronk, D.A.; See, J.H.; Bradley, P. y Killberg, L. (2007) *DON as a source of bioavailable nitrogen for phytoplankton*. Biogeosciences 4: 283 – 296.
- Burgin, A.J. y Hamilton, S.K. (2007) *Have we overemphasized the role of denitrification in aquatic ecosystems? A review of nitrate removal pathways*. Front. Ecol. Environ. 5: 89 – 96.
- Burns, R. y Dick, R. (2002) *Enzymes in the environment: Activity, ecology and applications*. Basel, New York, pp. 627.
- Buss, S.R.; Herbert, A.W.; Morgan, P.; Thornton, S.F. y Smith, J.W.N. (2004) *A review of ammonium attenuation in soil and groundwater*. Q. J. Eng. Geol. Hydrogeol. 37: 347 – 359.
- Butturini, A.; Sabater, S. y Romaní A.M. (2009) *La química de las aguas. Los nutrientes*. En: *Conceptos y técnicas en ecología fluvial* (Eds.: Elosegí, A. y Sabater, S.) Fundación BBVA, España, p. 97 – 116.
- Buzoianu, M. (2000) *Practical considerations on the traceability to conventional scales*. Accred. Qual. Assur. 5: 142–150.
- Calheiros, D.F. y Hamilton, S.K. (1998) *Limnological conditions associated with natural fish kills in the Pantanal wetland of Brazil*. Verh. Int. Ver. Theor. Angew. Limnol. 26: 2189 – 2193.

- Callieri, C.; Corno, G. y Bertoni, R. (2006) *Bacterial grazing by mixotrophic flagellates and Daphnia longispina: a comparison in a fishless alpine lake*. *Aquat. Microb. Ecol.* 42: 127 – 137.
- Cao, X.; Song, C. y Zhou, Y. (2009) *Limitations of using extracellular alkaline phosphatase activities as a general indicator for describing P deficiency of phytoplankton in Chinese shallow lakes*. *J. Appl. Phycol.* 22: 33 – 41.
- Caraco, N.F.; Cole, J.J. y Likens, G.E. (1989). *Evidence for sulphate controlled phosphorus release from sediments of aquatic systems*. *Nature* 341: 316 – 318.
- Caraco, N.F.; Cole, J.J. y Likens, G.E. (1991) *Phosphorus release from anoxic sediments: Lakes break the rules*. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24: 2985 – 2988.
- Caraco, N.F.; Cole, J.J. y Likens, G.E. (1993). *Sulfate control of phosphorus availability in lakes*. *Hydrobiologia* 253: 275 – 280.
- Cardoso, S.J.; Roland, F.; Loverde-Oliveira, S.M. y Huszar, V.L.M. (2012) *Phytoplankton abundance, biomass and diversity within and between Pantanal wetland habitats*. *Limnologica* 42: 235 – 241.
- Carignan, R. y Neiff, J.J. (1992) *Nutrient dynamics in the floodplain ponds of the Paraná River (Argentina) dominated by the water hyacinth Eichhornia crassipes*. *Biogeochemistry* 17: 85 – 121.
- Carignan, R. y Planas, D. (1994) *Recognition of nutrient and light limitation in turbid mixed layers: three approaches compared in the Paraná floodplain (Argentina)*. *Limnol. Oceanogr.* 39: 580 – 596.
- Carignan, R. y Vaithyanathan, P. (1999) *Phosphorus availability in the Parana´ floodplain lakes (Argentina): Influence of pH and phosphate buffering by fluvial sediments*. *Limnol. Oceanogr.* 44: 1540 – 1548.
- Carpenter, S.R.; Cole, J.J.; Kitchell, J.F. y Pace, M.L. (1998) *Impact of dissolved organic carbon, phosphorous, and grazing on phytoplankton biomass and production in experimental lakes*. *Limnol. Oceanogr.* 43: 73 – 80.
- Carpenter, S.R.; Cole, J.J.; Pace, M.L.; Van de Bogert, M.; Bade, D.L.; Bastviken, D.; Gille, C.M.; Hodgson, J.R.; Kitchell, J.F. y Kritzberg, E.S. (2005) *Ecosystem subsidies: terrestrial support of aquatic food webs from <sup>13</sup>C addition to contrasting lakes*. *Ecology* 86: 2737 – 2750.
- Cawley, K.M.; Wolski, P.; Mladenov, N. y Jaffé, R. (2012) *Dissolved organic matter biogeochemistry along a transect of the Okavango Delta, Botswana*. *Wetlands* 32: 475 – 486.
- Cembella, A.D.; Antia, N.J. y Harrison, P.J. (1984) *The utilization of inorganic and organic phosphorus compounds as nutrients by eukaryotic microalgae: a multidisciplinary perspective: part 1*. *Crit. Rev. Microbiol.* 10: 317 – 91.
- Chan, Y.K. y Campbell, N.E.R. (1978) *Phytoplankton uptake and excretion of assimilated nitrate in a small canadian shield lake*. *Appl. Environ. Microbiol.* 35: 1052 – 1060.
- Choi, E.-K.; Park, K.-K.; Lee, H.-B.; Cho, M. y Ahn, S. (2013) *Formic acid as an alternative reducing agent for the catalytic nitrate reduction in aqueous media*. *J. Environ. Sci.* 25: 1696 – 1702.
- Chróst, R.J. y Overbeck, J. (1987) *Kinetic of alkaline phosphatase activity and phosphorus availability for phytoplankton and bacterioplankton in lake Plubsee (North German eutrophic lake)*. *Microb. Ecol.* 13: 229 – 248.
- Conley, D.J.; Stålnacke, P.; Pitkänen, H. y Wilander, A. (2000) *The transport and retention of dissolved silicate by rivers in Sweden and Finland*. *Limnol. Oceanogr.* 45: 1850 – 1853.
- Conzonno, V. (2009) *Limnología Química*. Editorial de la Universidad Nacional de La Plata, La Plata, pp. 222.
- Costa, M.P.F.; Novo, E.M.L.M. y Telmer, K.H. (2013) *Spatial and temporal variability of light attenuation in large rivers of the Amazon*. *Hydrobiologia* 702: 171 – 190.
- Cronberg, G. (1986) *Chrysophycean cysts and scales in lake sediments: a review*. En: *Chrysophytes: aspects and problems* (Eds.: Kristiansen, J. y Andersen, R.A.) Cambridge University Press, Cambridge, p. 281 – 315.

- Cronberg, G.; Gieske, A.; Martins, E.; Prince Nengu, J. y Stenstrom, I.M. (1996) *Major ion chemistry, plankton, and bacterial assemblages of the Jao/Boro River, Okavango Delta, Botswana: the swamps and flood plains*. Arch. Hydrobiol./Suppl. 107: 335 – 407.
- Cumming, B.F. y Smol, J.P. (1993) *Development of diatom-based salinity models for paleoclimatic research from lakes in British Columbia (Canada)*. Hydrobiologia 269/270: 179 – 196.
- Curtis, P.J. (1998) *Climatic and hydrological control of DOM concentration and quality in lakes*. En: *Aquatic Humic Substances* (Eds.: Hessen, D.O. y Tranvik, L.J.) Springer-Verlag, Berlin, p. 93 – 106.
- D'Arcy, P. y Carignan, R. (1997) *Influence of catchment topography on water chemistry in southeastern Quebec Shield lakes*. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 54: 2215 – 2227.
- Danilov, R.A. y Ekelund, N.G.A. (2001) *Effects of pH on the growth rate, motility and photosynthesis in Euglena gracilis*. Folia Microbiol. 46: 549 – 554.
- Davis, J.A. y Gloor, R. (1981) *Adsorption of dissolved organics in lake water by aluminum oxide. Effect of molecular weight*. Environ. Sci. Technol. 15: 1223 – 1229.
- De Haan, H. y De Boer, T. (1987) *Applicability of light absorbance and fluorescence as measures of concentration and molecular size of dissolved organic carbon in humic Lake Tjeukemeer*. Water Res. 21: 731 – 734.
- De Haan, H.; Jones, R.I. y Salonen, K. (1987) *Does ionic strength affect the configuration of aquatic humic substances, as indicated by gel filtration?* Freshwat. Biol. 17: 453 – 459.
- de Madariaga, I. y Joint, I. (1992) *A comparative study of phytoplankton physiological indicators*. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 158: 149 – 165.
- de Tezanos Pinto, P. y O'Farrell, I. (2014) *Regime shifts between free-floating plants and phytoplankton: a review*. Hydrobiologia 740: 13 – 24.
- Dean, R.L. (2002) *Kinetic studies with alkaline phosphatase in the presence and absence of inhibitors and divalent cations*. Biochem. Mol. Biol. Educ. 30: 401 – 407.
- Delory, G.E. y King, E.J. (1945) *A Sodium Carbonate-bicarbonate Buffer for Alkaline Phosphatases*. Biochem. J. 39: 245.
- Depetris, P.J. (1976) *Hydrochemistry of the Paraná River*. Limnol. Oceanogr. 21: 736 – 739.
- Depetris, P.J. y Kempe, S. (1993) *Carbon dynamics and sources in the Paraná River*. Limnol. Oceanogr. 38: 382 – 395.
- Descy, J.-P.; Gosselain, V. y Evrard, F. (1994) *Respiration and photosynthesis of river phytoplankton*. Verh. Int. Ver. Theor. Angew. Limnol. 25: 1555 – 1560.
- Descy, J.-P.; Leporcq, B.; Viroux, L.; François, C. y Servais, P. (2002) *Phytoplankton production, exudation and bacterial reassimilation in the River Meuse (Belgium)*. J. Plankton Res. 24: 161 – 166.
- Devercelli, M. (2010) *Changes in phytoplankton morpho-functional groups induced by extreme hydroclimatic events in the Middle Paraná River (Argentina)*. Hydrobiologia 639: 5 – 19.
- Devercelli, M.; Scarabotti, P.; Mayora, G.; Schneider, B. y Giri, F. (2015) *Unravelling the role of determinism and stochasticity in structuring the phytoplanktonic metacommunity of the Paraná River floodplain* Hydrobiologia DOI 10.1007/s10750-015-2363-5.
- Devercelli, M.; Zalocar de Domitrovic, Y.; Forastier, M. y Meichtry de Zaburlín, N. (2014) *Phytoplankton of the Paraná River Basin*. En: *Freshwater phytoplankton from Argentina* (Eds.: Tell, G.; Izaguirre, I. y O'Farrell, I.) Adv. Limnol-Fundam. Appl. Limnol. Special Issues 65: 39 – 65.
- Devol, A.H.; Dos Santos, A.; Forsberg, B.R. y Zaret, T.M. (1984) *Nutrient addition experiments in Lago Jacaretinga, Central Amazon, Brazil: 2. The effect of humic and fulvic acids*. Hydrobiologia 109: 97 – 103.
- Dieter, C.D. (1990) *The importance of emergent vegetation in reducing sediment resuspension in wetlands*. J. Freshwat. Ecol. 5: 467 – 473.

- Dimberg, P.H. y Bryhn, A.C. (2015) *Predicting Total Nitrogen, Total Phosphorus, Total Organic Carbon, Dissolved Oxygen and Iron in Deep Waters of Swedish Lakes*. Environ. Model. Assess. 20: 411 – 423.
- Domenicio, P.A. y Schwartz, F.W. (1998) *Physical and Chemical Hidrogeology*. John Wiley and Sons, New York, pp. 506.
- Dore, J.E. y Priscu, J.C. (2001) *Phytoplankton phosphorus deficiency and alkaline phosphatase activity in the McMurdo Dry Valley lakes, Antarctica*. Limnol. Oceanogr. 46: 1331 – 1346.
- Drago, E.C. (1984) *Estudios limnológicos en una sección transversal del tramo medio del Río Paraná. IV: Influencia de la composición granulométrica de los sedimentos suspendidos sobre la transparencia del agua*. Rev. Asoc. Cs. Nat. Litoral 15: 47 – 55.
- Drago, E.C. (1990) *Hydrological and geomorphological characteristics of the hydrosystem of the Middle Paraná River*. Acta Limnol. Brasil. 3: 907 – 930.
- Drago, E.C. y Amsler, M.L. (1988) *Suspended sediment at a cross section of the Middle Paraná River: concentration, granulometry and influence of the main tributaries*. En: *Sediment Budgets* (Eds.: Bordas, M.P. y Walling, D.E.) Proc. Porto Alegre Symp., December 1988. IAHS Publication 174: 381 – 396.
- Drago, E.C. y Vassallo, M. (1980) *Campaña limnológica (Keratela I) en el río Paraná medio: características físicas y químicas del río y ambientes leníticos asociados*. Ecol. Argentina 4: 45 – 54.
- Egge, J.K. y Aksnes, D.L. (1992) *Silicate as regulating nutrient in phytoplankton competition*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 83: 281 – 289.
- Elozegi, A. y Butturini, A. (2009) *El transporte de los materiales inorgánicos disueltos y particulados*. En: *Conceptos y técnicas en ecología fluvial* (Eds.: Elozegi, A. y Sabater, S.) Fundación BBVA, España, p. 85 – 96.
- Elser, J.J.; Peace, A.L.; Kyle, M.; Wojewodzc, M.; McCrackin, M.L.; Andersen, T. y Hessen, D.O. (2010) *Atmospheric nitrogen deposition is associated with elevated phosphorus limitation of lake zooplankton*. Ecol. Lett. 13: 1256 – 1261.
- Erlandsson, M.; Cory, N.; Köhler, S. y Bishop, K. (2009) *Direct and indirect effects of increasing dissolved organic carbon levels on pH in lakes recovering from acidification*. J. Geophys. Res. 115: G03004.
- Ertel, J.R.; Hedges, J.I., Devol, A.H.; Richey, J.E. y Goes, M. (1986) *Dissolved humic substances of the Amazon River system*. Limnol. Oceanogr. 31: 739 – 754.
- Espeland, E.M. y Wetzel, R.G. (2001) *Complexation, Stabilization, and UV Photolysis of Extracellular and Surface-Bound Glucosidase and Alkaline Phosphatase: Implications for Biofilm Microbiota*. Microb. Ecol. 42: 572 – 585.
- Fergus, E.C.; Soranno, P.C.; Cheruvellil, K.S. y Bremigana, M.T. (2011) *Multiscale landscape and wetland drivers of lake total phosphorus and water color*. Limnol. Oceanogr. 56: 2127 – 2146.
- 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?* Mar. Freshwater Res. 66: 1106 – 1115.
- Gächter, R. y Müller, B. (2003) *Why the phosphorus retention of lakes does not necessarily depend on the oxygen supply to their sediment surface*. Limnol. Oceanogr. 48: 929 – 933.
- García-Ruiz, R.; Pattinson, S.N. y Whitton, B.A. (1998) *Denitrification in river sediments: relationship between process rate and properties of water and sediment*. Freshwat. Biol. 39: 467 – 476.
- Garron, A. y Epron, F. (2005) *Use of formic acid as reducing agent for application in catalytic reduction of nitrate in water*. Water Res. 39: 3073 – 3081.
- Geddes, M.C. (1984) *Limnology of Lake Alexandrina, River Murray, South Australia, and the effects of nutrients and light on the phytoplankton*. Aust. J. Mar. Freshwater Res. 35: 399 – 415.

- Geraldés, A.M. y Boavida, M.-J. (2003) *Do distinct water chemistry, reservoir age and disturbance make any difference on phosphatase activity?* J. Limnol. 62: 163 – 171.
- Golterman, H.L. (2001) Phosphate release from anoxic sediments or “What did Mortimer really write?” *Hydrobiologia* 450: 99 – 106.
- González-Sanchis, M.; Murillo, J.; Cabezas, A.; Vermaat, J.E.; Comín F.A. y García-Navarro, P. (2014) *Modelling sediment deposition and phosphorus retention in a river floodplain.* *Hydrol. Process.* 29: 384 – 394.
- Granéli, E.; Carlsson, P. y Legrand, C. (1999) *The role of C, N and P in dissolved and particulate organic matter as a nutrient source for phytoplankton growth, including toxic species.* *Aquat. Ecol.* 33: 17 – 27.
- Gudas, C.; Bastviken, D.; Steger, K.; Premke, K.; Sobek, S. y Tranvik, L.J. (2010) *Temperature-controlled organic carbon mineralization in lake sediments.* *Nature* 466: 478 – 481.
- Guildford, S.J. y Hecky, R.E. (2000) *Total nitrogen, total phosphorus, and nutrient 417 limitation in lakes and oceans: Is there a common relationship?* *Limnol. Oceanogr.* 45: 1213 – 1223.
- Gulati, R.D. y van Donk, E. (2002) *Lakes in the Netherlands, their origin, eutrophication and restoration: state-of-the-art review.* *Hydrobiologia* 478: 73 – 106.
- Gutiérrez, M.F. y Mayora, G. (2015) *Influence of macrophyte integrity on zooplankton habitat preference, emphasizing the released phenolic compounds and chromophoric dissolved organic matter.* *Aquat. Ecol.*, en prensa.
- Halemejko, G.Z. y Chrost, R.J. (1984) *The role of phosphatases in phosphorus mineralization during decomposition of lake phytoplankton blooms.* *Arch. Hydrobiol.* 101: 489 – 502.
- Hamilton, D.P. y Mitchell, S.F. (1996) *An empirical model for sediment resuspension in shallow lakes.* *Hydrobiologia* 317: 209 – 220.
- Hamilton, S.K. y Lewis, W.M.Jr. (1990) *Basin morphology in relation to chemical and ecological characteristics of lakes on the Orinoco River floodplain, Venezuela.* *Arch. Hydrobiol.* 119: 393 – 425.
- Hamilton, S.K.; Sippel, S.J.; Calheiros, D.F. y Melack, J.M. (1997) *An anoxic event and other biogeochemical effects of the Pantanal wetland on the Paraguay River.* *Limnol. Oceanogr.* 42: 257 – 272.
- Hammer, Ø.; Harper, D.A.T. y Ryan, P.D. (2001) *PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis.* *Palaeontologia Electronica* 4: 1 – 9.
- Happy-Wood, C.M. (1988) *Ecology of freshwater planktonic green algae.* En: *Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton* (Ed.: Sandgren, C.D.) Cambridge University Press, Cambridge, p. 103 – 133.
- Harrison, J.W. y Smith, R.E.H. (2009) *Effects of ultraviolet radiation on the productivity and composition of freshwater phytoplankton communities.* *Photochem. Photobiol. Sci.* 8: 1218 – 1232.
- Harrison, P.J. y Turpin, D.H. (1982) *The manipulation of physical, chemical, and biological factors to select species from natural phytoplankton populations.* En: *Marine microcosms-biological and chemical research in experimental ecosystems* (Eds.: Gricc, G.D. y Reeve, M.R.) Springer, New York, p. 275 – 289
- Hastie, T.; Tibshirani, R. y Friedman, J. (2009) *The elements of statistical learning-data mining, inference and prediction,* Springer, pp. 739.
- Heinze, T.; Bährs, H.; Gilbert, M., Steinberg, C.E.W.; Wilhelm, C. (2012) *Selected coccal green algae are not affected by the humic substance Huminfeed® in term of growth or photosynthetic performance.* *Hydrobiologia* 684: 215 – 224.
- Helms, J.R.; Stubbins, A.; Ritchie, J.D.; Minor, E.C.; Kieber, D.J. y Mopper, K. (2008) *Absorption spectral slopes and slope ratios as indicators of molecular weight, source, and photobleaching of chromophoric dissolved organic matter.* *Limnol. Oceanogr.* 53: 955 – 969.

- Hernández, I.; Niell, F.X. y Fernández, J.A. (1994) *Alkaline phosphatase activity in marine macrophytes: histochemical localization in some widespread species in southern Spain*. Mar. Biol. 120: 501 – 509.
- Hilton, J. y Rigg, E. (1983) *Determination of nitrate in lake water by the adaptation of the hydrazine-copper reduction method for use on a discrete analyser: performance statistics and an instrument-induced difference from segmented flow conditions*. Analyst 108: 1026 – 1028.
- Hongve, D. y Akesson G. (1996) *Spectrophotometric determination of water colour in Hazen units*. Water Res. 30: 2771 – 2775.
- Horppila, J. y Nurminen L. (2005) *Effects of different macrophyte growth forms on sediment and P resuspension in a shallow lake*. Hydrobiologia 545: 167 – 175.
- Hou, M.; Tang, Y.; Xu, J.; Pu, Y.; Lin, A., Zhang, L.; Xiong, J.; Yang, X.J. y Wan, P. (2015) *Nitrate reduction in water by aluminum–iron alloy particles catalyzed by copper*. J. Environ. Chem. Eng. 3: 2401 – 2407.
- Huang, X. y Morris, J.T. (2003) *Trends in phosphatase activity along a successional gradient of tidal freshwater marshes on the Cooper River, South Carolina*. Estuaries 26: 1281 – 1290.
- Huisman, J. y Weissing, F.J. (2001) *Fundamental unpredictability in multispecies composition*. Am. Nat. 157: 488 – 494.
- Hupfer, H. y Lewandowski, J. (2008) *Oxygen controls the phosphorus release from lake sediments – a long-lasting paradigm in Limnology*. Internat. Rev. Hydrobiol. 93: 415 – 432.
- Iriondo, M.H. (2007) *Geomorphology*. En: *The Middle Paraná River. Limnology of a subtropical wetland* (Eds.: Iriondo, M.; Paggi, J.C. y Parma, J.) Springer-Verlag, Berlin, p. 33 – 52.
- Iriondo, M.H. y Paira A.R. (2007) *Physical Geography of the Basin*. En: *The Middle Paraná River. Limnology of a subtropical wetland* (Eds.: Iriondo, M.; Paggi, J.C. y Parma, J.) Springer-Verlag, Berlin, p. 7 – 31.
- Istvánovics, V.; Pettersson, K.; Pierson, D. y Bell, R. (1992) *Evaluation of phosphorus deficiency indicators for summer phytoplankton in Lake Erken*. Limnol. Oceanogr. 37: 890 – 900.
- Izaguirre, I.; O'Farrell, I. y Tell, G. (2001) *Variation in phytoplankton composition and limnological features in a water–water ecotone of the Lower Paraná Basin (Argentina)*. Freshwat. Biol. 46: 63 – 74.
- Izaguirre, I.; Sinistro, R.; Schiaffino, M.R.; Sánchez, M.L.; Unrein, F. y Massana, R. (2012) *Grazing rates of protists in wetlands under contrasting light conditions due to floating plants*. Aquat. Microb. Ecol. 65: 221 – 232.
- Jansson, M.; Blomqvist, P.; Jonsson, A. y Bergstöm, A.-K. (1996) *Nutrient limitation of bacterioplankton, autotrophic and mixotrophic phytoplankton, and heterotrophic nanoflagellates in Lake Öträsket*. Limnol. Oceanogr. 41: 1552 – 1559.
- Jetten, M.S.M. (2001) *New pathways for ammonia conversion in soil and aquatic systems*. Plant Soil 230: 9 – 19.
- Jones, R.I. (1992) *The influence of humic substances on lacustrine planktonic food chains*. Hydrobiologia 229: 73 – 91.
- Jones, R.I. (1998) *Phytoplankton, primary production and nutrient cycling*. En *Aquatic humic substances – ecology and biogeochemistry* (Eds.: Hessen, D.O. y Tranvik, L.J.) Springer-Verlag, Berlin, p. 145 – 175.
- Jones, R.I. (2000) *Mixotrophy in planktonic protists: an overview*. Freshwat. Biol. 45: 219 – 226.
- Jones, R.I.; Salonen, K. y de Haan, H. (1988) *Phosphorus transformations in the epilimnion of humic lakes: abiotic interactions between dissolved humic materials and phosphate*. Freshwat. Biol. 19: 357– 369.
- Joniak, T. (2007) *Seasonal variations of dominant phytoplankton in humic forest lakes*. Oceanol. Hydrobiol. Stud. 36: 49 – 59.



- Junk, W.; Bayley, P. y Sparks, R. (1989) *The flood pulse concept in river-floodplain systems*. En: *Proceedings of the International Large River Symposium* (Ed.: Dodge, D.P.) Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 106: 110 – 127.
- Jurado, J.M. (2008) *Aplicación de Microsoft Excel a la química analítica: validación de métodos analíticos*. Sevilla: Universidad de Sevilla-Departamento de Química Analítica. [Http://personal.us.es/imjurado/docs/AQAEXCEL.pdf](http://personal.us.es/imjurado/docs/AQAEXCEL.pdf)
- Kagami, M.; Gurung, T.B.; Yoshida, T. y Urabe, J. (2006) *To sink or to be lysed? Contrasting fate of two large phytoplankton species in Lake Biwa*. *Limnol. Oceanogr.* 51: 2775 – 2786.
- Kairesalo, T. (1980) *Diurnal fluctuations within a littoral plankton community in oligotrophic Lake Pääjärvi, southern Finland*. *Freshwat. Biol.* 10: 533 – 553.
- Kaiser, K.; Guggenberger, G.; Haumaier, L. y Zech, W. (2002) *The composition of dissolved organic matter in forest soil solutions: changes induced by seasons and passage through the mineral soil*. *Org. Geochem.* 33: 307 – 318.
- Kalinowska, K. (1997) *Eutrophication processes in a shallow, macrophyte dominated lake - alkaline phosphatase activity in Lake Łuknajno (Poland)*. *Hydrobiologia* 119: 395 – 399.
- Kamp-Nielsen, L. (1974) *Mud-water exchange of phosphate and other ions in undisturbed sediment cores and factors affecting the exchange rates*. *Arch. Hydrobiol.* 73: 218 – 237.
- Kang, H. y Freeman, C. (1999) *Relationship between enzyme activity and the organic matter content of wetland soils*. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 27: 1721 – 1724.
- Kassaei, M.Z.; Motamedi, E.; Mikhak, A. y Rahnemaie, R. (2011) *Nitrate removal from water using iron nanoparticles produced by arc discharge vs. reduction*. *Chem. Eng. J.* 166: 490 – 495.
- Katsev, S.; Tsandev, I.; L'Heureux, I. y Rancourt, D.G. (2006) *Factors controlling long-term phosphorus efflux from lake sediments: Exploratory reactive-transport modelling*. *Chem. Geol.* 234: 127 – 147.
- Kellerman, A.M.; Dittmar, T.; Kothawala, D.N. y Tranvik, L.J. (2014) *Chemodiversity of dissolved organic matter in lakes driven by climate and hydrology*. *Nat. Commun.* 5: 3804.
- Kelso, B.H.L.; Smith, R.V.; Laughlin, R.J. y Lennox, S.D. (1997) *Dissimilatory nitrate reduction in anaerobic sediments leading to river nitrite accumulation*. *Appl. Environ. Microbiol.* 63: 4679 – 4685.
- Kemp, M.J. y Dodds, W.K. (2001) *Centimeter-scale patterns in dissolved oxygen and nitrification rates in a prairie stream*. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 20: 347 – 357.
- Keskitalo, J. y Eloranta, P. (1999) *Limnology of humic waters*. Backhuys, Leiden, pp. 279.
- Kiedrzyńska, E.; Kiedrzyński, M. y Zalewski, M. (2015) *Sustainable floodplain management for flood prevention and water quality improvement*. *Nat. Hazards* 76: 955 – 977.
- Kim, B. y Wetzel, R.G. (1993) *The effect of humic substances on the alkaline phosphatase and the growth of microalgae*. *Verh. int. Ver. Limnol.* 25: 129 – 132.
- Kirk, J.T.O. (1981) *Monte Carlo study of the nature of the underwater light field in, and the relationships between optical properties of, turbid yellow waters*. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 32: 517 – 532.
- Kirk, J.T.O. (1994) *Light and photosynthesis in aquatic ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 509.
- Kleeberg, A., Herzog, C. y Hupfer, M. (2013) *Redox sensitivity of iron in phosphorus binding does not impede lake restoration*. *Water Res.* 47: 1491 – 1502.
- Knowlton, M.P. y Jones, J.R. (1997) *Trophic status of Missouri River floodplain lakes in relation to basin type and connectivity*. *Wetlands* 17: 468 – 475.

- Koenings, J.P. y Edmundson, J.A. (1991) *Secchi disk and photometer estimates of light regimes in Alaskan lakes: effects of yellow color and turbidity*. *Limnol. Oceanogr.* 36: 91 – 105.
- Koroleff, F. (1970) *Direct determination of ammonia in natural waters as indophenol blue. Information on techniques and methods for seawater analysis*. Interlab. Rep. Cons. Int. Explor. Mer 3: 19 – 22.
- Kothawala, D.N.; Stedmon, C.A.; Müller, R.A.; Weyhenmeyer, G.A.; Köhler, S.J. y Tranvik, L.J. (2014) *Controls of dissolved organic matter quality: evidence from a large-scale boreal lake survey*. *Global Change Biol.* 20: 1101 – 1114.
- Lair, G.J.; Zehetner, F.; Khan, Z.H. y Gerzabek, M.H. (2009) *Phosphorus sorption-desorption in alluvial soils a young weathering sequence at the Danube River*. *Geoderma* 149: 39 – 44.
- Leadbeater, B.S.C. (1989) *Developmental studies on the loricate choanoflagellate *Stephanoeca diplocostata* Ellis VI. Effects of silica replenishment on silica impoverished cells*. *Protoplasma* 153: 71 – 84.
- Leadbeater, B.S.C. y Barker, D.A.N. (1995) *Biom mineralization and scale production in the Chrysophyta*. En: *Chrysophyte Algae* (Eds.: Sandgren, C.D.; Smol, J.P. y Kristiansen, J.) Cambridge University Press, Cambridge, p. 303 – 329.
- Lee, J.; Park, J.H.; Shin, Y.S.; Lee, B.C.; Chang, N.I.; Cho, J. y Kim, S.D. (2009) *Effect of dissolved organic matter on the growth of algae, *Pseudokirchneriella subcapitata*, in Korean lakes: The importance of complexation reactions*. *Ecotox. Environ. Safe.* 72: 335 – 343.
- Lewis, W.M.Jr.; Hamilton, S.K.; Lasi, M.A.; Rodríguez, M. y Saunders, J.M.I. (2000) *Ecological determinism on the Orinoco floodplain*. *BioScience* 50: 681 – 692.
- Li, Q.-M.; Zhang, W.; Wang, X.-X.; Zhou, Y.-Y.; Yang, H. y Ji, G.-L. (2007) *Phosphorus in Interstitial Water Induced by Redox Potential in Sediment of Dianchi Lake, China*. *Pedosphere* 17: 739 – 746.
- Lind, O.T. y Dávalos-Lind, L. (1991) *Association of turbidity and organic carbon with bacterial abundance and cell size in a large, turbid and tropical lake*. *Limnol. Oceanogr.* 36: 1200 – 1208.
- Lippemeier, S.; Hartig, P. y Colijn, F. (1999) *Direct impact of silicate on the photosynthetic performance of the diatom *Thalassiosira weissflogii* assessed by on- and off-line PAM fluorescence measurements*. *J. Plankt. Res.* 21: 269 – 283.
- Lis, H.; Shaked, Y.; Kranzler, C.; Keren, N. y Morel, F.M.M. (2014) *Iron bioavailability to phytoplankton: an empirical approach*. *ISME J.* 9: 1003 – 1013.
- Litchman, E. y Nguyen, B.L.V. (2008) *Alkaline phosphatase activity as a function of internal phosphorus concentration in freshwater phytoplankton*. *J. Phycol.* 44: 1379 – 1383.
- Liu, T.; Xia, X.; Liu, S.; Mou, X. y Qiu, Y. (2013) *Acceleration of Denitrification in Turbid Rivers Due to Denitrification Occurring on Suspended Sediment in Oxic Waters*. *Environ. Sci. Technol.* 47: 4053 – 4061.
- Lobban, C.S. y Harrison, P.J. (1994) *Seaweed ecology and physiology*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 376.
- Lorenzen, C.J. (1965) *A note on the chlorophyll and pheophytin content of the chlorophyll maximum*. *Limnol. Oceanogr.* 10: 482 – 483.
- Lorenzen, C.J. (1967) *Determination of chlorophyll and phaeopigments: spectrophotometric equations*. *Limnol. Oceanogr.* 12: 343 – 346.
- Lü, C.W.; He, J.; Liang, Y.; Mao, H.F.; Liu, H.L. y Wang, F.J. (2010) *Examination of silicate limitation of primary production by diatoms phytoplankton in the Daihai Lake*. *Huanjing Kexue* 31: 639 – 44.
- Luider, C.; Petticrew, E. y Curtis, P.J. (2003) *Scavenging of dissolved organic matter (DOM) by amorphous iron hydroxide particles  $Fe(OH)_{3(s)}$* . *Hydrobiologia* 494: 37 – 41.
- Lydersen, E. (1998) *Humus and acidification*. En: *Aquatic Humic Substances, Ecology and Biogeochemistry, Ecological Studies 133* (Eds.: Hessen, D.O. y Tranvik, L.) Springer-Verlag, Berlin, p. 63-92.

- Maine, M.A.; Hammerly, J.A.; Leguizamón, M.S. y Pizarro, M.J. (1992) *Influence of the pH and redox potential on phosphorus activity in the Middle Paraná system*. *Hydrobiologia* 228: 83 – 90.
- Maine, M.A.; Suñe, N.; Lager, S.C. y Pizarro, M.J. (1998) *Factores que afectan la liberación de fósforo de sedimentos de ríos*. *Información Tecnológica* 9: 17 – 22.
- Maine, M.A.; Suñe, N.L. y Bonetto, C. (2004) *Nutrient concentrations in the Middle Paraná River: effect of the floodplain lakes*. *Arch. Hydrobiol.* 160: 85 – 103.
- Malone, T.C.; Garside, C. y Neale, P.J. (1980) *Effects of silicate depletion on photosynthesis by diatoms in the plume of the Hudson River*. *Mar. Biol.* 58: 197 – 204.
- Mantel, N. (1967) *The detection of disease clustering and a generalized regression approach*. *Cancer Res.* 27: 209 – 220.
- Mantel, N. y Valand, R.S. (1970) *A technique of nonparametric multivariate analysis*. *Biometrics* 26: 547 – 558.
- Maranger, R. y Pullin, M.J. (2003) *Elemental complexation by Dissolved Organic Matter in lakes: implications for Fe speciation and bioavailability of Fe and P*. En: *Aquatic ecosystems: interactivity of dissolved organic matter* (Eds.: Findlay, S.E.G. y Sinsabaugh, R.L.). Academic Press, San Diego, p. 186 – 214.
- Mason, A.B.; Xu, Y.J. y Altabet, M.A. (2013) *Limited capacity of river corridor wetlands to remove nitrate: A case study on the Atchafalaya River Basin during the 2011 Mississippi River Flooding*. *Water Resour. Res.* 49: 283 – 290.
- Mayora, G.; Devercelli, M. y Frau, D. (2015) *Spatial variability of chromophoric dissolved organic matter in a large floodplain river: control factors and relations with phytoplankton during a low water period*. *Ecohydrology* DOI: 10.1002/eco.1651.
- Mayora, G.; Devercelli, M. y Giri, F. 2013. *Spatial variability of chlorophyll-a and abiotic variables in a river–floodplain system during different hydrological phases*. *Hydrobiologia* 717: 51 – 63.
- Mazzuoli, S.; Focardi, S.; Bracchini, L.; Falcucci, M.; Loiselle, S.A. y Rossi, C. (2005) *Spatial and temporal characterisations of the degradation of dissolved humic substances in freshwater lake*. *Ecol. Model.* 186: 55 – 61.
- McGil, W.B. y Cole, C.V. (1981) *Comparative aspects of cycling of organic C, N, S and P through soil organic matter*. *Geoderma* 26: 267 – 286.
- McKay, R.M.L.; Bullerjahn, G.S.; Porta, D.; Brown, E.T.; Sherrell, R.M.; Smutka, T.M.; Sterner, R.W.; Twiss, M.R. y Wilhelm, S.W. (2004) *Consideration of the bioavailability of iron in the North American Great Lakes: development of novel approaches toward understanding iron biogeochemistry*. *Aquat. Ecosyst. Health Manage.* 7: 475 – 490.
- Meyer, J.L.; Wallace, J.B. y Eggert, S.L. (1998) *Leaf litter as a source of dissolved organic carbon in streams*. *Ecosystems* 1: 240 – 249.
- Mihaljević, M. y Stević, F. (2011) *Cyanobacterial blooms in a temperate river–floodplain ecosystem: the importance of hydrological extremes*. *Aquat. Ecol.* 45: 335 – 349.
- Millar, J.J.; Payne, J.T.; Ochs, C.A. y Jackson, C.R. (2015) *Particle-associated and cell-free extracellular enzyme activity in relation to nutrient status of large tributaries of the Lower Mississippi River*. *Biogeochemistry* DOI: 10.1007/s10533-015-0096-1.
- Mladenov, N.; McKnight, D.M.; Wolski, P. y Ramberg, L. (2005) *Effects of annual flooding on dissolved organic carbon dynamics within a pristine wetland, the Okavango Delta, Botswana*. *Wetlands* 25: 622 – 638.
- Modenutti, B. (2014) *Mixotrophy in Argentina freshwaters*. En: *Freshwater phytoplankton of Argentina* (Eds.: Tell, G.; Izaguirre, I. y O'Farrell, I.) *Adv. Limnol.* 65: 359 – 374.
- Moon, J.B. y Carrick, H.J. (2007) *Seasonal variation of phytoplankton nutrient limitation in Lake Erie*. *Aquat. Microb. Ecol.* 48: 61 – 71.
- Morgan, B.; Rate, A.W. y Burton, E.D. (2012) *Water chemistry and nutrient release during the resuspension of FeS-rich sediments in a eutrophic estuarine system*. *Sci. Total Environ.* 432: 47 – 56.

- Mortazavi, S.B.; Ramavandi, B. y Moussavi, G. (2011) *Chemical reduction kinetics of nitrate in aqueous solution by Mg/Cu bimetallic particles*. Environ. Technol. 32: 251 – 260.
- Mortimer, C.H. (1941) *The exchange of dissolved substances between mud and water in lakes*. J. Ecol. 29: 280 – 329.
- Mortimer, C.H. (1942) *The exchange of dissolved substances between mud and water in lakes*. J. Ecol. 30: 147 – 201.
- Mostofa, K.M.G.; Yoshioka, T.; Mottaleb, M.A. y Vione, D. (2013) *Photobiogeochemistry of organic matter: principles and practices in water environments*. Springer, Berlin, pp. 917.
- Mozdzer, T.J.; Zieman, J.C. y McGlathery, K.J. (2010) *Nitrogen Uptake by Native and Invasive Temperate Coastal Macrophytes: Importance of Dissolved Organic Nitrogen*. Estuar. Coast. 33: 784 – 797.
- Mugni, H.; Maine, A. y Bonetto, C. (2005) *Phosphate and nitrogen transformations in a large floodplain river*. 4th International Symposium of Phosphates in Sediments: 139 – 149.
- Mulderij, G.; Smolders, A.J.P. y Van Donk, E. (2006) *Allelopathic effect of the aquatic macrophyte, *Stratiotes aloides*, on natural phytoplankton*. Freshwat. Biol. 51: 554 – 561.
- Mulholland, P.J. y Webster, J.R. (2010) *Nutrient dynamics in streams and the role of J-NABS*. J. N. Am. Benthol. Soc. 29: 100 – 117.
- Münster, J.; Nurminen, P.; Einiö, P. y Overbeck, J. (1992) *Extracellular enzymes in a small polyhumic lake: origin, distribution and activities*. Hydrobiologia 243/244: 47 – 59.
- Murphy, J. y Riley, I.P. (1962) *A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters*. Anal. Chim. Acta. 27: 31 – 6.
- Neiff, J.J. (1990) *Ideas para la interpretación ecológica del Paraná*. Interciencia 15: 424 – 441.
- Neiff, J.J. (1996) *Large rivers of South America: toward the new approach*. Verh. Internat. Verein Limnol. 26: 167 – 180.
- Neiff, J.J. (1997) *El régimen de pulsos en ríos y grandes humedales de Sudamérica*. En: *Tópicos sobre grandes humedales sudamericanos* (Eds.: Malvárez, A.I. y Kandus, P.) ORCYT-MAB (UNESCO), Montevideo, p. 99 – 149.
- Neiff, J.J.; Iriondo, M.H. y Carignan, R. (1994) *Large Tropical South American Wetlands: An Overview*. Proceedings of the International Workshop on The Ecology and Management of Aquatic-Terrestrial: Ecotones: MABUNESCO- IHP Center for Streamside Studies. Seattle 56 – 165.
- Neiff, J.J.; Mendiondo, E.M. y Depettris, C.A. (2000) *ENSO floods on river ecosystems: from catastrophes to myths*. En: *River Flood Defence, Kassel Reports of Hydraulic Engineering, No. 9* (Eds.: Toenmsmann, F. y Koch, M.) Kassel, Herkules Verlag, Vol. I, Section F: Flood Risk, Floodplain and Floodplain Management, p. 141-152.
- Newman, S. y Reddy, K.R. (1993) *Alkaline phosphatase activity in the sediment-water column of a hypereutrophic lake*. J. Environ. Qual. 22: 832 – 838.
- Nicholson, D.; Dyhrman, S.; Chavez, F. y Paytan, A. (2006) *Alkaline phosphatase activity in the phytoplankton communities of Monterey Bay and San Francisco Bay*. Limnol. Oceanogr. 51: 874 – 883.
- Nriagu, J.O. (1978) *Dissolved silica in pore waters of Lakes Ontario, Erie, and Superior sediments*. Limnol. Oceanogr. 23: 53 – 67.
- Nürnberg, G.K. y Shaw, M. (1999) *Productivity of clear and humic lakes: nutrients, phytoplankton, bacteria*. Hydrobiologia 382: 97 – 112.
- O'Farrell, I.; Izaguirre, I. y Vinocur, A. (1996) *Phytoplankton ecology of the Lower Paraná River (Argentina)*. Arch. Hydrobiol. 115: 75 – 89.
- Osburn, C.L.; Retamal, L. y Vincent, W.F. (2009) *Photoreactivity of chromophoric dissolved organic matter transported by the Mackenzie River to the Beaufort Sea*. Mar. Chem. 115: 10 – 20.

- Ostrovsky, I. y Yacobi, Z.Y. (2010) *Sedimentation flux in a large subtropical lake: Spatiotemporal variations and relation to primary productivity*. *Limnol. Oceanogr.* 55: 1918 – 1931.
- Paira, A.R. y Drago, E.C. (2007) *Origin, evolution, and types of floodplain water bodies*. En: *The Middle Paraná River. Limnology of a subtropical wetland* (Eds.: Iriondo, M.; Paggi, J.C. y Parma J.) Springer-Verlag, Berlin, p. 53 – 81.
- Pålsson, C. y Granéli, W. (2003) *Diurnal and seasonal variations in grazing by bacterivorous mixotrophs in an oligotrophic clear-water lake*. *Arch. Hydrobiol.* 157: 289 – 307.
- Pålsson, C. y Granéli, W. (2004) *Nutrient limitation of autotrophic and mixotrophic phytoplankton in a temperate and tropical humic lake gradient*. *J. Plankton Res.* 26: 1005 – 1014.
- Paludan, C. y Jensen, H.S. (1995) *Sequential extraction of phosphorus in freshwater wetland and lake sediment: significance of humic acids*. *Wetlands* 15: 365 – 373.
- Pedrozo, F. y Bonetto, C. (1987) *Nitrogen and phosphorus transport in the Bermejo River (South America)*. *Rev. Hydrobiol. Trop.* 20: 91 – 99.
- Pedrozo, F.; Díaz, M. y Bonetto, C. (1992) *Nitrogen and phosphorus in the Paraná River floodplain waterbodies*. *Arch. Hydrobiol.* 90: 171–185.
- Peduzzi, P.; Aspetsberger, F.; Hein, T.; Huber, F.; Kargl-Wagner, S.; Luef, B. y Tachkova, Y. (2008) *Dissolved organic matter (DOM) and bacterial growth in floodplains of the Danube River under varying hydrological connectivity*. *Fundam. Appl. Limnol., Arch. Für Hydrobiol.* 171: 49 – 61.
- Pemberton, K.L.; Smith, R.E.H.; Silsbe, G.M.; Howell, T. y Watson, S.B. (2007) *Controls on phytoplankton physiology in Lake Ontario during the late summer: evidence from new fluorescence methods*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 64: 58 – 73.
- Peretyatko, A.; Teissier, S.; Symoens J.J. y Triest, L. (2007) *Phytoplankton biomass and environmental factors over a gradient of clear to turbid peri-urban ponds*. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 17: 584 – 601.
- Peuravuori, J. y Pihlaja, K. (1997) *Molecular size distribution and spectroscopic properties of aquatic humic substances*. *Anal. Chim. Acta* 337: 133 – 149.
- Pinay, G.; Ruffinoni, C.; Wondzell, S. y Gazelle, F. (1998) *Change in Groundwater Nitrate Concentration in a Large River Floodplain: Denitrification, Uptake, or Mixing?* *J. N. Am. Benthol. Soc.* 17: 179 – 189.
- Pinay, G.; Black, V.J.; Planty-Tabacchi, A.M.; Gumiero, B. y Décamps, H. (2000) *Geomorphic control of denitrification in large river floodplain soils*. *Biogeochemistry* 50: 163 – 182.
- Porter, E.T.; Mason, R.P. y Sanford, L.P. (2010) *Effect of tidal resuspension on benthic–pelagic coupling in an experimental ecosystem study*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 413: 33 – 53.
- Prairie, Y.T.; De Montigny, C. y Del Giorgio, P.A. (2001) *Anaerobic phosphorus release from sediments: a paradigm revised*. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 27: 4013 – 4020.
- Preisig, H.R. (1994) *Siliceous structures and silicification in flagellated protists*. *Protoplasma* 181: 29 – 42.
- Prüsse, U.; Hähnlein, M.; Daum, J. y Vorlop, K.-D. (2000) *Improving the catalytic nitrate reduction*. *Catal. Today* 55: 79 – 90.
- Ranhofer, M.L.; Lawrenz, E.; Pinckney, J.L.; Benitez-Nelson, C.R. y Richardson, T.L. (2009) *Cell-Specific Alkaline Phosphatase Expression by Phytoplankton from Winyah Bay, South Carolina, USA*. *Estuar. Coast.* 32: 943 – 957.
- Raven, J.A. (1997) *Phagotrophy in phototrophs*. *Limnol. Oceanogr.* 42: 198 – 205.
- Ravichandran, M.; Aiken, G.R.; Reddy, M.M. y Ryan J.N. (1998) *Enhanced dissolution of cinnabar (mercuric sulfide) by dissolved organic matter isolated from the Florida Everglades*. *Environ. Sci. Technol.* 32: 3305 – 3311.
- Reche, I.; Pace, M.L. y Cole, J.J. (1999) *Relationship of trophic and chemical conditions to photobleaching of dissolved organic matter in lake ecosystems*. *Biogeochemistry* 44: 259 – 280.

- Reddy, K.R.; Fisher, M. y Ivanoff, D. (1996) *Resuspension and diffusive flux of nitrogen and phosphorus in a hypereutrophic lake*. J. Environ. Qual. 25: 363 – 371.
- Reisinger, A.J.; Tank, J.L.; Rosi-Marshall, E.J.; Hall, R.O.Jr. y Baker M.A. (2015) *The varying role of water column nutrient uptake along river continua in contrasting landscapes*. Biogeochemistry 125: 115 – 131.
- Rejmánková, E.; Sirová, D. y Carlson, E. (2011) *Patterns of activities of root phosphomonoesterase and phosphodiesterase in wetland plants as a function of macrophyte species and ambient phosphorus regime*. New Phytologist: 190: 968 – 976.
- Rengefors, K.; Pettersson, K.; Blenckner, T. y Anderson, D.M. (2001) *Species specific alkaline phosphatase activity in freshwater spring phytoplankton: application of a novel method*. J. Plankton Res. 23: 435 – 443.
- Reynolds, C.S. (1984) *The ecology of freshwater phytoplankton*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 384.
- Reynolds, C.S. (1986) *Experimental manipulations of phytoplankton periodicity in large, limnetic enclosures in Blelham Tarm, English Lake District*. Hydrobiologia 138: 43 – 64.
- Reynolds, C.S. (1994) *The long, the short and the stalled: on the attributes of phytoplankton selected by physical mixing in lakes and rivers*. Hydrobiologia 289: 9 – 21.
- Reynolds, C.S. (2000) *Hydroecology of river plankton: the role of variability in channel flow*. Hydrol. Process. 14: 3119 – 3132.
- Reynolds, C.S. (2006) *Ecology of phytoplankton*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 535.
- Reynolds, C.S. y Descy, J.-P. (1996) *The production, biomass and structure of phytoplankton in large rivers*. Archiv. für Hydrobiol. 113: 161 – 187.
- Rice, D.L. (1982) *The Detritus Nitrogen Problem: New Observations and Perspectives from Organic Geochemistry*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 9: 153 – 162.
- Roach, W.J. y Grimm, N.B. (2011) *Denitrification mitigates N flux through the stream-floodplain complex of a desert city*. Ecol. Appl. 21: 2618 – 36.
- Roberto, M.C.; Santana, N.F. y Thomaz, S.M. (2009) *Limnology in the Upper Parana River floodplain: large-scale spatial and temporal patterns, and the influence of reservoirs*. Braz. J. Biol. 69: 717 – 725.
- Rocha, R.R.A.; Thomaz, S.M.; Carvalho, P. y Gomes, L.C. (2009) *Modeling chlorophyll-a and dissolved oxygen concentration in tropical floodplain lakes (Paraná River, Brazil)*. Braz. J. Biol. 69: 491 – 500.
- Roden, E.E. y Edmonds, J.W. (1997) *Phosphate mobilization in iron rich anaerobic sediments: microbial Fe(III) oxide reduction versus iron-sulfide formation*. Arch. Hydrobiol. 139: 347 – 378.
- Rodríguez, P. y Pizarro, H. (2007) *Phytoplankton productivity in a highly colored shallow lake of a South American floodplain*. Wetlands 27: 1153 – 1160.
- Rodríguez, P.; Tell, G. y Pizarro, H. (2011) *Epiphytic Algal Biodiversity in Humic Shallow Lakes from the Lower Paraná River Basin (Argentina)*. Wetlands 31: 53 – 63.
- Rose, C. y Axler, R.P. (1998) *Uses of alkaline phosphatase activity in evaluating phytoplankton community phosphorus deficiency*. Hydrobiologia 361: 145 – 156.
- Roubéix, V. y Lancelot, C. (2008) *Effect of salinity on growth, cell size and silicification of an euryhaline freshwater diatom: Cyclotella meneghiniana Kütz.* Transit. Waters Bull. 1: 31 – 38.
- Round, F.E.; Crawford, R.M. y Mann, D.G. (1990) *The Diatoms: Biology and Morphology of the Genera*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 757.
- Rysgaard, S. y Glud, R.N. (2004) *Anaerobic N<sub>2</sub> production in Arctic sea ice*. Limnol. Oceanogr. 49: 86 – 94.
- Rysgaard, S.; Glud, R.N.; Risgaard-Petersen, N. y Dalsgaard, T. (2004) *Denitrification and anammox activity in Arctic marine sediments*. Limnol. Oceanogr. 49: 1493 – 1502.
- Sanders, R.W.; Porter, K.G.; Bennett, S.J. y DeBiase, A.E. (1989) *Seasonal patterns of bacterivory by flagellates, ciliates, rotifers, and cladocerans in a freshwater planktonic community*. Limnol. Oceanogr. 34: 673 – 687.

- Sandgren, C.D. (1981) *Characteristics of sexual and asexual resting cyst (statospore) formation in Dinobryon Cylindricum imhof (Chrysochyta)*. J. Phycol. 17: 199 – 210.
- Saunders, D.L. y Kalff, J. (2001) *Nitrogen retention in wetlands, lakes and rivers*. Hydrobiologia 443: 205 – 212.
- Sayler, G.S.; Puziss, M. y Silver, M. (1979) *Alkaline phosphatase assay for freshwater sediments: application to perturbed sediment systems*. Appl. Environ. Microbiol. 38: 922 – 927.
- Schallenberg, M. y Burns, C.W. (2004) *Effects of sediment resuspension on phytoplankton production: teasing apart the influences of light, nutrients and algal entrainment*. Freshwat. Biol. 49: 143 – 159.
- Scheffer, M. (1998) *Ecology of Shallow Lakes*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 358.
- Schelske, C.L.; Stoermer, E.F. y Kenney, W.F. (2006) *Historic low-level phosphorus enrichment in the Great Lakes inferred from biogenic silica accumulation in sediments*. Limnol. Oceanogr. 51: 728 – 748.
- Schoelynck, J.; Vandevenne, F.; Bal, K.; Barão, L.; Smis, A.; Opdekamp, W.; Meire, P.; Struyf, E.; Müller, F. y Bal, K. (2014) *Silicon-vegetation interaction in multiple ecosystems: a review*. J. Veg. Sci. 25: 301 – 313.
- Schönbrunner, I.M.; Preiner, S. y Hein, T. (2012) *Impact of drying and re-flooding sediment on phosphorus dynamics of river-floodplain systems*. Sci. Total Environ. 432: 329 – 337.
- Schubert, C.J.; Durisch-Kaiser, E.; Wehrli, B.; Thamdrup, B.; Lam, P. y Kuypers, M.M. (2006) *Anaerobic ammonium oxidation in a tropical freshwater system (Lake Tanganyika)*. Environ Microbiol. 8: 1857 – 1863.
- See, J.H.; Bronk, D.A. y Lewitus, A.J. (2006) *Uptake of Spartina-derived humic nitrogen by estuarine phytoplankton in nonaxenic and axenic cultura*. Limnol. Oceanogr. 51: 2290 – 2299.
- Seitzinger, S.P. (1994) *Linkages between organic matter mineralization and denitrification in eight riparian wetlands*. Biogeochemistry 25: 19 – 39.
- Sereda, J.M.; Vandergucht, D.M. y Hudson, J.J. (2011) *Disruption of planktonic phosphorus cycling by ultraviolet radiation*. Hydrobiologia 665: 205 – 217.
- Sgouridis, F.; Heppell, C.M.; Wharton, G.; Lansdown, K. y Trimmer, M. (2011) *Denitrification and dissimilatory nitrate reduction to ammonium (DNRA) in a temperate re-connected floodplain*. Water Res. 45: 4909 – 4922.
- Shaked, Y.; Kustka, A.B. y Morel F.M.M. (2005) *A general kinetic model for iron acquisition by eukaryotic phytoplankton*. Limnol. Oceanogr., 50: 872 – 882.
- Shaw, P. (1994) *The effect of pH, dissolved humic substances, and ionic composition on the transfer of iron and phosphate to particulate size fractions in epilimnetic lake water*. Limnol. Oceanogr. 39: 1734 – 1743.
- Shaw, P.J.; Jones, R.I. y De Haan, H. (2000) *The influence of humic substances on the molecular weight distributions of phosphate and iron in epilimnetic lake waters*. Freshwat. Biol. 45: 383 – 393.
- Sheath, R.G.; Hellebust, J.A. y Sawa, T. (1975) *The statospore of Dinobryon divergens Imhof: formation and germination in a subarctic lake*. J. Phycol. 11: 131 – 138.
- Shen, Z.; Niu, J.; Wang, X.; Wang, H. y Zhao, X. (2013) *Distribution and Transformation of Nutrients in Large-scale Lakes and Reservoirs*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 183.
- Shi, X.; Qian, S.; Kong, F.; Zhang, M. y Yu, Y. (2011) *Differences in growth and alkaline phosphatase activity between Microcystis aeruginosa and Chlorella pyrenoidosa in response to media with different organic phosphorus*. J. Limnol. 70: 21 – 25.
- Shilla, D.; Asaeda, T.; Fujino, T. y Sanderson, B. (2006) *Decomposition of dominant submerged macrophytes: implications for nutrient release in Myall Lake, NSW, Australia*. Wetl. Ecol. Manag. 14: 427 – 433.

- Shindo, H.; Oshita, T.; Matsudomi, N.; Usui, K. y Goh, T.B. (1996) *Catalytic role of Mn(IV) oxide in the formation of humic-enzyme complexes in the soil ecosystem*. Soil Sci. Plant Nutr. 42: 141 – 146.
- Sieczko, A. y Peduzzi, P. (2014) *Origin, enzymatic response and fate of dissolved organic matter during flood and non-flood conditions in a river-floodplain system of the Danube (Austria)*. Aquat. Sci. 76: 115 – 129.
- Silva, L.H.S.; Huszar, V.L.M.; Marinho, M.M.; Rangel, L.M.; Brasil, J.; Domingues, C.D.; Branco, C.C. y Roland, F. (2014) *Drivers of phytoplankton, bacterioplankton, and zooplankton carbon biomass in tropical hydroelectric reservoirs*. Limnologica 48: 1 – 10.
- Sinke, A.J.C.; Cornelese, A.A.; Keizer, P.; Van Tongeren, O.F.R. y Cappenberg, T.E. (1990) *Mineralization, pore water chemistry and phosphorus release from peaty sediments in the eutrophic Loosdrecht lakes, The Netherland*. Freshwat. Biol. 23: 587 – 599.
- Sinsabaugh, R.L. y Foreman, C.M. (2001) *Activity profiles of bacterioplankton in a eutrophic river*. Freshwat. Biol. 46: 1239 – 1249.
- Sommer, U. (1984) *Sedimentation of principal phytoplankton species in Lake Constance*. J. Plankton Res. 6: 1 – 14.
- Sommer, U. y Stabel, H.-H. (1983) *Silicon consumption and population density changes of dominant planktonic diatoms in Lake Constance*. J. Ecol. 71: 119 – 130.
- Song, C.; Cao, X.; Li, J.; Li, Q.; Chen, G. y Zhou, Y. (2006) *Contributions of phosphatase and microbial activity to internal phosphorus loading and their relation to lake eutrophication*. Sci. China Ser. D: Earth Sci. 49: 102 – 113.
- Song, K.-Y.; Zoh, K.-D. y Kang, H. (2007) *Release of phosphate in a wetland by changes in hydrological regime*. Sci. Total Environ. 380: 13 – 18.
- Souza, V.F.; Santoro, A.L.; van Weerelt, M. y Enrich-Prast, A. (2012) *Sediment denitrification, DNRA and ANAMMOX rates in tropical floodplain lake (Pantanal, Brazil)*. Oecol. Aust. 16: 734 – 744.
- Stanley, D.W. y Hobbie, J.E. (1981) *Nitrogen recycling in a North Carolina coastal river*. Limnol. Oceanogr. 26: 30 – 42.
- Steinberg, C.E.W. (2003) *Ecology of humic substances in freshwaters: from whole-lake geochemistry to ecological niche determination*. Springer, New York, pp. 442.
- Steinberg, C.E.W.; Meinelt, T.; Timofeyev, M.A.; Bittner, M. y Menzel, R. (2008) *Humic Substances (review series). Part 2: Interactions with Organisms*. Env. Sci. Pollut. Res. 15: 128 – 135.
- Steinberg, C.E.W.; Paul, A.; Pflugmacher, S.; Meinelt, T.; Klöcking, R. y Wiegand, C. (2003) *Pure humic substances have the potential to act as xenobiotic chemicals-a review*. Fresenius Environ. Bull. 12: 391 – 401.
- Stepanauskas, R.; Leonardson, L. y Tranvik, L.J. (1999) *Bioavailability of wetland-derived DON to freshwater and marine bacterioplankton*. Limnol. Oceanogr. 44: 1477–1485.
- Stewart, A.J. y Wetzel, R.G. (1981) *Asymmetrical relationships between absorbance, fluorescence, and dissolved organic carbon*. Limnol. Oceanogr. 26: 590 – 597.
- Stewart, A.J.; Robert, G. y Wetzel, W.K. (1982) *Influence of dissolved humic materials on carbon assimilation and alkaline phosphatase activity in natural algal-bacterial assemblages*. Freshwat. Biol. 12: 369 – 380.
- Strauss, E.A.; Mitchell, N.L. y Lamberti, G.A. (2002) *Factors regulating nitrification in aquatic sediments: effects of organic carbon, nitrogen availability, and pH*. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 59: 554 – 563.
- Štrojsová, A.; Nedoma, J.; Štrojsová, M.; Cao, X. y Vrba, J. (2008) *The role of cell-surface-bound phosphatases in species competition within natural phytoplankton assemblage: an in situ experiment*. J. Limnol. 67: 128 – 138.
- Štrojsová, A.; Vrba, J.; Nedoma, J.; Komárková, J. y Znachor, P. (2003) *Seasonal study on expression of extracellular phosphatases in the phytoplankton of an eutrophic reservoir*. Eur. J. Phycol. 38: 295 – 306.



- Sundh, I. y Bell, R.T. (1992) *Extracellular dissolved organic carbon released from phytoplankton as a source of carbon for heterotrophic bacteria in lakes of different humic content*. *Hydrobiologia* 229: 93 – 106.
- Talling, J.F. (2010) pH, the CO<sub>2</sub> system and freshwater science. *Freshw. Rev.* 3: 133 – 146.
- Tank, S.E.; Manizza, M.; Holmes, R.M.; McClelland, J.W. y Peterson, B.J. (2012) *The Processing and Impact of Dissolved Riverine Nitrogen in the Arctic Ocean*. *Estuar. Coast.* 35: 401 – 415.
- Tank, S.E.; Xenopoulos, M.A. y Hendzel, L.L. (2005) *Effect of ultraviolet radiation on alkaline phosphatase activity and planktonic phosphorus acquisition in Canadian boreal shield lakes*. *Limnol. Oceanogr.* 50: 1345 – 1351.
- Teixeira, M.C.; Azevedo, J.C.R. y Pagioro, T.A. (2011b) *Spatial and seasonal distribution of chromophoric dissolved organic matter in the Upper Paraná River floodplain environments (Brazil)*. *Acta Limnol. Bras.* 23: 333 – 343.
- Teixeira, M.C.; Santana, N.F.; Azevedo, J.C.R. y Pagioro, T.A. (2011a) *Bacterioplankton features and its relations with DOC characteristics and other limnological variables in Paraná River floodplain environments (PR/MS-Brazil)*. *Braz. J. Microbiol.* 42: 897 – 908.
- ter Braak, C.J.F. y Šmilauer, P. (2012) *Canoco Reference Manual and User's Guide: Software for Ordination, Version 5.0*. Microcomputer Power, Ithaca, pp. 496.
- Tessenow, U. (1972) *Solution, diffusion and sorption in the upper layer of lake sediments I. A longterm experiment under aerobic and anaerobic conditions in a steady-state system*. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 38: 353 – 398.
- Thomaz, S.M.; Bini, L.M. y Bozelli, R.L. (2007) *Floods increase similarity among aquatic habitats in river–floodplain systems*. *Hydrobiologia* 579: 1 – 13.
- Thurman, E.M. (1985) *Organic geochemistry of natural waters*. Nijhoff/Junk, Boston, pp. 687.
- Tiedje, J.M.; Sexstone, A.J.; Myrold, D.D. y Robinson, J.A. (1982) *Denitrification: ecological niches, competition and survival*. *Antonie van Leeuwenhoek* 48: 569 – 583.
- Tietjen, T. y Wetzel, R.G. (2003) *Extracellular enzyme-clay mineral complexes: Enzyme adsorption, alteration of enzyme activity, and protection from photodegradation*. *Aquat. Ecol.* 37: 331 – 339.
- Tietjen, T.; Vähätalo, A.V. y Wetzel, R.G. (2005) *Effects of clay mineral turbidity on dissolved organic carbon and bacterial production*. *Aquat. Sci.* 67: 51 – 60.
- Tipping, E. (2004) *Cation binding by humic substances*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 446.
- Tockner, K.; Malard, F. y Ward, J.V. (2000) *An extension of the flood pulse concept*. *Hydrol. Process.* 14: 2861 – 2883.
- Tockner, K.; Pennetzdorfer, D.; Reiner, N.; Schiemer, F. y Ward, J.V. (1999) *Hydrological connectivity, and the exchange of organic matter and nutrients in a dynamic river–floodplain system (Danube, Austria)*. *Freshwat. Biol.* 41: 521 – 535.
- Tockner, K.; Pusch, M.; Borchardt, D. y Lorang, M.S. (2010) *Multiple stressors in coupled river–floodplain ecosystems*. *Freshwat. Biol.* 55: 135 – 151.
- Toniolo, H.A. (1999) *Las divagaciones del thalweg del río Parana*. Tesis de Magister en Ingeniería de los Recursos Hídricos. Facultad de Ingeniería y Ciencias Hídricas. Universidad Nacional del Litoral. Santa Fe. Argentina
- Triemer, R.E. y Zakryś, B. (2015) *Photosynthetic euglenoids*. En: *Freshwater Algae of North America: Ecology and Classification* (Eds.: Wehr, J.D.; Sheath, R.G. y Kociolek, P.J.) Academic Press, San Diego, p. 459 – 483.
- Turner, R.E.; Rabalais, N.N.; Justic', D. y Dortch, Q. (2003) *Global patterns of dissolved N, P and Si in large rivers*. *Biogeochemistry* 64: 297 – 317.
- Tyler, A.C.; McGlatherya, K.J. y Andersonb I.C. (2001) *Macroalgae mediation of dissolved organic nitrogen fluxes in a temperate coastal lagoon*. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 53: 155 – 168.

- Unrein, F. (2002) *Changes in phytoplankton community along a transversal section of the Lower Parana floodplain, Argentina*. Hydrobiologia 468: 123 – 134.
- Unrein, F.; O'Farrell, I.; Izaguirre, I.; Sinistro, R.; dos Santos Afonso, M.; Tell, G. (2010) *Phytoplankton response to pH rise in a N-limited floodplain lake: relevance of N<sub>2</sub>-fixing heterocystous cyanobacteria*. Aquat. Sci. 72: 179 – 190.
- Urbaniak, M.; Kiedrzyńska, E. y Zalewski, M. (2012) *The role of a lowland reservoir in the transport of micropollutants, nutrients and the suspended particulate matter along the river continuum*. Hydrol. Res. 43: 400 – 411.
- Vadstein, O.; Olsen, L.M.; Busch, A.; Andersen, T. y Reinertsen, H.R. (2003) *Is phosphorus limitation of planktonic heterotrophic bacteria and accumulation of degradable DOC a normal phenomenon in phosphorus-limited systems? A microcosm study*. FEMS Microbiol. Ecol. 46: 307 – 316.
- Van der Lee, G.E.M.; Olde Venterink, H. y Asselman, N.E.M. (2004) *Nutrient retention in floodplains of the Rhine distributaries in the Netherlands*. River Res. Appl. 20: 315 – 325.
- Van Engeland, T.; Bouma, T.J.; Morris, E.O.; Brun, F.G.; Peralta, G.; Lara, M.; Hendriks, I.E.; Soetaert, K. y Middelburg, J.J. (2011) *Potential uptake of dissolved organic matter by seagrasses and macroalgae*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 427: 71 – 81.
- Van Kessel, J.F. (1977) *Factors affecting the denitrification rate in two water-sediment systems*. Water Res. 11: 259 – 267.
- Vásquez, E. (1992) *Temperature and dissolved oxygen in lakes of the Lower Orinoco River floodplain (Venezuela)*. Rev. Hydrobiol. Trop. 25: 23 – 33.
- Villar, C.; de Cabo, L.; Vaithyanathan, P. y Bonetto, C. (1998) *River-floodplain interactions: nutrient concentration in the Lower Paraná River*. Arch. Hydrobiol. 142: 433 – 450.
- Villar, C.; de Cabo, L.; Vaithyanathan, P. y Bonetto, C. (1999) *Pore water N and P concentration in a floodplain marsh of the Lower Paraná River*. Hydrobiologia 392: 65 – 71.
- Vrede, T. y Tranvik, L.J. (2006) *Iron Constraints on Planktonic Primary Production in Oligotrophic Lakes*. Ecosystems 9: 1094 – 1105.
- Wang, J.; Zhu, J.Y.; Gao, Y.N.; Liu, B.Y.; Liu, S.P.; He, F. y Wu, Z.B. (2013) *Toxicity of allelochemicals released by submerged macrophytes on phytoplankton*. Allelopathy J. 31: 199 – 210.
- Wang, P.; Ren, L.; Wang, C.; Qian, J. y Hou, J. (2015) *Presence and patterns of alkaline phosphatase activity and phosphorus cycling in natural riparian zones under changing nutrient conditions*. J. Limnol. 74: 155 – 168.
- Wang, S.; Jiao, L.X.; Yang, S.; Jin, X. y Yi, W. (2012) *Effects of organic matter and submerged macrophytes on variations of alkaline phosphatase activity and phosphorus fractions in lake sediment*. J. Environ. Manage. 113: 355 – 360.
- Ward, J.V. y Stanford, J.A. (1995) *Ecological connectivity in alluvial river ecosystems and its disruption by flow regulation*. Reg. Riv. Res. Manag. 11: 105 – 119.
- Ward, J.V.; Tockner, K.; Arscott, D.B y Claret, C. (2002) *Riverine landscape diversity*. Freshwat. Biol. 47: 517 – 539.
- Webster, K.E.; Soranno, P.A.; Cheruvellil, K.S.; Bremigan, M.T.; Downing, J.A.; Vaux, P.D.; Asplund, T.R.; Bacon, L.C. y Connor, J. (2008) *An empirical evaluation of the nutrient-color paradigm for lakes*. Limnol. Oceanogr. 53: 1137 – 1148.
- Welti, N.; Bondar-Kunze, E.; Mair, M.; Bonin, P.; Wanek, W.; Pinay, G. y Hein, T. (2012) *Mimicking floodplain reconnection and disconnection using <sup>15</sup>N mesocosm incubations*. Biogeosciences 9: 4263 – 4278.
- Werner, D. (1977) *Silicate metabolism*. En: *The biology of diatoms* (Ed.: Werner, D.). University of California Press, Berkeley and New York, p. 110 – 149.
- Wetzel, R.G. (1991) *Extracellular enzymatic interactions: storage, redistribution, and interspecific communication*. En: *Microbial Enzymes in Aquatic Environments* (Ed.: Chrost, R.J.) Springer-Verlag, New York, p. 6 – 28.

- Wetzel, R.G. (1993) *Humic compounds from wetlands: Complexation, inactivation, and reactivation of surface-bound and extracellular enzymes*. *Int. Ver. Theor. Angew. Limnol. Verh.* 25: 122 – 128.
- Wetzel, R.G. (2001) *Limnology: Lake and River Ecosystems*. Academic Press, San Diego, pp. 1006.
- Wetzel, R.G. y Likens, G.E. (1991) *Light and temperature*. En: *Limnological Analyses*. Springer-Verlag, New York, p. 15 – 30.
- Wilken, S.; Huisman, J.; Naus-Wiezer, S. y Van Donk, E. (2013) *Mixotrophic organisms become more heterotrophic with rising temperature*. *Ecol. Lett.* 16: 225 –233.
- Williamson, C.E.; Stemberger, R.S.; Morris, D.P.; Frost, T.M. y Paulsen, S.G. (1996) *Ultraviolet radiation in North American lakes: attenuation estimates from DOC measurements and implications for plankton communities*. *Limnol. Oceanogr.* 41: 1024 – 1034.
- Wilson, S.E.; Cumming, B.F.; Smol, J.P. (1994) *Diatom-salinity relationships in 111 lakes from the Interior Plateau of British Columbia, Canada: the development of diatom-based models for paleosalinity reconstructions*. *J. Paleolimnol.* 12: 197 – 221.
- Wu, Y.; Wen, Y.; Zhou, J. y Wu, Y. (2014) *Phosphorus release from lake sediments: Effects of pH, temperature and dissolved oxygen*. *KSCE J. Civ. Eng.* 18: 323 – 329.
- Xia, X.; Liu, T.; Yang, Z.; Zhang, X. y Yu, Z. (2013) *Dissolved organic nitrogen transformation in river water: Effects of suspended sediment and organic nitrogen concentration*. *J. Hydrol.* 484: 96 – 104.
- Xia, X.H.; Yang, Z.F.; Huang, G.H.; Zhang, X.Q.; Yu, H. y Rong, X. (2004) *Nitrification in natural waters with high suspended-solid content – A study for the Yellow River*. *Chemosphere* 57: 1017 – 1029.
- Xia, Z.Y.; Zhou, Y.Y.; Chen, F.; Song, C.L. y Li, J.Q. (2012) *Stratification of alkaline phosphatase in sediments of two urban lakes and its effect on phosphorus cycle*. *Acta Ecol. Sin.* 32: 138 – 143.
- Yacobi, Y.Z. y Ostrovsky, I. (2012) *Sedimentation of phytoplankton: role of ambient conditions and life strategies of algae*. *Hydrobiologia* 698: 111 – 120.
- Yu, Z.W.; Sun, W.H.; Guo, K.Q. y Yu, S.W. (1992) *Allelopathic effects of several aquatic plants on algae*. *Acta Hydrobiol. Sin.* 16: 1 – 7.
- Zalocar de Domitrovic, Y.; Devercelli, M. y García de Emiliani, M.O. (2007) *Phytoplankton*. En: *The Middle Paraná River. Limnology of a subtropical wetland* (Eds.: Iriondo, M.; Paggi, J.C. y Parma, J.) Springer-Verlag, Berlin, p. 175 – 203.
- Zhang, X.A.; Xie, P.; Chen, F.; Li, S. y Qin, J. (2007) *Driving forces shaping phytoplankton assemblages in two subtropical plateau lakes with contrasting trophic status*. *Freshwat. Biol.* 52: 1463 – 1475.
- Zhang, Y.; Liu, X.; Wang, M. y Qin, B. (2013) *Compositional differences of chromophoric dissolved organic matter derived from phytoplankton and macrophytes*. *Org. Geochem.* 55: 26 – 37.
- Zhu, G.; Wang, S.; Wang, W.; Wang, Y.; Zhou, L.; Jiang, B.; Op den Camp, H.J.M.; Risgaard-Petersen, N.; Schwark, L.; Peng, Y.; Hefting, M.M.; Jetten, M.S.M. y Yin, C. (2013) *Hotspots of anaerobic ammonium oxidation at land-freshwater interfaces*. *Nat. Geosci.* 6: 103 – 107.
- Zinabu, G.M.; Chapman, L.J. y Chapman, C.A. (2002) *Conductivity as a predictor of a total cations and salinity in Ethiopian lakes and rivers: revisiting earlier models*. *Limnologica* 32: 21 – 26.
- Zuijidgeest, A.L.; Zurbrugg, R.; Blank, N.; Fulcri, R.; Senn, D.B. y Wehrli, B. (2015) *Seasonal dynamics of carbon and nutrients from two contrasting tropical floodplain systems in the Zambezi River Basin*. *Biogeosci. Discuss.* 12: 10545 – 10578.