

Corta meromixis en un lago somero de la región semiárida pampeana

Short meromixis in a shallow lake of the semi-arid pampean region

ALBERTO PILATI¹, ANDREA E. BIASOTTI¹ Y GIULIANA A. MONTELPARE¹

¹Facultad de Ciencias Exactas y Naturales (UNLPam), Santa Rosa, La Pampa, Argentina.

E-mail: apilati@exactas.unlpam.edu.ar

RESUMEN. Los lagos meromíticos son aquellos que no se mezclan en su totalidad debido a un fuerte gradiente salino que separa el mixolimnion (superficial, menos salino) del monimolimnion (profundo, más salino). La laguna Este de la Reserva Provincial Parque Luro (La Pampa) es una típica laguna hipersalina (salitral) que luego de una lluvia excepcional mostró una corta meromixis. El objetivo del presente trabajo fue determinar los cambios en las características físico-químicas y en las comunidades planctónicas durante la meromixis, la cual duró al menos 7 meses. En comparación con el monimolimnion, el mixolimnion se caracterizó por tener menor salinidad y nutrientes; sin embargo, tuvo mayor pH, oxígeno disuelto, clorofila, y sólidos orgánicos suspendidos. La escasa profundidad de esta laguna y la acción de los vientos ocasionaron el fin de la meromixis. El fitoplancton estuvo dominado casi exclusivamente por *Dunaliella salina* y durante la meromixis no se observaron diferencias en la densidad o en la biomasa en su distribución vertical. El zooplancton (generalmente dominado por *Artemia persimilis*) redujo su riqueza con el aumento de salinidad. Mientras duró la meromixis, esta especie coexistió con *Boeckella poopoensis*, y ambas presentaron altas densidades de juveniles en el mixolimnion respecto del monimolimnion. El episodio de una corta meromixis, como el descrito en este estudio, permitió observar diversas condiciones limnológicas y el desarrollo de un mayor número de especies de zooplancton, algunas de ellas endémicas de la región. Estos atributos, transforman a este lago somero en un sitio de particular interés para su conservación.

Palabras clave: *Artemia persimilis*, biodiversidad, lago hipersalino, reserva provincial.

ABSTRACT. Meromictic lakes do not mix entirely due to a strong saline gradient that separates the mixolimnion (superficial, less saline) from the monimolimnion (deep, more saline). The East lagoon of the Parque Luro Provincial Reserve (La Pampa) is a typical hypersaline (salitral) lagoon that, after an exceptional rainfall, was transformed into a shallow meromictic lake. The present work aimed to survey the changes in the physicochemical characteristics in the water and in the planktonic communities during meromixis, which lasted at least 7 months. Compared to the monimolimnion, the mixolimnion was characterized by lower salinity and nutrients; however, it had higher pH, dissolved oxygen, chlorophyll, and suspended organic solids. The shallow depth of this lake and the action of the winds caused the end of the meromixis. Phytoplankton was dominated almost exclusively by *Dunaliella salina* and during meromixis, no differences in density or biomass were observed in its vertical distribution. Zooplankton (generally dominated by *Artemia persimilis*) decreased in richness with increasing salinity. During meromixis, this species coexisted with *Boeckella poopoensis*, and both had high densities of juveniles in the mixolimnion relative to the monimolimnion. The episode of a short meromixis, as described in this study, allowed the observation of diverse limnological conditions and the development of a greater number of zooplankton species, some endemic to the region. These attributes make this shallow lake a site of particular conservation interest.

Keywords: *Artemia persimilis*, biodiversity, hypersaline lake, provincial park.

INTRODUCCIÓN

Los lagos meromíticos son cuerpos de agua que no se mezclan en su totalidad debido a un fuerte gradiente salino (quimioclina) que separa el mixolimnion (capa superficial del lago, de baja salinidad, con frecuentes procesos de mezclado) del monimolimnion (capa profunda, mucho más salina y que rara vez se mezcla) (Hutchinson, 1957). Estas capas pueden ser muy estables en el tiempo si no se produce una mixis total en el lago (Wetzel, 2001). Tanto el mixolimnion como el monimolimnion se comportan como dos lagos diferentes superpuestos uno sobre otro con características físicas, químicas y biológicas totalmente diferentes (Boehrer *et al.*, 2017; Walker y Likens, 1975). Al estar el mixolimnion en contacto con la atmósfera y tener menor salinidad, el oxígeno atmosférico se disuelve fácilmente, mientras que el monimolimnion, al estar aislado y ser heterotrófico, es típicamente anóxico y presenta pH más bajo. Esta reducción de pH en el fondo favorece la presencia de altas concentraciones de amonio y fosfatos (Wetzel, 2001). Estas diferencias en variables abióticas repercuten en el desarrollo de las comunidades bióticas.

Los gradientes de temperatura y salinidad afectan la distribución vertical de comunidades de plancton, aunque dicho comportamiento también depende de su actividad biológica (Zadereev *et al.*, 2017b). El zooplancton, se desarrolla principalmente en el mixolimnion, aunque se han reportado mayores densidades cerca de la quimioclina, ya que allí suelen encontrarse altas concentraciones de bacterias como fuente de alimento (Caumette *et al.*, 1983) e inclusive migraciones hacia el monimolimnion (Gasol *et al.* 1995). Es común observar organismos más jóvenes de cladóceros y copépodos en aguas cálidas superficiales del mixolimnion y organismos adultos en aguas más frías y con mayor salinidad (Zadereev y Tolomeyev, 2007). En cuanto a la riqueza, en muchos lagos hipersalinos, al elevarse la salinidad, el zooplancton se limita a la presencia casi exclusiva de *Artemia* sp., Leach 1819 (Gulati y Zadereev, 2017). Respecto al fitoplancton, si bien hay pocos estudios, se sabe que en la zona

cercana a la quimioclina existen productores primarios procariotas que pueden llegar a producir un pico máximo de clorofila profundo (Zadereev *et al.*, 2017b).

Existen muchos lagos meromíticos reportados en el mundo, la mayoría de más de 10 m de profundidad, de los cuales sólo dos han sido estudiados en Sudamérica (Zadereev *et al.*, 2017a). Estos lagos meromíticos profundos poseen un monimolimnion que puede permanecer estanco por muchos años debido a la profundidad y el fuerte gradiente salino (Kaden *et al.*, 2010). Por otro lado, únicamente se ha reportado hasta el presente un lago somero ubicado en EE. UU. con meromixis. En ese caso, el lago presentó una profundidad máxima de 3,25 m, cuya meromixis fue ocasionada por las lluvias estacionales, y la separación entre mixolimnion y monimolimnion no fue tan abrupta (Anderson, 1958).

En la provincia de La Pampa existe abundante información sobre lagos someros de diferente salinidad (Echaniz y Vignatti, 2017, 2019). La laguna Parque Luro (Este) está ubicada en una reserva homónima de La Pampa, se comporta como un típico salitral en épocas secas (profundidad de 0,30 m, y salinidad de 350 g/L; Vignatti *et al.*, 2020). Sin embargo, con lluvias extraordinarias ha alcanzado una profundidad de 2,6 m (H. Jacobi, comunicación personal). Las inusuales precipitaciones registradas en el otoño de 2017 provocaron un aumento en la profundidad de la laguna y la formación de dos capas definidas: una superficial o mixolimnion y otra más profunda o monimolimnion.

La provincia de La Pampa está ubicada mayormente en la región semiárida de Argentina (Viglizzo, 2010). De esta manera, la permanencia de la meromixis podría no sólo estar condicionada por la escasez de lluvias, sino también por los intensos vientos de agosto a diciembre (Cano, 1980). La combinación de estos factores podría llegar a alterar la profundidad del mixolimnion y monimolimnion. De esta manera, surgen las siguientes preguntas: ¿cuánto perdura la meromixis en el tiempo en un lago somero?, ¿de qué manera difieren las características físico-químicas entre estas dos capas? ¿cómo difieren las comunidades

planctónicas de estas dos capas? Para responder a estas preguntas se propuso como objetivo relevar las principales variables limnológicas y biológicas básicas de la laguna Parque Luro Este de manera estacional para poder caracterizar por primera vez en Argentina un lago con tales características.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

La Reserva Provincial Parque Luro está ubicada en la región central de la provincia de La Pampa, departamento de Toay (36° 55' 18" S, 64° 11' 04" O) en uno de los valles transversales de la provincia. Sus lagunas son semipermanentes y están alimentadas principalmente por lluvias estivales (Cano, 1980) y por algunos surgentes. Las principales pérdidas están dadas por la evaporación o por infiltraciones a la freática subyacente durante períodos secos. No poseen actividades agropecuarias en sus cuencas ya que se encuentran rodeadas por un paisaje en el que predomina la vegetación original dominada por caldén (*Neltuma caldenia*, (Burkart) C.E. Hughes & G.P. Lewis 2022) (Cabrera, 1994). Este trabajo se realizó en la laguna Parque Luro Este, una típica laguna somera hipersalina de la región semiárida pampeana (Figura 1). Posee un área máxima de 328 ha, es de forma circular y con costas regulares (Pilati *et al.*, 2018). En años de sequía (agosto 2011-junio 2012), ha presentado una profundidad de 0,20 m, una salinidad de 341 g/L y la presencia de una sola especie de zooplancton, *A. persimilis*, Piccinelli & Prosdociami, 1968 en todos sus estadios (A. Pilati, comunicación personal) y una sola especie de fitoplancton, *Dunaliella salina*, Teodoresco 1905 (G. Bazán, comunicación personal). Si bien no se han realizado muestreos limnológicos en años lluviosos anteriores, se sabe que en febrero de 2003 ha presentado una profundidad de 2,40 m (H. Jacobi 2011, comunicación personal). En marzo de 2017 se registraron precipitaciones que causaron que la laguna Parque Luro Este aumentara su volumen. Un muestreo preliminar realizado en mayo de 2017 indicó

la presencia de posible meromixis ya que una capa superficial de unos 0,6 m de grosor de baja transparencia reposaba sobre una capa más transparente, cuya separación era muy notoria e indicaba una diferencia de densidad. En esta oportunidad, el zooplancton de la capa superficial estuvo representado tanto por especies halotolerantes (*A. persimilis*, *Boeckella pooopoensis* Marsh 1906 y *Cletocamptus deitersi* Richard 1897) como por especies típicas de bajas salinidades (*Daphnia menucoensis*, Paggi 1996 y *Metacyclops mendocinus*, Wierzejski 1892). Este fenómeno ofreció una oportunidad única de muestreo para este tipo de lagos tan poco estudiados en nuestro país.

Muestreo a campo

Debido a la dificultad de acceso a la laguna, se decidió realizar únicamente muestreos estacionales. Las muestras fueron obtenidas el 10 de junio de 2017 (jun-17), el 25 octubre de 2017 (oct-17), el 1 febrero de 2018 (feb-18) y el 12 de abril de 2018 (abr-18). En primer lugar, para determinar la profundidad del mixolimnion y del monimolimnion se realizaron (en la zona más profunda de la laguna) perfiles de salinidad, oxígeno disuelto y temperatura cada 30 cm. La salinidad se registró con un refractómetro portátil Arcano 0-28% Modelo 202 en muestras tomadas con una botella Van-Dorn y oxígeno disuelto y temperatura con un oxímetro YSI modelo 50. Una vez establecidos los grosores de ambas capas, los muestreos se realizaron en cuatro sitios alejados 200 m entre sí (Figura 1). En cada sitio se tomaron dos muestras a distintas profundidades correspondientes a la profundidad media del mixolimnion y del monimolimnion en presencia de meromixis o, a 0,8 y 1,6 m para fines comparativos una vez finalizada la meromixis. Es por ello que es necesario aclarar que, a lo largo del presente trabajo, los términos "mixolimnion" y "monimolimnion" se refieren exclusivamente a los muestreos de jun-17 y oct-17, mientras que los términos "superficial" y "profundo" se refieren exclusivamente a los muestreos de feb-18 y abr-18. Las concentraciones de oxígeno

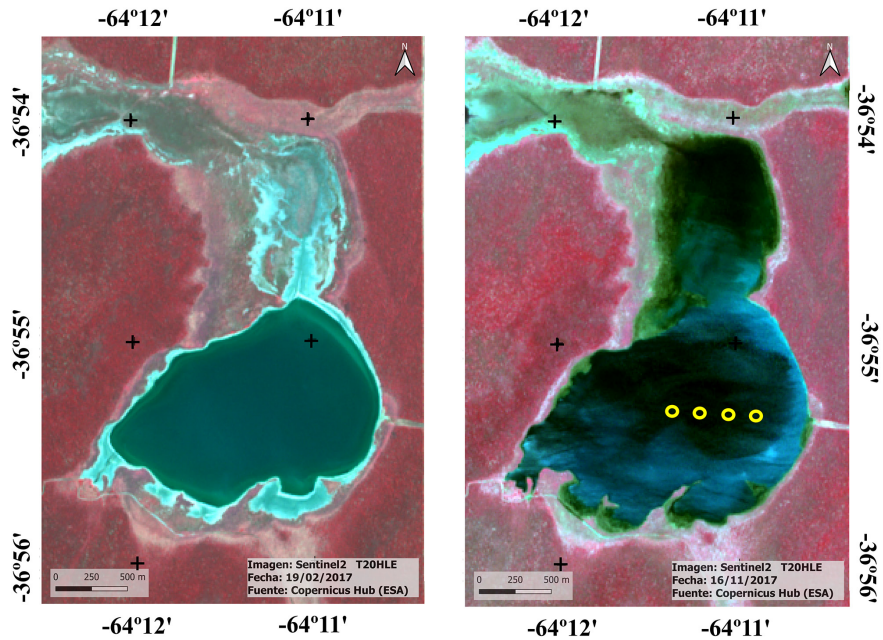


Figura 1. Laguna Parque Luro Este (Reserva Provincial Parque Luro, La Pampa) en diferentes hidropereodos: antes de la inundación (feb-17) y después de la inundación (nov-17). Los círculos amarillos indican los lugares de muestreo.

Figure 1. Parque Luro Este Lake (Parque Luro State Park, La Pampa province) in different hydroperiods: before flooding (feb-17) and after flooding (nov-17). Yellow circles indicate sampling sites.

fueron corregidas en gabinete para tener en cuenta el efecto de la salinidad sobre esta variable (Sherwood *et al.*, 1991). En cada sitio también se registró la profundidad de la laguna, transparencia con disco de Secchi, y el pH y la conductividad con un pHmetro-conductímetro de campo Oakton Multi-Parameter PCSTestr 35. Con una botella de Van-Dorn se tomaron muestras de agua de ambas profundidades para análisis químicos que fueron transportadas inmediatamente para su procesamiento en laboratorio. Con la misma botella también se colectaron muestras de fitoplancton y zooplancton de ambas profundidades para identificación y cuantificación. Las muestras de agua para conteo de zooplancton fueron filtradas a través de una red de 40 μm de abertura y anestesiadas con CO_2 previo a la fijación. Las muestras de agua para conteo de fitoplancton fueron almacenadas en botellas plásticas. Todas las muestras fueron preservadas en formol al 3% ya que Wurtsbaugh (1995) observó que el Lugol no era tan efectivo para lagos salinos.

Análisis de laboratorio

Los sólidos suspendidos totales (SST) se estimaron filtrando agua en filtros de fibra de vidrio tipo GF/F previamente pesados, secados por 24 h a 60°C y pesados nuevamente. Cabe aclarar que el peso final de este filtro contenía a los SST, así como las sales del agua que posteriormente fueron estimadas y descontadas. Los sólidos suspendidos inorgánicos (SSI) se estimaron pesando el mismo filtro que fuera previamente incinerado en mufla (500°C por 2 h) (EPA, 1993). Los sólidos suspendidos orgánicos (SSO) fueron obtenidos por diferencia entre los SST y los SSI luego de estimar la salinidad remanente en los filtros. Para ello, se dejó reposar el filtro en 25 mL de agua destilada por 3 días y se registró su conductividad.

El nitrógeno (NT) y el fósforo total (PT) fueron analizados en muestras brutas sometidas a digestión con persulfato de potasio con los

métodos de reducción de cadmio y el ácido ascórbico respectivamente (APHA, 1992). Los nutrientes disueltos fueron analizados luego de filtrar el agua con un filtro de fibra de vidrio tipo GF/F. El nitrógeno inorgánico disuelto (NiD) se consideró como la suma de amonio (método del salicilato de sodio; Verdouw *et al.*, 1977) y nitrato (reducción de cadmio; APHA, 1992) debido a que los niveles de nitrito fueron indetectables. El fósforo reactivo soluble (PRS) fue medido con el método del ácido ascórbico (APHA, 1992). Todas las lecturas de nutrientes fueron realizadas con un espectrofotómetro Metrolab 1700. Cuando la salinidad del agua superó la salinidad del mar (33 g/L), las muestras fueron diluidas con Mili-Q hasta llegar a 33 g/L. En todos los casos se utilizaron curvas de calibración especialmente creadas con agua salada artificial siguiendo el protocolo de Le y Boyd (2012).

La clorofila *a* en el fitoplancton se determinó filtrando muestras libres de zooplancton en filtros de fibra de vidrio GF/F y extracción con acetona fría. Se utilizó un fluorómetro AquaFluor de Turner Designs y se realizaron correcciones por la presencia de feopigmentos (Arar y Collins, 1997).

Para la identificación del fitoplancton se usó la bibliografía clásica del grupo (Smith, 1950; Prescott, 1964; Bourrelly, 1990). La abundancia absoluta de cada especie se obtuvo cuantificando con un microscopio invertido Iroscope SH-24PH provisto con una cámara de decantación Utermöhl de 10 ml. Se contaron 200 campos a 400X. Los biovolúmenes de las diferentes especies se calcularon según fórmulas de figuras geométricas propuestas por Hillebrand *et al.* (1999). El zooplancton se identificó utilizando bibliografía clásica del grupo, y los conteos se realizaron en cámaras de Bogorov y Sedgwick-Rafter a 40-100X. En cada submuestra, se tomó un número variable de alícuotas necesario (entre 3 y 5) para poder llegar a un coeficiente de variación menor al 15 %. De esa manera se aseguró que el valor obtenido en las submuestras sea representativo del valor poblacional real (Prepas, 1984). La biomasa seca del

zooplancton se estimó midiendo un mínimo de 30 individuos por especie y utilizando fórmulas largo/peso propuestas por Pilati y Martínez (2003), Wurtsbaugh (1992), Dumont *et al.* (1975), Bottrell *et al.* (1976) y Ruttner-Kolisko (1977).

Análisis estadístico

Para comparar las variables entre las dos profundidades registradas en cada sitio de muestreo se utilizó el test *t* pareado, y la correlación entre variables se evaluó con la correlación de Pearson. Las variables que no siguieron una distribución normal fueron normalizadas aplicando el logaritmo decimal. Para los cálculos estadísticos se utilizó el programa libre Past 4.11 (Hammer *et al.*, 2001).

RESULTADOS

En marzo del 2017 se registraron lluvias de 391 mm en el departamento Toay (Policía de La Pampa, 2018), lo que provocó un abrupto incremento en el nivel de agua de esta laguna. En jun-17 la cota fue de 2,3 m. Entre septiembre y noviembre de 2017 se volvieron a registrar precipitaciones de 249 mm que aumentaron la profundidad máxima a 2,6 m. A partir de entonces, el nivel de la laguna comenzó a bajar paulatinamente hasta 1,9 m al finalizar el estudio.

En jun-17 y oct-17 el mixolimnion presentó menor salinidad (Figura 2a) y mayor concentración de oxígeno disuelto (Figura 2b) que el monimolimnion, y esas diferencias fueron significativas (Tabla 1). El mixolimnion presentó un grosor de 1,5 m en jun-17 y de 2,0 m en oct-17, y fue aumentando su salinidad y su espesor hasta finalmente desaparecer en feb-18. A partir de ese momento dejaron de observarse diferencias significativas en la salinidad de ambas capas.

Mientras duró la meromixis (jun-17 a oct-17),

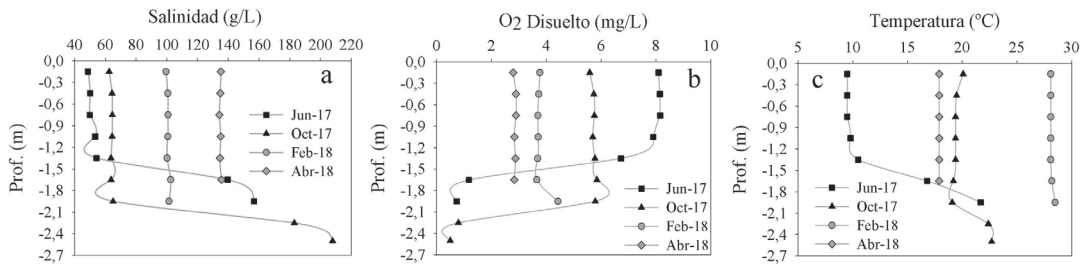


Figura 2. Variación estacional de (a) la salinidad (g/L), (b) oxígeno disuelto (mg/L) y (c) temperatura (°C) en relación a la profundidad (m) de la laguna Parque Luro Este desde junio 2017 hasta abril 2018.

Figure 2. Seasonal variation of (a) salinity (g/L), (b) dissolved oxygen (mg/L), and (c) temperature (°C) with depth (m) in Parque Luro East Lake from June 2017 to April 2018.

la capa superficial (mixolimnion) también presentó diferencias significativas con la capa profunda (monimolimnion) en cuanto a temperatura y pH (Tabla 1). En este período, la laguna presentó una estratificación térmica inversa favorecida por el gradiente salino. El monimolimnion (siempre anóxico) presentó menor pH. Durante la meromixis también se observaron mayores concentraciones de nutrientes totales y disueltos en la zona profunda. En el monimolimnion, el NiD representó hasta un 20% del NT y el PRS hasta un 95% del PT (Tabla 1).

La transparencia del agua fue variable. Aumentó de 0,52 m \pm 0,03 (jun-17) a una transparencia casi total (2,64 m \pm 0,06) en oct-17. Luego volvió a disminuir a 0,93 m \pm 0,05 (feb-18) y aumentar nuevamente a 1,33 m \pm 0,19 (abr-18).

La concentración de clorofila *a* y los SSO (Tabla 1) fueron significativamente mayores en el mixolimnion que en el monimolimnion durante la meromixis. Los valores extremos de clorofila en toda la columna de agua se observaron una vez perdida la meromixis. En feb-18 se registraron las máximas concentraciones de clorofila *a* (hasta 56,9 μ g/L) mientras que en abr-18 se observaron las menores concentraciones (hasta 0,3 μ g/L).

La riqueza de algas en la laguna fue baja durante todo el estudio, existiendo una notoria dominancia de *D. salina*. Escasos individuos de

Oocystis sp., Nägeli 1855 y *Navicula* sp., Bory de Saint-Vincent 1822, fueron observados en profundidad sólo en una oportunidad cuando hubo holomixis (feb-18 y abr-18 respectivamente) por lo que no se pudo afirmar que existieran comunidades algales diferentes en el perfil de profundidad. La densidad de *D. salina* (ind/L) varió entre 213-1280 en jun-17, entre 107-373 en oct-17, entre 1920-9120 en feb-18 y 160-1120 en abr-18. No existieron diferencias significativas en las densidades totales de algas ni en la biomasa (como biovolumen) entre la superficie y el fondo en ningún momento del estudio. Al igual que la densidad, la máxima biomasa de *D. salina* (Figura 3) se observó en feb-18 coincidente con la desaparición casi completa de grandes pastoreadores y el aumento de temperatura. La riqueza de zooplancton se redujo con el aumento de la salinidad. Las primeras especies en desaparecer (sólo observadas en mayo-17) fueron *D. menucoensis* y *M. mendocinus*. A partir de allí la riqueza se redujo a sólo *A. persimilis* al final del estudio (Tabla 2).

En general, la densidad de zooplancton entre jun-17 y abr-18 no sobrepasó los 100 ind/L tanto en la zona superficial como la profunda, excepto en feb-18 cuando se observó un pico de 494 ind/L de *Brachionus plicatilis sensu lato*, Müller 1786. No se observaron diferencias en la densidad total de zooplancton en el perfil de profundidad en ningún momento del

Tabla 1. Variación temporal (2017-2018) de salinidad (g/L), temperatura (°C), pH, oxígeno disuelto (OD) (mg/L), sólidos suspendidos orgánicos (SSO) (mg/L), nitrógeno total (NT) (mgN/L), fósforo total (PT) (mgP/L), nitrógeno inorgánico disuelto (NiD) (mgN/L), fósforo reactivo soluble (PRS) (mgP/L) y clorofila *a* (µg/L) en la zona superficial (SUP) (o mixolimnion mientras duró la meromixis), y la profunda (PROF) (o monimolimnion mientras duró la meromixis) de la laguna Parque Luro Este. Se indica el valor promedio (N=4) y la desviación estándar. Un asterisco y dos asteriscos indican diferencias menores al 5% y 1% respectivamente entre ambas capas según la prueba T pareada. Desvíos estándares entre paréntesis.

Table 1. Temporal variation (2017-2018) of salinity (g/L), temperature (°C), dissolved oxygen (OD) (mg/L), organic suspended solids (SSO) (mg/L), total nitrogen (NT) (mgN/L), total phosphorus (PT) (mgP/L), dissolved inorganic nitrogen (NiD) (mgN/L), soluble reactive phosphorus (PRS) (mgP/L) and chlorophyll *a* (µg/L) in the upper layer (SUP) (or mixolimnion during meromixis), and deep layer (PROF) (or monimolimnion during meromixis) in Parque Luro East lake. Standard deviations in parentheses.

Fechas	Salinidad (g/L)		Temp. (°C)		pH		OD (mg/L)		SSO (mg/L)	
	SUP	PROF	SUP	PROF	SUP	PROF	SUP	PROF	SUP	PROF
jun-17	51,97 (±0,5)	152,82** (±59,69)	10,25 (±0,69)	21,65** (±1,06)	8,77 (±0,07)	8,43** (±1,06)	8,74 (±0,67)	0,88** (±0,26)	13,4 (±3,1)	5,3* (±4,6)
oct-17	64,69 (±0,35)	195,42** (±44,24)	19,73 (±4,44)	24,18** (±0,94)	8,4 (±0,03)	7,87** (±0,07)	5,62 (±0,14)	0,70** (±0,19)	11,9 (±1,2)	4,6* (±2,1)
feb-18	99,92 (±0,69)	112,94 (±16,88)	28,05 (±0,10)	28,15 (±0,06)	9,06 (±0,04)	8,96 (±0,20)	3,7 (±0,04)	3,43 (±0,34)	38,5 (±12,0)	31,7 (±2,1)
abr-18	133,92 (±1,10)	134,01 (±1,21)	17,85 (±0,06)	17,85 (±0,06)	8,96 (±0,03)	8,96 (±0,01)	2,89 (±0,08)	2,88 (±0,06)	27,1 (±4,8)	23,1 (±3,4)

Fechas	NT (mgN/L)		PT (mgP/L)		NiD (mgN/L)		PRS (mgP/L)		Clorofila (µg/L)	
	SUP	PROF	SUP	PROF	SUP	PROF	SUP	PROF	SUP	PROF
jun-17	4,72 (±0,95)	14,89** (±2,63)	0,21 (±0,06)	0,64** (±0,13)	0,48 (±0,29)	1,60* (±0,69)	0,15 (±0,06)	0,44** (±0,14)	16,46 (±1,09)	5,27** (±3,48)
oct-17	4,91 (±1,16)	17,10** (±4,67)	0,18 (±0,01)	0,90** (±0,10)	0,04 (±0,01)	3,46* (±2,54)	0,16 (±0,04)	0,86** (±0,09)	6,37 (±0,15)	3,44** (±0,63)
feb-18	8,27 (±0,61)	10,1 (±1,82)	0,26 (±0,04)	0,37 (±0,22)	0,43 (±0,44)	0,65 (±0,33)	0,21 (±0,01)	-0,22 (±0,09)	24,08 (±2,20)	38,43 (±17,47)
abr-18	8,77 (±0,74)	8,44 (±1,99)	0,37 (±0,08)	0,35 (±0,05)	2,22 (±0,44)	2 (±0,28)	0,25 (±0,01)	0,25 (±0,01)	0,48 (±0,15)	0,53 (±0,15)

estudio ($t_{jun17}=1,9574$, $p=0,0980$; $t_{oct17}=0,3331$, $p=0,7504$; $t_{feb18}=2,0531$, $p=0,0589$; $t_{abr18}=0,0387$, $p=0,9704$). En particular, *A. persimilis* fue la especie que dominó numéricamente tanto en la superficie como en profundidad en esta laguna. La densidad de esta especie presentó un máximo de 1092 ind/L en el muestreo preliminar superficial en mayo-17 (mayormente dominado por estadios juveniles). Luego fue disminuyendo paulatinamente hasta estar casi ausente en feb-18, momento en el que se encontraron bajas densidades, restringidas a la zona profunda. En jun-17, *B. poopoensis* presentó densidades significativamente mayores en el mixolimnion (6 ind/L ±2,1) que en el monimolimnion (1,8 ind/L ±1,5) ($t=2,3814$, $p=0,0546$). Esta especie convivió en la zona profunda con *Cletocamptus deitersi*, siendo esta

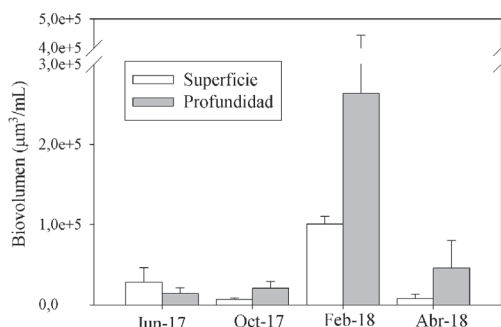


Figura 3. Biovolumen de *Dunaliella salina* (µm³/mL) en superficie y profundidad de la laguna Parque Luro Este. Los bigotes indican la desviación estándar.

Figure 3. *Dunaliella salina* biovolume (µm³/mL) in upper and deeper water layers of Parque Luro East Lake. Whiskers indicate the standard deviation.

Tabla 2. Riqueza de especies de zooplancton (presencia/ausencia) en la laguna Parque Luro Este.

Table 2. Zooplankton species richness (presence/absence) in Parque Luro East Lake.

	Jun-17	Oct-17	Feb-18	Abr-18
<i>Artemia persimilis</i>	x	x	x	x
<i>Boeckella poopoensis</i>	x	x		
<i>Cletocamptus deitersi</i>	x	x	x	
<i>Brachionus plicatilis</i>		x	x	

última registrada en jun-17, oct-17 y feb-18 con bajas densidades (0,2 ind/L).

De acuerdo con los datos obtenidos de la biomasa seca de zooplancton (Figura 4), se observó una dominancia de *A. persimilis* en jun-17, oct-17 y abr-18, tanto en la zona superficial como en la profunda. En jun-17, la población de *A. persimilis* del mixolimnion estuvo mayoritariamente compuesta por organismos de pequeño tamaño (Long. Prom: 1,19 mm, Rango: 0,70-3,49) principalmente metanauplios, mientras que en el monimolimnion fueron post-metanauplios y adultos (principalmente machos) de mayor tamaño (Long. Prom: 1,88 mm, Rango: 0,73-9,46). Esto produjo que la biomasa de esta especie fuera significativamente mayor en el monimolimnion que en el mixolimnion ($t=2,669$, $p=0,0371$). De la misma manera, en jun-17 *B. poopoensis* también presentó individuos de menor talla (en su mayoría copepoditos) en el mixolimnion (Long. Prom: 0,69 mm, Rango: 0,13-1,60) que en el monimolimnion (mayormente adultos) (Long. Prom: 1,12 mm, Rango: 1,53-2,17). Sin embargo, esto no resultó en diferencias significativas de biomasa ($\mu\text{g/L}$) entre ambas capas ($t=0,091$, $p=0,9307$). Estas diferencias de tamaños en los individuos de estas especies se observaron sólo en jun-17. La biomasa total de zooplancton se redujo considerablemente en feb-18 y estuvo casi exclusivamente representada por *B. plicatilis*. Tanto la biomasa de zooplancton de la capa superficial como la transparencia del agua estuvieron relacionadas negativa y

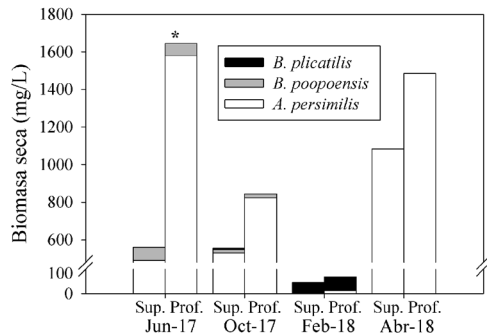


Figura 4. Biomasa seca de zooplancton ($\mu\text{g/L}$) por especies, en superficie y profundidad de la laguna Parque Luro Este. El asterisco indica diferencias significativas (Test T, $p<0,05$) entre capas.

Figure 4. Zooplankton dry biomass ($\mu\text{g/L}$) by species, in upper and deeper water layers of Parque Luro East Lake. The asterisk indicates significant differences between layers (Test T, $p<0,05$).

significativamente con la comunidad fitoplanctónica (tanto en clorofila a como en biovolumen) (Tabla 3). El biovolumen fitoplanctónico estuvo significativamente correlacionado de manera positiva con la clorofila a.

DISCUSIÓN

El inicio de la meromixis en la laguna Parque Luro Este fue de origen ectogénico producto de las abundantes precipitaciones. La mayoría de los lagos estudiados en la bibliografía existente son lagos profundos que mantienen la estratificación por décadas o incluso centenios, a diferencia de la laguna Este que sólo la mantuvo durante pocos meses (mayo-17 a oct-17). Gulati y Zadereev (2017) indicaron que la duración de la meromixis puede depender de la morfometría, tamaño, forma y profundidad de la laguna, así como también la acción de los vientos. A lo largo de este estudio, la profundidad media fue de 1,7 m. La escasa profundidad, la regularidad de sus costas, y la falta de protección - combinada con los típicos vientos primaverales que alcanzan una velocidad promedio de 18,5 km/h (Cano,

Tabla 3. Correlación de Pearson entre la biomasa seca de zooplancton (Zoop, µg/L), transparencia del agua (Secchi, m), clorofila *a* (Clor, µg/L), biovolumen de fitoplancton (Fito, µm³/mL) y sólidos suspendidos orgánicos (SSO) (mg/L), todas de la capa superficial y a lo largo del estudio. Entre paréntesis se muestra el valor de significancia (p).

Table 3. Pearson correlation among zooplankton dry biomass (Zoop, µg/L), water transparency (Secchi, m), chlorophyll *a* (Clor, µg/L), phytoplankton biovolume (Fito, µm³/mL) and organic suspended solids (SSO) (mg/L) at the upper layer only during the study. The p-value is shown in parentheses.

	Zoop	Secchi	Clor	Fito	SSO
Zoop	----	0,2835 (0,2873)	-0,7948 (0,0002)	-0,7727 (0,0005)	-0,1401 (0,6049)
Secchi		----	-0,5718 (0,0206)	-0,5556 (0,0254)	-0,1642 (0,5435)
Clor			----	0,9042 (<0,0001)	0,1761 (0,5143)
Fito				----	0,3523 (0,1808)
SSO					----

1980) - podrían haber acertado la permanencia de la meromixis.

Respecto de las características limnológicas de estas capas, los estudios existentes de lagos meromícticos coinciden con nuestros resultados en cuanto a que ambas capas tienen características físico-químicas diferentes. En la laguna Parque Luro Este, la salinidad del monimolimnion mientras duró la meromixis fue 2,5 veces mayor que en la zona superficial. Si bien la meromixis se observó sólo en meses fríos (jun-17 y oct-17), el monimolimnion fue más cálido que el mixolimnion debido a diferencias en la densidad del agua (salinidad) que impidieron que el agua más cálida ascendiera hacia la superficie (Kalff, 2001). En jun-17 y oct-17 el oxígeno fue entre 11 y 8 veces mayor en el mixolimnion que en el monimolimnion debido a que el mixolimnion estaba expuesto al intercambio de gases con la atmósfera mientras que el monimolimnion quedó aislado por la quimioclina (Boehrer *et al.*,

2017). Las condiciones óxicas en el mixolimnion y anóxicas en el monimolimnion observadas en este estudio son comunes en otros lagos meromícticos profundos y caracterizan una meromixis típica (Schultze *et al.*, 2017). A su vez, las permanentes condiciones anóxicas del monimolimnion pudieron haber favorecido la respiración anaeróbica que libera protones con la correspondiente reducción del pH en esta capa (Torres-Talamante *et al.*, 2011). La disminución de pH en el fondo favoreció la acumulación de iones reducidos de fósforo como fosfatos y de nitrógeno como amonio, características que también definen la meromixis (Weimer y Lee, 1973). De esta manera, el monimolimnion actuó como trampa de nutrientes (Boehrer *et al.*, 2017; Hammer, 1994) durante la ausencia de holomixis. Así, las diferencias entre todas estas variables limnológicas para la capa superficial y profunda coinciden con las observadas por Hammer (1994), Torres-Talamante, *et al.* (2011) y Schultze *et al.* (2017) para otros lagos meromícticos del planeta.

Fitoplancton

Estudios previos realizados por Zadereev *et al.* (2017b) y Alcocer (2017) en lagos meromícticos profundos, indican que la concentración de clorofila *a* en el mixolimnion es mayor que en el monimolimnion. Particularmente en el mixolimnion, la concentración de clorofila aumenta con la profundidad hasta la quimioclina, donde se encuentra la mayor parte de productores primarios autótrofos. Si bien no se realizó un perfil suficientemente detallado de las concentraciones de clorofila para poder afirmar esto, los resultados coinciden en que los valores de clorofila *a* en el mixolimnion eran mayores que en el monimolimnion. La mayor concentración de clorofila *a* en el muestreo de febrero se puede explicar tanto por la abrupta disminución de macrozooplancton (variables inversamente correlacionadas) como por el aumento de temperatura. Barnes y Wurtsbaugh (2015) y Pilati *et al.* (2018) demostraron con

microcosmos el importante rol pastoreador de *Artemia franciscana* y *A. persimilis* sobre el fitoplancton. Por otro lado, la temperatura que se registró durante este pico, coincidió con el rango de temperaturas observadas por Oren *et al.* (1995) durante un florecimiento de *Dunaliella parva* en el Mar Muerto.

La riqueza fitoplanctónica fue baja y representada casi exclusivamente por *D. salina* durante todo el estudio. Esto concuerda con observaciones generales realizadas por Hammer (1986) quien indicó que el fitoplancton disminuye su riqueza con la salinidad. Particularmente, el género *Dunaliella* está presente en todos los continentes y es el único de importancia en lagos hipersalinos (Hammer, 1981). Tolera el mayor rango de salinidad de todo el fitoplancton, encontrándose a partir de 50 g/L de salinidad (Porcella y Holman, 1972) hasta 373 g/L (Imhoff *et al.*, 1979). *Dunaliella* sp. es fuertemente pastoreada por *Artemia* sp. (Gillespie y Stephens, 1977). Otros géneros ocasionalmente encontrados fueron *Navicula* y *Oocystis*. Según Hammer (1986) *Navicula* sp. tolera salinidades de hasta 100 g/L, mientras que *Oocystis* sp. prospera a salinidades menores a 50 g/L. Sin embargo, *Oocystis* sp. en este trabajo superó ese rango de salinidad ya que se la encontró en salinidades mayores a 50 g/L.

Es importante destacar que, si bien la biomasa de fitoplancton estuvo significativamente correlacionada con la clorofila, sus máximos valores no coincidieron. Esto podría deberse según Kasprzak *et al.* (2008) a diferencias en la comunidad algal (lo cual no es nuestro caso), o en el estado trófico (donde sí existen diferencias en la concentración de nutrientes entre capas). También Felip y Catalán (2000) encontraron que los cambios de concentración de clorofila por célula eran una respuesta a la limitación por luz durante los meses fríos. Este fenómeno ya ha sido observado por Pilati *et al.* (2020) para una laguna somera dulce cercana a la de este estudio.

Zooplancton

La riqueza de zooplancton fue típica de lagos con mediana salinidad durante el muestreo preliminar y luego se redujo drásticamente con el paso del tiempo y pérdida de la meromixis.

Por ejemplo, en este estudio se registró *D. menucoensis* sólo en mayo, cuando la salinidad de la laguna fue de 28,3 g/L ($\pm 0,32$) y se había formado la meromixis recientemente. Esta especie ha sido registrada hasta salinidades de ~30 g/L (Echaniz, 2010). En mayo-17 también se encontraron algunos copépodos halófilos. El primero en desaparecer fue *M. mendocinus*, reportado en lagos de hasta 7,4 g/L de salinidad (Segundo, 2012). *Boeckella poopoenis* (observado sólo en jun-17 y oct-17) en nuestro país ha sido registrada en lagunas con hasta 115 g/L de salinidad (Echaniz y Vignatti, 2017). Si bien la salinidad registrada en la zona superficial estuvo dentro de su rango de tolerancia publicado, la especie también se registró en profundidad, donde hubo una salinidad de 200 g/L lo cual aumenta notablemente su rango de tolerancia a la salinidad. *Cletocamptus deitersi* (observado en jun-17 y oct-17) se ha registrado en lagunas someras de la Argentina de más de 120 g/L salinidad (Ringuelet, 1958). Sin embargo, en La Pampa el registro en esta laguna supera el rango de tolerancia de hasta 33 g/L citado por Echaniz y Vignatti (2017).

En cuanto a los rotíferos, el predominio de la especie eurihalina *B. plicatilis* es una característica común de los cuerpos de agua de la provincia ya que se encuentra con frecuencia en aquellas lagunas con salinidad superior a los 20 g/L (Echaniz *et al.*, 2006; Echaniz, 2010; Vignatti *et al.*, 2007; Vignatti, 2011). La proliferación de rotíferos de oct-17 a feb-18 puede deberse a la baja depredación por parte del omnívoro *B. poopoenis* (Balseiro *et al.*, 2001; Izaguirre *et al.*, 2003; Modenutti *et al.*, 1998; Vignatti, 2011) sino también al aumento de temperatura en estos meses (Echaniz *et al.*, 2012). Sumado a esto, la ausencia de otros pastoreadores con superioridad competitiva (Brooks y Dodson, 1965; Dodson, 1974; Maclsaac y Gilbert, 1989, 1991), como *A. persimilis*, junto al aumento de clorofila, podría haber favorecido esta proliferación, ya que Currie *et al.* (1999) encontraron que los rotíferos son el grupo de zooplancton que están más estrechamente relacionado con los cambios en las concentraciones de clorofila en un lago. A lo largo de todo el estudio, la especie dominante siempre fue *A. persimilis*. Es una

especie autóctona y la única de su género registrada en la provincia de La Pampa (Echaniz *et al.*, 2015; Vignatti *et al.*, 2014). En esta provincia se ha registrado en salinidades de hasta 418,5 g/L (Vignatti *et al.*, 2014). *Artemia* juega un papel ecológico clave ya que es un pastoreador no selectivo de bacterias, diatomeas, y microalgas halófilas como *D. salina*, y a su vez ellas son el principal alimento de aves acuáticas (Zúniga *et al.*, 1991, 1994).

Mientras duró la meromixis, el tamaño promedio de individuos de *A. persimilis* y *B. poopoensis* en el mixolimnion fue menor (principalmente juveniles) que en el monimolimnion (exclusivamente adultos). Este fenómeno ya ha sido observado en rotíferos, cladóceros y copépodos (Degermendzhy *et al.*, 2010; Zadereev *et al.*, 2017b). Zadereev *et al.* (2017b) sugieren que la complejidad de la distribución vertical de zooplancton lagos meromíticos con ausencia de peces, probablemente esté relacionada a la composición química del agua y sus efectos sobre los ciclos de vida. Particularmente, la presencia de individuos de mayor talla de *A. persimilis* a salinidades más altas ya fue registrado por Pilati *et al.* (2018) en este mismo lago somero debido a la dominancia de machos, de mayor talla que las hembras (Amarouyache *et al.*, 2009), lo cual fue corroborado en el monimolimnion. Las hembras, por otro lado, tendrían menor talla debido a que la salinidad reduciría su rápido desarrollo y uso de la energía para producción de huevos (Amat, 1980; 1982).

La existencia de cuatro especies halotolerantes cuando la salinidad del mixolimnion fue mínima en mayo-17 (28 g/L) fue inesperada. Cuando Pilati *et al.* (2018) redujeron artificialmente la salinidad del agua en sedimentos de esta misma laguna a 25 g/L, encontraron que sólo eclosionó *A. persimilis*. Esta especie sería la única adaptada para sobrevivir en el banco de huevos en condiciones hipersalinas permanentes, mientras que el banco de huevos de otras especies menos halotolerantes sería gravemente afectado. A partir de estos antecedentes, se supone que la presencia de otras especies halotolerantes podría deberse al transporte desde lagos cercanos. Esto resaltaría la importancia de la zoocoria (por

aves acuáticas principalmente) así como la dispersión eólica de huevos para mantener la riqueza zooplanctónica en este sistema ante una abrupta reducción de la salinidad.

Interacciones bióticas

Durante la meromixis, fue común encontrar *A. persimilis* coexistiendo con *B. poopoensis*. De los Ríos (2005) y De los Ríos y Gajardo (2010) indican que ambas especies no podrían coexistir por mucho tiempo por razones abióticas y bióticas. Entre las primeras, se sabe que *B. poopoensis* está presente en un rango menor de salinidad (4-61 g/L) (Hammer, 1986) mientras que *A. persimilis* está en un rango superior de 25 g/L en adelante con un óptimo en 50 g/L (Pilati *et al.*, 2018). De esta manera, el rango de solapamiento entre ambas especies iría de 25 a 61 g/L de salinidad, período que fue de mayo-17 a oct-17. Sumado a esto, el período de coexistencia sería breve por razones bióticas ya que los adultos de *B. poopoensis* suelen depredar sobre los nauplios de *Artemia* sp. (Löffler, 1955; De los Ríos, 2005).

La relación inversa encontrada entre el zooplancton y el fitoplancton (tanto como clorofila *a* como biovolumen) puede explicarse por la presencia de grandes pastoreadores (principalmente *A. persimilis*) a lo largo del estudio. Este efecto ya ha sido observado en experimentos con microcosmos por Pilati *et al.* (2018) para este mismo sistema. Además, la cantidad de fitoplancton afectó negativa y significativamente la transparencia del agua. Wurtsbaugh y Smith Berry (1990) y Wurtsbaugh (1992) encontraron que el pastoreo de *Artemia franciscana* Kellogg, 1906 aumentó significativamente la transparencia del agua del Gran Lago Salado de Utah (EE. UU.). Aunque no hay evidencia de una correlación significativa entre la transparencia del agua y la biomasa zooplanctónica, la máxima transparencia del agua observada en abr-18 coincidió con la mayor biomasa registrada de *A. persimilis*, y la mínima transparencia del agua observada en feb-18 coincidió con la mínima biomasa de *A. persimilis* registrada en la laguna. Esto

concerda con el importante rol de *Artemia* como pastoreador no selectivo de bacterias, diatomeas, y de microalgas halófilas, y su potencial rol como principal alimento de aves acuáticas en otros ambientes (De los Ríos y Salgado, 2012).

CONCLUSIONES

Los lagos meromícticos profundos son frecuentes en gran parte del mundo y sólo dos de ellos están en Sudamérica (Stewart *et al.*, 2009; Zadereev *et al.*, 2017a). Los gradientes verticales típicos de lagos meromícticos proporcionan una gama de hábitats no sólo para bacterias, sino también para zooplancton y fitoplancton (Tyler y Vyverman, 1995) y aportan valor para la conservación de la biodiversidad.

La laguna somera de Parque Luro Este presenta condiciones extremas (salitral) durante largos periodos de tiempo, y frente a un evento de abundantes precipitaciones, adquirió características meromícticas desde marzo a octubre de 2017 aproximadamente. Esto la transformó en un sitio de mayor interés para la conservación, ya que el sitio aumentó la diversidad biológica, particularmente de zooplancton. La posterior disminución de precipitaciones y la acción del viento produjeron una mixis total, y la laguna recuperó su condición hipersalina reduciendo nuevamente su biodiversidad. De esta manera, este estudio ha demostrado que ambientes extremos, como los lagos hipersalinos, pueden cambiar su biodiversidad dependiendo del hidroperiodo (Pilati *et al.*, 2019). Frente al escaso conocimiento que hay del tema en nuestro país, en particular para lagunas someras, este trabajo es un importante punto de partida para futuras investigaciones ya que Castellanos *et al.* (2022) prevén un aumento significativo tanto de las precipitaciones como en su intensidad. Esto provocaría que el fenómeno de meromixis por inundaciones de este tipo de ambientes sea cada vez más frecuente.

AGRADECIMIENTOS

Este proyecto fue financiado por la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales (UNLPam) PI RN-44. Mónica Graciela Castro ha aportado las imágenes satelitales y Javier Vescovi y Ana Paula Muller colaboraron con los muestreos. A la Subsecretaría de Ambiente de la Provincia de La Pampa como autoridad de aplicación del Sistema Provincial de Áreas Protegidas por permitirnos el acceso al área intangible de la Reserva Provincial Parque Luro para la realización de este estudio.

BIBLIOGRAFÍA

- Alcocer, J. (2017).** Mexican Meromictic Lakes: What we know so far. En Gulati *et al.* (eds.), *Ecology of Meromictic Lakes* (págs. 353-375). Cham:Springer.
- Amarouayache, M., Derbal, and F., Kara, M.H. (2009).** Biological data on *Artemia salina* (Branchiopoda, Anostraca) from Chott Marouane (NorthEast Algeria). *Crustaceana* 82 (8), 997-1005.
- Amat, F. (1980).** Differentiation in *Artemia* strains from Spain. In: Persoone, G., Sorgeloos, P., Roels, O., Jaspers, E. (Eds.), *The Brine Shrimp Artemia*, vol. 1 Universa Press, Wetteren, Belgium pp 19-39.
- Amat, F. (1982).** Diferenciación y distribución de las poblaciones de *Artemia* de España. III. Oviparismo y ovoviviparismo. Estudio cualitativo y cuantitativo 46. *Instituto Investigaciones Pesqueras*, Barcelona, pp. 3-13.
- American Public Health Association, APHA. (1992).** *Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater*. 18th edition. Washington DC.

- Anderson, G. C. (1958).** Some limnological features of a shallow saline meromictic lake. *Limnology and Oceanography* 3(3), 259-270.
- Arar E.J. & Collins G.B., (1997).** In vitro determination of chlorophyll a and phaeophytin a in marine and freshwater phytoplankton by fluorescence. Método EPA 445. En: USEPA, *Methods for the Determination of Chemical Substances in Marine and Estuarine Environmental Samples, Environmental Protection Agency (EPA),* Cincinnati, OH.
- Barnes, B. D. & Wurtsbaugh, W. A. (2015).** The effects of salinity on plankton and benthic communities in the Great Salt Lake, Utah, USA: a microcosm experiment. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 72, 807-817.
- Balseiro, E.G., Modenutti, B.E. & Queimaliños, C.P. (2001).** Feeding of *Boeckella gracilipes* (Copepoda, Calanoida) on ciliates and phytoflagellates in an ultraoligotrophic Andean lake. *Journal of Plankton Research*, 23, 849-857.
- Boehrer, B., Von Rohden, C. & Schultze M. (2017).** Physical Features of Meromictic Lakes: Stratification and Circulation. En Gulati *et al.* (eds.), *Ecology of Meromictic Lakes* (págs. 15-24). Cham:Springer.
- Bottrell, H.H., Duncan, A., Gliwicz, Z.M., Grygierek, E., Herzig, A., Hillbricht-Ilkowska, A, Kurosawa, H., Larsson, P. & Weglenska, T. (1976).** A review of some problems in zooplankton production studies. *Norwegian Journal of Zoology*, 24, 419-456.
- Bourelly, P. (1990).** Les algues d'eau douce. Initiation à la systématique. Tome I: *Les Algues Vertes*. Société Nouvelle Des Éditions Boubée. Paris.
- Brooks, J.L. & Dodson S.I. (1965).** Predation, body size, and composition of plankton. *Science*, 150, 28-35.
- Cabrera, A. L. (1994).** Regiones fitogeográficas argentinas. En: *Enciclopedia argentina de agricultura y jardinería*. Tomo II, Fascículo 1. Buenos Aires, ACME.
- Cano, E. (1980).** *Inventario integrado de los recursos naturales de la provincia de La Pampa*. Ediciones Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA), Provincia de La Pampa y Universidad Nacional de La Pampa. Buenos Aires.
- Castellanos, E., Lemos, M.F., Astigarraga, L., Chacón, N., Cuvi, N., Huggel, C., Miranda, L., Moncassim Vale, M., Ometto, J.P., Peri, P.L., Postigo, J.C., Ramajo, L., Roco, L., & Rusticucci, M. (2022).** Central and South America. In: *Climate Change 2022: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [H.-O. Pörtner, D.C. Roberts, M. Tignor, E.S. Poloczanska, K. Mintenbeck, A. Alegría, M. Craig, S. Langsdorf, S. Löschke, V. Möller, A. Okem, B. Rama (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, NY, USA, pp. 1689-1816, doi:10.1017/9781009325844.014.
- Caumette, P., Pagano, M. & Saint-Jean, L. (1983)** Repartition verticale du phytoplancton, des bacteries et du zooplancton dans un milieu stratifié en Baie de Bietri (Lagune Ebrie\ Cote d'Ivoire). Relations trophiques. *Hydrobiologia*, 106,135-148
- Currie, D.J., Dilworth-Christie, P., & Chapleau, F. (1999).** Assessing the strength of top-down influences on plankton abundance in unmanipulated lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56, 427-436.
- De los Ríos, P. (2005).** Richness and distribution of zooplanktonic crustacean species in Chilean altiplanic and southern Patagonian ponds. *Polish Journal of Environmental Studies*, 14, 817-822.

- De los Ríos, P. & Gajardo, G. (2010).** A null model to explain zooplankton species associations in saline lakes of the south american altiplano (14-27° S). *Crustaceana* 83 (7), 769-777.
- De los Ríos, P. & Salgado, I. (2012).** *Artemia* (Crustacea, Anostraca) in Chile: a review of basic and applied biology. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 40(3), 487-496.
- Degermendzhy, A. G., Zadereev, E. S, Rogozin, D. Y., Prokopkin, I. G., Barkhatov, Y. V., Tolomeev, A. P. et al. (2010).** Vertical stratification of physical, chemical and biological components in two saline lakes Shira and Shunet (South Siberia, Russia). *Aquatic Ecology*, 44, 619-632
- Dodson, S. I. (1974).** Zooplankton competition and predation: An experimental test of the size-efficiency hypothesis. *Ecology*, 55, 605-613.
- Dumont, H. J., Van de Velde, I. & Dumont, S. (1975).** The dry weight estimate of biomass in a selection of Cladocera, Copepoda and Rotifera from the plankton, periphyton and benthos of continental waters. *Oecologia* 19:75-97.
- Echaniz, S. (2010).** *Composición y densidad del zooplancton en lagunas de diferente composición iónica de la provincia de La Pampa*. Tesis doctoral. Universidad de Río Cuarto, Facultad de Ciencias Exactas, Físico-Químicas y Naturales.
- Echaniz, S., Vignatti, A., Pilati, A. y Kissner, S. (2012).** Cambios en la diversidad y variación interanual de la abundancia del zooplancton de un lago somero urbano de La Pampa. *Biología Acuática* 27, 97-112.
- Echaniz, S., Vignatti, A., Paggi, S. J., Paggi, J. C & Pilati, A. (2006).** Zooplankton seasonal abundance of South American saline shallow lakes. *International Review of Hydrobiology*, 91(1), 86-100.
- Echaniz, S.A. & Vignatti, A.M. (2017).** The zooplankton of the shallow lakes of the semi-arid region of southern South America. *International Journal of Limnology* 53, 345-360.
- Echaniz, S.A. & Vignatti, A.M. (2019).** Limnology of shallow lakes of the semi-arid Central Pampa of Argentina. *Acta Limnologica Brasiliensia* vol. 31, e11.
- Echaniz, S.A., Cabrera, G.C. & Vignatti, A.M. (2015).** Limnological parameters and population structure of *Artemia persimilis* Piccinelli and Prosdocimi, 1968 (Crustacea, Anostraca) in La Amarga, a hypersaline lake of La Pampa (Argentina). *Research in Zoology*, 5(2), 25-31.
- Environmental Protection Agency, EPA. (1993).** ESS Method 340.2: Total Suspended Solids, Mass Balance (Dried at 103-105 ˚C) Volatile Suspended Solids (Ignited at 550 ˚C), Accessed online 20/04/2011, <http://www.epa.gov/glnpo/lmmb/methods/methd340.pdf>.
- Felip, M. & Catalán, J. (2000).** The relationship between phytoplankton biovolume and chlorophyll in a deep oligotrophic lake: decoupling in their spatial and temporal maxima. *Journal of Plankton Research*, 22 (1), 91-105.
- Gasol, J. M., Jürgens K, Massana, R., Calderón-Paz, J. I. & Pedrós-Alió, C. (1995).** Mass development of *Daphnia pulex* in a sulphide rich pond (Lake Ciso). *Archiv fur Hydrobiologie*, 132, 279-296.
- Gillespie, D. M. & Stephens, D. W. (1977).** Some aspects of plankton dynamics in the Great Salt Lake, Utah. En Greer, D. C. (ed.). *Desert Terminal Lakes* (págs. 401-409). Utah: Utah Water Res. Lab.
- Gulati, D. R. & Zadereev, E. S. (2017).** Conclusion: Ecology of Meromictic Lakes. En Gulati et al. (eds.), *Ecology of Meromictic Lakes* (págs. 379-398). Cham:Springer.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T. & Ryan, P.D. (2001).** PAST: Paleontological statistics software

- package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1), 1-9.
- Hammer, U. T. (1981).** A comparative study of primary production and related factors in four saline lakes in Victoria, Australia. *Internationale Revue der gesamte Hydrobiologie und Hydrographie*, 66, 701-743.
- Hammer, U.T. (1986).** *Saline lake ecosystems of the world*. W. Junk Publishers: Dordrecht.
- Hammer, U. T. (1994).** Life and Times of Five Saskatchewan Saline Meromictic Lakes. *Hydrobiologia* 79(2), 235-248.
- Hillebrand, H., Dürselen, C., Kirschtel, D., Pollinger, U. & Zohary, T. (1999).** Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *Journal of Phycology*, 35, 403-424.
- Hutchinson, G. E. (1957).** *A treatise on limnology I. Geography, physics and chemistry*. New York: John Wiley and Sons.
- Imhoff, J. F, Sahl, H. G, Soliman, G. S. H. & Truper, H. G. (1979).** The Wadi Natrun: chemical composition and microbial mass developments in alkaline brines of eutrophic desert lakes. *Geomicrobiology*, 1, 219-234.
- Izaguirre, I., Allende, L. & Marinone, M.C. (2003).** Comparative study of the planktonic communities of three lakes of contrasting trophic status at Hope Bay (Antarctic Peninsula). *Journal of Plankton Research*, 25, 1079-1097.
- Kaden, H., Peeters F., Lorke A., Kipfer R., Tomonaga Y. & Karabiyikoglu M. (2010).** Impact of lake level change on deep-water renewal and oxic conditions in deep saline Lake Van, Turkey. *Water Resource Research*, 46:W11508.
- Kalff, J. (2001).** *Limnology: inland water ecosystems*. New Jersey, US. Prentice Hall.
- Kasprzak, P., Padisák, J., Koschela, R., Krientiza, L. & Gervaisa, F. (2008).** Chlorophyll *a* concentration across a trophic gradient of lakes: An estimator of phytoplankton biomass? *Limnologica*, 38, 327-338.
- Le, P. T. T. & Boyd, C.E. (2012).** Comparison of phenate and salicylate methods for determination of total ammonia nitrogen in freshwater and saline water. *Journal of World Aquaculture Society*, 43(6),885-889.
- Löffler, H. (1955).** Die Boeckelliden Perus. *Sber. Ost. Akad. Wiss. Abt. I.* 164, 723-746.
- MacIsaac, H. J. & Gilbert, J. J. (1989).** Competition between rotifers and cladocerans of different body sizes. *Oecologia*, 81, 295-30.
- MacIsaac, H. J. & Gilbert, J. J. (1991).** Competition between *Keratella cochlearis* and *Daphnia ambigua*: effects of temporal patterns of food availability. *Freshwater Biology*, 25, 189-198.
- Modenutti, B., Balseiro, E., Diéguez, M., Queimaliños, C. & Albariño, R. (1998).** Heterogeneity of fresh-water Patagonia ecosystems. *Ecologia Austral*, 8, 155-165.
- Oren, A., Gurevich, P., Anati, D. A., Barkan, E. & Luz, B. (1995).** A bloom of *Dunaliella parva* in the Dead Sea in 1992: biological and biogeochemical aspects. *Hydrobiologia*, 297, 173 -185.
- Pilati, A. y Martínez, J. J. (2003).** Relación longitud-peso de siete especies de *Boeckella* (Copepoda: Calanoida) de la República Argentina. *Neotrópica* 49, 55-61.
- Pilati, A., Biasotti, A. E., y Montelpare, G. A. (2019).** Primera caracterización de un lago somero meromictico en Argentina (Reserva Parque Luro, La Pampa). En: Cortelezzi, A., I. Entraigas, F. Grosman e I. Masson (eds). *Encuentro de saberes para la gestión responsable de ecosistemas acuáticos pampeanos*. Azul, Argentina. Pags. 98-100. ISBN: 978-950-658-494-8

- Pilati, A., Echaniz, S. A., Faguaga, C. G., Vignatti, A. M. & Cabrera, J. C. (2018).** An experimental salt reduction in a lake with long-term hypersaline conditions does not increase zooplankton diversity but affects the grazing of *Artemia persimilis* on algae. *Limnologica*, 70, 26-32.
- Pilati, A., Echaniz, S. A., Vignatti, M. A. & Bazán, G. I. (2020).** Dynamics of an autumn phytoplankton bloom in a hypereutrophic urban lake in the semiarid Pampean region (Argentina). *Anales de Biología*, 42, 21-30
- Policía de la Provincia de La Pampa. (2018).** Registros pluviales de la Provincia. <http://www.policia.lapampa.gov.ar/contenidos/ver/llovias>, visitado el 11 de octubre 2018.
- Porcella, D. B. & Holman, J. A. (1972).** Nutrients, algal growth and culture of brine shrimp in the southern Great Salt Lake. En Riley, J. P. (ed.). *The Great Salt Lake and Utah's Water Resources* (págs. 42-155). Utah: Proc. First Ann. Conf. Utah Sec. Am. Water Res. Assoc. Utah Water Res. Lab., Utah State University.
- Prepas, E. E. (1984).** Some statistical methods for the design of experiments and analysis of samples: En Downing, J. A. y Rigler, F. H. (eds.). *A manual of methods for the assessment of secondary productivity in freshwaters*. (págs. 266-335). Blackwell Scientific Publications.
- Prescott, G. W. (1964).** *How to Know. The Fresh-Water Algae*. W.M.C. Bown Company Publishers. U.S.A. 272 pp.
- Ringuelet, R. A. (1958).** Primeros datos ecológicos sobre copépodos dulceacuícolas de la República Argentina. *Physis*, 21, 14-31.
- Ruttner-Kolisko, A. (1977).** Suggestions for biomass calculation of plankton rotifers. *Archiv für Hydrobiologie-Beiheft Ergebnisse der Limnologie*, 8: 71-76.
- Schultze, M., Boehrer, B., Wendt-Potthoff, K., Katsev, S. & Brown, E. T. (2017).** Chemical Setting and Biogeochemical Reactions in Meromictic Lakes. En Gulati *et al.* (eds.), *Ecology of Meromictic Lakes* (págs. 35-59). Cham:Springer.
- Segundo, J. D. (2012).** *Cambios en la diversidad y biomasa zooplanctónica durante una estación de crecimiento en una laguna hiposalina de La Pampa*. Tesina de grado. Universidad Nacional de La Pampa. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales.
- Sherwood, J. E.; Stagnitti, F & Kokkinn, M. J. (1991).** Dissolved oxygen concentrations in hypersaline waters. *Limnology and Oceanography*, 36(2), 235-250
- Smith, G. M. (1950).** *The fresh-water algae of The United States*. McGraw-Hill Book Company, Inc. U.S.A. 719 pp.
- Stewart, K. M., Walker, K. F., & Likens, G. E. (2009).** Meromictic Lakes. *Encyclopedia of Inland Waters*, 589-602.
- Torres-Talamante, O., Alcocer, J., Beddows, P. A., Escobar-Briones, E. G. & Lugo, A. (2011).** The key role of the chemolimnion in meromictic cenotes of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Hydrobiologia*, 677, 107-127.
- Tyler, P.A. & Vyverman, W. (1995)** The microbial market place—trade-offs at the chemocline of meromictic lakes. *Progress in Phycological Research*, 11, 325-37.
- Verdouw, H., Van Ecteld, C. J. A. & Dekkers, E. M. (1977).** Ammonia determination based on indophenol formation with sodium salicylate. *Water Research* 12, 399-402.
- Viglizzo, E. (2010).** El agro, el clima y el agua en La Pampa semiárida: revisando paradigmas. *Anales de la Academia Nacional de Agronomía y Veterinaria*, LXIV, 251-267.
- Vignatti, A. M. (2011).** *Biomasa del zooplancton en lagunas salinas y su relación con la concentración*

de sales en ausencia de peces. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Río Cuarto Facultad de Ciencias Exactas, Físico-Químicas y Naturales.

Vignatti, A. M., Echaniz, S. A y Martín, M. C. (2007). El zooplancton de lagos someros de diferente salinidad y estado trófico en la región semiárida pampeana (La Pampa, Argentina). *Gayana*, 71 (1), 38-48.

Vignatti, A.M., Cabrera, G.C., Pilati, A. & Echaniz, S.A. (2014). Biology of *Artemia persimilis* Piccinelli and Prosdocimi, 1968 (Crustacea: Anostraca) at the highest salinities reported for the species under natural conditions. *International Journal of Artemia Biology*, 4(1), 38-43.

Vignatti, A. M., Capecce, C., Cabrera, G. C. & Echaniz, S. A. (2020). Biology of *Artemia persimilis* Piccinelli and Prosdocimi, 1968 in a hypersaline lake in a semiarid protected area (Parque Luro Reserve, La Pampa, Argentina). *Limnetica*, 39(1), 61-72

Walker, K. F. & Likens, G. E. (1975). Meromixis and a reconsidered typology of lake circulation patterns. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie*, 19,442-458

Weimer, W. C. & Lee, F. F. (1973). Some considerations of the chemical limnology of meromictic Lake Mary. *Limnology and Oceanography*, 18,414-425.

Wetzel, R.G. (2001). *Limnology: lake and river ecosystems*. San Diego: US. Academic Press.

Wurtsbaugh, W.A. (1992). Food-web modification by an invertebrate predator in the Great Salt Lake (USA). *Oecologia*, 89,168-175.

Wurtsbaugh, W.A. (1995). Brine shrimp ecology in the Great Salt Lake, Utah. Report to Utah Division of Wildlife Resources, December. The Utah Division of Wildlife Resources, Salt Lake City, Utah, USA.

Wurtsbaugh, W. A. & Smith Berry, T., (1990). Cascading effects of decreased salinity on the plankton, chemistry, and physics of the Great Salt Lake (Utah). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 47, 100-109.

Zadereev, E. S., Boehrer, B. & Gulati, R .D. (2017a). Introduction: Meromictic lakes, their terminology and geographic distribution. En Gulati, R. D., Zadereev, E.S. y Degermendzhi, A. G. (Eds.). *Ecology of meromictic lakes*. (págs. 379-398). Cham:Springer.

Zadereev, E. S, Gulati R. D. & Camacho, A. (2017b) Biological and Ecological Features, Trophic Structure and Energy Flow in Meromictic Lakes. En Gulati, R. D., Zadereev, E.S. y Degermendzhi, A. G. (Eds.), *Ecology of Meromictic Lakes* (págs. 61-86). Cham:Springer.

Zadereev, E. S. & Tolomeyev, A.P. (2007). The vertical distribution of zooplankton in brackish meromictic lake with deep-water chlorophyll maximum. *Hydrobiologia*, 576,69-82

Zúniga, L. R., Campos, V., Pinochet, H. & Prado, B. (1991). A limnological reconnaissance of Lake Tebenquiche, Salar de Atacama, Chile. *Hydrobiologia*, 210(1/2), 19-24.

Zúniga, O., Wilson, R., Ramos, R., Retamales, E. y Tapia, L. (1994). Ecología de *Artemia franciscana* en la laguna Cejas, Salar de Atacama, Chile. *Estudios Oceanológicos*, 13, 71-84.